Stabilität von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien –

produktionsökologische und physiologische Studien an der Nutzpflanze *Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM.

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von

Christoph Reisdorff

Hamburg 2003

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Professor Dr. R. LIEBEREI
Weitere Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. J. BAUCH

Tag der Disputation: 04. Juli 2003

Hamburg, den 20. Juni 2003

Professor Dr. A. Frühwald
Dekan

Inhaltsverzeichnis

ABKÜRZUNGEN UND SYMBOLE VI

1 EINLEITUNG 1

2 HINTERGRUND 3

2.1 Die ökologische Krise in Zentral-Amazonien 3

2.2 Ein Beitrag zur nachhaltigen Entwicklung: ökologisch stabile Landnutzungssysteme 6

2.3 Ökologische Stabilität und Funktionalität von Agrar-Ökosystemen 6

2.4 Fragestellung und Methodologie 8

3 MATERIAL UND METHODEN 11

3.1 Die SHIFT-Experimentalsysteme 11

3.1.1 Nutzungsgeschichte der Versuchsfläche 12

3.1.2 Topografie und Anlage der Experimentalsysteme 12

3.1.3 Die Nutzpflanzen 17
3.1.3.1 Der Cupuaçu-Baum (*Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM.) 17
3.1.3.2 Der Melonenbaum *(Carica papaya* L.*)* 19
3.1.3.3 Die Pfirsichpalme *(Bactris gasipaes* H.B.K.*)* 20
3.1.3.4 Der Kautschukbaum *(Hevea brasiliensis* (H.B.K.) MUELL. ARG.*)* 21
3.1.3.5 Der Paranussbaum *(Bertholletia excelsa* H.B.K.*)* 22
3.1.3.6 Der Orleansbaum *(Bixa orellana* L.*)* 22
3.1.3.7 Die Kokospalme (*Cocos nucifera* L.) 23
3.1.3.8 Paricá (*Schizolobium amazonicum* DUCKE) 24
3.1.3.9 Puerária (*Pueraria phaseoloides* BENTH.) 24

3.1.4 Düngung und Plantagenmanagement 25

3.1.5 Inokulation mit vesikulär-arbuskulären Mykorrhizapilzen 26

3.2 Produktionsökologische Analysen und Statistik 26

3.3 Ökophysiologische Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Cupuaçu-Bäumen 32

3.3.1 Klimamessungen 32

3.3.2 Räumliches Muster und zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes 33

3.3.3 Einfluss des Bodendeckers auf den Wassergehalt des Oberbodens 35

3.3.4 Messung der Diffusionswiderstände der Blätter 35

3.3.5 Modellierung der Spaltöffnungsreaktion 36

3.3.6 Berechnung der Blattleitfähigkeit für Wasser und CO_2 38

3.3.7 Transpirationsraten 38

3.3.8 Kalkulationen der stomatären Limitation der CO_2-Assimilation 39

4 ERGEBNISSE 43

4.1 Das Makroklima 43

4.2 Entwicklung und Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen in experimentellen Kultursystemen 46

4.2.1 Parameter für die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen 46

4.2.2 Vier Kultursysteme im Vergleich 51
4.2.2.1 Strukturelle Charakteristika der Pflanzenbestände der vier Kultursysteme 51
4.2.2.2 Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den vier Kultursystemen 63

4.2.3 Der Einfluss räumlicher Gradienten des Mikroklimas auf die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen 70
4.2.3.1 Das Mikroklima in Abhängigkeit vom angrenzenden Primärwald 70
4.2.3.2 Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen im mikroklimatischen Einflussbereich des Primärwaldes 73

4.2.4 Der Einfluss von Bodenfaktoren, Pflanzenernährung und Geländeeigenschaften auf die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen 80
4.2.4.1 Vornutzungsgeschichte der Böden in den unterschiedlichen Blöcken 80
4.2.4.2 Pflanzenernährung 86
4.2.4.3 Anzucht der Setzlinge mit Isolaten vesikulär-arbuskulärer Mykorrhizapilze 91
4.2.4.4 Reliefeigenschaften an den einzelnen Standorten 95

4.2.5 Kompensation klimatischer und edaphischer Einflussgrößen in den untersuchten Kultursystemen 99
4.2.5.1 Kultursysteme vs. mikroklimatischer Gradient 99
4.2.5.2 Kultursysteme vs. Bodendegradation 102

4.3 Physiologische Reaktionen von Cupuaçu-Bäumen auf Wassermangel – Messungen und Modellrechnungen 105

4.3.1 Räumliches Muster und zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes 105

4.3.2 Tagesgänge der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit 109
4.3.2.1 Tagesgang der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit in den oberen Bodenzentimetern 109
4.3.2.2 Tagesgang der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit in den oberen und unteren Bodenbereichen 111

4.3.3 Entwicklung empirischer Modelle der Spaltöffnungsreaktion 113
4.3.3.1 Die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände von der Strahlungsintensität 115
4.3.3.2 Die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände vom Dampfdruckdefizit und von der Tageszeit 116

4.3.4 Simulation der Spaltöffnungsreaktion anhand von Klimadaten 119

4.3.5 Stomatäre Limitation der CO_2-Assimilation 120
4.3.5.1 Der Operationsbereich der CO_2-Assimilation im Tagesverlauf 123
4.3.5.2 Simulation der potenziellen CO_2-Assimilation anhand von Klimadaten 124

4.3.6 Transpirationsraten 125

5 DISKUSSION 129

5.1 Trockenheit trotz hoher Niederschlagsmengen 131

5.1.1 Indizien für Trockenstress in Amazonien 133

5.1.2 Transpiration vs. Wasserverfügbarkeit – Pflanzen zwischen engen klimatischen und pedologischen Vorgaben 134

5.1.3 Die Bodenfeuchte in den „kritischen“ oberen 10-30 Zentimetern, der Konzentrationszone der Wurzeln 140

5.1.4 Zusammenhänge zwischen Bodenfeuchte und Nährstoffverfügbarkeit 141

5.1.5 Auswirkungen von Trockenheit auf den Lebensraum Boden 145

5.2 Das Mikroklima als Modulator der Standortqualität 146

5.2.1 Die Wirkung mikroklimatischer Gradienten 147

5.2.2 Die bodendeckende Vegetation unter mikroklimatischen und hydrologischen Gesichtspunkten 150

5.3 Aspekte ökologischer Funktionalität in Agroforstsystemen Zentral-Amazoniens 153

5.4 Resumé und Ausblick 160

ZUSAMMENFASSUNG 165

DANKSAGUNG 169

LITERATURVERZEICHNIS 171

EIDESSTATTLICHE VERSICHERUNG 181

WISSENSCHAFTLICHER WERDEGANG 183

Abkürzungen und Symbole

a	Jahr
A	Assimilationsrate (mol m^{-2} s^{-1})
Abb.	Abbildung
al.	alii
ANOVA	analysis of variance (statistisches Verfahren; Varianzanalyse)
ATP	Adenosintriphosphat
bar	Bar (Druckeinheit; 1 bar = 10^5 Pa)
C	Kohlenstoff
°C	Temperatur in Grad Celsius
cm	Zentimeter (Längeneinheit; 10^{-2} m)
D_{CO_2}	Diffusionskoeffizient für Kohlendioxid (1,51 10^{-5} m^2 s^{-1} bei 20 °C)
D_{H_2O}	Diffusionskoeffizient für Wasserdampf (2,42 10^{-5} m^2 s^{-1} bei 20 °C)
dm	Dezimeter (Längeneinheit; 10^{-1} m)
e	Euler'sche Zahl
e_B	Dampfdruck in den Interzellularen (bar bar^{-1})
e_L	aktueller Dampfdruck der Luft (bar bar^{-1})
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
f	Fehlerterm (residuale Fluktuation bei statistischem Approximationsverfahren)
F	Wert der Signifikanzabschätzung nach ANOVA mittels F-Test ($F = MQ_{Effekt} \times MQ_{Fehler}^{-1}$)
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
g	Gramm (Masseneinheit)
g_C	molare Blattleitfähigkeit für Kohlendioxid (mol m^{-2} s^{-1})
$g_{C(m)}$	molare Blattleitfähigkeit für Kohlendioxid bei maximaler Öffnungsweite der Stomata (mol m^{-2} s^{-1})
g_w	molare Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (mol m^{-2} s^{-1})
g'_w	Blattleitfähigkeit für Wasserdampf nach 1. FICKSCHEM Diffusionsgesetz (m s^{-1})
h	Stunden
H	Wasserstoff
ha	Hektar (Flächenmaß; 10.000 m^2)
HSD-test	honest significant difference test (statistischer Signifikanztest nach Varianzanalyse)
I	Globalstrahlung (Watt m^{-2})
J	Mengenflussdichte (mol m^{-2} s^{-1})
J_{H_2O}	Transpirationsraten (mol m^{-2} s^{-1} bzw. g m^{-2} s^{-1})
K	Kelvin (Einheit der absoluten Temperatur)
K	Kalium
kg	Kilogramm (10^3 g)
km	Kilometer (10^3 m)
K_m	MICHAELIS-MENTEN Konstante (mol l^{-1})
l	Liter (Volumen; 10^{-3} m^3)
LSD-test	least-significant-difference-test (statistischer Signifikanztest nach Varianzanalyse)
m	Meter
+M	Versuchsvariante: mit Mykorrhiza-Inokulation der Keimlingspflanzen
-M	Versuchsvariante: ohne Mykorrhiza-Inokulation der Keimlingspflanzen
mbar	Millibar (Druckeinheit; 10^{-3} bar)
min	Minuten
mm	Millimeter (Längeneinheit; 10^{-3} m)
mmol	Millimol (Stoffmengeneinheit; 10^{-3} mol)
mol	Mol (Stoffmengeneinheit; 6,022 10^{23})
MQ	Mittlere Quadratsumme (SQ x Freiheitsgrade^{-1}; ANOVA)
mtl.	monatlich
n	Anzahl von Wiederholungen

N	Stickstoff
NADPH	Nicotinamid-adenin-dinucleotidphosphat
nm	Nanometer (Längeneinheit; 10^{-9} m)
O	Sauerstoff
p	Fehlerwahrscheinlichkeit
P	Phosphor
P	Symbol für Druck
Pa	Pascal (Druckeinheit; 1 Pa = 1 N m^{-2})
p_a	Kohlendioxid-Partialdruck der Umgebungsluft
p_i	interzellulärer Kohlendioxid-Partialdruck
p_{O_2}	Sauerstoff-Partialdruck
ps	Pikosekunde (10^{-12} s)
R	Regressionskoeffizient
R	Gaskonstante (8,314 Joule mol^{-1} K^{-1})
r	Transpirationswiderstand (mol m^{-2} s^{-1})
R_{day}	Dunkelatmung während der Photosynthese (mol m^{-2} s^{-1})
RuBisCO	Ribulose-Bisphosphat –Carboxylase/Oxygenase (EC 4.1.1.39)
RuBP	Ribulose-1,5-bis-phosphat
r'_w	Diffusionswiderstand für Wasserdampf nach 1. FICKSCHEM Diffusionsgesetz (s cm^{-1})
s	Sekunden
S	Süden
SHIFT	Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Tropics
spp.	species (Plural)
SQ	Summe der Abweichungsquadrate (ANOVA)
Stdabw.	Standardabweichung
Stdf.	Standardfehler
t	Tonnen (10^6 g)
T	absolute Temperatur
Tab.	Tabelle
TDR	time domain reflectometry
Tz	Tageszeit
VA	vesikulär-arbuskulär
V_{Cmax}	Carboxylierungsrate bei Kohlendioxid-Sättigung (mol m^{-2} s^{-1})
vol.%	Volumenprozent
VPD	vapor pressure deficit (Dampfdruckdefizit)
W	Westen
WUE	water use efficiency (Wassernutzungskoeffizient, mmol mol^{-1})
Δw_{B-L}	Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft
α, β, γ, δ, φ, χ, ψ	Regressionsparameter
Γ *	Photorespiratorischer Kohlendioxid-Kompensationspunkt (in Abwesenheit von Dunkelatmung)
µm	Mikrometer (10^{-6} m)
µmol	Mikromol (10^{-6} mol)
%	Prozent

1 Einleitung

Angesichts des wachsenden Nutzungsdrucks auf die Primärwälder Amazoniens wurde das Deutsch-Brasilianische Forschungsprogramm "Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Humid Tropics - SHIFT" ins Leben gerufen. In zahlreichen wissenschaftlichen Projekten werden funktionale Zusammenhänge in amazonischen Ökosystemen ergründet sowie zivilisatorische Auswirkungen auf deren Stabilität untersucht (LIEBEREI *et al.* 1998, 2002). Die in dieser Arbeit vorgestellten Studien wurden im Rahmen des SHIFT-Projektes "Rekultivierung degradierter Monokulturflächen in Zentral-Amazonien" (ENV23/2) durchgeführt, das im Jahr 1992 initiiert wurde. Dem Konzept des Projektes liegt die generelle Frage zugrunde, ob sich in der ökologischen Krisenregion Zentral-Amazonien nachhaltige Produktionssysteme wirtschaftlich interessanter Nutzpflanzenarten etablieren lassen (FELDMANN *et al.* 1994).

Nachhaltige Nutzungssysteme müssen zwei grundsätzliche Anforderungen erfüllen: Sie müssen einerseits Ressourcen sichern und andererseits sozio-ökonomisch tragfähig sein. Nach den bisherigen Erfahrungen werden die konventionellen Nutzungssysteme des Brandrodungsfeldbaus in Zentral-Amazonien diesen Anforderungen nicht gerecht. Bodendegradation infolge agrarwirtschaftlicher Nutzung führt zu einem stetig steigenden Flächenverbrauch, der sich in den hohen Entwaldungsraten niederschlägt (SMITH *et al.* 1995).

Konzepte für eine nachhaltige Landnutzung in Zentral-Amazonien stehen zwei grundsätzlichen Problemfeldern gegenüber: Zum einen bedingen die pedoklimatischen Verhältnisse eine ausgesprochen hohe Labilität der Ressource Boden, sobald die ursprüngliche Vegetationsdecke – primärer Regenwald hoher Biomasse und enormer struktureller Vielfalt – entfernt wird. Zum anderen müssen Produktionstechnologien und Managementmaßnahmen, die eine dauerhafte Bodennutzung ermöglichen sollen, an der gering entwickelten Infrastruktur und dem sehr engen wirtschaftlichen Spielraum der Landbevölkerung orientiert werden. Unter diesen Vorgaben stellen Nutzungssysteme, in denen sich ökologische Funktionszusammenhänge nach dem Vorbild natürlicher Ökosysteme ausbilden, einen vielversprechenden Lösungsansatz dar. Zeitliche und räumliche Komplementarität der Ressourcennutzung und synergistische Mechanismen können einem Nutzungssystem ökologische und ökonomische Stabilität verleihen. Inwiefern sich in pflanzlichen Produktionssystemen in Zentral-Amazonien diese funktionalen Eigenschaften natürlicher Ökosysteme verwirklichen lassen, wurde bislang nur schlaglichtartig unter sehr speziellen Aspekten untersucht. Es besteht daher Bedarf an vergleichenden Analysen verschiedener Kultursysteme unter Aspekten ökologischer Funktionalität.

In der vorliegenden Arbeit wird an exemplarischen Kultursystemen in Zentral-Amazonien untersucht, ob durch die Kombinationen unterschiedlicher Nutzpflanzen funktionale Beziehungen entstehen können, die eine ökologische Stabilisierung bewirken. Diese Untersuchungen beruhen im Wesentlichen auf produktionsökologischen und ökophysiologischen Studien an *Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM., der wirtschaftlichen Hauptkomponente der untersuchten Kultursysteme. Unter Einbeziehung der Erkenntnisse anderer Wissenschaftlergruppen aus dem SHIFT-Kontext wird der Stellenwert mikroklimatischer und hydrologischer Faktoren für die Stabilität von Agrar-Ökosystemen in Zentral-Amazonien bewertet. Ziel ist, ökologische Schlüsselfunktionen zu identifizieren, mit denen in Nutzungssystemen in Zentral-Amazonien limitierende Faktoren kompensiert und Ressourcenverluste minimiert werden können.

2 Hintergrund

2.1 Die ökologische Krise in Zentral-Amazonien

Die weiträumige Vernichtung von Waldgebieten in Amazonien wird von offizieller Seite seit 1974 durch das staatliche brasilianische Forschungsprogramm PRODES (Projeto de Estimativa do Desflorestamento Bruto da Amazônia) anhand von Fernerkundungsdaten verfolgt. Laut Ergebnissen dieses Programms werden jährlich zwischen 11.000 km^2 und 22.000 km^2 des ursprünglichen Waldgebietes auf brasilianischem Terrain gerodet. Bis zum Jahre 1998 waren in der Summe 551.782 km^2 des brasilianischen amazonischen Waldgebietes bereits nicht mehr existent, das entspricht ca. 15% der bewaldeten Fläche, deren ursprüngliche Ausdehnung mit 4,2 bis 4,3 x 10^6 km^2 angegeben wird (FEARNSIDE 1993, INPE 2000). Der aus diesen Daten geschätzte jährliche Verlust an Phytomasse, welcher hydrologischen, pedologischen und klimatischen Folgeabschätzungen zugrunde gelegt wird, muss laut detaillierter Georeferenz-Studien deutlich nach oben korrigiert werden. Denn die hohe Mortalität in Waldfragmenten, Waldrändern und in bewirtschafteten Wäldern sowie die damit einhergehende höhere Waldbrandgefährdung führen zu einem zusätzlichen Verlust an Phytomasse, dessen Größenordnung auf 1% bis 10% der unmittelbar durch Rodung bedingten Verluste geschätzt wird (NEPSTAD *et al.* 1999, LAURANCE *et al.* 1998). Neben den unmittelbaren Effekten der Waldvernichtung in Amazonien – Verlust von Lebensräumen und Aussterben endemischer Species etc. – stufen zahllose wissenschaftliche Untersuchungen die Folgen für lokale, regionale und globale Gleichgewichtssysteme in der Diagnose wie in der Prognose als gravierend oder sogar bedrohlich ein (SALATI & VOSE 1984, ENQUETE-KOMMISSION DES DEUTSCHEN BUNDESTAGES 1990, NEPSTAD *et al.* 1994, SMITH *et al.* 1995, GASH & NOBRE 1997, FEARNSIDE 1997, LAURANCE 1998, LAURANCE *et al.* 1998, WBGU 2000).

Hinter der fortschreitenden Waldzerstörung stehen zahlreiche miteinander verflochtene gesellschaftliche Kräfte. In der öffentlichen Wahrnehmung werden wegen der augenscheinlichen Dimensionen zumeist Großprojekte des Rohstoffabbaus und der Energiegewinnung (Rodung von Nutzholzarten, Mineralienabbau, Stauseen) als wichtigste Ursachen aufgefasst. Der größte Anteil der im Amazonasgebiet gerodeten Flächen ist jedoch auf die landwirtschaftliche Expansion zurückzuführen. In Zentral- und West-Amazonien standen v.a. Neuansiedlungen von Zuwanderern aus strukturschwachen Gebieten hinter dem steigenden Nutzungsdruck auf noch intakte Waldflächen. So führten in den 1970ern Armut und Bevölkerungswachstum ca. 766.000 Menschen aus dem von Dürren geplagten Nordosten Brasiliens in das Amazonasgebiet (WOOD & CARVALHO 1988, zitiert in SMITH *et al.* 1995). Seit den 1980ern sind die stärksten Zuwanderungen aus den südbrasilianischen Bundesstaaten (v.a. aus Paraná) zu verzeichnen, nachdem dort infolge des expansiven Sojaanbaus drastische Strukturveränderungen in der Landwirtschaft zu Massenarbeitslosigkeit und Verarmung führten (SKOLE *et al.* 1994). Eine weitere Zuzugsquelle stellen die strukturschwachen andinen Regionen der Nachbarländer dar (SMITH *et al.* 1995).

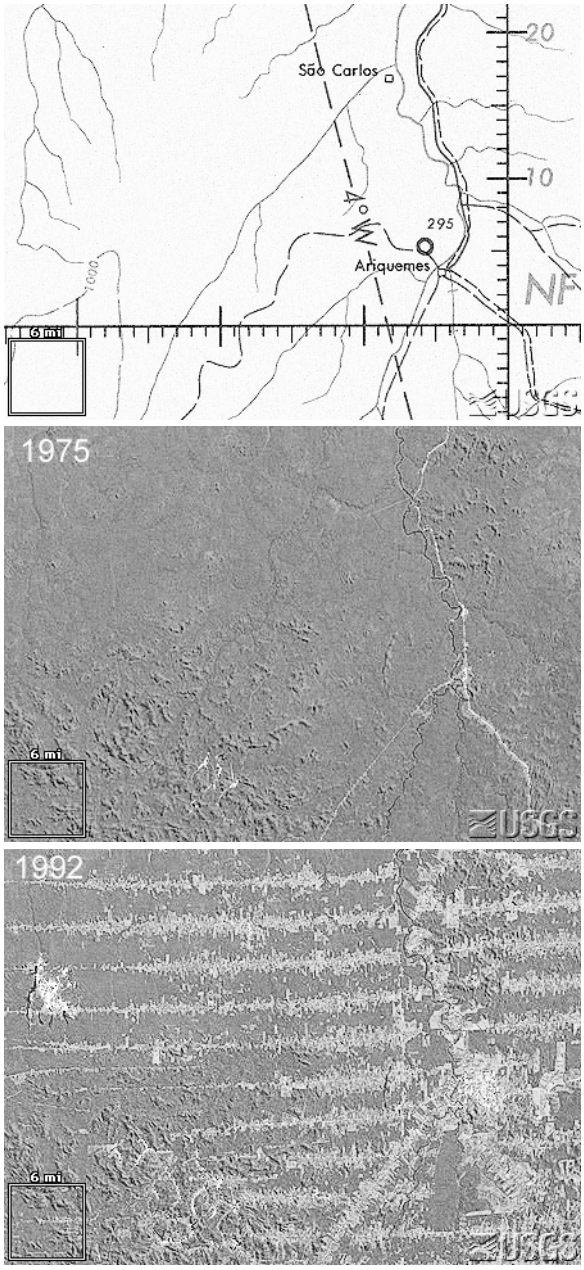


Abb. 1: Entwaldung entlang von Pionierstraßen im amazonischen Bundesstaat Rondônia zwischen 1975 und 1992.

Satellitenaufnahmen der in der Karte dargestellten Region (1975: Landsat 2 MSS; 1992: Landsat 4 TM). Dunkelgraue Bereiche repräsentieren Primärwald. Entwaldete Flächen, genutzte und verlassene Agrarflächen sowie urbane Bereiche treten als hellere Bereiche hervor (Seitenlänge des eingezeichneten Maßstabes: 6 Meilen. Quelle: U.S. Geological Survey, Reston, VA, USA, 2001).

Die Regierungen Brasiliens verfolgten in Amazonien eine Entwicklungspolitik, die zu unzähligen kleinbäuerlichen Ansiedlungen im Einzugsbereich von Städten und entlang von Pionierstraßen führte. Besonders drastisch machte sich diese Entwicklung in den 1980ern im Bundesstaat Rondônia bemerkbar, als dort innerhalb eines Jahrzehnts über 11% des ursprünglichen Waldgebietes den Rodungsaktivitäten von Migranten zum Opfer fielen (SKOLE *et al.* 1994, vgl. Abb. 1). Auch in anderen Gebieten Amazoniens – so im Bundesstaat Amazonas – wird diese Siedlungspolitik bis heute fortgesetzt: Gemäß Verlautbarung des bis 2002 amtierenden brasilianischen Staatsoberhauptes Fernando Henrique Cardoso sollen entlang der Ende der 1990er asphaltierten 1000 km langen Verbindungsstraße BR-174 von Manaus nach Venezuela ca. 60.000 km^2 Wald durch Siedler in Agrarflächen umgewandelt werden (zitiert in LAURANCE 1998). Dieser Prozess ist auf den ersten ca. 100 km (zwischen Manaus und der Gemeinde Presidente Figuereido) in vollem Gange und führte bereits zu weitreichenden Entwaldungen (eigene Beobachtungen in der Zeit von 1995 bis 2001).

Es gilt mittlerweile als unumstritten, dass das Gros des unkontrollierten Landverbrauchs in Amazonien v.a. auf die Rodungsaktivitäten kleiner Agrarbetriebe zurückzuführen ist. So geht beispielsweise MYERS (1991) davon aus, dass Kleinbauern für 60% des jährlichen Verlustes an Waldfläche verantwortlich sind. FEARNSIDE (1993) beziffert diesen Anteil anhand einer Gegenüberstellung von Daten aus Fernerkundung und Agrarzensus zwar auf 30%, jedoch wird in dieser Studie zugleich festgestellt, dass die Rodungsintensität bei kleinem Landbesitz (< 100 ha) mit ca. 3 ha km^{-2} a^{-1} (Rodungsfläche pro km^2 Privatbesitz und Jahr) um das doppelte bzw.

sechsfache höher lag als bei mittleren (100-1000 ha) und großen Besitztümern (> 1000 ha). Der höhere Nutzungsdruck auf den Primärwald bei kleinerem Landbesitz kann damit begründet werden, dass ein größerer Anteil der Flächen für annuelle und bienne Kulturen (z.B. Maniok) genutzt wird und zumeist zu kurze Brachephasen für die Bodenregeneration eingehalten werden (vgl. COOMES & BURT 1997). Diese für kleine Agrarbetriebe symptomatische Form der Bewirtschaftung – hoher Anteil an Subsistenzkulturen und kurze Brachephasen – resultiert in einer stetigen Verminderung der Fertilität bis hin zur irreversiblen Degradation der Böden.

Unter dem Begriff Degradation werden komplexe bodenchemische, biologische und bodenphysikalische Symptome subsumiert, deren Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum weder durch gängige Methoden der Bodenbearbeitung noch durch Düngung kompensierbar sind. Degradierte Standorte Amazoniens weisen sich z.B. durch geringe Mengen pflanzenverfügbarer Nährstoffe (besonders P, K, Ca, Mg), geringere Gehalte an organischem Material, niedrigen pH-Wert und zumeist erhöhte Aluminiumtoxizität aus. Weitere entscheidende Aspekte der Degradation betreffen das kolloidale Strukturgefüge aus Ton- und Humuspartikeln sowie die Qualität des Lebensraumes Boden (TEIXEIRA 2001, DAVIDSON *et al.* 2000, MARINO 2000).

Bereits 3 bis 5 Jahre nach Brandrodung eines Primärwaldes ist die Produktivität annueller und bienner Kulturen infolge Fertilitätsverlustes des Bodens derart gering, dass sich eine weitere Bewirtschaftung nicht mehr lohnt und die Pflanzungen aufgegeben werden. Wird nach einer Brachephase von 10 bis 20 Jahren der spontane Aufwuchs erneut gebrandrodet, sind dann schon nach 1 bis 3 Jahren Bewirtschaftung unzureichende Ertragslagen zu verzeichnen. Diese Abwärtsentwicklung der Bodenfruchtbarkeit setzt sich mit jedem weiteren Nutzungszyklus fort. Brachephasen von 10 Jahren gelten als erforderliche unterste Grenze für die Regeneration der Bodenfruchtbarkeit (SCOTT 1987, JORDAN 1987). Deutlich kürzere Nutzungszyklen führen zur irreversiblen Degradation des Bodens, da ab einem gewissen Fertilitätsverlust die Entwicklung der Brachevegetation zu stark verzögert ist, um Degradationsprozesse aufhalten zu können geschweige denn um eine Regenerierung des Standortes zu bewirken.

Der stetige Verlust an agrarwirtschaftlicher Produktionsfläche wird durch Rodung von Sekundär- und Primärwaldflächen ausgeglichen. Der gegenwärtige und zukünftige Nutzungsdruck auf den Primärwald ist also neben der weiteren Zuwanderung in zunehmendem Maße durch die gängigen Formen der Bewirtschaftung bedingt, die an die pedoklimatischen Verhältnisse nicht angepasst sind und irreversible Standortdegradation in Kauf nehmen. Vor diesem Hintergrund wurde vielfach die Notwendigkeit formuliert, nachhaltige standortangepasste Produktionssysteme zu entwickeln und deren Umsetzung zu fördern, um den Nutzungsdruck v.a. kleiner Agrarbetriebe auf Primärwaldflächen zu reduzieren (vgl. SMITH *et al.* 1995), mögen sie nun für 60% oder "nur" 30% des jährlichen Waldverlustes verantwortlich sein.

2.2 Ein Beitrag zur nachhaltigen Entwicklung: ökologisch stabile Landnutzungssysteme

Die Anwendung des Attributs "nachhaltig" (engl. "sustainable") auf Produktionssysteme oder auf Szenarien (agrar-) wirtschaftlicher und sozialer Entwicklung in Amazonien erfolgt selten einvernehmlich. Debatten über nachhaltige Entwicklungskonzepte führen mit zunehmendem Konkretisierungsanspruch zu immer unüberwindbarer scheinenden Kontroversen zwischen und innerhalb wissenschaftlicher Disziplinen sowie zwischen den beteiligten Interessengruppen (vgl. ARAGÓN 1994, LIEBEREI *et al.* 1996). Allseitiges Einvernehmen besteht lediglich über sehr allgemein gehaltene Rahmenbedingungen: Produktionstechnologien sollen die natürlichen Ressourcen schonen und Vorteile für die Gesellschaft erbringen, ohne die Folgegenerationen zu benachteiligen (FAO 1990, 1991, RENN 1994, SMITH *et al.* 1995). Darüber hinaus gibt es jedoch wenig Konsens über spezifische Kriterien, anhand derer sich verbindlich ein Maß der Nachhaltigkeit bestimmen ließe. Die Schwierigkeit oder vielleicht Unmöglichkeit eines normativen Konsens' über Nachhaltigkeit liegt in der Natur der Sache: Ein System ist nachhaltig, wenn wirtschaftliche Entwicklung und Wohlstand mit ökologischer Verträglichkeit einhergehen. Wohin jedoch wirtschaftliche Entwicklung führen soll, was im Einzelnen unter Wohlstand zu verstehen ist und unter welchen Bedingungen die Nutzung von Ressourcen ökologisch verträglich genannt werden kann, ist schon innerhalb der jeweiligen wissenschaftlichen Disziplin umstritten. Dabei werden je nach weltanschaulicher Position zwischen Anthropo- und Biozentrismus entweder utilitaristisch oder protektionistisch orientierte Kriterien für eine nachhaltige Entwicklung formuliert (RENN 1994).

Bei den Zielvorgaben des Projektes "Rekultivierung degradierter Monokulturflächen in Zentral-Amazonien" wird der Begriff der Nachhaltigkeit in einem zurückhaltend pragmatischen Sinne interpretiert. Danach bemisst sich der potenzielle Beitrag von Landnutzungssystemen zur nachhaltigen Entwicklung Amazoniens nach deren ökologischer und ökonomischer Stabilität.

2.3 Ökologische Stabilität und Funktionalität von Agrar-Ökosystemen

Mit dem Begriff der Stabilität können drei generelle Systemeigenschaften gemeint sein: Ein System wird als stabil bezeichnet, a) weil es *persistent* ist, d.h. es besteht ohne Substanzverlust über die Zeit fort; b) weil es *resistent* ist, d.h. es bleibt trotz äußerer Störungen im wesentlichen unverändert; c) weil es *resilient* oder *elastisch* ist, d.h. es entwickelt sich nach störungsbedingten Veränderungen wieder rasch zu einem Referenzzustand zurück (vgl. GRIMM & WISSEL 1997). Diese Domänen des Stabilitätsbegriffs sind für die Charakterisierung natürlicher Ökosysteme geläufig.

Im Rahmen des hier dargestellten SHIFT-Projektes wird der Stabilitätsbegriff, wie er für die Charakterisierung natürlicher Systeme geprägt wurde, auf landwirtschafltiche Produktionssysteme ausgeweitet. Dabei wird der Mensch nicht als exogene Regel- oder Störgröße, sondern als integraler Bestandteil des Systems aufgefasst, für dessen Stabilität die unmittelbaren ökologischen

Funktionen des Menschen als Ökosystemkomponente (s.u.) ebenso entscheidend sind wie seine sozio-ökonomische Befindlichkeit.

Die Kopplung zwischen sozio-ökonomischen und ökologischen Stabilitätsaspekten von agrarwirtschaftlichen Produktionssystemen sei beispielhaft anhand folgender Betrachtungen verdeutlicht: Ein nach ökologischen Gesichtspunkten stabiles Produktionssystem ist dennoch a) nicht *persistent*, wenn es z.B. aufgrund mangelnder Rentabilität vom Produzenten aufgegeben wird; b) nicht *resistent*, wenn z.B. das System zu pflegeintensiv ist, um auch bei wirtschaftlich schwieriger Lage produktiv zu bleiben – wenn beispielsweise Arbeitskräfte teuer werden; c) nicht *resilient*, wenn z.B. mit den Produkten ausschließlich ein Marktsegment bedient wird, so dass auf Veränderungen der Marktsituationen nicht reagiert werden kann. In jedem dieser Fälle reichen geringfügige Abweichungen vom „sozio-ökonomischen Optimum", um den Fortbestand eines Systems und damit seine Stabilität in Frage zu stellen.

Bei einer Bewertung der Systemstabilität ist – in Ergänzung zu der ökologischen Konsequenz der sozio-ökonomischen Befindlichkeit – der Mensch in seiner Funktion als Ökosystemkomponente zu betrachten. Die Bedeutung des Menschen für die ökologische Stabilität eines pflanzlichen Produktionssystems wird deutlich, wenn man die Funktionalität eines Ökosystems anhand von Stoff- und Energieflüssen begreift. In natürlichen Ökosystemen passieren diese Flüsse zahlreiche Systemkomponenten, wodurch ein Beziehungsgeflecht entsteht, das sich durch interne Kreisläufe und durch Regulierungsmechanismen auszeichnet. Hingegen spielen in der Praxis der konventionellen Landnutzung interne Kreisläufe oder autoregulative Mechanismen innerhalb des Pflanzenbestandes keine Rolle. Stoff- und Energieflüsse sind nicht in Form von Kreisläufen in das System eingebunden und passieren linear sehr wenige Systemkomponenten. Die linearen Flüsse bedingen hohe Austräge und Verluste, die bei Störungen (z.B. Krankheitsbefall oder klimatische Extreme) solche Größenordnungen erreichen können, dass das Produktionssystem zusammenbricht. Nur durch die ökologischen Leistungen des Menschen wird die Stabilität konventioneller Produktionssysteme gewährleistet. Diese Leistungen sind kompensatorischer Natur und betreffen die Zu- und Abflüsse des Systems (z.B. Düngung und Pflanzenschutz).

Dem gegenüber steht die Überlegung, eine ökologische Stabilisierung von Agrar-Ökosystemen durch synergistische Effekte und womögliche autoregulative Mechanismen zwischen verschiedenen Species zu erzielen (vgl. HOBBS & MORTON 1999). In idealisierten Mischkultursystemen könnten die eingesetzten Species hinsichtlich ihrer ökologischen Profile so aufeinander abgestimmt sein, dass sich eine zeitliche und/oder räumliche Komplementarität der Ressourcennutzung einstellt und Stoff- und Energieflüsse verstärkt in Kreisläufe gelenkt werden. Auf diese Weise können dem natürlichen Vorbild folgend Nährstoffverluste mittels Rezyklisierung eingedämmt werden. Zudem erlaubt eine komplementäre Ressourcennutzung geringere Pflanzabstände zwischen den Nutzpflanzen und bildet so die Voraussetzung für hohe Bestandesdichten, wodurch die zerstörerische Kraft verringert wird, mit der Niederschläge und Strahlung auf die ohnehin labile Ressource Boden einwirken. Ein Höchstmaß an ökologischer Eigenstabilisierung wäre erreicht, wenn die engmaschige Vernetzung von Stoff- und Energieflüssen Regelkreise hervorbrächte, die zu einer Feinabstimmung des Systems auf die Standortbedingungen beitragen und Ausgleichsreaktionen auf Schwankungen der Umweltbedingungen ermöglichen.

In Zentral-Amazonien ist die Stabilisierung von Agrar-Ökosystemen durch funktionale Vernetzung der Systemkomponenten keine Frage gradueller Verbesserungen. Sie ist unter den extremen pedoklimatischen Bedingungen grundlegende Voraussetzung für die Etablierung von dauerhaften Produktionssystemen. Zudem ließen sich in einem Mischkultursystem auch die sozio-ökonomischen Anforderungen leicht realisieren, die sich aus den oben aufgeführten Zusammenhängen ergeben: a) Durch die Vielfalt an Produkten werden mehrere Marktsegmente bedient. b) Durch die Eigenstabilisierung des Systems ist der Aufwand an produktionserhaltender Pflege geringer. c) Eine hohe Rentabilität ergibt sich einerseits bei längerfristiger Bilanz aus der Stabilität des Produktionssystems, und sie kann durch Einbringen von hochwertigen Nutzpflanzen, also von sog. „cash-crops“ gesteigert werden.

2.4 Fragestellung und Methodologie

Die vorliegende Arbeit widmet sich der Frage, welchen Anforderungen Agrar-Ökosysteme genügen müssen, um unter den pedoklimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens ökologische Stabilität zu entwickeln. Das experimentelle Konzept basiert auf der These, dass die für die Stabilität von Agrar-Ökosystemen relevantesten Aspekte ökologischer Funktionalität – Komplementarität und Synergismus – sich nur auf der Basis einer Mischung verschiedener Species realisieren lassen.

Erhöhte Diversität *per se* ist aber kein Garant für ökologische Stabilität (vgl. HUSTON 1997). Erst wenn eine in ein System eingebrachte Species ökologische Systemfunktionen erweitert oder verbessert, führt die erhöhte Diversität zu stabilisierenden Effekten (HOBBS & MORTON 1999). Ein solcher stabilisierender Effekt ist von besonderer Tragweite, wenn durch die betreffende Systemfunktion ein limitierender Faktor kompensiert wird. Zur Frage formuliert wird daraus der Focus der vorliegenden Arbeit: Lassen sich limitierende Faktoren, die für die geringe Stabilität von Nutzungssystemen in Zentral-Amazonien verantwortlich sind, durch ökologische Funktionen von Agrar-Ökosystemen ausgleichen?

Der theoretische Ansatz zur Entwicklung selbststabilisierender Agrar-Ökosysteme beginnt bei der Identifizierung limitierender Faktoren in bestehenden Systemen. Nach Kenntnis dieser Faktoren lassen sich Anforderungsprofile an Nutz- und Service-Pflanzen stellen, die zu einer Auswahl von Species führen, welche die betreffenden ökosystemaren Funktionen übernehmen können (HOBBS & MORTON 1999). Diese Schlüsselfunktionen sind in ihrer räumlichen und zeitlichen Ausdehnung so in ein Pflanzsystem einzuplanen, dass die erwünschten Wechselwirkungen eintreten können. Werden inter- und intraspezifische Konkurrenzerscheinungen durch den Effekt von Komplementarität und Synergismus überkompensiert, so lässt sich dies an einer verbesserten pflanzlichen Entwicklung und Produktion erkennen, wie ONG *et al.* (1996) veranschaulichen (Abb. 2). Folglich bietet sich die pflanzliche Produktion für die Bewertung ökologischer Funktionalität an, zumal sie die Effekte aller biotischen und abiotischen Wechselwirkungen kumulativ widerspiegelt (NAIR *et al.* 1999).

Die genannten Erkenntnisschritte von der Identifizierung limitierender Faktoren bis hin zu deren Kompensation durch ökosystemare Mechanismen müssen nicht zeitlich aufeinander folgen. Das

nachstehend dargestellte Konzept zur Anlage und Analyse experimenteller Agrar-Ökosysteme erlaubt, die notwendigen Erkenntnisse parallel zu erarbeiten:

Auf der Basis von Kenntnissen zur Botanik lokal genutzter Pflanzen und anhand von Erfahrungen aus der agrarwirtschaftlichen Praxis werden verschiedene exemplarische Kultursysteme aus mehreren Nutzpflanzenarten zusammengestellt, wobei mindestens eine wirtschaftlich wichtige Art in allen Systemen als Referenz vertreten ist. Zahlreiche Parzellen dieser Kultursysteme werden auf einer oder mehreren Flächen randomisiert angelegt, in denen großräumige Gradienten potenziell limitierender Standortfaktoren ausgeprägt sind. Beispielsweise sind Unterschiede der Bodenqualität (z.B. infolge unterschiedlicher Vornutzung) und der Flächenneigung hinsichtlich der Nährstoffdynamik relevant. Mikroklimatische Standortgradienten sind für den Wasserhaushalt entscheidend. Die Auswirkung solcher Standortvariablen auf das Wachstum und die Produktivität der Pflanzen gibt zunächst allgemeine Auskunft darüber, in welchem Maße diese Faktoren limitierend wirken. Wenn dann die limitierende Wirkung eines Standortfaktors in einem System kompensiert wird, so ist dies ein Indiz für das Vorhandensein eines stabilisierenden ökologischen Mechanismus', über den die anderen Systeme nicht verfügen. Anhand der Unterschiede in der Specieszusammensetzung und in den Bestandesstrukturen lassen sich einzelne Arten bzw. interspezifische Wechselwirkungen eingrenzen, die für die höhere Systemstabilität verantwortlich sein können. Tiefer reichende Kenntnisse zu Wuchsform, Wurzelarchitekur, Phänologie und zu ökophysiologischen Charakteristika der einzelnen Species ermöglichen die Ergründung von Kausalketten, die von der Standortbeeinflussung durch eine Species zu der erhöhten Stabilität des gesamten Systems führen können. Auf diese Weise lassen sich ökologische Schlüsselfunktionen identifizieren, die limitierenden Faktoren entgegenwirken und Ressourcenverluste verringern.

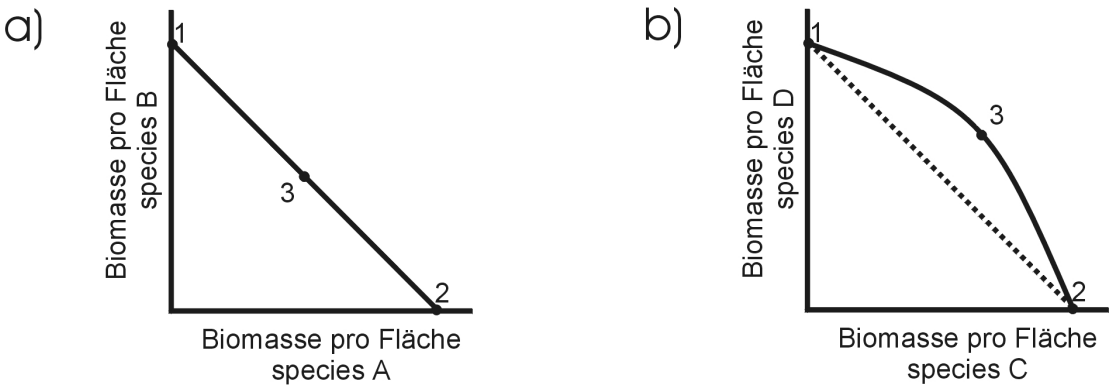


Abb. 2: Schematische Darstellung a) von Konkurrenz und b) von Komplementarität und/oder Synergismus dominierten Interaktionen zwischen Nutzpflanzenarten in einem Agrar-Ökosystem.

Die Punkte 1 und 2 markieren monospezifische Bestände, bei Punkt 3 sind beide Spezies in einer Mischkultur zu gleichen Biomasseanteilen vertreten. a) Konkurrenz: Beide Arten konkurrieren um dieselben Ressourcen zur gleichen Zeit und an denselben Orten. b) Komplementarität und/oder Synergismus: Die beiden Arten erschließen Ressourcen auch an unterschiedlichen Orten und/oder zu verschiedenen Zeiten bzw. profitieren von Standortveränderungen durch die jeweils andere Species (verändert nach ONG *et al.* 1996).

Diesem Konzept folgend werden in der vorliegenden Arbeit vier exemplarische Agroforstsysteme mit *Theobroma grandiflorum* als wichtigster wirtschaftlicher Komponente untersucht. Von besonderem Interesse ist dabei, ob sich Gradienten potenziell limitierender Standortfaktoren (Mikroklima, Flächenneigung und Bodenqualität) sowie verminderte Düngergaben unterschiedlich stark in den einzelnen Systemen auswirken. Mit Untersuchungen des räumlichen Musters der Wasseraufnahme und der Spaltöffnungsreaktion bei *Theobroma grandiflorum* wird der potenzielle Einfluss klimatischer Standortfaktoren auf die pflanzliche Entwicklung und Produktion genauer erfasst. In gemeinsamer Analyse mit den Forschungsergebnissen aus der eigenen und aus anderen SHIFT-Arbeitsgruppen lässt sich schließlich bewerten, welchen Stellenwert hydrologische und mikroklimatische Systemfunktionen bei der ökologischen Stabilisierung dieser experimentell angelegten Agroforstsysteme in Zentral-Amazonien haben.

3 Material und Methoden

3.1 Die SHIFT-Experimentalsysteme

Das agrarwissenschaftliche Experiment wurde auf einer ehemaligen Regenwaldfläche in Zentral-Amazonien 28 km nördlich von Manaus durchgeführt (3° 51' S, 59° 52' W). Die Experimentalfläche von 19 ha erstreckt sich von südöstlicher in nordwestlicher Richtung über eine Länge von 1412 m und misst an der schmalsten Stelle ca. 75 m und an der breitesten 200 m. Sie ist von allen Seiten von Primärwald und zu geringeren Anteilen auch von Sekundärwald umgeben (Abb. 3). Die Fläche ist uneben: Sie weist an einigen Standorten Gefälle von bis zu 25 cm m^{-1} auf (durchschnittlich ca. 5 cm m^{-1} an den Standorten der Cupuaçu-Pflanzen) bei einer maximalen Höhendifferenz von 10 m (SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1993).

Boden

Der Boden der Experimentalfläche wurde nach der FAO-Nomenklatur (FAO 1990) als *Xanthic Ferralsol* klassifiziert (RODRIGUES *et al.* 1972). Er ist charakterisiert als extrem nährstoffarmer, ferrallitischer, aus tertiären Sedimenten entstandener Tonboden hoher Eisen- und Aluminiumgehalte mit einem pH von 4,5 bis 5,5. Die hohe Durchlüftung und Wasserleitfähigkeit des Bodens geht einher mit einer geringen Speicherung pflanzenverfügbaren Wassers aufgrund der hohen Gehalte an Zweischicht-Tonmineralien – hauptsächlich Kaolinit – von 65% im Oberboden (bis

Abb. 3: Die SHIFT-Experimentalfläche
Luftaufnahme aus nördlicher Richtung, kurz nach Anlage der Kultursysteme im Mai 1993.

20 cm Tiefe) bis zu über 80% in tieferen Lagen (TEIXEIRA 2001). Eine detailliertere Betrachtung chemischer, biologischer und physikalischer Charakteristika der Böden des Versuchsfeldes ist Bestandteil des Diskussionsteils.

Klima

In Zentral-Amazonien herrscht ein feucht-tropisches äquatoriales Kontinentalklima, das wegen geringer Reliefeinflüsse großräumig sehr homogen ist. Es ist gekennzeichnet durch hohe Niederschlagsmengen von jährlich 2500 bis 3000 mm, die monatlich 100 mm nur selten unterschreiten. Die mittlere Lufttemperatur liegt bei ca. 25°C und schwankt im Jahresdurchschnitt der Tagesmaxima und -minima zwischen 35°C und 20°C. Es werden vereinzelt Werte von maximal 38°C erreicht, während 18°C nicht unterschritten werden. Die relative Luftfeuchte liegt im Jahresmittel zwischen 80 und 90%. Eine detailliertere Betrachtung des Klimas während des Versuchszeitraumes von 1993 bis 1998 ist Bestandteil des Ergebnisteils.

3.1.1 Nutzungsgeschichte der Versuchsfläche

Die ursprüngliche Vegetation, *terra-firme*-Regenwald, d.h. nicht durch Überflutungen beeinflusster immergrüner Wald, wurde im südöstlichen Teil der Fläche (die späteren Blöcke IV und V) im Jahr 1982 für die Anlage experimenteller Kautschukplantagen gebrandrodet, wie es bei der Umwandlung tropischen Regenwaldes in Agrarflächen üblich ist („slash and burn“). Im Jahr 1984 wurden die nordwestlichen Teile der Experimentalfläche (die späteren Blöcke I bis III) der gleichen Behandlung unterzogen. Die experimentellen Kautschukplantagen wurden nach 2 bis 3 Jahren aufgegeben (genaue Zeitpunkte sind nicht bekannt), so dass im Jahre 1992, zum Zeitpunkt der Vorbereitung der Fläche für die Anlage der experimentellen Kultursysteme, ein fünf- bzw. achtjähriger Sekundäraufwuchs vorzufinden war. Diese sehr uneinheitlichen Formationen spontaner Vegetation im Verbund mit den *Hevea*-Pflanzen, bestehend aus Abschnitten dichten Sekundärwaldes bis hin zu lichteren Flächen mit vorherrschend strauchartigen Vegetationsformen, wurde August/September 1992 für die Anlage der SHIFT-Experimentalsysteme gebrandrodet (SHIFT-ENV23 Abschlußbericht 1997).

3.1.2 Topografie und Anlage der Experimentalsysteme

Die Vermessung der Fläche erfolgte mit einem Theodoliten Pentax TH-20D. Flächengröße, -form und Wegesystem wurden gemeinsam mit Höhenlinien (25 cm Höhenäquidistanz) in eine Karte des Maßstabs 1:1000 eingezeichnet. Diese Karte wurde mit einem Raster aus 90 Versuchsparzellen der Bemaßung 48 x 32 m überlagert und anschließend in fünf Blöcke zu je 18 Parzellen unterteilt (Abb. 4). Diese Blöcke stellen die Wiederholungseinheiten des Feldexperimentes dar. Auf den 18 Parzellen jedes Blocks wurden randomisiert 4 Mischkultursysteme (Systeme 1 bis 4) und 4 Monokulturen (Systeme 6 bis 9) verschiedener perennierender Nutzpflanzen angelegt. Eine Parzelle pro Block wurde zur Beobachtung des spontanen Aufwuchses brach belassen (System 5).

Die Anlage der Kultursysteme erfolgte ab Januar 1993 mit vier- bis achtmonatigen Setzlingen der verschiedenen Nutzpflanzenarten. Eine Übersicht der in den neun Kultursystemen vetretenen Nutzpflanzen ist in Tab. 1 wiedergegeben.

Die Mischkultursysteme 1 bis 3 unterschieden sich grundsätzlich vom Mischkultursystem 4: Jedes der Systeme 1 bis 3 enthielt fruchttragende Nutzpflanzenspecies und lag in vier Varianten vor (vgl. Tab. 2), welche sich hinsichtlich Düngergaben (100% und 30% der empfohlenen Menge; siehe Kapitel 3.1.4 S. 25) und Mykorrhizierung der Setzlinge unterschieden (Anzucht mit und ohne Mykorrhiza-Inokulation, bezeichnet als „+M-Variante“ bzw. „-M-Variante“; siehe Kapitel 3.1.5 S. 26). Im Unterschied dazu bestand Mischkultursystem 4 ausschließlich aus Nutzholzarten und lag nur in einer Variante vor (30% Düngung, +M). Folglich liegt jedes der Mischkultursysteme 1, 2 und 3 pro Wiederholungsblock in vier Varianten vor, d.h. jedes dieser Mischkultursysteme ist in dem Feldexperiment 20 Mal vertreten.

Die 4 Monokulturen – *Hevea spp.* (System 6)*, Theobroma grandiflorum* (System 7)*, Bactris gasipaes* (System 8) und *Citrus sinensis* (System 9) – wurden nur in einer Variante angelegt (100% Düngung, -M), d.h. jede der Monokulturen ist im gesamten Feldexperiment 5 Mal vertreten.

Von diesen in Monokulturen angebauten Species war nur *Theobroma grandiflorum* in allen drei Mischkultursystemen vertreten. Folglich verfügen die Mischkultursysteme 1 bis 3 und System 7 über eine gemeinsame Nutzungs- und somit Indikatorkomponente: *Theobroma grandiflorum*. Zudem decken diese 4 Systeme mit 65 von insgesamt 90 Versuchsparzellen den größten Teil der Versuchsfläche ab (Abb. 4). Aus diesen Gründen werden bei den agrarökologischen Analysen in der vorliegenden Arbeit ausschließlich die Systeme 1, 2, 3 und die Cupuaçu-Monokultur betrachtet.

Die Anordnung der perennierenden Nutzpflanzen in den Versuchsparzellen der vier untersuchten Kultursysteme ist in den Pflanzplänen in Abb. 5 dargestellt. Die Anlage der Cupuaçu-Monokultur erfolgte nach offiziellen Empfehlungen brasilianischer Agronomen (vgl. EMBRAPA-SPI 1995). Die Anordnung der Pflanzen in den Mischkulturen orientierte sich an Erfahrungswerten der vor Ort ansässigen Agrarwissenschaftler und an Nutzungssystemen, die in der Umgebung von Manaus angetroffen wurden. Die Auswahl der verwendeten Nutzpflanzenspecies wurde anhand des faktischen oder des potenziellen Marktwertes der Produkte getroffen.

Tab. 1: Liste der Species, die in den 9 Pflanzsystemen eingesetzt wurden.
Die in der vorliegenden Arbeit analysierten Systeme sind grau hinterlegt.

Species (Familie)	Trivialname	Nutzung	System								
			1	2	3	4	5	6	7	8	9
Theobroma grandiflorum (Sterculiaceae)	Cupuaçu	Früchte und Samen	x	x	x				x		
Hevea spp. (Euphorbiaceae)	Kautschukbaum	Latex	x		x			x			
Bactris gasipaes (Arecaceae)	Pfirsichpalme	Früchte und Palmherzen (Palmito)	x	x						x	
Bertholletia excelsa (Lecythidaceae)	Paranussbaum	Samen (Paranüsse) und Nutzholz		x							
Bixa orellana (Bixaceae)	Orleansstrauch	Samen (Farbstoff)		x							
Cocos nucifera (Arecaceae)	Kokospalme	Früchte			x						
Citrus sinensis (Rutaceae)	Apfelsinenbaum	Früchte			x						x
Schizolobium amazonicum (Caesalpiniaceae)	Paricá	Nutzholz			x	x					
Swietenia macrophylla (Meliaceaea)	Mogno	Nutzholz				x					
Carapa guianensis (Meliaceae)	Andiroba	Nutzholz				x					
Carica papaya (Caricaceae)	Melonenbaum	Früchte	x								
Manihot esculenta (Euphorbiacea)	Maniok	Wurzelknollen		x	x						
Vigna sinensis (Fabaceae)	Bohne	Samen			x						
Zea mays (Poaceae)	Mais	Früchte			x						
Pueraria phaseoloides (Fabaceae)	Kudzu	Bodendeckung	x	x	x			x	x		
Spontaner Aufwuchs							x				

Tab. 2: Varianten der Versuchssysteme.
Die Nutzpflanzen wurden mit 100% und 30% der empfohlenen Düngemenge versorgt (siehe Kapitel 3.1.4 S. 25). Die Anzucht der Setzlinge erfolgte mit (+) und ohne (-) Mykorrhiza-Inokulation (siehe Kapitel 3.1.5 S. 26). Die in der vorliegenden Arbeit analysierten Systeme sind grau hinterlegt. Jede Variante liegt in 5 Wiederholungen vor.

Düngung	Mykorrhiza	System								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
30%	+	x	x	x	x					
30%	-	x	x	x						
100%	+	x	x	x						
100%	-	x	x	x			x	x	x	x

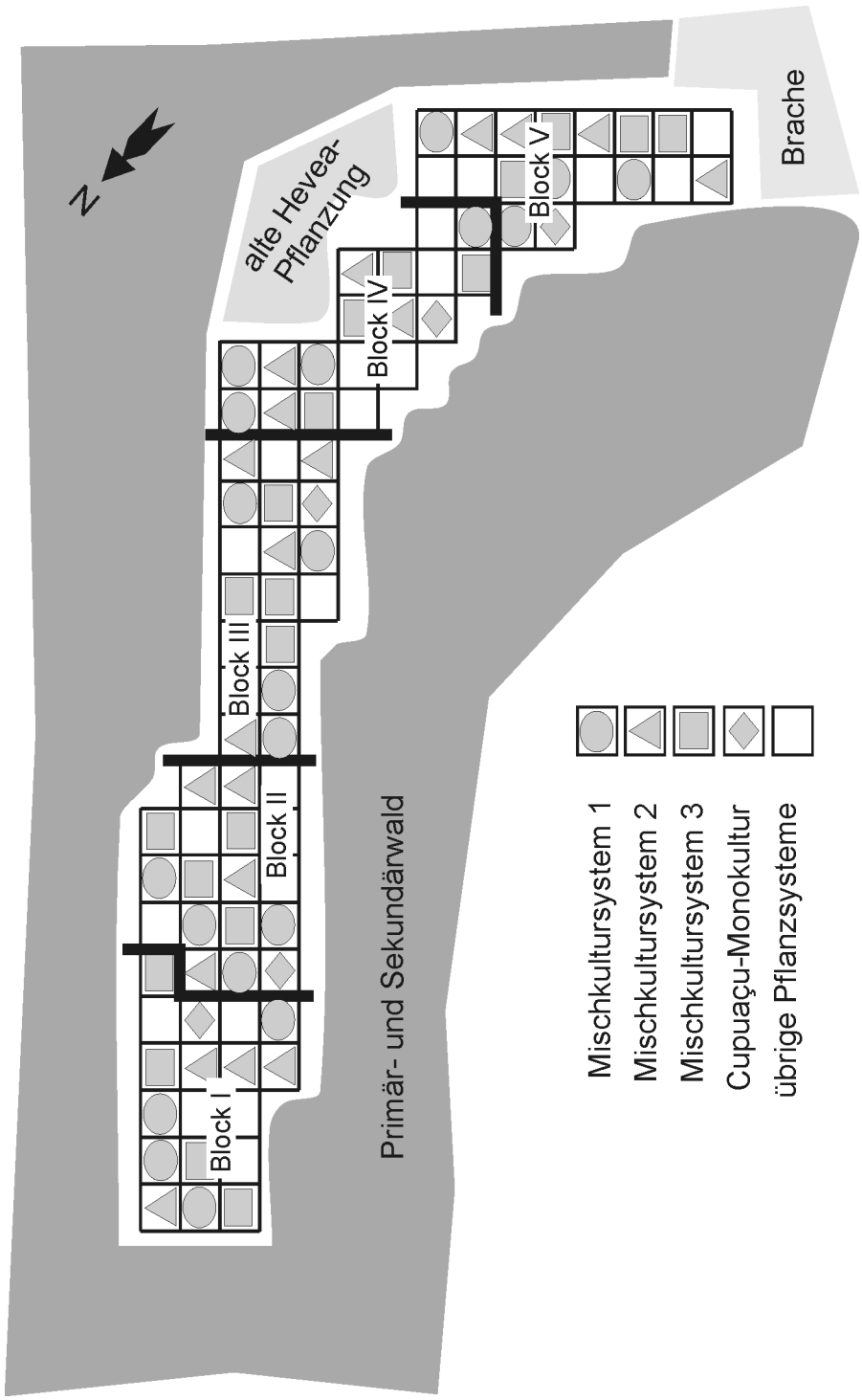
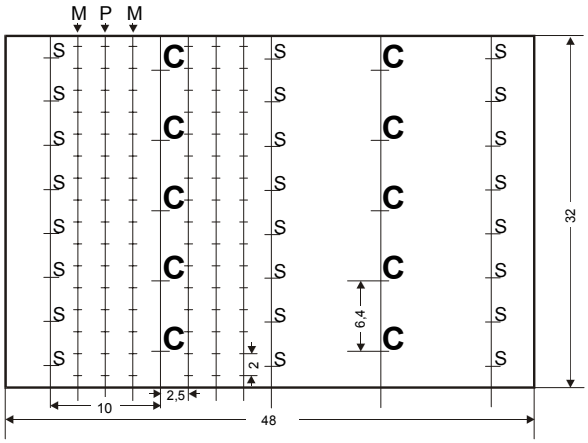


Abb. 4: Einteilung der SHIFT-Experimentalfläche in fünf Wiederholungsblöcke mit je 18 Versuchsparzellen à 38 m x 42 m.

Anhand der geometrischen Symbole ist die topografische Verteilung der vier untersuchten Kultursysteme dargestellt, in denen *Theobroma grandiflorum* als Nutz- bzw. Indikatorkomponente vertreten ist. In den nicht markierten Parzellen wurden die 5 übrigen Pflanzsysteme angelegt.

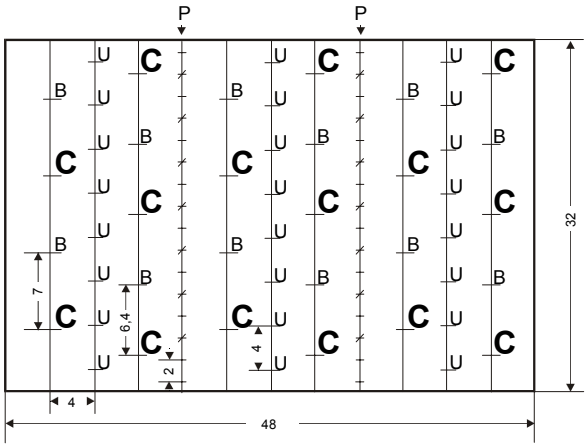
Mischkultur: System 1

C = Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*)
S = Seringueira (Kautschukbaum, *Hevea brasiliensis*)
M = Mamão (Papaya, *Carica papaya*)
P = Pupunha (Pfirsichpalme, *Bactris gasipaes*)



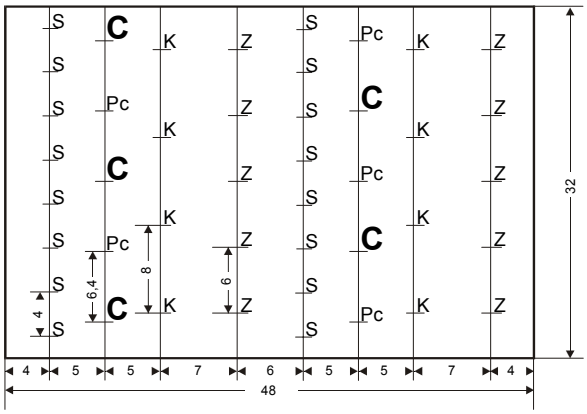
Mischkultur: System 2

C = Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*)
U = Urucum (*Bixa orellana*)
B = Castanha do Brasil (Paranuß, *Bertholletia excelsa*)
P = Pupunha (Pfirsichpalme, *Bactris gasipaes*)



Mischkultur: System 3

C = Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*)
S = Seringueira (Kautschukbaum, *Hevea brasiliensis*)
Pc= Paricá (*Schizolobium amazonicum*)
K = Cocos (Kokospalme, *Cocos nucifera*)
Z = Citrus (*Citrus sinensis*)



Monokultur

C = Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*)

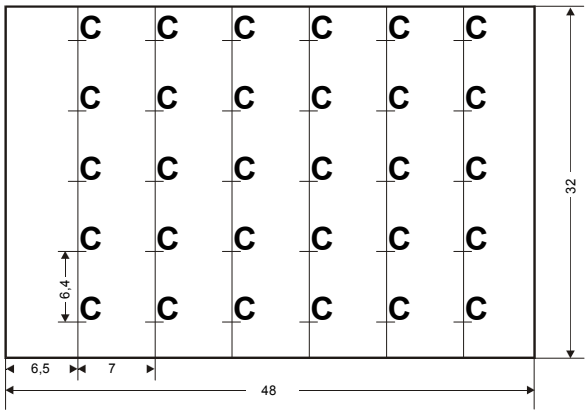


Abb. 5: Pflanzpläne der vier untersuchten Kultursysteme.

Darstellung der Position der Nutzpflanzen in einer Parzelle (Bemaßung in Metern). In System 2 wurden in den ersten beiden Jahren (1993/94) zwischen den dargestellten Reihen zwei Pflanzreihen Maniok in einem Abstand von je 1,5 m zu den Reihen der perennierenden Nutzpflanzen angebaut. In System 3 wurden in den ersten 1,5 Jahren zwischen den Reihen perennierender Nutzpflanzen Mais, Bohnen und Maniok kultiviert.

3.1.3 Die Nutzpflanzen

Im Folgenden wird eine kurze Beschreibung einer Auswahl der im Feldexperiment eingesetzten Kulturpflanzen gegeben. Die Auswahl umfasst die im Rahmen dieser Arbeit als Indikatorpflanze betrachtete Cupuaçu-Pflanze und die in deren unmittelbarer Nachbarschaft stehenden mehrjährigen Nutzpflanzen.

3.1.3.1 Der Cupuaçu-Baum (*Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM.)

Theobroma grandiflorum (WILLDENOW ex SPRENGEL) SCHUMANN (Sterculiaceae) - in der Landessprache Cupuaçu - ist ein in ganz Amazonien aufgrund der aromatischen Fruchtpulpe sehr geschätzter immergrüner Obstbaum. Die länglich-ovalen, ellipsoiden bis runden ca. 0,5–2 kg schweren, aus ramifloren Blüten hervorgehenden Früchte sind als Panzerbeeren zu bezeichnen. Eine ca. 3-10 mm dicke holzige Fruchtschale, die nach außen hin mit einer pulverigen Korkschicht abschließt, umgibt ca. 30-50 ovale, abgeflachte, von einer gelblich-weißen Fruchtpulpe umhüllte Samen in fünf Plazentationsreihen. Die Pulpe wird aus dem Endokarp gebildet und ist mit der Testa fest verwachsen (MÜLLER 1998). Das aromatische Fruchtfleisch findet in der lokalen Küche vielfache Verwendung und wird zunehmend industriell v.a. in Joghurts, Eiscremes und anderen Milcherzeugnissen als Aromalieferant eingesetzt. Nach dem Vorbild des nahe verwandten Kakao (*Theobroma cacao* L.) werden aus den fett- und proteinreichen Samen im familiären Maßstab schokoladenartige Produkte hergestellt (VENTURIERI & AGUIAR 1988, RIBEIRO DE NAZARÉ *et al.* 1990), deren geringe Aromaqualität jedoch einer erfolgreichen Vermarktung im Wege steht. Der Grund hierfür liegt allerdings nicht in einem mangelnden Aromapotenzial, denn die Kotyledonen enthalten alle biochemischen Komponenten für die Bildung von Kakao-Aroma (REISDORFF *et al.* 2003). Vielmehr sind die bislang angewendeten Fermentationstechniken zur Herstellung schokoladenartiger Produkte aus Cupuaçu-Samen noch nicht hinreichend auf die spezifischen morphologischen und biochemischen Eigenschaften dieser Species abgestimmt, um eine verlässlich gute Produktqualtität zu gewährleisten (REISDORFF *et al.* 2003).

Ursprünglich ist die Species im südöstlichen Teil des Bundesstaates Pará beheimatet. Nur dort wurden wildwachsende ca. 20 m hohe Cupuaçu-Bäume in primären *terra-firme*-Regenwäldern als Bestandteil der mittleren Kronenschicht angetroffen (DUCKE 1953, CUATRECASAS 1964). Infolge anthropogener Verbreitung ist der Cupuaçu-Baum heute in der gesamten Amazonasregion und vereinzelt in den nördlich angrenzenden Gebieten bis nach Costa Rica anzutreffen (VENTURIERI 1993). Der weiteren Ausbreitung sind durch die klimatischen Ansprüche der Species vergleichsweise enge Grenzen gesetzt: Die Pflanze bedarf konstant hoher Luftfeuchten über 65% bei mittleren Monatstemperaturen zwischen 24 und 28 °C. Die jährlichen Niederschlagsmengen in den Verbreitungsgebieten liegen zwischen 1.900 und 3.100 mm. Die Pflanze reagiert empfindlich auf Trockenheit sowie auf länger andauernde Staunässe (DINIZ *et al.* 1984, zitiert in VENTURIERI 1993). VENTURIERI (1993) berichtet zudem, dass der Cupuaçu-Baum hohe Ansprüche an das

Bodengefüge stellt. Demzufolge entwickelt sich *T. grandiflorum* auf tonreichen Latosolen (bzw. Ferralsolen) nur bei hohen Humusgehalten zufriedenstellend.

Das sympodial pseudoapikale Wachstum des Cupuaçu-Baumes führt zu einem etagierten Habitus: In Abständen von ca. 1,5 m teilt sich das Apikalmeristem in drei plagiotrop weiterwachsende Meristeme. Eine Knospe kurz unterhalb der Gabelung setzt das orthotrope Wachstum fort. Dieses Verzweigungsmuster ist bei unschattiert kultivierten Pflanzen selten anzutreffen, da unter diesen Bedingungen das Wachstum der orthotropen Sprosse stark reduziert ist zugunsten einer stärkeren Verzweigung der plagiotropen Seitenäste. Diese Tendenz ist durchaus erwünscht und wird im Zweifelsfalle durch Abschneiden des orthotropen Sprosses gefördert. So erreichen Cupuaçu-Bäume in Kultur je nach Intensität der Beschattung bzw. des Gehölzschnitts eine Höhe von 3 bis 7 m.

In Kultur können Cupuaçu-Pflanzen vereinzelt bereits nach zwei Jahren die ersten Früchte entwickeln. Laut Erhebungen auf verschiedenen Anpflanzungen in der Umgebung von Manaus werden unter konventionellen Anbaubedingungen im dritten Jahr durchschnittlich 2 Früchte pro Baum gebildet (VENTURIERI 1993). Ein maximales Ernteniveau von mehr als 15 Früchten pro Baum wird laut derselben Studie ab dem siebten Jahr erreicht. Bei der empfohlenen Pflanzdichte einer Monokultur von 6 m x 6 m bis 7 m x 7 m kann ab dem siebten Jahr mit Frucht-Erträgen von 6.500 bis 9.000 kg ha^{-1} gerechnet werden. Das entspricht einer Menge von 2.500 bis 3.500 kg ha^{-1} Fruchtfleisch und 1.000 bis 1.800 kg ha^{-1} Samen.

Ein gewichtiges Problem bei der Kultur von Cupuaçu-Pflanzen ist deren Anfälligkeit gegen den Erreger der Hexenbesenkrankheit *Crinipellis perniciosa* (STAHEL) SINGER und gegen den Erreger der Welkekrankheit *Lasiodiplodia theobromae* (PATOUILLARD) GRIFFON & MAUBLANC (LAKER & TREVISAN 1992, LIMA *et al.* 1991, BENCHIMOL *et al.* 2001). Die Ausbreitung dieser Krankheiten, die durch Schnitt der befallenen Äste und Zweige erfolgreich bekämpft werden können, ist in Mischkulturen mit Nichtwirtspflanzen deutlich verzögert (GASPAROTTO, persönliche Mitteilung).

Aus ökologischer wie ökonomischer Sicht – aufgrund der Anpassung an die pedoklimatischen Bedingungen Amazoniens sowie angesichts des "exzellenten ökonomischen Potenzials" (FAO 1986) – ist der Cupuaçu-Pflanze eine Schlüsselstellung bei der Entwicklung nachhaltiger Nutzungssysteme in Amazonien beizumessen. Vor diesem Hintergrund wurden an den EMBRAPA-Institutionen in Manaus (EMBRAPA Amazônia Ocidental, ehemals EMBRAPA-CPAA) und Belém (EMBRAPA Amazônia Oriental, ehemals EMBRAPA-CPATU) umfangreiche Sammlungen aus Samen unterschiedlichster Provenienzen angelegt (SMITH *et al.* 1992). Die 750 in den SHIFT-Kultursystemen kultivierten Cupuaçu-Pflanzen sind Nachfahren der Primärselektion an der EMBRAPA Amazônia Ocidental und decken eine große Bandbreite der genetischen Variabilität der Species *T. grandiflorum* ab. Folglich lassen sich agrarökologische Beobachtungen an der Cupuaçu-Population des SHIFT-Experimentalfelds mit guter Sicherheit generalisieren. Zudem ist die Verwendung von wenig definierten Sämlingen sehr anwendungsbezogen, da diese Methode v.a. bei mittleren und kleinen Anbauern bei der Anlage von Plantagen gebräuchlich ist.

3.1.3.2 Der Melonenbaum *(Carica papaya* L.*)*

Carica papaya L. (Caricaceae), der Melonenbaum oder die Papaya (portugiesisch mamão), ist in Mittelamerika beheimatet und wird heute im gesamten Tropengürtel kultiviert. Brasilien ist mit einer Produktion von 1,5 Mill. t Früchten pro Jahr, einem Viertel der Weltproduktion, das Haupterzeugerland (FAO 2002). Die sehr schnellwüchsige Pflanze (ca. 1 m jährlicher Höhenzuwachs) bildet einen unverzweigten, nicht verholzenden Stamm bis zu maximal 10 m Höhe, an dessen Ende ein Schopf aus ca. 1 m breiten, lang gestielten Blättern mit tief geteilter, handförmiger Spreite eine schirmförmige Krone bildet (FRANKE 1997). Die meisten Kultivare sind diözisch. Bei deren Anbau muss folglich das richtige Verhältnis von weiblichen zu männlichen Pflanzen sichergestellt werden (REHM & ESPIG 1991). Dem Problem, dass sich das Geschlecht einer Pflanze erst bei der Blüte offenbart, versucht man heute durch molekularbiologische Methoden zur frühzeitigen Geschlechtserkennung zu begegnen (PARASNIS *et al.* 2000). Bei den v.a. für den Export angebauten Linien der Kulturvarietät "Solo" erübrigt sich dieser Aufwand, da jedes Individuum weibliche und hermaphrodite Blüten bildet.

Nach Bestäubung der achselständigen Blüten entwickeln sich 500 – 1000 g schwere ei- oder birnenförmige Beerenfrüchte. In der zentralen Fruchthöhle haften der Innenseite der Fruchtwand bis zu 1.000 pfefferkorngroße Samen an. Die an den Vitaminen A und C reichen Früchte werden roh als Obst verzehrt und erfreuen sich großer Beliebtheit. Eine weitere Nutzungsmöglichkeit bietet der Gehalt an dem proteolytischen Enzym Papain, das als Bestandteil des Milchsaftes in allen Pflanzenteilen anzutreffen ist (LÖTSCHERT & BEESE 1984, FRANKE 1997). Desweiteren enthält die Pflanze das herzstimulierende Alkaloid Carpain (EBEL & ROTH 1987).

Der Export von Papayafrüchten in nicht-tropische Länder ist wegen der schlechten Transport- und Lagerfähigkeit recht gering. Der Anbau von Papaya erfolgt bislang in erster Linie für den Eigenbedarf oder für den lokalen Markt. Die Papaya-Pflanzen tragen bereits nach einem Jahr und erreichen ihr Produktionsmaximum im zweiten und dritten Jahr mit Erträgen von 50 – 80 t ha^{-1} a^{-1}. Danach nimmt die Fruchtproduktion rapide ab, so dass Papaya-Pflanzungen nicht länger als 3 - 5 Jahre bewirtschaftet werden (REHM & ESPIG 1991). Bis auf den *papaya ringspot virus* (siehe u.a. CHEN *et al.* 2001) werden in der aktuellen Literatur keine wirtschaftlich relevanten Krankheiten von Papaya-Kulturen genannt.

Die Nährstoffaufnahme und das Wachstum von Papaya-Setzlingen wird durch Inokulation mit ausgewählten Isolaten arbuskulärer Mykorrhizapilze enorm gefördert. TRINDADE *et al.* (2001) zeigten, dass der Bedarf von Papaya-Pflanzen an leicht verfügbaren Phosphat im Boden deutlich reduziert ist, wenn sie mykorrhiziert sind. Phosphatmengen, die für nicht inokulierte Kontrollpflanzen zur ausreichenden Versorgung mit diesem Nährstoff notwendig sind, verringern den Mykorrhizierungsgrad der Papaya-Wurzeln (TRINDADE *et al.* 2000). Eine verringerte Wurzelbesiedelung hat trotz ausreichender Phosphatversorgung negative Folgen, da mit abnehmendem Mykorrhizierungsgrad die Anfälligkeit junger Papaya-Pflanzen gegen Trockenstress steigt (CRUZ *et al.* 2000). Nicht nur Papaya-Setzlinge zeigen eine starke Abhängigkeit von der Symbiose mit Mykorrhizapilzen. MAMATHA *et al.* (2002) inokulierten erfolgreich 1,5 Jahre alte Papaya-Pflanzen auf einem kaolinithaltigen Alfisol geringer Phosphatverfügbarkeit und konnten im Laufe der folgenden 1,5 Jahre signifikant positive Effekte feststellen.

Die Kulturpflanze *C. papaya* wurde von ACKERLY (1999) gemeinsam mit der Wildpflanze *Cecropia obtusifolia* als Beispiel für tropische Pionierpflanzen genannt. Diese Einschätzung wird unter anderem von der Beobachtung untermauert, dass junge Papaya-Pflanzen durch die schnelle Entwicklung ihres Wurzelsystems in wenigen Wochen bis Monaten vergleichsweise große Bodenvolumina erschließen können (MARLER & DISCEKICI 1997). Dabei beobachteten MARLER & DISCEKICI (1997) eine hohe "Morphoplastizität" von Papaya-Wurzeln, womit deren Fähigkeit bezeichnet wird, ihre Morphologie und Wachstumsrichtung auf kleinräumig variierende Bodenverhältnisse abzustimmen (ZOBEL 1992, zitiert in MARLER & DISCEKICI 1997). Aus der Perspektive des Systemvergleiches im SHIFT-Feldexperiment wird angesichts der genannten Charakteristika von Interesse sein, ob sich *C. papaya* unter den pedoklimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens als "Pionierpflanze von Agroforstsystemen" besonders eignet.

3.1.3.3 Die Pfirsichpalme *(Bactris gasipaes* H.B.K.*)*

Bactris gasipaes H.B.K. (Arecaceae), die Pfirsichpalme (brasilianisch pupunha, spanisch pejibaye), ist eine in Mittel- und Südamerika weit verbreitete präkolumbianische Kulturpflanze. Ihr genaues Ursprungsgebiet ist nicht bekannt. Es wird vermutet, dass die Species das Ergebnis aus zahlreichen Hybridisierungen zwischen unterschiedlichen, über die dauerfeuchten Tiefland-regionen der Neotropen verteilte Wildpopulationen ist (MORA-URPI *et al.* 1984).

Die Palme erreicht eine Höhe von bis zu 20 m bei einem Stammdurchmesser von maximal 30 cm. Die Krone besteht aus 3-4 m langen bogig gekrümmten Fiederblättern. An der Sprossbasis entwickeln sich kontinuierlich Schösslinge, so dass die Pflanze über ein hohes vegetatives Regenerationspotenzial verfügt. Die Blütenstände sind getrenntgeschlechtlich. Aus den weiblichen Blüten gehen nach allogamer Befruchtung pro Blütenstand bis zu 300 rundliche, 4-6 cm große, orangerote bis gelbe Steinfrüchte hervor (MORA-URPI *et al.* 1984). Deren sehr festes, kohlenhydrat- und fettreiches Mesokarp erhält durch Garen in siedendem Wasser eine weiche, kartoffelähnliche Konsistenz. Der hohe Nährwert (CLEMENT & MORA-URPI 1987) und der leicht nussige Geschmack der gegarten Früchte von *B. gasipaes* erklären deren Beliebtheit bei der lokalen Bevölkerung. In abgelegeneren ländlichen Regionen Amazoniens stellen die Palmfrüchte ein Grundnahrungsmittel dar.

Aufgrund des hohen vegetativen Regenerationspotenzials eignet sich *B. gasipaes* außerordentlich für die Herstellung von Palmherzen ("Palmito"), da bei deren Gewinnung nicht – wie in anderen Fällen – die ganze Pflanze vernichtet wird. Das spargelähnliche Palmito-Gemüse, das aus botanischer Sicht dem Scheitelmeristem umgeben von nicht entfalteten Blättern entspricht, ist aufgrund des hohen Proteinanteils ernährungsphysiologisch sehr wertvoll (FAO 1986).

B. gasipaes gedeiht am besten auf gut dränierten Böden unter ganzjährig warm-feuchtem Klimaregime mit Jahresniederschlägen zwischen 1.900 und 6.000 mm. Die Palme vermag aber auch Trockenperioden von mehreren Wochen schadlos zu überstehen, jedoch auf Kosten der Produktion (MORA-URPI *et al.* 1984). *B. gasipaes* zeigt auf den nährstoffarmen Böden Amazoniens ein gutes Wachstum (MORA-URPI *et al.* 1984), das jedoch bei erhöhter Boden-fruchtbarkeit noch deutliche Steigerungen erfährt (POSTMA & VERHEIJ 1994). Die Palme bildet ein sehr dichtes, weitläufiges Wurzelsystem, an dem auch zahlreiche, an der Stammbasis bis in

mehrere Dezimeter Höhe ansetzende sprossbürtige Wurzeln beteiligt sind. Die Hauptwurzelmasse ist auf die oberen Zentimeter des Bodens konzentriert (EMMERICH 2002), doch wurden stellenweise bis in 60 cm Tiefe vergleichsweise hohe Wurzelaktivitäten beobachtet (LEHMANN *et al.* 2001b). Die Wurzeln von *B. gasipaes* sind durch die Besonderheit charakterisiert, dass sie keine Wurzelhaare bilden und ihre äußere Oberfläche durch großlumige, seitlich nicht miteinander verwachsene Rhizodermiszellen vergrößert ist (BENECKE 1997).

Ähnlich wie *T. grandiflorum* verspricht man sich auch von *B. gasipaes* eine tragende Rolle für die Zukunft agrarwirtschaftlicher Landnutzungsformen in Amazonien (FAO 1986, CLEMENT & MORA-URPI 1987).

3.1.3.4 Der Kautschukbaum *(Hevea brasiliensis* (H.B.K.) MUELL. ARG.*)*

Hevea brasiliensis (H.B.K.) MUELL. ARG. (Euphorbiaceae), der Kautschukbaum, ist in der Amazonasregion beheimatet. Der Baum erreicht Höhen von über 30 m und Stammdurchmesser bis zu 1 m. Ausgewachsene Kautschukbäume bilden eine bis zu 4,5 m tiefe Pflahlwurzel. Die Hauptwurzelmasse wächst jedoch oberflächennah bis zu einer horizontalen Ausdehnung von 10 m um den Stamm (REHM & ESPIG 1991).

Die für das Wachstum und die Produktion optimale durchschnittliche Tagestemperatur beträgt 28 °C. Die Jahresniederschläge müssen zwischen 2.000 und 4.000 mm liegen (REHM & ESPIG 1991). Trockenperioden übersteht *H. brasiliensis* als laubwerfende Species im blattlosen Zustand. Die Seneszenz der Blätter wird in erster Linie durch Wassermangel aber auch photoperiodisch ausgelöst. Letzteres ist in Äquatornähe wegen der geringen jahreszeitlichen Unterschiede der Tageslängen von untergeordneter Bedeutung (POPULER 1972, zitiert in MORAES 1993a).

Als Lieferant des aus dem Latex gewonnenen Naturkautschuks ist *H. brasiliensis* von enormer wirtschaftlicher Bedeutung. Bislang ließ sich keine synthetische Alternative entwickeln, die den technischen Anforderungen genügen würde, die dieses Naturprodukt durch seine einmaligen physiko-chemischen Eigenschaften erfüllt.

Der Kautschuk-Boom Anfang des 20. Jahrhunderts und somit der damalige Reichtum der Stadt Manaus gründete auf dem Beernten des natürlichen Bestandes von *H. brasiliensis* in den amazonischen Primärwäldern. Heutzutage wird der größte Teil des Weltbedarfs an Naturkautschuk auf *Hevea*-Plantagen in asiatischen Ländern produziert. In Brasilien wird nur ca. 1% der Welternte an Naturkautschuk produziert (FAO 2002). Die Ursache hierfür ist das im natürlichen Habitat des Kautschukbaumes beheimatete sehr virulente pilzliche Pathogen *Microcyclus ulei* (P. HENN.) V. ARX, der Erreger der Blattfleckenkrankheit (SALB – South American Leaf Blight). Aufgrund des Vorkommens von *M. ulei* in Süd- und Mittelamerika schlugen bislang Versuche fehl, auf dem amerikanischen Kontinent produktive Kautschukplantagen aus *H. brasiliensis* zu errichten. Ausnahmen von dieser Regel bilden klimatisch bedingte sogenannte "escape-areas", in denen ausgedehnte Trockenperioden der massenhaften Sporenentwicklung des Schadpilzes entgegenstehen, zugleich allerdings die Latexproduktion stark beeinträchtigen (MORAES 1993a). Die Suche nach Resistenz vermittelnden Faktoren führte zu der Erkenntnis, dass das cyanogene Potenzial der *Hevea*-Pflanzen, das vermutlich als Fraßschutz von Bedeutung ist, einen wirkungsvollen Abwehrmechanismus gegen den Pilzbefall

blockiert (LIEBEREI 1988, LIEBEREI *et al.* 1989). Die bislang einzig erfolgreiche Möglichkeit, Kautschukpflanzungen in Zentral-Amazonien gegen *M. ulei* zu schützen, besteht in der Kronenpfropfung mit wenig anfälligen oder resistenten Verwandten aus der Gattung *Hevea*, z.B. mit dem Klon PA 31 der nahe verwandten Species *Hevea pauciflora* (SPRUCE) MUELL. ARG. Dies ist bei den im SHIFT-Feldexperiment eingesetzten *Hevea*-Pflanzen geschehen, als diese eine Höhe von ca. 2 m erreichten (MORAES 1993b). Als weitere Option zur Vermeidung epidemischer Ausbreitung von *M. ulei* erwies sich die Symbiose mit ausgewählten Isolaten vesikulär-arbuskulärer Mykorrhizapilze, die zu einer verringerten Sporenbildung von *M. ulei* und somit zu einer Eindämmung des Infektionspotenzials führen kann (FELDMANN *et al.* 1999).

3.1.3.5 Der Paranussbaum *(Bertholletia excelsa* H.B.K.*)*

Bertholletia excelsa H.B.K. (Lecythidaceae), der Paranussbaum, erreicht an seinem natürlichen Standort, *terra-firme*-Primärwälder, bis zu 50 m Höhe und gehört damit zu den größten Bäumen der Amazonasregion (FAO 1986). Gemäß seines natürlichen Vorkommens ist der mächtige Baum an die geringe Nährstoffverfügbarkeit der tonigen Ferralsole Amazoniens angepasst. Weil die Kronen ausgewachsener Bäume an ihrem natürlichen Standort der Sonneneinstrahlung und dem Makroklima unmittelbar ausgesetzt sind, dürfen entsprechende Anpassungsmechanismen zur Dämpfung des transpirativen Wasserverlustes sowie zur umfangreichen Erschließung des Bodenwassers angenommen werden.

Der Paranussbaum trägt nach 10 Jahren erstmals und entwickelt zwischen 100 und 500 Früchte pro Jahr. Die Früchte sind holzige Kapseln mit einem Durchmesser bis zu 30 cm, in denen sich 15-30 dreikantige gekrümmte Samen mit stark verholzter Testa befinden. Die verzehrbare Teil dieser als Paranüsse bekannten Samen besteht aus dem Hypokotyl und enthält 60% Fett und 18% Proteine. Einziges Exportland für Paranüsse ist Brasilien. Bis heute wird das jährliche Exportvolumen von 50.000 t nur durch Sammeln der von wildwachsenden Bäumen abgefallenen Früchte erzielt (LÖTSCHERT & BEESE 1984, FRANKE 1997). Das offensichtlich an Verkernungssubstanzen reiche Holz von *B. excelsa* findet v.a. Verwendung bei der Innenausstattung von Wohnhäusern, z.B. als Bodenbelag und als Vertäfelung.

Erfahrungen zur Inkulturnahme von *B. excelsa* liegen kaum vor. Laut erster Berichte sollten Keimlinge während der ersten Monate nicht der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt werden (SCHMIDT 1997). Zudem ist angesichts des im Vergleich zum natürlichen Aufwuchsort höheren Lichtgenusses kultivierter Bäume mit einer früheren Entwicklung von Früchten zu rechnen.

3.1.3.6 Der Orleansbaum *(Bixa orellana* L.*)*

Bixa orellana L. (Bixaceae), der Orleansbaum (portugiesisch urucum, englisch annatto), ist laut LÖTSCHERT & BEESE (1984) in den Wäldern Costa Ricas heimisch, während SMITH *et al.* (1992) das Ursprungsgebiet eher im Amazonischen Bundesstaat Acre vermuten. Der Baum erreicht bis zu 10 m Höhe, wird in Kultur jedoch regelmäßig auf ca. 2 m zurückgeschnitten, wodurch über die Jahre eine sehr dichte, bodennahe Krone entsteht. Der für die Fruchtproduktion und Beerntung notwendige Schnitt ist auch aus Sicht des Plantagenmanagements von Bedeutung, da er zu einem hohen Streueintrag führt.

B. orellana ist eine vergleichsweise schnellwachsende Pflanze und bildet schon nach einem Jahr walnussgroße, zweiklappige stachelige Kapselfrüchte mit 30-40 runden Samen von 4-8 mm Durchmesser. Die Sarcotesta der Samen enthält große Mengen der orange-roten carotinoiden Farbstoffe Bixin und Norbixin. Zur Gewinnung dieser Farbstoffe, für die es zahlreiche Verwendungsmöglichkeiten in der Lebensmittel- und Kosmetikindustrie gibt, werden Orleansbäume in den gesamten feuchten Tropen kultiviert (LÖTSCHERT & BEESE 1984, FRANKE 1997). Zudem werden in der Naturheilkunde Extrakte aus den Wurzeln, Blättern und Samen bei unterschiedlichen Indikationen als Therapeutika eingesetzt (VIEIRA 1992, ALMEIDA 1993, TAYLOR 2002), d.h. das Nutzungspotenzial dieser Pflanze ist vermutlich noch nicht ausgeschöpft. *B. orellana*-Pflanzen bleiben bis zu 50 Jahren ertragsreich mit 5-10 kg luftgetrockneten Samen pro Baum und Jahr.

B. orellana gedeiht gut auf den nährstoffarmen, ferralitischen Böden Amazoniens, bedarf jedoch zur kontinuierlich hohen Fruchtproduktion ausreichender Düngung (SMITH *et al.* 1992). Die gute Wüchsigkeit und Produktivität bei vergleichsweise geringer Ausdehnung des Wurzelsystems (EMMERICH 2002) wird wahrscheinlich durch eine sehr effektive Symbiose mit vesikulär arbuskulären Mykorrhizapilzen ermöglicht, wie der hohe Besiedelungsgrad von *B. orellana*-Wurzeln vermuten lässt (IDZAK 1994).

3.1.3.7 Die Kokospalme (*Cocos nucifera* L.)

Cocos nucifera L. (Arecaceae), die ihren Ursprung entweder in Polynesien oder Südamerika haben soll, ist über den gesamten Tropengürtel verbreitet. Die enorme Ausbreitung erfolgte nicht allein durch den Menschen, der die Pflanze schon seit mehreren Tausend Jahren nutzt. Die schwimmfähigen Früchte – die aus botanischer Sicht als Steinfrüchte zu bezeichnenden Kokosnüsse – können durch Meeresströmungen über 4.500 km verdriftet werden, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren. Kokospalmen sind an salzhaltige, sandige Böden und intensive Sonnenstrahlung angepasst. Die sandigen Küstengebiete der Tropen stellen ihr natürliches Habitat dar. Der Wasserbedarf von Kokospalmen wird am natürlichen Standort durch Grundwasser gedeckt. Stehen solche Wasserressourcen nicht zur Verfügung, bedarf es möglichst gleichmäßig über das Jahr verteilter Niederschläge zwischen 1.200 und 2.000 mm a^{-1} (LÖTSCHERT & BEESE 1984, FRANKE 1997, REHM & ESPIG 1991). FOALE (1992) berichtet, dass bei den gängigen Kultursorten unter sehr geringen Luftfeuchten die Fruchtproduktion stark beeinträchtigt ist.

Kokospalmen können bis zu 100 Jahre alt werden. Die hochwüchsigen "tall"-Varietäten, die in erster Linie für die Kopra-Herstellung (Kopra = festes Endosperm reifer Früchte) genutzt werden (WRIGLEY 1982), erreichen ihr höchstes Produktionsniveau zwischen dem 10. und 40. Jahr mit 50 - 80 Früchten pro Baum. Die zwergwüchsigen "dwarf"-Varietäten, die auch im SHIFT-Feldversuch eingesetzt wurden, tragen bereits nach dem dritten Jahr Früchte. Sie sind jedoch für kürzere Zeit produktiv und die Kopra-Qualität der Früchte ist geringer (WRIGLEY 1982). In Brasilien werden Kokosnüsse zumeist für den Genuss des flüssigen Endosperms, des Kokoswassers, in unreifem Zustand geerntet und auf lokalen Märkten verkauft, so dass die Kopra-Qualität bei der Sortenauswahl eine untergeordnete Rolle spielt.

Kokospalmen bilden an der Stammbasis zahlreiche sprossbürtige Wurzeln, die bei einer Stärke von ca. 1 cm bis 7 m lang werden. Folglich sind die Pflanzen in der Lage, große Bodenvolumina zu erschließen. Von den Wurzeln erster Ordnung zweigen dünnere Feinwurzeln ab, die zur Symbiose mit Endomykorrhizapilzen befähigt sind (SATYABALAN 1986, zitiert in SCHMIDT 1996). *Cocos nucifera* stellt keine hohen Ansprüche an edaphische Standortqualitäten und wird auf Böden unterschiedlicher Textur, pH-Werte und Salinität mit Erfolg kultiviert (FOALE 1992).

3.1.3.8 Paricá (*Schizolobium amazonicum* DUCKE)

Schizolobium amazonicum DUCKE (Caesalpiniaceae), in der Landessprache Paricá genannt, ist eine in Amazonien heimische Baum-Art, die in natürlichen Waldbeständen bis zu 30 m Höhe und Stammdurchmesser von 1 m erreichen kann. Der sehr schnellwüchsige Baum mit einem Höhenzuwachs bis zu 3 m a^{-1} (SCHMIDT 1996) besitzt am Ende des schlanken Stammes eine lichte Krone aus ca. 2 m langen Fiederblättern. Paricá wird ausschließlich als Holzlieferant verwendet. Das weiche Holz wird v.a. zu Holzkohle und zu Verpackungskisten verarbeitet. Ökophysiologische Daten zu *Schizolobium amazonicum* liegen nicht vor.

3.1.3.9 Puerária (*Pueraria phaseoloides* BENTH.)

Pueraria phaseoloides BENTH. (Fabaceae), Kudzu oder Puerária genannt, ist eine perennierende Rankpflanze, die auf freiem Feld bei Abwesenheit von Stützpflanzen durch ihren kriechenden, um sich selbst windenden Wuchs dichte Bestände von 1 – 1,5 m Höhe bilden kann. An den Nodien plagiotrop wachsender Sprosse werden sprossbürtige Wurzeln gebildet. Puerária wird als Bodendecker in tropischen Kulturen perenniernder Nutzpflanzen z.B. von Ölpalme oder Sisal eingesetzt, aber auch als Futterpflanze angebaut (REHM & ESPIG 1991). Sie ist nicht schattentolerant und bedarf jährlicher Niederschlagsmengen von mindestens 1.250 mm. Trockenperioden übersteht die Pflanze durch eine drastische Reduktion der Belaubung. *P. phaseoloides* zeigt auf unterschiedlichsten Bodentypen ein gutes Wachstum (WRIGLEY 1982), das bisweilen für die Nutzpflanzen zu einem Problem werden kann, wenn diese von Puerária als Stützpflanzen genutzt werden. Bei guter Entwicklung von Puerária ist es daher insbesondere in der Initialphase einer Plantage nötig, die Nutzpflanzen immer wieder von Puerária zu befreien.

Die förderliche Wirkung des Einsatzes von Puerária als Bodendecker auf die Produktivität perenniernder Nutzpflanzen zeigte sich besonders deutlich am Beispiel von Kautschukplantagen (BROUGHTON 1977, zitiert in GODBOLD & SHARROCK 2003). Neben Erosionsschutz und Stickstofffixierung durch die Symbiose mit Knöllchenbakterien müssen weitere Gründe für die positive Wirkung von Puerária angenommen werden, da die Pflanze in einem Anbausystem offenkundig vielerlei ökologische Funktionen übernehmen kann. Beispielsweise zeigten DODD *et al.* (1990a, 1990b), dass durch Puerária-Vorkulturen der Mykorrhizierungsgrad in anschließenden Kulturen von *Vigna unguiculata* signifikant gesteigert wurde. CHAUVEL *et al.* (1991) berichten von einer deutlichen Verbesserung bodenphysikalischer Eigenschaften kompaktierter toniger Ferralsole in Amazonien durch Puerária-Bewuchs. Zudem wird durch die hohe Biomasse- und Streuproduktion von Puerária die Standortqualität in vielerlei Hinsicht modifiziert.

Die Samen von *P. phaseoloides* bleiben über mehrere Jahre keimfähig und überstehen auch Brandrodungen. Dies zeigen Erfahrungen auf dem Gelände der SHIFT-Versuchsfläche: In der zum Zeitpunkt der Flächenvorbereitung angetroffenen fünf bzw. acht Jahre alten Sekundärvegetation war Puerária nur stellenweise vertreten. Doch kurz nach der Brandrodung bildete ein spontaner Puerária-Aufwuchs innerhalb weniger Wochen nahezu flächendeckende Bestände (vgl. SCHMIDT 1996). Das Samenmaterial stammte aus den fünf bzw. acht Jahre zuvor verlassenen Kautschukplantagen, in denen Puerária als Bodendecker eingesetzt wurde.

3.1.4 Düngung und Plantagenmanagement

Die perennierenden Nutzpflanzen wurden zwei bis drei Mal pro Jahr mit mineralischem Dünger versorgt. Dabei wurden die Düngemittel bis zu einem Abstand von ca. 1 m um den Stamm der einzelnen Pflanzen herum ausgebracht. Als Dünger wurden Tripelsuperphosphat (41% P_2O_5, 18% P), Harnstoff (44% N), Kaliumchlorid, Kalk, Borax, Magnesiumsulfat, Zinksulfat, Kupfersulfat und bei Papaya zusätzlich Hühnerdung (50% organisches Material, C/N ≈ 20, ALCARDE *et al.* 1989) eingesetzt. Die durchschnittlichen jährlichen Düngemengen an Makronährelementen (und im Falle von Papaya an Hühnerdung), die von 1993 bis 1999 pro Pflanzen in den beiden Düngevarianten appliziert wurde, sind in Tab. 3 dargestellt.

Tab. 3: Durchschnittliche Düngemengen von 1993 bis 1999 pro Jahr und Pflanze.
T.g. – Theobroma grandiflorum, B.g. – Bactris gasipaes, H.b. – Hevea brasiliensis, B.e. – Bertholletia, B.o. – Bixa orellana, C.n. – Cocos nucifera, C.p. – Carica papaya. Daten außer für *Carica papaya* aus SCHROTH *et al.* 2002.

	T.g.	*B.g.*	*H.b.*	*B.e.*	*B.o.*	*C.n.*	*C.p.***
Stickstoff (g)							
100%-Variante*	71	68	38	45	61	215	140
30%-Variante*	8	13	8	7	7	45	42
Phosphor (g)							
100%-Variante	43	18	30	27	38	75	25
30%-Variante	13	5	9	8	11	22	7
Kalium (g)							
100%-Variante	86	63	39	63	110	331	55
30%-Variante	26	19	12	19	33	95	16
Hühnerdung (Liter)							
100%-Variante	-	-	-	-	-	-	12
30%-Variante	-	-	-	-	-	-	4

* Die Bezeichnung der beiden Düngestufen mit "30%-Variante" und "100%-Variante" entstammt dem anfänglichen Versuchsschema, das vorsah, 100% und 30% der von brasilianischen Agronomen für die jeweilige Pflanze empfohlenen Düngemengen zu applizieren. Bis einschließlich 1995 wurde dieses Konzept beibehalten. Ab 1996 wurde bei der Hälfte der 30%-Varianten des Systems 2 kein Stickstoff mehr ausgebracht. Daher entsprechen die Stickstoffmengen nicht einem Verhältnis von 3 zu 10 (mit Ausnahme von Papaya).
** Die Papaya-Pflanzen wurden nur bis einschließlich 1995 gedüngt.

Bei einigen Pflege- und Erntemaßnahmen der Kulturen fielen größere Mengen Streu an, die an dem jeweiligen Standort unzerkleinert belassen wurde. Von herausragender Bedeutung sind die Standorte von *B. orellana* und der für die Palmito-Produktion genutzten *B. gasipaes*: Bei *B. orellana* wurden jährlich Formschnitte durchgeführt. Bei der jährlichen Palmito-Ernte fielen Palmwedel und Sprosse der erntefähigen (1 bis 2 Jahre alten) *B. gasipaes* Pflanzen an. An den übrigen Kulturpflanzen wurden selten oder nur vereinzelt Schnitte durchgeführt, z.B. zur Entfernung erkrankter Pflanzenteile.

Die durch die Plantagenführung bedingten Einträge organischen Materials wurden ab dem dritten Jahr relevant. Dies gilt insbesondere auch für die ehemaligen Standorte der Papaya-Pflanzen, die nach drei Jahren gefällt und an Ort und Stelle belassen wurden.

3.1.5 Inokulation mit vesikulär-arbuskulären Mykorrhizapilzen

Bei der Anzucht der Nutzpflanzen wurde bei der Hälfte der Keimlinge die Pflanzerde mit Substrat versetzt, das mit Sporen vesikulär-arbuskulärer Mykorrhiza ausgewählter Isolate der Species *Glomus etunicatum*, *Glomus manihotis* und *Glomus intraradices* angereichert war. Die verwendeten Isolate hatten sich in Vorversuchen als überdurchschnittlich förderlich für die pflanzliche Entwicklung erwiesen (FELDMANN & IDZAK 1992). Die Parzellen der Mischkultur-Systeme wurden entweder ausschließlich mit inokulierten oder mit nicht inokulierten Setzlingen bestückt, so dass jedes Mischkultursystem in zwei Mykorrhiza-Varianten vorlag (+M- und –M-Variante).

Die Inokulation mit Mykorrhiza führte zu einer besseren Entwicklung der Setzlinge in der Anzucht und zu einer signifikanten Senkung der Sterberaten der Jungpflanzen nach dem Auspflanzen ins Feld (FELDMANN *et al.* 1995).

3.2 Produktionsökologische Analysen und Statistik

Wie bereits erläutert, verfügen die Mischkultursysteme 1 bis 3 und die Monokultur über eine gemeinsame Nutzungs- und Indikatorkomponente: *Theobroma grandiflorum*. Anhand des Wachstums und der Fruchtproduktion dieser Species in den ersten 5 Jahren lassen sich Aussagen darüber gewinnen, ob durch das Versuchskonzept variierte Standortfaktoren (oder genauer: Faktorenkomplexe) einen Einfluss auf die Stabilität der Systeme hatten. Von besonderem Interesse ist dabei, ob sich im Versuchsgelände gegebene, nicht vermeidbare Standortgradienten (bezüglich Mikroklima, Flächenneigung und Bodenqualität) unterschiedlich stark in den einzelnen Systemen und ihren Varianten auswirkten.

Im Zeitraum von September bis Oktober 1995, d.h. 3 Jahre nach Anlage der Experimentalsysteme wurden als Parameter für die vegetative Entwicklung die Höhen und Stammdurchmesser der 750 Cupuaçu-Pflanzen gemessen. Zugleich wurde bonitiert, ob an den einzelnen Pflanzen zu diesem Zeitpunkt bereits Blüten bzw. Blütenknospen und Fruchtansätze vorhanden waren. Während der Monate Januar bis Mai des Jahres 1996 wurden die ersten reifen Früchte seit Beginn der Kultur geerntet. Ab diesem Zeitpunkt wurden kontinuierlich Anzahl und Gewicht der Früchte

dokumentiert, die jeder einzelne Cupuaçu-Baum entwickelte. Die Fruchtproduktion der einzelnen Pflanzen wurde in kg Frischgewicht pro Jahr ausgewertet.

Aus diesen Erhebungen ergaben sich für die nachfolgenden Varianzanalysen folgende **abhängigen Variablen** (siehe auch Tab. 4):

- **Höhe der Pflanzen 1995 (cm)**
- **Stammdurchmesser 1995 (mm)**
- **Vorhandensein von Blüten oder Früchten 1995 (ja/nein)**
- **Fruchtproduktion 1996 (kg Pflanze^{-1})**
- **Fruchtproduktion 1997 (kg Pflanze^{-1})**
- **Fruchtproduktion 1998 (kg Pflanze^{-1})**

Durch Analysen der Varianzen (ANOVA; s.u.) und anschließende multiple Mittelwertvergleiche wurde überprüft, wie stark die Entwicklung und die Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen durch Standortvariablen des Feldexperimentes beeinflusst wurden.

Folgende Standortvariablen stellen die **unabhängigen Variablen** oder auch "kategorialen Faktoren" bzw. "Gruppierungsvariablen"[1] dar (siehe auch Tab. 4):

Zugehörigkeit zu den Pflanzsystemen:

Kategorien und Wiederholungszahl:
System 1, n = 20
System 2, n = 20
System 3, n = 20
Monokultur, n = 5
Analysiert wurden die arithmetischen Parzellen-Mittelwerte der oben genannten abhängigen Variablen für die Entwicklung und Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen.

Düngestufen (100% und 30% der für die Einzelpflanze empfohlenen Düngermenge):

Kategorien und Wiederholungszahl: 30% und 100%, n = 30 (n = 10 pro Düngevariante und System).

Analysiert wurden die arithmetischen Mittelwerte der abhängigen Variablen (Entwicklung und Fruchtproduktion) der Mischkulturparzellen. Beim Design der Varianzanalyse wurde als zweiter kategorialer Faktor die Zugehörigkeit zu den Mischkultursystemen eingesetzt (zweifaktorielle ANOVA). [Dies gilt auch für die Analyse der Mykorrhiza-Varianten und der Blockzugehörigkeit.]

[1] Im Zusammenhang mit der ANOVA werden "unabhängige Variable", "Gruppierungsvariable", "kategorialer Faktor", "kategorialer Prädiktor" oder verkürzt "Faktor" und "Prädiktor" synonym benutzt.

Anzucht der Sämlinge mit und ohne Beimpfung des Substrates mit Mykorrhizasporen:

Kategorien und Wiederholungszahl: +M und -M, n = 30 (n = 10 pro Mykorrhizavariante und System). Beim Design der Varianzanalyse wurde als zweiter kategorialer Faktor die Zugehörigkeit zu den Mischkultursystemen eingesetzt (zweifaktorielle ANOVA).

Zugehörigkeit zu den Wiederholungsblöcken I bis V:

Kategorien und Wiederholungszahl: Block I – V, n = 12 pro Block (n = 4 pro Block und System). Beim Design der Varianzanalyse wurde als zweiter kategorialer Faktor die Zugehörigkeit zu den Mischkultursystemen eingesetzt (zweifaktorielle ANOVA).

Abstand der einzelnen Pflanze zum angrenzenden Wald:

Kategorien der Abstände zum Wald (Abstandsklassen) und Wiederholungszahl:
bis 15 m, n = 43
15 – 30 m, n = 97
30 – 45 m, n = 125
45 – 60 m, n = 100
mehr als 60 m, n = 115

Analysiert wurden die abhängigen Variablen (Daten zur Entwicklung und Fruchtproduktion) jeder Einzelpflanze der Mischkulturen der Blöcke I bis IV. Die Pflanzen des Block V wurden bei der Analyse der Wirkung des Abstandes zum Wald nicht berücksichtigt, da dieser Block nicht allseitig von Wald umgeben war. Die Pflanzen der Monokultur wurden wegen der geringen Wiederholung dieses Pflanzsystems und der dadurch bedingten ungleichmäßigen topographischen Verteilung nicht berücksichtigt (5 Parzellen wurden als Monokultur angelegt, hingegen 60 Parzellen als Mischkulturen).

Geländeneigung am Standort der Einzelpflanzen:

Kategorien der Geländeneigung und Wiederholungszahl:
bis 1 cm m^{-1}, n = 128
1 – 5 cm m^{-1}, n = 260
mehr als 5 cm m^{-1}, n = 211
(Wiederholungszahlen innerhalb Systeme und Düngestufen: siehe Ergebnisteil).

Die Varianzanalysen wurden für jedes Kultursystem getrennt durchgeführt. Analysiert wurden die abhängigen Variablen (Daten zur Entwicklung und Fruchtproduktion) jeder Einzelpflanze der Mischkulturen der Blöcke I bis IV. Beim Design der Varianzanalyse wurde als zweiter Faktor die Düngevariante eingesetzt (zweifaktorielle ANOVA). Die Pflanzen des Block V wurden aufgrund ihrer unterdurchschnittlichen Entwicklung nicht berücksichtigt.

Tab. 4: Variablen der produktionsökologischen Untersuchungen.
Jede der 750 Cupuaçu-Pflanzen des Versuchsfeldes wurde anhand der aufgeführten Variablen beschrieben (FG = Freiheitsgrad).

Typ der Variable	Variable	Kategorien oder Einheiten	FG
Identifikation der Pflanzen	Parzelle	1 – 90	89
	Pflanzreihe	1 – 6	5
	Position	1 – 5	4
unabhängige Variablen	System	S1, S2, S3 und Mono	3
	Jahr/System*	1996/S1, 1996/S2, 1996/S3, 1996/Mono 1997/S1, 1997/S2, 1997/S3, 1997/Mono 1998/S1, 1998/S2, 1998/S3, 1998/Mono	11
	Block	I, II, III, IV und V	4
	Jahr/Block*	1996/I, 1996/II, 1996/III, 1996/IV, 1996/V 1997/I, 1997/II, 1997/III, 1997/IV, 1997/V 1998/I, 1998/II, 1998/III, 1998/IV, 1998/V	14
	Düngung	30%, 100%	1
	Mykorrhiza	+M, -M	1
	Abstand zum Wald	< 15 m, 15 – 30 m, 30 – 45 m, 45 – 60 m, > 60 m	4
	Hangneigung	< 1 cm m^{-1}, 1 – 5 cm m^{-1}, > 5 cm m^{-1}	2
abhängige Variablen	Höhe der Pflanze	cm	-
	Stammdurchmesser	mm	-
	Blüten oder Früchte 1995	ja, nein	1
	Fruchtproduktion 1996	kg $Pflanze^{-1}$	-
	Fruchtproduktion 1997	kg $Pflanze^{-1}$	-
	Fruchtproduktion 1998	kg $Pflanze^{-1}$	-

* Die Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der System- und Blockzugehörigkeit wurde nicht nur getrennt für die einzelnen Erntejahre mittels ANOVA analysiert, sondern auch in jahresübergreifenden Ansätzen. Durch multiple Vergleiche der Mittelwerte kann so die Fruchtproduktion zwischen den Systemen und Erntejahren verglichen werden.

Der Kern der ANOVA besteht darin, dass Varianzen zerlegt werden. Dabei wird geschätzt, ob die auf der Inner-Gruppen-Streuung basierende Varianz (Summe der Quadrate - SQ), z.B. die Summe der Streuungen um die Mittelwerte der jeweiligen Kultursysteme, einen geringeren Wert ergibt als die auf der Gesamtstreuung (um den Gesamtmittelwert) basierende Varianz. Die Inner-Gruppen-Streuung wird als Fehlervarianz bezeichnet (SQ-Fehler). Dieser Begriff verdeutlicht die Tatsache, dass man diese Streuung durch die untersuchten Faktoren nicht erklären bzw. begründen kann. Subtrahiert man diese Fehlervarianz von der Gesamtstreuung, erhält man ein Maß für die Streuung, die sich durch die Differenz zwischen den Mittelwerten der Gruppen erklären lässt (SQ-Effekt). D.h. die Gruppenzugehörigkeit erklärt gewissermaßen diese Streuung, da man weiß, dass sie auf die Mittelwertdifferenz zurückzuführen ist.

Der anschließende statistische Signifikanztest spiegelt das Verhältnis von erklärter zu nicht erklärter Streuung wider. Der Test basiert auf dem Vergleich der Varianz zwischen den Gruppen (Mittlere Quadratsumme Effekt oder MQ-Effekt) und der Varianz innerhalb der Gruppen (Mittlere Quadratsumme Fehler oder MQ-Fehler). Unter Annahme der Nullhypothese (keine

Mittelwertdifferenz zwischen den Gruppen in der Grundgesamtheit) sind allenfalls geringe, zufällige Schwankungen der Mittelwerte zu erwarten. Bei Gültigkeit der Nullhypothese müßte die auf der Inner-Gruppen-Streuung basierende geschätzte Varianz ungefähr gleich der Varianz aufgrund der Zwischen-Gruppen-Streuung sein. Diese beiden geschätzten Varianzen können mittels F-Test miteinander verglichen werden. Dabei wird geprüft, ob der Quotient aus beiden Varianz-Schätzwerten (F-Wert) größer als 1 ist. Bei einem anschließenden multiplen Mittelwertvergleich, einem sogenannten *post-hoc*-Test, lässt sich ersehen, welche Gruppenmittelwerte im Einzelnen voneinander signifikant unterschiedlich sind. Für multiple Mittelwertvergleiche stehen mehrere Testverfahren zur Verfügung (STATSOFT 2001).

In der vorliegenden Arbeit wurden als *post-hoc*-Test der "least-significant-difference-test" (LSD-test) nach FISHER oder der "honest-significant-differene-test" (HSD-Test) nach TUKEY angewendet (STATSOFT 2001), bei einer Fehlerwahrscheinlichkeit kleiner 5% ($p < 0,05$). Die Varianzanalysen wurden mit der Software *Statistica 6.0* durchgeführt. Die aus diesen Tests resultierenden homogenen Signifikanzgruppen werden in den graphischen Darstellungen durch Indizierung der Mittelwerte mit Kleinbuchstaben dargestellt. In Tab. 5 wird die Bildung homogener Signifikanzgruppen veranschaulicht.

Bei den graphischen Darstellungen wurden als Streuungsmaße entweder die Standard-abweichungen und die Standardfehler[2] oder die 25–75 Perzentile und die Schwankungsbereiche oder nur die Konfidenzintervalle[3] der Mittelwerte nach *post-hoc*-Test angegeben.

[2] Der Standardfehler ist die Standardabweichung der Stichprobenverteilung eines Mittelwertes.
[3] Das Konfidenzintervall für den Mittelwert (bzw. die Konfidenzgrenzen für den Mittelwert) gibt denjenigen Bereich an, in dem der "wahre" Mittelwert (der Grundgesamtheit) mit der angegebenen Wahrscheinlichkeit erwartungsgemäß liegen wird. Beispielsweise liegt bei Angabe eines Konfidenzintervalls mit $p = 0,05$ der "wahre" Mittelwert mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% in dem bezeichneten Intervall.

Tab. 5: Beispiel zur Bildung homogener Signifikanzgruppen zur Darstellung der Ergebnisse von multiplen Mittelwertvergleichen nach ANOVA.

Kategorialer Faktor (= unabhängige Variable): Abstand zum Wald. Abhängige Variable: Fruchtproduktion 1998. P*ost-hoc*-Test: "least-significant-difference-test". Fehlerwahrscheinlichkeit: $p < 0,05$.
Die Abstandsklassen, die sich signifikant voneinander unterscheiden (siehe untere Tabelle), gehören unterschiedlichen Signifikanzgruppen an (siehe Spalte "Gruppierung").

Variable	Fruchtproduktion 1998				
kategorialer Faktor: Abstand zum Wald	Mittelwert (kg Pflanze^{-1})	Gruppierung*			resultierende Indizierung
		a	b	c	
< 15 m	11,0	x			a
15-30 m	9,2	x			a
30-45 m	8,6	x	x		ab
45-60 m	6,9		x	x	bc
>60 m	5,8			x	c

***** Die Gruppierung stellt eine Auswertung der nachfolgend aufgeführten Tabelle dar. Sie zeigt das Ergebnis des multiplen Mittelwertvergleiches anhand der Fehlerwahrscheinlichkeiten "p". Die hervorgehobenen p - Werte zeigen Fehlerwahrscheinlichkeiten kleiner 5% an, d.h. die entsprechenden Mittelwertpaare unterscheiden sich signifikant mit einer Wahrscheinlichkeit von 95%. Zwischen den übrigen Mittelwertpaaren gibt es keine signifikanten Unterschiede.

ANOVA: p – Werte nach multiplem Mittelwertvergleich (LSD test) kategorialer Faktor: Abstand zum Wald abhängige Variable: Fruchtproduktion 1998						
Abstand zum Wald		< 15 m	15-30 m	30-45 m	45-60 m	>60 m
	Mittelwert (kg Pflanze^{-1})	11,0	9,2	8,6	6,9	5,8
< 15 m	11,0		0,152	0,052	***0,001***	***<0,001***
15-30 m	9,2	0,152		0,545	***0,023***	***<0,001***
30-45 m	8,6	0,052	0,545		0,071	***0,002***
45-60 m	6,9	***0,001***	***0,023***	0,071		0,231
>60 m	5,8	***<0,001***	***<0,001***	***0,002***	0,231	

3.3 Ökophysiologische Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Cupuaçu-Bäumen

3.3.1 Klimamessungen

Automatisierte Klimastation

Die automatisierte Klimastation wurde in der Mitte des Versuchsfeldes auf einer von hochwachsenden Pflanzen freigehaltenen Fläche von ca. 30 m x 30 m installiert. Alle Messdaten wurden automatisch im 10-Sekunden-Rhythmus erhoben, in halbstündige Intervalle integriert und elektronisch gespeichert. Unter anderem wurden folgende Parameter seit 1994 gemessen: Einstrahlung (Watt m^{-2}), Lufttemperatur, Feucht-Thermometer-Temperatur zur psychrometrischen Messung der Luftfeuchte, mittlere Windgeschwindigkeit ($m\ s^{-1}$), Windrichtung und Niederschlag (mm).

Manuelle Klimastation

Die manuell betriebene Klimastation der EMBRAPA Amazônia Ocidental befindet sich ca. 1,5 km Luftlinie von dem Versuchsfeld entfernt in der Nähe der Gebäudekomplexe der Forschungsstation. Seit 1971 werden dort drei Mal täglich folgende Klimagrößen gemessen: Niederschlag (Pluviometer), Lufttemperatur (Quecksilberthermometer), Luftfeuchte (ASSMANN-Psychrometer), Evaporationskraft (PICHÉ-Evaporimeter) und Windgeschwindigkeit (Anemometer).

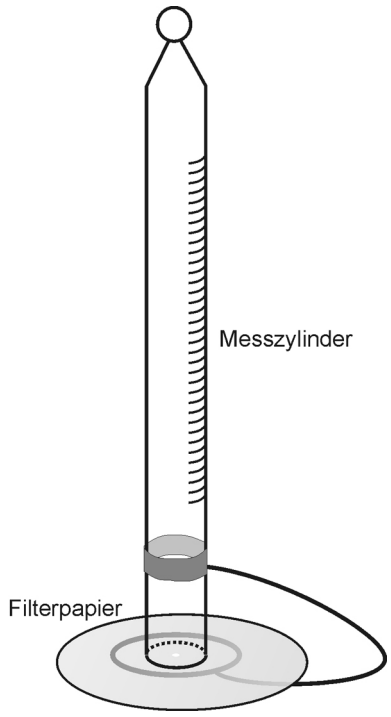


Abb. 6: PICHE-Evaporimeter.
Der Durchmesser des verwendeten Filterpapiers betrug 5 cm. Zwecks Druckausgleichs wurde das Filterpapier in der Mitte mit einer Nadel durchstochen.

Messungen klimatischer Gradienten

Die Messungen des vom Waldrand ins Innere des Versuchsfeldes gerichteten klimatischen Gradienten wurden im Block III an einem zum Primärwaldrand senkrechten Transekt entlang der Pflanzreihen durch zwei aneinandergrenzende Parzellen des Kultursystems 3 vorgenommen. Das Transekt war vom Waldrand aus betrachtet in 240° südwestlicher Richtung orientiert. Der Kronenabschluss des Waldrandes lag an dieser Stelle zwischen 16 m und 20 m Höhe mit vereinzelten Überstehern von 25 m bis 30 m.

Die Verdunstungsraten wurden mit PICHE-Evaporimetern gemessen (Abb. 6), die in 1 m und 2,5 m Höhe in Abstandsschritten von 6 m bis zu einer

Distanz von 60 m vom Waldrand installiert wurden. Die Messungen erfolgten kontinuierlich über mehrere Tage im April 1999.

Messungen der Verdunstungsraten mit PICHE-Evaporimetern liefern keine absoluten Zahlen der potenziellen Evapotranspiration. Der Vorteil dieser Methode liegt jedoch darin, dass die klimatischen Einflussgrößen, welche die Evapotranspiration bestimmen, integral erfasst werden: Dampfdruckdefizit, Strahlung, Temperatur und Luftbewegung. Da jedoch die Gewichtung der einzelnen Faktoren sehr stark von der Beschaffenheit der Messapparatur abhängt und da zudem ein Flächenbezug nicht gewährleistet ist, handelt es sich bei den mit PICHE-Evaporimetern gemessenen Verdunstungsraten um relative Werte.

Lufttemperatur und Luftfeuchte wurden im März 1999 mit einem aspirierten ASSMANN-Psychrometer in demselben Transekt in Abständen von 12 m gemessen (6 m, 18 m, 30 m, 42 m, 54 m und 66 m). Die Messungen erfolgten an verschiedenen Tagen zu niederschlagsfreien Zeiten zwischen 11:00 und 15:00 Uhr, d.h. die Zeiten wurden so gewählt, dass keiner der Messpunkte durch den Wald beschattet war. Die Messungen erfolgten nicht synchron: Die benachbarten Messpunkte eines Messgangs lagen ca. eine Minute auseinander. Die Werte von mehreren Messgängen wurden statistisch mittels ANOVA analysiert, wobei der Abstand der Messpunkte zum Waldrand als Gruppierungsvariable eingesetzt wurde.

3.3.2 Räumliches Muster und zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes

Für die Untersuchungen des Wasserhaushaltes wurden zwei 14 m voneinander entfernt stehende, in ihrem Erscheinungsbild ähnliche Cupuaçu-Bäume in einer Monokulturparzelle im Block V ausgewählt. Die fünf Jahre alten Pflanzen hatten eine Höhe von 3,9 m, einen Kronendurchmesser von ca. 3,7 m und einen Stammdurchmesser von 9 cm bzw. 10 cm. Die Untersuchungen fanden in den Monaten März und April, d.h. in der Regenzeit des Jahres 1999 statt.

Einer der beiden Bäume wurde ab dem 8. März 1999 von der Wasserzufuhr durch Regen oder lateralen Wasserfluss abgeschnitten. Unter diesen Bedingungen lässt sich das zeitliche und räumliche Muster der Wasseraufnahme der Pflanze als Verringerung des Bodenwassergehaltes im Wurzelraum erfassen. Zugleich wurden im Vergleich zu der unbehandelten Kontrollpflanze, die in der Regenzeit ausreichend mit Wasser versorgt war, Veränderungen der Regulation der Spaltöffnungen als Reaktion auf zunehmende Bodentrockenheit untersucht.

Der Wurzelbereich wurde durch eine Kunststoffplane in Form einer niedrigen Zeltkonstruktion auf einer Fläche von 72 m^2 abgedeckt (Abb. 7). Desweiteren wurde nach Entfernung des Unterwuchses in einem Radius von 3 m um die Pflanze eine Plane 30 cm tief in den Boden eingelassen und auf einer Höher von 20 cm über dem Boden fixiert, um das Eindringen von Fließwasser in den Wurzelraum zu vermeiden. Die Wasseraufnahme wurde indirekt über die Verringerung des volumetrischen Bodenwassergehaltes in drei Abständen zur Pflanze (Stammnähe, 1 m und 2 m Entfernung zum Stamm) und in drei Bodentiefen (10 cm, 50 cm und 100 cm) verfolgt. Bei der Kontrollpflanze wurde die Bodenfeuchte in denselben Tiefen in 50 cm Abstand zum Stamm gemessen.

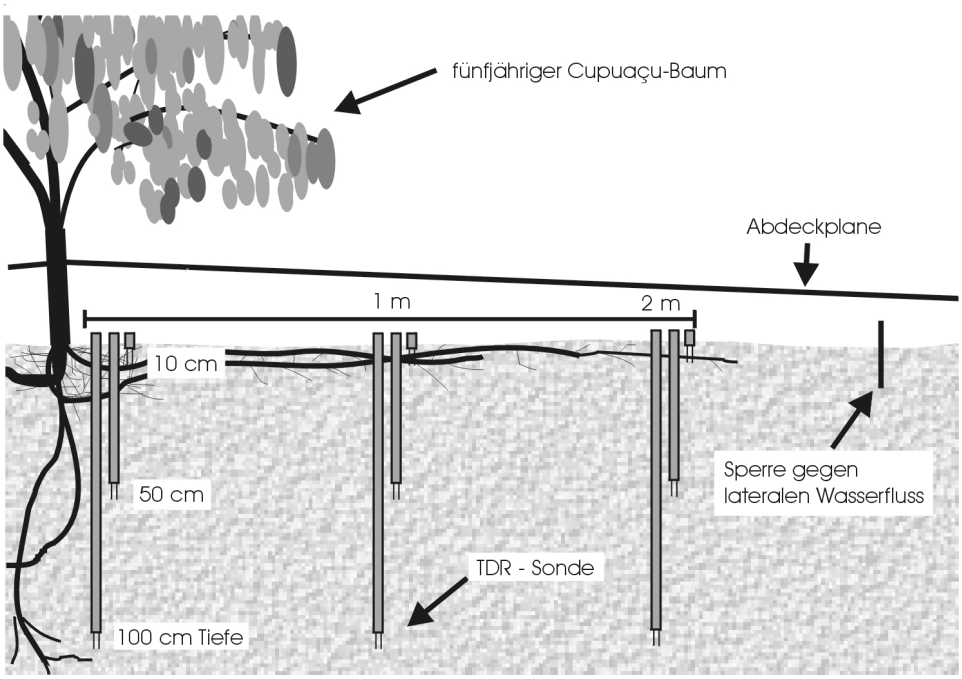


Abb. 7: Versuchsanordnung zur Messung der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes.

Foto: Ansicht des von der Wasserzufuhr abgeschnittenen Cupuaçu-Baumes;
Schemazeichnung: Querschnitt der Versuchsanordnung.
Mittels fest installierter TDR-Sonden wurde über mehrere Wochen in drei verschiedenen Abständen zur Pflanze und in drei Bodentiefen die Verringerung des Bodenwassers verfolgt.

Die Messung des volumetrischen Wassergehaltes des Bodens an den verschiedenen Messpunkten erfolgte durch fest installierte TDR-Sonden (*time domain reflectometry*). Die verwendeten EASY TEST TDR-Sonden (Lublin, Polen) besitzen zwei Transmissionsstäbe von 10 cm Länge und 2 mm Durchmesser, die in 1,6 cm Abstand zueinander stehen. Die Impulsfrequenz war 250 ps. Das Impuls- und Einlesegerät verfügt über eine interne Kalibrierung und gibt die Messergebnisse in Volumenprozent Wasser wieder. Die Messungen erfolgten in ca. wöchentlichen Abständen.

Hinter dem Begriff *time domain reflectometry* verbirgt sich eine nicht-invasive Methode zur Bestimmung des volumetrischen Wassergehaltes in Böden. Sie basiert auf der Bestimmung der (dimensionslosen) Dielektrizitätskonstante des Bodens, auch relative Permitivität genannt, die mittels der Ausbreitungsgeschwindigkeit elektromagnetischer Wellen gemessen werden kann. Man macht sich dabei die große Differenz der Dielektrizitätskonstante zwischen Wasser (80), Luft (1) und mineralischen Bestandteilen des Bodens (3 - 7) zu nutze (JACKSON *et al.* 2000). Die Dielektrizitätskonstante wird über Sonden gemessen, die bis in mehrere Meter Tiefe in den Boden eingelassen werden können. Das Mess-Signal kann durch mehrere Faktoren wie z.B. den Gehalt an Ton oder an organischem Material beeinflusst werden, so dass eine Kalibrierung auf den zu untersuchenden Bodentyp mit gravimetrischen Methoden angeraten ist (TEIXEIRA *et al.* 2003). Umfangreiche Kalibrierungsstudien mit der auf dem SHIFT-Versuchsfeld verwendeten Apparatur wurden von (TEIXEIRA 2001) durchgeführt.

3.3.3 Einfluss des Bodendeckers auf den Wassergehalt des Oberbodens

Der potenzielle Einfluss unterschiedlicher Bodendecker auf den Wassergehalt des Oberbodens wurde im November 1998 an nicht manipulierten Cupuaçu-Standorten auf dem Versuchsfeld untersucht. Am 12.11.1999, dem letzten Regentag vor einer mehrtägigen Trockenperiode, wurde ein Tagesniederschlag von 34,2 mm registriert, so dass zu diesem Zeitpunkt der Oberboden wassergesättigt war. Nach vier niederschlagsfreien Tagen wurden am Vormittag des 17.11.1998 an vier Cupuaçu-Standorten die Wassergehalte der oberen 10 cm des Bodens mittels TDR-Sonden gemessen. Für die Messungen wurden in einer Monokultur im Block II je zwei Cupuaçu-Standorte ausgewählt, deren bodendeckende Vegetation entweder von Gräsern oder von *P. phaseoloides* dominiert war. Bei diesen vier Cupuaçu-Pflanzen wurden im Radius von 2 m und 1 m um den Stamm sowie direkt am Stamm jeweils sechs Messungen vorgenommen. Die Daten wurden bei der Varianzanalyse nach Bodendeckungstyp und nach Abstand zum Stamm gruppiert (n = 12).

3.3.4 Messung der Diffusionswiderstände der Blätter

Tagesgänge der Diffusionswiderstände des unbehandelten und des "trockengelegten" (d.h. den begrenzten Wasservorrat des Wurzelbereich aufbrauchenden) Cupuaçu-Baumes wurden im März und April 1999 vorgenommen. Nur Messgänge an Tagen mit wenigen Niederschlagsereignissen kommen zur Auswertung, da tropfbares Wasser an den Blättern infolge Regens die Messungen ungenau oder unmöglich machte und lückenhafte Tagesgänge zu Unsicherheiten in der Aussage

hinsichtlich der Spaltöffnungsreaktion führen. Die Messungen erfolgten mit einem Delta-T MK II Diffusionsporometer. Das Messprinzip beruht auf der Zunahme der Luftfeuchte einer Blattkammer durch die Transpiration des eingespannten Blattes. Die Rate der Feuchtigkeitszunahme ist dem Diffusionswiderstand des Blattes umgekehrt proportional. Über eine Kalibrierplatte mit definierter Perforation, hinter die ein feuchtes Filterpapier gelegt wird, lässt sich der Rate der Feuchtigkeitszunahme einem konkreten Diffusionswiderstand für Wasser (=Transpirationswiderstand) in der Dimension $s\ cm^{-1}$ zuordnen. Diese Kalibrierung wurde aufgrund der Temperaturabhängigkeit der Messung im Verlauf eines Tages mehrmals wiederholt. Als weitere Größen werden die Temperaturen des Blattes und der Blattkammer dokumentiert. Der Temperaturunterschied zwischen Blatt und Kammer muss für eine akkurate Messung so gering wie möglich gehalten werden. Bei den Messungen wurde ein Unterschied von maximal 0,5 °C toleriert. Bei größeren Abweichungen wurde die Messung unterbrochen und die Blattkammer auf die "richtige" Temperatur gebracht.

Die Messungen eines Tagesganges erfolgten im ständigen Wechsel zwischen dem trocken-gelegten Cupuaçu-Baum und der Kontrollpflanze. Es wurden bei einem Durchgang 3-6 licht-exponierte Blätter gemessen[4]. Als aktueller Wert des Transpirationswiderstandes eines Blattes wurde nach drei bis fünf Äquilibrierungsdurchgängen der Mittelwert aus zwei Einzelmessungen genommen. Ein Tagesgang der Transpirationswiderstände und der Blatttemperaturen einer Pflanze besteht aus 63 bis 186 Messpunkten.

Die Bestimmungen der Temperatur und des Wassergehaltes der Luft erfolgten vor Ort mit einem aspirierten ASSMANN-Psychrometer. Die Globalstrahlung wurde automatisiert durch ein Delta-T Röhrensolarimeter registriert (Messbereich 400 nm bis ca.1400 nm), das in der Nähe der beiden Bäume auf unbeschatteter Fläche in 1 m Höhe installiert wurde. Diese Messungen stellen eine Parallele zu den Daten der automatisierten Klimastation dar, die ca. 300 m Luftlinie von den untersuchten Cupuaçu-Pflanzen entfernt stand (s.o.).

3.3.5 Modellierung der Spaltöffnungsreaktion

Ziel der Modellierung ist, die Transpirationswiderstände als Funktion von Umweltfaktoren zu beschreiben. Im Vergleich zweier Modelle, die für die unbehandelte und die trockengelegte Cupuaçu-Pflanze getrennt erstellt wurden, lassen sich alsdann Veränderungen im Reaktionsmuster der Spaltöffnungen erfassen, die durch zunehmende Bodentrockenheit ausgelöst wurden.

Mittels des multifaktoriellen Regressionsmoduls der Statistica-Software (Version 6.0) wurden verschiedene Gleichungssysteme auf ihre Eignung überprüft, die beobachteten Transpirations-widerstände als Funktion der Strahlung, der Luftfeuchte und der Tageszeit zu reproduzieren. Abhängige Variable war der Diffusionswiderstand ($s\ cm^{-1}$) der Blätter der trockengelegten bzw. der unbehandelten Pflanze. Als unabhängige Variablen (oder Prädiktoren) wurden die Global-strahlung ($Watt\ m^{-2}$), das Dampfdruckdefizit (mbar) und die Tageszeit (Tages-Dezimalen zwischen 6:00 und 18:00) eingesetzt.

[4] Die Messungen an schattierten Blättern werden im Rahmen dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Es sei jedoch erwähnt, dass sich die Transpirationswiderstände zwischen Licht- und Schattenblättern nicht wesentlich unterschieden.

Es wurde mit dem einfachen linearen Gleichungssystem begonnen:

$$r = \alpha + \beta\ VPD + \gamma\ Tz + \varphi\ I$$

r	Transpirationswiderstand (s cm^{-1})
VPD	Dampfdruckdefizit (mbar)
Tz	Tageszeit (Dezimalen von 6:00 – 18:00 Uhr: 0,25 – 0,75)
I	Globalstrahlung (Watt m^{-2})
α, β, γ und φ	Regressionsparameter

Die griechischen Buchstaben α, β, γ und φ (bei kompleDxeren Gleichungen später auch δ, χ, ψ) bezeichnen Regressionsparameter, die durch ein Approximationsverfahren (Quasi-Newton-Methode, STATSOFT 1997) Ladungen erhalten, durch welche die Funktion best möglich an die Punkteschar angepasst wird. (Bei einer linearen Regression mit nur einer unabhängigen Variablen wären die Steigung und der Achsenabschnitt Regressionsparameter im oben beschriebenen Sinne.)

Es wurden zahlreiche Kombinationen linearer, exponentieller und logarithmischer Beziehungen zwischen der abhängigen und den unabhängigen Variablen getestet. Darüberhinaus wurden die Prädiktoren in additive oder multiplikative Beziehungen zueinander gesetzt. Mit welcher Genauigkeit die so entstehenden verschiedenen multivariaten Regressionsmodelle die tatsächlich gemessenen Transpirationswiderstände als Funktion der Strahlung, des Dampfdruckdefizits und der Tageszeit zu reproduzieren vermochten, wurde mit einem mathematischen Approximations-verfahren (Quasi-Newton-Methode, STATSOFT 1997) mittels des Statistica Programms 6.0 überprüft. Dieses Schätzungsverfahren wurde bei verschiedenen Situationen der Bodenwasser-gehalte getrennt durchgeführt, um durch verminderte Wasserverfügbarkeit bedingte Veränderun-gen der Spaltöffnungsreaktivität zu erfassen.

Als Maß für die Genauigkeit eines Regressionsmodells wird nach dem Approximationsverfahren der Anteil der Varianz der Messwerte angegeben, der durch das Modell erklärt werden kann. Dieser Anteil wird durch den Quotienten aus der Streuung (Abweichungsquadrate) der Messdaten um die Regressionsfunktion und der Gesamtstreuung wiedergegeben. Der Anteil erklärter Varianz ist folglich äquivalent dem Bestimmtheitsmaß einfacher linearer Regressionen R^2.

Der größte Anteil der Varianz der Messwerte bei allen Situationen der Bodenwassergehalte wurde von allen so getesteten Gleichungssystemen durch die folgende Beziehung erklärt (siehe auch Ergebnisteil):

$$r = (\alpha + \beta\ VPD\ e^{(\gamma + \delta\ Tz)} + \varphi\ e^{(\chi - \psi\ I)})\ f$$

r	Transpirationswiderstand (s cm^{-1})
VPD	Dampfdruckdefizit (mbar)
Tz	Tageszeit (Dezimalen von 6:00 – 18:00 Uhr: 0,25 – 0,75)
I	Globalstrahlung (Watt m^{-2})
e	Euler'sche Zahl
f	Fehlerterm (residuale Fluktuation)
α, β, γ, δ, φ, χ, ψ	Regressionsparameter

3.3.6 Berechnung der Blattleitfähigkeit für Wasser und CO_2

Aus den Messdaten der Transpirationswiderstände und der Blatttemperatur lassen sich die molaren Blattleitfähigkeiten für Wasserdampf g_W errechnen:

$$g'_W = r'_W{}^{-1}$$

$$g_W\left[mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}\right] = \left(g'_W\left[m \cdot s^{-1}\right] \cdot \frac{P\left[N \cdot m^{-2}\right]}{R\left[N \cdot m \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}\right] \cdot T\left[K\right]} \right)^{-1}$$

r'_w	Diffusionswiderstand für Wasserdampf nach 1. Fickschem Diffusionsgesetz (Messwerte des Porometers)
g'_w	Blattleitfähigkeit für Wasserdampf nach 1. Fickschem Diffusionsgesetz
g_w	molare Blattleitfähigkeit für Wasserdampf
P	Luftdruck
R	molare Gaskonstante
T	Blatttemperatur

Die Leitfähigkeit für Wasser g_W lässt sich mittels eines Proportionalitätsfaktors – ermittelt aus den Diffusionskoeffizienten für Wasserdampf D_{H_2O} und Kohlendioxid D_{CO_2} – in die Leitfähigkeit (g_C) für CO_2 umrechnen.

$$g_C = \frac{D_{CO_2}}{D_{H_2O}} \cdot g_W = 0{,}624 \cdot g_W$$

g_C	Leitfähigkeit für CO_2
D_{H_2O}	Diffusionskoeffizient für Wasserdampf ($2{,}42\ 10^{-5}\ m^2\ s^{-1}$ bei 20 °C)
D_{CO_2}	Diffusionskoeffizient für CO_2 ($1{,}51\ 10^{-5}\ m^2\ s^{-1}$ bei 20 °C)

(Für Details der grundlegenden Gesetzmäßigkeiten siehe z.B. WILLERT *et al.* 1995)

Jeder einzelne Messwert der Diffusionswiderstände der Cupuaçu-Pflanzen wurde mittels der genannten Beziehungen in die entsprechenden Blattleitfähigkeiten umgerechnet. Damit wird die Grundlage für die Berechnung der Transpiration und für eine Abschätzung der potenziellen stomatären Limitation der Photosynthese geschaffen.

3.3.7 Transpirationsraten

Aus den Daten der molaren Blattleitfähigkeit für Wasserdampf g_w und der Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft $\Delta w_{B\text{-}L}$ wurden die Transpirationsraten J_{H_2O} der untersuchten Cupuaçu-Bäume errechnet.

$$J_{H_2O} = g_W \cdot \Delta w_{B-L}\left[mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}\right]$$

J_{H_2O}:	Transpirationsraten
$\Delta w_{B\text{-}L}$:	Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft

Bei der Kalkulation der Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft $\Delta w_{B\text{-}L}$ wurde davon ausgegangen, dass der Dampfdruck in den Interzellularen e_B gesättigt ist, d.h. e_B ist gleich

dem Sättigungsdampfdruck der Luft bei der gemessenen Blatttemperatur. Der aktuelle Dampfdruck der Luft e_L wurde den Messungen mit dem ASSMANN-Psychrometer entnommen.

$$\Delta w_{B-L} = \frac{e_B - e_L}{P}$$

e_B: Dampfdruck in den Interzellularen
e_L: Dampfdruck der Luft

Für die Berechnung des täglichen Wasserbedarfs einer Pflanze wurden die Transpirationswerte der Einheit mol m^{-2} s^{-1} in stündlichen Intervallen gemittelt und auf die Bezugsgröße "Stunde" gebracht (mol m^{-2} h^{-1}). Die Summe der stündlichen Mittelwerte der Transpiration im Verlauf eines Tagesgangs stellt den Transpirationsbedarf dieses Tages in der Einheit mol m^{-2} Tag^{-1} dar. Die Umrechnung in Gewichtseinheiten erfolgte über das Molekulargewicht von Wasser (18 g mol^{-1}).

3.3.8 Kalkulationen der stomatären Limitation der CO_2-Assimilation

In welchem Maße stomatäre Widerstände die Photosynthese limitieren, lässt sich anhand der CO_2-Abhängigkeit der Assimilationsrate bestimmen. Experimentell lässt sich die Beziehung zwischen interzellulärem CO_2-Partialdruck und Assimilationsrate, CO_2-Bedarfsfunktion genannt, durch Gaswechselmessungen bei variierendem CO_2-Gehalt der Umgebungsluft bestimmen, wobei der aktuelle interzelluläre CO_2-Partialdruck sich nach PENMAN & SCHOFIELD (1951) und COWAN (1977) errechnen lässt durch:

$$p_i = p_a - A / g_{C(m)}$$

p_i: interzellulärer CO_2-Partialdruck
p_a: CO_2-Partialdruck der Umgebungsluft
A: Assimilationsrate
$g_{C(m)}$: Blattleitfähigkeit für CO_2 bei maximaler Öffnungsweite der Stomata)

Bei graphischer Darstellung ergibt sich eine charakteristische Sättigungskurve der CO_2-Abhängigkeit der Assimilationsrate. Der Einfluss verminderter Blattleitfähigkeit auf die potenzielle Fixierungsrate A lässt sich ermitteln, indem die genannte Gleichung – nach Ersetzen der maximalen Blattleitfähigkeit durch die aktuelle Blattleitfähigkeit – nach A aufgelöst wird:

$$A = -g_C p_i + g_C p_a$$

Diese Gleichung hat eine Nullstelle bei $p_i = p_a$ und einen Ordinatenschnittpunkt bei $A = g_C p_a$. Somit ist die Blattleitfähigkeit $-g_C$ als Steigung dieser linearen Funktion definiert. Der Schnittpunkt dieser CO_2-Versorgungsfunktion genannten Geraden mit der CO_2-Bedarfsfunktion markiert den Operationsbereich der Assimilation (FARQUHAR & SHARKEY 1982). D.h. anhand von Messwerten der Leitfähigkeit für CO_2 lässt sich ermitteln, in welchem Maße der Operationsbereich der CO_2-Fixierung durch verminderte Porositäten der Spaltöffnungen eingeengt wurde. Voraussetzung für solche Ermittlungen ist, dass die CO_2-Abhängigkeit der Photosynthese, also die Bedarfsfunktion beschrieben ist.

Liegen keine Messdaten der CO_2-Abhängigkeit der Photosynthese einer bestimmten Pflanze vor, so lassen sich CO_2-Bedarfsfunktionen in guter Näherung anhand des Carboxylierungspotenzials und der Elektronentransportrate erstellen. Dies hat folgenden Hintergrund:

Die experimentell ermittelten CO_2-Bedarfsfunktionen zahlreicher höherer C3-Pflanzen weisen einen weitgehend identischen Verlauf auf: Nach einem starken Anstieg der Assimilationsrate ausgehend vom CO_2-Kompensationspunkt wird bei höheren CO_2-Partialdrücken – zumeist im Bereich zwischen 100 und 250 µbar/bar - ein plötzliches Abflachen der CO_2-Bedarfsfunktion beobachtet. Dieser „Knick“ ist darauf zurückzuführen, dass ab diesem Punkt die Carboxylierungsrate nicht mehr durch CO_2 limitiert wird, sondern durch die Kapazität, mit der Ribulose-1,5-Bisphosphat (RuBP) regeneriert werden kann. Diese Kapazität ist u.a. abhängig vom lichtgetriebenen Elektronentransport. (Die geringfügige Zunahme der Assimilationsraten bei weiter steigendem CO_2-Partialdruck ist auf die abnehmende Oxygenierungsrate der Ribulose-Bisphosphat–Carboxylase/Oxygenase (EC 4.1.1.39, RuBisCO) zurückzuführen.) Folglich lässt sich die CO_2-Bedarfsfunktion unterteilen a) in einen anfänglichen Bereich, in dem die Assimilation durch das Carboxylierungspotenzial ($A_{\{c\}}$) limitiert wird, und b) in einen abflachenden Bereich, in dem die Assimilation durch die Elektronentransportrate ($A_{\{j\}}$) limitiert wird.

Auf der Grundlage bekannter biochemischer Charakteristika der RuBisCO und des Bedarfs an $NADPH+H^+$ und ATP für die CO_2-Fixierung entwickelten FARQUHAR & VON CAEMMERER (1982) ein Modell der Photosynthese von C3-Pflanzen, dessen speciesübergreifende Tauglichkeit als erwiesen gilt (vgl. LAMBERS *et al.* 1998). Nach diesem Modell wird die CO_2 limitierte und RuBP saturierte Rate der Assimilation ($A_{\{c\}}$) kalkuliert als:

$$A_{\{c\}} = \frac{V_{c\max} \cdot (p_i - \Gamma^*)}{p_i + K_m} - R_{day}$$

Die RuBP limitierte Assimilationsrate ($A_{\{j\}}$), in der die Regeneration der CO_2-Akzeptormoleküle durch die Bereitstellung von $NADPH+H^+$ und ATP aus dem Elektronentransport den Engpass der Carboxylierung darstellt, wird errechnet durch:

$$A_{\{j\}} = \frac{J \cdot (p_i - \Gamma^*)}{4 \cdot (p_i + 2 \cdot \Gamma^*)} - R_{day}$$

A	Assimilationsrate [mol m^{-2} s^{-1}]
V_{cmax}	Carboxylierungsrate bei CO_2-Sättigung [mol m^{-2} s^{-1}]
p_i	interzellulärer CO_2-Partialdruck [ppm oder µbar bar^{-1}]
Γ^*	Photorespiratorischer CO_2-Kompensationspunkt (in Abwesenheit von Dunkelatmung[5]) [µbar bar^{-1}]
K_m	MICHAELIS-MENTEN Konstante der effektiven Carboxylierung der RuBisCO (unter Berücksichtigung der kompetitiven Inhibition durch Sauerstoff [6]) [µbar bar^{-1}]
J	Elektronentransportrate [mol m^{-2} s^{-1}]
R_{day}	Dunkelatmung während der Photosynthese [mol m^{-2} s^{-1}]

[5] Der photorespiratorische Kompensationspunkt ist abhängig von der Substratspezifität der RuBisCO für Kohlendioxid und für Sauerstoff sowie von der Sauerstoffkonzentration.
[6] $K_m = K_{mCO2} (1 + p_{O2} K_{mO2}^{-1})$

Die Literaturangaben zu den enzymatischen Charakteristika der RuBisCO unterscheiden sich zwischen verschiedenen C3-Species nur sehr geringfügig (vgl. LAMBERS *et al.* 1998, JONES 1992). Die Michaelis-Menten-Konstanten der Carboxylierung und der Oxygenierung werden mit Partialdrücken von 0,3 mbar bar^{-1} CO_2 bzw. 161 mbar bar^{-1} O_2 bei 25°C angegeben. Für den photorespirativen Kompensationspunkt wird von Werten zwischen 35 und 50 µbar bar^{-1} CO_2 berichtet (bei einer O_2-Konzentration der Umgebungsluft von 21%). Die Dunkelatmung R_{day} wird charakterisiert durch eine lineare Abhängigkeit von der maximalen Carboxylierungsrate, die mit der Beziehung $R_{day} = 0{,}011\ V_{cmax}$ wiedergegeben wird. Die Literaturwerte für V_{cmax} variieren am stärksten von allen RuBisCO-Charakteristika und liegen zwischen 50 und 100 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} . Die maximale Elektronentransportrate J_{max} ist wie V_{cmax} stärker temperaturabhängig als die übrigen enzymatischen Parameter. Sie liegt bei 25 °C zwischen 140 und 160 µmol m^{-2} s^{-1} .

In Ermangelung von Messdaten zur CO_2-Abhängigkeit der Assimilation von Cupuaçu-Pflanzen wurden anhand des Photosynthesemodells von FARQUHAR & VON CAEMMERER (1982) CO_2-Bedarfsfunktionen erstellt. Als Werte für die einzelnen Parameter, anhand derer sich die Carboxylierungsleistungen bei variierenden CO_2-Konzentrationen errechneten, wurden die Angaben von FARQUHAR & WONG (1984) übernommen, mit denen sie ein allgemeines Modell für die Chloroplastenfunktion in Blättern von C3-Pflanzen beschrieben.

Parameter zur Schätzung der Carboxylierungsleistung von Cupuaçu-Pflanzen bei variierenden CO_2-Konzentrationen, auf der Grundlage des Modells von FARQUHAR & WONG (1984) für die Beschreibung der Chloroplastenfunktion in Blättern von C3-Pflanzen:

$$K_{mCO_2} = 0{,}3\ mbar \cdot bar^{-1}$$
$$K_{mO_2} = 161\ mbar \cdot bar^{-1}$$
$$p_{O_2} = 210\ mbar \cdot bar^{-1}$$
$$K_m = K_{mCO_2} \cdot (1 + p_{O_2} \cdot K_{mO_2}^{-1})$$
$$\Gamma^* = 41\ \mu bar \cdot bar^{-1}$$
$$R_{day} = 0{,}011 \cdot V_{C\max}$$
$$V_{C\max} = 100\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}\ bzw.\ 50\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$$
$$J = 140\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}\ bzw.\ 70\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$$

FARQUHAR & WONG (1984) geben für die maximalen Carboxylierungsrate V_{Cmax} 100 µmol m^{-2} s^{-1} an. Die hier dargestellten Berechnungen wurden zusätzlich mit einem um die Hälfte reduzierten Wert von V_{Cmax} durchgeführt, um einen Vertrauensbereich zu erzeugen, innerhalb dessen die tatsächliche CO_2-Abhängigkeit der Carboxylierung von Cupuaçu-Pflanzen mit großer Wahrscheinlichkeit liegt.

4 Ergebnisse

4.1 Das Makroklima

Bei der Beschreibung von Standortbedingungen stehen klimatische Faktoren als wesentliche Einflussgrößen für die pflanzliche Entwicklung im Vordergrund. Das bodennahe Klima wird in Abhängigkeit von den Strukturen und physiologischen Leistungen eines Pflanzenbestandes in unterschiedlichem Maße modifiziert, wodurch das auf die Einzelpflanze einwirkende Mikroklima sich mehr oder weniger stark vom Makroklima unterscheiden kann. Um die mögliche Relevanz klimatischer Extreme unter dem Gesichtspunkt unterschiedlicher Bestandesstrukturen für die Befunde des Feldexperimentes betrachten zu können, ist eine Beschreibung des regionalen Klimas notwendig.

In Zentral-Amazonien herrscht, wie im Methodenteil bereits beschrieben, ein feucht-tropisches äquatoriales Kontinentalklima, das wegen geringer Reliefeinflüsse großräumig sehr homogen ist. Im Jahresverlauf ist eine regenreiche von einer regenärmeren Zeit unterscheidbar. Im Mittel der Klimadaten, welche im Zeitraum von 1972 bis 1997 auf der Versuchsstation EMBRAPA in der Nähe der Experimentalfläche erhoben wurden, erstreckt sich die regenreiche Zeit etwa von November bis Mai mit durchschnittlichen monatlichen Niederschlägen zwischen 180 und 310 mm. In diesen Monaten liegt die über die Jahre gemittelte relative Luftfeuchte zwischen 84 und 90%. In der regenärmeren Zeit von Juni bis Oktober wurde für die Jahre 1972 bis 1997 ein Durchschnitt der monatlichen Niederschlagsmengen zwischen 100 und 160 mm errechnet bei relativen Luftfeuchten um 80%. Die über die Jahre 1972 bis 1997 gemittelte maximale Tagestemperatur der Luft beträgt in der trockeneren Jahreszeit 33°C und in der Regenzeit 30°C. Die täglichen Sonnenstunden betragen in der Regenzeit durchschnittlich weniger als 4 h pro Tag, in der trockeneren Zeit über 7 h pro Tag (WAGNER S. CORREIA 1998). Die potenzielle Evapotranspiration ist in der trockeneren Jahreszeit deutlich höher als in der feuchten Jahreszeit.

Die Klimaverhältnisse einzelner Jahre weichen von diesen über den Zeitraum von 25 Jahren ermittelten Durchschnittswerten z.T. erheblich ab. Aus der Sicht der Entwicklung von Nutzpflanzen, die auf gerodeten und somit dem Makroklima unmittelbar ausgesetzten Flächen angepflanzt werden, sind auch kurze Perioden klimatischer Extreme von entscheidender Bedeutung. Trockenperioden können zu Entwicklungsdepressionen an Kulturpflanzen führen, zumal wenn es sich - wie bei *T. grandiflorum* - um native Regenwaldarten der unteren Kronenschicht handelt, an deren natürlichen Standorten Wassermangelsituationen selten sind.

Trockenperioden lassen sich bei einer Gegenüberstellung der Niederschlagsmengen und der potenziellen Evapotranspiration näherungsweise als die Bereiche erkennen, bei welchen die Niederschlagsmenge die potenzielle Evapotranspiration deutlich unterschreitet. Abb. 8 zeigt eine solche Gegenüberstellung der monatlichen Mittelwerte für den Zeitraum der Beobachtungen der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen. Es erweist sich, dass in den trockenen Monaten Juli bis September die nach THORNTHWAITE & MATHER (1955) errechnete potenzielle Evapotranspiration z.T. deutlich höhere Werte einnahm als die Niederschlagsmenge. Dies galt insbesondere für das Jahr 1997, in welchem das „El Niño“-Phänomen auftrat. Bei Messung mit PICHE-Evaporimetern

wiesen die Verdunstungsraten enorm hohe Werte auf, welche sich in der nach THORNTHWAITE & MATHER (1955) berechneten Evapotranspiration nicht in diesem Maße wiederfanden. D.h. dass die tatsächliche Evapotranspiration bei extremen Trockenheiten durch die Berechnungen nach THORNTHWAITE & MATHER (1955) wahrscheinlich unterschätzt wird. Doch selbst dessen ungeachtet ist auf der Grundlage der vorliegenden Daten davon auszugehen, dass in den regenärmeren Monaten angesichts der geringen Wasserspeicherung des Bodens Wasserdefizite auftreten konnten.

Bei der Betrachtung möglicher Wasserdefizite ist die zeitliche Verteilung der Niederschläge entscheidend. Vereinzelte trockene Tage werden keinen erheblichen Wassermangel der Pflanzen bewirken. Bleiben hingegen mehrere Tage in Folge ohne Niederschläge, kann die stetig sich verringernde Wasserverfügbarkeit zu einem limitierenden Faktor der pflanzlichen Entwicklung werden. Dies gilt auch, wenn während längerer Trockenphasen vereinzelt geringfügige Niederschläge fallen, deren Mengen unter denen der Evapotranspiration liegen.

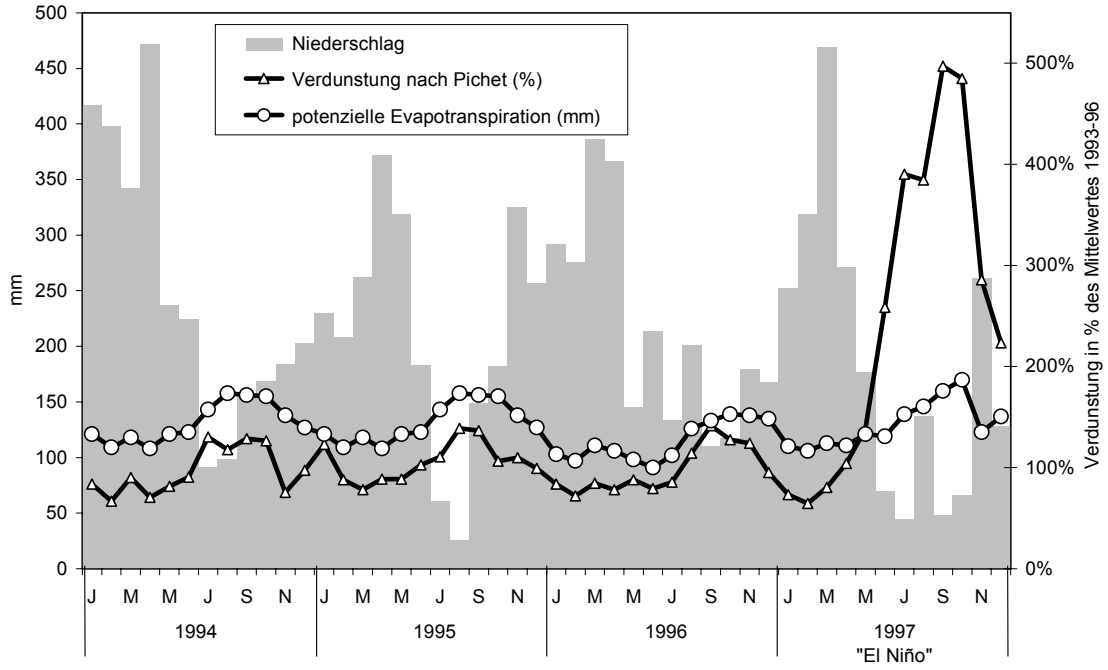


Abb. 8: Klima auf der Versuchsstation EMBRAPA Amazônia Ocidental bei Manaus 1994-97

Monatliche Niederschlagsmengen, potenzielle Evapotranspiration (berechnet nach THORNTHWAITE & MATHER 1955) und Verdunstung gemessen nach PICHE (in Prozent des Mittelwertes des Zeitraumes 1993-96). Datenquelle: Klimastation der EMBRAPA Amazôna Ocidental, Manaus.

Anhand der auf dem Gelände der EMBRAPA erhobenen Klimadaten wurde analysiert, während wievieler Tage eines Monats keine Niederschläge zu verzeichnen waren. Für die Bestimmung der Dauer von Trockenperioden wurden auch solche Tage als „trocken“ berücksichtigt, an denen nur geringe Niederschlagsmengen (weniger als 2 mm pro Tag) gemessen wurden. Abb. 9 stellt die Ergebnisse dieser Auswertung für den Zeitraum 1993 bis 1998 zusammen. Dargestellt ist die monatliche Anzahl trockener Tage, wobei zwischen Trockenperioden verschiedener Dauer unterschieden wird (gestapelte Säulen). Zugleich ist die Anzahl an faktisch niederschlagsfreien Tagen (0 mm pro Tag) als Kreissymbol vermerkt. Aus dieser Darstellung lässt sich ersehen, dass in jedem Monat der betrachteten 6 Jahre zahlreiche trockene Tage zu verzeichnen waren - in einigen der Monate während der Trockenzeiten waren es über 25 trockene Tage. Es wird auch deutlich, dass Trockenperioden von 6 bis 9 Tagen Länge in den Monaten von Juli bis Oktober die Regel waren. Auch Trockenphasen von mehr als 10 Tagen stellten keine Ausnahme dar. Besonders ausgedehnt waren ununterbrochene Trockenphasen von mehreren Wochen Dauer im Jahr 1997, in welchem das „El Niño“-Phänomen auftrat. Die Niederschlagsmengen, die während dieser Zeit zwischen 50 und 100 mm pro Monat betrugen, verteilten sich auf nur wenige Tage.

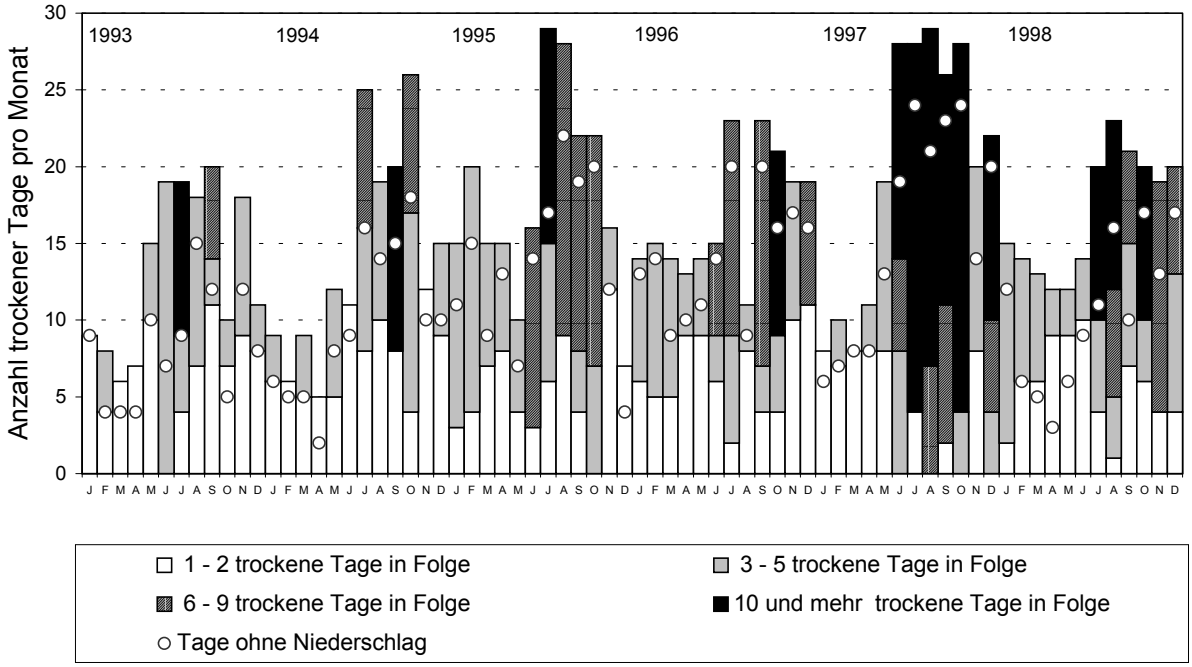


Abb. 9: Anzahl trockener Tage in den einzelnen Monaten der Jahre 1993 bis 1998

Dargestellt ist die monatliche Anzahl trockener Tage, wobei zwischen Trockenperioden verschiedener Dauer unterschieden wird. Für die Bestimmung der Dauer von Trockenperioden wurden auch solche Tage als „trocken“ berücksichtigt, an denen sehr geringe Niederschlagsmengen verzeichnet wurden (im Mittel 1,0 ± 0,67 mm pro Tag). Die Anzahl an faktisch niederschlagsfreien Tagen ist als Kreissymbol dargestellt. Für die Darstellung wurden Daten der Klimastation der EMBRAPA Amazôna Ocidental, Manaus, analysiert.

4.2 Entwicklung und Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen in experimentellen Kultursystemen

Die Entwicklungsdauer von der bestäubten Blüte zur reifen Frucht betrug 5 bis 7 Monate. Anthese und Fruchtentwicklung erfolgten mehrheitlich in der regenärmeren Jahreszeit (Mai bis September). Während der regenreicheren Zeit von Dezember bis Mai reiften die Früchte ab (vgl. Abb. 11). Dieser jahreszeitliche Rhythmus der Fruchtentwicklung war nicht strikt einheitlich, so dass zu jedem Zeitpunkt eines Jahres vereinzelt Individuen mit Blüten und/oder Früchten verschiedener Entwicklungsstadien anzutreffen waren.

Anders als bei der nahe verwandten Species *T. cacao*, bei der reife Früchte an der Pflanze verbleiben, fallen Cupuaçu-Früchte im reifen Zustand von der Mutterpflanze ab. Die Abreife von Cupuaçu-Früchten ist nicht von augenscheinlichen Veränderungen begleitet, so dass die Ernte durch Auflesen der abgefallenen Früchte erfolgt. Bei den Sammelkampagnen, die während der Erntephasen zweimal pro Woche durchgeführt wurden, wurde dokumentiert, von welchem Individuum die einzelnen Früchte stammten. Während der Monate Januar bis Mai des Jahres 1996, d.h. nach ca. 3 Jahren konnten von 46% der Individuen die ersten reifen Früchte seit Beginn der Kultur geerntet werden (Abb. 11).

4.2.1 Parameter für die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen nach 3 Jahren

Nach drei Jahren hatten die Cupuaçu-Pflanzen eine durchschnittliche Höhe von 1,7 m erreicht. Wie die Spannbreite zwischen dem Maximum von 3,5 m und dem Minimum von 0,5 m Höhe verdeutlicht, war dabei eine enorme Streuung des Längenwachstums festzustellen. Die Heterogenität hinsichtlich des vegetativen Entwicklungsstandes spiegelte sich auch im Stammdurchmesser wieder, der bei gut entwickelten Pflanzen – gemessen unmittelbar unterhalb der ersten Verzweigung - 80 mm erreichen konnte, während bei einigen Individuen der Durchmesser der Hauptachse unter 10 mm lag. Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen waren deutlich miteinander korreliert (Abb. 10), so dass beide Parameter den vegetativen Entwicklungsstand der dreijährigen Cupuaçu-Pflanzen gleichermaßen dokumentieren.

Entwicklung von Blüten und Früchten

Bei der Bonitur der generativen Organe der dreijährigen Pflanzen in der Zeit von September bis Oktober 1995 waren 47,3% der Individuen noch im juvenilen Zustand (d.h. ohne Blüten oder Früchte). Bei 18,1% der Pflanzen waren bereits Fruchtansätze zu verzeichnen, während bei 34,6% ausschließlich Blüten oder Blütenknospen festgestellt wurden.

In der darauffolgenden ersten Erntephase (Januar bis Mai 1996) wurden von 46% der Individuen Früchte geerntet, während 54% ohne Früchte blieben. Von dem überwiegenden Anteil der fruchtenden Individuen wurden nur bis zu fünf Früchte pro Pflanze geerntet. Lediglich an 10% der Individuen hatten sich bereits mehr als 10 Früchte bis zur Reife entwickelt. Vereinzelt wurden

Pflanzen angetroffen, die mehr als 20 bis zu maximal 31 Früchte hervorbrachten. Also zeigte sich eine starke Heterogenität der Cupuaçu-Pflanzen auch hinsichtlich der Fruchtentwicklung.

Nach 4 und 5 Jahren (1997 und 1998) befanden sich 68% bzw. 87% der Pflanzen im reproduktiven Entwicklungsstadium. Zugleich nahm die durchschnittliche Fruchtproduktion von 4 Früchten pro Baum im Jahr 1997 auf mehr als 7 Früchte pro Baum im Jahr 1998 zu. Dabei streute die Fruchtproduktion zwischen den Extremwerten von keiner Frucht bis zu 51 Früchten pro Pflanze. Abb. 12 vermittelt die Heterogenität der Fruchtproduktion in den drei Erntejahren.

Zusammenhang zwischen vegetativen und generativen Entwicklungsmerkmalen

Zusammenhänge zwischen dem vegetativen Entwicklungszustand einer Pflanze und der Entwicklung generativer Organe bestehen in a) qualitativer und b) quantitativer Hinsicht: a) Der Übergang vom juvenilen ins adulte Stadium einer Pflanze erfolgt erst bei ausreichender vegetativer Entwicklung. b) Im adulten Zustand ist die Menge bis zur Reife entwickelter Früchte von den Assimilations- und Transportleistungen der vegetativen Pflanzenorgane sowie von der „sink"-Leistung der generativen Organe abhängig.

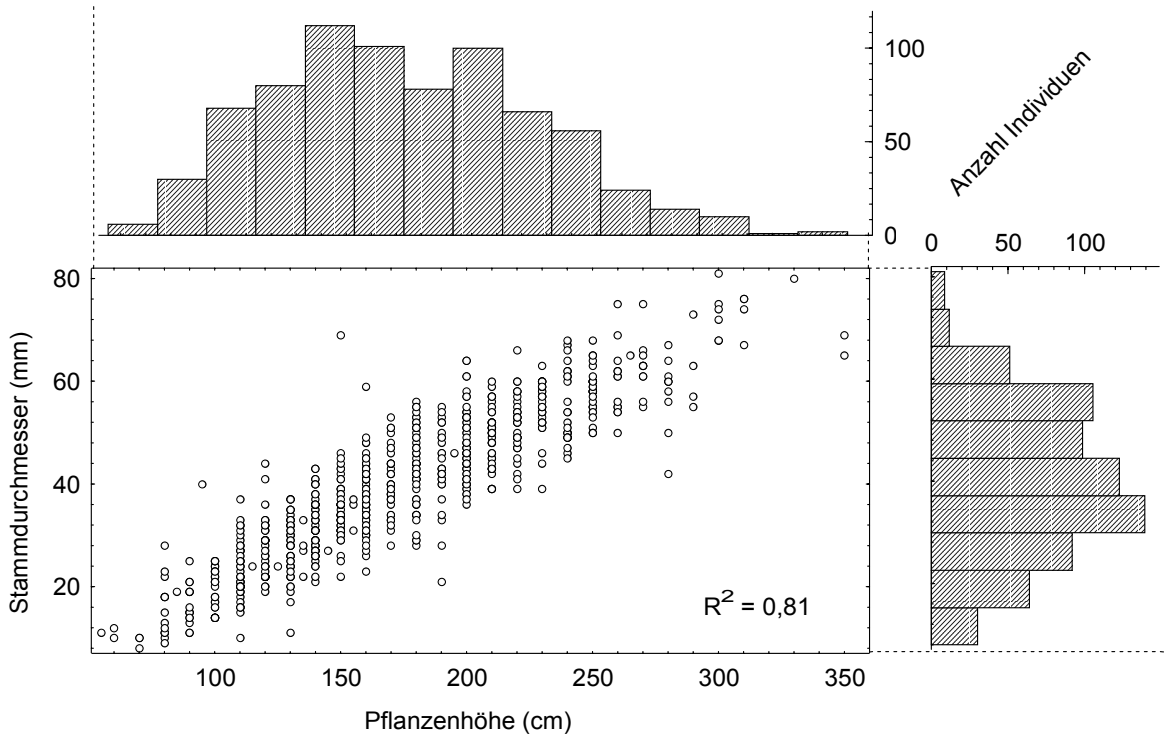


Abb. 10: Pflanzenhöhe und Stammdurchmesser von dreijährigen Cupuaçu-Pflanzen.

Darstellung der Häufigkeitsverteilungen sowie der Korrelation für diese Parameter der Grundgesamtheit von 750 Cupuaçu-Pflanzen.

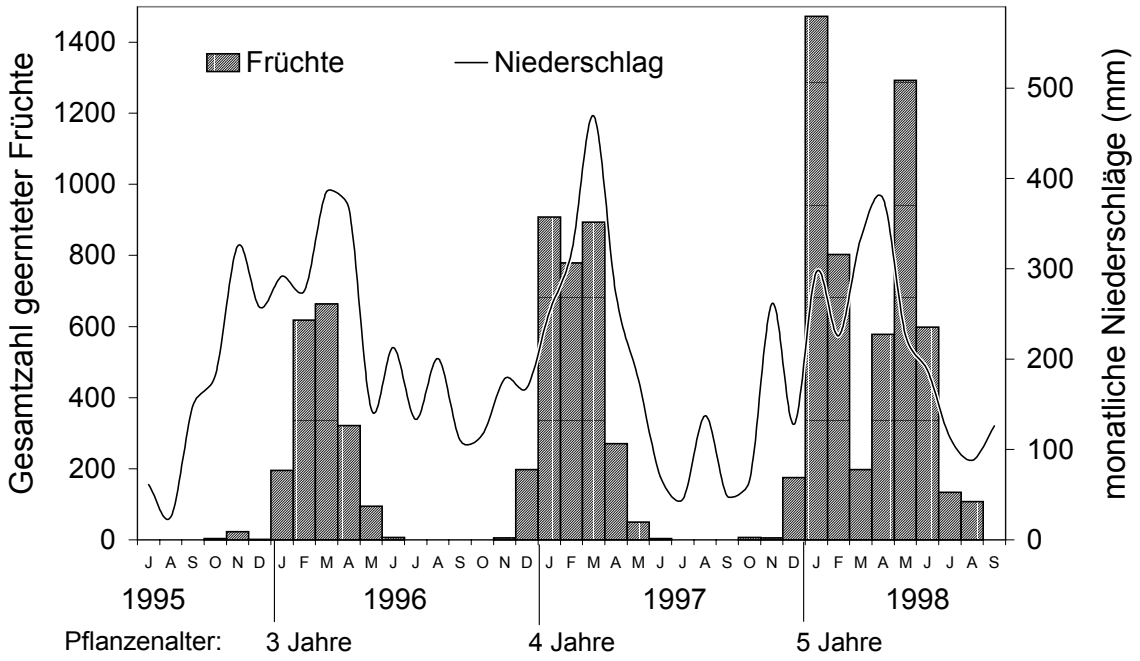


Abb. 11: Entwicklungsbedingte Zunahme und jahreszeitlicher Rhythmus der Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen.

Dargestellt ist die Gesamtzahl der von den 750 Pflanzen pro Monat geernteten Früchte sowie die monatlichen Mittelwerte der Niederschläge. Die erste Fruchtproduktion erfolgte 1996, d.h nach 3 Jahren.

Hinsichtlich dieser Zusammenhänge ergeben sich folgende Fragen für die untersuchten Cupuaçu-Pflanzen: 1. Wird von allen Individuen ein mehr oder minder einheitlicher vegetativer Entwicklungsstand erreicht, bevor die Fruchtproduktion einsetzt? 2. Gibt es Individuen, die vor Erreichen eines solchen Entwicklungszustandes bereits Früchte bis zur Reife entwickelten? Im letzteren Falle ist zu überprüfen, ob in erster Linie endogene Faktoren für die frühe Reifeentwicklung verantwortlich sind, oder ob ein frühes Eintreten in die adulte Phase sich mit Standortbedingungen korrelieren lässt.

In Abb. 13 wurde die Fruchtproduktion der 750 Cupuaçu-Pflanzen als Maß für die generative Entwicklung gegen deren Stammdurchmesser als Maß für die vegetative Entwicklung aufgetragen. Ab einem Stammdurchmesser zwischen 40 mm und 50 mm setzt bei der überwiegenden Mehrheit der Pflanzen die Fruchtproduktion ein, welche dann mit wachsendem Stammdurchmesser progressiv zunimmt. Zahlreiche Individuen entwickelten Früchte schon bei weit geringeren Stammdurchmessern, die in der Abb. 13 gemäß statistischen Verteilungsparametern als „Ausreißer“ dargestellt sind. Somit wird bei der Analyse der Standortvariablen u.a. die Frage zu behandeln sein, ob die relativ zum vegetativen Entwicklungsstand frühe Blüte- und Fruchtreife dieser Pflanzen einen Zusammenhang mit Standortbedingungen erkennen lässt.

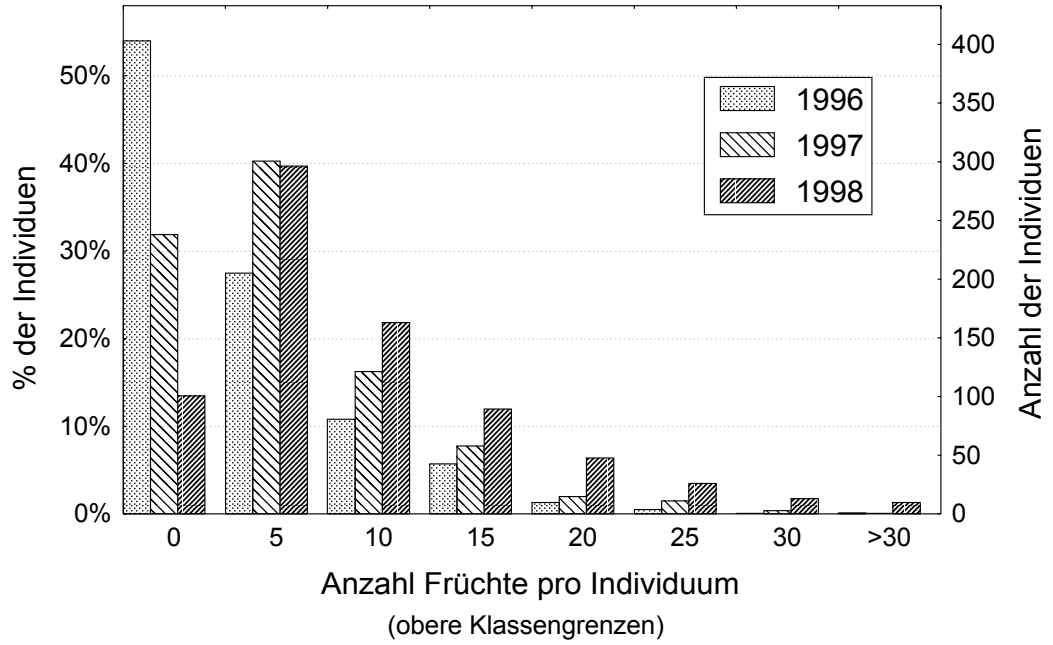


Abb. 12: Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen nach 3, 4 und 5 Jahren (Häufigkeitsverteilung der Produktivitätsklassen in den Jahren 1996, 1997 und 1998).

Dargestellt sind die Anteile der 750 Pflanzen, die in den genannten Jahren keine Frucht, 1 bis 5 Früchte, 6 bis 10 Früchte, 11 bis 15 Früchte etc. bis zur Reife entwickelten.

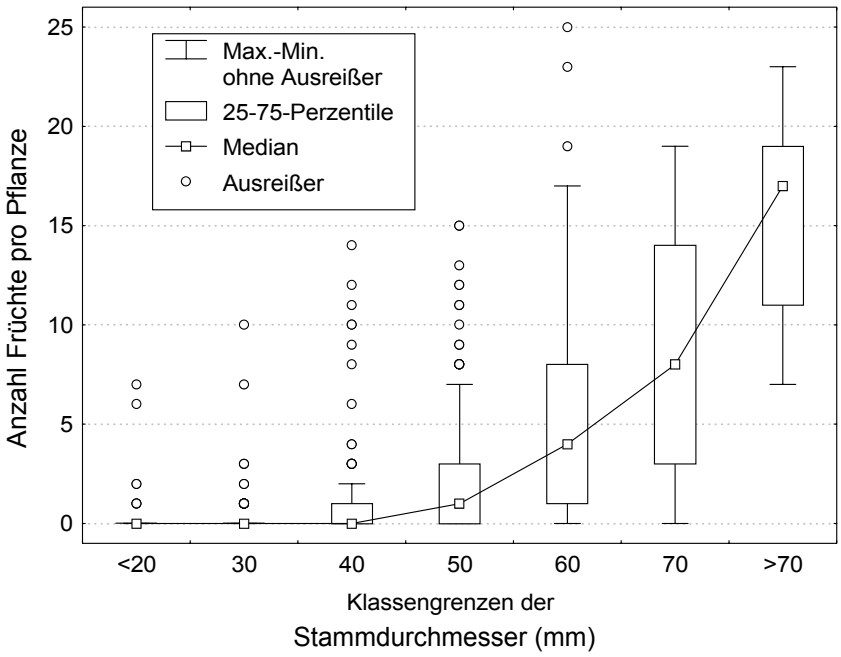


Abb. 13: Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion bei dreijährigen Cupuaçu-Pflanzen

Für die Gesamtheit der 750 Pflanzen wurde die Anzahl im Jahr 1996 an einem Individuum abgereiften Früchte gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervalle klassifiziert, die Skalen der Abszisse entsprechen den oberen Klassengrenzen in mm. Darstellung der Mediane, der 25-75-Perzentile und der Ausreißer.

In den Kapiteln 4.2.2 bis 4.2.5 wird der Frage nachgegangen, in welchem Maße die beobachteten Streuungen der Entwicklung und Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen durch Standortfaktoren erklärbar sind, die variiert sind durch:

- die unterschiedlichen Pflanzsysteme (Kap. 4.2.2 und 4.2.5);
- den mikroklimatischen Gradienten zum angrenzenden Wald (Kap. 4.2.3);
- die Intensität der Vornutzung des Bodens (Kap. 4.2.4.1);
- die Düngestufen (Kap. 4.2.4.2);
- die Anzucht der Sämlinge mit und ohne Beimpfung des Substrates mit Mykorrhizasporen (Kap. 4.2.4.3);
- die Geländeneigung des Standortes der Einzelpflanzen (Kap. 4.2.4.4).

4.2.2 Vier Kultursysteme im Vergleich

In der vorliegenden Arbeit werden – wie bereits erläutert – vier exemplarische Agroforstsysteme mit *T. grandiflorum* als wichtigster wirtschaftlicher Komponente untersucht. Es stellt sich zunächst die Frage, durch welche strukturellen Eigenschaften sich diese Kultursysteme im Laufe ihrer Entwicklung voneinander unterscheiden. Im Anschluss daran wird analysiert, ob zwischen den Systemen signifikante Unterschiede in der Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen festzustellen sind.

4.2.2.1 Strukturelle Charakteristika der Pflanzenbestände der vier Kultursysteme

Die Kultursysteme unterschieden sich in ihrer Anlage hinsichtlich Artenzusammensetzung und Pflanzabständen, was beides zur Entwicklung verschiedener Bestandesstrukturen führte. Die wichtigsten strukturellen Charakteristika der Kultur-Systeme im Laufe ihrer Entwicklung werden im Folgenden zusammengestellt. Die Beschreibungen der einzelnen Kultursysteme basieren auf eigenen Messungen und Beobachtungen, auf Auswertungen von Fotografien sowie auf Analysen der Daten aus den Jahresberichten von 1993 bis 1998 des SHIFT-Projektes ENV 23 „Rekultivierung degradierter Monokulturflächen in Zentral-Amazonien“. In den graphischen Darstellungen der Kultursysteme werden die Strukturveränderungen der jeweiligen Pflanzenbestände veranschaulicht. Es handelt sich um Darstellungen von Ausschnitten idealisierter Parzellen, wobei eine einheitlich durchschnittliche Entwicklung der einzelnen Nutzpflanzen vorausgesetzt wurde. Die Abmessungen der skizzierten Pflanzen sind als Orientierung zu verstehen. Systembedingte Unterschiede hinsichtlich des Wachstums einzelner Nutzpflanzen werden durch die Darstellung nicht wiedergegeben.

Mischkultur: System 1

Während der Initialphase war diese Kultur von dem schnell wachsenden Melonenbaum (*Carica papaya*) dominiert, dessen Pflanzreihen diejenigen der übrigen Kulturpflanzen in 2,5 m Abstand beidseitig flankierten. Nach einem Jahr war der Melonenbaum bereits produktiv und erreichte als „baumförmiges Kraut“ eine Höhe von 2 bis 3 m. Die Papaya-Pflanzen überragten mit ihren schirmförmigen Kronen von ca. 1,5 bis 2 m Durchmesser die anderen Kulturpflanzen des Systems bis ins dritte Jahr (1995) mit bis zu 4 m Höhe. Wie bei der Kultur von *C. papaya* üblich, wurden im vierten Jahr (im Laufe des Jahres 1996) die Pflanzen gefällt - aufgrund der verringerten Produktion, des enormen Längenwachstums und der dadurch bedingten schlechteren Erntebedingungen sowie geringeren Standfestigkeit der Pflanzen.

Durch den Wegfall von *C. papaya* wurde die Pfirsichpalme (*Bactris gasipaes*) zur nächst benachbarten Nutzpflanze der Cupuaçu-Pflanzen. Die Pflanzreihen von *B. gasipaes* standen beidseitig in 5 m Entfernung zu den Cupuaçu-Reihen. Ab 1995 erfuhren die Pfirsichpalmen einen enormen Höhenzuwachs, der sie von da an zu den höchsten Pflanzen des Systems 1 werden ließ.

Die Pfirsichpalmen hatten zu dieser Zeit, also im vierten Jahr ihrer Entwicklung, Höhen von ca. 6 bis 8 m erreicht und prägten mit ihren dichten Pflanzreihen das Erscheinungsbild der Parzellen

des Systems 1. Ab 1995 wurden die den Cupuaçu-Reihen links benachbarten (also nordwestlichen) Palmen-Reihen für die Ernte der Vegetationskegel zur Herstellung von Palmito gefällt. Aus einem der bis zu fünf basalen Adventivsprosse einer gefällten Pflanze regenerierten sich innerhalb von ca. 1½ Jahren wieder erntefähige „Palmito-Palmen" von ca. 4 bis 6 m Höhe. Die für die Fruchtproduktion genutzten Pfirsichpalmen („Frucht-Palme" auf der südöstlichen Seite der Cupuaçu-Reihen) überschritten ab 1997 Höhen von 10 m.

Wie in allen anderen Kulturystemen entwickelten sich auch in System 1 die Cupuaçu-Pflanzen in den ersten 2 Jahren im Vergleich zu den anderen Nutzpflanzenarten relativ langsam. So wurde nach dieser Zeit bei Cupuaçu der geringste Zuwachs an Biomasse verzeichnet (Biomassen einzelner Individuen nach 2 Jahren in Trockengewichten: *T. grandiflorum* 200 g; *B. gasipaes* 600 g, *B. orellana* 2500 g und *Schizolobium amazonicum* 8000 g; Werte aus SCHMIDT 1996). Ab dem dritten Jahr der Entwicklung (1995) konnte eine deutliche Erstarkung der Cupuaçu-Bäume beobachtet werden. Etwa im vierten Jahr (also im Jahr 1996) erreichten die nun 2 m bis maximal 4 m hohen Cupuaçu-Bäume einen Kronendurchmesser von 2 bis 3 m. Ab ca. 1998 reichten deren Kronen an die Projektionsfläche der Kronen der für die Fruchtproduktion genutzten Pfirsich-palmen. Zur Seite der „Palmito-Palmen" und innerhalb der Cupuaçu-Reihen waren die Kronen-bereiche hingegen mehrere Meter voneinander entfernt.

In den ersten drei bis vier Jahren (bis Ende 1996) stellte die Mischkultur 1 das System mit dem dichtesten Bestand an Nutzpflanzen dar. Der Deckungsgrad, berechnet als Anteil der Kronenprojektionsfläche an der Grundfläche, betrug im Jahr 1996 ca. 50% (Abb. 15). Jedoch war eine Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen durch *C. papaya* wegen der geringen Kronenausdehnung dieser Pflanzen nicht gegeben. Infolge des Wachstums der „Frucht-Palmen" begann ab ca. 1995 eine morgendliche Beschattung der Cupuaçu-Bäume, welche jedoch ob der lichten Beschaffenheit der Palmwedel von *B. gasipaes* geringfügig war. Ab dem späten Vormittag blieben die Cupuaçu-Bäume der Sonneneinstrahlung nahezu uneingeschränkt ausgesetzt. Wegen der geringeren Höhe der nordwestlich benachbarten Reihe „Palmito-Palmen" kam es auch am Nachmittag zu keiner Beschattung.

Die bodendeckende Flora in System 1 war zu jeder Zeit deutlich dominiert von der Fabacee *P. phaseoloides*, welche zwischen den Pflanzreihen dichte Bestände von bis zu 1 m Höhe bildete. Die augenscheinliche Dominanz von *P. phaseoloides* in System 1 wurde durch zwei Bonituren der Bodendecker in den Jahren 1995 und 1999 bestätigt: In beiden Erhebungen lag der Anteil an *P. phaseoloides* an der bodendeckenden Flora in System 1 bei über 90% (Abb. 14). Ab ca. 1997 war jedoch ein Rückgang der Bestandesdichte sowie der Bestandeshöhe von *P. phaseoloides* zu verzeichnen.

In jedem Kultursystem wurden die einzelnen Pflanzen einer Art mit 30% oder 100% der empfohlenen Mengen Dünger versorgt (je nach Düngevariante; siehe Material und Methoden), welcher um den Stamm der Nutzpflanzen ausgebracht wurde. Auch wenn somit die Düngung der einzelnen Pflanze einer Art in den verschiedenen Systemen identisch war, resultiert aus der hohen Pflanzdichte von *C. papaya*, dass in System 1 bis ca. 1996 im Vergleich zu den anderen Systemen

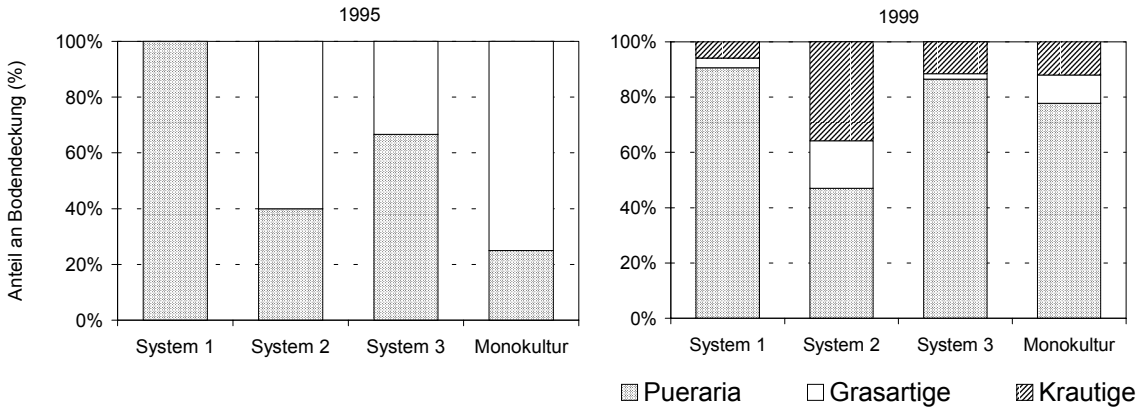


Abb. 14: Bodendeckende Flora - Prozentualer Anteil von unterschiedlichen Wuchsformen an der Bodendeckung in den Kultursystemen, bonitiert in den Jahren 1995 und 1999.

Bodendecker im Jahr 1995 laut handschriftlicher Aufzeichnungen von Dr. G. Schroth. Bei der Bonitierung im Jahr 1999 wurden auch krautige Pflanzen berücksichtigt, unter denen *Clidemia hirta* die dominierende Spezies war. Der Gesamt-Deckungsgrad lag in allen Parzellen zwischen 80% und 100%.

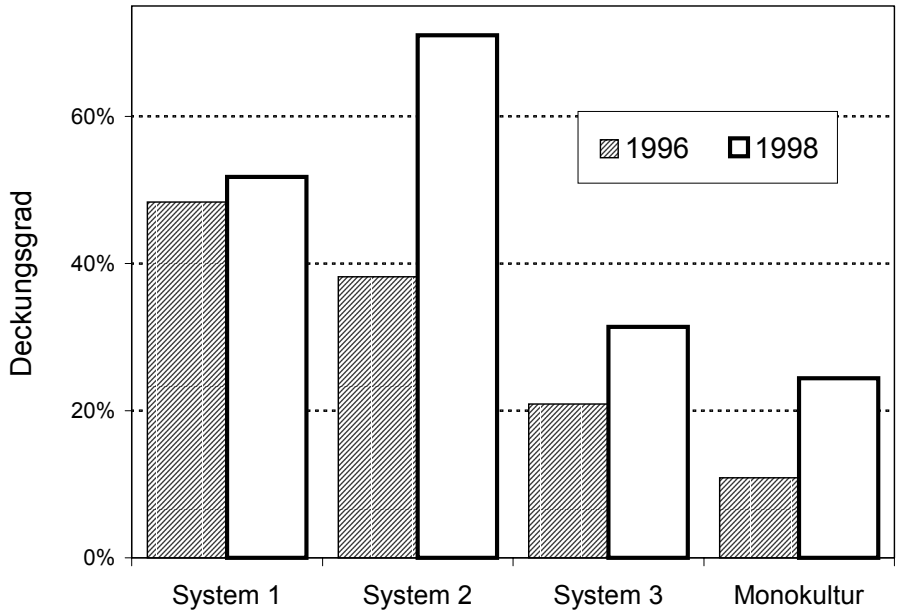


Abb. 15: Der durch die kronenbildenden Nutzpflanzen bewirkte Deckungsgrad in den Kultursystemen nach 3 Jahren (1996) und nach 5 Jahren (1998).

Dargestellt ist der Anteil der Projektionsflächen der Kronen der Nutzpflanzen an der Grundfläche repräsentativer Parzellenausschnitte der idealisierten Kultursysteme.
Der geringe Zuwachs des Deckungsgrades in System 1 ist durch den Wegfall der Papaya-Pflanzen bedingt.

höhere Düngermengen pro Flächeneinheit ausgebracht wurden. Diese Tatsache gewinnt an Bedeutung, wenn man berücksichtigt, dass dem Bodendecker *P. phaseoloides* die Funktion eines temporären Nährstoffspeichers zugesprochen werden kann: Die hohe Umsatzrate der Biomasse bei dieser Species gemeinsam mit ihrer Eigenschaft als Ausläuferpflanze führt dazu, dass die ausgebrachten Nährstoffe rasch fixiert und in horizontaler Richtung verteilt werden können. Folglich kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Cupuaçu-Pflanzen bis 1996 von den hohen Nährstoffgaben an die Papaya-Pflanzen indirekt, d.h. über die Streuproduktion von *P. phaseoloides*, profitierten.

Folgende Merkmale lassen sich als wichtige Charakteristika des Systems 1 zusammenfassen (vgl. Abb. 16):

- Die Entwicklung des Systems 1 ist in zwei Phasen zu unterteilen, nämlich in die bis 1996 währende Phase mit *C. papaya* als Nachbarpflanze in 2,5 m Entfernung und die darauffolgende Phase mit den 5 m entfernten Pfirsichpalmen als nächst benachbarte Species.
- Bis 1996 wies System 1 im Vergleich zu den anderen Systemen die höchste Pflanzdichte und mit ca. 0,5 m^2 m^{-2} den höchsten Deckungsgrad auf. Durch den Wegfall der Papaya-Pflanzen im Jahr 1996 verringerte sich der Deckungsgrad durch Nutzpflanzen erheblich.
- Im Jahr 1996 bildeten die Nutzpflanzen eine lockere Kronen-Schicht in einer Höhe von ca. 2 bis 4 m, die von den herausragenden Pflanzreihen für die Fruchtproduktion genutzter Pfirsichpalmen unterbrochen wurde. Nach Wegfall der Papaya-Pflanzen konnte wegen des großen Abstandes zwischen den Cupuaçu-Pflanzen und den Pfirsichpalmen nicht mehr von einer geschichteten Struktur des Bestandes gesprochen werden.
- Eine geringfügige, tageszeitlich sehr begrenzte Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen war ab dem dritten Jahr durch die für die Fruchtproduktion genutzten Pfirsichpalmen zu verzeichnen.
- Die bodendeckende Vegetation war dominiert von der Fabacee *P. phaseoloides* (Abb. 14), die im Vergleich zu den anderen Systemen sehr viel dichtere Bestände bis ca. 1 m Höhe ausbildete.
- Bezogen auf die Grundfläche erfuhr System 1 bis 1996 die höchsten Düngergaben.

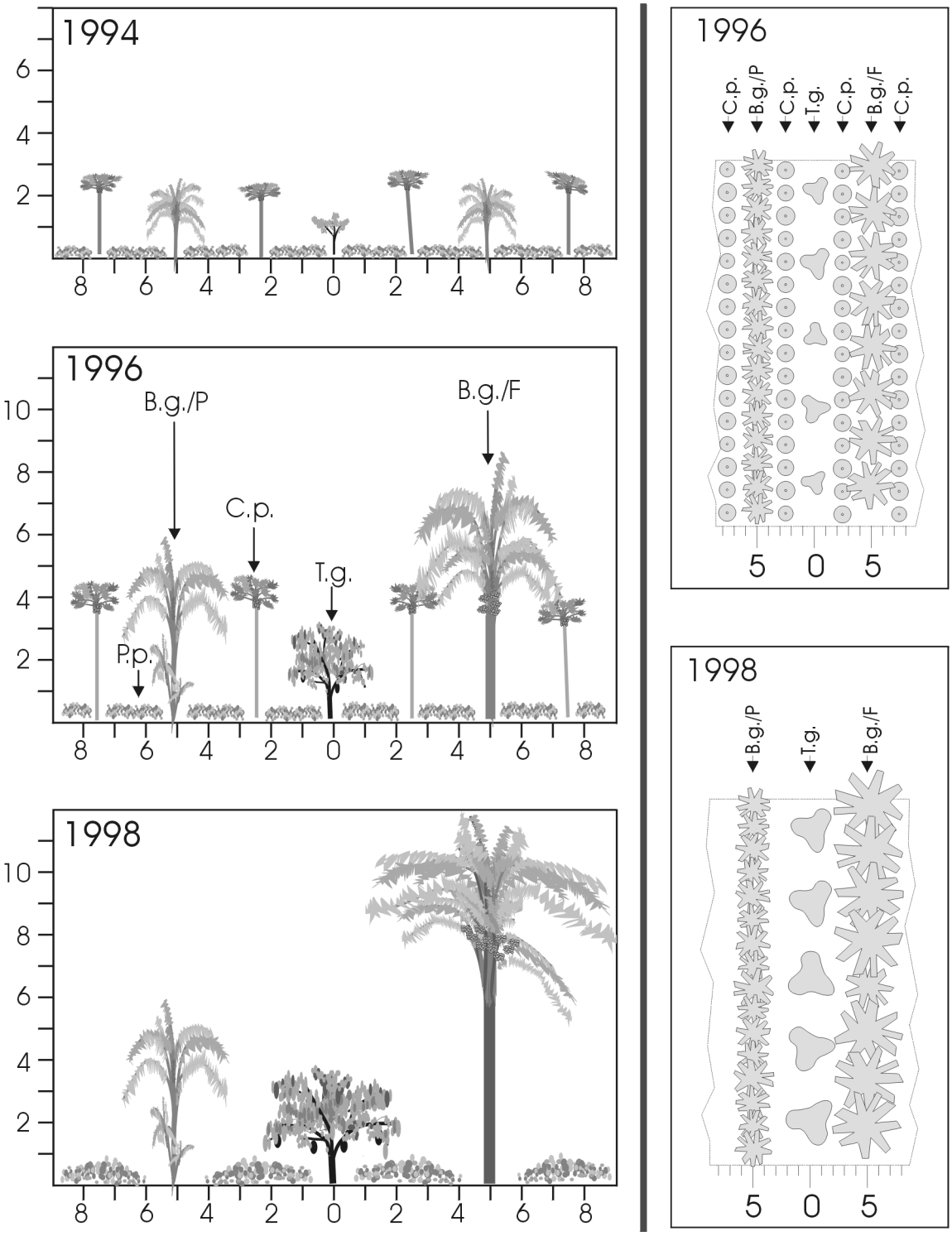


Abb. 16: Mischkultursystem 1 - Erscheinungsbild im zweiten, vierten und sechsten Jahr; Projektionsflächen der Kronen im vierten und sechsten Jahr.

Darstellungen eines Ausschnitts einer idealisierten Parzelle des Systems 1; Skalenteile in Metern.
Linke Graphiken: Halbschematischer Querschnitt durch die Pflanzreihen;
Rechte Graphiken: Schematische Darstellung der Projektionsflächen der Kronen.
T.g. – *Theobroma grandiflorum*; C.p. – *Carica papaya*; B.g./P - *Bactris gasipaes* für Palmitoproduktion; B.g./F – *Bactris gasipaes* für Fruchtproduktion; P.p. - *Pueraria phaseoloides*.

Skalenteile in Metern.

Mischkultur: System 2

In diesem System alternierten innerhalb einer Pflanzreihe Cupuaçu- und Paranuss-Bäume (*B. excelsa*). Zu diesen Reihen benachbart standen in 4 m Abstand monospezifische Pflanzreihen der Pfirsichpalme (*B. gasipaes*) auf der einen Seite und des strauchförmigen Baumes *B. orellana* auf der anderen. Die Pfirsichpalme entwickelte sich nach dem gleichen zeitlichen Muster, wie es für System 1 bereits beschrieben wurde. *B. orellana* entwickelte sich sehr rasch und erreichte schon im zweiten Jahr Höhen von 1,5 m bis 2 m, wobei die Pflanzen dichte, bodennahe Kronen ausbildeten. In den Folgejahren wurde die Ausdehnung der Krone durch jährlichen Schnitt bei ca. 4 bis 5 m Höhe und 4 m Durchmesser konstant gehalten. Ab dem fünften Jahr reichten die Kronen von *B. orellana* vereinzelt an den Kronenbereich gut entwickelter Cupuaçu-Bäume.

Die Paranuss-Bäume (*B. excelsa*) wuchsen nach dem zweiten Jahr deutlich schneller als die ihnen innerhalb der Pflanzreihe benachbarten Cupuaçu-Pflanzen. Das im dritten Jahr verstärkt einsetzende Längenwachstum des Stammes und der plagiotrop ausladenden Seitenäste bewirkten, dass *B. excelsa* im fünften Jahr den Kronenschluss mit den benachbarten, für die Fruchtproduktion genutzten Pfirsichpalmen erreichte. Im sechsten Jahr kam es zur anderen Seite hin zu Überlappungen der Projektionsflächen der Kronenbereiche mit *B. orellana*. Wegen des großen Abstandes von 6,4 m innerhalb der Pflanzreihe war eine solche Überlappung zwischen *B. excelsa* und *T. grandiflorum* bis zum Ende des Beobachtungszeitraumes (Mai 1999) nicht gegeben.

Durch das Fehlen von Papaya zwischen den Reihen der dauerhaft in der Kultur verbleibenden Nutzpflanzen war das System 2 in den ersten Jahren seiner Entwicklung im Vergleich zu System 1 von einem offeneren Erscheinungsbild geprägt. Der Deckungsgrad durch die Nutzpflanzen betrug 1996 ca. 38% (Abb. 15). Nach 1996 stellte System 2 verglichen mit den anderen Kulturen jedoch das System mit dem dichtesten Pflanzenbestand dar, was sich in einem Deckungsgrad von ca. 70% niederschlug (Abb. 15).

Die Wuchsformen der in diesem System angebauten Nutzpflanzen führten ab dem fünften Jahr zu einer Schichtung des Bestandes: Einen unteren Kronenbereich von 1 m bis 5 m Höhe, gebildet durch *T. grandiflorum* und *B. orellana*; einen oberen von 5 m bis 8 m, vertreten durch *B. excelsa* und die „Palmito-Palmen“ (*B. gasipaes*); und einen Bereich der überstehenden „Frucht-Palmen“ (*B. gasipaes*) von über 10 m Höhe, deren Reihen sich bei Fortführung des Pflanzsystemes in 32 m Abstand wiederholten.

Wegen des geringeren Abstandes von 4 m zwischen den Pflanzreihen setzte eine tageszeitlich begrenzte, geringfügige Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen durch die Pfirsichpalmen etwas früher ein als in System 1. Es muß jedoch auch hier (wie schon in System 1) zwischen den Pflanzreihen für Fruchtproduktion und denen für Palmito-Herstellung unterschieden werden, da es sich bei letzteren um Pflanzen handelt, die im zweiten Lebensjahr gefällt werden und somit geringe Höhen und Kronendurchmesser aufwiesen.

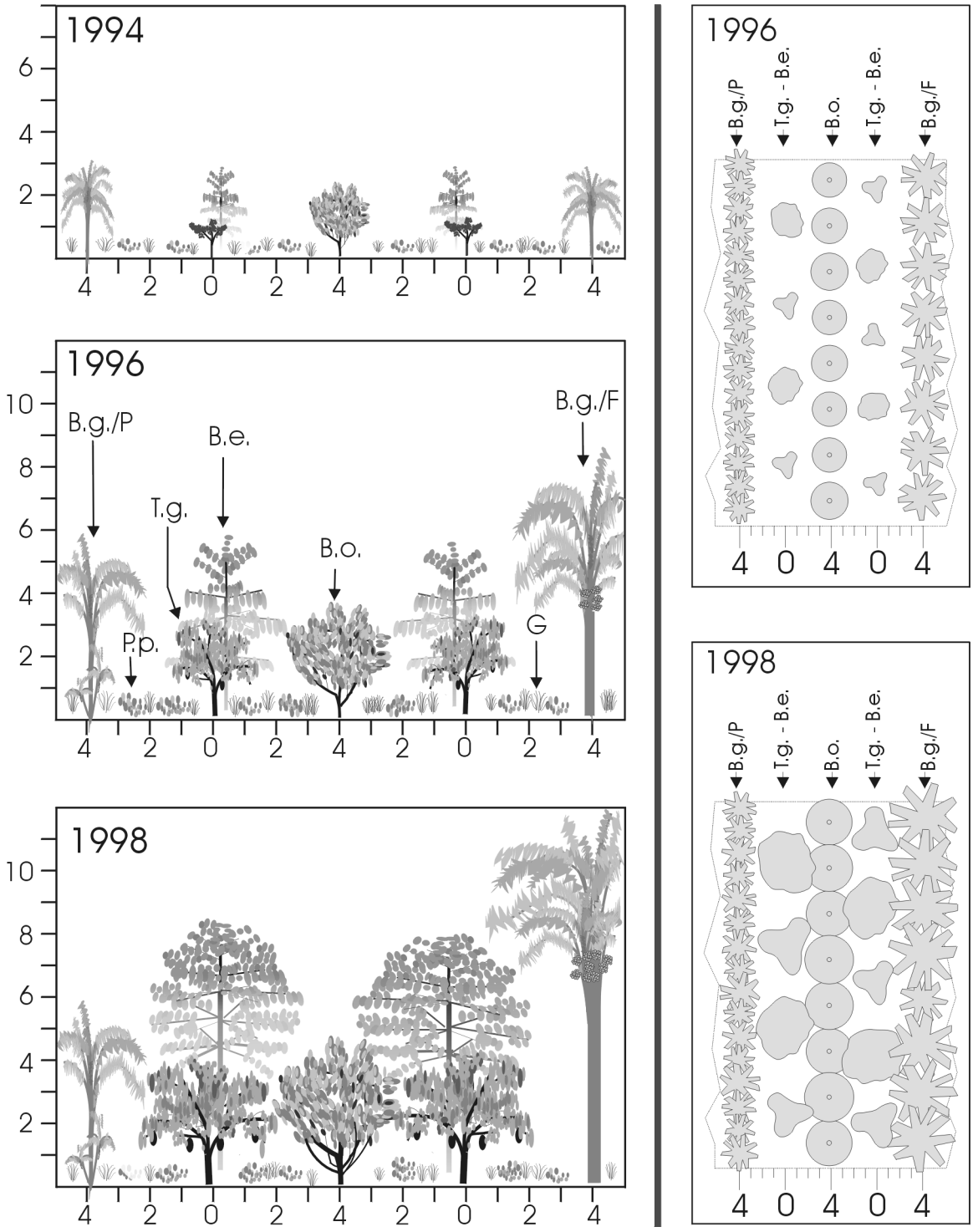


Abb. 17: Mischkultursystem 2 - Erscheinungsbild im zweiten, vierten und sechsten Jahr; Projektionsflächen der Kronen im vierten und sechsten Jahr.

Darstellungen eines Ausschnitts einer idealisierten Parzelle des Systems 2; Skalenteile in Metern.
Linke Graphiken: halbschematischer Querschnitt durch die Pflanzreihen;
Rechte Graphiken: schematische Darstellung der Projektionsflächen der Kronen.
T.g. – *Theobroma grandiflorum*; B.e. – *Bertholletia excelsa*; B.g./P - *Bactris gasipaes* für Palmitoproduktion; B.g./F – *B. gasipaes* für Fruchtproduktion; B.o. – *Bixa orellana*; P.p. – *Pueraria phaseoloides*.; G – Gräser (zumeist *Homolepis aturensis*).

Die Paranuss-Bäume trugen ca. ab dem fünften Jahr (1997) durch Höhen von bis zu 8 m und aufgrund ihrer ausladenden Kronen zur Beschattung der Cupuaçu-Bäume bei. Diese Beschattung war jedoch mangels Überschneidung der Kronenbereiche tageszeitlich begrenzt. Eine Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen durch *B. orellana* war zu keinem Zeitpunkt gegeben.

Die bodendeckende Flora in System 2 bestand zu den beiden Erhebungszeitpunkten 1995 und 1999 ungefähr zur Hälfte aus *P. phaseoloides* (Abb. 14). Während 1995 vor allem Gräser (insbesondere *Homolepis aturensis* (KUNTH) CHASE) an der Bodendeckung beteiligt waren, wurden diese bis 1999 durch kraut- und strauchartige Pflanzen verdrängt, insbesondere durch das verholzende Kraut *Clidemia hirta* (L.) D. DON. Der Grad der Bodendeckung war zu jedem Zeitpunkt der Beobachtungen geringer als bei System 1 (und auch geringer als bei System 3). Insbesondere mit zunehmendem Wachstum von *B. excelsa* fiel auf, dass unter dem Kronenbereich dieser Pflanze die Bestandesdichte der bodendeckenden Flora am geringsten war. Auch die Bestandeshöhe der bodendeckenden Flora lag 1999 mit durchschnittlichen 40 cm Höhe unter den zur gleichen Zeit für die anderen Kultursysteme erhobenen Werten.

Folgende Merkmale lassen sich als wichtige Charakteristika des Systems 2 zusammenfassen (vgl. Abb. 17):

- In den ersten drei Jahren erschien System 2 durch den weiten Raum innerhalb und zwischen den Reihen der Jungpflanzen vergleichsweise offen. Ab dem vierten Jahr wies System 2 jedoch im Vergleich zu den anderen Systemen die höchste Pflanzendichte und somit auch den höchsten durch die Nutzpflanzen bewirkten Deckungsgrad auf (Abb. 15).
- Ab dem fünften Jahr strukturierte sich der Bestand an Nutzpflanzen in einen Kronenbereich von 1 bis 5 m und einen weiteren von 5 bis 8 m Höhe sowie in einen Bereich der überstehenden „Frucht-Palmen".
- Eine geringfügige, tageszeitlich sehr begrenzte Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen war im dritten Jahr durch „Frucht-Palmen" und ab 1997 durch *Bertholletia excelsa* gewährleistet.
- Die bodendeckende Vegetation setzte sich in den ersten Jahren zu etwa 50% aus *P. phaseoloides* und zu 50% aus Grasartigen (v.a. *Homolepis aturensis*) zusammen. Während des Beobachtungszeitraumes von 6 Jahren wurden die Gräser allmälig durch kraut- und strauchartige Pflanzen verdrängt, unter denen *Clidemia hirta* besonders häufig vertreten war. Der Deckungsgrad der bodendeckenden Vegetation war geringer als bei den anderen Systemen, insbesondere unter den Paranuss-Bäumen (Abb. 14).

Mischkultur: System 3

In diesem System alternierten innerhalb einer Pflanzreihe *T. grandiflorum* und der schnellwüchsige Baum *Schizolobium amazonicum* in 6,4 m Abstand. Zu diesen Reihen benachbart standen in 5 m Abstand monospezifische Pflanzreihen einer zwergwüchsigen *Cocos*-Varietät (*Cocos nucifera*) auf der einen Seite und des Kautschukbaumes *(Hevea brasiliensis/Hevea pauciflorum)* auf der anderen. Der Habitus der Kokospalmen war bis 1997 als rosettenförmig anzusprechen. Erst ab 1997 führte der Zuwachs gemeinsam mit dem Absterben der ältesten Blätter zu der Bildung einer vom Boden abgehobenen Krone. Ab 1998 erreichten die Palmwedel eine Länge von 4 bis 5 m, wodurch es vereinzelt zu Berührungspunkten mit den Cupuaçu-Pflanzen kam. Die Pflanzreihen der Kautschukbäume entwickelten sich während der ersten 3 Jahre vergleichsweise langsam, erreichten dann im vierten Jahr aber Höhen von 4 bis 5 m. Aufgrund der schlanken Kronenform der Kautschukbäume reichten diese auch nach 6 Jahren nicht an jene der Cupuaçu-Pflanzen.

Die Fabacee *Schizolobium amazonicum* zeichnete sich durch eine lichte Krone und ein enormes Längenwachstum aus. Schon im zweiten Jahr erreichten die Bäume z.T. Höhen von 7 m. Das anhaltend starke Wachstum führte in den Folgejahren zu einer geringen Standfestigkeit der Bäume, so dass bis 1998 nahezu alle Individuen dem Windbruch anheimfielen. Diese Individuen wurden sukzessive durch Setzlinge der Edelholzarten *Khaya ivorensis*, *Licaria canela* oder *Calophyllum brasiliense* ersetzt, welche im Jahre 1999 zwischen 1 und 3 Jahre alt waren. Bis auf die vereinzelten Berührungspunkte zwischen den Kokospalmen und den Cupuaçu-Pflanzen gab es in System 3 keine Überschneidungen der Kronenbereiche.

Durch die hohen Pflanzabstände von 5 m zwischen den Reihen sowie von 8 m innerhalb der Pflanzreihe der Kokospalmen erschien die Bestandesstruktur des Systems 3 am offensten von allen untersuchten Mischkulturen. Die durch die Nutzpflanzen bewirkte Deckung betrug hier nach 3 Jahren ca. 21% und nach 5 Jahren ca. 31%. Die verwendeten Species bildeten innerhalb und zwischen der Pflanzreihen keine zusammenhängenden Strukturen, insbesondere auch aufgrund der Wuchsform und des späteren Ausfalls von *Schizolobium amazonicum*. Folglich wuchsen die Cupuaçu-Pflanzen bis 1998 quasi solitär auf.

Wegen des hohen Abstandes und der geringen Höhenentwicklung der benachbarten Nutzpflanzen waren die Cupuaçu-Pflanzen in System 3 während der ersten 5 Jahre weitgehend unbeschattet. Erst ab 1997 konnte es vereinzelt zu einer Beschattung durch die südöstlich benachbarten Kokospalmen kommen, welche jedoch wegen der geringen Höhe der Palmen auf die frühen Morgenstunden begrenzt war. Ab ca. 1996 führten die nordwestlich benachbarten Kautschukbäume zu einer geringfügigen Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen während des späten Nachmittags.

Die bodendeckende Flora in System 3 bestand zum Erhebungszeitpunkt 1995 zu ca. 70% Deckungsanteil aus *P. phaseoloides* und zu 30% aus Gräsern (Abb. 14). In den folgenden vier Jahren wuchs der Anteil von Puerária auf über 80% im Jahr 1999. In dem gleichen Zeitraum wurden die Gräser durch kraut- und strauchartige Pflanzen fast vollständig verdrängt (insbesondere durch *Clidemia hirta*).

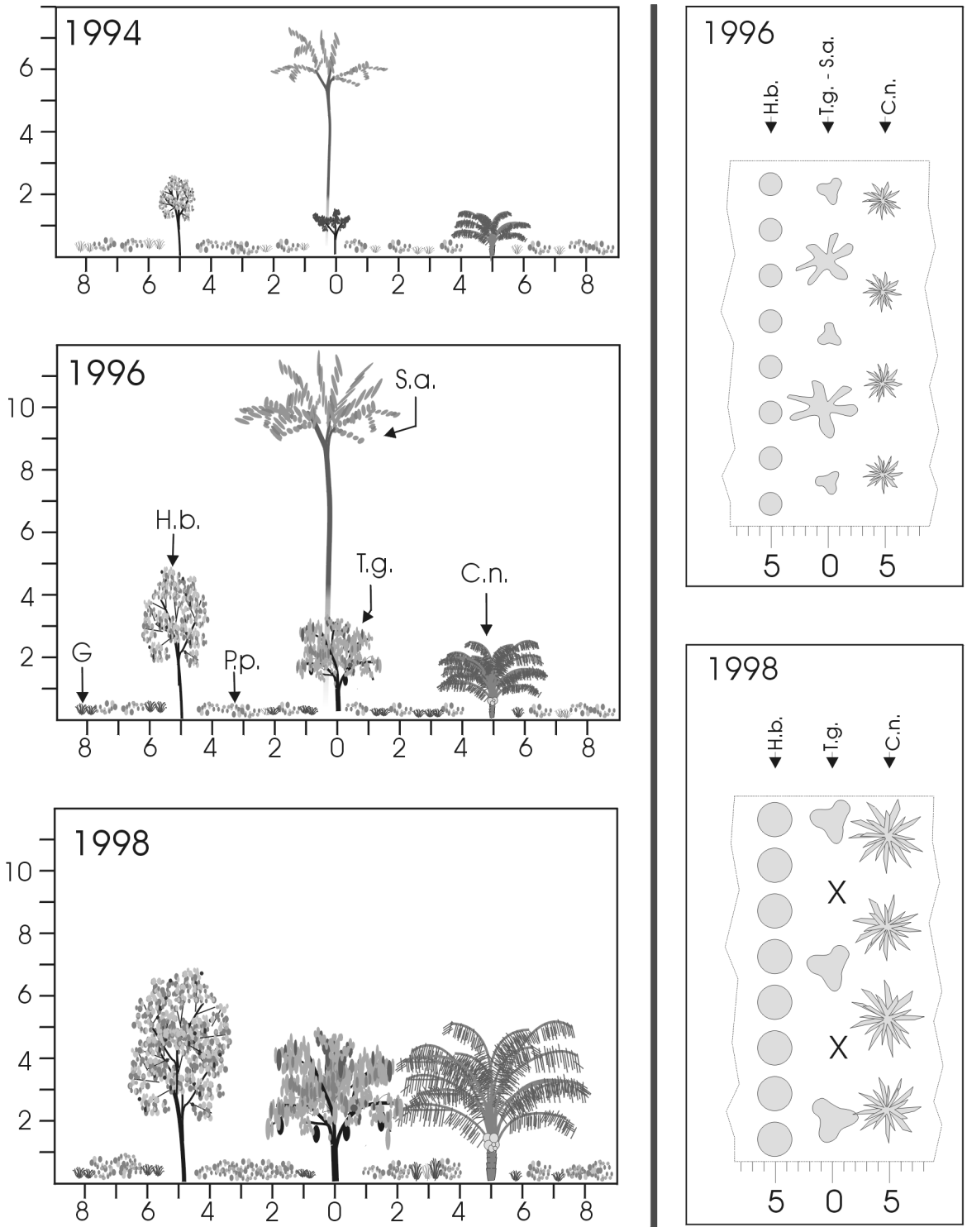


Abb. 18: Mischkultursystem 3 - Erscheinungsbild im zweiten, vierten und sechsten Jahr; Projektionsflächen der Kronen im vierten und sechsten Jahr.

Darstellungen eines Ausschnitts einer idealisierten Parzelle des Systems 3; Skalenteile in Metern.
Linke Graphiken: halbschematischer Querschnitt durch die Pflanzreihen;
Rechte Graphiken: schematische Darstellung der Projektionsflächen der Kronen.
T.g. – *Theobroma grandiflorum*; H.b. – *Hevea brasiliensis*; C.n. – *Cocos nucifera*; S.a. – *Schizolobium amazonicum*; P.p. - *Pueraria phaseoloides*.; G – Gräser (zumeist *Homolepis aturensis*). *S. amazonicum* wurde ab 1996 sukzessive durch Setzlinge der Edelholzarten *Khaya ivorensis*, *Licaria canela* oder *Calophyllum brasiliense* ersetzt (dargestellt durch „X“).

Folgende Merkmale lassen sich als wichtige Charakteristika des Systems 3 zusammenfassen (vgl. Abb. 18):

- System 3 war zu jedem Zeitpunkt die Mischkultur mit dem offensten Erscheinungsbild und mit dem geringsten Deckungsgrad (Abb. 15). Die Pflanzabstände sowie die Wuchsformen der verwendeten Arten führten dazu, dass sich die Cupuaçu-Pflanzen solitär entwickelten.
- Erst ab 1998 zeichnete sich an einigen Stellen zwischen den Pflanzreihen ein räumlicher Bezug zwischen den Nutzpflanzen ab, welcher jedoch wegen der hohen Pflanzabstände entlang der Pflanzreihen keine Kontinuität aufwies.
- Eine sehr geringfügige, tageszeitlich begrenzte Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen war ab den Jahren 1996 und 1997 zu verzeichnen.
- Die bodendeckende Flora wurde dominiert von *P. phaseoloides*. Die Grasartigen (vor allem vertreten durch *Homolepis aturensis*), die 1995 einen Deckungsanteil von ca. 20% bis 30% ausmachten, wurden bis 1999 fast vollständig durch kraut- und strauchartige Pflanzen verdrängt, insbesondere durch *Clidemia hirta*.

Mischkultur: System 3a

Ende 1995 wurde eine weitere Variante des Systems 3 geschaffen, indem bei der Hälfte der entsprechenden Parzellen (bei den „+M-Varianten“) zwischen die bestehenden Pflanzreihen monospezifische Reihen aus *Citrus sinensis* und *Carica papaya* gepflanzt wurden. Diese zusätzliche Variante wird bei der Analyse der Erntejahre 1997 und 1998 relevant. Folglich können die Erntedaten dieser Jahre bei der Betrachtung der Dünge- oder Mykorrhiza-Effekte nicht berücksichtigt werden.

Monokultur

In den Monokulturen wurden entsprechend den agronomischen Empfehlungen Cupuaçu-Pflanzen in einem Abstand von 7 m x 6,4 m gepflanzt. Durch die hohen Pflanzabstände zwischen und innerhalb der Pflanzreihen erschien die Monokultur zu jeder Zeit am offensten von allen Kultursystemen, mit einem Deckungsgrad von ca. 11% im Jahr 1996 und ca. 24% im Jahr 1998 (Abb. 15). Zu jedem Zeitpunkt war eine gegenseitige Beschattung der Pflanzen ausgeschlossen.

Die bodendeckende Flora in der Monokultur war in den ersten drei Jahren dominiert von dem Gras *Homolepis aturensis*, das bis zu 80% des Bodendeckers ausmachte. In den folgenden vier Jahren wuchs jedoch der Anteil von Puerária auf einen Flächenanteil von ca. 80% mit Beständen von bis zu 1 m Höhe.

Folgende Merkmale lassen sich als wichtige Charakteristika der Monokultur zusammenfassen (vgl. Abb. 19):

- Die Monokultur erschien zu jedem Zeitpunkt als das offenste Kultursystem und erzielte den geringsten Deckungsgrad (Abb. 15). Aufgrund der Pflanzabstände entwickelten sich die einzelnen Cupuaçu-Pflanzen solitär, d.h. ohne augenscheinliche Beeinflussung durch benachbarte Pflanzen.
- Eine Schichtung des Bestandes kam nicht zustande.
- Es kam zu keinem Zeitpunkt zu einer Beschattungen der Cupuaçu-Pflanzen.
- In den ersten drei Jahren war die bodendeckende Flora dominiert von Gräsern, welche aber in den Folgejahren von *P. phaseoloides* immer weiter verdrängt wurden (Abb. 14).

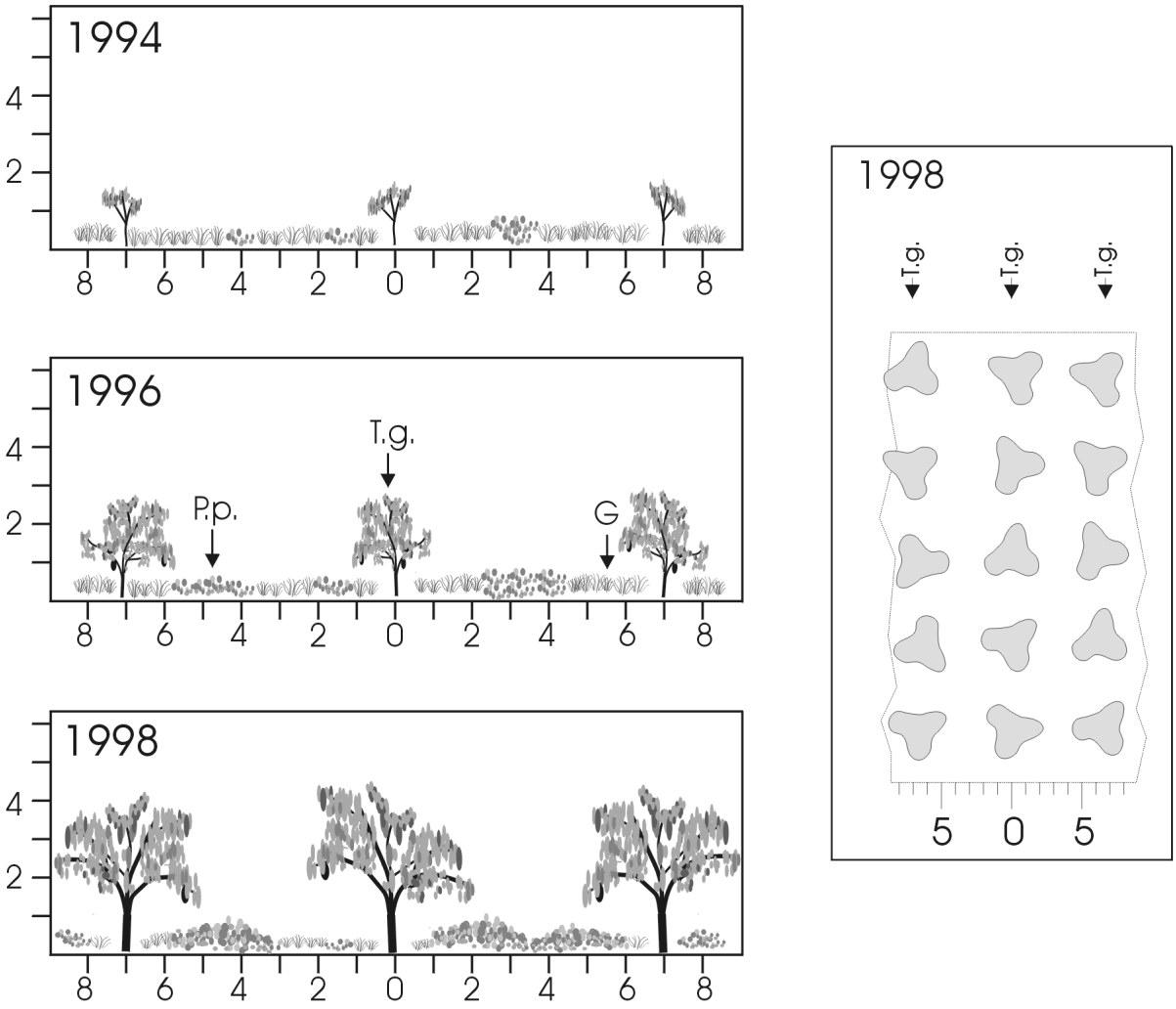


Abb. 19: Monokultur - Erscheinungsbild im zweiten, vierten und sechsten Jahr; Projektionsflächen der Kronen im vierten und sechsten Jahr.

Darstellungen eines Ausschnitts einer idealisierten Parzelle der Monokultur; Skalenteile in Metern.
Linke Graphiken: halbschematischer Querschnitt durch die Pflanzreihen;
Rechte Graphik: schematische Darstellung der Projektionsflächen der Kronen.
T.g. – *Theobroma grandiflorum*; P.p. - *Pueraria phaseoloides*.; G – Gräser (zumeist *Homolepis aturensis*).

4.2.2.2 Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den vier Kultursystemen

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen

Bei den Messkampagnen drei Jahre nach Installation des Feldversuchs konnten zwischen den Kultursystemen hinsichtlich der Höhe und der Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen deutliche Unterschiede festgestellt werden. Die hohen Signifikanzwerte (F-Werte) und geringen Irrtumswahrscheinlichkeiten (p-Werte) der Varianzanalyse untermauern den evidenten Effekt der Kultursysteme auf die vegetative Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen (Tab. 6). Im Mischkultursystem 1 überragten die Pflanzen mit einer mittleren Höhe von über 2 m deutlich den Gesamtdurchschnitt (Abb. 20). Damit waren sie nahezu doppelt so hoch wie in der Monokultur, in der die Cupuaçu-Pflanzen unterdurchschnittlich entwickelt waren. In den beiden Mischkulturen 2 und 3 entsprachen die Mittelwerte der Höhe der Pflanzen mit ca. 1,7 m dem Gesamtdurchschnitt.

Die gleiche Rangfolge ergibt sich bei den Stammdurchmessern: In System 1 erfuhren die Pflanzen in den ersten 3 Jahren den stärksten Dickenzuwachs (ca. 50 mm mittlerer Stammdurchmesser), während in den Systemen 2 und 3 signifikant geringere Stammdurchmesser von ca. 40 mm zu verzeichnen waren. In der Monokultur waren die Pflanzen bei einem Mittelwert des Stammdurchmessers von weniger als 30 mm unterdurchschnittlich entwickelt (Abb. 20).

Tab. 6: Varianzanalyse zur Überprüfung des Effektes der Kultursysteme auf das Wachstum von Cupuaçu-Pflanzen.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 65 Parzellen (n = 20 für Systeme 1 bis 3; n = 5 für Monokultur).
Einfaktorielle ANOVA. Kategorialer Faktor: System.
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

		Faktor: Kultursysteme				
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Pflanzenhöhe	Effekt	36320	3	12107	11,08*	< 0,001
	Fehler	66634	61	1092		
Stammdurchmesser	Effekt	2333	3	777	9,35*	< 0,001
	Fehler	5070	61	83		

* signifikant

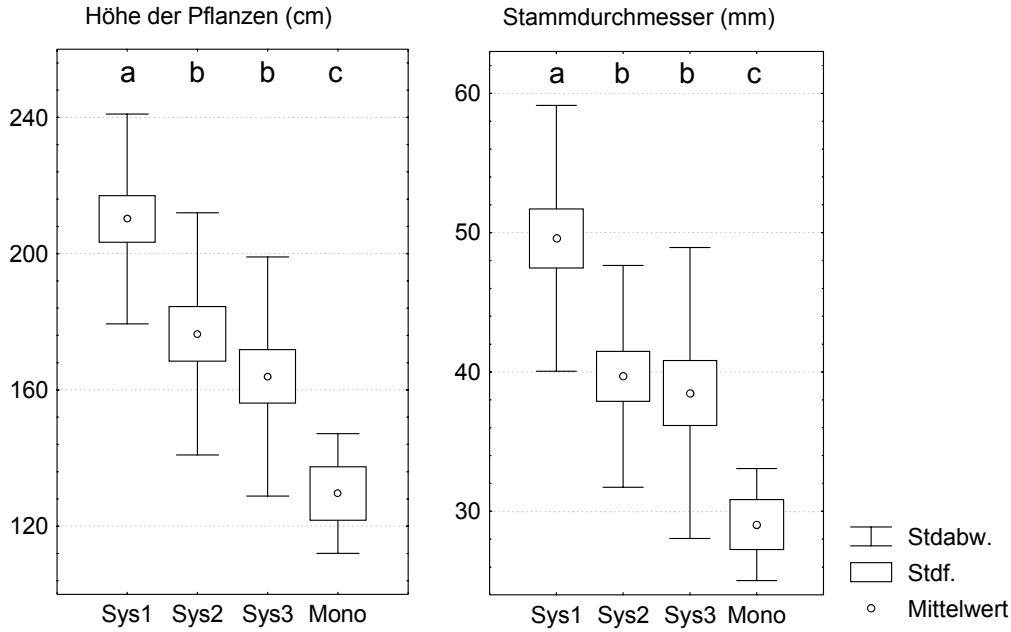


Abb. 20: Höhen und Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen in den verschiedenen Kultursystemen nach 3 Jahren.

Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Systeme bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (post hoc Tests nach ANOVA: LSD-Test; n = 20 für Systeme 1 bis 3; n = 5 für Monokultur). Sys: Mischkultursystem. Mono: Monokultur.

Entwicklung von Blüten und Früchten

Auch hinsichtlich der Entwicklung von Blüten und Früchten ergaben sich deutliche Unterschiede zwischen den Kultursystemen (Abb. 21). Mit über 80% blühender Cupuaçu-Pflanzen lag System 1 weit über dem Gesamtdurchschnitt des Anteiles adulter Pflanzen. In den beiden Mischkulturen 2 und 3 waren zu diesem Zeitpunkt kaum mehr als 40%, in der Monokultur weniger als 30% der Pflanzen adult.

Diese Unterschiede hinsichtlich der Entwicklungsstadien spiegeln sich auch in dem Anteil der Pflanzen wider, die in den folgenden 5 bis 7 Monaten reife Früchte entwickelten (Abb. 21). In den Mischkulturen weicht der Anteil fruchtender Cupuaçu-Pflanzen kaum von dem Anteil zuvor als adult erfasster Pflanzen ab. In der Monokultur hingegen entwickelten etwa nur die Hälfte der adulten Pflanzen reife Früchte. Dies kann mit der Beobachtung in Zusammenhang gebracht werden, dass in der Monokultur die Cupuaçu-Pflanzen in ihrer vegetativen Entwicklung deutlich zurücklagen: So ist zu vermuten, dass bei zahlreichen adulten Pflanzen ein Mangel an Assimilaten und Mineralien zu frühzeitigem Fruchtfall führte. Dieses Phänomen ist bei Kakao unter der Bezeichnung „Cherelle wilt“ bekannt.

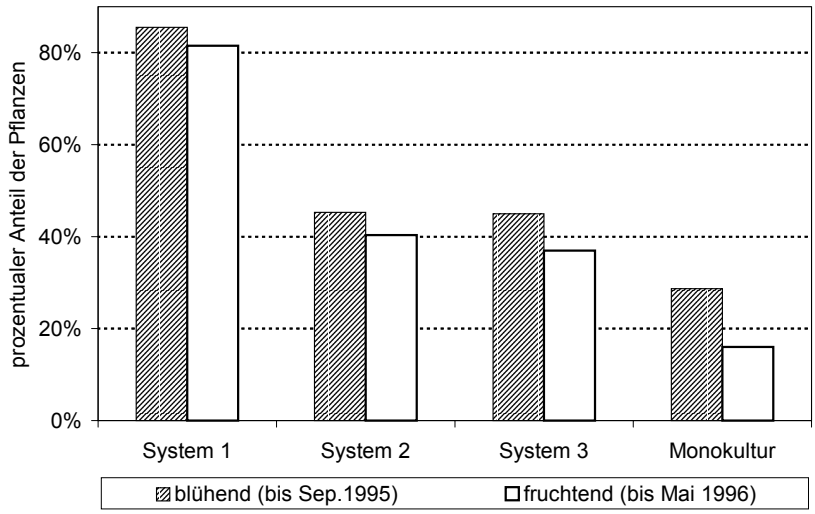


Abb. 21: Anteil der Cupuaçu-Pflanzen in den vier Kultursystemen, die im dritten Jahr bereits adult waren („blühend“) und in den darauffolgenden Monaten reife Früchte entwickelten („fruchtend“).
Darstellung der prozentualen Anteile blühender bzw. fruchtender Pflanzen innerhalb der einzelnen Kultursysteme. Individuenanzahl: 200 in System 1, 300 in System 2, 100 in System 3 und 150 in der Monokultur.

Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion

Ist der Anteil fruchtender Pflanzen in System 1 so hoch, weil die vegetative Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen fortgeschritten war? Oder wurde in diesem System eine frühe Entwicklung von Blüten und Früchten begünstigt, auch bei vegetativ gering entwickelten Pflanzen?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurde getrennt für jedes Kultursystem die Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen gegen die jeweiligen Stammdurchmesser als Maß der vegetativen Entwicklung aufgetragen (Abb. 22). Zunächst wird deutlich, dass in System 1 die Cupuaçu-Pflanzen bei jedem Stammdurchmesser mehr Früchte entwickelten als in den anderen Kultursystemen. Zudem setzte in System 1 die Fruchtproduktion bereits bei Stammdurchmessern von weniger als 45 mm ein.

Folglich begünstigte System 1 nicht nur das vegetative Wachstum sondern unabhängig davon die Entwicklung von Blüten und Früchten. D.h. dass hier die Cupuaçu-Pflanzen zu einem früheren Zeitpunkt ihres Wachstums in die physiologische Reifephase eintreten und Blüten und Früchte produzierten. Dadurch wird deutlich, dass die in Relation zum vegetativen Entwicklungsstand frühe Blühreife von Cupuaçu-Pflanzen in hohem Maße standortabhängig ist.

Bei den Systemen 2 und 3 sowie in der Monokultur hingegen war ein enger und einheitlicher Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und beginnender Blüten- und Fruchtproduktion zu verzeichnen. In diesen Kultursystemen fruchteten die Pflanzen ab einem Durchmesser der Sprossachse von 45 mm. Bei Stammdurchmessern über 55 mm ist in System 2 eine höhere Fruchtproduktion zu verzeichnen als in System 3. In der Monokultur waren keine

Pflanzen mit Stammdurchmesser über 55 mm anzutreffen (und somit auch keine Pflanzen höherer Fruchtproduktion).

Anhand der untersuchten Parameter wurde deutlich, dass die Entwicklungsbedingungen für Cupuaçu-Pflanzen in den vier untersuchten Kultursystemen sehr unterschiedlich waren. Während der ersten 3 Jahre entwickelten sich die Pflanzen im Mischkultursystem 1 überdurchschnittlich gut, was sich sowohl im Wachstum als auch in der frühen Reifeentwicklung der Pflanzen niederschlug. In der Monokultur herrschten hingegen die ungünstigsten Bedingungen für die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen. Die Mischkulturen 2 und 3 nahmen hinsichtlich des Wachstums und der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen eine mittlere Stellung ein, wobei in System 2 geringfügig bessere Bedingungen für die Fruchtbildung bei vegetativ gut entwickelten Pflanzen herrschten.

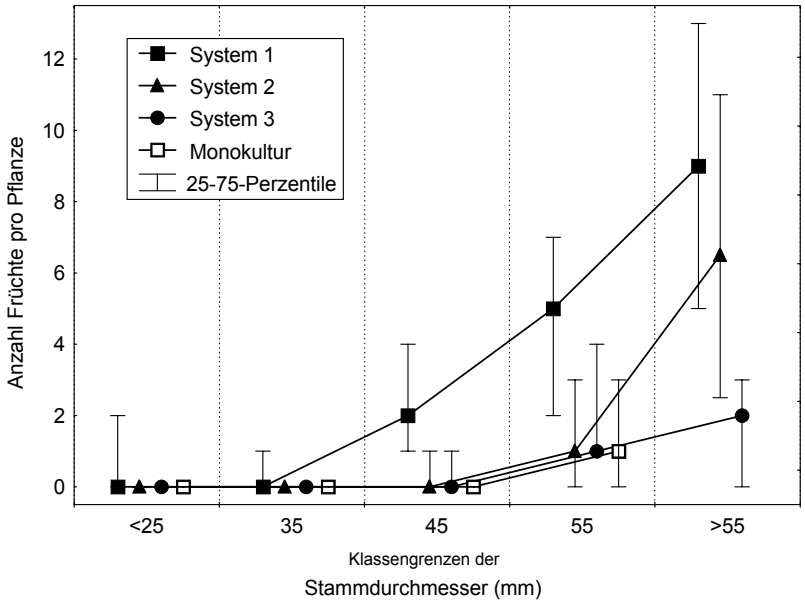


Abb. 22: Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der vegetativen Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in den vier Kultursystemen.

Die Anzahl der 1996 an einer Pflanze abgereiften Früchte wurde gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervallen klassifiziert. Darstellung der Mediane und der 25-75-Perzentile. Individuenanzahl: 200 in System 1, 300 in System 2, 100 in System 3 und 150 in der Monokultur.

Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den Kultursystemen

Im Vorangehenden wurde festgestellt, dass nach den ersten 3 Jahren die Cupuaçu-Pflanzen in den verschiedenen Kultursystemen unterschiedlich weit entwickelt waren. Manifestiert sich dieser Entwicklungsunterschied auch während der Folgejahre in der Fruchtproduktion?

Im Mischkultursystem 1 waren die Cupuaçu-Pflanzen bis zum Ende des Beobachtungszeitraumes überdurchschnittlich produktiv (Abb. 23). Die Cupuaçu-Pflanzen in den Systemen 2 und 3 erreichten erst nach 5 Jahren ein Produktivitätsniveau, auf dem sich die Pflanzen in System 1 bereits zwei Jahre zuvor befanden. In der Monokultur und auch im Mischkultursystem 3 nahm die Fruchtproduktion im fünften Jahr deutlich zu. Die Produktivität der Pflanzen in der Monokultur blieb aber zu jedem Zeitpunkt hinter der Produktivität in den Mischkulturen zurück.

In System 1 nahm die Fruchtproduktion in den drei Jahren von 1996 bis 1998 kontinuierlich zu. Eine solche kontinuierliche Zunahme konnte auch im System 2 beobachtet werden, allerdings auf einem deutlich niedrigeren Niveau. In den anderen Systemen hingegen war ausgehend von einer geringeren Produktivität erst ab dem fünften Jahr eine deutliche Steigerung der Fruchtproduktion zu beobachten (von 1997 auf 1998).

Wodurch unterschieden sich die Standortbedingungen in den Kultursystemen derart, dass diese enormen Entwicklungsunterschiede der Cupuaçu-Pflanzen zustande kamen? Der Vergleich der strukturellen Charakteristika in Kapitel 4.2.2 ergab, dass ausgehend von den Artenzusammensetzungen und Pflanzabständen die Kultursysteme sehr unterschiedliche Bestandesstrukturen ausbildeten. Danach zeichnete sich System 1 während der Initialphase der Anpflanzung bis 1996 durch den höchsten Deckungsgrad der Kulturpflanzen aus, gefolgt von System 2 (Abb. 15, S. 53). Eine weitere Abstufung des Deckungsgrades ergab sich zu System 3 und schließlich zu der Monokultur, in der die geringste Bestandesdichte gegeben war.

Bei allen untersuchten Entwicklungsparametern zeichnet sich ein Zusammenhang zwischen der Bestandesdichte der Kultursysteme (dokumentiert als Deckungsgrad, siehe Abb. 15) und der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen ab. Dies zeigt auch der Entwicklungsfortschritt der Pflanzen von 1996 zu 1997, welcher in Abb. 24 als Zunahme der Fruchtproduktion in den vier Kultursystemen von der ersten zur zweiten Ernte erkennbar wird. Demnach konnten auch im vierten Jahr die Pflanzen in den dichteren Beständen ihren Entwicklungsvorsprung noch ausbauen. Wodurch wirkten sich die dichteren Bestände positiv auf die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen aus?

Tab. 7: Varianzanalyse zur Überprüfung des Effektes der Kultursysteme auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen nach 3, 4 und 5 Jahren.

Analysiert wurden die Mittelwerte der Parzellen (Fruchtprod. 1996: n = 20 für Systeme 1 bis 3; n = 10 für Monokultur, Fruchtprod. 1997 und 1998: n = 10 für Systeme 1 bis 3; n = 5 für Monokultur). ANOVA. Kategorialer Faktor: Kultursystem.
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

		Faktor: Kultursysteme				
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Fruchtprod. 1996	Effekt	250,98	3	83,66	14,50*	< 0,001
	Fehler	351,84	61	5,77		
Fruchtprod. 1997	Effekt	194,84	3	64,95	20,39*	< 0,001
	Fehler	98,71	31	3,18		
Fruchtprod. 1998	Effekt	149,37	3	49,79	6,27*	0,002
	Fehler	246,23	31	7,94		

* signifikant

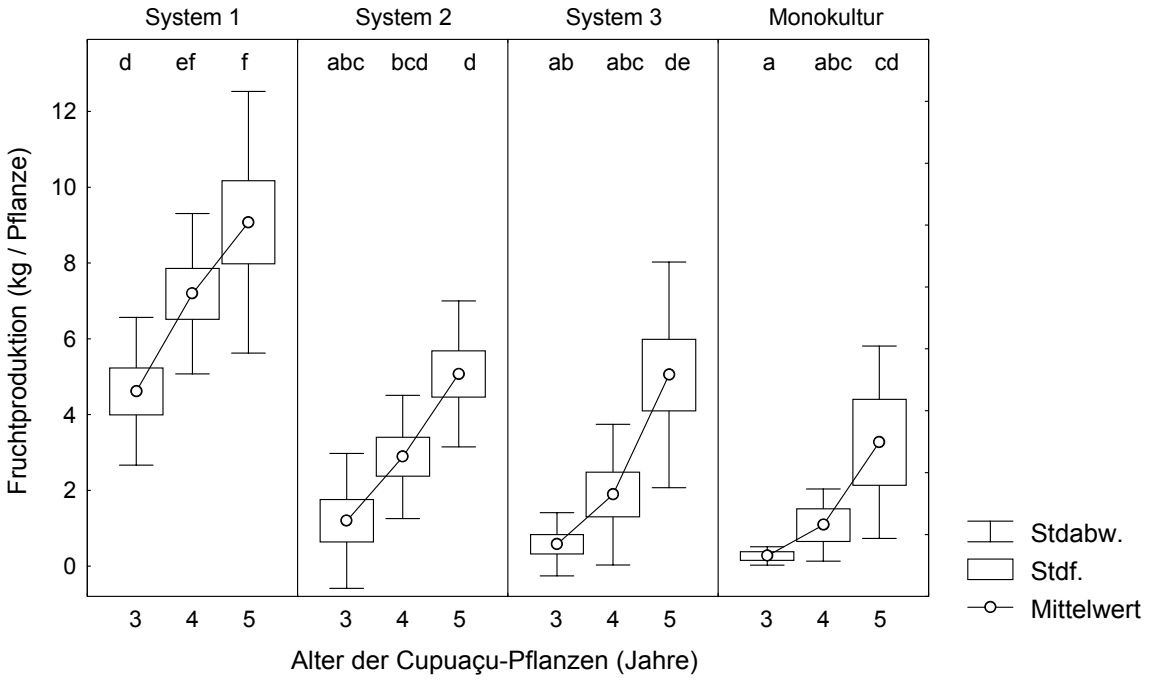


Abb. 23: Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen in den Kultursystemen nach 3, 4 und 5 Jahren.

Darstellung der Fruchtproduktion (kg Frischgewicht pro Pflanze) in den einzelnen Kultursystemen in den Jahren 1996, 1997 und 1998. Analysiert wurden die Parzellenmittelwerte. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (post hoc Test nach ANOVA: TUKEY'S honest-significant-difference-test für ungleiche n; n = 10 für Systeme 1 bis 3; n = 5 für Monokultur).
Zur Gewährleistung der Vergleichbarkeit wurden bei der Varianzanalyse nur die „–M-Varianten" der Kultursysteme berücksichtigt (ab 1996 wurden die „+M-Varianten" des Systems 3 in System 3a umgewandelt, vgl. Kap. 4.2.2 S.61).

Während der ersten 4 Jahre war in keinem der Systeme eine direkte Beschattung der Cupuaçu-Pflanzen durch die benachbarten Nutzpflanzen zu den strahlungsintensiven Tageszeiten gegeben (siehe Kapitel 4.2.2). Statt einer direkten Beeinflussung durch Nachbarpflanzen muss also ein indirekter Einfluss der Bestandesstrukturen die Entwicklungsunterschiede zwischen den Kultursystemen hervorgerufen haben. Als möglicher wichtiger Faktor kommt dabei das Mikroklima in Betracht.

Das Klima in Zentral-Amazonien weist trotz hoher und häufiger Niederschläge relativ trockene Perioden auf (s.o.). Zusätzlich zu der niederschlagsarmen Jahreszeit können auch sporadisch mehrere kurze aber angesichts der Äquatornähe sehr ausgeprägte Trockenphasen eintreten. Es lässt sich daher postulieren, dass in den dichteren Kultursystemen klimatische Extreme soweit abgepuffert werden konnten, dass die Wasserbilanz der einzelnen Bestandesbildner länger in „stressfreien" Bereichen stabilisiert wurde. Unter diesen Umständen ließe sich die kontinuierlich hohe Produktivitätszunahme in den Systemen 1 und 2 über den gesamten Beobachtungszeitraum dadurch erklären, dass in diesen Systemen aufgrund der hohen Bestandesdichten eine günstigere Wasserbilanz vorherrschte.

Im System 3 und in der Monokultur war bis zum fünften Jahr nicht nur eine geringe Fruchtproduktion, sondern auch eine nur geringfügige Produktivitätszunahme zu beobachten. Warum erfuhren die Cupuaçu-Pflanzen in diesen Systemen dann aber nach 5 Jahren eine deutliche Produktivitätszunahme (Abb. 23)? Eine Erklärung ohne Verletzung des obigen Postulats liegt darin, dass hier – im Gegensatz zum mikroklimatisch stabilisierten Wasserhaushalt in den Systemen 1 und 2 – erst eine hinreichende Selbstbeschattung der Cupuaçu-Pflanzen zu einer Verbesserung der ökophysiologischen Situation führte. D.h. die Selbstbeschattung der solitär

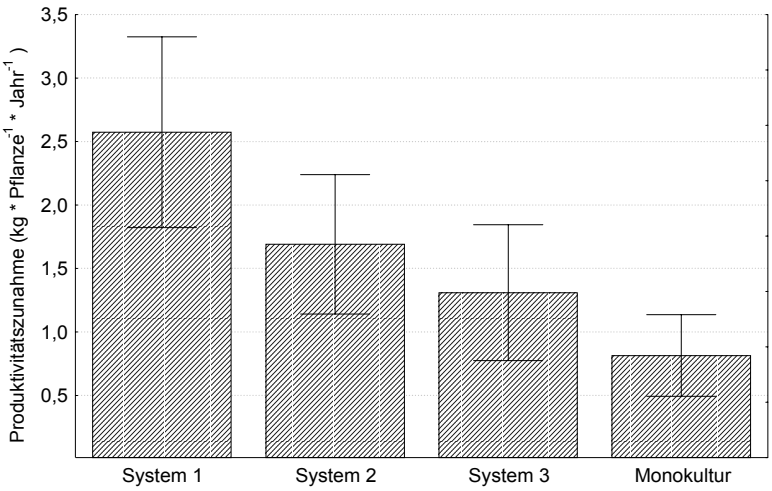


Abb. 24: Zunahme der Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen in den Kultursystemen von 1996 auf 1997.
Darstellung der Produktivitätszunahme (kg Frischgewicht pro Pflanze und Jahr) in den einzelnen Kultursystemen von 1996 auf 1997. Analysiert wurden die Parzellenmittelwerte. Säulenhöhe: Mittelwerte der Kultursysteme; Fehlerbalken: Standardfehler (n = 10 für Systeme 1 bis 3; n = 5 für Monokultur).

wachsenden Cupuaçu-Pflanzen erreichte ab dem fünften Jahr einen Grad, der den transpirativen Wasserverlust in Relation zu der assimilierenden Fläche deutlich zu mindern vermochte. Diese Hypothese steht im Einklang mit der Beobachtung, dass insbesondere in der Monokultur die Cupuaçu-Pflanzen zwar kleinere aber dafür deutlich dichtere Kronen ausbildeten, wodurch angesichts des höheren Anteiles an Schattenblättern der transpirative Wasserverlust vermindert wird. D.h. dass die Entwicklung kleinerer und dichterer Kronen bei solitär wachsenden Cupuaçu-Pflanzen im Zusammenhang mit einer Reaktion zur Verbesserung eines angespannten Wasserhaushalts gesehen werden kann.

Wenn die beobachteten Unterschiede in der Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen durch unterschiedliche Mikroklimate in den Kultursystemen hervorgerufen wurden, dann muss sich auch ein Klimagradient in einem gleichläufigen Gradienten der pflanzlichen Entwicklung niederschlagen. Die Untersuchungen zu dieser Hypothese werden im folgenden Kapitel dargestellt.

4.2.3 Der Einfluss räumlicher Gradienten des Mikroklimas auf die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen

In dem vorigen Kapitel wurden Indizien dafür aufgezeigt, dass Unterschiede in der Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen, die zwischen den Kultursystemen zu Tage traten, mit mikroklimatischen Faktoren korreliert sein dürften. Diese Hypothese wird im Folgenden anhand mikroklimatischer Gradienten überprüft, die sich durch die Lage der Versuchsfläche inmitten *terra-firme*-Regenwaldes ergaben. Zu diesem Zweck wurde zunächst untersucht, in welchem Maße der umgebende Wald die klimatischen Bedingungen auf dem Versuchsfeld beeinflusste, um anschließend zu überprüfen, ob die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen einen Zusammenhang mit klimatischen Gradienten erkennen lässt.

4.2.3.1 Das Mikroklima in Abhängigkeit vom angrenzenden Primärwald

Die Klimamessungen wurden im Versuchs-Block III an einem zum Primärwaldrand senkrechten Transekt entlang der Pflanzreihen durch zwei aneinander angrenzende Parzellen des Kultursystems 3 vorgenommen.

Wassergehalt und Temperatur der Luft

Zu strahlungsintensiven Tageszeiten war über die gemessene Strecke von 66 m eine Verringerung der durchschnittlichen relativen Luftfeuchte um ca. 10% zu verzeichnen (Abb. 25). Damit einher ging eine mittlere Zunahme der Lufttemperatur um 1,5 °C. Bei der Berechnung der Dampfdruckdefizite (aus der Dampfdrucksättigung bei der jeweiligen Temperatur) ergab sich nahezu eine Verdopplung der Mittelwerte von 6 mbar in Waldnähe auf 11 mbar in 66 m Entfernung. Anhand der Signifikanzniveaus und der Steilheit der Gradienten ist zu erkennen, dass sich der Wirkungsbereich des angrenzenden Primärwaldes hinsichtlich dieser klimatischen Parameter ca. 40 - 50 m in die Versuchsfläche ausdehnt.

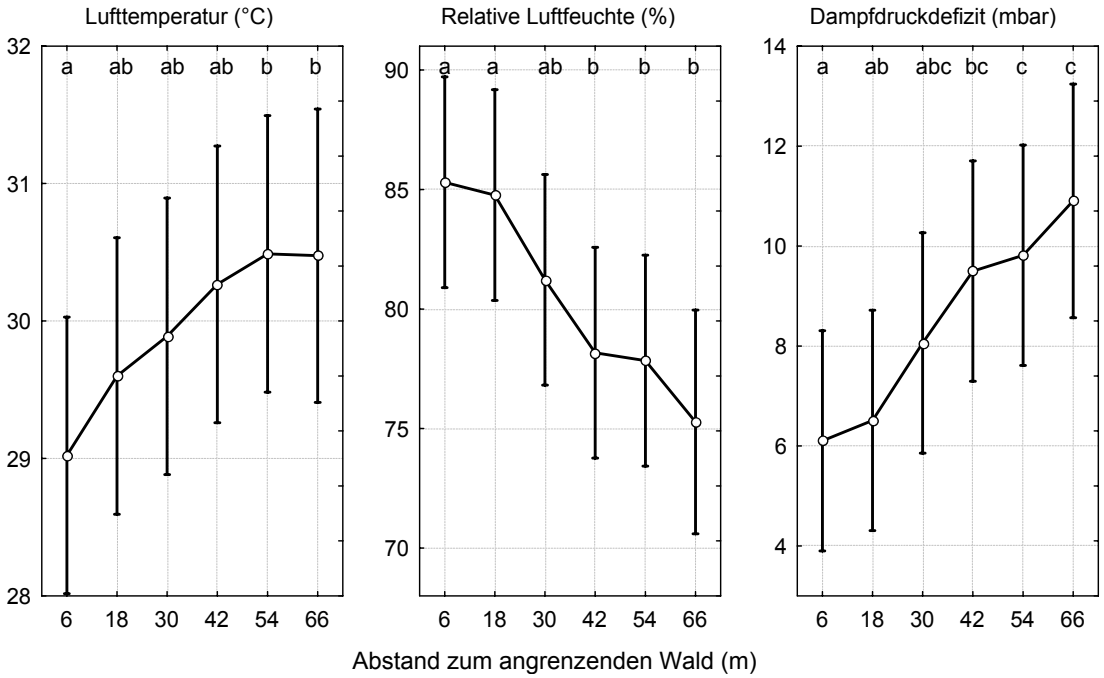


Abb. 25: Klimagradienten vom angrenzenden Primärwald in die Versuchsfläche.

Die Messungen erfolgten zu niederschlagsfreien Stunden an verschiedenen Tagen im März 1999 zwischen 11:00 und 15:00 Uhr mit einem aspirierten ASSMANN-Psychrometer in 1 m Höhe entlang eines zum Primärwaldrand senkrecht ausgerichteten Transektes durch die Versuchsfläche. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Messpunkte bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ (*post-hoc*-Tests nach ANOVA: LSD-Test, n = 9). Darstellung der Mittelwerte und deren 95%-Konfidenzintervalle.

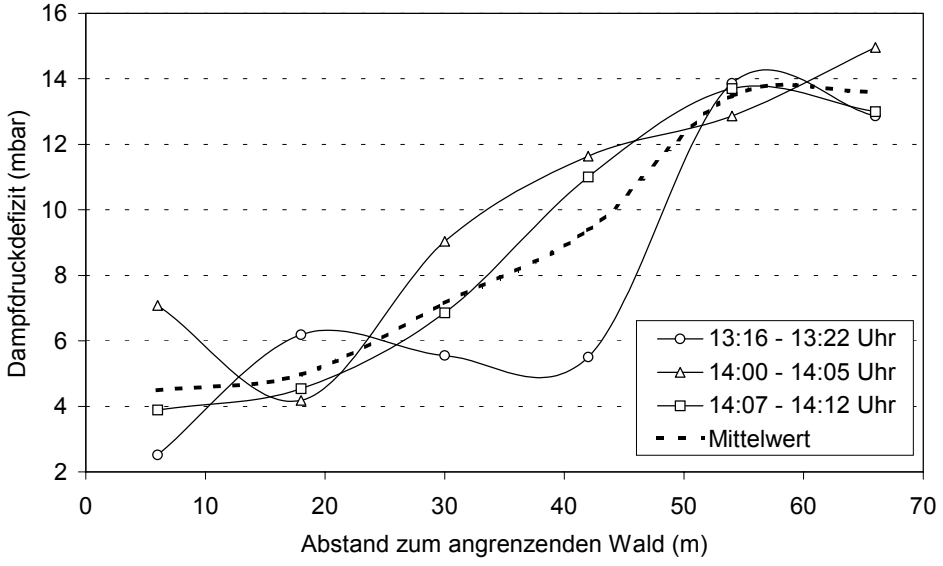


Abb. 26: Einzelmessungen der Dampfdruckdefizite in verschiedenen Abständen zum Wald an einem niederschlagsfreien frühen Nachmittag mit leichter Bewölkung (17.03.1999).

Darstellung dreier aufeinanderfolgender Messgänge mit einem aspirierten ASSMANN-Psychrometer. Die Messungen erfolgten nicht synchron: Die benachbarten Messpunkte eines Messgangs liegen ca. eine Minute auseinander. Durchschnittswerte des Klimas in der Zeit von 12:30 bis 14:30 Uhr, parallel aufgenommen von einer automatisierten Klimastation, positioniert im mittleren Bereich des Versuchsfeldes: 30°C Lufttemperatur, 573 Watt m^{-2} Globalstrahlung, 0,58 m/s Wingeschwindigkeit, 70,5% relative Luftfeuchte.

Dieser mikroklimatische Gradient tritt bei der Betrachtung einzelner Messgänge z.T. noch deutlicher hervor. Das Beispiel dreier Messgänge an einem niederschlagsfreien Mittag (Abb. 26) zeigt einen weitaus steileren Verlauf des Gradienten der Dampfdruckdefizite, der über die gemessene Strecke eine Verdreifachung aufwies. Auch bei diesen Einzelmessungen wird deutlich, dass die Ausdehnung des durch den Wald beeinflussten mikroklimatischen Saumes etwa 40 bis 50 m beträgt.

Verdunstungsraten

In Abb. 27 sind die relativen, mit PICHE-Evaporimetern gemessenen Verdunstungsraten über einen Zeitraum von fünf Tagen in unterschiedlichen Abständen zum Primärwald dargestellt, aufgetragen als prozentualer Anteil des maximal gemessenen Wertes. Es wird deutlich, dass die Verdunstungsrate über eine Strecke von 60 m um 40% bis 50% zunahm. Der Gradient lässt zwei Stufen einer deutlichen Zunahme der Verdunstung erkennen: ein sehr starker Anstieg von 6 m auf 18 m und ein weiterer deutlicher Anstieg ab 24 m.

Die Messpunkte in 6 m, 12 m und 18 m Entfernung zum Wald waren bis ca. 10:20 Uhr (6 m), 9:00 Uhr (12 m) bzw. 8:20 Uhr (18 m) morgens beschattet. Der Anstieg der Verdunstung in diesem Bereich ist folglich auch im Zusammenhang mit der längeren Beschattung der näher am Wald gelegenen Bereiche zu sehen. Unterschiede in der Beschattung bis ca. 8:00 Uhr machen sich in der Strahlungsbilanz und somit auch in der Verdunstungsrate hingegen kaum bemerkbar, denn auf freier Fläche steigt die Intensität der bodennahen Strahlung bei wolkenlosem Himmel von geringen 50 bis 150 Watt/m^2 um 8:00 Uhr innerhalb von zwei Stunden auf Werte von 600 bis 700 Watt/m^2 (maximale Intensität in den Mittagsstunden: 900 bis 1100 Watt/m^2).

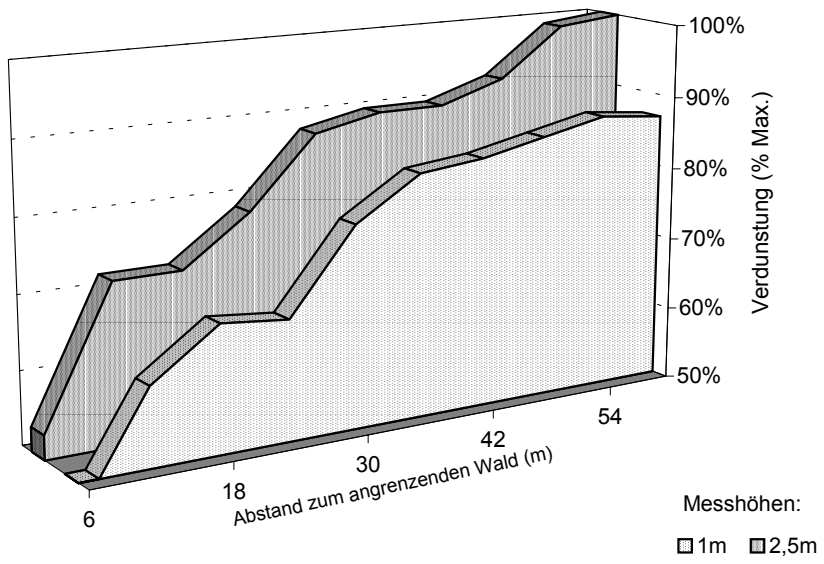


Abb. 27: Verdunstungsraten auf dem Versuchsfeld in verschiedenen Abständen zum Primärwald.

Messungen mit Apparaturen nach PICHE. Darstellung in Prozent der maximalen gemessenen Verdunstungsrate. Integral der Verdunstungsraten vom 25.04. bis 29.04.1999, gemessen in zwei Höhen (1 m und 2,5 m). In diesen 5 Tagen fielen 111,6 mm Niederschlag; es wurden insgesamt 20 Sonnenstunden verzeichnet; der Mittelwert der maximalen Tagestemperaturen betrug 30,3 °C und der relativen Luftfeuchte 93,4%.

Die 24 m und weiter vom Waldrand gelegenen Messpunkte waren bereits vor 8:00 Uhr nicht mehr beschattet, so dass hier der beobachtete Gradient der Verdunstungsrate in keiner Weise durch unterschiedliche Strahlungsdauer an den einzelnen Messpunkten bedingt sein kann. Zudem weist der Verlauf dieses Gradienten ab ca. 20 m Entfernung weitgehende Übereinstimmung mit dem zuvor beschriebenen Gradienten der Sättigungsdefizite der Luft auf. Also ist davon auszugehen, dass die weitere Zunahme der Verdunstung ab einem Abstand von 24 m vor allem auf den steigenden Gradienten des Dampfdruckdefizites der Luft zurückzuführen war. Folglich führten die mit zunehmendem Abstand zum Primärwald steigenden Dampfdruckdefizite zu einer Zunahme der Verdunstungsrate um ca. 30% zwischen den Messpunkten bei 24 m und 54 m Entfernung zum Wald.

In 2,5 m Höhe über dem Boden wurden durchweg höhere Verdunstungsraten gemessen als in 1 m Höhe. Diese Differenzen spiegeln stärkere Luftbewegungen in der oberen Messhöhe wider, die durch den Abtransport des verdunsteten Wassers den Gradienten zwischen Verdunstungsfläche und umgebender Luft aufrecht erhielten. In Bodennähe verminderte neben der geringeren Luftbewegung ein weiterer Faktor die Verdunstung: Durch die Transpiration des Bodendeckers, v.a. von *P. phaseoloides*, war der Wassergehalt der bodennahen Luftschichten höher, so dass hier ein reduziertes Dampfdruckdefizit die geringere Verdunstung aus der PICHE-Apparatur bewirkte.

Die Messergebnisse lassen den Schluss zu, dass der Primärwald das Klima auf der Versuchsfläche bis zu einer Entfernung von ca. 40 m bis 50 m maßgeblich beeinflusste. Beschattungseffekte waren bis zu einer Entfernung von 20 m zu verzeichnen. Über diese Marge hinaus waren es die in größeren Abständen geringeren Wassergehalte und höheren Temperaturen der Luft, die auf einer Strecke von 50 m zu einer Zunahme der Verdunstungsraten um ca. 50% führten.

4.2.3.2 Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen im mikroklimatischen Einflussbereich des Primärwaldes

Bestehen Zusammenhänge zwischen den beschriebenen mikrokliomatischen Gradienten vom Waldrand ins Innere des Versuchsfeldes und der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen? Zur Beantwortung dieser Frage wurden von jeder Cupuaçu-Pflanze der Mischkultursysteme der Blöcke I bis IV der Abstand zum nächstgelegenen Waldrand ermittelt. Die Pflanzen wurden ihren Standorten entsprechend in fünf Abstandsklassen gruppiert (bis 15 m, 15 bis 30 m, 30 bis 45 m, 45 bis 60 m, mehr als 60 m vom Wald entfernt), zwischen denen die Parameter der pflanzlichen Entwicklung verglichen und statistisch analysiert wurden.

> Die Pflanzen der Monokultur wurden bei der vergleichenden Analyse der Abstandsklassen wegen der geringen Wiederholung dieses Pflanzsystems und der dadurch bedingten ungleichmäßigen topographischen Verteilung nicht berücksichtigt (5 Parzellen wurden als Monokultur angelegt, hingegen 60 Parzellen als Mischkulturen).

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen

Die Pflanzenhöhe lag in Waldnähe über dem Durchschnitt, während in Abständen über 45 m die Cupuaçu-Pflanzen unterdurchschnittlich entwickelt waren (Abb. 28). Dabei fällt bis zu einer Distanz von 60 m ein kontinuierlich fallender Gradient der Pflanzenhöhe vom Waldrand ins Innere des Versuchsfeldes auf. Das gleiche Bild ergab sich bei den Stammdurchmessern: In Nähe des Waldes erfuhren die Pflanzen ein überdurchschnittliches Dickenwachstum der Sprossachse, während in Abständen über 45 m die Cupuaçu-Pflanzen deutlich geringere Stammdurchmesser aufwiesen. Auch hinsichtlich dieses Wachstumsparameters war dabei ein kontinuierlich fallender Gradient vom Waldrand ins Innere des Versuchsfeldes zu beobachten.

Tab. 8: Varianzanalyse zur Überprüfung des mikroklimatischen Einflusses des angrenzenden Waldes auf das Wachstum von Cupuaçu-Pflanzen.

Kategorialer Faktor: Abstandsklassen zum Wald. Individuen in Abstandsklassen: bis 15 m n = 43; 15 bis 30 m n = 97; 30 bis 45 m n = 125; 45 bis 60 m n = 100; über 60 m n = 115
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Abstandsklassen zum Wald						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Pflanzenhöhe	Effekt	83879	4	20970	9,38*	< 0,001
	Fehler	1059671	474	2236		
Stammdurchmesser	Effekt	7486	4	1872	12,01*	< 0,001
	Fehler	73888	474	156		

* signifikant

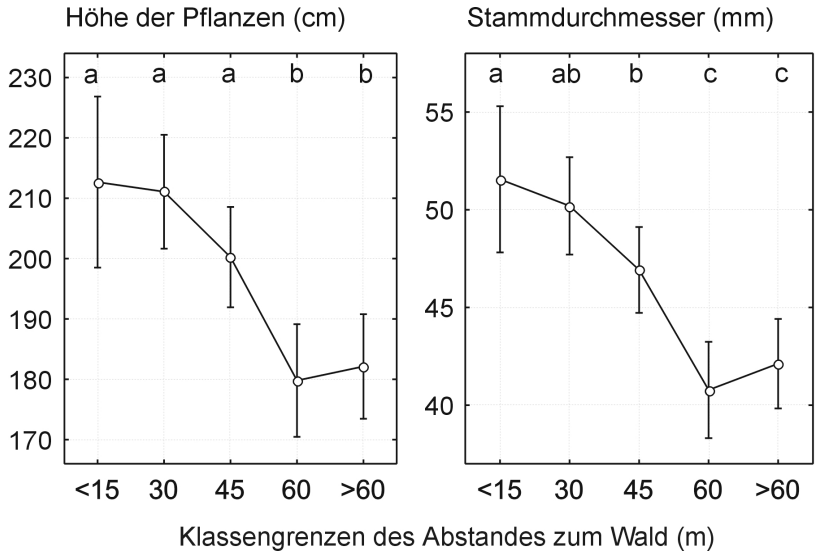


Abb. 28: Höhen und Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen in verschiedenen Entfernungen zum Primärwald nach 3 Jahren.

Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Abstandsklassen bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (post hoc Tests nach ANOVA: LSD-TEST; n = 480 Individuen). Die vertikalen Balken geben die 95%-Konfidenzintervalle der Mittelwerte an.

Die hohen Signifikanzen und geringen Irrtumswahrscheinlichkeiten der Varianzanalyse bestätigen, dass ein erheblicher Anteil der Variabilität der vegetativen Entwicklung durch einen Standortgradienten bedingt wurde, der sich, ausgehend vom Waldrand, ca. 50 m in das Versuchsfeld erstreckte (Tab. 8).

Entwicklung von Blüten und Früchten

Hinsichtlich der Entwicklung von Blüten und Früchten ergab sich ein kontinuierlicher Gradient vom Waldrand ins Innere der Versuchsfläche (Abb. 29). Mit über 60% blühenden Individuen lagen die Cupuaçu-Pflanzen in den beiden dem Wald am nächsten gelegenen Abstandsklassen über dem Gesamtdurchschnitt des Anteiles adulter Pflanzen. In den beiden Abstandsklassen über 45 m wiesen zu diesem Zeitpunkt kaum 40% der Pflanzen Blüten oder Blütenknospen auf.

Dieses Muster der Reifeentwicklung der Cupuaçu-Pflanzen spiegelt sich auch in dem Anteil der Pflanzen wider, die in den folgenden 5 bis 7 Monaten reife Früchte entwickelten. Das bedeutet, dass die verminderte Fruchtentwicklung im zentralen Bereich des Versuchsfeldes nicht auf einen etwaigen Mangel bestäubender Insekten zurückzuführen war. Eine solche Ursache für einen Gradienten der Fruchtproduktion setzte voraus, dass sich die Bestäuber hauptsächlich im Wald reproduzierten und dass deren Aktionsradius nicht bis ins Innere der Versuchsfläche reichte. Da jedoch die Blüten nahezu aller adulten Individuen befruchtet wurden, und zwar unabhängig von der relativen Lage zum Wald, kann ein Einfluss auf die Wechselwirkung zwischen Bestäubern und Pflanze als Erklärung für das beobachtete Phänomen ausgeschlossen werden.

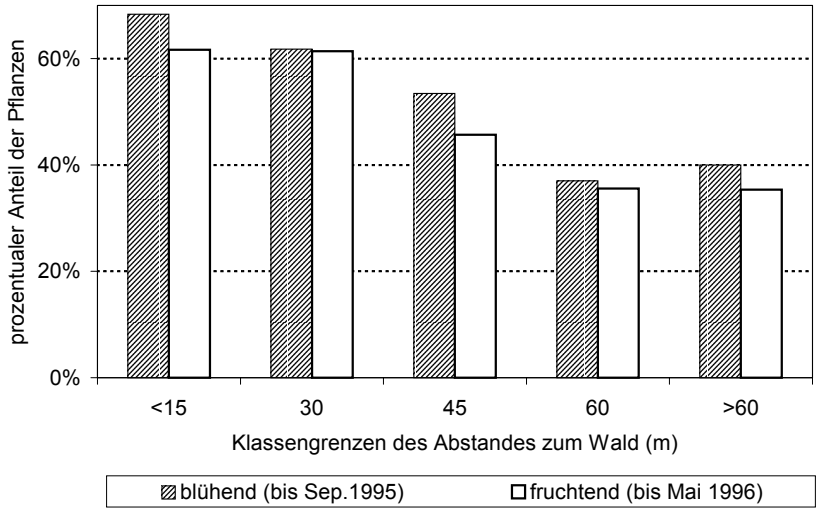


Abb. 29: Anteil der Cupuaçu-Pflanzen in den einzelnen Abstandsklassen zum Wald, die im dritten Jahr bereits adult waren („blühend“) und in den darauffolgenden Monaten reife Früchte entwickelten („fruchtend“).

Darstellung der prozentualen Anteile blühender bzw. fruchtender Pflanzen innerhalb der einzelnen Abstandsklassen. Individuenanzahl: bis 15 m n = 43; 15 – 30 m n = 97; 30 – 45 m n = 125; 45 – 60 m n = 100; mehr als 60 m n = 115.

Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion

Zur Analyse dieses Zusammenhangs wurde die Fruchtproduktion der im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes stehenden Pflanzen (bis 45 m Entfernung zum Wald) und der nicht vom Wald beeinflussten Pflanzen (über 45 m Entfernung) gegen die Stammdurchmesser als Maß der vegetativen Entwicklung aufgetragen (Abb. 30). Es wird deutlich, dass in Waldnähe die Cupuaçu-Pflanzen bei jedem Stammdurchmesser mehr Früchte entwickelten. Darüber hinaus setzte bei den vom Wald beeinflussten Cupuaçu-Pflanzen die Fruchtproduktion schon bei geringeren Stammdurchmessern ein, und sogar Pflanzen mit Durchmessern zwischen 25 mm und 35 mm entwickelten hier Früchte.

Folglich begünstigte die Nähe des Waldes nicht nur das Wachstum der Pflanzen, sondern auch die Erlangung der Blüh- und Fruchtreife. D.h. dass in Waldnähe die Cupuaçu-Pflanzen zu einem früheren Zeitpunkt ihrer ontogenetischen Entwicklung Früchte produzierten. Dadurch wird wie zuvor bei der Betrachtung der Kultursysteme deutlich, dass eine in Relation zum vegetativen Entwicklungsstand frühere Reife von einzelnen Cupuaçu-Pflanzen von augenscheinlich geringfügig variierenden Standortfaktoren abhängig war.

Der Gradient der vegetativen und generativen Entwicklung und seine Ausdehnung lassen eine deutliche Übereinstimmung mit den zuvor beschriebenen klimatischen Gradienten erkennen. Dieses Indiz erhärtet die Hypothese, dass die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen deutlich von den mikroklimatischen Bedingungen des Standortes abhing.

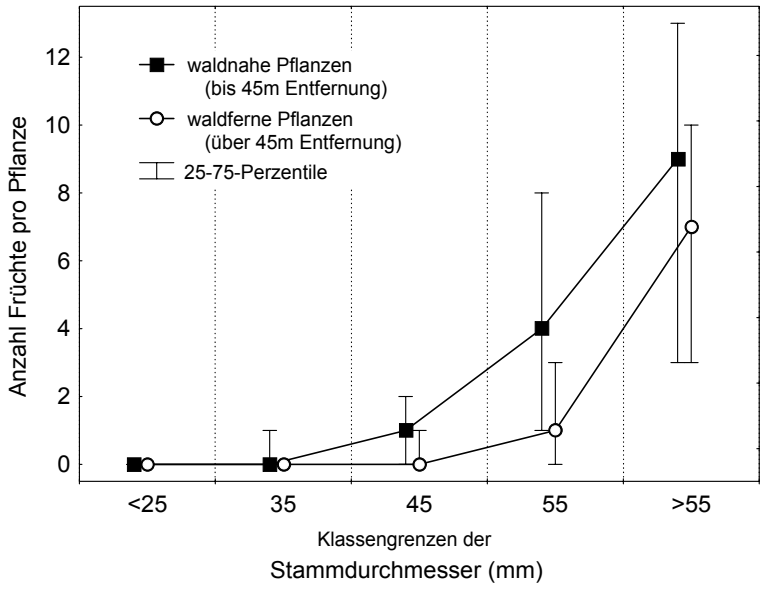


Abb. 30: Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der vegetativen Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in Waldnähe und im zentralen Bereich der Versuchsfläche.

Die Anzahl der 1996 an einer Pflanze abgereiften Früchte wurde gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervallen klassifiziert. Darstellung der Mediane und der 25-75-Perzentile. Analysiert wurden die 480 Pflanzen in den Mischkultursystemen der Blöcke I bis IV.

Ein positiver Einfluss morgendlicher bzw. nachmittäglicher Beschattung durch den Wald ist nicht auszuschließen. Ein solcher Effekt beträfe allerdings lediglich die erste Abstandsklasse (bis 15 m) und womöglich noch Teile der zweiten Abstandsklasse, da eine kurzzeitige Beschattung während strahlungsintensiver Tageszeiten nur bis zu einer Entfernung von ca. 20 m zum Waldrand gegeben war (siehe Kapitel 4.2.3.1). Folglich steht der beobachtete kontinuierliche Gradient der pflanzlichen Entwicklung in keinem engen Zusammenhang mit der Strahlungsdauer und -intensität an den jeweiligen Standorten.

Fruchtproduktion entlang des mikroklimatischen Gradienten

Die vorangehend dargelegten Befunde führen zu der Hypothese, dass an Standorten im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes die Wasserbilanz der Pflanzen positiv beeinflusst wurde. In den zentralen Bereichen des Versuchsfeldes hingegen wurde die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen dieser Hypothese zufolge stärker durch klimatische Extreme und dadurch bedingte Wasserdefizite beeinträchtigt. Diese These würde erhärtet, wenn bei ausgiebigeren Trockenperioden der positive Einfluss des Waldes auf die Pflanzen deutlicher hervorträte als in feuchteren Jahren.

Die Entwicklungsdauer von der bestäubten Blüte zur reifen Frucht beträgt bei Cupuaçu-Pflanzen 5 bis 7 Monate. Der Fruchtansatz erfolgt zu Beginn der regenärmeren Jahreszeit, die während der beobachteten Jahre sehr unterschiedlich ausfiel (Abb. 31). Die Fruchtentwicklung der untersuchten Cupuaçu-Pflanzen erfolgte in den drei Erntejahren unter sehr unterschiedlichen Klimaregimes. Der ersten Ernte Anfang 1996 ging eine Trockenperiode voraus, die mit zwei Monaten Dauer von Juli bis August 1995 zwar von durchschnittlicher Länge war, sich jedoch durch

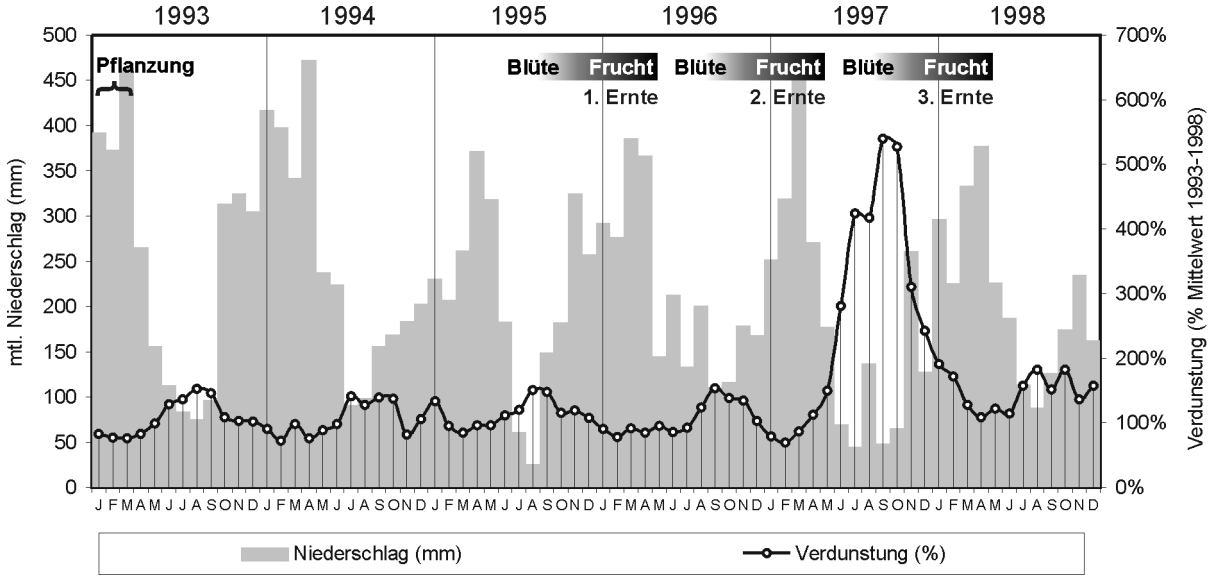


Abb. 31: Klima auf der Versuchsstation EMBRAPA Amazônia Ocidental bei Manaus seit Beginn des Feldversuches bis 1998 mit Darstellung der Fruchtentwicklungs- und Erntephasen der Cupuaçu-Pflanzen

Monatliche Niederschlagsmengen und Verdunstung (gemessen mit PICHÉ-Evaporimetern; in Prozent des Mittelwertes des Zeitraumes 1993-98). Datenquelle: Klimastation der EMBRAPA Amazôna Ocidental, Manaus.

vergleichsweise geringe Niederschlagsmengen von nur 61 mm im Juli bzw. 26 mm im August auszeichnete. Im darauffolgenden Jahr 1996, in welchem die Früchte der Erntesaison 1997 entwickelt wurden, war die regenärmere Jahreszeit hingegen vergleichsweise niederschlagsreich: Der geringste monatliche Niederschlag wurde hier im September mit 110 mm verzeichnet. Im Jahr 1997 schließlich führte das „El Niño"-Phänomen zu einer sehr intensiven Trockenzeit, welche sich von Juni bis Oktober erstreckte mit monatlichen Niederschlägen um 50 mm und mit mehreren durchgehend niederschlagsfreien Sequenzen von über 20 Tagen Länge. Unter Einfluss dieser ausgedehnten Trockenheit wurden die Früchte der Erntesaison 1998 entwickelt (Abb. 31).

In Abb. 32 ist die Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen in den einzelnen Abstandsklassen getrennt für die drei Erntejahre 1996, 1997 und 1998 dargestellt. In der ersten Erntesaison, also nach 3 Jahren, war eine durchschnittliche Produktivität von 2,8 kg Früchten pro Pflanze zu verzeichnen (Mittelwert aller 480 Pflanzen in Mischkulturen der Blöcke I-IV). Dieser Wert wurde von den Pflanzen, deren Standorte im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes lagen, deutlich überschritten. Hier produzierten die Pflanzen mit durchschnittlich 5,4 kg pro Individuum nahezu dreimal soviel Früchte wie die Pflanzen in Abständen über 45 m (Abb. 32). Im zweiten Produktionsjahr, das wegen der durchgehend hohen monatlichen Niederschlagsmengen als überdurchschnittlich feuchtes Jahr bezeichnet werden muss, war dieser Gradient der Fruchtproduktion stark abgeflacht und nicht signifikant. Im darauffolgenden sehr trockenen Jahr wurde der Gradient der Produktivität dahingegen wieder sehr deutlich: In Waldnähe produzierten die Pflanzen mit durchschnittlich 11 kg Früchten pro Individuum fast doppelt soviel wie die Pflanzen, die außerhalb des mikroklimatischen Einflussbereiches des Waldes standen.

Der mikroklimatische Einfluss des Waldes auf die Entwicklung und Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen trat also besonders während derjenigen Jahre hervor, deren regenärmere Jahreszeit deutlicher ausgeprägt war. Diese Beobachtung erhärtet die These, dass in den zentralen Bereichen des Versuchsfeldes die Cupuaçu-Pflanzen stärker von klimatischen Extremen und dadurch bedingten Wasserdefiziten beeinträchtigt wurden als im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes. Jüngere Pflanzen reagierten dabei erwartungsgemäß stärker auf Trockenheit. Diesen Sachverhalt dokumentiert der höhere F-Wert für das erste Produktionsjahr gegenüber dem dritten (Tab. 9).

Die Beobachtungen hinsichtlich der Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes lassen sich zu zwei generellen Erkenntnissen zusammenfassen: Zum einen kann unter den gegebenen klimatischen und edaphischen Bedingungen, die für Zentral-Amazonien repräsentativ sind, Wasser offensichtlich ein limitierender Faktor für die Entwicklung und Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen sein, insbesondere während der Initial- und Etablierungsphase von Pflanzsystemen. Zum anderen wirken bereits geringfügig feuchtere Mikroklimate einer defizitären Wasserbilanz von Cupuaçu-Pflanzen sehr effektiv entgegen, was sich unmittelbar in einer besseren Entwicklung und Produktivität der Pflanzen bemerkbar macht.

Tab. 9: Varianzanalyse zur Überprüfung des mikroklimatischen Einflusses des angrenzenden Waldes auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen im vierten, fünften und sechsten Jahr.

Varianzanalyse der Fruchtproduktion in Mischkulturen der Wiederholungsblöcke I – IV. Kategorialer Faktor: Abstandsklassen zum Wald. Individuen in Abstandsklassen: bis 15 m n = 43; 15 bis 30 m n = 97; 30 bis 45 m n = 125; 45 bis 60 m n = 100; über 60 m n = 115.
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Abstandsklassen zum Wald						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Fruchtprod. 1996	Effekt	1180	4	295,19	16,43*	< 0,001
	Fehler	8533	475	17,97		
Fruchtprod. 1997	Effekt	222	4	55,68	2,07 $_{ns}$	0,084
	Fehler	12773	475	26,89		
Fruchtprod. 1998	Effekt	1243	4	310,84	6,45*	< 0,001
	Fehler	22890	475	48,19		

* signifikant, $_{ns}$ nicht signifikant

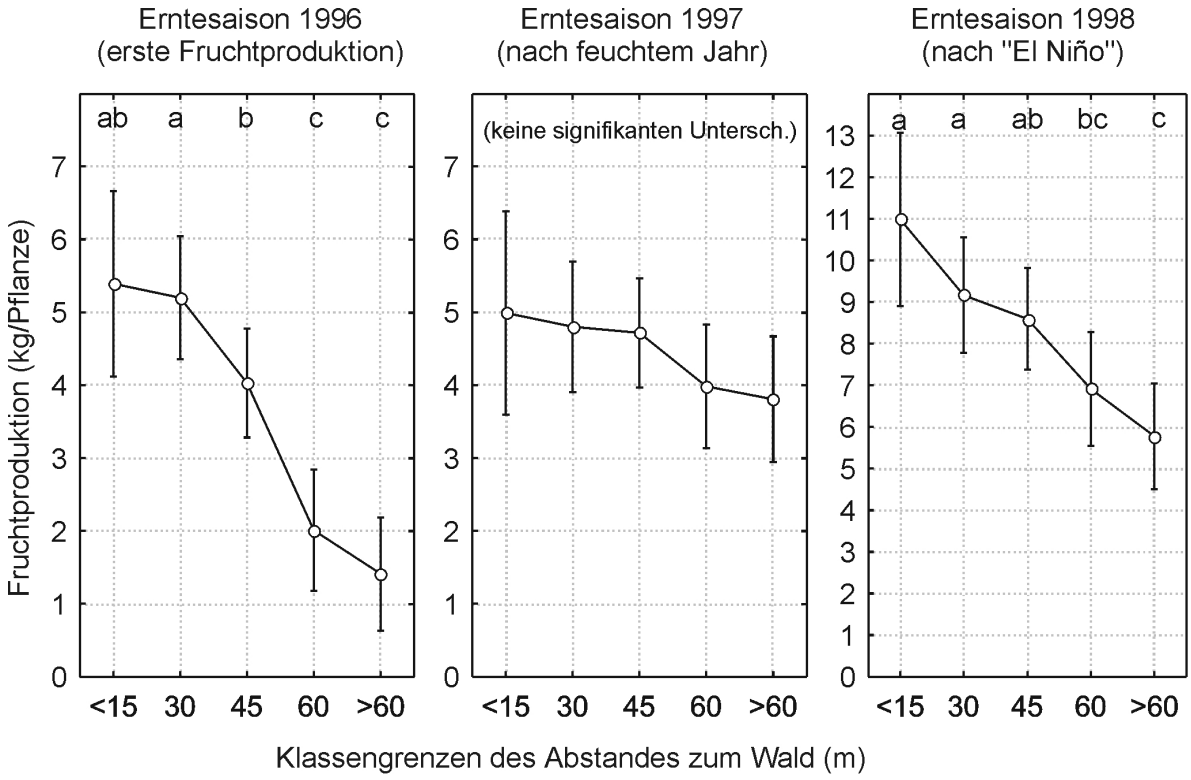


Abb. 32: Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen in verschiedenen Abständen zum Wald im vierten, fünften und sechsten Jahr ihrer Entwicklung.

Darstellung der Fruchtproduktion (kg Frischgewicht pro Pflanze) in den einzelnen Abstandsklassen der Pflanzen in Mischkulturen der Blöcke I-IV. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Abstandsklassen bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (LSD-Test nach ANOVA; Individuen in Abstandsklassen: bis 15 m n = 43; 15 bis 30 m n = 97; 30 bis 45 m n = 125; 45 bis 60 m n = 100; über 60 m n = 115). Die vertikalen Balken geben die 95%-Konfidenzintervalle der Mittelwerte an.

4.2.4 Der Einfluss von Bodenfaktoren, Pflanzenernährung und Geländeeigenschaften auf die Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen

In den vorangehenden Kapiteln wurde gezeigt, dass im Vergleich der vier untersuchten Pflanzsysteme sich die jeweiligen kulturbedingten Standortfaktoren in deutlichen Unterschieden der Entwicklung und Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen niederschlugen. Die Untersuchung des mikroklimatischen Einflusses des angrenzenden Waldes ergab zudem, dass sich räumliche Feuchtegradienten unmittelbar in einem gleichläufigen Gradienten der pflanzlichen Entwicklung wiederfanden. Somit wurde deutlich, dass Cupuaçu-Pflanzen in ihrer Entwicklung sehr stark auf graduelle Unterschiede solcher Standortfaktoren reagierten, die im Zusammenhang mit dem Mikroklima stehen. Es stellt sich die Frage, ob sich die Cupuaçu-Pflanzen auch hinsichtlich anderer Standortvariablen durch eine vergleichsweise hohe Reaktivität auszeichneten. Im Folgenden wird daher überprüft, ob weitere im SHIFT-Feldexperiment variierte Standortfaktoren einen maßgeblichen Einfluss auf die Entwicklung und Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen hatten.

4.2.4.1 Vornutzungsgeschichte der Böden in den unterschiedlichen Blöcken

Die SHIFT-Experimentalsysteme wurden Ende des Jahres 1992 auf zuvor als Kautschukplantagen genutzten Flächen angelegt. Die Versuchsfläche wurde von nordwestlicher in südöstlicher Richtung in fünf Wiederholungsblöcke unterteilt (Abb. 33). In Block V und in Teilen des Blockes IV wurden bereits im Jahr 1982 experimentelle Kautschukplantagen angelegt, während die nordwestlichen Teile der Experimentalfläche (Blöcke I bis III) erst drei Jahre später in Kautschukplantagen umgewandelt wurden. Die gesamte Plantage wurde dann nach wenigen

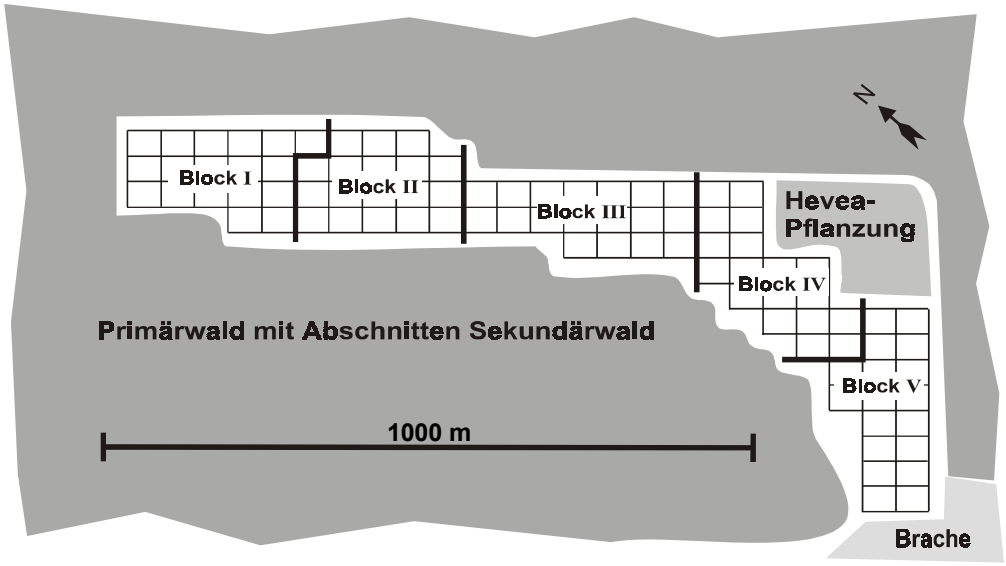


Abb. 33: Schematische Darstellung der Einteilung der Experimentalfläche in Wiederholungsblöcke mit je 18 Parzellen von 48 m x 32 m.

Der Wiederholungsblock V und angrenzende Bereiche des Blockes IV wurden vor Anlage des Feldversuches für längere Zeit als Kautschukplantage genutzt als der Rest des Fläche.

Jahren aufgegeben. Folglich wurde in den Blöcken V und IV Kautschuk produziert, während in den Blöcken I bis III die *Hevea*-Pflanzung vor Erreichen der Produktivität aufgegeben wurde. Für die Bodenqualität kann dieser Unterschied in der Vornutzung bedeutend sein, da es zum einen in den Blöcken IV und V durch die Entnahme von Kautschuk zu Nährstoffausträgen kam, und da sich hier zum anderen degradierende Einflüsse über einen um drei Jahre längeren Zeitraum auswirken konnten. Es stellte sich die Frage, ob und in welchem Maße die Pflanzenentwicklung und -produktivität Zusammenhänge mit der unterschiedlichen Vorgeschichte der Flächen aufwies.

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen

Die Cupuaçu-Pflanzen waren im Block V mit einer mittleren Höhe von 1,44 m und einem Stammdurchmesser von durchschnittlich 30,5 mm signifikant schlechter entwickelt als in allen anderen Blöcken (Abb. 34). Block III zeichnete sich hinsichtlich beider Wachstumsparameter durch die höchsten Werte aus. Der Mittelwert der Pflanzenhöhe lag hier bei 2,1 m, der Stammdurchmesser bei 49 mm. Die Signifikanzen und geringen Irrtumswahrscheinlichkeiten der Varianzanalyse bestätigen, dass ein erheblicher Anteil der Variabilität hinsichtlich Pflanzenhöhe und Stammdurchmesser dadurch erklärbar ist, dass in den Blöcken unterschiedliche edaphische Bedingungen herrschten (Tab. 10).

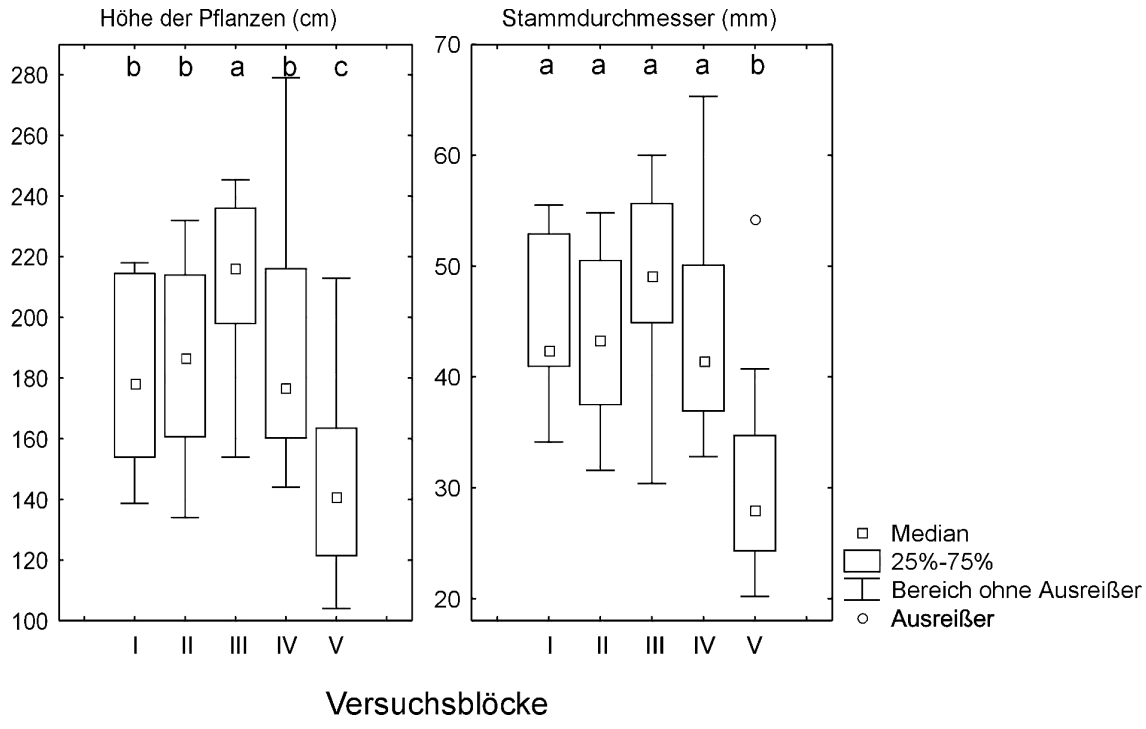


Abb. 34: Höhen und Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen in den verschiedenen Versuchsblöcken nach 3 Jahren.

Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Versuchsblöcke bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (*post-hoc*-Test nach zweifaktorieller ANOVA: LSD-Test; n = 12).

Tab. 10: Varianzanalyse zur Überprüfung des Effektes edaphischer Unterschiede zwischen den Versuchsblöcken auf das Wachstum von Cupuaçu-Pflanzen.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen (n = 12). Zweifaktorielle ANOVA. kategoriale Faktoren: Versuchsblock und Mischkultursystem 1 bis 3 (Werte für Kultursysteme in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Versuchsblöcke (und Mischkultursysteme)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Pflanzenhöhe	Effekt	29368 (22893)	4 (2)	7342 (11447)	10,80* (16,83*)	< 0,001 (< 0,001)
	Fehler	36031	53	680		
Stammdurchmesser	Effekt	2415 (1485)	4 (2)	603,9 (742,9)	12,36* (15,20*)	< 0,001 (< 0,001)
	Fehler	2589	53	48,9		

* signifikant

Entwicklung von Blüten und Früchten

Zwischen den Versuchsblöcken konnten hinsichtlich der Entwicklung von Blüten und Früchten deutliche Unterschiede beobachtet werden. In Block V blühten nach drei Jahren kaum 30% der Pflanzen, während im Block III zu diesem Zeitpunkt nahezu 80% der Pflanzen bereits adult waren (Abb. 35). Diese Differenzen hinsichtlich der generativen Entwicklung spiegeln sich bei den Blöcken I bis III auch in dem Anteil der Pflanzen wider, die in den folgenden 5 bis 7 Monaten reife Früchte entwickelten. In den Blöcken IV und V hingegen entwickelten ca. 30% der adulten Pflanzen keine Früchte.

Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion

In Abb. 36 wurde getrennt für die Blöcke II-III und IV-V die Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen gegen die jeweiligen Stammdurchmesser als Maß der vegetativen Entwicklung aufgetragen (Block I wurde nicht berücksichtigt, um den getrennten Darstellungen die gleiche Fallzahl zugrunde zu legen). Es wird deutlich, dass in den Blöcken II und III die Cupuaçu-Pflanzen bei jedem Stammdurchmesser mehr Früchte entwickelten als in den Blöcken IV und V. Darüber hinaus setzt in den Blöcken IV und V die Fruchtproduktion erst bei deutlich höheren Stammdurchmessern ein. Folglich wurde in den Blöcken IV und V nicht nur das Wachstum der Pflanzen sondern unabhängig davon die Reifeentwicklung verzögert.

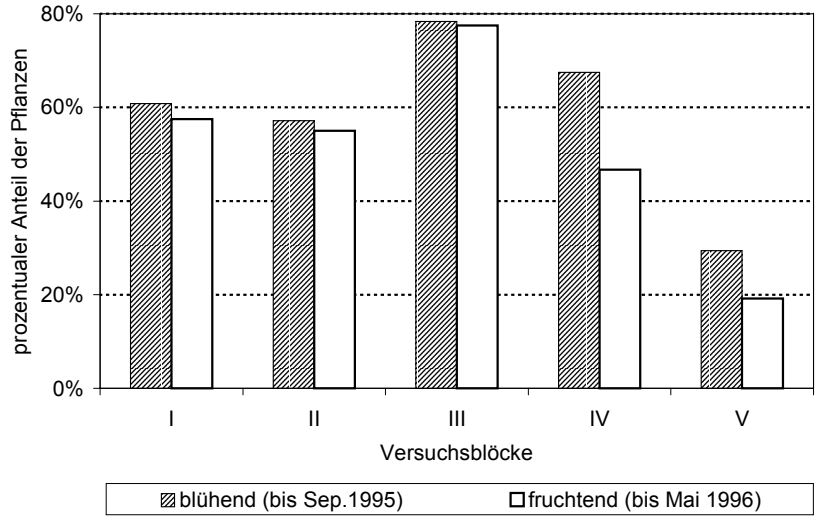


Abb. 35: Anteil der Cupuaçu Pflanzen in den fünf Versuchsblöcken, die im dritten Jahr bereits adult waren („blühend“) und in den darauffolgenden Monaten reife Früchte entwickelten („fruchtend“).

Darstellung der prozentualen Anteile blühender bzw. fruchtender Pflanzen in den einzelnen Blöcken. Individuenanzahl: 150 pro Block.

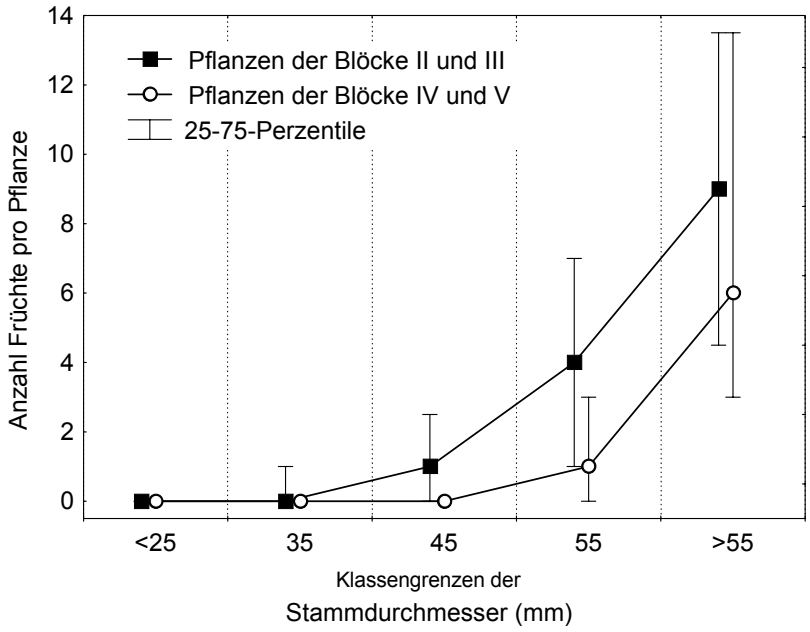


Abb. 36: Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der vegetativen Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in den Versuchsblöcken unterschiedlicher Vornutzung.

Die Anzahl der 1996 an einer Pflanze abgereiften Früchte wurde gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervallen klassifiziert. Darstellung der Mediane und der 25-75-Perzentile für die Gesamtheit der 480 Pflanzen in den Mischkulturen der Blöcke II-V.

Entwicklung der Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen auf den Teilflächen unterschiedlicher Vornutzungsgeschichte

Die Parzellen-Mittelwerte der jährlichen Fruchtproduktionen, bemessen als kg Früchte pro Pflanze, wurden in einem gemeinsamen jahresübergreifenden Ansatz mittels Varianzanalyse statistisch ausgewertet. In Block V war stets die geringste Fruchtproduktion zu verzeichnen (Abb. 37). Anhand der in Abb. 37 aufgeführten Signifikanzgruppierung (Buchstaben am oberen Rand) nach LSD-Test wird ersichtlich, dass die Pflanzen in Block V erst im Alter von 5 Jahren ein Produktivitätsniveau erreichten, bei dem die Pflanzen in Block III schon im ersten Produktionsjahr, also zwei Jahre zuvor angelangt waren.

Die Signifikanzen und geringen Irrtumswahrscheinlichkeiten der Varianzanalyse (Tab. 11) bestätigen, dass ein erheblicher Anteil der Variabilität hinsichtlich der Fruchtproduktion durch unterschiedliche edaphische Bedingungen in den Versuchsblöcken erklärbar ist. Aufgrund der längeren Nutzungsgeschichte der Blöcke IV und V ist davon auszugehen, dass die dort anzutreffenden ungünstigeren edaphischen Bedingungen als Degradationserscheinung des Bodens zu bewerten sind.

Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass die degradierungsbedingten Unterschiede zwischen den Blöcken auf unterschiedliche Verfügbarkeiten von Nährmineralien zurückzuführen sind. Untersuchungen der bodenchemischen Kennwerte ließen allerdings keine signifikanten Unterschiede in den Nährelementgehalten zwischen den Versuchsblöcken erkennen, wobei Tendenzen zu niedrigeren Aluminiumgehalten und höhere pH-Werte in den Blöcken IV und V sogar günstigere bodenchemische Bedingungen erwarten ließen (vgl. Jahresbericht SHIFT-ENV23 1997). Zudem wurden alle Nutzpflanzen durch Düngergaben mit Makro- und Mikronährelementen versorgt, welche etwaige standortbedingte Defizite der Nährstoffgehalte kompensieren sollten.

Es ist daher anzunehmen, dass das verminderte Wachstum und die geringere Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den Blöcken IV und V in erster Linie durch bodenphysikalische Degradationsaspekte erklärbar sind. So könnten z.B. oberflächliche Kompaktierungen sowie ungünstige Porenvolumenverteilung einen stärkeren Wasserabfluss bewirkt haben. Dadurch würde sich nicht nur der Anteil nutzbaren Niederschlagswassers verringern, sondern es würde auch ein erhöhter Austrag der durch Düngung eingebrachten Nährstoffe zu verzeichnen sein. Darüber hinaus ist zu bedenken, dass die Porenvolumenverteilung auch für die Infiltration oberflächlich ausgebrachter Nährstoffe entscheidend ist.

Tab. 11: Varianzanalyse zur Überprüfung des Einflusses edaphischer Unterschiede zwischen den Versuchsblöcken auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen nach 3, 4 und 5 Jahren.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen. Zweifaktorielle ANOVA, kategoriale Faktoren: Versuchsblöcke und Kultursysteme (Werte für Kultursysteme in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Faktor: Versuchsblöcke (Kultursystem)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Fruchtprod. 1996	Effekt	95,89 (223,37)	4 (2)	23,97 (111,68)	4,97* (23,14*)	< 0,002 (< 0,001)
	Fehler	255,76	53	4,83		
Fruchtprod. 1997	Effekt	154,30 (252,36)	4 (2)	38,58 (126,18)	5,68* (18,57*)	< 0,001 (< 0,001)
	Fehler	360,15	53	6,79		
Fruchtprod. 1998	Effekt	312,64 (144,76)	4 (2)	78,16 (72,39)	5,09* (4,71*)	<0,002 (0,013)
	Fehler	813,94	53	15,36		

* signifikant

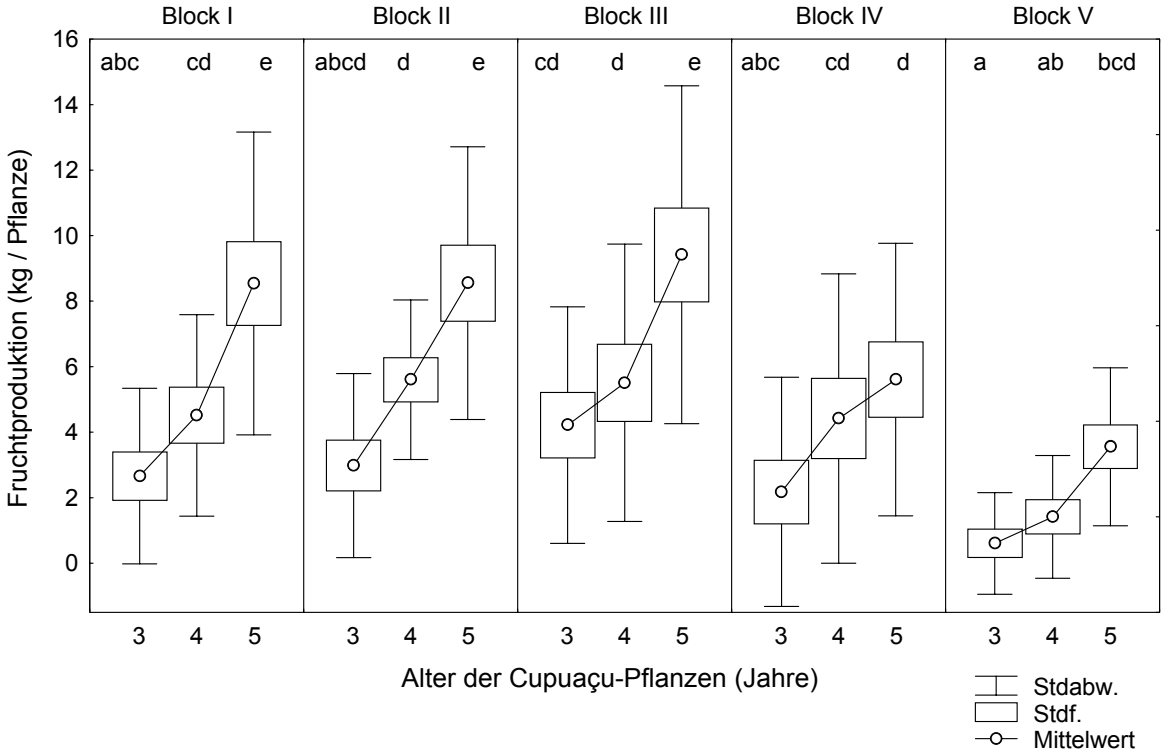


Abb. 37: Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen in den fünf Versuchsblöcken nach 3, 4 und 5 Jahren.

Darstellung der Fruchtproduktion (kg Frischgewicht pro Pflanze) in den einzelnen Blöcken in den Jahren 1996, 1997 und 1998. Analysiert wurden die Parzellenmittelwerte. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (*post hoc* Test nach ANOVA: LSD-Test, n = 13).

4.2.4.2 Pflanzenernährung

In allen Systemen wurden die einzelnen Nutzpflanzen mit definierten Düngermengen versorgt. Jedes Mischkultursystem lag dabei bis November 1996 in zwei Dünge-Varianten vor, die sich hinsichtlich der Gesamtmenge, nicht aber der Zusammensetzung des applizierten Düngers unterschieden: Die einzelnen Pflanzen wurden mit 30% bzw. 100% der Menge an Makro- und Mikronährelementen versorgt, die von der staatlichen brasilianischen agroforstlichen Forschungsanstalt EMBRAPA für die Kultur der jeweiligen Nutzpflanzenart empfohlen wurde[7] (siehe Material und Methoden S. 25). Im Folgenden wird anhand der gleichen Methoden wie in den vorangegangenen Kapiteln überprüft, in welchem Maße das unterschiedliche Düngeniveau das Wachstum und die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen beeinflusste.

Bei der Varianzanalyse gingen die abhängigen Variablen (Höhe, Stammdurchmesser, Fruchtproduktion im Jahr 1996) als arithmetische Mittelwerte der einzelnen Mischkultur-Parzellen in die Analysen ein. Beim Design der ANOVA wurde als weiterer Faktor die Zugehörigkeit zu den Kultursystemen eingesetzt.

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen

Zwischen den Düngevarianten konnten hinsichtlich der vegetativen Entwicklungsparameter keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Abb. 38). Es wurde lediglich eine geringfügige Tendenz zu höherem Wuchs und größeren Stammdurchmessern durch höhere Düngermengen beobachtet, die in System 2 am deutlichsten hervortrat.

Nach zweifaktorieller Varianzanalyse und anschließendem *post-hoc*-Test wurde deutlich, dass in System 1 die Pflanzen auch mit 30% der empfohlenen Düngermenge besser entwickelt waren als die Pflanzen, die in den Systmen 2 und 3 mit der vollen Düngermenge versorgt wurden. Folglich wirkten sich höhere Nähstoffgaben weit geringer aus als jene Faktoren, die in den Kultursystemen mit dichterem Pflanzenbestand die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen förderten. Die Ergebnisse der Varianzanalyse in Tab. 12 belegen, dass hinsichtlich Pflanzenhöhe und Stammdurchmesser keine signifikanten Unterschiede zwischen den Düngevarianten vorlagen.

Entwicklung von Blüten und Früchten

Zwischen den Düngevarianten konnten hinsichtlich der Entwicklung von Blüten und Früchten nur im Mischkultursystem 2 Unterschiede beobachtet werden. Hier entwickelten 34,9% der Pflanzen der niedrigen Düngestufe Blüten, während dies in den hohen Düngevarianten bei 55,7% der Pflanzen bereits der Fall war. Diese Differenz spiegelt sich auch in dem Anteil der Pflanzen

[7] Ab 1996 wurde dieses Düngeschema stark modifiziert, um im Rahmen angegliederter Forschungsprojekte spezifischere Untersuchungen zur Dynamik einzelner Nährelemente zu ermöglichen. Folglich können bei der hier behandelten Fragestellung zum Einfluss der Düngemenge nur die Daten bis einschließlich 1996 berücksichtigt werden.

Tab. 12: Varianzanalyse zur Überprüfung des Dünge-Effektes auf das Wachstum von Cupuaçu-Pflanzen.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen (n = 10). Zweifaktorielle ANOVA, kategoriale Faktoren: Düngevariante (30% und 100% der empfohlenen Mengen) und Mischkultursysteme (Werte in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Düngevariante (und Mischkultursysteme)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Pflanzenhöhe	Effekt	1994 (22893)	1 (2)	1994 (11447)	1,70 $_{ns}$ (9,76*)	0,198 (<0,001)
	Fehler	63365	54	1173		
Stammdurchmesser	Effekt	157,5 (1485,8)	1 (2)	157,5 (742,9)	1,76 $_{ns}$ (8,28*)	0,191 (<0,001)
	Fehler	4844,7	54	89,7		

* signifikant, $_{ns}$ nicht signifikant

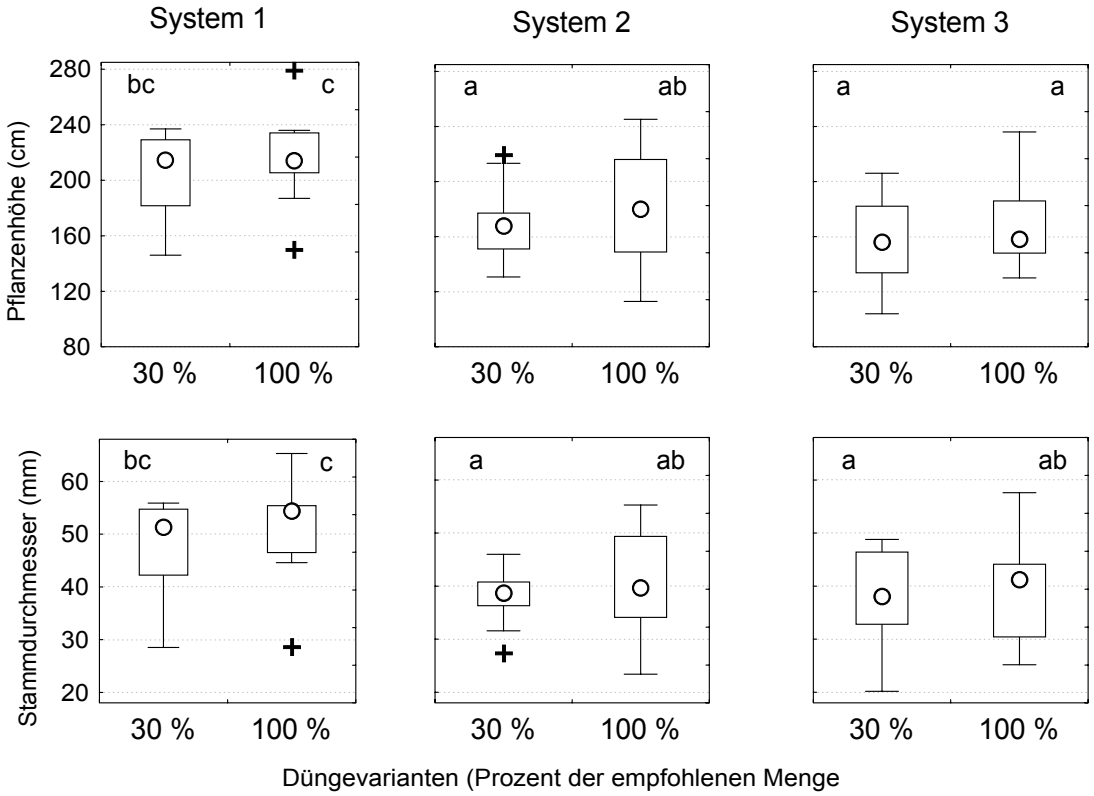


Abb. 38: Höhen und Stammdurchmesser der Pflanzen nach 3 Jahren bei 30% und 100% Düngung in den verschiedenen Mischkultursystemen.

Darstellung der Mediane (o), der Spannweite, der 25-75-Perzentile und der Ausreißer (+). Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Parzellenmittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$. Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Düngevarianten innerhalb der Mischkultursysteme festgestellt (*post-hoc*-Test nach ANOVA: LSD-Test; n = 10).

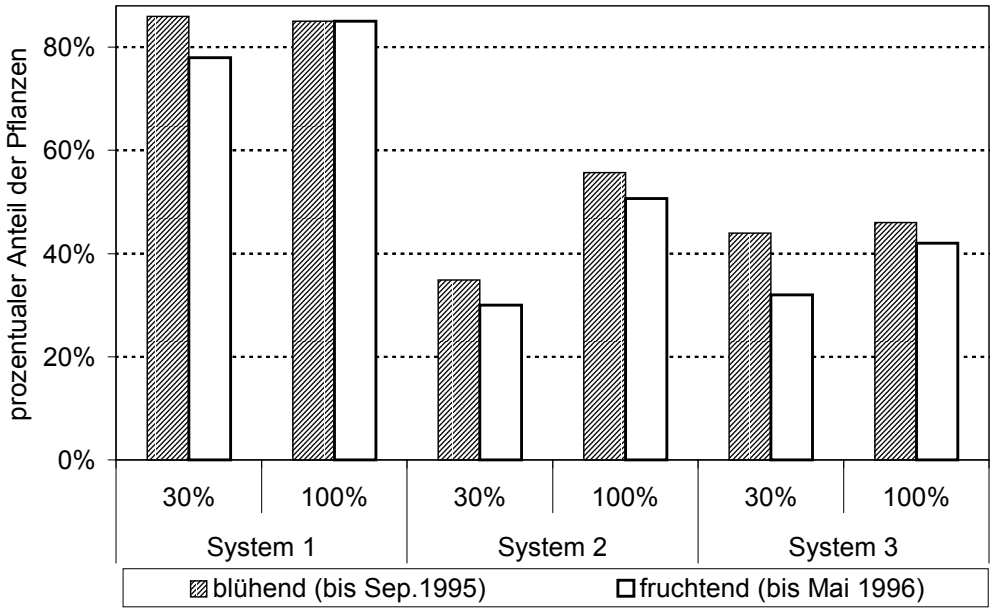


Abb. 39: Anteil der Cupuaçu Pflanzen in den 30% und 100%-Düngevarianten, die im dritten Jahr bereits adult waren („blühend“) und in den darauffolgenden Monaten reife Früchte entwickelten („fruchtend“).
Darstellung der prozentualen Anteile blühender bzw. fruchtender Pflanzen innerhalb der einzelnen Kultursysteme. Individuenanzahl pro Düngevariante: 100 in System 1, 150 in System 2, 50 in System 3.

wider, die in den folgenden Monaten reife Früchte entwickelten. In den Systemen 1 und 3 hingegen wirkten sich die verschiedenen Düngemengen nicht auf den generativen Entwicklungsstand der Pflanzen aus. In beiden Düngevarianten war der Anteil adulter Pflanzen nahezu identisch. Allerdings entwickelten hier bei der niedrigen Düngestufe weniger der adulten Pflanzen in den folgenden 5 bis 7 Monaten reife Früchte. D.h. in den Systemen 1 und 3 bewirkten die geringeren Düngergaben, dass weniger der blühreifen Individuen Früchte entwickeln konnten (Abb. 39). Die Düngemenge hatte in diesen Systemen also keinen Einfluss auf die Reifeentwicklung, aber in geringem Maße auf die Fruchtentwicklung.

Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion

Die höheren Düngergaben führten nicht dazu, dass die Cupuaçu-Pflanzen bei einem früheren vegetativen Entwicklungsstand bereits Früchte entwickelten (Abb. 40). Die höhere Düngung bewirkte jedoch bei den vegetativ weit entwickelten Pflanzen, d.h. bei Pflanzen eines Stammdurchmessers von mehr als 45 mm, eine höhere Produktivität. Dieser Befund zeigt, dass die höhere Düngergabe nicht die Reifeentwicklung, aber ab einem Mindestmaß der vegetativen Entwicklung die Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen förderte.

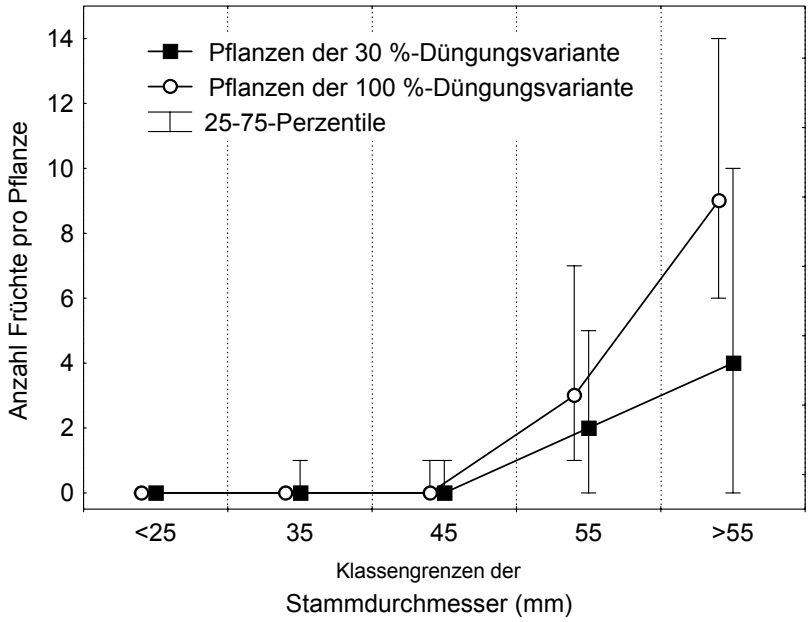


Abb. 40: Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der vegetativen Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen bei Düngung mit 100% bzw. 30% der empfohlenen Menge.

Die Anzahl der 1996 an einer Pflanze abgereiften Früchte wurde gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervallen klassifiziert. Darstellung der Mediane und der 25-75-Perzentile für die Gesamtheit der 600 Pflanzen in den Mischkultursystemen.

Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen bei unterschiedlichem Düngeniveau

In den Systemen 1 und 3 förderten höhere Düngermengen weder die vegetative noch die generative Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen. Allerdings führten höhere Düngergaben bei vegetativ weiter entwickelten Pflanzen zu einer leicht verbesserten Fruchtproduktion. Folglich macht sich eine höhere Produktivität bei den 100%-Düngevarianten erst bemerkbar, wenn ein größerer Anteil der Pflanzen in Abhängigkeit von anderen Faktoren (Kultursystem, edaphische Faktoren) in der Entwicklung fortgeschritten ist. Daher wirkt sich in den Systemen 1 und 2, in welchen die günstigsten Entwicklungsbedingungen vorherrschten, die höhere Düngermenge positiv auf die Fruchtproduktion aus, ohne dass diese Tendenz jedoch zu signifikanten Unterschieden innerhalb dieser Systeme führte. In System 3 hingegen war der größte Anteil der Cupuaçu-Pflanzen unterdurchschnittlich entwickelt, was z.B. anhand der Stammdurchmesser deutlich wurde. Daher konnte hier die höhere Düngergabe keine höhere Fruchtproduktion bewirken (Abb. 41).

Zwar unterschied sich zwischen den Düngevarianten der einzelnen Kultursysteme die Fruchtproduktion nicht signifikant. Aber es erweist sich bei zweifaktorieller Varianzanalyse, dass bei Betrachtung der Gesamtheit der Mischkulturparzellen die düngungsbedingte Tendenz zu höherer Fruchtproduktion ein signifikanter Effekt war, wenn auch mit einer vergleichsweise hohen Irrtumswahrscheinlichkeit (Tab. 13).

Bei abschließender Bewertung des Dünge-Effektes fällt auf, dass eine dreifach höhere Nährstoffgabe die vegetative Entwicklung nicht förderte, aber eine Tendenz zu einer geringfügig besseren Produktivität bei vegetativ weit entwickelten Pflanzen herbeiführte. Jedoch wirkten sich die höheren Nähstoffgaben hinsichtlich aller untersuchten Entwicklungsparameter bei weitem geringer aus als jene Faktoren, welche in den Kultursystemen mit dichterem Pflanzenbestand die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen förderten.

Tab. 13: Varianzanalyse zur Überprüfung des Dünge-Effektes auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen nach 3 Jahren.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen (n = 10). Zweifaktorielle ANOVA, kategoriale Faktoren: Düngevariante (30% und 100% der empfohlenen Mengen) und Mischkultursysteme (Werte in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Düngevariante (und Mischkultursysteme)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Fruchtprod. 1996	Effekt	32,65 (223,37)	1 (2)	32,65 (111,68)	5,71* (19,55*)	0,02 (<0,001)
	Fehler	308,55	54	5,71		

* signifikant

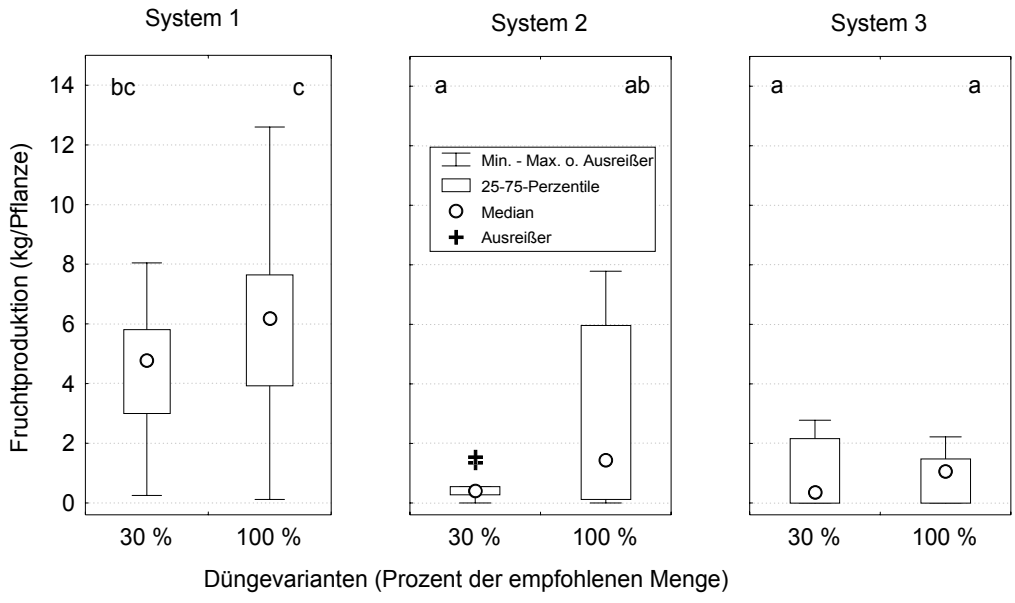


Abb. 41: Fruchtproduktion von 3-jährigen Cupuaçu-Pflanzen bei Düngung mit 30% bzw. 100% der empfohlenen Menge.

Darstellung der Fruchtproduktion im Jahr 1996 (kg Frischgewicht pro Pflanze) bei den Düngevarianten der Mischkultursysteme. Analysiert wurden die Parzellenmittelwerte. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (*post-hoc*-Test nach ANOVA: LSD-Test, n = 10).

4.2.4.3 Anzucht der Setzlinge mit Isolaten vesikulär-arbuskulärer Mykorrhizapilze

Im Folgenden wird überprüft, ob die Inokulation der Keimlinge mit VA-Mykorrhiza nach Auspflanzung ins Versuchsfeld die Entwicklung der heranwachsenden Cupuaçu-Pflanzen beeinflusste. Bei der Varianzanalyse gingen die abhängigen Variablen (Höhe, Stammdurchmesser, Fruchtproduktion im Jahr 1996) als arithmetische Mittelwerte der einzelnen Mischkultur-Parzellen in die Analysen ein. Beim Design der ANOVA wurde als weiterer Faktor die Zugehörigkeit zu den Kultursystemen eingesetzt.

Höhe und Stammdurchmesser der Pflanzen

Zwischen den Mykorrhiza-Varianten konnten hinsichtlich der vegetativen Entwicklungsparameter keine signifikanten Unterschiede festgestellt (Abb. 42). Es wurden lediglich in den Systemen 1 und 3 geringfügige Tendenzen zu höherem Wuchs und größeren Stammdurchmessern bei den inokulierten Pflanzen beobachtet. Die geringen F-Werte der Varianzanalyse verdeutlichen, dass der Effekt der Mykorrhizierung sich statistisch nicht verifizieren ließ (Tab. 14).

Entwicklung von Blüten und Früchten

Zwischen den Mykorrhiza-Varianten konnten hinsichtlich der Entwicklung von Blüten und Früchten nur im Mischkultursystem 3 Unterschiede beobachtet werden. Hier entwickelten 34% der nicht inokulierten Pflanzen Blüten, während 56% der mit Mykorrhiza inokulierten Pflanzen zu diesem Zeitpunkt adult waren. In den Systemen 1 und 2 konnte hingegen kein Effekt der Mykorrhiza-Inokulation der Keimlinge auf den generativen Entwicklungsstand der Pflanzen beobachtet werden. Der Anteil adulter Pflanzen spiegelt sich bei allen Varianten nahezu gleichermaßen in dem Anteil der Pflanzen wider, die in den folgenden Monaten reife Früchte entwickelten (Abb. 43).

Zusammenhang zwischen vegetativer Entwicklung und Fruchtproduktion

Die Mykorrhiza-Inokulation der Keimlinge führte nicht dazu, dass die Cupuaçu-Pflanzen nach 3 Jahren bei einem früheren vegetativen Entwicklungsstand Früchte entwickelten. Bei den vegetativ weit entwickelten Pflanzen war jedoch eine sehr geringfügige Tendenz zu höherer Produktivität bei den inokulierten Individuen zu verzeichnen (Abb. 44).

Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den Mykorrhiza-Varianten

Zwischen den Mykorrhiza-Varianten der Mischkultursysteme konnten keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Fruchtproduktion festgestellt werden (Abb. 45). Allerdings lässt sich bei den inokulierten Pflanzen eine geringfügige Tendenz zu höherer Produktivität erkennen, die sich nach zweifaktorieller Varianzanalyse in einem F-Wert von 3,39 manifestiert, jedoch bei einer vergleichsweise hohen Fehlerwahrscheinlichkeit von über 7,1% (Tab. 15).

Tab. 14: Varianzanalyse zur Überprüfung des Mykorrhiza-Effektes auf das Wachstum von Cupuaçu-Pflanzen in den ersten drei Jahren.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen (n = 10). Zweifaktorielle ANOVA, kategoriale Faktoren: Mykorrhiza-Inokulation (ohne/mit Inokulation der Keimlinge) und Mischkultursysteme (Werte in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Düngevariante (und Mischkultursysteme)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Pflanzenhöhe	Effekt	1038 (22893)	1 (2)	1038 (11447)	$0{,}90_{ns}$ (9,89*)	0,348 (<0,001)
	Fehler	62568	54	1158,7		
Stammdurchmesser	Effekt	73,4 (1485,8)	1 (2)	73,4 (742,9)	$0{,}82_{ns}$ (8,27*)	0,370 (<0,001)
	Fehler	4849,9	54	89,8		

* signifikant, $_{ns}$ nicht signifikant

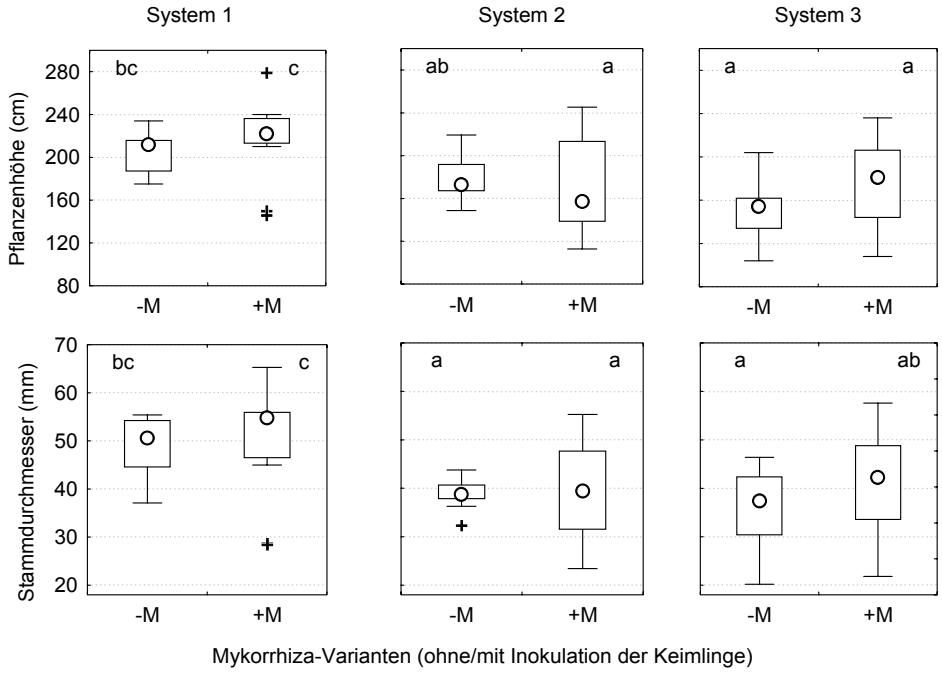


Abb. 42: Höhen und Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen nach 3 Jahren in Abhängigkeit von der Inokulation der Keimlinge mit Mykorrhiza in den verschiedenen Mischkultursystemen.

Darstellung der Mediane (o), der Spannweite, der 25-75-Perzentile und der Ausreißer (+). Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Parzellenmittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$. Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Düngevarianten innerhalb der Mischkultursysteme festgestellt (*post-hoc*-Test nach ANOVA: LSD-Test; n = 10).

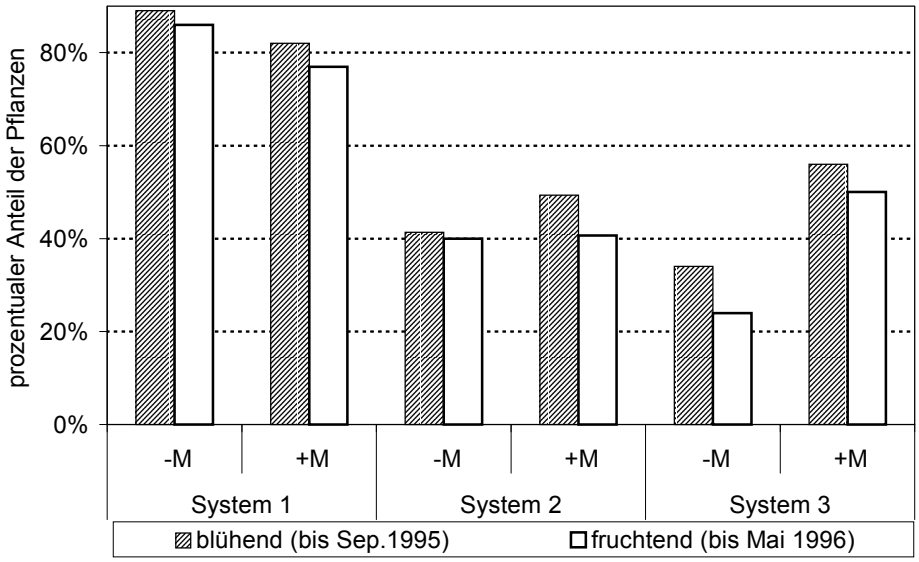


Abb. 43: Anteil der Cupuaçu Pflanzen in den Mykorrhiza-Varianten, die im dritten Jahr bereits adult waren („blühend“) und in den darauffolgenden Monaten reife Früchte entwickelten („fruchtend“).

Darstellung der prozentualen Anteile blühender bzw. fruchtender Pflanzen innerhalb der einzelnen Kultursysteme. Individuenanzahl pro Mykorrhiza-Variante: 100 in System 1, 150 in System 2, 50 in System 3.

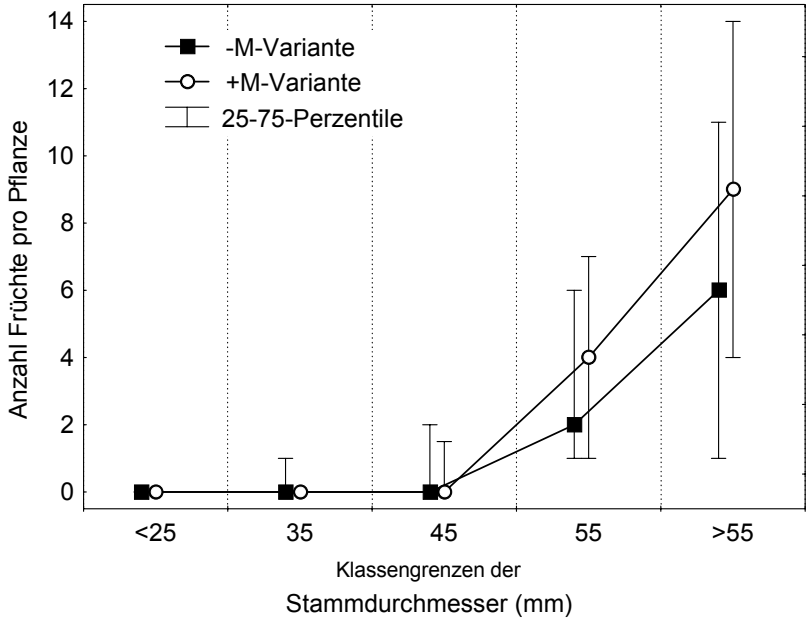


Abb. 44: Fruchtproduktion in Abhängigkeit von der vegetativen Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen, 3 Jahre nach Anzucht der Keimlinge ohne und mit Mykorrhiza-Inokulation.

Die Anzahl der 1996 an einer Pflanze abgereiften Früchte wurde gegen den Stammdurchmesser aufgetragen. Die Stammdurchmesser wurden für diese Darstellung in 10 mm-Intervallen klassifiziert. Darstellung der Mediane und der 25-75-Perzentile für die Gesamtheit der 600 Pflanzen in den Mischkultursystemen.

Tab. 15: Varianzanalyse zur Überprüfung des Mykorrhiza-Effektes auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen nach 3 Jahren.

Analysiert wurden die Mittelwerte der 60 Mischkultur-Parzellen (n = 10). Zweifaktorielle ANOVA, kategoriale Faktoren: Mykorrhiza-Inokulation (ohne/mit Inokulation der Keimlinge) und Mischkultursysteme (Werte in Klammern).
SQ: Summe der Quadrate, Freih.-grad: Freiheitsgrade, MQ: Mittlere Quadratsumme, F: Signifikanzniveau nach F-Test, p-Wert: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Kategorialer Faktor: Mykorrhiza-Inokulation (und Mischkultursysteme)						
abhängige Variable		SQ	Freih.-grad	MQ	F	p-Wert
Fruchtprod. 1996	Effekt	20,70 (223,37)	1 (2)	20,70 (111,68)	$3,39_{ns}$ (18,31*)	0,071 (<0,001)
	Fehler	329,35	54	6,10		

* signifikant, $_{ns}$ nicht signifikant

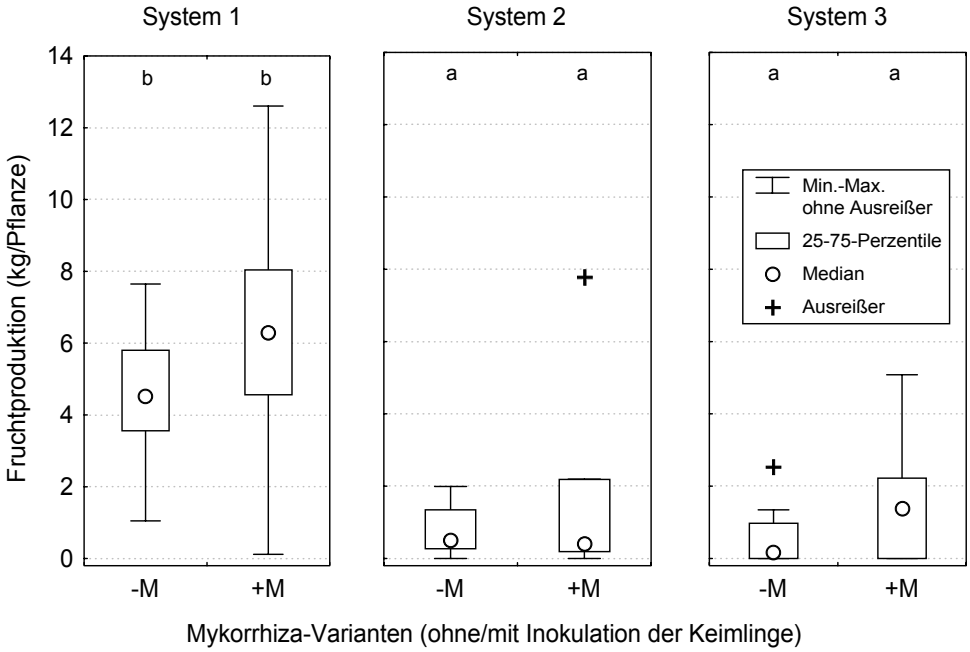


Abb. 45: Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen 3 Jahre nach Anzucht der Keimlinge ohne und mit Mykorrhiza-Inokulation.

Darstellung der 1996 erbrachten Fruchtproduktion (kg Frischgewicht pro Pflanze) in den verschiedenen Mykorrhiza-Varianten der Mischkultursysteme. Analysiert wurden die Parzellenmittelwerte. Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (*post-hoc*-Test nach ANOVA: LSD-Test, n = 10).

Der geringe Mykorrhiza-Effekt ist im Zusammenhang mit der Beobachtung zu sehen, dass bei den nicht inokulierten Keimlingen nach Auspflanzen ins Versuchsfeld deutlich höhere Verlustraten zu verzeichnen waren (SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1993). Die höhere Vitalität der mit VA-Mykorrhizapilzen inokulierten Setzlinge lässt sich vermutlich u.a. auch auf einen Entwicklungsvorsprung zum Zeitpunkt des Auspflanzens zurückführen. Dieser Vorteil wurde in den folgenden 3 Jahren weitgehend von anderen Standortfaktoren überlagert, von denen entscheidende in den vorangegangenen Kapiteln behandelt wurden. Ein Mykorrhiza-Effekt, der über die Anzucht der Keimlinge hinaus wirksam wäre, ist wenig wahrscheinlich und auch kaum analysierbar, da in den Böden der Versuchsfläche ausreichend Infektionspotenzial autochthoner Mykorrhiza vorhanden war. IDZAK (1993) stellte zum Zeitpunkt der Pflanzung (5 Monate nach der Brandrodung) eine homogene Verteilung von Mykorrhizapilzen auf der Experimentalfläche fest (2 – 16 VA-Mykorrhizasporen pro cm^3 Boden). Folglich konnten auch die Pflanzen der -M-Variante durch Mykorrhiza besiedelt werden, und auch bei der +M-Variante kann nicht entschieden werden, in welchem Umfang autochthone Mykorrhizapilze - womöglich unter Verdrängung der inokulierten Isolate - an der Besiedelung der im Feld heranwachsenden Pflanzen beteiligt waren (IDZAK 1994).

Es handelt sich also bei der nach ca. 3 Jahren beobachteten leichten Tendenz zu besserer Entwicklung und Produktivität bei inokulierten Pflanzen um Effekte, die kaum länger als bis zum Auspflanzen der Setzlinge wirksam waren. Dabei ließ sich ein geringer Entwicklungsvorsprung der inokulierten Pflanzen vermutlich auch deswegen nach 3 Jahren noch erkennen, da wegen der höheren Mortalität in den -M-Varianten mehr Pflanzen (3% bis 4%) durch jüngere und somit geringer entwickelte Setzlinge ersetzt werden mussten als in den +M-Varianten, in denen eine weit geringere Mortalität von ca. 1% vorlag (SHIFT-ENV23 Abschlußbericht 1997).

4.2.4.4 Reliefeigenschaften an den einzelnen Standorten

Die Experimentalfläche ist uneben und weist an den Standorten der Cupuaçu-Pflanzen Gefälle bis zu maximal 25 cm m^{-1} auf. Anhand der Häufigkeitsverteilung in Abb. 46 wird deutlich, dass nur ca. 20% der Pflanzen auf nahezu ungeneigter Fläche wuchsen (Gefälle bis zu 1 cm m^{-1}). Ungefähr 40% der Pflanzen waren an Standorten mittlerer Neigung (Gefälle bis zu 5 cm m^{-1}) und die restlichen 40% an Standorten stärkerer Hanglage anzutreffen.

Es wurde überprüft, ob sich die Cupuaçu-Pflanzen in den verschiedenen Hanglagen hinsichtlich ihrer Entwicklung und Produktivität unterschieden. Solche Unterschiede können z.B. dadurch hervorgerufen werden, dass bei höherer Geländeneigung durch den verstärkten Oberflächenabfluss sowohl die im Oberboden vorhandenen als auch die durch Düngung eingebrachten Nährstoffe stärker ausgewaschen werden und somit diese Anteile für die Pflanze nicht zur Verfügung stehen.

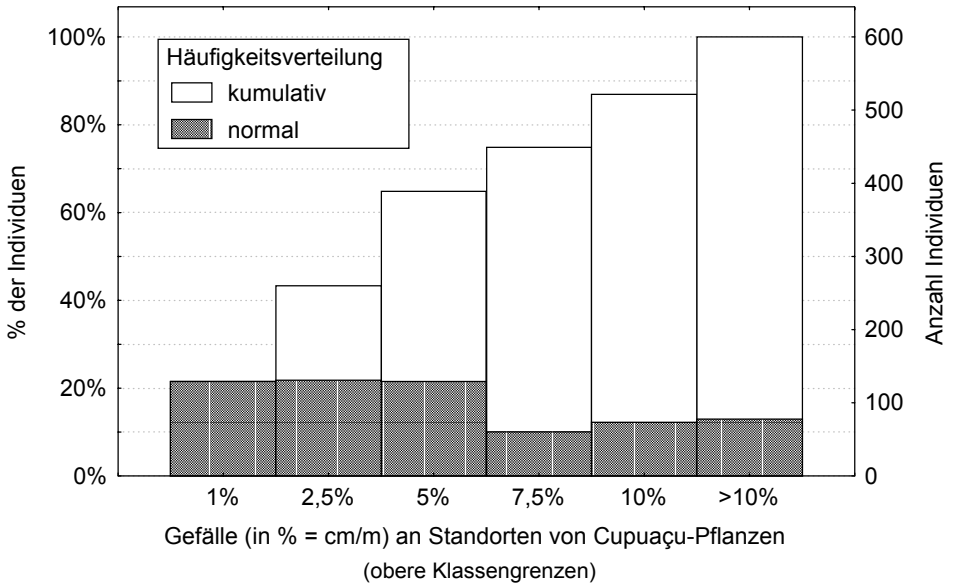


Abb. 46: Reliefeigenschaften des Versuchsgeländes – Häufigkeitsverteilung der Gefälleklassen an den Standorten der Cupuaçu-Pflanzen in den Blöcken I-IV.

Prozentuale und absolute Häufigkeiten von Cupuaçu-Pflanzen in den Blöcken I-IV der Experimentalfläche, deren Standorte ein Gefälle von 0 – 1%, 1 – 2,5%, 2,5 – 5% etc. aufwiesen.

Für die Varianzanalyse wurden die Gefälle an den Standorten der Cupuaçu-Pflanzen so klassifiziert, dass sich eine möglichst vergleichbare Fallhäufigkeit in den einzelnen Klassen ergab. Beim Design der ANOVA wurde der mögliche Hanglagen-Effekt getrennt für die einzelnen Kultursysteme überprüft, wobei die Düngevariante als weitere Gruppierungsvariable berücksichtigt wurde. Somit wurden Fehler vermieden, die sich aus einer ungleichen Verteilung der Hanglagen über diese Versuchsvarianten ergeben könnten. Die Pflanzen in Block V wurden wegen ihrer unterdurchschnittlichen Entwicklung nicht berücksichtigt.

Tab. 16 gibt die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalysen wieder. In Tab. 17 sind die Mittelwerte der untersuchten Entwicklungsparameter bei den verschiedenen Gefällen an den Standorten der Cupuaçu-Pflanzen aufgelistet, getrennt nach Kultursystemen und Düngevarianten. Es wird deutlich, dass ein Effekt des Gefälles auf einzelne Entwicklungsparameter fast ausschließlich im Mischkultursystem 3 und in der Monokultur gegeben war.

Ein Vergleich der entsprechenden Mittelwerte in Tab. 17 zeigt jedoch, dass auch bei den als signifikant ermittelten Effekten kein durchgängig linearer Zusammenhang zwischen Gefälle und Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen bestand. So war beispielsweise der Stammdurchmesser der Pflanzen in System 3 sowohl bei geringem als auch bei starkem Gefälle höher als bei mittlerem Gefälle. In der Monokultur hingegen entwickelten die Pflanzen bei mittlerem Gefälle mehr Früchte als bei starker oder geringer Geländeneigung. In Systems 3 war hinwiederum eine kontinuierliche Abstufung von geringer Fruchtproduktion bei starkem Gefälle hin zu höherer Produktion bei geringem Gefälle zu beobachten.

Diese auf den ersten Blick inkonsistente Befundlage deutet darauf hin, dass die Geländeneigung an Standorten von Cupuaçu-Pflanzen zwar einen Einfluss auf deren Entwicklung und Produktivität haben kann, dass aber kaum ein linearer Zusammenhang auszumachen ist. So kann in dem einen Falle eine gewisse Geländeneigung dazu führen, dass z.B. in einem Mischbestand mehr Nährstoffe von benachbarten Pflanzen angeschwemmt als am Cupuaçu-Standort ausgewaschen werden. Derselbe Neigungsgrad kann jedoch unter leicht veränderten Bedingungen auch zu einer negativen Nährstoffbilanz am Cupuaçu-Standort führen. Ausschlaggebend für die Dynamik des Oberflächenabflusses und für damit einhergehende Nährstoffverfrachtungen ist das Mikrorelief, das im Rahmen der vorliegenden Studie nicht untersucht wurde.

Trotz der schweren Interpretierbarkeit der Einzeldaten ist auffällig, dass ein Einfluss des Reliefs auf die pflanzliche Entwicklung laut Varianzanalysen nur in denjenigen Systemen zu beobachten ist, die sich durch offenere Bestandesstrukturen auszeichnen. In der Mischkultur 1, dem System mit dem dichtesten Bestand an Nutzpflanzen und an bodendeckender Vegetation (insbesondere *P. phaseoloides*), ist dagegen keinerlei Effekt der Geländeneigung zu beobachten.

Auch wenn Richtung und Maß des Geländeeinflusses in dieser Studie nicht erfasst werden konnten, so ist dennoch erkennbar, dass entsprechende Einflussgrößen in den offenen Beständen die Pflanzenentwicklung beeinträchtigen, während sie in den dichteren Beständen ohne Belang bleiben.

Tab. 16: Ergebnis der Varianzanalyse zur Überprüfung des Effektes des Gefälles an Cupuaçu-Standorten auf deren Entwicklung und Fruchtproduktion.

F-Werte und Fehlerwahrscheinlichkeiten der abhängigen Variablen nach zweifaktorieller ANOVA; kategoriale Faktoren: Gefälleklassen (Gefälle ≤ 1 %, 1 % - 5 %, > 5 %) und Düngung (30% und 100% der empfohlenen Menge). F-Werte (Fehlerwahrscheinlichkeiten in Klammern). Signifikante Effekte der Geländeneigung am Standort ($p < 5\%$) sind durch Fettdruck hervorgehoben.

	F-Werte und Fehlerwahrscheinlichkeiten der abhängigen Variablen				
Kultursystem	**Pflanzen-höhe**	**Stamm-durchm.**	**Fruchtproduktion**		
			1996	1997	1998
Misch 1	2,39 (0,09)	1,34 (0,27)	1,7 (0,19)	1,63 (0,2)	0,74 (0,48)
Misch 2	2,09 (0,13)	0,26 (0,77)	***4,13 (0,02)***	1,06 (0,35)	0,33 (0,72)
Misch 3	***3,82 (0,03)***	***5,42 (0,01)***	***3,27 (0,04)***	2,68 (0,08)	2,06 (0,14)
Mono	***3,58 (0,03)***	1,03 (0,36)	1,85 (0,16)	***3,21 (0,04)***	***15,56 (<0,01)***

Tab. 17: Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen bei unterschiedlichem Gefälle der Standorte.

Mittelwerte und Standardabweichungen der pflanzlichen Entwicklungsparameter in den einzelnen Gefälle-Klassen getrennt nach Systemen und deren Düngevarianten (N : Fallhäufigkeit der einzelnen Klassen).

				Mittelwert ± Standardabweichung				
Kultur-system	**Dünge-variante**	**Gefälle-klassen**	**N**	**Pflanzen-höhe (cm)**	**Stamm-durchm. (mm)**	**Fruchtproduktion (kg Pflanze^{-1})**		
						1996	1997	1998
Misch 1	30%	**≤ 1%**	20	207,5 ± 39,9	49,4 ± 9,1	5,7 ± 3,7	8,8 ± 5,3	9,7 ± 6,4
		1 - 5%	24	218,3 ± 47,4	52,7 ± 12,9	4,8 ± 4,3	5,7 ± 4,2	7,4 ± 6,8
		> 5%	36	219,2 ± 40,8	51,6 ± 11,3	5,6 ± 5,5	7,3 ± 4,3	6,8 ± 6,4
	100%	**≤ 1%**	21	222,4 ± 57,4	53,2 ± 17,9	8,2 ± 6,0	9,1 ± 6,7	12,2 ± 8,4
		1 - 5%	20	200,0 ± 33,4	49,3 ± 9,3	5,5 ± 4,4	8,8 ± 4,5	13,1 ± 8,3
		> 5%	39	235,5 ± 50,7	56,9 ± 11,1	7,7 ± 5,1	10,6 ± 6,4	11,8 ± 6,4
Misch 2	30%	**≤ 1%**	30	172,8 ± 49,6	37,2 ± 10,9	0,9 ± 1,7	3,1 ± 3,3	5,4 ± 4,7
		1 - 5%	60	182,2 ± 34,4	40,2 ± 8,8	0,6 ± 0,9	2,9 ± 3,7	5,1 ± 4,3
		> 5%	30	161,8 ± 29,4	39,7 ± 8,8	0,4 ± 0,8	1,6 ± 1,8	5,1 ± 4,1
	100%	**≤ 1%**	5	178,0 ± 39,0	43,4 ± 8,1	0,8 ± 0,6	4,5 ± 2,8	5,3 ± 4,4
		1 - 5%	88	197,6 ± 51,6	44,7 ± 13,9	4,0 ± 5,0	3,4 ± 3,7	6,9 ± 6,9
		> 5%	27	192,0 ± 55,7	44,1 ± 12,8	1,7 ± 2,3	6,2 ± 4,8	7,9 ± 5,8
Misch 3	30%	**≤ 1%**	19	174,2 ± 41,5	42,5 ± 11,6	1,5 ± 1,9	1,5 ± 1,7	5,5 ± 3,8
		1 - 5%	13	158,5 ± 46,9	36,6 ± 13,3	1,0 ± 2,8	1,8 ± 2,2	6,8 ± 4,8
		> 5%	8	180,0 ± 25,6	44,8 ± 11,2	0,9 ± 1,5	1,1 ± 0,8	3 ± 3,4
	100%	**≤ 1%**	15	200,7 ± 48,6	50,7 ± 11,7	2,8 ± 3,4	5,8 ± 3	8,3 ± 5,7
		1 - 5%	20	164,0 ± 26,4	37,8 ± 11,0	1,0 ± 1,4	1,9 ± 3,9	6,5 ± 6
		> 5%	5	181,0 ± 27,9	44,2 ± 11,2	0,2 ± 0,5	1,6 ± 1,3	3,2 ± 2,1
Mono	100%	**≤ 1%**	19	116,3 ± 22,2	28,1 ± 8,1	0,1 ± 0,4	0,9 ± 1,2	4,5 ± 4,8
		1 - 5%	35	129,1 ± 29,2	31,7 ± 8,9	0,5 ± 1,0	1,8 ± 2,1	6,7 ± 5,5
		> 5%	66	136,0 ± 29,8	29,9 ± 9,5	0,2 ± 0,6	1,0 ± 1,4	2,1 ± 2,5

4.2.5 Kompensation klimatischer und edaphischer Einflussgrößen in den untersuchten Kultursystemen

In den vorangehenden Kapiteln wurde eingehend analysiert, ob und in welchem Maße die Pflanzenentwicklung unter dem Einfluss von Standortfaktoren stand, die durch das Konzept und die Anlage des Feldversuches variiert waren. Hinsichtlich aller untersuchten Parameter wurden die deutlichsten Unterschiede in der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen zwischen den Kultursystemen festgestellt. Als weitere evidente Einflussgrößen erwiesen sich der mikroklimatische Gradient und die unterschiedlich fortgeschrittene Degradation des Bodens. Im Folgenden wird in einem vergleichenden Ansatz überprüft, ob sich diese klimatischen und edaphischen Einflussgrößen in allen Kultursystemen gleichermaßen auswirkten, oder ob diese Effekte in einzelnen Systemen modifiziert oder gar kompensiert wurden.

4.2.5.1 Kultursysteme vs. mikroklimatischer Gradient

Beim Vergleich der verschiedenen Kultursysteme wurde festgestellt, dass in den dichteren Pflanzenbeständen günstigere Bedingungen für die Entwicklung und Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen vorherrschten. Es stellte sich die Frage, durch welche Faktoren die unterschiedlichen Bestandesstrukturen derart die pflanzliche Entwicklung und Produktivität beeinflussten. Es ließen sich Indizien für die These aufzeigen, dass sich in dichteren Beständen feuchtere Mikroklimate stabilisieren konnten, die unter den klimatischen Verhältnissen Zentral-Amazoniens einer defizitären Wasserbilanz der Cupuaçu-Pflanzen entgegenwirkten. Eine starke Reaktivität von Cupuaçu-Pflanzen auf geringfügige Unterschiede des Mikroklimas konnte anhand des starken Einflusses mikroklimatischer Gradienten bestätigt werden (siehe Kapitel 4.2.3, S. 70). Wenn also die bessere pflanzliche Entwicklung in den dichteren Kultursystemen tatsächlich durch deren feuchtere Mikroklimate bedingt war, dann muss hier die Wirkung des mikroklimatischen Gradienten weitgehend kompensiert worden sein. In relativ offenen Pflanzenbeständen wäre hingegen zu erwarten, dass die Wirkung des mikroklimatischen Gradienten deutlicher hervortritt.

Wie im Kapitel 4.2.2.1 „Strukturelle Charakteristika der Pflanzenbestände der vier Kultursysteme“ dargestellt, wies System 1 bis 1996 die höchste Bestandesdichte auf, gefolgt von System 2. Das System 3 war zu jedem Zeitpunkt die Mischkultur mit dem offensten Erscheinungsbild[8]. Der Einfluss des mikroklimatischen Gradienten auf die vegetative Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in den drei Systemen ist in Abb. 47 dargestellt.

Es wird offensichtlich, dass sich bei System 3 der mikroklimatische Gradient am deutlichsten in der pflanzlichen Entwicklung niederschlägt, während in System 2 der Einfluss geringer ausgeprägt ist. In System 1 schließlich ist keine eindeutige Wirkung des mikroklimatischen Gradienten zu erkennen. Dies bedeutet, dass der Effekt des mikroklimatischen Gradienten bei höherer Bestandesdichte der Systeme zunehmend kompensiert wird.

[8] Die Pflanzen der Monokultur konnten bei der Analyse des mikroklimatischen Einflusses des Waldes wegen der geringen Wiederholung und der dadurch bedingten ungleichen topographischen Verteilung nicht berücksichtigt werden.

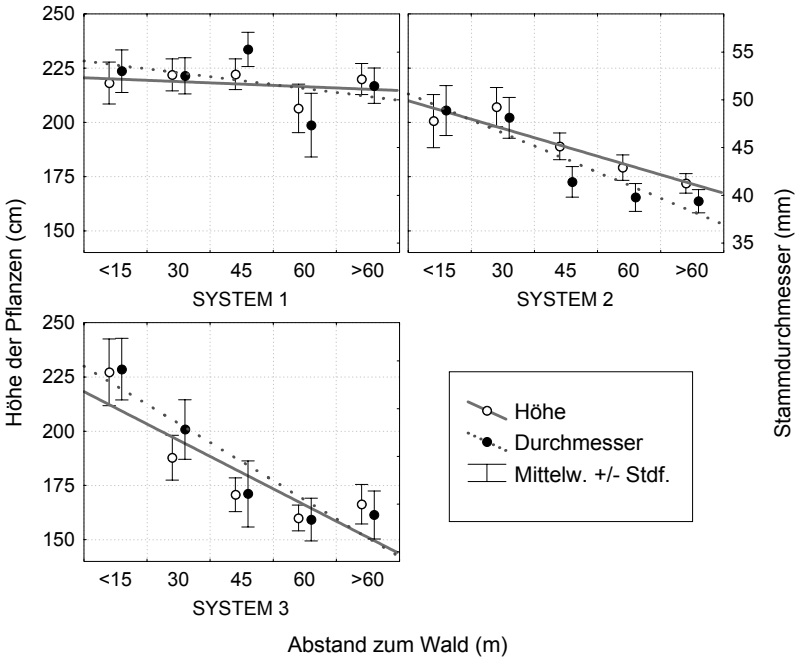


Abb. 47: Der Einfluss des mikroklimatischen Gradienten auf die vegetative Entwicklung von Cupuaçu-Pflanzen in Mischkultursystemen unterschiedlicher Bestandesdichten. Bestandesdichte in den Systemen im Jahr 1996:
System 1 > System 2 >> System 3.

Pflanzenhöhe und Stammdurchmesser der Cupuaçu-Pflanzen nach 3 Jahren (1996) in verschiedenen Abständen zum angrenzenden Wald (Abszissenbeschriftung: Klassengrenzen in Metern), getrennt nach Mischkultursystemen. Darstellung der Mittelwerte, Standardfehler und Regressionsgeraden.

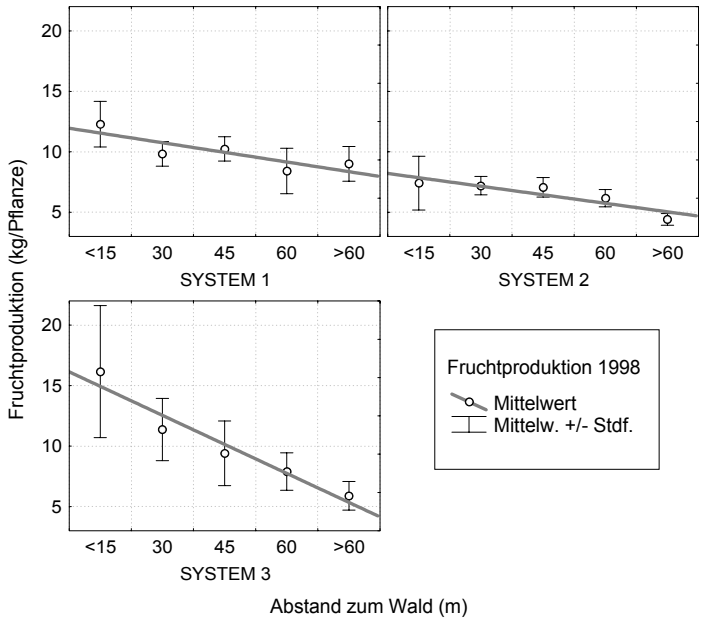


Abb. 48: Der Einfluss des mikroklimatischen Gradienten auf die Fruchtproduktion von Cupuaçu-Pflanzen in Mischkultursystemen unterschiedlicher Bestandesdichten. Bestandesdichte in den Systemen im Jahr 1998: System 1 ≈ System 2 >> System 3.

Fruchtproduktion der Cupuaçu-Pflanzen nach 5 Jahren (Erntesaison 1998, nach „El Niño“-Phänomen) in verschiedenen Abständen zum angrenzenden Wald (Abszissenbeschriftung: Klassengrenzen in Metern), getrennt nach Mischkultursystemen. Darstellung der Mittelwerte, Standardfehler und Regressionsgeraden.

Ab 1996/97 änderte sich die Rangfolge der Systeme hinsichtlich der Bestandesdichten: Durch den Wegfall der Papaya-Pflanzen in System 1 im Laufe des Jahres 1996 war hier ab 1997 der Bestand an Nutzpflanzen ähnlich dicht wie in System 2, während die Mischkultur 3 weiterhin das System mit dem offensten Erscheinungsbild blieb (siehe Kapitel 4.2.2). Wenn sich also der Effekt des mikroklimatischen Gradienten mit abnehmender Bestandesdichte verstärkt, würde sich ab 1997 der mikroklimatische Gradient nun in den Systemen 1 und 2 gleichermaßen gering bemerkbar machen, während er im System 3 weiterhin am deutlichsten wäre.

Der Einfluss des mikroklimatischen Gradienten auf die Fruchtproduktion nach dem El-Niño-Jahr 1997 ist in Abb. 48 getrennt für die drei Systeme dargestellt. Und in der Tat zeichnet sich nun auch in System 1 eine Wirkung des mikroklimatischen Gradienten ab. Schließlich schlägt sich in der Mischkultur mit der geringsten Bestandesdichte (System 3) der mikroklimatische Gradient weiterhin am deutlichsten nieder.

Die im Vergleich zu den anderen Mischkulturen im Mittel höhere Fruchtproduktion im Jahr 1998 des Systems 3 in den dem Wald am nächsten gelegenen Abstandsklassen ist auf eine Produktivitätssteigerung in der Variante 3a zurückzuführen. In dieser Variante wurden im Laufe des Jahres 1996 Jungpflanzen der sehr düngeintensiven Arten *Citrus sinensis* und *Carica papaya* in unmittelbare Nachbarschaft zu den Cupuaçu-Bäumen angepflanzt (siehe S. 61). Wie im Kapitel über die Analyse des Dünge-Effektes dargestellt wurde, bewirken höhere Düngemengen bei vegetativ weit entwickelten Cupuaçu-Pflanzen eine Zunahme der Fruchtproduktion. So ist davon auszugehen, dass die Cupuaçu-Bäume in der System-Variante 3a ab ca. 1997 von den hohen Düngergaben an die sehr dicht stehenden Citrus- und Papaya-Pflanzen profitierten. Zudem entwickelten sich als Folge dieses Eingriffs die Puerária-Bestände in dieser Variante sprunghaft. Diese Tatsache gewinnt an Bedeutung, wenn man berücksichtigt, dass dem Bodendecker *P. phaseoloides* die Funktion eines temporären Nährstoffspeichers und -verteilers zugesprochen wird.

Um so bemerkenswerter ist die Tatsache, dass unabhängig von der offensichtlich verbesserten Nährstoffversorgung in dieser Variante der mikroklimatische Effekt in System 3 am stärksten ausgeprägt blieb. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass angesichts des geringen Entwicklungsstandes der zusätzlich gepflanzten Setzlinge in der Variante 3a der Deckungsgrad an Nutzpflanzen nur unwesentlich zunahm, so dass in dem Zeitraum der hier dargestellten Untersuchungen System 3 und 3a durchgängig die geringsten Bestandesdichten der Mischkulturen aufwiesen.

Betrachtet man die vegetative Entwicklung nur derjenigen Pflanzen, die in unmittelbarer Nachbarschaft zum Wald standen (Abb. 47), sind keine Unterschiede zwischen den Kultursystemen zu verzeichnen. Außerhalb des mikroklimatischen Einflussbereiches des Waldes treten die Unterschiede zwischen den Systemen jedoch um so stärker in Erscheinung. Diese Beobachtungen können als weiteres Indiz für die These geltend gemacht werden, dass die Entwicklungsunterschiede der Cupuaçu-Pflanzen zwischen den Kultursystemen zu einem erheblichen Teil auf unterschiedliche Charakteristika der Bestandesklimate zurückzuführen sind.

4.2.5.2 Kultursysteme vs. Bodendegradation

Wie in Kapitel 4.2.4.1 (S. 80) erläutert, wurden zwischen den Versuchsblöcken deutliche Unterschiede hinsichtlich Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen festgestellt. Das verminderte Wachstum und die geringe Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen in den Blöcken IV und V waren durch ungünstigere bodenphysikalische Faktoren bedingt, Folgen der längeren Nutzungsgeschichte dieser Teilflächen. Es stellt sich die Frage, ob sich der Gradient der Bodenfruchtbarkeit bei allen Kultursystemen gleichermaßen in einem Gradient der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen niederschlug, oder ob in einzelnen Kultursystemen der edaphische Effekt deutlich vermindert war. Für die entsprechenden Analysen wurden die Daten der Fruchtproduktion getrennt für die einzelnen Kultursysteme und Erntejahre standardisiert[9].

> Durch die Standardisierung werden die Mittelwerte der Fruchtproduktion der Jahre 1996, 1997 und 1998 getrennt für die vier Systeme gleich Null gesetzt. Die Abweichungen der Einzeldaten von dem Wert Null spiegeln die Streuung innerhalb des jeweiligen Systems wider. Durch Gruppierung dieser standardisierten Erntedaten nach Blöcken wird es möglich, in einem direkten Vergleich der Kultursysteme und Erntejahre zu entscheiden, ob sich die edaphischen Unterschiede zwischen den Blöcken in den einzelnen Systemen ähnlich auswirkten. Bei Annahme der „Nullhypothese“, d.h. wenn sich in allen Systemen der edaphische Einfluss gleichermaßen bemerkbar macht, werden die standardisierten Werte z.B. in einem Block mit verminderter Bodenfruchtbarkeit in jedem System unter dem Mittelwert streuen. Wird hingegen der edaphische Effekt kompensiert, so wird dies daran erkennbar, dass in dem betreffenden System die Werte bei jedem Block nahezu symmetrisch um den Mittelwert streuen.

In Abb. 49 sind die standardisierten Werte der Fruchtproduktion von 1996 bis 1998 in den Versuchsblöcken getrennt für jedes Kultursystem dargestellt. Die Versuchsblöcke sind in der Reihenfolge ihrer Bodenfruchtbarkeit nach Maßgabe der ersten Fruchtproduktion im Jahr 1996 auf der Abszisse angeordnet (Abstufung der Bodenfruchtbarkeit: Block III > Block I = Block II > Block IV > Block V; vgl. Kap. 4.2.4.1 S. 80ff).

Bei **System 1** streuen in den Blöcken I bis IV die Werte gleichermaßen um den Mittelwert, wobei zwischen den Erntejahren keine nennenswerten Unterschiede auftraten. In Block V streuen die Werte unterhalb des System-Mittelwertes, was einen deutlichen Einfluss der verminderten Bodenqualität auf die Fruchtproduktion anzeigt. Dieser Einfluss wird hier jedoch im zeitlichen Verlauf etwas geringer, was daran zu erkennen ist, dass sich bei System 1 die Streuungen der standardisierten Werte der Fruchtproduktion in Block V von Jahr zu Jahr dem Mittelwert nähern.

Bei **System 2** ist zusätzlich zu Block V auch in Block IV eine stärkere Streuung der Werte unterhalb des System-Mittelwertes zu beobachten. D.h. im Vergleich zu System 1 reagierten hier die Pflanzen etwas stärker auf verminderte Bodenfruchtbarkeit. Eine Tendenz zur Verringerung des edaphischen Effektes im Laufe der Entwicklung der Pflanzenbestände, wie sie in System 1 beobachtet wurde, zeichnete sich in System 2 nicht ab.

---

9 $$x_{S\,i} = \frac{x_i - \bar{x}}{s}$$

X_{Si} = standardisierter Wert; x_i = Messwert; $\bar{x}$ = System-Mittelwert; s = System-Standardabweichung

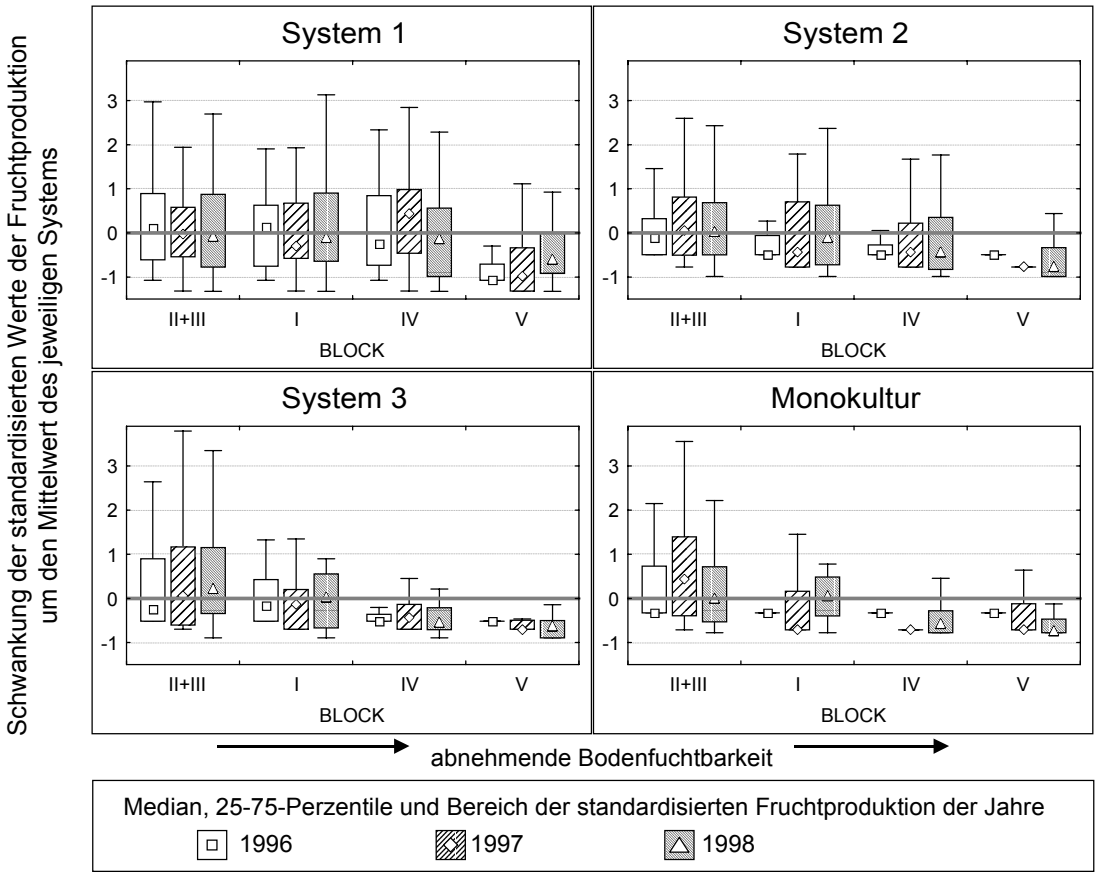


Abb. 49: Der Einfluss der unterschiedlichen edaphischen Bedingungen in den Versuchsblöcken auf die Produktivität von Cupuaçu-Pflanzen - getrennte Betrachtung der vier Kultursysteme.

Darstellung der Mediane, 25-75-Perzentile und Bereiche der für jedes System und Erntejahr getrennt standardisierten Werte der Fruchtproduktion der Einzelpflanzen von 1996 bis 1998 (siehe Text). Ordinate: standardisierte Werte der Fruchtproduktion; Abszisse: Versuchsblöcke in der Reihenfolge ihrer Bodenfruchtbarkeit nach Maßgabe der Fruchtproduktion im Jahr 1996; MW: Der Mittelwert der standardisierten Fruchtproduktion des jeweiligen Systems in einem Erntejahr ist Null. Die unterhalb des Mittelwertes gelegenen Werte repräsentieren unterdurchschnittliche Fruchtproduktion. Bei Betrachtung der Werte eines Jahres wird deutlich, wie stark sich die edaphischen Unterschiede zwischen den Blöcken auf die Fruchtproduktion in den einzelnen Systemen auswirkten (zum System-Mittelwert asymmetrische Streuungen zeigen einen edaphischen Effekt an). Zugleich wird die zeitliche Entwicklung dieses Einflusses ersichtlich: Nähern sich die Schwankungen von 1996 bis 1998 dem Mittelwert, verringert sich der edaphische Effekt, *vice versa*.

In **System 3** machen sich die edaphischen Unterschiede zwischen den Versuchsblöcken stark in der Fruchtproduktion bemerkbar. Die standardisierten Werte der Fruchtproduktion streuen in den Blöcken IV und V deutlich unterhalb des System-Mittelwertes, hingegen in Block III oberhalb des Mittelwertes. D.h. im Vergleich der Mischkulturen reagierten in System 3 die Pflanzen am deutlichsten auf die edaphischen Unterschiede zwischen den Versuchsblöcken.

Bei den Pflanzen der **Monokultur** wurde die stärkste Reaktion auf die Unterschiede der Bodenqualität zwischen den Versuchsblöcken beobachtet. Hier sind die standardisierten Werte der Versuchsblöcke zumeist über und unter dem System-Mittelwert angesiedelt. Zugleich macht sich bei der Monokultur im zeitlichen Verlauf in den Blöcken IV und V ein leichter Abwärtstrend bemerkbar, d.h. dass sich der edaphische Einfluss im Verlauf der beobachteten Jahre verstärkte. Also stagnierten die nutzungsgeschichtlich bedingten Degradationserscheinungen in der Monokultur nicht, sondern sie nahmen zu.

Aus der Analyse der standardisierten Werte der Fruchtproduktion lässt sich zusammenfassen, dass in den Mischkultursystemen 1 und 2 der edaphische Effekt am geringsten war, wobei er sich in System 1 im zeitlichen Verlauf sogar verringerte. Im Mischkultursystem 3 ist ein starker aber im zeitlichen Verlauf unveränderter Einfluss der edaphischen Vorbedingungen zu verzeichnen. In der Monokultur wirkten sich die unterschiedlichen edaphischen Vorbedingungen nicht nur zu Beginn schon am deutlichsten aus, sondern ihre Wirkung wurde im Laufe der drei Jahre stärker. Also ergibt sich auch hinsichtlich des edaphischen Effektes - wie schon bei den Betrachtungen des mikroklimatischen Einflusses - eine Abstufung von den dichteren zu den offeneren Bestandesstrukturen.

4.3 Physiologische Reaktionen von Cupuaçu-Bäumen auf Wassermangel – Messungen und Modellrechnungen

Die Analysen des Feldexperimentes brachten hervor, dass sich Cupuaçu-Pflanzen in standortbedingt feuchteren Mikroklimaten durch einen deutlichen Entwicklungsvorsprung auszeichneten. Im Folgenden wird überprüft, ob sich dieser Befund mit ökophysiologischen Eigenschaften von Cupuaçu-Bäumen in Einklang bringen lässt.

Es galt zunächst zu klären, ob unter den klimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens die Wasserverfügbarkeit für Cupuaçu-Bäume einen akuten Mangelfaktor darstellen kann. Zu diesem Zweck wurde das räumliche Muster und die zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes erfasst. Gleichzeitig wurde analysiert, wie sich in Abhängigkeit von der Bodentrockenheit das Reaktionsmuster der Spaltöffnungen auf klimatische Faktoren ändert, um einen quantifizierbaren Indikator für den physiologischen Zustand der Pflanze zu haben.

Im Anschluss stellte sich die Frage, ob bei geringer Wasserverfügbarkeit der Diffusionswiderstand der Spaltöffnungen in einem solchen Maße erhöht war, dass die Photosynthese durch CO_2-Mangel in den Interzellularen limitiert werden konnte. Denn angesichts der Befunde des Feldexperimentes war von besonderem Interesse, ob durch standortbedingt feuchtere Mikroklimate die Leitfähigkeit der Spaltöffnungen Werte erreichen würden, die zu einer relevanten Verbesserung der potenziellen CO_2-Fixierung führten. In diesem Falle würde die stomatäre Limitation der Primärproduktion zu dem Ursachenkomplex zu zählen sein, der die dargestellten Entwicklungsvorsprünge der Cupuaçu-Pflanzen in feuchteren Mikroklimaten bzw. dichteren Beständen erklären könnte.

Aus der Blattleitfähigkeit, –temperatur und den Dampfdruckdefiziten der Luft lassen sich zudem Transpirationsraten pro Flächeneinheit errechnen (siehe Material und Methoden). Damit wird die Basis für die Erstellung von Wasserbilanzen geschaffen. In diesem Zusammenhang wird der Frage nachgegangen, in welcher Größenordnung reduzierte Dampfdruckdefizite, wie sie z.B. in Nähe des Waldes anzutreffen sind, dem transpirativen Wasserverlust entgegenwirken können.

4.3.1 Räumliches Muster und zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes

Wie bereits dargestellt lässt sich im Jahresverlauf des Klimas Zentral-Amazoniens eine regenreiche von einer regenärmeren Zeit unterscheiden. Bei der Betrachtung der Niederschlagsverteilung wird deutlich, dass in der regenärmeren Jahreszeit niederschlagsfreie Perioden von mehr als 7 Tagen Dauer die Regel sind, wobei auch ununterbrochene Trockenperioden von 3 bis 4 Wochen Dauer keine Ausnahme darstellen. Aber auch außerhalb der trockeneren Jahreszeit waren in fast jedem Monat des Beobachtungszeitraumes von 1993 bis 1998 Trockenperioden von 3 bis 5 Tagen Dauer zu verzeichnen (Abb. 9, S. 45).

Ab welcher Dauer Trockenperioden zu einem angespannten Wasserhaushalt von Cupuaçu-Pflanzen führen können, ist u.a. davon abhängig, welches Bodenvolumen für die Wasseraufnahme genutzt wird. Dabei ist u.a. entscheidend, in welchem Maße Wasserressourcen tiefer gelegener

Bodenbereiche erschlossen werden, da die oberen Bodenschichten bei ausbleibenden Niederschlägen einer raschen Austrocknung durch Evaporation unterliegen können. Es wurde überprüft, ob das räumliche Muster und die zeitliche Dynamik der Wasseraufnahme von Cupuaçu-Pflanzen Wasserdefizite und dadurch bedingte Stress-Situationen wahrscheinlich machen.

Nach Abriegelung eines 5 jährigen Cupuaçu-Baumes von der Wasserzufuhr durch Regen oder Fließwasser wurde die Wasseraufnahme über die Verringerung des volumetrischen Bodenwassergehaltes in drei Abständen zur Pflanze (Stammnähe, 1 m und 2 m Entfernung zum Stamm) und in drei Bodentiefen (10 cm, 50 cm und 100 cm) verfolgt. Parallel wurde in denselben Tiefen bei einer Kontrollpflanze die Bodenfeuchte überprüft. Hier zeigte sich während des Versuchszeitraumes von zwei Monaten erwartungsgemäß eine geringe Schwankung um die Mittelwerte der Wassergehalte (Mittelwerte und Standardabweichungen der Bodenwassergehalte am Standort der Kontrollpflanze: in 10 cm Tiefe 338 ± 21 cm^3 dm^{-3}, in 50 cm Tiefe 381 ± 4 cm^3 dm^{-3} und in 1 m Tiefe 487 ± 8 cm^3 dm^{-3}; n = 23).

Im Wurzelraum des von der Wasserzufuhr abgeschnittenen Cupuaçu-Baumes wurden hingegen deutliche Abnahmen der Bodenwassergehalte beobachtet (Abb. 50). Als Ursache kommt in erster Linie die Wasseraufnahme durch den Cupuaçu-Baum in Betracht. Schwerkraftgetriebener Wasserfluss erfolgt vornehmlich bei Wassergehalten oberhalb der Feldkapazität (0,15 bar Saugspannung), welche bei dem vorliegenden Bodentyp bei volumetrischen Wassergehalten um ca. 40% erreicht wird (W.G. TEIXEIRA, persönliche Mitteilungen). Folglich können lediglich anfängliche Verringerungen der Wassergehalte an einigen der tieferen Messpunkte zum Teil auch auf schwerkraftgetriebenen Wasserfluss zurückzuführen sein.

Die stärkste Verringerung der Wassergehalte wurde in den oberen 10 cm des Bodens beobachtet. Dabei ist der Evaporationsanteil als verschwindend gering einzustufen, da der Boden durch die Abdeckung beschattet war und zudem ein Austausch der bodennahen Luft mit den Luftmassen außerhalb der Zeltkonstruktion nicht möglich war. Unter den Versuchsbedingungen war die Verringerung des Wassergehaltes der oberen Bodenschicht v.a. auf die Wasseraufnahme durch den Cupuaçu-Baum zurückzuführen. Im Vergleich zu den tiefer gelegenen Messpunkten wird deutlich, dass die Pflanze ihren Wasserbedarf zunächst vornehmlich aus den oberen Zentimetern des Bodens deckte. Dabei nutzte die Pflanze die Wasserressourcen in unmittelbarer Nähe ihres Stammes am stärksten. Sobald in den oberen Bodenschichten Wassergehalte unter 250 cm^3 dm^{-3} (= 25 vol.%) erreicht waren, war die Wasseraufnahme aufgrund des erniedrigten Bodenwasserpotenzials deutlich erschwert, was an den sich abflachenden Kurvenverläufen in den entsprechenden Teilgraphiken der Abb. 50 deutlich wird.

In 100 cm Tiefe war direkt unter dem Stamm und in 1 m Entfernung zum Stamm anfänglich eine sehr schwache Verringerung des Bodenwassergehaltes zu beobachten. Ab der zweiten Woche des Experimentes kam es jedoch zu einer Intensivierung der Wasseraufnahme aus diesem Bereich. Dies war der Zeitpunkt, an dem sich die Wassergehalte in den oberen Bodenschichten dem konventionellen permanenten Welkepunkt (PWP bei 15 bar Saugspannung) näherten, welcher bei dem vorliegenden Boden in den oberen 10 cm bei volumetrischen Wassergehalten von ca. 20 vol.% erreicht wird (W.G. TEIXEIRA, persönliche Mitteilungen).

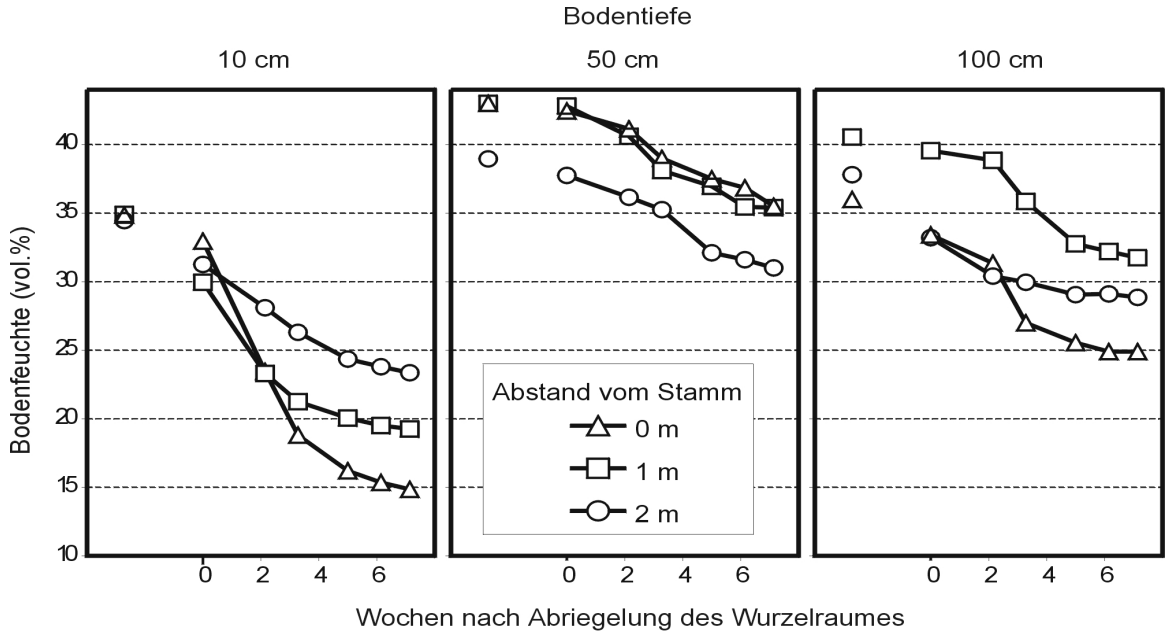


Abb. 50: Volumetrischer Bodenwassergehalt in verschiedenen Bodentiefen und Abständen zu einem fünf Jahre alten Cupuaçu-Baum, dessen Wurzelraum vom Niederschlagswasser abgeschnitten wurde.

Die nicht mit Linien verbundenen Symbole markieren die vor Beginn der Abriegelung des Wurzelraumes verzeichneten maximalen Wassergehalte.
Zu Beginn der Abriegelung verringerte sich die Bodenfeuchte an den Messpunkten des Oberbodens sehr rasch. In 50 und 100 cm Tiefe wurden währenddessen geringe Veränderungen registriert. Dort kam es erst ab der zweiten Woche zu deutlichen Verringerungen des Bodenwassers.

Der sprunghafte Anstieg der Wasseraufnahme aus tieferen Bodenschichten dokumentiert eine deutliche Verschlechterung des Wasserzustandes der Pflanze. Denn als Ursache für das gestiegene Potenzialgefälle zwischen Pflanzenkörper und Boden, das die Wasseraufnahme ermöglicht, kommt bei genauer Betrachtung nur eine Verringerung des Wasserpotenzials der Wurzel in Betracht.

In 1 m Tiefe wird der PWP bereits bei höheren volumetrischen Wassergehalten erreicht (bei ca. 28 vol.%), so dass schon in der dritten Woche die Wasseraufnahme auch aus diesen Bereichen erschwert war. Dies äußert sich besonders deutlich in dem raschen Abflachen des Kurvenverlaufes bei dem unter der Pflanze gelegenen Messpunkt in 1 m Tiefe.

Bei einer Betrachtung der zeitlichen Verläufe der Wassergehaltsabnahmen ist zu berücksichtigen, dass es sich bei diesem Experiment um einen drastischen Eingriff in die Standortbedingungen handelt. So ist durch die Abdeckung des Wurzelbereiches die Evaporation des Bodenwassers als verschwindend gering einzustufen. Unter ungestörten Bedingungen wäre an diesem Standort die Bodenevaporation und Transpiration durch die bodendeckende Vegetation jedoch von erheblicher Bedeutung. Wie rasch sich der Bodenwassergehalt durch das Zusammenwirken von Transpiration und Bodenevaporation verringern kann, wurde durch Messkampagnen an nicht manipulierten Cupuaçu-Standorten auf dem Versuchsfeld gezeigt. Wie Abb. 51 zeigt, konnten schon fünf niederschlagsfreie Tage zu einer Trockenheit des Oberbodens führen, die von der Größenordnung

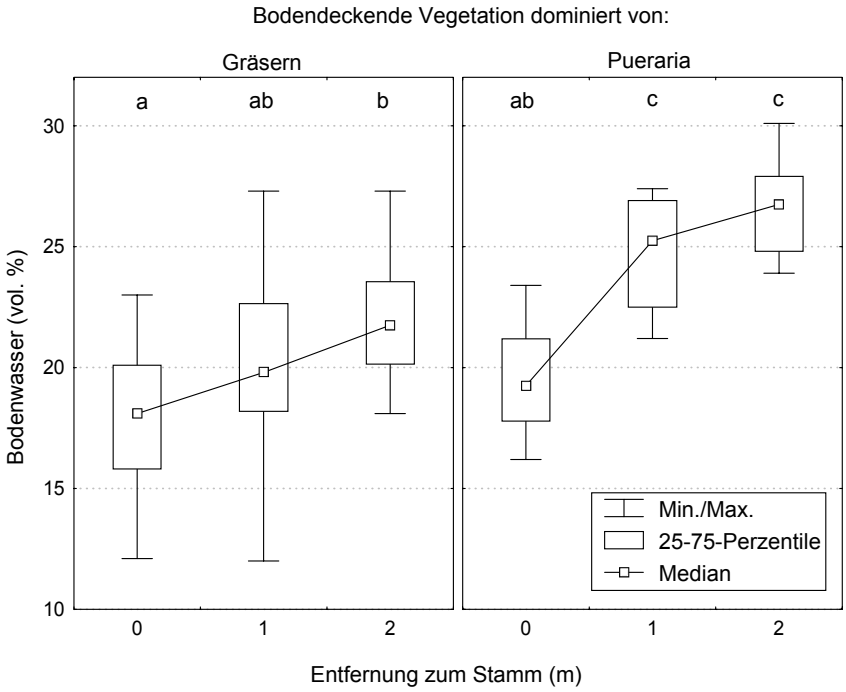


Abb. 51: Volumetrische Bodenwassergehalte der oberen 10 cm an Cupuaçu-Standorten bei gras-dominierter und Puerária -dominierter Bodendeckung nach vier niederschlagsfreien Tagen.

Der Darstellung liegen TDR-Messungen am Vormittag des 17.11.1998 an vier Cupaçu-Standorten einer Monokultur zugrunde. Am letzten den Messungen vorausliegenden Regentag (12.11.1998) wurde ein Tagesniederschlag von 34,2 mm registriert.
Verschiedene Buchstaben am oberen Rand der Graphik repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.05$ (*post-hoc*-Test nach ANOVA: LSD-Test; n = 12).

her im Trocknungsexperiment erst in der 3. Woche erreicht wurde. Ein Vergleich der beiden Teilgraphiken in Abb. 51 hebt dabei die Bedeutung der bodendeckenden Vegetation für den Wasserverlust aus den oberen Bodenschichten hervor. Unter gras-dominierten Beständen kam es zu einer rascheren Austrocknung des Bodens als unter Beständen aus *P. phaseoloides*.

Aus der Befundlage des Trockenexperimentes gemeinsam mit den Beobachtungen an nicht manipulierten Cupuaçu-Standorten lässt sich zusammenfassend Folgendes schließen: Ein 5 Jahre alter Cupuaçu-Baum nimmt Wasser vornehmlich aus den oberen Bodenschichten auf, und zwar in einem Radius bis maximal 2 m. Die Wasserressourcen der oberen Bodenschichten werden zusätzlich durch Bodenevaporation sowie durch die Transpiration der bodendeckenden Vegetation schnell erschöpft, wobei strukturelle Charakteristika der bodendeckenden Vegetation für den zeitlichen Verlauf der Bodentrocknung von entscheidender Bedeutung sind. Erst wenn die Wassergehalte der oberen Bodenschichten Werte von ca. 25% unterschreiten, kommt es zur verstärkten Wasseraufnahme aus tieferen Bodenbereichen. Die Nutzung tiefer gelegener Wasserressourcen ist sehr begrenzt, da einerseits die Senkwurzeln von Cupuaçu-Bäumen nur geringe Bodenvolumina erschließen und da sich andererseits der Boden mit zunehmender Tiefe durch geringere Anteile pflanzenverfügbaren Wassers auszeichnet (siehe Diskussionsteil dieser Arbeit). Anders als in den oberen Bodenschichten unterscheidet sich die zeitliche Dynamik der Nutzung tiefer gelegener Wasserressourcen unter den Versuchsbedingungen wenig von den Verhältnissen unter ungestörten Standortbedingungen.

4.3.2 Tagesgänge der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit

Bei unzureichender Wasserverfügbarkeit können höhere Pflanzen dem Wasserverlust entgegensteuern, indem sie die stomatären Diffusionswiderstände erhöhen. Dadurch kann jedoch der CO_2-Einstrom in die Interzellularen derart beeinträchtigt werden, dass eine Verminderung der Assimilationsleistung zugunsten verminderter Transpiration in Kauf genommen wird.

Der Öffnungszustand der Stomata wird von mehreren exogenen (klimatischen) und endogenen Faktoren (v.a. Wasserstatus) bestimmt, die miteinander in Wechelwirkung stehen. Die aktuelle stomatäre Öffnungsweite ist folglich als summarisches Resultat einer homöostatischen Reaktion der Pflanze auf sich gegenseitig beeinflussende Einzelfaktoren anzusehen. Im Allgemeinen bewirken nur extreme Ausprägungen der Einzelfaktoren ein vollständiges Schließen der Spaltöffnungen wie z.B. Dunkelheit. Abgesehen von solchen Extremsituationen macht sich eine limitierende Wirkung eines einzelnen Faktors in einer stärkeren Reaktivität des Spaltöffnungsapparates auf andere Einzelfaktoren bemerkbar. So kann z.B. eine verschlechterte Wasserversorgung der Pflanze ab dem Moment limitierend sein, da die Spaltöffnungen eine erhöhte Reaktivität auf verminderte Dampfdruckdefizite aufweisen.

Wenn bei dem vorangehend beschriebenen Trockenexperiment die verringerte Wasserverfügbarkeit des Oberbodens zu einer deutlichen Veränderung der Spaltöffnungsreaktionen führte, so würde dies bedeuten, dass die defizitäre Lage nicht durch die Nutzung tiefer gelegener Wasserressourcen kompensiert wurde. Um die Bedeutung der verschiedenen Bodentiefen für die Wasserversorgung der Pflanze bewerten zu können, werden im Folgenden exemplarische Tagesverläufe der Transpirationswiderstände an Kardinalpunkten der Bodenwassergehalte dargestellt. Als Referenz wurden parallele Messungen an der benachbarten Kontrollpflanze durchgeführt, in deren Wurzelraum eine durchgehend ausreichende Wasserverfügbarkeit gewährleistet war.

4.3.2.1 Tagesgang der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit in den oberen Bodenzentimetern

Die Verringerung der Wassergehalte derjenigen Bodenbereiche, die im vorangehenden als relevante Orte der Wasseraufnahme durch den Cupuaçu-Baum erkannt wurden, sind in Abb. 52 gemeinsam dargestellt. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt, zu dem im Oberboden die Wassergehalte schon drastisch vermindert waren, während die Wasserressourcen in den unteren Bodenbereichen noch zur Nutzung standen. Die zu diesem Zeitpunkt durchgeführten Messungen des Tagesgangs der Transpirationswiderstände des behandelten Baumes und der Kontrollpflanze sowie des Standortklimas sind in Abb. 53 dargestellt.

Auf die starke Zunahme der Dampfdruckdefizite der Umgebungsluft ab 8:00 Uhr reagierten beide Pflanzen parallel mit einer Verringerung der Porusweiten der Stomata, wodurch sich der Transpirationswiderstand verdoppelte. Nach 9:30 Uhr öffnete die Kontrollpflanze ihre Stomata wieder. Als auslösender Faktor kann neben der hohen Strahlungsintensität eine assimilations-

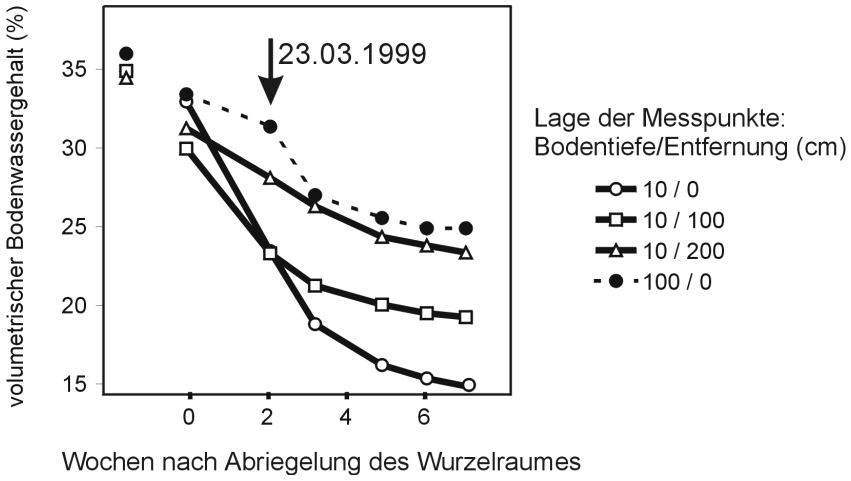


Abb. 52: Volumetrischer Bodenwassergehalt in verschiedenen Bodentiefen und Abständen zu einem Cupuaçu-Baum, dessen Wurzelraum vom Niederschlagswasser abgeschnitten wurde.

Die Abbildung stellt eine Zusammenstellung der relevanten Teilgraphiken aus **Abb. 50** dar. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der nachfolgenden Messungen des Tagesgangs der Transpirationswiderstände.

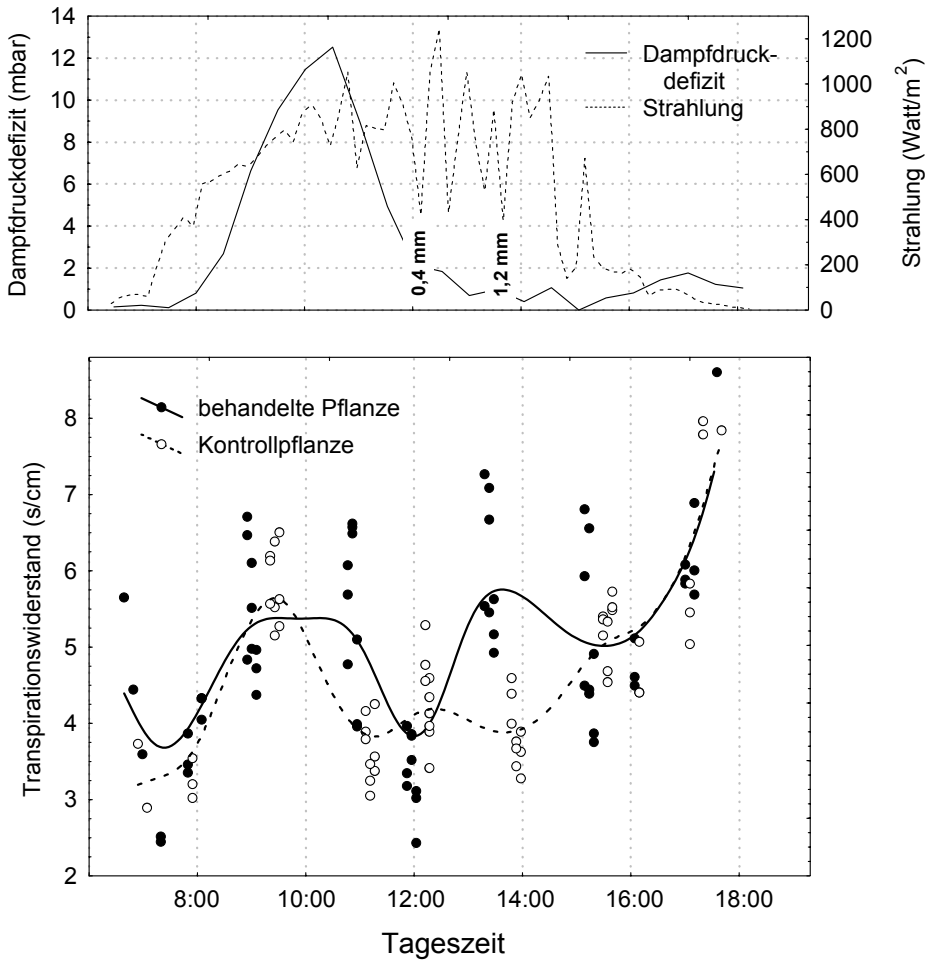


Abb. 53: Dampfdruckdefizit, Globalstrahlung und Niederschlagsereignisse (obere Graphik); Tagesgang der Transpirationswiderstände der Unterseite lichtexponierter Blätter eines von der Wasserzufuhr abgeschnittenen Cupuaçu-Baumes und einer Kontrollpflanze (untere Graphik).

Die Messungen erfolgten zu dem in Abb. 52 markierten Zeitpunkt des Trockenexperimentes (23.03.1999). Die Millimeterangaben der oberen Graphik zeigen den Zeitpunkt und die Menge von Niederschlagsereignissen an. In der unteren Graphik repräsentiert ein Symbol den Transpirationswiderstand eines einzelnen Blattes. Die Linien sind den Messpunkten nach dem Kleinste-Quadrate-Glättungsverfahren angepasst (STATSOFT 1997).

bedingte Verringerung des interzellulären CO_2-Partialdrucks angenommen werden. Bei der behandelten Pflanze war hingegen zu diesem Zeitpunkt noch keine Verminderung des Transpirationswiderstandes zu erkennen (Abb. 53, Messpunkt-Cluster um ca. 11:00 Uhr).

Erst angesichts der feuchten Luftmassen eines Regengebietes, welche die Dampfdruckdefizite am Standort deutlich reduzierten, weitete die behandelte Pflanze zwischen 11:00 und 12:00 Uhr ihre Spaltöffnungen. Doch während der folgenden Stunden verdoppelten sich ihre Transpirationswiderstände wieder, während die Stomata der Kontrollpflanze unverändert offen blieben. Diese Reaktion der behandelten Pflanze lässt keinen unmittelbaren Zusammenhang mit klimatischen Veränderungen erkennen. Daher ist diese partielle Schließung der Stomata vermutlich darauf zurückzuführen, dass die Wasseraufnahme nicht ausreichte, um den bis dahin zu verzeichnenden transpirativen Wasserverlust zu kompensieren. Diese Beobachtung kann als Indiz einer im Vergleich zur Kontrollpflanze stärker defizitären Wasserbilanz angesehen werden.

Niederschläge am Standort und in der nahen Umgebung führten nach 13:30 Uhr mehrmals zu einer Verminderung der Dampfdruckdefizite der Umgebungsluft, in deren Folge die Stomataöffnungen der behandelten Pflanze wieder eine Weitung erfuhren. Zugleich nahm die Strahlungsintensität aufgrund der Bewölkung stark ab, so dass sich zur gleichen Zeit die Öffnungsweiten der Stomata der Kontrollpflanze verringerten. Ab 16:00 Uhr stiegen bei beiden Pflanzen die Transpirationswiderstände entsprechend der abnehmenden Strahlungsintensität.

Der vom Wassernachschub abgeschnittene Cupuaçu-Baum ließ also bereits zu diesem Zeitpunkt des Trockenexperimentes eine veränderte Reaktivität der Spaltöffnungen auf höhere Dampfdruckdefizite der Umgebungsluft erkennen. Das partielle Schließen der Stomata in der zweiten Tageshälfte trotz unveränderter Klimalage kann als Indiz für einen angespannten Wasserhaushalt der Pflanze angesehen werden. D.h. durch die Nutzung der Wasserressourcen aus tieferen Bodenbereichen kann die verringerte Wasserverfügbarkeit in den oberen Bodenschichten bereits zu diesem Zeitpunkt nicht vollständig kompensiert werden.

4.3.2.2 Tagesgang der Transpirationswiderstände bei verminderter Wasserverfügbarkeit in den oberen und unteren Bodenbereichen

Nachdem die Wasseraufnahme auf tiefere Bodenbereiche ausgedehnt wurde, war dort nach nur einer Woche das Wasserpotenzial soweit gesunken, dass die Wasseraufnahme durch die Wurzeln deutlich erschwert wurde. Dieser Zeitpunkt ist als Wendepunkt in der Verringerung der Bodenwassergehalte in Abb. 54 zu erkennen. Es stellt sich die Frage, ob diese verringerte Wasserverfügbarkeit in 1 m Tiefe für die Wasserbilanz der Pflanze relevant war. Zeichnet sich keine weitere Anspannung der Spaltöffnungsreaktion ab, kann davon ausgegangen werden, dass Wasserressourcen außerhalb der gemessenen Bereiche den Wasserbedarf des Baumes über diesen Zeitpunkt hinaus, d.h. länger als eine Woche zu decken vermochten.

In Abb. 55 sind die Tagesgänge der Transpirationswiderstände sowie der wesentlichen Klimagrößen für den fraglichen Zeitpunkt dargestellt. Bereits auf den ersten Blick wird deutlich, dass die Transpirationswiderstände der behandelten Pflanze gegenüber der Kontrollpflanze zu jeder

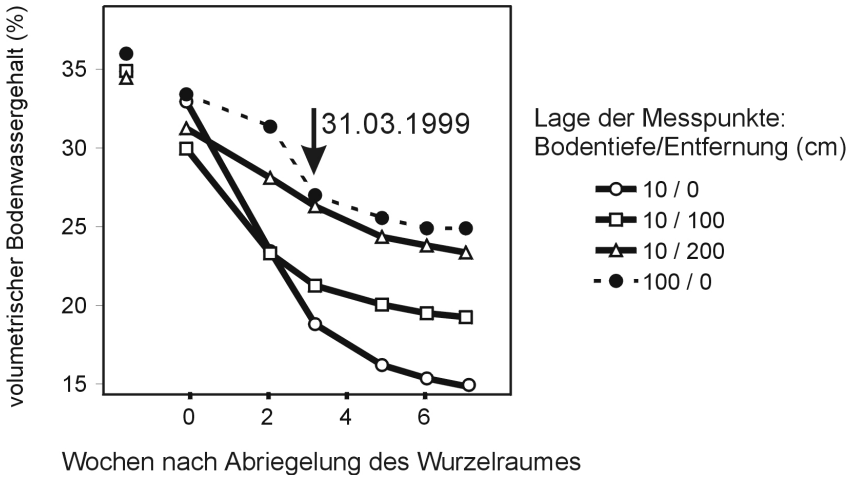


Abb. 54: Volumetrischer Bodenwassergehalt in verschiedenen Bodentiefen und Abständen zu einem Cupuaçu-Baum, dessen Wurzelraum vom Niederschlagswasser abgeschnitten wurde

Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der nachfolgenden Messungen des Tagesgangs der Transpirationswiderstände.

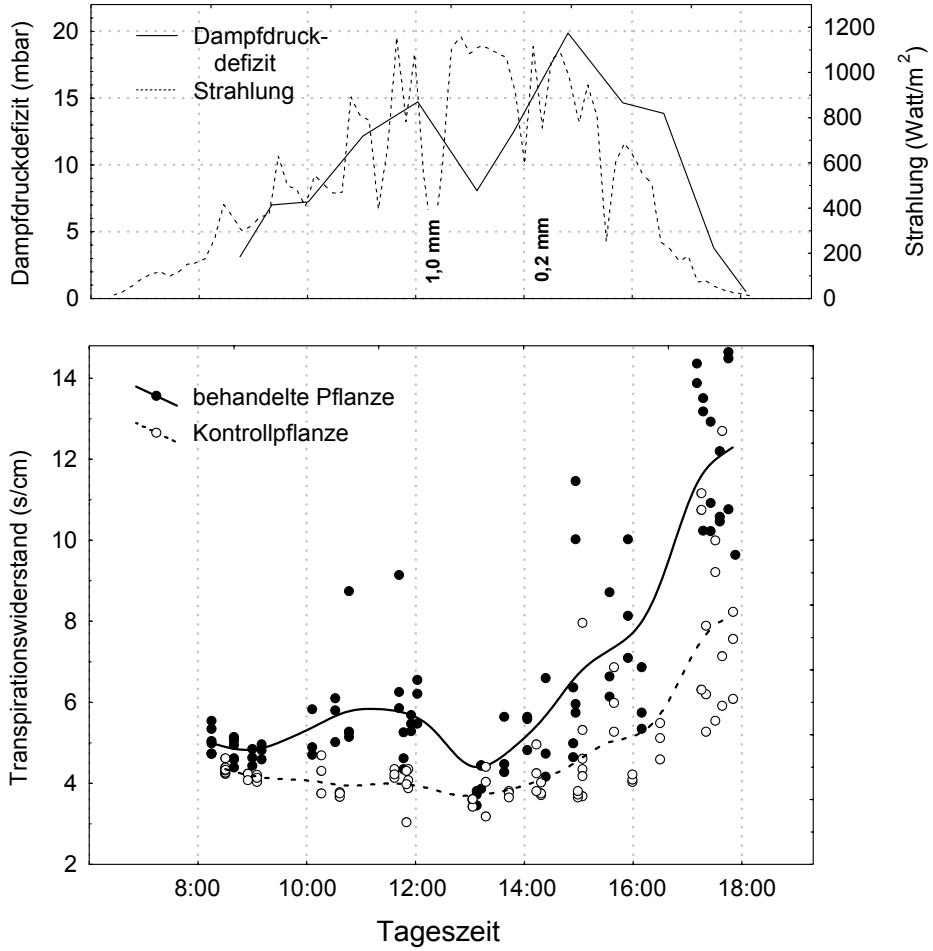


Abb. 55: Dampfdruckdefizit, Globalstrahlung und Niederschlagsereignisse (Obere Graphik); Tagesgang der Transpirationswiderstände der Unterseite lichtexponierter Blätter eines von der Wasserzufuhr abgeschnittenen Cupuaçu-Baumes und einer Kontrollpflanze (Untere Graphik).

Die Messungen erfolgten zu dem in **Abb. 54** markierten Zeitpunkt des Trockenexperimentes (31.03.1999). Die Millimeterangaben der oberen Graphik zeigen den Zeitpunkt und die Menge von Niederschlagsereignissen an. In der unteren Graphik repräsentiert ein Symbol den Transpirationswiderstand eines einzelnen Blattes. Die Linien sind den Messpunkten nach dem Kleinste-Quadrate-Glättungsverfahren angepasst (STATSOFT 1997).

Zeit erhöht waren, während sie eine Woche zuvor noch zeitlich begrenzte Überschneidungen aufwiesen. Von besonderer Bedeutung ist dabei, dass bereits in den Morgenstunden bei der behandelten Pflanze deutlich höhere Transpirationswiderstände zu beobachten waren. Das bedeutet, dass die nächtliche Wasseraufnahme die negative Wasserbilanz des Cupuaçu-Baumes kaum auszugleichen vermochte.

Die verminderten Dampfdruckdefizite infolge eines Niederschlagsereignisses gegen 12:00 Uhr gemeinsam mit der sich anschließenden hohen Strahlung führten dazu, dass die Stomata der behandelten Pflanze um ca. 13:00 Uhr den höchsten im Tagesverlauf registrierten Öffnungsgrad erreichten. Kurz darauf schlossen sich die Stomata jedoch zunehmend, wodurch bis zum Abend ein sehr früher und weitaus stärkerer Anstieg der Transpirationswiderstände bewirkt wurde, als dies bei der Kontrollpflanze der Fall war.

Diese Befunde lassen den Schluss zu, dass der Trockenstress des vom Niederschlagswasser abgeschnittenen Cupuaçu-Baumes innerhalb dieser einen Woche evident zunahm. Dies bestätigt, dass die Möglichkeiten, Wasserressourcen aus tieferen Bodenbereichen zu nutzen, selbst bei einem fünf Jahre alten Cupuaçu-Baum noch sehr begrenzt sind.

4.3.3 Entwicklung empirischer Modelle der Spaltöffnungsreaktion

Im Vorangehenden wurde anhand von Tagesgängen der Transpirationswiderstände qualitativ gezeigt, dass mit zunehmender Bodentrockenheit die Reaktivität der Spaltöffnungen eines fünfjährigen Cupuaçu-Baumes deutlichen Veränderungen unterliegt. Im Folgenden werden exemplarisch anhand einzelner Tagesgänge die Spaltöffnungsreaktionen in quantitativen Bezug zu den Klimafaktoren „Strahlung“ und „Dampfdruckdefizit“ gesetzt. Neben diesen klimatischen Einflussgrößen wird auch die Tageszeit als eigener Faktor zu berücksichtigen sein. Denn einerseits kann eine endogene circadiane Rhythmik der Spaltöffnungsreaktion nicht ausgeschlossen werden. Andererseits wurde bereits bei den Analysen der Tagesgänge beobachtet, dass sich der Wasserstatus der Pflanze im Tagesverlauf zunehmend verschlechtert, wenn die Wasseraufnahme den transpirativen Wasserverlust nicht hinreichend zu kompensieren vermag.

Die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände von Umweltfaktoren kann näherungsweise durch Regressionsmodelle wiedergegeben werden. Dabei kommen sowohl lineare als auch nicht-lineare Abhängigkeiten der Spaltöffnungsreaktion von den einzelnen Umweltfaktoren in Betracht. Darüber hinaus können sich die Wirkungen der Einzelfaktoren zueinander additiv oder multiplikativ verhalten. Es wurden daher verschiedene multivariate Regressionsmodelle mit einem mathematischen Approximationsverfahren (Quasi-Newton-Methode, STATSOFT 1997) daraufhin überprüft, mit welcher Näherung sie die tatsächlich gemessenen Transpirationswiderstände als Funktion der Strahlung, des Dampfdruckdefizits und der Tageszeit zu reproduzieren vermögen. Dieses Schätzungsverfahren wurde bei verschiedenen Situationen der Bodenwassergehalte getrennt durchgeführt, um durch verminderte Wasserverfügbarkeit bedingte Veränderungen der Spaltöffnungsreaktivität zu erfassen.

Lassen sich durch Regressionsmodelle die gemessenen Werte der Transpirationswiderstände in guter Näherung als Funktion des Klimas reproduzieren, ermöglicht dies – unter gewissen Vorbehalten – Rückschlüsse auf die Transpirationswiderstände der untersuchten Pflanzen bei bestimmten Ausprägungen des

Klimas. Da sich die Diffusionswiderstände für Wasser proportional zu denen für Kohlendioxid verändern, kann sich durch höhere Transpirationswiderstände der Einstrom von CO_2 in die Blatt-Interzellularen derart vermindern, dass der interzelluläre CO_2-Partialdruck zum limitierenden Faktor der Assimilation wird. Man kann dann von stomatärer Limitation der Photosynthese sprechen. D.h. anhand pedoklimatischer Modelle der Spaltöffnungsreaktion können theoretisch Kalkulationen vorgenommen werden, ob und in welchen Größenordnungen die Primärproduktion durch Diffusionswiderstände der Blätter als Funktion des Klimaregimes und der Bodentrockenheit limitiert werden kann.

Bei der Entwicklung des multivariaten Regressionsmodells wurde überprüft, ob die Beziehung zwischen den Transpirationswiderständen und den einzelnen Prädiktoren (Strahlung, Dampfdruckdefizit und Tageszeit) am ehesten durch lineare, logarithmische oder exponentielle Funktionen wiedergegeben werden kann. Zugleich wurde getestet, ob sich durch Addition oder Multiplikation der einzelnen Regressions-Terme (für Strahlung, Dampfdruckdefizit und Tageszeit) ein höherer Anteil erklärter Varianz erzielen ließ. Von allen so getesteten Gleichungssystemen wurde durch das folgende der größte Anteil der Varianz der Messwerte bei allen Situationen der Bodenwassergehalte erklärt:

$$r = (\alpha + \beta \, VPD \, e^{(\gamma + \delta \, Tz)} + \varphi \, e^{(\chi - \psi \, I)}) \, f \qquad \text{[Gl. 1]}$$

r	Transpirationswiderstand (s cm^{-1})
VPD	Dampfdruckdefizit (mbar)
Tz	Tageszeit (Dezimalen von 6:00 – 18:00 Uhr: 0,25 – 0,75)
I	Globalstrahlung (Watt m^{-2})
e	Euler'sche Zahl
α, β, γ, δ, φ, χ, ψ: Regressionsparameter	
f	Fehlerterm (residuale Fluktuation)

An der Form der Gleichung 1 lassen sich bereits entscheidende Charakteristika der Spaltöffnungsreaktion der untersuchten Cupuaçu-Bäume ablesen: Die Strahlungsabhängigkeit des Öffnungszustandes der Stomata wird am besten durch eine negative Exponentialfunktion wiedergegeben, d.h die Lichtintensität bewirkt nur bis zu einem gewissen Wert eine deutliche Erhöhung der Spaltöffnungsweite. Hingegen nehmen die Transpirationswiderstände linear mit steigenden Dampfdruckdefiziten zu. Der Einfluss hoher Dampfdruckdefizite wird dabei im Tagesverlauf immer stärker, was in der Multiplikation der Regressionsterme für Dampfdruckdefizit und Tageszeit zum Ausdruck kommt. Der tageszeitliche Einfluss lässt sich am ehesten durch eine progressive (exponentielle) Zunahme der Transpirationswiderstände im Tagesverlauf beschreiben. Die Multiplikation des Fehlerterms spiegelt wider, dass die Zunahme der Transpirationswiderstände nicht durch distinkte, den einzelnen Prädiktoren exakt zuzuordnende Verringerungen der stomatären Öffnungsweiten bewirkt wird. D.h. bei hohen Transpirationswiderständen sind die Öffnungszustände der einzelnen Stomata eines Blattes und von Blatt zu Blatt zunehmend uneinheitlich.

Im Folgenden werden die Reaktionen der Spaltöffnungen auf die Faktoren Strahlung, Dampfdruckdefizit und Tageszeit detailliert betrachtet. Dabei wird von besonderem Interesse sein, wie sich bei verringerter Wasserverfügbarkeit die Reaktivität der Spaltöffnungen auf diese Faktoren verändert.

4.3.3.1 Die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände von der Strahlungsintensität

Bei der Kontrollpflanze, deren Wurzelraum nicht vom Wassernachschub abgeschnitten war, konnte ein enger Zusammenhang zwischen den Transpirationswiderständen und der Globalstrahlung festgestellt werden. Dabei war bei ca. 200 Watt/m^2 der maximale Öffnungszustand der Stomata erreicht, der bei weiter zunehmender Strahlungsintensität keine Änderung mehr erfuhr (siehe linke Graphik in Abb. 56).

Die Schätzung der Regressionsparameter φ, χ und ψ des Strahlungs-Terms in Gleichung 1 ergab folgende empirische Beziehung zwischen der Globalstrahlung und den Transpirationswiderständen:

$$r = 3 + 0{,}15\, e^{(4{,}7 - 25{,}5\, I\, 10^{-3})} \qquad \text{(Gl. 2)}$$

Mit diesem Term ließen sich ca. 40% der Varianz der gemessenen Werte der unbehandelten Pflanze als Funktion der Strahlungsintensität erklären. Die Streuung der Messpunkte insbesondere bei höheren Strahlungsintensitäten ist v.a. auf die hier nicht berücksichtigten Einflüsse der übrigen Umweltfaktoren (Dampfdruckdefizit, Tageszeit) zurückzuführen. Folglich spiegelt die Anpassungsfunktion näherungsweise die Strahlungsabhängigkeit der Transpirationswiderstände unter optimalen Randbedingungen wider.

Die zeitlich parallel gemessenen Werte der Transpirationswiderstände der Pflanze, deren Wurzelraum vom Wassernachschub abgeschnitten wurde, wiesen eine weitaus stärkere Streuung auf (siehe rechte Graphik in Abb. 56). Folglich wirkten sich hier andere Faktoren stärker auf den

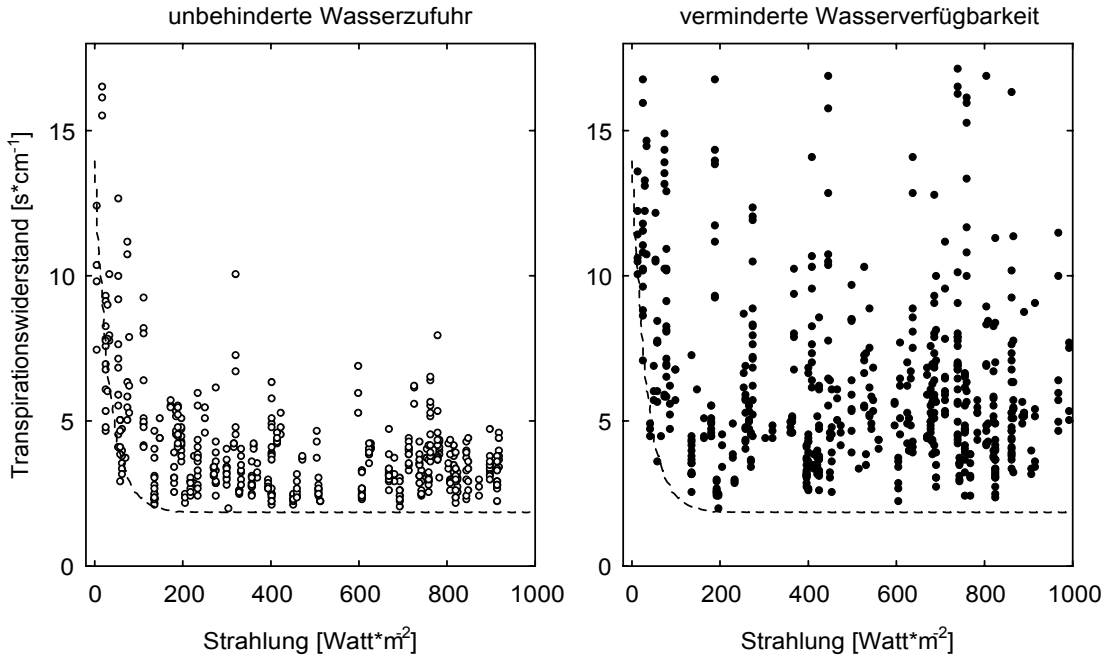


Abb. 56: Transpirationswiderstände der Unterseiten lichtexponierter Blätter in Abhängigkeit von der Globalstrahlung bei fünfjährigen Cupuaçu-Pflanzen bei unbehinderter Wasserzufuhr (linke Graphik) und bei verminderter Wasserverfügbarkeit (rechte Graphik).

Den Darstellungen liegen jeweils vier Tagesgänge porometrischer Messungen der Transpirationswiderstände zu Grunde, die an beiden Pflanzen parallel durchgeführt wurden.

Öffnungszustand der Stomata aus als bei der Kontrollpflanze. Andererseits wird ersichtlich, dass die Strahlungsabhängigkeit der Transpirationswiderstände kaum durch den Wassermangel beeinflusst wurde. Dies zeigt sich daran, dass - wie bei der Kontrollpflanze - eine maximale Öffnungsweite der Stomata bei ca. 200 Watt/m^2 erreicht wurde.

Die trotz verringerter Wasserverfügbarkeit unveränderte Reaktivität der Spaltöffnungen auf die Strahlungsintensität ist für die nachfolgende Anpassung (Parameterschätzung) des multivariaten Modells entscheidend. Denn dieselben Regressionsparameter, die anhand der Kontrollpflanze zur Beschreibung der Strahlungsabhängigkeit ermittelt wurden, müssen folglich auch bei der Modellierung der Spaltöffnungsreaktion bei zunehmender Bodentrockenheit eingesetzt werden.

4.3.3.2 Die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände vom Dampfdruckdefizit und von der Tageszeit

Im Gegensatz zum Faktor Strahlung zeichnet sich hinsichtlich Dampfdruckdefizit und Tageszeit ab, dass sich die Wirkung dieser Faktoren auf die Spaltöffnungen bei zunehmender Bodentrockenheit veränderte. Die folgend dargestellte Schätzung der Regressionsparameter für die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände vom Dampfdruckdefizit und von der Tageszeit (α, β, γ etc., vgl. Gleichung 1) erfolgte anhand des Tagesgangs vom 20.04.1999 (6 Wochen nach Beginn des Trockenexperimentes). Dies ist der Zeitpunkt, ab dem sich die Bodenwassergehalte asymptotisch minimalen Werten näherten (vgl. Abb. 54). Die Parameterschätzung für das Spaltöffnungsmodell bei unverminderter Wasserverfügbarkeit erfolgte anhand der an der Kontrollpflanze parallel gemessenen Tagesgangdaten.

Die Schätzung der Regressionsparameter in Gleichung 1 (S. 37) ergab folgende Beziehung zwischen den Transpirationswiderständen (r) und den Faktoren Dampfdruckdefizit (VPD), Tageszeit (Tz) und Strahlung (I):

Kontrolle $r=(8{,}8+0{,}14\ VPD\ e^{(-14{,}67+23{,}33\ Tz)}+0{,}15\ e^{(4{,}7-25{,}5\ I\ 10^{-3})})\ 0{,}31$

R=0,83 erklärte Varianz: 69,5%

Wassermangel $r=(6{,}8+0{,}27\ VPD\ e^{(-4{,}84+8{,}91\ Tz)}+0{,}15\ e^{(4{,}7-25{,}5\ I\ 10^{-3})})\ 0{,}48$

R=0,86 erklärte Varianz: 73,1%

Zur Überprüfung der Validität der resultierenden Modellgleichungen wurden anhand der Klimadaten die Transpirationswiderstände modelliert und den tatsächlich gemessenen Werten gegenübergestellt. Wie Abb. 57 verdeutlicht, stimmen die Verläufe der modellierten Transpirationswiderstände mit den Messwerten gut überein. D.h. anhand der Modellgleichungen lassen sich die Spaltöffnungsreaktionen in guter Näherung als Funktion der Faktoren Strahlung, Dampfdruckdefizit und Tageszeit beschreiben.

Anhand eines Vergleiches der beiden Modelle lässt sich erfassen, welche Veränderungen der Spaltöffnungsreaktion durch sinkende Wasserverfügbarkeiten ausgelöst wurden. In Abb. 58 sind die Modellgleichungen für die Kontrollpflanze und die vom Niederschlagswasser abgeschnittene Cupuaçu-Pflanze als Flächen wiedergegeben. Dabei stellen die beiden oberen Graphiken die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände von der Globalstrahlung und vom Dampfdruckdefizit

dar. Die unteren Graphiken veranschaulichen die tageszeitliche Veränderung der Spaltöffnungsreaktion auf steigende Dampfdruckdefizite.

Bei unverminderter Wasserverfügbarkeit führten höhere Dampfdruckdefizite zu einer leichten Steigerung der Transpirationswiderstände, d.h. die Spaltöffnungen reagierten geringfügig auf hohe Dampfdruckdefizite. Bei verminderter Wasserverfügbarkeit reagierten die Spaltöffnungen sehr stark auf steigende Dampfdruckdefizite, was durch die starke Neigung der Modellgleichungsfläche ersichtlich wird. In diesem Stadium wurden bei höheren Dampfdruckdefiziten an vereinzelten Blättern maximale Transpirationswiderstände von über 50 s/cm registriert.

Aus den Graphiken wird ersichtlich, dass die Reaktivität der Spaltöffnungen auf das Dampfdruckdefizit im Verlauf eines Tages zunahm. Bei unverminderter Wasserverfügbarkeit (Kontrolle) gibt das Modell ab ca. 15:00 Uhr eine Steigerung der Empfindlichkeit gegen höhere Dampfdruckdefizite wieder. Bei verminderter Wasserverfügbarkeit entwickelten die Stomata bereits vormittags eine gesteigerte Reaktivität gegen höhere Dampfdruckdefizite, die im weiteren Tagesverlauf zu einer Vervielfachung der Transpirationswiderstände führen konnte.

Die tageszeitlich zunehmende Reaktion der Stomata auf erhöhte Dampfdruckdefizite ist v.a. darauf zurückzuführen, dass im Tagesverlauf die Wasserbilanz der Pflanze immer negativer wird, d.h. die Wasseraufnahme vermag den transpirativen Wasserverlust nicht vollständig auszugleichen. In diesem Zusammenhang ist hervorzuheben, dass selbst bei der Kontrollpflanze die Spaltöffnungsreaktion auf das Dampfdruckdefizit am Nachmittag zunahm. Diese Beobachtung ist dadurch zu erklären, dass selbst bei morgendlich gut durchfeuchteten Böden das Wasserpotenzial im wurzelnahen Boden eines Cupuaçu-Baumes im Verlauf eines niederschlagsfreien Tages offenbar stark absinkt.

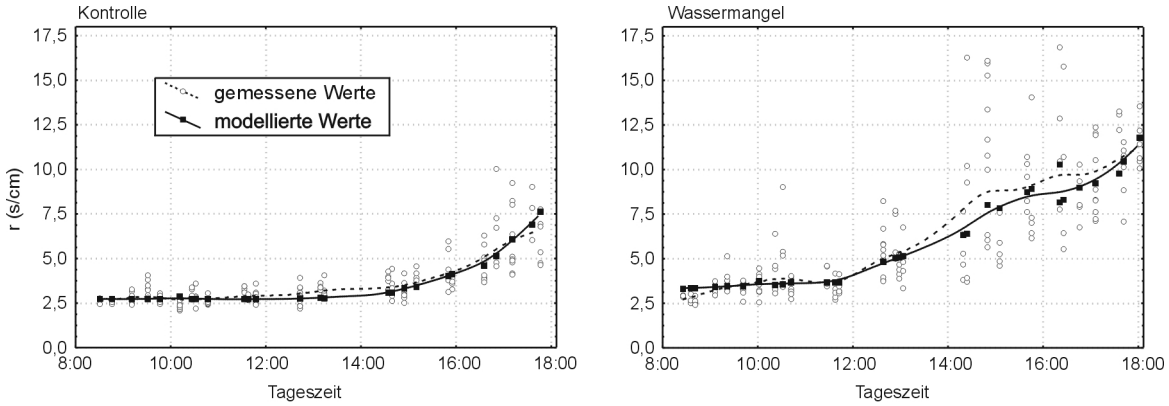


Abb. 57: Modellierte vs. gemessene Werte der Transpirationswiderstände am Beispiel eines Tagesgangs.

Anhand der Gleichung 1 (siehe Text) wurden für die Kontrollpflanze und für den unter Wassermangel stehenden Cupuaçu-Baum getrennte Modelle der Spaltöffnungsreaktion erstellt. Die modellierten Werte wurden als Funktion der Globalstrahlung, des Dampfdruckdefizits und der Tageszeit errechnet. In der Darstellung werden die modellierten (geschlossene Symbole) den tatsächlich gemessenen Daten (offene Symbole) gegenübergestellt. Die Linien sind den gemessenen bzw. modellierten Punkten nach dem Distanz-gewichteten Kleinste-Quadrate-Glättungsverfahren angepasst.

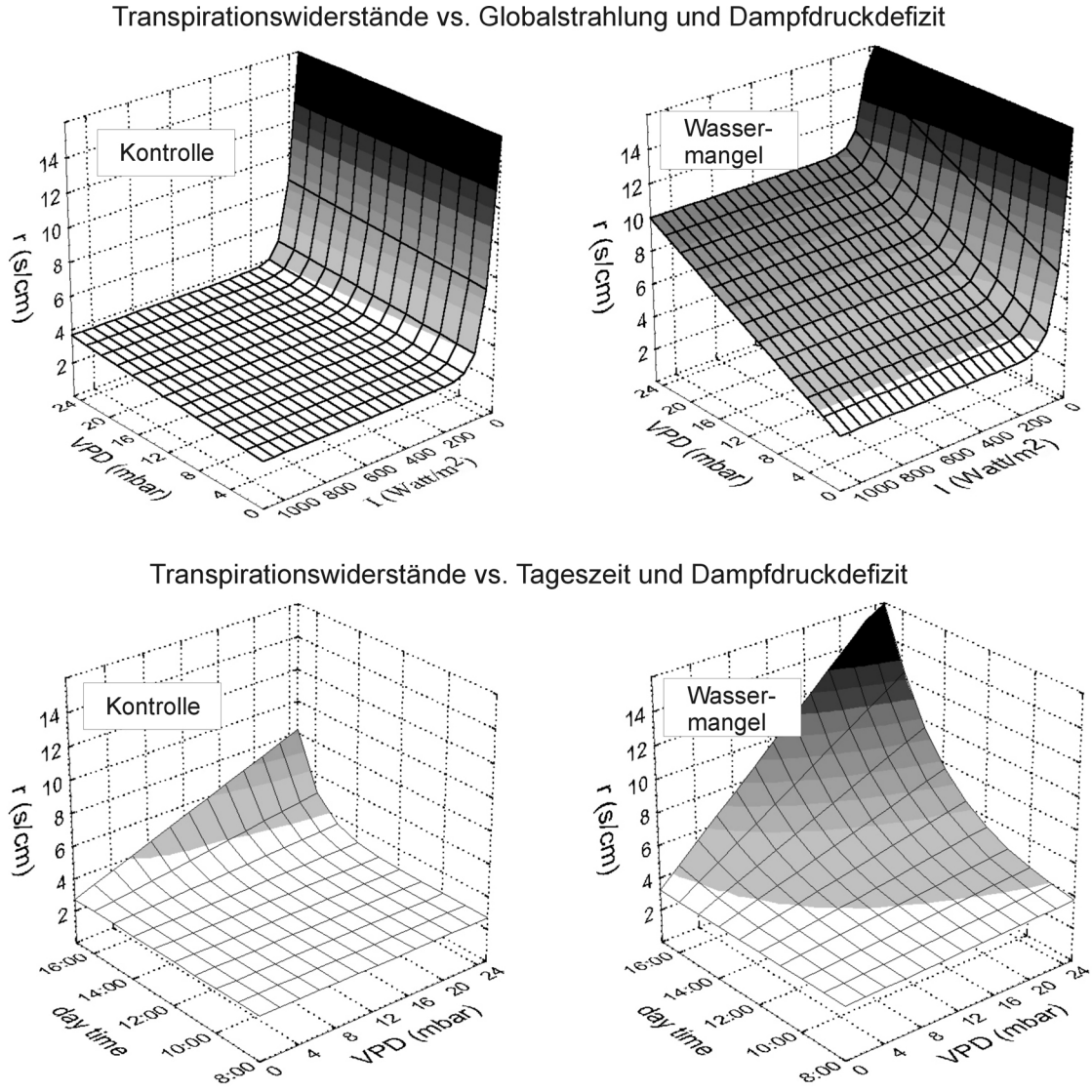


Abb. 58: Abhängigkeit der Transpirationswiderstände von der Globalstrahlung, von der Tageszeit und vom Dampfdruckdefizit bei einem vom Niederschlagswasser abgeschnittenen Cupuaçu-Baum und bei einer Kontrollpflanze.

Den Darstellungen der Transpirationswiderstände liegen Tagesgänge porometrischer Messungen sowie der parallel erfassten Klimadaten zu Grunde. Die Flächen stellen die Modellgleichungen bei vorgegebener Tageszeit (14:30 Uhr, obere Graphiken) bzw. bei vorgegebener Globalstrachlung (600 Watt/m^2 , untere Graphiken) dar. Mit den Modellgleichungen wird die Abhängigkeit der Transpirationswiderstände („r“) von der Strahlungsintensität („I“), vom Dampfdruckdefizit („VPD“) und von der Tageszeit beschrieben (siehe Gleichungen S. 116).
Die Maschenweiten der Flächennetze betragen in den oberen Graphiken 50 Watt/m^2 x 2 mbar und in den unteren Graphiken 1 h x 2 mbar. Spaltöffnungswidersdtände größer als 4 s/cm sind grau hervorgehoben.

4.3.4 Simulation der Spaltöffnungsreaktion anhand von Klimadaten

Den dargestellten Untersuchungen zum Wasserhaushalt lag die Frage zu Grunde, ob die bessere pflanzliche Entwicklung in Waldnähe bzw. in dichteren Pflanzenbeständen auf eine günstigere Wasserbilanz der Cupuaçu-Pflanzen infolge feuchteren Mikroklimas zurückzuführen ist. Durch die Modellierung der Transpirationswiderstände wird es möglich, näherungsweise die physiologische Reaktion von Cupuaçu-Pflanzen auf standortbedingt variierte Mikroklimate unter Berücksichtigung der Bodenfeuchte abzuschätzen.

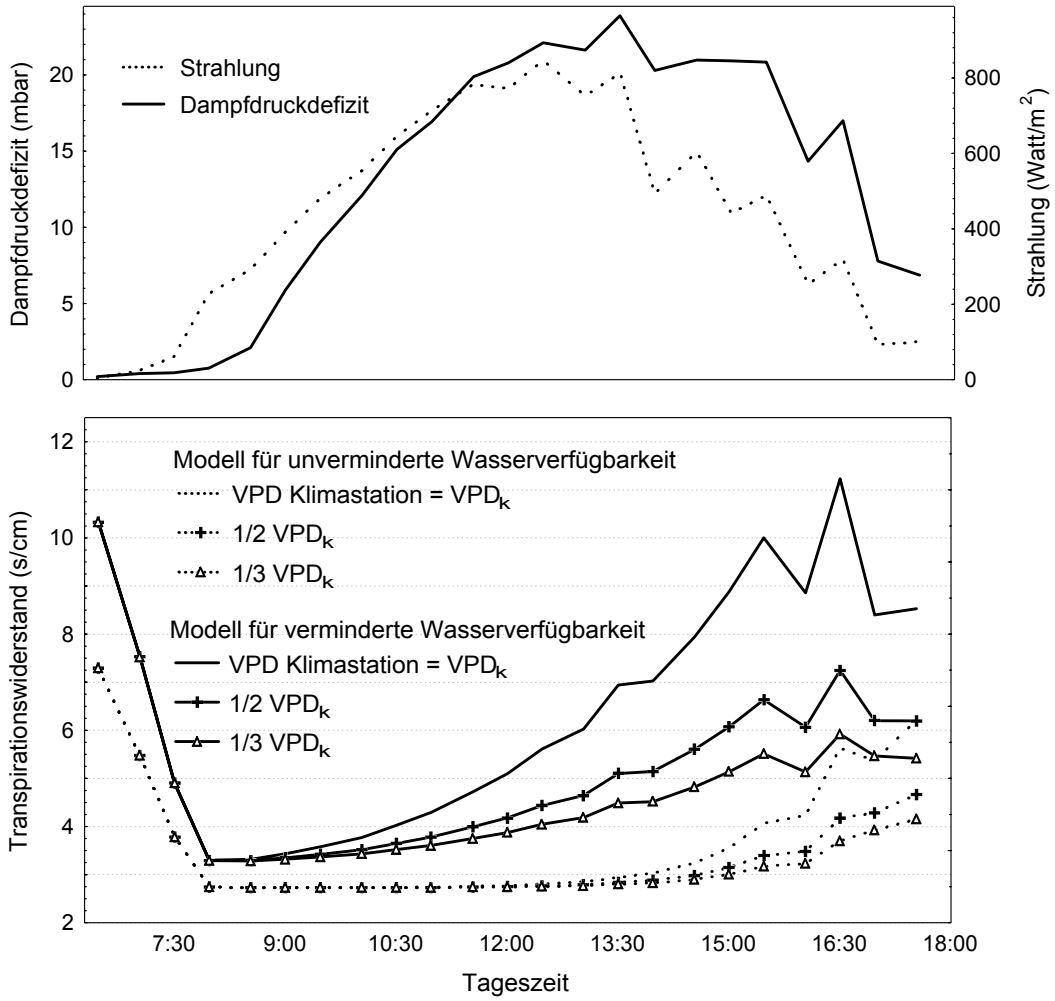


Abb. 59: Beispiel für die Simulation eines Tagesgangs der Transpirationswiderstände anhand von Klimadaten durch Modelle der Spaltöffnungsreaktion für unverminderte und verminderte Wasserverfügbarkeit bei unterschiedlichen Ausgangswerten der Dampfdruckdefizite (VPD).

Die Berechnung der Transpirationwiderstände erfolgte anhand der Klimadaten, die von der automatisierten Klimastation im Zentrum des Versuchsfeldes in halbstündigen Intervallen gemessen wurden (obere Graphik, dargestellter Tagesgang: 07.08.1998). Zur Erfassung des potenziellen Einflusses feuchter Mikroklimate wurden die Berechnungen parallel mit um den Faktor 0,5 bzw. 0,33 reduzierten Dampfdruckdefiziten vorgenommen.

Die im vorangehenden Kapitel entwickelten Modelle der Transpirationswiderstände wurden exemplarisch mit Tages-Klimadaten gespeist, die durch die Klimastation im Zentrum des Versuchsfeldes erhoben wurden. Dabei wurden die Klimadaten einerseits unmodifiziert in den Modellen verrechnet, wodurch die Verhältnisse solitär wachsender Cupuaçu-Pflanzen wiedergegeben werden sollen, die dem Makroklima uneingeschränkt ausgesetzt sind. In einem parallelen Ansatz wurde überprüft, wie sich verringerte Dampfdruckdefizite auf den modellierten Tagesgang der Transpirationswiderstände auswirken. Wie in Kap. 4.2.3.1 (S. 70) gezeigt wurde, lagen die Dampfdruckdefizite in Waldnähe durchschnittlich bei der Hälfte der Werte, die außerhalb des klimatischen Einflussbereiches des Waldes gemessen wurden. Einzelne Messgänge zeigten, dass die Dampfdruckdefizite in Waldnähe sogar weniger als ein Drittel der im Zentrum der Versuchsfläche gemessenen Werte betragen konnten.

Die Spannweite des potenziellen Einflusses der Bodenfeuchte wurde durch die Gegenüberstellung der zwei Modellgleichungen erfasst, mit denen im vorangehenden Kapitel die Spaltöffnungsreaktionen jeweils bei unverminderter und bei deutlich reduzierter Wasserverfügbarkeit beschrieben wurden.

In Abb. 59 ist das Ergebnis einer Simulation eines Tagesgangs dargestellt. Es wird deutlich, dass bei limitierter Wasserverfügbarkeit die Berechnungen anhand der unmodifizierten Dampfdruckdefizite zu sehr hohen Transpirationwiderständen führen, insbesondere in der zweiten Tageshälfte. Die Simulationen auf Basis verminderter Dampfdruckdefizite zeigen, dass im feuchteren Mikroklima die Transpirationwiderstände deutlich vermindert wären; und zwar in einem solchen Maße, dass sie das geringe Niveau erreichten, das für die Transpirationswiderstände von Pflanzen errechnet wurde, die nicht unter Wassermangel stehen.

4.3.5 Stomatäre Limitation der CO_2-Assimilation

Es stellt sich die Frage, ob die hohen stomatären Widerstände infolge erhöhter Dampfdruckdefizite die CO_2-Assimilation in nennenswertem Maße beeinträchtigen konnten. Dies ist der Fall, wenn bei geringerer Porosität der Blattepidermis der CO_2-Einstrom und somit der interzelluläre CO_2-Partialdruck auf ein solches Maß reduziert wird, dass die Carboxylierungsrate der Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (RuBisCO) durch einen Mangel an CO_2 als Substrat limitiert wird.

In welchem Maße stomatäre Widerstände die Photosynthese limitieren, lässt sich anhand der CO_2-Abhängigkeit der Assimilationsrate bestimmen. Experimentell lässt sich die Beziehung zwischen interzellulärem CO_2-Partialdruck und Assimilationsrate, CO_2-Bedarfsfunktion genannt, durch Gaswechselmessungen bei variierenden CO_2-Partialdrücken bestimmen. Bei graphischer Darstellung ergibt sich eine charakteristische, an einer Stelle "geknickte" Sättigungskurve der CO_2-Abhängigkeit der Assimilationsrate (vgl. Abb. 60).

In Ermangelung von Messdaten der CO_2-Abhängigkeit der Assimilation bei *T. grandiflorum* wurden CO_2-Bedarfsfunktionen anhand von Carboxylierungspotenzialen der RuBisCO und Elektronentransportraten nach dem Modell von FARQUHAR & VON CAEMMERER (1982) und FARQUHAR & WONG (1984) erstellt (wie im Teil "Material und Methoden" beschrieben). Es wurden maximale Carboxylierungspotenziale der RuBisCO zwischen 50 und

100 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} und maximale Elektronentransportraten von 70 und 140 µmol m^{-2} s^{-1} angenommen. Diese Bereiche wurden so gewählt, dass sie die Werte abdecken, die für unterschiedliche C3-Pflanzen in der einschlägigen Literatur angegeben werden (vgl. FARQUHAR & WONG 1984, LAMBERS *et al.* 1998, JONES 1992). Somit wird ein Vertrauensbereich geschaffen, in dem die tatsächlichen Carboxylierungseigenschaften von *T. grandiflorum* mit hoher Wahrscheinlichkeit liegen.

Der Einfluss verminderter Blattleitfähigkeit auf die potenzielle CO_2-Fixierungsrate lässt sich durch die sogenannte CO_2-Versorgungsfunktion bestimmen. Sie beschreibt die Verringerung des CO_2-Partialdrucks als Funktion der CO_2-Fixierung und der Blattleitfähigkeit für CO_2 (siehe Material und Methoden).

Der Schnittpunkt der CO_2-Versorgungsfunktion mit der CO_2-Bedarfsfunktion markiert den Operationsbereich der Assimilation (Abb. 60). Das ist die Assimilationsleistung, die unter nicht limitierenden Licht- und Temperaturbedingungen erreicht wird. Anhand von Messwerten der Leitfähigkeit für CO_2 lässt sich also ermitteln, in welchem Maße der Operationsbereich der CO_2-Fixierung durch verminderte Porositäten der Spaltöffnungen eingeengt wird.

In Abb. 60 werden die für *T. grandiflorum* erstellten theoretischen CO_2-Bedarfsfunktionen veranschaulicht (in gemeinsamer Darstellung mit zwei CO_2-Versorgungsfunktionen). Bei Annahme einer Carboxylierungsrate V_{Cmax} von 100 µmol m^{-2} s^{-1} und einer Elektronentransport-

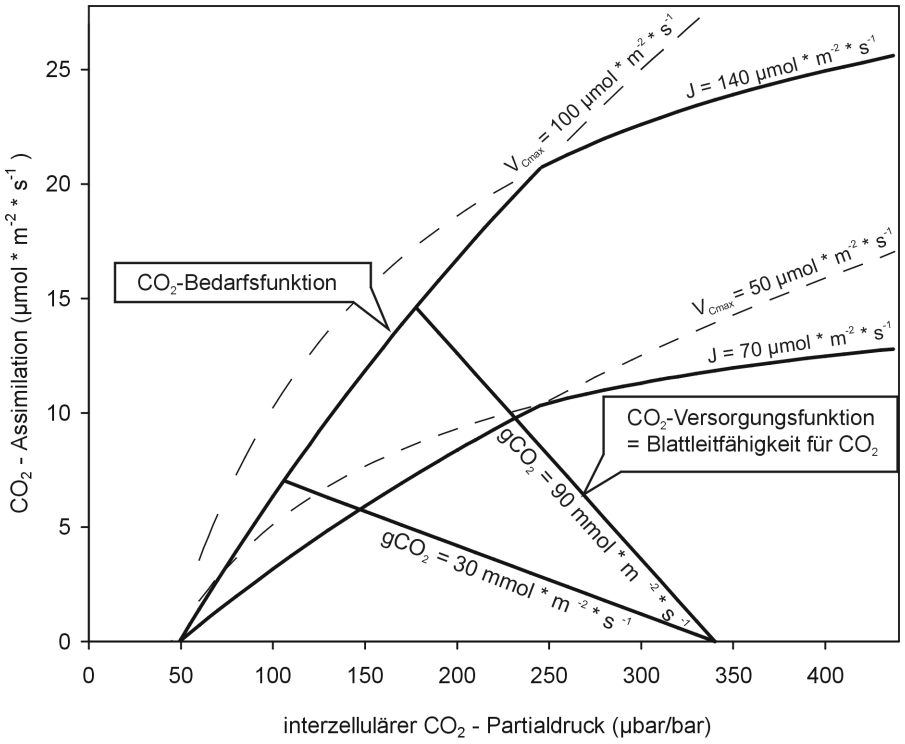


Abb. 60: CO_2-Bedarfsfunktionen erstellt nach Modellgleichungen von FARQUHAR & SHARKEY (1982) und exemplarische CO_2-Versorgungsfunktionen im Bereich der an Cupuaçu-Pflanzen gemessenen Werte der Blattleitfähigkeit.

Erläuterungen siehe Text.

rate J von 140 µmol m^{-2} s^{-1} ergeben sich bei nicht limitierenden Bedingungen (interzellulärer CO_2-Partialdruck von 200 bis 240 µbar bar^{-1}) maximale Photosyntheseraten zwischen 16,7 und 20,3 µmol m^{-2} s^{-1} CO_2 . Auf die Hälfte verringerte Ausgangswerte für V_{Cmax} und J resultieren unter gleichen Bedingungen in Photosyntheseraten zwischen 8,4 und 10,1 µmol m^{-2} s^{-1} CO_2. Die gemeinsam mit den theoretischen Bedarfsfunktionen dargestellten CO_2-Versorgungsfunktionen[10] grenzen die Größenordnung der faktischen Blattleitfähigkeiten der Cupuaçu-Bäume ein.

Die aus den Messdaten der Transpirationswiderstände errechneten Blattleitfähigkeiten für CO_2 lagen zwischen 20 und 100 mmol m^{-2} s^{-1} (5-95-Perzentile aller Messwerte). In Abb. 61 sind die entsprechenden Operationsbereiche der CO_2-Assimilation den Blattleitfähigkeiten gegenübergestellt, und zwar getrennt für die beiden Carboxylierungsraten V_{Cmax} von 100 und 50 µmol m^{-2} s^{-1}. Die maximalen Operationsbereiche der CO_2-Assimilation errechnen sich zu 15,5 bzw. 10,1 µmol m^{-2} s^{-1} . Bei geringen Blattleitfähigkeiten für CO_2 von ca. 20 µmol m^{-2} s^{-1} ist der Operationsbereich auf 5,0 bzw. 4,4 µmol m^{-2} s^{-1} eingeschränkt. In welchem Maße diese stomatär bedingte Limitation die Primärproduktion beeinträchtigen kann, lässt sich entscheiden, wenn man aus den Blattleitfähigkeiten Tagesgänge der Operationsbereiche der CO_2-Assimilation erstellt und diese Werte als potenzielle Assimilationsleistungen betrachtet.

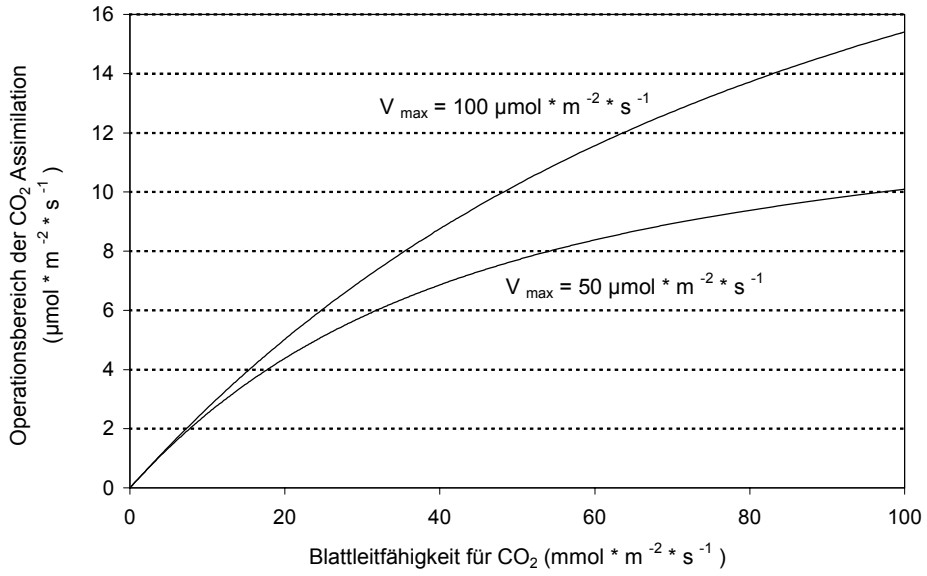


Abb. 61: Abhängigkeit des Operationsbereichs der CO_2-Assimilation von der Blattleitfähigkeit für CO_2 bei Cupuaçu-Bäumen.

Die Graphik gibt die Schnittpunkte zwischen den CO_2-Bedarfs- und CO_2-Versorgungsfunktionen bei variierenden Blattleitfähigkeiten für CO_2 wieder (vgl. **Abb. 60**).

[10] Ausgehend von einer CO_2-Konzentration der Umgebungsluft c_a = 340 µbar bar^{-1}

4.3.5.1 Der Operationsbereich der CO_2-Assimilation im Tagesverlauf

Die an einem Cupuaçu-Baum gemessenen Tagesverläufe der Transpirationswiderstände wurden in Blattleitfähigkeiten für CO_2 umgerechnet, um anschließend anhand der CO_2-Bedarfsfunktionen Operationsbereiche der CO_2-Assimilation festzulegen. Die erhaltenen Werte der potenziellen Assimilation wurden zu Stundenintervallen gemittelt. In Abb. 62 sind exemplarisch zwei Tagesverläufe der Operationsbereiche der CO_2-Assimilation dargestellt, die im Verlauf des in Kapitel 3.3.2 (S. 33) beschriebenen Trocken-Experimentes in der 6. und 7. Woche, d.h. bei vorangeschrittener Bodentrockenheit gemessen wurden (vgl. Abb. 50, S. 107). Es wird auf den ersten Blick deutlich, dass bei verringerter Wasserverfügbarkeit die potenzielle Assimilationsleistung des Cupuaçu-Baumes aufgrund stomatärer Limitation stark vermindert ist.

Summiert man die potenzielle Assimilationsleistung eines Tages, ergibt sich bei der Annahme einer Carboxylierungsrate V_{Cmax} von 100 µmol m^{-2} s^{-1} folgendes Bild (Werte für V_{Cmax} von 50 µmol m^{-2} s^{-1} in Klammern): Die Summe maximal assimilierbaren Kohlendioxids betrug am 20.04.1999 bei der Kontrollpflanze 516 mmol m^{-2} (357 mmol m^{-2}). An dem gleichen Tag konnte der Cupuaçu-Baum unter Wassermangel nur bis zu 415 mmol m^{-2} (302 mmol m^{-2}) CO_2 fixieren. Das entspricht einer Verminderung der Tagesleistung um 19,7% (15,5%). Eine Woche später lag die potenzielle Tages-Assimilation sogar 33,9% (27,2%) unter den Werten der Kontrolle (siehe Tagesgang vom 27.04.1999 in Abb. 62).

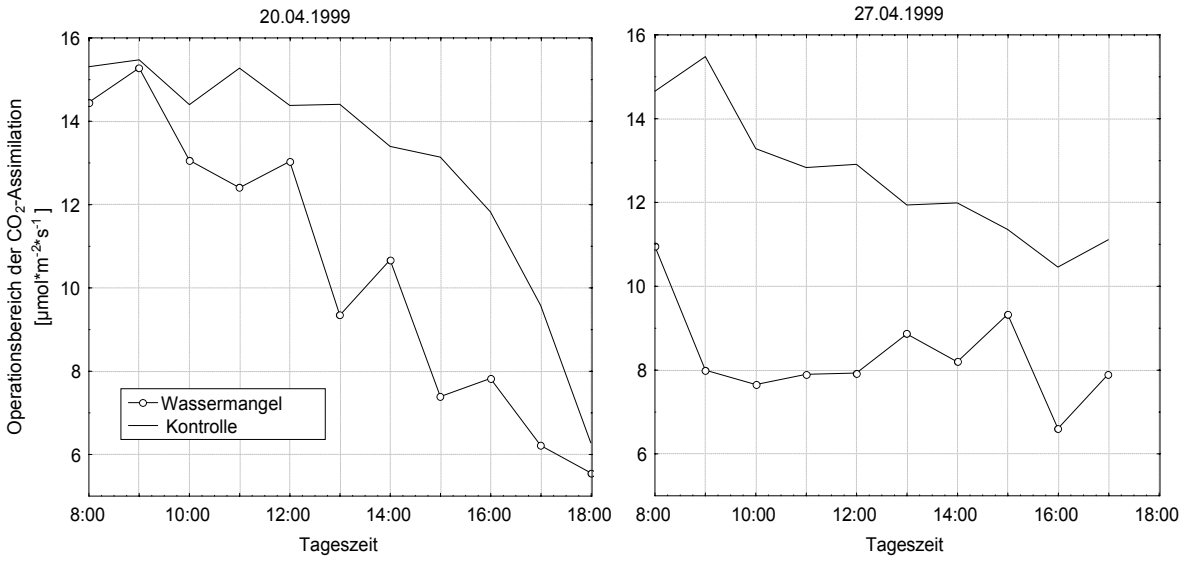


Abb. 62: Stomatäre Limitation der CO_2-Assimilation: Tagesverläufe des Operationsbereichs der CO_2-Assimilation eines Cupuaçu-Baumes bei Wassermangel und bei uneingeschränkter Wasserzufuhr (Kontrolle).

Dargestellt sind die stündlichen Mittelwerte der Operationsbereiche der CO_2-Assimilation, die anhand zweier Tagesgänge der Transpirationswiderstände und mittels der CO_2-Bedarfsfunktion unter der Annahme einer Carboxylierungsrate V_{Cmax} von 100 µmol m^{-2} s^{-1} errechnet wurden.

4.3.5.2 Simulation der potenziellen CO_2-Assimilation anhand von Klimadaten

Wäre es möglich, dass höhere Luftfeuchten, wie sie z.B. in der Nähe des Waldes gemessen wurden, die Transpirationswiderstände eines Cupuaçu-Baumes in Größenordnungen verringern, dass eine verbesserte CO_2-Versorgung einen höheren Operationsbereich der CO_2-Assimilation gewährleisten würde?

Unter Verwendung des Spaltöffnungs-Modells bei reduzierter Wasserverfügbarkeit (siehe Kapitel 4.3.3) wurden anhand von Klimadaten Tagesgänge der Transpirationswiderstände erstellt. Die Kalkulationen wurden einerseits anhand der unveränderten Klimadaten eines Tagesgangs vorgenommen. Zusätzlich wurden in zwei weiteren Ansätzen die Ausgangswerte der Dampfdruckdefizite reduziert (auf die Hälfte bzw. ein Drittel der Messwerte), um den potenziellen mikroklimatischen Einfluss des Waldes auf den Öffnungszustand der Stomata zu simulieren. Parallel zu diesen drei modellierten Tagesgängen der Diffusionswiderstände werden die an der Kontrollpflanze und der Trockenvariante tatsächlich gemessenen Tagesgänge betrachtet.

Diese fünf Tagesgänge der Transpirationswiderstände wurden in Leitfähigkeiten für CO_2 umgerechnet, anhand derer schließlich die Operationsbereiche der CO_2-Assimilation kalkuliert wurden. Die drei modellierten und zwei auf Messungen beruhenden Tagesgänge der potenziellen Assimilation sind in Abb. 63 dargestellt.

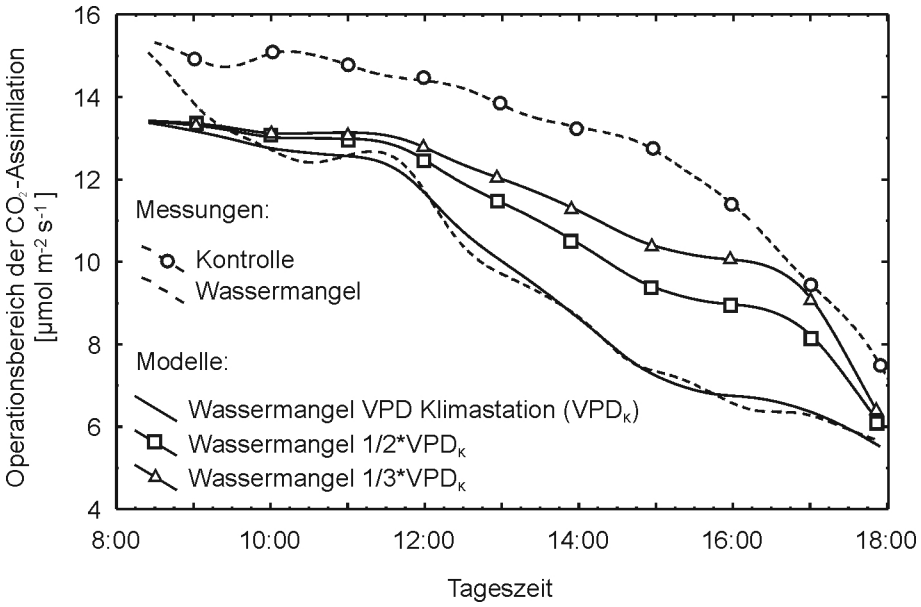


Abb. 63: Modellierter Einfluss verringerter Dampfdruckdefizite auf die stomatäre Limitation der CO_2-Assimilation: Tagesgang des Operationsbereichs der CO_2-Assimilation eines Cupuaçu-Baumes bei uneingeschränkter Wasserzufuhr und bei Wassermangel.

Dargestellt sind die Operationsbereiche der CO_2-Assimilation (bei Annahme einer Carboxylierungsrate V_{Cmax} von 100 µmol m^{-2} s^{-1}). Die Linien sind den ca. 180 Einzelwerten pro dargestelltem Tagesgang nach dem Kleinste-Quadrate-Glättungsverfahren angepasst (STATSOFT 1997). Die Tagesgänge wurden anhand gemessener (unterbrochene Linien) oder modellierter Daten (durchgezogene Linien) der Transpirationswiderstände erstellt. Den Modellierungen der Spaltöffnungsreaktion wurde die Annahme zu Grunde gelegt, dass die Dampfdruckdefizite der Luft auf ein Drittel (1/3*VPD_K), auf die Hälfte (1/2*VPD_K) bzw. nicht reduziert sind (VPD_K: Dampfdruckdefizite laut Klimastation; Daten vom 20.04.1999).

Laut Modellierung zeigt sich, dass reduzierte Dampfdruckdefizite den Operationsbereich der Assimilation deutlich vergrößern können. In dem dargestellten Fall würden auf die Hälfte (bzw. auf ein Drittel) reduzierte Dampfdruckdefizite der Umgebungsluft die Tagesleistung der CO_2-Assimilation des "trockengelegten" Cupuaçu-Baumes um 10,6% (bzw. um 15,4%) steigern - bei nicht limitierenden Strahlungs- und Temperaturbedingungen. Selbst bei Annahme eines verminderten Carboxylierungspotenzials von $V_{Cmax} = 50\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ würde der durch geringere Dampfdruckdefizite erzielte Assimilationsgewinn in der Tagesbilanz 9,4% (bei 1/2 VPD) bzw. 12,9% (bei 1/3 VPD) betragen. Nach diesen Befunden ist es sehr wahrscheinlich, dass verminderte Dampfdruckdefizite, wie sie z.B. im mikroklimatischen Saum des Primärwaldes anzutreffen sind, der stomatären Limitation der CO_2-Assimilation gestresster Cupuaçu-Bäume in einem Maße entgegenwirkten, dass die Primärproduktion um eine Größenordnung von 10% gesteigert werden konnte.

4.3.6 Transpirationsraten

In welcher Größenordnung liegen die Einflüsse, den einerseits erhöhte Transpirationswiderstände und andererseits verringerte Dampfdruckdefizite auf die Transpiration und somit auf die Wasserbilanz haben? Aus den Tagesgängen der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und der Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft wurden Tagesgänge der Transpirationsraten der untersuchten Cupuaçu-Bäume errechnet. Die Differenzen der Transpirationsraten zwischen der trockengelegten und der Kontroll-Pflanze verdeutlichen die Wasserersparnis, die durch die stressbedingte partielle Erhöhung der Transpirationswiderstände erzielt wurde. Zusätzlich zu der Transpirationsberechnung mit originären Klimadaten wurden Transpirationsraten bei Annahme auf die Hälfte bzw. auf zwei Drittel reduzierter Dampfdruckdefizite kalkuliert. Auf diese Weise lässt sich ersehen, in welcher Größenordnung sich der Wasserverbrauch durch variierende Mikroklimate verändert.

Die über den Tagesverlauf gemittelten Transpirationsraten der Cupuaçu-Pflanzen lagen zwischen 5,9 und 7,5 $mol\ m^{-2}\ h^{-1}$ (das entspricht 106 und 136 $g\ m^{-2}\ h^{-1}$). Der maximale Wert betrug 22 $mol\ m^{-2}\ h^{-1}$, das entspricht 396 $g\ m^{-2}\ h^{-1}$. In der Tagessumme transpirierte an fünf sonnigen Messtagen im März und April 1999 die Kontrollpflanze durchschnittlich 1330 $g\ m^{-2} \pm 240\ g\ m^{-2}$ (Tab. 18).

Bei der behandelten Pflanze führten die erhöhten Blattwiderstände zur Verminderung der Transpiration, die im Verlauf der künstlich erzeugten Trockenheit immer deutlicher wurde. Im Vergleich zu der Kontrollpflanze war die Tagessumme der Transpiration 15 Tage nach Abriegelung des Wurzelraumes um 10,2%, nach weiteren 35 Tagen um 31,8% reduziert.

Bei genauer Betrachtung exemplarischer Tagesgänge wird deutlich, dass bei fortgeschrittenem Wassermangel die Transpirationsraten nicht in dem Maße gesenkt werden, wie es die verringerten Blattleitfähigkeiten erwarten lassen (Abb. 64). Die Ursache hierfür ist in den z.T. erhöhten Dampfdruckdifferenzen zwischen den Blatt-Interzellularen und der Umgebungsluft zu finden, die sich bei der Wassermangel-Pflanze aus den erhöhten Temperaturen der Blätter ergeben (Abb. 64 oben).

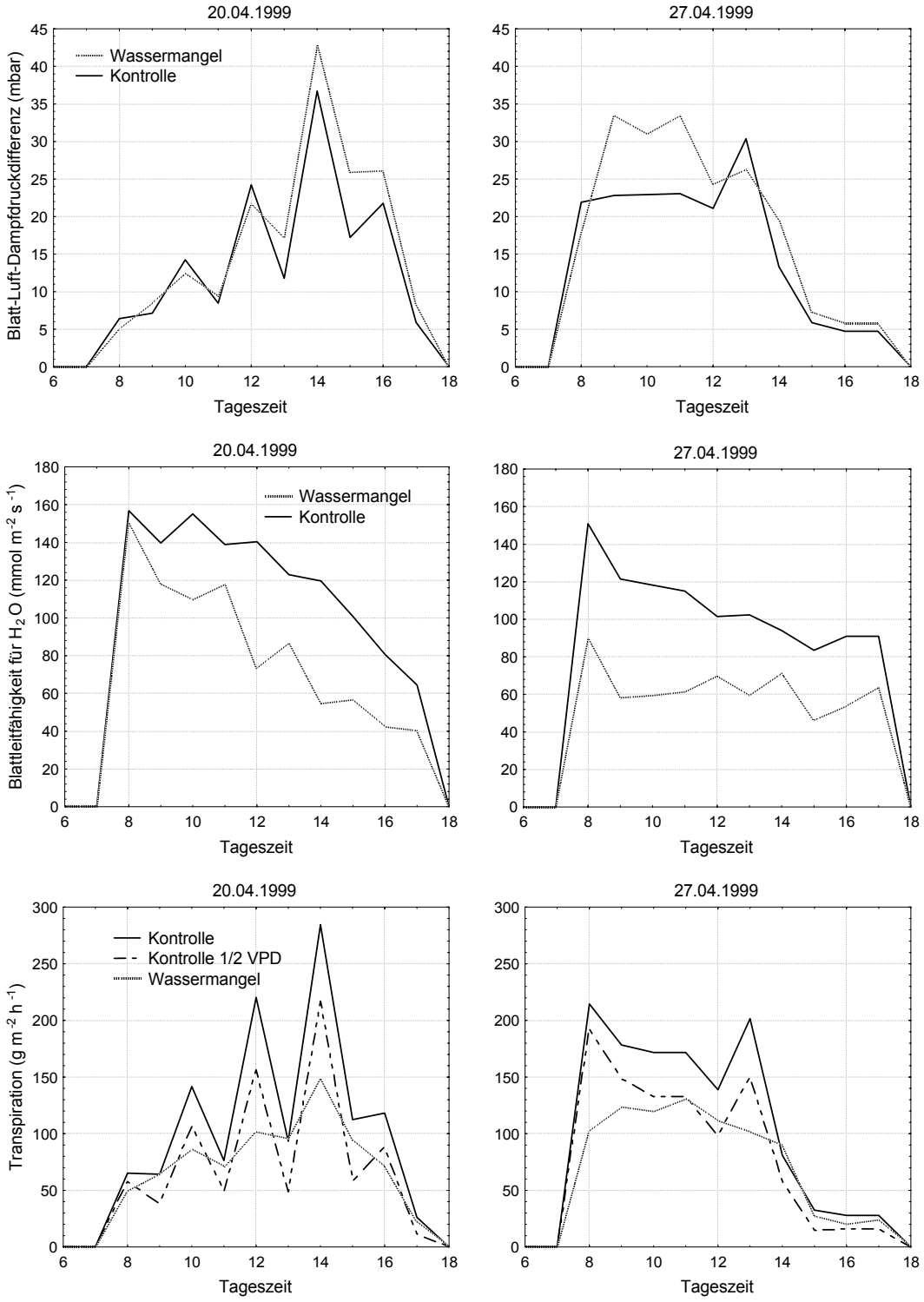


Abb. 64: Exemplarische Tagesgänge der Dampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft, der Blattleitfähigkeit und der Transpirationsraten eines Cupuaçu-Baumes bei uneingeschränkter Wasserzufuhr und bei Wassermangel.

Den Darstellungen liegen klimatische Aufzeichnungen und porometrische Messungen der Blattwiderstände und -temperaturen zugrunde. Die Transpirationsraten der Kontrollpflanze und der unter Wassermangel stehenden Pflanze wurden anhand der unveränderten Daten der auf freiem Feld positionierten Klimastation ermittelt. Zusätzlich wurde die Transpiration der Kontrollpflanze unter der Annahme errechnet, dass die von der Klimastation gemessenen Dampfdruckdefizite (VPD) durch mikroklimatische Einflüsse auf die Hälfte reduziert sind. Die mit diesen veränderten Werten (1/2 VPD) vorgenommenen Kalkulationen simulieren den geringeren Wasserverlust bei erhöhter Luftfeuchte.

Tab. 18: Tagessummen der Transpiration von Cupuaçu-Bäumen an sonnigen Tagen bei uneingeschränkter Wasserzufuhr und bei Wassermangel.

Die Abriegelung des Wurzelraumes der Pflanze unter Trockenstress erfolgte am 8. März 1999. Die Transpiration wurde anhand der Blattleitfähigkeit und der Klimadaten bestimmt. Zusätzlich zu den Berechnungen anhand der originären Klimadaten wurden die von der Klimastation gemessenen Werte der Dampfdruckdefizite (VPD_k) auf 2/3 bzw. 1/2 reduziert. Die mit diesen veränderten Werten (2/3 VPD_K und 1/2 VPD_K) vorgenommenen Kalkulationen simulieren den Einfluss erhöhter Luftfeuchte, die z.B. in Waldnähe anzutreffen ist.
Die Prozentwerte beziehen sich auf die von der Kontrollpflanze transpirierte Wassermenge des entsprechenden Tagesgangs.

	Tagessummen der Transpiration (g H_2O m^{-2})					
	Kontroll-Pflanze			Pflanze unter zunehmendem Trockenstress		
	VPD_K	2/3 VPD_K	1/2 VPD_K	VPD_K	2/3 VPD_K	1/2 VPD_K
23. Mrz.	1135,66 (100%)	899,72 (79,2%)	786,37 (69,2%)	1019,67 (89,8%)	802,69 (70,7%)	694,20 (61,1%)
31. Mrz.	1325,40 (100%)	1120,12 (84,5%)	1017,48 (76,8%)	1130,74 (85,3%)	977,87 (73,8%)	901,44 (68,0%)
12. Apr.	1740,95 (100%)	1436,81 (82,5%)	1284,74 (73,8%)	1379,78 (79,3%)	1179,60 (67,8%)	1079,51 (62,0%)
20. Apr.	1202,30 (100%)	955,22 (79,4%)	831,99 (69,2%)	803,94 (66,9%)	649,11 (54,0%)	571,73 (47,6%)
27. Apr.	1245,94 (100%)	1054,63 (84,6%)	960,42 (77,1%)	849,32 (68,2%)	731,48 (58,7%)	673,43 (54,0%)

Wie ist der Einfluss erhöhter Luftfeuchten auf den transpirativen Wasserverlust zu bewerten? Verringerte Dampfdruckdefizite bewirken flachere Konzentrationsgradienten zwischen Interzellularen und Umgebungsluft, die zu verminderten Transpirationsraten führen. In dem hier dargestellten Fall führten um 50% reduzierte Dampfdruckdefizite zu einer Verminderung der Tagessummen der Transpiration um 22,9% bis 30,8% (Tab. 18). Bei unveränderter Primärproduktion bedeutet dies eine Erhöhung der Wassernutzungseffizienz (WUE: CO_2-Einstrom pro H_2O-Ausstrom) um den Faktor 1,3 bis 1,5. Da bei geringeren Dampfdruckdefiziten zugleich die stomatären Widerstände niedriger sind, ist auch eine bessere CO_2-Versorgung der RuBisCO gewährleistet (Kap. 4.3.5 S. 120ff). Als Folge ist die CO_2-Assimilation weniger durch den CO_2-Nachstrom limitiert als bei höheren Dampfdruckdefiziten. Die Wassernutzungseffizienz erhöht sich also nicht nur durch den verringerten H_2O-Ausstrom, sondern zusätzlich durch einen verbesserten CO_2-Einstrom.

Eine evident verbesserte WUE von Cupuaçu-Pflanzen im klimatischen Einflussbereich des Waldes ist als wahrscheinlichste Ursache für deren bessere Entwicklung und erhöhte Produktivität anzusehen. Scheinbar geringfügige Veränderungen mikroklimatischer Parameter können also für die Produktion und Stabilität von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien von offensichtlich hoher Relevanz sein. Eine Bewertung dieser Relevanz wird im Diskussionsteil dieser Arbeit vorgenommen.

5 Diskussion

Bei der Problematik nachhaltiger Produktionssysteme in Zentral-Amazonien steht aus Sicht der angewandten Naturwissenschaften zumeist die Armut der Böden im Vordergrund der Wahrnehmung. Die Böden der *terra-firme* des zentral-amazonischen Regenwaldes – vornehmlich sehr tonige Ferralsole hoher Eisen- und Aluminiumgehalte (FAO 1990b, WHITMORE & PRANCE 1987) – sind das Ergebnis einer seit Hunderttausenden bis Millionen von Jahren ununterbrochen anhaltenden, vor allem chemischen Verwitterung des Ursprungsgesteins (SIOLI 1983). Es handelt sich folgerichtig um sehr tiefgründige, kalk- und siliciumarme saure Böden, die kaum verwitterbare Restmineralien enthalten. Zudem dominieren infolge der fortgeschrittenen Verwitterung Zweischicht-Tonminerale (v.a. Kaolinit), die sich durch ihre vergleichsweise geringe Sorptionskapazität auszeichnen (KUNTZE *et al.* 1994). Hinzu kommt, dass bei den charakteristisch niedrigen pH-Werten (um pH 4) der Ferralsole Zentral-Amazoniens Phosphate an die reichlich vorhandenen Eisen- und Aluminiumhydroxykomplexe durch Ligandenaustausch gebunden und so in der Bodenmatrix fixiert werden (PARFITT 1978, zitiert in MENGEL 1991).

Aufgrund dieser Eigenschaften des Mineralbodens ist die Bodenqualität von Ferralsolen in physikalischer und chemischer Hinsicht in erster Linie von den organischen Bodenbestandteilen abhängig. Die Herkunft organischer Bodenbestandteile ist vielfältig: Es handelt sich um Abbauprodukte oberirdischer Streu und toter Wurzeln, Rhizodeposition, Pilze, Mikroorganismen und deren Schleime sowie um Ausscheidungen und Abbauprodukte der Bodenfauna. Eine Reduktion der Gehalte an organischen Bodenbestandteilen ist gleichzusetzen mit verringerter Kationen-Austauschkapazität, weniger organisch gebundenen Nährstoffen, erhöhter P-Fixierung durch Fe- und Al-Oxide, Destabilisierung der Bodenstruktur und mit reduzierter bodenbiologischer Aktivität (VON UEXKÜLL 1986, zitiert in SCHROTH *et al.* 2001a).

Bei der konventionellen Umwandlung von Regenwald in agrarwirtschaftlich genutzte Flächen wird der Labilität der Ressource Boden nicht Rechnung getragen. Folglich durchlaufen die Böden unter der in Amazonien landesüblichen agrarwirtschaftlichen Nutzung in kurzer Zeit drastische bodenchemische und -physikalische Veränderungen, die sich in einem rapiden Verlust der Bodenfruchtbarkeit niederschlagen (JORDAN 1987). Da sich in den meisten Fällen die ursprüngliche Bodenqualität selbst nach Jahrzehnten der Brache nicht wiederherstellt, werden die betroffenen Böden als degradiert und die dahin führenden Veränderungen als Degradationsprozesse bezeichnet.

Zahlreiche wissenschaftliche Arbeiten befassen sich mit dem Problem, welche Maßnahmen der Nährstoffarmut und der Degradation entgegengesetzt werden können (vgl. MONTAGNINI *et al.* 2000, NAIR *et al.* 1999). Die Herausforderung besteht darin, eine dauerhafte Bewirtschaftung der Böden bei möglichst geringem Einsatz von Agro-Chemikalien zu ermöglichen, deren Erwerb das Gros der Landeigner - mittellose Kleinbauern – vor große logistische und wirtschaftliche Probleme stellt. „Low-input“ Nutzungssysteme (SANCHEZ *et al.* 1990) können einen (zumal im ökonomischen Sinne) realistischen Lösungsansatz für nährstoffarme Standorte darstellen, sofern es möglich ist, eine hohe Effizienz der Ressourcennutzung des Bestandes zu erzielen. Das Wesen einer solchen Effizienzsteigerung läge darin, dass z.B. in einer Mischung verschiedener

Nutzpflanzenspecies limitierende Ressourcen (Nährstoffe, Wasser und Licht) räumlich und zeitlich komplementär genutzt werden (ONG *et al.* 1996). Exemplarisch lässt sich die Bedeutung zeitlich komplementärer Ressourcennutzung anhand einer Betrachtung von systeminternen Nährstoffkreisläufen verdeutlichen: Nur diejenigen aus der Streu mineralisierten Nährstoffmengen, die umgehend nach ihrer Freisetzung wieder in Biomasse inkorporiert werden, gehen unter den pedoklimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens dem System nicht verloren. Die Nährstoffverluste sind um so geringer, je besser Streuproduktion, Mineralisierungsaktivität und Nährstoffaufnahme zeitlich und räumlich aufeinander abgestimmt sind (NAIR *et al.* 1999). Durch mangelnde Komplemtarität bedingte Verluste sind insbesondere in Monokulturen zu verzeichnen, in denen identische endogene Rhythmen und gleichläufige Reaktionen der Pflanzen auf Umweltfaktoren eine weitgehende physiologische Uniformität des Bestandes bewirken.

Die räumliche Komplementarität von Nutzpflanzen in einem System äußert sich u.a. in einer Minimierung ungenutzter Lücken, in der englischen Fachliteratur „gaps" genannt. Solche „gaps" stellen nicht nur brachliegende Potenziale dar. Bestandeslücken, in denen Mineralien nicht biologisch fixiert werden, wirken als Nährstoffsenken: Durch Niederschläge, Oberflächenabfluss und durch windverdriftete Streu eingebrachte Nährstoffe unterliegen in gaps der ungehinderten Auswaschung in tiefe Bodenschichten, in denen sie für Pflanzen nicht mehr erreichbar sind (vgl. GÜNTHER & LEHMANN 2002). Die Bedeutung einer erfolgreichen „gap"-Vermeidung für die Stabilität von Agrar-Ökosystemen wird im noch folgenden Kapitel „*Aspekte ökologischer Funktionalität in Agroforstsystemen Zentral-Amazoniens*" erörtert.

Die maximale Ressourcennutzung eines Nutzpflanzenbestandes bedeutet nicht nur einen agronomischen Vorteil, sie ist von entscheidender Bedeutung für die ökologische Stabilisierung von Agrar-Ökosystemen in Zentral-Amazonien, denn nur durch effiziente biologische Fixierung von Nährstoffen lassen sich deren Verluste und damit einhergehende Degradationserscheinungen vermeiden. Zeitlich-räumliche Komplementarität bildet zugleich die Grundlage für funktionale Verzahnungen zwischen den Systemkomponenten, wobei Interaktionen zwischen den Systemkomponenten synergistische Effekte hervorbringen können. Wenn komplementäre und synergistische Effekte inter- und intraspezifische Konkurrenzerscheinungen überkompensieren, teilt sich dies u.a. als Zuwachs der Produktivität des Systems mit. In diesem Zusammenhang wird deutlich, dass sich die ökologische Funktionalität eines Agrar-Ökosystems in einer erhöhten Produktivität manifestiert (vgl. HOBBS & MORTON 1999).

Laut Befundlage dieser Arbeit ist es grundsätzlich möglich, auf degradierten Flächen Zentral-Amazoniens Mischkultursysteme perennierender Nutzpflanzen so anzulegen, dass sich in ihnen ein hohes Maß an ökologischer Funktionalität im vorangehend erörterten Sinne ausbildet. Dies belegt z.B. der enorme Vorsprung in der Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in den dichteren Mischkultursystemen (Systeme 1 und 2) gegenüber den offeneren Systemen. Dieser Entwicklungsvorsprung ist offenkundig nur durch ökosystemare Prozesse zu erklären, die in einer besseren Nutzung bzw. in einem geringeren Verlust von Ressourcen mündeten. Auch wurden die negativen Auswirkungen edaphischer und klimatischer Standortgradienten in den dichteren Kultursystemen kompensiert, was ebenfalls als Resultat stabilisierender ökosystemarer Mechanismen angesehen werden muss.

Die Befunde werfen die Frage auf, wodurch die dichteren Mischkultursysteme den offeneren Systemen und insbesondere der Monokultur hinsichtlich der Ressourcennutzung überlegen waren. Ein möglicher Erklärungsansatz zu dieser Fragestellung entwickelte sich im Laufe des Ergebnisteils dieser Arbeit. Danach stellten unter den klimatischen und edaphischen Bedingungen Zentral-Amazoniens Defizite im Wasserhaushalt unerwarteter Weise eine Achillesferse für die Etablierung und für die Stabilität von Agroforstsystemen dar. Die bessere Ressourcennutzung in den dichteren Kulturen steht zweifellos mit günstigeren mikroklimatischen und hydrologischen Eigenschaften dieser Systeme im Zusammenhang.

Da diese These zu der Kernaussage der vorliegenden Arbeit entwickelt wurde, wird die Bedeutung mikroklimatischer und hydrologischer Eigenschaften für die Funktionalität der betrachteten Agrar-Ökosysteme vorrangig diskutiert.

Bei der Bewertung und Prüfung werden u.a. Daten und Erkenntnisse auf derselben Fläche durchgeführter Arbeiten anderer Wissenschaftlergruppen hinzugezogen – eine in agrar-ökologischen Studien in diesem Umfange selten anzutreffende Möglichkeit. Sie erlaubt, den Vergleich der Funktionalität der untersuchten Agrar-Ökosysteme aus bodenbiologischen, boden-chemischen und bodenphysikalischen Perspektiven zu vervollständigen.

5.1 Trockenheit trotz hoher Niederschlagsmengen

Die Klassifizierung Zentral-Amazoniens als tropisch dauerfeuchte Klimaregion (z.B. RUDLOFF 1981) suggeriert eine ausreichende Wasserverfügbarkeit während des ganzen Jahres. Auch NEPSTAD *et al.* (1994) gehen noch davon aus, dass im Gegensatz zum östlichen Amazonas der immergrüne Regenwald in Zentral-Amazonien nicht auf Wasserressourcen unterhalb von 1 m Bodentiefe angewiesen ist. Die in dieser Arbeit vorgestellten Resultate legen nahe, dass entgegen dieser Auffassung besonders in der Zeit zwischen Juli und November Wasser einen limitierenden Faktor darstellen kann. RIBEIRO & VILA NOVA (1979) stellten in einem der Versuchsfläche nahegelegenen Primärwaldreservat (Reserva DUCKE) ebenfalls fest, dass sich im langjährigen Mittel der besagten Monate reale und potenzielle Evapotranspiration deutlich voneinander unterscheiden. Unter Einbeziehung einer Speicherkapazität des Bodens für pflanzenverfügbares Wasser von 125 mm berechneten sie über die Monate August, September und Oktober der Jahre 1965-1973 ein durchschnittliches Wasserdefizit von 28 mm. Bemerkenswert ist dabei, dass RIBEIRO & VILA NOVA (1979) zugleich Anhaltspunkte mitliefern, dass ihre Berechnungen das tatsächliche Ausmaß des temporären Wassermangels nicht erfassen. So attestieren die Autoren der empirischen Methode nach THORNTHWAITE & MATHER (1955), anhand der sie ihre Berechnungen vornahmen, eine deutliche Unterschätzung der potenziellen Evapotranspiration in Äquatornähe. Berechnet man die potenzielle Evapotranspiration mit der von denselben Autoren empfohlenen Methode nach PENMAN (1956), ergeben sich in der Bilanz unter identischen Bedingungen weitaus höhere Werte des jährlichen akkumulativen Wasserdefizits - nach eigener Berechnung anhand der Daten von RIBEIRO & VILA NOVA (1979) 69 mm.

Auch wenn somit Wassermangelsituationen als erwiesen gelten können, ist die Aussagekraft solcher Kennwerte für eine Bewertung von Standortbedingungen begrenzt, da es sich um

Berechnungen auf der Basis mehrjähriger Monatsmittelwerte handelt. Bei diesen Bilanzierungen ergibt sich in Anbetracht der von Jahr zu Jahr stark schwankenden Niederschlagsverteilung in Zentral-Amazonien ein zu grob gerastertes Bild der Klimacharakteristik, als dass dies bei der abiotischen Spezifizierung der Standortbedingungen zu mehr dienen könnte als zur groben Orientierung. Die Stabilität von Agrar-Ökosystemen im Sinne von ökologischer Funktionalität und ökonomischer Produktivität zeigt sich – zumal in der Etablierungsphase – in der Reaktion auf klimatische Extreme, die in dem „statistischen Ensemble" des regionalen Klimas untergehen (vgl. DUCEY *et al.* 2000). Dies zeigte sich auch im Rahmen der vorliegenden Arbeit, beispielsweise bei den Messungen des Wassergehaltes des Oberbodens an Cupuaçu-Standorten: Der November des Jahres 1998 war mit 234 mm als niederschlagsreicher Monat zu bezeichnen (vgl. Abb. 66 S. 139). Hier wurden jedoch nach fünf regenfreien Tag in den oberen 10 cm des Bodens volumetrische Wassergehalte von 200 cm^3 dm^{-3} und weniger gemessen. Für diesen Wassergehalt gibt TEIXEIRA (1999) eine Saugspannung des Bodens der Versuchsfläche im Bereich des konventionellen permanenten Welkepunkts an (Abb. 65). Folglich waren oberflächennahe Wurzeln einer Trockenheit ausgesetzt, die die Klimacharakteristik nicht erwarten ließ. Dieses Beispiel zeigt, dass bei der Bewertung von Standorten für Agroforstsysteme in Zentral-Amazonien das lokale Klima in engeren als monatlichen Intervallen betrachtet werden muss.

Wie bei der kurzfristigen so fällt auch bei der langfristigen Betrachtung des Klimas Zentral-Amazoniens eine hohe Variabilität ins Auge (vgl. Abb. 66), die durch eine auf Jahreszyklen abgestellte Klimastatistik nicht wiedergegeben wird. Durch das „El Niño"-Phänomen, in dessen Folge die niederschlagsarme Jahreszeit in Amazonien besonders trocken ausfällt, sind die klimatischen Schwankungsbreiten zwischen den einzelnen Jahren z.T. enorm. Im Verlauf der letzten Jahrzehnte tauchte dieses Phänomen in Abständen von drei bis fünf Jahren auf (JIPP *et al.* 1998), so dass „El Niño" nicht als meteorologischer Ausnahmefall, sondern als lange, unregelmäßige Takteinheit des zentral-amazonischen Klimarhythmus' betrachtet werden muss.

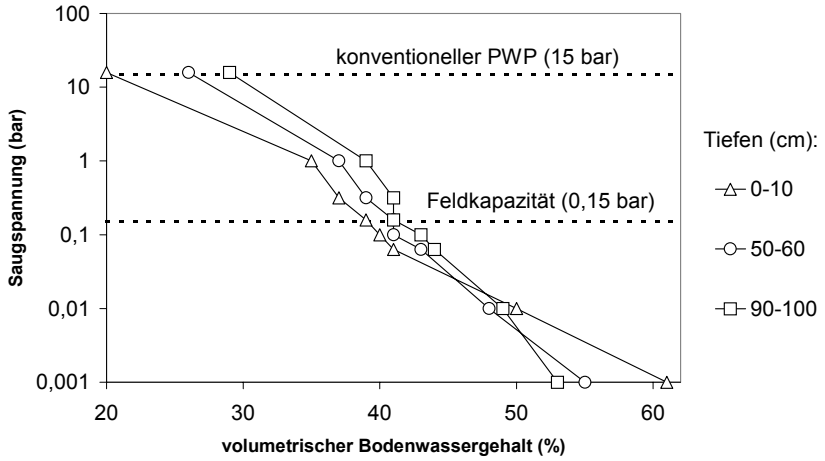


Abb. 65: Zusammenhang zwischen volumetrischem Bodenwassergehalt und der Saugspannung des Xanthic Ferralsols auf der SHIFT-Versuchsfläche. Graphik nach Daten von W.G. TEIXEIRA (persönliche Mitteilung).

5.1.1 Indizien für Trockenstress in Amazonien

Die Primärwälder Zentral-Amazoniens werden zumeist durch ihre effektiven Rezyklisierungs-Mechanismen charakterisiert, mit deren Hilfe die ungünstigen Nährstoffverhältnisse der stark ferralitisierten Böden kompensiert werden. Im Rahmen der Diskussionen um nachhaltige Nutzungsformen fand bislang wenig wissenschaftliches Echo, dass die Stabilität dieser Vegetationsformation auch daher rührt, dass sie sich im Verbund sehr effektiv gegen klimatische Extreme schützt. Sobald dieser Verbund z.B. an Waldrändern künstlich aufgelöst wird, beobachteten LAURANCE *et al.* (1998) eine erhöhte Mortalität der Holzpflanzen bis 100 m tief in den Wald, die sich in einem drastischen Rückgang der Biomasse um maximal 35% niederschlug. Der ursächliche Impuls, der zu erhöhter Mortalität und zu deutlichen Veränderungen der Vegetationsstruktur an Waldrändern der zentral-amazonischen *terra-firme* führt, geht von Veränderungen des Mikroklimas aus (DIDHAM & LAWTON 1999).

An Waldrändern sowie in natürlich entstandenen Bestandeslücken etablieren sich Pionierarten, deren morphologische und/oder physiologische Eigenschaften sie als Trockenspezialisten auszeichnen. Beispielsweise bilden große Blätter, die für manche Pioniere wie z.B. *Cecropia*-Arten charakteristisch sind, vergleichsweise dicke Grenzschichten aus, die als bedeutende Diffusionswiderstände die Transpiration verringern (NOBEL 1983). Den Pionierarten *Vismia guianensis* und *Solanum crinitum* attestierten DIAS-FILHO & DAWSON (1995) evidente physiologische Anpassungs-Strategien an Wassermangelsituationen.

Vismia guanensis und *Cecropia*-Arten waren auf Bracheflächen des SHIFT-Versuchsfeldes z.T. in bestandesdominierender Abundanz anzutreffen. Auch andere Autoren bestätigen die Dominanz der einen oder der anderen dieser beiden Arten an Waldrändern der *terra-firme* Zentral-Amazoniens (DIDHAM & LAWTON 1999). Wenn trockenadaptierte Pflanzen auf gerodeten Flächen Konkurrenzvorteile haben, ist es naheliegend zu folgern, dass an diesen Standorten die Wasserverfügbarkeit einen limitierenden Faktor darstellt.

Von Trockenstress in Amazonien wird meist nur aus der östlichen Amazonasregion berichtet, in der einerseits die klimatische Saisonalität sehr ausgeprägt ist und andererseits die jährlichen Niederschlagsmengen mit ca. 1800 mm deutlich geringer sind als in den westlich angrenzenden Gebieten. So fanden z.B. JIPP *et al.* (1998) eine Reduktion der Transpiration eines Primärwaldes um 28%, wenn in der Regenzeit der Bodenspeicher pflanzenverfügbaren Wassers nicht vollständig aufgefüllt wurde. Indizien für die Relevanz von Wassermangel in Zentral- und West-Amazonien werden bislang nur in vereinzelten Publikationen genannt. OREN *et al.* (1996) stellten an einem *terra-firme* Standort im peruanischen Amazonasgebiet nach drei niederschlagsarmen Wochen eine auf die Hälfte reduzierte Transpiration der untersuchten zehn Baumarten fest. In Zentral-Amazonien fanden HODNETT *et al.* (1995) Indizien für Wassermangel in einer Weidevegetation, sobald in einem Bodenprofil von 2 m Tiefe die Wassergehalte 75 mm unter der Speicherkapazität lagen. DÜNISCH *et al.* (1999) stellten nahe der SHIFT-Versuchsfläche in jungen Nutzholz-Plantagen eine deutlich verringerte Transpiration in der Trockenzeit fest, die bei *Swietenia macrophylla* mit einem Verlust von bis zu 50% der ursprünglichen Blattfläche einherging.

Belegen diese Literaturdaten die Relevanz von Wasserstress in Amazonien? Die durch Dürre bedingte Seneszenz und Abszission von Blättern bedeutet eine irreversible und von hohen Stoff- und Energieverlusten begleitete physiologische Maßnahme der Pflanze, die in der Chronologie der Stressreaktionen an letzter Stelle rangiert. Ein Kardinalpunkt der Stressantwort auf Wassermangel ist bereits erreicht, wenn Pflanzen den Transpirationswiderstand der Blätter erhöhen. In diesem Stadium sind aufgrund des sinkenden Wasserpotenzials der Blätter zahlreiche physiologische Funktionen beeinträchtigt, wie z.B. die Nitratreduktase-Aktivität, die Aminosäurebiosynthese und die Proteinbiosynthese (LARCHER 1994). Zusätzlich wird bei verringertem Wasserpotenzial der Stoffwechsel durch Aktivierung spezifischer Trockenstress-Gene zugunsten protektiver Mechanismen umgestellt. Zu den entsprechenden Genprodukten gehören u.a. Ionenfänger (membranassoziierte Proteine, die in hydrophoben Domänen Ionen konzentrieren, deren Hydrathülle somit frei wird), Chaperone und Enzyme, die an der Biosynthese von Osmoregulatoren beteiligt sind (LAMBERS *et al.* 1998, BOHNERT *et al.* 1995). Diese tiefgreifenden Änderungen bedeuten eine Umlenkung des Stoffwechsels weg von Wachstums- und Entwicklungsprozessen hin zum bloßen Erhalt von Lebensfunktionen. Im Vergleich zur drastischen Auswirkung dieser Prozesse auf die Produktionsbilanz der Pflanze kann die verminderte CO_2-Assimilation, bedingt durch den erhöhten Diffusionswiderstand der Blätter, als „Spitze des Eisberges“ angesehen werden (vgl. LAMBERS *et al.* 1998): Wenn – wie im Falle der in dieser Arbeit untersuchten Cupuaçu-Pflanzen – die Spaltöffnungen soweit geschlossen sind, dass die CO_2-Diffusion die Photosynthese limitiert, sind die meisten physiologischen Stressreaktionen bereits ausgelöst. Folglich kann die saisonal reduzierte Transpiration in Amazonien (JIPP *et al.* 1998, OREN *et al.* 1996, HODNETT *et al.* 1995, DÜNISCH *et al.* 1999) als klares Indiz für fortgeschrittenen Trockenstress der Bestandesbildner bewertet werden.

5.1.2 Transpiration vs. Wasserverfügbarkeit – Pflanzen zwischen engen klimatischen und pedologischen Vorgaben

Ab welcher Dauer und Intensität Trockenperioden in Zentral-Amazonien zu Stresssymptomen führen können, entscheidet sich durch das Zusammenspiel von Klima, Boden und Vegetation. Einerseits bestimmen strukturelle und physiologische Eigenschaften der oberirdischen Pflanzenteile den evapotranspirativen Wasserverlust. Auf der anderen Seite können in Abhängigkeit von den physikalischen Charakteristika des Bodens (Speichervermögen, Infiltration, Leitfähigkeit) niederschlagsarme Zeitspannen überdauert werden, sofern Wurzelsysteme ausreichende Bodenvolumina erschließen.

Auf der SHIFT-Versuchsfläche ließen sich anhand des Experimentes zur zeitlichen Dynamik und zum räumlichen Muster der Wasseraufnahme eines Cupuaçu-Baumes für die verschiedenen Bodentiefen zwei Kardinalpunkte der Wassergehalte erkennen: Der Gehalt nahe der Wassersättigung (vor Beginn des Experimentes) und der Wassergehalt, ab dem die Aufnahme durch die Pflanze deutlich verlangsamt, ergo erschwert war. Nimmt man die Differenz zwischen diesen beiden Kardinalpunkten als Maß für im Boden gespeichertes pflanzenverfügbares Wasser, ergibt

Tab. 19: Orientierungswerte pflanzenverfügbaren Wassers an einem Cupuaçu-Standort der SHIFT-Experimentalfläche bei Manaus.

Die Angaben basieren auf den im Ergebnisteil dargestellten Messungen der transpirationsbedingten Verringerung der Bodenwassergehalte unter einem Cupuaçu-Baum.

	Wasserspeicherung des Bodens	
Bodentiefe cm	pro Abschnitt [mm]§	akkumulativ [mm]
0-10	16,0	16,0
10-20	15,2*	31,2
20-30	14,6*	45,8
30-40	14,1*	59,8
40-50	13,5	73,3
50-60	12,4*	85,7
60-70	11,3*	97,0
70-80	10,2*	107,2
80-90	9,1*	116,3
90-100	8,0	124,3

* Werte interpoliert

§ Wassermenge in 10 cm starker Bodenschicht; [mm] entspricht [Liter m^{-2}]

sich für die oberen 10 cm des Bodens des Cupuaçu-Standortes eine Speicherung von 16 mm und bis zu 1 m Tiefe von insgesamt 124 mm (Tab. 19). In welchem Maße diese Wasserressourcen für die Versorgung während niederschlagsfreier Perioden ausreichen, ist von dem Transpirationsbedarf der Pflanze und von dem Bodenvolumen abhängig, das sie für die Wasseraufnahme erschließt.

Der Transpirationsbedarf von Cupuaçu-Pflanzen wurde in der vorliegenden Arbeit anhand der Tagesgänge der Blattwiderstände, der Blatt- und Lufttemperaturen und der Wasserdampfpartialdrücke ermittelt. Die Transpiration, errechnet als Produkt aus Blattleitfähigkeit (in der Einheit mmol m^{-2} s^{-1}) und Δw (= Dampfdruckdifferenz zwischen dem Blattinneren und der Umgebungsluft) (vgl. VON WILLERT *et al.* 1995), betrug im Tagesdurchschnitt 1,4 mmol m^{-2} s^{-1} (Maximum 4,7 mmol m^{-2} s^{-1}) - ermittelt an Tagen mit geringen Niederschlägen und bei ausreichender Wasserversorgung der Pflanze. Dieser Transpirationswert ist angesichts der Daten von JACKSON *et al.* (1995) als realistisch einzuschätzen, die für schattentolerante Holzpflanzen eines Regenwaldes in Zentral-Panama Transpirationsleistungen zwischen 0,8 und 1,7 mmol m^{-2} s^{-1} als charakteristisch angeben.

Durch Addition der stündlichen Mittelwerte der Transpiration mehrerer Tagesgänge lässt sich der Wasserbedarf für Tage vergleichbarer Klimacharakteristik in guter Näherung voraussagen.[11] Bei den untersuchten Cupuaçu-Pflanzen ergibt sich für niederschlagsarme Tage ein mittlerer Wasser-

[11] Für die Berechnung des täglichen Wasserbedarfs der untersuchten Cupuaçu-Pflanzen wurden die Transpirationswerte der Einheit mol m^{-2} s^{-1} in stündlichen Intervallen gemittelt und auf die Bezugsgröße "Stunde" gebracht (mol m^{-2} h^{-1}). Die Summe der stündlichen Mittelwerte der Transpiration im Verlauf eines Tagesgangs stellt den Transpirationsbedarf dieses Tages in der Einheit mol m^{-2} Tag^{-1} dar. Die Umrechnung in Gewichtseinheiten erfolgte über das Molekulargewicht von Wassers (18 g mol^{-1}).

bedarf pro Blattfläche von 73,9 mol m^{-2} Tag^{-1} +/- 13,3 mol m^{-2} Tag^{-1} (Mittelwert und Standardabweichung aus fünf Tagesgängen). Dies entspricht in Gewichtseinheiten, die sich für die anschließenden Bilanzen besser eignen, 1330 g m^{-2} Tag^{-1} +/- 240 g m^{-2} Tag^{-1}.

VOß *et al.* (1998) analysierten die Wurzelausdehnung einer sechs Monate alten Cupuaçu-Pflanze auf der SHIFT-Versuchsfläche. Anhand dieser Daten errechnet sich ein durchwurzeltes Bodenvolumen der 1 m hohen Pflanze von insgesamt 0,1 m^3 bei einer maximalen Wurzeltiefe von 50 cm. In den oberen 10 cm des Bodens erreichten die Wurzeln eine horizontale Ausdehnung von 33 cm. In dem gesamten durchwurzelten Boden sind bei Verwendung der in Tab. 19 aufgeführten Werte maximal 15,3 kg Wasser pflanzenverfügbar, wovon auf den Bereich unterhalb von 30 cm Bodentiefe wegen der geringen Ausdehnung des Wurzelsystems nur 2200 g entfallen. Unter Annahme eines geringen Blattflächenindex' zwischen 1,5 und 3,0 m^2 m^{-2} und bei einem Kronendurchmesser von 90 cm errechnet sich eine Größenordnung des Wasserbedarfs der Pflanze zwischen 1,3 und 2,5 kg Tag^{-1}. Unter diesen Bedingungen wären die nutzbaren Wasserreserven im Wurzelraum sechs Monate alter Cupuaçu-Pflanzen nach 6 bis 12 niederschlagsfreien Tagen vollständig erschöpft. Es ist nach Kenntnis der weiteren Wurzelsystementwicklung (HAAG 1997, EMMERICH 2002) davon auszugehen, dass die Cupuaçu-Pflanzen auch im Laufe des folgenden Jahres tiefer gelegene Wasserressourcen nicht in nennenswertem Maße nutzen konnten, so dass während der niederschlagsarmen Jahreszeiten in den Jahren 1993 und 1994 Trockenstress die pflanzliche Entwicklung beeinträchtigen musste. Dies gilt auch für die von VOß *et al.* (1998) untersuchten perenniernden Nutzpflanzen *Bixa orellana* und *Hevea brasiliensis,* deren Wurzelsysteme zu diesem Zeitpunkt noch nicht in tiefere Bodenbereiche vorgedrungen waren. Nur *Bertholletia excelsa* bildete bereits Senkwurzeln in größere Bodentiefen aus.

In den Wurzelstudien von HAAG (1997) an dreijährigen Pflanzen zeigte sich, dass das Wurzelsystem nach dieser Entwicklungszeit der Cupuaçu-Bäume eine bimodale Struktur aufwies: Einerseits wurde in vertikaler Richtung die Bodenexploration durch mehrere Senkwurzeln vorangetrieben, in die sich in ca. 30-40 cm Tiefe die Hauptwurzel verzweigte. Die Senkwurzeln tauchten unter geringer Seitenwurzelbildung vertikal in Bodenbereiche unterhalb 1 m Tiefe ab. Auf der anderen Seite waren in den oberen 10 cm des Bodens mit durchschnittlich 135 g m^{-2} dm^{-1} Trockenmasse mehr als 80% der Gesamtheit an Fein- und Grobwurzeln konzentriert. Bis zu einer Tiefe von 30 cm waren es bereits 90% der Wurzelmasse. Die laterale Wurzelausdehnung betrug maximal 1,5 m, doch wurden 84% bis 92% der Wurzelmasse der oberen 10 cm in einem Radius von 0,5 m um den Stamm angetroffen. Folglich führte der Wurzelzuwachs eher zu einer Intensivierung der Nutzung der oberen Bodenschicht in unmittelbarer Nähe zur Pflanze als zu einer Zunahme des erschlossenen Bodenvolumens. WOLF (1997) maß an Cupuaçu-Pflanzen im selben System zum gleichen Zeitpunkt Blattflächen zwischen 14,3 und 16,1 m^2 pro Individuum. Nach den oben beschriebenen Maßgaben errechnet sich daraus eine Größenordnung des Transpirationsverlustes einer Cupuaçu-Pflanze an niederschlagsarmen Tagen zwischen 19,0 und 21,4 kg Tag^{-1}. Unter der Annahme, dass die Pflanzen das Bodenwasser der oberen 30 cm in einem Radius von 1 m um den Stamm vollständig auszuschöpfen vermochten, reichten die in diesem Volumen maximal vorhandenen Mengen pflanzenverfügbaren Wassers (144 kg) für ca. 7 Tage. Entsprechend der bimodalen Wurzelverteilung (HAAG 1997) musste nach einer solchen

Zeitspanne ohne Wassereintrag der Transpirationsbedarf aus Ressourcen gespeist werden, die deutlich unterhalb 1 m Bodentiefe im Einzugsbereich der Senkwurzeln lagen. In der vorliegenden Arbeit wurde beobachtet, dass die Wasseraufnahme aus tieferen Bodenschichten den Transpirationsbedarf nicht vollständig deckte. Dies zeigte sich dadurch, dass die Transpirationswiderstände deutlich erhöht wurden, sobald der Wasservorrat des Oberbodens erschöpft war und die Wasseraufnahme verstärkt aus tieferen Bodenbereichen erfolgen musste.

In den Jahren 1997 und 1998, also vier und fünf Jahre nach Pflanzung, beobachtete EMMERICH (2002) keine qualitativen Veränderungen der Wurzelverteilung von Cupuaçu-Bäumen: Die Feinwurzelbiomassen in den oberen 10 cm betrugen in den von EMMERICH (2002) untersuchten Transekten zu den Nachbarpflanzen durchschnittlich 64 bis 160 g m^{-2} dm^{-1}. Dies entsprach 60% der Wurzelbiomasse ($d \leq 5$ mm) bis in 60 cm Tiefe. Die horizontale Wurzelausdehnung war mit einem Radius zwischen 2,0 und 2,1 m weitgehend deckungsgleich mit der Kronenprojektion (1,8 – 2 m Radius). Der Transpirationsbedarf an niederschlagsarmen Tagen der von EMMERICH (2002) untersuchten Pflanzen errechnet sich bei einem Blattflächenindex von adulten Cupuaçu-Pflanzen zwischen 3,8 und 4,8 m^2 m^{-2} (WOLF 1997) zu 51 bis 91 kg Tag^{-1}. Bei einer durchwurzelten Fläche von 12,4 bis 13,6 m^2 wäre die maximale Menge pflanzenverfügbaren Bodenwassers von 577 kg bis 623 kg in den oberen 30 cm nach 6 bis 11 niederschlagsfreien Tagen erschöpft. Demzufolge waren die Cupuaçu-Pflanzen zumindest in den Monaten Juni bis Oktober des „El Niño"-Jahres 1997, der Kernphase der Trockenheit (Abb. 66), auf Wasser-Ressourcen unter 1 m Tiefe angewiesen.

In Bodentiefen unter 1 m ist aufgrund einer zunehmenden Lagerungsdichte (vgl. SCHROTH *et al.* 1999a) die Speicherung pflanzenverfügbaren Wassers verringert (Tab. 19). Um unter Annahme unverminderter Transpirationswiderstände den Wasserbedarf aus Ressourcen ab 1 m Bodentiefe für 20 niederschlagsfreie Tage zu decken, müsste die Pflanze dort ein Bodenvolumen von 13 m^3 bis 23 m^3 vollständig für die Wasseraufnahme erschließen. Dies entspräche bei einem (hoch gegriffenen) Radius der Bodenexploration von 1 m einer gleichmäßigen Durchwurzelung bis auf 5 m bzw. 8 m Tiefe. Bislang wurden jedoch für Cupuaçu Wurzeltiefen bis maximal 2 m beschrieben (FAO 1986). Auch ließen sich bei VOß (1998), HAAG (1997), EMMERICH (2002) oder in der vorliegenden Arbeit keine Indizien dafür finden, dass tiefere Bodenbereiche in größerem Umfang erschlossen würden. Angesichts dessen ist davon auszugehen, dass die Cupuaçu-Pflanzen in Trockenperioden schon nach wenigen Tagen ihre Transpiration reduzierten und ihren Stoffwechsel auf den Schutz gegen Austrocknung umstellten.

Den oben dargestellten Kalkulationen zufolge waren Stressreaktionen und damit einhergehende Einbußen der Primärproduktion ab einer Größenordnung von 7 bis 10 niederschlagsfreien Tagen zu erwarten. Bei genauerer Betrachtung der pedoklimatischen Verhältnisse konnten Wasserdefizite mit hoher Wahrscheinlichkeit jedoch schon früher eintreten. Denn zum einen wurden die Transpiration von Bodendeckern und die Evaporation aus dem Oberboden in den dargestellten Bilanzen nicht berücksichtigt (s.u.). Zum anderen wurde bei den Modellrechnungen davon ausgegangen, dass der Bodenwasserspeicher zu Beginn einer Trockenperiode maximal aufgefüllt wäre. Laut der Untersuchungen in einem nahegelegenen Primärwald (Reserva DUCKE) von HODNETT *et al.* (1995) stellt dieser Fall jedoch eher die Ausnahme dar: Die in wöchentlichen Intervallen verfolgten Wassergehalte bis in 1 m Tiefe erreichten in dem untersuchten 5-Monats-

Zeitraum (von Oktober 1991 bis Februar 1992) nur zwei Mal den Sättigungsbereich; ansonsten fehlten bis in diese Tiefe 25 bis 50 mm (= Liter m^{-2}) bis zur Sättigung. Dies entspricht bei Übertragung dieser Daten auf den untersuchten Cupuaçu-Standort einem Mangel von 20% bis 40% pflanzenverfügbaren Wassers bis in 1 m Tiefe. Folglich muss davon ausgegangen werden, dass in den meisten Fällen am Anfang einer Trockenperiode der Bodenwasserspeicher nicht aufgefüllt ist. Also waren bei zahlreichen Trockenperioden die Wasserressourcen bereits nach deutlich weniger als 7 bis 10 Tagen erschöpft - nämlich im Regelfalle (bei Übertragung der Erkenntnisse von HODNETT *et al.* 1995) schon nach 4 bis 8 Tagen.

Die ausgiebigen Niederschläge in Zentral-Amazonien lassen auf den ersten Blick ein rasches Aufladen des Bodenwasserspeichers erwarten. Dagegen sprechen Befunde aus der bereits erwähnten Studie von HODNETT *et al.* (1995): Bei wöchentlichen Niederschlagsmengen von 140 bis 150 mm (an 4 Wochen in den Monaten April und Mai 1991) wurde der Bodenwasserspeicher des Primärwaldes um nicht mehr als jeweils 20 mm aufgefüllt. Die Autoren vermuten, dass die Differenz in der Größenordnung zwischen 115 und 125 mm als unterirdischer Abfluss das hydrologische System verließ, da kein oberirdischer Abfluss festgestellt werden konnte. Die Erklärung für dieses Phänomen findet sich in einer Besonderheit der Porenvolumenverteilung des Bodens, die TEIXEIRA (2001) als Charakteristikum intakter tonreicher Ferralsole Zentral-Amazoniens detailliert beschreibt. Demnach zeigt die Verteilung der Porengrößen – abgeleitet aus Bodenwasserrückhaltekurven – eine bimodale Form, mit einem ersten Maximum im Bereich der Makroporen (>300 µm Durchmesser) und einem zweiten im Bereich der Mesoporen (35 bis 75 µm Durchmesser). Bei starken Regenfällen werden die Wassermassen bis zu einer Größenordnung von 70 mm h^{-1} durch die Makroporen an der Bodenmatrix vorbeigeleitet (MARQUES *et al.* 1981). Die Speicherung pflanzenverfügbaren Wassers erfolgt hingegen in den Mesoporen der Bodenmatrix, in denen sich Wasser nur langsam bewegt (TEIXEIRA 2001). Folglich ist für das Aufladen des Bodenwasserspeichers v.a. die Niederschlagsdauer entscheidend. Die Tragweite dieser Erkenntnis wird deutlich, wenn man sich die Niederschlagsverteilung während der Monate Juni bis Oktober vor Augen hält. In dieser Zeit fallen die gesamten Monatsniederschläge zumeist innerhalb weniger Tage (vgl. Abb. 66). Im Licht der dargestellten Befunde von HODNETT *et al.* (1995) und TEIXEIRA (2001) konnte nur ein Bruchteil dieser Regenfälle als pflanzenverfügbares Wasser gespeichert werden und somit zu einer Entspannung des Wasserhaushaltes während nachfolgender Trockenphasen beitragen.

Warum machen sich die pedoklimatischen Bedingungen in Zentral-Amazonien nicht in einer stärkeren phänologischen Saisonalität des *terra-firme*-Regenwaldes bemerkbar? Zahlreiche Untersuchungen belegen, dass die Stabilität tropischer Regenwälder in hydrologischer Hinsicht auf der Nutzung von Wasserressourcen deutlich unterhalb des dicht durchwurzelten Oberbodens fußt. Die Wasseraufnahme erfolgt zwar bevorzugt aus den oberen 25 cm bis 50 cm des Bodens (MOREIRA *et al.* 2000, STERNBERG *et al.* 2002), jedoch halten diese Reserven nur wenige Tage vor. Die Studien von HODNETT *et al.* (1995) ergaben, dass ein Primärwald in Zentral-Amazonien Wasserressourcen unterhalb 3,6 m Tiefe ausgiebig nutzte, um seinen Transpirationsstrom in der Trockenzeit aufrechterhalten zu können. Bezeichnender Weise wurde von HODNETT *et al.* (1995) selbst inmitten der Regenzeit eine Erschöpfung des Bodenwassers bis in 2 m Tiefe angetroffen, wie sie in derselben Studie zuvor am Ende der Trockenperiode gemessen wurde. JIPP *et al.* (1998) und NEPSTAD *et al.* (1994) beobachteten in Langzeitstudien, dass ein immergrüner Primärwald in

Ost-Amazonien in der Trockenzeit auf das gespeicherte Wasser bis in mindestens 8 m Tiefe angewiesen war. Diese tiefen Wasservorräte wurden nur in sehr niederschlagsreichen Jahren wieder gefüllt. In den dazwischen liegenden Jahren mit durchschnittlichen oder geringen Niederschlagsmengen nahm die Menge in der Tiefe gespeicherten Wassers in Form einer Sägezahnkurve kontinuierlich ab.

JACKSON *et al.* (1995) belegten in einem halbimmergrünen Regenwald in Zentral-Panama (Jahresniederschlag: 2600 mm) einen engen Zusammenhang zwischen der Phänologie von Holzpflanzen und der Herkunft ihres Xylemwassers: Immergrüne Arten bezogen ihr Wasser aus tieferen Bodenbereichen als laubwerfende Arten. Bei Vergleichen von Individuen einer fakultativ laubwerfenden Species (*Sterculia apetala* (JACQ.) KARST.) stellten JACKSON *et al.* (1995) fest, dass diejenigen Bäume, die aus tieferen Bodenbereichen Wasser aufzunehmen vermochten als ihre Artgenossen, im Gegensatz zu diesen keine phänologische Saisonalität aufwiesen.

Anhand dieser Auswahl von Untersuchungen des Wasserhaushaltes amazonischer Primärwälder lässt sich ableiten, dass ein Pflanzenbestand, dessen Wasserversorgung vornehmlich aus den oberen Bodenschichten erfolgt, unter den pedoklimatischen Verhältnissen Amazoniens regelmäßig mit Wasserdefiziten konfrontiert ist. In Bezug auf den in der vorliegenden Arbeit dargestellten Feldversuch bedeutet dies, dass es während der ersten Jahre immer wieder zu Wasserdefiziten nicht nur bei den Cupuaçu-Pflanzen kommen musste. Es lässt sich allerdings keine einfache Regel zwischen Niederschlagsmengen, der Länge von Trockenperioden und der Wasserbilanz der Pflanzen aufstellen. Jedoch muss die Größenordnung von 7 bis 10 niederschlagsfreien Tagen, die aus den Bilanzierungen resultierte, als Limit betrachtet werden, ab dem selbst bei günstigsten Ausgangsbedingungen Trockenstress eintrat. Trockenperioden dieser Länge sind in Zentral-Amazonien in der Zeit zwischen Juni und Oktober die Regel (Abb. 66).

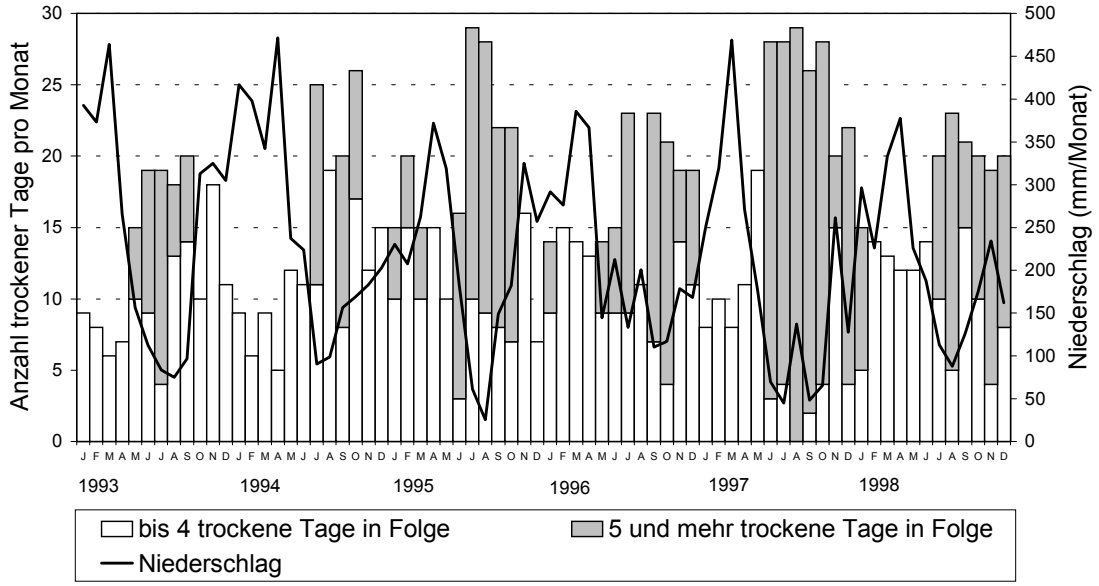


Abb. 66: Häufigkeit von Trockenperioden und monatliche Niederschlagsmengen in Zentral-Amazonien im Versuchszeitraum.

Trockenperioden von mehr als 5 Tagen Länge pro Monat sind hervorgehoben.

5.1.3 Die Bodenfeuchte in den „kritischen“ oberen 10-30 Zentimetern, der Konzentrationszone der Wurzeln

Welcher Anteil der aktuellen Evapotranspiration aus dem Wasser der oberen Bodenschichten gespeist wird, muss je nach Bestandesdichte und -struktur differenziert betrachtet werden. SZARZYNSKI & ANHUF (2001) maßen in einem venezuelanischen Primärwald einen vertikalen Gradienten des Dampfdruckdefizits – eine Haupttriebfeder der Evaporation – von 12 g kg^{-1} in 28 m Höhe auf 1 g kg^{-1} in 5 m über dem Boden. Auch die anderen Klimafaktoren, die die Evaporation maßgeblich antreiben – Strahlung, Temperatur und Luftbewegung –, sind im bodennahen Bereich eines Primärwaldes gegenüber dem Makroklima stark abgeschwächt. Folglich sind in einem Primärwald die evaporativen Verluste aus den oberen Bodenschichten für die Wasserbilanz relativ unbedeutend. In einem ungestörten Primärwald in Amazonien maßen JORDAN & HEUVELDOP (1982) gravimetrisch jedoch noch eine Bodenevaporation in den oberen 15 cm von maximal 0,4 mm Tag^{-1}. An Standorten, an denen wie im Falle des Versuchsgeländes der Boden dem Makroklima unmittelbarer ausgesetzt ist, ist ein vielfach stärkerer evaporativer Wasseraustrag aus der oberen Bodenschicht zu erwarten. In Bodennähe erreichen die Dampfdruckdefizite nach eigenen Messungen mit 12 mbar bar^{-1} Werte in einem Bereich, die von SZARZYNSKI & ANHUF (2001) im Kronenbereich des Primärwaldes gemessen wurden. Darüber hinaus steigt durch die höhere Einstrahlung die Bodentemperatur: Während laut Messungen von DAVIDSON *et al.* (2000) die Bodentemperatur der oberen 10 cm unter Primärwald 25°C nicht überstieg, lag die Temperatur auf Weideflächen meistens zwischen 25 und 31°C. Hohe Bodentemperaturen forcieren die Evaporation, indem die Antriebskraft Δw, die Differenz des Wasserdampfpartialdruckes zwischen Boden und Luft, heraufgesetzt wird. Die obere Grenze des Wasserverlustes wird durch die potenzielle Evapotranspiration festgelegt, deren monatlich gemittelten Werte in Amazonien zwischen 3 und 7 mm Tag^{-1} liegen (NEPSTAD *et al.* 1994, LEOPOLDO *et al.* 1982, HÖLSCHER *et al.* 1997). Vergleichende Untersuchungen zwischen intakten Primärwäldern und bewirtschafteten Flächen in Amazonien - zumeist Weiden - belegen, dass der Wasseraustrag aus dem Oberboden bei lichter Vegetation deutlich erhöht ist (NEPSTAD *et al.* 1994, JIPP *et al.* 1998). In Ost-Amazonien lagen die monatlich gemittelten Wassergehalte des Oberbodens bei den Untersuchungen von DAVIDSON *et al.* (2000) unter Grasbewuchs ganzjährig um ca. 50 cm^3 dm^{-3} unter den Werten des Primärwaldes. Dies entsprach ca. 20% des pflanzenverfügbaren Wassers. HODNETT *et al.* (1995) fanden bei einem Vergleich zwischen einem Primärwald und einer Weide in Zentral-Amazonien bei ausreichender Wasserverfügbarkeit keine großen Unterschiede der tatsächlichen Evapotranspiration, deren Monatsmittelwerte in beiden Fällen bei 4 mm Tag^{-1} lagen. Dies führte bei der Weidevegetation bis in 1 m Bodentiefe bei ausbleibenden Niederschlägen zu einer deutlich rascheren Abnahme des Wassergehaltes als unter Primärwald, da dieselbe Evapotranspiration aus einem weitaus geringerem Bodenvolumen gespeist wurde.

Wie ist im Vergleich zu diesen Studien der Wasseraustrag aus den oberen Bodenschichten der SHIFT-Experimentalsysteme zu bewerten? Bei den Bodenfeuchtemessungen an Cupuaçu-Standorten im November 1998 wurden die Wassergehalte der oberen 10 cm auch außerhalb der Wurzelzone der Cupuaçu-Bäume erfasst. Dort betrug an regenfreien Tagen der Austrag durch Evapotranspiration unter Grasartigen $2,3 \pm 0,6$ mm Tag^{-1} und unter *P. phaseoloides*

$1{,}8 \pm 0{,}4$ mm Tag^{-1}. Aus den Daten zur Bodenfeuchte des Wurzelraumes eines Cupuaçu-Baumes errechnet sich eine Wasseraufnahme durch Cupuaçu-Wurzeln aus den oberen 10 cm des Bodens in 1 m Radius um den Stamm zwischen 0,6 und 0,4 mm Tag^{-1} (in 2 m Entfernung zum Stamm 0,2 mm Tag^{-1}). Folglich verringerte sich in den oberen 10 cm des Bodens an niederschlagsfreien Tagen der Wassergehalt an einem Cupuaçu-Standort durch Evapotranspiration um 2,0 mm Tag^{-1} bis 2,9 mm Tag^{-1}, je nach Bodendecker und Abstand zum Stamm. Einerseits kann daraus gefolgert werden, dass der größte Anteil der Evapotranspiration aus den oberen 10 cm des Bodens gespeist wurde. Andererseits heißt dies, dass unter grasartigen Bodendeckern bereits nach fünf niederschlagsfreien Tagen die maximale Menge pflanzenverfügbaren Wassers von 16 mm ausgeschöpft ist. Unter *P. phaseoloides* wäre diese kritische Grenze wegen der geringeren Evapotranspiration ca. drei Tage später erreicht. Trockenperioden von fünf Tagen Dauer waren im Beobachtungszeitraum von 1993 bis 1998 insgesamt 60 Mal zu verzeichnen (in 38 Monaten von 72 Monaten; siehe Abb. 66), während im gleichen Zeitraum Trockenperioden von mindestens 8 Tagen Dauer 24 Mal zu verzeichnen waren (in 19 Monaten von 72 Monaten). Daraus kann man folgern, dass durch den geringeren Wasserverlust des Oberbodens unter *P. phaseoloides* die Häufigkeit von Situationen kritischer Bodentrockenheit halbiert wurde.

Nach der von EMMERICH (2002) dokumentierten Wurzelverteilung fünfjähriger Cupuaçu-Bäume konzentrierten sich ca. 40% der Feinwurzelbiomasse auf die oberen 5 cm des Bodens (350-450 g TG m^{-2} dm^{-1}, $d \leq 5$ mm, Messpunkt 40 cm vom Stamm). Schon auf den darauffolgenden 5-10 cm halbierte sich die Feinwurzelbiomasse. Da der Wasserverlust des Bodens von oben nach unten abnimmt, muss davon ausgegangen werden, dass die oberen 0-5 cm des Bodens wesentlich früher kritische Bodenfeuchten erreichen als die darauffolgenden 5-10 cm. Daraus geht hervor, dass nach deutlich weniger als fünf bzw. acht niederschlagsfreien Tagen bereits ca. 40% der Feinwurzeln in ihrer Funktion durch Bodentrockenheit beeinträchtigt werden.

5.1.4 Zusammenhänge zwischen Bodenfeuchte und Nährstoffverfügbarkeit

In Anbetracht der Konzentration der Wurzelbiomasse auf den oberflächennahen Boden (EMMERICH 2002, HAAG 1997) wirkten sich Trockenperioden innerhalb weniger Tage auf die Hauptmasse der Feinwurzeln der Cupuaçu-Pflanzen aus. Ähnliches gilt für die Wurzelsysteme von *B. orellana*, *B. gasipaes* und *P. phaseoloides*. Selbst bei hinreichender Wasserversorgung aus tieferen Bodenschichten beeinträchtigt eine partielle Trockenheit des oberen Wurzelraums die ganze Pflanze, weil sich ein verminderter Wassergehalt des Bodens auf die Nährstoffverfügbarkeit auswirkt. Eine geringe Bodenfeuchte reduziert die Nährstoffmobilität, da die Diffusion und der Massentransport von Mineralien im Medium bzw. mit dem Medium Wasser zu der Wurzeloberfläche eingeschränkt werden. BHADORIA *et al.* (1991) zeigten, dass der effektive Diffusionskoeffizient von Phosphat mit dem volumetrischen Bodenwassergehalt stark positiv korreliert ist: In einem Luvisol führte die Erhöhung des volumetrischen Bodenwassers von 12% auf 33% zu einer mehr als 40fachen Zunahme des effektiven Diffusionskoeffizienten von Phosphat von $0{,}1 \times 10^{-13}$ auf $4{,}45 \times 10^{-13}$ m^2 s^{-1}. Auch für Kalium, Magnesium und Calcium fanden SCHAFF & SKOGLEY (1982) eine enge Korrelation zwischen Ionen-Diffusion und Bodenfeuchte, wobei im Falle von Kalium steigende Wassergehalte selbst nahe des Sättigungsbereiches

noch eine deutliche Zunahme der Beweglichkeit bewirkten. Die positive Korrelation von Bodenwassergehalt und Ionenbeweglichkeit ist v.a. auf die Veränderung der Diffusionswege in der teilbefeuchteten porösen Matrix zurückzuführen. Aber auch die Querschnittsfläche der Bodenlösung in den Poren und die Ionenkonzentration beeinflussen den effektiven Diffusionskoeffizienten.

Da Kalium und Phosphat nicht durch Massentransport, sondern hauptsächlich durch Diffusion zur Wurzeloberfläche gelangen (MARSCHNER 1995), ist die Versorgung der Pflanze mit diesen Nährstoffen in besonderem Maße von der Bodenfeuchte abhängig. Für Phosphor zeigten dies COX & BARBER (1992), als sie die Phosphaternährung von Maispflanzen in unterschiedlich tonigen Bodentypen verglichen, deren volumetrische Wassergehalte bei identischem Wasserpotenzial (-330 mbar) von 13% bis 40% reichten: Eine ausreichende Phosphataufnahme der Wurzeln wurde in den Böden mit dem höchsten Wassergehalt bei einer Phosphatkonzentration der Bodenlösung von 10 µmol l^{-1} erreicht. Eine vergleichbare Phosphataufnahme der Wurzeln in den Böden mit dem geringsten Wassergehalt bedurfte - wohlgemerkt bei identischem Wasserpotenzial - einer 20fach höheren Phosphatkonzentration. Damit erbrachten COX & BARBER (1992) den Beweis, dass auch bei ausreichender Wasserverfügbarkeit für die Pflanze (also bei ausreichend geringer Saugspannung des Bodens) sinkende Bodenfeuchten die Diffusion von Phosphat und damit dessen Aufnahme durch die Wurzeln drastisch verringern.

Unter den edaphischen Bedingungen zentral-amazonischer *terra-firme* Standorte wird die Nährstoffversorgung in Agroforstsystemen durch Wassermangel des Oberbodens in überproportionalem Maße beeinträchtigt. Mangelelemente der Pflanzenernährung, unter denen Phosphor eine Schlüsselstellung einnimmt (LEHMANN *et al.* 2001a), sind nahezu ausschließlich in den oberen 10 cm des Bodens in relevanten Mengen verfügbar. SCHROTH *et al.* (1999a) maßen a) in einem Primärwald, b) in einer Brachevegetation und c) auf dem Versuchsfeld den Gehalt pflanzenverfügbaren Phosphats bis in 2 m Bodentiefe (Tab. 20). Unter Berücksichtigung der Lagerungsdichten errechnen sich aus diesen Daten Phosphatmengen in den oberen 10 cm von a) 3,4 kg ha^{-1} , b) 5,4 kg ha^{-1} und c) 18,4 kg ha^{-1}. Dies entsprach a) 43,7%, b) 50,7% und c) 67,4% des gesamten bis in 2 m Tiefe vorkommenden pflanzenverfügbaren Phosphats. Auf den Boden unterhalb 10 cm bis in 2 m Tiefe entfielen noch insgesamt a) 8,9 kg ha^{-1}, b) 5,4 kg ha^{-1} und c) 4,4 kg ha^{-1} pflanzenverfügbaren Phosphats. Die Gehalte unterhalb 1 m betrugen an allen Standorten nur noch 0,1 mg kg^{-1}, dies entspricht 0,1 kg ha^{-1} dm^{-1}. SMYTH & CASSEL (1995) – zitiert in LEHMANN *et al.* (2001a) – geben 16 kg P ha^{-1} als kritischen Grenzwert einer Phosphatlimitierung von Kulturpflanzen auf amazonischen Oxisolen an. Gemäß diesem Richtwert ist auf dem SHIFT-Versuchsfeld eine ausreichende Phosphatversorgung der Pflanzen nicht mehr gewährleistet, sobald die Aufnahme aus den oberen 10 cm des Bodens durch sinkende Wassergehalte erschwert wird. Bei fortschreitendem Wassermangel, d.h. sobald die Wasserreserven der oberen 30 cm des Bodens erschöpft sind, wird bei der bimodalen Wurzelverteilung von Cupuaçu-Bäumen die Wasser- und somit die Nährstoffaufnahme auf Bodenbereiche unterhalb 1 m Tiefe verlagert. Dort sind die Phosphatgehalte derart gering, dass in solchen Situationen Phosphatmangel eintreten

Tab. 20: Pflanzenverfügbares Phosphat in einem Agroforstsystem und in einer Brachevegetation der SHIFT-Experimentalfläche sowie in einem angrenzenden Primärwald (nach SCHROTH *et al.* 1999a).
Die Konzentrationsangaben aus SCHROTH *et al.* (1999a) wurden anhand der Lagerungsdichten in flächenbezogene Werte umgerechnet.

	Bodentiefe	Lagerungsdichte	pflanzenverfügbares P		
	cm	kg dm^{-3}	mg kg^{-1}	mg dm^{-3}	mg dm^{-2} = kg ha^{-1}
Agroforstsystem	0-10	0,88	20,9	18,39	18,39
	10-30	0,98	2,8	2,74	5,49
	30-50	0,92	0,8	0,73	1,47
	50-100	0,95	0,2	0,19	0,95
	100-150	0,94	0,1	0,09	0,47
	150-200	1,00	0,1	0,10	0,50
Brachevegetation	0-10	0,88	6,3	5,54	5,54
	10-30	0,98	1,4	1,37	2,74
	30-50	0,92	0,4	0,37	0,74
	50-100	0,95	0,2	0,19	0,95
	100-150	0,94	0,1	0,09	0,47
	150-200	1,00	0,1	0,10	0,50
Primärwald	0-10	0,88	3,9	3,43	3,43
	10-30	0,98	0,9	0,88	1,76
	30-50	0,92	0,4	0,37	0,74
	50-100	0,95	0,2	0,19	0,95
	100-150	0,94	0,1	0,09	0,47
	150-200	1,00	0,1	0,10	0,50

muss. Auch die Mengen an Stickstoff, Kalium, Calcium und Magnesium sowie die Kationen-Austausch-Kapazität waren in den oberen 10 cm des Bodens deutlich erhöht (SCHROTH *et al.* 2000). Dieses Muster der Nährstoffverfügbarkeit zeigt nicht nur eine weitgehende Übereinstimmung mit der vertikalen Wurzelverteilung, die HAAG (1997) und EMMERICH (2002) beschrieben, sondern auch mit den Wurzelaktivitäten. Letzteres konnten LEHMANN *et al.* (2001b) durch räumlich punktuelle Applikation von isotopisch markierten Phosphor- und Stickstoffverbindungen zeigen. In der Studie wurden trotz der in dieser Tiefe noch gemessenen Wurzelaktivitäten keine Anhaltspunkte für eine mengenmäßig relevante Nährstoffaufnahme aus 1,5 m Bodentiefe gefunden. Folglich erleidet eine Pflanze bei Trockenheit des Oberbodens auch dann eine Mangelsituation, wenn sie ihren Transpirationsbedarf aus tiefer gelegenen Wasserressourcen vollständig zu decken vermag, denn eine ausreichende Nährstoffversorgung kann nur aus den oberen 10 cm bis maximal 30 cm des Bodens erfolgen. Dementsprechend einschneidend wirken sich verringerte Wassergehalte dieses Bodenbereiches auf den Ernährungsstatus der Pflanzen aus.

Ein Aspekt des Zusammenspiels von Bodenwasser und Kaliumverfügbarkeit zeichnet sich in der Studie von DÜNISCH *et al.* (2002) ab, in der die Auswirkungen unterschiedlicher Standortqualitäten auf die Entwicklung und auf physiologische Leistungen dreier Nutzholzarten in Amazonien untersucht wurden (*Swietenia macrophylla* KING, *Carapa guianensis* AUBL. und *Cedrela odorata* L.). Bei hohem Wasserpotenzial des Oberbodens zwischen 0 und -200 mbar zeigte insbesondere *C. odorata* mit zunehmenden Kaliumgehalten von 5 bis 15 mg kg^{-1} eine deutliche Steigerung der Aufnahme dieses Minerals (gemessen anhand des Biomassezuwachses).

Reduzierte Bodenwasserpotenziale zwischen -200 und -400 mbar führten dagegen zu einer gleichbleibend geringen Aufnahme auch bei erhöhten Kaliumgehalten. Eine ähnliche Tendenz wurde bei *S. macrophylla* beobachtet. Diese Ergebnisse von DÜNISCH *et al.* (2002) lassen vermuten, dass sich hier ein kausaler Zusammenhang zwischen erhöhter Kaliumaufnahme und einer besseren Verfügbarkeit dieses Ions infolge höherer Bodenfeuchten manifestiert.

Im Falle von *C. guianensis* stellten DÜNISCH *et al.* (2002) eine geringe Auswirkung unterschiedlicher Bodenwasserpotenziale auf die Kaliumaufnahme fest: Höhere Kaliumgehalte des Bodens führten unabhängig vom Bodenwasser zu verbesserter Aufnahme dieses Minerals. Auf den ersten Blick spricht dieser Befund gegen einen relevanten Zusammenhang zwischen Wasser- und Kaliumverfügbarkeit. Allerdings ließe sich diese artspezifische Besonderheit im Licht der v.a von CALDWELL *et al.* (1998) und DAWSON (1997) zusammengetragenen Erkenntnisse womöglich durch Wasser-Efflux aus oberflächennahen Wurzeln erkären. Dieses Phänomen, das auch als „hydraulic lift" bezeichnet wird, wurde bei zahlreichen Pflanzen beobachtet, wenn bei relativer Trockenheit des Oberbodens ausreichende Wasserressourcen in tiefer gelegenen Bodenbereichen durch das Wurzelsystem erschlossen waren. Die potenzielle Größenordnung des „hydraulic lift" geben CALDWELL *et al.* (1998) am Beispiel eines Ahornbaumes (*Acer saccharum* L.) mit bis zu 25% seines täglichen Transpirationsbedarfs an, die im Laufe einer Nacht aus tief gelegenen Bodenschichten in den Oberboden verlagert werden. Im Zusammenhang mit den oben dargestellten Befunden von DÜNISCH *et al.* (2002) ist denkbar, dass *C. guianensis* nachts in größeren Bodentiefen Wasser aufnimmt, das aus oberflächennahen Wurzeln wieder austritt und in unmittelbarer Wurzelumgebung die Verfügbarkeit von Kalium verbessert. Da die Nährstoffe in den ferralitischen Böden Zentral-Amazoniens quasi nur im Oberboden verfügbar sind (s.o.), wird das Phänomen des „hydraulic lift" angesichts der häufigen Trockenheit dieses Bodenkompartimentes zu einem interessanten Faktor für die Bewertung von Agrar-Ökosystemen in dieser Region. Bei der Erforschung des „hydraulic lift" konzentrierte man sich bislang vor allem auf aride und semi-aride Vegetationszonen und auf Kulturpflanzen der gemäßigten Breiten. Zur möglichen Bedeutung dieses Phänomens für Pflanzen oder Agroforstsysteme der feuchten Tropen liegen kaum Informationen vor.

Welche Bedeutung ist in den SHIFT-Experimentalsystemen einer verringerten Nährstoffversorgung beizumessen, die aufgrund verminderter Wassergehalte in den oberen 10 cm des Bodens auftrat? Nach zwei bis drei Tagen ohne Niederschlag ist die Auswirkung auf die Produktivität der Agroforstsysteme vermutlich gering. Angesichts der Jahressummen an niederschlagsfreien Tagen ist jedoch ein erheblicher akkumulativer Effekt zu erwarten: In dem Zeitraum von sechs Jahren (von 1993 bis 1998) waren niederschlagsfreie Perioden ab drei Tagen Länge insgesamt 140 Mal zu verzeichnen. Bei Abzug der ersten beiden Tage dieser Trockenphasen ergibt sich eine Summe von 467 Tagen in 6 Jahren, an denen die Wassergehalte des Oberbodens deutlich reduziert waren. Es muss also davon ausgegangen werden, dass die Nährstoffaufnahme durch verringerte Wassergehalte des Oberbodens durchschnittlich während drei Monaten pro Jahr deutlich beeinträchtigt war.

5.1.5 Auswirkungen von Trockenheit auf den Lebensraum Boden

Die unmittelbaren Effekte verringerter Bodenfeuchte auf die Nährstoffversorgung der Pflanze können durch die Reaktionen der Wurzeln auf Trockenheit noch verstärkt werden. Mit zunehmender Intensität und Dauer der Trockenheit kann die Wurzelelongation beeinträchtigt werden, können Feinwurzeln schrumpfen, kollabieren und absterben (MARSCHNER 1995). In jedem dieser Fälle verringert sich (im Vergleich zu einer Kontrolle ohne Wassermangel) die aktive Aufnahmefläche des Wurzelsystems und das für die Aufnahme erschlossene Bodenvolumen, so dass der Effekt der Trockenheit länger wirksam bleibt als die Trockenheit selbst. Die Reaktion der Wurzeln auf Bodentrockenheit ist ein weitgehend artspezifisches Merkmal, das zumeist zwischen den Extremen überdauernder und saisonaler Wurzeln („tolerator" und „root shedder"; EISSENSTAT 1997) angesiedelt ist. EMMERICH (2002) fand bei Wurzelstudien in einem vier Jahre alten Agroforstsystem in Zentral-Amazonien (Mischkultursystem 2 der Experimentalfläche) während der Trockenzeit 1997 einen deutlich erhöhten Anteil toter Feinwurzeln (bis zu 232 g m^{-2} dm^{-1}) besonders in den oberen 10 cm des Bodens. Zugleich wurde in den untersuchten Transekten zwischen *T. grandiflorum*, *B. gasipaes* und *B. excelsa* im Vergleich zu der folgenden Regenzeit eine geringere lebende Feinwurzelbiomasse beobachtet. Die höchste Mortalität der Feinwurzeln zeigte *B. gasipaes* (Anteile toter Feinwurzeln von der Gesamtwurzelmasse: ca. 40% in der Trockenzeit 1997, ca. 10% in der darauffolgenden Regenzeit 1998), so dass diese Art nach EISSENSTAT (1997) Charakteristika eines „root shedder" aufweist. Im Vergleich dazu war bei Cupuaçu-Bäumen die Mortalität der Feinwurzeln in den oberen 10 cm zwar gering, doch bildete diese Species laut EMMERICH (2002) in der Regenzeit im Gegensatz zur Trockenzeit Feinwurzeln in der Streuauflage (bis zu einer Größenordnung von 40 g m^{-2}).

Diese Befunde zeigen, dass es in Agrar-Ökosystemen auf *terra-firme* Standorten Zentral-Amazoniens infolge von Trockenperioden zu erheblichen Einbußen an Wurzelmasse kommen kann. In welcher Größenordnung und für welche Dauer die Erschließung von Nährstoffressourcen durch das Absterben von Wurzeln tatsächlich beeinträchtigt wurde, lässt sich anhand der vorliegenden Daten nicht verlässlich sagen.

Für die Bodenmikroflora, deren Bedeutung als funktionaler Bestandteil von Nährstoffkreisläufen unumstritten ist, wurden auch in amazonischen Ökosystemen deutliche Abhängigkeiten von der Wasserverfügbarkeit beobachtet (DAVIDSON *et al.* 2000, MARSCHNER *et al.* 2002). Detaillierte Studien an *T. grandiflorum* und *B. gasipaes* von MARINO (2000) zeigten bei höherer Wasserverfügbarkeit im Wurzelraum eine Steigerung der Wurzelexsudation, mit der nicht nur die mikrobiellen Biomassen und Aktivitäten korreliert waren, sondern auch die mikrobielle Diversität. In der Trockenzeit lagen die Gesamtexsudation, die mikrobiellen Biomassen und die mikrobiellen Aktivitäten bei 1/4 bis 1/5 der Werte in der Regenzeit. Auch die mikrobielle Diversität – bestimmt anhand der Substratnutzung der kultivierbaren Bakterienfraktion – war während der Trockenzeit in der Rhizosphäre deutlich geringer (MARINO 2000). Als Auslöser für den Rückgang der Bakterienpopulationen kommen neben der direkten Dehydratation von Zellen v.a. verringerte Substrat- und Nährstoffverfügbarkeiten als Folge verringerter Diffusion und Massenflüsse in Betracht. Welche Folgen die drastische Saisonalität der Bodenmikroflora für die Funktionalität von Agrar-Ökosystemen in Zentral-Amazonien hat, lässt sich bislang schwer erfassen. Es ist jedoch grundsätzlich zu bedenken, dass sich die Rolle der Bodenmikroflora nicht allein in der

Mineralisierung des Bestandesabfalls erschöpft. Beispielsweise sind einzelne Mikroorgansimengruppen in der Lage, schwer lösliches mineralisches Phosphat zu solubilisieren und der Pflanze direkt oder indirekt - durch Absterben - verfügbar zu machen (ILLMER & SCHINNER 1995). MARINO (2000) isolierte aus Bodenproben der SHIFT-Experimentalfläche in Zentral-Amazonien mehrere Mikroorganismen, die schwer lösliches Phosphat zu solubilisieren vermochten. Angesichts der zentralen Stellung dieses Ions als Mangelelement auf ferralitischen Standorten zeichnet sich exemplarisch ab, dass in der Bodenmikroflora Schlüsselfunktionen für Agrar-Ökosysteme in Zentral-Amazonien vermutet werden dürfen. Diese Schlüsselfunktionen können laut der Befunde von MARINO (2000) und MARSCHNER *et al.* (2002) durch geringe Bodenfeuchten maßgeblich beeinträchtigt werden.

Auch die Bodenfauna steht hinsichtlich Diversität und Individuendichte unter einem starken Einfluss des bodennahen Mikroklimas. Diesbezügliche Erkenntnisse von VOHLAND & SCHROTH (1999) werden im Kapitel 5.2.2 im Zusammenhang mit mikroklimatischen Besonderheiten in Beständen des Bodendeckers *P. phaseoloides* diskutiert.

5.2 Das Mikroklima als Modulator der Standortqualität

Im Vorangehenden wurden Belege aufgezeigt, dass angesichts der edaphischen Bedingungen in Zentral-Amazonien niederschlagsfreie Perioden von 7 bis 10 Tagen Länge ausreichen, um in Agroforstsystemen einen maximal gefüllten Bodenvorrat pflanzenverfügbaren Wassers im Wurzelbereich fünfjähriger Cupuaçu-Pflanzen zu entleeren. Trockenperioden von mehreren Wochen Länge sind in der niederschlagsarmen Zeit zwischen Juni und November und besonders in „El Niño"-Jahren anzutreffen, so dass die pflanzliche Entwicklung in dieser Zeit durch Trockenstress limitiert wird. Außerdem wurde gezeigt, dass weitaus kürzere Trockenperioden bereits vor der Erschöpfung des Bodenwasserspeichers den physiologische Zustand der Pflanzen beeinträchtigen: Eine Verringerung der Wasserverfügbarkeit in den oberen 10 bis 30 cm des Bodens – der Konzentrationszone der Wurzeln – bewirkt eine Verschlechterung der Nährstoffversorgung sowie den Verlust mikrobieller Synergismen. Diese Symptome zeigen ihrem Wesen nach eine eher lineare Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit, so dass deren Wirkung bereits deutlich vor dem Eintreten von Stress-Symptomen beginnt.

In der natürlichen Vegetation der *terra-firme* sind die Auswirkungen von Trockenperioden weniger evident, da einerseits das Bodenprofil bis in mehrere Meter Tiefe für die Wasseraufnahme genutzt wird; und da andererseits durch die Bestandesstruktur ein Mikroklima stabilisiert wird, das den Wasserverlust im Bestandesinneren minimiert: SZARZYNSKI & ANHUF (2001) belegten in einem venezuelanischen Primärwald an niederschlagsfreien Tagen eine Dichte-Stratifikation, bei der eine Temperaturinversion im Kronenbereich sowie die dort interstitiell arretierten Luftmassen die darunter liegende feuchtere Luft am Austausch mit der Atmosphäre hinderten. Vertikale Massentransporte waren v.a. auf starke Regenereignisse beschränkt. Unter diesen Bedingungen wird das Gros der Energie- und Massenflüsse zwischen Vegetation und Atmosphäre über den Kronenbereich bewerkstelligt, deren Bestandesbildner an die hohen klimatischen Anforderungen angepasst sind, z.B. durch „pessimistische" Reaktionsmuster der Spaltöffnungen (vgl. JONES 1992) und sehr tief reichende Wurzeln (NEPSTAD *et al.* 1994).

Unterhalb der Kronenschicht ist der Wasserverlust gering, und der Oberboden unterliegt keiner relevanten Austrocknungsgefahr (JORDAN & HEUVELDOP 1981), so dass in ihm durchgängig eine ausreichende Nährstoffverfügbarkeit und hohe mikrobielle Aktivitäten gewährleistet bleiben.

Hinsichtlich der hydrologischen Optimierung von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien stellen sich vor diesem Hintergrund zwei Fragen: In welcher Größenordnung kann ein graduell feuchteres Mikroklima zur Verbesserung der Standortqualität beitragen? Und: Mit welchen Mitteln lässt sich der Wasserverlust aus dem entscheidenden oberen Bodenkompartiment verringern?

5.2.1 Die Wirkung mikroklimatischer Gradienten

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde die Existenz eines mikroklimatischen Gradienten belegt, der vom Rand des angrenzenden Primärwaldes 40-50 m in das Innere der Versuchsfläche wirksam war. Auf dieser Strecke wurde an regenfreien Mittagsstunden eine Verdopplung der mittleren Dampfdruckdefizite von ca. 6 auf 12 mbar registriert. Diese Ausdehnung des mikroklimatischen Gradienten lässt sich durch horizontalen Massenstrom erklären. Ausgehend von den Erkenntnissen von SZARZYNSKI & ANHUF (2001) kann ein solcher Massenstrom vermutlich durch die höhere Feuchte und geringere Temperatur der Luftmassen im Wald unterhalb des Kronendachs ausgelöst werden: Die dichtere Waldluft verdrängt die trockenere und wärmere, folglich leichtere Luft auf dem Versuchsfeld.

Der mikroklimatische Gradient wirkte sich positiv auf die Entwicklung und auf die Produktion von Cupuaçu-Pflanzen aus. Als eine der möglichen Ursachen wurde eine verminderte stomatäre Limitation der Assimilation ausgemacht, die nahe der Erschöpfung des im Boden bevorrateten pflanzenverfügbaren Wassers relevant werden kann. So lag der Operationsbereich der Assimilation unter Trockenstress stehender Cupuaçu-Pflanzen im feuchten Mikroklima um 9% bis 15% höher als im Zentrum des Versuchsfeldes. Doch wird nicht nur die Auswirkung von Wassermangelsituationen gedämpft, sondern auch deren Auftreten verzögert. Die reduzierten Dampfdruckdefizite in feuchterer und kühlerer Luft bedeuten flachere Wasserpotenzial-Gradienten zwischen Blattinterzellularen und Umgebungsluft. In der Folge verringert sich der transpirative Wasserverlust, wodurch eine Pflanze längere niederschlagsfreie Perioden ohne Wassermangel zu überstehen vermag.

Die Transpiration wurde als Produkt aus Blattleitfähigkeit (in der Einheit mmol m^{-2} s^{-1}) und Δw (Dampfdruckdifferenz zwischen dem Blattinneren und der Außenluft) bestimmt (VON WILLERT *et al.* 1995). Die potenzielle Auswirkung verringerter Dampfdruckdefizite auf die Transpiration von Cupuaçu-Pflanzen wurde anhand der Tagesgänge der Blattleitfähigkeit untersucht. Dafür wurde Δw unter Annahme verringerter Dampfdruckdefizite der Umgebungsluft errechnet. Der auf diese Weise kalkulierte Effekt verringerter Dampfdruckdefizite auf Tagesgänge der Transpiration ist in Abb. 67 dargestellt (vgl. Tab. 18 S 127). Der über fünf niederschlagsarme Tage gemittelte

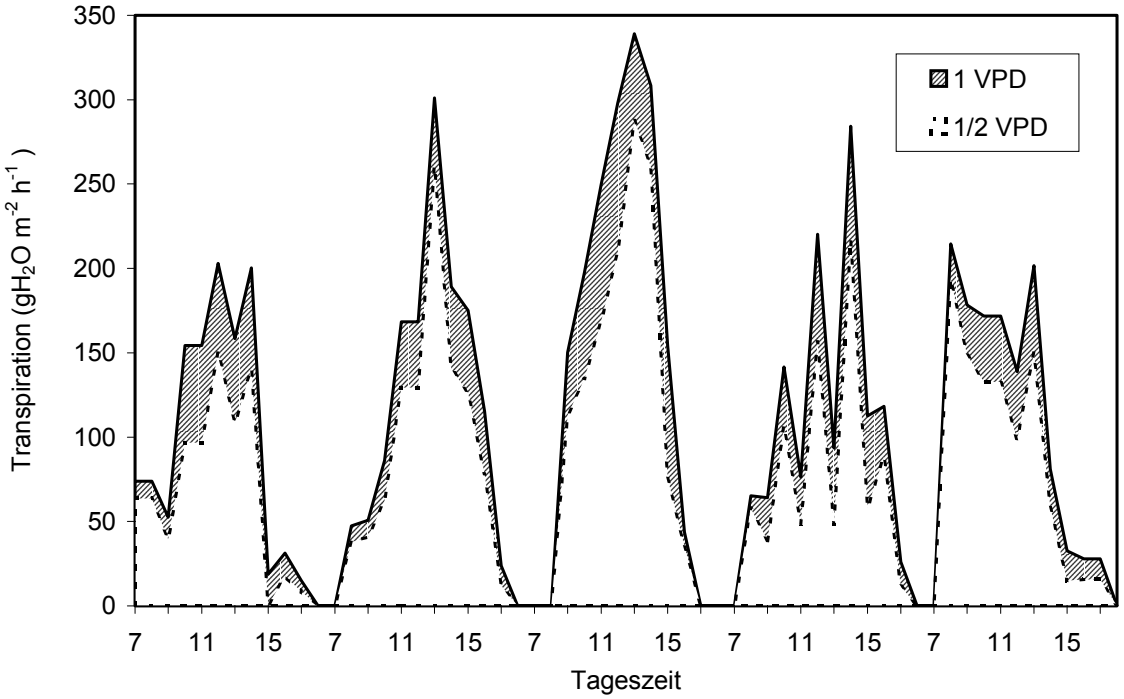


Abb. 67: Tagesgänge der Transpiration bei unterschiedlichen Dampfdruckdefiziten der Umgebungsluft.
Den Berechnungen der Transpiration liegen Daten der Blattwiderstände, der Blatttemperatur und der Luftfeuchte zugrunde. Die durchgezogene Linie gibt die Transpiration bei den während der entsprechenden Tagesgänge gemessenen Dampfdruckdefizite wieder, die gestrichelte Linie bei Berechnung anhand halbierter Werte der Dampfdruckdefizite. Die schraffierte Fläche repräsentiert die Differenz.

Transpirationsbedarf verringert sich nach dieser Simulation von 1330 g m^{-2} Tag^{-1} um 26,6% auf 976 g m^{-2} Tag^{-1} . Bei Annahme eines um ein Drittel verringerten Dampfdruckdefizites werden täglich im Durchschnitt 17,8% weniger transpiriert.

Der verringerte Wasserbedarf hat weitreichende Konsequenzen für die Bodenbevorratung pflanzenverfügbaren Wassers: z.B. wären die Wasserreserven der von VOß *et al.* (1998) beschriebenen Jungpflanzen von *T. grandiflorum* im mikroklimatischen Einzugsbereich des Waldes nicht schon nach 5 Tagen erschöpft, sondern erst nach 8 Tagen. Ähnliches gilt für die 4 Jahre alten Pflanzen, die von EMMERICH (2002) beschrieben wurden: Bei diesen Pflanzen würde der verringerte Transpirationsverlust das Erreichen des kritischen Limits des Bodenwassers von 6 Tagen auf 9 Tage verzögern. Die Relevanz dieser Verzögerung wird deutlich, wenn man die Trockenperioden zwischen 1993 und 1998 betrachtet. Zählt man von den Trockenperioden nur diejenigen Tage als Trockenstress-Tage, die ab 6 niederschlagsfreien Tagen zu verzeichnen waren, so kommt man in dem genannten Zeitraum auf 136 Trockenstress-Tage. Bei Verlängerung des Limits auf 9 Tage sind es nur noch 58 Tage, an denen der Bodenwasservorrat erschöpft war (Abb. 68). Gemäß der Simulation der Transpiration liegt der Effekt des in Waldnähe veränderten Mikroklimas auf den Wasserbedarf also in einer Größenordnung, dass das Auftreten von Trockenstress um mehr als 50% reduziert werden kann.

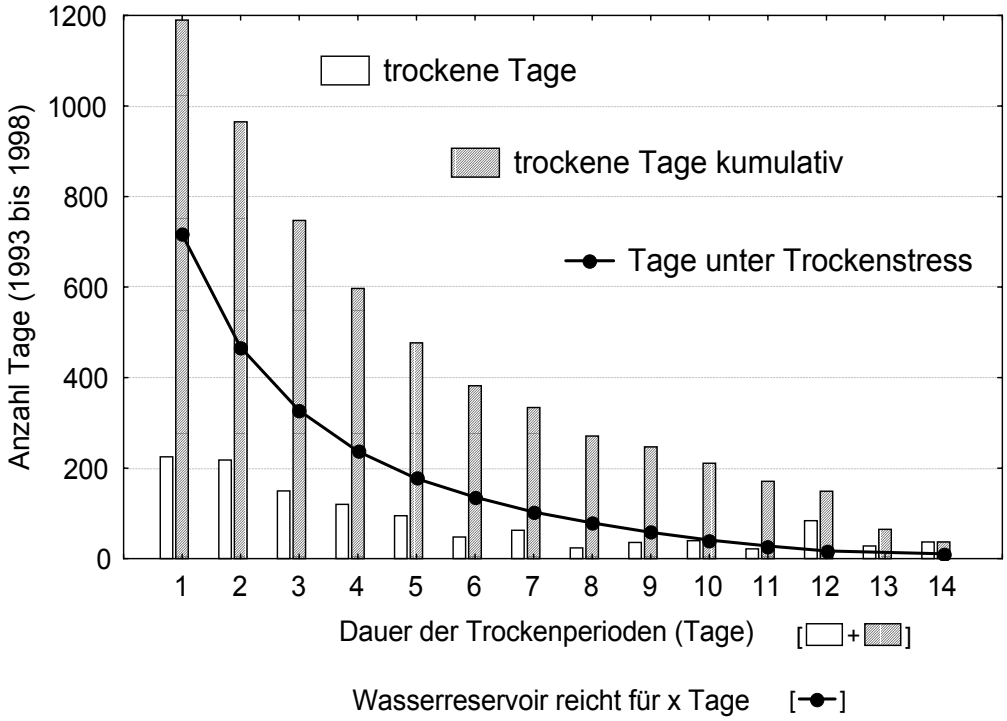


Abb. 68: Trockentage im Zeitraum von 1993 bis 1998 und „zu erleidende" Trockenstresstage in Abhängigkeit von der Dauer, die eine Pflanze mit dem im Boden gespeicherten Wasser ohne Mangelsymptome auszukommen vermag.

Grundlage der Darstellung sind die von 1993 bis 1998 auf der SHIFT-Versuchsfläche dokumentierten Trockenperioden. Die schraffierten Säulen geben die Gesamtzahl trockener Tage ab einer Mindestlänge der Trockenperioden von 1, 2, 3 etc. Tagen wieder. Die Kurve gibt die Dauer wieder, die eine Pflanze über den gesamten Zeitraum unter Trockenstress stand, wenn man annimmt, dass sie mit dem Bodenwasser 1, 2, 3 etc. Tage auskommt. Berechnungsbeispiel: Reicht das Wasserreservoir für 3 Tage, treten Stress-Symptome ab dem 4. Tag ohne Niederschlag auf. Regnet es nach dem 4. Tag wieder, wurde 1 Tag Trockenstress „erlitten". Bei einer Trockenperiode von 10 Tagen werden 7 Tage als Trockenstress gewertet. Die auf diese Weise addierten Tage unter Trockenstress von 1993 bis 1998 werden durch die Kurve wiedergegeben.
Bei dieser Betrachtung wird vorausgesetzt, dass zu Beginn einer Trockenperiode der Bodenwasserspeicher maximal aufgefüllt ist. Davon ist zumal in der niederschlagsarmen Jahreszeit nicht auszugehen. Hier können zwei Trockenperioden durch einen einzigen Regentag voneinander getrennt sein (diese Situation war v.a. im Jahr 1997 sehr häufig). Folglich wird die tatsächliche Kurve zu der gezeigten Kurve nach oben versetzt und flacher verlaufen.

Bei der Simulation wurden die verringerte Transpiration des Bodendeckers sowie eine verminderte Boden-Evaporation im mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes nicht berücksichtigt. Es ist zu erwarten, dass der mikroklimatische Einfluss auf die Wasserbilanz des Standortes bei Berücksichtigung dieser Faktoren noch positiver ausfallen würde. Die Abhängigkeit der Transpiration der Bodendecker sowie der Boden-Evaporation von mikroklimatischen Variablen wurden nicht ausreichend untersucht, um die oben dargestellte Simulation um diese Faktoren erweitern zu können. Doch allein die Größenordnung der Wasserersparnis aufgrund der verminderten Transpiration der Cupuaçu-Pflanzen belegt, dass feuchtere Mikroklimate in Agroforstsystemen Zentral-Amazoniens eine weitreichende Verbesserung der Standortqualität bedeuten.

Die Effekte eines feuchteren Mikroklimas auf die Nährstoffmobilität (insbesondere von P und K; s.o.) sowie auf die Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen lassen sich auf der Basis der vorliegenden Daten nicht quantifizieren. Jedoch geben die geringeren Amplituden der Wassergehalts- und Temperaturänderungen des Bodens bei feuchterem Mikroklima Grund zu folgenden generellen Annahmen: 1. Die Nährstoffmobilität wird in feuchten Mikroklimaten seltener und weniger stark durch geringe Bodenfeuchten eingeschränkt. 2. Populationen förderlich wirkender Bodenorganismen werden weniger durch reduzierte Bodenwassergehalte beeinträchtigt.

5.2.2 Die bodendeckende Vegetation unter mikroklimatischen und hydrologischen Gesichtspunkten

Mikroklimatische und hydrologische Standortqualitäten können in Agrar-Ökosystemen Zentral-Amazoniens durch die bodendeckende Vegetation maßgeblich beeinflusst werden. Dies zeigen die folgend dargestellten Erkenntnisse zum im Feldexperiment eingesetzten Bodendecker *P. phaseoloides*.

In der vorliegenden Arbeit wurden bei TDR-Messungen in den oberen 10 cm des Bodens unter Puerária-Beständen um ca. 50 cm^3 dm^{-3} höhere Bodenwassergehalte angetroffen als zur gleichen Zeit unter Gras-Beständen. In der gleichen Größenordnung lagen die Unterschiede des Wassergehaltes der oberen 10 cm des Bodens zwischen Standorten von *P. phaseoloides* und von Nutzbaumarten, die SCHROTH *et al.* (2000) und SCHROTH *et al.* (2001c) auf der SHIFT-Versuchsfläche im System 2 über längere Zeiträume dokumentierten.

Ein Beleg für die Stabilität eines bodennahen feuchten Mikroklimas unter *P. phaseoloides* ist bei EMMERICH (2002) zu finden: Cupuaçu-Bäume bildeten während der Regenzeit vermehrt Wurzeln in der Streuschicht, die in der darauffolgenden Trockenzeit abstarben. Lediglich unter dichten Puerária-Beständen waren Cupuaçu-Wurzeln in der Streuschicht auch während der Trockenzeit anzutreffen, d.h. das feuchtere bodennahe Mikroklima unter *P. phaseoloides* gewährleistet das Überleben der Wurzeln auch während längerer Trockenperioden. Dies ist von entscheidender agrar-ökologischer Relevanz, da aus der Streuschicht freiwerdende Mineralien während des ganzen Jahres ununterbrochen genutzt werden können. Dadurch werden Nährstoffquellen kontinuierlich ausgeschöpft, was auf Systemebene zugleich eine Verringerung des Ressourcenverlustes bedeutet. An dieser Stelle zeigt sich bereits exemplarisch ein Aspekt ökologischer Funktionalität im eingangs diskutierten Sinne von Komplementarität und Synergismus.

Ein indirektes Indiz günstigerer Lebensbedingungen für die Bodenflora unter *P. phaseoloides* liefern SCHROTH *et al.* (1999a, 2001c) bei der Untersuchung der Stickstoffdynamik in den SHIFT-Versuchssystemen: Der im Vergleich zu Cupuaçu- und Pfirsichpalmen-Standorten erhöhte Stickstoffgehalt unter *P. phaseoloides* wird durch deutlich höhere N-Mineralisierungsraten erklärt. Da die Bodenflora am Versuchsstandort überaus starke Abhängigkeiten von Klimafaktoren aufwies (MARINO 2000, MARSCHNER *et al.* 2002), kann ein Zusammenhang zwischen der höheren Aktivität bzw. Populationsdichte mineralisierender Mikroorganismen und der höheren Bodenfeuchte unter Puerária-Beständen angenommen werden.

Hinsichtlich der streubewohnenden Fauna stellten VOHLAND & SCHROTH (1999) bei gut entwickelten Puerária-Beständen einen förderlichen Effekt fest, der sich in einer Steigerung der Diversität, der Individuendichte und der Biomasse äußerte. Zugleich lässt sich aus den Daten von VOHLAND & SCHROTH (1999) ersehen, dass in der Streuauflage an Puerária-Standorten im Vergleich zu den Standorten aller anderen untersuchten Pflanzen am meisten Wasser gebunden war (im Vergleich: *B. gasipaes*, *B. orellana*, *B. excelsa*, *T. grandiflorum*, *P. phaseoloides* und von *H. aturensis* dominierte Grasbestände). Gemeinsam mit den eigenen Befunden zur Bodenfeuchte lässt sich daraus schließen, dass das feuchtere Mikroklima in der Streu unter Puerária-Beständen die Qualität des Lebensraumes für die Makrofauna entscheidend verbesserte. Als Folge ist an diesen Standorten mit einer schnellen und vollständigen Zersetzung sowie biologischen Refixierung des Bestandesabfalls zu rechnen.

Ein Grund für die höhere Bodenfeuchte unter Puerária-Beständen im Vergleich zu Gras-Beständen liegt mit hoher Wahrscheinlichkeit in einer strukturbedingten Einschränkung vertikalen Massentransfers: Die relativ großflächigen, horizontal ausgerichteten Blätter der Puerária-Pflanzen führen schon bei jungen Beständen zu einer vollständigen Bodendeckung. Im Laufe der weiteren Entwicklung bildet sich im Reinbestand durch die kriechende und sich selbst umwindende Wuchsform in ca. 30 cm bis 100 cm Höhe ein Kontinuum aus Schichten lebender Blätter. Dieses stellt eine Barriere für den Austausch von Luftmassen zwischen dem bodennahen feuchten Raum und der trockeneren Umgebungsluft dar. In dieser Funktion scheint ein dichter Puerária-Bestand mit der Kronenschicht eines Waldes vergleichbar zu sein – ein Aspekt, der hoch auflösende Untersuchungen des Mikroklimas in Puerária-Beständen lohnen würde. In Gras-Beständen hingegen wird selbst bei guter Entwicklung weder eine vollständige Bodendeckung erreicht, noch werden die strukturellen Voraussetzung für die Bildung eines bodennahen klimatischen Kompartimentes geschaffen. Ein weiterer feuchtekonservierender Effekt dichter Puerária-Bestände verbirgt sich hinter dem hohen Biomasse-Umsatz, der zu einem enormen Eintrag an organischem Material führt (LEHMANN *et al.* 2000): Zum einen vermindert die kompakte Streuauflage unter Puerária die Evaporation aus dem Oberboden, zum anderen erhöhen ihre Abbauprodukte den Eintrag an organischen Bodenbestandteilen, wodurch u.a. das Strukturgefüge und somit die hydrologischen Eigenschaften des Bodens wie z.B. die Wasserspeicherkapazität verbessert werden (s.u.).

Positive Einflüsse von Puerária auf hydrologische Standortqualitäten wurden u.a. von TEIXEIRA (2001) anhand bodenphysikalischer Parameter belegt: Bei seinen Untersuchungen der Porenvolumenverteilungen des Bodens an verschiedenen Standorten des SHIFT-Versuchsfeldes zeigte sich, dass unter Puerária-Beständen der Anteil an Mesoporen (30 µm < r < 75 µm) deutlich erhöht war. Diese Porenklasse ist entscheidend für die Kapazität des Bodens, pflanzenverfügbares Wasser zu speichern. TEIXEIRA (2000) kommt zu dem Schluss, dass durch die Veränderungen der Porenvolumenverteilung infolge von Puerária-Bewuchs wasserlimitierte Situationen womöglich besser toleriert werden („... could help plants to tolerate water-limiting situations ...“). An Standorten ohne gut entwickelte Puerária-Bestände (zwischen Cupuaçu-Pflanzen in der Monokultur) beobachtete TEIXEIRA (2001) eine verringerte Gesamtporosität des Bodens, wobei insbesondere eine Reduktion der Makroporen zu verzeichnen war. Dies ist gleichzusetzen mit einem erhöhten Risiko der Nährstoffauswaschung an diesen Standorten. Wegen ihrer hohen hydraulischen Leitfähigkeit leiten Makroporen „überschüssiges“ Wasser an der Bodenmatrix

vorbei und vermindern so die Auswaschung von Nährstoffen, wie weiter oben bereits erläutert wurde.

CHAUVEL *et al.* (1991) fanden bei Studien der Auswirkung von *Pueraria phaseoloides* auf anthropogen kompaktierte Böden in Zentral-Amazonien, dass zwei Jahre nach Puerária-Bepflanzung die Porosität des Bodens im Vergleich zur Kontrolle deutlich verbessert war. Der Anteil der im kompaktierten Boden dominierenden Kryptoporen ($r < 0{,}1$ µm), die große Mengen Wasser in nicht pflanzenverfügbarer Form banden, wurde durch *P. phaseoloides* drastisch reduziert. CHAUVEL *et al.* (1991) fanden Hinweise, dass die Ursache hierfür in dem Rearrangement von Kaolinit-Partikeln zu suchen ist. Durch welche Mechanismen die Puerária-Wurzeln diese Wirkung entfalten können, ist jedoch nicht geklärt. Die durch Puerária bewirkte Restitution der Mikro- und Mesoporen (Durchmesser 1 µm - 100 µm), deren Volumenanteil im kompaktierten Boden ohne Puerária-Bewuchs verschwindend gering ist, erklären CHAUVEL *et al.* (1991) mit mechanischen und hydraulischen Kräften, die die Puerária-Wurzeln auf den kompaktierten Boden ausüben.

Nutzungsbedingte Verschlechterungen der hydrologischen Bodeneigenschaften sind besonders drastisch, wenn bei der Rodung und bei der Flächenvorbereitung schwere Geräte zum Einsatz kommen. Dies ist bei größeren Ländereien in den durch Straßen erschlossenen Gebieten Amazoniens ein Problem. Doch auch nach manueller Rodung sind deutliche negative Veränderungen der Porosität des Bodens zu verzeichnen (CHAUVEL *et al.* 1991). In diesem Zusammenhang ist als entscheidende Einflussgröße v.a. das Niederschlagswasser zu nennen, dessen kinetische Energie bei mangelnder Bodendeckung nicht nur zu Erosion führt, sondern auch zu einer Kompaktierung der oberen Bodenschicht bis hin zur Oberflächenversiegelung. Die komplexen Prozesse, die z.B. von BAJRACHARYA & LAI (1999) an einem tropischen Boden (tonreicher Alfisol) detailliert untersucht wurden, beginnen mit der Spaltung oberflächenexponierter Bodenkolloide, deren freiwerdende Bruchstücke und Partikel in die Poren eingespült werden. Die Bodenpartikel (v.a. Tonminerale) erfahren bei der anschließenden Trocknung eine vermehrt gleichgerichtete Orientierung, was eine hohe Stabilität des verdichteten Gefüges bewirkt. In der Summe vermindern die Verkrustungs- und Kompaktierungserscheinungen die Infiltrationskapazität des Bodens. Als Folge nimmt der Anteil oberflächlich abfließenden Wassers erheblich zu, so dass es selbst bei ausreichendem Niederschlag zu einem Mangel an pflanzenverfügbaren Wasser kommen kann (BAJRACHARYA & LAI 1999).

Die Tendenz zu Verkrustungs- und Kompaktierungserscheinungen ist nicht nur von der Bestandesstruktur der bodendeckenden Vegetation sondern auch von zahlreichen Bodeneigenschaften abhängig. Ein unter Nutzungsaspekten entscheidender Faktor ist der Gehalt des Bodens an organischem Material, der eine Stabilisierung des Aggregatgefüges vermittelt. BAJRACHARYA & LAI (1999) schließen aus ihrem Vergleich des Verkrustungsverhaltens landwirtschaftlich genutzter und ungestörter Böden (tropischer Alfisole), dass die höhere Stabilität der ungenutzten Waldböden auf deren höheren Gehalt organischen Kohlenstoffs zurückzuführen sei.

5.3 Aspekte ökologischer Funktionalität in Agroforstsystemen Zentral-Amazoniens

Im Folgenden wird anhand der untersuchten Agroforstsysteme exemplarisch dargestellt, wie sich in Abhängigkeit von der Entwicklung der Bestandesstrukturen funktionale Eigenschaften einzelner Pflanzenspecies in einer Weise entfalten können, dass sie die Standortqualitäten in einem System maßgeblich verbessern. Dabei wird ein besonderes Augenmerk darauf gerichtet, in welchem Maße mikroklimatische und hydrologische Parameter für die systemspezifischen Unterschiede der Standortqualitäten verantwortlich sind.

Aus den untersuchten Agroforstsystemen ragte das System mit dem dichtesten Bestand an Nutzpflanzen (System 1) in der Initial- und Etablierungsphase bezüglich mehrerer agrar-ökologischer Parameter hervor: Dieses System war hinsichtlich der Entwicklung und Produktivität der Cupuaçu-Pflanzen den anderen Systemen deutlich überlegen. Zudem wurden nur sehr geringe Einflüsse ökologischer Gradienten verzeichnet, die in den offeneren Systemen die Entwicklung und Produktion deutlich beeinträchtigten. Im Hinblick auf die Bodendegradation wurden sogar Indizien für einen meliorativen Effekt des Systems 1 beobachtet (siehe Ergebnis-Kapitel „Kultursysteme vs. Bodendegradation“).

Einen Erklärungsansatz für die systembedingten Unterschiede suchen SCHROTH *et al.* (2001b, 2002) in der Verfügbarkeit durch Düngung eingebrachter Nährstoffe. Die Autoren vermuten, dass die im Vergleich zu System 2 bessere Entwicklung und erhöhte Fruchtproduktion in System 1 dadurch zustande kam, dass die Cupuaçu-Pflanzen unmittelbar von den Düngergaben an die in 2,5 m Abstand stehenden Papaya-Reihen profitierten (vgl. Tab. 3 S. 25 und Abb. 5 S. 16). Hingegen wird in derselben Studie gezeigt, dass die Bodenfertilität an Cupuaçu-Standorten des Systems 2 – also ohne Papaya als Nachbarpflanzen – höher war als in System 1. SCHROTH *et al.* (2001b) erklären dies mit dem schlechteren Wachstum der Cupuaçu-Pflanzen in System 2, demzufolge weniger Nährstoffe aufgenommen wurden. Hierin liegt eine gewisse Inkonsistenz der Argumentation: Im System 1 wird eine erhöhte Nährstoffverfügbarkeit außerhalb des Wurzelbereiches der Cupuaçu-Pflanzen als Ursache für deren bessere Entwicklung angeführt. Im System 2 wird dagegen eine erhöhte Nährstoffverfügbarkeit im Wurzelbereich der Cupuaçu-Pflanzen als Folge deren verminderten Wachstums gewertet.

Die Wurzelausdehnung von Cupuaçu-Pflanzen betrug nach 3 Jahren maximal 1,5 m, wobei die höchste Wurzeldichte (84-92% der gesamten Wurzelmasse) in einem Radius bis 0,5 m angetroffen wurde (HAAG 1997). Daher ist es unwahrscheinlich, dass die Cupuaçu-Pflanzen den an die 2,5 m entfernten Papaya-Pflanzen verabreichten Dünger in einer Größenordnung aufnahmen, die den signifikanten Entwicklungsunterschied zwischen den beiden Systemen erklären könnte. Hinzu kommt, dass in System 1 Cupuaçu und auch *B. gasipaes* selbst bei der 30%-Düngevariante besser entwickelt waren als in System 2 bei 100% Düngung (SCHROTH *et al.* 2002).

Folglich ist die These, dass für die Entwicklung der in beiden Systemen identisch gedüngten Cupuaçu-Pflanzen die Düngemineralien limitierend gewesen sein sollen (SCHROTH *et al.* 2001b),

zumal angesichts der erhöhten chemischen Fertilität des Bodens in System 2 nicht schlüssig. Die genannten Befunde von SCHROTH *et al.* (2001b) sprechen vielmehr dafür, dass nicht die Nährstoffverfügbarkeit sondern andere Faktoren die Entwicklung der Cupuaçu-Pflanzen in System 2 limitierten und dort infolge des verzögerten Wachstums der Cupuaçu-Bäume zu erhöhten Nährstoffgehalten führten.

Die Ursachen der Systemunterschiede lassen sich ergründen, indem man die Entwicklung der Systemkomponenten unter den oben diskutierten Zusammenhängen zwischen Mikroklima, Hydrologie und Ressourcennutzung eingehender betrachtet. Unter diesen Gesichtspunkten erweist sich, dass systemspezifische Standortbedingungen größtenteils durch die Entfaltung funktionaler Eigenschaften dreier Species geschaffen wurden, nämlich von *C. papaya*, *P. phaseoloides* und *B. gasipaes*.

Carica papaya

Eine Besonderheit des Systems 1 gründet auf der relativ hohen Pflanzdichte der Papaya-Pflanzen, deren Reihen in 2,5 m Abstand zu den anderen Nutzpflanzen (Cupuaçu, Pfirsichpalme und Kautschukbaum) das Erscheinungsbild des Systems 1 in den ersten zwei Jahren prägten. Die Eigenschaft von *C. papaya*, überaus schnell zu einem „baumförmigen Kraut“ zu wachsen, erwies sich in mehrfacher Hinsicht als Schlüsselqualität im Wettlauf mit Degradationsprozessen, wie das folgende Szenario verdeutlicht: Die Ausbildung des Kronenschopfes bewirkte einen frühen Schutz gegen Erosions- und Kompaktierungserscheinungen des Oberbodens und verminderte die Bodenerwärmung und Evaporation. Die rasche Entwicklung und hohe "Morphoplastizität" des Wurzelsystems der Papaya-Pflanzen (MARLER & DISCEKICI 1997; vgl. Kap. 3.1.3.2 S. 19) ermöglichte nicht nur eine effektive Aufnahme von Wasser und Nährstoffen, sie bedeutete zugleich einen erhöhten Eintrag an organischen Substanzen in den Boden (z.B. durch Rhizodeposition und absterbende Feinwurzeln), wodurch die Bodenqualität in chemischer und physikalischer Hinsicht erhalten bzw. verbessert wurde. Durch die rasche Biomasseakkumulation konnten Papaya-Pflanzen Mangelelemente in entsprechender Menge am Standort fixieren und so vor dem Austrag bzw. vor der Fixierung im Boden sichern. Nimmt man eine Ausdehnung der erwähnten Effekte in einem Radius von 1 m bis 1,5 m um die Papaya-Pflanzen an, so standen zwischen 30% und 60% der Gesamtfläche des Systems unter deren positivem Einfluss.

In den ersten 3 Jahren waren direkte Wechselwirkungen zwischen den Papaya-Pflanzen und den anderen Nutzpflanzenspecies aufgrund ihrer geringen oberirdischen und unterirdischen Ausdehnung auszuschließen (vgl. HAAG 1997, WOLF 1997). Dennoch traten die systembedingten Unterschiede der pflanzlichen Entwicklung gerade nach den ersten Jahren besonders deutlich zu Tage.

Ein Erklärungsansatz basiert auf der Erkenntnis, dass Papaya-Pflanzen durch die schnelle Entwicklung ihres Wurzelsystems in wenigen Wochen bis Monaten große Bodenvolumina erschließen können (MARLER & DISCEKICI 1997). Folglich war durch die Papaya-Pflanzen das durchwurzelte Bodenvolumen des Systems und somit die Menge nutzbaren Bodenwassers im System im Vergleich zu den anderen Systemen deutlich erhöht. Folglich konnte während

niederschlagsarmer Perioden die Umwandlung der Strahlungsenergie in latente Wärme durch die Transpiration der Papaya-Pflanzen für längere Zeit aufrecht erhalten werden als an Standorten mit geringerer Durchwurzelung. Die daraus resultierende Verringerung der Wärmestrahlung und die Minderung des Dampfdruckdefizites können zu einem verminderten transpirativen Wasserverlust der benachbarten Nutzpflanzen beigetragen haben, so dass deren begrenztes Wasserreservoir länger vorhalten konnte.

Eine theoretische Senkung der Blatt-Temperatur um 0,5°C würde eine Verringerung des Dampfdruckgefälles zwischen Interzellularen und Außenluft in einer Größenordnung bewirken, dass pro Tag 6% bis 8% weniger Wasser transpiriert werden würden – kalkuliert anhand der dargestellten Tagesgänge der Blattleitfähigkeit eines Cupuaçu-Baumes. Der potenzielle Einfluss eines auf die Hälfte reduzierten Dampfdruckdefizits läge, wie bereits erörtert, im Durchschnitt bei 26,6% Transpirationsverminderung an niederschlagsarmen Tagen.

Konnten die Papaya-Reihen das Mikroklima des Systems tatsächlich in relevanter Weise beeinflussen? Diese Frage lässt sich näherungsweise anhand der Erkenntnisse beantworten, die zum Anteil der pflanzlichen Transpiration am Wassergehalt der Umgebungsluft vorliegen. MOREIRA *et al.* (1997) führten Analysen der Isotopenzusammensetzung des Wasserdampfes in parallelen Tagesgangsmessungen der absoluten Feuchte und der Transpirationsrate von Bestandesbildnern an verschiedenen Standorten in Amazonien durch (u.a. in der „Reserva DUCKE"). Sie kommen zu der Erkenntnis, dass während niederschlagsarmer Perioden die Transpiration des Pflanzenbestandes nahezu für den gesamten Wassergehalt der Umgebungsluft verantwortlich ist. Diese Erkenntnis verdeutlicht, dass grundsätzlich die höhere Bestandesdichte im System 1 durch den vergleichsweise dichten Besatz an *C. papaya* (und *P. phaseoloides* – s.u.) das Mikroklima des Systems entscheidend hat beeinflussen können. Dabei ist zu bedenken, dass nicht nur die Blatt- und somit die Transpirationsfläche des Systems durch die Papaya-Reihen erhöht wurde, sondern dass auch das durchwurzelte Bodenvolumen und daher die Wasserverfügbarkeit des Systems um einen entsprechenden Betrag höher lag. Da also in Trockenperioden die Luftfeuchte im Bestand maßgeblich durch dessen eigene Transpiration zustande kommt (MOREIRA *et al.* 1997), sind in dem vorliegenden Fall deutlich verringerte Dampfdruckdefizite durch die Papaya-Pflanzen sehr wahrscheinlich.

Pueraria phaseoloides

Ein weiteres strukturelles Charakteristikum des Systems 1 ist die flächendeckende Entwicklung üppiger Puerária-Bestände, die zumal in den ersten drei Jahren ein evidentes Unterscheidungsmerkmal zu den anderen Systemen darstellten, in welchen der Anteil an grasartigen (v.a. *Homolepis aturensis*) und krautigen Bodendeckern (v.a *Clidemia hirta*) deutlich höher lag (siehe auch SCHROTH *et al.* 2002). Die Entwicklung von *P. phaseoloides* wurde offensichtlich durch die Papaya-Pflanzung zwischen den Reihen der perennierenden Nutzpflanzen begünstigt. Dies erklärt auch die ab 1996 zu verzeichnende Zunahme der Puerária-Bestände im System 3, in welchem Ende 1995 bei der Hälfte der Parzellen (+M - Varianten) Papaya zwischen die bestehenden Reihen gepflanzt wurde. Als Ursache für die günstigen Entwicklungsbedingungen unter Papaya ist die rasche Entfaltung der beschriebenen degradationshemmenden Effekte anzuführen, in deren

Folge in der Initialphase der Pflanzung die Papayastandorte den Charakter von „Inseln“ unbeeinträchtigter Bodenfruchtbarkeit erhielten. Zudem wirkte die organische Düngung der Papaya-Pflanzen einer Verschlechterung bodenchemischer Eigenschaften entgegen. Die standortverbessernde Wirkung der Papaya-Pflanzen war an ihren ehemaligen Standorten selbst drei Jahre nach deren Wegfall immer noch in einer signifikant erhöhten Bodenfruchtbarkeit messbar (SCHROTH *et al.* 2001b). Vor dem Hintergrund dieser Befunde ist anzunehmen, dass die Erstbesiedelung der Räume zwischen den Pflanzreihen durch *P. phaseoloides* sowie deren Bestandeserneuerung nach längeren Trockenperioden von dem mikroklimatisch und edaphisch günstigen Standort im Schatten der Papaya-Pflanzen ausging. Dabei ermöglichte die kriechende (und um sich selbst windende) Wuchsform den Puerária-Pflanzen, über extreme Standortgradienten hinweg homogene Bestände zu bilden, da lokale Defizite aus dem Umfeld der Papaya-Pflanzen ausgeglichen werden konnten. Auf diese Weise konnten sich im System 1 dichte Puerária-Bestände bis in den Wurzelbereich der perennierenden Nutzpflanzen (u.a. der Cupuaçu-Pflanzen) stabilisieren, während in den Systemen 2 und 3 sowie in der Monokultur die Puerária-Pflanzen in den Anfangsjahren keinen systembedingten Konkurrenzvorteil gegenüber grasartigen und krautigen Bodendeckern hatten.

Die förderlichen Auswirkungen von Puerária-Beständen auf edaphische, hydrologische und mikroklimatische Faktoren eines degradationsgefährdeten Standortes wurden bereits erörtert. Es ist davon auszugehen, dass die diesbezüglichen Mechanismen im Überschneidungsbereich zwischen Puerária-Beständen und den Wurzelsystemen der perennierenden Nutzpflanzen eine unmittelbare Verbesserung der Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit bewirkten. Ein weiterer Aspekt der standortverbessernden Wirkung gründet auf dem dynamischen Biomasseumsatz von Puerária-Pflanzen (5,1 t ha^{-1} a^{-1} Biomasseproduktion bei einer oberirdischen Biomasse von 8,8 t ha^{-1}; LEHMANN *et al.* 2000), der auch eine rasche Regeneration nach Trockenstress ermöglicht (DE PEREIRA-NETTO *et al.* 1999). Die hohe Dynamik von Zuwachs und Absterben sichert einerseits die Inkorporierung und daher Sicherung von Nährstoffen (gerade auch aus mineralischem Dünger), während sie andererseits durch die Produktion hochwertiger Streu für eine verbesserte Nährstoffverfügbarkeit sorgt (LEHMANN *et al.* 2000). Dieser Aspekt ist auf phosphatlimitierten Standorten hoher Eisen- und Aluminiumgehalte von zentraler Bedeutung, wo lösliches Phosphat sehr rasch in nicht pflanzenverfügbarer Form in der Bodenmatrix gebunden wird (s.o.). Daher ist die zeitlich und räumlich enge Aufeinanderfolge von Mineralisierung und biologischer Refixierung eine zentrale Voraussetzung für die Stabilität des Phosphat-pools. Diese Voraussetzung ist zumindest bei der Kombination von Puerária mit Cupuaçu gewährleistet, wie der bereits erwähnte Befund von EMMERICH (2002) belegt, dass in der Streu nur unter dichten Puerária-Beständen Cupuaçu-Wurzeln selbst in der Trockenzeit anzutreffen waren.

Die bis hierhin erörterten funktionalen Eigenschaften von *P. phaseoloides* wirkten unmittelbar im Überschneidungsbereich mit dem Wurzelsystem der perennierendcn Nutzpflanzen. Doch auch der Puerária-Bestand im von den Nutzpflanzen zunächst nicht genutzten Zwischenraum war entscheidend für die ökologische Stabilität des Systems, da die dichten Puerária-Bestände einen wesentlichen Beitrag zum Mikroklima leisteten, wie im Folgenden gezeigt wird. DE PEREIRA NETTO *et al.* (1999) geben für Puerária-Blätter Werte der durchschnittlichen stomatären Leitfähigkeit bei guter Wasserversorgung und bei Wasserstress von 221 bzw. 98 mmol m^{-2} s^{-1} an. Bei Cupuaçu wurden in der vorliegenden Arbeit Mittelwerte von 113 bzw. 77 mmol m^{-2} s^{-1}

festgestellt. Folglich muss bei Puerária für niederschlagsfreie Tage im Vergleich zu Cupuaçu von deutlich höheren Transpirationswerten pro Blattfläche in der Größenordnung von 2000 g m^{-2} Tag^{-1} ausgegangen werden. Selbst bei einem geringen Blattflächenindex von 1,5 (für gut entwickelte Puerária-Bestände müssen weit höhere Werte angenommen werden) würde diese Transpirationsmenge theoretisch reichen, um über 1 m^2 Bodenfläche das Dampfdruckdefizit von ca. 70 m^3 Luft bei 30°C in einer Stunde von 12 mbar auf 6 mbar zu reduzieren. Diese Rechnung soll die Größenordnungen veranschaulichen und spiegelt in keiner Weise natürliche klimatische Vorgänge wieder. Angesichts dieser Dimension ist es also nicht unwahrscheinlich, dass in System 1 im Vergleich zu den anderen Systemen die Transpiration der Puerária-Bestände – gemeinsam mit den Papaya-Pflanzen – in Trockenperioden zu einer Verringerung der Dampfdruckdefizite im Bestand führte und damit zu einer besseren Wassernutzungseffizienz der perennierenden Nutzpflanzen beitrug. Auch im Zusammenhang mit der Wassernutzung erweist sich die Wuchsform von *P. phaseoloides* als Schlüsselqualität: Ihre Ausläufer erschlossen mit sprossbürtigen Wurzeln nährstoffarme Bodenabschnitte, ohne dass sich der Nährstoffmangel unbedingt in einer lokalen Verringerung des Blattflächenindex' niederschlug. Auf diese Weise erhöhten Puerária-Bestände im Vergleich zu anderen Bodendeckern die Transpirationsfläche und den Anteil genutzten Bodenwassers des Agroforstsystems. An dieser Stelle wird deutlich, dass die nachteiligen Auswirkungen sogenannter „gaps" nicht nur hinsichtlich des Nährstoff-pools sondern auch im Hinblick auf die Wassernutzung eines Systems zu bewerten sind.

In welchem Maße transpiriertes Wasser zu einer höheren Luftfeuchte im Bestand führt, ist u.a. von der Intensität des Austausches mit trockeneren Luftmassen abhängig. Höhere aerodynamische Widerstände, vermittelt durch höhere Oberflächenunebenheiten eines Bestandes, verringern turbulente Luftströmungen in Bodennähe. Dadurch wird der Austausch von Wasserdampf zwischen der Erdoberfläche und der Atmosphäre reduziert, wodurch die Luft in der beruhigten Zone feuchter bleibt (CLEUGH 1998). So fanden z.B. BROWN & ROSENBERG (1972), zitiert in CLEUGH (1998), als Windbrucheffekt eine um 4 mbar erhöhte Luftfeuchte über Zuckerrübenfeldern in Nebraska.

Im SHIFT-Feldexperiment ist bei einem Vergleich der Bestandesstrukturen in den ersten drei Jahren der höchste aerodynamische Widerstand dem System 1 zuzuordnen. Hier übernehmen einerseits die in 5 m Abstand aufeinanderfolgenden Pflanzreihen von *C. papaya* die Funktion eines Windbruchs. Zusätzlich erhöhen die 10 m voneinander entfernte dichten Pflanzreihen von *B. gasipaes* ab dem zweiten und dritten Jahr den aerodynamischen Widerstand. Zwar war *B. gasipaes* auch Bestandteil des Systems 2, doch standen hier die Pflanzreihen mit 16 m sehr viel weiter auseinander. In System 3 sowie in der Monokultur müssen wegen der hohen Pflanzabstände zwischen und innerhalb der Pflanzreihen sowie aufgrund der Abwesenheit schnellwüchsiger Species deutlich geringere aerodynamische Widerstände angenommen werden. Folglich ist die mikroklimatische Besonderheit das Systems 1 nicht nur ein Resultat der hohen Wassernutzung durch *P. phaseoloides* und *C. papaya*, sondern auch der höheren aerodynamischen Widerstände.

Bactris gasipaes

Während sich *C. papaya* und *P. phaseoloides* besonders in den ersten zwei bis drei Jahren in beschriebener Weise als Schlüsselspecies bei der Etablierung der Kultursysteme erwiesen, tritt ab dieser Zeit die Rolle von *B. gasipaes* immer stärker in den Vordergrund. Der enorme Zuwachs der für die Fruchtproduktion genutzten *B. gasipaes* ab dem zweiten Jahr machte sich nicht nur beim aerodynamischen Widerstand der Systeme positiv bemerkbar (s.o.), er führte auch angesichts eines Kronenradius von 2 bis 2,5 m zu einer ausgedehnten Beschattung des Bodens schon ab dem dritten Jahr der Entwicklung. Aufgrund der Höhe von über 8 m und der vergleichsweise lichten Beschaffenheit der Palmenkronen wurde Licht jedoch nicht zum Mangelfaktor für die Puerária-Bestände, wie dies z.B. für den Schattenbereich um *B. excelsa* angenommen werden kann. Folglich wurde der positive Effekt der Beschattung – verringerte Bodentemperatur und Evapotranspiration – nicht durch einen Ausfall der ökologischen Leistungen dichter Puerária-Bestände konterkariert. So stellten UGUEN *et al.* (2002) nach dem vierten Entwicklungsjahr fest, dass der Gehalt des Bodens an organischem Kohlenstoff bis zu einem Abstand von 1,5 m zum Stamm unter *B. gasipaes* im Vergleich zu *T. grandiflorum*, *B. excelsa* und *B. orellana* erhöht war (ca. 330 µg kg^{-1} im Vergleich zu ca. 290 µg kg^{-1}). UGUEN *et al.* (2002) machen dafür die unter *B. gasipaes* sehr viel näher an die Sprossachse heranreichenden Puerária-Bestände verantwortlich, die im Kronenbereich der anderen genannten Species infolge Lichtmangels weitgehend fehlten. Allerdings müssen im Zusammenhang mit den organischen Bodenbestandteilen zwei weitere Einträge berücksichtigt werden: Dies ist zum einen die vergleichsweise hohe Streuproduktion von *B. gasipaes*, die MCGRATH *et al.* (2000) in einer 7 Jahre alten Dualkultur von *B. gasipaes* mit Cupuaçu mit 629 g m^{-2} beziffern (die Streuproduktion von Cupuaçu in derselben Studie betrug 87 g m^{-2}). Zum anderen lag die Wurzelbiomasse von *B. gasipaes* – gemessen im System 2 – mit Werten um 800 g m^{-2} (0-10 cm Bodentiefe) ca. um eine Zehnerpotenz höher als bei den anderen Species (EMMERICH 2002). Die durch diese Faktoren bedingten erhöhten Einträge organischen Kohlenstoffs sind gleichzusetzen mit verbesserter Kationen-Austauschkapazität, mehr organisch gebundenen Nährstoffen, verringerter P-Fixierung durch Fe- und Al-Oxide, Stabilisierung der Bodenstruktur und Steigerung der bodenbiologischen Aktivität (vgl. VON UEXKÜLL 1986, zitiert in SCHROTH *et al.* 2001a).

Die horizontale Wurzelausdehnung von *B. gasipaes* führte bereits nach 4 Jahren zu der Ausbildung einer Wurzelmatte bis weit in den Bereich der 4 m zu den Pfirsichpalmen entfernten Nutzpflanzen in System 2 (EMMERICH 2002). Die Wurzeln von *B. gasipaes* sind aufgrund einer morphologischen Besonderheit – sphärische, nicht miteinander verwachsene Exodermiszellen (BENECKE 1997) – in der Lage, Wasser vermutlich überdurchschnittlich rasch aufzunehmen. Die Untersuchungen von EMMERICH (2002) zeigen überdies, dass selbst bei ausgewachsenen *B. gasipaes* die Wurzelkonkurrenz mit den nur 4 m entfernten gleichaltrigen Nachbarpflanzen *T. grandiflorum, B. excelsa* und *B. orellana* trotz Überschneidung der Wurzelbereiche als moderat einzustufen ist. Die extensive Wurzelsystementwicklung im Verbund mit der morphologischen Besonderheit der Exodermiszellen von *B. gasipaes* ist folglich unter hydrologischen Gesichtspunkten für das System von entscheidender Bedeutung: Diese Eigenschaften erhöhen den Grad der Wassernutzung, indem „gaps“ geschlossen und vergleichsweise große Wassermengen aus dem Perkolationsstrom aufgenommen werden können.

Eine weitere maßgebliche hydrologische Funktion ergibt sich aus dem Habitus mehrjähriger *B. gasipaes*. Die mehrere Meter langen Palmwedel bewirken aufgrund ihrer Krümmung eine bimodale Umverteilung des Niederschlagwassers: Im inneren Bereich der Krone wird das Niederschlagswasser trichterartig zum Spross gelenkt, so dass der Wassereintrag in der Nähe des Stamms, wo die Wurzelmatte am dichtesten ist, 150% bis 160% des Niederschlags betragen kann (SCHROTH *et al.* 1999b). Im äußeren Bereich der Krone fließt das Wasser an den schmalen Fiederblättern ab und erreicht in größerer Entfernung zum Stamm als Traufwasser den Boden. Die mit der Umverteilung einhergehende Verringerung der kinetischen Energie des Wassers, die von morphologischen und bestandesstrukturellen Parametern abhängt, ist von zentraler Bedeutung für die Vermeidung von Erosions- und Verkrustungserscheinungen (vgl. CALDER 2001). In diesem Zusammenhang bedeutet Stammabfluss eine sehr wirkungsvolle „Bremse“, während zugleich schmale und recht harte Fiederblätter der Bildung großer Tropfen entgegenstehen.

Eine weitere funktionale Besonderheit von *B. gasipaes* bedeutet die im Vergleich zu allen anderen Nutzpflanzen sehr hohe Wurzelaktivität bis in Bodentiefen von 60 cm (LEHMANN *et al.* 2001b) bis 150 cm (RENCK, persönliche Mitteilung). In deren Folge führt das von *B. gasipaes* erschlossene Bodenvolumen nicht nur in der Fläche sondern auch in der Tiefe zu einer umfangreicheren Nutzung des Bodenwassers.

Die genannten Zusammenhänge verdeutlichen, dass die Species *C. papaya*, *P. phaseoloides* und *B. gasipaes* in zeitlicher Aufeinanderfolge Wirkungen entfalteten, die sich positiv auf mikroklimatische Systemeigenschaften auswirkten. Die Unterschiede zwischen den Mikroklimaten der Systeme lassen sich anhand der vorliegenden Klimadaten nicht exakt beziffern. Für entsprechende Vergleichsstudien wären zwecks statistischer Absicherung und räumlicher Erfassung des Klimas aufwendige Messkampagnen mit umfangreichem Equipment notwendig. Jedoch lässt sich die Größenordnung, in der sich das Mikroklima in System 1 in den ersten beiden Jahren von denen der anderen untersuchten Agroforstsysteme unterschied, anhand der dargelegten Fakten näherungsweise in dem Bereich ansiedeln, der für den mikroklimatischen Saum des Waldes charakteristisch war. Damit stehen die Befunde im Einklang, dass sich in System 1 die Cupuaçu-Pflanzen unabhängig vom mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes gleichermaßen gut entwickelten, während hingegen in den anderen Systemen nur die Pflanzen im mikroklimatischen Saum des Waldes in ihrer Entwicklung den Pflanzen des Systemes 1 vergleichbar waren. Man kann daher davon ausgehen, dass in Trockenperioden das systemspezifische Mikroklima im System 1 demjenigen in Waldnähe ähnlich war (bis 20 m vom Waldrand), während insbesondere das Systems 3 und die Monokultur dem Makroklima, das in der Mitte des Versuchsfeldes gemessen wurde, wenig entgegenzusetzen vermochten. Das bedeutet, dass im System 1 die Dampfdruckdefizite an trockenen Tagen durch die Nutzung des Wassers zwischen den perennierenden Nutzpflanzen 30% bis 50% unter denen der anderen beiden Systeme lagen. Wie bei der Betrachtung des mikroklimatischen Einflusses am Waldrand bereits erörtert wurde, lag der Effekt eines halbierten Dampfdruckdefizites auf die Transpiration der Cupuaçu-Pflanzen in einer

Größenordnung, dass das Auftreten von Wassermangelsituationen auf die Hälfte reduziert wurde (siehe Kapitel 5.2.1 S. 147). [12]

Der Effekt mikroklimatischer Einflüsse auf die Vegetation beruht jedoch nicht allein auf einer Verringerung unmittelbarer Stressereignisse. Bei einer Bewertung des Effektes mikroklimatischer Einflüsse müssen die zuvor diskutierten Aspekte der Nährstoffverfügbarkeit und der Qualität des Lebensraumes Boden Berücksichtigung finden, auch wenn eine Gewichtung der einzelnen Faktoren methodisch schwierig ist. Angesichts der methodischen Problematik ist zu verstehen, dass die bisherigen Kenntnisse zu Einflüssen mikroklimatischer Faktoren auf die Zusammensetzung und Struktur komplexer Bestände qualitativer Natur sind. So zeigen beispielsweise DIDHAM & LAWTON (1999), dass in Waldrändern der *terra-firme* mikroklimatische und bestandesstrukturelle Gradienten gleichläufig sind. Ob die erhöhte potenzielle Evapotranspiration im Randbereich des Waldes mit der Reduktion der Bestandeshöhe um 5 bis 20 m (gemessen nach 10 und 12 Jahren, DIDHAM & LAWTON 1999) kausal verknüpft ist, ist nicht gesichert. Ein erheblicher Beitrag dieses Faktors muss jedoch angenommen werden.

5.4 Resumé und Ausblick

Die Etablierung und die langfristige Stabilität von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien hängt primär davon ab, dass Bestandesfaktoren eine möglichst vollständige Nutzung der zur Verfügung stehende Ressourcen gewährleisten. Unerschlossene Bodenbereiche (sogenannte „gaps“ im Sinne von Management-Lücken) zwischen den Nutzpflanzen bedeuten eine Destabilisierung des Agrar-Ökosystems im Hinblick auf die Nährstoffdynamik sowie auf andere Faktoren. In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass sich Bestandeslücken insbesondere hinsichtlich hydrologischer und mikroklimatischer Systemfunktionen nachteilig auswirken. Von diesen Systemfunktionen – so konnte gezeigt werden – gehen Impulse aus, die über verschiedene Kausalketten die Richtung vorgeben, in der sich die edaphische Standortqualität durch die Nutzung langfristig verändern. Das folgende Szenario soll dies exemplarisch veranschaulichen:

Das Bodenwasser in den Zwischenräumen der Pflanzreihen ist für die Wurzeln der perennierenden Nutzpflanzen nicht erreichbar und dennoch für deren Wasserbilanz von entscheidender Bedeutung. Wird dieses Wasser der Atmosphäre zugeführt, trägt es wesentlich zur Ausbildung eines feuchteren Bestandesklimas bei, in welchem sich die Transpiration (der wirtschaftlich genutzten Pflanzen) bei unveränderter Öffnungsweite der Stomata deutlich verringert. Als Folge wird die Wassernutzungseffizienz (WUE, definiert als Quotient aus CO_2-Einstrom und H_2O-Ausstrom) der Nutzpflanzen gesteigert, wodurch deren Reserven an Bodenwasser geschont werden. Durch diese Wasserreserven ist gewährleistet, dass bei längeren Trockenperioden die Primärproduktion der Nutzpflanze sehr viel später und weniger stark durch Stresssymptome,

[12] In diesem Zusammenhang sei zur Verdeutlichung der Größenordnungen darauf verwiesen, dass bei einer Lufttemperatur von 30°C die Reduzierung eines Dampfdruckdefizites um 50% von 12 mbar auf 6 mbar (bzw. um 30% von 12 mbar auf 8,4 mbar) durch einen zusätzlichen Wassergehalt der Luft von nur 4,29 g m^{-3} (bzw. 2,57 g m^{-3}) bewirkt wird. Diese Menge wird von einem Quadratmeter Blattfläche bei einer Transpirationsrate von 350 g m^{-2} h^{-1} in 44 Sekunden (bzw. in 26 Sekunden) abgegeben. Diese Transpirationsrate liegt im oberen Bereich der an Cupuaçu gemessenen Werte und im mittleren Bereich der anhand von Literaturdaten der Blattleitfähigkeit von Puerária (DE PEREIRA NETTO *et al.* 1999) kalkulierten Werte.

verringerte Nährstoffmobilität im Boden und durch Folgen reduzierter bodenbiologischer Aktivität beeinträchtigt wird. Aus diesem Grunde zeichnen sich hydrologisch und mikroklimatisch ausgewogene Bestandesstrukturen durch einen erhöhten Zuwachs an Biomasse aus. Der Zuwachs an Wurzelbiomasse führt seinerseits zu einer weiter verbesserten Nutzung der Wasser- und Nährstoffressourcen und zur Besiedelung verbleibender „gaps". Zugleich wird durch die schnellere Entwicklung des Bestandes früher der Punkt erreicht, an dem durch Bestandesabfall die Streubildung und der organische Anteil des Bodens erhöht und die Grundlage für ein systeminternes Nährstoffrecycling geschaffen wird.

Im Kontrast zu diesem Szenario stehen Muster von „gaps" und „hot spots" der Wassernutzung in offenen Anbauflächen, die bei den heute gebräuchlichen Monokulturen perennierender Nutzpflanzen entstehen. Hier sind die Nutzpflanzen dem weitgehend ungepufferten Makroklima ausgesetzt, das sich durch starke periodische Schwankungen u.a. der Dampfdruckdefizite auszeichnet. Der größte Anteil des Bodenwassers befindet sich – wie das Beispiel der Cupuaçu-Monokultur verdeutlicht – außerhalb der Wurzelzonen der Nutzpflanzen bzw. der gering entwickelten Bodendecker und kann daher nicht zum Bestandesklima beitragen. Dadurch verringern sich die Zuwachsraten der Biomasse als Folge von häufigerem Trockenstress, geringerer Nährstoffverfügbarkeit und verminderter bodenbiologischer Aktivität. Dies wirkt sich in letzter Konsequenz negativ auf die biologische Mineralienfixierung und die organischen Bodenbestandteile aus. Zusätzlich führt die in „gaps" anzutreffende erhöhte hydraulische Bodenleitfähigkeit infolge hoher Wassergehalte – eine Folge verringerter Wasseraufnahme bei spärlichem Bewuchs – zu einer erhöhten Perkolationsrate (MOREIRA *et al.* 2000) und somit zu einem verstärkten Austrag von Nährstoffen. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass die Auswaschung von Nitrat eine Ansäuerung des Oberbodens bewirkt (SCHROTH *et al.* 2001a, SCHROTH *et al.* 1999). Die ungünstigen mikroklimatischen und hydrologischen Bedingungen in Bestandesstrukturen, in denen Managementlücken in Erscheinung treten, stehen also am Anfang mehrere Ursachenketten, die eine Degradation des Standortes fördern.

Phasenspezifische Planung von Nutzungssystemen

Anhand welcher Kriterien lassen sich Agroforstsysteme so planen, dass sich Bestandesstrukturen mit an den Standort angepassten hydrologischen und mikroklimatischen Systemfunktionen entwickeln? Zunächst muss beachtet werden, dass man unter den pedoklimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens die Entwicklung von Bestandesstrukturen nicht allein als Funktion der mittleren Zuwachsleistungen der einzelnen Pflanzen erfassen kann. Wie gezeigt wurde, weicht die pflanzliche Entwicklung der einzelnen Arten, z.T. auch der Genotypen mitunter sehr stark von dem durchschnittlichen Muster ab, das bei einem gewissen Düngeregime unter Standardbedingungen als charakteristisch für eine Species ermittelt wurde. Die Ursache hierfür liegt in der tragenden Bedeutung von interspezifischen Wechselwirkungen für die Stabilität von Standortqualitäten, die in den feuchten Tropen im Vergleich zu den gemäßigten Breiten einer viel stärkeren Dynamik unterliegen. Specieszusammensetzung und räumliche Planung einer Pflanzung dürfen sich daher nicht allein an der Bestandesstruktur des „reifen" Systems orientieren. Inter- und intraspezifische Wechselwirkungen müssen zentrale Kriterien einer strategischen Planung von Agroforstsystemen sein, und zwar von der Initial- über die Reife- bis zur Spätphase einer

Pflanzung. Nur über die phasenspezifische Planung lässt sich der edaphische *status quo* einer zur Nutzung stehenden Fläche zuerst sichern und im weiteren Verlauf evtl. verbessern.

Initialphase: Sicherung vor frühen Ressourcenverlusten

Der Erfolg einer strategischen Planung von Agroforstsystemen entscheidet sich v.a. in der Initialphase. Möglichst unmittelbar nach der Flächenvorbereitung (z.B. nach Brandrodung der Sekundärvegetation wie im vorliegenden Falle) muss eine maximale, flächendeckende Biomasseakkumulation gewährleistet sein. Daher muss in der Initialphase der Pflanzung eine Nährstofflimitierung der eingesetzten Nutz- und Service-Pflanzen mit größter Sorgfalt vermieden werden. Das bedeutet mitunter eine vergleichsweise hohe Anfangsinvestition in Düngemittel und Arbeit, die sich jedoch kurzfristig durch frühe Erträge, mittelfristig durch bessere Produktivität und höhere Düngeeffizienz sowie langfristig durch höhere Stabilität amortisiert.

Im SHIFT-Feldexperiment wurde diese Anfangsstrategie erfolgreich durch die Kombination von *C. papaya* mit *P. phaseoloides* umgesetzt. Die Beschaffenheit der Papaya-Standorte stellte in edaphischer und mikroklimatischer Hinsicht einen Konkurrenzvorteil für Puerária gegenüber anderen krautigen Pflanzen bzw. Gräsern dar. Als Konsequenz wurde das Wachstumspotenzial von *P. phaseoloides* ausgeschöpft und führte zur gänzlichen Verdrängung anderer Bodendecker, so dass sich die positiven Auswirkungen der Puerária-Bestände auf die Standorteigenschaften uneingeschränkt entfalten konnte. In diesem Zusammenhang (sowie unter den bereits erörterten funktionalen Gesichtspunkten) erweist sich die lianenartig kriechende Wuchsform von *P. phaseoloides* neben dem schnellen Biomasseumsatz als Schlüsselqualität, weil nur auf diese Weise punktuelle Standortvorteile (wie z.B. durch Papaya) für die Bildung eines flächendeckenden Bestandes auf qualitativ heterogenem Untergrund, d.h. für die Besiedelung edaphisch bedingter „micro-gaps“ genutzt werden können.

Reifephase: Ernte und strukturelle Vielfalt

Nach der initialen Phase, die unter dem Zeichen der Standortsicherung steht, ist die Stabilität eines Agroforstsystems in der Reifephase (bei Erreichen eines Produktionsniveaus) immer stärker an seiner Störanfälligkeit gegen extreme Umwelteinflüsse zu messen. Dazu zählen in Zentral-Amazonien v.a. die klimatischen Auswirkungen des El-Niño-Phänomens, langfristig aber auch großflächiger anthropogener Störungen (z.B. als Folge der Fragmentierung von Waldgebieten). Um das Bestandesklima gegen solche Extreme zu stabilisieren, ist es notwendig, dass ein Bestand möglichst umfangreiche Wasserressourcen erschließt, die Bodenevaporation reduziert, die hydrologischen Eigenschaften des Bodens stabilisiert und einen hohen aerodynamischen Widerstand darstellt.

Im ökologischen Profil von *B. gasipaes* z.B. erscheint nicht nur eine einzelne, sondern es liegen gleich mehrere hydrologische und mikroklimatische Schlüsselfunktionen vor, die die stabilisierende Rolle dieser Species für das Bestandesklima der untersuchten Agroforstsysteme erklärt. Diese Schlüsselfunktionen gründen auf der vergleichsweise tiefreichenden Wurzelaktivität, der dichten Wurzelmatte, der morphologischen Besonderheit der Wurzeln, der Beschaffenheit der Krone, auf dem schnellen und hohen Wuchs, auf der Kompatibilität mit dem Bodendecker *P. phaseoloides* sowie auf der moderaten Wurzelkonkurrenz mit den Nutzarten

T. grandiflorum, B. excelsa und *B. orellana* (Einzelheiten und Literaturbelege siehe Abschnitt *"Bactris gasipaes"*, S. 158).

Spätphase: Recycling, Bodenverbesserung und Konkurrenz

Die Bewertung der System-Stabilität in der Spätphase, d.h. wenn Maßnahmen zur Verjüngung des Bestandes anstehen (im vorliegenden Falle nach acht und mehr Jahren), wird erst bei weitergehenden Beobachtungen und Analysen der SHIFT-Versuchsflächen möglich sein. Eine entscheidende Frage wird sein, ob die Mengen und Qualität des Bestandesabfalls sowie dessen zeitliche und räumliche Verteilung zu geschlossenen Nährstoffkreisläufen (insbesondere der Mangelelemente P und K) und zur Anreicherung organischer Bodenbestandteile führt. Die Fertilität ferralitischer Oxisole hängt in bodenchemischer, –physikalischer und –biologischer Hinsicht maßgeblich von den organischen Anteilen des Bodens ab.

Die langfristige Tendenz wird im weiteren daran zu messen sein, ob die auf eine späte bzw. langjährige Produktion ausgelegten Nutzpflanzen wie *B. excelsa* oder *H. brasiliensis* im weiteren Entwicklungsverlauf in funktional kohärente Bestandesstrukturen eingebettet sein werden.

B. excelsa weicht der Wurzelkonkurrenz mit anderen Pflanzen dadurch aus, dass sie ihre Feinwurzelmasse hauptsächlich in Tiefen von 10 - 40 cm bis weit in die Wurzelzonen der anderen Nutzpflanzen bildet (EMMERICH 2002). Zudem wurde im Einflussbereich der Krone eine starke Limitation des Wachstums des Bodendeckers *P. phaseoloides* beobachtet. Es ist daher zu erwarten, dass die an Konkurrenzkraft kontinuierlich zulegende *B. excelsa* die Standort-charakteristik immer weiträumiger und dominanter prägen wird. In diesem Zusammenhang wird sich erweisen, ob sich in den nicht mehr für die Pflanzenkultur nutzbaren Zwischenräumen erneut zu füllende Management-Lücken bilden.

Aus der Perspektive der Wirtschaftlichkeit und somit der Attraktivität für die agrarwirtschaftliche Praxis wird von Interesse sein, wie und mit welchem Erfolg sich Maßnahmen zur Verjüngung der Bestände und damit zur Aufrechterhaltung der Diversität der Produktionssysteme umsetzen lassen. In diesem Zusammenhang wird edaphischen Qualitäts-Parametern der Standorte besondere Aufmerksamkeit zu widmen sein, anhand derer beurteilt werden kann, inwiefern sich degradative Prozesse durch die verschiedenen Systeme langfristig vermeiden ließen. Folglich ist eine abschließende Bewertung von Systemeigenschaften im Hinblick auf die Nachhaltigkeit der Landnutzung erst möglich, wenn die Standortbedingungen in den SHIFT-Versuchssystemen bis weit in deren Spätphase hinein analysiert werden.

Hingegen können für die Initial- und Reifephase von Agrar-Ökosystemen auf der Grundlage der vorliegenden Arbeit eindeutige Aussagen darüber gemacht werden, von welchen System-funktionen die Wahrscheinlichkeit abhängt, mit der im Laufe der weiteren Entwicklung Degradationsprozesse einsetzen. In diesem Zusammenhang konnte die weichenstellende Bedeutung hydrologischer und mikroklimatischer Systemeigenschaften für die ökologische Stabilität von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien belegt werden. Damit wird eine entscheidende Perspektive auf die Problematik nachhaltiger Landnutzungsformen eröffnet, die bislang nicht ausreichend Beachtung fand: In einem Kriterienkatalog für die ökologische Stabilität

von Nutzungssystemen in Amazonien ist ausgehend von den Nutzpflanzeneigenschaften hydrologischen und mikroklimatischen Systemeigenschaften zentrale Bedeutung beizumessen.

Entsprechende Systemeigenschaften können durch räumliche und zeitliche Einplanung von ökologischen Funktionen einzelner Pflanzenspecies gezielt in ein System eingebracht werden. Dabei sind alle Ebenen möglicher inter- und intraspezifischer Wechselwirkungen im Hinblick auf Komplementarität, Synergismus und Konkurrenz unbedingt zu berücksichtigen. Ob sich durch die Kombination unterschiedlicher Species ökosystemare Prozesse etablieren, hängt weniger von der Diversität *per se* als vielmehr von den funktionalen Charakteristika der einzelnen Komponenten ab (HOOPER & VITOUSEK 1997). Eine strategische Planung von nachhaltigen Agrar-Ökosystemen erfordert daher detaillierte Kenntnisse der (syn-) ökologischen Profile potenzieller Nutz- und Service-Pflanzen, deren Erforschung noch bei den meisten Nutzpflanzen in den Anfängen steckt. Anhand der Schlüsselfunktionen der Pflanzen der SHIFT-Versuchssysteme lässt sich bereits ein ökologisches „Anforderungsprofil“ für Nutz- und Service-Pflanzen skizzieren, die sich als funktionale Komponente in Agroforstsystemen Zentral-Amazoniens eignen würden und in Anfängen auch bereits vorgestellt wurden (LIEBEREI & GASPAROTTO 1998).

Zusammenfassung

Im brasilianischen Amazonasgebiet werden pro Jahr 11.000 bis 22.000 km^2 Primärwald vernichtet. Das Gros des Landverbrauchs – 30% bis 60% der jährlichen Rodungen – geht auf die landwirtschaftlichen Aktivitäten von Siedlern zurück, die mit den verschiedenen Migrationswellen der letzten 40 Jahre aus den wirtschaftlichen Krisenregionen Brasiliens ins Amazonasgebiet kamen. Der hohe Nutzungsdruck, der von den zahllosen Siedlungen auf die noch bestehenden Waldgebiete ausgeht, ist die Folge der mit Brandrodungs-Wanderfeldbau verknüpften Form der Bodenbewirtschaftung. Enorm hohe Ressourcenverluste aus dem Boden führen zur raschen Degradation der Anbauflächen, deren Produktionsausfall man durch erneute Rodung von Waldflächen auszugleichen sucht.

In unserem SHIFT-Projekt[1] „Rekultivierung degradierter Monokulturflächen in Zentral-Amazonien“ wurde der Frage nachgegangen, ob man dem Problem der hohen Ressourcenverluste und Degradation durch Produktionssysteme begegnen kann, die sich ökologisch selbst stabilisieren und somit eine nachhaltige Bewirtschaftung ermöglichen. Unter den pedoklimatischen Bedingungen Zentral-Amazoniens ist ökologische Stabilität an zwei grundlegende Voraussetzungen geknüpft: Zum einen müssen Nährstoffe in Kreisläufe eingebunden und so vor dem Austrag gesichert werden, und zum anderen muss der Lebensraum Boden vor der unmittelbaren Einwirkung des Klimas geschützt werden. Die Entwicklung von Bestandesstrukturen, die diese Voraussetzungen erfüllen, verläuft im Wettlauf mit Degradationsprozessen. In diesem Wettlauf können nur solche Agrar-Ökosysteme bestehen, die sich durch eine ausreichend hohe Effizienz der Ressourcennutzung auszeichnen. Bislang wurde noch nicht geprüft, in welchem Maße sich diese Effizienz durch Mischung unterschiedlicher Nutzpflanzenspecies steigern lässt und welche Schlüsselfaktoren über den diesbezüglichen Erfolg eines Mischkultursystems entscheiden.

Der methodische Einstieg der hier dargestellten Arbeit bestand darin, auf einer degradierten Plantage in Zentral-Amazonien unterschiedliche Agroforstsysteme anzulegen und hinsichtlich biotischer und abiotischer Faktoren zu vergleichen. Insbesondere war zu prüfen, ob sich in diesen Systemen Unterschiede in der Effizienz der Ressourcennutzung einstellten. Dies wurde anhand der Entwicklung und Produktivität der als Indikatorpflanze in allen Systemen vertretenen Nutzpflanze *Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM. analysiert.

In dem Versuch waren 750 Individuen von *T. grandiflorum* auf drei Mischkultursysteme mehrjähriger Nutzpflanzen und eine Monokultur verteilt. Durch Mykorrhizierung der Anzuchtpflanzen und durch zwei Düngestufen (30% und 100% der für die einzelne Pflanze empfohlenen Mengen) wurden weitere Systemvarianten geschaffen. Die Standorte jeder einzelnen Indikatorpflanze wurden zusätzlich anhand der Flächenneigung und des Abstandes zum angrenzenden Wald charakterisiert. Zudem erstreckte sich über die Versuchsfläche ein Gradient der Bodenfertilität, der als weiterer Standortfaktor in die Analysen aufgenommen wurde.

[1] "Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Tropics" ist ein deutsch-brasilianisches wissenschaftliches Kooperationsprogramm.

Die Systemvarianten und Standortfaktoren wurden bei der statistischen Auswertung als unabhängige, kategoriale Variablen behandelt. Als abhängige Variablen dienten Entwicklungsparameter und Daten der Fruchtproduktion von *T. grandiflorum*, die über einen Zeitraum von 5 Jahren ermittelt wurden. Anhand der abhängigen Variablen wurden die Effekte der Versuchsvarianten und der Standortfaktoren mittels Varianzanalysen bewertet.

Die Analysen ergaben folgende Resultate: Die stärksten Effekte auf die pflanzliche Entwicklung und Produktion hatten die Kultursysteme. Dabei ergaben sich Abstufungen von dem System mit intensiver Nutzung des Zwischenraumes zwischen den Bäumen (durch Pflanzung von *Carica papaya*) zu den offeneren Agroforstsystemen und schließlich zu der *T. grandiflorum*-Monokultur, in der die Pflanzen am schlechtesten entwickelt waren. Alle anderen Standortvariablen waren gegenüber dem "System-Effekt" von untergeordneter Bedeutung. Zudem wurden ungünstigere Standortbedingungen wie verringerte Nährstoffgaben, geringe Bodenfruchtbarkeit und stärkere Hanglagen in den beiden "erfolgreichen" Systemen kompensiert, während sie sich in den offenen Systemen deutlich bemerkbar machten.

Etwaige Unterschiede zwischen den Systemen hinsichtlich flächenbezogener Versorgung mit Düngemineralien oder hinsichtlich Beschattung der Nutzpflanzen fielen als Erklärung für den System-Effekt aus. Hingegen gab es Indizien, die in Richtung mikroklimatischer und hydrologischer Ursachenkomplexe deuteten: So lösten sich die Systemunterschiede im unmittelbaren klimatischen Einflussbereich des Waldes auf. Daher wurde in einem zweiten methodischen Ansatz untersucht, inwiefern trotz perhumider Klimacharakteristik Wassermangel als limitierender Faktor auftritt und in welchem Maße mikroklimatische und hydrologische Funktionszusammenhänge in Agroforstsystemen dem entgegenwirken können.

Studien des räumlichen Musters der Wasseraufnahme und Tagesgänge der Blattwiderstände 5 Jahre alter *T. grandiflorum* Pflanzen ergaben, dass die Wasseraufnahme in erster Linie aus den oberen 10 cm des Bodens erfolgt. Dort ist nach 4 bis 6 niederschlagsfreien Tagen das pflanzenverfügbare Wasser erschöpft. Ab diesem Zeitpunkt werden tiefer gelegene Wasserressourcen genutzt, die den Wasserbedarf jedoch nicht vollständig decken. Als Reaktion auf die verschlechterte Wasserversorgung nehmen die Diffusionswiderstände der Blätter zu.

Die erhöhten Diffusionswiderstände bewirken eine Verringerung der potenziellen CO_2-Assimilation um 15% bis 34% - kalkuliert anhand theoretischer CO_2-Bedarfsfunktionen der Photosynthese. Um den Einfluss feuchteren Mikroklimas auf diese stomatäre Limitation der CO_2-Assimilation zu erfassen, wurden Modelle der Spaltöffnungsreaktionen entwickelt und Tagesgänge der Blattwiderstände unter veränderten Feuchtewerten der Umgebungsluft simuliert. Demzufolge bewirken reduzierte Dampfdruckdefizite, wie sie für den mikroklimatischen Einflussbereich des Waldes charakteristisch sind, eine Erhöhung der Blattleitfähigkeit, die zu einer Steigerung der potenziellen CO_2-Assimilation um 9% bis 15% führt.

Die Transpiration von *T. grandiflorum*, errechnet anhand von Blattleitfähigkeiten und Klimadaten, wird durch die verminderten Dampfdruckdefizite am Waldrand theoretisch um 23% bis 31% gesenkt. Anhand der Transpiration und des im durchwurzelten Bodenvolumen verfügbaren Wassers wurde ermittelt, wie lange *T. grandiflorum* mit dem im Boden bevorrateten Wasser ohne Mangelsymptome auskommt. Danach zeigte sich, dass die geringere Transpiration bei reduzierten

Dampfdruckdefiziten die Häufigkeit von Trockenstress-Situationen in dem Versuchszeitraum ungefähr halbierte.

Die Wassernutzungseffizienz (WUE) verbesserte sich also im feuchteren Mikroklima in Waldnähe durch verringerte Transpiration um den Faktor 1,3 bis 1,5 und zusätzlich – bei einsetzendem Wassermangel – durch erhöhten CO_2-Einstrom um einen Faktor in der Größenordnung von 1,1. Diese beträchtliche Verbesserung der WUE wird durch eine Zunahme der absoluten Luftfeuchte um 4 - 5 g m^{-3} hervorgerufen, d.h. vergleichsweise geringe Modifikationen eines Bestandesklimas haben weitreichende Folgen für die Primärproduktion und folglich für die Inkorporierung und somit Sicherung von Mineralien in Biomasse.

Bei Betrachtungen der Bestandesentwicklung in den Kultursystemen wurde deutlich, dass in den "erfolgreichen" Agroforstsystemen eine rasche Biomasseakkumulation und damit einhergehende hohe Deckungsgrade offensichtlich eng an mikroklimatische und hydrologische Standortqualitäten geknüpft waren. Für die diesbezügliche Aufwertung des Standortes waren insbesondere drei species verantwortlich. Deren ökologische Schlüsseleigenschaften für die betrachteten Systeme traten bei der Auswertung der Literatur und der Arbeiten anderer auf der SHIFT-Versuchsfläche tätiger Wissenschaftlergruppen deutlich zu Tage. Dazu zählen u.a. die Schnellwüchsigkeit und der schirmförmige Habitus von *Carica papaya*; die kriechende, um sich selbst windende Wuchsform, die Bestandesmorphologie und der hohe Biomasseumsatz von *Pueraria phaseoloides*; das ausgedehnte und dichte Wurzelsystem, die Morphologie der Wurzeln und die Architektur der Krone von *Bactris gasipaes*.

Die Kombination dieser Eigenschaften veränderte die mikroklimatischen und hydrologischen Eigenschaften des Systems dahingehend, dass die Transpiration und die Anteile genutzten Bodenwassers stiegen, der ober- und unterirdische Abfluss verringert und der Austausch mit trockenen Luftmassen der Atmosphäre erschwert wurde. Neben der unmittelbaren Auswirkung auf die Primärproduktion ist ein feuchteres Bestandesklima auch unter dem Aspekt der Nährstoffmobilität und der Bodenflora und –fauna von entscheidender Bedeutung für die Stabilität von Agroforstsystemen in Zentral-Amazonien.

Die vorliegenden Erkenntnisse münden in folgenden Kernaussagen:

1. In Zentral-Amazonien ist trotz der Klassifizierung als perhumide Region Wasser ein wesentlicher limitierender Faktor für das Wachstum in pflanzlichen Kultursystemen.
2. Die Ressourcensicherung in Agroforstsystemen und somit deren Stabilität ist maßgeblich von hydrologischen und mikroklimatischen Systemeigenschaften abhängig.
3. Entsprechende Systemeigenschaften können durch räumliche und zeitliche Einplanung von ökologischen Funktionen einzelner Pflanzenspecies gezielt in ein System eingebracht werden.

Danksagung

Mehrere Jahre standen unter dem Licht (und manchmal auch unter dem Schatten) einer Arbeit, deren Punkt nun gemacht wird. Das erlösende Gefühle, das dem ein oder anderen wohl verständlich ist, sei es aus eigener Erfahrung oder aus Vorahnung, entlädt sich in einer durchatmenden Dankbarkeit, vor der sich – zumindest in meinem Falle – nicht mal die französischen und spanischen Weinbauern sicher fühlen können. Ich bin also gewarnt und werde mich im folgenden auf den engsten Kreis derjenigen Menschen konzentrieren, die an der Entstehung der voranstehenden Daten und Gedanken und an deren Guss unmittelbar beteiligt waren.

Es bedeutet keinerlei Abkehr von diesem Vorsatz, wenn ich zuerst an Vera Boehm und unserer Tochter Malin Theresa denke, denn diese beiden gaben mir Mut und Willen für die entscheidende letzte – und aufreibendste – Etappe des Unterfangens. Die Unterstützung der beiden ging nicht selten zulasten ihrer eigenen Bedürfnisse und Bedürftigkeiten. Dieses Wissen trage ich tief in meinem Herzen.

Eine „Doktorarbeit“ ist ohne „Doktorvater“ nicht denkbar. Er ist vom Keim des Gedankens bis zur Ernte immer irgendwo in der Nähe – physisch oder geistig, manchmal auch beides. Das ist eine hilfreiche, gute und in vielen Fällen wohl nicht selbstverständliche Sache, die für Prof. Dr. Reinhard Lieberei allerdings selbstverständlich war und ist. Dafür bin ich sehr dankbar. Mein besonderer Dank hat jedoch andere Ursachen. Zum einen bescherte mir sein großes Vertrauen die Freiheit, auf die Erkenntnislage im Projekt unmittelbar reagieren zu können und in Richtungen zu forschen, die ureigentlich in der Programmatik nicht vorgesehen waren. Zum anderen ist es nicht nur einmal vorgekommen, dass er meinerseits übereilt verworfene und zerknüllte Gedankengänge wieder glattstrich. Für das Vertrauen in meine Person, für die Stärkungen des Selbstvertrauens und für die Begeisterungsfähigkeit sei Reinhard Lieberei herzlich gedankt.

Die Rolle des Zweitgutachters von Dissertationen ist nicht besonders dankbar – so vermute ich; man hat viel Arbeit und erntet wenig Ruhm. Ich freue mich sehr, dass Prof. Dr. Josef Bauch als Amazonien-Kenner diese Rolle in meinem Falle zu übernehmen sich bereit erklärte.

Wer in Brasilien oder in anderen fernen Ländern forschend tätig ist, kann sich glücklich schätzen, wenn er einen dort heimischen Projektleiter des Schlages von Dr. Luadir Gasparotto zur Seite hat. Für die Lösungen der technischen und administrativen Probleme in Manaus, für die Ausstrahlung der dazugehörigen Ruhe und Autorität und nicht zuletzt für die Gastfreundschaft bin ich Dr. Luadir Gasparotto in tiefer Dankbarkeit verbunden.

Ricardo Rebello ist ein Phänomen. Seine Gastfreundschaft, seine Hilfsbereitschaft und seine Übernachtungsmöglichkeiten sind unter Forschungsreisenden in Manaus legendär. Seine Tatkraft war mehr als hilfreich und ich bin ihm und seiner Familie äußerst dankbar.

Die deutschen Projektkoordinatoren in Manaus, Dr. Helmut Preisinger und später Dr. Götz Schroth, haben ihre Möglichkeiten voll ausgeschöpft, meine Arbeiten in Manaus zu unterstützen. Nicht nur für die technische Unterstützung, sondern auch für die Einführungen des „greenhorns“

in die Grundlagen manaoensischen Daseins und für die inhaltlichen Diskussionen sei ihnen herzlich gedankt.

Dr. Vicente H. de F. Moraes danke ich für die Leihgabe des Diffusionsporometers. Aus dem Equipment von Dr. Johannes Lehmann stammten die TDR-Sonden und das TDR-Messgerät, für deren Überlassung ich mich an dieser Stelle nochmals bedanken möchte.

Die Versuchsplantage wäre ohne die zahlreichen Feldarbeiter nicht realisierbar gewesen. Ihnen allen sei für ihren Einsatz gedankt, insbesondere Firmino de Rosário für die schweißtreibenden Arbeiten bei den Installationen zu den ökophysiologischen Studien.

Die zahlreichen Arbeitsaufenthalte in Manaus erhielten durch befreundete Kollegen vor Ort in vieler Hinsicht entscheidende Impulse. Mit Daniel Haag, Wolfgang Marino, Susanne Emmerich und José Pereira da Silva Jr. lernte ich viele Seiten der Stadt Manaus, des Amazonasgebietes und seiner Gepflogenheiten kennen. Die gemeinsamen Erfahrungen und der sie umgebende Geist der gegenseitigen Verbundenheit sind unvergesslich.

Daniel Ballhorn, Vera Boehm und Christina Rohsius bin ich für die Durchsicht des Manuskripts sehr dankbar. Durch ihre Aufmerksamkeit wurde der Leser vor Tippfehlern und vor verwirrenden sprachlichen Konstrukten und Haken bewahrt, aber auch vor bemerkenswerten Neuheiten wie z.B. der "Kokspalme".

Schließlich möchte ich mich bei der Arbeitsgruppe für die Unterstützung und die kollegiale Arbeitsatmosphäre bedanken.

Die Arbeiten wurden in enger Kooperation zwischen dem Institut für Angewandte Botanik der Universität Hamburg und der EMBRAPA Amazônia Ocidental bei Manaus durchgeführt. Den in diesen Institutionen auf den unterschiedlichen Ebenen verantwortlichen Personen, die diese Kooperation auf politischer, administrativer und technischer Ebene ermöglichten, gebührt ein ausdrückliches Dankeschön.

Die Untersuchungen wurden im Rahmen des bilateralen SHIFT-Programmes durchgeführt, das vom Bundesministerium für Bildung und Forschung der Bundesrepublik Deutschland, dem Brasilianischen Ministerium für Wissenschaft und Technologie (MCT), dem staatlichen Umweltinstitut Brasiliens (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA) und dem Brasilianischen Forschungsrat (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq) finanziert wurde (Projekt "Rekultivierung degradierter Monokulturflächen in Zentral-Amazonien" ENV23/2, Förderkennzeichen 0339457A).

Literaturverzeichnis

ACKERLY, D., 1999: Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. Oecologia 119, 300-310.

ALCARDE, J.C., GUIDOLIN, J.A., LOPES, A.S., 1989: Os adubos e a eficiência das adubações. ANDA São Paulo, 35p.

ALMEIDA, E.R.DE, 1993: Plantas medicinais Brasileiras – conhecimentos populares e científicos. Hemus Editora São Paulo, 341p.

ARAGÓN, L.E., 1994: What Future for the Amazon Region. Proceedings of the 48th International Congress of Americanists, Stockholm/Uppsala, July 4-9, 1994, 204 p.

BAJRACHARYA, R.M., LAI, R., 1999: Land use effects on soil crusting and hydraulic response of surface crusts on a tropical alfisol. Hydrological Processes 13, 59-72.

BENCHIMOL, R.L., ALBUQUERQUE, F.C. DE, NASCIMENTO, R.M. DO, 2001: Aspectos epidemiológicos da vassoura-de-bruxa do cupuaçuzeiro na microregião de Belém, PA. Pesquisa Agropecuária Brasileira 36 (2), 279-283.

BENECKE, I., 1997: Untersuchungen zur Anatomie, Morphologie und Physiologie der Wurzeln der Pfirsichpalme *Bactris gasipaes* H.B.K. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 86p.

BHADORIA, P.B.S., KASELOWSKY, J., CLAASSEN, N., JUNK, A., 1991: Phosphate diffusion coefficients in soil as affected by bulk density and water content. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 154, 53-57.

BOHNERT, H.J., NELSON, D.E., JENSEN, R.G., 1995: Adaptations to environmental stresses. Plant Cell 7, 1099-1111.

BROUGHTON, W.J., 1977: Effect of various covers on soil fertility under *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. and on growth of the tree. Agro-Ecosystems 3, 147-170.

BROWN, K.W., ROSENBERG, N.J., 1972: Shelter effects on microclimate, growth and water use by irrigated sugar beets in the Great Plains. Agricultural and Forest Meteorology 9, 241-263.

CALDER, I.R., 2001: Canopy processes: implications for transpiration, interception and splash induced erosion, ultimately for forest management and water resources. Plant Ecology 153, 203-214.

CALDWELL, M.M., DAWSON, T.E., RICHARDS, J.H., 1998: Hydraulic lift: consequences of water efflux from roots of plants. Oecologia 113: 151-161.

CHAUVEL, A., GRIMALDI, M., TESSIER, D., 1991: Changes in soil pore-space distribution following deforestation and revegetation: An example from the Central Amazon Basin, Brazil. Forest Ecology and Management 38, 259-271.

CHEN, G., YE, C.M., HUANG, J.C., YU, M., LI, B.J., 2001: Cloning of the papaya ringspot virus (PRSV) replicase gene and generation of PRSV-resistant papayas through the introduction of the PRSV replicase gene. Plant Cell Reports 20, 272-277.

CLEMENT, C.R., MORA-URPI, J.E., 1987: Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*, Arecaceae): Multi-use potential for the lowland humid tropics. Economic Botany 41 (2), 302-311.

CLEUGH, H.A., 1998: Effects of windbreaks on airflow, microclimates and crop yields. Agroforestry Systems 41, 55-84.

COOMES, O.T., BURT, G.J., 1997: Indigenous market-oriented agroforestry: dissecting local diversity in western Amazonia. Agroforestry Systems 37, 27-44.

CORREA, J.C., 1984: Características físico hídricas dos solos latossolo amarelo, podzolico vermelho amarelo e podzol hidromórfico do estado do Amazônas. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 20, 1317-1322.

COWAN, I.R., 1977: Stomatal behavior and environment. Adv. Bot. Res. 4, 117-228.

COX, M.S., BARBER, S.A., 1992: Soil phosphorus levels needed for equal P uptake from four soils with different water contents at the same water potential. Plant and Soil 143, 93-98.

CRUZ, A.F., ISHII, T., KADOYA, K., 2000: Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth, leaf water potential, and levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene in the roots of papaya under water-stress conditions. Mycorrhiza 10, 121-123.

CUATRECASAS, J. 1964: Cacao and its Allies: A Taxonomic Revision of the Genus *Theobroma*. Bulletin of the United States National Museum 35, 377-614.

DAVIDSON, E.A., VERCHOT, L.V., CATTÁNIO, J.H., ACKERMAN, I.L., CARVALHO, J.E.M., 2000: Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. Biogeochemistry 48, 55-69.

DAVIDSON, E.A., VERCHOT, L.V., CATTÂNIO, J.H., ACKERMAN, I.L., CARVALHO, J.E.M., 2000: Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. Biogeochemistry 48, 55-69.

DAWSON, T.E., 1997: Water loss from roots influences soil water and nutrient status and plant performance. In: H.E. Flores, J.P. Lynch, D. Eissenstat (eds.): Radical Biology: Advances and Perspectives on the Function of Plant Roots. American Society of Plant Physiologists, 235-250.

DE PEREIRA-NETTO, A.B., DE MAGALHÃES, A.C.N., PINTO, H.S., 1999: Effect of soil water depletion on the water relations in tropical kudzu. Pesquisa Agropecuária Brasileira 34 (7), 1151-1157.

DIAS-FILHO, M.B., DAWSON, T.E., 1995: Physiological responses to soil moisture stress in two Amazonian gap-invader species. Functional Ecology 9, 213-221.

DIDHAM, R.K., LAWTON, J.H., 1999: Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. Biotropica 31(1), 17-30.

DINIZ, T.D.A.S., BASTOS, T.X., RODRIGUES, I.A., MÜLLER, C.H., KATO, A.K., SILVA, M.M.M., 1984: Condições climáticas em áreas de ocorrência natural e de cultivo de guaraná, cupuaçu, bacuri e castanha-do-Brasil. Pesquisa em Andamento 133, CPATU/EMBRAPA, Belém.

DODD, J.C., ARIAS, I., KOOMEN, I., HAYMAN, D.S., 1990a: The management of populations of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. I. The effect of pre-cropping and inoculation with VAM fungi on plant growth and nutrition in the field. Plant and Soil 122, 229-240.

DODD, J.C., ARIAS, I., KOOMEN, I., HAYMAN, D.S., 1990b: The management of populations of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. II. The effect of pre-crops on the spore populations of native and introduced VAM fungi. Plant and Soil 122, 241-247.

DUCEY, M.J., ASHTON, M.S., LARSON, B.C., 2000: Site classification and the management of landscape pattern in agroforestry systems. In: M.S. Ashton and F. Montagnini (eds.): The Silvicultural Basis for Agroforestry Systems. CRC Press Boca Raton 2000, 231-250.

DUCKE, A., 1953: As espécies brasileiras do gênero *Theobroma* L. Boletim do Inst. Agron. Norte 28, 3-20.

DÜNISCH, O., AZEVEDO, C.P., GASPAROTTO, L., MONTÓIA, G.R., DA SILVA, G.J., SCHWARZ, T., 2002: Light, water, and nutrient demand for the growth of three high quality timber species (Meliaceae) of the Amazon. Journal of Applied Botany 76, 29-40.

DÜNISCH, O., SCHROTH, G., MORAES, R. DE, ERBREICH, M., 1999: Water supply of *Swietenia macrophylla* KING and *Carapa guianensis* AUBL. in three plantation systems. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Hamburg 193, 29-45.

EBEL, S., ROTH, H.J., (Hrsg.), 1987: Lexikon der Pharmazie. Thieme Verlag Stuttgart, 704p.

EISSENSTAT, D., 1997: Responses of fine roots to dry surface soil: a case study in citrus. In: H.E. Flores, J.P. Lynch, D. Eissenstat (eds.): Radical Biology: Advances and Perspectives on the Function of Plant Roots. American Society of Plant Physiologists, 251-264.

EMBRAPA-SPI, 1995: A cultura do cupuaçu / Coleção plantar No. 24. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental, Belém-PA, 61p.

EMMERICH, S., 2002: Die Feinwurzelsysteme von vier tropischen Nutzbäumen, ihre Nährstoffaufnahme und ihre Interaktionen in einer agroforstlichen Mischkultur in Zentral-Amazonien. Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, 175p.

ENQUETE-KOMMISSION DES DEUTSCHEN BUNDESTAGES, 1990: Protecting the tropical forests: a high priority international task. Dt. Bundestag, Referat Öffentlichkeitsarbeit, Bonn, 968p.

FAO 2002: FAOSTAT multilingual databases. Quelle: http://apps.fao.org/

FAO, 1986: Food and fruit-bearing forest species 3: Examples from Latin America. Forestry Paper 44/3, Rome, 308p.

FAO, 1990a: Conservation and sustainable development in the Amazon region. International Departmental Task Force on the Amazon, Working Paper, Food and Agriculture Organization, Rome.

FAO, 1990b: Soil Map of the World, Revised Legend. Rome, FAO 119 p.

FAO, 1991: Criteria, instruments and tools for sustainable agriculture and rural development. FAO/Netherlands Conference on Agriculture and the Environment, Hertogenbosch, Netherlands, 15-19 April, Main Document No. 4, Food and Agriculture Organization, Rome.

FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D., 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology 33, 317-345.

FARQUHAR, G.D., VON CAEMMERER, S., 1982: Modelling of photosynthesis response to environmental conditions. In: O.L. Lange, P.S Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.): Encyclopedia of plant physiology, Vol. 12B. Springer-Verlag Berlin, 549 587.

FEARNSIDE, P.M., 1997: Greenhouse gases from deforestation in Brazilian Asmazonia: Net committed emissions. Climate Change 35, 321-360.

FEARNSIDE, P.M., 1993: Deforestation in Brazilian Amazonia: The effect of population and land tenure. AMBIO 22/8, 537-545.

FELDMANN, F., GASPAROTTO, L., PREISINGER, H., VOß, K., LIEBEREI, R., 1994: Ökonomisches Potential von Nutzpflanzen nachhaltiger Mischkulturen Amazoniens. Angewandte Botanik Berichte 5, Symposium "Tropische Nutzpflanzen" Sept. 1994, Krause Druck, Stade, 62-69.

FELDMANN, F., IDZAK, E., 1992: Inoculum production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for use in tropical nurseries. In: J.R. NORRIS, D.J. READ, A.K. VARMA (eds.): Methods in Microbiology 24, Academic Press London, 339-357.

FELDMANN, F., IDZAK, E., MARTINS, G., NUNES, J., GASPAROTTO, L., PREISINGER, H., MORAES, V.H.F., LIEBEREI, R., 1995: Recultivation of degraded, fallow lying areas in central Amazonia with equilibrated polycultures: response of useful plants to inoculation with VA-mycorrhizal fungi. Angewandte Botanik 69, 111-118.

FELDMANN, F., SILVA JR., J.P., A.V.R. JAYARATNE, 1999: Nutzung der arbuskulären Mykorrhiza in Baumschulen der Tropen am Beispiel des Kautschukbaumes *Hevea* spp. Mitteilungen der Biologischen Bundesanstalt 363, 83-92.

FOALE, M.A., 1992: Coconut genetic diversity – present knowledge and future research needs. IBPGR international crop network series 8, 46-55.

FRANKE, W., 1997: Nutzpflanzenkunde. Thieme, Stuttgart, 509p.

FURCH, K., 2000: Chemistry and bioelement inventory of contrasting amazonian forest soils. In: W.J. Junk, J.J. Ohly, M.T.F. Piedade, M.G.M. Soares, The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 109-128.

GASH, J.H.C., NOBRE, C.A., 1997: Climatic effects of Amazonian deforestation: some results from ABRACOS. Bulletin of the American Meteorological Society 78/5, 823-830.

GODBOLD, D.L., SHARROCK, R., 2003: Mycorrhizas. In: G. Schroth & F.L. Sinclair (eds.): Trees, Crops and Soil Fertility – Concepts and Research Methods. CAB International Publishing Wallingford, 271-287.

GRIMM, V., WISSEL, C., 1997: Babel, or the ecological stability discussion: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia 109, 323-334.

GÜNTHER, D., LEHMANN, J., 2002: Soil posphorus properties and management for perennial crops in the central amazon. In: R. Lieberei, H. Bianchi, V. Boehm, C. Reisdorff (eds.): Neotropical Ecosystems – Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg, 2000. GKSS-Geesthacht, in press.

HAAG, D., 1997: Root distribution patterns in a polycultural system with local tree crops on an acid upland soil in central Amazonia. Diplomarbeit, Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie der Universität Bayreuth, 86p.

HOBBS, R.J., MORTON, S.R., 1999: Moving from descriptive to predictive ecology. Agroforestry Systems 45, 43-55.

HODNETT, M.G., PIMENTEL DA SILVA, L., ROCHA, H.R. DA, CRUZ SENNA, R., 1995: Seasonal soil water storage changes beneath central Amazonian rainforest and pasture. Journal of Hydrology 170, 233-254.

HÖLSCHER, D., SÁ, T.D. DE A., BASTOS, T.X., DENICH, M., FÖLSTER, H., 1997: Evaporation from young secondary vegetation in eastern Amazonia. Journal of Hydrology 193, 293-305.

HOOPER, D.U., VITOUSEK, P.M., 1997: The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science 277, 1302-1305.

HUSTON, M.A., 1997: Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia 110, 449-460.

IDZAK, E., 1993: Untersuchungen zum Vorkommen und Einsatz von vesikulär-arbuskulären Mykorrhizapilzen (VAM) auf der Versuchsplantage des SHIFT-Projektes bei Manaus-AM. Jahresbericht 1993 SHIFT ENV 23, CPAA/EMBRAPA und Universität Hamburg, 46-65.

IDZAK, E., 1994: Development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (VAMF) in the experimental area of the SHIFT-project – report 1994 and concluding remarks. Anhang zum Jahresbericht 1994 des Projektes ENV 23, CPAA/EMBRAPA und Universität Hamburg, 10p.

ILLMER, P., SCHINNER, F., 1995: Solubilization of inorganic calcium phosphates – solubilization mechanism. Soil Biology and Biochemistry 27/3, 257-263.

INPE, 2000: Monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite - Monitoring of the brazilian Amazon forest by satellite; Relatório 1999-2000, Maio 2000, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Ministério da Ciência e Tecnologia, São José dos Campos - SP, Brasil, 22 p.

JACKSON, P.C., CAVELIER, J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., HOLBROOK, N.M., 1995: Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. Oecologia 101, 197-203.

JACKSON, R.B., ANDERSON, L.J., POCKMAN, W.T., 2000: Measuring water availability and uptake in ecosystem studies. In: O.E. Sala, R.B. Jackson, H.A., Monney, R.W. Howarth (eds.): Methods in Ecosystem Science. Springer-Veralg New York Berlin Heidelberg, 199-214.

JIPP, P.H., NEPSTAD, D.C., CASSEL, D.K., REIS DE CARVALHO, C., 1998: Deep soil moisture storage and transpiration in forests and pastures of seasonally-dry Amazonia. Climatic Change 39, 395-412.

JONES, H.G., 1992: Plants and Microclimate – a Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. University Press, Cambridge, 428p.

JORDAN, C.F., 1987: Shifting cultivation: Slash and burn agriculture near San Carlos de Rio Negro, Venezuela. In: C.F. Jordan (ed.): Amazonian Rain Forest: Ecosystem Disturbance and Recovery, Ecological Studies 60, Springer, New York, 1987, 8-23.

JORDAN, C.F., HEUVELDOP, J., 1981: The water budget of an amazonian rain forest. Acta Amazonica 11 (1), 87-92.

KUNTZE, H., ROESCHMANN, G., SCHWERDTFEGER, G., 1994: Bodenkunde. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 424p.

LAKER, H.A., TREVISAN, O., 1992: The increasing importance of cupuassu (*Theobroma grandiflorum*) in the Amazon region of Brazil. Cocoa Growers' Bulletin 45, 45-52.

LAMBERS, H., CHAPIN, F.S., PONS, T.L., 1998: Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, New York, 540p.

LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen, 5. Auflage. Verlag Ulmer, Stuttgart, 394p.

LAURANCE, W.F., 1998: A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. Tree 13 (10), 411-415.

LAURANCE, W.F., LAURANCE, S.G., DELAMONICA, P. 1998: Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. Forest Ecology and Management 110, 173-180.

LEHMANN, J., CRAVO, M.S., MACÊDO, J.L.V., MOREIRA, A., SCHROTH, G., 2001a: Phosphorus management for perennial crops in central Amazonian upland soils. Plant and Soil 237, 309-319.4

LEHMANN, J., DA SILVA JR., J.P., TRUJILLO, L., UGUEN, K., 2000: Legume cover crops and nutrient cycling in tropical fruit tree production. Acta Horticulturae 531, 65-72.

LEHMANN, J., MURAOKA, T., ZECH, W., 2001b: Root activity patterns in an Amazonian agroforest with fruit trees determined by ^{32}P, ^{33}P and ^{15}N applications. Agroforestry Systems 52, 185-197.

LEOPOLDO, P.R., FRANKEN, W., MATSUI, E., SALATI, E., 1982: Estimativa de evapotranspiração de floresta amazônica de terra firme. Acta Amazonica 12 (3) Suplemento, 23-28.

LIEBEREI, R., 1988: Relationship of cyanogenic capacity (HCN-c) of the rubber tree *Hevea brasiliensis* to susceptibility to *Microcyclus ulei*, the agent causing South American leaf blight. Journal of Phytopathology 122, 54-67.

LIEBEREI, R., BIANCHI, H., BOEHM, V., REISDORFF, C. (eds.), 2002: Neotropical Ecosystems – Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg, 2000. GKSS-Geesthacht, in press.

LIEBEREI, R., BIEHL, B., GIESEMANN, A., and JUNQUEIRA, N.T.V., 1989: Cyanogenesis inhibits active defence reactions in plants. Plant Physiology 90, 33-36.

LIEBEREI, R., GASPAROTTO, L., 1998: Agroecological profile of plants used as production factors and as management components in tropical polyculture systems. In: Lieberei, R., Voß, K., Bianchi, H. (eds.) 1998: Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19,1998. BMBF, GKSS, 307-312.

LIEBEREI, R., REISDORFF, C., MACHADO, A.D., 1996: Interdisciplinary Research on the Conservation and Sustainable Use of the Amazonian Rain Forest and its Information Requirements - report on the workshop held in Brasilia, Brazil Nov. 20-22, 1995. Eigenverlag Institut für Angewandte Botanik, Hamburg, 323 pp.

LIEBEREI, R., VOß, K., BIANCHI, H. (eds.) 1998: Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19, 1998. BMBF, GKSS, 625p.

LIMA, M.I.P.M., CLARET DE SOUZA, A.D.G., GASPAROTTO, L., GUIMARAES, R.R., 1991: Morte progressiva do cupuaçuzeiro (*Theobroma grandiflorum*). Fitopatologia Brasileira 16 (2), 36.

LÖTSCHERT, W., BEESE, G., 1984: Pflanzen der Tropen – 323 Zier- und Nutzpflanzen. BLV Verlagsgesellschaft München Wien Zürich, 263p.

MAMATHA, G., BAGYARAJ, D.J., JAGANATH, S., 2002: Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhiza helper bacterium. Mycorrhiza 12, 313-316.

MARINO, W., 2000: Bedeutung der Pflanze für die Bodenmikroflora – Untersuchungen an zwei tropischen Nutzpflanzen Zentralamazoniens. Dissertation, Universität Hamburg. Verlag dissertation.de Berlin, 134p.

MARLER, T.E., DISCEKICI, H.M. 1997: Root development of 'Red Lady' papaya plants grown on a hillside. Plant and Soil 195, 37–42.

MARQUES, A. DE O., RIBEIRO, M. DE N.G., SANTOS, H.M. DOS, SANTOS, J.M. DOS, 1981: Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke – Manaus-AM. IV. Precipitação. Acta Amazonica 11, 759-768.

MARSCHNER, H., 1995: Mineral Nutrition of Higher Plants, Second Edition. Academic Press, London 1995, 889pp.

MARSCHNER, P., MARINO, W., LIEBEREI, R., 2002: Seasonal effects on microorganisms in the rhizosphere of two tropical plants in a polyculture agroforestry system in Central Amazonia, Brazil. Biology and Fertility of Soils 35, 68-71.

MCGRATH, D.A., COMERFORD, N.B., DURYEA, M.L., 2000: Litter dynamics and monthly fluctuations in soil phosphorus availability in an Amazonian agroforest. Forest Ecology and Management 131, 167-181.

MENGEL, K, 1991: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. 7. Aufl. Gustav Fischer Verlag Jena, 466p.

MONTAGNINI, F., JORDAN, C.F., MACHADO, R.M., 2000: Nutrient Cycling and nutrient use efficiency in agroforestry systems. In: M.S. Ashton and F. Montagnini (eds.): The Silvicultural Basis for Agroforestry Systems. CRC Press Boca Raton, 131-160.

MORAES, V.H. DE F., 1993a: Problemas ecofisiológicos das culturas perenes incluidas nos sistemas de consórcio. Jahresbericht 1993 SHIFT ENV 23, CPAA/EMBRAPA und Universität Hamburg, 137-146.

MORAES, V.H. DE F., 1993b: Condução do tronco e enxertia de copa da seringueira. Jahresbericht 1993 SHIFT ENV 23, CPAA/EMBRAPA und Universität Hamburg, 147-153.

MORA-URPI, J., VARGAS, E., LÓPEZ, C.A., VILLAPLANA, M., ALLÓN, G., BLANCO, C., 1984: The Pejibaye Palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.). FAO, 16p.

MOREIRA, M.Z., STERNBERG, L. DA S.L., MARTINELLI, L.A., VICTORIA, R.L., BARBOSA, E.M., BONATES, L.C.M., NEPSTAD, D.C., 1997: Contribution of transpiration to forest ambient vapour based on isotopic measurements. Global Change Biology 3, 439-450.

MOREIRA, M.Z., STERNBERG, L. DA S.L., NEPSTAD, D.C., 2000: Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. Plant and Soil 222, 95-107.

MÜLLER, S., 1998: Histologische und cytologische Studien an Samen von *Theobroma*-Arten. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie, Universität Hamburg.

MYERS, N., 1991: Tropical deforestation: The latest situation. Biotropica 41/5, 282.

NAIR, P.K.R., BURESH, R.J., MUGENDI, D.N., LATT, C.R., 1999: Nutrient cycling in tropical agroforestry systems: Myths and science. In: L.E. Buck, J.P. Lassoie, E.C.M. Fernandes (eds.): Agroforestry in Sustainable Agriculture Systems. CRC Press LLC, Boca Raton, 1-31.

NEPSTAD, D.C., DE CARVALHO, C.D., DAVIDSON, E.A., JIPP, P.H., LEFEBVRE, P.A., NEGREIROS, F.H., DA SILVA, E.D.,STONE, T.A., TRUMBORES.E., VIEIRA, S., 1994: The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature 372, 666-669.

NEPSTAD, D.C., VERISSIMO, A., ALENCAR, A., NOBRE, C., LIMA, E., LEFEBVRE, P., SCHLESINGER, P., POTTER, C., MOUTINHO, P., MENDOZA, E., COCHRANE, M., BROOKS, V., 1999: Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. Nature 398, 505-508.

NOBEL, P.S., 1983: Biophysical Plant Physiology and Ecology. Freeman and Company, New York, 608pp.

ONG, C.K., BLACK, C.R., MARSHALL, F.M., CORLETT, J.E., 1996: Principles of resource capture and utilization of light and water. In: C.K. Ong and P. Huxley (eds.): Tree-Crop Interactions – a Physiological Approach. CAB International, Wallingford, 73-158.

OREN, R., ZIMMERMANN, R., TERBORGH, J., 1996: Transpiration in upper Amazonia floodplain and upland forests in response to drought-breaking rains. Ecology 77 (3), 968-973.

PARASNIS, A.S., GUPTA, V. S., TAMHANKAR, S. A., RANJEKAR, P. K., 2000: A highly reliable sex diagnostic PCR assay for mass screening of papaya seedlings. Molecular Breeding 6, 337–344.

PARFITT, R.L., 1978: Anion adsorption by soils and soil materials. Advances in Agronomy 30, 1-50.

PENMAN, H.I., 1956: Evaporation: An introductory survey. Neth. J. Agr. Sc. 4, 9-29.

PENMAN, H.L., SCHOFIELD, R.K., 1951: Some physical aspects of assimilation and transpiration. Symp. Soc. Exp. Biol. 5, 115-129.

POPULER, C., 1972: Les epidemies de l'oidium de l'hévea et la phenologie de son hôte dans le monde. INEAC Ser. Scient. 115, 480p.

POSTMA, T.M., VERHEIJ, E.W.M., 1994: Growth and yield of *Bactris gasipaes* and *Pourouma cecropiaefolia* in swidden fields of Amazon Indians, Colombia. Scientia Horticulturae 57, 73-88.

REHM, S., ESPIG, G., 1991: The Cultivated Plants of the Tropics and Subtropics: Cultivation, Economic Value, Utilization. Verlag Margraf, Weikersheim, 552p.

REISDORFF, C., ROHSIUS, C., CLARET DE SOUZA, A.D.G., GASPAROTTO, L., LIEBEREI, R. 2003: The potential of two cocoa related species to generate chocolate like aroma: Comparative study on the proteolytic activities and storage globulins in seeds of *Theobroma grandiflorum* (WILLD. ex SPRENG.) SCHUM. and *Theobroma bicolor* HUMB. BONPL. Journal of the Science of Food and Agriculture (submitted 12/2002).

RENN, O., 1994: A regional concept of qualitative growth and sustainability. Center of Technology Assessment, Stuttgart, Baden Württemberg.

RIBEIRO DE NAZARÉ, R.F., BARBOSA, W.C., VIEGAS, R.M.F., 1990: Processamento das sementes de Cupuaçu para a obtençao de cupulate. Boletim de Pesquisa No 108; EMBRAPA-CPATU, Belém, Brazil, 1-38 (1990).

RIBEIRO, M.N.G., VILA NOVA, N.A., 1979: Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. III. Evapotranspiração. Acta Amazonica 9(2), 305-309.

RODRIGUES, R.M., REIS, R.S., MORIKAWA, I.K., FALESI, I.C., DA SILVA, B.R.N., 1972: Levantamento detalhado dos solos do IPAAOC, Manaus. A flora da Amazônia. Cultura, CEJUP, Belém, Boletim Técnico 3, 63.

RUDLOFF, W., 1981: World Climates. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart, 632p.

SALATI, E.,VOSE, P.B., 1984: Amazon Basin: A System in Equilibrium. Science 225/4658, 129-138.

SANCHEZ, P.A., PALM, C.A., DAVEY, C.B., SZOTT, L.T., RUSSELL, C.E., 1985: Tree crops as soil improvers in the humid tropics? In: M.G.R. Cannell and J.E. Jackson (eds.): Attributes of Trees as Crop Plants. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, 327-358.

SANCHEZ, P.A., PALM, C.A., SMYTH, T.J., 1990: Approaches to mitigate tropical deforestation by sustainable soil management practices. In: H.W. Scharpenseel, M. Schomaker, Ayab, A. (eds.): Developments in Soil Science 20 – Soils on a warmer Earth, Elsevier, New York 1990, 211-220.

SCHAFF, B.E., SKOGLEY, E.O., 1982: Diffusion of potassium, calcium, and magnesium in bozeman silt loam as influenced by temperature and moisture. Soil Science Society of America Journal 46, 521-524.

SCHMIDT, P., 1996: Biomasseproduktion und Mineralelementversorgung ausgewählter tropischer Nutzpflanzen im Amazonasgebiet Brasiliens. Dissertation im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg , 304p.

SCHROTH, G., D'ANGELO, S.A., TEIXEIRA, W.G., HAAG, D., LIEBEREI, R., 2002: Conversion of secondary forest into agroforestry and monoculture plantations in Amazonia: consequences for biomass, litter and soil carbon stocks after 7 years. Forest Ecology and Management 163, 131-150.

SCHROTH, G., DA SILVA, L.F., WOLF, M.-A., TEIXEIRA, W.G., ZECH, W., 1999b: Distribution of throughfall and stemflow in multi-strata agroforestry, perennial monoculture, fallow and primary forest in central Amazonia, Brazil. Hydrological Processes 13, 1423-1436.

SCHROTH, G., ELIAS, M.E.A., MACÊDO, J.L.V., D'ANGELO, S.A., LIEBEREI, R., 2001b: Growth, yields and mineral nutrition of cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) in two multi-strata agroforestry systems on a ferralitic Amazonian upland soil at four fertilization levels. Journal of Applied Botany 75, 67-74.

SCHROTH, G., FERREIRA DA SILVA, L., SEIXAS, R., TEIXEIRA, W.G., MACÊDO, J.L.V., ZECH, W., 1999a: Subsoil accumulation of mineral nitrogen under polyculture and monoculture plantations, fallow and primary forest in a ferralitic Amazonian upland soil. Agriculture, Ecosystems & Environment 75, 109-120.

SCHROTH, G., LEHMANN, J., RODRIGUES, M.R.L., BARROS, E., MACÊDO, J.L.V., 2001a: Plant-soil interactions in multistrata agroforestry in the humid tropics. Agroforestry Systems 53, 85-102.

SCHROTH, G., SALAZAR, E., DA SILVA JR., J.P., 2001C: Soil nitrogen mineralization under tree crops and a legume cover crop in multi-strata agroforestry in central Amazonia: spatial and temporal patterns. Experimental Agriculture 37, 253-267.

SCHROTH, G., TEIXEIRA, W.G., SEIXAS, R., FERREIRA DA SILVA, L., SCHALLER, M., MACÊDO, J.L.V., ZECH, W., 2000: Effect of five tree crops and a cover crop in multi-strata agroforestry at two fertilization levels on soil fertility and soil solution chemistry in central Amazonia. Plant and Soil 221, 143-156.

SCOTT, G.A.J., 1987: Shifting cultivation where land is limited: Campa indian agriculture in the Gran Pajonal of Peru. In: C.F. Jordan (ed.): Amazonian Rain Forest: Ecosystem Disturbance and Recovery, Ecological Studies 60, Springer, New York, 1987, 35-45.

SHIFT-ENV23 Abschlußbericht 1997, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 105p.

SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1993, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 227p.

SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1994, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 85p.

SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1996, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 71p.

SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1997, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 65p.

SHIFT-ENV23 Jahresbericht 1998, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, 78p.

SIOLI, H., 1983: Amazonien - Grundlagen der Ökologie des größten tropischen Waldes. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart, 64p.

SKOLE, D.L., CHOMENTOWSKI, W.H., SALAS, W.A., NOBRE, A.D., 1994: Physical and Human Dimensions of Deforestation in Amazonia. BioScience 44/5, 314-322.

SMITH, N.J.H., SERRÃO, E.A.S., ALVIM, P.T., FALESI, I.C., 1995: Amazonia – Resiliency and Dynamism of the Land and Its People. United Nations University Press, New York, 253p.

SMITH, N.J.H., WILLIAMS, J.T., PLUCKNETT, D.L., TALBOT, J.P., 1992: Tropical Forests and their Crops. Cornell University Press, Ithaca, 548p.

SMYTH, T.J., CASSEL, D.K., 1995: Synthesis of long-term soil management research on ultisols and oxisols in the Amazon. In: R. Lal, & B.A. Stewart (eds.): Soil Management: Experimental Basis for Sustainability and Environmental Quality. Adv. Soil Sci., Boca Raton, Florida, 13-60.

STATSOFT, 1997. STATISTICA Handbuch in 5 Bänden, 5494p.

STATSOFT, 2001. STATISTICA für Windows [Software-System für Datenanalyse] Version 6.

STERNBERG, L.S.L., MOREIRA, M.Z., NEPSTAD, D.C., 2002: Uptake of water by lateral roots of small trees in an Amazonian Tropical Forest. Plant and Soil 238, 151-158.

SZARZYNSKI, J., ANHUF, D., 2001: Micrometeorological conditions and canopy energy exchanges of a neotropical rain forest (Surumoni-Crane Project, Venezuela). Plant Ecology 153, 231-239.

TAYLOR , L., 2002: Herbal Secrets of the Rainforest, 2nd edition. Sage Press, 360p.

TEIXEIRA, W.G., 2001: Land Use Effects on Soil Physical and Hydraulic Properties of a Clayey Ferralsol in the Central Amazon. Bayreuther Bodenkundliche Berichte, Band 72, 255p.

TEIXEIRA, W.G., SINCLAIR, F.L., HUWE, B., SCHROTH, G., 2003: Soil water. In: G. Schroth & F.L. Sinclair (eds.): Trees, Crops and Soil Fertility – Concepts and Research Methods. CAB International Publishing Wallingford, 209-234.

THORNTHWAITE, C.W., MATHER, J.R., 1955: The Water Balance. Publications in Climatology, Drexel Institute of Technology, Cenerton, New Jersey 8/1.

TRINDADE, A.V., FARIA, N.G., ALMEIDA, F.P. DE, 2000: Uso de esterco no desenvolvimento de mudas de mamoeiro colonizadas com fungos micorrízicos. Pesquisa Agropecuária Brasileira 35 (7), 1389-1395.

TRINDADE, A.V., SIQUEIRA, J.O., ALMEIDA, F.P. DE, 2001: Dependência micorrízica de variedades comerciais de mamoeiro. Pesquisa Agropecuária Brasileira 36 (12), 1485-1494.

UGUEN, K., SILVA, J.P., LEHMANN, J., 2002: Organic matter management in perennial crops in Amazonia. In: R. Lieberei, H. Bianchi, V. Boehm, C. Reisdorff (eds.): Neotropical Ecosystems – Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg, 2000. GKSS-Geesthacht, in press.

VENTURIERI, G.A., 1993: Cupuaçu: a Espécie, sua Cultura, Usos, e Processamento. Clube do cupu, Belém, 108p.

VENTURIERI, G.A., AGUIAR, J.P.L., 1988: Composiçao do chocolate caseiro de amêndoas de cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (WILLD ex SPRENG) SCHUM). Acta Amazonica 18, 3-8.

VIERA, S.V., 1992: Fitoterapia da Amazônia – manual das plantas medicinais. Editora Agronômica Ceres, 347p.

VOHLAND, K., SCHROTH, G., 1999: Distribution patterns of the litter macrofauna in agroforestry and monoculture plantations in central Amazonia as affected by plant species and management. Applied Soil Ecology 13, 57-68.

VON UEXKÜLL, H.R., 1986: Efficient Fertilizer Use in Acid Upland Soils of the Humid Tropics. (FAO Fertilizer and Plant Nutrition Bulletin 10), Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 59pp.

VON WILLERT, D.J., MATYSSEK, R., HERPPICH, W., 1995: Experimentelle Pflanzenökologie – Grundlagen und Anwendung. Thieme, Stuttgart, New York, 344p.

VOß, K., FELDMANN, F., GASPAROTTO, L., LIEBEREI, R., 1998: Root development of tropical useful plants in the early state of plantation on degraded sites in Amazonia. In: R. Lieberei, K. Voß, H. Bianchi (eds.): Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19,1998. BMBF, GKSS, 351-358.

WAGNER S. CORREIA, F., 1998: Informativo agrometeorológico - ano: 1996 e 1997. In: Rekultivierung degradierter, brachliegender Monokulturflächen in ausgewogene Mischkulturflächen unter besonderer Berücksichtigung bodenbiologischer Faktoren - Jahresbericht 1997, EMBRAPA-CPAA, Manaus - Institut für Angewandte Botanik, Hamburg, 58-65.

WBGU, 2000: Welt im Wandel: Erhaltung und nachhaltige Nutzung der Biosphäre. Jahresgutachten 1999 Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (WBGU), Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 482 p.

WHITMORE, T.C., PRANCE, G.T., 1987: Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Oxford University Press, New York, 226p.

WOLF, M.-A., 1997: Accumulation of biomass and nutrients in the aboveground organs of four local tree species in monoculture and polyculture systems in central Amazônia – an allometric study on *Bertholletia excelsa*, *Bactris gasipaes*, *Theobroma grandiflorum*, and *Bixa orellana*. Diplomarbeit, Institut für Geographie und Geoökologie der Technischen Universität Braunschweig und Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie der Universität Bayreuth, 299p.

WOOD, C.H., CARVALHO, J.A.M., 1988: The demography of inequality in Brazil. Cambridge, University Press.

WRIGLEY, G., 1982: Tropical Agriculture – The Development of Production. ELBS London, 496p.

ZOBEL, R. W., 1992: Soil environment constraints to root growth. In: J.L. Hatfield and B.A. Stewart (eds.): Advances in Soil Science Vol. 19. Springer-Verlag, New York, 27–51.

Eidesstattliche Versicherung

Hiermit versichere ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt habe, dass ich die wörtlich oder inhaltlich aus anderen Quellen übernommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe und dass ich keine anderen als die namentlich aufgeführten Hilfen verwendet habe.

Hamburg, 05.05.2003

Christoph Reisdorff

Wissenschaftlicher Werdegang

Personalien

Name	Christoph Reisdorff
Geburtsdatum und -ort	1965, Troisdorf
Staatsangehörigkeit	deutsch

Mai 1985	Allgemeine Hochschulreife (Antoniuskolleg Neunkirchen)
Okt. 1987 – Sep. 1993	Hochschulstudium der Biologie in Bonn und Hamburg
bis Sep. 1990	Grundstudium, Vordiplom und 1. Abschnitt des Hauptstudiums an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn
Okt. 1990	Regulärer Studienortwechsel an die Universität Hamburg zum Studium der "Angewandten Botanik"; Studienschwerpunkte: Pflanzenphysiologie, Zell- und Molekularbiologie der Pflanzen, Phytopathologie
	Parallel zum Studium Tätigkeiten als Tutor und studentische Hilfskraft
ab Okt. 1992	Diplomarbeit am Institut für Angewandte Botanik mit dem Thema: "Parameter der Fruchtreife am Beispiel der Mango (*Mangifera indica* L.)" bei Priv. Doz. Dr. G. Dreyling
Sep. 1993	Diplom, Gesamtbewertung "sehr gut"
Apr. 1994 – Dez. 1999	Wissenschaftlicher Mitarbeiter der Universität Hamburg in Drittmittel-Projekten
ab Apr. 1994	Mitarbeiter der Koordination des EU-Projektes *"Interdisciplinary Research on the Conservation and Sustainable Use of the Amazonian Rain Forest and Its Information Requirements"*
ab Sep. 1996	Mitarbeiter der Koordination des deutsch–brasilianischen SHIFT–Programmes (*Studies on Human Impacts on Forests and Floodplains in the Tropics*)
ab Jan. 1997	Verantwortlicher Wissenschaftler für das Teilprojekt "*Genetische Diversität – Cupuaçu"* im Rahmen des SHIFT–Projektes *"Recultivation of Degraded Areas Into Polyculture Areas"*
	Beginn der Forschungsarbeiten an experimentellen Agroforstsystemen des SHIFT-Projektes bei Manaus, Brasilien. Thematische Schwerpunkte: - Ökologische Stabilität von Nutzungssystemen unter ökophysiologischen und mikroklimatischen Gesichtspunkten - Nutzungspotenzial kakaoverwandter Arten
seit Apr. 2000	Wissenschaftlicher Mitarbeiter in Forschung und Lehre des Institutes für Angewandte Botanik der Universität Hamburg
	Forschung: Ökologische Profile von Nutz- und Servicepflanzen
	Lehre: Nutzpflanzenbiologie; Produktions- und Ökophysiologie; biochemische Ökologie; Ökologie der feuchten Tropen

Hamburg, 05.05.2003