

**UNTERSUCHUNGEN ZUM WASSERHAUSHALT  
TROPISCHER BÄUME IN ABHÄNGIGKEIT VON  
DER MEERESHÖHE IN SÜD-ECUADOR**

DIPLOMARBEIT

vorgelegt von

Bernhard Schuldt

aus

Hamburg

angefertigt im

Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

Abteilung für Ökologie und Ökosystemforschung

der Georg-August-Universität zu Göttingen

2005

Referent: Prof. Dr. Ch. Leuschner

Korreferent: PD. Dr. M. Kessler

Abgabe der Arbeit: 23. Dezember 2005

## DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Prof. Christoph Leuschner für die Bereitstellung des Themas sowie für die stets motivierende Unterstützung und Diskussionsbereitschaft während der kurzen Vorbereitung und längeren Durchführung dieser Diplomarbeit. Dr. Dietrich Hertel gilt mein besonderer Dank, dass er sich jederzeit für mich Zeit genommen hat und mir stets mit Anregungen und Verbesserungsvorschlägen zur Seite stand.

Zudem bedanke ich mich bei PD Dr. Michael Kessler für die Übernahme des Korreferats.

Mein besonderer Dank gilt PD Dr. Gerald Koch und seiner Abteilung an der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Hamburg-Bergedorf im Fachgebiet Holzstruktur und -eigenschaften, ohne deren unkomplizierte und enorm hilfsbereite Unterstützung die Arbeit so nicht zustande gekommen wäre, vielen Dank, dass ich Dauergast werden durfte.

Darüber hinaus gebühren Lob und Dank der ganzen Abteilung Ökologie und Ökosystemforschung, im folgenden möchte ich jedoch diejenigen hervorheben, die mir besonders häufig mit Rat und Tat zur Seite standen: Gerald Moser für seine unermüdliche Hilfsbereitschaft, vor allem in der Anfangszeit in Ecuador wie auch in Deutschland, durch Diskussion und Bereitstellung wichtiger Daten; Marina Röderstein ebenfalls für die Bereitstellung wichtiger Daten und Informationen; Boris Rewald für permanente Diskussions- und Motivationsbereitschaft und vieles mehr; Dr. Heinz Coners für Rat und Tat in allen technischen und methodischen Belangen und vor allem dem Diplomanden-Team, dass mir in jeder Phase dieser Arbeit hilfsbereit zur Seite stand.

Zu guter Letzt möchte ich meine Eltern für ihre vorbehaltlose Unterstützung in allen Lebenslagen danken, ohne Sie wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG .....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>UNTERSUCHUNGSGEBIET .....</b>	<b>3</b>
2.1	Topographische Lage der Untersuchungsflächen.....	3
2.2	Klima .....	4
2.3	Geologie und Bodenbeschaffenheit.....	6
2.4	Vegetation .....	7
<b>3</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN .....</b>	<b>9</b>
3.1	Auswahl der untersuchten Baumindividuen .....	9
3.2	Probennahme und Lagerung .....	9
3.2.1	Beprobung des Blatt- und Zweigmaterials.....	9
3.2.2	Entnahme der Wurzelproben .....	10
3.3	Messung der maximalen hydraulischen Leitfähigkeit.....	10
3.4	Bestimmung der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit .....	11
3.4.1	Berechnungsprinzip .....	12
3.4.2	Herstellung der Querschnitte.....	13
3.4.3	Mikroskopische Analyse.....	14
3.5	Stomatadichte und Stomatagröße .....	15
3.6	Blattmasse, Blattgröße und spezifische Blattfläche .....	16
3.7	Wurzelmasse, Wurzelgröße und spezifische Feinwurzeloberfläche .....	17
3.8	Kohlenstoff-, Stickstoffgehalt und C/N-Verhältnis der Blätter .....	17
3.9	Bestimmung ausgewählter Kationengehalte der Blätter.....	18
3.10	Statistik .....	18
<b>4</b>	<b>ERGEBNISSE .....</b>	<b>19</b>
4.1	Maximale hydraulische Leitfähigkeit.....	19
4.2	Theoretische hydraulische Leitfähigkeit.....	20
4.2.1	Mittlerer Tracheendurchmesser.....	20
4.2.2	Spezifische Leitfähigkeit.....	21
4.2.3	Flächenspezifische Leitfähigkeit .....	22
4.2.4	Prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten Leitfähigkeit .....	23
4.2.5	Dichte an Xylemelementen.....	26
4.3	Stomatadichte und Stomatagröße der Sonnenblätter .....	26
4.4	Einzelblattfläche.....	29
4.5	Spezifische Blatt- und Wurzeloberfläche.....	30

<b>4.6 Kohlen- und Stickstoffgehalt der Sonnenblätter.....</b>	<b>31</b>
4.6.1 Kohlenstoffgehalt .....	31
4.6.2 Stickstoffgehalt .....	32
4.6.3 C/N-Verhältnis .....	33
<b>4.7 Kationengehalte der Sonnenblätter.....</b>	<b>34</b>
4.7.1 Kalium- und Calciumgehalt .....	34
4.7.2 Magnesium- und Eisengehalt.....	36
4.7.3 Mangan- und Aluminiumgehalt.....	37
<b>5 DISKUSSION .....</b>	<b>40</b>
<b>5.1 Veränderung der Blatt- und Wurzelmorphologie sowie der Blattnährstoffgehalte mit zunehmender Meereshöhe .....</b>	<b>40</b>
5.1.1 Blattgröße und spezifische Blattfläche.....	40
5.1.2 Stomatadichte und Stomatagröße .....	43
5.1.3 Blattnährstoffgehalte.....	46
5.1.4 Wurzelmorphologie .....	51
<b>5.2 Mögliche Anpassung der Wasserleitfähigkeit in Blättern und Wurzeln an zunehmende Meereshöhen .....</b>	<b>52</b>
5.2.1 Gefäßanatomie .....	52
5.2.2 Hydraulische Leitfähigkeit.....	54
<b>6 ZUSAMMENFASSUNG.....</b>	<b>61</b>
<b>7 SUMMARY.....</b>	<b>62</b>
<b>LITERATURVERZEICHNIS.....</b>	<b>63</b>
<b>VERZEICHNIS DER TABELLEN IM TEXT .....</b>	<b>73</b>
<b>VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN IM TEXT .....</b>	<b>74</b>
<b>VERZEICHNIS DER TABELLEN IM ANHANG .....</b>	<b>77</b>
<b>VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN IM ANHANG .....</b>	<b>79</b>
<b>ANHANG.....</b>	<b>81</b>
<b>ANHANG: BILDMATERIAL.....</b>	<b>90</b>
A.1 <i>Guatteria</i> (Annonaceae) (1050 m ü. M.) .....	90
A.2 <i>Inga spec.</i> (Mimosaceae) (1050 m ü. M.) .....	91
A.3 <i>Clethra revoluta</i> (Clethraceae) (1890 m ü. M.) .....	92
A.4 <i>Graffenrieda emarginata</i> (Melastomataceae) (1890 m ü. M.).....	94
A.5 <i>Miconia punctata</i> (Melastomataceae) (1890 m ü. M.).....	96

A.6	<i>Hedyosmum spec.</i> (Chloranthaceae) (1890 m ü. M.).....	97
A.7	<i>Purdiaea nutans</i> (Cyrillaceae) (2380 m ü. M).....	99
A.8	<i>Clusia spec.</i> (Clusiaceae) (3060 m ü. M.).....	100
A.9	<i>Axinaceae</i> (Melastomataceae) (3060 m ü. M) .....	102
A.10	<i>Symplocos spec.</i> (Symplocaceae) (3060 m ü. M) .....	103
A.11	<i>Weinmannia ioxensis</i> (Cunnoniaceae) (3060 m ü. M).....	104

**ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS**

BHD	Brusthöhendurchmesser [cm]
$k_h^{\text{theor}}$	Theoretische hydraulische Leitfähigkeit [ $\text{m}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]
$k_s^{\text{theor}}$	Theoretische spezifische Leitfähigkeit [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]
LAI	Blattflächenindex ( <i>leaf area index</i> ) [ $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ]
$\text{LSC}^{\text{theor}}$	Theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit ( <i>leaf specific conductivity</i> ) [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]
PNUE	Photosynthetische Stickstoffnutzungseffizienz ( <i>photosynthetic nitrogen-use efficiency</i> )
RAI	Wurzelflächenindex ( <i>root area index</i> ) [ $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ]
RH	Relative Luftfeuchte [%]
$\text{RSC}^{\text{theor}}$	Theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit ( <i>root specific conductivity</i> ) [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]
SLA	Spezifische Blattfläche ( <i>specific leaf area</i> ) [ $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ]
TD	Tracheendurchmesser [ $\mu\text{m}$ ]
VPD	Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ( <i>vapour pressure deficit</i> ) [hPa]
VWC	Bodenwassergehalt ( <i>volumetric water content</i> ) [%]
$\eta$	Viskosität des Wassers [Pa s]

# 1 Einleitung

Tropische Bergregenwälder gehören zu den funktional am wenigsten untersuchten terrestrischen Ökosystemen der Welt. Besonders wenig ist dabei über physiologische Anpassungsmechanismen im Wasser- und Nährstoffhaushalt dieser Wälder bekannt (WHITMORE 1990, BRUIJNZEEL 1990, 2001, ZOTZ et al. 1998).

Die Veränderung der oberirdischen Struktur und der Blattmorphologie tropischer Wälder mit der Meereshöhe ist dagegen schon seit längerem Gegenstand von intensiven Studien (WHITMORE 1989, BRUIJNZEEL & VENEKLAAS 1998). Dabei nimmt mit zunehmender Meereshöhe kontinuierlich die oberirdische Biomasse und damit einhergehend die Baumhöhe ab (STADTMÜLLER 1987), während die Stammdichte zunimmt (LEUSCHNER et al. 2006). Parallel treten Veränderungen der Blattmorphologie auf (BRUIJNZEEL & VENEKLAAS 1998). Diese zeigen sich an einer Reduzierung der Blattgröße sowie einer zunehmenden Sklerophyllierung (WHITMORE 1984). Hinsichtlich der Stomatadichte wurden unterschiedliche Tendenzen mit zunehmender Meereshöhe festgestellt (CINTRON 1970, KÖRNER et al. 1983, 1989, WOODWARD 1986).

Bis heute liegen kaum Befunde vor, welche physiologischen Veränderungen mit der Meereshöhe eintreten. Seit längerem ist zwar bekannt, dass sich mit zunehmender Meereshöhe eine Veränderung der Gefäßanatomie beobachten lässt (VAN DEN OEVER et al. 1981, NOSHIRO et al. 1994, 1995), welche zu einer Reduzierung der hydraulischen Leitfähigkeit führt. Den größten Einfluss auf die Gefäßdurchmesser zeigt dabei die mit der Meereshöhe abnehmende Temperatur und verringerte Nährstoffverfügbarkeit (BAAS 1982, HARVEY & DRIESSCHE 1999). Kleine Gefäße sind weniger effektiv in der Wasserleitung im Vergleich zu großen Gefäßen, gleichzeitig jedoch auch weniger anfällig für Cavitation (TYREE et al. 1994, LO GULLO et al. 1995). Bisher wurden Studien über die Gefäßanatomie entlang von Höhentransekten jedoch artspezifisch durchgeführt, eine bestandesspezifische Untersuchung aus dem Bereich tropischer Bergregenwälder liegt nicht vor.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist, Veränderungen der Blattmorphologie und der Blattnährstoffgehalte sowie der Stomatadichte und -größe von Bäumen in einem Bergregenwald in Süd-Ecuador entlang eines Höhentransektes von 2000 m zu untersuchen. Außerdem wurde anhand von anatomischen Messungen in Zweigen und Wurzeln die potentielle hydraulische Leitfähigkeit dieser Organe bestimmt.



Folgende Hypothesen sollen in der vorliegenden Untersuchung bearbeitet werden:

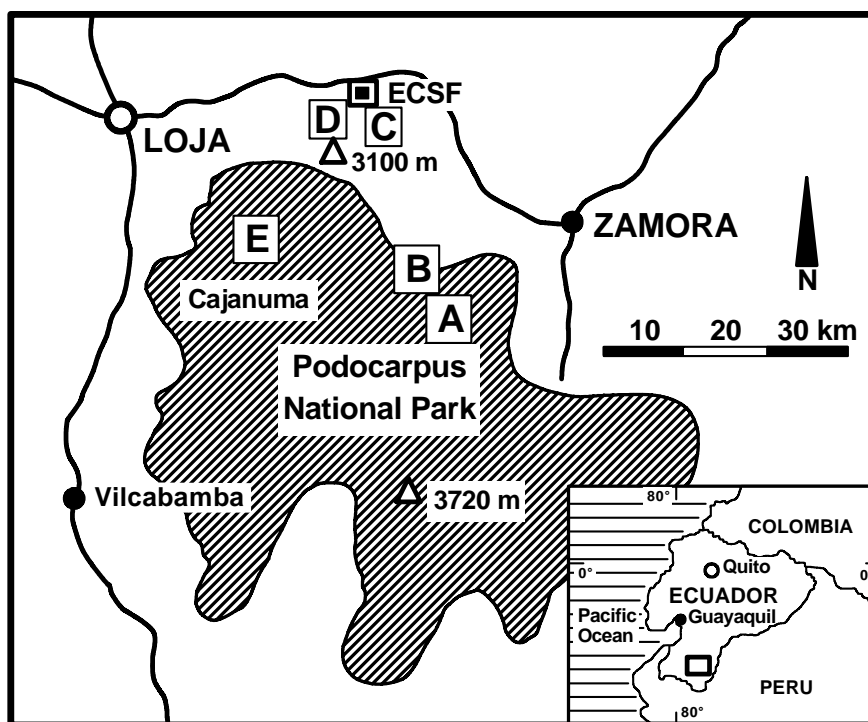
- Mit zunehmender Meereshöhe nimmt aufgrund abnehmender Temperatur und Nährstoffverfügbarkeit die Sklerophyllierung der Blätter zu.
- Mit abnehmender Blattgröße nimmt die Stomatadichte zu.
- Die hydraulische Leitfähigkeit nimmt mit der Meereshöhe infolge abnehmender atmosphärischer Verdunstungsbeanspruchung ab.
- Die Xylemgefäße der Wurzeln sind größer als die der Zweige, da Cavitationen eher im Wurzel- als im Kronenbereich zu vermuten sind.

## 2 Untersuchungsgebiet

### A.1 Topographische Lage der Untersuchungsflächen

Das Untersuchungsgebiet liegt in der südecuadorianischen Provinz Zamora-Chinchipe innerhalb des Podocarpus Nationalparks ("Parque Nacional Podocarpus") und seiner angrenzenden Gebiete an den nach Osten zum Amazonas-Tiefland abfallenden Hängen der Ost-Kordillere. Der Podocarpus Nationalpark ist mit einer Gesamtfläche von ca. 1460 km<sup>2</sup> (CALDERÓN 2002) das größte zusammenhängende Waldgebiet Ecuadors in mittlerer Höhenlage.

Die Untersuchungen wurden auf fünf verschiedenen Flächen unterschiedlicher Meereshöhen entlang eines Höhengradienten von 1050 m bis 3060 m ü. M. durchgeführt. Die Forschungsflächen wurden im Rahmen von mehreren Vorgängeruntersuchungen etabliert (BERTSCH 2003, RÖDERSTEIN et al. 2005, MOSER, pers. Mitteilung).



**Abb. 2-1:** Topographische Lage der Untersuchungsflächen im Podocarpus Nationalpark (RÖDERSTEIN 2005, verändert). Die fünf Untersuchungsflächen sind durch Großbuchstaben gekennzeichnet: A = Fläche A in 1050 m, B = Fläche B in 1540 m, C = Fläche C in 1890 m, D = Fläche D in 2380 m und E = Fläche E in 3060 m.

Die beiden untersten Flächen A und B, in 1050 m und 1540 m ü. M., liegen ca. 10 km südlich der Provinzhauptstadt Zamora bei Bombuscaro (Abb. 2-1). Fläche B weist

aufgrund topographischer Gegebenheiten eine deutlich geringere Inklination als die anderen vier Flächen auf (Tab. 2-2).

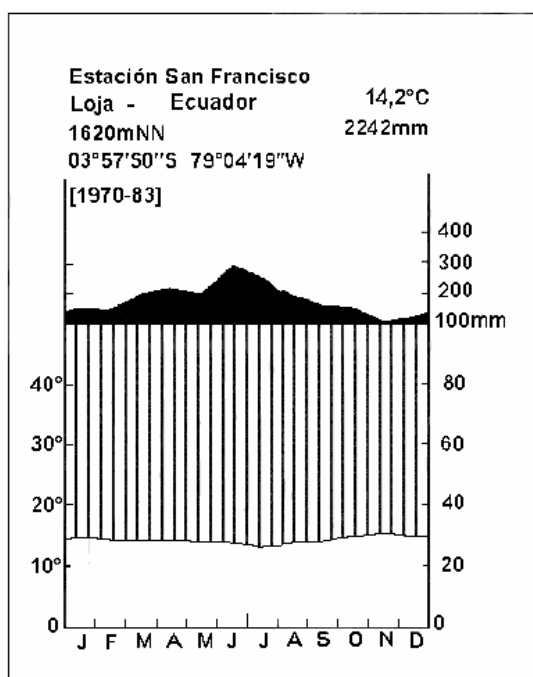
Die Flächen C und D in 1890 m und 2380 m ü. M. befinden sich auf dem Stationsgebiet der Estación Científica San Francisco (ECSF). Das Gelände der ECSF nimmt eine Fläche von 8 km<sup>2</sup> an einer Nordflanke der „Cordillera el Consuelo“ ein. Es befindet sich in der Provinz Zamora-Chinchipe auf halber Strecke zwischen Loja und Zamora nördlich des Podocarpus Nationalparks.

Fläche E auf 3060 m ü. M. liegt zwischen Loja und Vilcabamba bei Cajanuma im westlichen Bereich des Podocarpus Nationalparks.

## A.2 Klima

Nach WALTER & BRECKLE (2004) gehört die Festlandsfläche Ecuadors zum Zonobiom I des immergrünen tropischen Regenwaldes, da die Tagesschwankungen der Temperatur größer sind als jahreszeitliche Schwankungen. Die montane Fläche Ecuadors ist dem Orobiom I zuzuordnen. Frost tritt nur in den hohen Gebirgen außerhalb des Untersuchungsgebietes auf. Im Untersuchungsgebiet sinkt die Jahresmitteltemperatur mit zunehmender Meereshöhe von 19,4° C in 1050 m auf 9,4° C in 3060 m ü. M. (MOSER et al. 2005, Tab. 2-1) und schwankt nur sehr gering zwischen den Monaten (Abb. 2-2).

Das Niederschlagsmaximum liegt in den Monaten Mai bis Juli und wird von südostpassatischen Steigungsregen verursacht (Abb. 2-2).



**Abb. 2-2:** Klimatogramm der Estación San Francisco auf 1620 m ü. M. (aus WALTER & BRECKLE 2004, verändert).

Die relative Trockenzeit zwischen den Monaten September und Februar ist die Folge einer Unterdrückung der innertropische Regenzeit während des Durchgangs der innertropischen Konvergenzzone durch regionale atmosphärische Bedingungen (HOMEIER 2004).

In Südecuador bildet sich durch die Ost-Kordillere eine Klimascheide zwischen dem interandinen Tal und dem Amazonasgebiet (HOMEIER 2004). Feuchte Luftmassen werden durch den Passatwind über das 4000 km lange Amazonasbecken transportiert und treffen auf die Gebirgshänge der Ostabdachung. Nach BENDIX & LAUER (1992) entstehen die Niederschläge an zwei, an der Ostabdachung gebildeten konvektiven Kondensationsniveaus. Das erste liefert anhaltende Niederschläge aus Quellbewölkung (1000-1800 m), das zweite wird aus stratiformen Wolken gebildet (3200-3600 m). Regional kann es zu großen Unterschieden der Niederschlagsverteilung kommen, je nachdem wo die gebildeten Quellwolken abregnen (Berg-Talwind-Phänomen).

Die Niederschlagsverteilung im Stationsgebiet ist hoch variabel. Zusätzlich zum Niederschlag kommt es vor allem bei Fläche E in 3060 m ü. M. zu einem Nebelwassereintrag, welcher bei den übrigen Flächen geringer ist. Dieser Beitrag des Nebels kann mit 5-35 % der Niederschlagsmenge erheblich sein (ROLLENBECK & BENDIX 2003). Dennoch ist festzustellen, dass die Niederschlagsmenge zu den beiden höchstgelegenen Flächen stark zunimmt und sehr hohe Werte um 5000 mm a<sup>-1</sup> einnimmt (Tab. 2-1).

Anhand der Niederschlagsverteilung mit acht bis zehn humiden Monaten bezeichnet RICHTER (2003) das Stationsgebiet der ECSF als semi- bis subhumid.

**Tab. 2-1:** Mittlere Jahrestemperatur und Luftfeuchte, Temperatur und Bodenfeuchte des Mineralbodens, aufgenommen von Mai 2003 bis April 2004 (MOSER, pers. Mitteilung, unveröffentlicht), Jahresniederschlag (EMCK & RICHTER, pers. Mitteilung).

Fläche	A	B	C	D	E
Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Jahrestemperatur [°C]	19,4	17,5	15,7	13,2	9,4
Niederschlag [mm a <sup>-1</sup> ]	2230	2300	1950	5000	4500
Luftfeuchte [%]	88,7	88,9	90,8	93,3	93,5
Mittlere Temperatur Mineralboden [°C]	19,4	18,5	16,4	13	9,8
Mittlere Feuchte Mineralboden [%]	30	30	35	45	47
Geographische Lage	S 04°06'54'' W 78°58'02''	S 04°06'42'' W 78°58'20''	S 03°58'34'' W 79°04'65''	S 03°59'19'' W 79°04'55''	S 04°06'71'' W 79°10'58''

### A.3 Geologie und Bodenbeschaffenheit

Die ecuadorianische Ost-Kordilliere ist aus paläozoischen bis präkambrischen metamorphen Gesteinen aufgebaut (SAUER 1971). Aufgrund der starken Hangneigung im Relief sind Erdrutsche sowohl im Naturwald und verstärkt auch entlang der Straßen zu beobachten.

Generell kann die Nährstoffverfügbarkeit kleinräumig sehr unterschiedlich sein (WILCKE et al. 2002). Die untersuchten Flächen unterscheiden sich aufgrund ihrer geographischen Lage zum Teil in Bezug auf Ausgangsgestein und Bodentyp. Ausgangssubstrat für die Bodenbildung der unteren beiden Flächen A und B auf 1050 m und 1540 m ü. M. ist Granodiorit (ABIY, pers. Mitteilung,

Tab. 2-2). Das Ausgangsgestein ist stark verwittert, Glimmer und Feldspäte sind fast komplett aufgelöst. Der Mineralboden besteht aus wasserdurchlässigem, tonig-sandigem Substrat. Beide Flächen unterscheiden sich hauptsächlich in der Mächtigkeit der organischen Auflage, die auf Fläche A nur geringmächtig ist, während Fläche B eine 15-25 cm mächtige, stark durchwuzelte organische Auflage aufweist.

Das Ausgangsgestein der beiden mittleren Flächen C und D auf 1890 m und 2380 m ü. M. im Stationsgebiet der ECSF wird aus Wechsellagerungen von metamorphen Tonschiefern, Quarziten und Sandsteinen gebildet. Auf der unteren Fläche C ist der Anteil an tonigen und sandigen Schiefern größer, auf der oberen Fläche D der quarzitischer Anteil (ABIY, pers. Mitteilung). Bei Fläche C beträgt die Höhe der organischen Auflage etwa 18 cm und bei Fläche D etwa 16 cm (RÖDERSTEIN, pers. Mitteilung). Der Mineralboden beider Flächen besteht aus schluffigem Lehm bzw. sandig-lehmigem Schluff. Die Böden beider Flächen können größtenteils als Inceptisole angesprochen werden, die eine saure Bodenreaktion, eine niedrige Kationen-Austauschkapazität und eine geringere Basensättigung aufweisen (SCHRUMPF et al. 2001).

Das Ausgangsgestein der höchstgelegenen Fläche E auf 3060 m ü. M. besteht aus Quarzit und Glimmerschiefer (ABIY, pers. Mitteilung). Der Bodentyp ist wie bei den beiden darunter liegenden Flächen als Inceptisol anzusprechen. Die Mächtigkeit der organischen Auflage ist mit 24-30 cm deutlich höher, als auf den beiden unteren Flächen C und D (RÖDERSTEIN, pers. Mitteilung). Zudem kommen in der organischen Auflage häufig große Hohlräume vor.

Beim Mineralboden sinken die gemessenen pH-Werte im Verlauf des Höhengradienten von 4,7 bei Fläche A auf 3,2 bei Fläche E, lediglich bei Fläche B ist ein kleiner Anstieg zu verzeichnen (SOETHE & ABIY, pers. Mitteilung).

**Tab. 2-2:** Inklination und Exposition (MOSER, pers. Mitteilung), Bodentyp (FAO) und geologisches Substrat (BENZ 1999, ABIY, pers. Mitteilung), pH-Werte (SOETHE & ABIY, pers. Mitteilung).

Fläche	A	B	C	D	E
Mittlere Inklination [°]	26,0	10,0	31,0	28,0	27,0
Mittlere Exposition [°]	118	87	259	83	67
pH-Wert [H <sub>2</sub> O]	4,7	4,9	3,8	3,3	3,2
Bodentyp	Ferralsol	Ferralsol	Inceptisol	Inceptisol	Inceptisol
Geologisches Substrat	Granodiorit	Granodiorit	metamorphe Tonschiefer	metamorphe Tonschiefer	Quarzit & Glimmerschiefer

#### A.4 Vegetation

Ecuador gehört aufgrund seines Artenreichtums mit über 5.000 Gefäßpflanzenarten pro 10.000 km<sup>2</sup> den Ländern mit der höchsten Diversitätskategorie an (BARTHLOTT et al. 1996). Besonders im Süden Ecuadors kommen viele endemische Arten vor, von denen allein im Podocarpus Nationalpark mehr als 200 Pflanzenarten angetroffen werden.

Die Andenregion gehört zu den am stärksten entwaldeten Gebieten Ecuadors (VALENCIA et al. 1999), jedoch kann an schwer zugänglichen bzw. geschützten Gegenden noch eine sehr artenreiche Flora angetroffen werden. So schätzte BALSLEV (1988), dass in der Höhenstufe zwischen 900 und 3000 m, was etwa einem zehntel der Landesfläche Ecuadors entspricht, die Hälfte der in Ecuador nachgewiesenen Pflanzenarten vorkommen.

Die entlang des Höhengradienten untersuchten Flächen unterscheiden sich sowohl in Vegetationsform, Baumartenzusammensetzung sowie in bestandesspezifischen Parametern:

BALSLEV & ØLLGAARD (2002) haben eine Einteilung der Waldformationen tropischer Hochgebirge in Ecuador vorgenommen, nach der die tiefstgelegene Fläche A sich als immergrüner tiefmontaner Regenwald (Bosque siempreverde montano bajo) einstufen lässt, welcher von 300-1500 m reicht. Fläche B und C lassen sich als immergrüner montaner Regenwald (Bosque siempreverde montano) klassifizieren, welcher von 1500-2500 m reicht. Fläche D liegt an der Grenze zwischen dem immergrünen montanen und hochmontanen Regenwald (Bosque siempreverde montano alto), welcher von 2500-3000 m reicht. Anhand der Vegetation lässt sich Fläche D jedoch eher als immergrüner hochmontaner Regenwald einteilen. Fläche E gehört gerade noch zum immergrünen hochmontanen Regenwald, aufgrund der niedrigen Baumhöhen lässt sich Fläche E noch als Elfenwald an der Waldgrenze definieren. Die Waldgrenze bei Fläche E ist untypisch niedrig für Ecuador und durch krüppelige, niedrige Bäume charakterisiert.

Die tiefstgelegene Fläche A weist mit 31,8 m sowohl die höchste mittlere Bestandeshöhe wie auch mit 15,5 m die höchste mittlere Stammlänge und mit 17,4 cm

den höchsten mittleren BHD auf. Im Verlauf des Höhengradienten sinkt die mittlere Bestandeshöhe bis Fläche E auf 9 m, die mittlere Stammlänge auf 5,2 m und der mittlere BHD auf 7,24 cm. Die niedrigste Stammdichte liegt mit 967 n ha<sup>-1</sup> bei Fläche A und steigt bis Fläche E auf 8317 n ha<sup>-1</sup> an (Tab. 2-3).

**Tab. 2-3:** Bestandeshöhe, Stammdichte, mittlere und max. Stammlänge, mittlerer und max. BHD (MOSER, pers. Mitteilung).

Fläche	A	B	C	D	E
Bestandeshöhe [m]	31,8	21,7	18,9	12,0	9,0
Stammdichte [n ha <sup>-1</sup> ]	967	2222	2333	2754	8317
mittlere Stammlänge [m]	15,5	12,1	9,9	7,4	5,2
max. Stammlänge [m]	40,0	28,0	24,8	13,4	19,2
mittlerer BHD [cm]	17,4	11,6	12,3	9,8	7,2
max. BHD [cm]	69,3	27,5	35,6	32,1	16,5

Fläche A ist besonders artenreich und besitzt keine besonders dominante Art oder Gattung. Typische Pflanzenfamilien sind Annonaceae, Lauraceae, Mimosaceae, Moraceae und Melastomataceae.

Bei Fläche B ist die Familie der Melastomataceae mit einem Anteil von 40 % dominierend, daneben ist die Fläche aber immer noch als sehr artenreich anzusehen.

Im Stationsgebiet der ECSF sind die bedeutendsten Pflanzenfamilien Euphorbiaceae, Lauraceae, Melastomataceae und Rubiaceae (HOMEIER et al. 2002). Auch die beiden hier untersuchten Flächen C und D sind relativ artenreich.

Auf Fläche C dominiert die Art *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae), typische Pflanzenarten für diese Höhenstufe sind weiter *Miconia punctata* (Melastomataceae) sowie *Clethra revoluta* (Clethraceae).

Auf Fläche D sind die Arten *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae) und zwei *Graffenrieda*-Arten besonders stark vertreten. Die Art *Podocarpus oleifolius* (namensgebend für den Nationalpark) ist neben der zweiten Podocarpaceae *Prumnopitys montana* die einzige Gymnospermenart im Untersuchungsgebiet.

Auf Fläche E ist die Familie der Cunoniaceae als dominant anzusehen, sie stellt fast 25 % aller Bäume, wovon fast 80 % aller Cunoniaceae auf die Art *Weinmannia loxensis* entfallen. Daneben sind noch Clusiaceae recht stark vertreten.

### **3 MATERIAL UND METHODEN**

#### **A.1 Auswahl der untersuchten Baumindividuen**

Auswahlkriterien für die Untersuchungsflächen waren vergleichbare Inklinaton und Exposition. Die Flächen wiesen eine Mindestgröße von 20 m x 20 m auf, die beiden untersten Flächen wurden aufgrund der Vegetationsstruktur größer angelegt (ca. 20 m x 50 m). Auf jeder Fläche wurden 2003 von MOSER (pers. Mitteilung) alle Bäume mit einem BHD < 10 cm aufgenommen (ca. 80 pro Fläche), wovon pro Untersuchungsfläche 15-20 Baumindividuen für diese Arbeit ober- wie unterirdisch beprobt wurden.

Pro Untersuchungsfläche wurde ein Spektrum der drei für die Höhenlage charakteristischen Baumarten ausgewählt. Von diesen Arten wurden nach Möglichkeit drei verschiedene Individuen beprobt. Neben den häufig vorkommenden Arten wurden auch weniger häufige Arten beprobt (zum Teil ohne Zuordnung zu Familien oder Gattungen).

Eine genauere Auflistung der untersuchten Baumarten ist dem Anhang zu entnehmen.

#### **A.2 Probennahme und Lagerung**

##### **3.2.1 Beprobung des Blatt- und Zweigmaterials**

Geerntet wurden oberste Sonnenblätter mit dem dazugehörigen, etwa 15 cm langen, unverzweigten Zweigsegment mit einem Durchmesser von 0,5 cm bis 1 cm. Die Zweigproben wurden mit einer handelsüblichen Astschere entnommen, welche zusammengesteckt eine Länge von ca. 10 m erreichte. Die Zweigproben mit komplettem Blattmaterial wurden vor Ort in Plastiktüten verpackt und im Labor weiter bearbeitet. Pro Untersuchungsfläche wurden 15 bis 20 Individuen beprobt. Wenn möglich, wurden pro untersuchtem Baumindividuum zwei Parallelen geerntet, lediglich auf Fläche C wurde jeder Baum nur einmal beprobt. Teilweise musste aufgrund von Transportschäden oder anderen Gründen auf den übrigen Flächen bei gewissen Individuen ebenfalls auf die Parallele verzichtet werden.

Die Blätter wurden im Labor nach ersten Untersuchungen für den Transport nach Göttingen 48 h bei 70° C getrocknet, die Zweigsegmente für in Göttingen durchzuführende hydraulische Messungen markiert und in 70 %igem Ethanol gelagert.



### 3.2.2 Entnahme der Wurzelproben

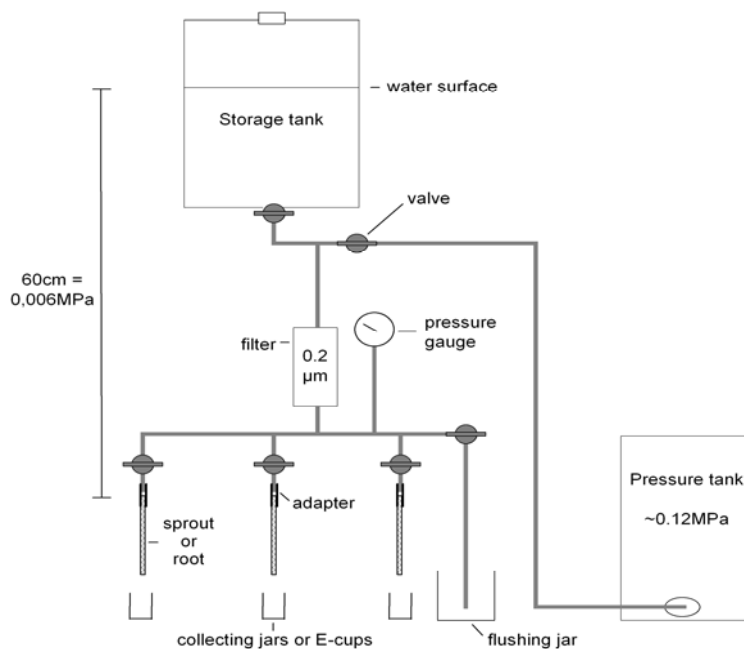
Von jedem beprobtem Baumindividuum wurde versucht, dazu gehörende Feinwurzeln zu ernten. Dies gelang nicht immer. Teilweise war es nicht möglich, von einem Baum ausgehend die Grobwurzel bis in den Bereich der Feinwurzeln zu verfolgen. Lediglich bei Fläche C liegen von jedem beprobten Baumindividuum dazu gehörende Feinwurzeln vor. Bei Fläche A konnten nach Beprobung der Feinwurzeln teilweise keine dazugehörigen Zweigproben geerntet werden, die Bäume waren zu hoch für die Astschere. Auf Fläche B wurden aufgrund von logistischen Schwierigkeiten keine Feinwurzeln beprobt.

Parallel zu den Zweigproben wurde ein unverzweigtes Wurzelsegment mit einem Durchmesser  $< 2$  mm für hydraulische Messungen benötigt. Vor Ort lagen die Durchmesser der beprobten Wurzelstränge jedoch meist zwischen 2-5 mm, um ein unverzweigtes Wurzelsegment für die Messung erhalten zu können. Das 10 cm lange Wurzelsegment wurde von dem restlichen endständigen Wurzelstrang, welcher zuvor quantitativ freigelegt worden war, getrennt und in 70 %igem Ethanol gelagert. Der endständige Wurzelstrang wurde separat in Plastiktüten bei  $-10^{\circ}$  C gelagert, um im Labor in Göttingen die komplette Oberfläche bestimmen zu können.

### A.3 Messung der maximalen hydraulischen Leitfähigkeit

Zur Bestimmung der maximalen axialen hydraulischen Leitfähigkeit von den gewonnenen Zweig- und Wurzelsegmenten wurde die Durchflussmethode nach SPERRY et al. (1988) eingesetzt. Das Messprinzip beruht darauf, dass der Wasserfluss im Xylem einer Pflanze analog zum elektrischen Strom gemäß dem Ohmschen Gesetz formuliert werden kann (VAN DEN HONERT 1948, RICHTER 1973).

Die Messapparatur für diese Methode besteht aus einem blasenfrei mit Wasser gefüllten Schlauchsystem, durch das die Segmente mit einem 60 cm höher stehenden Vorratsgefäß verbunden sind, was einem hydrostatischen Druck von 6 kPa entspricht. Um emboliebedingte Gasblasen aus dem Xylem zu entfernen, wurde eine Verbindung zu einem Druckgefäß ( $0.12 - 0.14$  MPa = 1.2 - 1.4 bar) angelegt. Die Durchflussrate wurde gravimetrisch mit einem Auffanggefäß unter dem Segment ermittelt (Abb. 3-1).



**Abb. 3-1:** Aufbau der Messapparatur zur Bestimmung der hydraulischen Leitfähigkeit nach SPERRY et al. (1988) nach REWALD (pers. Mitteilung).

Um eine Austrocknung des Xylems zu verhindern, wurden die zu untersuchenden Segmente erntefrisch bis zur Untersuchung in 70 %igen Ethanol gelagert.

Im Labor wurden die Segmente zuerst mehrere Tage gewässert, um sämtliches Ethanol zu verdrängen. Anschließend wurden die Segmente unter Wasser auf etwa 5 cm Länge zurück geschnitten, die Schnittflächen wurden mit einem Skalpell nachbearbeitet. Das Segment wurde entsprechend der natürlichen Fließrichtung blasenfrei an die Apparatur angeschlossen, Zweigsegmente dementsprechend mit der oberen Seite nach unten, Wurzeln mit dem proximalen Ende nach unten. Der Abstand zwischen oberem Ende des Segments und dem Wasserspiegel im Vorratsbehälter betrug in den überwiegenden Fällen 60 cm, Abweichungen wurden notiert.

Zur Messung der maximalen hydraulischen Leitfähigkeit wurde das Segment zuerst fünf Minuten mit einem Druck von 0,12 bis 0,14 MPa gespült, um eventuell vorhandene Embolien sowie restliches Ethanol zu beseitigen. Anschließend wurde das bei einem hydrostatischen Druck von 0,006 MPa (bzw. genaue Höhe der Wassersäule) für fünf Minuten durch das Segment fließende Wasser aufgefangen und quantitativ bestimmt. Dieser Vorgang wurde dreimal wiederholt.

#### A.4 Bestimmung der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit

Neben der empirischen axialen hydraulischen Leitfähigkeit des Xylems, welche direkt gemessen werden kann, lässt sich auch die theoretische hydraulische Leitfähigkeit berechnen, um die maximale Wasserdurchflussrate durch ein Zweig- oder Stammsegment zu ermitteln.

### 3.4.1 Berechnungsprinzip

Der Wasserfluss durch leitende Gefäße (Tracheen und Tracheiden) kann auf Grund ihrer Geometrie mit dem Fluss durch Kapillaren verglichen werden (ZIMMERMANN 1983, LÖSCH 2001). Daher ergibt sich aus der Umformulierung der allgemeinen Flussgleichung in das HAGEN-POISEUILLESche Gesetz, welches den Wasserstrom durch röhrenförmige kapillare Leiter beschreibt, und durch Vereinfachung folgende Gleichung für die theoretische Wasserleitfähigkeit ( $k_h^{theor}$ ) des Wassers:

$$k_h^{theor} = \frac{\pi \sum r^4}{8 \eta} [m^4 MPa^{-1} s^{-1}] \quad (\text{Gl. 3-1, aus LÖSCH 2001})$$

$r$  = Radius [m]

$\eta$  = Viskosität (für reines Wasser bei 20° C =  $10^{-3}$  Pa s) [Pa s = N s m<sup>-2</sup>]

In die Formel fließt neben dem Radius die Viskosität des Wassers mit ein, welche standardmäßig für 20° C reines Wasser verwendet wird. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde berücksichtigt, dass die Temperatur mit zunehmender Meereshöhe deutlich abnimmt. Anhand folgender Formel wurde die spezifische Viskosität  $\eta$  für die jeweilige Fläche anhand der Jahresmitteltemperatur berechnet:

$$\eta = 498,36 + \exp(-0,0472 \cdot (Temp - 151,95)) [\mu Pa s] \quad (\text{Gl. 3-2})$$

**Tab. 3-1:** Viskosität des Wassers bezogen auf die jeweilige Jahresmitteltemperatur der Untersuchungsflächen

	Meereshöhe [m ü.M.]	Jahresmitteltemperatur [° C]	Viskosität $\eta$ [ $10^{-3}$ Pa s]
Fläche A	1050	19,4	1,019583
Fläche B	1540	17,5	1,068487
Fläche C	1890	15,7	1,119042
Fläche D	2380	13,2	1,196780
Fläche E	3060	9,4	1,333986

Da der Radius in der vierten Potenz in die Formel zur Berechnung der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit einfließt, leiten große Gefäße dementsprechend ungleich mehr als kleine. So wird ein Gefäß mit einem Radius von 1 eine relative Flussrate von 1 haben, ein Gefäß mit einem Radius von 4 wiederum eine relative Flussrate von 256 (ZIMMERMANN 1983, LÖSCH 2001). Daraus folgt, dass geringe Messfehler schon enorme Auswirkung auf die errechnete theoretische hydraulische Leitfähigkeit haben können. Daher muss bei der Radiusermittlung beachtet werden, dass Gefäße meist nicht kreisrund, sondern eher oval sind. Um dem zu entsprechen, wurden sowohl der radiale wie auch der tangentielle Radius ermittelt und zwischen beiden Radien gemittelt.

Zum anderen muss beachtet werden, dass es sich bei wasserleitenden Gefäßen nicht um ideale Kapillare handelt. Beim Fluss durch Zweig und Wurzel sind Übergänge zwischen

den einzelnen Gefäßen zu überwinden, die Gefäßwände sind nicht eben und es können Gasembolien vorhanden sein, welches zu Abweichungen der theoretischen von der empirischen hydraulischen Leitfähigkeit führen kann (LÖSCH 2001). Da es sich bei den vorliegenden Zweig- und Wurzelsegmenten jedoch ausschließlich um junge Triebe handelt, wird davon ausgegangen, dass die gesamte Xylemfläche noch leitend ist, Embolien werden dementsprechend ausgeschlossen.

Zur Berechnung der flächenspezifischen hydraulischen Leitfähigkeit, kurz „spezifische Leitfähigkeit“ ( $k_s$ ), wird  $k_h$  durch die ermittelte Xylemquerschnittsfläche ( $A_{Xylem}$  [ $m^2$ ]) geteilt:

$$k_s^{theor} = \frac{k_h^{theor}}{A_{Xylem}} [m^2 MPa^{-1} s^{-1}] \quad (\text{Gl. 3-3, aus LÖSCH 2001})$$

Teilt man  $k_h$  durch die Fläche des versorgten Blattwerks ( $A_{Blatt}$  [ $m^2$ ]), erhält man die „blattflächenspezifische Leitfähigkeit“ (*leaf specific conductivity*, LSC):

$$LSC^{theor} = \frac{k_h^{theor}}{A_{Blatt}} [m^2 MPa^{-1} s^{-1}] \quad (\text{Gl. 3-4, aus LÖSCH 2001})$$

### 3.4.2 Herstellung der Querschnitte

Die Bearbeitung und mikroskopische Untersuchung der Zweig- und Wurzelsegmente erfolgte in Zusammenarbeit mit der Abteilung Holzstruktur- und Eigenschaften des Instituts Holzbiologie und Holzschutz an der Bundesforschungsanstalt für Holz- und Forstwirtschaften (BFH) in Hamburg-Bergedorf.

Die mit 70 %igem Ethanol getränkten Zweig- und Wurzelsegmente wurden vor der weiteren Bearbeitung eine Woche in ein Wasserbad gelegt, um sämtliches Ethanol zu verdrängen. Um etwa 10-20  $\mu m$  dünne Querschnitte für die weitere Analyse herzustellen, wurden der Großteil der Zweigsegmente anschließend auf etwa 3-5 cm zurück geschnitten und mit einem Schlittenmikrotom (American Optical, Scientific Instruments, Buffalo N.Y.) bearbeitet. Sämtliche Querschnitte wurden in Ethanol gebadet und anschließend in handelsüblichem Euparal (Firma Chroma, Münster), einem Kunstharz mit fast idealen Brechungsindex für Dauerpräparate, eingebettet und anschließend eine Woche bei 50° C getrocknet.

Einige der Zweigsegmente und sämtliche Wurzelsegmente konnten, aufgrund der Größe oder da das Material zu weich war, nicht ohne weitere Bearbeitung geschnitten werden, was eine Einbettung in PEG (Polyethylenglycol, Firma Merck Schuchardt, Hohenbrunn) erforderlich machte: Verwendet wurde PEG Typ 2000. Das PEG wurde bei 50° C geschmolzen und über die Proben, welche in mit Glycerin angefeuchteten

Metallschalen platziert wurden, gegossen. Nach Abkühlung und Erhärtung des PEG wurden die Metallschalen kurz über einem Bunsenbrenner erhitzt, um den PEG-Block herauslösen zu können.

Zum Schneiden der in PEG eingelegten Proben wurde auf die Oberfläche des PEG ein Streifen Tesafilm geklebt, womit der Schnitt abgenommen wurde. Durch Waschen in Wasser wurde das PEG aufgelöst, auf dem Tesafilmstreifen blieb nur der Querschnitt übrig, welcher in Ethanol vom Tesafilm gelöst werden konnte.

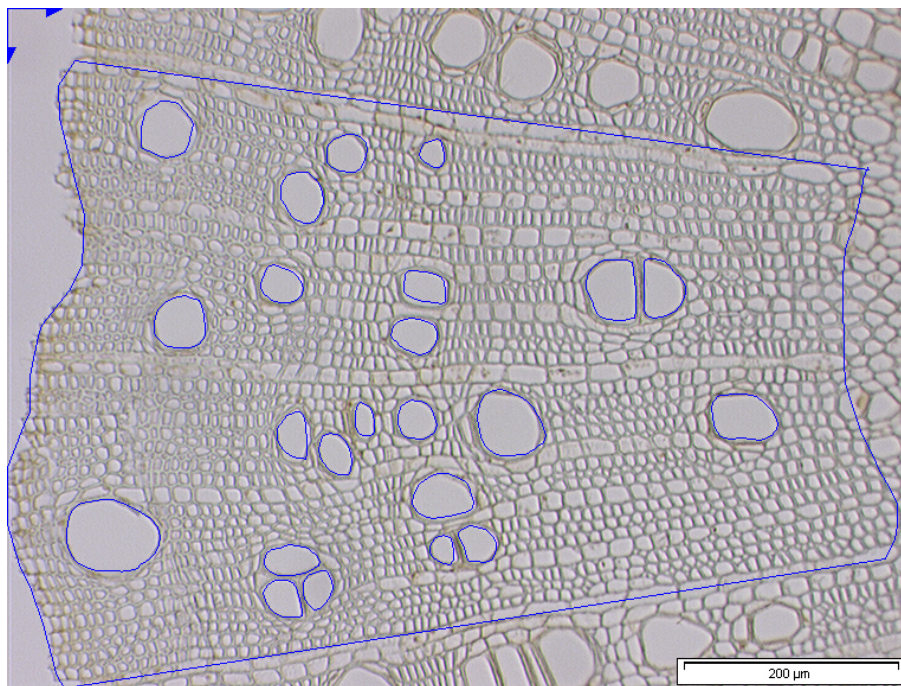
### 3.4.3 Mikroskopische Analyse

Ziel der mikroskopischen Untersuchungen war die Bestimmung aller Xylemgefäßflächen einer definierten Querschnittsfläche, um anhand der mittleren Radien die theoretische hydraulische Leitfähigkeit unter Anwendung obiger Formeln zu berechnen und diese auf den gesamten Querschnitt der Zweig- und Wurzelsegmente hochrechnen zu können. Zum Einsatz kam ein Olympus AX 70 Forschungsmikroskop zusammen mit der Bildanalyse-Software *analySIS Pro 5.0* (Soft Imaging Systems).

Vermessen werden sollten sowohl Tracheen und Tracheiden, was die Messung bei verschiedenen Vergrößerungen notwendig machte. Um auf die gesamte Xylemquerschnittsfläche hochrechnen zu können, wurde bei 200-facher Vergrößerung ein kleines Kreissegment des gesamten Querschnitts komplett vermessen, um vor allem die Tracheiden zu erfassen. Bei 100-facher (Abb. 3-2) bzw. 40-facher Vergrößerung wurden lediglich Gefäße mit einem Radius von ca.  $> 15 \mu\text{m}$  vermessen, welche den Hauptanteil an der hydraulischen Leitfähigkeit stellen, weshalb die hier gewählte Fläche etwa 10-mal so groß ist wie bei der 200-fachen Vergrößerung.

Pro Querschnitt wurden so mehrere Einzelflächen bei den verschiedenen Vergrößerungen vermessen, um repräsentativ auf die gesamte Xylemquerschnittsfläche hochrechnen zu können. Die Anzahl der untersuchten Einzelflächen variierte von Querschnitt zu Querschnitt auf Grund morphologischer Unterschiede. In der Regel wurden bei den Zweigquerschnitten bei 200-facher Vergrößerung vier bis fünf Einzelflächen vermessen, bei 100-facher Vergrößerung drei (Abb. 3-2). Lediglich bei Fläche A wurden bei einigen Individuen auch Messungen bei 40-facher Vergrößerung durchgeführt. Die gesamte Xylemquerschnittsfläche wurde aus kumulativen Einzelmessungen bei 20-facher Vergrößerung ermittelt.

Bei den Wurzelquerschnitten wurde eine ähnliche Anzahl an Einzelflächen vermessen, wobei jedoch auf Grund der viel kleineren Durchmesser der Wurzelproben die Einzelmessungen bei 100-facher Vergrößerung fast den gesamten Querschnitt abdeckten, zur Ermittlung der gesamten Xylemquerschnittsfläche genügte eine Messung bei 20- oder 40-facher Vergrößerung.



**Abb. 3-2:** Kreissegmentmessung eines Zweigquerschnitts bei 100-facher Vergrößerung (A77).

Im Anhang werden weitere Abbildungen der Querschnitte bei verschiedenen Vergrößerungen illustriert.

### **A.5 Stomatadichte und Stomatagröße**

Zur mikroskopischen Zählung und Vermessung der Stomata wurden vor Ort von den frisch geernteten Zweigen drei unbeschädigte, vitale Blätter ausgewählt.

Von der Blattunterseite wurde im Regelfall mit handelsüblichem klarem Nagellack Lackabzüge angefertigt, um Negativabdrücke der Stomata zu erhalten. Nach 12 h Trockenzeit konnten diese komplett vom Blatt abgezogen werden.

Beprobt wurde der Blattsektor neben der Mittelrippe bis zur Blattaußenseite im mittleren Bereich, bei einigen Arten ließ sich das Verfahren aufgrund der geringen Blattgröße so jedoch nicht anwenden; hier wurde das gesamte Blatt beprobt.

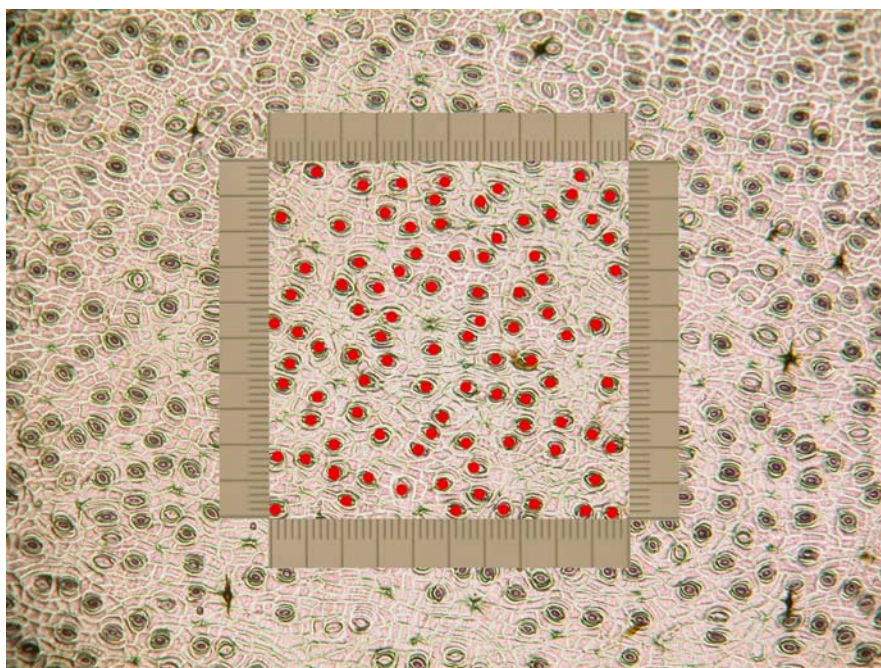
Pro Blatt wurden zwei bis drei Lackabzüge angefertigt, wovon der qualitativ Beste für die Untersuchung ausgewählt wurde. Auf Plot C (1890 m ü. M.) konnten von mehr als der Hälfte der beprobten Bäume keine Lackabzüge angefertigt werden. Die Blätter dieser Bäume wiesen eine extrem starke Behaarung auf der Blattunterseite auf, welches die Ablösung eines intakten Abzuges unmöglich machte. So konnten von 18 beprobten Individuen lediglich 7 bearbeitet werden.

Zur Messung der Stomatadichte vor Ort wurde ein unübliches Verfahren angewendet. Von den Lackabzügen wurden bei 100-facher Vergrößerung digitale Fotos angefertigt, durch Verwendung eines Objektmikrometers war eine definierte Größe gegeben. Zum Einsatz kam ein Zeiss Axiolab Mikroskop mit angeschlossener Nikon Coolpix 5000



Digitalkamera und die Bildbearbeitungs-Software Adobe Photoshop 6.0 (Adobe Systems Incorporated).

Anhand des abgelichteten Maßstabs wurde mit Adobe Photoshop ein Rahmen bekannter Größe (0,5 mm Kantenlänge) mit transparentem Hintergrund erstellt, welches über die zu vermessende Aufnahme gelegt wurde (Abb. 3-3). Alle in diesem Rahmen befindlichen Stomata wurden gezählt und anschließend auf eine Blattfläche von 1 mm<sup>2</sup> hochgerechnet.



**Abb. 3-3:** Messung der Stomatadichte bei 100-facher Vergrößerung (B24).

Zur Vermessung der Stomatagröße wurde die Bildanalyse-Software CIAS 2.0 (Jandel Scientific) verwendet. Pro untersuchten Zweig wurde ein digitalisierter Lackabzug ausgewählt und 20 Messungen der Länge der Stomata durchgeführt.

## **A.6 Blattmasse, Blattgröße und spezifische Blattfläche**

Vor Ort auf der ECSF wurden alle Blätter der geernteten Zweige mit der Bildbearbeitungs-Software Adobe Photoshop 6.0 (Adobe Systems Incorporated) mit 150 dpi und einer Referenzgröße eingescannt und gezählt. Anschließend wurden die Blätter 48 h bei 70° C getrocknet und gewogen, um die Blattmasse zu bestimmen. Im Labor in Göttingen wurde das getrocknete Blattmaterial in einer Schwingmühle gemahlen, um daran anschließende Analysen der Inhaltsstoffe durchführen zu können (s.u.).

Später wurden die Blattflächen der eingescannten Blätter mit Hilfe der Bildanalyse-Software WinFOLIA 2001a (Régent Instruments Inc., Kanada) ermittelt. Aus diesen Daten konnte die mittlere Blattgröße aller Blätter pro Zweig bestimmt werden. Dazu

wurde die Gesamtblattfläche eines Zweiges durch die Blattzahl geteilt. Weiter wurde die maximale Einzelblattfläche pro Zweig und somit pro Baumindividuum bestimmt und pro Fläche gemittelt.

Aus den mittleren Blattflächen und Trockengewichten konnte die spezifische Blattfläche (*specific leaf area*, SLA [ $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ]) ermittelt werden.

### A.7 Wurzelmasse, Wurzelgröße und spezifische Feinwurzeloberfläche

Die gesamte Wurzeloberfläche wurde mit der Bildanalyse-Software WinRHIZO 2003b (Régent Instruments Inc., Kanada) gemessen. Anschließend wurden die Wurzeln 48 h bei 70° C getrocknet und danach gewogen. Aus dem Verhältnis von Wurzeloberfläche zu Wurzelgewicht wurde die spezifische Feinwurzeloberfläche (*specific root area*, SRA [ $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ]) ermittelt.

### A.8 Kohlenstoff-, Stickstoffgehalt und C/N-Verhältnis der Blätter

Die Bestimmung der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte erfolgte gaschromatographisch. Zum Einsatz kam der CNS-Elementaranalysator vario EL III (Elementaranalysesysteme GmbH, Hanau), welcher nach dem Prinzip der katalytischen Rohrverbrennung unter Sauerstoffzufuhr und hohen Temperaturen arbeitet. Als Standard für Kohlenstoff und Stickstoff diente Acetanilid ( $\text{C}_8\text{H}_9\text{NO}$ ).

In der Apparatur werden die Kapseln mit dem gemahlenem Probenmaterial in einem Verbrennungsrohr bei 950° C unter Zugabe von Sauerstoff und durch Katalyse mit Kupferoxid, Bleichromat und Ceroxid vollständig verbrannt. Von den entstehenden Gasen, vor allem  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{NO}_x$  und  $\text{H}_2\text{O}$ , werden die Stickoxide zu  $\text{N}_2$  reduziert. Anschließend wird das Wasser herausgefangen (hygroskopisches Magnesiumperchlorat). Als letztes werden die verbliebenen Gase  $\text{CO}_2$  und  $\text{N}_2$  in einer Chromatographiesäule getrennt und über einen Wärmeleitfähigkeitsdetektor ihre relative Menge gemessen. Die Werte werden über Peakflächen integriert und aufgezeichnet.

Zur Berechnung der tatsächlichen C- und N-Gehalte diente folgende Formel:

$$\text{Gehalt C bzw. N} = \frac{1000 \cdot (a - b) \cdot d \cdot 0,711}{c \cdot (f - b \cdot i)} \left[ \frac{\text{mmol}}{\text{g}} \right] \quad (\text{Gl. 3-5})$$

a = Fläche des Messwert-Peaks für C bzw. N (FE)

b = Fläche des Blindwert-Peaks für C bzw. N (FE) = Leer

c = Molmasse von C bzw. N [ $\text{g mol}^{-1}$ ]

d = eingewogene Menge des Standards für C bzw. N [mg]

f = Fläche des Messwerts für den Standard (FE) = Acetanilid

i = eingewogene Probenmenge [mg]



## A.9 Bestimmung ausgewählter Kationengehalte der Blätter

Die Bestimmung der Gehalte von Aluminium, Calcium, Eisen, Kalium, Magnesium und Mangan erfolgte mittels Atom-Absorptions-Spektroskopie (AAS). Zum Einsatz kam das AAS vario 6 FL-ED (Analytik Jena).

Für die Messung wurde jede Probe in einem PTFE-Gefäß mit 65 % Salpetersäure (HNO<sub>3</sub>) versetzt und in einer Druckaufschlussapparatur (Loftfield-Analytik, Neu-Eichenberg) für 4 h bei 175° C sauer aufgeschlossen und anschließend wegen der Empfindlichkeit der Meßmethode mit bidestilliertem Wasser verdünnt.

Das Verfahren beruht darauf, dass Metalle im atomaren Zustand elementarspezifisch Licht spezifischer Wellenlänge absorbieren. Die zu untersuchenden Kationen werden mit dem Lösungsmittel einer heißen Flamme zugeführt. In der Flamme werden alle gelösten Kationen und ihre Verbindungen in atomare Elemente überführt. Durch die Flamme wird Licht einer elementspezifischen Wellenlänge geschickt. Durch die Adsorption von Lichtquanten durch die zu messenden Elemente in der Flamme wird die Stärke des Lichtstrahls geschwächt. Diese Schwächung wird photometrisch gemessen. Mittels einer Eichreihe definierter Elementkonzentrationen kann aus der Adsorption auf die Elementkonzentration in der Probe geschlossen werden.

Für die Berechnung der tatsächlichen Kationengehalte wurde folgende Formel verwendet:

$$\text{Gehalt Kation} = \frac{(a - b) \cdot 100000}{d \cdot \text{Molmasse Kation}} \left[ \frac{\mu\text{mol}}{\text{g}} \right] \quad (\text{Gl. 3-6})$$

a = Konz. Probe [mg l<sup>-1</sup>]

b = Konz. Blindwert [mg l<sup>-1</sup>]

d = Einwaage [mg]

V = Volumen Probe = 100ml

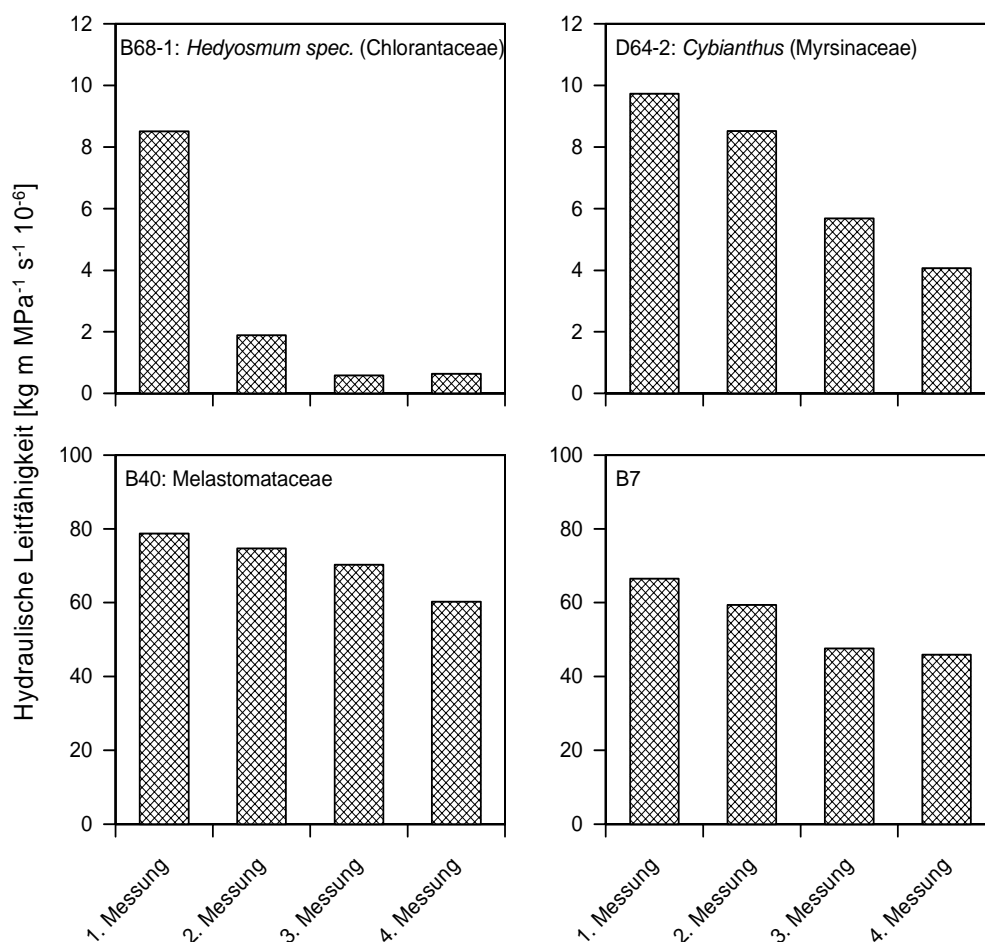
## A.10 Statistik

Von allen erhobenen Daten wurden mit Microsoft Excel 2003 (Microsoft Corp., USA) Mittelwert und Standardfehler berechnet, welcher in sämtlichen Grafiken abgebildet ist. Mit der Graphiksoftware Xact 7.20g (SciLab, Deutschland) wurden lineare Regressionen durchgeführt, um den Korrelationskoeffizienten und das Signifikanzniveau zu berechnen. Weitere statistische Untersuchungen erfolgten mit der Statistiksoftware SAS 8.02 (SAS-Institute, USA). Mit dem Test von SHAPIRO & WILK wurden die vorliegenden Daten auf Normalverteilung untersucht ( $p \leq 0,05$ ). Bei normalverteilten Daten wurde zur Ermittlung der signifikanten Unterschiede der Test nach SCHEFFÉ durchgeführt ( $p < 0,05$ ). Lag keine Normalverteilung vor, mussten nichtparametrische Testverfahren für die weitere Analyse eingesetzt werden. Um signifikante Unterschiede zwischen zwei Stichproben zu ermitteln, wurde dafür der WILCOXON-U-TEST von MANN & WHITNEY ( $p < 0,05$ ) verwendet.

## 4 Ergebnisse

### A.1 Maximale hydraulische Leitfähigkeit

Zur Messung der maximalen Leitfähigkeit nach der Methode von SPERRY et al. (1988) musste zuerst das restliche Ethanol, welches trotz mehrtägigem Wässern der Proben noch vorhanden war, entfernt werden. Dafür wurde die zu messende Probe blasenfrei in ein Schlauchsystem eingesetzt und mit einem Druck von 1 bar durchgespült. Nach dem Spülen hätten alle vorhandenen Gasembolien beseitigt sein sollen, sowie sämtliches evt. noch vorhandene Ethanol. Zur Absicherung wurden die Proben mehrmals gespült, nach jedem Spülvorgang hätte sich die Durchflussrate erhöhen sollen, bis ein Maximum erreicht wurde.



**Abb. 4-1:** Ergebnisse von vier Messungen der maximalen hydraulischen Leitfähigkeit nach SPERRY et al. (1988). Probenkürzel der Baumindividuen, Familie und, wenn vorhanden, Art sind in der jeweiligen Graphik angegeben. Von Probe B7 liegt noch keine Bestimmung vor. Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achsen.

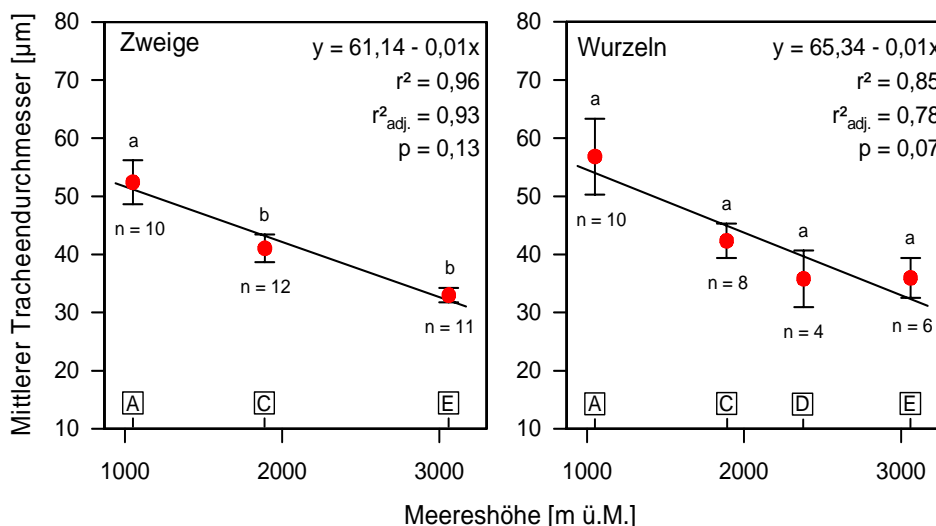
Bei den bearbeiteten Proben wurde genau das Gegenteil festgestellt (Abb. 4-1). Nach jedem Spülvorgang sank die Durchflussrate, das Maximum wurde meistens bei der

ersten Messung erzielt. Daher war eine Messung der maximalen Leitfähigkeit nicht möglich. Der Grund hierfür liegt im hohen Harzgehalt der bearbeiteten Proben, vor allem bei den Arten *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae) und *Hedyosmum spec.* (Chlorantaceae), wobei *Hedyosmum spec.* die größten Harzkanäle aufweist (siehe Anhang). SOBRADO (2003) musste bei verschiedenen Baumarten Venezuelas feststellen, dass auf Grund des hohen Harzgehaltes dieser Arten die Gefäße ebenfalls durch Spülen mit der Zeit verstopften, er beschränkte sich daraufhin auf die Messung der aktuellen Leitfähigkeit. Diese wird lediglich mit einem Druck von 0,06 bar durchgeführt. Bei einem so geringen Druck scheint der hohe Harzgehalt der Proben nichts auszumachen. Bei der vorliegenden Untersuchung mag die Lagerung der Proben in Ethanol diesen Effekt noch verstärkt haben, evt. ist das Harz dadurch noch leichter in die Gefäße gelangt. Da SOBRADO (2003) jedoch seine Proben direkt in Wasser gelagert und umgehend gemessen hat, kann die Lagerung in Ethanol lediglich einen verstärkenden Effekt gehabt haben, zu vermeiden wäre eine Verstopfung nicht gewesen.

## A.2 Theoretische hydraulische Leitfähigkeit

### 4.2.1 Mittlerer Tracheendurchmesser

Mit zunehmender Meereshöhe verkleinert sich der mittlere Tracheendurchmesser der Zweige von Fläche A mit 52,4  $\mu\text{m}$  auf 33,0  $\mu\text{m}$ . Bei den Wurzeln ist ebenfalls eine Abnahme von Fläche A zu Fläche E von 56,8  $\mu\text{m}$  auf 36,0  $\mu\text{m}$  festzustellen.

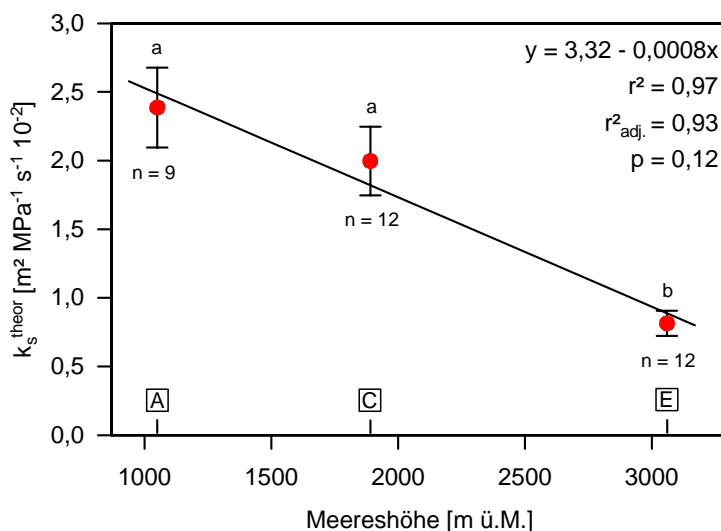


**Abb. 4-2:** Mittlerer Tracheendurchmesser der Zweige und Wurzeln in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, Signifikanztest nach Scheffé ( $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöhenangaben eingefügt.

## 4.2.2 Spezifische Leitfähigkeit

### Zweige

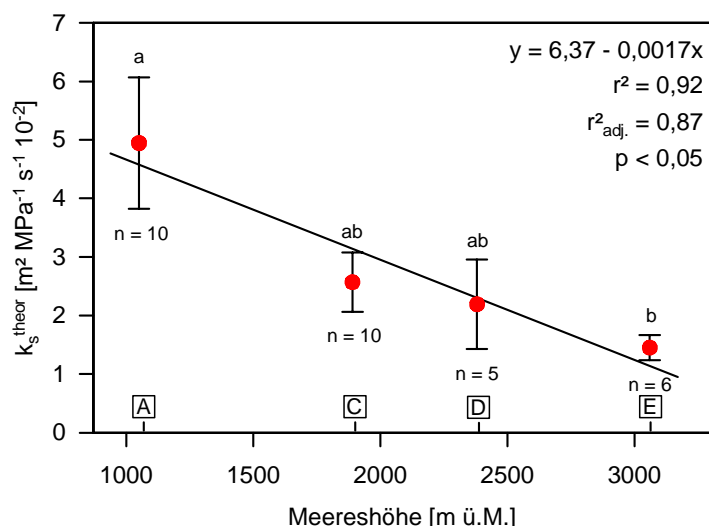
Im Verlauf des Höhengradienten nimmt die theoretische spezifische Leitfähigkeit  $k_s^{\text{theor}}$  der untersuchten Baumzweige von Fläche A mit einem Wert von  $2,3 \cdot 10^{-02} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  zu Fläche E mit  $0,8 \cdot 10^{-02} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  um mehr als den Faktor zwei signifikant ab (Abb. 4-3).



**Abb. 4-3:** Theoretische spezifische Leitfähigkeit ( $k_s^{\text{theor}}$ ) der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, Signifikanztest nach Scheffé ( $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöhenangaben eingefügt.

### Wurzeln

Auch bei den Wurzelproben sinkt die theoretische spezifische Leitfähigkeit  $k_s^{\text{theor}}$  mit zunehmender Meereshöhe (Abb. 4-4). Von Fläche A mit einem Wert von  $4,9 \cdot 10^{-02} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  nimmt  $k_s^{\text{theor}}$  zur Fläche E signifikant um mehr als die Hälfte auf  $1,5 \cdot 10^{-02} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  ab. Anders als die Leitfähigkeit der Zweige nimmt die Wurzeleitfähigkeit am stärksten im unteren Teil des Höhengradienten ab. Außerdem fällt auf, dass die gemessenen Werte der theoretischen spezifischen Leitfähigkeit  $k_s^{\text{theor}}$  der Wurzeln deutlich höher sind als bei den Zweigen.

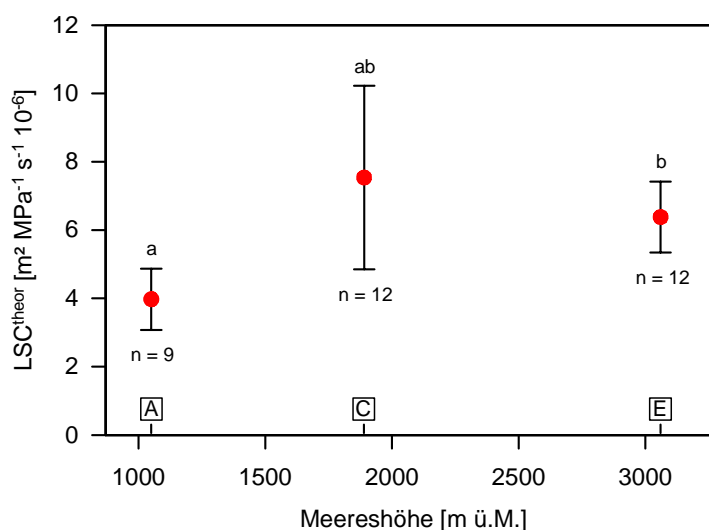


**Abb. 4-4:** Theoretische Spezifische Leitfähigkeit ( $k_s^{\text{theor}}$ ) der Wurzelproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der nichtlinearen Regression sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöhenangaben eingefügt.

### 4.2.3 Flächenspezifische Leitfähigkeit

#### Zweige

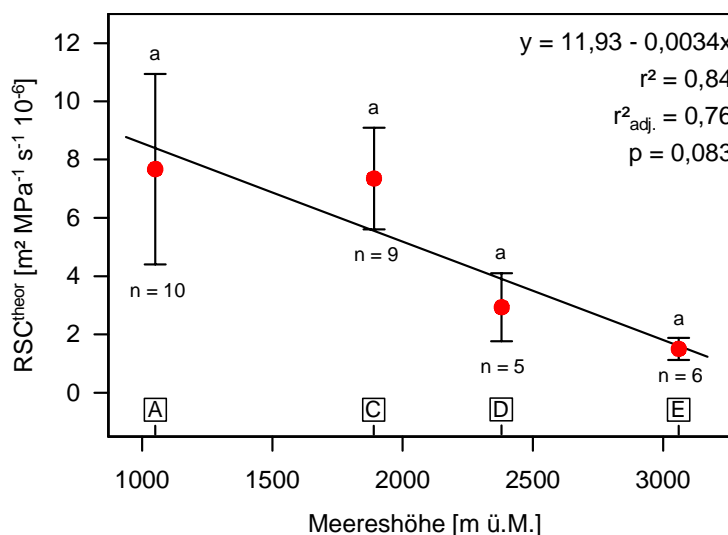
Die theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit (*leaf specific conductivity*,  $LSC^{\text{theor}}$ ) der Zweigproben steigt im Gegensatz zur theoretischen spezifischen Leitfähigkeit  $k_s^{\text{theor}}$  mit der Meereshöhe an (Abb. 4-5): Bei Fläche A liegt der Wert für  $LSC^{\text{theor}}$  bei  $3,9 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$  und steigt bis Fläche C und E auf Werte um  $7,0 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ . Ein signifikanter Unterschied besteht zwischen den mittleren blattflächenspezifischen Leitfähigkeiten der Flächen A und E.



**Abb. 4-5:** Theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit ( $LSC^{\text{theor}}$ ) der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöhenangaben eingefügt.

### Wurzeln

Die theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit (*root specific conductivity*,  $RSC^{\text{theor}}$ ) sinkt mit zunehmender Meereshöhe deutlich (Abb. 4-6): Bei Fläche A liegt der Wert für  $RSC^{\text{theor}}$  bei  $7,7 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und fällt bis Fläche E auf  $1,5 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$  ab. Jedoch konnten aufgrund der geringen Stichprobenzahlen diese Unterschiede statistisch nicht gesichert werden.



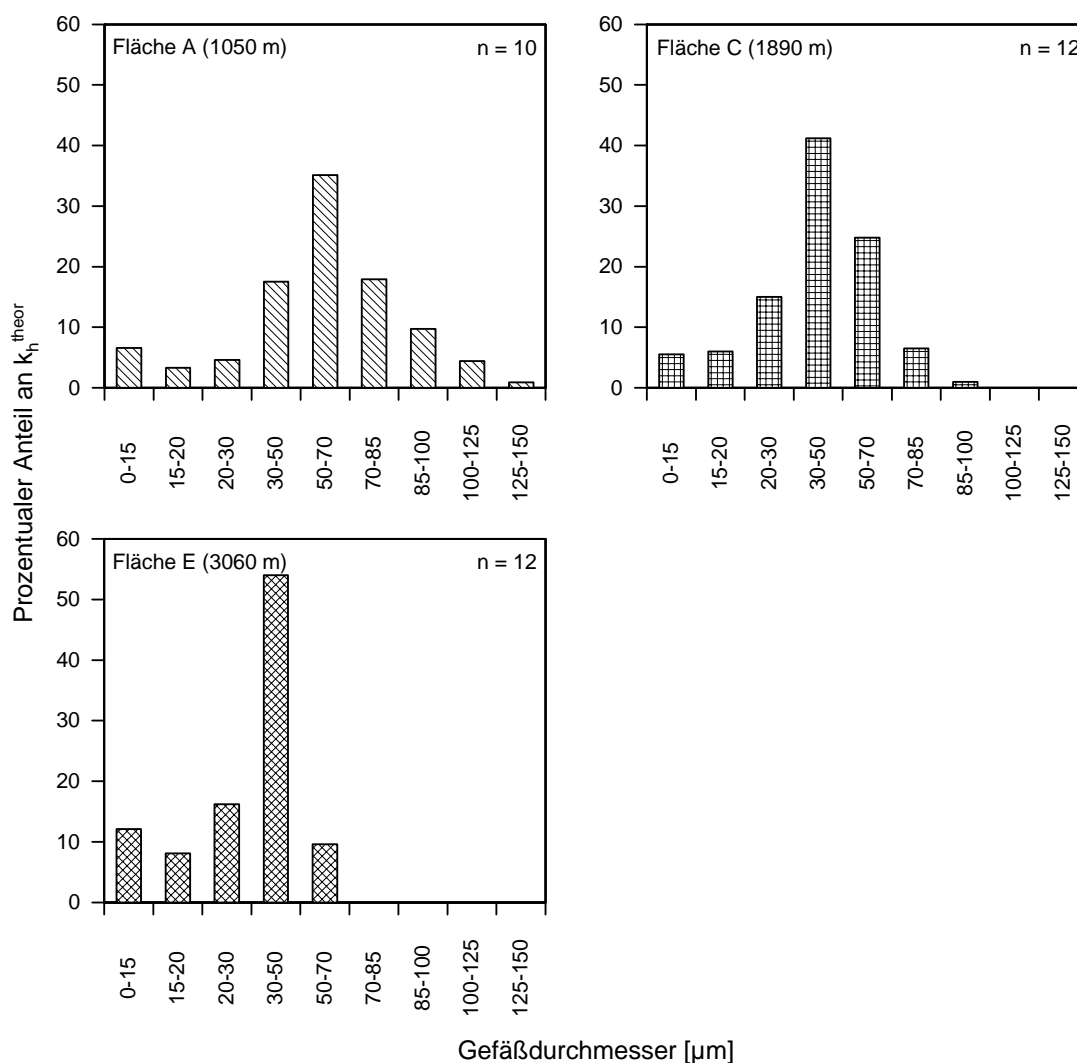
**Abb. 4-6:** Theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit ( $RSC^{\text{theor}}$ ) in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

#### 4.2.4 Prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten Leitfähigkeit

##### Zweige

Der Anteil der jeweiligen Gefäßdurchmesser an der gesamten theoretischen Leitfähigkeit der Zweigproben unterscheidet sich zwischen den verschiedenen Flächen unterschiedlicher Meereshöhe. So nimmt der prozentuale Anteil großer Gefäße an der gesamten theoretischen Leitfähigkeit mit zunehmender Meereshöhe ab, wohingegen der prozentuale Anteil kleiner Gefäße zunimmt (Abb. 4-7): Bei den Zweigproben der Fläche A gehen 68 % der gesamten theoretischen Leitfähigkeit auf Gefäße mit einem Durchmesser  $> 50 \mu\text{m}$  zurück, während es bei Fläche C nur noch 32 %, bei Fläche E lediglich 10 % sind. Dementsprechend steigt der Anteil von Gefäßen mit einem Durchmesser  $< 30 \mu\text{m}$  an der gesamten Leitfähigkeit von Fläche A mit 15 % über Fläche C mit 27 % bis zur Fläche E mit 36 % deutlich an. Der höchste Anteil an der theoretischen Leitfähigkeit wird bei Fläche A von der Gefäßklasse  $50-70 \mu\text{m}$  mit 35 %, bei Fläche C mit 27 % bis zur Fläche E mit 36 % deutlich an.

bei Plot C von der Gefäßklasse 30-50  $\mu\text{m}$  mit 41 % wie auch bei Fläche E von der Gefäßklasse 30-50  $\mu\text{m}$  mit 54 % gestellt. Auch ist zu beobachten, dass mit der Meereshöhe eine Reduktion der maximalen festzustellenden Gefäßgröße eintritt: Auf Fläche C fehlen Gefäßdurchmesser von  $> 100 \mu\text{m}$ , die auf Fläche A noch festzustellen sind, auf Fläche E liegen nur Gefäßdurchmesser  $< 70 \mu\text{m}$  vor.

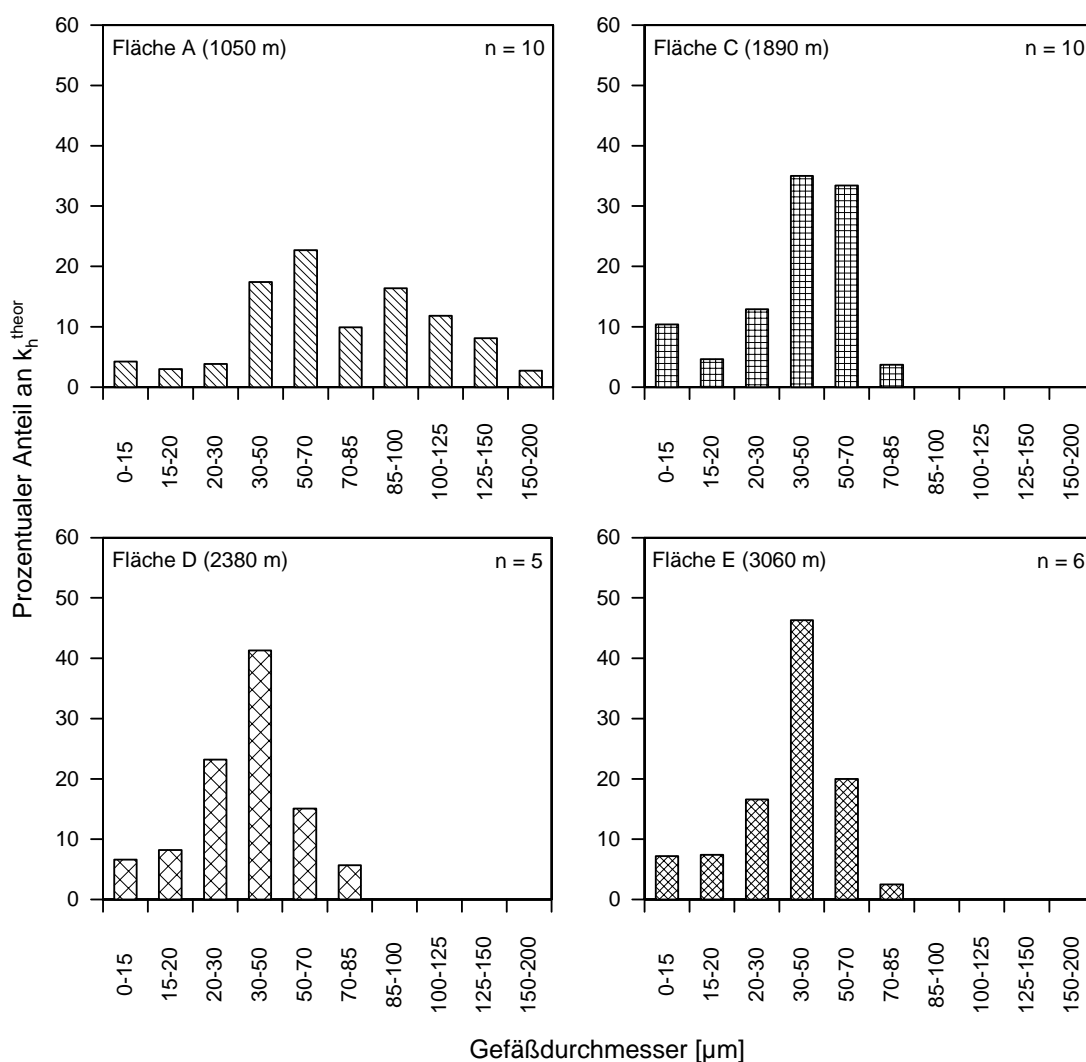


**Abb. 4-7:** Mittlerer prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit ( $k_h^{\text{theor}}$ ) der Zweigproben von Fläche A, Fläche C und Fläche E. Die Stichprobengröße  $n$  ist in der Graphik angegeben.

### Wurzeln

Bei den Wurzelproben nimmt der Anteil größerer Gefäße an der gesamten theoretischen Leitfähigkeit mit zunehmender Meereshöhe ebenfalls ab, der Anteil kleinerer Gefäße nimmt wie bei den Zweigen zu (Abb. 4-8). Der Anteil der Gefäße mit einem Durchmesser  $> 50 \mu\text{m}$  an der gesamten theoretischen Leitfähigkeit beträgt auf Fläche A 72 %, auf Fläche C 37 %, auf Fläche D 21 % und auf Fläche E 23 %. Bei der Gefäßklasse mit einem Durchmesser  $< 30 \mu\text{m}$  liegt der Anteil auf Fläche A bei 11 %, auf Fläche C bei 28 %, auf Fläche D bei 38 % und auf Fläche E bei 31 %. Bei Fläche A

haben Gefäße mit einem Durchmesser von 50-70  $\mu\text{m}$  mit 23 % den höchsten prozentualen Anteil an der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit, bei Fläche C Gefäße mit einem Durchmesser von 30-50  $\mu\text{m}$  mit 35 % wie auch bei Fläche D und E mit 41 % bzw. 46 %. Eine Reduktion der maximalen Gefäßgröße mit zunehmender Meereshöhe konnte lediglich zwischen der untersten Fläche A mit Gefäßen < 200  $\mu\text{m}$  und den drei höher gelegenen Flächen festgestellt werden, die jeweils maximale Gefäßdurchmesser < 85  $\mu\text{m}$  erreichen. Die bei Fläche A festgestellten maximalen Gefäßdurchmesser der Wurzeln liegen mit < 200  $\mu\text{m}$  sogar deutlich über denen der Zweige. Beim direkten Vergleich des Anteils der jeweiligen Gefäßklassen an der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit von Zweigen und Wurzeln ist kein deutlicher Unterschied festzustellen.



**Abb. 4-8:** Mittlerer prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit ( $k_h^{theor}$ ) der Wurzelproben von Fläche A, Fläche C, Fläche D und Fläche E. Die Stichprobengröße n ist in der Graphik abgebildet.



#### 4.2.5 Dichte an Xylemelementen

##### *Zweige*

Wie beim prozentualen Anteil der Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit nimmt auch die Dichte großer Gefäße mit zunehmender Meereshöhe ab (Tab. 4-1). Kommen bei Fläche A noch 43 Gefäße pro  $\text{mm}^2$  mit einem Durchmesser  $< 50 \mu\text{m}$  vor, sind es bei Fläche C noch 29 und bei Fläche E lediglich 7. Dagegen gibt es bei den Gefäßen mit kleineren Durchmessern keine so klare Meereshöhenabhängigkeit: Auch die Zweige der tiefstgelegenen Fläche A besitzen eine sehr hohe Anzahl kleinerer Xylemgefäße.

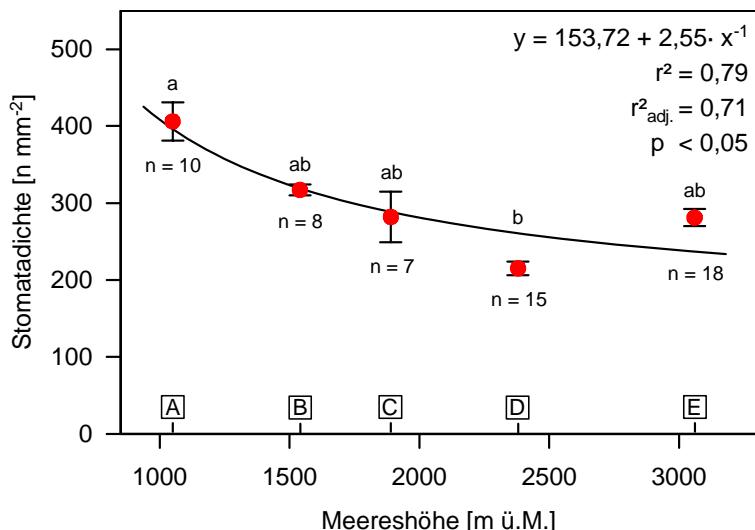
**Tab. 4-1:** Verteilung der Gefäßdurchmesser der Zweigproben nach Klassen, dargestellt anhand der mittleren Gefäßdichte an Xylemelementen pro  $\text{mm}^2$ .

Durchmesserklassen [ $\mu\text{m}$ ]	Fläche A [n $\text{mm}^{-2}$ ]	Fläche C [n $\text{mm}^{-2}$ ]	Fläche E [n $\text{mm}^{-2}$ ]
0-15	4925	2698	3973
15-20	596	713	521
20-30	214	383	267
30-50	56	181	131
50-70	33	26	7
70-85	7	3	0
85-100	2	0	0
100-125	1	0	0
125-150	0	0	0

### A.3 Stomatadichte und Stomatagröße der Sonnenblätter

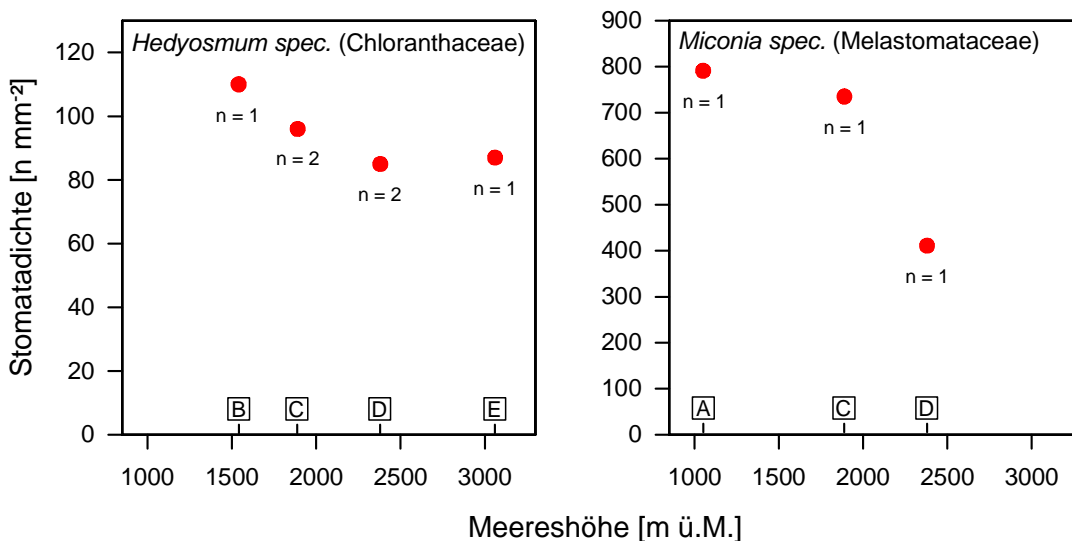
#### *Stomatadichte*

Die mittlere Stomatadichte der Sonnenblätter der Blattunterseite sinkt mit zunehmender Meereshöhe (Abb. 4-9): Von Fläche A mit  $406 \text{ mm}^{-2}$  zu Fläche D mit  $250 \text{ mm}^{-2}$  nimmt die Stomatadichte um fast 50 % signifikant ab. Die Blätter auf Fläche E besitzen allerdings wieder eine etwas höhere Stomatadichte, die sich nicht mehr signifikant von der auf Fläche A unterscheidet. Von Fläche A bis Fläche D ist eine lineare Abnahme festzustellen, jedoch wurde wegen Fläche E eine nicht-lineare Regression verwendet.



**Abb. 4-9:** Mittlere Stomatadichte der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

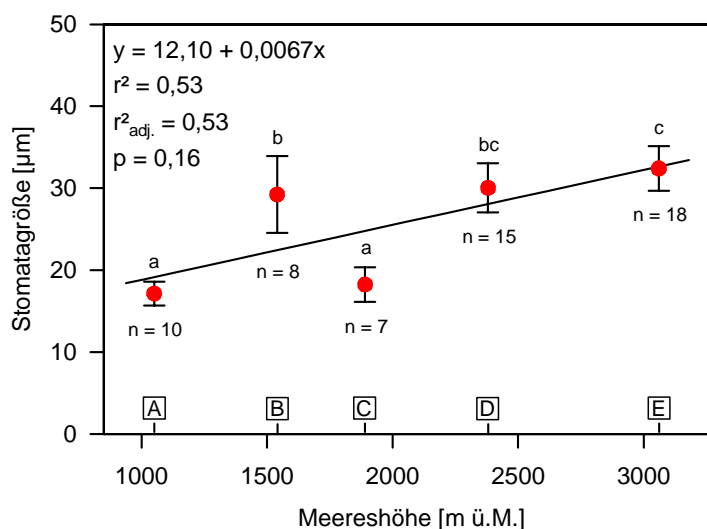
Betrachtet man die Stomatadichte der Sonnenblätter der Arten *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) und *Miconia spec.* (Melastomataceae), die auf drei beziehungsweise vier der Flächen im Höhengradient vorgefunden werden konnten, ist ebenfalls eine Abnahme mit zunehmender Meereshöhe festzustellen (Abb. 4-10): Bei *Hedyosmum spec.* sinkt die Anzahl an Stomata pro mm<sup>2</sup> von 110 bei Fläche B auf 85 bei Fläche D, bei *Miconia spec.* von 791 von Fläche A auf 411 auf Fläche D. Jedoch konnten aufgrund der geringen Stichprobenzahlen diese Unterschiede statistisch nicht gesichert werden.



**Abb. 4-10:** Stomatadichte der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe bei *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) und *Miconia spec.* (Melastomataceae). Die Stichprobengröße n ist in der Graphik angegeben. Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt. Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

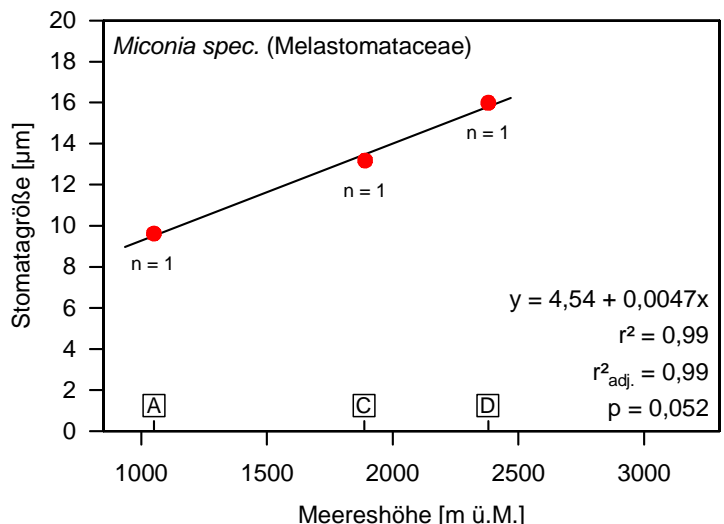
### Stomatagröße

Die mittlere Stomatagröße der Sonnenblätter nimmt mit der Meereshöhe zu (Abb. 4-11). Von Fläche A mit 17,14  $\mu\text{m}$  verdoppelt sich die mittlere Stomatagröße fast signifikant bis Fläche E mit 32,40  $\mu\text{m}$ . Die Stomatagrößen der Sonnenblätter von Fläche B und C fallen jedoch aus dem allgemeinen Trend, Fläche C unterscheidet sich nicht signifikant von Fläche A und Fläche B nicht signifikant von Fläche D. Es ist zwar ein Trend erkennbar, bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 16 % konnte jedoch kein linearer Zusammenhang bestätigt werden.



**Abb. 4-11:** Mittlere Stomatagröße der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

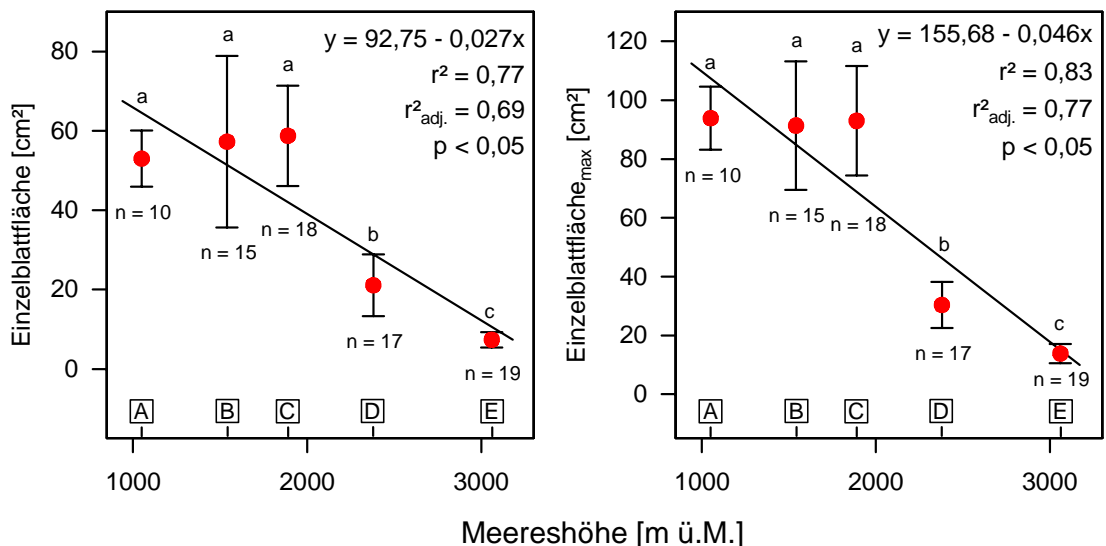
Auch die Stomatagröße von *Miconia spec.* (Melastomataceae) verhält sich entsprechend dem generellen Trend: Von Fläche A mit 9,62  $\mu\text{m}$  ist bis Fläche D eine Vergrößerung der Stomata auf 15,99  $\mu\text{m}$  festzustellen.



**Abb. 4-12:** Stomatagröße der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe von *Miconia spec.* (Melastomataceae). Die Stichprobengröße n, die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

### A.4 Einzelblattfläche

Mit steigender Meereshöhe nimmt die Fläche der Sonnenblätter signifikant ab, wobei bei den drei untersten Flächen A, B und C kein eindeutiger Trend erkennbar ist: Hier sind keine signifikanten Unterschiede festzustellen (Abb. 4-13). Demgegenüber weisen die Bäume der Fläche D eine im Mittel halb so große Blattfläche auf und die Blätter der höchstgelegenen Fläche E sind nur ca. 15 % so groß wie die der drei tiefstgelegenen Flächen.



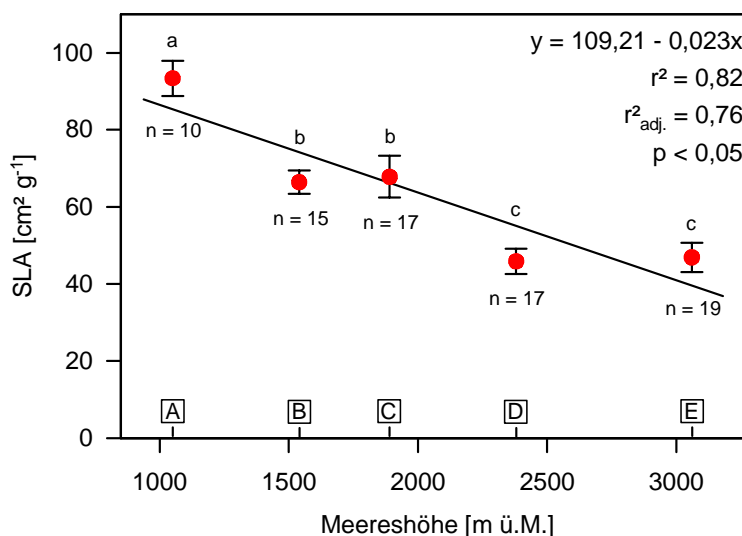
**Abb. 4-13:** Mittlere und mittlere maximale Einzelblattfläche der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

Bei der maximalen Einzelblattfläche ist ein identischer Trend festzustellen. Lediglich die maximalen Einzelblattflächen der unteren drei Flächen fallen deutlich höher aus, als die mittleren Einzelblattflächen. Bei den obersten zwei Flächen D und E ist kaum eine Veränderung festzustellen.

## A.5 Spezifische Blatt- und Wurzeloberfläche

### *Spezifische Blattfläche*

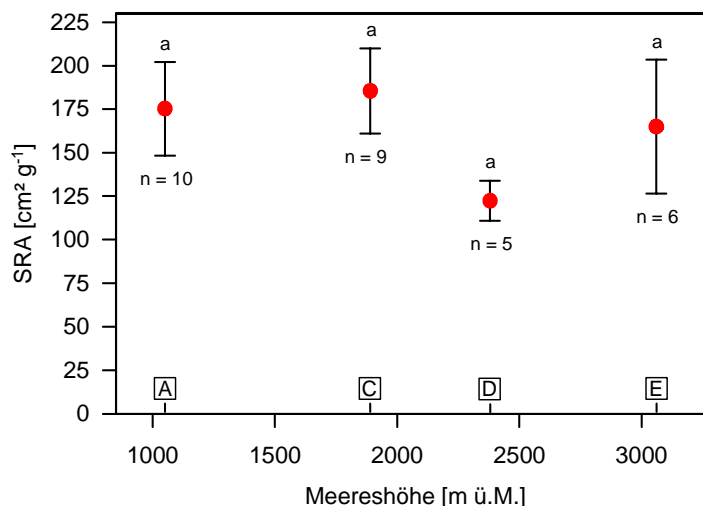
Die mittlere spezifische Blattfläche (SLA) nimmt linear mit zunehmender Meereshöhe ab (Abb. 4-14): Während die Sonnenblätter der Bäume auf Fläche A eine spezifische Blattfläche von ca.  $93 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  besitzen, ist die spezifische Blattfläche auf den Flächen D und E mit ca.  $44 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  nur noch etwa halb so groß. Von Fläche A über die Flächen B und C zu den Flächen D und E ist die lineare Abnahme signifikant.



**Abb. 4-14:** Mittlere spezifische Blattfläche der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, Signifikanztest nach Scheffé ( $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

### *Spezifische Wurzeloberfläche*

Bei der mittleren spezifischen Wurzeloberfläche (SRA) ist über den Höhengradienten kein eindeutiger Trend erkennbar: Es gibt keine signifikanten Unterschiede (Abb. 4-15). Der Höchstwert wird bei Fläche C mit  $185,44 \text{ cm}^2 \text{ g}$  erreicht, der niedrigste bei Fläche D mit  $122,36 \text{ cm}^2 \text{ g}$ .

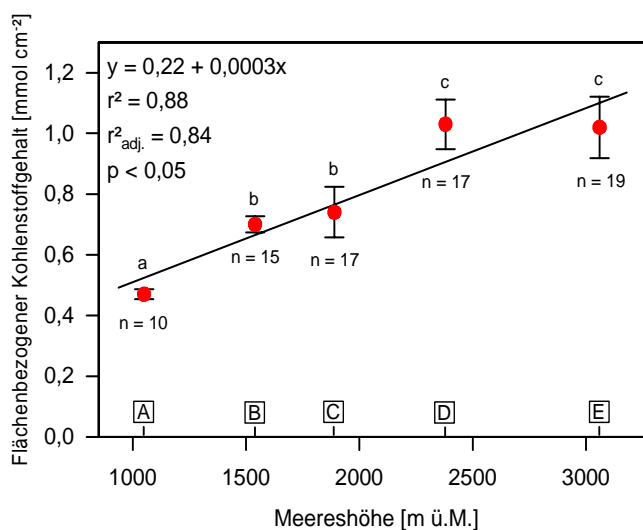


**Abb. 4-15:** Mittlere spezifische Wurzelfläche in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

## A.6 Kohlen- und Stickstoffgehalt der Sonnenblätter

### 4.6.1 Kohlenstoffgehalt

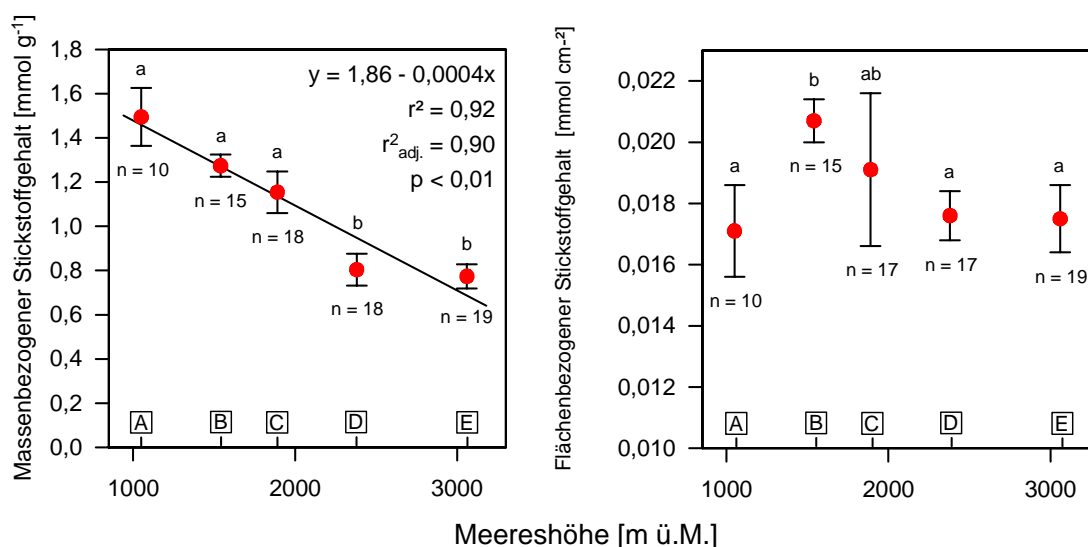
Der massenbezogene Kohlenstoffgehalt der Sonnenblätter bleibt über den Höhengradienten nahezu konstant, er sinkt von  $44,8 \text{ mmol g}^{-1}$  auf Fläche A zu  $41,3 \text{ mmol g}^{-1}$  auf Fläche E (ohne Abb.). Dagegen steigt der flächenbezogene Kohlenstoffgehalt mit zunehmender Meereshöhe signifikant linear von  $0,47 \text{ mmol cm}^{-2}$  (Fläche A) bis ca.  $1,0 \text{ mmol cm}^{-2}$  (Fläche D und E) an (Abb. 4-16). Der Sklerophylliegrad der Blätter nimmt linear mit der Meereshöhe zu, unterscheidet sich jedoch zwischen den beiden höchstgelegenen Flächen D und E nicht.



**Abb. 4-16:** Blattflächenspezifischer Kohlenstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

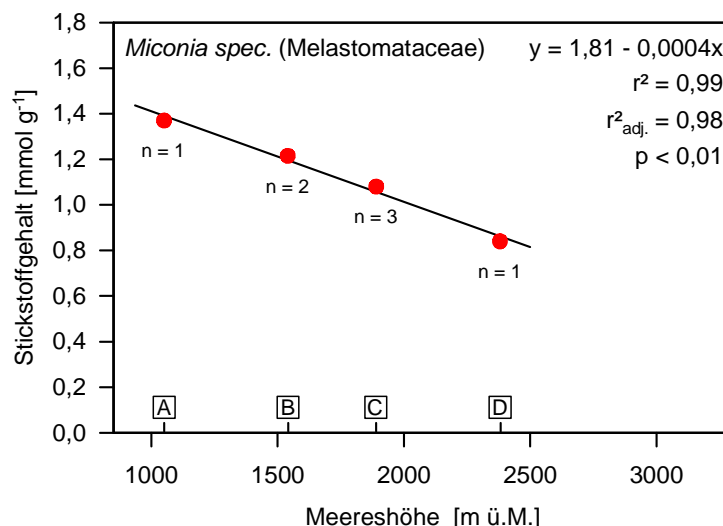
#### 4.6.2 Stickstoffgehalt

Im Gegensatz zum Kohlenstoffgehalt nimmt der massenbezogene Stickstoffgehalt der Sonnenblätter linearer mit der Meereshöhe ab (Abb. 4-17). Von Fläche A mit einem Wert von  $1,49 \text{ mmol g}^{-1}$  reduziert sich der Stickstoffgehalt bis Fläche E signifikant um fast die Hälfte auf  $0,77 \text{ mmol g}^{-1}$ . Dagegen ist beim blattflächenspezifischen Stickstoffgehalt im Vergleich zum blattflächenspezifischen Kohlenstoffgehalt im Verlauf des Höhengradienten kein eindeutiger Trend erkennbar. Fläche A erreicht mit  $0,0171 \text{ mmol cm}^{-2}$  den niedrigsten Wert, der Höchstwert liegt auf Fläche B bei  $0,0207 \text{ mmol cm}^{-2}$ .



**Abb. 4-17:** Massenbezogener Stickstoffgehalt sowie blattflächenspezifischer Stickstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

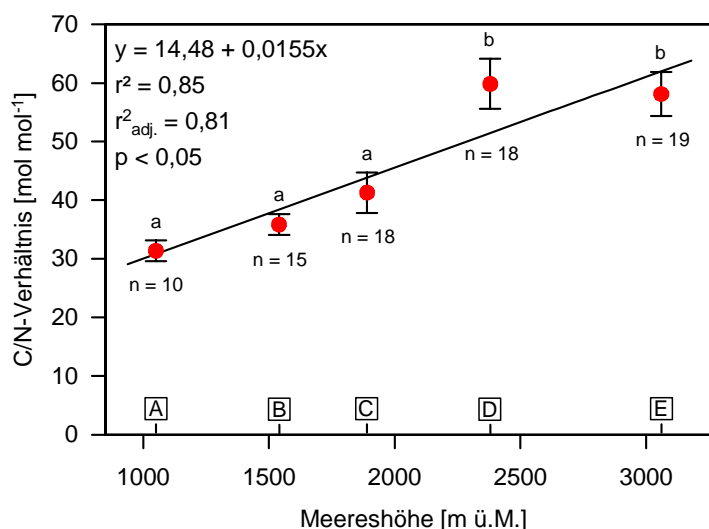
Die meereshöhenabhängige Abnahme des massenbezogenen Stickstoffgehaltes ist noch gleichmäßiger, wenn die Unterschiede in der Baumartenzusammensetzung der beprobten Bäume wegfallen: Die Blätter von *Miconia spec.* (Melastomataceae) weisen einen vollkommen linearen Rückgang im Stickstoffgehalt mit zunehmender Meereshöhe auf (Abb. 4-18).



**Abb. 4-18:** Massenbezogener Stickstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe bei *Miconia spec.* (Melastomataceae). Die Stichprobengröße  $n$ , die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

#### 4.6.3 C/N-Verhältnis

Bei einem konstant bleibendem Kohlenstoff- und abnehmendem Stickstoffgehalt nimmt das C/N-Verhältnis mit zunehmender Meereshöhe linear zu (Abb. 4-19): Von Fläche A mit  $31,35 \text{ mol mol}^{-1}$  weitet sich das C/N-Verhältnis stetig bis Fläche D mit  $59,83 \text{ mol mol}^{-1}$ , zwischen den Sonnenblättern der Bäume auf Fläche D und E besteht jedoch kein signifikanter Unterschied, ebenso wenig wie zwischen den unteren drei Flächen.



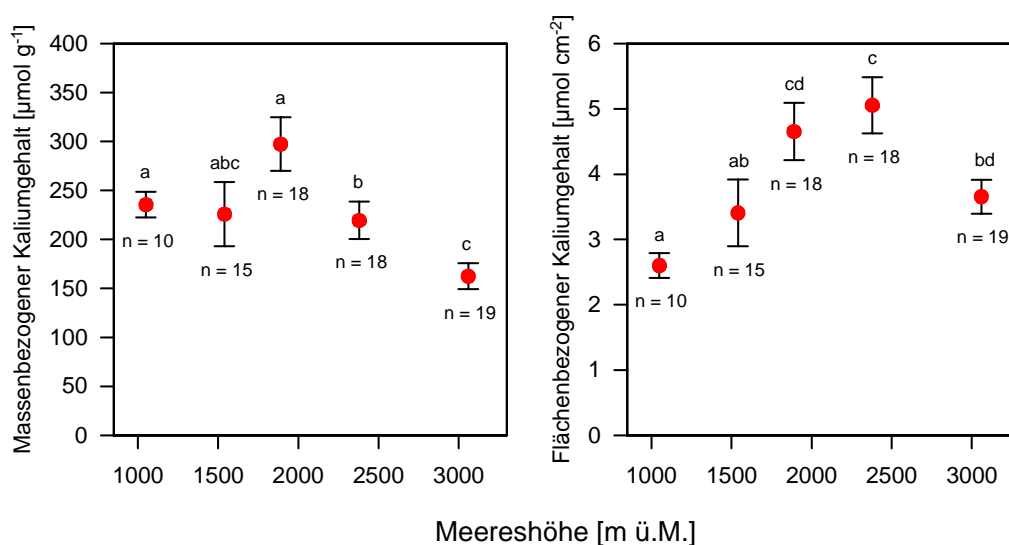
**Abb. 4-19:** C/N-Verhältnis der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.



## A.7 Kationengehalte der Sonnenblätter

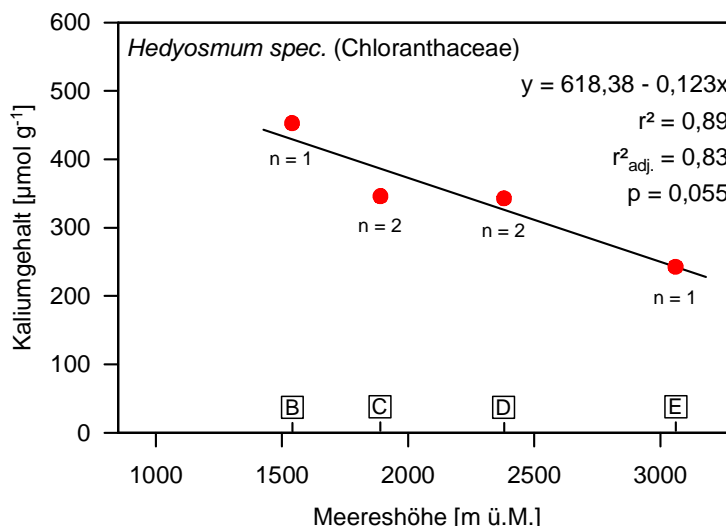
### 4.7.1 Kalium- und Calciumgehalt

Beim massenbezogenen Kaliumgehalt der Sonnenblätter ist ab Fläche C eine signifikant lineare Abnahme von  $297,4 \mu\text{mol g}^{-1}$  bis hin zu Fläche E mit  $162,4 \mu\text{mol g}^{-1}$  festzustellen, wobei Fläche A und B mit Werten um  $230 \mu\text{mol g}^{-1}$  aus diesem Trend herausfallen (Abb. 4-20). Demgegenüber steigt der blattflächenspezifische Kaliumgehalt kontinuierlich von Fläche A mit  $2,6 \mu\text{mol cm}^{-2}$  bis Fläche D auf  $5,1 \mu\text{mol cm}^{-2}$  signifikant an, lediglich bei Fläche E ist wieder eine Abnahme festzustellen.



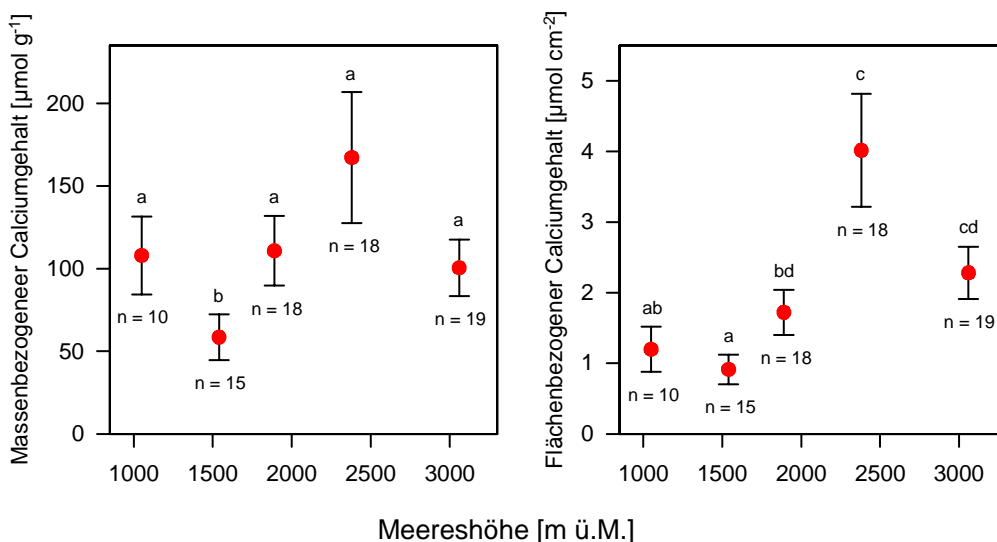
**Abb. 4-20:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Kaliumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

Vergleicht man den Kaliumgehalt bei der Baumart *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) von Fläche B bis Fläche E, so ist eine lineare Abnahme festzustellen (Abb. 4-21). Der Höchstwert bei Fläche B liegt bei  $452,7 \mu\text{mol g}^{-1}$  und sinkt bis Fläche E um über 50 % auf  $242,6 \mu\text{mol g}^{-1}$ . Bei *Miconia spec.* (Melastomataceae) konnte dieser Trend nicht festgestellt werden (ohne Abb.).



**Abb. 4-21:** Massenbezogener Kaliumgehalt der Sonnenblätter bei *Hedyosmum spec* (Chloranthaceae) in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

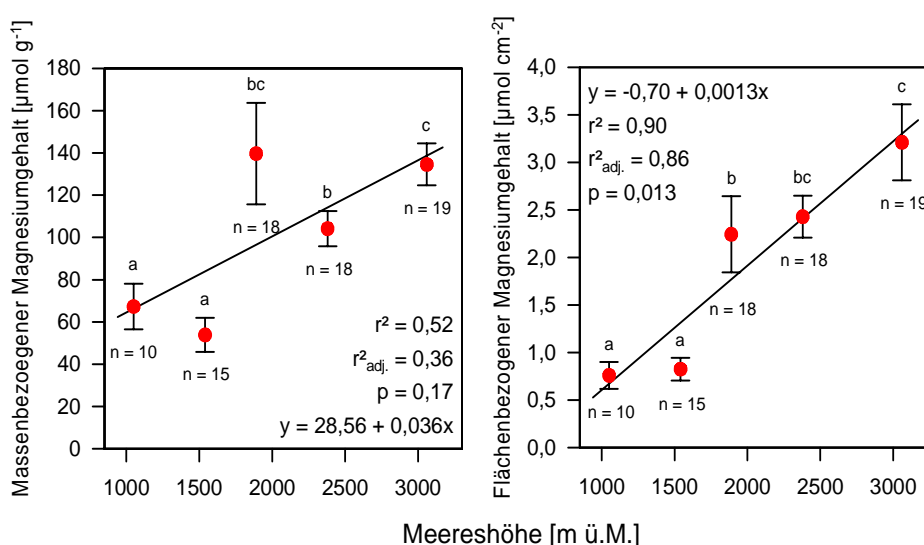
Beim Calciumgehalt der Sonnenblätter ist kein klarer Trend erkennbar, lediglich Fläche B weist mit  $58,5 \mu\text{mol g}^{-1}$  signifikant geringere Calciumgehalte als die übrigen vier Flächen auf (Abb. 4-22): Der Höchstwert auf Fläche D liegt bei  $167,2 \mu\text{mol g}^{-1}$ , die Calciumgehalte der übrigen drei Flächen liegen alle um  $105 \mu\text{mol g}^{-1}$ . Beim blattflächenspezifischen Calciumgehalt ist mit zunehmender Meereshöhe bis Fläche D eine signifikante Zunahme von  $1,2 \mu\text{mol cm}^{-2}$  auf  $4,0 \mu\text{mol cm}^{-2}$  festzustellen, welcher zu Fläche E wiederum abfällt.



**Abb. 4-22:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Calciumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

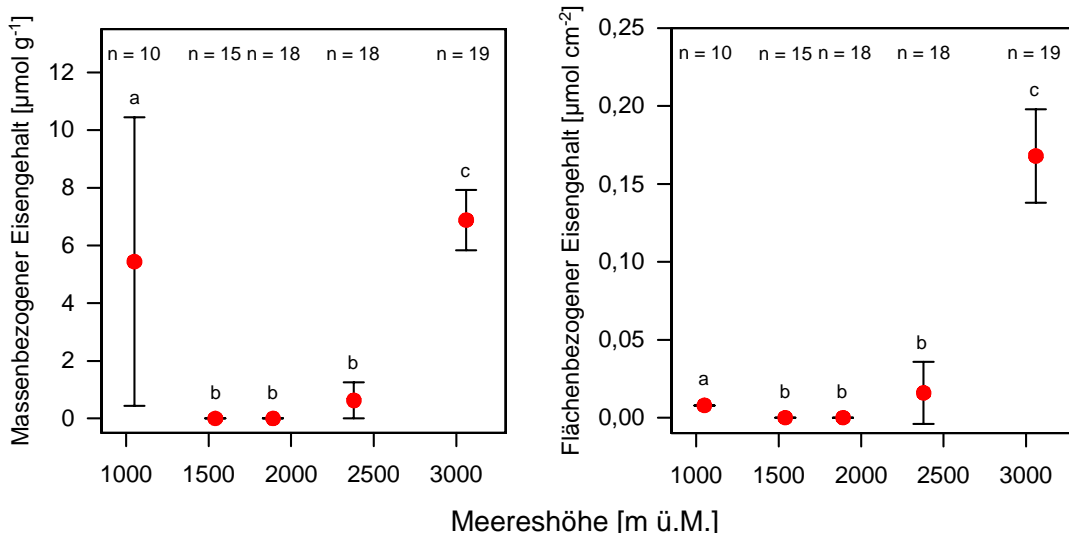
#### 4.7.2 Magnesium- und Eisengehalt

Beim Magnesiumgehalt der Sonnenblätter ist generell ein Trend zur Zunahme erkennbar, wobei sich die fünf Flächen in zwei Gruppen einteilen lassen (Abb. 4-23): Die Werte der untersten beiden Flächen A und B liegen beide um  $60 \mu\text{mol g}^{-1}$ , bei den drei obersten Flächen wurden deutlich höhere Werte erzielt. Lediglich Fläche D liegt mit  $104,2 \mu\text{mol g}^{-1}$  etwas unter den Flächen C und E, die beide Magnesiumgehalte um  $137 \mu\text{mol g}^{-1}$  aufweisen. Die untersten beiden Flächen A und B unterscheiden sich signifikant von den obersten drei Flächen C, D und E. Deutlicher wird dies beim blattflächenspezifischen Magnesiumgehalt, welcher signifikant mit zunehmender Meereshöhe von  $0,8 \mu\text{mol cm}^{-2}$  auf  $3,2 \mu\text{mol cm}^{-2}$  ansteigt.



**Abb. 4-23:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Magnesiumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße  $n$ . Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

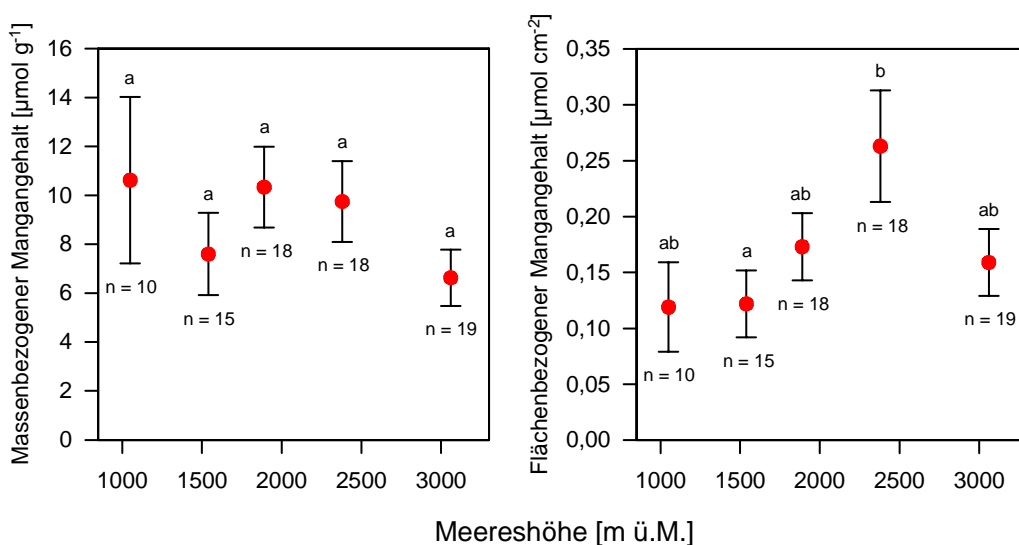
Der gemessene Eisengehalt der Sonnenblätter ist über den gesamten Höhengradienten so niedrig, dass bei den Flächen B und C kein Eisen in den Sonnenblättern nachgewiesen werden konnte, bei Fläche D lediglich  $0,63 \mu\text{mol g}^{-1}$  (Abb. 4-24). Die Eisengehalte der übrigen beiden Flächen A und E liegen beide um  $6 \mu\text{mol g}^{-1}$ . Beim blattflächenspezifischen Eisengehalt verhält es sich ähnlich, obwohl hier von Fläche A über Fläche D zu Fläche E eine signifikante Zunahme festzustellen ist.



**Abb. 4-24:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Eisengehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

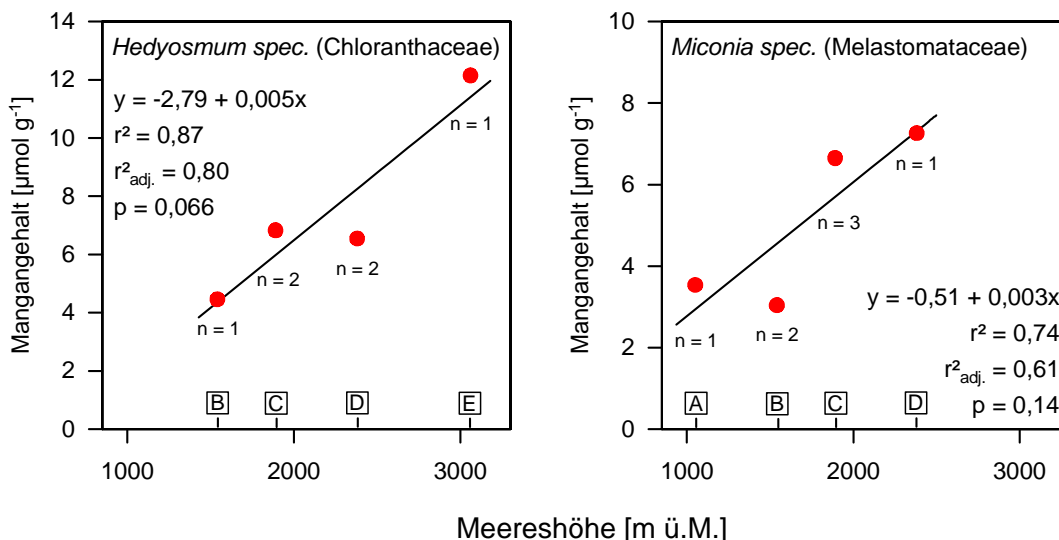
### 4.7.3 Mangan- und Aluminiumgehalt

Beim Mangangehalt der Sonnenblätter ist eine leichte Abnahme mit zunehmender Meereshöhe von Fläche A mit  $10,6 \mu\text{mol g}^{-1}$  zu Fläche E mit  $6,6 \mu\text{mol g}^{-1}$  festzustellen (Abb. 4-25). Lediglich Fläche B fällt mit  $7,6 \mu\text{mol g}^{-1}$  aus dem Trend. Jedoch besteht zwischen den fünf Flächen kein signifikanter Unterschied. Hingegen ist beim blattflächenspezifischen Mangangehalt von Fläche A bis Fläche D eine Zunahme von  $0,12 \mu\text{mol cm}^{-2}$  auf  $0,16 \mu\text{mol cm}^{-2}$  festzustellen, lediglich zu Fläche E ist wiederum eine Abnahme zu verzeichnen.



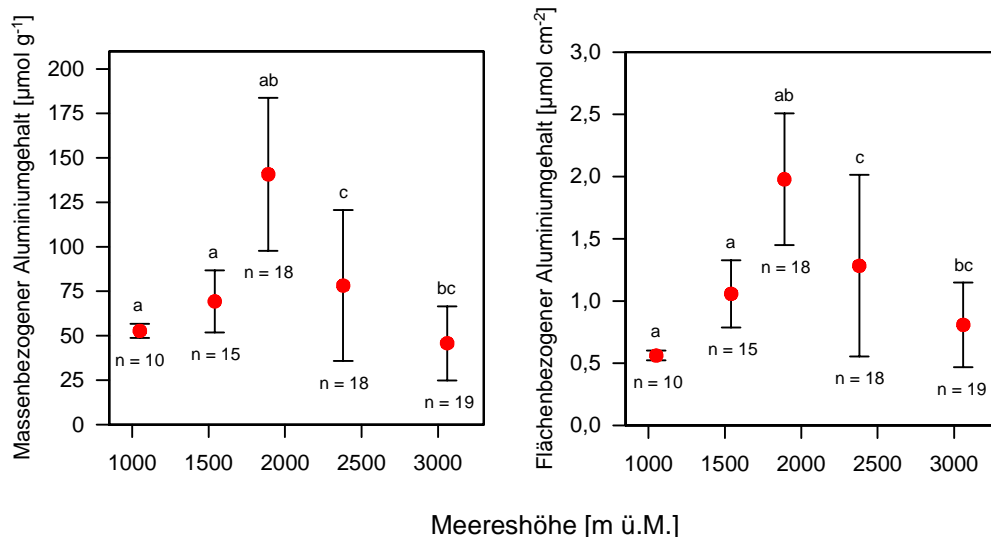
**Abb. 4-25:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Mangangehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

Der Mangangehalt der Sonnenblätter von *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) nimmt, im Gegensatz zum flächenbezogenen Trend, linear mit steigender Meereshöhe zu (Abb. 4-26): Von Fläche B steigt der Mangangehalt von  $4,5 \mu\text{mol g}^{-1}$  auf  $12,5 \mu\text{mol g}^{-1}$  bei Fläche E, was einer Zunahme von 64 % entspricht. Auch bei *Miconia spec.* (Melastomataceae) konnte eine Zunahme beobachtet werden, die jedoch weniger deutlich als bei *Hedyosmum spec.* ausfällt. Von Fläche A und B mit Werten um  $3,3 \mu\text{mol g}^{-1}$  steigt der Mangangehalt bis Fläche D auf  $7,3 \mu\text{mol g}^{-1}$  an. Von Fläche B zu Fläche D bedeutet dies eine Steigerung des Mangangehalts um 58 %.



**Abb. 4-26:** Massenbezogener Mangangehalt der Sonnenblätter bei *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) und *Miconia spec.* (Melastomataceae) in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben. Die Flächenbezeichnungen sind oberhalb der Meereshöheangaben eingefügt.

Der Aluminiumgehalt der Sonnenblätter steigt von Fläche A mit  $52,8 \mu\text{mol g}^{-1}$  bis Fläche C mit  $140,8 \mu\text{mol g}^{-1}$  stark an und fällt anschließend wieder deutlich bis Fläche E auf  $45,8 \mu\text{mol g}^{-1}$  ab (Abb. 4-27). Beim blattflächenspezifischen Aluminiumgehalt ist genau der gleiche Trend zu beobachten, die Signifikanzen sind identisch.



**Abb. 4-27:** Massenbezogener und blattflächenspezifischer Aluminiumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. Dargestellt sind jeweils Mittelwert, Standardfehler und die Stichprobengröße n. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Flächen, (Wilcoxon-U-Test,  $p < 0,05$ ). Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

## 5 DISKUSSION

### A.1 Veränderung der Blatt- und Wurzelmorphologie sowie der Blattnährstoffgehalte mit zunehmender Meereshöhe

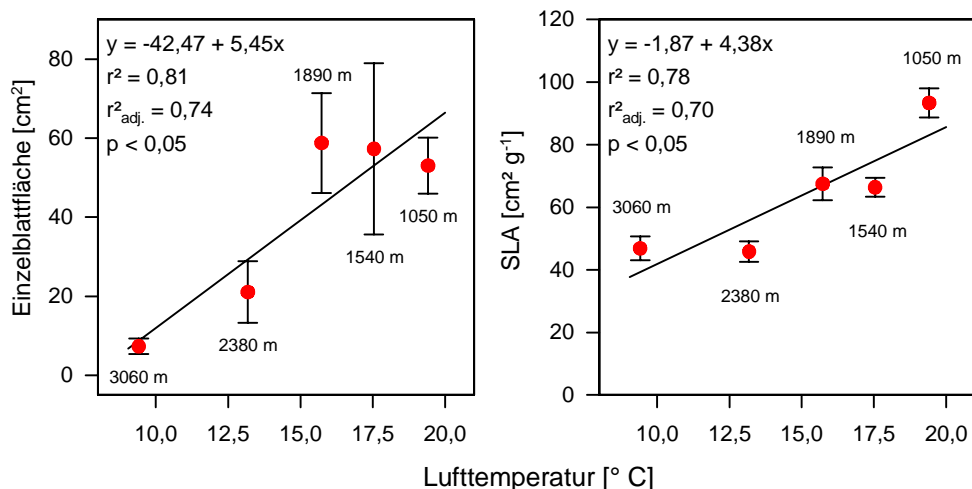
#### 5.1.1 Blattgröße und spezifische Blattfläche

Hinsichtlich der vorliegenden Untersuchung nimmt die Einzelblattfläche mit zunehmender Meereshöhe stark ab, was früheren Untersuchungen entspricht (GRUBB 1977, AIBA & KITAYAMA 1999). Im Mittel sind die Blätter der höchstgelegenen Fläche E nur noch etwa 15 % so groß wie die der unteren drei Flächen. Parallel sinkt entlang des bearbeiteten Höhentransektes die spezifische Blattfläche (SLA) signifikant von der tiefst- zur höchstgelegenen Fläche, mit zunehmender Meereshöhe werden die Blätter immer skleromorpher (Tab. 5-1). Untersuchungen anderer Autoren an tropischen Baumarten entlang verschiedener Höhentransekte zeigten ebenfalls eine kontinuierliche Abnahme der SLA mit zunehmender Meereshöhe (MEDINA 1981, CORDELL et al. 1998, UNGER 2005), wie auch Untersuchungen an Nadelbäumen und Gräsern diese Tendenz belegen (HULTINE & MARSHALL 2000, KAO & CHANG 2001).

**Tab. 5-1:** Vergleichsdaten für die spezifische Blattfläche entlang zwei unterschiedlicher Höhentransekte.

Untersuchungsgebiet	Höhentransekt	SLA [ $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ]	Referenz
Süd-Ecuador	1050-3060 m	93,4 - 46,9	eigene Messung
Süd-Ecuador	1050-3060 m	90,6 - 55,9	UNGER 2005
Hawaii	110-2470 m	93,5 - 24,6	CORDELL et al. 1998

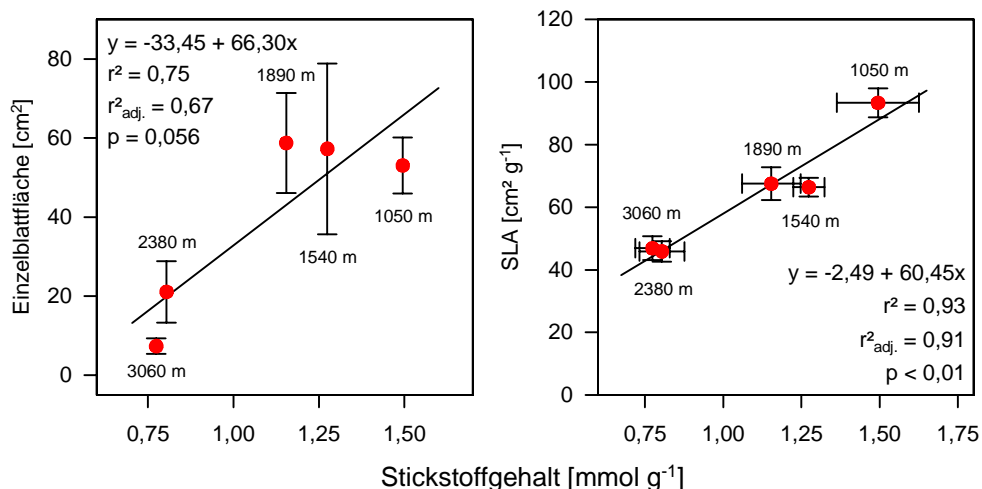
Die signifikante Abnahme der Einzelblattfläche und der SLA mit zunehmender Meereshöhe hängt indirekt mit sich entlang des Höhentransektes ändernden biotischen und abiotischen Faktoren zusammen. So gibt es bei der Ausbildung neuer Zellen mehrere synthetische Schritte, welche sensibel gegenüber niedrigen Temperaturen reagieren (KÖRNER 2003). Zum Beispiel reduziert sich die Verdopplungsrate von Zellen drastisch, wenn Temperaturen unter  $20^\circ \text{C}$  erreicht werden (KÖRNER 2003). Blätter der tropischen sowie der temperaten Zone zeigen somit die Tendenz, mit abnehmender Temperatur kleiner und skleromorpher zu werden (VARESCHI 1980, BOX 1981, CHABOT & HICKS 1982, WHITMORE 1984, GIVNISH 1987, WOODWARD 1987, REICH et al. 1992, BRUIJNZEEL & VENEKLAAS 1998, RICHARDS 1998). Bei der hier vorliegenden Untersuchung konnte diese Korrelation ebenfalls signifikant bestätigt werden (Abb. 5-1).



**Abb. 5-1:** Beziehung zwischen dem Jahresmittel der Lufttemperatur und der Einzelblattfläche sowie der spezifischer Blattfläche. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Neben der Temperatur sind der Niederschlag und die Nährstoffversorgung wesentliche limitierende Faktoren für die Produktivität eines Bestandes (LEIGH 1999). Der Niederschlag ist bei den hier untersuchten Flächen als Einflussgröße zu vernachlässigen. Mit zunehmender Meereshöhe verdoppelt sich die Niederschlagsmenge nahezu anstatt abzunehmen (Tab. 2-1). Es scheint eher einen Zusammenhang zwischen erhöhtem Bodenwassergehalt und der Blattgröße bzw. SLA zu geben (Tab. 5-2). Bei hohen Bodenwassergehalten kommt es zu einer verringerten Sauerstoffversorgung der Mikroorganismen im Boden (HETSCH & HOHEISEL 1976, VITOUSEK 1998), welches eine geringere Mineralisationsrate bewirkt und somit zu einer schlechten Nährstoffverfügbarkeit führt (GRUBB 1977, TANNER et al. 1998). Dies ist meist dort der Fall, wo Blätter mit einer niedrigen SLA ausgebildet werden. Um solche „pachyphylle“ Blätter zu produzieren, muss die Pflanze mehr Kohlenstoff pro Blattfläche investieren; dieser Trend konnte bestätigt werden (GRUBB 1977; Abb. 4-16). Daher ist der Anteil an kohlenstoffbasierten Komponenten wie Lignin, Cellulose oder Hemicellulose in der Streu besonders hoch, was die Mineralisationsrate noch weiter senkt, da Zellwandbestandteile für Mikroorganismen schwer zu zersetzen sind (ANDERSON & SWIFT 1983). Als Maß für die Nährstoffversorgung tropischer Bergregenwälder dient vor allem Stickstoff (BENNER et al. 2006). Es konnte hier gezeigt werden, dass die SLA mit dem Stickstoffgehalt der Blätter positiv signifikant korreliert ist (Abb. 5-2), was ebenfalls bei anderen Untersuchungen tropischer Bergregenwälder festgestellt wurde (CUENCA 1976, CAVELIER 1996, CORDELL 1998, UNGER 2005). MEDINA (1984) vermutet, dass diese Beziehung darauf hindeutet, dass die Blattformentwicklung durch Mangel an Stickstoff gehemmt wird. Bei der Einzelblattfläche ist diese Korrelation gerade nicht mehr signifikant.





**Abb. 5-2:** Beziehung zwischen Blattstickstoffgehalt und Einzelblattfläche und SLA. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Die Ersetzung eines abgestorbenen Blattes bedeutet einen erheblichen Nährstoffverbrauch für die Pflanze (CHAPIN 1980). Daher sind Eigenschaften, die die Lebensdauer eines Blattes verlängern, wichtig. So werden mit zunehmender Meereshöhe die Blätter aufgrund des Nährstoffmangels immer kleiner, dicker und härter (GRUBB 1974, ROTH 1990). Es besteht folglich eine negative Korrelation zwischen SLA und Blattlebensdauer (MOONEY & DUNN 1970, REICH et al. 1992, 1997, 1999, ACKERLY & REICH 1999) und zwischen Blattlebensdauer und dem Blattstickstoffgehalt (REICH & WALTERS 1992). Beides konnte hier entlang des bearbeiteten Höhentransektes bestätigt werden (Tab. 5-2, Tab. 5-5).

**Tab. 5-2:** Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf Einzelblattfläche und spezifische Blattfläche (lineare Regressionsanalyse). Die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$ , der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie wie die Steigung  $b$  sind in der Tabelle angegeben. Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.

	Einzelblattfläche [cm²]				SLA [cm² g⁻¹]			
	$p$	$r^2$	$r$	$b$	$p$	$r^2$	$r$	$b$
Meereshöhe [m ü. M.]	<b>0,049</b>	0,77	-0,88	-0,03	<b>0,032</b>	0,82	-0,91	-0,02
Lufttemperatur [° C]	<b>0,037</b>	0,82	0,90	5,55	<b>0,046</b>	0,78	0,88	4,38
N [mmol g⁻¹]	0,056	0,75	0,87	66,30	<b>0,007</b>	0,93	0,96	60,45
RH [%]	<b>0,024</b>	0,86	-0,92	-10,81	<b>0,046</b>	0,56	-0,75	-7,18
VPD [hPa]	<b>0,030</b>	0,83	0,91	26,48	<b>0,037</b>	0,81	0,90	21,41
VWC minBo [%]	<b>0,018</b>	0,87	-0,94	-2,74	<b>0,050</b>	0,77	-0,88	-2,10
VWC orgAuf [%]	<b>0,001</b>	0,98	-0,99	-1,47	0,078	0,70	-0,83	-1,01
Blattlebensdauer [d]	0,267	0,38	-0,62	-0,13	0,051	0,76	-0,87	-0,16
Biomasse <sub>oberirdisch</sub> [t ha⁻¹]	0,174	0,51	0,72	0,31	<b>0,0004</b>	0,99	0,99	0,35
Bestandeshöhe [m]	0,110	0,63	0,79	2,10	<b>0,003</b>	0,96	0,98	2,13
Stammlänge [m]	0,088	0,67	0,82	4,54	<b>0,012</b>	0,90	0,95	4,58

Zum anderen nimmt mit zunehmender Meereshöhe auch die Windintensität zu, welches die Ausbildung kleiner Blätter begünstigt; große würden bei extremen Witterungen zu

leicht vom Ast gerissen (PARKHURST & LOUCKS 1972, SUDGEN 1986). Jedoch trifft dies fast ausschließlich für Elfenwälder zu, generell sind tropische Bergregenwälder keinen extremen Windbedingungen ausgesetzt (GRUBB & WHITMORE 1966).

Ein anderer Gesichtspunkt ist, dass mit zunehmender Meereshöhe die hydraulische Leitfähigkeit der Stämme nicht ausreichen könnte, bei längeren sonnigen Perioden das Blattwerk mit ausreichend Wasser zu versorgen, was zwangsläufig zu einer Reduzierung der Blattfläche führen würde. Der langsame Wuchs montaner Bäume wird häufig als Ergebnis limitierter Nährstoffversorgung gewertet und ist verbunden mit lignifizierten, kurzen und engen Gefäßen, was zu einer Verringerung der hydraulischen Leitfähigkeit führt (CARLQUIST 1975, CAVELIER 1996). Wenn somit die hydraulische Leitfähigkeit von Baumarten mit hoher Holzdichte niedriger ist als die schnell wachsender Arten, könnte die Reduzierung der Blattfläche bei Bäumen der montanen Bergregenwälder als Nebenprodukt eines Nährstoffmangels interpretiert werden (CAVELIER 1996).

Neben der Verkleinerung der Blattfläche und zunehmender Sklerophyllierung konnte ebenfalls eine Reduzierung des LAI (*leaf area index*) beobachtet werden, welcher über den Höhen transekt von 6,0 (1050 m) auf 2,2 (3060 m) abnimmt (MOSER, pers. Mitteilung).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die beiden erhobenen blattmorphologischen Parameter Blattgröße und spezifische Blattfläche, wie erwartet, mit zunehmender Meereshöhe abnehmen. Die beiden Faktoren mit dem größten Einfluss sind nach den durchgeführten Regressionsanalysen die Verfügbarkeit von Stickstoff und die abnehmende Temperatur. Darüber hinaus zeigt sich ein negativer Einfluss des ansteigenden Bodenwassergehaltes (Tab. 5-2).

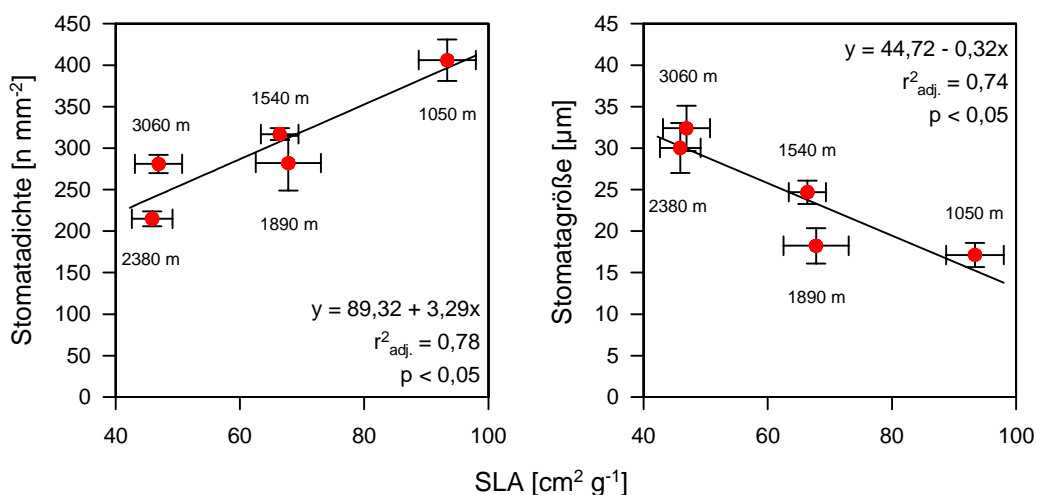
### 5.1.2 Stomatadichte und Stomatagröße

Die Stomatadichte variiert nicht nur zwischen verschiedenen Arten, sie differiert oft bereits auf dem Niveau von Ökotypen und Unterarten und wird von verschiedenen Umweltbedingungen beeinflusst (LÖSCH 2001). Mit steigender Meereshöhe wurde hier eine Abnahme der mittleren Stomatadichte von  $406 \text{ mm}^{-2}$  (1050 m) auf  $215 \text{ mm}^{-2}$  (2380 m) festgestellt. Gegenläufig stieg die mittlere Stomatagröße von  $17,1 \mu\text{m}$  (1050 m) auf  $32,4 \mu\text{m}$  (3060 m). Nach LARCHER (2001) liegt die Stomatadichte tropischer Waldbäume zwischen  $200\text{-}600 \text{ mm}^{-2}$ , die Stomatagröße zwischen  $10\text{-}25 \mu\text{m}$ . Somit unterscheiden sich die hier gemessenen Extremwerte der Stomatadichte mit  $84 \text{ mm}^{-2}$  bzw.  $836 \text{ mm}^{-2}$  deutlich von den von LARCHER (2001) angegebenen Werten, ebenso wie die maximale Stomatagröße mit  $58,9 \mu\text{m}$ .

Frühere Versuche, die Stomatadichte mit der Meereshöhe in Zusammenhang zu bringen, ergaben unterschiedliche Resultate. Einige Autoren beschrieben eine lineare

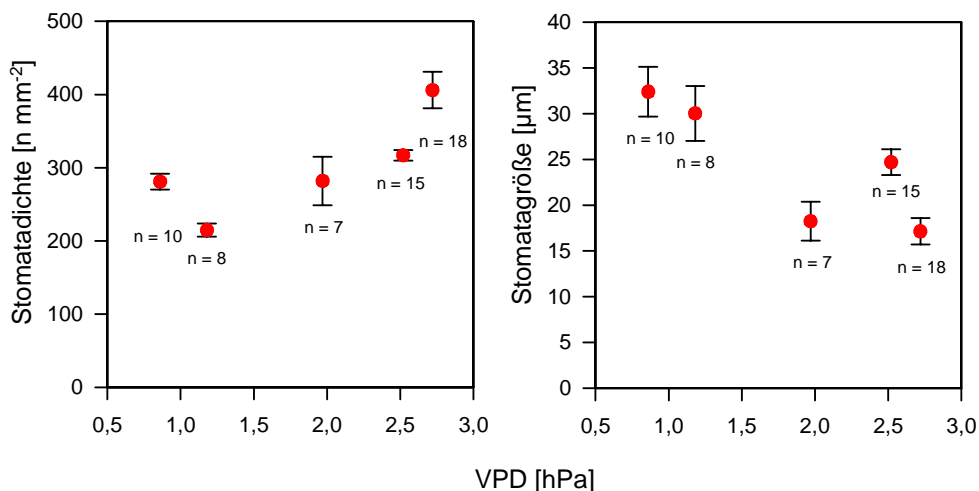
Zunahme der Stomatadichte mit steigender Meereshöhe (KÖRNER & MORALES 1979, KÖRNER & COCHRANE 1985) bzw. Maxima in mittleren Höhenlagen (KÖRNER et al. 1989). WOODWARD (1986) wiederum konnte keine Veränderung mit zunehmender Meereshöhe feststellen. Jedoch handelt es sich bei den hier untersuchten Arten größtenteils um alpine krautige Pflanzen der temperaten Zone. In Neu Guinea stellten KÖRNER et al. (1983) eine Abnahme der Stomatadichte mit zunehmender Meereshöhe fest, ebenso wie CINTRON (1970) in Puerto Rico und HULTINE et al. (1999) in den Rocky Mountains.

GAMAGE et al. (2003) beschreiben einen positiven Zusammenhang zwischen SLA und Stomatadichte. Dies konnte bei der vorliegenden Untersuchung ebenfalls festgestellt werden, wie auch ein signifikanter Zusammenhang zwischen SLA und Stomatagröße (Abb. 5-3).



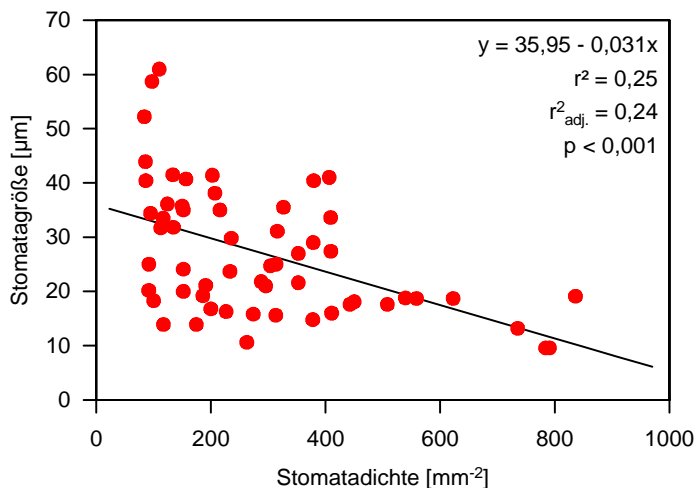
**Abb. 5-3:** Beziehung zwischen mittlerer Stomatadichte und Stomatagröße der fünf untersuchten Flächen und der SLA. Die Gleichung der linearen Regression sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Trägt man die mittlere Stomatadichte und Stomatagröße gegen das Sättigungsdefizit der Luft (VPD) auf, ist eine Tendenz zu höheren Stomatadichten und geringeren Stomatagrößen mit zunehmendem VPD festzustellen (Abb. 5-4; aber vgl. CINTRON 1970).



**Abb. 5-4:** Beziehung zwischen mittlerer Stomatadichte und Stomatagröße und dem Sättigungsdefizit der Luft. Die Stichprobengröße  $n$  ist in der Graphik angegeben.

Bei der vorliegenden Untersuchung konnte eine Korrelation zwischen Stomatadichte und Größe der einzelnen Spaltenapparate festgestellt werden (Abb. 5-5). Je kleiner die Stomata sind, desto höher ist ihre Anzahl pro Flächeneinheit (LÖSCH 2001), so dass die Fläche der Stomataporen pro Gesamtblattfläche bei tropischen Waldbäumen relativ einheitlich in der Größenordnung bis zu 3 % liegt. Nach LARCHER (2001) besitzen skleromorphe Blätter ein besonders kleines Porenareal, ihre Spaltenapparate weisen generell ein geringes Öffnungsvermögen auf.



**Abb. 5-5:** Beziehung zwischen Stomatagröße und Stomatadichte, angegeben sind alle erhobenen Daten jeder Fläche. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Im Allgemeinen scheinen Stomatadichte und -größe durch blattmorphologische, artspezifische und klimatische Faktoren bestimmt und nicht zwangsläufig an einen Höhentransekt gekoppelt zu sein. Es wurde erwartet, dass mit zunehmender Meereshöhe aufgrund einer geringeren Blattstreckung die gleiche Anzahl an Zellen vorhanden ist, diese nur kleiner sind, was eine höhere Stomatadichte vermuten lässt. KÖRNER (2003)

argumentiert jedoch, dass Pflanzenarten, welche in großen Höhenlagen vorkommen, keine kleineren Zellen besitzen als Arten, welche im Tiefland vorkommen, sie produzieren lediglich weniger Zellen. Es gibt sogar Arten in großen Höhenlagen, deren Gewebe aus ungewöhnlich großen Zellen bestehen (KÖRNER et al. 1989a). Nach den Beobachtungen in Neu Guinea vermuten KÖRNER et al. (1983), dass die Anzahl an Stomata, welche während der Blattontogenese gebildet werden, mit zunehmender Meereshöhe abnimmt. Bei der vorliegenden Untersuchung muss dazu beachtet werden, dass der vorliegende Höhen transekt nicht art-, sondern bestandesspezifisch untersucht wurde.

Neben der vom Blatt empfangenen photosynthetisch aktiven Strahlung (KÖRNER et al. 1983) scheint vor allem das VPD eine entscheidende Rolle für die Stomatadichte und -größe zu spielen. So weisen Pflanzenarten, welche an trockenen Standorten mit einem hohen VPD vorkommen, als Anpassung eine deutlich höhere Stomatadichte auf als Arten feuchterer Standorte. Messungen der stomatären Leitfähigkeit haben ergeben, dass eine Erhöhung des VPD zu einer Verringerung der stomatären Leitfähigkeit durch Schließung der Stomata führt (KÖRNER et al. 1983, CAVELIER 1990). Ein hohes VPD erfordert demnach verstärkt Regulierungsmöglichkeiten, um Wasserverluste zu vermeiden, und dies wird unter anderem durch eine hohe Stomatadichte erreicht. So würden die Ergebnisse auch nicht im Widerspruch zu KÖRNER & MORALES (1979) stehen, welche in den Alpen eine lineare Zunahme der Stomatadichte beobachtet haben, wenn auf den von ihnen untersuchten Flächen mit zunehmender Meereshöhe ein Anstieg des VPD zu beobachten gewesen wäre.

Erstaunlich ist, dass die Stomatadichte mit der SLA zu- und nicht abnimmt. Daher könnte die Blattgröße eine Rolle spielen. Sie beeinflusst die Wirkung des Sättigungsdefizits der das Blatt umgebenden Luft auf die stomatäre Leitfähigkeit. Große Blätter mit einer hohen SLA weisen eine dickere laminare Grenzschicht mit einer folglich herabgesetzten Grenzschichtleitfähigkeit auf, wodurch eine Entkopplung des Sättigungsdefizits der Luft von dem an der Blattoberfläche gefördert wird (MEINZER & GOLDSTEIN 1996). Wenn relativ große, dünne Blätter eine hohe Stomatadichte aufweisen, kann Bodentrockenheit jedoch keine Rolle spielen.

### 5.1.3 Blattnährstoffgehalte

Viele tropische Regenwälder besitzen einen enger geschlossenen Nährstoffkreislauf als Wälder der temperaten Zone (VITOUSEK & SANFORD 1986, MEDINA & CUEVAS 1989, 1994), weil die Primärproduktion dieser Regenwälder offenbar stärker durch die Nährstoffverfügbarkeit als durch andere abiotische Faktoren wie Licht und Wasser limitiert wird. Mit zunehmender Meereshöhe kann temperaturbedingt eine Abnahme der Nährstoffverfügbarkeit festgestellt werden (CAVELIER 1996); diese ist deutlich an der geringeren Produktivität erkennbar (BRUIJNZEEL & VENEKLAAS 1998, BENNER et

al. 2006). Als primärer Mechanismus für eine limitierte Nährstoffversorgung in Bergregenwäldern wird die langsame Mineralisierung organischen Materials vermutet (GRUBB 1977); mit zunehmender Meereshöhe konnte tatsächlich eine geringere Streuzersetzung beobachtet werden (BRUIJNZEEL et al. 1993, VITOUSEK et al. 1994, PENDRY & PROCTOR 1996, KITAYAMA & AIBA 2002). Dies liegt unter anderem an der mit zunehmender Meereshöhe abnehmenden Luft- und Bodentemperatur, aber auch an den oft ansteigenden Bodenwassergehalten, die Anoxie hervorrufen können (HETSCH & HOHEISEL 1976, VITOUSEK 1998). Daneben weist mit zunehmender Meereshöhe die Streu geringere Stickstoff- und Phosphor-Konzentrationen und gleichzeitig hohe Konzentrationen an kohlenstoffbasierten Komponenten auf (ANDERSON & SWIFT 1983; Abb. 4-16). Die geringen Nährstoffgehalte der Streu sind wiederum auf eine limitierte Nährstoffaufnahme zurückzuführen, welche durch hohe Säure- und Aluminiumgehalte im Boden sowie die oben beschriebenen geringen Abbau- und Mineralisationsraten bedingt sein können (BRUIJNZEEL & VENEKLAAS 1998). Zum anderen ist infolge der sinkenden Temperaturen mit zunehmender Meereshöhe eine erschwerte Diffusion im Wurzelraum sowie eine verlangsamte Wurzelaufnahme zu erwarten (FRANZ 1979).

Viele Untersuchungen, wie auch die hier vorliegende, belegen eine kontinuierliche Abnahme des massenbezogenen Stickstoffgehalts mit zunehmender Meereshöhe (Tab. 5-4). Düngungsversuche zeigen, dass von allen verfügbaren Nährstoffen Bergregenwälder normalerweise stickstofflimitiert sind, daneben jedoch häufig auch Phosphor als limitierender Faktor auftritt (BENNER et al. 2006). TANNER et al. (1998) vermuten daher, dass die Produktivität tropischer Bergregenwälder generell stickstofflimitiert ist, wohingegen die Produktivität der Tieflandregenwälder durch Phosphor begrenzt sein soll. Stickstoff ist das wichtigste pflanzliche Nährelement, das etwa 18 % des Proteingewichts ausmacht (HEWITT 1979). Mehr als die Hälfte des Blattstickstoffgehaltes ist in den Photosyntheseapparat einschließlich der dazugehörigen Enzyme eingebunden (NÁTR 1972, EVANS & SEEMANN 1989, HIKOSAKA & TERASHIMA 1995). Anhand des blattflächenspezifischen Stickstoffgehalts kann dementsprechend auf die Lichtabsorption und Photosyntheserate geschlossen werden (GRUBB 1977, REICH et al. 1994, DAVIES 1998). Massenbezogene Stickstoffgehalte können hingegen auf die Bodenverfügbarkeit hindeuten (TANNER 1977, HEWITT 1979). Beim flächenspezifischen Stickstoffgehalt konnte im Gegensatz zum massenbezogenen Stickstoffgehalt entlang des Höhentransektes keine Abnahme festgestellt werden (Abb. 4-17). Dies deutet darauf hin, dass die verschiedenen Pflanzenarten über den gesamten Höhentransekt hinweg keine verminderte Photosyntheseleistung pro Blattfläche aufweisen sollten (GRUBB 1977, DAVIES 1998), es sei denn, die Assimilation würde durch niedrige Temperaturen begrenzt werden. HIKOSAKA et al. (2002) und DE LILLIS et al. (2004) fanden jedoch heraus, dass die photosynthetische Stickstoffnutzungseffizienz (*photosynthetic nitrogen-use efficiency*, PNUE) in großen Höhenlagen deutlich niedriger ist als bei

Pflanzengemeinschaften von geringeren Höhenlagen beziehungsweise der temperaten Zone. Die gemessenen Unterschiede waren größer, als dass man es durch den verminderten Luftdruck in großen Meereshöhen hätte erklären können (TERASHIMA et al. 1995). REICH et al. (1991) nehmen an, dass bei skleromorphen Blättern im Verhältnis weniger Stickstoff in photosynthetische Proteine investiert wird. So vermuten auch TANNER et al. (1998), dass die Nährstoffnutzungseffizienz mit zunehmender Meereshöhe abnimmt. Dies würde bedeuten, dass, obwohl sich der flächenspezifische Stickstoffgehalt entlang des Höhentransektes nicht verändert, trotzdem eine verminderte Photosyntheseleistung und somit verminderte Produktivität mit zunehmender Meereshöhe zu erwarten wäre, welches im Gegensatz zu den Aussagen von GRUBB (1977) und DAVIES (1998) steht.

### ***Blattstickstoffgehalt***

Im Untersuchungsgebiet sanken die gemessenen massenbezogenen Blattstickstoffgehalte signifikant von der tiefst- zur höchstgelegenen Fläche. Verglichen mit den Daten anderer Untersuchungen an tropischen Bäumen liegen sie in mittlerer Höhe (Tab. 5-3).

**Tab. 5-3:** Vergleichsdaten der massenbezogenen Stickstoffgehalte [ $\text{mmol g}^{-1}$ ] der Sonnenblätter.

Untersuchungsgebiet	N [ $\text{mmol g}^{-1}$ ]	Referenz
tropischer Bergregenwald in Süd-Ecuador	0,78 - 1,50	eigene Messung
tropische Baumarten im Amazonasgebiet	0,70 - 2,14	REICH et al. 1994
Sekundärwaldarten im östlichen Amazonas	0,64 - 2,20	DENICH 1989
Pionierbaumarten in Panama	1,29 - 1,76	LOVELOCK 1998
Jamaikanische Blue Mountains bzw. Java	0,62 - 1,41	BRUIJNZEEL 1993

Vergleichsdaten anderer Untersuchungen entlang mehrerer Höhentransekte bestätigen eine Abnahme des massenbezogenen Blattstickstoffgehalts mit zunehmender Meereshöhe (GRUBB 1977, VITOUSEK et al. 1992, MEDINA 1981, HULTINE & MARSHALL 1999, UNGER 2005; Tab. 5-4). Interpretiert man den massenbezogenen Blattstickstoffgehalt als Indikator für die Bodenverfügbarkeit (TANNER 1977, HEWITT 1979), bestätigt dies eine kontinuierliche Abnahme des pflanzenverfügbaren Stickstoffs mit zunehmender Meereshöhe.

**Tab. 5-4:** Vergleichsdaten für den massenbezogenen Blattstickstoffgehalt [ $\text{mmol g}^{-1}$ ] der Sonnenblätter entlang verschiedener Höhentransekte (Werte umgerechnet).

Untersuchungsgebiet	Höhentransekt	N [ $\text{mmol g}^{-1}$ ]		Referenz
Süd-Ecuador	1050-3060 m	1,50 - 0,78	-	Eigene Messung
Süd-Ecuador	1050-3060 m	2,18 - 1,39	-	UNGER 2005
Neu Guinea	50-3600 m	1,50 - 0,68	-	GRUBB 1977
Malaysia	50-1800 m	1,10 - 0,73	-	GRUBB 1977
Hawaii	110-2470 m	0,80 - 0,43	-	VITOUSEK et al. 1992
Puerto Rico	500-1000 m	0,98 - 0,71	-	MEDINA 1981

### ***Blattkohlenstoffgehalt***

Im Gegensatz zum Blattstickstoff- konnte beim Blattkohlenstoffgehalt keine Veränderung entlang des Höhentransektes beobachtet werden, die gemessenen Werte aller fünf Flächen liegen um  $43,3 \text{ mmol g}^{-1}$ . Untersuchungen von BRUIJNZEEL et al. (1993) entlang verschiedener Höhentransekte in Malaysia, Brunei und den jamaikanischen Blue Mountains sowie auf Java ergaben Werte um  $40 \text{ mmol g}^{-1}$ . Im Vergleich zum massenbezogenen konnte hier beim blattflächenspezifischen Kohlenstoffgehalt ein deutlicher Anstieg von  $0,47 \text{ mmol cm}^{-2}$  (Fläche A) auf  $1,02 \text{ mmol cm}^{-2}$  (Fläche E) festgestellt werden (Abb. 4-16), welches mit der zunehmenden Sklerophyllierung erklärt werden kann.

### ***C/N-Verhältnis***

Bei einer konstanten Abnahme des Blattstickstoff- und einem relativ konstanten Blattkohlenstoffgehalt ist mit zunehmender Meereshöhe ein signifikanter Anstieg des C/N-Verhältnisses von  $31,4 \text{ mmol mmol}^{-1}$  (Fläche A) auf  $58,1 \text{ mmol mmol}^{-1}$  (Fläche E) festzustellen (Tab. 5-5). UNGER (2005) fand auf den gleichen Flächen deutlich geringere Werte zwischen  $23,0 \text{ mmol mmol}^{-1}$  (Fläche A) und  $37,6 \text{ mmol mmol}^{-1}$  (Fläche E), welches an höheren gemessenen N-Gehalten liegt (Tab. 5-4). Untersuchungen von MAKESCHIN et al. (pers. Mitteilung) auf denselben Untersuchungsflächen an Proben des Mineralbodens und der Streuauflage zeigten ebenfalls eine deutliche Zunahme des C/N-Verhältnisses entlang des Höhentransektes, ein weiterer Hinweis auf die verminderte Verfügbarkeit von Stickstoff mit zunehmender Meereshöhe.



**Tab. 5-5:** Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf Blattstickstoffgehalt und C/N-Verhältnis (lineare Regressionsanalyse). Die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$ , der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie wie die Steigung  $b$  sind in der Tabelle angegeben. Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.

	N [mmol g <sup>-1</sup> ]			C/N [mmol mmol <sup>-1</sup> ]		
	$p$	$r^2$	$r$	$p$	$r^2$	$r$
Meereshöhe [m]	<b>0,008</b>	0,92	-0,96	<b>0,023</b>	0,85	0,92
Lufttemperatur [° C]	<b>0,012</b>	0,90	0,95	<b>0,025</b>	0,84	-0,92
VPD [hPa]	<b>0,026</b>	0,96	0,98	<b>0,003</b>	0,96	-0,98
VWC minBo [%]	<b>0,005</b>	0,94	-0,97	<b>0,020</b>	0,97	0,98
VWC orgAuf [%]	<b>0,028</b>	0,84	-0,91	<b>0,022</b>	0,86	0,93
Bestandeshöhe [m]	<b>0,003</b>	0,96	0,98	<b>0,019</b>	0,87	-0,93
Stammlänge [m]	<b>0,003</b>	0,96	0,98	<b>0,017</b>	0,88	-0,94
BHD [cm]	<b>0,024</b>	0,85	0,92	<b>0,067</b>	0,72	-0,85
Biomasse <sub>oberirdisch</sub> [t ha <sup>-1</sup> ]	<b>0,018</b>	0,88	0,94	<b>0,047</b>	0,77	-0,88
SLA [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	<b>0,007</b>	0,93	0,96	<b>0,024</b>	0,85	-0,92
Blattlebensdauer	<b>0,035</b>	0,81	-0,90	0,070	0,72	0,85

### **Blattkalium-, Blattcalcium- und Blattmagnesiumgehalt**

Generell gilt für alle montanen Habitats der Tropen, dass mit zunehmender Meereshöhe neben der Abnahme des Blattstickstoffgehaltes auch eine Abnahme der Blattphosphor- und Blattkaliumgehalte festgestellt werden kann. Beim Blattcalcium- und Blattmagnesiumgehalt kann kein allgemeiner Trend festgestellt werden (TANNER 1998). Bei Beständen mit niedrigen Baumhöhen (> 10 m) werden üblicherweise niedrige Konzentrationen an Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium gefunden (TANNER 1998).

**Tab. 5-6:** Zu- oder Abnahme der Blattnährstoffgehalte entlang verschiedener Höhentransekte (Werte umgerechnet). Daten aus Süd-Ecuador aus eigener Messung (bestandesspezifisch), Neu Guinea und Malaysia von GRUBB 1977 (Bäume und Sträucher aus verschiedenen tropischen Regenwäldern), aus Hawaii von VITOUSEK et al. 1992 (artspezifisch, *Metrosideros polymorpha*) und aus Puerto Rico von MEDINA 1981 (bestandesspezifisch). Legende: - = Abnahme, + = Zunahme entlang des Höhentransektes.

	Höhentransekt	K [μmol g <sup>-1</sup> ]		Ca [μmol g <sup>-1</sup> ]		Mg [μmol g <sup>-1</sup> ]	
Süd-Ecuador	1050-3060 m	297,4 - 162,4	-	58,5 - 167,2	+	67,3 - 134,6	+
Neu Guinea	50-3600 m	422,0 - 166,3	-	511,5 - 244,5	-	123,4 - 51,4	-
Malaysia	50-1800 m	255,8 - 153,5	-	149,7 - 57,4	-	74,1 - 78,2	+
Hawaii	110-2470 m	199,5 - 76,7	-	182,1 - 344,4	+	65,8 - 72,0	+
Puerto Rico	500-1000 m	122,8 - 135,6	+	159,7 - 172,2	+	69,9 - 65,8	-

Dies konnte bei der vorliegenden Untersuchung ebenfalls bestätigt werden, obwohl häufig kein klarer Trend über den gesamten Höhentransekt erkennbar war. So nehmen die gemessenen massenbezogenen Blattkaliumgehalte der vorliegenden Untersuchung von Fläche C bis Fläche E signifikant ab, Fläche A und B liegen jedoch beide in der Mitte (Tab. 5-6). Bei den massenbezogenen Blattcalciumgehalten kann von Fläche B zu Fläche D eine kontinuierliche Zunahme festgestellt werden, Fläche A und E liegen beide wiederum im mittleren Bereich, so dass auch hier kein klarer Trend über den

gesamten Höhentransekt ersichtlich ist (Tab. 5-6). Beim blattflächenspezifischen Calciumgehalt konnte von Fläche A bis Fläche D eine Zunahme von 1,2 auf 4,0  $\mu\text{mol cm}^{-2}$  beobachtet werden. Dies ist zu erwarten, da die Blätter im Zuge der zunehmenden Sklerophyllierung immer mehr Zellwandbestandteile aufweisen. Bei den gemessenen massenbezogenen Blattmagnesiumgehalten konnte von Fläche A zu Fläche E ein Trend zur Zunahme beobachtet werden (Tab. 5-6). Ebenso konnte beim blattflächenspezifischen Magnesiumgehalt über den gesamten Höhentransekt eine signifikante Zunahme von 0,8 auf 3,2  $\mu\text{mol cm}^{-2}$  festgestellt werden. Magnesium ist ein wesentlicher Bestandteil des Chlorophylls. Im Zuge der zunehmenden Sklerophyllierung wird vermutet, dass die Dichte an Chloroplasten pro Blattfläche mit zunehmender Blattdicke ebenfalls ansteigt, was die Zunahme erklären würde.

Für die übrigen gemessenen Blattnährstoffe Eisen und Mangan konnten keine Vergleichsdaten gefunden werden. Generell sind die gemessenen Konzentrationen dieser beiden Spurenelemente so gering (Abb. 4-23, 4-24), dass keine Aussage getroffen werden kann.

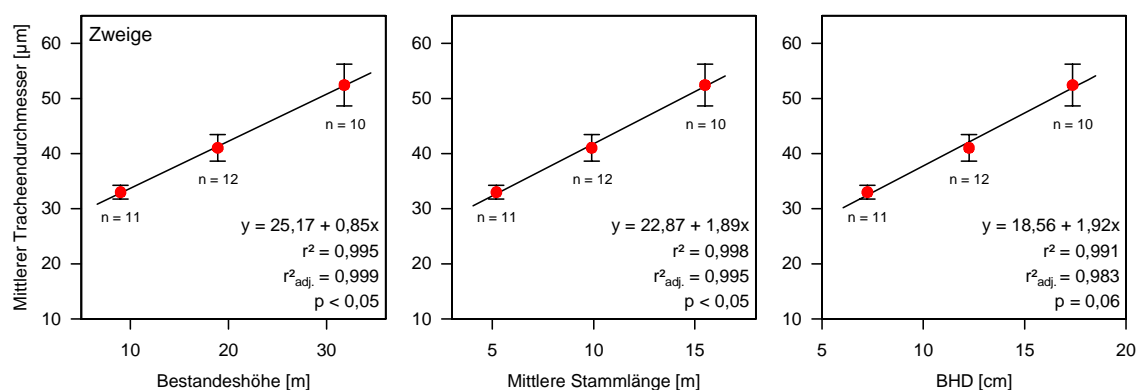
#### 5.1.4 Wurzelmorphologie

Die spezifische Wurzeloberfläche (SRA) weist entlang des Höhentransektes keinen Trend auf. Die Werte der vier bearbeiteten Flächen liegen um 160  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ , es gibt keine signifikanten Unterschiede. RÖDERSTEIN (pers. Mitteilung) stellte bei Untersuchungen der Flächen C, D und E eine Abnahme der SRA von 226,8  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  auf 151,9  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  fest. Vergleichsdaten eines Höhentransektes an der Andenostabdachung in Bolivien von 3650-4050 m zeigen bei Untersuchungen zweier *Polylepis*-Arten beim Mineralboden keine Veränderung. Die Werte für die SRA der Feinwurzeln liegen um 360  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ , bei der organischen Auflage ist eine Zunahme von 360  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  auf 580  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  zu verzeichnen (HERTEL, D., pers. Mitteilung). Daten eines Bestandes von *Nothofagus pumilio* aus Patagonien, Süd-Argentinien, zeigen weder bei der organischen Auflage noch im Mineralboden eine Veränderung des SRA entlang eines Höhentransektes von 830-1130 m. Bei der organischen Auflage liegen die Werte der drei Flächen um 200  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ , beim Mineralboden um 300  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  (HERTEL, D., pers. Mitteilung). Jedoch beziehen sich alle Vergleichsdaten auf Feinwurzeln mit einem Durchmesser  $< 2$  mm. Bei der vorliegenden Arbeit konnte diese Einteilung nicht eingehalten werden. Hauptziel war es, Probenmaterial für die hydraulische Messung zu erhalten, wodurch die Durchmesser meist größer ausfielen, jedoch immer  $< 5$  mm blieben. Wurzeln mit einem Durchmesser  $> 2$  mm weisen generell ein höheres Trockengewicht pro Oberfläche auf, daher ist ein abgesicherter Vergleich nur bis zu einem Durchmesser von 2 mm möglich. Trotzdem lässt sich hier feststellen, dass bei Wurzeln keine eindeutige morphologische Anpassung an unterschiedliche Höhenstufen und damit einhergehende klimatische Veränderungen beobachtet werden kann.

## A.2 Mögliche Anpassung der Wasserleitfähigkeit in Blättern und Wurzeln an zunehmende Meereshöhen

### 5.2.1 Gefäßanatomie

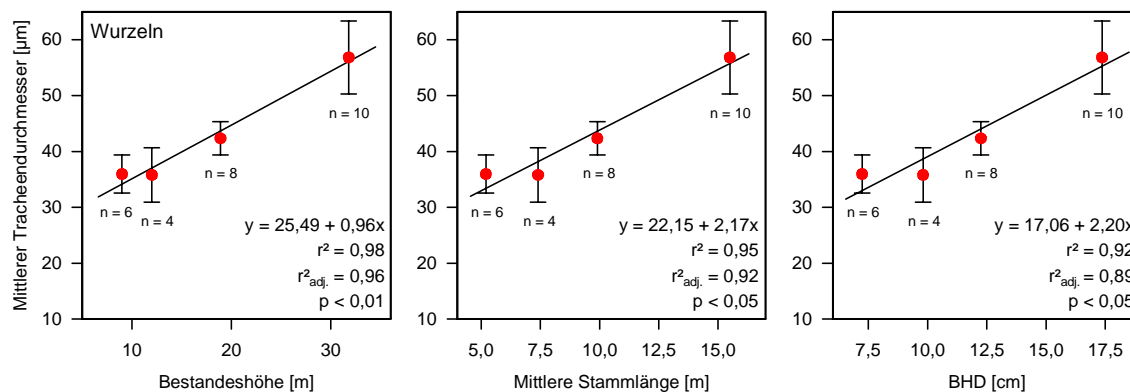
Mit zunehmender Meereshöhe konnte eine Reduzierung des mittleren Tracheendurchmessers festgestellt werden, bei den Zweigen von 52,4  $\mu\text{m}$  auf 33,0  $\mu\text{m}$ , bei den Wurzeln von 56,8  $\mu\text{m}$  auf 36,0  $\mu\text{m}$  (Abb. 4-2, Tab. 5-8). Die hydraulische Leitfähigkeit ist nach dem HAGEN-POISEUILLESchen Gesetz proportional zur vierten Potenz des Gefäßradius. Hinsichtlich des prozentualen Anteils der jeweiligen Gefäßklassen an der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit konnte daher ebenfalls mit zunehmender Meereshöhe eine deutliche Verschiebung festgestellt werden. Lag bei den Zweigen der Anteil von Gefäßen mit einem Durchmesser  $> 50 \mu\text{m}$  an der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit auf der untersten Fläche bei 68 %, reduzierte sich deren Anteil bis zur obersten Fläche entsprechend der Reduzierung des mittleren Tracheendurchmessers auf 10 %. Bei den Wurzeln verhielt es sich ähnlich. Holzanatomische Untersuchungen anderer Autoren entlang verschiedener Höhen transekte beschreiben ebenfalls eine Reduzierung der Gefäßdurchmesser mit zunehmender Meereshöhe (VAN DEN OEVER et al. 1981, NOSHIRO et al. 1994, 1995). BAAS (1982) folgert aus den Beobachtungen der Holzanatomie entlang verschiedener Höhen- und Breitengradienten, dass mit zunehmender Trockenheit bzw. abnehmender Temperatur die Gefäßdurchmesser ab- und parallel die Gefäßdichte zunimmt. Weiterhin konnte von NOSHIRO et al. (1994) gezeigt werden, dass es eine direkte signifikante Korrelation zwischen Gefäßdurchmesser und Baumhöhe und Brusthöhendurchmesser (BHD) gibt. Dies konnte bei der hier vorliegenden Untersuchung ebenfalls bestätigt werden (Abb. 5-6, Abb. 5-7, Tab. 5-8).



**Abb. 5-6:** Beziehung zwischen mittlerem Tracheendurchmesser der Zweige und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Vorangegangene Untersuchungen berichten sowohl bei Monokotylen wie auch bei Dikotylen von deutlich größeren Tracheengefäßen im Wurzelbereich als im Stamm-

bzw. Zweigbereich (REIDL 1937, FEGEL 1941, ZIMMERMANN & POTTER 1982, GASSON 1985). Bei Coniferen wurde nachgewiesen, dass teilweise lediglich die Wurzeln Tracheengefäße aufweisen, wohingegen im Stammbereich ausschließlich Tracheiden vorkommen (CHEADLE 1953, SPERRY & IKEDA 1997).



**Abb. 5-7:** Beziehung zwischen mittlerem Tracheendurchmesser der Wurzeln und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD. Die Stichprobengröße n, die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben.

Untersuchungen der Cavitation im Xylem von Hartholz haben gezeigt, dass Wurzeln anfälliger gegenüber Embolien sind als der Stamm- bzw. Zweigbereich (SPERRY & SALINDRA 1994, ALDER et al. 1996, HACKE & SAUTER 1996), was unter anderem durch die größeren Tracheengefäße erklärt wurde. Lange und große Gefäße sind zum einen effektiver in der Wasserleitung, gleichzeitig jedoch auch anfälliger für Cavitation (TYREE et al. 1994, LO GULLO et al. 1995).

Bei der vorliegenden Untersuchung konnte weder bei mittleren, noch bei maximalen Gefäßdurchmessern der Wurzeln deutlich größere Gefäße festgestellt werden (Tab. 5-7). Ebenso wenig konnte beim prozentualen Anteil der jeweiligen Gefäßdurchmesserklassen an der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit das Vorhandensein von deutlich größeren Wurzel- als Zweiggefäßen nachgewiesen werden.

**Tab. 5-7:** Maximaler Tracheendurchmesser der Zweig- und Wurzelproben von Fläche A, C und E. Angegeben sind Proben, von denen sowohl von Wurzel- wie Zweigdaten vorliegen (siehe Anhang).

	Maximaler Tracheendurchmesser [µm]							
Probe	A6	A16	A77	E3	E51	E53	E81	E82
Zweig	149	79	82	67	53	50	59	52
Wurzel	100	53	92	47	77	60	64	56
Probe	C3	C18	C26	C39	C72	C81	C83	C84
Zweig	74	52	82	98	64	60	78	63
Wurzel	68	72	67	75	59	80	63	66

Die Aussagen der oben aufgeführten Autoren beziehen sich vor allem auf die Anpassung der untersuchten Arten an Trockenstress bzw. frostbedingte Embolien. Die Anfälligkeit des Xylems gegenüber Cavitationen ist als einer der wichtigsten Faktoren

erkannt worden, welche die Wasserleitfähigkeit von Pflanzen beeinflussen (TYREE & SPERRY 1989, TYREE & EWERS 1991, MILBURN 1993). ZIMMERMANN (1983) argumentiert, dass in Wurzeln der Wasserstress nicht so groß sein würde wie im Stammbereich, da sich das Wasserpotential von den Wurzeln über den Stamm zu den Blättern reduziert. Zum anderen müssen Wurzeln im Vergleich zum Stamm- bzw. Zweigbereich keine Organe wie Blätter oder Knospen versorgen. Außerdem sind Embolien im Wurzelbereich einfacher zu reparieren als im Stammbereich (EWERS et al. 1992) und der Ersatz einer ausgefallenen Wurzel kostet weniger Ressourcen als eines Zweiges mit komplettem Blattwerk. Dies sind jedoch Anpassungen an Trockenstress. Bei der vorliegenden Untersuchung liegt die jährliche Niederschlagsmenge zwischen 2000-5000 mm, es gibt keine Trockenzeit, so dass die hier vorkommenden Arten keinerlei Anpassung an Trockenheit bedürfen. Dies ist eine mögliche Erklärung für die bei den hier untersuchten Arten fehlenden deutlichen Größenunterschieden zwischen Wurzel- und Zweiggefäßen.

**Tab. 5-8:** Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf den mittleren Tracheendurchmesser der Zweig- und Wurzelproben (lineare Regressionsanalyse). Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.

	Mittlerer Tracheendurchmesser [ $\mu\text{m}$ ]					
	Zweig			Wurzel		
	p	$r^2$	r	p	$r^2$	r
Meereshöhe [m]	0,129	0,96	-0,98	0,075	0,85	-0,92
Lufttemperatur [ $^{\circ}\text{C}$ ]	0,168	0,94	0,97	0,099	0,81	0,90
N [ $\text{mmol g}^{-1}$ ]	0,080	0,98	0,99	<b>0,020</b>	0,95	0,98
VPD [hPa]	0,141	0,96	0,98	<b>0,044</b>	0,91	0,95
VWC minBo [%]	0,199	0,91	-0,96	0,067	0,87	-0,93
VWC orgAuf [%]	0,373	0,70	-0,84	0,210	0,63	-0,79
Bestandeshöhe [m]	<b>0,016</b>	0,99	0,99	<b>0,009</b>	0,98	0,99
Stammlänge [m]	<b>0,030</b>	0,99	0,99	<b>0,018</b>	0,96	0,98
BHD [cm]	0,059	0,99	0,99	<b>0,035</b>	0,92	0,96
$k_s^{\text{theor}}$ Zweig [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	0,281	0,83	0,91	0,067	0,99	0,99
$k_s^{\text{theor}}$ Wurzel [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	0,355	0,73	0,85	<b>0,021</b>	0,95	0,98
$\text{LSC}^{\text{theor}}$ [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	0,488	0,48	-0,69	0,371	0,7	0,84
$\text{RSC}^{\text{theor}}$ [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	0,437	0,6	-0,78	0,191	0,66	0,81

## 5.2.2 Hydraulische Leitfähigkeit

Bei der berechneten theoretischen spezifischen Leitfähigkeit ( $k_s^{\text{theor}}$ ) konnte sowohl bei den Zweigen wie bei den Wurzeln über den gesamten Höhentransekt eine kontinuierliche Abnahme festgestellt werden. Die Wurzeln wiesen dabei fast doppelt so hohe Werte auf wie die Zweige (Tab. 5-9). Im Gegensatz dazu wurde bei der blattflächenspezifischen Leitfähigkeit (*leaf specific conductivity*, LSC) auf der untersten Fläche der niedrigste Wert ermittelt, auf den Flächen C und E wurden fast doppelt so

hohe Werte beobachtet (Tab. 5-9). Die wurzeloberflächenspezifische Leitfähigkeit (*root specific conductivity*, RSC) nahm von der tiefst- zur höchstgelegenen Fläche um annähernd den Faktor vier ab (Tab. 5-9). Vergleichsdaten eines Höhentransektes anderer Autoren liegen nicht vor.

**Tab. 5-9:** Vergleichsdaten der querschnittsspezifischen und flächenspezifischen Leitfähigkeit der Zweige und Wurzeln (Werte umgerechnet). Bei Methode 1. wurden die Werte theoretisch anhand mikroskopischer Analysen berechnet, Methode 2. bezieht sich auf die Messung der empirischen Leitfähigkeit nach der Methode von SPERRY et al. (1988).

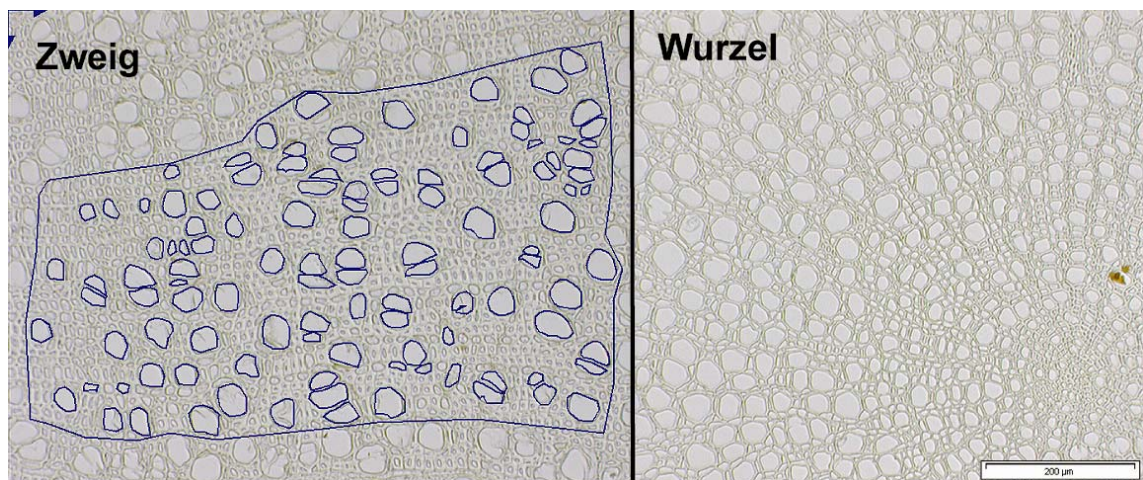
Untersuchungsobjekt	$K_s$ [m <sup>2</sup> MPa <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> 10 <sup>-2</sup> ]	LSC / RSC [m <sup>2</sup> MPa <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> 10 <sup>-6</sup> ]	Methode	Referenz
<b>Zweige</b>				
Süd-Ecuador Bergregenwald	0,800 - 2,300	3,90 - 7,66	1.	Eigene Messung
Venezuela Bergregenwald	0,030 - 0,080	0,11 - 0,35	2.	SOBRADO 2003
Panama Tieflandregenwald	-	0,28 - 2,22	2.	SANTIAGO et al. 2004
Panama Tieflandregenwald	-	0,52 - 1,14	2.	MACHADO 1994
Europäische Baumarten	0,003 - 0,025	0,05 - 1,00	2.	TYREE et al. 1991
<i>Schefflera morototoni</i>	0,020 - 0,150	30,00	2.	TYREE et al. 1991
<b>Wurzeln</b>				
Süd-Ecuador Bergregenwald	1,450 - 4,940	1,51 - 7,67	1.	Eigene Messung
Rocky Mountains, Oregon	0,730	-	2.	MACHADO 1991

Generell sind die hier gemessenen Werte deutlich höher als vergleichbare Literaturwerte. Dies kann an der Messmethode oder auch an den untersuchten Arten liegen. Bei der Berechnung der theoretischen Leitfähigkeit wird von idealen Tracheen- und Tracheidengefäßen ausgegangen, welche jedoch keineswegs physikalisch idealen kreisrunden Kapillaren entsprechen (LÖSCH 2001). Daher weicht die empirische oft erheblich von der mit dem HAGEN-POISEUILLESchen Gesetz berechneten theoretischen Leitfähigkeit ab; sie kann im Extrem bis zu lediglich 10 % betragen (HUBER 1956). Zum anderen ist nicht immer bekannt, ob bei der Berechnung der empirischen Leitfähigkeit nach der Methode von SPERRY et al. (1988) die Xylemfläche mikroskopisch bestimmt wurde oder der Zweigdurchmesser als Referenz diente. Der Unterschied zwischen Xylemfläche und Gesamtquerschnittsfläche kann erheblich sein und bis zu 70 % betragen (siehe Anhang Abb. A-11: *Graffenrieda emarginata*).

### ***Spezifische Leitfähigkeit von Zweigen und Wurzeln***

Bei den Wurzeln wurden deutlich höhere spezifische Leitfähigkeiten ermittelt als bei den Zweigen. Nach GARTNER (1995) soll die axiale Wasserleitfähigkeit von Wurzeln in Coniferen und Hartgehölzen um einiges höher sein als im Stamm- oder Zweigbereich, bedingt durch größere Wurzel- als Stamm- oder Zweiggefäße (ZIMMERMANN & POTTER 1982, GARTNER 1995, SPERRY & IKEDA 1997). Bei der hier vorliegenden Untersuchung wurden jedoch keine Größenunterschiede der mittleren Wurzel- und Zweiggefäße festgestellt. Daher kann angenommen werden, dass der prozentuale Anteil an großen Gefäßen bezogen auf die gesamte Xylemfläche bei den Wurzeln höher ist als im

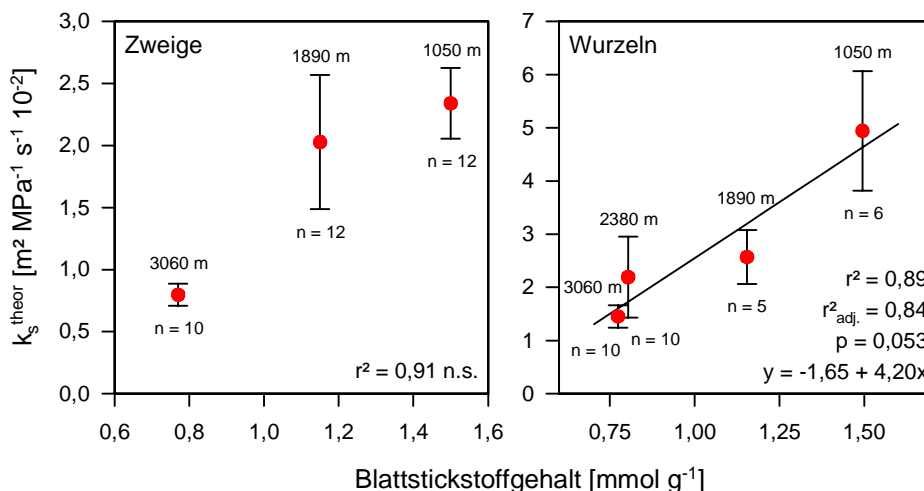
Zweighbereich (Abb. 5-8). Der Anteil an lignifizierten, kurzen und engen Gefäßen nimmt bei den Zweigen mit zunehmender Meereshöhe deutlich zu. Neben Nährstoffmangel ist mit zunehmender Meereshöhe die Beeinflussung der Arten durch kräftige Windböen ein Grund für die erhöhte Kohlenstoffinvestition in Stützgewebe, um eine höhere Stabilität gewährleisten zu können (WAGNER 1998). Eine Erhöhung des Gefäßdurchmessers resultiert zwangsläufig in schwächerem Holz, in welchem zum Beispiel durch starke Winde Mikrorisse entstehen können, wodurch entweder Cavitationen im Xylem entstehen oder Pilzinfektionen eindringen können. Wurzeln sind im Gegensatz zu den Zweigen keinen extremen mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt, weshalb hier der Anteil an lignifizierten Gefäßen deutlich geringer ausfällt.



**Abb. 5-8:** Mikroskopische Aufnahme eines Zweig- und Wurzelquerschnittes von *Weinmannia loxensis* (Cunoniaceae) bei gleicher Vergrößerung.

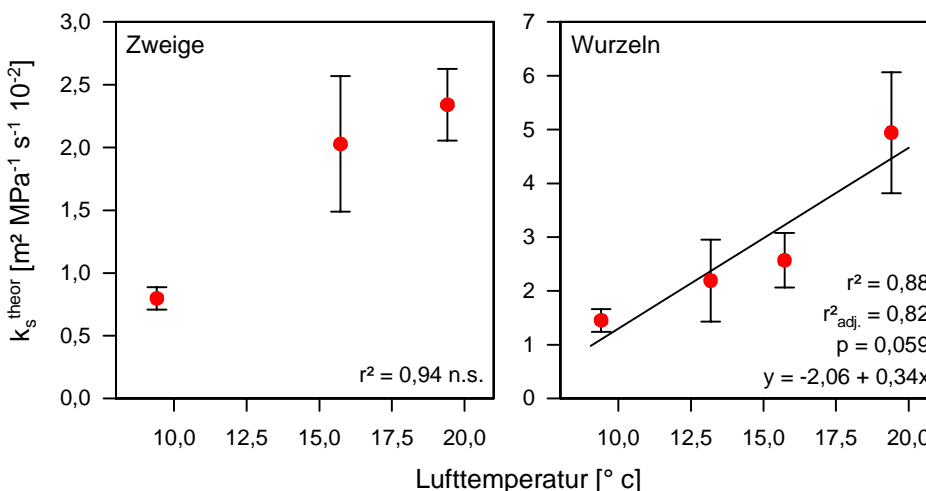
Welche biotischen bzw. abiotischen Faktoren können die beobachtete Reduzierung der theoretischen spezifischen Leitfähigkeit sowohl bei den Wurzeln wie bei den Zweigen entlang des untersuchten Höhentransektes erklären? Am offensichtlichsten ist die Veränderung der Gefäßanatomie mit zunehmender Meereshöhe, welche als artspezifische Anpassung an geringere Nährstoffverfügbarkeit und niedrigere Temperaturen gedeutet werden kann. Dies bestätigen zum einen Korrelationen der theoretischen spezifischen Leitfähigkeit mit dem massenbezogenen Blattstickstoffgehalt (Abb. 5-9), welcher als Indiz für die Bodenverfügbarkeit dient, und zum anderen mit der Jahresmitteltemperatur (Abb. 5-10).





**Abb. 5-9:** Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit von Zweig und Wurzel und dem Blattstickstoffgehalt. Die Stichprobengröße n, die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben.

Der Nährstoffmangel, vor allem von Stickstoff, zeigt hier einen engen Zusammenhang mit der Gefäßanatomie der untersuchten Arten. So beobachteten HARVEY & DRIESSCHE (1999), dass nach N-Düngung sich der mittlere Tracheendurchmesser um 20 % vergrößert hatte. Zudem ist seit längerem bekannt, dass Nährstoffmangel, zum Beispiel N- oder P-Mangel, die hydraulische Leitfähigkeit von Wurzeln direkt herabsetzt (RADIN & EIDENBOCK 1984, RADIN & MATTHEWS. 1989, KARMOKER et al. 1991, CLARKSON et al. 2000).



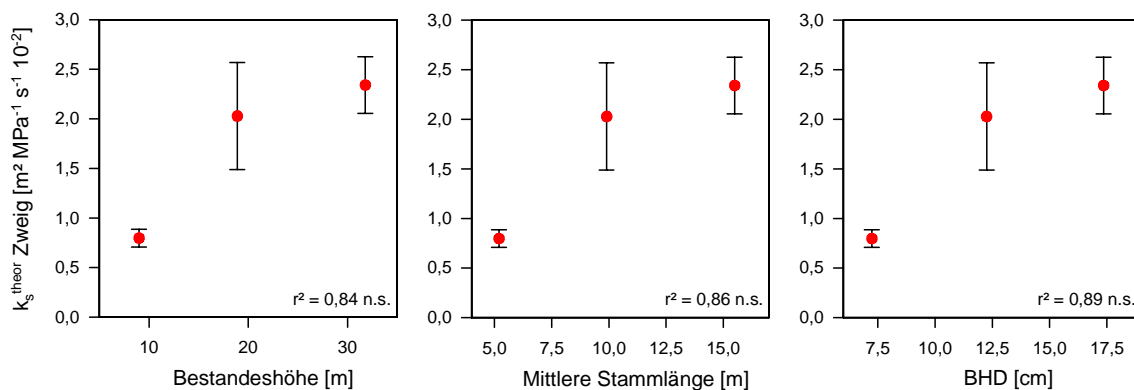
**Abb. 5-10:** Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit von Zweig und Wurzel und der Jahresmitteltemperatur. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{adj.}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit p sind in der Graphik angegeben.

Die abnehmende Lufttemperatur beeinflusst ebenso wie die abnehmenden Nährstoffgehalte direkt die hydraulische Leitfähigkeit durch Änderung der Viskosität des Wassers (STEUDLE 2002) sowie durch Beeinflussung biochemischer Prozesse (LEE

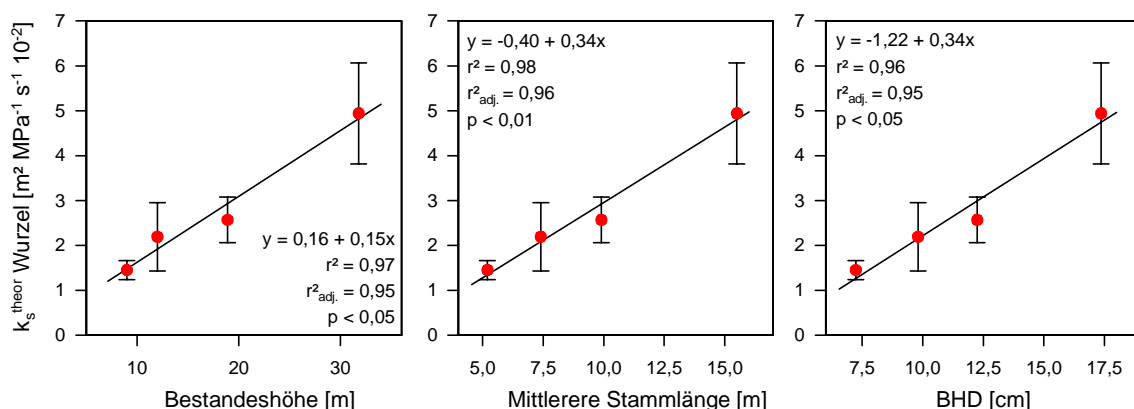


et al. 2004). Außerdem konnte ein linearer Zusammenhang zwischen Bodentemperatur und Transpiration beobachtet werden (COCHARD 2000).

Parallel zum mittleren Tracheendurchmesser ist ein Einfluss von biometrischen Parametern auf die theoretische spezifische Leitfähigkeit festzustellen (Abb. 5-11, Abb. 5-12).



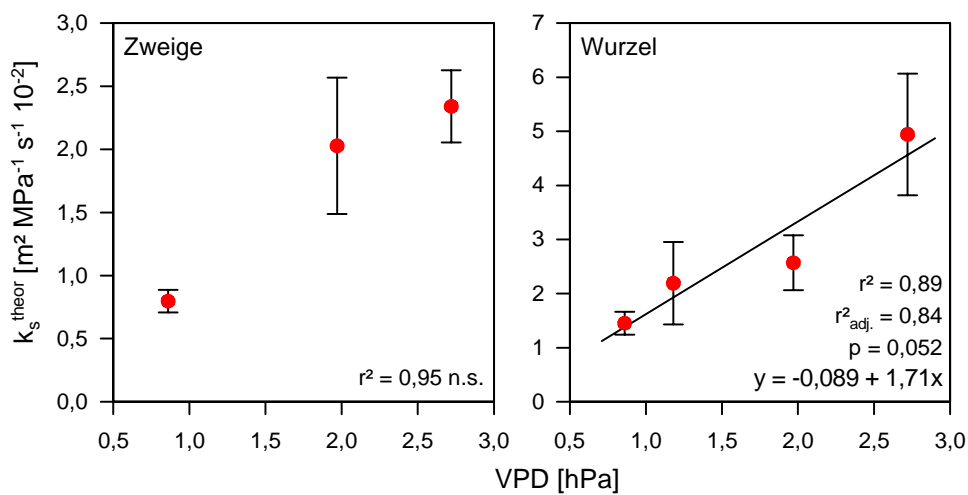
**Abb. 5-11:** Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Zweige und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD. Der Korrelationskoeffizient  $r^2$  ist in der Graphik angegeben.



**Abb. 5-12:** Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Wurzeln und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

Darüber hinaus konnte hier ein Zusammenhang zwischen der theoretischen spezifischen Leitfähigkeit und dem VPD aufgezeigt werden (Abb. 5-13). Holzanatomisch würde man als Anpassung an Trockenstress und als Schutz vor Cavitation die kleinsten mittleren Tracheendurchmesser beim höchsten vorkommenden VPD erwarten. Im Vergleich zu Trockengebieten ist das bei der hier vorliegenden Untersuchung höchste vorkommende mittlere VPD immer noch so niedrig, dass keine Anpassungen zu erwarten sind. FOETZKI (2002) ermittelte im Vorland einer zentralasiatischen Flussoase mittlere VPD-Werte um 24,6 hPa, das höchste mittlere VPD der vorliegenden Untersuchung liegt bei 2,7 hPa.

Generell kann festgestellt werden, dass auf der höchstgelegenen Fläche E mehrere Faktoren zusammenkommen, die das Vorhandensein von den kleinsten mittleren Tracheendurchmessern und der geringsten theoretischen spezifischen Leitfähigkeit erklären: die niedrigste gemessene Jahresmitteltemperatur, geringste Bodentemperatur, die niedrigsten VPD-Werte und geringsten Nährstoffgehalte. Dies lässt einen geringen Transpirationsstrom von Wurzel zu Blatt erwarten und damit auch geringe Nährstoffströme, so dass hier die niedrigste Produktivität anzutreffen ist. So beobachteten auch MOTZER et al. (2005) im gleichen Untersuchungsgebiet auf 1950 m ü. M. sehr geringe Transpirationsraten aufgrund des niedrigen VPD.



**Abb. 5-13:** Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Zweige und Wurzeln und dem Sättigungsdefizit der Luft. Die Gleichung der linearen Regression, der Korrelationskoeffizient  $r^2$  sowie der adjustierte Korrelationskoeffizient  $r^2_{\text{adj.}}$  und die Irrtumswahrscheinlichkeit  $p$  sind in der Graphik angegeben.

### ***Blattflächen- und wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit***

Im Allgemeinen soll die LSC tropischer Baumarten 5 bis 200 mal größer sein als die von Baumarten der temperaten Zone (TYREE & EWERS 1991, TYREE et al. 1991; Tab. 5-9). Daher wurde erwartet, dass mit zunehmender Meereshöhe und abnehmender Temperatur die LSC abnimmt. Dies konnte hier nicht bestätigt werden: Auf Fläche A wurde der niedrigste Wert ermittelt. Generell gilt bei gleicher hydraulischer Leitfähigkeit, dass, je größer die versorgte Blattfläche ist, desto geringer sollte der LSC-Wert sein. Dies würde den niedrigen Wert auf Fläche A, verglichen mit Fläche C, erklären, da sich die spezifischen Leitfähigkeiten nicht signifikant unterscheiden. Zum anderen konnten auf Fläche A keine Zweigproben aus der obersten Kronenschicht beprobt werden, wodurch die vom Zweig versorgte Blattfläche im Vergleich zu den anderen Flächen evt. prozentual größer ausfiel. Auf Fläche E wurden die geringsten spezifischen Leitfähigkeiten und die geringsten Blattflächen festgestellt, so dass sich ein vergleichbarer Wert wie auf Fläche C ergibt. Lässt man den niedrigen Wert auf Fläche A außer Acht und vergleicht nur Fläche C mit Fläche E, lässt sich feststellen, dass bei

den hier vorkommenden Arten eine Anpassung der Gefäßanatomie an das versorgte Blattwerk zu beobachten ist. Auf Fläche C kann aufgrund größerer Tracheendurchmesser eine höhere hydraulische Leitfähigkeit erreicht werden, wodurch eine größere Blattfläche versorgt werden kann im Vergleich zu Fläche E. Im Hinblick auf die LSC ist kein signifikanter Unterschied festzustellen.

Dahingegen ist bei der RSC eine kontinuierliche Abnahme von Fläche A zu Fläche E festzustellen. Bei der Gesamtoberfläche der Wurzeln konnte mit zunehmender Meereshöhe keine Veränderung beobachtet werden, die spezifische Leitfähigkeit sank jedoch signifikant. Dies erklärt die kontinuierliche Reduzierung der RSC.

Mit zunehmender Meereshöhe ist aufgrund des verminderten Nährstoffangebotes eine verstärkte C-Allokation im Wurzelsystem festzustellen (LEUSCHNER 2006). Daten von RÖDERSTEIN (pers. Mitteilung) belegen von Fläche C zu Fläche E eine kontinuierliche Zunahme des Wurzelflächenindex (RAI) von  $8,8 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  auf  $14,8 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ . Dementsprechend muss die einzelne Wurzel in Bezug auf die hydraulische Leitungsfähigkeit nicht so leistungsfähig sein, wie Wurzeln von Arten der tieferen Lagen. Dies deckt sich mit den mit zunehmender Meereshöhe geringeren zu erwartenden Transpirationsströmen.

## 6 ZUSAMMENFASSUNG

In einer Studie über den Einfluss der Meereshöhe auf den Wasserhaushalt tropischer Bergregenwälder wurden die Gefäßanatomie von Zweigen und Wurzeln sowie Blattmorphologie und Blattnährstoffgehalte von Sonnenblättern entlang eines Höhentransektes von ca. 1000 bis 3000 m ü. M in verschiedenen Waldbeständen untersucht. Dazu wurden Blattfläche, Sklerophylliegrad, Stomatadichte und Stomatagröße von Sonnenblättern bestimmt. Anhand von Querschnitten der Zweige und Wurzeln konnten potentielle hydraulische Leitfähigkeiten berechnet werden.

Mit zunehmender Meereshöhe wurde eine lineare Abnahme des massenbezogenen Stickstoffgehalts der Blätter gemessen. Parallel nahm entlang des Höhentransektes die Oberfläche der Blätter stark ab und der Sklerophylliegrad deutlich zu. Ebenfalls nahm die Stomatadichte der Sonnenblätter mit der Meereshöhe deutlich ab, während die Stomatagröße zunahm.

Mit zunehmender Meereshöhe nahm der mittlere Tracheendurchmesser sowohl von Zweigen wie Wurzeln ab. Vor allem bei den Zweigen nahm mit der Meereshöhe der Anteil an lignifizierten Gefäßen zu. Dementsprechend sank die theoretische spezifische Leitfähigkeit der Zweige und Wurzeln kontinuierlich um mehr als den Faktor zwei entlang des Höhentransektes, wobei die Wurzeln fast doppelt so hohe Werte wie die Zweige aufwiesen. Dabei wurden bei den Wurzeln jedoch keine größeren Gefäßdurchmesser festgestellt. Hinsichtlich der theoretischen blattflächenspezifischen Leitfähigkeit wurde mit Ausnahme der untersten Fläche keine signifikante Veränderung entlang des Höhentransektes gemessen, was auf eine Anpassung der Gefäßanatomie und dem versorgtem Blattwerk an die jeweilige Höhenlage hinweist. Im Gegensatz dazu wurde eine Reduzierung der wurzeloberflächenspezifischen Leitfähigkeit mit zunehmender Meereshöhe um den Faktor vier festgestellt.

Es konnte gezeigt werden, dass in tropischen Bergregenwäldern sowohl Blattmorphologie wie auch Gefäßanatomie der Zweige und Wurzeln stark von der mit der Meereshöhe verringerten Nährstoffverfügbarkeit und abnehmenden Temperatur beeinflusst werden. Dabei erwies sich besonders das Angebot von Stickstoff als limitierend.

## 7 SUMMARY

The scope of this research study examines the influence elevation has on the water status in tropical montane rainforests in southern Ecuador. The investigation focused upon the vessel anatomy of branches and roots as well as leaf morphology and nutrient status of sun leaves within various forest stands along an altitudinal transect ranging from 1,000 to 3,000 m above sea level. For that purpose leaf area, specific leaf area as well as density and size of stomata of sun leaves were investigated. On the basis of cross sections of branches and roots the theoretical hydraulic conductivity was calculated.

Due to increasing altitude the mass based leaf nitrogen content decreased linearly. Likewise the leaf area decreased strongly with altitude whereas the sclerophylly increased. Stomatal density decreased with altitude while stomatal size increased.

With increasing altitude the mean vessel diameter of branches and roots decreased. Within the branches the portion of lignified vessels increased with altitude. Accordingly the theoretical specific conductivity decreased continuously with elevation, whereas that of roots was nearly twice as high as that of branches. However, the roots showed no greater vessel diameters. The theoretic leaf specific conductivity showed with the exception of the lowest study site no significant change with elevation, indicating an adaptation of vessel anatomy and supported leaf area with respect to elevation. In contrast, a reduction of root specific conductivity with respect to increasing altitude by the factor of four could be established.

In conclusion, this analysis showed that in tropical montane forests leaf morphology as well as vessel anatomy of branches and roots were strongly affected by decreased nutritional availability and decreasing temperature following changes in altitude. In this, insufficient nitrogen availability played a major role as a limiting factor.

## Literaturverzeichnis

- ACKERLY, D.D. & REICH, P.B. (1999): Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86: 1272-1281.
- AIBA, S.I. & KITAYAMA, K. (1999): Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140: 139-157.
- AIBA, S.I. & KITAYAMA, K. (2002): Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology* 90: 37-51.
- ALDER, N.N., SPERRY, J.S. & POCKMAN, W.T. (1996): Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* 105: 293-301.
- ANDERSON, J.M. & SWIFT, M.J. (1983): Decomposition in tropical forests. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (eds. S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick). Special Publication Number 2 of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 287-309.
- BAAS, P. (1982): Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy-history and perspectives. In: P. Baas, ed., *New Perspectives in Wood Anatomy*, Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk, The Hague: 23-58.
- BALSLEV, H. (1988): Distribution patterns of Ecuadorian plant species. *Taxon* 37: 567-577.
- BALSLEV, H.; ØLLGAARD, B. (2002): Mapa de vegetación del sur de Ecuador. In: *Botánica Austroecuatorialiana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipec*. Aguirre, Z.; Madsen, J.E.; Cotton, E.; Balslev, H. (Eds.). Quito: pp. 51-64.
- BARTHLOTT, W., LAUER W., PLACKE A (1996): Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50(4), 317-327.
- BENDIX, J., LAUER, W. (1992): Die Niederschlagsjahreszeiten in Ecuador und ihre klimadynamische Interpretation. *Erdkunde* 46: 118-134.
- BENNER, J., VITOUSEK, P., OSTERTAG, R. (2006): Nutrient cycling and nutrient limitation in tropical montane cloud forest. In: BRUIJNZEEL, S. & JUVIK, J. (eds.): *Mountains in the mist: Science for Conserving and Managing tropical montane cloud forests*. Hawaii Univ. Press (in press).

- BERTSCH, C. (2003): Struktur und Vorräte der ober- und unterirdischen Phytomasse entlang eines Höhentransektes an der Andenostabdachung Südecuadors. *Diplomarbeit*, Göttingen.
- BOX, E.O. (1981): Predicting Physiognomic Vegetation Types with Climate Variables. *Vegetation* 45: 127-139.
- BRUIJNZEEL, L.A. (1990): Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. UNESCO-IHP Humid Tropical Programm, Paris, pp. 224.
- BRUIJNZEEL, L.A., WATERLOO, M.J., PROCTOR, J., KUITERS, A.T., KOTTERINK, B. (1993): Hydrological observations in montane rain forests on Gunung-Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the Massenerhebung effect. *Journal of Ecology* 81: 145-167.
- BRUIJNZEEL, L.A., VENEKLAAS, E.J. (1998): Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79(1): 3-9.
- Bruijnzeel, L.A. (2001): Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. *Land Use Water Resour. Res.* 1: 1.1-1.18.
- CALDERÓN, S. (2002): El Parque Nacional Podocarpus y fundamentos legales que lo respaldan. In: Aguirre M., Z., Madsen, J.E., Cotton, E. & Balslev, H. (eds.): *Botánica Austroecuatorialiana. Estudios sobre los recursos vegetales es las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipe*. Ediciones Abya-Yala, Quito, Ecuador, 433-451.
- CARLQUIST, S. (1975): Ecological strategies of Xylem Evolution. University of California Press, Berkley.
- CAVELIER, J. (1996): Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains.
- CAVELIER, J., MEJA, C.A. (1990): Climatic factors and tree stature in the elfin cloud forest of Serrania de Macuira, Colombia. *Agricultural and Forest Meteorology* 53: 105-123.
- CHABOT, B.F., HICKS D.J. (1982): The Ecology of Leaf Life Spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- CHAPIN, F.S. (1980): The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. System*, 11: 233-260.
- CHEADLE, V.I. (1953): Independent origin of vessels in monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorphologia* 3: 23-44.
- CINTRON, G. (1970): Variation in size and frequency of stomata with altitude in the Luquillo Mountains. H.T. Odum & R.F. Piegion (Eds): A tropical rain forest.

- United States Atomic Energy Commission*, Washington D.C., USA, pages H133-H135.
- CLARKSON, D.T., CARVAJAL, M., HENZLER, T., WATERHOUSE, R.N., SMYTH, A.J., COOKE, D.T. & STEUDLE, E. (2000): Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effect of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany* 51(342): 61-70.
- COCHARD, H., MARTIN, R., GROSS, P. & BOGEAT-TRIBOULOT, M.B. (2000): Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. *Journal of experimental Botany* 51(348): 1255-1259.
- CORDELL, S., GOLDSTEIN, G., MUELLER-DOMBOIS, D., VITOUSEK, P.M. (1998): Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia* 113: 188-196.
- CUENCA, G. (1976): Balance nutricional de algunas lenosas de dos ecosistemas contrastantes: Bosque nublado y bosque deciduo. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela. Resultados preliminares. *Acta Científica Venezolana* 38: 366-375.
- DAVIES S. J. (1998): Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history. *Ecology* 79: 2292–2380.
- DE LILLIS, M., MATTEUCCI, G. & VALENTINI, R. (2004): Carbon assimilation, nitrogen, and photochemical efficiency of different Himalayan tree species along altitudinal gradient. *Photosynthetica* 42 (4): 597-605.
- DENICH, M. (1989): Untersuchungen zur Bedeutung junger Sekundärvegetation für die Nutzungssystemproduktivität im östlichen Amazonasgebiet, Brasilien. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft der Tropen und Subtropen. Dissertation aus dem Institut für Pflanzenbau und Tierhygiene in den Tropen und Subtropen der Universität Göttingen.
- EVANS J.R., SEEMANN J.R. (1989): The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. Aus Briggs W.R., Liss A.R. (eds): *Photosynthesis*. New York, S. 183–205.
- EWERS, F.W., NORTH, G.B. & NOBEL, P.S. (1992): Root-stem junctions of a desert monocotyledon and a dicotyledon: hydraulic consequences under wet conditions and during drought. *New Phytologist* 121: 377-385.
- FEGEL, A.C. (1941): Comparative anatomy and varying physical properties of trunk, branch and root wood in certain northeastern trees. *Bull. New York State College of Forestry, Syracuse*, Vol. 14, No 2b, Techn. Publ. No 55: 1-20.



- FOETZKI, A. (2002): Wasserhaushalt und Wassernutzungseffizienz von vier perennierenden Pflanzenarten im Vorland einer zentralasiatischen Flussoase. Dissertation, Universität Göttingen.
- FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. Ulmer, Stuttgart.
- GAMAGE, H.K., ASHTON, M.S., SINGHAKUMARA, B.M.P. (2003): Leaf structure of *Syzygium* spp. (Myrtaceae) in relation to site affinity within a tropical rain forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 365–377.
- GARTNER, B.L. (1995): Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. *In: Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Eds. B.L. Gartner. Academic Press, San Diego: 125-149.
- GASSON, P.E. (1985): Automatic measurement of vessel lumen area and diameter with particular reference to pedunculate oak and common beech. *IAWA Bull* 6: 219-237.
- GIVNISH, T.J. (1987): Comparative-Studies of Leaf Form - Assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131-160.
- GRUBB, P.J. & WHITMORE (1966): A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. Climate and its effects on distribution and physiognomy of forests. *Journal of Ecology* 54(2): 333.
- GRUBB, P.J. (1974): Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: new facts and a new perspective in Flenley, J.R.: Altitudinal zonation in Malesia. Transaction of the third Aberdeen – Hull Symposium on Malesian ecology, Hull 1973. Department of Geography, University of Hull, Hull. Pp 13-45.
- GRUBB, P.J. (1977): Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- HACKE, U. & SAUTER, J.J. (1996): Drought-induced xylem dysfunction in petioles, branches and roots of *Populus balsamifera* L. and *Alnus glutinosa* (L.). Gaertn. *Plant Physiology* 111: 413-417.
- HARVEY, H.P. & VAN DEN DRIESSCHE, R. (1999): Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiology* 19: 943-950.
- HETSCH, W. & HOHEISEL, K. (1976): Standorts- und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 147: 200-209.
- HEWITT E.J., CUTTING C.V., 1979: Nitrogen assimilation of plants. New York.
- HIKOSAKA K., NAGAMATSU, D., ISHI, H.S. & HIROSE, T. (2002): Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research* 17: 305-313.

- HIKOSAKA K., TERASHIMA I. (1995): A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Environment* 18: 605–618.
- HOMEIER, J. (2004): Baumdiversität, Waldstruktur und Wachstumsdynamik zweier tropischer Bergregenwälder in Ecuador und Costa Rica. *Dissertationes Botanicae*, Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- HOMEIER, J., DALITZ, H. & BRECKLE, S.W. (2002): Waldstruktur und Baumdiversität im montanen Regenwald der Estación Científica San Francisco in Südecuador. *Berichte der Reinhessischen Tüxen-Gesellschaft* 14: 109-118.
- HUBER, B. (1956): Die Gefäßleitung. In: W. Ruhland (ed.): Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III, Pflanze und Wasser: 541-582. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- HULTINE, K.R., MARSHALL, J.D. (1999): Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia* 123: 32-40.
- KAO, W.-Y., CHANG, K.-W. (2001): Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* population from central Taiwan. *Australian Journal of Botany* 49: 509-514.
- KARMOKER, J.L., CLARKSON, D.T., SAKER, L.R., ROONEY, J.M. & PURVES, J.V. (1991): Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Planta* 185: 269-278.
- KÖRNER, C., MORALES, JAPV de (1979): Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecologia Plantarum* 11: 361-374.
- KÖRNER, C., ALLISON, A. & HILSCHER, H. (1983): Altitudinal variation of leaf diffuse conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora* 174: 91-135.
- KÖRNER, C., COCHRANE, P. (1985): Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 74: 443-455.
- KÖRNER, C. (1989a): Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel. II. Photosynthetische Kohlenstoffbindung des Bestandes. In: Cernusca A (ed) Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentl Oesterr MaB-Programm 13: 357-369, Wagner, Innsbruck.
- KÖRNER, C., NEUMAYER, M., PALAEZ MENENDEZ-REIDL, S., SMEETS-SCHEEL, A. (1989): Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182: 353-383.
- KÖRNER, C. (2003): *Alpine Plant Life*. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer Verlag, Second edition.

- LARCHER, W. (2001): *Ökophysiologie der Pflanze*, 6. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LEE, S.H., SINGH, A.P., CHUNG, G.C., AHN, S.J., NOH, E.K. & STEUDLE, E. (2004): Exposure of roots of cucumber (*Cucumis sativus*) to low temperature severely reduces root pressure, hydraulic conductivity and active transport of nutrients. *Physiologia Plantarum* 120: 412-420.
- LEIGH, JR. E.G. (1999): *Tropical forest ecology. A view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press.
- LEUSCHNER, C., MOSER, G., BERTSCH, C. & RÖDERSTEIN, M. (2006): Large elevational increase in the tree root/shoot ratio in a tropical mountain forest of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, in press.
- LO GULLO, M.A., SALLEO, S., PIACERI, E.C. & ROSSO, R. (1995): Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant, Cell and Environment* 18: 661-669.
- LÖSCH, R. (2001): *Wasserhaushalt der Pflanze*. Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim.
- LOVELOCK, C. E., WINTER, K., MERSITS, R., POPP, M. (1998): Responses of communities of tropical tree species to elevated CO<sub>2</sub> in a forest clearing. *Oecologia* 116: 207-218.
- MEDINA, E. (1981): Composición foliar y transpiración de especies lenosas de Pico des Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. *Acta Científica Venezolana* 32: 159-165.
- MEDINA, E. & CUEVAS, E. (1989): Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. Aus Proctor J. (eds): *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell, Oxford, S. 217-240.
- MEDINA, E. & CUEVAS, E. (1994): Mineral nutrition: humid tropical forest. *Progress in Botany* 55: 115-129.
- MEDINA, E. (1984): Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. *Physiology of Plants of the Wet Tropics* (eds. E. MEDINA, H.A. MOONEY & C. VASQUEZ-YANES) W. JUNK, The Hague 139-154.
- MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G. (1996): Scaling up from leaves to whole plants and canopies for photosynthetic gas exchange in Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (1996): *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall: 114-138.
- MILBURN, J.A. (1993): Cavitation. A review: past, present and future. In: M. Borghetti, J. Grace & A. Rasch (eds.), *Water Transport in plants under climatic stress*: 14-26. Cambridge University Press, Cambridge.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L. (1970): Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292.

- MOSER, G., BERTSCH, C., HERTEL, D. & LEUSCHNER, C. (2005): Changes in composition, above-ground stand structure, biomass and production along an elevation gradient of tropical montane forests in South Ecuador. *In press*.
- MOTZER, T., MUNZ, N., KÜPPERS, M., SCHMITT, D. & ANHUF, D. (2005): Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology* 25: 1283-1293.
- NÁTR, L. (1972): Influence of mineral nutrients on photosynthesis in higher plants. *Photosynthetica* 6: 80-99.
- NOSHIRO, S., JOSHI, L. & SUZUKI, M. (1994): Ecological Wood Anatomy of *Alnus nepalensis* (Betulaceae) in East Nepal. *Journal of Plant Research* 107: 399-408.
- NOSHIRO, S., SUZUKI, M. & OHBA, HIDEAKI (1995): Ecological wood anatomy of nepalese *Rhododendron* (Ericaceae). 1. Interspecific Variation. *Journal of Plant Research* 108: 1-9.
- PARKHURST, D. & LOUKS, O. (1972): Optimal leaf size in relation to environment, *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- PENDRY, C.A. & PROCTOR, J. (1996): The causes of altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Bornei. *Journal of Ecology* 84: 407-418.
- RADIN, J. & EIDENBOCK, M.P. (1984): Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion of phosphorus-deficient cotton plants. *Plant Physiology* 75: 372-377.
- RADIN, J. & MATTHEWS, M.A. (1989): Water transport properties of cells in the root cortex of nitrogen- and phosphorous-deficient cotton seedlings. *Plant Physiology* 89: 264-268.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S. (1991): Leaf lifespan as a determination of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16-24.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., ELLSWORTH, D.S. (1992): Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics Among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., ELLSWORTH, D.S., UHL, C. (1994): Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97: 62-72.
- REICH P.B., WALTERS M.B., ELLSWORTH D.S. (1997): From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academic of Sciences USA* 94: 13730-13734.

- REICH, P.B., ELLSWORTH, D.S., WALTERS, M.B., VOSE, J.M., GRESHAM, C., VOLIN, J.C., BOWMAN, W.D. (1999): Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- REIDL, H. (1937): Bau und Leistung des Wurzelholzes. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik*: 1-75.
- RICHARDS, P.W. (1998): The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press.
- RICHTER, H. (1973): Frictional potential losses and total water potential in plants: A
- RICHTER, M. (2003): Using epiphytes and soil temperatures for eco-climatic interpretations in Southern Ecuador. *Erdkunde* 57(3), 161-181.
- RÖDERSTEIN, M., HERTEL, D. & LEUSCHNER, C. (2005): Above- and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *Journal of tropical Ecology* 21: 483-492.
- ROLLENBECK, R. & BENDIX, J. (2003): Raumzeitliche Dynamik atmosphärischer Wasser- und Nährstoffeinträge im tropischen Bergregenwald. Tagungsband der 16. Jahrestagung der Gesellschaft für Tropenökologie, 172.
- SAUER W. (1971): Geologie von Ecuador. Gebrüder Borntraeger, Berlin / Stuttgart.
- SCHRUMPF, M., GUGGENBERGER, G., VALAREZO, C., ZECH, W. (2001): Tropical montane rain forest soils – Development and nutrient status along an altitudinal gradient in the South Ecuadorian Andes. *Die Erde* 132, 43-59.
- SOBRADO, M.A. (2003): Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees* 17: 400-406.
- SPERRY, J.S., DONNELLY, J.R. & TYREE, M.T. (1988): A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35-40.
- SPERRY, J.S. & SALINDRA, N.Z. (1994): Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell Environment* 16: 279-288.
- SPERRY, J.S. & IKEDA, T. (1997): Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiology* 17: 275-280.
- STADTMÜLLER, T. (1987): Cloud forests in the humid tropics. A bibliographic review. The United Nations University, Tokyo.
- STEUDLE, E. (2002): Aufnahme und Transport des Wassers in Pflanzen. *Nova Acta Leopoldina* 85(323): 251-278.
- SUDGEN, A.M. (1986): The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal of the Arnold Arboretum* 67 (2): 187-232.

- TANNER E.V.J. (1977): Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65: 883-918.
- TANNER, E.V.J, VITOUSEK, P.M. & CUEVAS, E. (1998): Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79: 10-22.
- TERASHIMA, I., MASUZAWA, T., OHBA, H. & YOKOI, Y. (1995): Is photosynthesis suppressed at higher elevations due to low CO<sub>2</sub> pressure? *Ecology* 76: 2663-2668.
- TYREE, M.T. & SPERRY, J.S. (1989): Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Pl. Physiol. Mol. Biol.* 40: 19-38.
- TYREE, M.T. & EWERS, F.W. (1991): The hydraulic architecture of trees and other woody plants. Tansley review No. 34. *New Phytologist* 119: 345-360.
- TYREE, M.T., SNYDERMAN, D.A., WILMONT, T.R. & MACHADO, J.L. (1991): Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiology* 96: 1105-1113.
- TYREE, M.T., DAVIS, S.D. & COCHARD, H. (1994): Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15: 336-360.
- UNGER, M. (2005): Veränderung blattchemischer und -morphologischer Eigenschaften von Bäumen im tropischen Regenwald Südecuadors in Abhängigkeit vom Strahlungsregime in einem Höhentransekt. *Diplomarbeit*, Göttingen.
- VALENCIA, R., PITMAN, N., LEÓ-YÁNEZ, S., JORGENSEN, P.M. (2000): Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador 2000. *Herbario QCA*, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, S. 489 ff.
- VAN DEN HONERT, T. (1948): Water transport in plants as a catenary process. *Discuss.*
- VAN DEN OEVER, L., BAAS, P. & ZANDEE, M. (1981): Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitudinal and altitudinal of provenance. *IAWA Bulletin* 2(1): 3-24.
- VARESCHI, V. (1980): Vegetationsökologie der Tropen. Ulmer, Stuttgart.
- VITOUSEK P.M., SANFORD R.L. (1986): Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- VITOUSEK, P., APLET, G., TURNER, D. & LOCKWOOD, J.J. (1992): The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia* 89: 372-382.
- VITOUSEK, P., TURNER, D.R., PARTON, W.J., SANFORD, R.L. (1994): Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii – patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75: 418-429.

- WAGNER, K.R., EWERS, F.W. & DAVIS, S.D. (1998): Tradeoffs between hydraulic efficiency and mechanical strength in the stems of four co-occurring species of chaparral shrubs. *Oecologia* 117: 53-62.
- WALTER, H. BRECKLE, S.W. (2004): Ökologie der Erde Band 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. Spektrum Verlag, München.
- WHITMORE, T.C. (1984): Gap Size and Species Richness in Tropical Rain Forests. *Biotropica* 16: 239.
- WHITMORE, T.C. (1989): Tropical forest nutrient, where do we stand? A tour de horizon. Pages 1-13 in J. Proctor, editor. Mineral nutrients in tropical forest and savanna eco-systems. *Blackwell Scientific Press*, Oxford, UK.
- WILCKE, W. YASIN, S., ABRAMOWSKI, U., VALAREZO, C., ZECH, W. (2002): Nutrient storage and turnover in organic layers under tropical montane rain forest in Ecuador. *European Journal of Soil Science* 53, 15-27.
- WOODWARD, F.I. (1986): Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtilis* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia* 70: 580-586.
- WOODWARD, F.I. (1987): Plant Ecology - Trends and Traits. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 252-254.
- ZIMMERMANN, M.H. & POTTER, D. (1982): Vessel-length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bull* 3: 103-109.
- ZIMMERMANN, M.H. (1983): Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag, Berlin, S.143.
- ZOTZ, G., M.T. TYREE, PATINO, S. & CARLTON, M.R. (1998): Hydraulic architecture and water use of selected species from a lower montane forest in panama. *Trees* 12: 302-309.

## Verzeichnis der Tabellen im Text

<b>Tab. 2-1:</b> Mittlere Jahrestemperatur und Luftfeuchte, Temperatur und Bodenfeuchte des Mineralbodens.	5
<b>Tab. 2-2:</b> Inklination und Exposition (Moser, pers. Mitteilung), Bodentyp (FAO) und geologisches Substrat, pH-Werte.	7
<b>Tab. 2-3:</b> Bestandeshöhe, Stammdichte, mittlere und max. Stammlänge, mittlerer und max. BHD (Moser, pers. Mitteilung).	8
<b>Tab. 3-1:</b> Viskosität des Wassers bezogen auf die jeweilige Jahresmitteltemperatur der Untersuchungsflächen	12
<b>Tab. 4-1:</b> Verteilung der Gefäßdurchmesser der Zweigproben nach Klassen, dargestellt anhand der mittleren Gefäßdichte an Xylemelementen pro mm <sup>2</sup> .	26
<b>Tab. 5-1:</b> Vergleichsdaten für die spezifische Blattfläche entlang zwei unterschiedlicher Höhen transekte.	40
<b>Tab. 5-2:</b> Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf Einzelblattfläche und spezifische Blattfläche (lineare Regressionsanalyse). Die Irrtumswahrscheinlichkeit $p$ , der Korrelationskoeffizient $r^2$ sowie wie die Steigung $b$ sind in der Tabelle angegeben. Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.	42
<b>Tab. 5-3:</b> Vergleichsdaten der massenbezogenen Stickstoffgehalte [mmol g <sup>-1</sup> ] der Sonnenblätter.	48
<b>Tab. 5-4:</b> Vergleichsdaten für den massenbezogenen Blattstickstoffgehalt [mmol g <sup>-1</sup> ] der Sonnenblätter entlang verschiedener Höhen transekte (Werte umgerechnet).	49
<b>Tab. 5-5:</b> Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf Blattstickstoffgehalt und C/N-Verhältnis (lineare Regressionsanalyse). Die Irrtumswahrscheinlichkeit $p$ , der Korrelationskoeffizient $r^2$ sowie wie die Steigung $b$ sind in der Tabelle angegeben. Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.	50
<b>Tab. 5-6:</b> Zu- oder Abnahme der Blattnährstoffgehalte entlang verschiedener Höhen transekte (Werte umgerechnet).	50
<b>Tab. 5-7:</b> Maximaler Tracheendurchmesser der Zweig- und Wurzelproben von Fläche A, C und E.	53
<b>Tab. 5-8:</b> Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf den mittleren Tracheendurchmesser der Zweig- und Wurzelproben (lineare Regressionsanalyse). Signifikante Abhängigkeiten sind fett gedruckt.	54
<b>Tab. 5-9:</b> Vergleichsdaten der querschnittsspezifischen und flächenspezifischen Leitfähigkeit der Zweige und Wurzeln (Werte umgerechnet).	55



## Verzeichnis der Abbildungen im Text

<b>Abb. 2-1:</b> Topographische Lage der Untersuchungsflächen im Podocarpus Nationalpark (Röderstein 2005, verändert).....	3
<b>Abb. 2-2:</b> Klimatogramm der Estación San Francisco auf 1620 m ü. M. (aus Walter & Breckle 2004, verändert).....	4
<b>Abb. 3-1:</b> Aufbau der Messapparatur zur Bestimmung der hydraulischen Leitfähigkeit nach Sperry et al. (1988) nach Rewald (pers. Mitteilung).....	11
<b>Abb. 3-2:</b> Kreissegmentmessung eines Zweigquerschnitts bei 100-facher Vergrößerung (A77).....	15
<b>Abb. 3-3:</b> Messung der Stomatadichte bei 100-facher Vergrößerung (B24).....	16
<b>Abb. 4-1:</b> Ergebnisse von vier Messungen der maximalen hydraulischen Leitfähigkeit nach Sperry et al. (1988).....	19
<b>Abb. 4-2:</b> Mittlerer Tracheendurchmesser der Zweige und Wurzeln in Abhängigkeit der Meereshöhe....	20
<b>Abb. 4-3:</b> Theoretische spezifische Leitfähigkeit ( $k_s^{theor}$ ) der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	21
<b>Abb. 4-4:</b> Theoretische spezifische Leitfähigkeit ( $k_s^{theor}$ ) der Wurzelproben in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	22
<b>Abb. 4-5:</b> Theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit ( $LSC^{theor}$ ) der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. ....	22
<b>Abb. 4-6:</b> Theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit ( $RSC^{theor}$ ) in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	23
<b>Abb. 4-7:</b> Mittlerer prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit ( $k_h^{theor}$ ) der Zweigproben von Fläche A, Fläche C und Fläche E. Die Stichprobengröße n ist in der Graphik angegeben.....	24
<b>Abb. 4-8:</b> Mittlerer prozentualer Anteil der einzelnen Gefäßklassen an der theoretisch abgeleiteten hydraulischen Leitfähigkeit ( $k_h^{theor}$ ) der Wurzelproben von Fläche A, Fläche C, Fläche D und Fläche E.....	25
<b>Abb. 4-9:</b> Mittlere Stomatadichte der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe..	27
<b>Abb. 4-10:</b> Stomatadichte der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe bei Hedyosmum spec. (Chloranthaceae) und Miconia spec. (Melastomataceae).....	27
<b>Abb. 4-11:</b> Mittlere Stomatagröße der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe.. .....	28
<b>Abb. 4-12:</b> Stomatagröße der Sonnenblätter (Blattunterseite) in Abhängigkeit der Meereshöhe von Miconia spec. (Melastomataceae).....	29
<b>Abb. 4-13:</b> .....	29
<b>Abb. 4-14:</b> Mittlere spezifische Blattfläche der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	30
<b>Abb. 4-15:</b> Mittlere spezifische Wurzelfläche in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	31
<b>Abb. 4-16:</b> Blattflächenspezifischer Kohlenstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	31
<b>Abb. 4-17:</b> Massenbezogener Stickstoffgehalt sowie blattflächenspezifischer Stickstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	32

<b>Abb. 4-18:</b> Massenbezogener Stickstoffgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe bei <i>Miconia spec. (Melastomataceae)</i> .....	33
<b>Abb. 4-19:</b> C/N-Verhältnis der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe.....	33
<b>Abb. 4-20:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Kaliumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. ....	34
<b>Abb. 4-21:</b> Massenbezogener Kaliumgehalt der Sonnenblätter bei <i>Hedyosmum spec (Chlorantaceae)</i> in Abhängigkeit der Meereshöhe. ....	35
<b>Abb. 4-22:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Calciumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	35
<b>Abb. 4-23:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Magnesiumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	36
<b>Abb. 4-24:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Eisengehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe. ....	37
<b>Abb. 4-25:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Mangangehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	37
<b>Abb. 4-26:</b> Massenbezogener Mangangehalt der Sonnenblätter bei <i>Hedyosmum spec. (Chloranthaceae)</i> und <i>Miconia spec. (Melastomataceae)</i> in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	38
<b>Abb. 4-27:</b> Massenbezogener und blattflächenspezifischer Aluminiumgehalt der Sonnenblätter in Abhängigkeit der Meereshöhe .....	39
<b>Abb. 5-1:</b> Beziehung zwischen dem Jahresmittel der Lufttemperatur und der Einzelblattfläche sowie der spezifischer Blattfläche.....	41
<b>Abb. 5-2:</b> Beziehung zwischen Blattstickstoffgehalt und Einzelblattfläche und SLA .....	42
<b>Abb. 5-3:</b> Beziehung zwischen mittlerer Stomatadichte und Stomatagröße der fünf untersuchten Flächen und der SLA .....	44
<b>Abb. 5-4:</b> Beziehung zwischen mittlerer Stomatadichte und Stomatagröße und dem Sättigungsdefizit der Luft.....	45
<b>Abb. 5-5:</b> Beziehung zwischen Stomatagröße und Stomatadichte, angegeben sind alle erhobenen Daten jeder Fläche.....	45
<b>Abb. 5-6:</b> Beziehung zwischen mittlerem Tracheendurchmesser der Zweige und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD .....	52
<b>Abb. 5-7:</b> Beziehung zwischen mittlerem Tracheendurchmesser der Wurzeln und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD .....	53
<b>Abb. 5-8:</b> Mikroskopische Aufnahme eines Zweig- und Wurzelquerschnittes von <i>Weinmannia loxensis (Cunnoniaceae)</i> bei gleicher Vergrößerung. ....	56
<b>Abb. 5-9:</b> Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit von Zweig und Wurzel und dem Blattstickstoffgehalt .....	57
<b>Abb. 5-10:</b> Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit von Zweig und Wurzel und der Jahresmitteltemperatur.....	57
<b>Abb. 5-11:</b> Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Zweige und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD. ....	58

---

<i>Abb. 5-12: Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Wurzeln und Bestandeshöhe, Stammlänge und BHD .....</i>	<i>58</i>
<i>Abb. 5-13: Beziehung zwischen theoretischer spezifischer Leitfähigkeit der Zweige und Wurzeln und dem Sättigungsdefizit der Luft.....</i>	<i>59</i>

## Verzeichnis der Tabellen im Anhang

<b>Tab. A-1:</b> Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche A auf 1050 m ü. M.....	81
<b>Tab. A-2:</b> Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche B auf 1540 m ü. M.....	81
<b>Tab. A-3:</b> Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche C auf 1890 m ü. M.....	82
<b>Tab. A-4:</b> Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche D auf 2380 m ü. M.....	82
<b>Tab. A-5:</b> Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche E auf 3060 m ü. M.....	82
<b>Tab. A-6:</b> Theoretische spezifische Leitfähigkeit [ $m^2 MPa^{-1} s^{-1}$ ] der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Anzahl, Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	83
<b>Tab. A-7:</b> Mittlerer Tracheendurchmesser [ $\mu m$ ] der Zweige in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	83
<b>Tab. A-8:</b> Mittlerer Tracheendurchmesser [ $\mu m$ ] der Wurzeln in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	83
<b>Tab. A-9:</b> Theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit [ $m^2 MPa^{-1} s^{-1}$ ] der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	84
<b>Tab. A-10:</b> Theoretische spezifische Leitfähigkeit [ $m^2 MPa^{-1} s^{-1}$ ] der Wurzelproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Anzahl, Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	84
<b>Tab. A-11:</b> Theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit [ $m^2 MPa^{-1} s^{-1}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	84
<b>Tab. A-12:</b> Stomatadichte [ $n cm^{-2}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	84
<b>Tab. A-13:</b> Stomatagröße [ $n cm^{-2}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	84
<b>Tab. A-14:</b> Einzelblattfläche [ $cm^2$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	85
<b>Tab. A-15:</b> Spezifische Blattfläche [ $cm^2 g^{-1}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	85
<b>Tab. A-16:</b> Leaf mass per area [ $g m^{-2}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	85
<b>Tab. A-17:</b> Spezifische Wurzelfläche [ $cm^2 g^{-1}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	85
<b>Tab. A-18:</b> Kohlenstoffgehalt [ $mmol g^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	85
<b>Tab. A-19:</b> Blattflächenspezifischer Kohlenstoffgehalt [ $mmol cm^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	86

<b>Tab. A-20:</b> Stickstoffgehalt [ $\text{mmol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	86
<b>Tab. A-21:</b> Blattflächenspezifischer Stickstoffgehalt [ $\text{mmol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	86
<b>Tab. A-22:</b> C/N-Verhältnis [ $\text{mmol mmol}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	86
<b>Tab. A-23:</b> Aluminiumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	86
<b>Tab. A-24:</b> Blattflächenspezifischer Aluminiumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	87
<b>Tab. A-25:</b> Calciumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	87
<b>Tab. A-26:</b> Blattflächenspezifischer Calciumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	87
<b>Tab. A-27:</b> Eisengehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	87
<b>Tab. A-28:</b> Blattflächenspezifischer Eisengehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	87
<b>Tab. A-29:</b> Kaliumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	88
<b>Tab. A-30:</b> Blattflächenspezifischer Kaliumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	88
<b>Tab. A-31:</b> Magnesiumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	88
<b>Tab. A-32:</b> Blattflächenspezifischer Magnesiumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	88
<b>Tab. A-33:</b> Mangangehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.....	88
<b>Tab. A-34:</b> Blattflächenspezifischer Mangangehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen. ....	89

## Verzeichnis der Abbildungen im Anhang

<b>Abb. A-1:</b> Aufsicht von <i>Guatteria</i> ( <i>Annonaceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	90
<b>Abb. A-2:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Guatteria</i> ( <i>Annonaceae</i> ): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt. ....	90
<b>Abb. A-3:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Guatteria</i> ( <i>Annonaceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	91
<b>Abb. A-4:</b> Aufsicht von <i>Inga spec.</i> ( <i>Mimosaceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	91
<b>Abb. A-5:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Inga spec.</i> ( <i>Mimosaceae</i> ): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt. ....	92
<b>Abb. A-6:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Inga spec.</i> ( <i>Mimosaceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	92
<b>Abb. A-7:</b> Aufsicht von <i>Clethra revoluta</i> ( <i>Clethraceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	92
<b>Abb. A-8:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Clethra revoluta</i> ( <i>Clethraceae</i> ): D) Zweigquerschnitt. ....	93
<b>Abb. A-9:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Clethra revoluta</i> ( <i>Clethraceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	93
<b>Abb. A-10:</b> Aufsicht von <i>Graffenrieda emarginata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	94
<b>Abb. A-11:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Graffenrieda emarginata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): D) Zweigquerschnitt. ....	94
<b>Abb. A-12:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Graffenrieda emarginata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): D) Zweigquerschnitt: D5 und D6 zeigen Harzkanäle. ....	95
<b>Abb. A-13:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Graffenrieda emarginata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	95
<b>Abb. A-14:</b> Aufsicht von <i>Miconia punctata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	96
<b>Abb. A-15:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Miconia punctata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): D) Zweigquerschnitt. ....	96
<b>Abb. A-16:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Miconia punctata</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	96
<b>Abb. A-17:</b> Aufsicht von <i>Hedyosmum spec.</i> ( <i>Chloranthaceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	97
<b>Abb. A-18:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Hedyosmum spec.</i> ( <i>Chloranthaceae</i> ): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt. ....	97
<b>Abb. A-19:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Hedyosmum spec.</i> ( <i>Chloranthaceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	98
<b>Abb. A-20:</b> Aufsicht von <i>Purdiaea nutans</i> ( <i>Cyrillaceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	99
<b>Abb. A-21:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Purdiaea nutans</i> ( <i>Cyrillaceae</i> ): D) Zweigquerschnitt. ....	99
<b>Abb. A-22:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Purdiaea nutans</i> ( <i>Cyrillaceae</i> ): C) Stomata Blattunterseite, E) Wurzelquerschnitt. ....	100
<b>Abb. A-23:</b> Aufsicht von <i>Clusia spec.</i> ( <i>Clusiaceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	100
<b>Abb. A-24:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Purdiaea nutans</i> ( <i>Cyrillaceae</i> ): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt. ....	101
<b>Abb. A-25:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Purdiaea nutans</i> ( <i>Cyrillaceae</i> ): E) Wurzelquerschnitt. ....	101
<b>Abb. A-26:</b> Aufsicht von <i>Axinaceae</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): A) Zweig, B) Wurzel. ....	102
<b>Abb. A-27:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Axinaceae</i> ( <i>Melastomataceae</i> ): D) Zweigquerschnitt. ....	102

---

<b>Abb. A-28:</b> Mikroskopische Aufnahmen von Axinaceae (Melastomataceae): C) Stomata Blattunterseite, E) Wurzelquerschnitt. ....	103
<b>Abb. A-29:</b> Aufsicht von <i>Symplocos spec.</i> (Symplocaceae): A) Zweig, B) Wurzel. ....	103
<b>Abb. A-30:</b> Mikroskopische Aufnahmen von Axinaceae (Melastomataceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt. ....	104
<b>Abb. A-31:</b> Aufsicht von <i>Weinmannia ioxensis</i> (Cunoniaceae): A) Zweig, C) Stomata Blattunterseite. ....	104
<b>Abb. A-32:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Weinmannia ioxensis</i> (Cunoniaceae): D) Zweigquerschnitt. .....	105
<b>Abb. A-33:</b> Mikroskopische Aufnahmen von <i>Weinmannia ioxensis</i> (Cunoniaceae): E) Wurzelquerschnitt. .....	105

## Anhang

**Tab. A-1:** Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche A auf 1050 m ü. M.

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel beprobt	Zweig
A2	43,52	1	<i>Ficus</i>	Moraceae	x	
A6	15,57	2	<i>Guatteria</i>	Annonaceae (Lauraceae)	x	x
A9	15,25	1		cf Lauraceae	x	
A10	14,33	1			x	
A11	14,13	1	<i>Cecropia spec. A</i>	Cecropiaceae	x	
A15	36,01	1			x	
A16	16,33	2	<i>Inga spec.</i>	Mimosaceae	x	x
A17	15,11	2		Melastomataceae		x
A22	57,85	1			x	
A26	21,62	1			x	
A28	23,18	2	<i>Miconia</i>	Melastomataceae		x
A30	39,78	1			x	
A32	19,99	1			x	
A35	13,45	1			x	
A38	17,28	1	<i>Guatteria</i>	Annonaceae		x
A46	10,18	2		Lauraceae		x
A50	14,43	1			x	
A51	17,89	1			x	
A52	6,80	2		Myrtaceae	x	x
A58	7,20	1			x	
A74	8,07	1	<i>Ficus A</i>	Moraceae		x
A76	7,71	2	<i>Ficus A</i>	Moraceae		x
A77	12,3	2			x	x

**Tab. A-2:** Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche B auf 1540 m ü. M.

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel beprobt	Zweig
B1	8,83	2		Lauraceae		x
B2	15,04	1		Melastomataceae		x
B6	10,30	1	<i>Miconia punctata</i>	Melastomataceae		x
B7	17,82	1				x
B9	11,43	2		Rubiaceae		x
B12	6,21	1		Melastomataceae		x
B23	10,92	1		Lauraceae		x
B24	15,06	2				x
B32	15,78	1		Annonaceae		x
B33	9,12	1		Melastomataceae		x
B38	27,53	1	<i>Protium cf</i>	Burseraceae		x
B40	13,35	1		Melastomataceae		x
B45	8,11	1		Lauraceae		x
B68	7,27	2	<i>Hedyosmum spec. 1</i>	Chloranthaceae		x
B73	9,10	1	<i>Miconia punctata</i>	Melastomataceae		x



**Tab. A-3:** Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche C auf 1890 m ü. M.

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel beprobt	Zweig beprobt
C3	24,78	1	<i>Graffenrieda emarginata</i>	Melastomataceae	x	x
C12	16,64	1	<i>Graffenrieda</i>	Melastomataceae	x	x
C18	8,18	1	<i>Miconia punctata</i>	Melastomataceae	x	x
C23	10,02	1		Lauraceae	x	x
C26	26,44	1	<i>Graffenrieda emarginata</i>	Melastomataceae	x	x
C39	21,96	2	<i>Graffenrieda emarginata</i>	Melastomataceae	x	x
C53	10,40	2		Lauraceae	x	x
C57	7,60	2	<i>Matayba inelegans</i>	Sapindaceae	x	x
C71	10,76	1	<i>Miconia punctata</i>	Melastomataceae	x	x
C72	18,70	1	<i>Hedyosmum</i>	Chloranthaceae	x	x
C78	7,45	1		Melastomataceae	x	x
C79	22,78	1	<i>Clethra revoluta</i>	Clethraceae	x	x
C81	13,3	1	<i>Hedyosmum</i>	Chloranthaceae	x	x
C82	10,19	1	<i>Miconia</i>	Melastomataceae	x	x
C83	19,74	1	<i>Graffenrieda emarginata</i>	Melastomataceae	x	x
C84	10,09	1	<i>Hedyosmum cf. anisodorum</i>	Chloranthaceae	x	x
C85	41,19	1	<i>Alzatea spec.</i>	Alzateaceae	x	x
C86	16,74	1	<i>Clethra</i>	Clethraceae	x	x

**Tab. A-4:** Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche D auf 2380 m ü. M.

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel beprobt	Zweig beprobt
D1	17,74	1	<i>Purdiaea nutans</i>	Cyrillaceae		x
D18	24,89	1		Cyrillaceae	x	x
D20	15,02	2	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae	x	x
D23	13,17	2	<i>Ilex spec.</i>	Aquifoliaceae	x	x
D26	11,25	1	<i>Alchornea pearcii</i>	Euphorbiaceae		x
D32	7,60	1	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae		x
D39	13,41	2	<i>Purdiaea nutans</i>	Cyrillaceae	x	x
D42	11,98	2	<i>Graffenrieda spec. Nov.</i>	Melastomataceae	x	x
D43	8,46	1	<i>Symplocos bogotensis</i>	Symplocaceae		x
D47	11,86	1	<i>Calyptanthes cf. pulchella</i>	Myrtaceae	x	x
D48	6,38	1	<i>Miconia</i>	Melastomataceae		x
D52	5,50	2	<i>Hedyosmum translucidum</i>	Chlorantaceae		x
D53	5,50	2	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae	x	x
D58	6,58	2	<i>Hedyosmum translucidum</i>	Chlorantaceae	x	x
D63	8,11	3	<i>Miconia spec</i>	Melastomataceae		x
D64	7,48	2	<i>Cybianthus</i>	Myrsinaceae		x
D65	8,14	1	<i>Ilex rimbachii</i>	Aquifoliaceae		x
D67	4,61	2	<i>Macrocarpaea cf. revoluta</i>	Gentianaceae		x
D77	6,63	2	<i>Schefflera</i>	Araliaceae		x

**Tab. A-5:** Artenliste und Brusthöhendurchmesser von Fläche E auf 3060 m ü. M.

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel beprobt	Zweig beprobt
E3	16,47	2	<i>Clusia spec.</i>	Clusiaceae	x	x
E8	11,32	2		Cunoniaceae		x
E9	9,61	1	<i>Faramea</i>	Rubiaceae		x
E14	6,85	2	<i>Faramea</i>	Rubiaceae	x	x
E15	16,03	1	<i>Weinmannia loxensis</i>	Cunoniaceae		x
E24	10,18	1	<i>Weinmannia loxensis</i>	Cunoniaceae		x
E28	16,15	2	<i>Axinaea spec.</i>	Melastomataceae	x	x
E39	8,20	1	<i>Ilex weberlingii</i>	Aquifoliaceae		x

Probe	BHD [cm]	Parallelen Zweig	Art	Familie	Wurzel	Zweig beprobt
E42	11,20	2	<i>Styrax foveolaria</i>	Styracaceae		x
E51	9,81	1	<i>Symplocos spec.</i>	Symplocaceae	x	x
E53	8,88	3	<i>Axinaea spec.</i>	Melastomataceae	x	x
E58	15,51	2	<i>Clusia spec. 1</i>	Clusiaceae		x
E60	9,31	3	<i>Clusia spec. 2</i>	Clusiaceae		x
E64	6,85	2	<i>Symplocos spec.</i>	Symplocaceae	x	x
E65	8,69	2			x	x
E69	7,31	2	<i>Hedyosmum</i>	Cloranthaceae		x
E80	5,17	2	<i>Symplocos spec.</i>	Symplocaceae	x	x
E81	6,59	2	<i>Clusia spec.</i>	Clusiaceae	x	x
E82	11,5	1	<i>Weinmannia loxensis</i>	Cunoniaceae	x	x

**Tab. A-6:** Theoretische spezifische Leitfähigkeit [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ] der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Anzahl, Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	3060
Anzahl n	10	12	12
$k_s^{\text{theor}}$ [ $\text{m}^2 \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	2,34108E-08	2,02847E-08	7,97441E-09
Standardabweichung	9,04443E-09	8,80188E-09	3,10163E-09
Standardfehler	2,8601E-09	2,54088E-09	8,95363E-10
Signifikanzen	a	a	b

**Tab. A-7:** Mittlerer Tracheendurchmesser [ $\mu\text{m}$ ] der Zweige in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	3060
Anzahl n	10	12	11
TD Zweig [ $\mu\text{m}$ ]	52,43	41,04	33,00
Standardabweichung	11,96	8,32	4,14
Standardfehler	3,78	2,40	1,25
Signifikanzen	a	a	b

**Tab. A-8:** Mittlerer Tracheendurchmesser [ $\mu\text{m}$ ] der Wurzeln in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Höhenlage ü. M. [m]	1050	1890	2380	3060
Anzahl n	10	8	4	6
TD Wurzel [ $\mu\text{m}$ ]	56,83	42,35	35,81	35,97
Standardabweichung	20,66	8,37	9,75	8,37
Standardfehler	6,53	2,96	4,88	3,42
Signifikanzen	a	a	a	a

**Tab. A-9:** Theoretische blattflächenspezifische Leitfähigkeit [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ] der Zweigproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	3060
Anzahl n	10	12	12
LSC <sup>theor</sup> [ $\text{m}^2 \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	3,89974E-12	7,65676E-12	6,24686E-12
Standardabweichung	2,77595E-12	9,46562E-12	3,51508E-12
Standardfehler	8,77832E-13	2,73249E-12	1,01472E-12
Signifikanzen	a	a	b

**Tab. A-10:** Theoretische spezifische Leitfähigkeit [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ] der Wurzelproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Anzahl, Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	2380	3060
Anzahl n	10	10	5	6
k <sub>s</sub> <sup>theor</sup> [ $\text{m}^2 \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	4,94408E-08	2,56945E-08	2,19215E-08	1,45229E-08
Standardabweichung	3,48713E-08	1,43451E-08	1,48712E-08	5,19033E-09
Standardfehler	1,10273E-08	4,53631E-09	6,65059E-09	2,11894E-09
Signifikanzen	a	ab	ab	b

**Tab. A-11:** Theoretische wurzelflächenspezifische Leitfähigkeit [ $\text{m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	2380	3060
Anzahl n	10	10	5	6
RSC <sup>theor</sup> [ $\text{m}^2 \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ]	7,67334E-12	7,35217E-12	2,934E-12	1,50632E-12
Standardabweichung	1,03325E-11	5,23318E-12	2,6063E-12	9,2127E-13
Standardfehler	3,26741E-12	1,74439E-12	1,16557E-12	3,76107E-13
Signifikanzen	a	a	a	a

**Tab. A-12:** Stomatadichte [ $\text{n cm}^{-2}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	8	7	15	18
Stomatadichte [ $\text{n cm}^{-2}$ ]	40591	31713	28195	21465	28146
Standardabweichung	25301	12936	23145	13286	19059
Standardfehler	8001	4574	8748	3430	4492
Signifikanzen	a	ab	ab	b	ab

**Tab. A-13:** Stomatagröße [ $\text{n cm}^{-2}$ ] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	7	7	15	18
Stomatagröße [ $\mu\text{m}$ ]	17,14	24,70	18,24	30,03	32,40
Standardabweichung	4,60	3,74	5,64	11,63	11,55
Standardfehler	1,45	1,41	2,13	3,00	2,72
Signifikanzen	a	b	a	bc	c

**Tab. A-14:** Einzelblattfläche [cm<sup>2</sup>] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	17	19
Einzelblattfläche [cm <sup>2</sup> ]	53,04	57,28	58,76	21,10	7,36
Standardabweichung	22,38	83,68	53,60	32,09	8,49
Standardfehler	7,08	21,61	12,63	7,78	1,95
Signifikanzen	a	a	a	b	c

**Tab. A-15:** Spezifische Blattfläche [cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	16	17	19
SLA [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	93,38	66,40	67,79	45,87	46,89
Standardabweichung	14,61	11,66	21,02	13,42	16,56
Standardfehler	4,62	3,01	5,25	3,26	3,80
Signifikanzen	a	b	b	c	c

**Tab. A-16:** Leaf mass per area [g m<sup>-2</sup>] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	16	17	19
LMA [g m <sup>-2</sup> ]	109,75	154,89	157,44	236,55	244,30
Standardabweichung	18,91	26,02	43,75	70,65	98,28
Standardfehler	5,98	6,72	10,94	17,13	22,55
Signifikanzen	a	b	b	c	c

**Tab. A-17:** Spezifische Wurzelfläche [cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>] in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1890	2380	3060
Anzahl n	10	9	5	6
SRA [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	175,24	185,44	122,36	164,94
Standardabweichung	85,27	73,49	25,65	94,51
Standardfehler	26,97	24,50	11,47	38,58
Signifikanzen	a	a	a	a

**Tab. A-18:** Kohlenstoffgehalt [mmol g<sup>-1</sup>] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Kohlenstoff-Gehalt [mmol g <sup>-1</sup> ]	44,811	44,560	42,609	43,189	41,324
Standardabweichung	3,221	3,868	2,913	2,844	3,025
Standardfehler	1,018	0,999	0,687	0,670	0,694
Signifikanzen	a	a	a	a	a

**Tab. A-19:** Blattflächenspezifischer Kohlenstoffgehalt [ $\text{mmol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	17	17	19
C-Gehalt pro Fläche [ $\text{mmol cm}^{-2}$ ]	0,4710	0,6987	0,7404	1,0295	1,0224
Standardabweichung	0,0495	0,1051	0,3411	0,3391	0,4458
Standardfehler	0,0156	0,0271	0,0827	0,0823	0,1023
Signifikanzen	a	b	b	c	c

**Tab. A-20:** Stickstoffgehalt [ $\text{mmol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Stickstoff-Gehalt [ $\text{mmol g}^{-1}$ ]	1,50	1,27	1,15	0,80	0,77
Standardabweichung	0,41	0,19	0,40	0,31	0,24
Standardfehler	0,13	0,05	0,09	0,07	0,06
Signifikanzen	a	a	a	b	b

**Tab. A-21:** Blattflächenspezifischer Stickstoffgehalt [ $\text{mmol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
N-Gehalt pro Fläche [ $\text{mmol cm}^{-2}$ ]	0,0171	0,0207	0,0191	0,0176	0,0175
Standardabweichung	0,0046	0,0027	0,0104	0,0034	0,0047
Standardfehler	0,0015	0,0007	0,0025	0,0008	0,0011
Signifikanzen	a	a	a	b	b

**Tab. A-22:** C/N-Verhältnis [ $\text{mmol mmol}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
C/N-Verhältnis	31,36	35,84	41,27	59,83	58,12
Standardabweichung	5,63	6,88	14,61	18,21	16,50
Standardfehler	1,78	1,78	3,44	4,29	3,79
Signifikanzen	a	a	a	b	b

**Tab. A-23:** Aluminiumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Aluminium-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	52,78	69,35	140,82	78,24	45,77
Standardabweichung	12,56	67,38	182,59	180,05	90,66
Standardfehler	3,97	17,40	43,04	42,44	20,80
Signifikanzen	a	a	ab	bc	c

**Tab. A-24:** Blattflächenspezifischer Aluminiumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Al-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	0,56	1,06	1,98	1,28	0,81
Standardabweichung	0,11	1,04	2,24	3,10	1,48
Standardfehler	0,04	0,27	0,53	0,73	0,34
Signifikanzen	a	a	ab	c	bc

**Tab. A-25:** Calciumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Calcium-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	108,02	58,51	110,82	167,17	100,51
Standardabweichung	74,47	53,39	89,17	168,24	74,71
Standardfehler	23,55	13,78	21,02	39,65	17,14
Signifikanzen	a	b	a	a	a

**Tab. A-26:** Blattflächenspezifischer Calciumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Ca-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	1,20	0,91	1,72	4,02	2,28
Standardabweichung	1,00	0,83	1,35	3,39	1,60
Standardfehler	0,32	0,21	0,32	0,80	0,37
Signifikanzen	ab	a	bd	c	cd

**Tab. A-27:** Eisengehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Eisen-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	5,44	0,00	0,00	0,63	6,88
Standardabweichung	15,82	0,00	0,00	2,67	4,54
Standardfehler	5,00	0,00	0,00	0,63	1,04
Signifikanzen	a	b	b	b	c

**Tab. A-28:** Blattflächenspezifischer Eisengehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Fe-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	0,0077	0,0000	0,0000	0,0158	0,1683
Standardabweichung	0,0137	0,0000	0,0000	0,0652	0,1442
Standardfehler	0,0043	0,0000	0,0000	0,0154	0,0331
Signifikanzen	a	b	b	b	c

**Tab. A-29:** Kaliumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Kalium-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	235,53	225,77	297,36	219,44	162,38
Standardabweichung	41,62	127,21	116,03	81,07	57,64
Standardfehler	13,16	32,84	27,35	19,11	13,22
Signifikanzen	a	abc	a	b	c

**Tab. A-30:** Blattflächenspezifischer Kaliumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
K-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	2,60	3,41	4,65	5,06	3,66
Standardabweichung	0,61	1,96	1,86	1,83	1,12
Standardfehler	0,19	0,51	0,44	0,43	0,26
Signifikanzen	a	ab	cd	c	bd

**Tab. A-31:** Magnesiumgehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Magnesium-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	67,34	53,88	139,69	104,17	134,55
Standardabweichung	34,06	31,42	102,04	35,53	43,29
Standardfehler	10,77	8,11	24,05	8,37	9,93
Signifikanzen	a	a	bc	b	c

**Tab. A-32:** Blattflächenspezifischer Magnesiumgehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Mg-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	0,76	0,83	2,24	2,43	3,21
Standardabweichung	0,44	0,46	1,72	0,95	1,72
Standardfehler	0,14	0,12	0,40	0,22	0,40
Signifikanzen	a	a	b	bc	c

**Tab. A-33:** Mangangehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Mangan-Gehalt [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ ]	10,62	7,60	10,34	9,75	6,63
Standardabweichung	10,75	6,50	7,00	7,00	4,99
Standardfehler	3,40	1,68	1,65	1,65	1,15
Signifikanzen	a	a	a	a	a

**Tab. A-34:** Blattflächenspezifischer Mangengehalt [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ] der Blattproben in Abhängigkeit der Meereshöhe. Angegeben sind Mittelwert, Standardabweichung, Standardfehler und Signifikanzen.

Meereshöhe [m ü. M.]	1050	1540	1890	2380	3060
Anzahl n	10	15	18	18	19
Mn-Gehalt pro Fläche [ $\mu\text{mol cm}^{-2}$ ]	0,119	0,122	0,173	0,263	0,159
Standardabweichung	0,136	0,126	0,132	0,198	0,125
Standardfehler	0,043	0,033	0,031	0,047	0,029
Signifikanzen	ab	a	ab	b	ab



## Anhang: Bildmaterial

### A.1 *Guatteria* (Annonaceae) (1050 m ü. M.)



Abb. A-1: Aufsicht von *Guatteria* (Annonaceae): A) Zweig, B) Wurzel.

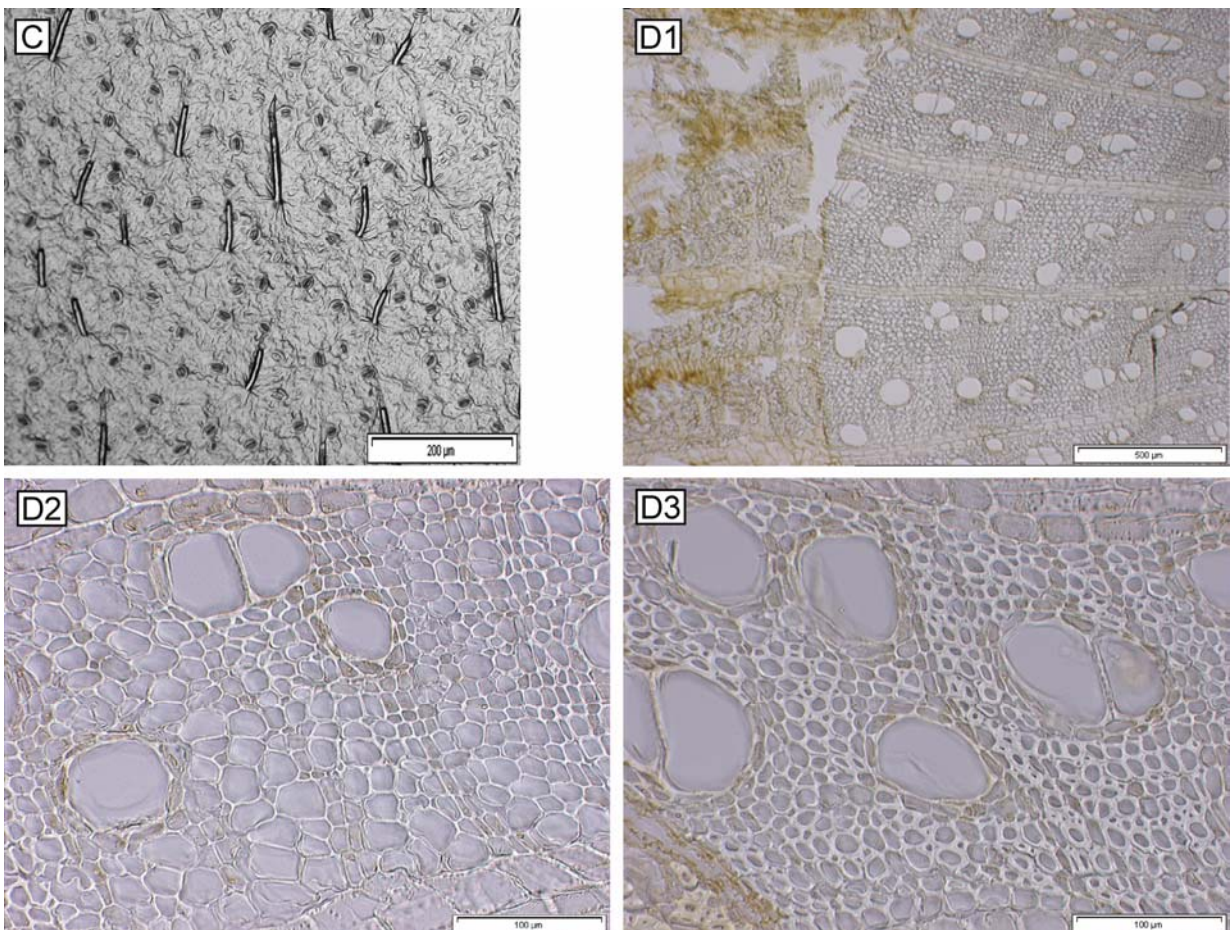


Abb. A-2: Mikroskopische Aufnahmen von *Guatteria* (Annonaceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt.



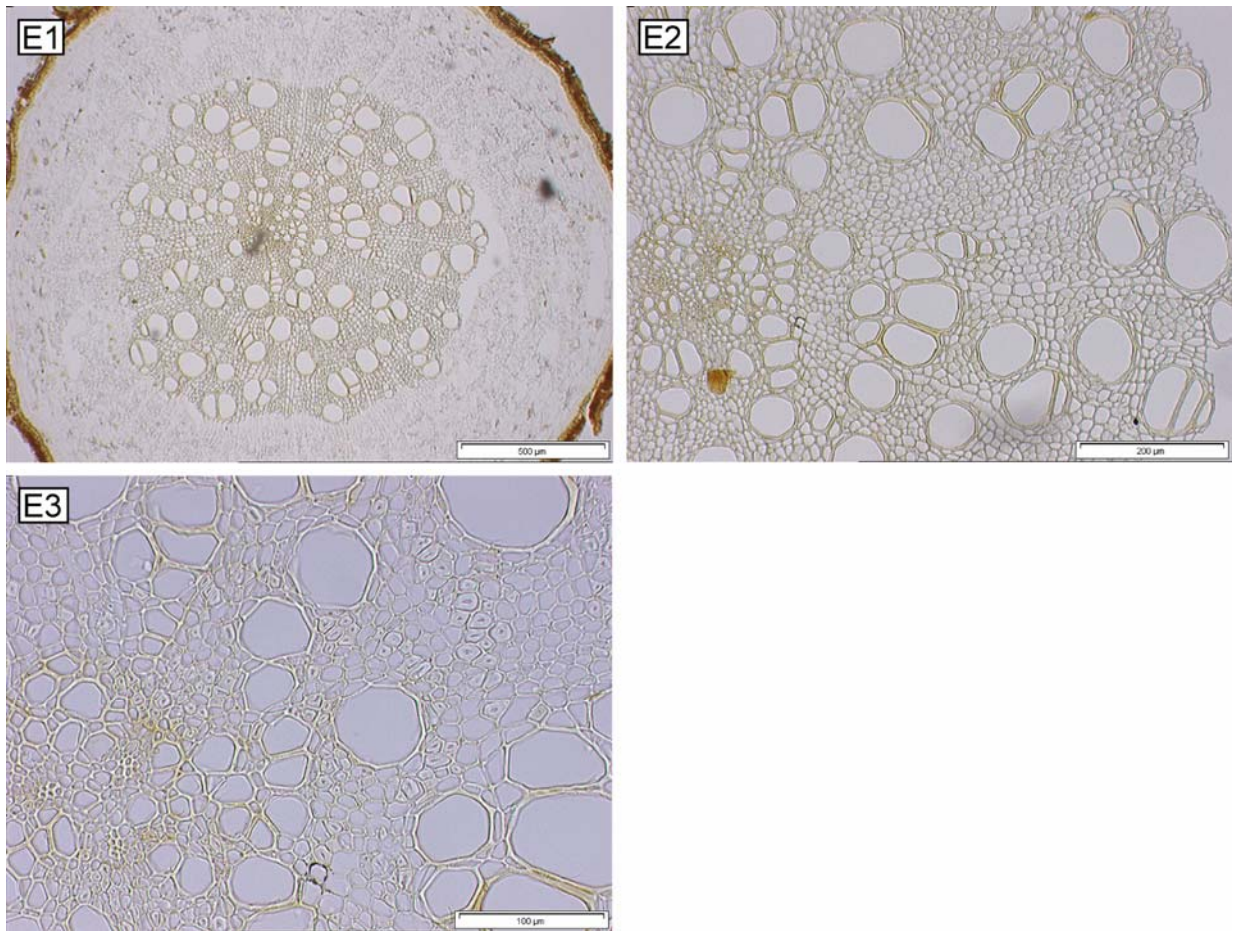


Abb. A- 3: Mikroskopische Aufnahmen von *Guatteria* (Annonaceae): E) Wurzelquerschnitt.

#### A.2 *Inga spec.* (Mimosaceae) (1050 m ü. M.)

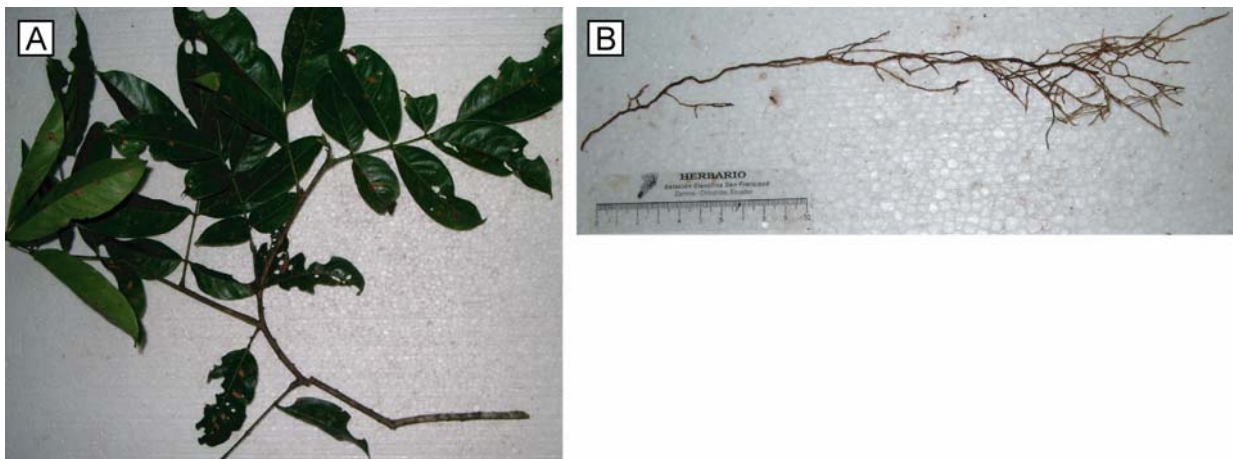
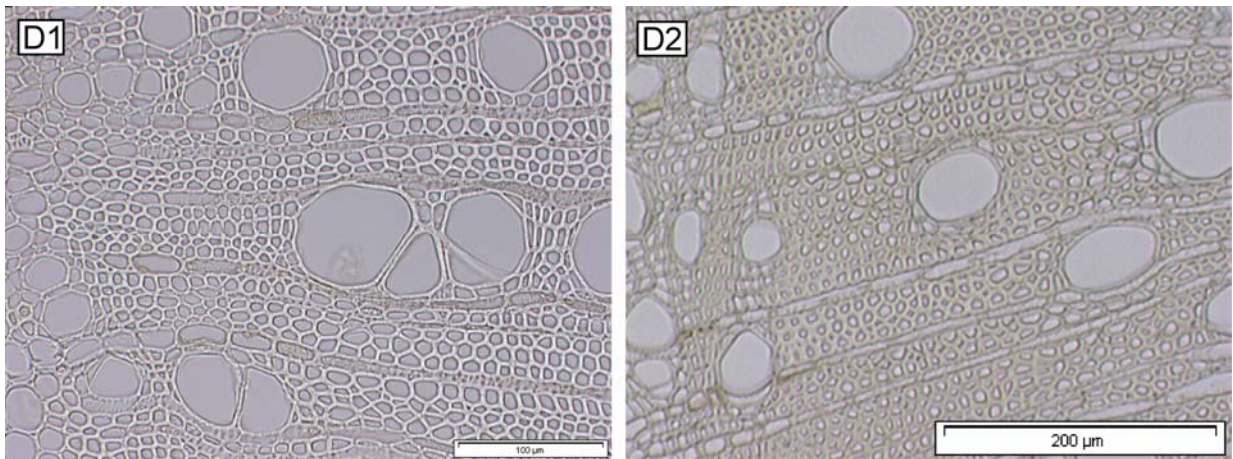
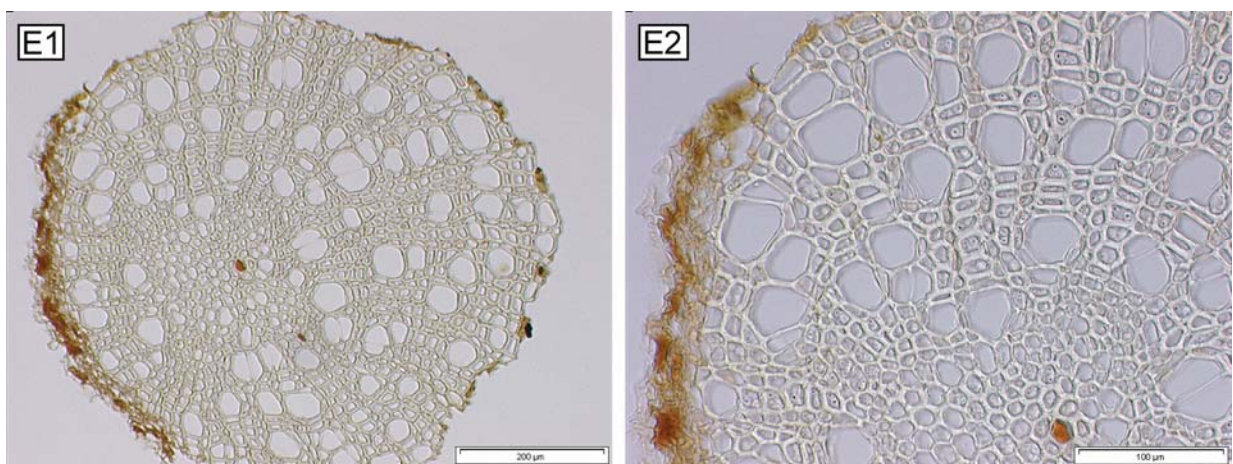


Abb. A-4: Aufsicht von *Inga spec.* (Mimosaceae): A) Zweig, B) Wurzel.



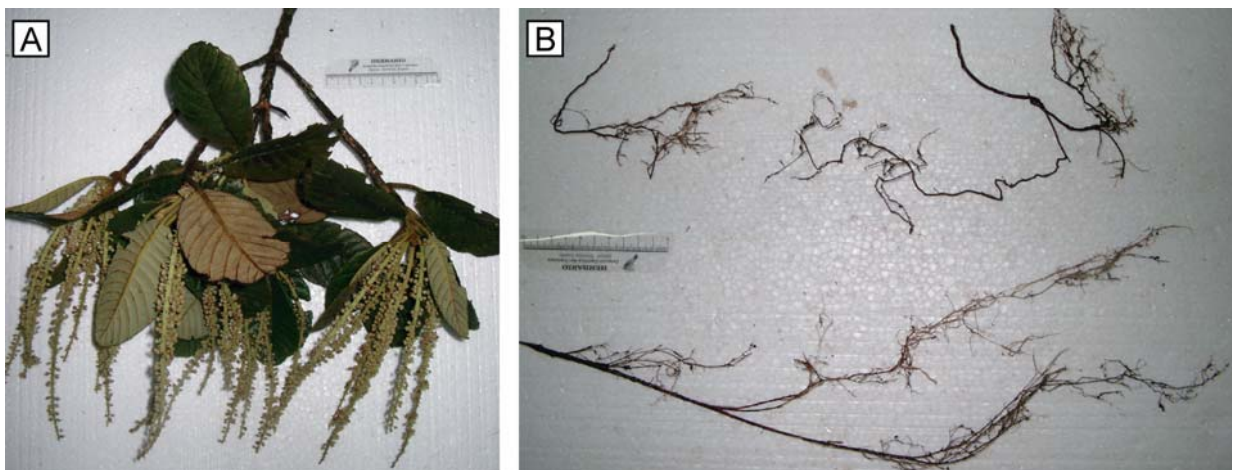


**Abb. A-5:** Mikroskopische Aufnahmen von *Inga spec.* (Mimosaceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt.



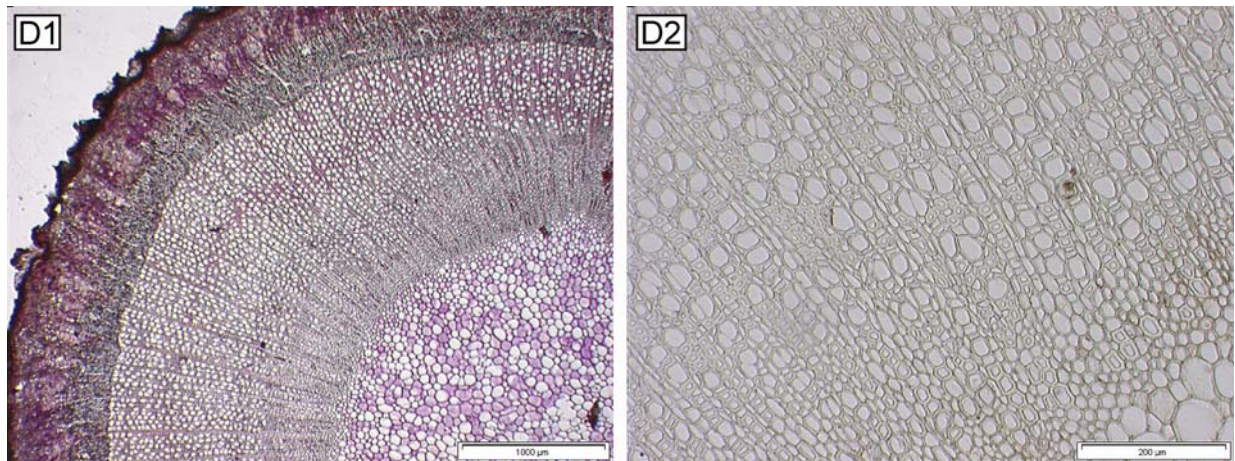
**Abb. A-6:** Mikroskopische Aufnahmen von *Inga spec.* (Mimosaceae): E) Wurzelquerschnitt.

### A.3 *Clethra revoluta* (Clethraceae) (1890 m ü. M.)

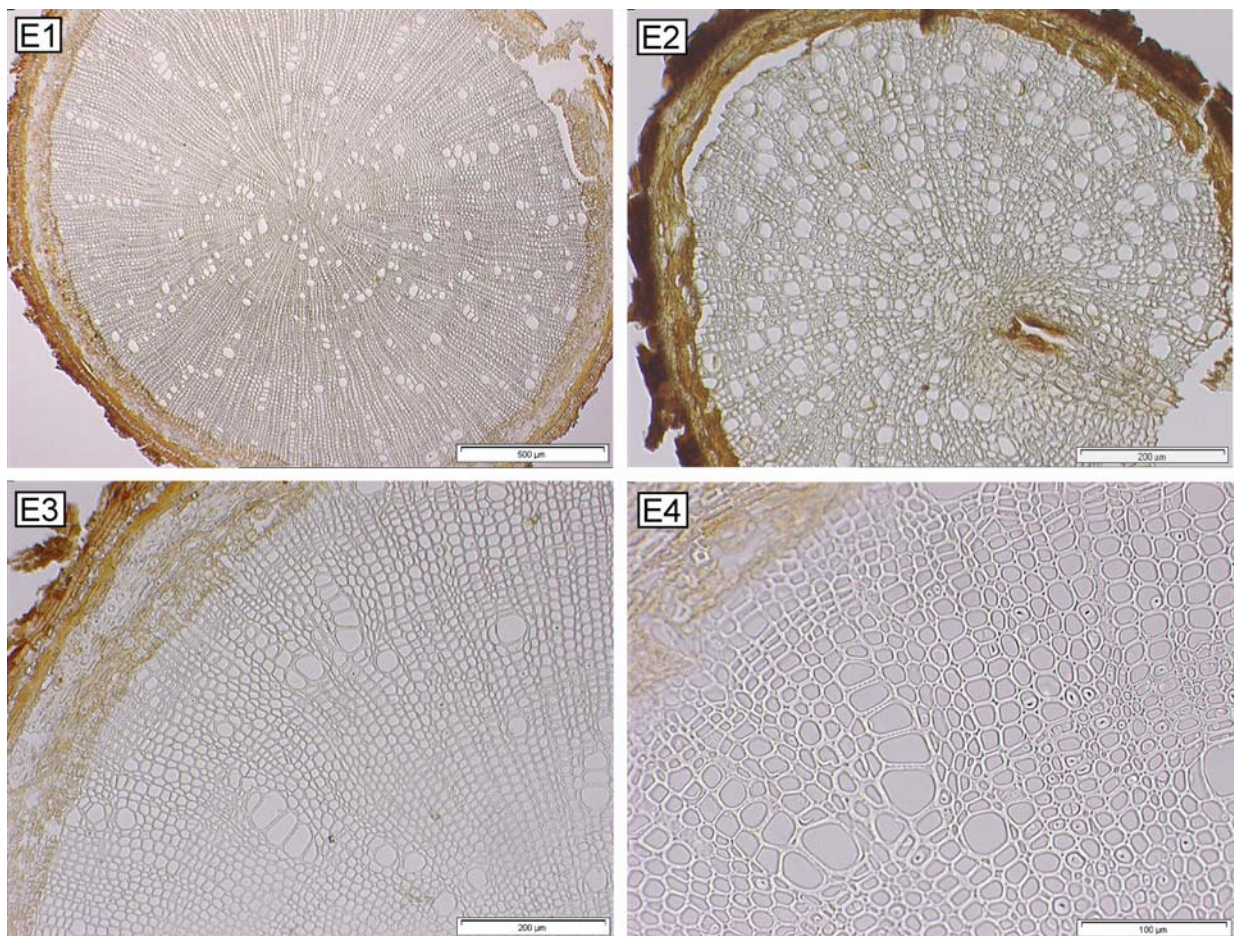


**Abb. A-7:** Aufsicht von *Clethra revoluta* (Clethraceae): A) Zweig, B) Wurzel.





**Abb. A-8:** Mikroskopische Aufnahmen von *Clethra revoluta* (Clethraceae): D) Zweigquerschnitt.



**Abb. A-9:** Mikroskopische Aufnahmen von *Clethra revoluta* (Clethraceae): E) Wurzelquerschnitt.



#### A.4 *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae) (1890 m ü. M.)

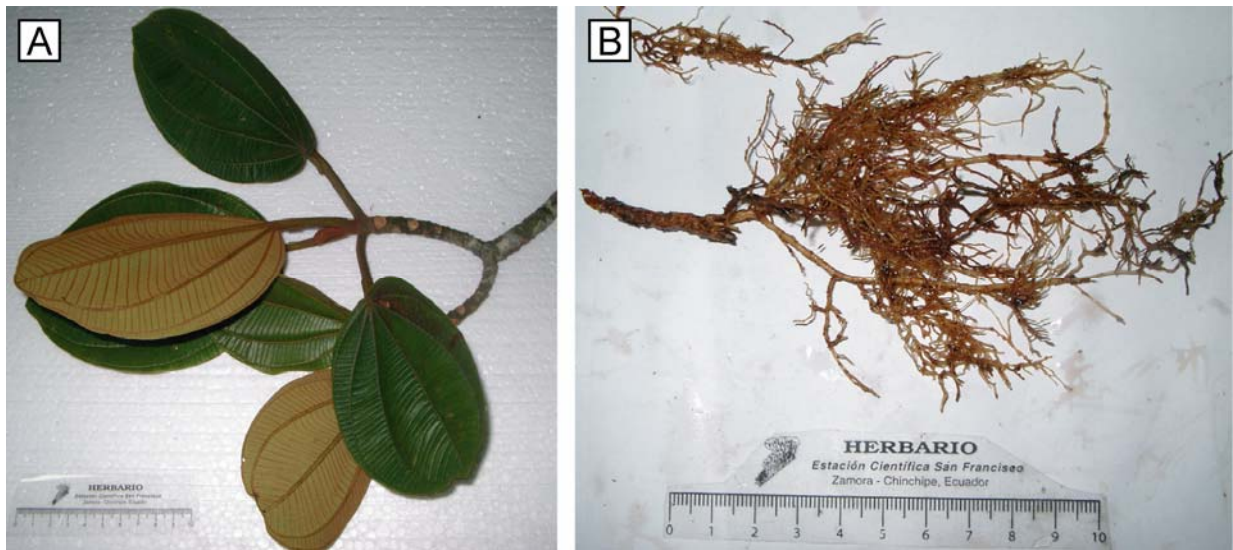


Abb. A-10: Aufsicht von *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae): A) Zweig, B) Wurzel.

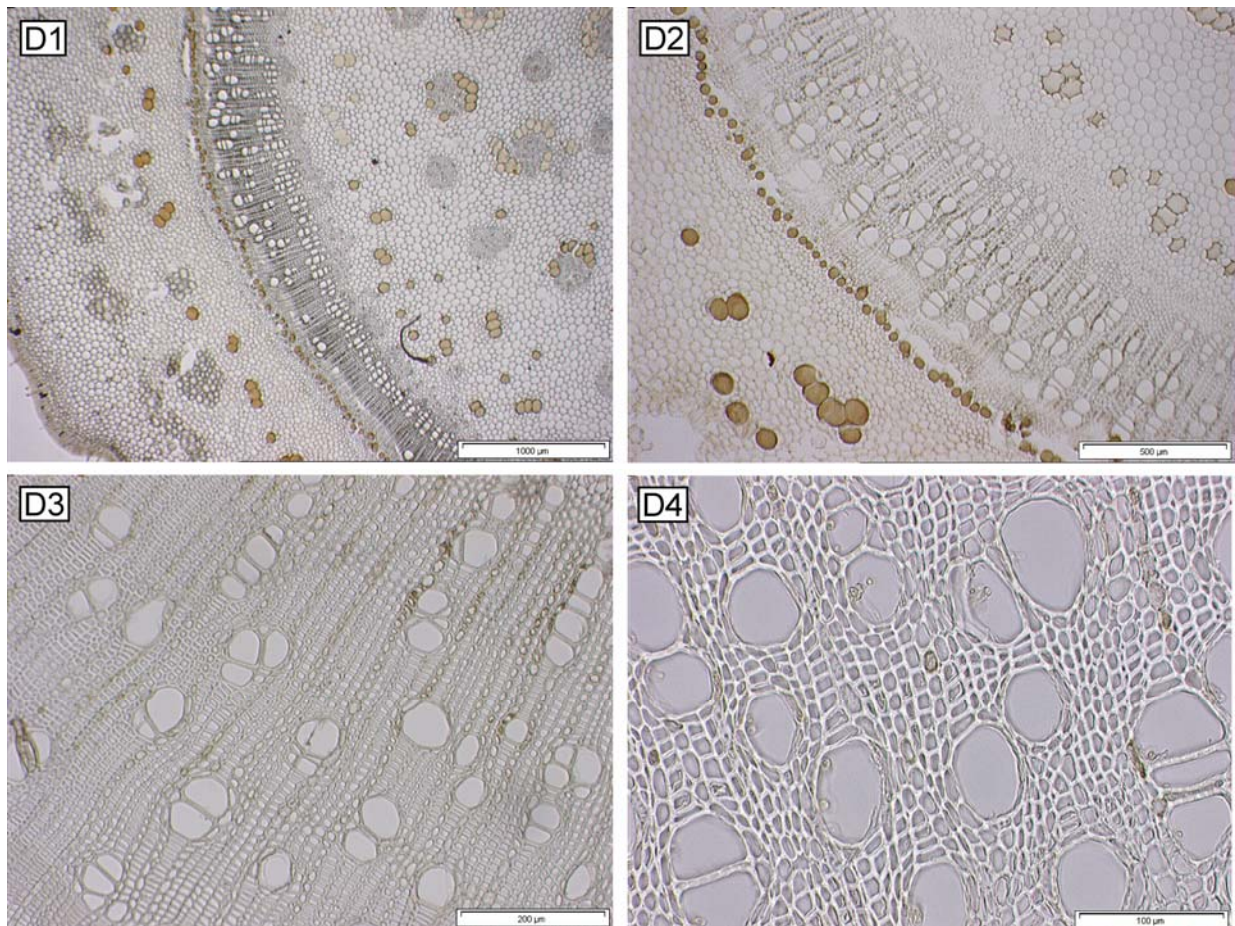
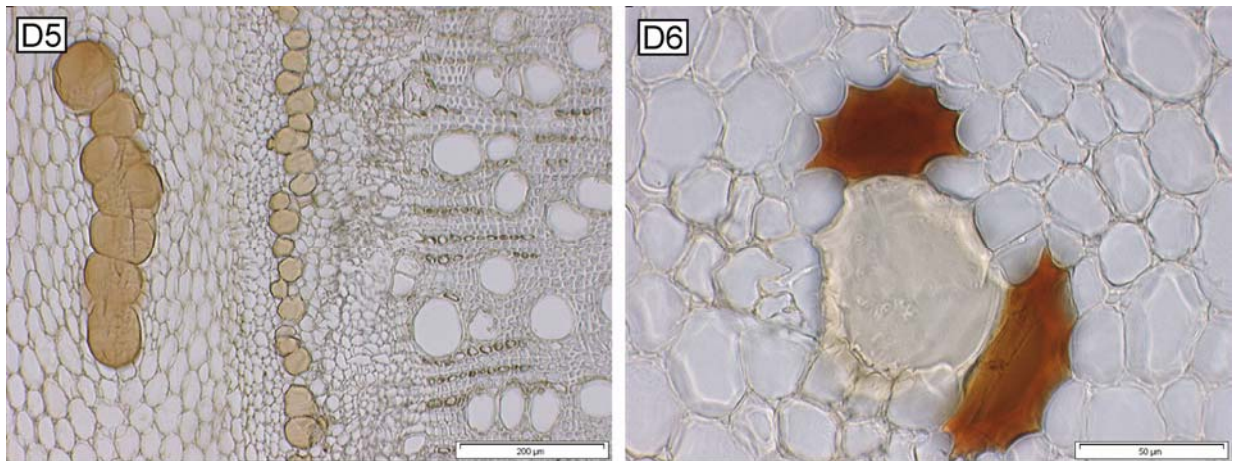
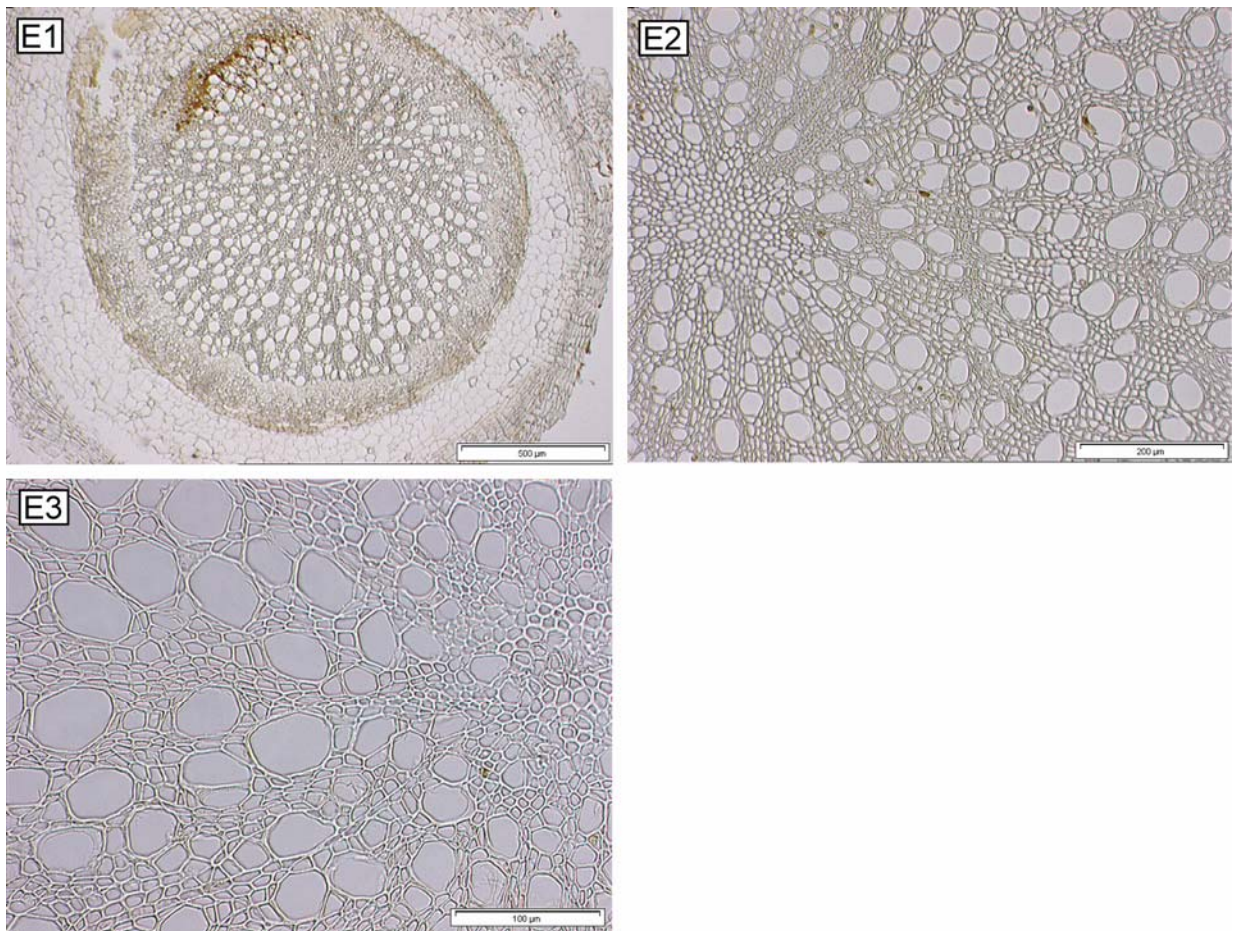


Abb. A-11: Mikroskopische Aufnahmen von *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae): D) Zweigquerschnitt.



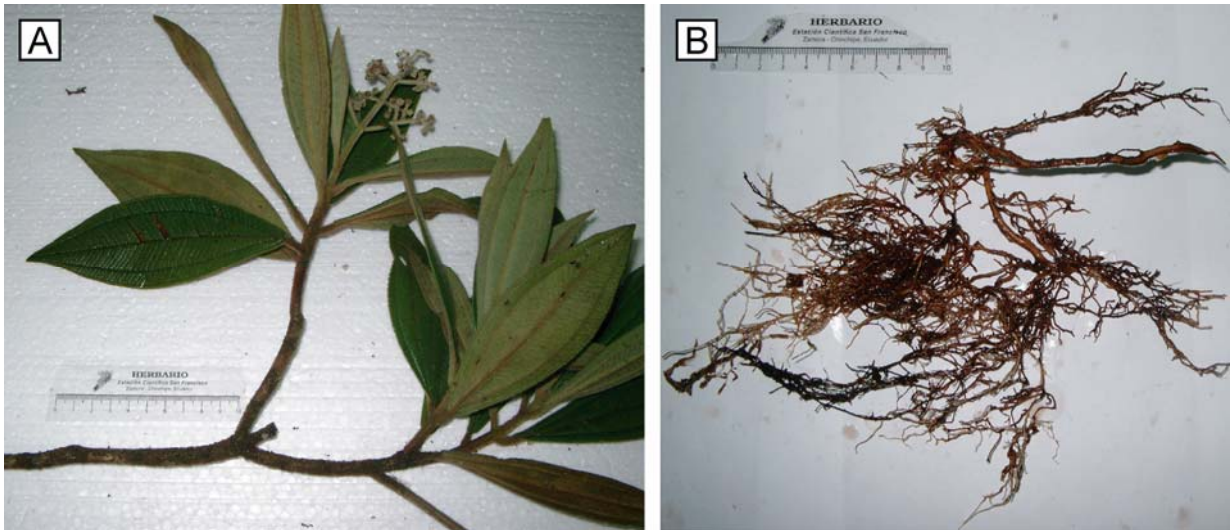


**Abb. A-12:** Mikroskopische Aufnahmen von *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae): D) Zweigquerschnitt: D5 und D6 zeigen Harzkanäle.

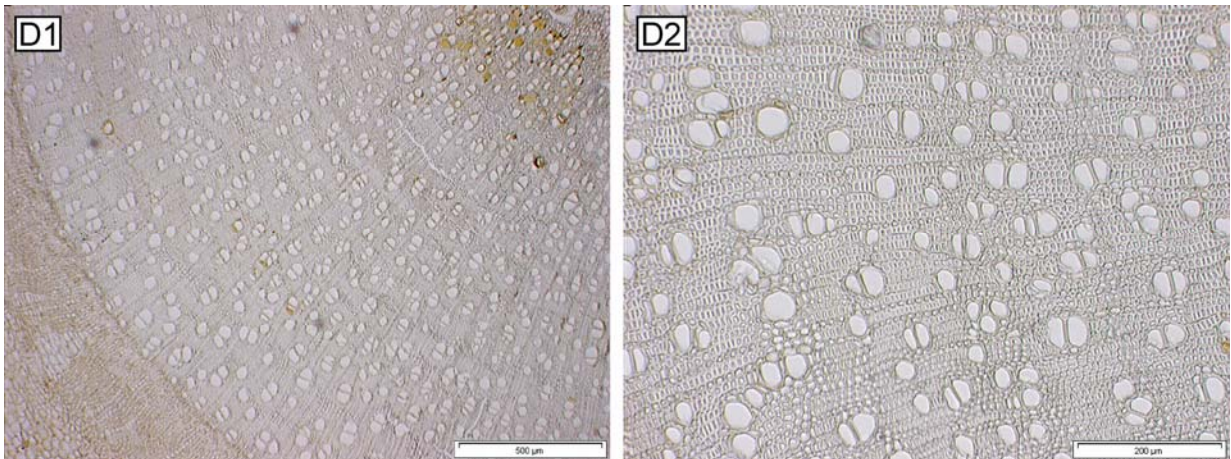


**Abb. A-13:** Mikroskopische Aufnahmen von *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae): E) Wurzelquerschnitt.

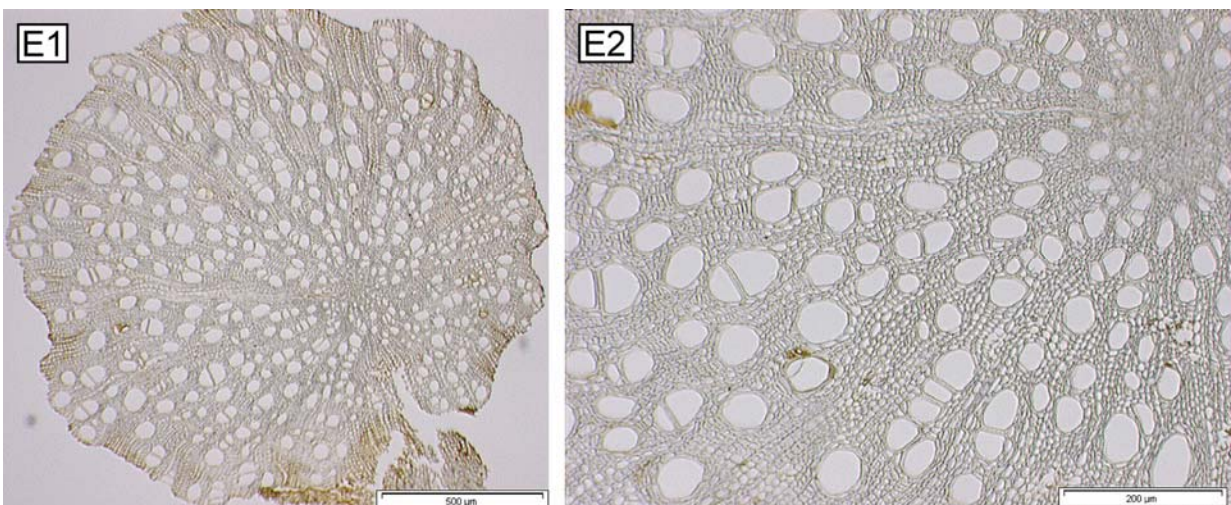


**A.5 *Miconia punctata* (Melastomataceae) (1890 m ü. M.)**

**Abb. A-14:** Aufsicht von *Miconia punctata* (Melastomataceae): A) Zweig, B) Wurzel.



**Abb. A-15:** Mikroskopische Aufnahmen von *Miconia punctata* (Melastomataceae): D) Zweigquerschnitt.



**Abb. A-16:** Mikroskopische Aufnahmen von *Miconia punctata* (Melastomataceae): E) Wurzelquerschnitt.



### A.6 *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae) (1890 m ü. M.)



Abb. A-17: Aufsicht von *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae): A) Zweig, B) Wurzel.

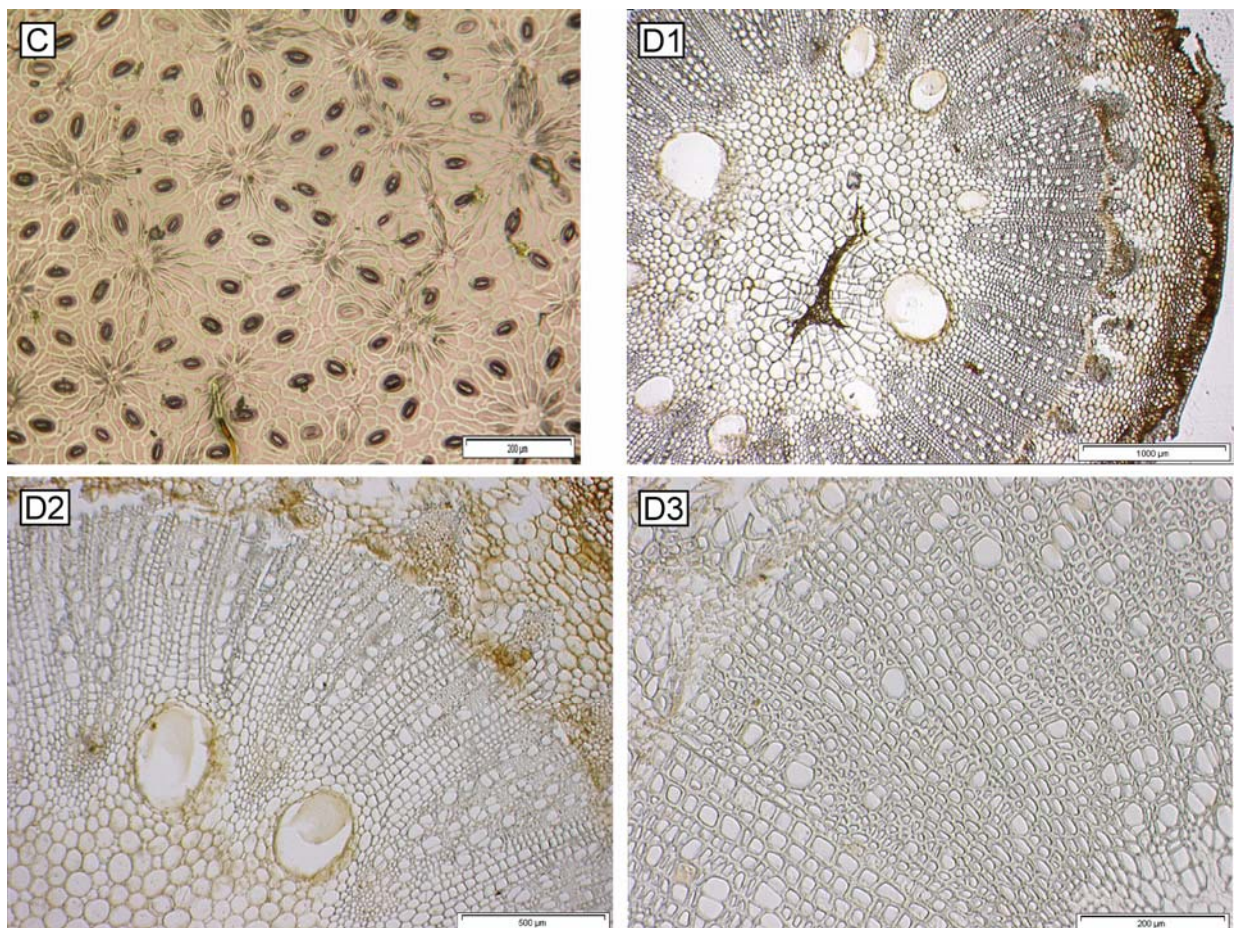
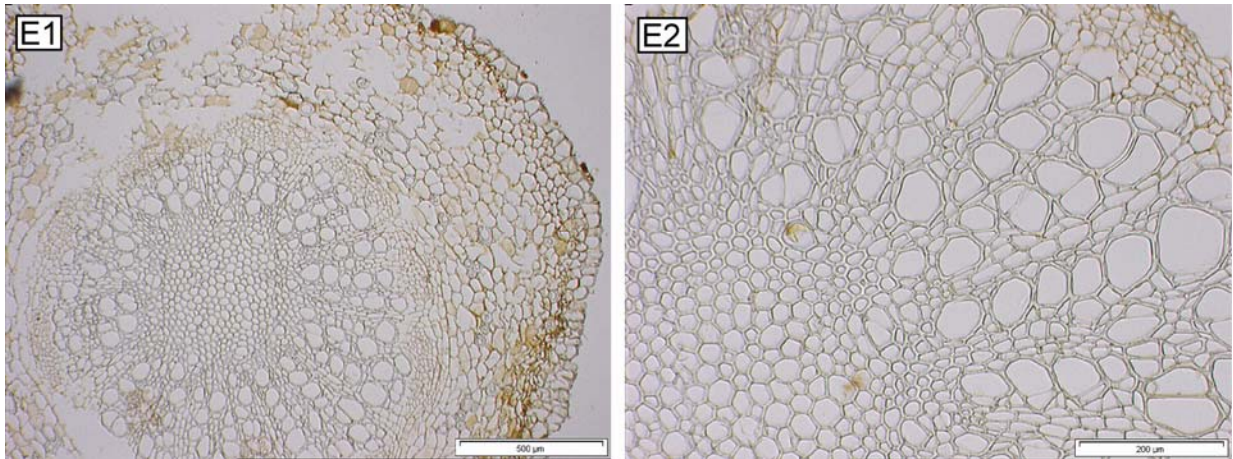


Abb. A-18: Mikroskopische Aufnahmen von *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt.





**Abb. A-19:** Mikroskopische Aufnahmen von *Hedyosmum spec.* (Chloranthaceae): E) Wurzelquerschnitt.

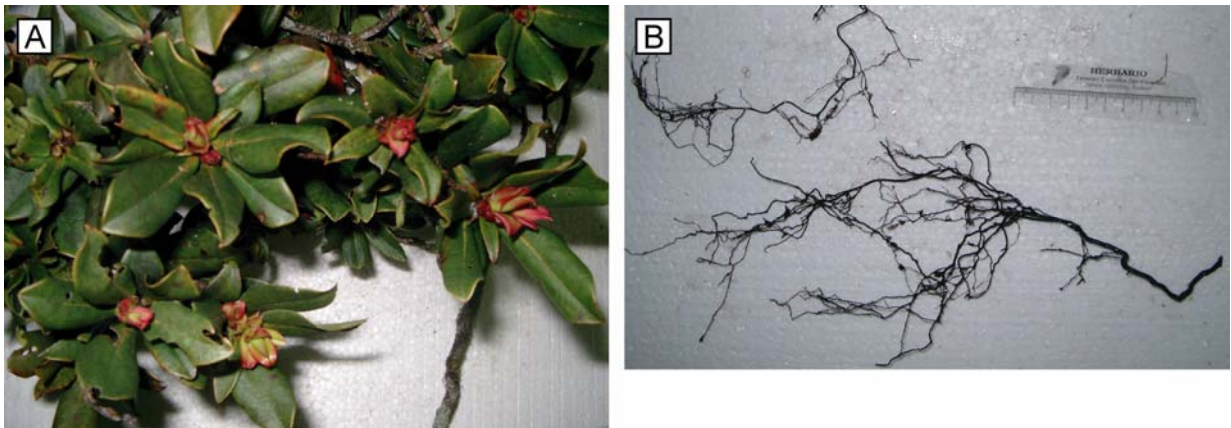
**A.7 *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae) (2380 m ü. M)**

Abb. A-20: Aufsicht von *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae): A) Zweig, B) Wurzel.

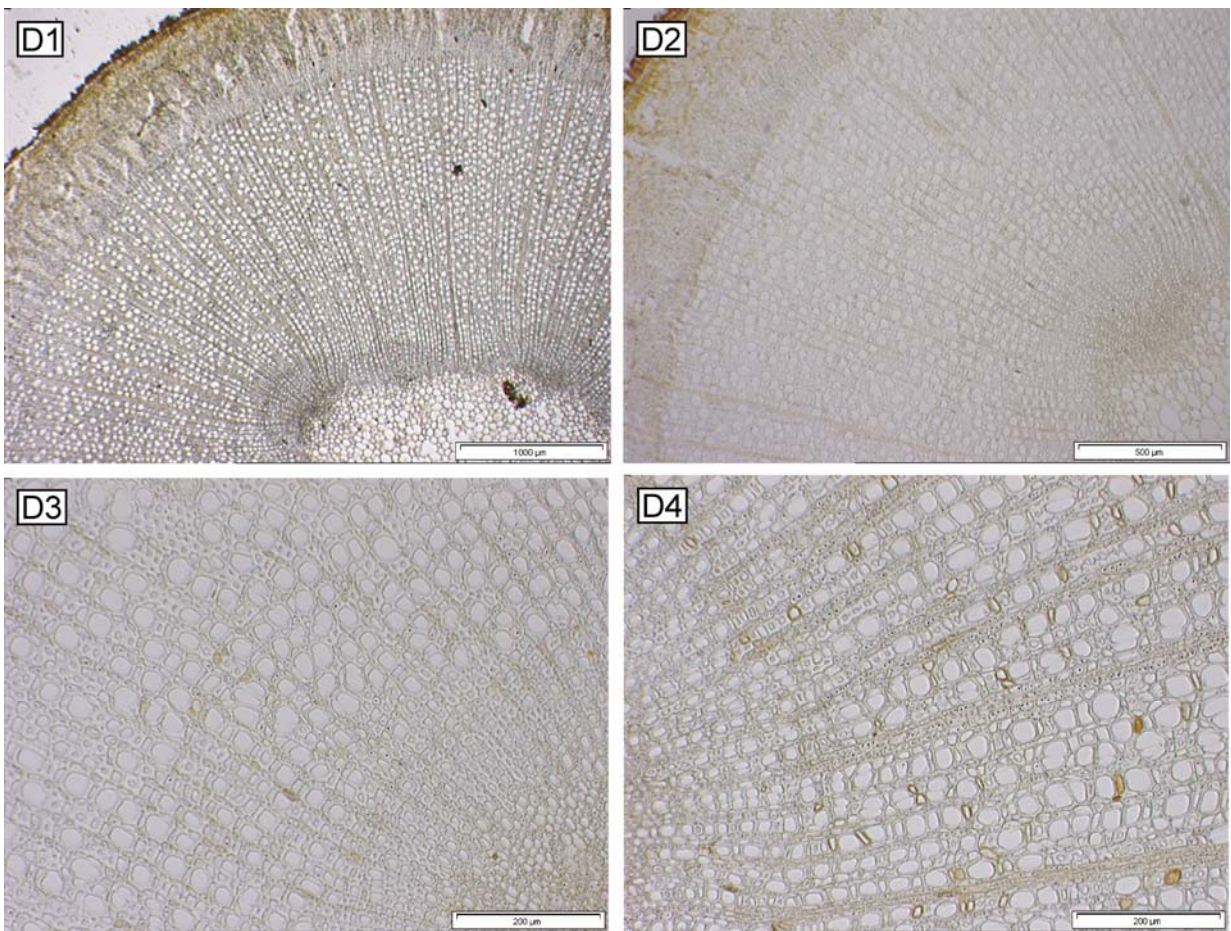
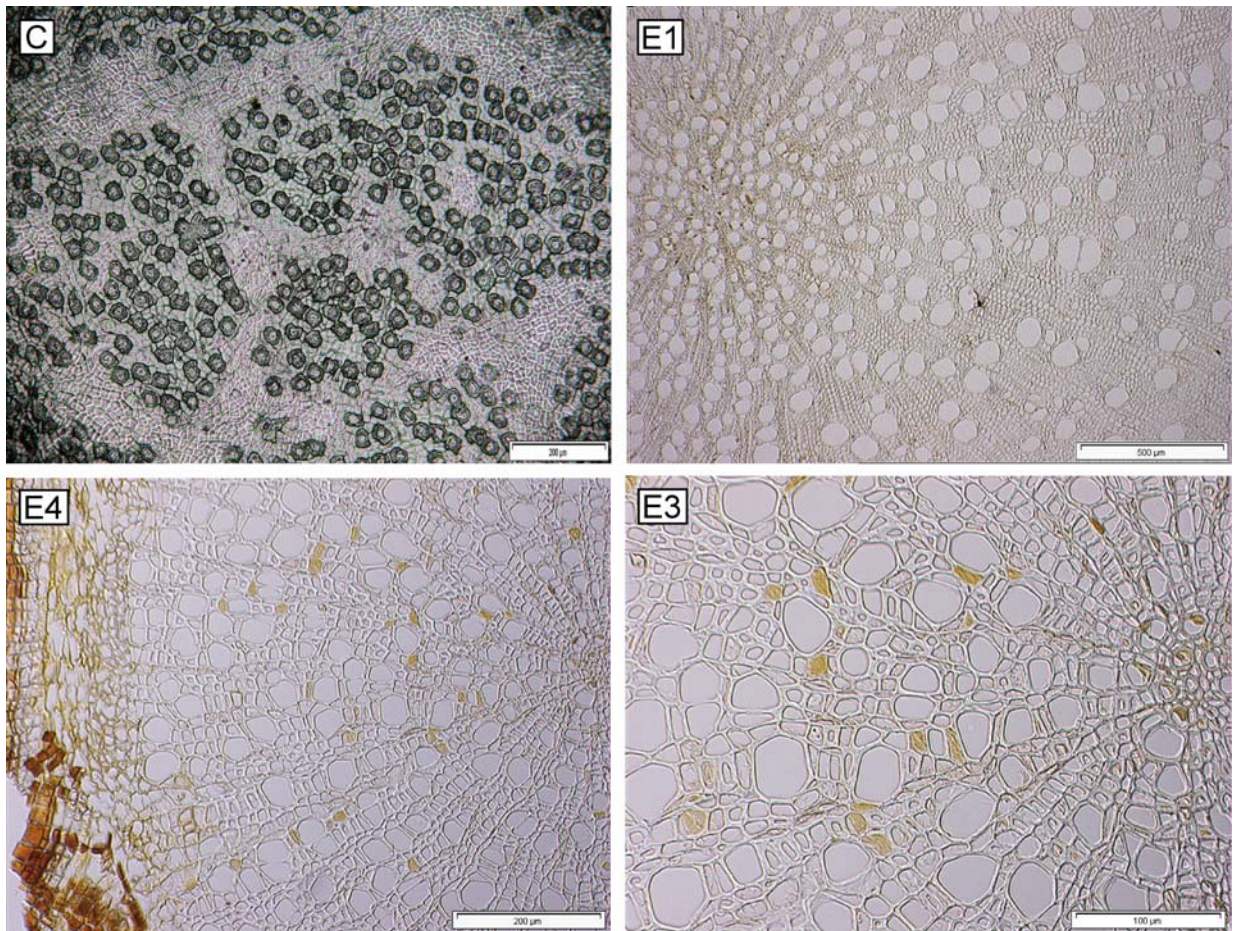


Abb. A-21: Mikroskopische Aufnahmen von *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae): D) Zweigquerschnitt.





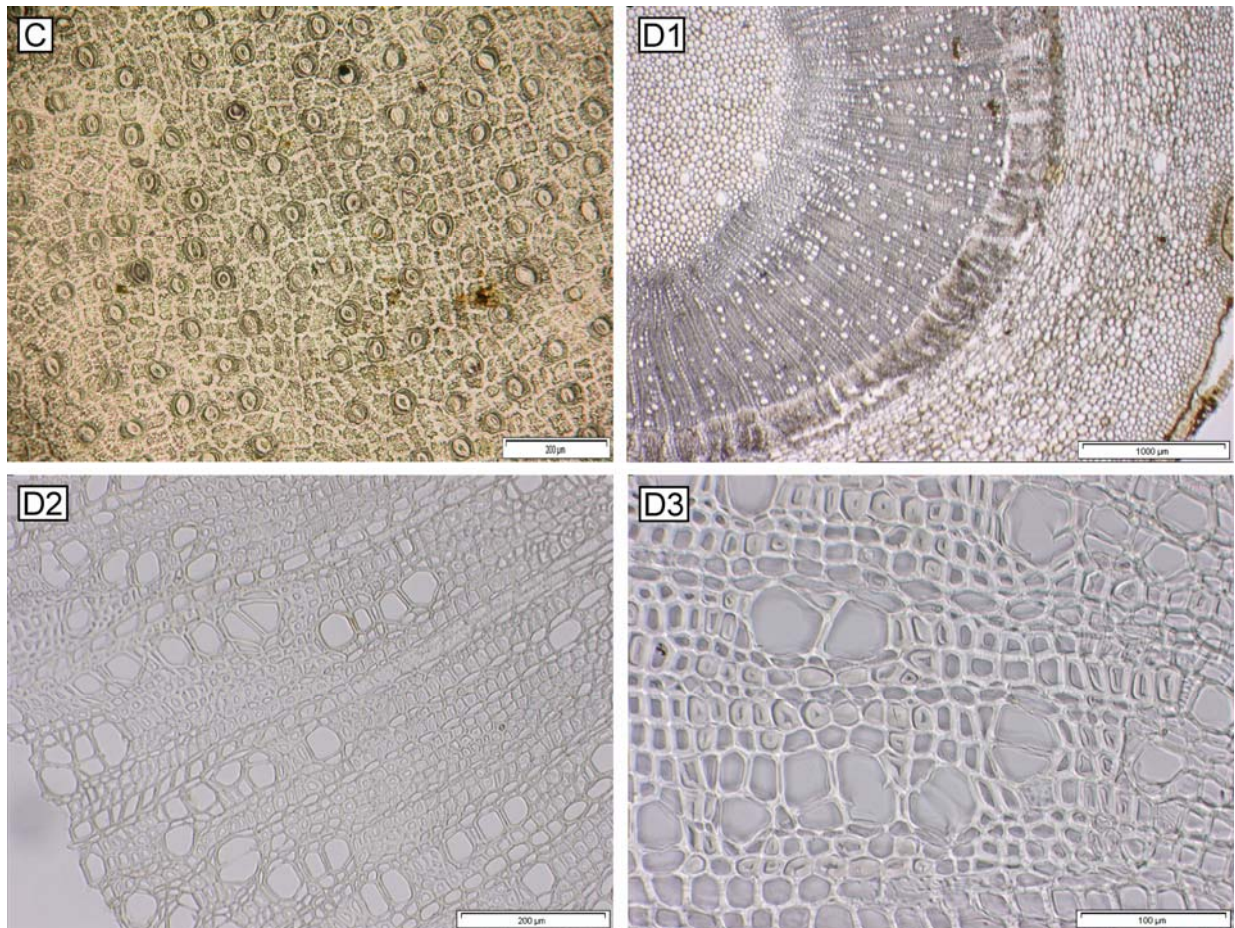
**Abb. A-22:** Mikroskopische Aufnahmen von *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae): C) Stomata Blattunterseite, E) Wurzelquerschnitt.

#### A.8 *Clusia spec.* (Clusiaceae) (3060 m ü. M.)

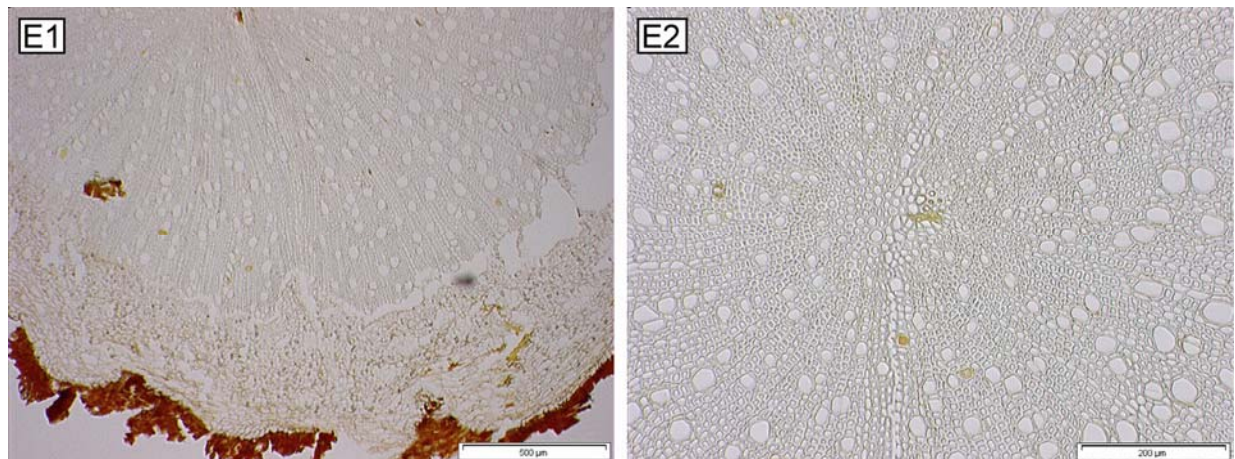


**Abb. A-23:** Aufsicht von *Clusia spec.* (Clusiaceae): A) Zweig, B) Wurzel.



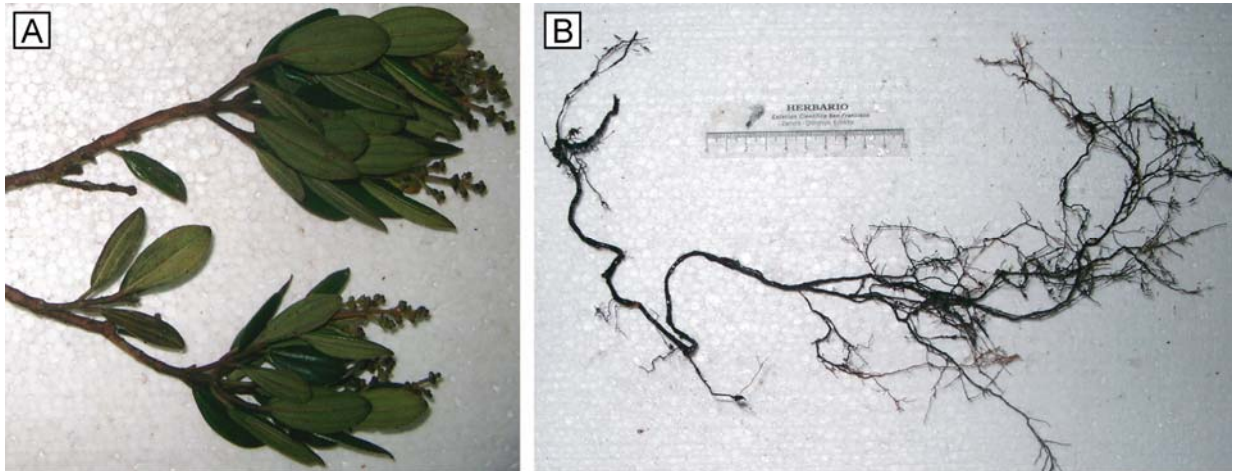


**Abb. A-24:** Mikroskopische Aufnahmen von *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt.

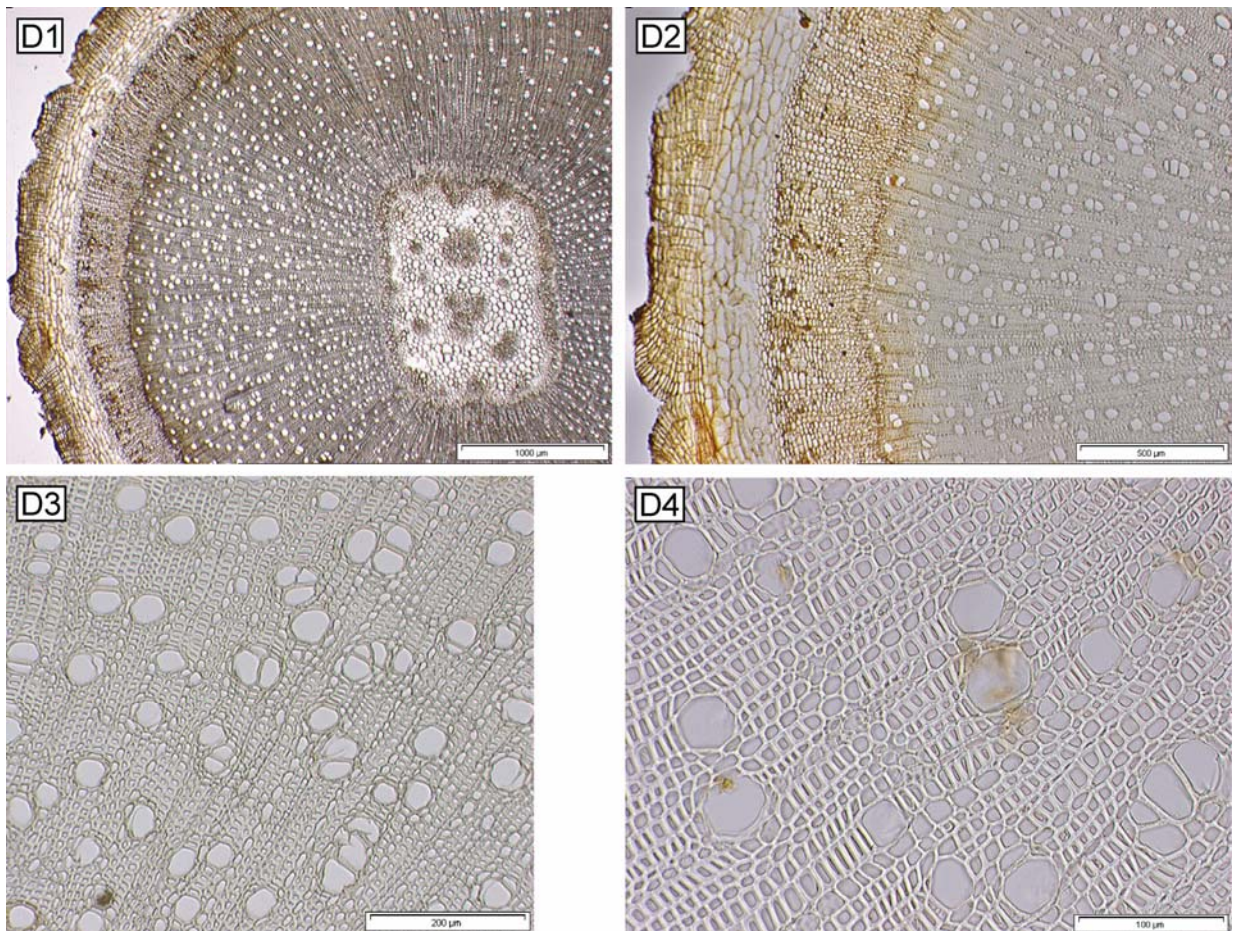


**Abb. A-25:** Mikroskopische Aufnahmen von *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae): E) Wurzelquerschnitt.



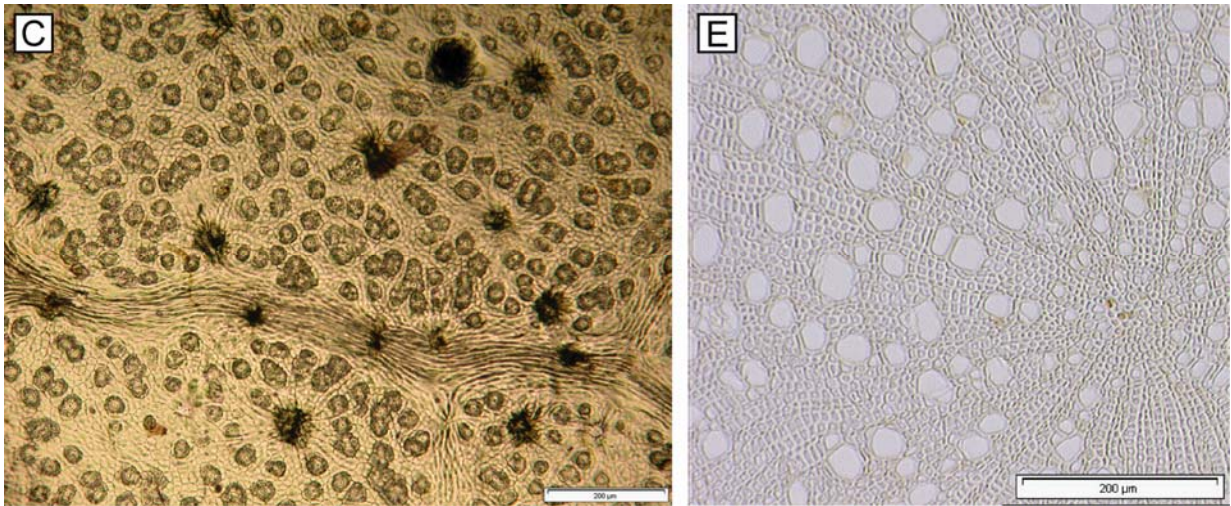
**A.9 Axinaceae (Melastomataceae) (3060 m ü. M)**

**Abb. A-26:** Aufsicht von *Axinaceae* (Melastomataceae): A) Zweig, B) Wurzel.



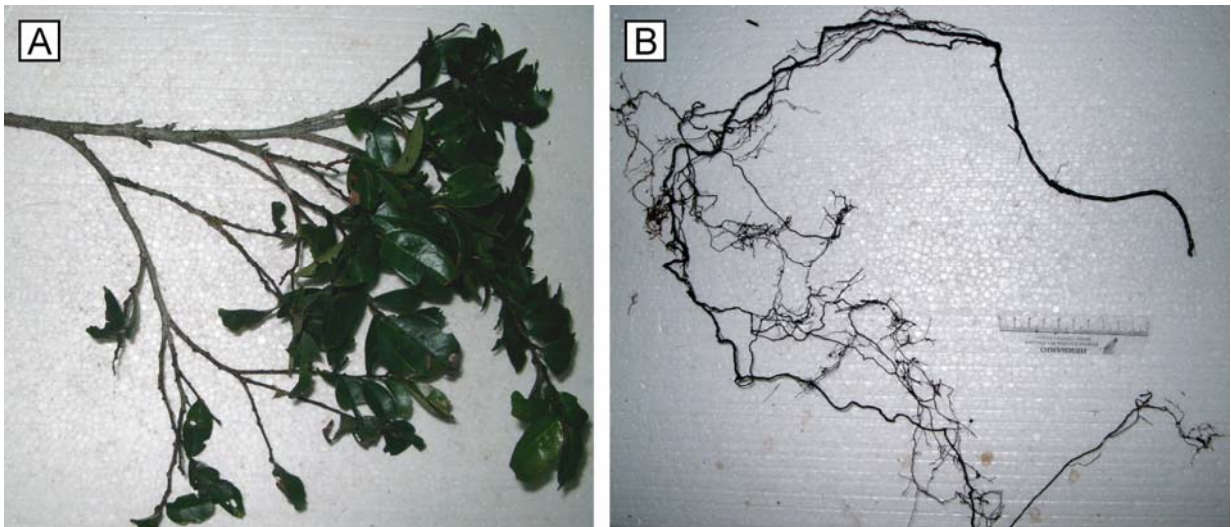
**Abb. A-27:** Mikroskopische Aufnahmen von *Axinaceae* (Melastomataceae): D) Zweigquerschnitt.





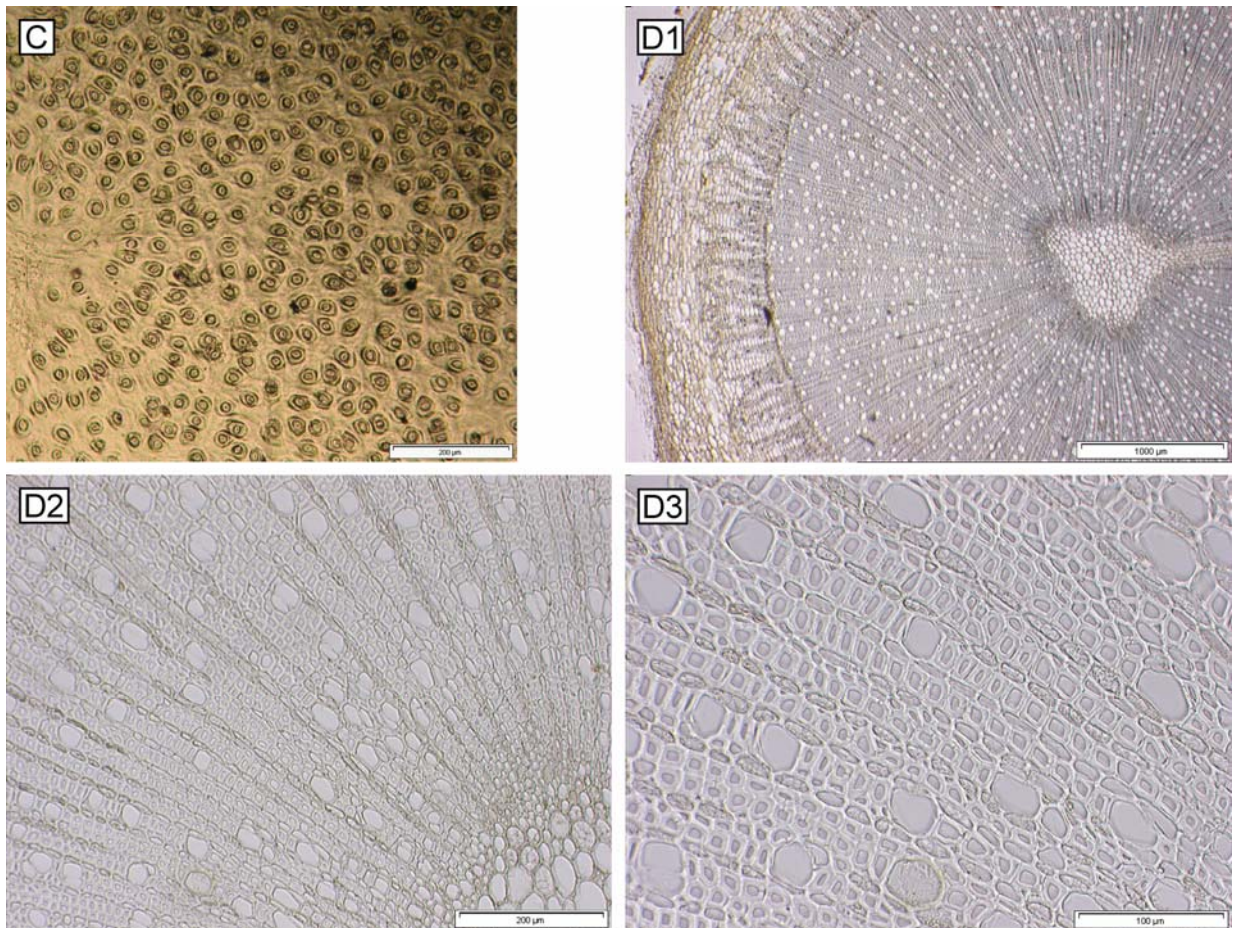
**Abb. A-28:** Mikroskopische Aufnahmen von *Axinaceae* (Melastomataceae): C) Stomata Blattunterseite, E) Wurzelquerschnitt.

**A.10 *Symplocos spec.* (Symplocaceae) (3060 m ü. M)**



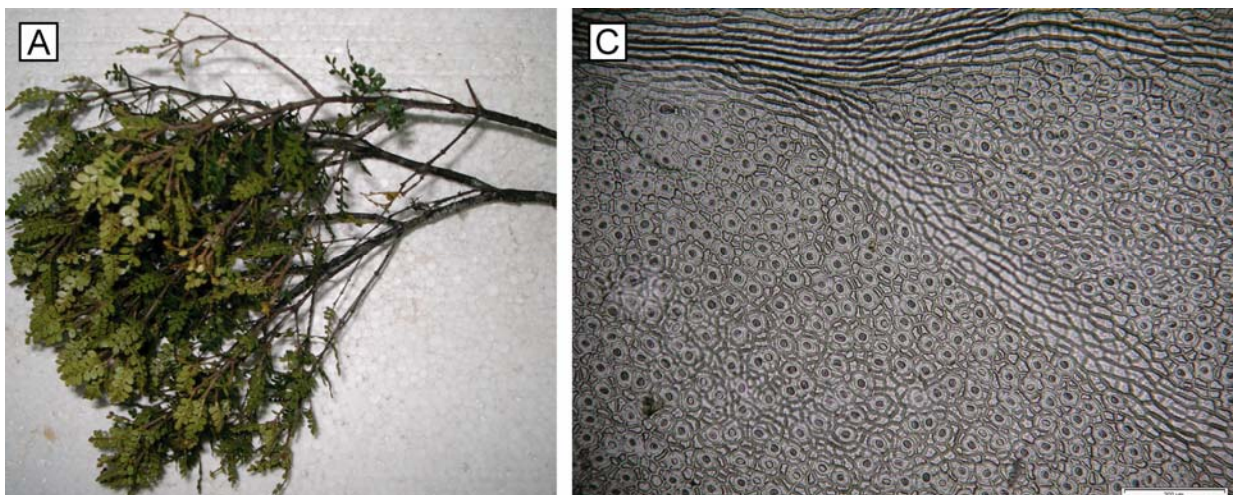
**Abb. A-29:** Aufsicht von *Symplocos spec.* (Symplocaceae): A) Zweig, B) Wurzel.





**Abb. A-30:** Mikroskopische Aufnahmen von *Axinaceae* (Melastomataceae): C) Stomata Blattunterseite, D) Zweigquerschnitt.

### A.11 *Weinmannia ioxensis* (Cunoniaceae) (3060 m ü. M)



**Abb. A-31:** Aufsicht von *Weinmannia ioxensis* (Cunoniaceae): A) Zweig, C) Stomata Blattunterseite.



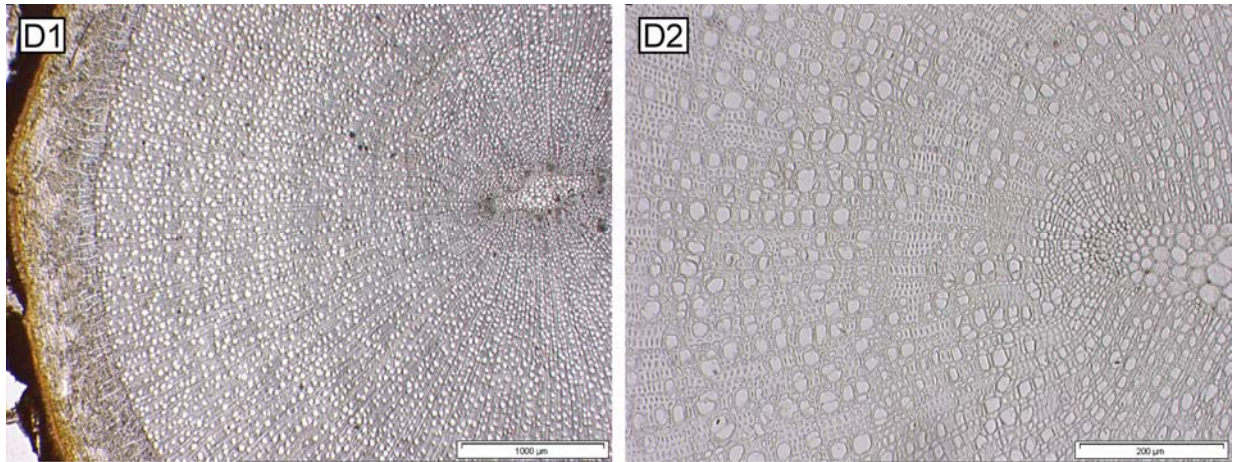


Abb. A-32: Mikroskopische Aufnahmen von *Weinmannia ixensis* (Cunoniaceae): D) Zweigquerschnitt.

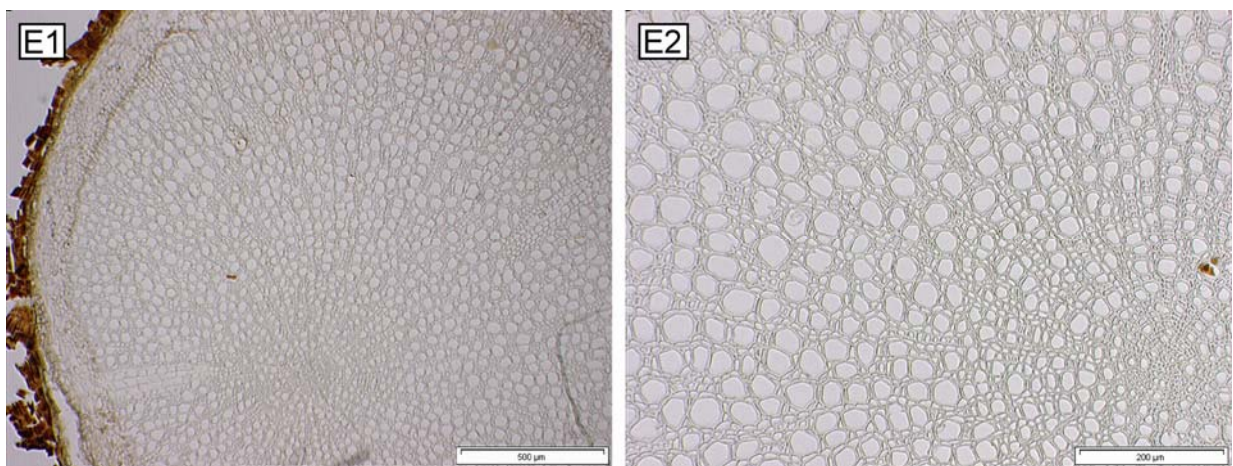


Abb. A-33: Mikroskopische Aufnahmen von *Weinmannia ixensis* (Cunoniaceae): E) Wurzelquerschnitt.