

Carl von Ossietzky
Universität, Oldenburg

Bachelorstudiengang
Biologie

Bachelorarbeit

Titel:
Die Sukzession von Lianen und ihr Einfluss auf
Bäume auf Sekundärwaldflächen eines
tropischen Regenwaldes im Osten Ecuadors.

vorgelegt von: Marion Hunger

Betreuender Gutachter: Prof. Dr. Gerhard Zotz
Zweite Gutachterin: Dr. Maaïke Bader

Oldenburg, den 18 Juli 2008

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1.0 Danksagung	1
2.0 Zusammenfassung	2
3.0 Einleitung	2
4.0 Material & Methoden	4
4.1 Statistik	5
4.2 Charakterisierung des Gebietes	6
4.3 Charakterisierung der Untersuchungsflächen	6
5.0 Ergebnisse	8
5.1 Absolutzahlen gezählter Pflanzen	8
5.2 T-Test auf Unterschiede zwischen der Anzahl der Hauptstämme und der Summe der Stämme und Triebe der Lianen	9
5.3 Abundanzen	10
5.4 Basalfläche	12
5.5 Regressionen	13
5.6 Lorenz- Kurve und Gini- Index	14
6.0 Diskussion	15
7.0 Fazit und Ausblick	19
8.0 Literaturverzeichnis	20
9.0 Abbildungsverzeichnis	22
10.0 Abkürzungsverzeichnis	23
11.0 Erklärung nach der Prüfungsordnung	24

1.0 Danksagung

Zunächst vielen Dank an Prof. Gerhard Zotz für die Unterstützung und dass er es mir ermöglicht hat, dieses Projekt in Ecuador durchzuführen. Auch bei der gesamten Arbeitsgruppe möchte ich mich für die liebe Aufnahme und Unterstützung bedanken. Insbesondere Imke und Stefan, dafür dass sie ihr Büro so bereitwillig zur Verfügung gestellt bzw. geteilt haben!

Dann vielen Dank an Jens Töniges, Ray Zawalski und Robby Flemisch, sowie das gesamte Curiquingue Team. Insbesondere Piet Hammel, für das bereitwillige zur Verfügung stellen der Diplomarbeit!

Auch vielen Dank an Veronika, Michael und Gunnar, die mich bei der Feldarbeit kräftig unterstützt haben. Ohne euch hätte ich das alles nicht so schnell geschafft!

Nicht zu vergessen Gerrit, der per Telefonkonferenz versucht hat, meine Statistikprobleme zu lösen. (Ich fand das sehr beruhigend, dass Du das auch nicht weißt!).

Vielen Dank auch an Helena und Vera für das nochmalige Durchlesen und überhaupt.

Und dann natürlich meine Familie!

2.0 Zusammenfassung

In einem ecuadorianischen Tieflandregenwald wurden Sukzessionsflächen unterschiedlichen Alters untersucht. Es wurde die Dichte der Baum- und Lianenindividuen gezählt, sowie die Basalfläche (BA) gemessen. Bei den Untersuchungsflächen handelte es sich um ehemalige Kahlschlagflächen. Fläche A war seit 7 Jahren, Fläche B seit ca. 30 Jahren ungenutzt. Zum weiteren Vergleich wurde auch eine Primärwaldfläche untersucht (Fläche C).

Ich erwartete, dass mit zunehmendem Flächenalter die Anzahl der Bäume zu- und die Anzahl der Lianen abnimmt. Weiterhin rechnete ich mit einer Zunahme der Basalfläche aller Individuen. Des Weiteren nahm ich an, dass auf Flächen mit einem dichten Lianenbewuchs die Anzahl und die Basalfläche der Bäume relativ geringer ist, als auf Flächen mit einem geringen Lianenbewuchs. Aufgrund der Abnahme der Abundanz und gleichzeitiger Zunahme der Basalfläche pro Individuum vermutete ich, dass die Basalfläche der Lianen unabhängig vom Flächenalter etwa gleich bleiben würde. Diese Hypothese war die einzige, die nach Durchführung der Tests angenommen werden konnte. Alle weiteren Hypothesen mussten verworfen werden. Der Grund ist wahrscheinlich eine zu gering gewählte Untersuchungseinheit von sieben mal sieben Metern, bei 10-facher Replikation. Teilweise sind jedoch Trends erkennbar, die vermuten lassen, dass bei ausreichender Replikation sich auch mit kleinen Untersuchungseinheiten eine signifikante Entwicklung nachweisen lässt.

3.0 Einleitung

Weltweit werden immer mehr und immer größere Flächen Regenwald gerodet. Die Gründe sind sehr vielfältig. Große Flächen fallen dem Ackerbau und der Gewinnung von Siedlungsflächen zum Opfer. Die Erholung gerodeter Regenwaldflächen geht nur langsam vonstatten. Eine wesentliche Rolle bei der Sukzession einer ehemaligen Kahlschlagfläche spielen die Lianen.

Lianen sind über ihre Anatomie definiert. Sie nutzen die Architektur anderer Pflanzen um sich aufrecht zu halten und Zugang zum Licht zu erhalten, dabei bleiben Sie ihr Leben lang im Erdboden verwurzelt. In eigene Stützstrukturen investieren Lianen sehr wenig. Lianen kommen in Wäldern der ganzen Welt vor, jedoch besonders häufig in den tropischen und subtropischen Regenwäldern (Gentry 1991). Insbesondere in gestörten Wäldern und auf jungen Sukzessionsflächen ist die Lianenabundanz besonders hoch (Laurance et al. 2001). Durch ihr schnelles Wachstum und ihre hohe Fähigkeit zur vegetativen

Vermehrung können sie sich sehr schnell etablieren. Lianen konkurrieren sowohl unterirdisch (Nährstoffe, Wasser) als auch oberirdisch (Licht, Platz) mit anderen Pflanzen. Sie reduzieren das Wachstum, die Fortpflanzung und das Überleben von Bäumen (Putz 1984, Lowe und Walker 1977, Clark und Clark 1990). Frühe Sukzessionsstadien können sich durch starken Lianenbewuchs sehr lange mit einem niedrigen Kronendach halten (Schnitzer et al. 2000). Mit zunehmendem Flächenalter und damit verbundenem Kronenschluss und zunehmender Biomasse und Basalfläche nimmt die Individuenzahl sowohl der Bäume als auch der Lianen ab („Law of self-thinning“ Yoda et al. 1963).

Es ist relativ wenig über die exakten Sukzessionsabläufe; die sich innerhalb der Sukzession ehemaliger Kahlschlagflächen zwischen Lianen und Bäumen abspielen; bekannt. Um die Entwicklung eines ausgewachsenen Waldes nach einem Kahlschlag zu verstehen, ist die genaue Kenntnis der ablaufenden Sukzessionsprozesse von Nöten.

Im Osten Ecuadors, im Amazonaseinzugsgebiet, habe ich den Einfluss der Abundanz und Dominanz (Basalfläche) von Lianen auf Bäume im Laufe der Sukzession untersucht. Dazu habe ich auf Sukzessionsflächen drei verschiedener Alterstufen (A, B und C) die Abundanz und Basalfläche von Bäumen und Lianen aufgenommen.

Aufgrund der Ergebnisse der bisherigen wissenschaftlichen Veröffentlichungen habe ich folgende Hypothesen aufgestellt.

1. Die Abundanz der Lianen nimmt mit zunehmendem Flächenalter ab.
2. Die Anzahl der Seitentriebe der Lianen nimmt mit zunehmendem Alter ab.
3. Die Basalfläche der Lianen bleibt auf den unterschiedlichen Flächen etwa gleich (Abnahme der Individuen, aber Zunahme der Basalfläche pro Individuum).
4. Die Basalfläche der Bäume pro Grundfläche steigt mit zunehmendem Flächenalter an (Abnahme der Individuen, aber starke Zunahme der Basalfläche pro Individuum).
5. Es liegt eine Korrelation zwischen einer hohen Abundanz und Basalfläche der Lianen mit abnehmender Abundanz und Basalfläche der Bäume vor.

4.0 Material und Methoden

Vom 14.02.08 bis zum 29.02.08 wurden auf Flächen der Fundación Ecológica Curiqingue im ecuadorianischen Regenwald Lianen und Bäume hinsichtlich der Anzahl und der Basalfläche erfasst. Es standen zwei Sekundärwaldflächen und eine Primärwaldfläche zur Verfügung. Die Sekundärwaldflächen waren seit 7 Jahren (A) und seit 30 Jahren (B) weitestgehend unberührt. Der Primärwald (C) unterlag nach der Definition von Sommer keinem anthropogenem Einfluss (Sommer et al. 1990).

Auf den drei verschiedenen Flächen wurden mit Hilfe von Wäscheleinen Quadrate von sieben mal sieben Meter abgesteckt. Insgesamt gab es pro Fläche 10 Replikationen. Zwischen jeder Replikationsfläche lag ein Abstand von mindestens 20 Metern. Pflanzen, die genau auf den Begrenzungslinien standen, wurden nur auf der nördlichen und westlichen Begrenzung mitgezählt. Es wurde der Brusthöhendurchmesser (BHD) aller verholzten Lianen mit einem BHD ≥ 1 cm gemessen, die deutliches „Lianenverhalten“ (dies bedeutet Aufwärtsklettern an einem Baum oder Umherwinden- und schwingen zwischen den Bäumen) zeigten und Bodenkontakt innerhalb der abgegrenzten Fläche hatten. Die Lokalisation des ursprünglichen Wurzelsystems wurde nicht berücksichtigt. Offensichtliche Geneten wurden für die Zählung der Individuen nur einmal gemessen, und zwar der Stamm mit dem größten BHD. Wenn es nicht klar war, ob die Lianen unterhalb des Bodens miteinander verbunden waren, wurden sie als getrennte Geneten betrachtet. Des Weiteren habe ich den BHD aller Seitentriebe und miteinander verbundenen Lianenstämme gemessen, um die Gesamt-Lianen-Basalfläche (Hauptstamm und Seitentriebe) zu bestimmen. Es wurden alle Bäume innerhalb der Versuchsfläche mit einem BHD ≥ 1 cm und einer Mindesthöhe von 1,3 Metern gemessen. Für die spätere Datenauswertung wurden jedoch nur die Bäume ≥ 2 cm berücksichtigt, um eventuelle Verwechslungen mit jungen Lianen weitestgehend auszuschließen. Hatten die Bäume Brettwurzeln, so wurde der BHD oberhalb dieser gemessen. Bei Bäumen, die einen BHD < 10 cm hatten, wurde der Durchmesser mit einer Schieblehre gemessen. Für größere Bäume wurde ein Maßband benutzt und damit der Umfang bestimmt. Es wurde für alle Pflanzen angenommen, dass ihre Grundfläche kreisförmig ist. Die Daten wurden im Nachhinein auf die Basalfläche umgerechnet.

4.1 Statistik

Die Datenerfassung, Aufbereitung und Umrechnung wurde mit Microsoft Excel aus dem Microsoft Office 2000 Premium Paket durchgeführt. Für die statistische Auswertung wurden die Statistikprogramme SPSS 11.5 und R 2.5.1 verwendet. Um zu testen, ob ein statistischer Unterschied zwischen der Messung der Hauptstämme und der Summe der Hauptstämme und Seitentriebe der Lianen vorliegt, wurde ein „Welch Two Sample t-test“ mit R 2.5.1 durchgeführt. Für den Vergleich der Basalfläche sowie der Anzahl der Bäume und Lianen auf allen Flächen wurde eine Einfaktorielle–Anova mit SPSS 11.5 durchgeführt. Der Zusammenhang zwischen der Basalfläche der Lianen und der Basalfläche der Bäume wurde mit einer linearen Regression getestet (SPSS 11.5). Die grafischen Darstellungen wurden ebenfalls mit SPSS11.5 erstellt. Aus den grafischen Darstellungen lässt sich auf eine große Inequalität der Daten schließen (Abb. 8 und 9). Deshalb wurden die Daten mithilfe einer Kurve nach Lorenz (Sen 1973) und des Gini-Indexes (Weiner und Solbrig, 1984) auf ihre Inequalität getestet. Die Lorenz Kurve wird verwendet, um grafisch die ungleichmäßige Größenverteilung eines Faktors im Gegensatz zu dessen Mengenverteilung darzustellen. Auf der Abszisse wird die kumulierte Anzahl des gezählten Faktors in % aufgetragen. Auf der Ordinate ist die gemessene Größenordnung (Basalfläche) ebenfalls kumuliert in % dargestellt. Es ergibt sich ein Kurvenverlauf (Lorenz-Kurve) der in einer konvexen Krümmung unterhalb einer idealen Geraden verläuft (Abb. 1.). Der Gini-Index ist das Verhältnis der Fläche zwischen Lorenz-Kurve und der Geraden und der Fläche unterhalb der Geraden. Je näher der Gini-Index sich dem Wert Eins annähert, desto ungleichmäßiger ist die Verteilung. Die grafische Darstellung sowie die Berechnung wurden mit R 2.5.1 durchgeführt.

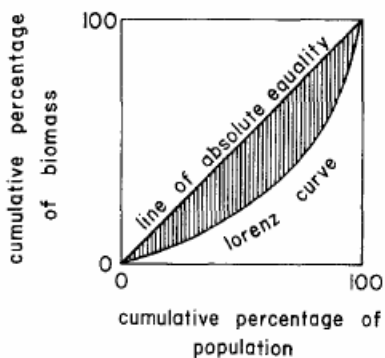


Abb. 1. Die Lorenz-Kurve nach Sen, 1973, bearbeitet von Weiner und Solbrig 1984. Der Quotient aus der Fläche zwischen der Geraden und der Lorenz Kurve dividiert durch die Fläche unterhalb der Geraden ergibt den Gini-Index.

4.2 Charakterisierung des Gebietes

Das Untersuchungsgebiet lag auf dem Gelände der Fundación Ecológica Curiqingue im Osten Ecuadors, in der Provinz Napo. (Abb. 3.). Das Gebiet gehört bereits zum Einzugsgebiet des Amazonas und besteht aus tropischem Regenwald. Das Klima ist tropisch feucht (Abb. 2.). Im Jahresschnitt liegen die Temperaturen zwischen 21 und 28 °C. Die niederschlagreichsten Monate sind April, Mai und Juni mit bis zu 400 mm. Der niederschlagärmste Monat ist der Oktober mit knapp 250 mm. Das Gebiet liegt auf ca. 300 m über dem Meeresspiegel. Es ist durch leichte Hügel gekennzeichnet und von zahlreichen kleinen Flüssen durchzogen. Der Boden in dem Gebiet wurde als Stagnic Alisol (WRB, FAO nach Hammel 2005) klassifiziert. Das bedeutet, es handelt sich um saure Aluminium reiche Böden mit tonreichem dichtem Unterboden über einem humosen Oberboden.

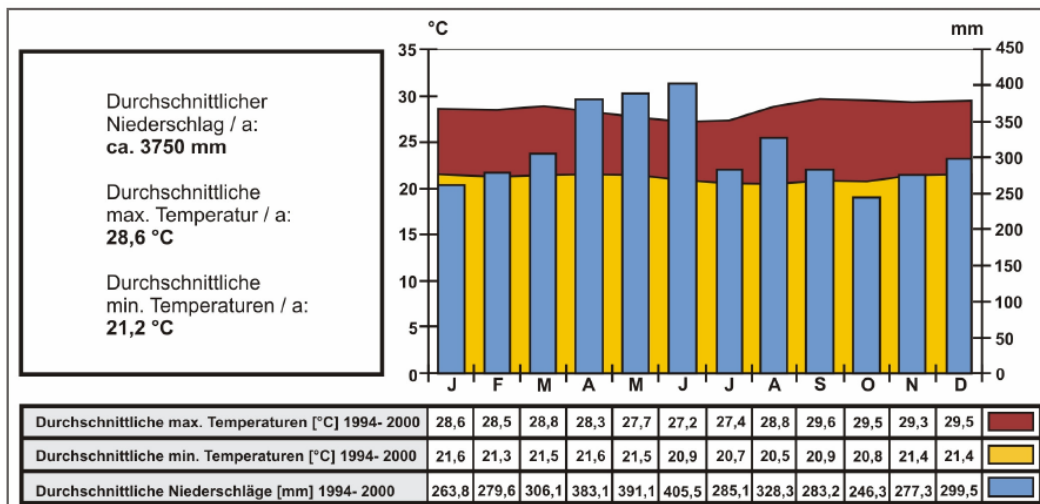


Abb. 2. Klimadiagramm für die Untersuchungsregion erstellt von Piet Hammel nach Messungen der Fundación Jatun Sacha im Zeitraum zwischen 1994 und 2000

4.3 Charakterisierung der Untersuchungsflächen

Fläche A (7 Jahre)

Die jüngere der beiden Sekundärwaldflächen lag beidseitig eines Pfades im Wald (siehe 3.6 Karte). Die Fläche gehört nicht der Fundación Curiqingue sondern einer einheimischen Familie, grenzt jedoch unmittelbar an das Fundaci3nsgebiet. Vor sieben Jahren war die Fläche komplett gerodet und mit *Cyperaceae*n bewachsen. Die Familie hielt dort Rinder, die angepflockt auf solchen Flächen ernährt werden. Die Fläche wurde nachdem die Beweidung beendet war nicht weiter bewirtschaftet und wuchs langsam wieder zu (mündliche Angaben von

Jens Töniges –Stationsleiter der Fundación Curiquingue). Auf dem Gebiet waren zwei Bäume, die bereits zu der Beweidungszeit dort standen und ein deutlich höheres Alter aufwiesen. Diese wurden bei der Zählung nicht berücksichtigt. Da der Weg zu dem Haus der Familie unmittelbar an dieser Fläche vorbeiführt, lässt sich ein gelegentliches Schlagen einzelner Pflanzen nicht ausschließen (Paja Toquilla (*Carludovica palmata*) zum Dachdecken, sowie ein gefällter Brotfruchtbaum (*Artocarpus altilis*)).

Fläche B (30 Jahre)

Diese Fläche liegt im Besitz der Fundación Curiquingue. Eine Überlieferung über die Bewirtschaftung liegt leider nicht vor. Doch existieren 30 Jahre alte Luftbildaufnahmen des Gebietes, die eine gerodete Fläche zeigen. Als Jens Töniges vor 13 Jahren in das Gebiet zog und die Flächen aufkaufte, wurde die Fläche bereits seit einigen Jahren nicht mehr genutzt. Er schätzt, dass die Bewirtschaftung vor ca. 30 Jahren endete (mündliche Auskünfte Jens Töniges). Die Fläche wird eingegrenzt von zwei Pfaden, die von der Fundación genutzt werden.



Abb. 3. Karte des Projektgeländes. Rote Linie – Regenwaldpfade, A – 7 jährige Fläche, B – 30 jährige Fläche, C – Primärwaldfläche
Kartenmaterial aus Microsoft Encarta Weltatlas 2001 und Google Earth, nachbearbeitet und zusammengestellt von Marion Hunger

Fläche C (Primärwald)

Die untersuchte Primärwaldfläche lag knapp drei Kilometer von den Stationsgebäuden entfernt. Es handelt sich um nicht bewirtschafteten Regenwald, der innerhalb keines bekannten Zeitraumes nennenswert gestört wurde (Definition: Sommer et al 1990).

5.0 Ergebnisse

5.1 Absolutzahlen gezählter Pflanzen

Optisch bestanden zwischen den drei verschiedenen Untersuchungsstufen deutliche Unterschiede. Auf der Fläche A war der Bewuchs mit krautigen, kurzlebigen Pflanzen sehr hoch. Viele typische Pflanzen früher Sukzessionsstadien der Familien *Heliconiaceae*, *Costaceae*, *Passifloraceae* und *Rubiaceae* waren vorhanden. Viele der Bäume und Lianen waren noch sehr klein und hatten einen Durchmesser < 1 cm. Die dickeren Bäume überschritten nie einen Durchmesser von 20 cm. Auf der Fläche B war es wesentlich schattiger, die Bäume größer und der Unterwuchs weniger dicht. Im Primärwald (Fläche C) war kaum noch Unterwuchs vorhanden. Es waren einige sehr große Bäume - sogenannte „Urwaldriesen“- vorhanden. Ansonsten entsprach der Umfang der Bäume meist denen der Fläche B. Sowohl auf der Fläche B, als auch auf der Fläche C fanden sich neben großen Bäumen auch sehr viele junge Schößlinge. Insgesamt wurden 374 Bäume mit einem Durchmesser größer 2 cm gezählt. Die Bandbreite der Durchmesser erstreckte sich von 2 - 98 cm.

Es wurden 181 Lianenindividuen mit einem BHD größer 1 cm gezählt. Unter Berücksichtigung der zusätzlich vorhandenen Seitentriebe ergab sich eine Summe von 223 Lianenstämmen und Trieben. Der kleinste Durchmesser betrug 1 cm und der Größte 8,9 cm.

Auf Fläche A wurden 101 Bäume und 49 Lianen gezählt. Gemeinsam mit den Seitentrieben erhöhte sich die Anzahl der Stämme und Triebe der Lianen auf insgesamt 70 (Abb. 4). Auf Fläche B erhöhte sich die Anzahl der gezählten Bäume auf 143, die der Hauptstämme der Lianen stieg auf 86. Gemeinsam mit den Seitentrieben wurden 96 Stämme und Triebe gezählt. Auf Fläche C sank die Baumdichte wieder etwas. Insgesamt wurden hier 130 Bäume gezählt. Lianenindividuen hingegen nur noch 46 und unter Berücksichtigung der Seitentriebe nur noch 57.

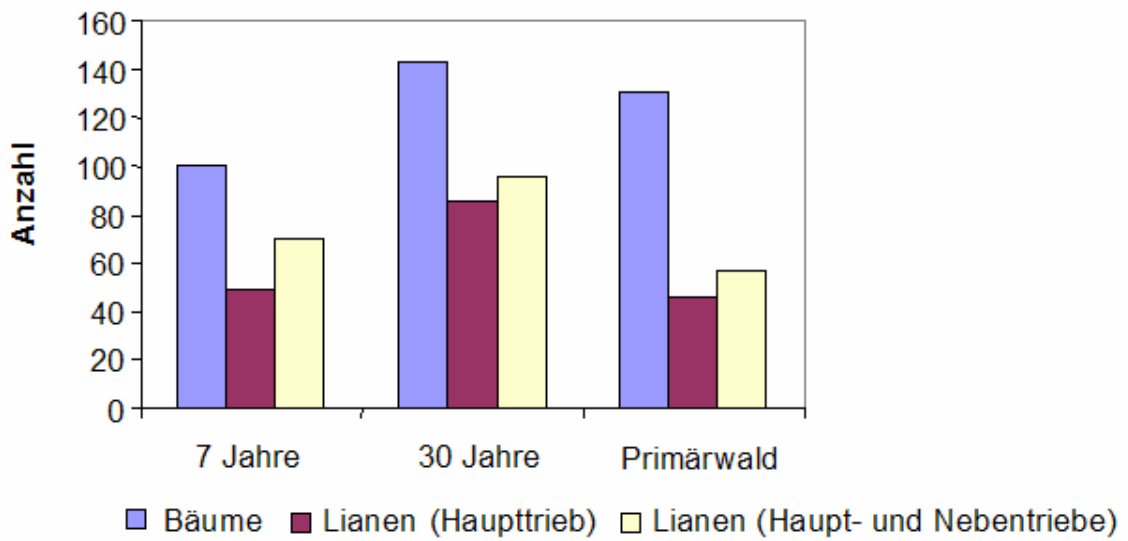


Abb.: 4. Die Absolutzahlen der erfassten Pflanzen

5.2 T-Test auf Unterschiede zwischen der Anzahl der Hauptstämme und der Summe der Stämme und Triebe der Lianen

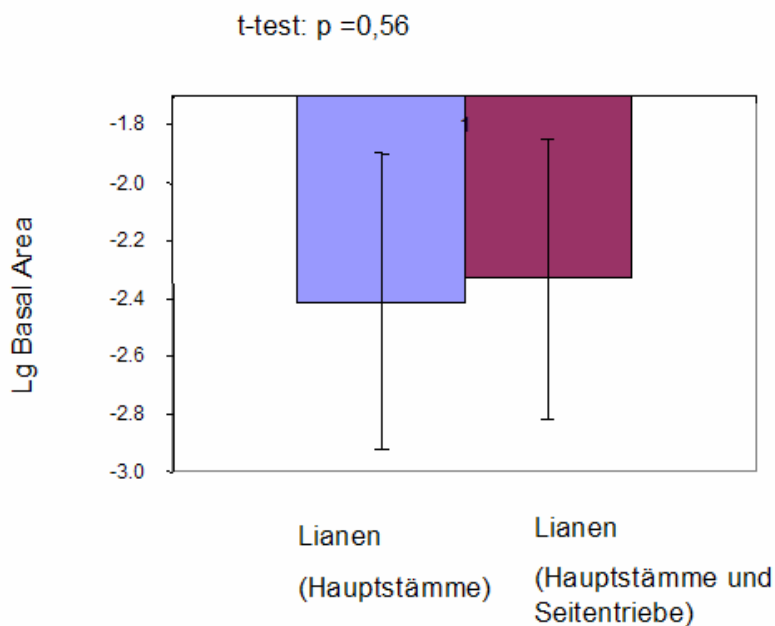


Abb. 5. Die Basalfläche der Hauptstämme der Lianen und der Hauptstämme und Seitentriebe zusammen im Vergleich. Die Daten sind logarithmiert.

Zwischen der logarithmierten Basalfläche der Haupttriebe der Lianen und der logarithmierten Basalfläche der zusammengefassten Haupt- und Seitentriebe bestand kein Unterschied (t-test, $p = 0,56$) (Abb. 5). Deswegen wird in den

weiteren statistischen Berechnungen nur mit den Daten der Lianenhaupttriebe gearbeitet.

Aufgrund der großen Varianz der Basalfläche der Bäume und Lianen wurden die Daten logarithmiert. Das vereinfacht die grafische Darstellung und vermeidet Heteroskedastizität. Des Weiteren werden die Daten dadurch proportional zueinander anstatt absolut betrachtet.

5.3 Abundanzen

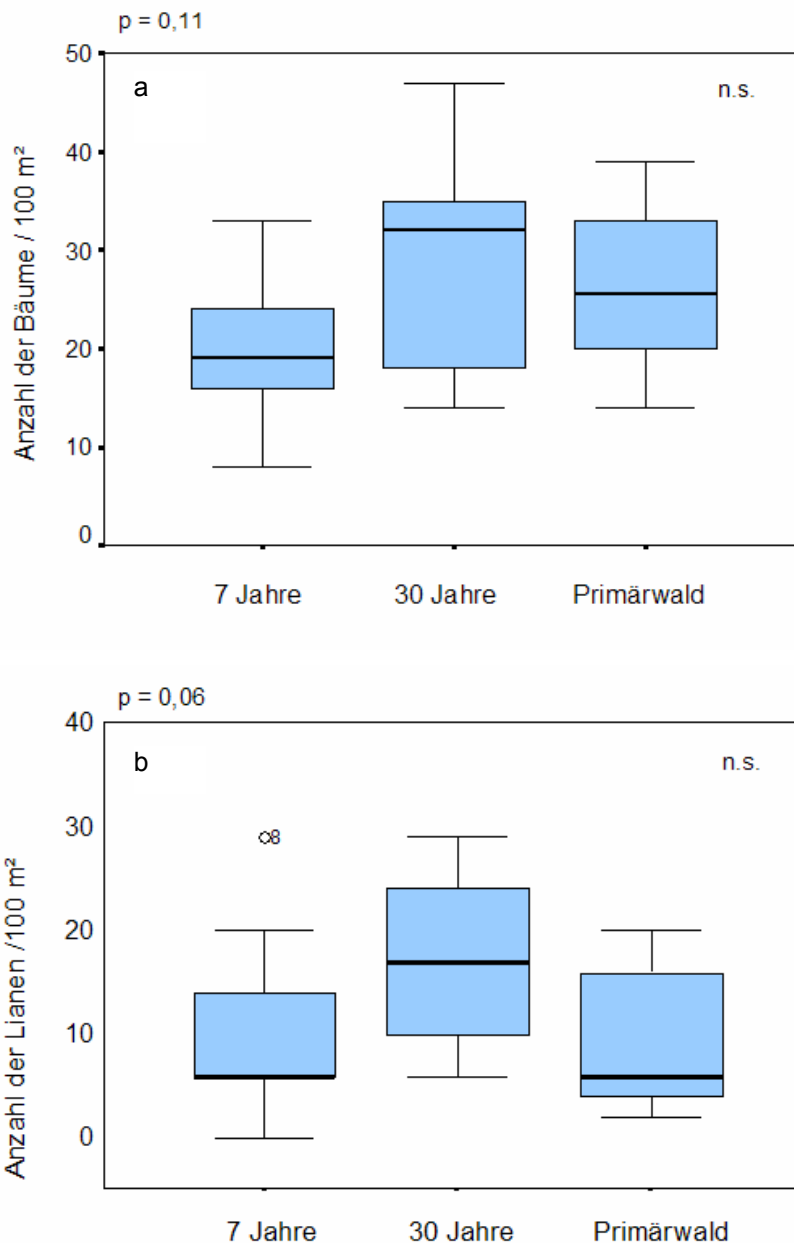


Abb. 6. Die Anzahl der Bäume (a) und der Lianen (b) auf den verschiedenen Flächenstufen. Es fand sich kein signifikanter Unterschied. (n.s. – nicht signifikant)

Zwischen den Abundanzen der Bäume auf den Flächen A, B und C bestand kein Unterschied (Anova, $p = 0,11$), genauso wenig bei den Lianen (Anova, $p = 0,06$) (Abb. 6a +b). Im Mittel betrug die Abundanz der Bäume auf Fläche A 20,4 Individuen /100 m². Auf Fläche B stieg die mittlere Individuenzahl auf 29,2 / 100 m² und auf Fläche C sank der Mittelwert auf 26,5 Individuen / 100 m². Grundsätzlich ist eine leicht steigende Tendenz der Individuenanzahl erkennbar, wenn auch nicht so stark wie ursprünglich angenommen.

Die mittlere Anzahl der Lianen auf Fläche A betrug 9,9 Individuen /100 m² und verdoppelte sich nahezu auf 17,4 Individuen / 100 m² auf Fläche B. Auf Fläche C war die Individuendichte mit 9,2 Individuen / 100 m² ähnlich der auf Fläche A.

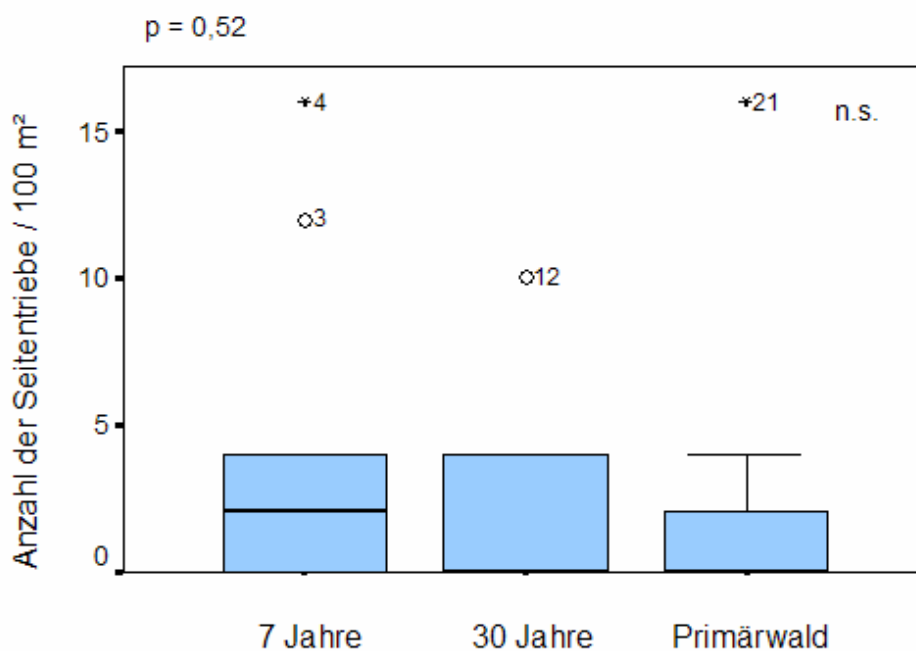


Abb. 7. Anzahl der Seitentriebe der Lianen auf den verschiedenen Flächenstufen (n.s. – nicht signifikant)

Die Vermutung, die Anzahl der Seitentriebe würde sich mit zunehmendem Flächenalter verändern, konnte nicht bestätigt werden (Anova, $p = 0,52$) (Abb. 7.)

5.4 Basalfläche

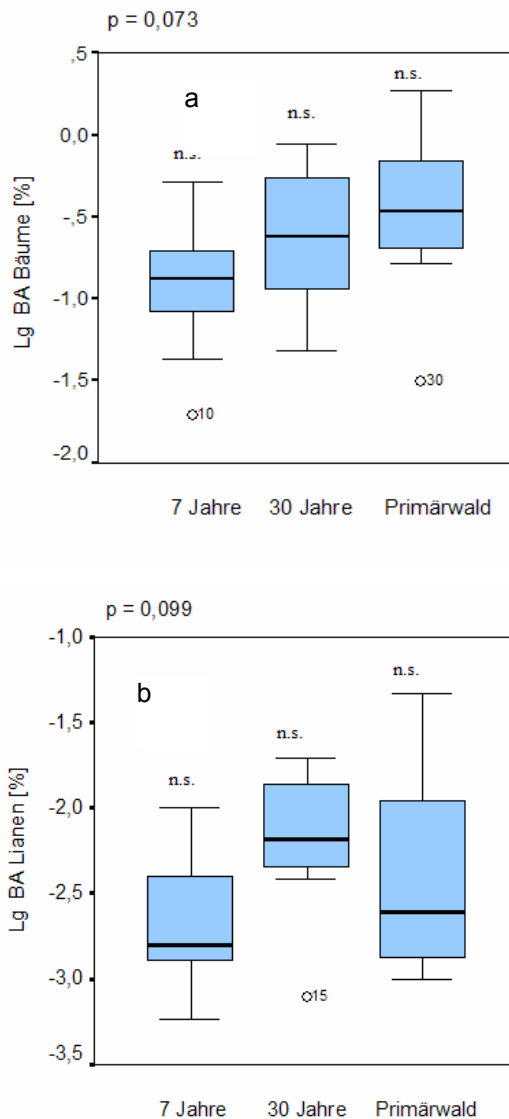


Abb. 8. Die Basalfläche der Bäume (a) und der Lianen (b) auf den verschiedenen Flächenstufen, die Daten sind logarithmiert. (n.s. – nicht signifikant)

Die Basalflächen der Lianen und Bäume wurden abhängig vom Flächenalter verglichen (Abb. 8a + b). Bei den Bäumen ist ein Trend zu einer höheren Basalfläche mit zunehmendem Flächenalter zu erkennen. Statistisch bestand jedoch kein Unterschied (Anova, $p = 0,073$). Der Mittelwert der logarithmierten Basalfläche für die Fläche A lag bei $-0.9 \pm 0,4$ für die Fläche B bei $-0.6 \pm 0,4$ und für die Fläche C geringfügig höher bei $-0.5 \pm 0,5$.

Auch bei der Untersuchung der Lianen konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Flächen festgestellt werden (Anova, $p = 0,1$). Der Mittelwert für Fläche A lag bei $-2.7 \pm 0,4$ auf der Fläche B stieg die mittlere Basalfläche auf $-2.2 \pm 0,4$ und für die Fläche C sank der Wert auf $-2.4 \pm 0,6$.

5.5 Regressionen

Bei der Regressionsanalyse wurde auf den statistischen Zusammenhang zwischen der zunehmenden Basalfläche der Lianen und der davon in Abhängigkeit gesetzten Basalfläche der Bäume getestet. Auf keiner der Flächen war entgegen den ursprünglich gestellten Erwartungen ein Zusammenhang nachzuweisen (Regression, A: $p = 0,24$, B: $p = 0,07$, C: $p = 0,66$) (Abb. 9). Auf der Fläche B war jedoch ein Trend zu einer Zunahme der Basalfläche der Lianen in Zusammenhang mit einer Zunahme der Basalfläche der Bäume zu erkennen.

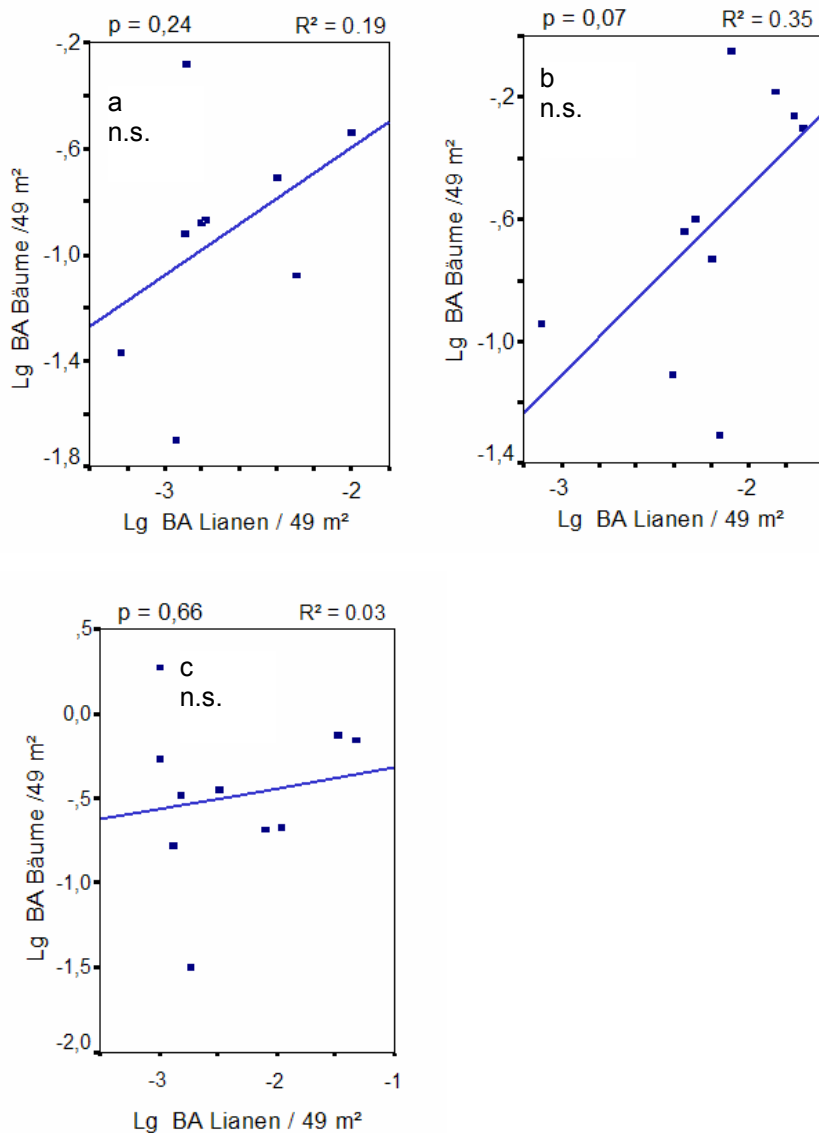


Abb. 9. Lineare Regression der Basalfläche der Bäume gegen die Basalfläche der Lianen, 7 Jahre (a), 30 Jahre (b), Primärwald (c), Die Daten sind logarithmiert. (n.s. - nicht signifikant)

5.6 Lorenz- Kurve und Gini- Index

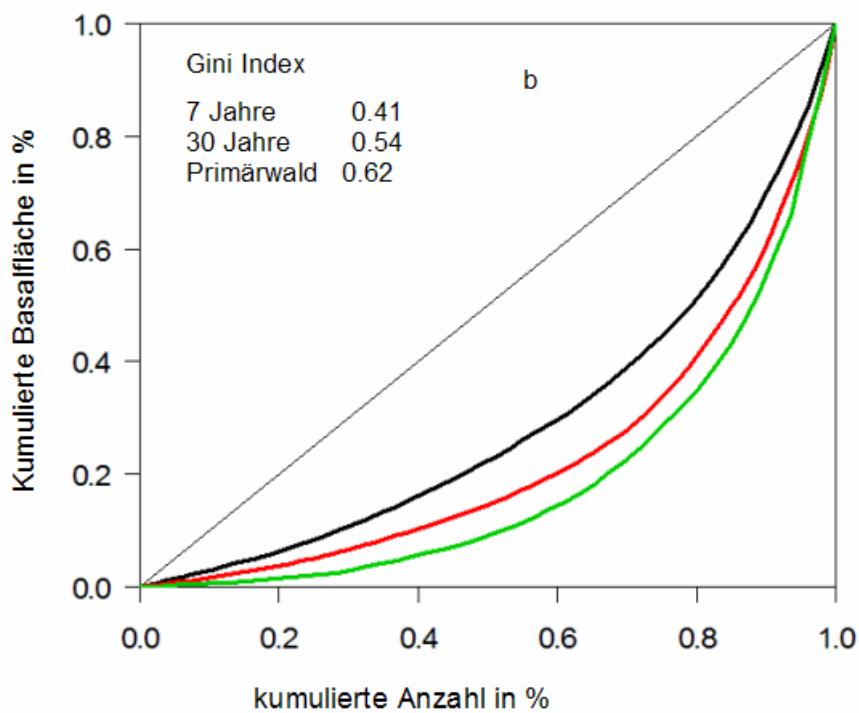
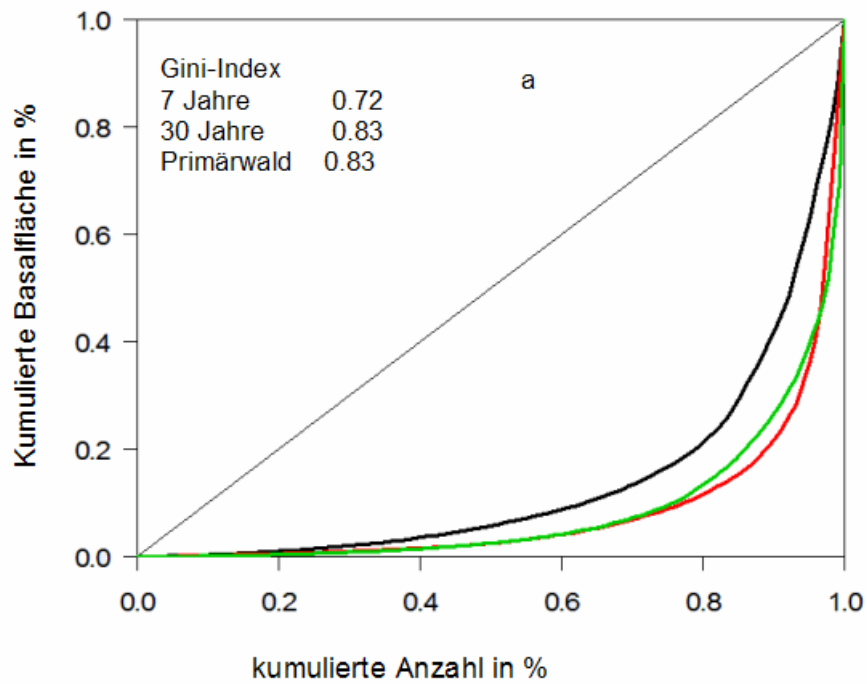


Abb. 10. Lorenz Kurve für die Bäume (a) und für die Lianen (b) Schwarz = 7 Jahre Rot = 30 Jahre, Grün = Primärwald

Um die Daten auf ihre Inequalität zu testen wurde eine Lorenz- Kurve erstellt und der Gini-Index berechnet. Die Lorenz Kurve sowohl der Bäume als auch der Lianen weicht sehr weit von der Linie der absoluten Gleichheit ab (Abb. 10). Die Inequalität der Daten ist also in beiden Fällen sehr hoch und nimmt mit zunehmendem Flächenalter noch zu.

Die Inequalität der Bäume war insgesamt höher als die der Lianen. Für die Fläche B und C betrug der Gini-Index der Bäume 0,83. Für die Fläche A betrug er 0,72.

Für die Lianen betrug der Gini-Index für die Fläche A 0,41 und stieg für die Fläche B auf 0,54. Für die Fläche C betrug er 0,62.

6.0 Diskussion

Fast alle der aufgestellten Erwartungen und Hypothesen mussten verworfen werden. Teilweise ist in den grafischen Darstellungen jedoch ein Trend erkennbar. Einzig die Hypothese 3, die besagt, die Basalfläche der Lianen würde sich nicht mit dem Flächenalter ändern, konnte nach statistischem Test angenommen werden. Der Grund für die nicht nachzuweisenden, auf den Flächen aber sichtbaren, Unterschiede ist vermutlich ein grundsätzlicher Fehler in der Auswahl der Untersuchungseinheit. Diese war mit sieben mal sieben Metern zu klein. Sowohl auf der Fläche B (30 Jahre) als auch auf der Fläche C (Primärwald) waren die Bäume deutlich größer als auf der jungen Fläche A (7 Jahre), doch zwischen diesen Bäumen lag oft ein Abstand von einigen Metern. Dieser Abstand war teilweise größer als sieben Meter. Die Fläche C unterschied sich insofern von der Fläche B, als das zusätzlich die berühmten „Urwaldriesen“ vorhanden waren. Diese kamen jedoch nur alle 50 bis 100 Meter vor. Nur auf einer der randomisierten Flächen wurde ein solcher Baum registriert.

Dadurch, dass alle Plots auf einer zusammenhängenden Fläche lagen, lag im Grunde ein Fall von Pseudoreplikation vor. Die Unabhängigkeit der Felder ist nicht gewährleistet und eventuelle Trends in den Daten könnten lokale Phänomene sein.

Auf allen Flächen war die Abundanz sehr kleiner Bäume sehr hoch. Daraus resultierend, war die Streubreite der Daten und ihre Inequalität sehr hoch. Zusammen mit der zu geringen Plotgröße ergeben sich nur unscharfe und statistisch nicht nachzuweisende Unterschiede. Dies gilt sowohl für die Bäume als auch für die Lianen. In Abb. 10 ist mit der Lorenzkurve diese Inequalität grafisch dargestellt. Es ist deutlich zu sehen, dass sowohl bei den Bäumen, als

auch bei den Lianen die Inequalität mit zunehmendem Flächenalter steigt. Alte Bäume wachsen und junge Bäume kommen hinzu, die Bandbreite der Basalflächen nimmt zu und somit steigt auch die Inequalität. Bei den Bäumen ist dies stärker ausgeprägt, als bei den Lianen. Die Erklärung liegt in der Wachstumsstrategie der Lianen. Dadurch, dass Lianen nur wenig in eigene Stützstrukturen investieren, erreichen sie nicht so große Stammdurchmesser wie die Bäume. Auch in anderen Studien ist die Abundanz kleiner Bäume sehr hoch und die Verteilung der Daten nach Größen sehr ungleichmäßig. DeWalt et al. unternahmen eine Sukzessionsstudie in Panama (DeWalt et al. 2003). Sie teilten die Bäume in Kategorien nach dem BHD ein und unterschieden zwischen den unterschiedlichen Flächenaltern. Auf allen Flächen waren die kleinen Bäume mit einem BHD zwischen 5 und 15 cm am häufigsten vertreten. Mit zunehmendem Flächenalter ist aber auch eine Zunahme großer Baumexemplare deutlich erkennbar. Die hohe Inequalität des Baumbewuchses der Flächen ist mit meiner Untersuchung vergleichbar.

Bezüglich der Absolutzahlen ist ein Trend einer zunehmenden Abundanz der Bäume mit höherem Flächenalter zu erkennen (Abb. 4). Bei dem Vergleich der Mittelwerte (Abb. 6a) lässt sich jedoch kein signifikanter Unterschied der Abundanz zwischen den Flächen nachweisen (Anova, $p = 0,11$). Hypothese 4, die sich auf das „Law of self-thinning“ (Yoda et al. 1963) stützt und besagt, die Individuendichte nähme mit zunehmendem Alter ab, muss also verworfen werden. Der Trend der Daten lässt vielmehr einen gegenteiligen Effekt vermuten. Vermutlich ist die hohe Anzahl kleiner Bäume im Unterholz die Erklärung für diese Ergebnisse. Diese erhöhen auf allen Flächen die Abundanz der Bäume und verhindern ein klares Zutagetreten des Effekts des „Law of self-thinning“. Hinsichtlich der Bäume mit einem größeren Durchmesser trifft das „Law of self-thinning“ aber durchaus zu. Von allen kleinen Bäumen überleben nur einige und werden zu „Baumriesen“. Das „Law of self thinning“ greift und die Bäume dünnen sich im Laufe ihrer Entwicklung aus. Statistisch ist kein signifikanter Unterschied vorhanden, aber der Signifikanzwert ist dennoch erstaunlich hoch. Mit einer etwas höheren Replikation wäre möglicherweise auch mit einer kleinen Untersuchungsfläche ein signifikanter Unterschied nachweisbar. In dem von mir untersuchtem Primärwald betrug die durchschnittliche Abundanz der Bäume 27 /100 m². Diese Zahl liegt im Bereich anderer Untersuchungen. DeWalt und Chave registrierten in einem Primärwald in Peru im Mittel 38 Baumindividuen / 100 m² (DeWalt & Chave, 2004). In Costa Rica hingegen wurden nur 23 Individuen / 100 m² registriert.

Es wurden insgesamt 181 Individuen von Lianen gezählt. Davon befand sich ca. die Hälfte auf Fläche B. Die geringste Anzahl fand sich auf Fläche C (Abb. 4 und 6b). Die enorme Zunahme der registrierten Lianen auf Fläche B liegt möglicherweise an der Definition der gezählten Lianen. So wurden auf Fläche A viele kleine Pflanzen noch nicht registriert. Mit zunehmendem Alter nimmt der Durchmesser zu, so dass auf der Fläche B die Anzahl der Registrierungen steigt und scheinbar mehr Lianen vorhanden sind.

Insgesamt wurden durch die Auswahl der Plotgröße und der Definition der gezählten Lianen wahrscheinlich weniger Lianen registriert, als tatsächlich vorhanden waren. Alle Lianen, die sich ausschließlich oberhalb 1,3 m innerhalb des Plots befanden wurden nicht berücksichtigt. Ebenso wenig die Lianen, die noch ohne Fremdstütze auskamen. Fasst man die beiden Sekundärwaldflächen (Flächen A und B) zusammen, so zeigt sich ein deutlicher Trend zu einer Abnahme der Lianendichte von Sekundär- zu Primärwald entsprechend Hypothese 1 (Abnahme der Lianenindividuen mit zunehmendem Flächenalter). Auch DeWalt et al. (2000) stellten bei einer Untersuchung in Panama fest, dass die Lianenabundanz und Diversität in jungen Sekundärwäldern zwischen 20 und 40 Jahren signifikant höher war als in alten Wäldern von über 70. Dabei wurden jedoch über 30 Lianen / 100 m² registriert. Dieser Wert ist nahezu doppelt so hoch, wie die von mir gemessenen Abundanzen in Ecuador, wo ich gerade mal 16 Individuen / 100 m² registrierte. Gentry beschrieb jedoch bereits 1991, dass die Variabilität der Lianenabundanz sehr groß ist (Gentry 1991).

Leider gibt es bislang kaum Studien über die Sukzession auf ehemaligen Kahlschlag- oder Nutzflächen im tropischen Regenwald. Die meisten Studien befassen sich mit Lichtungen, und Lianen werden nur selten in den Zensus mit aufgenommen. Deshalb ist ein Vergleich mit anderen Studien, insbesondere hinsichtlich der Lianensukzession, kaum möglich.

Eine Veränderung der Anzahl der Seitentriebe mit zunehmendem Flächenalter konnte nicht festgestellt werden. Entgegen meinen Erwartungen waren die Lianenindividuen kaum verzweigt und die Anzahl der Triebe unterschied sich kaum von der Anzahl der Individuen. Vor Beginn der Studie hatte ich die Vorstellung, Lianen seien stark verzweigt. Diese Vorstellung war grundsätzlich falsch. In Anbetracht des tatsächlichen Wachstums der Lianen ist es eine unnötige Hypothese, die bei einer Wiederholung der Studie übergangen werden kann.

Eine weitere meiner Hypothesen lautete, dass die Basalfläche der Lianen auf den unterschiedlichen Flächen etwa gleich bleibt. Diese Annahme beruhte auf

der Vermutung, dass die Anzahl der Lianen mit zunehmendem Alter abnimmt, dieser Quantitätsverlust jedoch durch Dickenwachstum ausgeglichen werden würde. Es ließ sich kein Zusammenhang zwischen der Basalfläche der Lianen und dem Flächenalter feststellen (Anova, $p = 0,099$) (Abb. 8b). Dieses Ergebnis ist im Konsens mit der Studie von DeWalt et al. (2000), bei der sich ebenfalls keine Abhängigkeit der Basalfläche der Lianen vom Flächenalter nachweisen ließ.

Die Hypothese konnte also bestätigt werden. Ob dieser Effekt jedoch wirklich auf einer Abnahme der Individuenzahl und der Zunahme der Basalfläche pro Individuum beruht, müsste weiter untersucht werden.

Mit zunehmendem Flächenalter ergab sich ein Trend zu einer höheren Basalfläche der Bäume (Abb. 8a). Statistisch ließ sich jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den Flächen nachweisen. Optisch war die Zunahme der Basalfläche der Bäume mit zunehmendem Flächenalter jedoch so deutlich zu sehen, dass mit einer größeren Untersuchungseinheit oder höherer Replikationsrate der Unterschied auch statistisch nachweisbar sein müsste.

Die letzte Hypothese besagte, dass die Baumdichte bzw. Basalfläche ursächlich von der Lianendichte bzw. Basalfläche abhängt. Diese Abhängigkeit sollte mit einer Regressionsanalyse bestätigt werden. In Abb. 9 ist für jedes Flächenalter die Regression der einzelnen Replikate bezüglich der Basalfläche zu sehen. Auf keiner der Flächen ergab sich ein signifikanter Zusammenhang (Regression A: $p = 0,24$, B: $p = 0,07$, C: $p = 0,66$). Überraschenderweise ist auf der 30 jährigen Fläche jedoch ein Trend zu einem proportionalen Zusammenhang zwischen Zunahme der Basalfläche der Lianen und Zunahme der Basalfläche der Bäume relativ deutlich erkennbar (Abb. 9b). Dieser hier erkennbare Trend widerspricht allerdings der ursprünglichen Vermutung, die Basalfläche der Bäume würde mit zunehmender Basalfläche der Lianen abnehmen.

Für alle Ergebnisse gilt, dass die Vergleichsmöglichkeiten mit anderen Studien sehr schwierig sind. Zunächst beziehen sich die meisten Studien auf Lichtungen und nicht auf ehemalige Kahlschlagflächen. Des Weiteren sind die Möglichkeiten Lianen zu messen sehr variabel. (Schnitzer et al. 2006). Fast jede Studie wendet andere Parameter hinsichtlich Plattform, Messpunkt, minimale Messgröße, Wurzelpunkt, usw. an.

2006 entwarf Gerwing et al. ein Standard Protokoll bezüglich der Erfassung und Vermessung von Lianen. Dieses ist jedoch bislang kaum angewandt und auch meine eigene Methode entspricht nicht vollständig diesem Protokoll.

7.0 Fazit und Ausblick

Insgesamt wurde im Verlauf der Untersuchung und Auswertung festgestellt, dass mehrere der methodischen Vorgaben sehr ungünstig gewählt waren. Betrachtet man diese Studie als Vorversuch, so wäre für den Hauptversuch folgendes zu berücksichtigen:

Die von Gerwing et al. 2006 aufgestellten Kriterien für die Lianenregistration müssen exakt eingehalten werden. Eine einheitliche Zählweise der Lianen innerhalb der Wissenschaft würde den Vergleich mit anderen Studien enorm vereinfachen. Die Größe des zu vermessenden Plots darf nicht zu klein sein. Auf langen rechteckigen Plots ist die gemessene Lianenabundanz vermutlich höher, als auf quadratischen Flächen, da ein Lianenindividuum oft große Strecken durchkreuzen kann (Schnitzer et al. 2006). Auch diese Parameter sind besonders bei dem Zensus von Lianen sehr wichtig, und müssen vereinheitlicht werden.

Eine weitere Möglichkeit, die sich aus der durchgeführten Studie ergibt, ist die Forschung auf kleinerer Ebene, also bewusst mit einer geringen Plotgröße. Trotz der geringen Plotgröße ergaben sich teilweise hohe Signifikanzwerte. Der Signifikanzwert von $\alpha = 0,05$ wurde zwar in keinem Falle erreicht, aber mit einer höheren Replikation sind möglicherweise signifikante Unterschiede nachweisbar. Es wäre interessant festzustellen, was für Ergebnisse sich bei einer sehr kleinen und einer großen Plotgröße ergeben und ob und wie sich diese miteinander verknüpfen ließen.

Es ist wichtig den Ablauf der gesamten Sukzessionsbewegung inklusive der ersten Jahre genau zu dokumentieren und zu verstehen, um bei der Regeneration ehemaliger Kahlschlagflächen eventuell regulierend eingreifen zu können.

An weiteren umfangreicheren vergleichbaren Untersuchungen solcher Art fehlt es noch und der weitere Forschungsbedarf auf dem Gebiet ist sehr groß.

8.0 Literaturverzeichnis

- Clark D.B und Clark D A, 1990 Distribution and effects of tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest, *Journal of tropical Ecology* 6: 321–331
- DeWalt S J, Schnitzer S A, Denslow J S, 2000, Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian tropical forest, *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19
- DeWalt S J, Maliakal S K, Denslow J S, 2003, Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife, *Forest Ecology and Management* 182: 139-151
- DeWalt S J und Chave J 2004, Structure and biomass of four lowland Neotropical forests, *Biotropica* 36: 7 - 19
- Gentry A H 1991 The distribution and evolution of climbing plants, In: *The Biology of vines*, Putz F E und Mooney H A eds, Cambridge University Press, Cambridge: 3-49
- Gerwing J J, Schnitzer S A, Burnham R J, Bongers F, Chave J, DeWalt S J, Ewango C E N, Foster R et al., 2006, A Standard Protocol for Liana Censuses, *Biotropica* 38(2): 256–261
- Hammel P, 2005, Räumlich differenzierte Erfassung von geoökologischen Basisdaten in Tieflandsregenwäldern als Grundlage für standortgerechtes Flächenmanagement, nicht veröffentlicht
- Laurance W F, Perez-Salicrup D, Delamonica P, Fearnside P M, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy T E, 2001, Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities, *Ecology* 82: 105 - 116
- Lowe R G und Walker P, 1977, Classification of canopy, stem, crown status and climber infestation in a natural tropical forest in Nigeria, *Journal of Applied Ecology* 14: 897–903
- Putz F E, 1984, The natural history of Lianas on Barro Colorado Island, Panama, *Ecology* 65: 1713 - 1724
- Putz F E and Mooney H A, 1991, eds., *The Biology of Vines*, Cambridge University Press, Cambridge
- Schnitzer S A, Dalling J W, Carson W P, 2000, The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration, *Journal of Ecology* 88 (4): 655-666
- Schnitzer S A, und Bongers F, 2002, The ecology of lianas and their role in forests, *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223–230.

- Schnitzer S A, DeWalt S J, Chave J, 2006, Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common methods, *Biotropica* 38(5): 581-591
- Sen A, 1973, *On economic inequality*, Clarendon Press, Oxford
- Sommer W, 1990, *Countdown für den Dschungel - Ökologie und Ökonomie des Tropischen Regenwaldes*, Schmetterling Verlag, Stuttgart.
- Töniges J, Leiter der Fundación Curiquingue
- Weiner J and Solbrig O T, 1984, The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations, *Oecologia* 61: 334 - 336
- Yoda K, Ogawa K H, Hozumi K, 1963, Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants XI), *Journal of Biology Osaka City University* 14: 107–129

9.0 Abbildungsverzeichnis

		Seite
Abb. 1	Die Lorenz-Kurve nach Sen, 1973, bearbeitet von Weiner und Solbrig 1984	5
Abb.2	Klimadiagramm für die Untersuchungsregion	6
Abb. 3	Karte des Projektgeländes	7
Abb. 4	Die Absolutzahlen der erfassten Pflanzen	9
Abb. 5	Die Basalfläche der Hauptstämme der Lianen und der Hauptstämme und Seitentriebe zusammen im Vergleich	9
Abb. 6	Die Anzahl der Bäume und der Lianen auf den verschiedenen Flächenstufen	10
Abb. 7	Anzahl der Seitentriebe der Lianen auf den verschiedenen Flächenstufen	11
Abb. 8	Die Basalfläche der Bäume und der Lianen auf den verschiedenen Flächenstufen	12
Abb. 9	Lineare Regression der Basalfläche der Bäume gegen die Basalfläche der Lianen	13
Abb. 10	Lorenz Kurve für die Bäume und für die Lianen	14

10.0 Abkürzungsverzeichnis

A – seit 7 Jahren ungenutzte Fläche

B – seit 30 Jahren ungenutzte Fläche

C – Primärwald

% - Prozent

°C – Grad Celsius

Abb. – Abbildung

BA – Basalfläche

BHD – Brust Höhen Durchmesser

bzw. - beziehungsweise

cm - Zentimeter

ed – Editor

eds - Editors

n.s. – nicht signifikant

SPSS – Statistical Package for the Social Science

11.0 Erklärung nach der Prüfungsordnung

Hiermit versichere ich, dass ich diese Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Marion Hunger