universität wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Funktionelle Eigenschaften von Holz und deren Bedeutung für die Ökologie tropischer Baumarten in Costa Rica“

verfasst von / submitted by

Felix Kreinecker

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2016 / Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt / degree programme code as it appears on the student record sheet:	A 190 445 333
Studienrichtung lt. Studienblatt / degree programme as it appears on the student record sheet:	Lehramtstudium UniStG UF BIologie und Umweltkunde UniStG UF Deutsch UniStG
Betreut von / Supervisor:	Univ.Prof. Mag.rer.nat. Dr.rer.nat. Peter Hietz

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis 1

Danksagung 4

Eidesstattliche Erklärung 5

1 Einleitung 6

1.1 Allgemein 6

1.2 Holz als Kohlenstoffspeicher 6

1.3 COBIGA - *Corredor Biológico La Gamba* und die *Finca Amable* 7

1.4 Allgemeine Beschreibung von Holz 9

1.4.1 Funktionen von Holz 10

1.4.2 Das Kambium bildet Holz 11

1.4.3 Sekundäres Xylem bei Angiospermen 12

1.5 Hydraulische Leitfähigkeit 14

1.6 Holzdichte 16

1.6.1 Verschiedene Definitionen 17

1.6.2 Spezifisches Gewicht von Holz 18

1.7 Umwelteinflüsse beeinflussen die Holzstruktur 18

1.8 Funktionelle Eigenschaften 21

1.8.1 Die Dichte des Holzes beeinflusst die Funktion 21

1.8.2 Wasserleitung 23

1.8.3 Wachstumsrate 25

1.9 Fragestellung 26

2 Materialien und Methoden 27
2.1 Untersuchungsgebiet 27
2.2 Ermittlung der Holzdichten 27
2.2.1 Astholz 27
2.2.2 Stammholz 29
2.3 Analyse der Tracheen 31
2.4 Zuwachsdaten 32
2.5 Weitere Berechnungen und Datenanalyse/Statistik 32
2.6 Abkürzungsverzeichnis 33
3 Ergebnisse 34
3.1 Deskriptive Statistik 34
3.1.1 Stämme 34
3.1.2 Äste 34
3.1.3 Zuwachsrate des Brusthöhendurchmessers 35
3.1.4. Zuwachsrate der Baumhöhe 36
3.1.5 Weitere Parameter 36
3.2 Regressionsanalysen 39
3.2.1 Holzdichte 39
3.2.2 Weitere Parameter 41
3.3 Tracheendurchmesser und der Abstand zum Mark 45
4 Diskussion 48
4.1 Methode 48
4.2 Holzdichte 48

4.2.1 Die Daten der Global wood density database 49
4.2.2 Die Astholzdichte ist stark mit der Stammholzdichte korreliert 49
4.2.3 Variation der Holzdichten 50
4.2.4 Die Holzdichte korreliert negativ mit dem Volumszuwachs 51
4.2.5 Nicht nur die Holzdichte ist ausschlaggebend 52
4.3 Trade-off zwischen mechanischer Sicherheit und hydraulischer Effizienz? 52
4.3.1 Leiten mehr Tracheen auch wirklich mehr Wasser? 53
4.3.2 Warum die Trachheengröße die Holzdichte beeinflusst 53
4.4 Weitere Überlegungen 55
4.4.1 Warum folgen nicht alle Bäume der Strategie von Pionierarten? 55
4.4.2 Radiale Variation der Holzdichte 56
4.5 Conclusio 57
5 Literaturverzeichnis 59
6 Appendix 65
6.1 Zusammenfassung 65
6.2 Abstract 67

Danksagung

Zunächst möchte ich mich bei Peter Hietz bedanken, der mich während der langen Entstehungsphase dieser Diplomarbeit kontinuierlich und sehr gewissenhaft betreute und Emails sowie Anrufe unabhängig von Sonn- und Feiertagen oder Uhrzeiten stets sehr unmittelbar beantwortete. Mein besonderer Dank gilt auch Mag. Susanne Scheffknecht, die mich vor allem in technischen Belangen immer wieder sehr gut unterstützte.

Außerdem möchte ich meiner Familie und vor allem Stephanie Heidenhofer meinen Dank aussprechen, weil sie mich auch in Zeiten, welche nicht gerade von großer Motivation dominiert waren, immer wieder ermutigt haben und auf diese Weise ebenfalls einen wichtigen Beitrag zur Fertigstellung vorliegender Arbeit leisteten.

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht.

Die Arbeit wurde bisher in gleicher oder ähnlicher Form keiner anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch noch nicht veröffentlicht.

Wien, am 14.06.2016 ……..

Felix Kreinecker

1 Einleitung

1.1 Allgemein

Das Vorkommen und die Verbreitung von Wäldern beeinflussen das globale Ökosystem im Hinblick auf Artenvielfalt, Klimaregulation, Kohlenstoffspeicher und Wasserverfügbarkeit sehr stark. Der Rückgang dieser wichtigen Ökosysteme wurde für den Zeitraum von 2000-2012 anhand von Satellitenbildanalysen auf 2,3 Mio. km^2 geschätzt, wobei der Zuwachs nur mit 0,8 Mio. km^2 beziffert werden konnte (Hansen et al., 2013). Der tropische Regenwald zeigte in dieser Studie mit einem Anteil von 32 % am Gesamtrückgang des globalen Waldbestandes den höchsten Verlust von Waldflächen aller gemessenen Ökozonen.

Schätzungen zufolge war beispielsweise die Landesfläche von Costa Rica ursprünglich zu 96 – 99% von Regenwald bedeckt (Leopold et al., 2001). In den Jahrzehnten um 1990 wurden etwa 46% des Landes vor allem für Weideflächen und intensive Landwirtschaft gerodet (Bryant et al., 1997). Auch wenn Leopold et al., (2001) für Costa Rica eine Entwaldungsrate von 3,1% pro Jahr publizieren, berichten aktuellere Studien von einer Zunahme der Waldfläche Costa Ricas in gegenwärtigerem Zeitraum (1986 - 2005) um 7,4% (Calvo-Alvarado et al., 2009). Diese Entwicklung ist zum Teil auf Wiederbewaldungsmaßnahmen der Regierung und einzelne Projekte zurückzuführen (Watson et al., 1998), wobei solche Aufforstungsbestrebungen neben einem ökonomischen Anreiz vor allem einen ökologisch hoch relevanten Stellenwert aufweisen.

1.2 Holz als Kohlenstoffspeicher

90 % der weltweit vorkommenden, lebenden Biomasse ist in Pflanzen fixiert (Chave et al., 2009) und der in lignifizierten Zellen von lebendem sowie totem Holz gespeicherte Kohlenstoff stellt eine entscheidende Komponente im terrestrischen Kohlenstoffzyklus dar (Denman et al., 2007). Studien im tropischen Regenwald der Amazonasregion ergaben, dass Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser von ≥ 10 cm 80 % der oberirdischen Biomasse ausmachen (Nascimento, Laurance, 2002) und somit eine der wichtigsten Kohlenstoffquellen in diesem Habitat darstellen. Ein heranwachsender Wald bindet

atmosphärischen Kohlenstoff, leistet daher einen Beitrag zur Kompensation des globalen CO_2-Ausstoßes und wirkt auf diese Weise klimaregulierend. Diese wichtige Dienstleistung solcher Ökosysteme kann zwar durch Wiederbewaldung aktiv für die Kompensation von CO_2-Emissionen eingesetzt werden, vielfach entsteht jedoch durch intensive Rodung und darauffolgender Nutzung ehemaliger Waldflächen, Insektenbefall, Feuer oder Pathogene eine weitläufigige Reduktion bewaldeter Areale, was zu einem global signifikantem Ausstoß von Treibhausgasen in die Atmosphäre führt (Denman et al., 2007; Kurz et al., 2008). Pan et al. (2011) publizieren in einer aktuellen Studie, dass im Zeitraum von 1990-2007 Emissionen von 2,9 ± 0,5 Gigatonnen (Gt) Kohlentstoff pro Jahr auf tropische Abholzungen zurückzuführen waren. Eine Kompensation wurde nur teilweise gewährleistet, wenn 1,2 ± 0,4 Gt C $Jahr^{-1}$ von intakten tropischen Wäldern und 1,6 ± 0,5 Gt C $Jahr^{-1}$ von nachwachsenden tropischen Wäldern zum Zeitpunkt der Studie gebunden wurden (Pan, et al., 2011). Der globale CO_2-Ausstoß aufgrund von Landnutzung wird Berechnungen des *Global Carbon Projekts* (Le Quéré et al., 2015) zufolge zwischen 2005 und 2014 auf 3,3 ± 1,8 Gt pro Jahr geschätzt. Ein stetiger Rückgang der CO_2-Emissionen durch Landnutzung seit 1950 lässt sich in diesem Bericht genauso nachlesen, wie ein leichter Anstieg der terrestrischen CO_2-Senken. Die Landnutzung und ihre Folgen machen aktuell jedoch nur 9% der anthropogenen CO_2-Emissionsquellen weltweit aus (Le Quéré et al., 2015).

Aus dem Bestreben dem CO_2-Ausstoß entgegenzuwirken und einen biologischen Korridor zwischen Tiefland- und Hochlandregenwald (erneut) zu etablieren (Weissenhofer et al., 2012), arbeitet der Verein *Regenwald der Österreicher* gemeinsam mit der wissenschaftlichen Unterstützung der Universität Wien und der Universität für Bodenkultur seit dem Jahr 2007 an dem Projekt *Corredor Biológico La Gamba (COBIGA).*

1.3 COBIGA - *Corredor Biológico La Gamba* und die *Finca Amable*

Vor allem die Ausbreitung landwirtschaftlich intensiv genutzter Flächen, welche in der Golfo Dulce Region (Costa Rica) durch Palmölplantagen oder Viehhaltung sehr stark vorangetrieben wird und das regelmäßige Schlägern bestimmter Baumarten, führten zur Verinselung einzelner naturbelassener Areale (Weissenhofer et al., 2012). Ein genetischer Austausch, insbesondere zwischen Individuen seltener Arten, ist durch eine solche

Fragmentierung der Naturflächen wenn nicht unterbunden dann zumindest erschwert. Im Rahmen des Projekts *COBIGA* sollen Flächen unter Schutz gestellt und wiederbewaldet werden, um einerseits einen möglichst naturnahen Raum für die ungehinderte Ausbreitung von Tieren und Pflanzen zu schaffen und so die dort heimische Artenvielfalt zu erhalten und andererseits, wie schon erwähnt, Kohlenstoff zu binden und damit CO_2-Emissionen zu kompensieren. Eine dieser ehemalig intensiv genutzten Weideflächen ist ein 14 ha umfassendes Areal in La Gamba, namens *Finca Amable* (Abb. 1).

Abb. 1 *Finca Amable* – Die Entwicklung der Wiederbewaldung einer ehemaligen Weidefläche über 4 Jahre (Fotos: P. Hietz)

In Versuchsplots wurde dort im Jahr 2012 eine Vielzahl an Baumarten gepflanzt, die in drei funktionale Gruppen eingeteilt wurden: 1) Arten mit hoher Holzdichte ($\rho > 0{,}5$ g/cm^3); 2) Arten mit niedriger Holzdichte ($\rho < 0{,}5$ g/cm^3); 3) Leguminosen und innerhalb der Versuchsflächen nach einem bestimmten Muster kombiniert wurden. So entstanden Plots mit jeweils 8 unterschiedlichen Kombinationen der 3 funktionalen Gruppen (Kleinschmidt, 2013).

Über die rein ökologische Bedeutung dieser Wiederbewaldung hinaus, soll daher die Bepflanzung der *Finca Amable* auch als langfristig angelegter Versuchsansatz verstanden werden, der die Bedeutung der funktionellen Diversität für das Wachstum und die Entwicklung eines Jungwaldes untersucht. Durch Zuwachsmessungen der einzelnen Bäume, Analysen der Blatt- und Holzanatomie sowie der Quantifizierung des Herbivoriebefalls wird beispielsweise versucht einige Aspekte der hoch komplexen

Wechselwirkungen, welche die Entwicklung von Bäumen hemmen bzw. fördern könnten, besser zu verstehen.

Die nähere Betrachtung funktioneller Eigenschaften ist eine Methode, die gerne angewendet wird, um bessere Kenntnis zu ökologischen und evolutionären Vorgängen, Prozessen und Strategien von Pflanzen zu gewinnen (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Dabei werden bestimmte Eigenschaften von Pflanzen gemessen und versucht Zusammenhänge unterschiedlicher Parameter zu finden. Eine wichtige Funktion von Holz ist beispielsweise die mechanische Festigkeit, die über den Parameter der Holzdichte beschrieben werden kann. Denn die Dichte von Holz ist jeweils stark positiv mit der Elastizität, der Widerstandsfähigkeit gegen Splittern sowie mit Resistenzen anderen Belastungen gegenüber korreliert (Chave et al., 2009). Die funktionellen Eigenschaften von Blättern wurden schon einigermaßen umfangreich beforscht, weniger wissenschaftliche Erkenntnisse liegen für die funktionellen Eigenschaften von Holz vor (Wright et al., 2005; Chave et al., 2009).

1.4 Allgemeine Beschreibung von Holz

Holz tritt in verschiedensten Ausprägungen, Verwendungen und Funktionen auf. Die Verwendung dieses Rohstoffs als erneuerbarer Energieträger, der Gebrauch für Konstruktionszwecke, die Verarbeitung in der Papierproduktion bis hin zur Medikamentenproduktion sollen nur wenige Belege dafür darstellen, wie unentbehrlich Holz für den Menschen ist. Die jährliche Nachfrage nach Holz liegt weltweit bei etwa 10^9 Tonnen, was ungefähr jener Menge an global gebrauchten Stahl entspricht (Kettunen, 2006).

Holz ist aber nicht nur für den Menschen von unverzichtbarer Relevanz, sondern nimmt ebenso eine wichtige Rolle im Ökosystem Erde ein. Über die zuvor schon angesprochene Funktion als Speicher von Kohlenstoff und somit wichtiger Klimaregulator hinaus, fungieren der Stamm und die Äste beispielsweise als Träger der sauerstoffproduzierenden Blätter. Das Wachstum, das Alter und die Höhe der verholzten Bestandteile des Baumes bestimmen die Beschaffenheit der Krone, wodurch unterschiedliche Schattierung und Differenzierung auch in der dritten Dimension hervorgebracht und somit ein Stockwerk verschiedenster neuer Habitate errichtet wird (Westoby, Wright, 2006). Dieses kann

einerseits jeweils von bestimmten Organismen besiedelt werden, andererseits ist in dieser stockwerkartigen Erweiterung in die Höhe auch räumlich mehr Platz für die Blätter selbst, die dadurch, teilweise hochspezialisiert (z.B. Schattenblätter, Sonnenblätter), in größerer Anzahl vorkommen können. Durch einen quantitativen Zuwachs von Blättern, erhöht sich auch die absolute O_2-Produktion. Und Sauerstoff stellt wiederum eine grundlegende Verbindung für alle heterotrophen Lebewesen dar. Totholz, also abgestorbene Stämme und Äste, bildet ebenfalls einen sehr wichtigen Lebensraum für viele Lebewesen. In weiterer folge wird es zu Humus umgesetzt, dem wiederum eine große Bedeutung in der Nährstoff-, Kohlenstoff-, und Wasserspeicherung zukommt (Westoby, Wright, 2006).

Holz ist aber nicht nur ein kulturhistorisches, überlebenswichtiges und für den Menschen sowie für das Ökosystem eine unentbehrliche Komponente, sondern erfüllt auch für die Pflanze selbst vor allem drei essentielle Funktionen.

1.4.1 Funktionen von Holz

1) **mechanische Festigkeit**: der Stamm muss seinem Eigengewicht und dem der Krone standhalten (Rowe & Speck, 2005). Alte Bäume zählen zu den größten Landlebewesen unseres Planeten und erreichen mit einer Höhe von weit über 100 m eine stattliche Größe. Dabei muss die verholzte Sprossachse oft nicht nur einem Kronengewicht von über einer Tonne standhalten, sondern dieser Last auch bei starken Winden und enormen Hebelkräften trotzen (Strasburger et al., 2014). Die biomechanische Beschaffenheit hat nicht nur über die Widerstandsfähigkeit gegenüber Winden und anderen mechanischen Belastungen einen Einfluss auf den Selektionsprozess zwischen verschiedenen in einem Habitat vorkommenden Pflanzen, sondern ein widerstandsfähiger Stamm befähigt einen Baum beispielsweise auch seine Blätter möglichst über jene seiner Nachbarn zu heben und dadurch eine höhere Sonneneinstrahlungsrate zu absorbieren (Falster, Westoby, 2005).

2) **Speicher:** vor allem von Nährstoffen, Wasser, Kohlenhydraten und Fetten, aber auch für chemische Sekundärstoffe, die der Verteidigung oder Kommunikation dienen können (Harmon et al.,1986; Kozlowski,1992).

3) **Verbindungs- und Transportsystem:** für Wasser, Nährstoffe und gelegentlich auch Assimilate zwischen dem Boden der Pflanze und den Blättern (Tyree, Zimmermann, 2002; Sperry et al., 2008). Der Stamm verbindet Wurzeln und Blätter miteinander und gewährleistet den Transport wichtiger Substanzen über ein teilweise sehr langes und viel

verzweigtes Röhrensystem, das bei großen Bäumen oft einen Höhenunterschied von mehr als 100 m überwinden muss (Gartner, 1995).

In der Botanik ist mit dem Begriff Holz das vom Kambium hervorgebrachte sekundäre Xylem gemeint (Raven et al., 2006). Für ein näheres Verständnis der oben genannten Funktionen und der besseren Zuordnung einzelner Aufgaben zu bestimmten anatomischen Strukturen, sollen die folgenden Kapitel die Entwicklung und funktionelle Differenzierung gewisser Zellen im sekundären Spross etwas näher beleuchten.

1.4.2 Das Kambium bildet Holz

Neben einigen monokotylen Palmen, die ihre endgültige Große durch primäres Dickenwachstum erreichen, ist das sekundäre Dickenwachstum wohl die häufigere Wuchsform mehrjähriger, verholzender Pflanzen. Gymnospermen, holzige eudicotyle Pflanzen sowie verholzte Magnoliiden weisen ein etwas anderes sekundäres Dickenwachstum von Wurzel und Spross auf als die meisten Monokotyledonen (Raven et al., 2006). Durch die Aktivität der Lateralmeristeme – für die Bildung des Holzanteils das Kambium – erfolgt eine radiales Wachstum (Nabors, 2007). Das Sprosskambium bildet bei weiterer Entwicklung eine Stammzellschicht (Kambiuminitialen), die sich aus dem Prokambium des Sprossvegetationskegels ableitet. Durch perikline Teilung entstehen in einem sekundären Spross radiale Zellreihen, die nach innen hin das Holz, also histologisch betrachtet das sekundäre Xylem sowie Holz- und Markstrahlen bilden und sich nach außen hin zum sekundären Phloem entwickeln (Strasburger et al., 2014). In gemäßigten Breiten zeigt das Kambium eine von den Jahreszeiten abhängige Aktivität. So ruht es beispielsweise während des Winters und nimmt seine Teilungstätigkeit erst wieder im Frühling auf. Dadurch ergibt sich die typische Anordnung der Jahresringe. Der limitierende Faktor für die kambiale Aktivität in temperaten Regionen ist die Temperatur, welche in tropischen Gebiten recht konstant ist (Worbes, 2002). Daher unterliegt vor allem in immerfeuchten tropischen Gebieten die kambiale Teilungsfähigkeit häufig einer ganzjährigen Kontinuität und eine Bildung von Jahresringen bleibt daher oft aus (Raven et al., 2006). Die kambiale Aktivität ist in den Tropen vielmehr beeinflusst von kurzen Trockenperioden sowie auch von lang andauernden Überschwemmungen (die Auswirkung der Photoperioden auf die Bildung von Zuwachsringen ist fragwürdig) (Worbes, 2002). Über solche Einflüsse kann auch in tropsichen Gebieten periodisches Wachstum

stattfinden. Diese Periodizität wird dann oft in Form von Zuwachsringen in der Anatomie der Hölzer sichtbar .

Durch die Teilungsaktivität des Kambiums findet jedenfalls ein Zuwachs des Holzkörpers vor allem in radialer Richtung statt.

1.4.3 Sekundäres Xylem bei Angiospermen

Wie weiter oben schon angesprochen erfüllt der Holzkörper vor allem die Funktion eines Festigungs-, Hydro- und Speichersystems der Pflanze. Das sekundäre Xylem von Angiospermen (vgl. Abb. 2) ist im Vergleich zu dem der Gymnospermen etwas komplexer gebaut, da vor allem die Anzahl von Zelltypen im axialen System größer ist und die Aufgabe der Wasserleitung und Festigung großteils auf differenzierte Zellen aufgeteilt wird (Carlquist, 2001).

Lange, spitz zulaufende **Tracheiden**, die als tote Röhrenzellen, deren Zellwand relativ dick und lignifiziert ist, charakterisiert werden können, bilden das dominante Strukturelement der Nadelbäume, erfüllen bei der Wasserleitung von Angiospermen jedoch eine eher untergeordnetet Rolle (Raven et al., 2006).

Holzfasern sind ebenfalls zugespitzte Zellen, die nicht nur in Form sondern auch in Größe den Tracheiden gleichen. Sie sind normalerweise auch tot, besitzen jedoch keine Tüpfel und erfüllen nur eine Festigungsfunktion. Es finden sich Zwischenformen von Faser- und Parenchymzellen, die sich **Faserparenchym** nennen und als lebende Zellen über ihre Aufgabe als Festigungselement hinaus auch dem Speichersystem angehören. Zwischen Holzfasern und Tracheiden existiert ebenfalls eine Übergangsform, die **Fasertracheiden**, die Stützfunktion ebenso wie Wasserleitungsfunktion übernehmen können.

Holzparenchymzellen sind meistnes nicht lignifizierte, lebende Zellen, die hauptsächlich der Speicherung von Stärke und Ölen dienen. Sie spielen überdies eine wichtige Rolle bei der Beseitigung von Luftembolien in den Gefäßen und besitzen die Fähigkeit den aktiven Transport von organischen Nährstoffen zu unterstützen. (vgl. Strasburger et al., 2014)**.** Als radiale Zellreihen angeordnet werden sie **Holzstrahlen** (vgl. Abb. 2) genannt.

Tracheen sind lignifizierte, tote Röhrenzellen, die sich optisch in ihrer Lumengröße von den engeren Tracheiden unterscheiden (Abb. 2). Außerdem bestehen sie aus mehreren Tracheenzellen, deren Zellewände in axialer Richtung porös (=Perforationsplatten Abb. 2)

oder vollständig aufgelöst sind. Auf diese Weise bilden sie ein langes Gefäßsystem. Innerhalb der Angiospermen treten diese Gefäße abhängig von vielen Faktoren in ganz unterschiedlicher Ausprägung und Dichte auf (Sperry et al., 2008). Tracheen varrieren in ihrer Länge beispielsweise von wenigen Millimetern bis hin zu mehreren Metern, können Durchmesser von weniger als 20 bis weit über 500 µm aufweisen (Olson, Rosell, 2013) und der prozentuale Anteil der Gefäße pro mm^2 Stammquerschnitt reicht von 4 % bis 60 % (Chave et al., 2009). Da die Tracheen nicht perfekt vertikal wachsen, nähern sie sich einander immer wieder an und in den Kontaktzonen treten sie über Hoftüpfel in Verbindung miteinander (Kettunen, 2006), wodurch ein funktionelles Gefäßnetz entsteht, das vor allem der Wasserleitung und als Nebeneffekt auch ein wenig der Festigung dient (Strasburger et al., 2014). Überdies werden Tracheen oft von **paratrachealem Parenchym** umgeben, das über Tüpfelverbindungen ein offenes System mit den Gefäßgliedern bildet und Zucker sowie andere Stoffe aktiv in die Tracheen abgeben kann. (vgl. Strasburger et al., 2014)

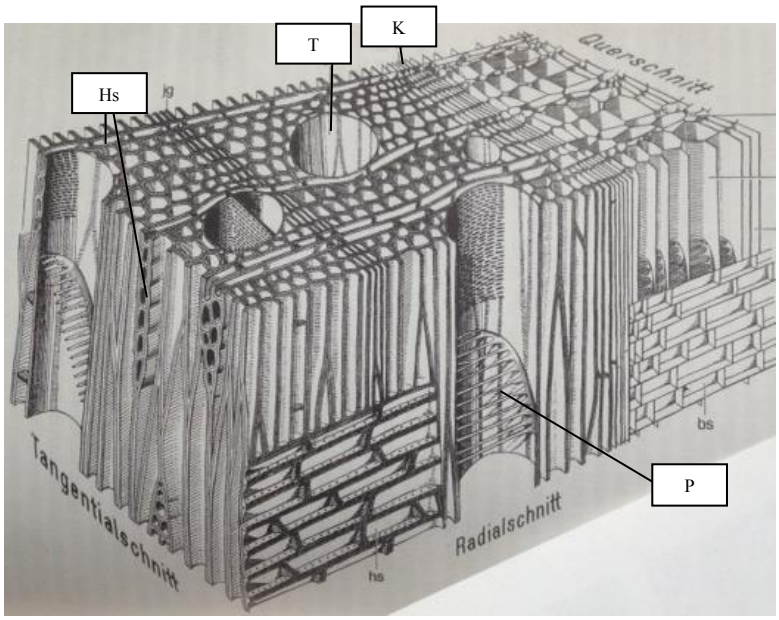


Abb. 2 Blockschema eines Angiospermenholzes im Kambialbereich (*Betula alba*). Hs = Holzstrahl; jg = Jahresgrenze; K = Kambium; P = Perforationsplatte; T = Trachee (Nultsch, 2001)

Tracheen stellen den wichtigsten Zelltyp für die Wasserleitung innerhalb des Stammes von Angiospermen dar (Zanne, Falster, 2010). Durch Öffnung der Stomata an der Oberfläche der Blätter und der daraus resultierenden Verdunstung entsteht ein negatives Druckpotential innerhalb des Tracheensystems, das durch das Ansaugen von Wasser ausgeglichen wird (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Eine Variation der Gefäßlänge und vor allem des Gefäßdurchmesser haben jeweils starken Einfluss auf die Funktion und Effizienz der Wasserleitung. Die Flüssigkeitstransportkapazität bzw. -speicherung eines Baumes generell (Choat et al., 2008) sowie dessen Fähigkeit mit Funktionsstörungen in diesem System (z.B. Embolien) umzugehen (Zanne et al., 2006) ist primär von der Beschaffenheit und Verteilung der Tracheen abhängig. Es wird schon lange vermutet, dass Gefäße mit großem Lumen theoretisch die effizienteste Wasserleitung ermöglichen (Baas et al., 1983).

1.5 Hydraulische Leitfähigkeit

Der potentielle Wasserfluss kann für Tracheen in Stämmen berechnet werden und basiert auf dem Darcy-Gesetz. Das besagt, dass die Volumsdurchflussrate ($\Delta V / \Delta t$), also das geflossene Volumen / Zeit als Funktion der hydraulischen Leitfähigkeit (K) und dem Druckunterschied zwischen den beiden Enden der Wassersäule (ΔP) verstanden werden kann (Sperry, 1995).

$$\Delta V / \Delta t = K \, \Delta P$$

Das Gesetz von Hagen-Poiseuille beschreibt den theoretischen Wert der hydraulischen Leitfähigkeit (K) einer homogenen Newton`schen Flüssigkeit durch ein Kanalsystem in Abhängigkeit der dynamischen Viskosität (μ) und der Dichte (ρ) des Fluids sowie der Länge (H) und des Durchmessers (d) eines Rohres (Tyree, Zimmermann, 2002).

$$K = \frac{\pi \rho}{128 \mu} \frac{d^4}{H}$$

Die hydraulische Leitfähigkeit wird gewöhnlich in $mm^2/kPa/s$ oder eqivalent 10^{-3} $m^2/MPa/s$ angegeben. Messungen der hydraulischen Leitfähigkeit ist, zumindest bei Tracheen mit einfach perforierten Endplatten, mit den Hagen-Poiseuille-Berechnungen sehr gut korreliert (Sperry et al., 2005).

Daraus lässt sich ableiten, dass die Effizienz der Leitfähigkeit theoretisch mit der 4. Potenz des Durchmessers einer Trachee zunimmt. Dennoch muss festgehalten werden, dass mit einer Erhöhung des Gefäßdurchmessers gleichzeitig auch die Sicherheit des Wasserflusses abnimmt (Chave et al., 2009). Vor allem durch Frost oder auch bei Trockenheit können Embolien schneller zum Abreißen der Wassersäule führen, wenn das Gefäßsystem hauptsächlich weitlumige Tracheen aufweist (Sperry, 1995; Baas et al., 2004). Das steigende Risiko für Embolien bei größerem Gefäßdurchmesser fließt in die oben angeführte Formel beispielsweise nicht ein, kann aber in bestimmten Gebieten ein wichtiges Kriterium darstellen. Das Risiko für Kavitation innerhalb des Holzes korreliert positiv mit steigender Baumhöhe (Domec et al., 2008). Dementsprechend ist die Effizienz der hydraulischen Leitfähigkeit durch die Länge des Fließweges limitiert, da sich mit längeren Tracheen und somit steigender Höhe der Wassersäule ein größeres Schwerkraftpotential einstellt (McDowell et al., 2002; Sperry et al.,2006). Überdies hemmt das Reibungspotential dabei ebenso die Effizienz der hydraulischen Leitfähigkeit (Becker et al., 2000).

Die Berechnung der hydraulischen Leitfähigkeit ist eine theoretische Herangehensweise, die meistens etwas höhere Werte liefert als die gemessene hydraulische Leitfähigkeit, weil dabei vor allem der Widerstand des Wasserflusses durch die Zellwände nicht berücksichtigt wird. Der Einfluss der Zellwände erweist sich aber als relativ konstant (56% (± 2%) zum Gesamtströmungwiderstand des Hydrosystems (Sperry er al., 2006)), so dass die theoretische hydraulische Leitfähikgeit dennoch eine brauchbare Größe für die wirkliche hydraulische Leitfähigkeit darstellt und als solche eine gute Basis für ein Verständnis des Hydrosystems in Stämmen bildet.

Da es vielfach aufwendig ist, Tracheenlängen zu messen, wird statt der hydraulischen Leitfähigkeit oft die potentielle hydraulische Leitfähigkeit (Kp) berechnet, die statt der Länge der Tracheen (*H*), mit der Gefäßdichte (VD) operiert (Sperry et al., 2002; Sterck et al., 2006; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

$$K_p = (\pi \rho_w / 128\ \mu) \text{ x VD x } Dh^4$$

ρ_w ist dabei die Dichte von Wasser bei 20°C (998,2 kg m^{-3} bei 20°C), μ ist die Viskosität von Wasser bei 20°C (1,002 x 10^{-3} Pa s bei 20°C), VD die Gefäßdichte (Anzahl der Tracheen pro mm^2) und *Dh* ist der hydraulisch gewichtete Gefäßdurchmesser (in m) (Sterck et al., 2006).

Neben der sehr wichtigen Funktion der Wasserleitung kommt dem Holz unter anderem die Aufgabe der mechanischen Festigkeit zu. Wie schon zuvor erwähnt ist ein wichtiger Parameter um diese Funktion zu beschreiben die Holzdichte (Chave et al., 2009).

1.6 Holzdichte

Die Dichte ist ganz allgemein definiert als der Quotient aus der Masse (m) eines Körpers und seinem Volumen (V), $\rho = m/V$ *(kg* m^{-3}*).* Die Masse eines Holzes ist hauptsächlich durch den Volumsanteil der Zellwände determiniert, deren Dichte auch bei verschiedenen Arten mehr oder weniger konstant bleibt (Kettunen, 2006). Grundsätzlich weisen also Hölzer mit dickeren Zellwänden (vor allem der Faserzellen) und kleinerer Lumenfläche eine höhere Dichte auf (Poorter et al., 2010). Zusätzlich beeinflusst der Wassergehalt innerhalb der Lumina als auch in den Zellwänden die Masse. Wie mit diesen Umständen in veschiedenen Forschungsdisziplinen umgegangen wird, beleuchtet das nächste Kapitel näher.

Das Volumen ist zwar abhängig von der Beschaffenheit der Zellwände, wie erwähnt ist aber deren Dichte relativ konstant zwischen verschiedenen Arten. Vor allem die Größe der Lumina, der Wasser- und Gasgehalt haben Einfluss auf das Volumen (Kettunen, 2006; Schüller et al., 2013). Beeinflusst vom Feuchtigkeitsgehalt kann das Volumen eines Holzes um 4 % - 20 % während des Trocknungsprozesse schrumpfen (Williamson, Wiemann, 2010). Verschiedene Methoden das Volumen zu ermitteln ergeben auch unterschiedliche Ergebnisse. Volumsmessungen von Holzproben, die mit einem Zuwachsbohrer gewonnen wurden, wiesen bei Schüller et al. (2013) mit dem Archimedes-Prinzip signifikant höhere Werte auf, als geometrisch, mit dem Durchmesser der Bohrerspitze von 5 mm, berechnet.

In Abhängigkeit von verschiedenen wissenschaftlichen Disziplinen wird die Holzdichte jeweils unterschiedlich ausgedrückt. Dabei ist zu beachten, dass der Flüssigkeitsgehalt im

Holz einerseits die Masse, andererseits auch das Volumen beeinflusst und so auch jeweils die Holzdichte verändert, die sich ja schließlich über das Verhältnis von Masse zu Volumen definiert (Kettunen, 2006).

1.6.1 Verschiedene Definitionen

Vier Methoden bestimmen im Wesentlichen die diversen Messungen der Holzdichte:

- *Trockendichte (ρ_o)*: ist die ofentrockene Masse, dividiert durch das Trockenvolumen V_o, $\rho_o = m_o / V_o$ (Kettunen 2006). Zu der Dauer und Temperatur der Trocknung herrschen unterschiedliche Ansätze. So legen viele die Proben vor der Messung für 12-48 h bei 70-80°C in den Trockenschrank (Cornelissen et al., 2003; Poorter et al., 2010; Markesteijn et al., 2011; Schüller et al., 2013) andere für die gleiche Zeit bei 100-105°C (Williamson, Wiemann, 2010; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Osazuwa-Peters et al., 2014), weil erst bei diesen Temperaturen auch das molekular gebundene Wasser verdunstet.

- *Frischedichte (ρ_g)*: bezeichnet jenes Dichteverhältnis, bei dem die Volums- sowie die Massemessung im frischen Zustand durchgeführt werden, $\rho_g = m_g / V_g$ (Kettunen 2006).

- *Lufttrockendichte (ρ_{12})*: diese Methode wird häufig in der Holz- und Forstwirtschaft angewendet und meint den Wert, der sich aus der Erhebung der Dichte bei Lufttrocknung des Holzes ergibt. Dieser Vorgang wird bei Zimmertemperatur für 72 h durchgeführt und der verbleibende Feuchtigkeitsgehalt beträgt bei der Messung ca. 12% (Hacke, et al., 2001;Kettunen 2006; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

- *Einfache Dichte (ρ)*: beschreibt in den meisten pflanzenanatomischen, -physiologischen und -ökologischen Untersuchungen das Verhältnis der ofengetrockneten Masse, m_o, zu dem Frischvolumen, V_g (von engl.: *green*), also in dem Stadium, wo die Lumina der Zellen natürlicherweise mit Flüssigkeit gefüllt sind, $\rho = m_o / V_g$ (King, et al., 2006; Kettunen, 2006; Chave et al., 2009; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Diese Methode erfordert zwei Messungen von zwei verschiedenen Stadien der Proben, frisch und getrocknet. Um das Volumen im Frischezustand möglichst unverfälscht zu messen, empfehlen Pérez-Harguindeguy

et al. (2013) die Samples in luftdichten Plastikbehältern vom Feld zu transportieren. Vor allem weiche Hölzer erfahren bei Verdunstung schnell einen Volumsverlust.

1.6.2 Spezifisches Gewicht von Holz

Das spezifische Gewicht von Holz ist definiert als die Holzdichte relativ zur Dichte des Wassers, welche bei einer Temperatur von 4,4°C 1 g cm^{-3} beträgt. Diese Größe ist demnach ohne Einheit anzuführen (Williamson, Wiemann, 2010). Eine einheintliche Methode für die Ermittlung des Volumens scheint dabei nicht definiert zu sein, wenn sich beispielsweise Baker et al. (2004) an Fearnside (1997) halten und das spezifische Gewicht von Holz als *Ofentrockengewicht / Frischvolumen* beschreiben, also jenes Verhältnis, das zuvor als *Einfache Dichte* bezeichnet wurde und Raven et al. (2006) die Methodik der *Trockendichte* (siehe oben) für eine Untersuchung des spezifischen Gewichts von Holz vorschlagen.

1.7 Umwelteinflüsse beeinflussen die Holzstruktur

Vertreter der Gattung *Inga* aus der Familie der Leguminosen, welche vielfach auf der *Finca Amable* gepflanzt wurden, reichern den Boden durch symbiontische Knöllchenbakterien mit Luftstickstoff an, wachsen recht schnell und stellen somit eine konkurrenzstarke Gattung dar. Sie locken mit ihren Blüten eine bestimmte Auswahl von Insekten an, die teilweise ihre Eier an Blättern ablegen und deren Larven diese wiederum fressen und durch ihre Früchte ziehen sie eine Reihe von Säugetieren an, die sich davon ernähren und dabei die Samen ausbreiten (Weissenhofer et. al., 2013). Diese Skizze zeigt in sehr vereinfachter Form die Vielschichtigkeit der Auswirkungen, welche ein Baum auf seine Umwelt, den Boden, die ihn umgebende Fauna und Flora usw., haben kann. Umgekehrt stehen Bäume ebenso unter ständigen Umwelteinflüssen, die nicht weniger komplex sind und die Struktur des Holzes entschieden beeinflussen (Chave et al., 2009).

Im Laufe der Evolution haben sich viele neue Zelltypen etabliert, die in Größe, Form, Häufigkeit und Zusammenstellung stark variieren können und auf diese Weise zu einer hohen Diversität verschiedener Strukturen und der Herausbildung unterschiedlicher Arten führten (Croquis, 2001; Sperry et al., 2008). Auch zwischen Individuen der gleichen Art

führt genetische Variabilität zu kleinen Abänderungen, die sich unter anderem oft in der Anatomie des Holzes manifestieren, dennoch beeinflussen externe Faktoren die Struktur des Holzes und die ontogenetische Entwicklung weitaus mehr (Creber, Chaloner, 1984).

Durch Wind, Schwerkraft oder Hangschräglage verursachter Schiefwuchs wird von verholzten Sprossen oft durch die Ausbildung von **Reaktionsholz** an der zug- bzw. druckbelasteten kompensiert (Schweingruber et al., 2006). Viele Laubbäume produzieren dichteres Holz an der Oberseite von schrägen oder anderweitig belasteten Stämmen. Bei den meisten Angiospermen wird das Reaktionsholz an der Oberseite des zugbelasteten Triebes gebildet, weist breitere Jahresringe auf und ist durch helleres, ligninarmes, aber zellulosehältigeres Holz charakterisiert (Nabors, 2007). Es wird als Zugholz bezeichnet, ganz im Gegensatz zum Druckholz der Koniferen, welches an der Unterseite der betroffenen Sprosse hervorgebracht wird. Bei Zugholz ist meistens eine Veringerung der Gefäßdichte und des durchschnittlichen Gefäßdurchmessers zu beobachten (Schweingruber et al., 2006).

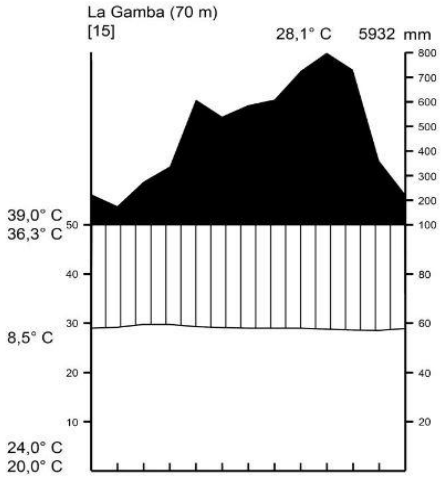


Abb. 3 Klimadiagramm – La Gamba, Costa Rica (Huber et al. 2015)

Aus den verschiedenen Umweltfaktoren, welche die Eigenschaften von Holz und somit auch ihre anatomische Struktur beeinflussen, ist die Verfügbarkeit und Quantität von **Wasser** eine der einflussreichsten (Kettunen, 2006). Selbst in den immerfeuchten Tropen wechseln sich trockenere und niederschlagreichere Zeiten etwa in einem Halbjahresrhythmus ab (vgl. für La Gamba Abb. 3). Auch bei Arten die keine klaren

Jahresringe bilden, kommt es während feuchteren Monaten oft zu einem stärkeren Wachstum und zur Ausformung größerer Gefäße (Priya, Bhat, 1998).

Bodenbeschaffenheiten, Nährstoffverfügbarkeit, Temperatur, Feuer, Pathogenbefall und Wechselwirkungen mit nahe wachsenden anderen Pflanzen sind weitere Faktoren, die die Entwicklung von Bäumen potentiell beeinflussen und auf die verschiedene Arten mit unterschiedlichen Strategien reagieren. Kraft et al. (2008) zeigten, dass Strategiedifferenzierung der verschiedenen Arten einen wichtigen Beitrag zur Erhaltung der Artenvielfalt tropischer Regenwälder leistet. Biodiversität ist daher ein Produkt aus verschiedenen funktionellen Eigenschaften, welche die Anpassungsfähigkeit eines Ökosystems an die gegebenen und sich verändernden Umwelteinflüsse ausmacht. Vor allem vor dem Hintergrund eines so rasanten Klimawandels, wie er jetzt gerade stattfindet, ist Anpassungsfähigkeit eine (überlebens)wichtige Eigenschaft. Eine bessere Kenntnis solcher Eigenschaften von einzelnen Bäumen ist auch für effektive Wiederbewaldungsprojekte von großer Relevanz (Hoeber et al., 2014). So wachsen Pionierarten zum Beispiel schnell über eine wuchernde Grasschicht und spenden wichtigen Schatten, in dem vielleicht erst andere, konkurrenzschwächere, schattenresistentere Arten aufkommen können. Um bei Wiederbewaldungsmaßnahmen eine möglichst nachhaltige Sukzession zu induzieren, sollte beispielsweise berücksichtigt werden, dass schnellwüchsige Arten oft eine verhältnismäßig kurze Lebenszeit auffweisen (Poorter et al., 2010) und widerstandsfähige Stämme in der Regel mit langsamwüchsigen Arten in Verbindung zu bringen sind (Williamson, Wiemann, 2010). Je mehr Wissen demnach zu funktionellen Eigenschaften bestimmter Arten vorhanden ist, desto besser lassen sich Bewaldungsprojekte planen und das Wachstum einzelner Bäume voraussagen (Martínez-Garza et al., 2013),. Westoby & Wright (2006) behaupten sogar, die Untersuchung wie und warum funktionelle Eigenschaften von Pflanzen verschiedener Arten variieren, ist der wichtigste Schritt für ein näheres Verständnis des Ökosystems generell.

1.8 Funktionelle Eigenschaften

Relativ viel Forschung ist auf dem Sektor der funktionellen Eigenschaften von Blättern geschehen, aber weniger im Fokus standen dabei die Bemühungen, die Eigenschaften von Holz näher zu betrachten (Wright et al., 2005; Chave et al., 2009). Trotz der enorm hohen Biodiversität der Tropen werden aktuell bei vielen Wiederbewaldungen nur wenige heimische Arten verwendet (Suárez et al., 2012). Der oft mäßige Erfolg solcher Wiederbewaldungsprogramme ist vielfach auf einen zu geringen Wissensstand zur Ökologie der gepflanzten Bäume zurückzuführen (Craven et al., 2011). Durch eine genauere Untersuchung bestimmter funktioneller Eigenschaften kann Effizienz bei Wiederbewaldungen langfristig und für zukünftige Projekte gesteigert werden kann.

1.8.1 Die Dichte des Holzes beeinflusst die Funktion

Die Dichte von Holz hat starke **ökologische Auswirkungen** (Falster, 2006) und kann beispielsweise als Parameter für zuverlässige Schätzungen der terrestrischen Kohlestoffbestände heranzogen werden (Baker et al. 2004; Chave et al., 2009). Bei der Untersuchung funktioneller Eigenschaften wird ebenfalls oft die Holzdichte als Ausgangsgröße ermittelt (Poorter et al., 2010). Zobel & van Bujtenen (1989) meinen sogar, der wichtigste Parameter für die Beschreibung funktioneller Eigenschaften von Holz sei die Holzdichte. Sie beschreibt die Kohlenstoffinvestierung bzw. die Kohlenstoffspeicherung pro Volumseinheit (Chave et al. 2009). Verschiedene Baumarten investieren in Abhängigkeit von bestimmten Lebensbedingungen und –strategien unterschiedlich viel in das Wachstum ihres Stammes. So haben **kurzlebige, meistens schnellwüchsig** Bäume oft weniger dichtes Holz, weil die Materialkosten relativ gering gehalten werden und ein hoher Anteil des Gewebes aus mit Luft und Wasser gefüllten Zwischenräumen besteht (Poorter et al., 2010). Tendenziell **langsamwüchsige, langlebige** Bäume wenden hingegen höhere Materialkosten für die Bildung des Sprosses auf, was eine hohe Holzdichte zur Folge hat (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010; Hoeber et al., 2014). Die Stämme sind dann in der Regel widerstandsfähiger (Williamson, Wiemann, 2010). Dichtes Holz ist außerdem positiv mit **biomechanischer und hydraulischer Sicherheit** korreliert (Hacke et al., 2001; Sterck et al., 2006) und weist meistens Tracheen mit dickeren Zellwänden und mehr unterstützenden Faserzellen auf, wodurch die Gefäße größeren Druckpotentialen widerstehen können ohne zu kollabieren (Hacke et al., 2001).

Einen wichtigen Aspekt für Holzdichtemessungen stellt die Tatsache dar, dass die Eigenschaften von Holz nicht nur zwischen verschiedenen Arten oder verschiedenen Individuen einer Art, sondern auch innerhalb eines Stammes stark variieren können (Chave et al., 2009; Schüller et al., 2013). Bei vielen Arten der temperaten und tropischen Gebiete erweist sich deshalb die Dichte **entlang axialer und radialer Verläufe** des Holzes als **nicht homogen** (Grabner, Wimmer, 2006). Mit fortschreitendem Dickenwachstum sterben auch die Parenchymzellen des inneren Xylemkörpers ab und geben ihre Trasportfunktion auf (Strasburger et al., 2014). Jener Teil des Xylems, welcher dann noch dem aktiven Transport dient, ist auf die äußersten Schichten (Splintholz) begrenzt und stellt vor allem bei älteren Bäumen den weitaus geringeren Anteil des Holzes dar. Um den inneren Teil des Stammes, das Kernholz, vor dem Eindringen von Pathogenen zu schützen, werden in den Zellen oft organische Extraktstoffe eingelagert und die Gefäße werden teilweise von Thyllen, ein Auswuchs des Zytoplasmas, verschlossen (Nabors, 2007). Die Konzentration solcher Extraktstoffe ist bei den meisten Arten im Inneren höher als nach außen hin, was Auswirkungen auf die Dichte haben kann. Bei manchen Arten machen solche Substanzen mehr als 20 % des Kernholzgewichts aus (Hillis, 1987). Kernholzdichten können oft signifikant höher sein als Splintholzdichten (Woodcock, Shier, 2002). Meistens nimmt die Holzdichte vom Mark zur Borke hin aber ab, seltener zu (Hietz et al., 2013).

Eine **radiale Zunahme bzw. Abnhame der Holzdichte** vom Mark hin zur Borke zeugt vielfach von **unterschiedlichen Strategien**. So produzieren vor allem Pionierarten vorerst Holz mit geringer Dichte und später im Wachstum investieren diese Spezies in dichteres Holz (Woodcock, Shier, 2002; Schüller et al., 2013). Bei Bäumen mit juvenil dichterem Holz ist diese Tendenz meistens umgekehrt (Woodcock, Shier, 2002; Hietz et al., 2013), konnte aber nicht immer so nachgewiesen werden (Schüller et al., 2013). In dichteres Holz an der Peripherie des Stammes zu investieren stellt sich vor allem aus biomechanischen Gründen als sehr vorteilhaft heraus (Niklas, Spatz, 2010). Die radiale Abnahme der Dichte zur Borke hin kann dadurch aber nicht erklärt werden. Es wird angenommen, dass dieser Trend abhängig von spezifischen ontogenetischen Entwicklungen ist, wo aus mechanischen, ökologischen oder sonstigen Gründen keine weitere Investierung in dichteres Holz an der Peripherie gefordert wird, bzw. die Vorteile, Energie stattdessen in schnelles Dickenwachstum zu stecken, überwiegen (Woodcock, Shier, 2002). Ein zufriedenstellenderer Erklärungsansatz konnte dazu jedoch nicht gefunden werden.

Oft wird behauptet, dass die Holzdichte mit der **Effizienz der hydraulischen Leitfähigkeit** assoziiert ist (Meinzer, 2003; Chave et al. 2009). Aufgrund des Verhältnisses von großem Lumen zu, im Vergleich dazu, dünnen Zellwand weisen Tracheen eine geringe Masse auf. Ein großer Anteil an Gefäßen am Stammquerschnitt sollte demnach eine niedrige Holzdichte zur Folge haben. Pérez-Harguindeguy et al. (2013) publizieren, dass eine geringe Stammdichte und große Gefäße mit schnellem Wachstum, hohe Stammdichte und kleine Gefäße mit geringer Sterberate in Verbindung zu bringen sind. Aber Poorter et al. (2009) ebenso wie Zanne & Falster (2010) zeigen, dass ein größerer Gefäßanteil an der Gesamtquerschnittfläche nicht zwangsläufig zu einer geringeren Holzdichte führt. Entgegen allgemeinen Vermutungen zeigen andere Untersuchungen, dass Beziehungen zwischen der Holzdichte und der Beschaffenheit der Gefäße zumindest bei Angiospermen oftmals gemischt sind (Preston et al., 2006; Pratt et al., 2007), denn die Dichte von Holz ist vielfach vom Anteil der Fasern und der Zellwanddicke derselben sowie von Parenchymzellen abhängig (Pratt et al., 2007; Fan et al., 2012). Jene Arten, die Fasern mit dicken Zellwänden enthalten haben im Durchschnitt signifikant höhere Holzdichten, auch wenn sie zugleich große Gefäße aufweisen (Chave et al., 2009).

1.8.2 Wasserleitung

Wie weiter oben schon erwäht erhöht sich also bei steigendem Tracheendurchmesser die potentielle Durchflussrate (Tyree, Zimmermann, 2002). Gleichermaßen sinkt dabei aber die Sicherheit des Hydrosystems gegenüber Dysfunktionen (Maheraldi et al., 2006; Sperry et al. 2008; Choat et al., 2012). Auch wenn Maheraldi et al. (2004) keinen Zusammenhang zwischen der Beständigkeit gegen Kavitation und der hydraulischen Leitfähigkeit des Splintholzes feststellen konnten, zeigen andere Studien, dass sich oft ein strategischer **Trade-off[1] zwischen Wasserleitungssicherheit und –effizienz** manifestiert (Jacobsen et al., 2007), der die Funktionsweise von Pflanzen stark beeinflusst (Baas et al., 2004). Dieser Trade-off konnte beispielsweise anhand der Holzdichte bestätigt werden. Eine hohe Holzdichte wurde für viele Arten mit einer hohen Resistenz gegenüber Embolien und mit einer geringeren hydraulischen Leitfähigkeit assoziiert (Lens et al., 2011). Chave et al.

[1] **Trade-off**: beschreibt eine gegenseitige Austauschbedingung zwischen zwei oder mehreren Faktoren. Ein Trade-off ist gegeben, wenn beispielsweise Faktor A mit Faktor B in einem negativen Zusammenhang steht, so dass eine positive Veränderung einer der beiden Faktoren eine negativen Abwandlung des anderen zur Folge hat.

(2009) postulieren ihre Verwunderung darüber, dass das Risiko für Kavitation und die hydraulische Effizienz oft unabhängiger voneinander zu sein scheinen als vermutet, zumal sie ebenfalls schreiben, dass, auf empirischen Befunden und allgemeiner Übereinkunft basierend, eine höhere Porosität der Tüpfelmembranen zu effizienterem Wassertransport, aber höherem Risiko für Kavitation führt.

Der Durchflusswiderstand für das Wasser in den Gefäßen ist stark an die Beschaffenheit der perforierten Endplatten innerhalb der Tracheen gebunden, welche in etwa 50 % des gesamten hydraulischen Widerstands im Xylem ausmachen (Choat et al., 2008). Dabei ist nicht nur die Durchlässigkeit der einzelnen Tüpfelmembranen alleine ausschlaggebend für die Wasserleitungseffizienz und -sicherheit, sondern vielmehr die gesamte Fläche der interzellulären Membranen innerhalb der Tracheen (Hacke et al. 2006). Sperry et al., (2006) differenzieren die hydraulische Leitfähigkeit der Lumina und die hydraulische Leitfähigkeit des gesamten Sprosses. Denn erstere nimmt theoretisch mit der 4. Potenz des Durchmessers einer Trachee zu, aber das Wasser fließt nicht nur durch die Lumina der Gefäße, sondern auch durch die engeren Poren der Endplatten zwischen den einzelnen Tracheenelementen (Sperry et al., 2006).

Olson & Rosel (2013) publizieren, dass Bäume in immerfeuchten Gebieten mit hoher Wasserverfügbarkeit häufig große Tracheen ausbilden und die Resistenz gegenüber Störungen des Wasserflusses durch stomatäre Kontrolle gewährleistet wird (Hoeber et al., 2014). Große, hydraulisch effiziente Tracheen können als Adaptationen an feuchte Habitate gesehen werden, kleinere Tracheen, die höhere Resistenz gegenüber Kavitation aufweisen, werden eher mit trockeneren Gebieten assoziiert (Carlquist, 2001; Tyree, Zimmermann, 2002). Dass kleinere Tracheen mit einer höheren hydraulischen Sicherheit assoziiert werden, ist für Wheeler et al. (2005) jedoch nur als Trend zu verstehen. Sie weisen auf die Möglichkeit falscher Zusammenhänge hin, die in Abhängigkeit von statistischen Auswertungen, welche bestimmte Parameter oder Artzusammensetzungen zu wenig berücksichtigen, schnell entstehen können. Auch Lens et al., (2011) finden kaum Zusammenhänge zwischen dem hydraulisch gewichteten Tracheendurchmesser und der Transportsicherheit, die sie als MCP (*Mittelwert caviation pressure* from Weibull in MPa; die Funktion stimmt mit der Vulnerability-Index-Kurve: VI = Gefäßdurchmesser / Gefäßdichte überein) ausdrücken.

Neben dem Gefäßdurchmesser hat auch die **Gefäßdichte** sowie die Anordnung der Tracheen Einfluss auf die Effizienz und Sicherheit des Wasserleitungssystems im Stamm (Fichtler, Worbes, 2012). Die beiden Autoren verwenden dabei den Vulnerability Index (VI), arbeiten aber weiters mit keinen eigentlichen Werten zur Sicherheit der Wasserleitung. Sie stellten eine starke negative Korrelation zwischen der Gefäßdichte und dem VI fest und auch eine stark positive Korrelation zwischen der Gefäßdichte und Kp. Lens et al. (2011) führten hingegen Untersuchungen innerhalb einer Gattung durch und könnten die von Fichtler und Worbes (2012) gefundenen Zusammenhänge der Gefäßdichte weder mit dem MCP, noch mit der hydraulischen Leitfähigkeit bestätigen.

Die Gefäßdichte ist aber bei vielen Arten negativ mit dem durchschnittlichen Gefäßdurchmesser bzw. der Gefäßfläche korreliert (Sperry et al., 2008; Fichtler, Worbes 2012), was wahrscheinlich darin seine Logik findet, dass weniger große Gefäße als kleinere pro Stammquerschnittsfläche Platz haben (Chave et al., 2009). Und der **Tracheendurchmesser** korreliert wiederum positiv mit der Länge und Größe des Stammes (Olson et al., 2014) ebenso wie mit der **Wachstumsrate** von tropischen Bäumen (Hoeber et al., 2014).

1.8.3 Wachstumsrate

Die Wachstumsrate ist stark abhängig von der Verfügbarkeit von Nährstoffen, Licht und Wasser (Hoeber et al., 2014). Wie zuvor schon erwähnt bedingt das Vorhandensein von letzterem wahrscheinlich die Größe der Gefäßdurchmesser und dieser steht wiederum positiv mit der Wachstumsrate in Wechselwirkung (Poorter et al., 2010; Fan et al., 2012; Hoeber et al., 2014).

Eine erwartete, negative Korrelation zwischen Wachstumsrate und **Holzdichte** konnte oftmals bestätigt werden (Poorter et al., 2008; Hietz et al., 2013), dennoch ist dieser Trend manchmal recht schwach (Chave et al., 2009), seltener sogar gar nicht zu finden (Fan et al., 2012). Die Wachstumsrate ist in den Tropen vor allem auch von **hydraulischen Eigenschaften** abhängig. Denn höhere Tanspirationsraten führen zu einer ausreichenden Wasserversorgung der Blätter , die als positiver Effekt auf die Photosyntheseaktivität somit auch das Wachstum des gesamten Baumes fördert (Brodribb et al., 2002).

Die kausalen Zusammenhänge zwischen der Holzdichte, den hydraulischen Eigenschaften und der Produktivität von tropischen Bäumen sind vielfach noch nicht ausreichend

verstanden (Hoeber et al., 2014) und viele (Wieder)Bewaldungsinitiativen sind ob dieses mangelnden Wissens immer wieder von mäßigem Erfolg gezeichnet (Suárez et al., 2012). Wie nun des Öfteren gezeigt wurde, bilden funktionelle Eigenschaften ein dichtes Netz von Interaktionen vieler Faktoren, weswegen Korrelationen und Abhängigkeiten zwar wichtige Informationen liefern können, jedoch immer wieder relativiert, überprüft und in Frage gestellt werden sollten.

1.9 Fragestellung

Das Forschungsfeld der funktionellen Eignenschaften von Holz weist große Relevanz für ein besseres Verständnis der Ökologie von Baumen auf, stellt sich aber auf den ersten Blick oft als sehr komplex dar. aus diesem Grund hat sich vorliegende Arbeit im Speziellen mit den Wechselwirkungen der Holzdichte von Stämmen ebenso wie von Ästen, der Beschaffenheit von Tracheen und der Wachstumsrate innerhalb bestimmter Arten auseinandergesetzt. Diese Faktoren beeinflussen sich gegenseitig (oder auch nicht) und spielen eine wichtige Rolle für die Pflanze selbst. Eine nähere Betrachtung solcher Parameter führt also zu einer eingehenderen Kenntnis ökologischer Vorgänge, Funktionsweisen und Strategien von Bäumen, welche möglicherweise für andere Wiederbewaldungsprojekte wichtige Erfahrungen bringt.

2 Materialien und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Daten wurden auf der *Finca Amable* erhoben, einer ehemalig intensiv-landwirtschaftlich genützten Weidefläche von 14 ha im Ort La Gamba, (Provinz Puntarenas, Costa Rica). Die Golfo Dulce Region im Südwesten des Landes, welcher auch der Ort der Datenaufnahme angehört, zählt mit einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von 5932 mm (Huber et al., 2015) zu den niederschlagreichsten Costa Ricas (Abb.).

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Flächen wurden im Jahr 2012 angelegt. Dazu wurden Bäume in drei Gruppen unterteilt: *1)* Leguminosen, *2)* Arten mit hoher Holzdichte ($\rho>0,5$) und *3)* solche mit niedriger Holzdichte ($\rho<0,5$), die jeweils in vorgegebenen Kombinationen in Gruppen von 6 x 6 Individuen, also Parzellen von jeweils 36 Bäumen, ausgepflanzt wurden. Als Grundlage für diese Arbeit dienen 22 solcher Parzellen, die insgesamt 792 Bäume umfassen. Weitere Pflanzungen sind in Vorbereitung.

Eine Forschungsstation der Universität Wien (N 8°42"61', W 83°12'97") sowie die davon unweit entfernte Untersuchungsfläche befinden sich in der Golfo Dulce Region im Südwesten Costa Ricas. Der Zeitpunkt der Datenerhebung war mit dem Zeitraum März-April 2015 am Ende der Trockenzeit bzw. am Übergang zur Regenzeit angesiedelt (vgl. Abb. 3)

2.2 Ermittlung der Holzdichten

Die Holzdichte wurde einerseits von Ast- und andererseits von Stammholz ausgewählter tropischer Bäume bestimmt.

2.2.1 Astholz

Jeweils ein ca. 10 cm langes, fingerdickes Aststück, welches keine bis kaum Verzweigungen aufwies wurde aus einer gesunden, sonnenexponierten Baumkrone (Cornelissen et al., 2003) mit einer Astschere entnommen und dieser Vorgang nach

Möglichkeit bei drei verschiedenen Individuen pro Art (Abb. 4)wiederholt (Poorter et al., 2010). Insgesamt wurden 108 Astproben von 40 verschiedenen Baumarten genommen.

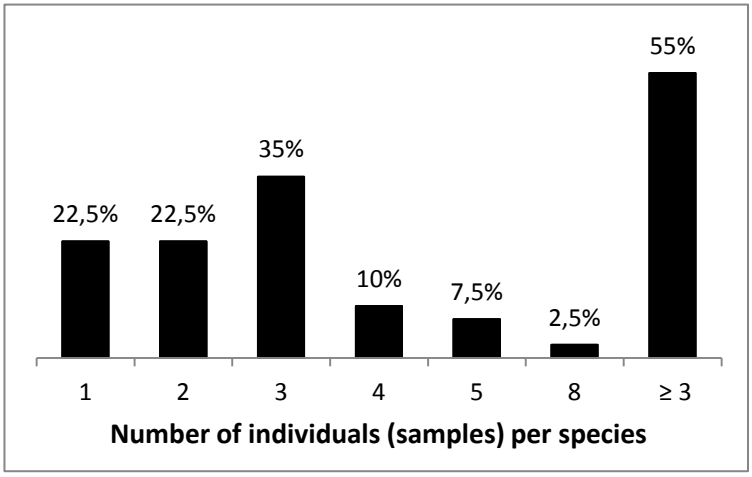


Abb. 5 Die prozentuale Verteilung der Anzahl an Astprobenwiederholungen pro Art

Bis zur weiteren Bearbeitung wurden die Äststücke in verschließbare Plastikbeutel gegeben. Nach Entfernung der Borke im Labor (Cornelissen et al., 2003) wurde das Aststück auf eine Präpariernadel gesteckt und zur Gänze in ein mit Wasser gefülltes Becherglas getaucht, das sich auf einer vor dem Eintauchen tarierten Waage befand. Mit der Archimedes-Prinzip-Methode wurde das Frischvolumen ermittelt (Abb. 5 veränd. nach Chave, 2005).

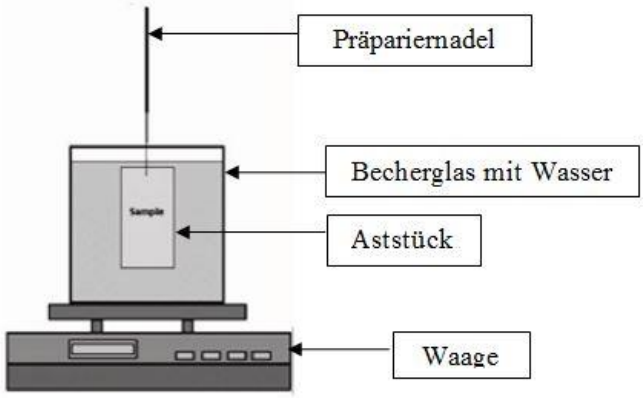


Abb. 6 Der Auftrieb eines Gegenstands in einem Medium (wie beispielsweise Wasser) entspricht der Gewichtskraft des vom Gegenstand verdrängten Mediums. Wenn die Dichte des Wassers $\rho = 1\ g/cm^3$ annimmt, gilt 1 g ist äquivalent mit 1 cm^3 (Chave, 2005)

Nachdem die Äste für mindestens 48 h bei 80°C im Trockenschrank getrocknet und danach gewogen wurden, konnte die Holzdichte (in g cm^{-3}), welche hier als *Trockengewicht / Frischvolumen* definiert wird (Chave et al., 2006; Poorter et al., 2010) ermittelt werden.

2.2.2 Stammholz

Jeweils ein Bohrkern pro Individuum wurde mithilfe eines Zuwachsbohrers (Haglöf, Långsele, Sweden) von 58 Bäumen, die 53 verschiedenen Arten angehörten (die Dichte der 5 Arten, von denen Proben von jeweils 2 verschiedenen Individuen erhoben wurden, wurden gemittelt), von adulten Individuen möglichst aus einem Primär- bzw. Sekundärwaldhabitat genommen (Abb. 6 & 7).

Abb. 7 Stammholzprobennahme mit einem Zuwachsbohrer (Foto: P. Hietz)

Da versucht wurde, die Bohrprobe nach Möglichkeit über den gesamten Radius von der Borke bis zum Mark zu nehmen, begrenzte die Bohrerlänge von einmal 30 cm bzw. 60 cm die Größe der Bäume, welche für die Erhebung heSpannweitezogen werden konnten.

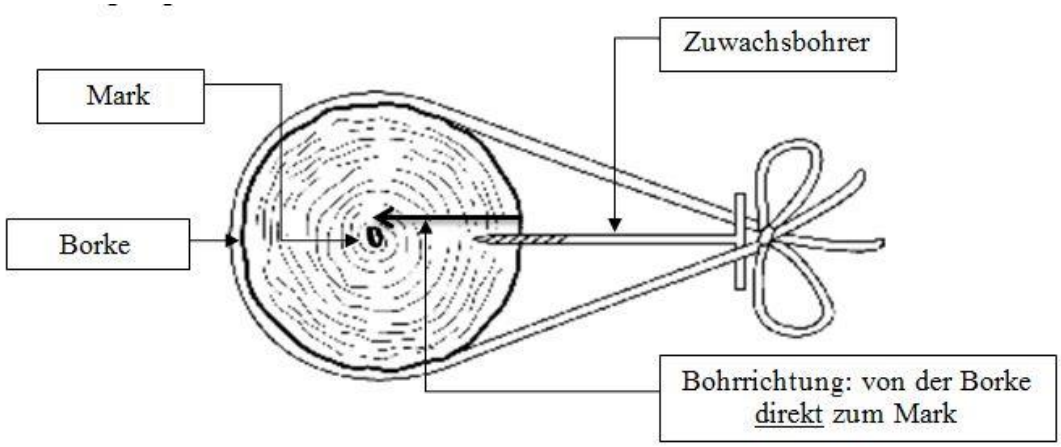


Abb. 8 Querschnitt eines Stammes. Der Zuwachsbohrer wurde im rechten Winkel zur Wuchsrichtung des Baumes angesetzt, um als Bohrkern einen möglichst direkten Verlauf von der Borke bis zum Mark zu erhalten, der vor allem die vertikal ausgerichteten Tracheen möglichst im rechten Winkel anschneidet (Abb. veränd. nach Chave, 2005)

Die Dichte der Borke variiert sehr stark von jener des Holzes (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), weshalb schon im Feld der Anteil der Borke, also der äußerste Teil des Bohrkerns, entfernt wurde. Um volumetrische Verluste durch Verdunstung zu verhindern, wurden die Bohrproben sofort nach Entnahme in einen langen Strohalm gesteckt, der durch das Versiegeln beider offener Enden mit einem Feuerzeug eine luft- und wasserdichte Transportmöglichkeit der Proben darstellte (Chave, 2005; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Diese Strohhalme wurden im Labor wieder geöffnet, die Bohrkerne in 2,5 cm Stücke geschnitten, beschriftet und deren Länge jeweils mit einer digitalen Schublehre auf 2 Nachkommastellen (in mm) genau gemessen (Schüller et al., 2013). Da die Holzdichte in aktuellen Arbeiten als *Trockengewicht / Frischvolumen* definiert wird (Chave et al., 2006; Poorter et al., 2010), wurde die Länge der einzelnen Bohrkernstücke möglichst schnell nach dem Öffnen der Strohhalme gemessen. Der Trocknungsprozess wurde daraufhin genau so durchgeführt wie zuvor bei den Ästen. Die getrockneten 2,5 cm-Stücke wurden zum Auskühlen für 1 Stunde in einen Exsikkator mit Kieselgel gegeben und daraufhin mit einer Waage auf Tausendstel Gramm genau gewogen.

Das Volumen wurde geometrisch errechnet. Dadurch dass der Zuwachsbohrer einen definierten Durchmesser von 5,15 mm aufwies und somit aus dem Stamm ein Zylinder mit (zu vernachlässigenden Unregelmäßigkeiten (Schüller et al., 2013) und) einem Radius von 2,575 mm geschnitten wurde, konnte das Volumen der Bohrproben mathematisch mit der

Volumsformel: $V=\pi r^2 h$ berechnet werden. Für die Höhe *h* wurde der mit der Schublehre gemessene Wert eingesetzt.

2.3 Analyse der Tracheen

Von den Astproben wurden mit einem Leica RM2235 Rotationsmikrotom und einem Reichert-Jung Schlittenmikrotom 10-30 µm dicke Querschnitte angefertigt, die meistens frisch geschnitten werden konnten. Das Schlittenmikrotom ist immer noch das Standardgerät für holzanatomische Schnitte (Carlquist, 2001). Harte Hölzer wurden zum Erweichen 2-14 Tage in Polyethylendiamin eingelegt (Kukachka, 1978; Carlquist, 1982) und zu fragile Holzstrukturen vor dem Schneiden mit Polyethylenglycol (PEG 1500) stabilisiert (Rapp, Behrmann, 1998).

Die Schnitte wurden mit einer 1:2 Safranin (0,5% in 50% Ethanol) und Astrablau eingefärbt, um lignifizierte Elemente von nicht verholzten besser unterscheiden zu können und nach einer Ethanol-Dehydrationsreihe (50%, 75%, 96%) auf einem Objektträger mit Euparal eingebettet (Carlquist, 2001; Vazquez-Cooz , Meyer, 2002). Ein für die jeweiligen Proben typischer Ausschnitt der fixierten Präparate (wenn hoher Reaktionsholzanteil vorhanden war, wurde ein Übergangsbereich gewählt, der das Reaktionsholz sowie das normale Holz repräsentierte), wurde im MultiStep-Modus mit einem Leica DM5500B-Lichtikroskop, einer Leica DMC2900-Kamera und 10x-Objektiv fotografiert und die Einzelbilder anschließend mit *Photoshop CS6* zusammengesetzt (Abb. 8a) Im selben Programm wurden eine repräsentative Fläche, jeweils vom Mark bis zur Borke und entlang der Holzstrahlen, ausgewählt (grüne Linie Abb. 8b) sowie alle darin befindlichen Tracheen markiert (Abb. 8b), was die Grundlage für die weitere Bildanalyse im Computerprogramm *ImageJ* darstellte. Gemessen wurden dabei vor allem die Tracheen- und Gesamtfläche, der Umfang der Gefäße sowie ihre Entfernung zum Mark.

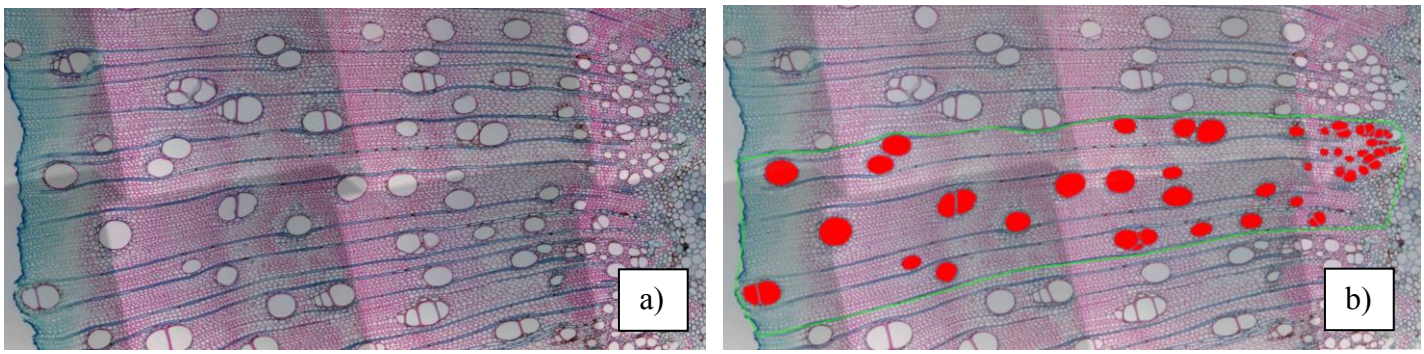


Abb. 9 *Cojoba arborea* - Ast quer. Ausschnitt vom Mark bis zur Borke. a) Aufnahme nach dem Zusammensetzen der Einzelbilder. b) Markierung einer repräsentativen Fläche (grün) und der sich darin befindenden Tracheen (rot) für weitere Analysen.

2.4 Zuwachsdaten

Im Rahmen des oben beschriebenen Versuchsansatzes der Wiederbewaldung auf der *Finca Amable* stellt vor allem die Zuwachsrate der gepflanzten Bäume eine wichtige Datengrundlage dar. Dazu wurden die Höhe der gepflanzten Bäume (in m) und der Brusthöhendurchmesser bei 1,3 m (in cm) zum ersten Mal 2013 erhoben (Kleinschmidt, 2013). Diese Messungen wurden 2015 und 2016 wiederholt. Kleinschmidt et al. (unpubl.) stellten dieser Arbeit die Daten zum artspezifischen, mittleren Jahreszuwachs über vorhin genannten Zeitraum zur Verfügung.

2.5 Weitere Berechnungen und Datenanalyse/Statistik

Aus den weiter oben angeführten Daten konnten schließlich die Gefäßdichte (VD), die geamte und durchschnittliche (VA) Tracheenfläche, deren prozentualer Anteil an der Gesamtfläche des Querschnitts (F) und der Abstand der einzelnen Tracheen zum Mark sowie die potentielle hydraulische Leitfähigkeit (K_p) (auf der Hagen-Poiseuille-Gleichung basierend vgl. Kap. 1.5) berechnet werden.

$$K_p = (\pi \rho_w / 128\ \mu) \text{ x VD x } D_h^4$$

K_p wird hier als die potentielle spezifische Leitfähigkeit des Stammes (in kg m MPa^{-1} s^{-1}) definiert.

Mittels einer linearen Regressionsanalyse wurde vorerst der artspezifische Zusammenhang zwischen der gemittelten Stammholz- und der Astholzdichte analysiert und durch einen Pearson-Korrelationskoeffizienten ausgedrückt. Weiters wurden der Zusammenhang der Holzdichten, der oben angeführten Parameter und der Zuwachsdaten, ebenfalls auf Artniveau, ermittelt. Folgende Signifikanzniveaus wurden bei den Berechnungen jeweils gesondert ausgewiesen: $p \leq 0{,}05$ (**signifikant**), $p \leq 0{,}01$ (**sehr signifikant**), $p \leq 0{,}001$ (***hoch signifikant***).

Die erhobenen Daten zur Holzdichte wurden außerdem mit jener der *Global wood density database* (Zanne et al., 2009) verglichen. Diese Datenbank beinhaltet gemittelte Holzdichtewerte aus verschiedenen Quellen von 8527 verschiedenen verholzten Pflanzenarten, 1710 Gattungen und 197 Familien. Da dabei nicht klar herauszulesen ist, ob

es sich bei diesen Daten um Stammholz-, oder Astholzdichten handelt, wurden jeweils die gemittelten Stammholz-, die gemittelten Astholzdichten und der Mittelwert aus Stamm-, und Astholzdichte dieser Arbeit mit jenen Dichtedaten der Datenbank verglichen.

2.6 Abkürzungsverzeichnis

Tabelle 1 Liste mit den wichtigsten Variablen deren Definition und der dazugehehörenden Einehit

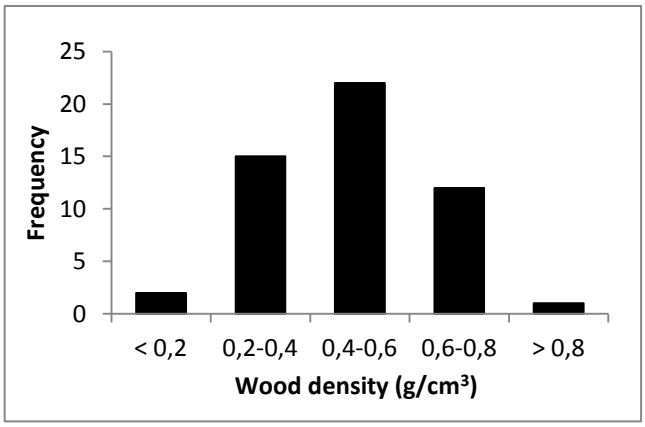
Symbol	Definition	Einheit
VA	Durchschnittliche Tracheenfläche	mm^2
Dm	Durchschnittlicher Tracheendurchmesser	mm
VD	Gefäßdichte (Anzahl der Gefäße pro mm^2)	n/mm^2
Dh	Hydraulisch gewichteter durchschnittl. Tracheendurchmesser	mm
Kp	Potentielle hydraulische Leitfähigkeit $K_p = (\pi\rho_w / 128\ \mu)$ x VD x D_h^4	kg m MPa^{-1} s^{-1}
F	Der relative Anteil der Tracheenfläche relativ Gesamtfläche	%
WDa	Astholzdichte	g/cm^3
WDs	Stammholzdichte	g/cm^3
BHDgrow	Durchschnittlicher jährlicher Zuwachs des Brusthöhendurchmessers in 1,3 m Höhe	cm $Jahr^{-1}$
Hgrow	Durchschnittlicher jährlicher Zuwachs der Baumhöhe	m $Jahr^{-1}$

3 Ergebnisse

3.1 Deskriptive Statistik

3.1.1 Stämme

Es wurden Bohrproben von insgesamt 58 verschiedenen Bäumen gesammelt, die 52 unterschiedlichen Arten angehören. Die Mittelwerte der Bohrkerndichte variieren zwischen 0,16 g/cm^3 (*Ochroma pyramidale*) und 1,01 g/cm^3 (*Carapa nicaraguensis*). Die Häufigkeitsverteilung der Mittelwerte aller artspezifischen Stammholdichten ist in Abb. 10 dargestellt.

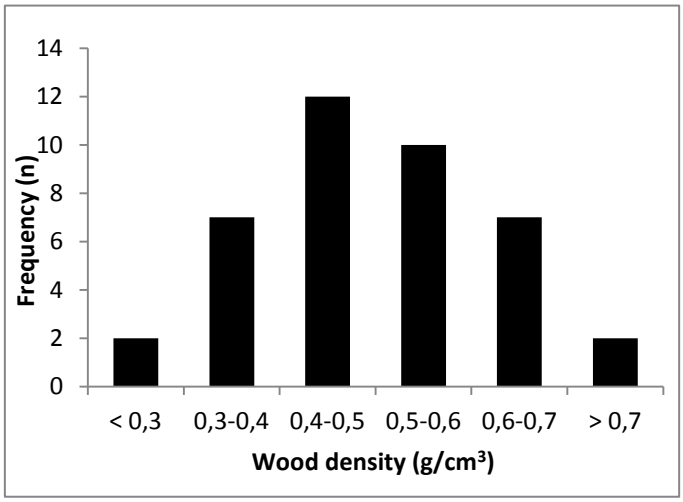


WD Stammholz	
Mittelwert	0,49
Standardfehler	0,02
Median	0,51
Standardabweichung	0,17
Spannweite	0,86
Minimum	0,16
Maximum	1,01
Anzahl	52

Abb. 10 Histogramm der artspezifischen, gemittelten Stammholzdichten (WDs)

3.1.2 Äste

Von 108 verschiedenen Astproben, aus 40 unterschiedlichen Spezies, wurden ebenfalls jeweils die Mittelwerte innerhalb der gleichen Art erhoben. Mit 0,27 g/cm^3 (*Apeiba membranacea*) als kleinsten Dichtewert und 0,72 g/cm^3 (*Symphonia globulifera*) als höchste Dichte, ergibt sich eine Spannweite von 0,45. Diese ist etwa nur halb so groß wie jene der Stammdichtedaten (0,86). Die Häufigkeitsverteilung der Astholzdichten ist in Abb. 11 dargestellt.

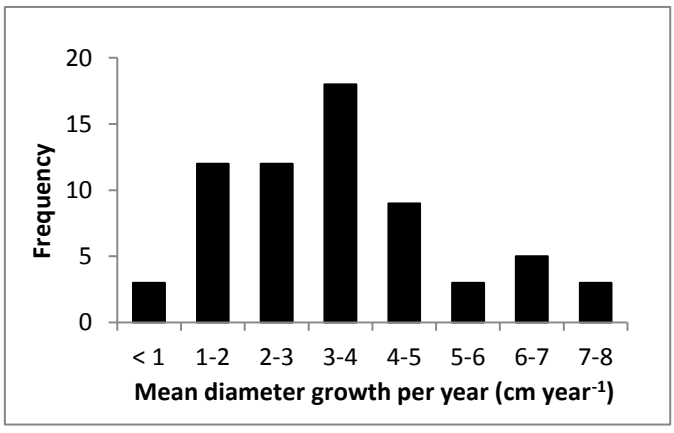


WD Astholz	
Mittelwert	0,49
Standardfehler	0,02
Median	0,49
Standardabweichung	0,12
Spannweite	0,45
Minimum	0,27
Maximum	0,72
Anzahl	40

Abb. 11 Histogramm der artspezifischen, gemittelten Astholzdichten (WDa)

3.1.3 Zuwachsrate des Brusthöhendurchmessers

Aus insgesamt 1040 Messungen des Brusthöhendurchmessers (in cm) wurde von Kleinschmidt et al. (unpubl.) der artspezifische Mittelwert des jährlichen Zuwachses ermittelt. Die Häufigkeitsverteilung der daraus resultierenden 65 Mittelwerte verschiedener Spezies ist in Abb. 12 angeführt.

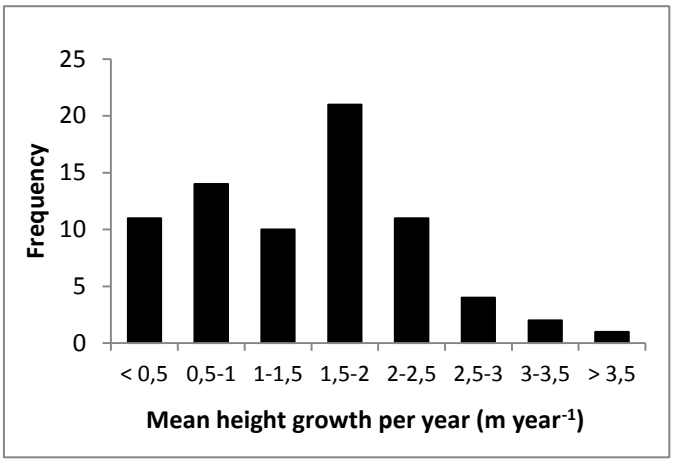


Zuwachsrate des BHD	
Mittelwert	3,40
Standardfehler	0,22
Median	3,26
Standardabweichung	1,80
Spannweite	7,53
Minimum	0,46
Maximum	7,99
Anzahl	65

Abb. 12 Histogramm des artspezifischen, jährlichen Zuwachses des Stammdurchmessers (BHDgrow) in cm der Arten von der *Finca Amable*

3.1.4. Zuwachsrate der Baumhöhe

Der jährliche Zuwachs der Höhe (in m) wurde von 74 verschiedenen Baumarten ermittelt. Dazu wurden insgesamt 714 Baumhöhenmessungen durchgeführt und der artspezifische Mittelwert berechnet Kleinschmidt et al. (unpubl.). Die Häufigkeitsverteilung dieser Werte ist in Abb. 13 dargestellt.



Zuwachsrate der Höhe	
Mittelwert	1,47
Standardfehler	0,10
Median	1,53
Standardabweichung	0,87
Spannweite	4,46
Minimum	0,01
Maximum	4,46
Anzahl	74

Abb. 13 Histogramm des artspezifischen, jährlichen Höhenzuwachses (Hgrow) in m einiger Bäume der *Finca Amable*

3.1.5 Weitere Parameter

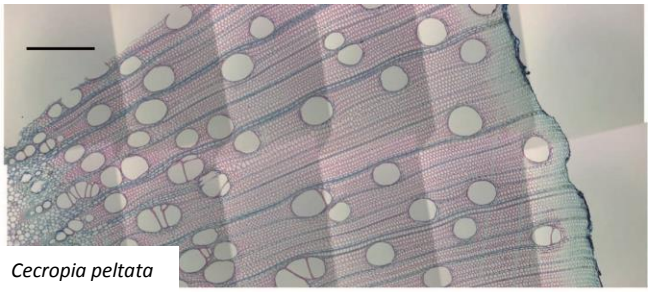
Von den gleichen Astproben, an denen die Dichtemessungen durchgeführt wurden, wurden ebenfalls die durchschnittliche Tracheengröße (VA), der hydraulisch gewichtet, durchscnittlicheTracheendurchmesser (Dh), die Gefäßdichte (VD), der prozentuale Anteil der Tracheen am Gesamtquerschnitt und die theoretische hydraulische Leitfähigkeit (Kp) erhoben. Eine deskriptive Übersicht dieser Parameter über die Werte der einzelnen Individuen ist in Tabelle 2 angeführt. Eine visuelle Zusammenstellung einiger prototypischer Vertreter ist in Abb.14 dargestellt.

Tabelle 2 Deskriptive Übersicht zu weiteren Parametern der Asthölzer aller auf der *Finca Amable* gesammelten Individuen

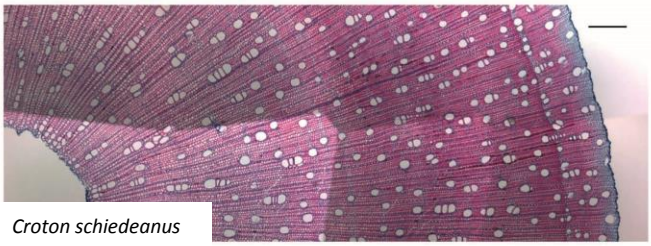
	VA (mm^2)	Dh (mm)	VD (n/mm^2)	F (%)	Kp ($kg\ m\ MPa^{-1}\ s^{-1}$)
Mittelwert	2,97E-03	0,07	44,17	10,77	23,69
Standardfehler	1,75E-04	1,94E-03	2,56	0,43	2,27
Median	2,51E-03	0,06	39,90	10,10	17,55
Standardabweichung	1,72E-03	0,02	25,23	4,27	22,37
Spannweite	0,01	0,12	176,44	22,33	160,41
Minimum	3,98E-04	0,03	9,95	2,96	1,01
Maximum	0,01	0,14	186,39	25,29	161,42
Anzahl	97	97	97	97	97

Legende 1 Werte zu der durchschnittlichen Tracheengröße (VA), des hydraulisch gewichteten Tracheendurchmessers (Dh), der Gefäßdichte (VD), des relativen Anteils der Tracheenfläche zur Gesamtquerschnittsfläche (F) und der potentiellen hydraulischen Leitfähigkeit

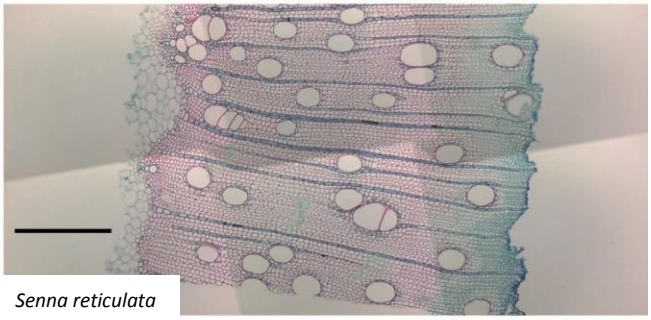
Symphonia globulifera



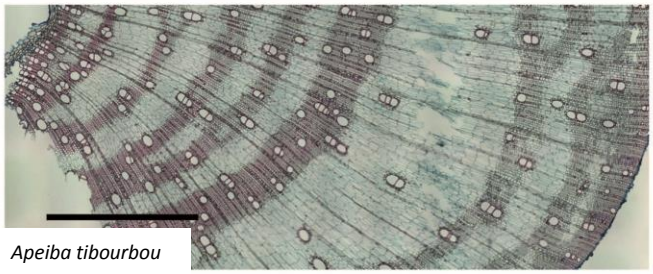
Cecropia peltata



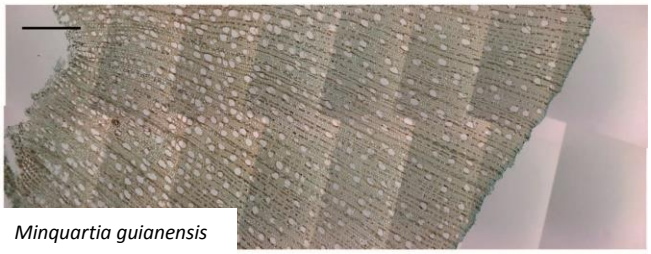
Croton schiedeanus



Senna reticulata

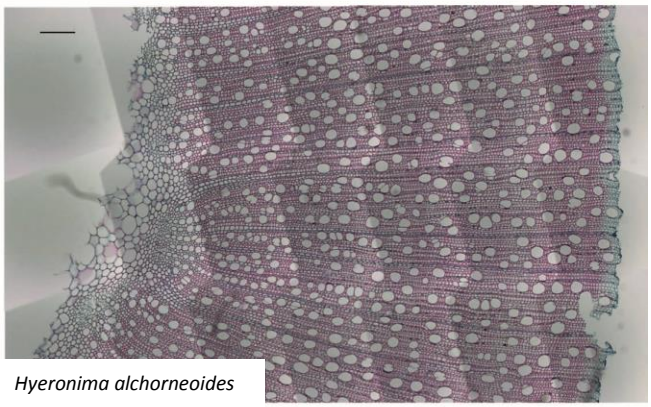


Apeiba tibourbou

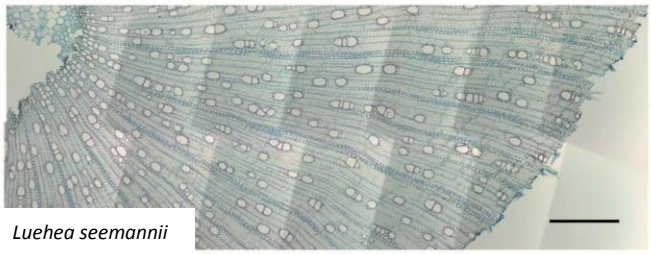


Minquartia guianensis

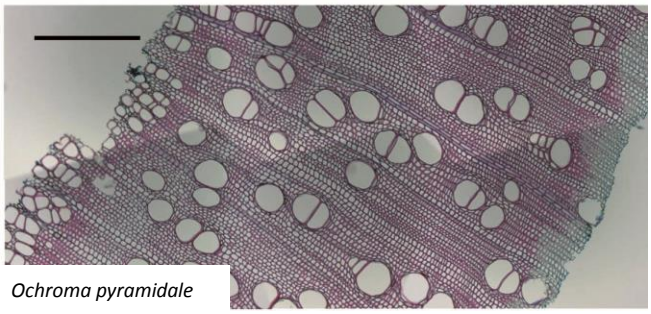
Aspidosperma spruceanum



Hyeronima alchorneoides



Luehea seemannii



Ochroma pyramidale

Abb. 14 Auswahl an Astholzquerschnitten mit der Tendenz zum Minimalwert (links) bzw. Maximalwert (rechts) der Parameter: VA, Dh, VD, F und Kp (von oben nach unten). Der schwarze Balken zeigt die Skalierung und weist eine Länge von 500 µm aus

3.2 Regressionsanalysen

Wenn im Folgenden von Stammholzdichten, Astholzdichten oder Holzdichten der Datenbank gesprochen wird, ist dabei immer der artspezifische Mittelwert gemeint.

3.2.1 Holzdichte

Es konnte eine stark signifikante, positive Korrelation zwischen der Stamm- und Astholzdichte gefunden werden ($r^2 = 0{,}36$; $p < 0{,}01$; Abb. 15).

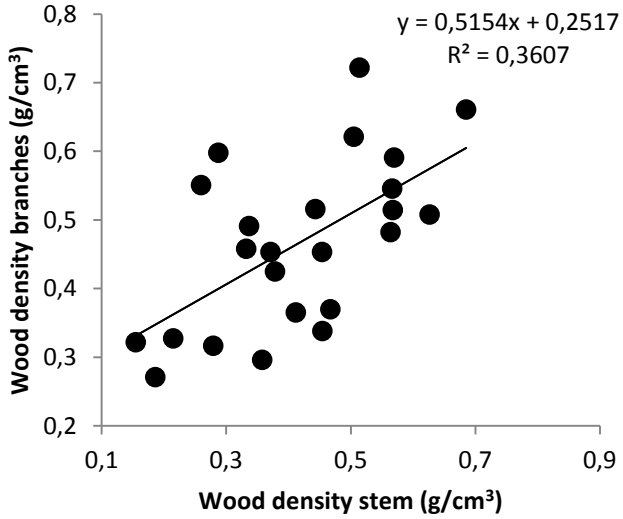


Abb. 15 Zusammenhang zwischen den Astholzdichten der *Finca Amable* (WDa) und der Stammholzdichten aus einem Primär- bzw. Sekundärwaldhabitat (WDs)

Tabelle 3 Regressionsanalyse des Zusammenhangs zwischen der Stammholzdichte (WDs) und der Astholzdichte (WDa)

Regressionsanalyse	***WDa***
Korrelationskoeffizient	**0,601**
R2	0,361
Korrigiertes R2	0,332
Standardfehler	0,101
Beobachtungen	24

	Koeffizienten	***Standardfehler***	***t-Test***	***P-Wert***
Achsenabschnitt	0,252	0,064	3,916	7,40E-04
WDs	0,515	0,146	3,523	0,002

Im Vergleich mit den im Rahmen dieser Arbeit erhobenen Dichtedaten und jenen der *Global wood density database* (Zanne et al., 2009) korrelieren die Stammholzdichten am stärksten mit den Holzdichten der Datenbank (r^2 = 0,66; p < 0,001; Abb. 16). Dabei wurden jeweils die Mittelwerte von insgesamt 32 Arten verglichen (Tabelle 4). Mittelwerte der Astdichte von 20 verschiedenen Arten konnten jenen Daten der Datenbank gegenübergestellt werden und ergaben ebenfalls eine positive Korrelation mit sehr hohem Signifikanzniveau (r^2 = 0,48; p < 0,001; Abb. 16).

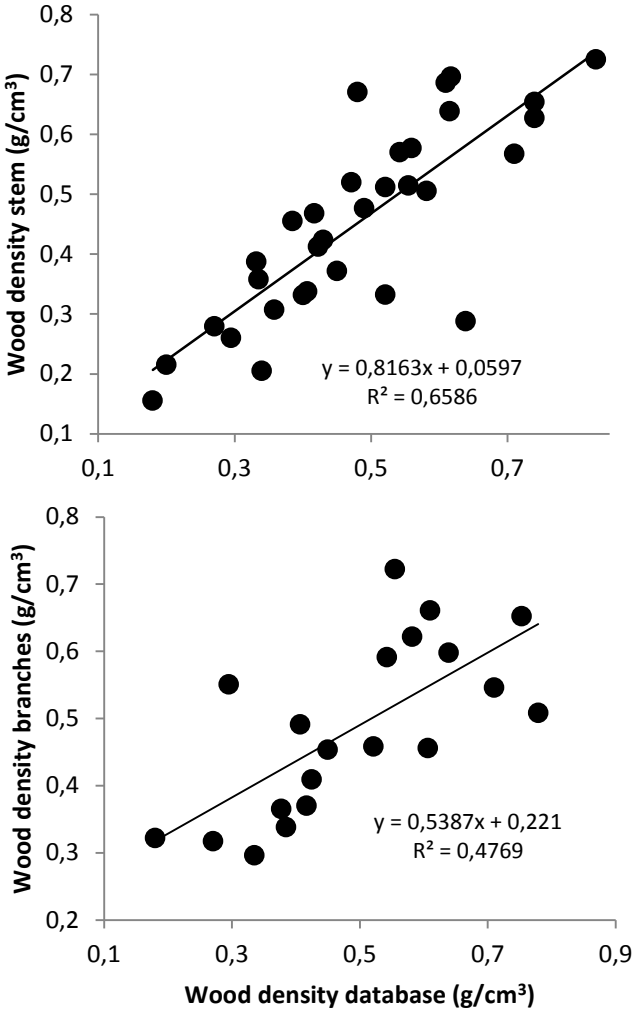


Abb. 16 Zusammenhänge zwischen den artspezifischen Mittelwerten: der Stammholzdichten aus einem Primär- bzw. Sekundärwaldhabitat (WDs) (oben), der Astholzdichten von der *Finca Amable* (WDa) (unten) jeweils mit den artspezifischen Mittelwerten aus der *Global wood density database* von Zanne et al. (2009)

Tabelle 4 Bivariate Regressionsanalysen des Zusammenhangs zwischen der Mittelwerte der von Zanne at al. (2009) erstellten Datenbank und jeweils der gemittelten Stamm (WDs) und Astholzdichtenholzdichten (WDa)

Regressionsanalyse	WDs	WDa
Korrelationskoeffizient	***0,812***	**0,691**
R2	0,659	0,477
Korrigiertes R2	0,647	0,448
Standardfehler	0,094	0,096
Beobachtungen	32	20

	Koeffizienten	*Standardfehler*	*t-Test*	*P-Wert*
WDs				
Achsenabschnitt	0,060	0,054	1,097	0,282
WDdatabase	0,816	0,107	7,607	1,75E-08
WDa				
Achsenabschnitt	0,221	0,069	3,211	0,005
WDdatabase	0,539	0,133	4,051	7,50E-04

3.2.2 Weitere Parameter

Die Korrelationsmatrix (Tabelle 5) gibt einen Überblick über die wichtigsten gemessenen Parameter und deren Zusammenhänge. Die interessanteren Korrelationen sind in Abb. 17 - 20 näher dargestellt.

Tabelle 5 Korrelationsmatrix – zeigt den Pearson-Korrelationskoeffizienten der einzelnen Parameter in der unteren Hälfte. Die dazugehörigen p-Werte sind in der oberen Hälfte der Matrix zu finden

	Dh	F	Dm	WDa	log(VD)	log(VA)	log(Kp)	BHDgrow	Hgrow
Dh	1	2,89E-02	8,03E-39	2,54E-03	3,90E-08	2,59E-24	2,83E-13	2,30E-02	2,82E-02
F	0,346	1	2,92E-02	2,70E-01	4,03E-02	1,32E-02	1,53E-07	2,01E-01	2,84E-01
Dm	***0,994***	0,345	1	2,15E-03	1,83E-08	2,52E-28	3,70E-13	3,34E-02	3,60E-02
WDa	**-0,464**	-0,179	**-0,471**	1	1,43E-02	4,62E-04	2,93E-03	1,08E-04	7,73E-05
log(VD)	***-0,743***	**0,326**	***-0,755***	**-0,384**	1	9,32E-08	1,54E-02	5,23E-01	3,24E-01
log(VA)	***0,968***	**0,389**	***0,980***	***-0,528***	***-0,729***	1	2,79E-15	2,38E-02	2,74E-02
log(Kp)	***0,871***	***0,721***	***0,869***	**-0,458**	**-0,381**	***0,900***	1	2,07E-02	3,32E-02
BHDgrow	**0,414**	0,240	**0,389**	***-0,648***	-0,121	**0,412**	**0,420**	1	3,58E-07
Hgrow	**0,401**	0,202	**0,384**	***-0,658***	-0,186	**0,403**	**0,390**	***0,781***	1

Legende 2 Die Werte beziehen sich auf die Korrelationen zwischen dem hydraulisch gewichteten Tracheendurchmesser (Dh), dem relativen Anteil der Tracheenfläche zur Gesamtquerschnittsfläche (F), dem durchschnittlichen Tracheendurchmesser (Dm), der Holzdichte der Äste (WDa), der logarithmierten Gefäßdichte log(VD), der logarithmierten Tracheenfläche log(VA), der logarithmierten potentiellen hydraulischen Leitfähigkeit log(Kp), dem jährlichen Zuwachs des Brusthöhendurchmessers (BHDgrow) sowie der Baumhöhe (Hgrow)

Die artspezifische durchschnittliche Tracheenfläche (VA) und die hydraulische Leitfähigkeit (Kp) korrelieren stark negativ mit der Astholzdichte (r^2 = 0,28 bzw. 0,21; p < 0,001 bzw. 0,01; Abb. 17 & Tabelle 6). Die artspezifische Gefäßdichte (VD) weist hingegen einen positiven Zusammenhang mit der Astholozdichte auf (r^2 =0,15; p = 0,01; Abb. 17 & Tabelle 6).

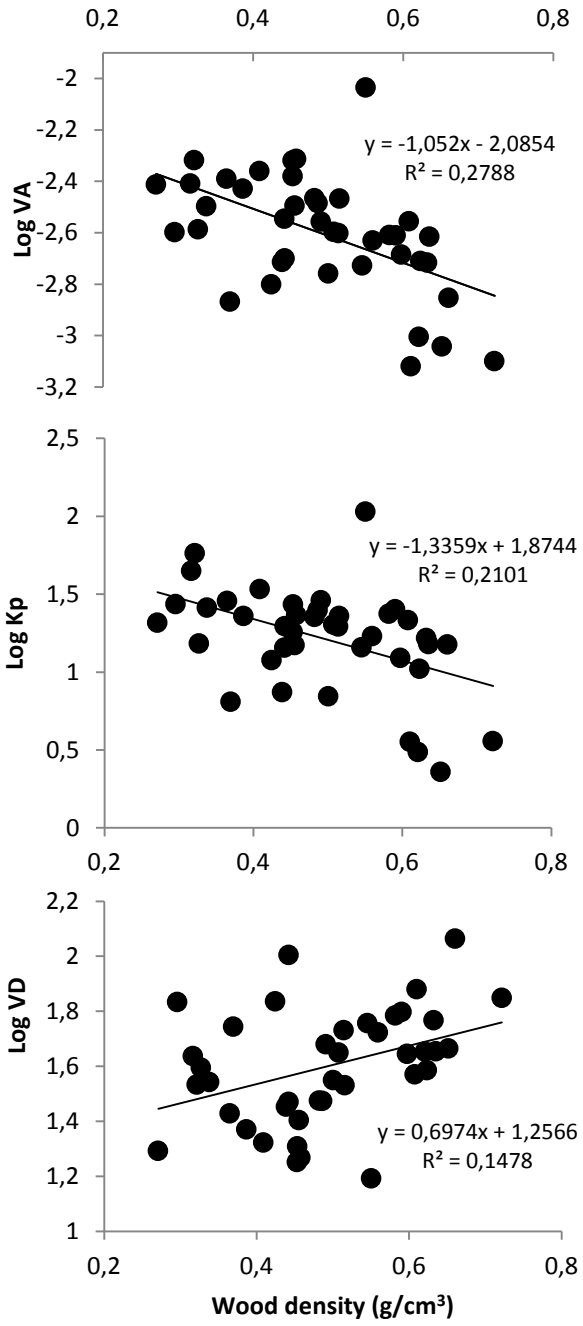
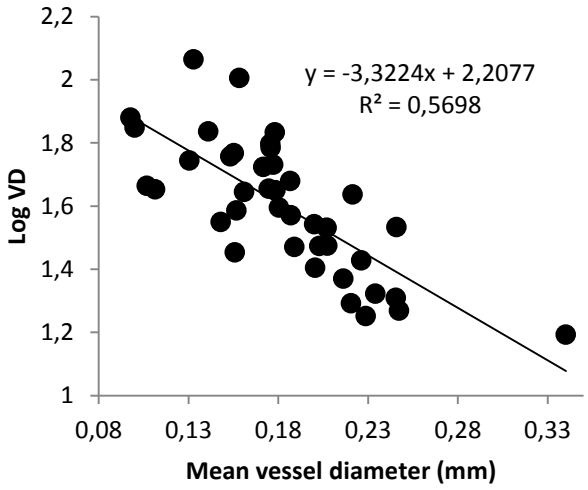


Abb. 17 Zusammenhänge der Astholzdichte (WDa) jeweils mit der artspezifischen und logtransformierten durchschnittlichen Tracheengröße log(VA), der logarithmierten hydraulischen Leitfähigkeit log(Kp) und der logarithmierten Gefäßdichte log(VD)

Tabelle 6 Regressionsanalyse der Zusammenhänge der artspezifischen und logtransformierten durchschnittlichen Tracheengröße log(VA), log(Kp) und Gefäßdichte log(VD) jeweils mit der Astholzdichte (WDa)

Regressionsanalyse	**log VA**	**log Kp**	**log VD**	
Korrelationskoeffizient	***0,528***	**0,458**	**0,384**	
R2	0,279	0,210	0,148	
Korrigiertes R2	0,260	0,189	0,125	
Standardfehler	0,197	0,301	0,195	
Beobachtungen	40	40	40	
	Koeffizienten	***Standardfehler***	***t-Test***	***P-Wert***
log VA				
Achsenabschnitt	-2,085	0,138	-15,067	1,3E-17
WDa	-1,052	0,274	-3,833	4,62E-04
log Kp				
Achsenabschnitt	1,874	0,212	8,846	9,19E-11
WDa	-1,336	0,420	-3,179	2,93E-03
log VD				
Achsenabschnitt	1,257	0,137	9,171	3,57E-11
WDa	0,697	0,272	2,567	0,014

Ebenso konnte eine sehr starke negative Korrelation zwischen der Gefäßdichte und der durchschnittlichen Gefäßgröße innerhalb der Arten gefunden werden ($r^2 = 0,57$; $p < 0,001$; Abb. 18).

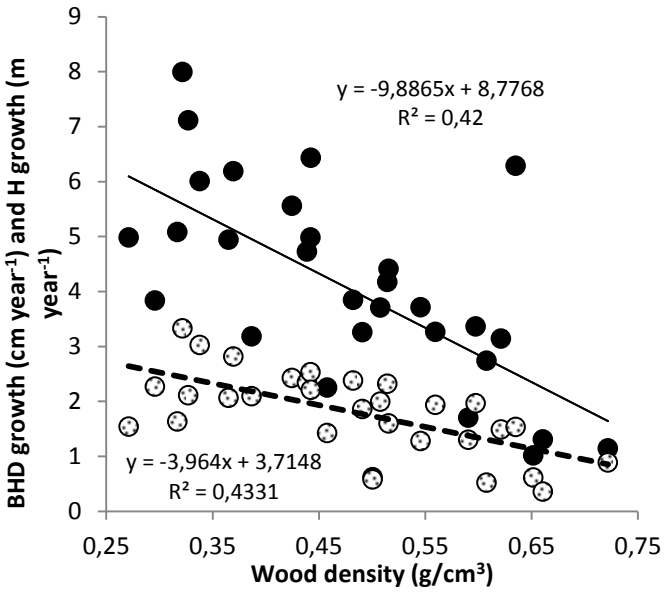


Regressionsanalyse	**log VD**
Korrelationskoeffizient	***0,755***
R2	0,570
Korrigiertes R2	0,558
Standardfehler	0,138
Beobachtungen	40

	Koeffizienten	***Standardfehler***	***t-Test***	***P-Wert***
Achsenabschnitt	2,208	0,089	24,943	3,66E-25
Tracheendurchmesser	-3,322	0,468	-7,094	1,83E-08

Abb. 18 Zusammenhang zwischen dem artspezifischen durchschnittlichen Tracheendurchmesser (Dm) und der logarithmierten Gefäßdichte log(VD), jeweils des Astholzes der Proben von der *Finca Amable*. Die Tabelle mit den Werten der Regressionsanalyse nebenan.

Vor allem der artspezifische jährliche Zuwachs des Brusthöhendurchmessers und der Höhe der Bäume auf der *Finca Amable* korrelieren sehr stark negativ mit der Astholzdichte derselben Bäume ($r^2 = 0,42$; $p < 0,001$; Abb. 19).

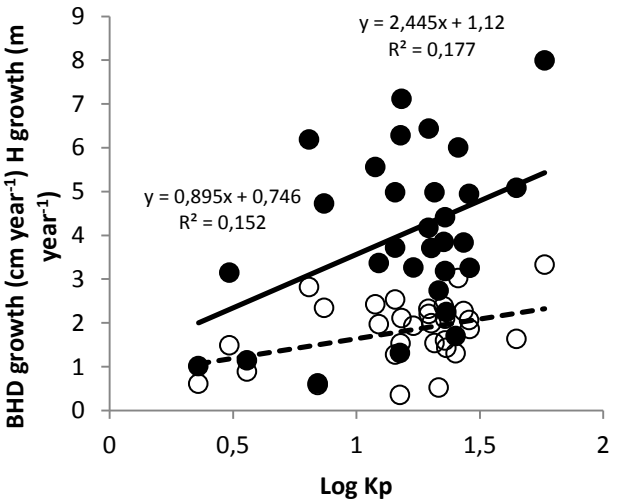


Regressionsanalyse	BHDgrow	Hgrow
Korrelationskoeffizient	0,648	0,658
R2	0,420	0,433
Korrigiertes R2	0,399	0,413
Standardfehler	1,450	0,566
Beobachtungen	30	30

	Koeffizienten	*Strdfehler*	*t-Test*	*P-Wert*
BHD grow				
Achsenabschnitt	8,777	1,087	8,077	8,56E-09
WDa	-9,886	2,196	-4,503	1,08E-04
Hgrow				
Achsenabschnitt	3,715	0,424	8,758	1,65E-09
WDa	-3,964	0,857	-4,625	7,73E-05

Abb. 19 Zusammenhang zwischen der Holzdichte und dem jährlichen Höhenzuwachs (Hgrow) und Durchmesserzuwachs (BHDgrow) der Bäume auf der *Finca Amable.* Gefüllte Punkte stellen den Zusammenhang der Dichte mit dem BHDgrow dar, Ringe jenen mit der Hgrow. Nebenstehende Tabelle zeigt die Werte der Regressionsanalyse

Die artspezifische, durchschnittliche Tracheengröße (VA) korreliert positiv mit dem jährlichen Zuwachs des Brusthöhendurchmessers (BHDgrow) sowie der Höhe (Hgrow) (r^2 = 0,27 bzw. 0,2; $p < 0,01$ bzw. 0,05; Tabelle 5). Eine Korrelation dieser Zuwachsparameter mit der hydraulischen Leitfähigkeit (Kp) ist zwar auch noch gegeben, aber nur mehr auf dem Signifikanzniveau von $p < 0,05$ ($r = 0,4$; Abb. 20).



Regressionsanalyse	BHDgrow	Hgrow
Korrelationskoeffizient	**0,420**	**0,390**
R2	0,177	0,152
Korrigiertes R2	0,147	0,122
Standardfehler	1,728	0,692
Beobachtungen	30	30

	Koeffizienten	*Standardfehler*	*t-Test*	*P-Wert*
BHDgrow				
Achsenabschnitt	1,120	1,229	0,911	0,370
log(Kp)	2,444	0,997	2,451	0,021
Hgrow				
Achsenabschnitt	0,746	0,492	1,514	0,141
log(Kp)	0,895	0,400	2,241	0,033

Abb. 22 Zusammenhang zwischen der hydraulischen Leitfähigkeit (Kp) und dem jährlichen Höhenzuwachs (Hgrow) und dem Durchmesserzuwachs (BHDgrow) der Bäume auf der *Finca Amable.* Gefüllte Punkte stellen den Zusammenhang der Tracheengröße mit dem BHDgrow dar, Ringe jenen mit der Hgrow. Nebenstehende Tabelle zeigt die Werte der Regressionsanalyse

3.3 Tracheendurchmesser und der Abstand zum Mark

Der artspezifische Zusammenhang zwischen dem Durchmesser der einzelnen Tracheen und deren Abstand zum Mark zeigt bei 58 % der gemessenen Arten (n=40) eine hoch signifikante, positive Korrelation (Abb. 21). Insgesamt 70 % der Asthölzer weisen einen signifikanten Effekt (Anstieg) der Gefäßgröße mit dem Abstand zum Mark auf. 30 % zeigen keine signifikante Tendenz. Die artspezifischen Regressionen sind in Abb. 22 dargestellt und jeweils mit dem Signifikanzniveau gekennzeichnet, der Effekt des Durchmessers der einzelnen Tracheen ist mit dem Abstand zum Mark für die verschiedenen Individuen ist in Abb. 23 angeführt. Genauere Werte finden sich im Appendix (Tabelle 9).

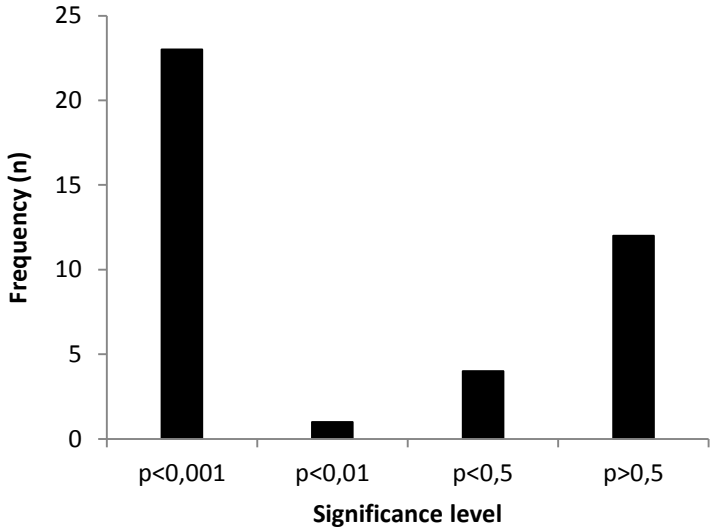


Abb. 23 Histogramm mit den absoluten Häufigkeiten auf der Ordinate, klassifiziert nach Signifikanzniveau

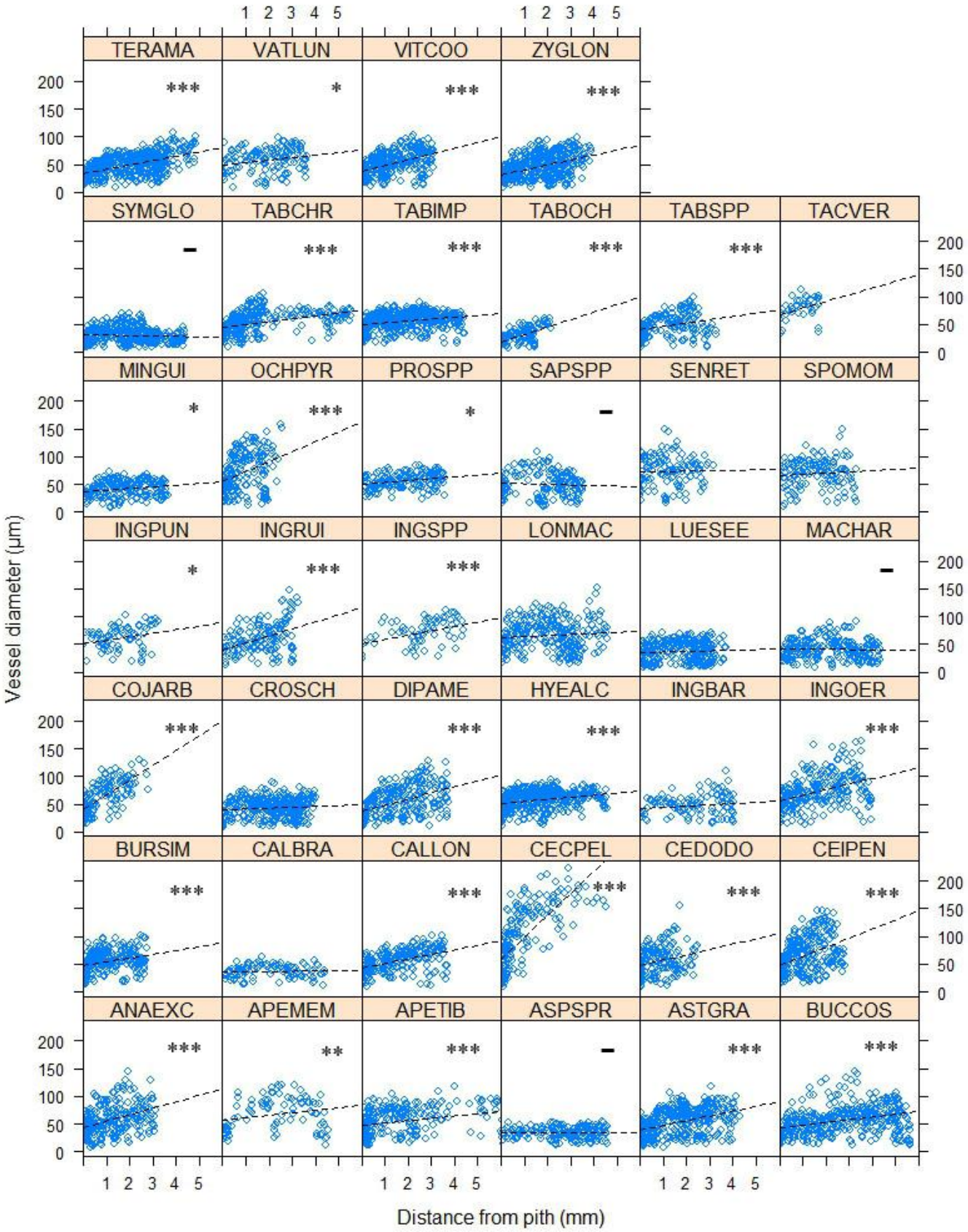


Abb. 24 Der Zusammenhang zwischen dem Durchmesser der einzelnen Tracheen (µm) und deren Abstand zum Mark (mm) mit der Trendlinie und dem Signifikanzniveau (* = p<0,5; ** = p<0,01; *** = p<0,001; - = Tracheendurchmesser nimmt mit größerem Abstand zum Mark ab). Der 6-Buchstaben-Code weist die einzelnen Arten aus und setzt sich jeweils aus den ersten drei Buchstaben der Gattung und der Art zusammen.

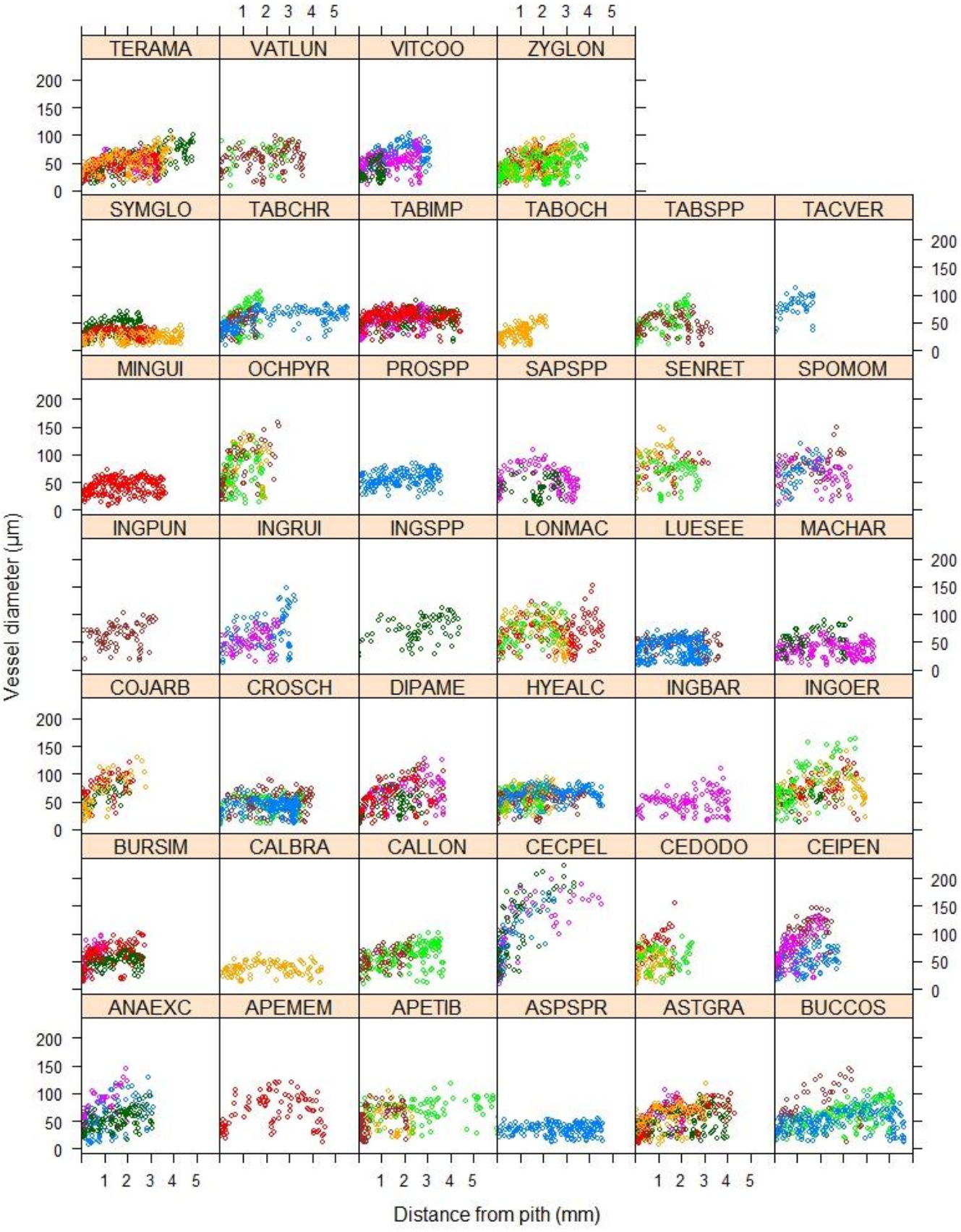


Abb. 25 Der Zusammenhang zwischen dem Durchmesser der einzelnen Tracheen (µm) und deren Abstand zum Mark.Die einzelnen Farben weisen jeweils unterschiedliche Individue innerhalb einer Art aus. Der 6-Buchstaben-Code weist die einzelnen Arten aus und setzt sich jeweils aus den ersten drei Buchstaben der Gattung und der Art zusammen.

4 Diskussion

4.1 Methode

Zwischen den artspezifischen Stamm- und Astholzdichten konnte ein stark positiver Zusammenhang ($p < 0,01$; Abb. 15) gefunden werden. Diese Auswertung bezieht sich jeweils nur auf die Mittelwerte von 23 verschiedenen Arten, obwohl insgesamt von 69 unterschiedlichen Baumarten Proben genommen wurden. Einerseits stellte es sich vielfach als schwierig heraus, Stammholzproben von adulten Individuen im Primärwald zu finden und richtig zu bestimmen, die jenen Arten der Wiederbewaldungsfläche entsprachen. Es ergaben sich öfters auch bei der Entnahme der Bohrkerne aus technischen Gründen Probleme. Überschritt beispielsweise der Stammdurchmesser die Länge des Zuwachsbohrers (30 cm bzw. 60 cm) um einen Faktor von 2, wurde keine Probe genommen, da die Variation der Dichte entlang radialer Verläufe des Stammes (vgl. Kap. 1.6) auf diese Weise nicht adäquat gemittelt werden hätte können. Andererseits konnten von manchen gepflanzten Baumarten auf der Wiederbewaldungsfläche, von denen schon Bohrkernsampels vorhanden waren, keine Astholzproben entnommen werden, da einige Individuen zu klein, noch unverholzt oder aus diversen Gründen nicht mehr vorhanden waren.

Aus oben genannten Gründen konnte bei den Astproben die angestrebte Anzahl von mindestens 3 Wiederholungen verschiedener Individuen pro Art nur bei 22 Arten (55% aller gesammelten Arten der Astsamples) erreicht werden (Abb. 5). Die Holzdichten von insgesamt 9 Arten wurden nicht gemittelt, da davon jeweils nur ein Individuum gesammelt wurde und ebenfalls von 9 Arten (jeweils 22,5 % aller gesammelten Arten der Astsamples; Abb. 5) wurde der Mittelwert aus 2 Individuen pro Art ermittelt.

4.2 Holzdichte

Um die Richtigkeit der ermittelten Dichtewerte zu überprüfen, wurden also die Daten dieser Erhebung mit jenen der Datenbank *Global wood density database* (Zanne et al., 2009) verglichen, wobei sehr starke Korrelationen festgestellt werden konnten ($r=0,81$ (WDs); $r=0,69$ (WDa); Tabelle 4). Zwischen den beiden Datensätzen wurde die

durchschnittliche Abweichung des Dichtewerts jener Arten, von denen weniger als 3 verschiedene Wiederholungen der Astproben gesammelt wurden, erhoben. Ebenso wurde dieser Wert von den Arten berechnet, von denen 3 oder mehr als 3 Wiederholungen vorhanden waren. Die durchschnittliche Abweichung von den Dichtewerten der Datenbank liegt für Erstere bei 0,08 g/cm^3, bei Zweiteren beträgt dieser Wert 0,12 g/cm^3. Man kann demnach davon ausgehen, dass die geringen Wiederholungen pro Art in dieser Erhebung keine negative Auswirkung auf die Ergebnisse haben und man diesen Dichtedaten demnach soweit vertrauen kann.

4.2.1 Die Daten der Global wood density database

Es ist schwer anhand der Publikation von Zanne et al. (2009) nachzuvollziehen, ob die einzelnen Dichtedaten der Datenbank von Astholz oder Stammholz erhoben wurden. Die Durchschnittsdichte der Äste (WDa) korreliert jedoch nicht ganz so stark mit den Werten der Datenbank ($r=0,61$; $p<0,001$; Tabelle 4) wie mit den Stammholzdichten (WDs) ($r=0,81$; $p<0,001$; Tabelle 4). Der stärke Zusammenhang ließe darauf schließen, dass in der Datenbank vorwiegend Stammholzdichten angeführt sind.

4.2.2 Die Astholzdichte ist stark mit der Stammholzdichte korreliert

Neben der WDs, die von Bäumen eines Sekundär- bzw. Primärwaldhabitat gemessen wurden, stammen die Daten zu den weiteren Parametern sowie zu den Zuwachsraten alle von Bäumen der *Finca Amable*. Neben der Zuwachsrate wurden die weiteren Parameter sogar von den selben Astholzproben erhoben, die zuvor für die Dichtebestimmung herangezogen worden sind. Zwischen der WDs und WDa wurde eine sehr signifikante Korrelation ($r=0,6$; $p=0,002$; Tabelle 3) gefunden. Dadurch ist jedenfalls eine Rechtfertigung der Verwendung von Astholzdichten für Vergleiche von Daten und Ergebnissen anderer Erhebungen, die unter Umständen manchmal Stammholzparameter für ihre Analyse verwenden, gewährleistet.

Dennoch, da die Arten der gesammelten Bohrkernproben der Stammhölzer des Primär- bzw. Sekundärwaldes alle laut Bepflanzungsplan auch auf der *Finca Amable* zu finden sein sollten, würde eine gezielte Erweiterung der Asthölzer um diese Arten die Stichprobenanzahl und somit den Vetrauensbereich der Daten um ein Vielfaches erhöhen. Denn von insgesamt 68 gesammelten, verschiedenen Arten sind nur 24 von Ast- sowie Stammholz vorhanden. Die Irrtumswahrscheinlichkeit der ohnehin schon starken

Korrelation zwischen WDa und WDs (r=0,6; p=0,002; Tabelle 3) könnte durch einen verhältnismäßig geringen Aufwand des Sammelns und Bestimmens der Dichte einiger weiterer Astholzproben, noch um einiges minimiert werden.

4.2.3 Variation der Holzdichten

Ähnlich wie in anderen Publikationen wurden in dieser Arbeit hohe Variationen bei der artspezifischen WDs gefunden (Min.: 0,16; Max.: 1,01; Abb. 10). Die Spannweite beträgt dabei also 0,85 und ist damit sogar um 0,15 höher als sie bei Hietz et al. (unpubl.) in einer Untersuchung von 325 Bäumen aus Panama gefunden wurde. Die hier erhobenen, artspezifischen Astholzdichten (WDa) ergaben jedoch mit einem Minimalwert von 0,27 und einem Maximalwert von 0,72 nur eine etwa halb so große Spannweite (0,45; Abb. 11). Der Unterschied der Spannweiten könnte erstens darauf zurückzuführen sein, dass für die artspezifische WDs insgesamt Proben von 52 unterschiedlichen Arten und für die artspezifische WDa nur Proben von 40 verschiedenen Arten gesammelt wurden. Die Differenz von 12 Arten hat vor allem auf die Maximalwerte der WD starken Einfluss, da die 5 Arten mit der höchsten WDs gar nicht in der Erhebung der WDa vorkommen. Daraus ergibt sich eine Differenz zwischen WDs_{max} und WDa_{max} von 0,29, wohingegen der Unterschied zwischen WDs_{min} und WDa_{min} nur 0,11 ausmacht. Außerdem variieren Astholzdichten generell stärker, da sie im Gegensatz zum Stamm, der meistens relativ konstanten mechanischen Belastungen ausgesetzt ist, in Abhängigkeit von Position, Neigungen usw. größeren Unterschieden in der mechanischen Beanspruchung ausgesetzt sind. Daher ist es möglich, dass die Dichte zweier Astproben desselben Baumes viel unterschiedlicher ist, als sie im Stammholz desselben Individuums gefunden werden kann.

Jene Art, bei der die geringste Dichte bei den Stammholzproben gemessen wurde (*Ochroma pyramidale*; ρ=0,16 g/cm^3), kommt in der Erhebung der Astholzdichten ebenso vor und weist dort interessanterweise eine doppelt so hohe Dichte auf (ρ=0,32 g/cm^3). Der Trend einer höheren Astholzdichte im Vergleich zu den Stammholzdichten konnte in dieser Arbeit für 58 % der Arten gefunden werden (n=24). Nachdem die Astholzdichte stark mit der Stammholzdichte korreliert ist (Tabelle 3), ist dieser Trend, der mit einer verschwindend geringen Abweichung von 16 % ohnehin nicht allzu aussagekräftig ist, wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass Astholzdichten generell stärker variieren und dieser Trend durch die Auswahl der einzelnen Astproben ausgelöst wurde.

4.2.4 Die Holzdichte korreliert negativ mit dem Volumszuwachs

Die Holzdichte ist nicht nur ein zuverlässiger Parameter für Schätzungen der terrestrischen Kohlestoffbestände (Baker et al. 2004; Chave et al., 2009), oder ein ausschlaggebender Faktor für die Beschreibung der mechanischen Festigkeit von Bäumen (Sterck et al., 2006; Wiliamson, Wiemann, 2010), sondern kann beispielsweise auch für Voraussagen zum Höhen- und Durchmesserzuwachs herangezogen werden. So zeigt diese Untersuchung, dass sowohl der jährliche Höhenzuwachs (Hgrow) als auch der jährliche Zuwachs des Brusthöhendurchmessers (BHDgrow) hoch signifikant, negativ mit der Holzdichte korreliert (r=-0,66 und r=-0,65; Tabelle 5). Dieser Zusammenhang scheint nachvollziehbar, da die Holzdichte die Kohlenstoffinvestition pro Volumseinheit beschreibt (Chave et al., 2009) und die Dichte eines Baum daher bei angenommen gleicher Masse nur über eine Volumsvariation, also eine Änderung der Höhe bzw. des Durchmessers, reguliert werden kann. Oder anders gesagt, je mehr Kohlenstoff (Masse) ein Baum bei gleichem Volumen bindet, desto dichter ist sein Holz. Die Kohlenstoffinvestition steht, wenn auch etwas variabel und zusätzlich an einige andere Faktoren gebunden, in Abhängigkeit zu einem Zeitfaktor (Carlquist, 2001), wodurch beim Wachstum über einen fixierten Zeitraum das Volumen die eher veränderliche Variable darstellt. Da per Definition ein größerer Volumszuwachs bei ähnlicher Kohlenstoffinvestition zu einer geringeren Dichte führt Eine Veränderung des Volumens ist wahrscheinlich eine vebreitete Strategie, durch die Bäume die Dichte ihres Holzes steuern.

Eine Strategiedifferenzierung ist dabei im Zusammenspiel zwischen einer hohen Dichte, welche mit kleinem Volumszuwachs (Tabelle 5), großer biomechanischen Sicherheit (Sterck et al., 2006; Williamson, Wiemann, 2010) sowie einer geringer Mortalitätsrate (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010) assoziiert ist, und einer niedrigen Dichte, welche wiederum mit schnellem Volumszuwachs (Tabelle 5) und Kurzlebigkeit in Verbindung zu bringen ist (Poorter et al., 2010), zu finden.

Anhand des relativen Zuwachses des Brutshöhendurchmessers und der Holzdichte ist es möglich nicht nur den Volumszuwachs, sondern auch die *Aboveground Biomass* (AGB), also die oberirdische Biomasse, zu berechnen (Chave et al., 2014). Damit erhält man neben einem Volumszuwachs auch einen Wert für den Biomassezuwachs. Die Holzdichte und der BHD-Zuwachs sind negativ korreliert (Tabelle 5), Zusammenhänge zwischen dem

Biomassezuwachs und der Holzdichte sind aber weniger stark (Hietz et al., unpubl.). Daher wäre es für zukünftige Arbeiten interessant, die Beziehung zwischen dem Biomassezuwachs, der Holzdichte und auch anderen Parametern wie beispielsweise der duruchschnittlichen Gefäßgröße näher zu analysieren.

4.2.5 Nicht nur die Holzdichte ist ausschlaggebend

Für ein ganzheitliches Verständnis der unterschiedlichen Entwicklungsstrategien von Pflanzen sind in obiger Ausführung natürlich einige wichtige Faktoren außer acht gelassen worden, welche auf Wachstumsbedingungen von Bäumen großen Einfluss haben können. Umwelteinflüsse können die Struktur des Holzes oft markant bestimmen (Chave et al., 2009) ebenso wie genetische Variation (Carlquist, 2012) und Interaktionen mit benachbarten Pflanzen und Tieren. Da diese Einflüsse jedoch nicht Gegenstand vorliegender Untersuchung sind (einige dieser Faktoren werden noch in zukünftigen Studien auf der gleichen Versuchsfläche näher analysiert), kann hier vorerst nur darauf verwiesen werden, dass sich wahrscheinlich Umweltaspekte wie beispielsweise die Bodenbeschaffenheit, die Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit sowie die Windbelastung und auch die Temperatur, trotz kleineren mikroklimatischen Unterschieden, auf der sehr einheitlich exponierten und flachen *Finca Amable* als recht homogenen darstellen. Vor allem die Holzdichte, und damit zusammenhängend einige weitere Parameter, werden sehr stark von dem Alter, der Höhe und dem Durchmesser der Bäume beeinflusst (Henry et al., 2010). Jene Faktoren sind in dieser Arbeit in so fern berücksichtigt, als dass die ältesten Bäume der *Finca Amable* etwa 4 Jahre alt sind und der festgelegte Astdurchmesser von 1-2 cm der gesammelten Proben ganz junge Individuen ausschließt und somit eine Homogenität des Baumalters ungefähr gewährleistet.

4.3 Trade-off zwischen mechanischer Sicherheit und hydraulischer Effizienz?

Eine hohe Dichte ist mit langsamen Wachstum und interessanterweise auch mit einer geringen hydraulischen Leitfähigkeit korreliert (r=-0,46; Tabelle 5). Da immer wieder von einem Trade-off zwischen hydraulischer Effizienz und mechanischer Sicherheit gesprochen wird (Baas et al., 2004; Lens er all., 2011) und auch in vorliegender Arbeit

eine stark negative Korrelation zwischen Kp und WD festgestellt werden konnte (r=-0,46; Tabelle 5), soll hier nach möglichen Ursachen gefragt werden.

4.3.1 Leiten mehr Tracheen auch wirklich mehr Wasser?

Auch wenn mehr Tracheen potentiell mehr Wasser transportieren könnten, ist die Gefäßdichte (VD) negativ mit der hydraulischen Leitfähigkeit (Kp) korreliert (r=-0,38; Tabelle 5), was aber vor allem mit der stark negativen Korrelation zwischen dem durchschnittlichen Tracheendurchmesser (Dm) und der VD (r=-0,76; Tabelle 5 & Abb. 18) zu erklären ist. Denn weniger große Tracheen als kleinere finden pro Stammquerschnittsfläche Platz und Kp wird linear mit größerer VD effizienter, erhöht sich aber mit der 4. Potenz des hydraulisch gewichteten Tracheendurchmesser, der wiederum nicht stark von Dm abweicht. Da Dm natürliche eine fast perfekte Korrelation mit VA zeigt (r=0,98; Tabelle 5), kann man demnach behaupten, dass die durchschnittlicher Tracheengröße (VA) viel ausschlaggebender für Kp ist (r= 0,9; Tabelle 5) als VD.

4.3.2 Warum die Trachheengröße die Holzdichte beeinflusst

Neben Umwelteinflüssen stehen hydraulische Eigenschaften in starkem Zusammenhang mit der Holzdichte und der Zuwachsrate von tropischen Bäumen. Durch ein effektiveres Hydrosystem (also v.a. durch größere VA) kann eine höhere Transpirationsrate erreicht werden, was weiters zu einer ausreichenden Wasserversorgung der Blätter führt und, als positiver Effekt auf die Photosyntheseaktivität, auch das Wachstum fördert (Brodribb et al., 2002). In aktuellen Untersuchungen an tropischen Bäumen (Poorter et al., 2010; Fan et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013) konnte, ebenso wie in dieser Arbeit, gezeigt werden, dass Arten mit hohen Wachstumsraten nicht nur leichteres Holz aufwiesen, sondern im Durchschnitt auch mit größeren Tracheen (VA) (r=0,41; p<0,05; Tabelle 5) und daher einer höheren hydraulischen Leitfähigkeit (Kp) (r=0,41; p<0,05; Tabelle 5 & Abb. 20) in Verbindung zu bringen sind. Da die durchschnittliche Tracheenfläche (VA) positiv mit dem Anteil der Tracheenfläche am Gesamtquerschnitt (F) korreliert (r=0,39; p=0,013; Tabelle 5) die VA jedoch stark negativ mit WD (r=-0,53; p<0,001; Tabelle 5), könnte die theoretische Schlussfolgerung angestellt werden, die, wenn auch anders hergeleitet und für eine mediterrane Klimazone gültig, von Preston et al. (2006) publiziert wurde: ein größeres F, also ein größerer Anteil der Tracheenlumina am gesamten Holzquerschnitt, führt zu weniger dichtem Holz. In dieser Arbeit konnte jedoch kein Zusammenhang zwischen der Holzdichte und dem Anteil der Tracheenfläche an der

Gesamtquerschnittsfläche (F) gefunden werden (r=-0,18; Tabelle 5). Diese Erkenntnis geht auch mit den Ergebnissen von Poorter et al. (2010) sowie Zanne & Falster (2010) einher, die ebenfalls zeigen, dass ein größeres F nicht zwangsläufig zu einer geringeren Dichte führt. Ein Erklärungsansatz für diesen nicht vorhandenen Zusammenhang könnte beispielsweise in der Beschaffenheit und den Anteilen anderer Zellbestandteile am Gesamtquerschnitt gesucht werden. Da in dieser Arbeit neben den Tracheen keine anderen Zelltypen gemessen wurden, kann man sich zum Beispiel auf die Arbeit von Poorter et al. (2010) stützen, die für 42 tropische Baumarten aus Bolivien weder Zusammenhänge zwischen WD und F, noch zwischen WD und dem Anteil der Faserzellen sowie der Parenchymzellen an der Gesamtquerschnittfläche finden konnten. Die Dichte ist in diesem Zusammenhang also nicht unbedingt von der prozentualen Verteilung der einzelnen Zelltypen, sondern vielfach von der Dicke der Faserzellwände abhängig (Jacobsen et al., 2007; Fan et al., 2012). Bäume können demnach ihre Holzdichte, also die mechanische Festigkeit, regulieren, ohne den Anteil der Tracheen am Gesamtquerschnitt zu verändern. Außerdem zeigen jene Arten, die Fasern mit dicken Zellwänden haben, im Durchschnitt signifikant höhere Holzdichten, auch wenn sie zugleich große VA aufweisen (Chave et al., 2009).

Es wäre denkbar, dass Bäume über die Stärke der Faserzellwände eine hohe Dichte und dennoch wenige große Tracheen aufweisen, dementsprechend auch eine sehr effektive hydraulische Leitfähigkeit besitzen und der Trade-off zwischen hydraulischer Leitfähigkeit und mechanischer Sicherheit nicht unbedingt für alle Individuen seine Gültigkeit behält. Die Assoziation einer geringen Holzdichte mit hoher Kp und schnellem Wachstum wurde jedoch nicht nur bei Poorter et al., (2010), Fan et al., (2012) sowie Pérez-Harguindeguy et al., (2013), sondern auch in vorliegender Arbeit gefunden. Da Tracheen ob ihrer geringen Masse aber nicht zur Holzdichte beitragen, weisen schnellwüchsige Bäume wahrscheinlich wegen ihres höheren Bedarfs an Wasser und Nährstoffen große Gefäße auf und sind dadurch in der Lage schneller zu wachsen.

Die Präparate der Astquerschnitte sind soweit konserviert und digitalisiert, dass sie zukünftig für genauere Analysen, beispielsweise der anderen Zellbestandteile, herangezogen werden könnten. Die vorliegenden Daten würden auf diese Weise durch einige Schlüsselparameter erweitert werden. Im Speziellen könnte der Zusammenhang

zwischen der VA und der WD durch eine eingehendere Betrachtung der Faserzellen und deren Zellwanddicke besser verstanden werden.

4.4 Weitere Überlegungen

Vor allem Pionierarten produzieren vorerst oft Holz mit geringer Dichte und erst später im Wachstum investieren solche Arten in dichteres Holz (Woodcock, Shier, 2002). Diese Strategie ist aus biomechanischer Sicht sehr vorteilhaft, weil durch das leichte Holz in Marknähe das Eigengewicht des Stammes sehr stark reduziert wird und die mechanische Sicherheit durch den dichten Holzanteil an der Peripherie dennoch gewährleistet ist (Niklas, Spatz, 2010). Offensichtlich ist ein schnelles Wachstum, welches, wenn auch nicht unmittlebar davon abhängig (vgl. Kap. 4.3.2), dennoch meistens mit einer niedrigen Dichte in Zusammenhang gebracht wird, eine sehr spezielle Strategie, die nur von wenigen Arten (z.B. Pionierarten wie *Cecropia peltata* oder *Ochroma pyramidale)* angewandt wird. Die Tendenz einer Zunahme der Holzdichte vom Mark zur Borke tritt, obwohl aus Sicht der mechanischen Festigkeit durchaus vorteilhaft, eher seltener gegenüber einer Abnahme der Holzdichte von innen nach außen auf (Hietz et al., 2013).

4.4.1 Warum folgen nicht alle Bäume der Strategie von Pionierarten?

Vor allem in den ersten Monaten des Wachstums weist eine solche Strategie zwar den großen Vorteil auf, dass die Blätter eines Baumes schnell über die niedrigere Krautschicht gehoben werden und eine daraus resultierende effektive Absorption der Sonneneinstrahlung zu hohen Verdunstungs- und Photosyntheseraten führt, die wiederum das Wachstum positiv beeinflussen (Brodribb et al., 2002). Eine Reihe limitierender Faktoren darf für ein ganzheitliches Verständnis der Entwickluung von Pflanzen aber nicht außer Acht gelassen werden: 1) Die Bodenbeschaffenheit, besonders das Vorhandensein von Nährstoffen und die Wasserhaltekapazität; 2) Die Wasserverfügbarkeit in Form von Grundwasser und Niederschlag (Kettunen, 2006); 3) Weniger dichtes Holz ist in der Regel kurzlebiger (Poorter et al., 2010) und weist eine geringere Resistenz gegenüber mechanischen Belastungen auf (Hacke et al., 2001; Sterck et al., 2006), z.B. Wind, starke Regenfälle, Pathogenbefall, Bewuchs von anderen Pflanzen usw.

Diese Faktoren beeinflussen die Entwicklung von Bäumen sehr stark und können zusätzlich in Abhängigkeit von jahres- und tageszeitlichen Abläufen, vor allem in Zeiten

eines rasanten Klimawandels sehr variabel sein. Verschiedene Arten reagieren mit unterschiedlichen Strategien auf diese Gegebenheiten, weil sie sich zwischen solchen hemmenden bzw. fördernden Faktoren einnischen und dabei, unter Berücksichtigung von komplexen Trade-offs, Konkurrenzdruck und Kompromissen, eine möglichst optimierte Entwicklungsstrategie anstreben. Es wäre beispielsweise nicht möglich die gleiche Nische mit allen Arten zu besetzen, da der Konkurrenzdruck zu groß und Ressourcen zu knapp werden würden. Eine daraus resultierende Strategiedifferenzierung stellt eine wichtige Voraussetzung für die Anpassungsfähigkeit (innerhalb) eines Ökosystems und somit für die Erhaltung der Biodiversität dar (Kraft et al. 2008).

Es wäre demnach für zukünftige Arbeiten interresant, einige der oben genannten Faktoren auf der *Finca Amable* zu erheben und deren Wechselwirkung mit den anatomischen und funktionellen Eigenschaften der einzelnen Baumarten zu analysieren.

4.4.2 Radiale Variation der Holzdichte

Da also die Dichte entlang radialer Verläufe des Holzes nicht homogen ist (Grabner, Wimmer, 2006) und der Tracheendurchmesser vom Mark zum Bast auch stark variieren kann (Carlquist, 2001), würde sich eine genauere Analyse dieser Begebenheiten für weitere Untersuchungen anbieten. Von den Bohrkernen des Stammholzes wurden in dieser Arbeit jeweils die Dichtewerte der 2,5 cm–Stücke gemessen, wodurch sich radiale Verläufe der Dichtevarianz leicht ermitteln ließen. Die Tracheengröße oder andere Parameter wurden von diesen Proben aber leider nicht erhoben. Demgegenüber stehen die Astholzproben, von denen zwar viele anatomische Eigenschaften wie die durchschnittliche Tracheengröße und auch die Abhängigkeit der Tracheengröße mit dem Abstand zum Mark untersucht wurden, die radiale Veränderung der Holzdichte wurde jedoch wegen des sehr geringen Durchmesser der Äste von 1-2 cm und der generell größeren Variation der Holzdichte von Ästen (vgl. Kap. 4.2.3) in vorliegender Arbeit nicht gemessen.

Um den (sich wahrscheinlich nicht unmittelbar bedingenden vgl. Kap. 4.3.2) Zusammenhang zwischen der Tracheengröße und der Holzdichte besser zu verstehen, wäre Beantwortung der Frage, ob auch eine radiale Veränderung der Holzdichte negativ mit einer radialen Änderung der Tracheengröße korreliert, sehr aufschlussreich. Ebenso könnte im Zuge dessen die radiale Variation anderer Zellanteile am Gesamtquerschnitt und der Zellwanddicken untersucht werden.

4.5 Conclusio

Bei vielen Untersuchungen beschreiben hydraulische Eigenschaften das Wachstum von tropischen Bäumen besser als die Holzdichte (Fan et al., 2012). In dieser Arbeit wurde jedoch die Holzdichte als der besser korrelierte Prädiktor für den jährlichen Volumszuwachs der Baumhöhe sowie des Brusthöhendurchmessers gefunden. Die Holzdichte ist auch in anderen Arbeiten oft negativ mit dem Volumszuwachs korreliert (Poorter et al., 2010; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), Zusammenhänge zwischen dem Biomassezuwachs und der Holzdichte sind aber weniger beständig (Hietz et al., unpubl.). Ein solcher Zusammenhang wurde in dieser Diplomarbeit nicht untersucht, wäre aber für ein nähres Verständnis der Ökologie von Bäumen auch sehr interessant.

Große Tracheen (VA), also eine hohe hydraulische Leitfähigkeit (Kp), sind in vorliegender Studie zwar stark negativ mit der Holzdichte (WD), aber positiv mit der Zuwachsrate (BHDgrow & Hgrow) korreliert. Da Tracheen mit ihrem großem Lumen und einer relativ dünnen Zellwand keinen großen Beitrag zur Holzdichte leisten, ist dieser Zusammenhang wohl eher dadurch zu erklären, dass eine effektivere hydraulische Leitfähigkeit zu einer besseren Wasser- und Nährstoffversorgung führt und daher schnelleres Wachstum stattfinden kann.

Die Holzdichte (WD) ist vielfach von den Anteilen der Zellbestandteile am Gesamtquerschnitt abhängig. Da hier jedoch keine Korrelation zwischen dem Anteil der Tracheen am Gesamtquerschnitt (F) und der Holzdichte (WD) gefunden wurde, liegt die Annahme nahe, dass die Dichte wahrscheinlich auf den Anteil der Faserzellen und vor allem die Dicke deren Zellwände zurückzuführen ist (Jacobsen et al., 2007; Fan et al., 2012).

Ein oft publizierter Trade-off zwischen der hydraulischen Effizienz und der mechanischen Sicherheit (Baas et al., 2004; Lens er all., 2011) scheint durch vorliegende Daten zwar bestätigt, behält aber nicht immer seine Richtigkeit, da vor allem jene Arten, die Fasern mit dicken Zellwänden aufweisen, im Durchschnitt signifikant höhere Holzdichten haben, auch wenn sie zugleich wenige große Gefäße, also dennoch eine effiziente hydraulische Leitfähigkeit, besitzen (Chave et al., 2009).

Alle hier angeführten Zusammenhänge sind als bivariate Regression gerechnet, obwohl vielleicht für einige Arten eine multivariate Analyse von funktionellen Eigenschaften die

Ökologie besser erklären würde als die Betrachtung einzelner funktioneller Eigenschaften (Martínez-Garza et al., 2013). Da funktionelle Eigenschaften vielfach abhängig von der Größe und daher auch von dem Alter der Bäume sind und andere Untersuchungen diese Faktoren oftmals nicht in ihren Erhebungen berücksichtigen (können), leistet diese Diplomarbeit einen guten und vertrauenswürdigen Beitrag für ein besseres Verständnis der Struktur und Funktion einiger tropischer Bäume Costa Ricas, weil ein Großteil der hier erhobenen Daten von etwa gleichaltrigen Bäumen einer geschlossenen, mehr oder weniger homogenen Fläche stammem (vgl. Kap. 4.2.5) und damit viele relevante Störfaktoren ausgeschaltet werden konnten.

5 Literaturverzeichnis

Baas, P., Werker, E., Fahn, A. (1983). Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull*, 4, 141-159.

Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D., et al. (2004). Evolution of xylem physiology. In: The Evolution of Plant Physiology (eds.: Hemsley, A. R., Poole, I.) Elsevier Academic Press, London, San Diego, pp. 273-295.

Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., et al. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest plots. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562.

Becker, P., Meinzer, F. C., Wullschleger, S.D. (2000). Hydraulic limitation of tree height: A critique. *Functional Ecology*, *14*(1), 4–11.

Bond, W. J. (1989). The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36(3), 227-249.

Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Gutiérrez, M.V. (2002). Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environment*, *25(11)*, 1435–1444.

Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sánchez-Azofeifa, et al. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management*, *258*(6), 931–940.

Carlquist, S. (1982). The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. Stain Technology, 57(5), 311-317.

Carlquist, S. (^{2}2001). Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer-Verlag, Berlin, New York.

Carlquist, S. (2012). How wood evolves: a new synthesis. *Botany*, 90(10), 910-940.

Chave, J. (2005). Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFS sites. http://chave.ups-tlse.fr/chave/wood-density-protocol.pdf [Zugriff 25.2.2016]

Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R. et al. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6), 2356-2367.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S. et al. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecoogy Letters*, 12(4), 351-366.

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., et al. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomassof tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190.

Choat, B., Cobb, A.R., Jansen, S. (2008). Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*, 177(3), 608-626.

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J. et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Natur*, 491(7426), 752-755.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E. et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.

Creber, G.T., Chaloner, W.G. (1984). Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review*, 50(4), 357-448.

Craven, D., Dent, D., Braden, D., et al.. (2011). Seasonal variability of photosynthetic characteristics influences growth of eight tropical tree species at two sites with contrasting precipitation in Panama. *Forest Ecology and Management*, *261*(10), 1643–1653.

Denman, K.L., Brasseur, G., Chidthaisong, A. et al. (2007). Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds.: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 663–745.

Falster, D.S., Westoby, M. (2005). Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, *Australian Journal of Ecology*, 93(3), 521-535.

Falster, D.S. (2006). Sapling strenght and safety: the importance of wood density in tropical forests. *The New Phytologist*, 171(2), 237-239.

Fan, Z-X., Zhang, S-B., Hao, G-Y., et al. (2012). Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult-Testure of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, *100*(3), 732–741.

Fearnside, P.M. (1997). Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 90(1), 59-87.

Fichtler, E., Worbes, M. (2012). Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal*, 33(2), 119-140.

Gartner, B.L. (1995). Plant Stems: Phsysiology and Functional Morphology. Academic Press, San Diego.

Gleason, S.M., Butler, D.W., Ziemińska, K., et al. (2012). Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. *Functional Ecology*, *26*(2), 343–352.

Grabner, M., Wimmer, R. (2006). Variation of different tree-ring parameters in samples from each terminal shoot of a Norway spruce tree. *Dendrochronologia*, 23(3), 111-120.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T. et al. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457-461.

Hansen, M.C., Potapov, P.V, Moore, R., et al. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st –Century Forest Cover Change. *Science*, *342*(6160), 850–853.

Henry, M., Besnard, A., Asante, W.A., et al. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, *260*(8), 1375–1388.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, et al. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 133–302.

Hietz, P., Valencia, R., Wright, J.S. (2013). Strong radial variation in wood density follows a uniform pattern in two neotropical rain forests. *Functional Ecology*, *27*(3), 684–692.

Hietz, P., Rosner, S., Hietz-Seifert, U., Wright, S.J. (unpubl.) Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest.

Hillis, W.E. (1987). Heartwood and Tree exudates. Springer Verl., Berlin.

Hinckley, T.M., Schulte, P.J. (1995). Stems in the Biology of the Tissue, Organism, Stand and Ecosystem. In: Plant Stems: Physiology and Functional Morphology (Gartner, B. L.) Academic Press, San Diego, pp. 409-428.

Hoeber, S., Leuschner, C., Köhler, L., et al. (2014). The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *Forest Ecology and Management*, 330, 126–136.

Huber, W., Schaber, D., Weissenhofer, A. (2015). Die Tropenstation La Gamba. Wissenschaftlicher Bericht. http://lagamba.univie.ac.at/fileadmin/user_upload/p_lagamba/pdfs/Wiss_Bericht_August_2_2015.pdf [Zugriff 19.4.2016]

Jacobsen, A.L., Pratt, R.B., Ewers, F.W. (2007). Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecoogical. Monographs*, 77(1), 99-115.

King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., et al. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, *94*(3), 670–680.

Kleinschmidt, S. (2013). Untersuchungen zu den Wiederbewaldungsmaßnahmen auf der Finca Amable (Prov. Puntarenas , Costa Rica). Unpublished Bachelorthesis, Hochschule Geisenheim University.

Kettunen, P.O., (2006). Wood. Structure and Properties. Trans Tech Publications Ltd, Switzerland. (*Materials Science Foundations*, Vol. 29-30)

Kozlowski, T.T. (1992). Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, 58(2), 107-122.

Kukacha, B. F., (1978). Sectioning refractory woods for anatomical studies. *Micros Acta 80*, 301-307.

Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian Forest. *Science*, 322(5901), 580-582.

Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G. et al. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452, 987-990.

Lens, F., Sperry, J.S., Christman, M.A., et al. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer. *New Phytologist*, *190*(3), 709–723.

Leopold, A.C., Andrus, R., Finkeldey, A., et al. (2001). Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, *142*(1-3), 243–249.

Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F., et al. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480–495.

Maherali, H., Pockman, W.T., Jackson, R.B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.

Maherali, H., Moura, C.E., Caldeira, M.C. et al. (2006). Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant Cell & Environment*, 29(4), 571-583.

Martínez-Garza, C., Bongers, F., Poorter, L. (2013). Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303, 35-45.

Mcculloh, K.A., Johnson, D.M., Meinzer, F.C., et al. (2012). Hydraulic architecture of two species differing in wood density: Opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. *Plant, Cell and Environment*, *35*(1), 116–125.

McDowell, N.G., Phillips, N., Lunch, C., et al. (2002). An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 22(11), 763-774.

Meinzer, F.C. (2003). Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, 134, 1-11.

Nabors, M.W. Aus dem Amerikan. von Krieger-Hauwede, M., Lippert K., dt. Bearb. von Scheibe, R. (2007). Botanik. Pearson, München.

Nascimento, H.E.M., Laurance, W.F. (2002). Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, *168*(1-3), 311–321.

Niklas, K.J., Spatz, H.-C. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany*, 97, 1587-1594.

Nultsch, W. ([11]2001). Allgemeine Botanik. G. Thieme Verl., Stuttgart, New York.

Olson, M.E., Rosell, J.A. (2013). Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytologist*, *197*(4), 1204–1213.

Olson, M.E., Anfodillo, T., Rosell, J.A., et al. (2014). Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*, 17(8), 988-997.

Osazuwa-Peters, O.L., Wright, S. J., Zanne, A.E. (2014). Radial variation in wood specific gravity of tropical tree species differing in growth-mortality strategies. *American Journal of Botany*, *101*(5), 803–811.

Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., et al. (2011). A Large and Persitstent Carbon Sink in the World´s Forests. *Science*, 333(6045), 988–993.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E. et al. (2013). New Handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Ecology*¸ 61(3), 167-234.

Poorter, L.P., Wright, S.J., Paz, H., et al. (2008). Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates ? Evidence From Five Neotropical Forests. *Ecology*, 89(7), 1908–1920.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., et al. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *The New Phytologist*, 185(2), 481-492.

Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., et al. (2007). Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist*, 174(4), 787-798.

Preston, K.A., Cornwell, W.K., DeNoyer, J. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast angiosperms. *New Phytologist*, 170(4), 807-818.

Priya, P., Bhat, K. (1998). False ring formation in teak (Tectona grandis L.f.) and the influence of environmental factors. *Forest Ecology and Management*, *108*(3), 215–222.

Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E.; Hrsg. der dt. Übers.: Friedl et al. (^{4}2006). Biologie der Pflanzen. W. de Gruyter, Berlin, New York.

Rowe, N., Speck, T. (2005). Plant growth forms. An ecological and evolutionary perspective. *The New Phytologist*, 166(1), 61-72.

Rapp, A.O., Behrmann, K (1998). Preparation of wood for microscopic analysis after decay testing. *Holz als Roh- und Werkstoff*, 56(4), 277-278.

Schüller, E., Martínez-Ramos, M., Hietz, P. (2013). Radial gradients in wood specific gravity, water and gas content in trees of a Mexican tropical rain forest. *Biotropica*, 45(3), 280-287.

Schultz, T.P., Harms, W.B., Fisher, T.H. et al. (1995). Durability of angiosperm heartwood: the importance of extractives. *Holzforschung*, 49, 29-34.

Schweingruber, F.H., Börner, A., Schulze, E.-D. (2006). Atlas of woody plant stems. Evolution, Structure and Environmental Modifications. Springer Verl., Berlin, Heidelberg.

Sperry, J.S. (1995). Limitations of Stem Water Transport and Their Consequences. In: Plant Stems: Phsysiology and Functional Morphology (Gartner, B. L.) Academic Press, San Diego. pp. 105-124.

Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490–1500.

Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environment*, 31(5), 632–645.

Sterck, F.J., van Gelder, H.A., Poorter, L. (2006). Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in Bolivian forest. *Journal of Ecology*, 94(6), 1192-1200.

Strasburger, E., Noll, F., Schenk, H., et al., neu bearb. von Kadereit, J. W., Körner, C., Kost, B., et al. (^{37}2014). Strasburger. Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

Suárez, A., Williams-Linera, G., Trejo, C., et al. (2012). Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 85(1), 35-55.

Tyree, M.T., Zimmermann, M.H. (2002). Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer series in Wood Sciences, 2nd edition (eds.: Timell, T.E.). Springer-Verlag, Berlin.

Vazquez-Cooz, I., Meyer, R.W. (2002). A differential staining method to identify lignified and unlignified tissues. *Biotechnic & Histochemistry*, 77(5-6), 277–282.

Weissenhofer, A., Huber, W., Mayer, V. (2008). Natural and Cultural history of the Golfo Dulce Region, Costa Rica. Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, Linz, Stapfia 88.

Weissenhofer, A., Huber, W, Chacón Madrigal, E. et al. (2012). Creando un bosque – Árboles para corredores biológicos en la región de Golfo Dulce, Costa Rica. Verein zur Förderung der Tropenstation La Gamba. Wien, Österreich.

Westoby, M., Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), 261–268.

Williamson, G.B., Wiemann, M.C. (2010). Measuring wood specific gravity correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519–524.

Woodcock, D., Shier, A. (2002). Wood specific gravity and its radial variations: The many ways to make a tree. *Trees*, 16(6), 437-443.

Worbes, M. (2002). One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, 20(1-2), 217–231.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166(2), 485-496.

Zanne, A.E., Sweeney, K., Sharma, M. et al., (2006). Patterns and consequences of different vascular sectoriality in 18 temperate tree and shrub species. *Functional Ecology*, 20(2), 200-206.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A. et al., (2009). Global wood density database. *Ecology Letters*, Dryad. Identifier: http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234 [Zugriff: 5.5.2016]

Zanne, A.E., Falster, D.S. (2010). Plant functional traits – linkages among stem anatomy, plant performance and life history. *The New Phytologist*, 185, 348-351.

Zobel, B.J., van Buijtenen, J.P. (1989). Wood Variation. Its Causes and Control. Springer Verl., Berlin.

6 Appendix

6.1 Zusammenfassung

Holz nimmt nicht nur für das Ökosystem Erde etwa bei der Kohlenstoffbindung und somit auch bei der CO_2-Kompensation, bei der Erhaltung der Artenvielfalt, oder als Träger der sauerstoffproduzierenden Blätter eine wichtige Rolle ein, sondern erfüllt auch für den Baum selbst vor allem die Funktionen der mechanischen Festigung, des Wasser- und Nährstofftransportes sowie der Speicherung von Nährstoffen, Wasser, Kohlenhydraten und Fetten. Verschiedene Arten reagieren mit untschiedlichen Strategien auf diverse Umweltfaktoren. Eine solche Strategiedifferenzierung erhöht die Anpassungsfähigkeit eines Ökosystems und stellt eine notwendige Voraussetzung für die Erhaltung der Biodiversität dar. Die Organe eines Baumes passen sich an verändernde Umwelteinflüsse an und eine Analyse funktioneller Eigenschaften des verholzten Sprosses liefert daher wichtige Erkenntnisse für ein besseres Verständnis der Ökologie von Bäumen. Dieses kann wiederum helfen die Artenvielfalt zu schützen, indem beispielsweise ein adäquates Management der Biodiversität von Bäumen bei Wiederbewaldungsprojekten realisiert wird.

Von 68 verschiedenen tropischen Baumarten in Costa Rica wurde die Holzdichte ermittelt. Funktionelle Eigenschaften wie die durschnittliche Tracheengröße, die potentielle hydraulische Leitfähigkeit, der relative Tracheenflächenanteil am Gesamtquerschnitt sowie der jährliche Zuwachs des Brusthöhendurchmessers und der Baumhöhe wurden für 40 dieser Arten erhoben.

Bäume mit großen Tracheen wiesen signifikant niedrigere Holzdichten auf und ebenso einen signifikant hohen, relativen Anteil der Tracheenflächen am Gesamtquerschnitt, obwohl letzterer nicht mit der Holzdichte korrelierte.

Die hydraulische Leitfähigkeit wird sehr oft für zuverlässige Voraussagen zu Zuwachsraten von Bäumen herangezogen und ist auch in dieser Erhebung signifikant positiv mit dem jährlichen Durchmesser- und Höhenzuwachs korreliert. Eine viel stärkere, negative Korrelation mit der Wachstumsrate konnte jedoch für die Holzdichte festgestellt werden, was die Vermutung nahelegt, dass die Holzdichte einen besseren Prädiktor für das Baumwachstum darstellt als hydraulische Eigenschaften.

Um besseres Kenntnis zur Funktion und Ökologie tropischer Bäume zu gewinnen, wurden im Rahmen dieser Diplomarbeit Wechselwirkungen solcher Parameter untersucht und die Ursachen der Zusammenhänge dargelegt und diskutiert.

6.2 Abstract

Wood does not just play an important role in the global ecosystem as it absorbs carbon dioxide from the atmosphere, contributes for the preservation of biodiversity and carries the O_2-producing leaves. Woody tissues also perform several functions for the tree itself: they provide mechanical support, transport water and nutrients from the soil to the leaves and store nutrients, water, carbohydrates as well as lipids. Different species show different life strategies to cope with diverse environmental conditions. Thus, a diversity of strategies increases the adaptability of an ecosystem to a changing environment and is a necessary requirement for the preservation of biodiversity. Tree organs adjust to different environments and life strategies and the analysis of wood functional traits helps to understand tree ecology. Understanding these functions can help to protect biodiversity, for instance by adequately managing a diversity of trees in reforestation projects.

In the present study, I measured the wood density from 68 tropical tree species of Costa Rica. Other wood functional traits like the mean vessel area, the potential hydraulic conductivity, the fraction of vessel area relative to total cross-sectional area as well as the diameter and height growth rates were analyzed for 40 of these species.

Trees with big vessels had a significantly lower wood density and a significantly higher fraction of vessel area relative to total cross-sectional area, although the fraction of vessel area relative to total did not correlate with wood density at all.

Hydraulic functional traits are often used for reliable predictions of tree growth rates. A significant positive correlation was found between the annual growth and the hydraulic conductivity. However, wood density showed a much stronger, negative correlation with diameter and height growth, suggesting that the wood density is a better predictor for tree growth than xylem hydraulic functional traits.

In this thesis, other interactions among these parameters are presented and discussed to gain better knowledge of the function as well as the ecology of tropical trees.

Tabelle 7 Übersicht über die Mittelwerte der erhobenen Astholzdaten

Species	n	Dh	F	Dm	WDa	VD	VA	Kp
Anacardium excelsum	3	0,074	10,474	0,200	0,338	34,895	0,003	25,849
Apeiba membranacea	1	0,081	7,580	0,220	0,271	19,594	0,004	20,744
Apeiba tibourbou	3	0,066	8,782	0,180	0,327	39,383	0,003	15,248
Aspidosperma spruceanum	1	0,038	4,182	0,107	0,652	46,159	0,001	2,291
Astronium graveolens	5	0,065	11,233	0,178	0,508	44,609	0,003	20,114
Buchenavia costaricensis	3	0,074	9,916	0,207	0,515	33,947	0,003	22,886
Bursera simaruba	2	0,063	17,069	0,178	0,296	68,153	0,003	27,202
Calophyllum brasiliense	1	0,041	4,440	0,111	0,621	44,935	0,001	3,061
Calophyllum longifolium	2	0,064	15,335	0,176	0,591	62,670	0,002	25,286
Cecropia peltata	3	0,129	13,876	0,340	0,551	15,568	0,009	106,710
Cedrela odorata	3	0,067	13,156	0,187	0,491	47,799	0,003	28,823
Ceiba pentandra	3	0,080	15,210	0,221	0,317	43,313	0,004	44,558
Cojoba arborea	3	0,075	9,408	0,207	0,482	29,827	0,003	22,613
Croton schiedeanus	4	0,050	10,960	0,141	0,425	68,618	0,002	11,924
Diphysa americana	3	0,069	10,169	0,187	0,608	37,235	0,003	21,544
Hyeronima alchorneoides	8	0,062	13,437	0,177	0,514	53,800	0,002	19,576
Inga barbourii	1	0,058	7,522	0,157	0,623	38,555	0,002	10,484
Inga oerstediana	3	0,084	9,731	0,234	0,409	20,999	0,004	34,103
Inga pezizifera	2	0,070	8,114	0,201	0,456	25,351	0,003	14,895
Inga ruiziana	1	0,074	9,499	0,203	0,486	29,742	0,003	24,868
Inga sp.	2	0,080	7,423	0,229	0,453	17,832	0,004	18,067
Lonchocarpus macrophylla	3	0,080	8,725	0,216	0,387	23,465	0,004	22,912
Luehea seemannii	2	0,047	7,125	0,130	0,370	55,434	0,001	6,437
Macrolobium hartshornii	2	0,052	5,692	0,148	0,501	35,458	0,002	6,984
Minquartia guianensis	1	0,048	16,253	0,133	0,661	115,967	0,001	15,006
Ochroma pyramidale	2	0,091	16,053	0,246	0,322	34,106	0,005	57,947
Protium sp	1	0,060	12,389	0,172	0,560	52,870	0,002	17,013
Sapium sp.	2	0,057	5,125	0,156	0,439	28,389	0,002	7,411
Senna reticulata	3	0,085	9,361	0,245	0,453	20,357	0,005	27,185
Spondias mombin	4	0,080	10,981	0,226	0,365	26,797	0,004	28,647
Symphonia globulifera	3	0,035	5,639	0,100	0,722	70,594	0,001	3,609
Tabebuia chrysanta	2	0,062	14,814	0,176	0,582	60,921	0,002	23,626
Tabebuia impetiginosa	3	0,061	10,890	0,175	0,635	45,151	0,002	15,094
Tabebuia ochracea	1	0,037	5,757	0,098	0,610	75,880	0,001	3,564
Tabebuia sp	4	0,057	11,416	0,155	0,632	58,550	0,002	16,544
Tachigali versicolor	1	0,085	9,016	0,247	0,458	18,545	0,005	23,172
Terminalia amazonia	4	0,058	8,959	0,161	0,597	44,105	0,002	12,334
Vatairea lundellii	3	0,068	8,043	0,189	0,442	29,513	0,003	14,353
Vitex cooperi	5	0,056	15,126	0,158	0,442	101,180	0,002	19,644
Zygia longifolia	5	0,057	10,627	0,153	0,546	57,119	0,002	14,364

Tabelle 8 Artenliste der Bohrkerne des Stammes aus dem Primär-, bzw. Sekundärwaldhabitat; mit den Mittelwerten der Holzdichten (WD) und der Anzahl der Bohrkernproben pro Art (n)

Species	n	WDs
Abarema adenophora	1	0,488
Acacia allenii	1	0,576
Anacardium excelsum	1	0,455
Andira inermis	1	0,638
Anthriscus chocoensis	1	0,569
Apeiba membranacea	1	0,186
Apeiba tibourbou	1	0,215
Astronium graveolens	1	0,627
Buchenavia costarisensis	1	0,444
Bursera simaruba	2	0,358
Calophyllum brasiliense	1	0,505
Calophyllum longifolium	2	0,570
Carapa nicaraguensis	1	1,013
Castilla tunu	2	0,352
Cecropia peltata	1	0,260
Cedrela odorata	1	0,337
Ceiba pentandra	1	0,279
Chrysophyllum cainito	1	0,654
Cojoba arborea	1	0,564
Couratari guianensis	1	0,476
Croton schiedeanus	1	0,379
Elaeoluma glabrescens	1	0,617
Gliricidia sepium	1	0,696
Grias cauliflora	1	0,519
Guattaria chiriquiensis	2	0,356
Hieronyma alchorneoides	1	0,568
Inga spectabilis	1	0,454
Jacaranda copaia	1	0,387
Lacmellea panamensis	1	0,520
Luehea seemannii	1	0,467
Minquartia guianensis	1	0,686
Ochroma pyramidale	2	0,155
Ormosia macrocalyx	1	0,538
Parkia pendula	1	0,511
Peltogyne purpurea	1	0,725
Platymiscium curuense	1	0,592
Pterygota excelsa	1	0,619
Samanea saman	1	0,507
Schizolobium parahyba	1	0,307

Senna reticulata	1	0,371
Simarouba amara	1	0,412
Sloanea zuliaensis	1	0,730
Sterculia recordiana	1	0,423
Swartzia panamensis	1	0,694
Symphonia globulifera	1	0,514
Tabebuia rosea	1	0,670
Tachigali versicolor	1	0,332
Terminalia amazonia	1	0,288
Terminalia bucidoides	1	0,666
Trichospermum galeotti	1	0,205
Virola koschnyi	2	0,331
Zygia longifolia	1	0,567

Tabelle 9 Regressionsanalyse des artspezifischen Zusammenhangs zwischen Tracheengröße und Entfernung zum Mark

Species	**Estimate**	**Std Error**	**t value**	**Pr(>|t|)**
ASTGRA	8,611	0,849	10,139	0,00E+00
CECPEL	39,628	1,394	28,429	0,00E+00
CEIPEN	16,314	1,454	11,224	0,00E+00
COJARB	26,572	2,239	11,870	0,00E+00
DIPAME	10,778	1,162	9,275	0,00E+00
INGOER	9,877	1,115	8,857	0,00E+00
OCHPYR	18,105	2,161	8,380	0,00E+00
TERAMA	8,018	0,730	10,990	0,00E+00
VITCOO	10,811	1,215	8,896	0,00E+00
ZYGLON	8,765	0,937	9,355	0,00E+00
ANAEXC	11,604	1,435	8,088	6,66E-16
BUCCOS	4,756	0,614	7,743	1,07E-14
TABCHR	5,187	0,735	7,058	1,81E-12
CALLON	8,488	1,256	6,760	1,46E-11
INGRUI	12,454	1,850	6,731	1,79E-11
APETIB	3,816	0,685	5,569	2,63E-08
HYEALC	3,930	0,801	4,907	9,43E-07
BURSIM	6,750	1,514	4,459	8,32E-06
TABOCH	13,318	2,988	4,458	8,38E-06
TABIMP	3,353	0,771	4,349	1,38E-05
CEDODO	9,939	2,442	4,070	4,73E-05
TABSPP	6,094	1,602	3,804	1,43E-04
INGSPP	7,901	2,084	3,791	1,51E-04
APEMEM	4,494	1,413	3,180	1,48E-03
VATLUN	4,296	1,657	2,592	9,55E-03

PROSPP		3,611	1,538	2,347	1,89E-02
INGPUN		6,232	2,674	2,331	1,98E-02
MINGUI		2,776	1,353	2,052	4,02E-02
TACVER		11,777	6,095	1,932	5,34E-02
LONMAC		1,687	0,984	1,714	8,66E-02
CROSCH		1,602	0,964	1,662	9,65E-02
INGBAR		2,317	1,609	1,440	1,50E-01
SPOMOM		2,044	1,883	1,086	2,78E-01
SYMGLO	-	0,915	0,906	- 1,010	3,12E-01
LUESEE		1,038	1,165	0,891	3,73E-01
SAPSPP	-	1,100	1,468	- 0,749	4,54E-01
CALBRA		0,644	1,561	0,413	6,80E-01
SENRET		0,666	2,151	0,310	7,57E-01
MACHAR	-	0,259	1,073	- 0,241	8,10E-01
ASPSPR	-	0,031	1,204	- 0,025	9,80E-01