



universität
wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Ökologische Bedeutung funktioneller Blatteigenschaften
auf der Wiederbewaldungsfläche Finca Amable in
La Gamba, Costa Rica“

verfasst von / submitted by

Daniel Hackl

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 190 313 445

Studienrichtung lt. Studienblatt /
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Lehramtsstudium UniStG
UF Geschichte, Sozialkunde, Polit. Bildg. UniStG
UF Biologie und Umweltkunde UniStG

Betreut von / Supervisor:

Univ.Prof. Mag.rer.nat. Dr.rer.nat. Peter Hietz

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis.....	I
Danksagung.....	IV
Eidesstattliche Erklärung.....	V
1. Einleitung	1
1.1 Verbreitung, Bedeutung und Funktion von tropischen Regenwäldern	1
1.2 Das Wiederbewaldungsprojekt COBIGA	5
1.3 Bedeutung, innerer Aufbau sowie funktionelle Eigenschaften von Blättern	7
1.4 Fragestellung	15
2. Materialien & Methoden	16
2.1 Forschungsstandort.....	16
2.2 Datenerhebung.....	18
2.2.1 Sammeln der Blätter.....	18
2.2.2 Chlorophyllgehalt.....	19
2.2.3 Chlorophyll-Fluoreszenz	20
2.2.4 Frischgewicht	21
2.2.5 Sättigungsgewicht	21
2.2.6 Blattfläche	21
2.2.7 Blattdicke	22
2.2.8 Reißfestigkeit	22
2.2.9 Stomata-Abdrücke.....	22
2.2.10 Trockengewicht.....	22
2.2.11 Blattquerschnitte.....	23
2.2.12 Dichte sowie Länge und Breite der Stomata	24
2.2.13 Kohlenstoff und Stickstoff	26
2.3 Datenauswertung	27

3.	Ergebnisse	29
3.1	Mittelwerte der vorgenommenen Messungen	29
3.1.1	Gewicht, Blattfläche, SLA und LDMC.....	29
3.1.2	Reißfestigkeit, SPAD und Chlorophyll-Fluoreszenz	32
3.1.3	Kohlenstoff- und Stickstoff-Messungen	34
3.1.4	Stomata-Analysen	35
3.1.5	Blattdicke und anatomische Untersuchungen	36
3.2	Abbildungen der angefertigten Blattquerschnitte.....	39
3.3	Zusammenhänge zwischen den vorgenommenen Messungen	48
3.3.1	Korrelationsmatrix	48
3.3.2	Regressionsanalysen Stomata-Werte	50
3.3.3	Regressionsanalyse SLA und N-Gehalt	54
3.3.4	Regressionsanalysen SLA und anatomische Untersuchungen.....	55
3.3.5	Regressionsanalysen LDMC und anatomische Untersuchungen.....	57
3.3.6	Regressionsanalysen Reißfestigkeit und anatomische Untersuchungen	58
3.3.7	Regressionsanalyse SPAD und Palisadenparenchym	59
3.4	Zusammenhänge mit der relativen Wachstumsrate.....	60
3.4.1	Korrelationstabelle	60
3.4.2	Regressionsanalysen RGR und Stomata-Werte	61
3.4.3	Regressionsanalyse RGR und Reißfestigkeit	63
3.4.4	Regressionsanalyse RGR und anatomische Untersuchungen	64
4.	Diskussion	65
4.1	Methode	65
4.2	Zusammenhänge zwischen den vorgenommenen Messungen	66
4.2.1	Stomata-Werte.....	66
4.2.2	SLA	68
4.2.3	Anatomische Untersuchungen.....	69
4.2.4	<i>Trade-offs</i> zwischen relativer Wachstumsrate und Blatteigenschaften.....	71

5.	Literaturverzeichnis.....	73
6.	Abbildungsverzeichnis	78
7	Tabellenverzeichnis.....	81
8	Anhang	82
8.1	Zusammenfassung	82
8.2	Abstract.....	83

Danksagung

Zuallererst und ganz besonders möchte ich mich bei Peter Hietz bedanken, ohne den diese Arbeit wohl nie zustande gekommen wäre. Nicht nur betreute er mich vorbildhaft bei meiner Diplomarbeit, sondern organisierte auch das *Sparkling-Science* Projekt, wodurch die Reise nach Costa Rica (finanziell) erst möglich gemacht wurde.

Daran anschließend möchte ich auch großen Dank an alle Schülerinnen und Schüler, Volontärinnen der Tropenstation La Gamba sowie an meine Kolleginnen und Kollegen aussprechen, welche mich bei den Probenahmen und/oder Messungen in Costa Rica tatkräftig unterstützten.

Auch möchte ich mich bei dieser Gelegenheit bei Susanne Scheffknecht bedanken, da ohne ihr technisches Fachwissen sowie ihrer Hilfe und ihren Rat die Arbeit im Labor in Wien niemals so „schnell“ erledigt gewesen wäre.

Da in der Entstehungsphase einer Diplomarbeit natürlich nicht nur gearbeitet wird/werden kann, möchte ich an dieser Stelle auch ein herzliches Dankeschön an meine Familie und meine Freunde aussprechen. Dank ihnen konnte ich mich nach getaner Arbeit immer auf das „Nach-Hause-Kommen“ freuen und wieder Energie für die nächsten Arbeitsschritte tanken.

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 11.11.2016

.....

Daniel Hackl

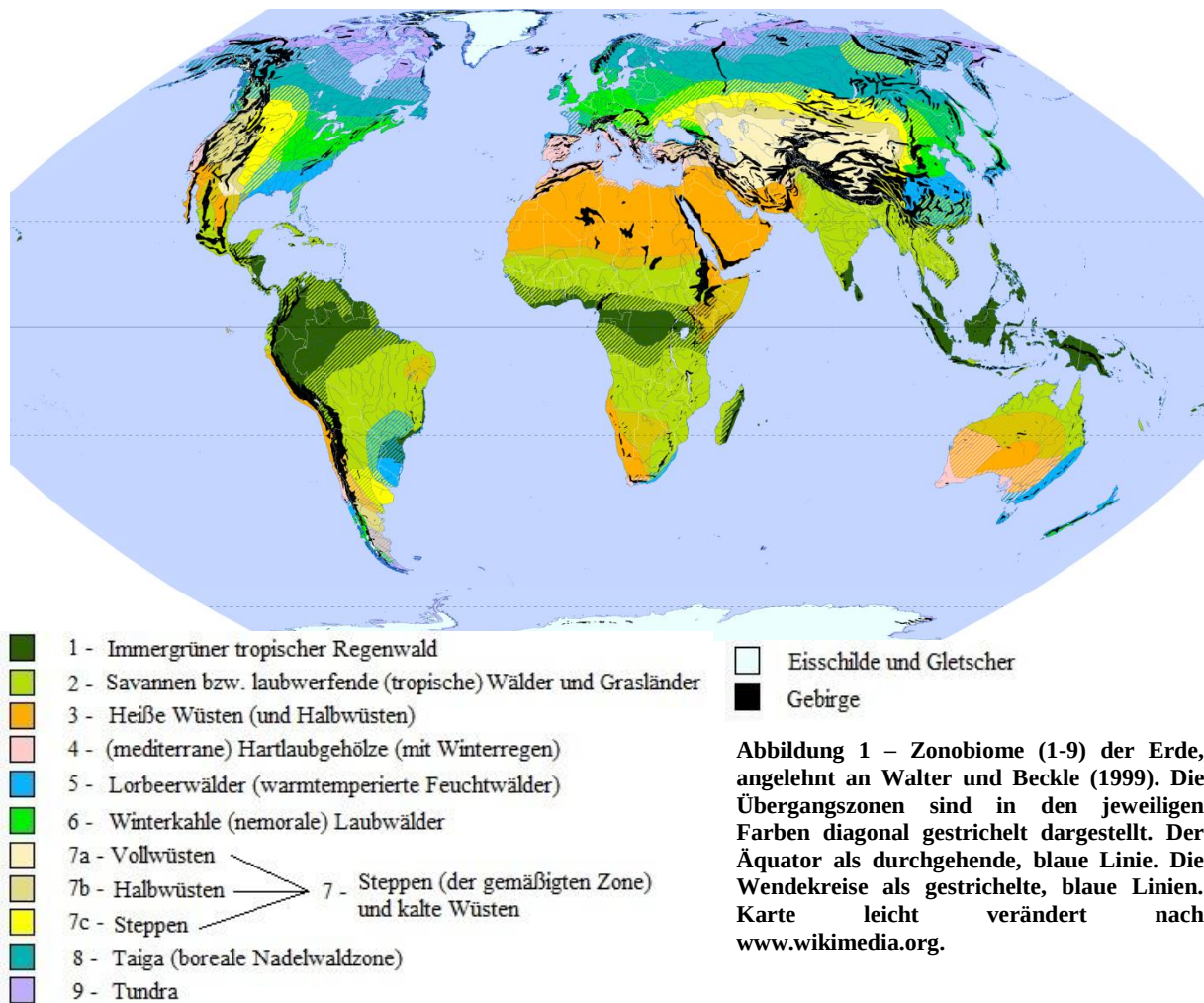
1. Einleitung

1.1 Verbreitung, Bedeutung und Funktion von tropischen Regenwäldern

In der Biologie wird die Grundeinheit der großen ökologischen Systeme als Biom bezeichnet. Diese verfügen über bestimmte Klima-, Wasser- und Bodenverhältnisse sowie eine daraus resultierende, charakteristische Vegetation. Die nächstgrößeren Einheiten werden als Zonobiome bezeichnet, welche als eine globale Zusammenfassung gleicher Biome angesehen werden können. Insgesamt werden neun solcher Zonobiome unterschieden. Das erste wird als Zonobiom des immergrünen tropischen Regenwaldes bezeichnet (Walter und Breckle, 1999). Obwohl auch andere Bezeichnungen wie immerfeuchte Tropen (Schultz, 2000) oder äquatoriales Zonobiom mit Tageszeitklima (Walter und Breckle, 2004) anzutreffen sind, wird in dieser Arbeit durchgehend der Begriff „(tropischer) Regenwald“ verwendet. Dieser Ausdruck wurde Anfang des 20. Jahrhunderts unter anderem vom deutschen Botaniker A. F. W. Schimper geprägt (Schimper, 1908):

„Gebiete, in welchen ein Vertrocknen der Gewächse durch Wassermangel ausgeschlossen ist, sind auf die Tropen beschränkt. Die Regenwälder der Tropen sind immer feucht.“

Der Großteil des tropischen Regenwaldes befindet sich innerhalb von 10° N und 10° S, also im Bereich des Äquators (Abb. 1). Durch wasserreiche Passate oder Monsune kann er aber auch bis 20° N/S oder, im Extremfall, sogar bis zu 30° N/S reichen. An den äquatornahen Ostseiten Südamerikas und Afrikas fehlt er jedoch teilweise. Hier halten passatische Luftströmungen kontinentaler Herkunft die Niederschlagsmenge über längere Zeit im Jahr niedrig. (Schultz, 2000) Im Regenwald werden weniger als 100 Millimeter (mm) Regen pro Monat als relativ trocken angesehen (Walter und Breckle, 1999). Die normale jährliche Niederschlagsmenge reicht von mindestens 1 500 mm bis zu 10 000 mm (Ghazoul und Sheil 2010). Grund dafür sind die dort herrschenden hohen Temperaturen, welche zu einer hohen Wasserverdunstungsrate und somit zu einem hohen Wasserdampfgehalt in der Luft führen. Die daraus entstehende labile Schichtung der Atmosphäre ist dann für die typischen, kurzen, aber heftigen Niederschlagsereignisse verantwortlich, welche nicht selten über 50 mm pro Tag ausmachen. (Schultz, 2000)



Auch gibt es in den tropischen Regenwäldern keine Kalt- und/oder Trockenzeiten und das Jahresmittel ist mit über 20 °C sehr warm (Ghazoul und Sheil, 2010). Es gibt also, besonders nahe dem Äquator, keine (auffälligen) Jahreszeiten und ganzjährig fast unveränderte Tageslängen. An den Wendekreisen betragen diese 10,5 bis 13,5 Stunden. Dies führt übers Jahr, durch die gleichbleibend starke Strahlungsbilanz, zu einer weitestgehenden Isothermie. Die tageszeitlichen Unterschiede von maximal 6 bis 11 °C sind außerdem höher, als die Schwankungen zwischen den einzelnen Monaten. (Schultz, 2000) Eine Ausnahme bezüglich des Klimas bilden tropische Bergregenwälder, wo es auch etwas kälter sein kann. Außerdem können hier ebenfalls Nebel, Grundwasserreserven oder andere Quellen zur Wasserversorgung von den Pflanzen genutzt werden. Die Übergänge zwischen dauerfeuchten Regenwäldern und tropischen Trockenwäldern sind fließend. (Ghazoul und Sheil, 2010)

Hinsichtlich der Ausdehnung machen tropische Regenwälder zwar nur 8,4% oder 12,5 Millionen km² der weltweiten Landfläche aus (Schultz, 2000), beherbergen jedoch einen Großteil der (bereits) bekannten Lebewesen. So kommen laut Walter und Breckle (1999) auf der nur 15 Quadratkilometer großen Insel Barro Colorado in Panama circa 1 400 Höhere Pflanzen, darunter 365 Baumarten, vor. Demgegenüber stehen mitteleuropäische Wälder, welche meist nur fünf bis zehn Baumarten beherbergen. Etwas artenreicher sind gemäßigte Wälder in Nordamerika und Ostasien, wo pro Hektar etwa 15 bis 40 Baumarten anzutreffen sind. Als tropischer Vergleich sei der Bergregenwald im Biologischen Reservat nördlich San Ramón in Costa Rica genannt. Dort sind 94 Baumarten mit einem Brusthöhendurchmesser von mindestens 10 Zentimeter, von verschiedenen Familien stammend, pro Hektar beschrieben. Der „Diversitätsrekord“ ist jedoch im Yanamono-Gebiet in Peru zu finden, wo auf einem Hektar fast 300 unterschiedliche Baumarten vorkommen. (Walter und Breckle, 1999) Das Phänomen, dass die Anzahl der Arten pro Fläche in Richtung Äquator immer mehr zunimmt, ist schon länger bekannt. Dieser *latitudinal diversity gradient* (Mittelbach et al., 2007) gilt nicht nur für Pflanzen, sondern auch für Amphibien, Reptilien, Vögel und Insekten (Walter und Breckle, 1999). Als Grund für diesen Artenreichtum nahe des Äquators, welcher laut Mittelbach et al. (2007) schon seit den Dinosauriern existiert, gibt es unter anderem die „Zeit- und Flächen-Hypothese“, die „Diversifizierungsraten-Hypothese“ sowie eine Hypothese die besagt, dass in tropischen Regionen die Diversifizierungsraten gleich sind, jedoch ökologische Faktoren (mehr Möglichkeiten zur Einnischung) früher oder später zu einem höheren Artenreichtum führen. (Mittelbach et al., 2007)

Trotz des schätzenswerten Artenreichtums betrug laut Hansen et al. (2013) der weltweite Verlust an Regenwald zwischen 2000 und 2012 etwa 2,3 Millionen km². Demgegenüber steht ein Gewinn an neuem Regenwald von 0,8 Millionen km². Werden die Verluste mit den Gewinnen gegengerechnet, ergibt dies einen Verlust von 125 000 km² pro Jahr. Dies bedeutet einen täglichen Verlust von 342,46 km² Regenwald. (Hansen et al., 2013) Der rasende Rückgang von tropischen Regenwäldern hat jedoch nicht nur verheerende Folgen für die äußerst diverse Tier- und Pflanzenwelt, sondern betrifft auch uns Menschen.

So stellt die Abholzung im Bezug auf den Klimawandel einen nicht zu unterschätzenden Faktor dar. Das gebundene Kohlendioxid (CO_2) in den Pflanzen und dessen mögliche Freisetzung haben negative Auswirkungen auf das Klima. Zwar machte der Anteil an freigesetzten CO_2 durch Landnutzung, also unter anderem Rodungen, zwischen 2004 und 2013 „nur“ etwa 9% oder $3,3 \pm 1,8$ Gigatonnen CO_2 pro Jahr ($\text{GtCO}_2 \text{ yr}^{-1}$) aus ($0,9 \pm 0,5 \text{ GtC yr}^{-1}$), was 91% oder $32,6 \pm 1,5 \text{ GtCO}_2 \text{ yr}^{-1}$ ($8,9 \pm 0,4 \text{ GtC yr}^{-1}$), verursacht durch Verbrennung fossiler Brennstoffe und Zementgewinnung, gegenübersteht (Le Quéré et al., 2015). Doch beträgt der Anteil an gebunden Kohlenstoff in allen tropischen Wäldern laut Pan et al. (2011) weltweit rund 471 ± 93 Petagramm, wobei ein Petagramm einer Gigatonne oder einer Milliarde Tonnen entspricht. Auf den Boden (bis zu einem Meter Tiefe) entfallen dabei etwa 44%, auf die lebende Biomasse (Ober- und Unterirdisch) 42% und auf die Streu sowie das Totholz circa 13% (Pan et al., 2011).

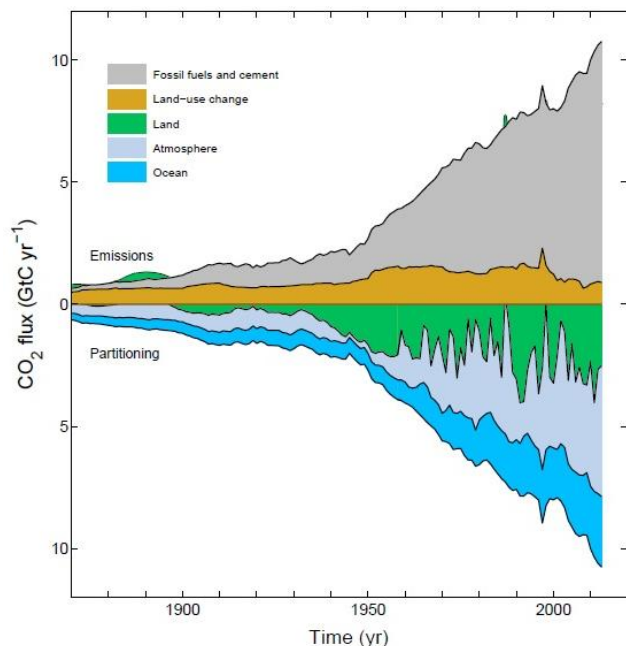


Abbildung 2 – Entwicklung und Verhältnis der globalen CO_2 -Emissionen (oben) durch fossile Brennstoffe und Zementherstellung (grau) sowie Landveränderungen (braun), also zum Großteil Abholzungen. Unten ist deren Verteilung in die Atmosphäre (hellblau), das Land (grün) und die Ozeane (dunkelblau) zu erkennen. (Le Quéré et al., 2015)

Der Anteil an CO_2 -Emissionen, verursacht durch Abholzung ging in den letzten Jahren zwar leicht zurück (Abb. 2), wird jedoch nichts daran ändern, den massiven Ausstoß von CO_2 zu senken und somit dem Klimawandel entgegenzuwirken. Dazu bedarf es mehr als lediglich die Abholzung der Regenwälder zu verhindern. Zwar würde die Abkehr von fossilen Brennstoffen hin zu erneuerbaren Energien den Großteil der jetzigen Emissionen drastisch senken, das bereits freigesetzte CO_2 in der Umwelt aber nicht reduzieren. Um den derzeitigen Anteil an CO_2 in der Atmosphäre von etwa 400 *parts per million* (ppm) etwas zu senken oder sogar auf den Wert von 1750 (280 ppm) zurückzusetzen (Le Quéré et al., 2015), braucht es andere Maßnahmen.

1.2 Das Wiederbewaldungsprojekt COBIGA

Eine Möglichkeit dem Klimawandel entgegenzuwirken wäre, das CO₂ in Form von Biomasse zu binden. Regenwälder sind dafür besonders gut geeignet. Durch das dortige Klima können Pflanzen schneller wachsen als in gemäßigten Regionen und somit mehr CO₂ in kürzerer Zeit aufnehmen. Eine Initiative, welche unter anderem das Ziel verfolgt das atmosphärische CO₂ in Form von Bäumen zu binden, ist das Waldschutz- und Wiederbewaldungsprojekt Corredor Biológico La Gamba (COBIGA). Laut Berechnung könnten in der Region des Esquinas Regenwaldes in Costa Rica in einem Zeitraum von 60 Jahren rund zehn Tonnen CO₂ pro Hektar, beziehungsweise 2,7 Tonnen Kohlenstoff pro Hektar und Jahr auf Sekundärwäldern gebunden werden (Wanek et al., 2011).

Bei COBIGA handelt es sich jedoch nicht nur um ein reines Klimaschutzprojekt. Vielmehr soll ein Biologischer Korridor geschaffen werden, also eine Verbindung zwischen Vegetationsbereichen. Dies soll dem Rückgang und der starken Habitat-Fragmentierung der letzten Jahrzehnte entgegenwirken und den genetischen Austausch von Tieren und Pflanzen fördern. Die zum Projekt zählende und in dieser Arbeit untersuchte Wiederbewaldungsfläche Finca Amable ist außerdem Teil des Biologischen Korridors Osa (span. *Corredor Biológico Osa*) und des Biologischen Korridors Amistad-Osa (AMISTOSA). (Weissenhofer et al., 2012)

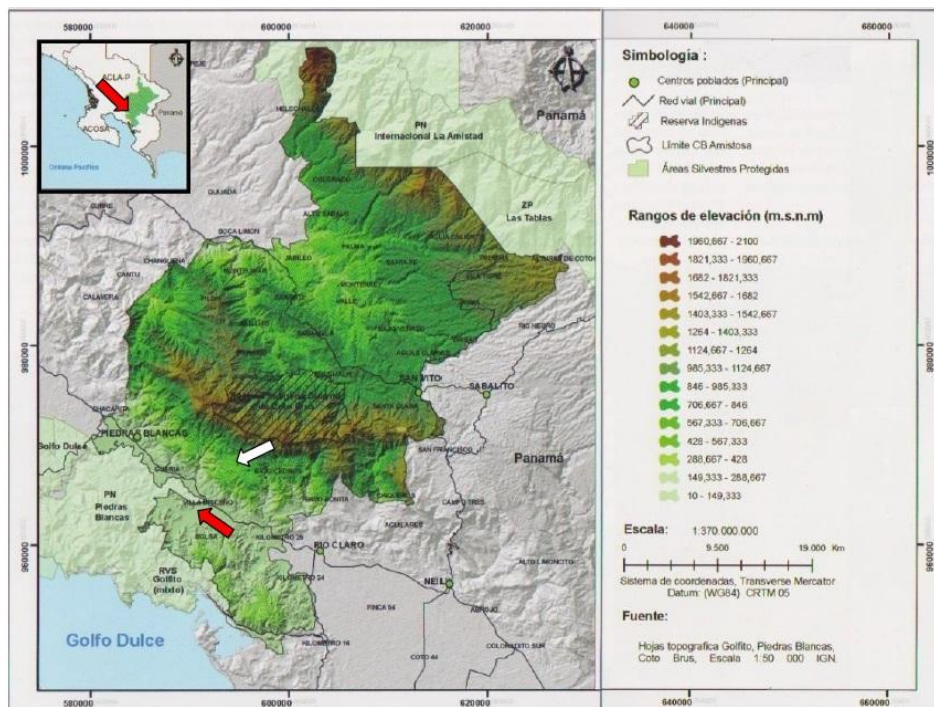


Abbildung 3 – Biologischer Korridor AMISTOSA (grün). Höhe über den Meeresspiegel wird über die Grüntöne dargestellt (ganz hell 10 – 149 m, dunkelgrün 1960 - 2100 m). Der Nationalpark „Piedras Blancas“ befindet sich südlich und der Nationalpark „Internacional La Amistad“ nördlich. Die Finca Amable (rote Pfeile) sowie die Fila Cal (weißer Pfeil) sind ebenfalls markiert. (bearbeitet aus Weissenhofer et al, 2012)

Diese Korridore sollen oder stellen bereits eine Verbindung zwischen dem Nationalpark „Corcovado“ (424 km²) auf der Halbinsel Osa, dem Nationalpark „Piedras Blancas“ (150 km²) und dem Nationalpark „Internacional La Amistad“ in der Gebirgskette (span. *Cordillera*) Talamanca her. Das nächste Ziel ist die Schließung der Waldlücken zwischen dem Tieflandregenwald des Nationalparks „Piedras Blancas“ und den Bergregenwäldern der Fila Cal (auch Fila Cruces) auf 1700 Meter (Abb. 3). Diese Bergregenwälder stellen eine wichtige Übergangszone in Richtung Cordillera Talamanca und weiter nordwärts dar, kommen auch dem großangelegten Projekt „Mesoamerikanischer Biologischer Korridor“ zugute. Um diese möglichst durchgehenden Waldflächen im Rahmen des COBIGA-Projekts zu schaffen, sollen (ehemalige) Weideflächen wie die Finca Amable, und/oder Flussbänke wiederbewaldet oder restauriert werden. Die Grundstücke dazu werden oder wurden der Bevölkerung abgekauft oder in Kooperation mit dieser wiederbewaldet. Wiederbewaldung bedeutet in diesem Zusammenhang, dass spezielle Bäume gepflanzt werden, welche von der Bevölkerung als Holz oder Fruchtlieferanten verwendet werden können. Da Holzgewinnung schon immer ein wichtiger Wirtschaftszweig in der Region war, führte dies in der Vergangenheit zu einer starken Übernutzung und Ausbeutung bestimmter Spezies. So sind oder waren bestimmte einheimische Arten wie *Platymiscium curuense*, *Minquartia guianensis* oder *Caryodaphnopsis burgeri* kaum noch in der Region zu finden. Darum werden vor allem lokale Bäume gepflanzt, um einen diversen, natürlichen Bestand von endemischen oder vom Aussterben bedrohten Arten auch in Zukunft zu gewährleisten. (Weissenhofer et al., 2012)

Durch den hohen Artenreichtum wird der dortige Regenwald wohl auch besser mit dem Klimawandel zurechtkommen. So wurde in einer kürzlich veröffentlichten Arbeit (Sakschewski et al., 2016) festgestellt, dass sich artenreiche Wälder im Amazonas besser auf Klimaveränderungen einstellen können als weniger diverse. Laut Computersimulationen von Sakschewski (2016) werden sich in einem Szenario eines mittleren Klimawandels die vorhandenen Waldflächen im Amazonasgebiet nach einigen Jahrhunderten wieder erholen und die Biomasse nach einem anfänglichen Verlust zu 80% regenerieren. Halten die klimaschädlichen Emissionen jedoch wie bisher an, führt der daraus resultierende Klimawandel zu einem Szenario wo sich weniger als 20% der Fläche erholen werden. Verschiedenartige Blätter spielen dabei eine besondere Bedeutung. Durch sie können Bäume unterschiedlich gut oder schlecht mit Wasserknappheit oder Hitze umgehen.

1.3 Bedeutung, innerer Aufbau sowie funktionelle Eigenschaften von Blättern

Bäume, oder Gefäßpflanzen im Allgemeinen, bestehen aus drei Grundorganen: Wurzel, Stamm und Blätter. Diese Arbeit widmet sich nun einem dieser pflanzlichen Grundorgane. Im Zuge des Projekts, indem diese Arbeit entstand, wurden jedoch auch Untersuchungen zu Holzeigenschaften (Kreinecker, 2016) sowie Wachstum und Mortalität (Kleinschmidt, unpubliziert) von Bäumen auf der Untersuchungsfläche Finca Amable durchgeführt.

Neben anatomischen Blatteigenschaften und Funktionen lassen sich für Blätter auch noch so genannte funktionelle Eigenschaften beziehungsweise *functional traits* definieren. Laut Violle et al. (2007) sind *functional traits* „alle messbaren morphologischen, physiologischen oder phänologischen Merkmale von Individuen“. Da manche und/oder mehrere *functional traits* Auswirkungen auf so genannte *performance traits* (Vegetative Biomasse, Reproduktiver Output und Überleben der Pflanze) haben können (Abb. 4), beeinflussen sie auch indirekt die Fitness von Pflanzen (Violle et al., 2007).

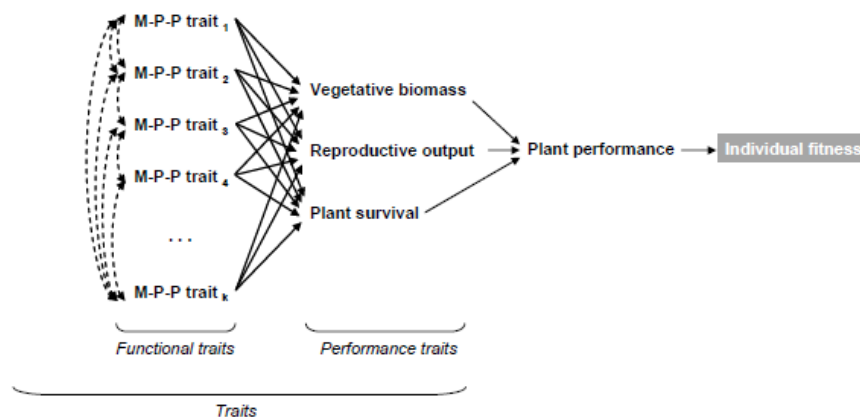


Abbildung 4 - Morpho-Physiologisch-Phänologische traits (M-P-P traits) haben durch sogenannte *performance traits* indirekte Auswirkungen auf die individuelle Fitness einer Pflanze. (Grafik nach Arnold, 1983, aus Violle et al., 2007)

Laut Chaturvedi, R. K. et al. (2011) können *functional traits* auch möglicherweise dazu genutzt werden, Aussagen über die Reaktion auf die Umwelt und den Einfluss von Arten auf Ökosysteme zu treffen. Bezogen auf das Verwandtschaftsverhältnis von Pflanzen müssen laut Díaz et al. (2013) nah verwandte Arten nicht immer dieselben funktionellen Eigenschaften haben (z.B. *specific leaf area*). Manche *functional traits*, so Díaz weiter, lassen aber dennoch Aussagen über phylogenetischen Beziehungen zu (z.B. N-fixierend oder nicht). Grund dafür ist, dass funktionale Eigenschaften die „ökologische und evolutionäre Geschichte einer Spezies zusammenfassen“ (Chaturvedi, et al., 2011). Demnach können laut Soudzilovskaia et al. (2013) mithilfe von funktionellen Eigenschaften auch Aussagen über zukünftige

Veränderungen von Pflanzengemeinschaften und ihrer verbundenen Ökosystemleistungen als Antwort auf den Klimawandel getroffen werden. Wie gut der Regenwald im Amazonasgebiet mit dem Klimawandel zurechtkommen wird, wurde kürzlich mittels Computersimulation unter Einbeziehung funktioneller Pflanzeigenschaften von Sakschewski et al. (2016) berechnet. Funktionelle Blatteigenschaften wurden auch in die Arbeit von Poorter und Bongers (2006) einbezogen, welche einen *trade-off*¹ zwischen Wachstum und Überleben im Bezug auf verschiedene Pflanzenarten im Regenwald von Bolivien feststellen konnte.

Ziel dieser Arbeit ist es folglich, durch die gewonnen Erkenntnisse die Auswahl von Spezies bei zukünftigen Wiederbewaldungsprojekten zu optimieren.

Angiospermen bildeten im Laufe ihrer Evolution eine Vielzahl von unterschiedlich großen oder geformten Blättern aus. Spezialisierte Blätter wurden in Regenwäldern außerdem zu Dornen, Ranken, Domatien oder Fallen umgebildet (Ghazoul und Sheil, 2010). Diese Arbeit widmet sich jedoch ausschließlich jenen Blättern, welche mithilfe der Chloroplasten Lichtenergie in chemische Energie umwandeln. Aus dieser Energie wird, unter anderem, Zucker aus CO₂ und H₂O hergestellt. Daraus können in der Folge verschiedenste Polysaccharide (Zellulose, Stärke, Pektin, etc.) aufgebaut werden. Das benötigte Wasser dazu wird von den Wurzeln aufgenommen und anschließend über ein, die gesamte Pflanze durchziehendes, System von Leitbündeln in das Blatt transportiert. Dass in den Tropen eher ganzrandige Blätter und kaum gesägte Blätter zu finden sind, könnte laut Ghazoul und Sheil (2010) möglicherweise an der in den Tropen weitverbreiteten brochidodromen Nervatur (mündet schlingenartig in den nächstfolgenden Nerv und endet nicht am Blattrand) liegen, welche vermutlich außerdem die Wasserleitfähigkeit zu den Blatträndern effektiver macht (Ghazoul und Sheil, 2010). In den Blättern wird das Wasser schließlich verbraucht oder zu einem gewissen Teil wieder an die Umwelt abgegeben. Der dadurch entstehende Unterdruck fördert den Wassertransport in den Leitbündeln und die Wasseraufnahme durch die Wurzeln. Diese Wasserdampfabgabe kühlt das Blatt auch bei übermäßiger Hitze. Verantwortlich für diesen Austausch mit der Umgebung sind so genannte Spaltöffnungen oder Stomata (Abb. 5).

¹ Ein *trade-off* bezeichnet eine gegenläufige Abhängigkeit von zwei oder mehr Faktoren. Im konkreten Fall bedeutet ein schnelleres Wachstum eine kürzere Lebensdauer. Umgekehrt leben Langsamwachsende länger.

Diese Poren befinden sich meist an der Unterseite von Blättern und sind auch für die Aufnahme des benötigten CO₂ verantwortlich, welches dann im Blattinneren fixiert wird.

Hervorgebracht werden diese bohnenförmigen Schließzellen aus der Teilung zweier Epidermiszellen. Im Gegensatz zu anderen Epidermiszellen beinhalten sie in der Regel auch einige Chloroplasten. Die fertigen Schließzellen berühren sich lediglich an den Enden, so dass



Abbildung 5 – Eingefärbte, untere Epidermis von *Croton schiedeanus*. Die zu erkennenden Stomata (siehe weiße Pfeile) sind in etwa 16 x 14 µm groß.

dazwischen ein Spalt (Stoma) entsteht. Dieser Zentralspalt erweitert sich zu einem äußeren Vor- und einem inneren Hinterhof, welcher wiederum in einen großen Interzellularraum mündet. Dieser ist mit dem Interzellularsystem des Blattes verbunden. Durch eine Turgor Ab- oder Zunahme kann das Blatt den Zentralspalt schließen beziehungsweise öffnen und so die Wasserdampfabgabe und den Gasaustausch steuern. (Nultsch, 2001) Die Menge des aufgenommenen CO₂ beziehungsweise die Menge des abgegebenen Wasserdampfes durch das Blatt wird in (µ)mol m⁻² s⁻¹ angegeben (Maherali et al., 2006; Farquhar et al., 2002).

Laut Cornelissen et al. (2013) führt eine CO₂-Aufnahme durch die Stomata zu einem unvermeidlichen Wasserdampfverlust. Der Diffusionskoeffizient von Wasserdampf aus dem Blatt ist dabei 1,6-mal höher als die Diffusionsrate von CO₂ in das Blatt (Hetherington und Woodward, 2003). Von zentraler Bedeutung ist daher die so genannte Wassernutzungseffizienz von Pflanzen. Laut Mansfield et al. (1990) könnte diese erhöht werden, wenn die Stomata-Dichte durch einen Anstieg des atmosphärischen CO₂-Gehalts gesenkt wird. Als Grund wird eine Erhöhung der CO₂-Assimilation sowie die Möglichkeit zu partiellen Stomata-Schließungen und sinkenden Transpirationsraten pro Flächeneinheit des Blattes genannt (Mansfield et al., 1990). Eine Untersuchung von Aasamaa et al. (2001) bei gemäßigten Laubbäumen konnte außerdem einen negativen Zusammenhang zwischen der Länge der Stomata und steigender Trockenheit nachweisen. In den untersuchten Arten waren größere Stomata offenbar schwerer zu schließen und zeigten ein höheres Potential für hydraulische Störungen unter Trockenheit.

Der Zusammenhang zwischen Größe und Dichte der Stomata lässt sich laut Hetherington und Woodward (2003) in verschiedenen Pflanzengruppen finden. Die Entwicklung und Öffnung der Spaltöffnungen wird dabei generell von Signalen aus der Umwelt wie Lichtintensität, endogenen Pflanzenhormonen und der bereits angesprochenen Konzentration von atmosphärischen CO₂ beeinflusst (Hetherington und Woodward, 2003). Hohe Lichtintensität erhöht demnach die Stomata-Dichte und hoher CO₂-Gehalt in der Atmosphäre senkt sie. (Casson und Gray, 2008) So sind höhere Stomata-Dichten meist an den höchsten Stellen in der Baumkrone beziehungsweise bei Sonnenblättern festzustellen (Al Afas et al., 2005). Auf taxonomischer Ebene haben bei Untersuchungen von Woodward und Kelly besonders die Subklassen Hamamelidae und Rosidae eine Erhöhung der Stomata-Dichte in Verbindung mit einem Anstieg der CO₂-Konzentration in der Vergangenheit gezeigt (Woodward und Kelly 1995). Dieser viel beobachtete Zusammenhang zwischen der Abnahme der Stomata-Dichte und einer erhöhten Konzentration von CO₂ in der Atmosphäre ist in verschiedenen Langzeituntersuchungen mit fossilem Pflanzenmaterialen oder aus Herbarien jedoch doppelt so hoch, als jener aus experimentellen Studien. Deshalb wird angenommen, dass kurzzeitige Anpassungen der Pflanze auf veränderte Umweltbedingungen durch Selektion auf lange Sicht zu genetischen Adaptionen führ(t)en. (Royer, 2001)

Anatomisch gesehen, besteht ein Blatt in der Regel aus zwei Gewebeschichten oder Parenchymen, wasser- und nährstoffleitenden Leitbündeln sowie den Epidermen:

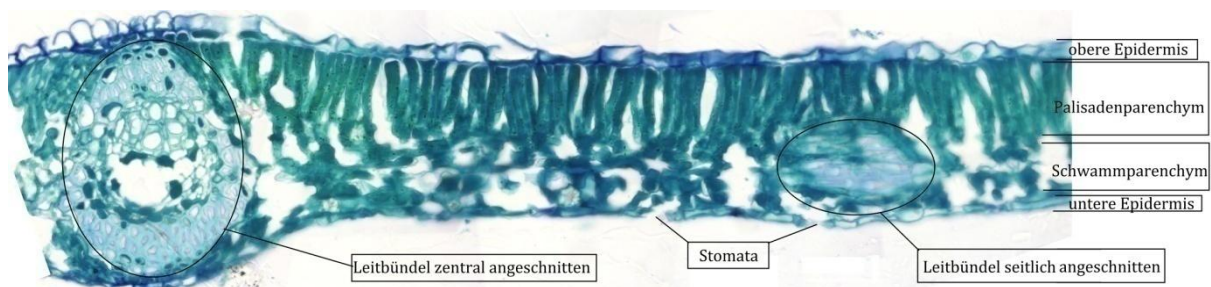


Abbildung 6 – Eingefärbter Querschnitt von *Anacardium excelsum*. Blattdicke (ohne Ader) etwa 0,21 mm.

Die beiden Gewebeschichten werden als Palisaden- (oben) und Schwammparenchym (unten) bezeichnet und werden nach außen von den beiden Epidermen begrenzt. Dieses meist einschichtige Abschlussgewebe schließt mit seinen einzelnen Zellen lückenlos aneinander, welche durch ihren welligen Verlauf an den Seitenrändern oft eng verzahnt sind. Je nach Pflanzenart, können auch Idioblasten, Trichome (Haare) oder andere Anhangsgebilde ausgebildet werden. Ist es mehrschichtig (2-16 Zellschichten), dient dies oft der Wasserspeicherung. Die Hauptaufgaben dieser Zellschicht sind ein mechanischer Schutz der Oberfläche sowie die Kontrolle des Gasaustausches und der Wasserdampfabgabe durch die

verschließbaren Stomata. (Nultsch, 2001) Wasserfilme auf den Blättern können laut Ghazoul und Sheil (2010) jedoch zu Problemen bei diesem Gasaustausch sowie der Photosynthese führen. Auch fördern sie die Ansiedlung von Epiphyllen oder Pathogenen, welche dem Blatt lösliche Nährstoffe entziehen können. Aus diesem Grund haben sich verschiedenste Blattformen und Oberflächentexturen gebildet um der Feuchtigkeit entgegenzuwirken. So erleichtern etwa Träufelspitzen auf vielen Unterholzblättern in den Tropen das Abtropfen von Wasser (Ghazoul und Sheil, 2010). Darüber hinaus besitzen fast alle höheren Pflanzen eine Cuticula. Diese überzieht die Epidermis bis auf die Stomata lückenlos. Die Epidermiszellen enthalten meist Leukoplasten, jedoch keine für die Photosynthese unerlässlichen Chloroplasten. Diese kommen in den beiden mittleren Gewebeschichten vor, dem Palisaden- und dem Schwammparenchym, zusammengefasst auch als Mesophyll bezeichnet. Bei Sonnenblättern ist das Palisadenparenchym oft mehrschichtig und verfügt, im Gegensatz zu Schattenblättern, über mehr Chloroplasten und höhere Palisadenzellen. Diese Zellen sind im Allgemeinen normal zur Blattoberfläche angeordnet und in die Länge gestreckt. Die Interzellularen dieser Gewebsschicht sind nicht so groß wie jene des Schwammparenchyms. Dieses ist unregelmäßig angeordnet, besitzt große Interzellularräume und steht durch die Stomata in Verbindung mit der Außenluft. Die Hauptaufgabe dieser Gewebsschicht ist folglich der Gasaustausch mit der Umgebung und die Wasserdampfabgabe. (Nultsch, 2001)

Das Mesophyll ist maßgeblich für die Dicke eines Blattes verantwortlich. Die Blattdicke (L_{th}) stellt einen wichtigen *functional trait* dar. L_{th} wird in Mikrometer (μm) oder Millimeter (mm) angegeben und spielt laut Cornelissen et al. (2013) unter anderem eine Schlüsselrolle bei der mechanischen Robustheit eines Blattes. Per Definition ist die aufzuwendende Scherarbeit für ein Blatt das Produkt von L_{th} und Geweberobustheit. Physikalisch robustere Blätter sind besser gegen abiotische und biotische mechanische Schäden geschützt, was zusammen mit einer geringeren Verträglichkeit für Herbivoren (beides assoziiert mit der *specific leaf area*) zu einer längeren Blattlebensdauer führt (Wright et al., 2004). Robuste Blätter sind in der Regel außerdem ein Indikator dafür, dass der verfügbare Kohlenstoff in strukturellen Schutz der, für die Photosynthese zuständigen, Gewebsschichten investiert wurde. Sterben die Blätter ab, scheint eine hohe physikalische Robustheit außerdem zu einer schlechteren Zersetzungsrate zu führen. (Cornelissen et al., 2013) Auch scheint es laut Hikosaka (2004) einen *trade-off* zwischen der Robustheit von Blättern und Photosynthese zu geben. Der Zusammenhang zwischen L_{th} und Photosyntheseraten pro Blattfläche ist in den meisten interspezifischen Studien schwach ausgeprägt. Um die physikalische Robustheit von Blättern

zu definieren und zu untersuchen, gibt es unterschiedliche Möglichkeiten. Normalerweise werden die Reißfestigkeit (F_t) oder *force to shear* (W_s ; Produkt von L_{th} und Geweberobustheit), analysiert. Auch üblich ist der *punch test* (F_p), bei dem kleine Schläger auf die Probe fallen gelassen werden, bis diese durchschlagen wird. In dieser Arbeit wurde ausschließlich F_t untersucht. Dies ist die Kraft, die benötigt wird, um ein Blatt(fragment) zu zerreißen, dividiert durch seine Breite. Ausgedrückt wird das Ganze in $N\ mm^{-1}$. Während ein Zusammenhang sowohl zwischen W_s als auch F_p und L_{th} zu bestehen scheint, wird ein solcher Zusammenhang zwischen F_t und L_{th} nicht beschrieben. (Cornelissen et al., 2013)

L_{th} steht jedoch mit der sogenannten *specific leaf area* (SLA) in Verbindung. Diese ergibt sich aus der Blattfläche (LA), dividiert durch die Trockenmasse (L_{dry}) des Blattes, ausgedrückt in $m^2\ kg^{-1}$ oder $mm^2\ mg^{-1}$ (Sakschewski et al., 2016; Cornelissen et al., 2013; Chaturvedi et al., 2011). SLA wird laut Cornelissen et al. (2013) oft in Wachstumsanalysen verwendet, da sie zumeist positiv und quer durch verschiedene Arten mit der *relative growth rate* (RGR), also den (exponentiellen) Größenzuwachs einer Pflanze in einem bestimmten Zeitintervall, in Verbindung steht. Laut Sakschewski et al. (2016) verbessert eine höhere SLA in einem diversen Regenwald außerdem das Kohlenstoffgleichgewicht der neuen Baumgeneration unter trockenen und warmen Bedingungen, was insgesamt zu erhöhten Überlebensraten der Bäume im Zuge des Klimawandels führt. Als Grund für diese Annahme werden Computermodelle genannt in denen eine durchschnittliche Erhöhung der SLA um 11% die Kosten für neue Blätter pro Blattfläche in der Gemeinschaft senkt sowie über *trade-offs* auch die Blattlanglebigkeit und Photosynthese-Kapazität pro Blattfläche. Das Produzieren von billigen Blättern erlaube so jungen Bäumen Kohlenstoff zu sparen und für zum Beispiel Wachstum zu verwenden sowie weniger Ressourcen für Absissionen (von Pflanze gesteuerter Abwurf von Blättern) bei Austrocknungsereignissen zu verschwenden. (Sakschewski et al., 2016) SLA hängt außerdem positiv mit der Konzentration von Stickstoff im Blatt sowie der massebasierten, lichtgesättigten Photosyntheserate zusammen. Negativ ist der Zusammenhang zwischen SLA und Blattlanglebigkeit (Cornelissen et al., 2013; Poorter und Bongers, 2006, Wright et al., 2004) sowie der Investition von Kohlenstoff in quantitativ wichtige Verbindungen wie Tannine oder Lignin. Die oft auch in der Literatur vorkommende *leaf mass per area* (LMA), *specific leaf mass* (SLM), oder *specific leaf weight* (SLW) können einfach mit eins dividiert durch SLA berechnet werden (Cornelissen et al., 2013). Ein weiterer *functional trait*, welcher mit SLA und L_{th} im Zusammenhang steht, ist der so genannte *leaf dry-matter content* (LDMC). Darunter wird die ofengetrocknete Masse (L_{dry}) eines Blattes,

dividiert durch seine wassergesättigte Frischmasse (L_{sat}), ausgedrückt in mg g^{-1} , verstanden. Insgesamt verhalten sich SLA, L_{th} und LDMC wie folgt zueinander: $\text{LDMC} = 1/(\text{durchschnittliche Blattdicke} \times \text{SLA} \times L_{\text{th}})$. Wird davon ausgegangen, dass die Frischmasse pro Blattvolumen in etwa 1 g cm^{-3} entspricht, vereinfacht dies die Gleichung folgendermaßen: $\text{LDMC} \sim 1/(\text{SLA} \times L_{\text{th}})$. (Cornelissen et al., 2013)

Um die SLA zu berechnen, muss die Blattfläche (LA) bekannt sein. Diese ist definiert als die einseitige- oder projektierte Fläche eines einzigen Blattes. Ausgedrückt wird sie in mm^2 . Die Größe der Blattspreite ist variabel und beträgt in Tieflandregenwäldern meist 2 025 bis 4 500 mm^2 (als Notophyll bezeichnet) oder 4 500 bis 18 200 mm^2 (als Mesophyll bezeichnet). Juvenile Blätter sind außerdem oft größer sowie weicher als adulte Blätter und werden manchmal durch gefiederte, adulte Blätter ausgetauscht. Eine Ausnahme bezüglich der Blattgröße bilden Pflanzen mit großen, adulten Blättern wie Palmen, welche kleinere juvenile Blätter ausbilden. (Ghazoul und Sheil, 2010) Zwischenartliche Unterschiede sind laut Cornelissen et al. (2013) meist verknüpft mit Abweichungen in der Geologie, der Höhe und des Breitengrades. Bei Hitze-, Kälte-, Trocken-, Nährstoff- und hohem Strahlungsstress ergibt sich eine Tendenz zu relativ kleinen Blättern. Innerhalb von Klimazonen könnten phylogenetische Faktoren ebenfalls eine Rolle spielen. Eine Reduzierung der Blattgröße steht hierbei vermutlich mit allometrischen Faktoren (Pflanzen- und Zweiggröße, Anatomie, etc.) sowie ökologischen Strategien im Bezug auf Nährstoffstress und Störungen im Zusammenhang (Cornelissen et al., 2013). Bei Untersuchungen mit Blättern von *Acer platanoides* und *Betula pendula* konnte jedoch kein Zusammenhang, trotz hoher Sample-Zahl (370-380 pro Spezies), zwischen Blattmorphologie und Nährstoffstress gefunden werden (Black-Samuelsson und Andersson, 2003). Ein anderer Zusammenhang konnte jedoch zwischen Blattfläche, Verfügbarkeit von Wasser, stomatärer Leitfähigkeit und N-Verhältnis festgestellt werden (Farquhar et al., 2002). Demnach sollte die Blattfläche und die stomatäre Leitfähigkeit bei erhöhter Wasserverfügbarkeit zunehmen, der N-Gehalt pro Blattfläche aber abnehmen (Abb. 7).

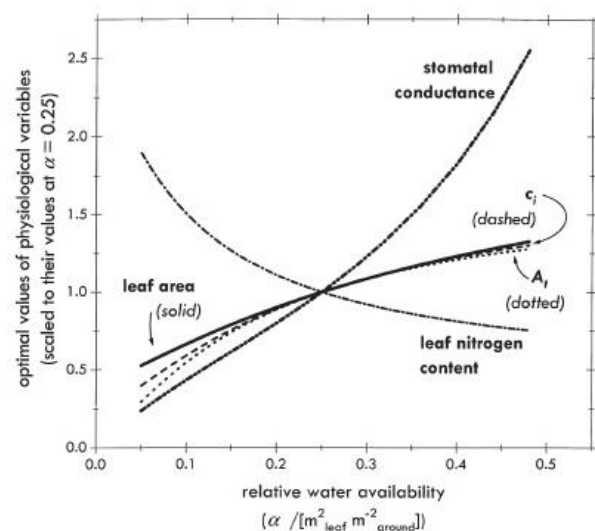


Abbildung 7 – Zusammenhang zwischen stomatärer Leitfähigkeit, Wasserverfügbarkeit und Stickstoffgehalt. α = Blattfläche; A = Assimilationsrate pro Blattfläche; C_i = interzelluläres CO_2 (Farquhar et al., 2002)

Zwischen Stickstoffgehalt im Blatt pro Fläche und L_{th} lässt sich ebenfalls oft eine Korrelation feststellen. Dabei spielen die Anzahl und Dicke der Mesophyllschichten eine Rolle, welche schlussendlich für die Variation der L_{th} verantwortlich sind. Beim Stickstoffgehalt wird meist die Stickstoff-Konzentration (N_{leaf}) gemessen, worunter die totale Menge an N pro Einheit Trockenmasse des Blattes verstanden wird. Ausgedrückt wird sie in $mg\ g^{-1}$ oder in Prozent der Blatto Trockenmasse (% *dry-leafmass*). Die Verfügbarkeit von N in der Umgebung wirkt sich signifikant auf N_{leaf} aus. Interspezifische Klassifizierungen von N_{leaf} korrelieren vermutlich mit der massebasierten Photosyntheserate und SLA (Cornelissen et al., 2013). Außerdem ist laut Wright et al. (2004) N_{leaf} wesentlich für Proteine, welche zentral für die Photosynthese sind, im Besonderen Rubisco.

Der Stickstoffgehalt erlaubt außerdem Rückschlüsse auf den Chlorophyllgehalt zu ziehen. Letzterer kann mithilfe eines „SPAD-Meters“ eingeschätzt werden. Der angezeigte Wert dieses Geräts kann in Chlorophyll-Konzentration pro Blattfläche (in $\mu mol/m^2$) umgerechnet werden. Poorter und Bongers (2006) benutzen dazu den Mittelwert einer Regressionsgleichung für sechs gemäßigte Krautspesies von Anten und Hirose (1999), wonach der Chlorophyllgehalt pro Fläche $-112,9 + 13,9 \times SPAD$ -Wert beträgt ($Chl_{area} = -112,9 + 13,9 \times SPAD$). Der Zusammenhang zwischen den SPAD-Werten und des Chlorophyllgehalts war dabei mit einem R^2 von 0,94 bis 0,99 bei allen Arten sehr gut.

Ein weiterer *functional trait* um Photosynthese zu beforschen, ist die Chlorophyll-Fluoreszenz. Laut Kalaji et al. (2014) sind Messungen der Chlorophyll-Fluoreszenz sehr ergiebig, mit großer Genauigkeit zu messen und sehr empfindlich auf Veränderungen. Viele Verfahren beeinflussen die Fluoreszenz oder die Intensität und benutzen eine Vielzahl unterschiedlicher Lichtprotokolle (Blitze, Lichtimpulse, kontinuierendes Licht und so weiter). Grundsätzlich und vereinfacht gesagt gilt bei der Photosynthese, dass die absorbierte Lichtenergie in Reaktions-Zentren „gedrängt“ wird, wenn Licht auf Chlorophyll trifft. In diesen Reaktions-Zentren finden dann durch die Energieanregung photochemische Umwandlungen statt. Veränderungen in der Chlorophyll-Fluoreszenz geben dann Änderungen der photochemischen Effizienz und Wärmestrahlung wieder. Obwohl das Photosystem I ebenfalls fluoresziert, stammt die gemessene Chlorophyll-Fluoreszenz hauptsächlich aus dem Photosystem II. Die Emission erstreckt sich zwischen 660 und 760 Nanometern.

1.4 Fragestellung

Lebewesen verfügen über verschiedene Strategien, um mit ihrer Umwelt zurechtzukommen und zu überleben. Diese Strategien resultieren aus ihrer evolutionären Vorgeschichte und/oder hängen von aktuellen ökologischen Rahmenbedingungen ab. Bei Wiederbewaldungsprojekten stellt sich nun die zentrale Frage, warum manche Bäume nicht überleben und andere mit dem gewählten Standort besser zurechtkommen.

Um dies beantworten zu können, müssten die verschiedenen Strategien und Anpassungen der Pflanzen an unterschiedliche Umweltbedingungen bekannt sein. Eine Möglichkeit um diese besser zu verstehen besteht darin, funktionelle Eigenschaften der Bäume zu messen. Neben funktionellen Holzeigenschaften, welche auf der Wiederbewaldungsfläche bereits analysiert wurden (Kreinecker, 2016), sind funktionelle Blatteigenschaften besonders gut für solche Untersuchungen geeignet. Mit diesen können Aussagen über die Fitness der Bäume getroffen werden und allgemein ein besseres Verständnis zu deren ökologischer Funktion gewonnen werden.

Von vielen Arten, welche auf der Wiederbewaldungsfläche Finca Amable gepflanzt wurden, existieren darüber hinaus kaum bis keine Daten zu deren funktionellen Blatteigenschaften und anatomischen Blattaufbau. Die in dieser Arbeit vorgenommenen Untersuchungen sind also teilweise als Grundlagenforschung zu werten. Folglich sollen die gewonnenen Erkenntnisse dabei helfen, ein besseres Verständnis über die dort heimischen Arten zu gewinnen und zukünftige Wiederbewaldungsprojekte in der Region zu optimieren.

2. Materialien & Methoden

2.1 Forschungsstandort

Bei dem untersuchten Gebiet handelt es sich um die ehemalige Weide- und jetzige Wiederbewaldungsfläche Finca Amable (8°42'57" N, 83°10'26" W). Sie befindet sich in Costa Rica in der Nähe des kleinen Ortes La Gamba und des geschützten, immergrünen Tieflandregenwaldes *Parque Nacional Piedras Blancas* in der Region *Golfo Dulce*. Die ebenfalls nahegelegene Tropenstation La Gamba der Universität Wien liegt auf 70 Meter über dem Meeresspiegel und hat eine jährliche Durchschnittstemperatur von 27,8°C. (Huber et al., 2006)

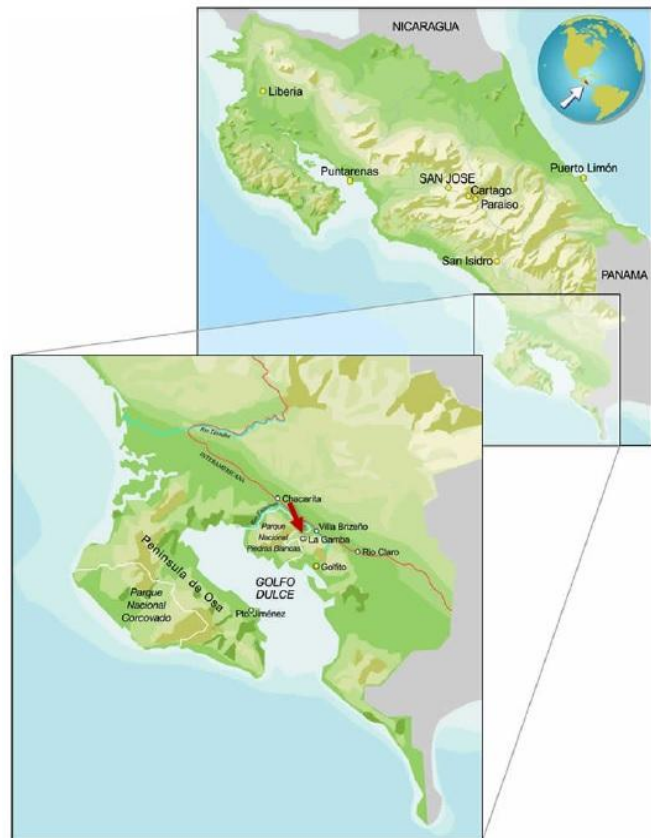


Abbildung 8 - Forschungsstandort (roter Pfeil) in der Region des *Golfo Dulce* (bearbeitet aus Weissenhofer et al., 2012.)

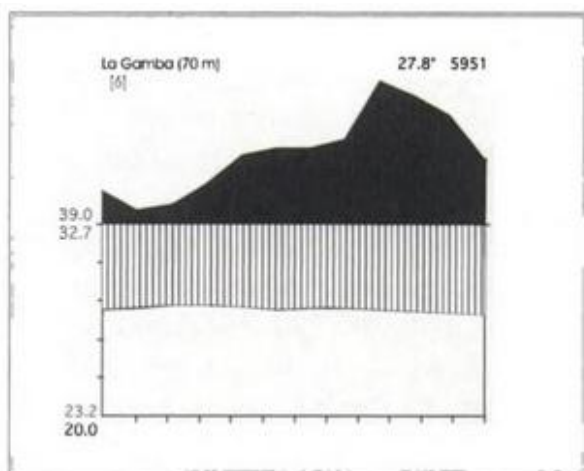


Abbildung 9 – Klimadiagramm der Tropenstation La Gamba (8°42'46" N, 83°12'90" W). (Huber et al., 2006)

Die Region selbst ist gekennzeichnet durch eine hohe jährliche Niederschlagsmenge von beinahe 6000 mm. Es gibt keine Trockenzeit, jedoch eine regenärmere Zeit von etwa Jänner bis April/Mai. In dieser Zeit kommt es aber immer noch zu 200 mm Regen pro Monat. Der meiste Niederschlag fällt in den Monaten Oktober bis Dezember. (Huber et al., 2006)

In der 14 Hektar großen Wiederbewaldungsfläche selbst, welche vom Verein „Regenwald der Österreicher“ finanziert wurde, wurden im Jahr 2012 die ersten Bäume ausgesetzt. Die Bepflanzung auf der Finca Amable erfolgte geplant, in einem System aus Reihen und Spalten. Das bedeutet, dass jeder gepflanzte Baum eine fix zugeordnete Position besitzt und daher mehr oder weniger leicht wieder zu finden ist. So konnte und kann leicht kontrolliert werden, welcher Baum beziehungsweise welche Spezies auf dem ehemaligen Weideland nicht überlebt hat, falls ein Baum fehlte. Die so entstandenen Lücken wurden dann zu einem späteren Zeitpunkt durch einen jüngeren Baum ersetzt. Im April 2015, zur Zeit der Datenerhebung, war die Bepflanzung mit etwa 72 natürlichen Spezies zum größten Teil abgeschlossen. Die Höhe der Bäume reichte je nach Alter und Art von knapp einem Meter bis über 16 Meter.

Zusätzlich zur beschriebenen Bepflanzung, erfolgte auf der Finca ein wissenschaftlicher Versuchsaufbau mit unterschiedlich zusammengesetzten Plots. In diesen Plots wurden circa 2 000 der insgesamt 11 000 Bäume gepflanzt. Jeder Plot besteht laut Kleinschmidt (2013) aus neun unterschiedlichen Arten sowie sechs mal sechs Bäumen, mit einem Abstand von 3,5 Meter. Zwischen den Plots wurde eine Bufferreihe eingezogen. Die Zusammensetzung der Spezies in den Plots orientierte sich an zuvor festgelegten, funktionellen Gruppen. Insgesamt wurde zwischen drei funktionellen Gruppen unterschieden:

- 1) Arten mit hoher Holzdichte ($> 0.5 \text{ g/cm}^3$)
- 2) Arten mit geringer Holzdichte ($< 0.5 \text{ g/cm}^3$)
- 3) Leguminosen

Anhand dieser Gruppen wurden die Baumarten nun in allen möglichen sieben Kombinationen in den verschiedenen Plots gepflanzt. Demnach sind in allen Plots zwar neun unterschiedliche Arten, in manchen aber nur eine, zwei oder alle drei funktionellen Gruppen zu finden.



Abbildung 10 – Zu sehen sind die vor 2015 gepflanzten Plots 1-38, eingeteilt in Sektoren (blaue Linien) auf der Finca Amable (rot umrandet). (Grafik: Svenja Kleinschmidt)

2.2 Datenerhebung

Insgesamt wurden 187 Blätter 53 verschiedener Arten aus 20 Familien gesammelt. Eine genaue Auflistung findet sich am Beginn des Ergebnis-Kapitels.

2.2.1 Sammeln der Blätter

Die Blätter wurden zwischen 20. März 2015 und 10. April 2015 auf der Wiederbewaldungsfläche Finca Amable gesammelt. Mehr als die Hälfte der Blätter stammt aus den Plots 01 – 19. Da mit der Bepflanzung im Jahre 2012 nahe der Straße begonnen wurde, waren dies zumeist auch die ältesten Bäume auf der Anlage (Abb. 10). Die zweite Hälfte stammt zum überwiegenden Teil aus den Plots 12 - 38 und nur 5 Blattproben aus den damals relativ jungen Plot 42.

Wie von Cornelissen et al. (2003; 2013) empfohlen, wurden junge, aber vollentwickelte, sonnenexponierte Blätter ausgewählt. Die Proben wurden dabei, je nach Größe des Baumes, mit der Hand oder mit einer bis zu mehrere Meter verlängerbaren Astschere mit Teleskopstange von der Krone entnommen. Die so gewonnenen Sonnenblätter wiesen kaum bis keine Beschädigungen durch Herbivoren oder Ähnliches auf und waren nicht von Epiphyten, Pilzen oder Sonstigen bewachsen. In der Regel wurde ein kleinerer Ast mit mehreren Blättern abgeschnitten. Anders als bei Cornelissen et al. (2003; 2013) wurde jedoch das Blatt mit dazugehörenden Petiolus am Boden vom Ast abgetrennt. Auch wurden keine 10 Blätter pro Spezies (Cornelissen et al., 2013), sondern je 3 - 5 Samples pro Art von verschiedenen Bäumen gesammelt. Dabei wurde stets versucht, die Mittagshitze zu meiden. Das bedeutet, dass die Blattproben größtenteils zwischen 7:00 - 10:00 beziehungsweise zwischen 14:00 - 16:00 gesammelt wurden. Dies entspricht in etwa den Empfehlungen bei Cornelissen et al. (2013), wonach die Blätter zumindest 2 -3 Stunden nach Sonnenaufgang beziehungsweise 3 – 4 Stunden vor Sonnenuntergang entnommen werden sollten. Für den Transport wurden die Blätter in verschließbare Plastikbeutel gegeben. Auf ein befeuchtetes Papiertuch im Beutel wurde verzichtet.

2.2.2 Chlorophyllgehalt

Im Feld, direkt nach der Probenentnahme wurde der Chlorophyllgehalt (eigentlich der „Grün-Wert“ des Blattes) mithilfe des Geräts SPAD 502 Plus Chlorophyll Meter (Konika Minolta, Osaka, Japan) erhoben. Dabei wurde an sechs unterschiedlichen Messpunkten in der Nähe des Blattrandes an beiden Seiten der Mittelrippe gemessen. Zweimal in der Nähe des Spreitengrundes, je einmal in der Blattmitte und zweimal in der Nähe der Blattspitze. Fiederblätter wurden gemessen, also ob sie Blätter mit einer einzig großen Lamina waren. Messungen an Blattadern wurden vermieden. Ebenso wurden Messflächen am Gerät und am Blatt sauber gehalten. Abschließend wurde mithilfe der „average-Taste“ des Geräts der Mittelwert errechnet. Auf eine Umrechnung in Chlorophyll-Konzentration pro Blattfläche ($\mu\text{mol}/\text{m}^2$), wie bei Anten und Hirose (1999), wurde verzichtet.

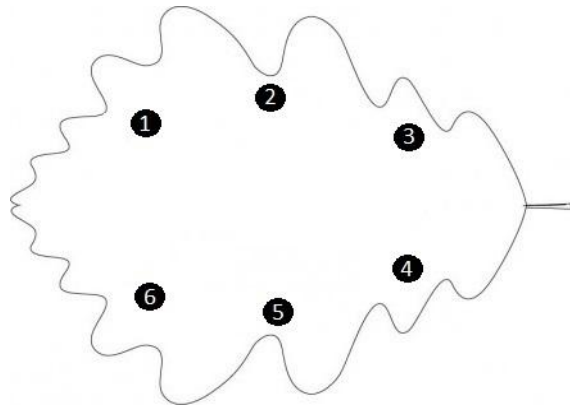


Abbildung 3 – Messflächen für den Chlorophyllgehalt an einem Beispielblatt



Abbildung 11 – Messung im Feld mit dem Gerät SPAD.

2.2.3 Chlorophyll-Fluoreszenz

Im klimatisierten Labor, welches etwa 20 Minuten mit dem Fahrrad von der Sammelstelle Finca Amable entfernt war, wurde bei einigen Blättern die Chlorophyll-Fluoreszenz mithilfe des Geräts Mini-PAM Photosynthesis Yield Analyzer (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) untersucht. Die automatische Lichtkurve (Abb. 12) maß die Elektronentransportrate (ETR) bei neun unterschiedlichen Lichtstärken (PAR). Vor der Messung wurden die Blätter circa 30 Minuten an schwaches Licht angepasst (unter den Arbeitstisch im Labor gelegt). Der Zusammenhang zwischen PAR und ETR wurden mittels Kurvenanpassung (R Funktion nls) an die Funktion: $ETR = a * (1 - e^{-b*PAR})$ dargestellt (Rascher et al. 2000). Aus den ermittelten Parametern a und b wurde die ETR bei $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ETR1500), die Lichtmenge bei der die ETR 90% von ETR1500 beträgt (PAR_{sat}) und die anfängliche Steigung der Kurve (init.slope), ermittelt. Um darzustellen, wie gut die Kurvenanpassung den gemessenen Daten entspricht, wurde ein Pseudo- R^2 aus der Summe der Abweichungsquadrate berechnet.

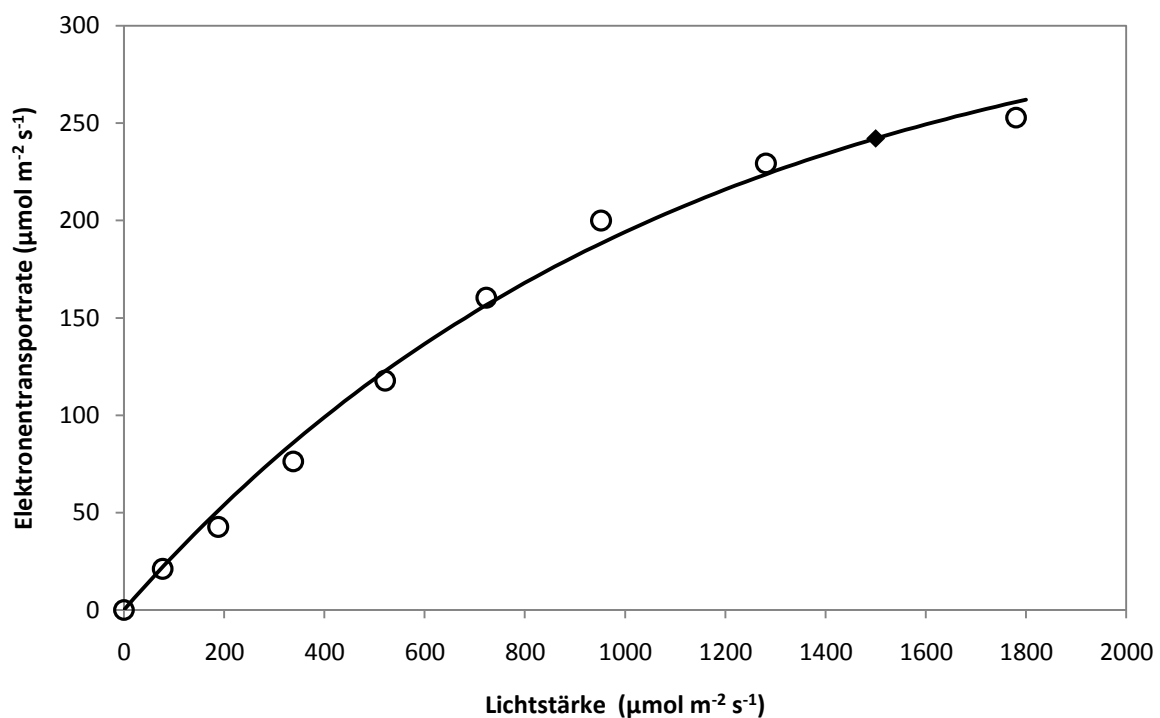


Abbildung 12 - Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz bei *Ochroma pyramidale*. Zu sehen sind neun Messungen mit unterschiedlichen Lichtstärken (weiße Kreise), die angepasste Lichtkurve (schwarze Linie) sowie die Elektronentransportrate bei einer Lichtstärke von $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (schwarzes Karo).

2.2.4 Frischgewicht

Ebenfalls im Labor wurde bei allen im Plastikbeutel transportierten Blättern das Frischgewicht in Milligramm genau ermittelt.

2.2.5 Sättigungsgewicht

Die Proben wurden über Nacht mitsamt Petiolus in eine mit Wasser gefüllte Styroporbox gegeben. Dabei wurden die Blätter gesättigt, indem ihr Blattstiel durch das Loch einer Styroporplatte ragte. Diese schwamm auf dem darunter befindlichen Wasser. Nach mindestens zwölf Stunden wurde schließlich das Sättigungsgewicht auf Milligramm genau erhoben. Im Unterschied zum Frischgewicht wurden diese Messungen einmal mit und einmal ohne Petiolus beziehungsweise, wenn vorhanden, ohne Rhachis durchgeführt. Petiolus und Rhachis wurden dabei mit einer Schere entfernt.

2.2.6 Blattfläche

Im Anschluss an die Messungen zum Sättigungsgewicht wurden die Blätter ohne Petiolus und ohne Rhachis mit einem Flachbettscanner eingescannt (1700x2340 Pixel, 200dpi). War ein Blatt zu groß für die Scanfläche oder war sehr gebogen, wurde es mit einer Schere in mehrere Teile zerschnitten. Verfügte die Probe über zu viele Fiederblätter, wurden, wie bei zu großen Blättern, mehrere Scans angefertigt. Die Blattfläche selbst wurde schließlich mithilfe des Programms ImageJ ermittelt und zur Berechnung der SLA verwendet.

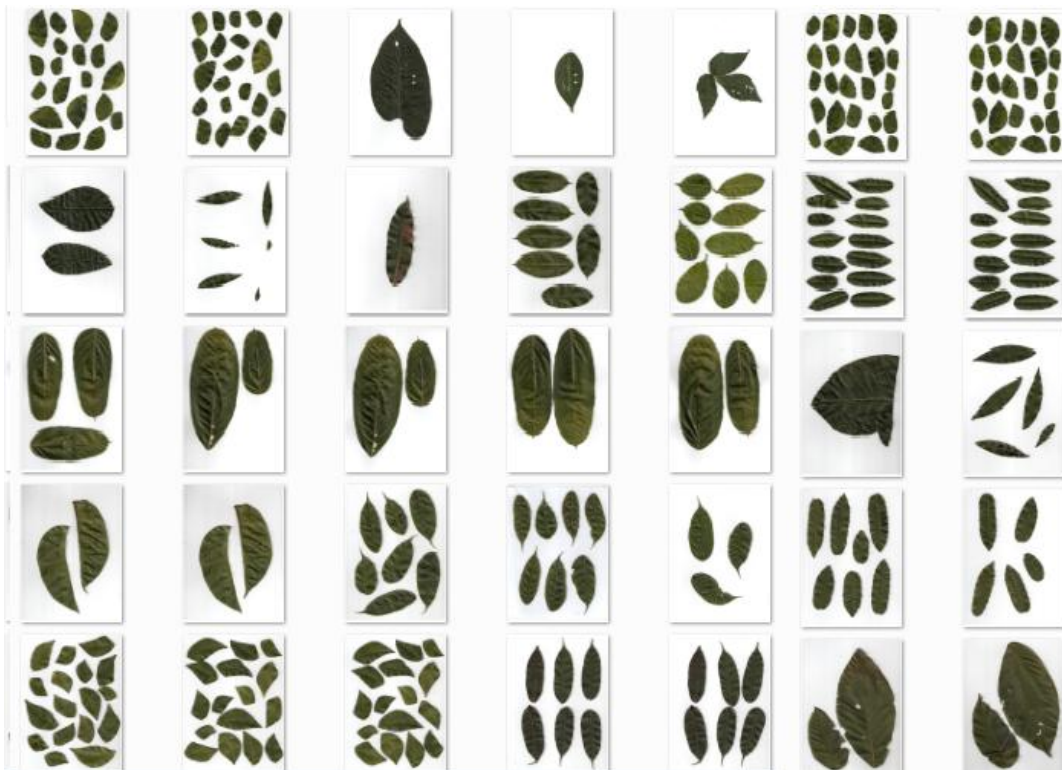


Abbildung 13 – Zufällige Auswahl eingescannter Blattflächen.

2.2.7 Blattdicke

An zwei Messpunkten wurde mithilfe eines Mikrometers die Blattdicke (L_{th-CR}) in Millimeter auf zwei Nachkommastellen genau erhoben. Blattadern wurden dabei möglichst vermieden. Die beiden Messpunkte befanden sich exakt in der Mitte zwischen Mittelrippe und Blattrand sowie Spreitengrund und Spreitenspitz. War ein Blatt stark gezähnt, gesägt, gekerbt oder ähnliches, so wurde jeweils der äußerste Teil der Blattspreite für die Lokalisierung der Messpunkte herangezogen (Abb. 14). Aus den beiden Messungen wurde schließlich der Mittelwert, ebenfalls in Millimeter, in Excel errechnet.

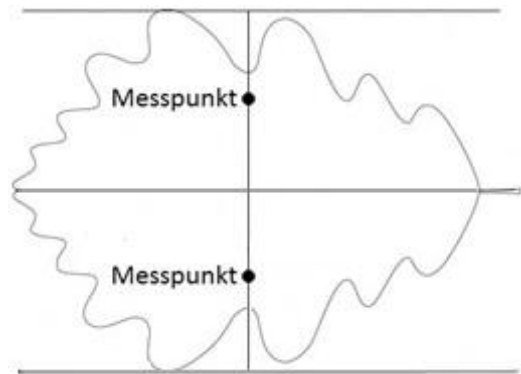


Abbildung 14 – Beispiel für die Auswahl der Messpunkte für die Blattdicke

2.2.8 Reißfestigkeit

Die Reißfestigkeit (F_t) wurde mit einer Elektronischen Federwaage des Typs Sauter FK25 (Sauter GmbH, Balingen, Deutschland) ermittelt. Dabei wurden 5 x 1 Zentimeter große Blattstreifen entlang der Mittelrippe, jedoch ohne diese, ausgeschnitten und in eine selbstgebaute Konstruktion eingespannt. An einer Seite befand sich dabei die Elektronische Federwaage, an der anderen eine Schraube mit der das Blatt langsam auseinandergezogen wurde. Riss das Blatt, wurde durch die Elektronische Federwaage der Höchstwert der Kraft in Newton angezeigt.

2.2.9 Stomata-Abdrücke

Zur Bestimmung der Stomata-Dichte (S_D) und der Größe der Stomata wurden Abdrücke der Blattunterseiten auf Plexiglas-Objektträger erstellt. Dabei wurden kleine Tropfen Butanol auf das Plexiglas gegeben, welche das Plexiglas etwas auflösten. Pro Blatt wurden dann zwei Abdrücke aus dem mittleren Drittel der Blattspreite angefertigt, indem das Blatt einige Sekunden mit den Fingern auf den Objektträger gedrückt wurde.

2.2.10 Trockengewicht

Nachdem die Blätter mindestens 48 Stunden in der Trockenkammer der Tropenstation La Gamba bei 80° C getrocknet wurden, wurde das Trockengewicht (L_{dry}) ohne Petiolus und, falls vorhanden, ohne Rhachis in Milligramm genau ermittelt. Zusammen mit der Blattfläche konnte so die SLA berechnet werden, welche laut Wright et al. (2004) auf die Dicke der Blattspreite und/oder auf die Dichte des Gewebes hinweist.

2.2.11 Blattquerschnitte

In Wien wurden mit einem Rotationsmikrotom Blattquerschnitte angefertigt. Dazu wurden in Costa Rica angefertigte Blattscheiben mit einem Durchmesser von fünf Millimeter verwendet. Diese Scheiben wurden aus der Blattspreite der Blattproben im Bereich der Stomata-Abdrücke (aber nicht genau an den gleichen Stellen) ausgestochen. Dafür wurde die Spitze eines Zuwachsbohrers verwendet. Für den Transport nach Wien wurden die Proben in kleine Reaktionsgefäße mit Schraubverschluss gegeben, welche mit einer Mischung aus Formalin, Essigsäure und Alkohol (FAA-Lösung) im Verhältnis $\frac{1}{2}:\frac{1}{2}:9$ (Formalin:Essigsäure:Alkohol 50%) gefüllt waren. Zum Anfertigen der Schnitte wurden die Blattscheiben in Wien mit 99% Ethanol entwässert, halbiert und in Polyethylenglycol (PEG) 1500 eingelegt. Am Mikrotom wurde dann in einer Dicke zwischen fünf und 20 Mikrometern geschnitten und die fertigen Querschnitte in Euparal eingebettet. Anschließend wurde am Computer mithilfe des Programms LAS V4.8 von Leica sowie der am Mikroskop DM5500 B (Leica Microsystems Ltd., Wetzlar, Deutschland) montierten Kamera DMC2900 (Leica Microsystems Ltd., Heerbrugg, Schweiz) Bilder der Querschnitte angefertigt (Abb. 15). Diese wurden abschließend an insgesamt zehn Stellen pro Blatt nach den Dicken der Epidermen, des Palisadenparenchyms, des Schwammparenchyms sowie der Dicke insgesamt vermessen und der Mittelwert pro anatomischer Schicht und Blatt in Excel erhoben.

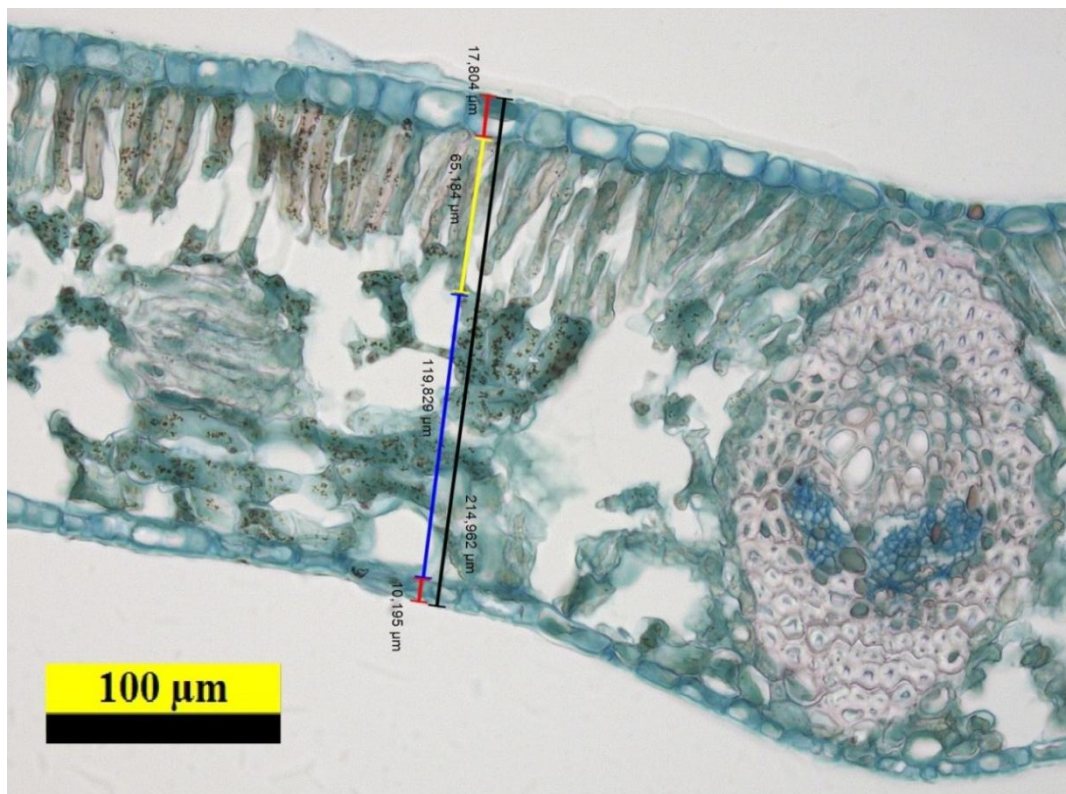


Abbildung 15 – Querschnitt von *Peltogyne purpurea*. Gemessen wurden Epidermen (rote Linien), das Palisadenparenchym (gelbe Linie), das Schwammparenchym (blaue Linie) und die Dicke gesamt (schwarze Linie).

2.2.12 Dichte sowie Länge und Breite der Stomata

Da die Stomata-Abdrücke aus Costa Rica vor allem für die Vermessungen der Stomata-Länge (S_L) und der Stomata-Breite (S_W) teilweise zu schlechte Bilder ergaben (Abb. 16), wurde zur Bestimmung der Stomata-Dichte (S_D) sowie der S_L und der S_W eine andere Methode gewählt.

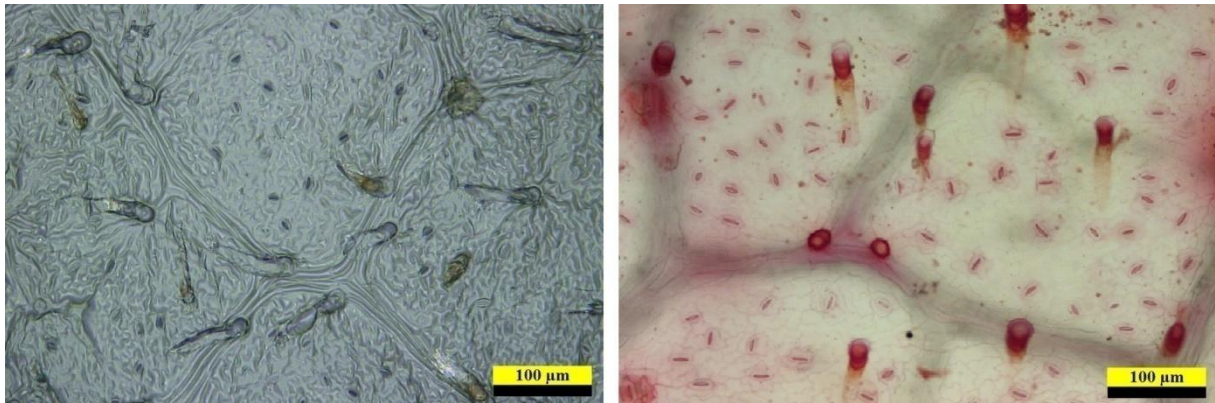


Abbildung 16 – Vergleich eines Stomata-Abdrucks aus Costa Rica (links) sowie der abgezogenen und mit Safranin eingefärbten Epidermis (rechts) von *Dussia macropophyllata*.

Bei der letztendlich angewandten Methode (Abb. 16, rechts) wurden kleine Teile getrockneter Blattproben aus den Pergaminbeuteln einige Stunden in destilliertem Wasser und anschließend in Natriumhypochlorit eingelegt. Danach wurden die nun mazerierten und gebleichten Blatteile mit einer Safranin-Lösung eingefärbt, mit 99% Ethanol entwässert und dauerhaft mit der Blattunterseite nach oben in Euparal eingebettet. Bei gewissen Arten und zu dicken Blättern war, anstatt ein Blatteil im Ganzen einzulegen, die Epidermis mit einer feinen Pinzette abzuziehen. Dabei wurde dann diese, anstatt des ganzen Blatteils, eingebettet um ein späteres Erkennen der Spaltöffnungen zu gewährleisten. Abschließend wurden Bilder mit der am Mikroskop des Typs DM5500 B (Leica Microsystems Ltd., Wetzlar, Deutschland) montierten Kamera DMC2900 (Leica Microsystems Ltd., Heerbrugg, Schweiz) und des Programms LAS V4.8 von Leica am Computer angefertigt. Die so entstandenen Bilder hatten alle eine Abmessung von 2048 x 1536 Pixel.

Manchmal konnten, anderes als oben beschrieben, bessere Bilder erzielt werden, indem die Bilder bereits mit den, in destilliertem Wasser eingelegten, Blatteilen oder Epidermen angefertigt wurden, anstatt jene in Euparal eingebetteten Präparate zu benutzen.

Die S_D wurde gemessen, indem die Anzahl dieser auf einer bekannten Fläche mit einer Mindestanzahl von 30 Spaltöffnungen am zuvor entstandenen Computer-Bild ausgezählt wurde (Abb. 17). Zur Auszählung wurde das bereits beschriebene Programm LAS V4.8 von Leica verwendet. Dabei wurden auch halbe Stomata oder Teile von Spaltöffnungen gewertet, falls sie am oberen oder linken Rand ins Bild ragten. Berührten sie den rechten oder unteren Rand des Bildes, wurden die Stomata nicht mitgezählt. Blattadern wurden, soweit möglich, vermieden. Am Ende wurde dann die Anzahl der Stomata durch die ausgezählte Fläche dividiert und auf Stomata pro mm^2 hochgerechnet (Abb. 17).

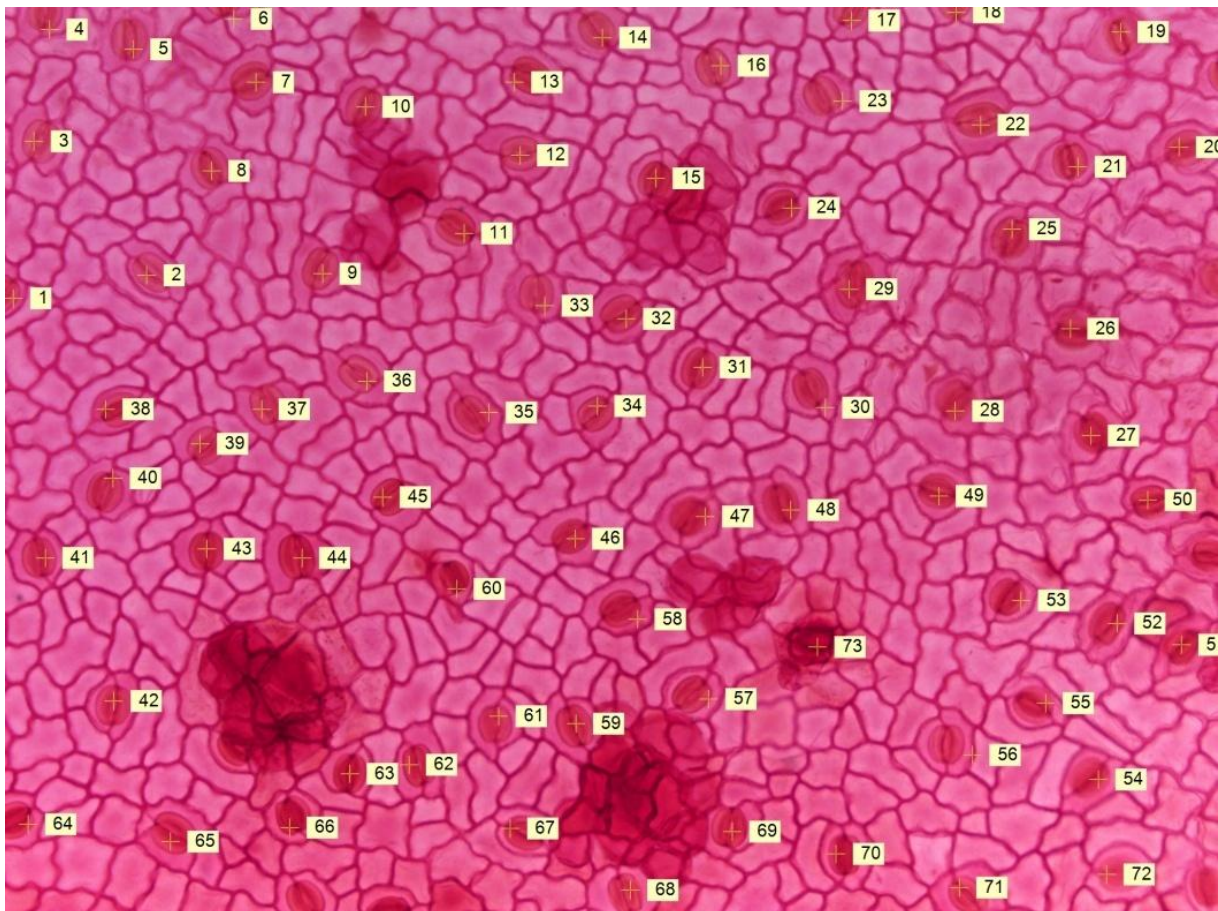


Abbildung 17 – Abgezogene, mit Safranin eingefärbte und in Euparal eingelegte Epidermis von *Macrolobium hartshornii*. Die 72 ausgezählten Stomata auf einer Fläche von $0,27 \text{ mm}^2$ ergeben eine S_D von 274 Stomata pro mm^2 .

Die S_L und die S_W wurden bestimmt, indem zehn repräsentative Stomata vermessen wurden. Dies geschah mittels des Programms LAS V4.8 anhand normal zueinander stehender Linien (Abb. 18). Verwendet wurde dazu das Live-Bild der in Euparal eingelegten oder noch in destilliertem Wasser befindlichen Blattepidermen. Wenn möglich, auch im Ganzen eingelegte Blatteile. Zusätzlich wurde das gemessene Bild für etwaige spätere Untersuchungen mit dem Programm LAS V4.8 abfotografiert. In Excel wurden schließlich die Mittelwerte der je zehn Messungen für die S_L und die S_W berechnet.

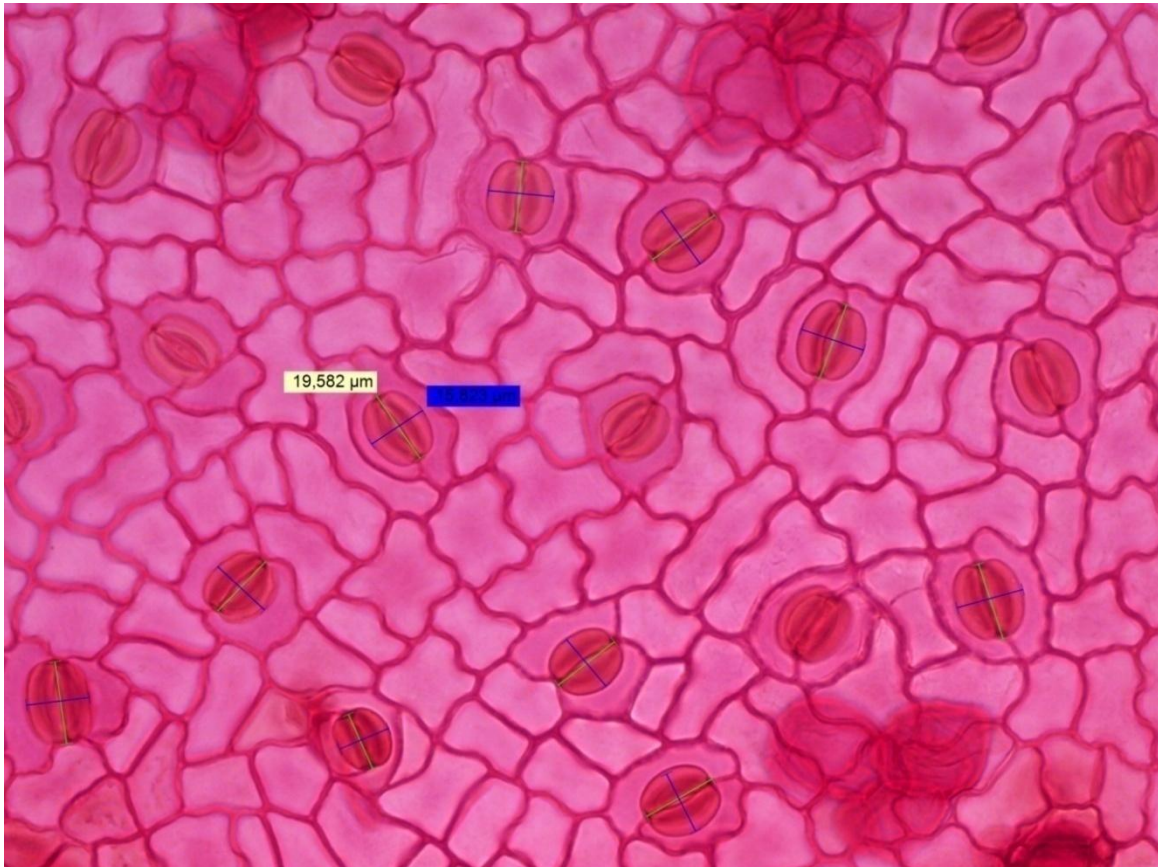


Abbildung 18 – Abgezogene und mit Safranin eingefärbte Epidermis von *Macrolobium hartshornii* mit zehn vermessenen Stomata (S_L gelb, S_W blau) auf einer Fläche von 0,07 mm².

2.2.13 Kohlenstoff und Stickstoff

Kohlenstoff (C) und Stickstoff (N) wurden mit getrockneten Blattproben gemessen. Dazu wurden diese 30 Minuten lang mit drei kleinen Metallkugeln mit der Kugelmühle „Mixer Mill“ MM2 (Retsch GmbH, Haan, Deutschland) zu feinem Pulver gemahlen. Anschließend wurde dieses auf drei Nachkommastellen genau zwischen ein und zwei Milligramm abgewogen und in kleine Aluminiumzylinder verpackt. Diese wurden zu Kugeln gefaltet und mittels Massenspektrometrie (DeltaPLUS, Finnigan MAT, Bremen, Deutschland) die prozentualen Konzentrationen von C und N sowie deren Isotopenverhältnisse am *Department of Microbiology and Ecosystem Science* an der Universität Wien ermittelt.

2.3 Datenauswertung

Alle Daten wurden in einer Excel-Tabelle gesammelt. Die Mittelwerte und weitere Analysen wurden, falls nicht anders angegeben, ebenfalls in Excel berechnet.

Die Werte für Chlorophyll (eigentlich „Grün-Wert“), Gewicht (frisch, gesättigt, trocken), Blattfläche, Blattdicke und Reißfestigkeit wurden direkt in Costa Rica im stationseigenen Labor der Tropenstation La Gamba ermittelt und direkt in die Excel-Tabelle eingetragen. Für die Chlorophyll-Fluoreszenz wurden die im „Mini-PAM“ gespeicherten Werte anhand der notierten Uhrzeiten den verschiedenen Individuen zugeordnet. Anhand des Trockengewichts (L_{dry}) und der Blattfläche (LA) wurde die SLA (LA / L_{dry}) berechnet. Mithilfe des Sättigungsgewicht der Blätter (L_{sat}) und deren Trockengewicht (L_{dry}), jeweils ohne Stiel/Rhachis, wurde der LDMC ($L_{\text{dry}} / L_{\text{sat}}$) ermittelt.

Zu diesen Werten kamen die Ergebnisse der später in Wien durchgeführten Labormessungen hinzu. Also die Werte für die anatomischen Untersuchungen, jene der Spaltöffnungen sowie die Kohlenstoff- und Stickstoff-Messungen.. Die Labormessungen der Kohlenstoff- und Stickstoff-Messungen sowie der Stomata-Werte wurde nur von Bäumen von mindestens einem Meter Höhe durchgeführt. Für die Stomata-Länge (S_L) und die Stomata-Breite (S_W) wurde der Mittelwert von jeweils zehn Messungen pro Individuum verwendet. Die Stomata-Dichte (S_D) ergab sich aus deren Anzahl dividiert durch die gemessene Fläche. Der erhaltene Wert wurde auf Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter hochgerechnet. Bei den anatomischen Untersuchungen wurde ebenfalls an zehn unterschiedlichen Stellen des jeweiligen Blattes gemessen und der Mittelwert pro Schicht berechnet.

Abschließend wurden alle Werte aus Costa Rica und den Labormessungen in Wien in einer Pivot-Tabelle zusammengeführt und der Mittelwert pro Spezies berechnet. Aus diesen Werten wurde eine Kreuztabelle in R erstellt. In dieser sind die Zusammenhänge der vorgenommenen Messungen anhand der p-Werte und der Korrelationskoeffizienten ersichtlich. Die interessantesten Zusammenhänge wurden grafisch dargestellt.

Außerdem wurden alle erhobenen Mittelwerte mit Mittelwerten von Wachstumsraten der gepflanzten Arten auf der Finca Amable (Kleinschmidt, unpubliziert) verglichen und die interessantesten Korrelationen ebenfalls grafisch dargestellt.

Tabelle 1 - Abkürzungsverzeichnis

Symbol	Bedeutung	Einheit
ETR1500	Elektronentransportrate (bei PAR von 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
F_t	Reißfestigkeit (Kraft um Blatt(fragment) zu zerreißen, dividiert durch Breite)	N
L_A	Blattfläche	mm^2
LDMC	<i>leaf dry-matter content</i> ($L_{\text{dry}} / L_{\text{sat}}$)	mg g^{-1}
C_{leaf}	C-Konzentration des Blattes	%
L_{dry}	Trockengewicht des Blattes (ohne Stiel/Rhachis)	g
L_{sat}	Wassergesättigte Frischmasse des Blattes (ohne Stiel/Rhachis)	g
N_{leaf}	N-Konzentration des Blattes	%
$L_{\text{th-CR}}$	Blattdicke gemessen in Costa Rica (mit Mikrometer)	mm
$L_{\text{th-LAB}}$	Blattdicke gemessen im Labor (am Mikroskop)	mm
PAR	Lichtstärke	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
RGR	Relative Wachstumsrate (Größenzuwachs in einem bestimmten Zeitintervall)	cm pro Tag
S_D	Stomata-Dichte (Anzahl der Stomata pro Fläche)	n pro mm^2
S_A	Stomata-Fläche ($\pi \times S_L / 2 \times S_W / 2$)	μm^2
S_L	Stomata-Länge	μm
SLA	<i>specific leaf area</i> (LA / L_{dry})	$\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$
S_W	Stomata-Breite	μm

3. Ergebnisse

3.1 Mittelwerte der vorgenommenen Messungen

3.1.1 Gewicht, Blattfläche, SLA und LDMC

L_{sat} der gesammelten Blätter reicht von 0,73 g (*Buchenavia costaricensis*, $n = 3$) bis 52,27 g (*Cecropia peltata*, $n = 3$) und L_{dry} von 0,27 g (*Buchenavia costaricensis*, $n = 3$) bis 16,54 g (*Tachigali versicolor*, $n = 4$). Der Mittelwert für L_{sat} beträgt $8,23 \pm 10,65$ g ($n = 174$) und der Mittelwert für L_{dry} $3,0 \pm 3,80$ g ($n = 182$).

Die geringste Blattfläche wurde bei *Buchenavia costaricensis* (3509 mm², $n = 3$) gemessen, die größte LA bei *Tachigali versicolor* (196169 mm², $n = 4$). Der Mittelwert der LA beträgt 36933 ± 46591 mm² ($n = 169$).

Die daraus resultierende SLA reicht von 7,49 mm² mg⁻¹ (*Calophyllum longifolium*, $n = 4$) bis 19,73 mm² mg⁻¹ (*Cojoba arborea*, $n = 3$) und der errechnete LDMC von 217 mg g⁻¹ (*Senna reticulata*, $n = 1$) bis 502 mg g⁻¹ (*Tetragastris panamensis*, $n = 2$). Der Mittelwert der SLA beträgt $13,71 \pm 4,43$ mm² mg⁻¹ ($n = 169$) und der Mittelwert des LDMC $368,86 \text{ mg g}^{-1} \pm 70,67 \text{ mg g}^{-1}$ ($n = 172$).

Die Tabelle aller Mittelwerte von L_{sat} , L_{dry} , LA, SLA und LDMC befindet sich auf den folgenden zwei Seiten.

Tabelle 2 - Mittelwerte für Gewicht gesättigt (L_{sat}), Gewicht trocken (L_{dr}), Fläche (LA), SLA und LDMC

Spezies	Familie	n		n		n		SLA (mm ² mg ⁻¹)	n	LDMC (mg g ⁻¹)
		L_{sat}	L_{sat} (g)	L_{dry}	L_{dry} (mg)	LA/ SLA	LA (mm ²)			
<i>Abarema adenophora</i>	Fabaceae	2	17,38	2	7,67				2	440
<i>Anacardium excelsum</i>	Fabaceae	4	8,59	5	3,30	5	30676	9,35	4	384
<i>Andira inermis</i>	Fabaceae	5	3,82	5	1,37	5	23327	17,24	5	358
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	4	5,78	4	1,74	4	26886	15,48	4	313
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	Apocynaceae	2	3,29	2	1,16	2	13833	12,26	2	348
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	6	2,77	5	0,81	5	8792	11,14	5	361
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	3	2,04	4	0,96	4	16770	17,96	3	396
<i>Bombacopsis sessilis</i>	Malvaceae	2	5,85	2	2,03	2	29668	14,63	2	346
<i>Brosimum utile</i>	Moraceae	2	6,58	2	2,35	2	30248	14,42	2	347
<i>Buchenavia costaricensis</i>	Combretaceae	3	0,73	3	0,27	3	3509	13,07	3	369
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	8,45	3	3,09	3	49432	15,91	3	374
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	3	2,28	3	0,83	3	6218	10,98	3	335
<i>Calophyllum longifolium</i>	Calophyllaceae	4	4,64	5	1,65	4	13762	7,49	4	328
<i>Caryocar costaricense</i>	Caryocaraceae	1	4,20	1	1,58	1	24055	15,22	1	376
<i>Castilla tunu</i>	Malvaceae	1	4,12	1	1,44	1	18280	12,66	1	351
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae	3	52,27	3	15,33	3	188319	12,40	3	291
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	4	15,14	4	6,33	4	82032	15,52	4	402
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	5	3,91	5	1,40	5	21795	15,83	5	378
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	3	1,25	3	0,52	3	10169	19,74	3	408
<i>Cojoba sophorocarpa</i>	Fabaceae	1	6,40	1	3,13	1	39757	12,69	1	490
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	6	4,06	6	1,20	6	18459	15,33	6	304
<i>Diphysa americana</i>	Fabaceae	2	1,20	2	0,41	2	5663	17,90	2	297
<i>Dussia macrophyllata</i>	Fabaceae	4	7,28	4	2,30	3	51435	19,29	4	304
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	3	8,52	3	2,72	3	24384	9,58	3	320

Spezies	Familie	n	L _{sat}	n	L _{dry}	n	LA	SLA	n	LDMC
<i>Hieronyma</i>										
<i>alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	6	15,28	6	4,34	6	43374	10,06	6	284
<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	6	10,24	6	4,38	5	45068	16,66	6	425
<i>Licania</i>										
<i>operculipetala</i>	Chrysobalanaceae	2	1,67	2	0,70	2	7113	10,45	2	436
<i>Lonchocarpus</i>										
<i>macrophyllus</i>	Fabaceae	5	6,90	6	2,39	4	33700	15,38	5	319
<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	3	2,71	3	0,90	3	14176	16,12	3	335
<i>Macrolobium</i>										
<i>hartshornii</i>	Fabaceae	6	1,37	6	0,56	5	9813	17,86	6	403
<i>Minquartia</i>										
<i>guianensis</i>	Olacaceae	5	1,49	5	0,55	5	7164	14,18	5	368
<i>Ochroma</i>										
<i>pyramidale</i>	Malvaceae	3	15,70	4	6,93	2	109411	11,06	3	373
<i>Ormosia</i>										
<i>macrocalyx</i>	Fabaceae	5	21,76	6	7,15	6	93205	13,07	5	359
<i>Pachira</i>										
<i>aquatica</i>	Malvaceae	1	37,70	1	10,56	1	130468	12,36	1	280
<i>Peltogyne</i>										
<i>purpurea</i>	Fabaceae	2	1,83	3	0,76	3	9691	12,63	2	427
<i>Platymiscium sp.</i>	Fabaceae	4	8,34	6	3,42	5	48250	16,92	4	363
<i>Posoqueria sp.</i>	Rubiaceae	3	7,19	3	2,61	3	25719	8,42	3	350
<i>Protium sp.</i>	Burseraceae	1	18,60	1	8,50	1	108177	12,73	1	457
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	5	1,17	5	0,39	5	4234	11,68	5	341
<i>Senna</i>										
<i>reticulata</i>	Fabaceae	1	14,11	1	3,06				1	217
<i>Simarouba</i>										
<i>amara</i>	Simaroubaceae	1	28,37	1	9,64	1	107389	11,14	1	340
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	1	17,28	1	5,09	1	77329	15,2	1	294
<i>Symphonia</i>										
<i>globulifera</i>	Clusiaceae	3	1,43	3	0,47	3	9449	15,97	3	340
<i>Tabebuia</i>										
<i>chrysantha</i>	Bignoniaceae	4	8,29	4	3,11	4	46354	15,1	4	378
<i>Tabebuia</i>										
<i>impetiginosa</i>	Bignoniaceae	3	16,55	3	3,30	3	40409	14,31	2	448
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	1	7,84	1	2,92	1	40051	13,73	1	372
<i>Tachigali</i>										
<i>versicolor</i>	Fabaceae	4	33,48	4	16,54	4	196169	12,15	4	501
<i>Terminalia</i>										
<i>amazonia</i>	Combretaceae	5	1,57	5	0,67	5	7320	10,79	5	430
<i>Tetragastris</i>										
<i>panamensis</i>	Burseraceae	2	3,13	2	1,57	2	18917	12,07	2	502
<i>Tocoyena</i>										
<i>pittieri</i>	Rubiaceae	1	11,92	1	4,29	1	43914	10,24	1	360
<i>Vatairea</i>										
<i>lundellii</i>	Fabaceae	4	9,39	4	4,03	4	41003	12,19	4	424
<i>Vitex</i>										
<i>cooperi</i>	Lamiaceae	4	5,56	4	1,73	3	24517	12,86	4	320
<i>Zygia</i>										
<i>longifolia</i>	Fabaceae	7	1,62	7	0,72	7	8745	12,62	7	445

3.1.2 Reißfestigkeit, SPAD und Chlorophyll-Fluoreszenz

F_t reicht von 1,16 N (*Caryocar costaricense*) bis 6,43 N (*Tachigali versicolor*). Der Mittelwert beträgt $3,48 \pm 1,76$ N. (n = 170). Der niedrigste SPAD-Wert wurde bei *Pachira aquatica* gemessen, der höchste bei *Macrolobium hartshornii*. Der Mittelwert beträgt $47,10 \pm 9,51$ (n = 181).

Tabelle 3 – Mittelwerte für Reißfestigkeit (F_t), SPAD-Wert und den Mini-PAM Messungen, also u. a. Lichtstärke (PAR) und Elektronentransportrate (ETR).

Spezies	Familie	n F _t	F _t (N)	n SPAD	SPAD	n PAM	a	b	PARsat	ETR 1500	init slope	pseudo r
<i>Abarema adenophora</i>	Fabaceae	2	3,17	2	46,60							
<i>Anacardium excelsum</i>	Fabaceae	5	4,22	5	43,30	2	105	0,0019	1265	97	0,1791	0,9833
<i>Andira inermis</i>	Fabaceae	5	3,54	5	36,66	1	115	0,0018	1264	108	0,1916	0,9685
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	4	2,53	4	48,33	3	134	0,0015	1655	112	0,1640	0,9920
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	Apocynaceae	2	6,03	2	51,95	2	60	0,0030	797	59	0,1539	0,9880
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	5	5,55	6	50,12	4	74	0,0020	1296	68	0,1152	0,9860
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	4	1,42	4	35,28	2	87	0,0023	1017	84	0,1773	0,9964
<i>Bombacopsis sessilis</i>	Malvaceae	2	5,03	2	39,75							
<i>Brosimum utile</i>	Moraceae	2	5,56	2	40,75							
<i>Buchenavia costaricensis</i>	Combretaceae	3	2,43	3	52,83	2	144	0,0012	1955	120	0,1613	0,9923
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	2,39	3	34,17							
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	3	3,95	3	42,13	1	162	0,0016	1428	147	0,2410	0,9858
<i>Calophyllum longifolium</i>	Calophyllaceae	5	5,20	5	46,58	3	125	0,0018	1297	116	0,2032	0,9937
<i>Caryocar costaricense</i>	Caryocaraceae	1	1,16	1	33,30	1	50	0,0020	1170	47	0,0889	0,9857
<i>Castilla tunu</i>	Malvaceae	1	2,81	1	43,60							
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae	3	2,06	3	43,00							
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	4	2,29	4	49,33	4	198	0,0011	2210	152	0,1947	0,9875
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	5	1,81	5	40,98	4	135	0,0021	1154	127	0,2436	0,9979
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae			2	54,75	1	71	0,0017	1347	66	0,1115	0,9972
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	6	1,48	6	43,30	2	111	0,0015	1748	94	0,1429	0,9878
<i>Diphysa americana</i>	Fabaceae	1	3,18	1	41,40							
<i>Dussia macropophyllata</i>	Fabaceae	4	1,97	4	37,60							

<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	3	4,39	3	60,13	2	204	0,0015	1590	180	0,2750	0,9887
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	6	2,84	6	53,55							
<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	3	4,10	6	50,03	1	121	0,0020	1149	115	0,2193	0,9966
<i>Licania operculipetala</i>	Chrysobalanaceae	2	4,42	2	46,60							
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Fabaceae	6	4,23	5	37,97	2	59	0,0022	1106	56	0,1150	0,9791
<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	3	2,64	3	47,63	2	124	0,0015	1611	109	0,1716	0,9962
<i>Macrolobium hartshornii</i>	Fabaceae			6	64,63							
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	5	4,60	5	54,22	3	67	0,0024	1883	48	0,0861	0,9858
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	4	1,99	4	46,88	1	326	0,0009	2543	242	0,2821	0,9937
<i>Ormosia macrocalyx</i>	Fabaceae	6	4,80	6	47,31	2	155	0,0014	2025	124	0,1845	0,9915
<i>Pachira aquatica</i>	Malvaceae	1	5,07	1	25,00							
<i>Peltogyne purpurea</i>	Fabaceae	3	4,58	3	48,07	1	38	0,0027	857	37	0,0888	0,9546
<i>Platymiscium sp.</i>	Fabaceae	6	3,61	5	46,52	2	118	0,0020	1126	113	0,2189	0,9945
<i>Posoqueria sp.</i>	Rubiaceae	3	6,32	3	60,67							
<i>Protium sp.</i>	Burseraceae	1	1,23	1	37,70							
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	5	3,67	5	40,02	4	126	0,0015	1559	112	0,1711	0,9898
<i>Senna reticulata</i>	Fabaceae	3	1,47	3	52,00							
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	1	3,16	1	49,00							
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	1	3,20	1	45,10							
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	3	2,07	3	46,53	2	38	0,0036	663	38	0,1121	0,9960
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	4	2,02	4	43,70	2	103	0,0023	1023	100	0,2081	0,9927
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Bignoniaceae	3	3,29	3	43,17	1	135	0,0014	1653	119	0,1760	0,9946
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	1	2,55	1	44,40							
<i>Tachigali versicolor</i>	Fabaceae	4	6,43	4	42,73							
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	5	3,31	5	54,34	3	103	0,0022	1082	97	0,1940	0,9985
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	2	1,76	2	32,85	1	53	0,0029	803	52	0,1311	0,9711
<i>Tocoyena pittieri</i>	Rubiaceae	1	1,50	1	39,60							
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	4	2,68	4	48,98							
<i>Vitex cooperi</i>	Lamiaceae	4	2,64	4	51,18	3	164	0,0011	2318	122	0,1479	0,9929
<i>Zygia longifolia</i>	Fabaceae	7	5,78	7	61,03	2	107	0,0016	1547	93	0,1461	0,9960

3.1.3 Kohlenstoff- und Stickstoff-Messungen

Die geringste N_{leaf} weist *Tetragastris panamensis* auf, die höchste *Senna reticulata*. *Ficus sp.* besitzt die niedrigste und *Tachigali versicolor* die höchste C_{leaf} – Konzentration. *Andira inermis* weist den niedrigsten $\delta^{13}\text{N}$ -Wert auf, *Ceiba pentandra* den höchsten. Beim $\delta^{15}\text{N}$ -Wert besitzt *Cedrela odorata* den geringsten und *Cojoba arborea* den größten Wert.

Tabelle 4 – Mittelwerte der Kohlenstoff- und Stickstoffmessungen.

Spezies	Familien	n	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N_{leaf} (%)	C_{leaf} (%)
<i>Abarema adenophora</i>	Fabaceae	2	0,268	-29,66	2,554	49,96
<i>Anacardium excelsum</i>	Fabaceae	3	3,321	-29,06	1,819	47,08
<i>Andira inermis</i>	Fabaceae	3	0,023	-27,01	3,385	49,57
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	3	1,988	-29,45	2,518	46,27
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	3	1,708	-27,83	1,847	47,67
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	3	4,262	-29,20	2,381	49,55
<i>Bombacopsis sessilis</i>	Malvaceae	2	2,755	-28,85	2,313	45,34
<i>Buchenavia costaricensis</i>	Combretaceae	3	2,196	-30,31	2,082	43,85
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	3,510	-30,70	2,183	47,77
<i>Calophyllum longifolium</i>	Calophyllaceae	4	2,153	-30,09	1,508	48,53
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae	3	2,332	-29,13	3,713	44,06
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	3	3,432	-31,13	3,137	47,00
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	4	4,751	-29,10	2,919	44,98
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	3	2,302	-26,96	2,872	49,20
<i>Croton schiedeianus</i>	Euphorbiaceae	3	3,933	-30,86	2,031	45,67
<i>Dussia macrophyllata</i>	Fabaceae	3	3,012	-27,97	3,670	46,85
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	3	2,753	-28,42	2,576	38,02
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	4	2,359	-27,66	2,582	45,48
<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	2	1,028	-30,00	3,314	48,51
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Fabaceae	3	3,837	-28,61	3,152	47,16
<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	3	3,825	-30,17	2,824	46,77
<i>Macrolobium hartshornii</i>	Fabaceae	4	3,223	-30,72	3,019	49,72
<i>Miquartia guianensis</i>	Olcaceae	2	0,266	-29,84	2,443	50,62
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	3	2,685	-29,91	2,744	46,74
<i>Ormosia macrocalyx</i>	Fabaceae	3	0,847	-29,64	3,030	49,06
<i>Peltogyne purpurea</i>	Fabaceae	3	1,615	-29,44	1,881	48,69
<i>Platymiscium sp.</i>	Fabaceae	3	2,039	-29,53	2,754	48,49
<i>Posoqueria sp.</i>	Rubiaceae	3	1,131	-29,19	2,216	47,84
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	4	2,639	-28,74	2,328	41,72
<i>Senna reticulata</i>	Fabaceae	3	4,598	-29,64	4,134	47,03
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	3	2,724	-29,96	3,675	45,81
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Bignoniaceae	3	4,704	-29,04	3,174	46,41
<i>Tachigali versicolor</i>	Fabaceae	3	2,348	-29,90	2,515	51,47
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	3	1,922	-28,75	1,867	46,19
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	2	1,455	-29,52	1,426	42,44
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	3	3,151	-28,87	2,553	48,19
<i>Vitex cooperi</i>	Lamiaceae	3	3,281	-30,72	2,687	45,74
<i>Zygia longifolia</i>	Fabaceae	4	1,515	-30,38	2,840	50,34

3.1.4 Stomata-Analysen

Die geringste S_D weist *Ormosia macrocalyx* (119 Stomata/mm², n = 3) auf, die höchste *Astronium graveolens* (1255 Stomata/mm², n = 3). Bei der S_A wurde bei *Astronium graveolens* (134,58 μm^2 , n = 3) der niedrigste und bei *Ormosia macrocalyx* (830,50 μm^2 , n = 3) der höchste Wert berechnet.

Tabelle 5 – Mittelwerte der Stomata-Analysen, also Dichte (S_D), Länge (S_L), Breite (S_W) und Fläche (S_A).

Spezies	Familie	n	S_D	S_L (μm)	S_W (μm)	S_A (μm^2)
<i>Abarema adenophora</i>	Fabaceae	1	248	24,27	13,46	256,54
<i>Anacardium excelsum</i>	Fabaceae	3	626	21,88	14,53	256,62
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	Apocynaceae	1	263	23,03	16,10	291,15
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	1	390	17,01	14,90	199,02
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	3	1256	14,25	11,95	134,59
<i>Bombacopsis sessilis</i>	Malvaceae	2	204	27,48	17,14	373,25
<i>Buchenavia costaricensis</i>	Combretaceae	3	331	23,81	16,35	308,48
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	772	19,24	15,14	230,79
<i>Calophyllum longifolium</i>	Calophyllaceae	3	317	30,33	21,55	520,15
<i>Caryocar costaricense</i>	Caryocaraceae	1	139	27,35	11,15	239,62
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	3	727	18,92	9,69	143,62
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	3	311	27,68	18,09	393,63
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	3	1052	14,19	12,33	138,99
<i>Dussia macrophyllata</i>	Fabaceae	3	246	22,87	12,87	234,02
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	3	558	22,43	17,10	303,05
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	3	471	23,04	16,93	306,71
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Fabaceae	3	413	22,14	14,49	254,30
<i>Macrolobium hartshornii</i>	Fabaceae	3	257	18,97	15,36	229,09
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	3	757	15,54	12,94	157,62
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	3	395	27,54	18,71	404,42
<i>Ormosia macrocalyx</i>	Fabaceae	3	119	36,87	28,29	830,50
<i>Peltogyne purpurea</i>	Fabaceae	3	328	25,35	18,41	367,68
<i>Platymiscium sp.</i>	Fabaceae	4	382	22,49	14,28	256,28
<i>Posoqueria sp.</i>	Rubiaceae	3	307	32,07	22,33	593,55
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	3	357	31,11	17,91	446,88
<i>Senna reticulata</i>	Fabaceae	3	488	19,39	11,40	173,84
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	3	302	22,79	16,49	295,90
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	1	329	25,13	17,96	354,39
<i>Tachigali versicolor</i>	Fabaceae	3	315	23,71	18,76	360,50
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	3	312	25,55	19,50	391,26
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	2	616	15,84	13,99	174,02
<i>Tocoyena pittieri</i>	Rubiaceae	1	331	26,74	18,80	394,84
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	3	647	18,08	11,23	160,13
<i>Vitex cooperi</i>	Lamiaceae	3	316	24,52	17,37	334,38
<i>Zygia longifolia</i>	Fabaceae	3	556	21,48	14,21	239,53

3.1.5 Blattdicke und anatomische Untersuchungen

Die geringste Blattdicke, gemessene in Costa Rica, wies *Cojoba arborea* (0,19 mm, n = 1) auf, die höchste *Calophyllum longifolium* (0,45 mm, n = 4). Der Mittelwert aller Messungen beträgt $0,25 \pm 0,08$ mm (n = 180). Bei der L_{th}-LAB wurde bei *Caryocar costaricense* (0,08 mm, n = 1) der niedrigste und bei *Calophyllum longifolium* (0,42 mm, n = 3) der höchste Wert festgestellt. Der Mittelwert aller Messungen beträgt hierbei $0,17 \pm 0,07$ mm (n = 80).

Die dünnsten Epidermen weist *Tabebuia impetiginosa* (n = 3; obere Ep.= 7,78 µm; untere Epidermis 6,25 µm) auf, die dicksten *Pachira aquatica* (n = 1; obere Epidermis = 39,10 µm; untere Epidermis = 20,85 µm). Der Mittelwert von allen vorgenommenen Messungen beträgt $17,0 \pm 6,61$ µm (n = 80) bei der oberen und $11,32 \pm 3,97$ µm (n = 80) bei der unteren Epidermis.

Der niedrigste Wert beim Palisadenparenchym wurde bei *Caryocar costaricense* (28,10 µm, n = 1) erhoben, der höchste bei *Posoqueria* sp. (119,15 µm, n = 2). Der Mittelwert aller Messungen beträgt $56,83 \pm 21,35$ µm (n = 80).

Am wenigsten Schwammparenchym weist *Luehea seemannii* (28,2 µm, n = 1) auf, am meisten *Simarouba amara* (238,24 µm, n = 1). Der Mittelwert von allen vorgenommenen Messungen beträgt $78,73 \pm 48,82$ µm (n = 80).

Eine Tabelle mit allen Mittelwerten und Notizen zu anatomischen Besonderheiten wird auf den nächsten beiden Seiten dargestellt. Die Abkürzung PS-Schicht steht dabei für eine nicht klar zuordnungsbare Zwischenschicht zwischen Palisaden- und Schwammparenchym. Das Kürzel n.v. steht für nicht verwendet (für die anatomischen Untersuchungen).

Tabelle 6 - Mittelwerte und Beschreibungen der anatomischen Messungen. Blattdicke (L_{th}), Epidermis, Palisadenparenchym und Schwammparenchym.

Spezies	Familie	n Lth- CR	L_{th} - CR (mm)	n anat.	L_{th} - LAB (mm)	Ep. oben (μ m)	Ep. unten (μ m)	Pal. p. (μ m)	Sch.p. (μ m)	Besonderheiten
<i>Abarema adenophora</i>	Fabaceae	2	0,19							
<i>Anacardium excelsum</i>	Fabaceae	5	0,21	2	0,13	14,58	7,73	51,87	57,20	
<i>Andira inermis</i>	Fabaceae	5	0,17	3	0,15	18,68	10,48	41,12	59,42	PS-Schicht (22,73 μ m)
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	4	0,42							N.v. da Grenze Epidermen nicht klar
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	Apocynaceae	2	0,27	2	0,23	19,87	15,20	36,37	137,73	PS-Schicht (23,00 μ m); Idioblasten („Schläuche“);
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	6	0,28							N.v. da Grenzen unklar; Idioblasten („Schläuche“)
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	4	0,19							
<i>Bombacopsis sessilis</i>	Malvaceae	2	0,22	1	0,17	38,52	16,38	34,06	59,33	PS-Schicht (18,15 μ m)
<i>Brosimum utile</i>	Moraceae	2	0,24	2	0,15	15,07	8,41	32,71	73,49	PS-Schicht (21,37 μ m)
<i>Buchenavia costaricensis</i>	Combretaceae	3	0,27	3	0,15	13,23	8,20	63,57	64,12	
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	0,19	2	0,12	16,54	10,19	50,91	30,88	PS-Schicht (13,23 μ m)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	3	0,32	1	0,23	23,42	15,19	43,94	124,76	PS-Schicht (21,79 μ m)
<i>Calophyllum longifolium</i>	Calophyllaceae	4	0,45	3	0,42	12,98	15,27	97,50	232,57	PS-Schicht (49,11 μ m); Bes. Schicht unter oberer Ep.
<i>Caryocar costaricense</i>	Caryocaraceae	1	0,23	1	0,08	10,87	10,35	28,10	31,59	
<i>Castilla tunu</i>	Malvaceae	1	0,28							
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae	3	0,43	3	0,13	15,26	8,50	60,72	41,47	
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	4	0,23	2	0,14	10,26	6,66	72,14	56,48	
<i>Ceiba pentandra</i>	Malvaceae	5	0,20	3	0,16	11,67	9,32	52,44	60,23	Bes. Schicht unter oberer Epidermis (Hypodermis)
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	1	0,14	2	0,14	11,05	9,71	64,18	37,99	Bes. Schicht (einzellig, rund) --> <i>paraveinal mesophyll</i>
<i>Cojoba sophorocarpa</i>	Fabaceae	1	0,20	1	0,18	10,26	7,99	59,21	72,90	Bes. Schicht (einzellig, rund) --> <i>paraveinal mesophyll</i>
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	6	0,21	1	0,15	12,53	9,29	52,15	75,04	Zwei Zelltypen im Schwammparench., Schuppenhaare
<i>Diphysa americana</i>	Fabaceae	2	0,23							
<i>Dussia macropophyllata</i>	Fabaceae	4	0,19	1	0,15	23,62	13,51	36,20	54,50	PS-Schicht (19,10 μ m)
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	3	0,30	3	0,26	16,06	12,45	78,06	120,69	Bes. Schicht unter oberer Epidermis (Hypodermis)
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	6	0,33	1	0,23	28,35	16,13	58,46	35,92	PS-Schicht (28,92 μ m), Zwei Zelltyp. im Schwammp.
<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	6	0,26							

Spezies	Familie	n	L_{th}- CR	n	L_{th}- LAB	Ep. oben	Ep. unten	Palis. p.	Schw.p.	Besonderheiten
<i>Licania operculipetala</i>	Chrysobalanaceae	2	0,26	2	0,21	27,90	20,05	43,84	104,75	Bes. Schicht unter oberer Epidermis (Hypodermis)
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Fabaceae	6	0,23	3	0,18	22,59	12,03	40,94	69,89	PS-Schicht (35,18 µm)
<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	3	0,27	2	0,09	14,40	8,35	42,79	28,10	Bei Präparation stark gebogen (U-Form)
<i>Macrolobium hartshornii</i>	Fabaceae	6	0,15							
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	5	0,21	3	0,14	13,31	10,29	30,66	84,34	
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	3	0,40	2	0,13	15,14	7,83	58,52	36,90	PS-Schicht (27,54 µm)
<i>Ormosia macrocalyx</i>	Fabaceae	6	0,25	2	0,19	24,90	17,19	49,12	97,45	
<i>Pachira aquatica</i>	Malvaceae	1	0,32	1	0,26	39,10	20,85	48,58	112,90	PS-Schicht (40,41 µm); sehr dicke obere Epidermis
<i>Peltogyne purpurea</i>	Fabaceae	3	0,22	3	0,18	16,89	10,64	60,20	88,72	
<i>Platymiscium sp.</i>	Fabaceae	5	0,23	1	0,17	17,76	13,36	74,75	64,17	
<i>Posoqueria sp.</i>	Rubiaceae	3	0,43	2	0,30	27,36	19,91	119,15	130,31	Evtl. zwei versch. Arten: a) Bes. Schicht (einzellig) = <i>parav. meoph.</i> (Abb. 60); b) kugelf. Kristalle (Abb. 61)
<i>Protium sp.</i>	Burseraceae	1	0,17	1	0,09	9,41	6,36	37,02	34,72	
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	5	0,30	1	0,25	23,15	12,01	83,60	133,39	Aussparungen im Parenchym (verm. gelöste Kristalle)
<i>Senna reticulata</i>	Fabaceae	3	0,24							
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	1	0,37	1	0,37	22,14	15,24	90,58	238,24	Idioblasten („Schläuche“) erkennbar
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	1	0,24	1	0,17	20,73	11,43	52,93	60,24	PS-Schicht (21,05 µm)
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	3	0,26	1	0,13	15,00	10,98	59,08	42,74	
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	4	0,22	2	0,15	19,73	13,06	60,64	40,88	Bes. Schicht (einzellig, rund) --> <i>paraveinal mesophyll</i>
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Bignoniaceae	3	0,14	3	0,09	7,78	6,25	43,80	28,85	
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	1	0,30	1	0,14	18,11	11,70	55,41	48,93	
<i>Tachigali versicolor</i>	Fabaceae	4	0,23	2	0,15	14,16	8,90	54,99	73,66	
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	5	0,23	3	0,20	12,23	9,91	74,81	103,79	Kristalle im Palisaden und Schwammparenchym
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	2	0,17	2	0,14	12,18	7,39	33,18	63,94	PS-Schicht (19,89 µm); Aussparungen im Palisadenparenchym (verm. gelöste Kristalle)
<i>Tocoyena pittieri</i>	Rubiaceae	1	0,22	1	0,16	18,54	14,42	34,77	94,13	Kristalle (Drusen) im Schwammparenchym
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	4	0,19							
<i>Vitex cooperi</i>	Lamiaceae	4	0,27							N.v. da Übergang zwischen Parenchymenten nicht klar
<i>Zygia longifolia</i>	Fabaceae	7	0,24	3	0,18	20,01	13,08	75,22	71,12	

3.2 Abbildungen der angefertigten Blattquerschnitte

Im Folgenden wird die Blattanatomie der untersuchten Arten dargestellt. Aus unterschiedlichen Gründen, beispielsweise wenn die verschiedenen Schichten nicht klar voneinander abgrenzbar waren oder ein Großteil der Epidermis fehlte, wurden manche Exemplare nicht für die Messungen der anatomischen Schichten herangezogen. Jene Bilder sind folglich mit dem Kürzel n.v. (nicht verwendet) gekennzeichnet. Die Ordnung der Abbildungen orientiert sich nach Familien. Zur besseren Orientierung, beinhalten alle Bilder eine Skala in der Länge von 100 µm.

Anacardiaceae

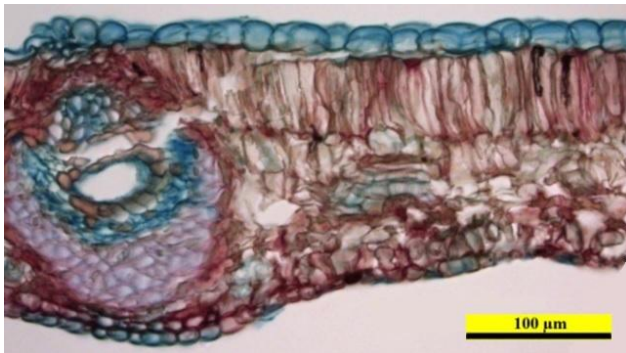


Abbildung 19 - *Spondias mombin*

Apocynaceae

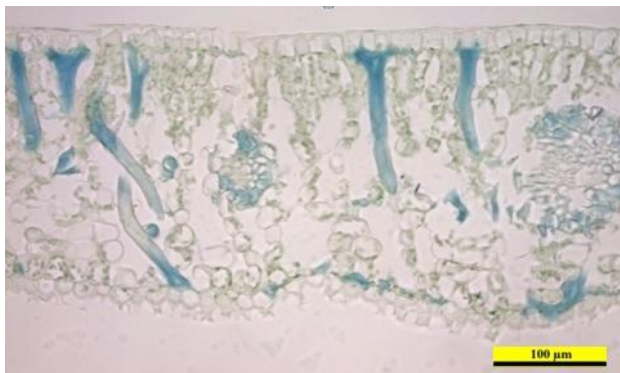


Abbildung 20 - *Aspidosperma myristicifolium*

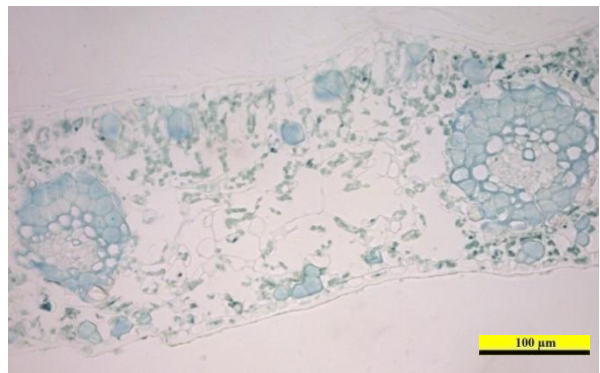


Abbildung 21 - *Aspidosperma spruceanum* (n.v.)

Bignoniaceae

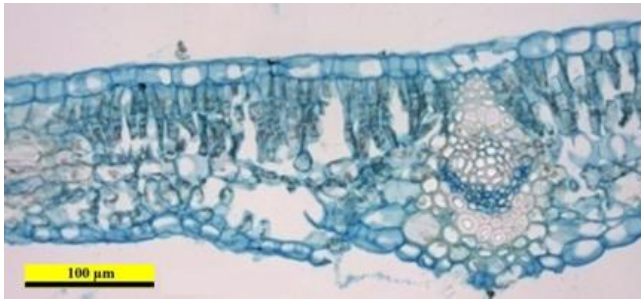


Abbildung 22 - *Tabebuia chrysantha*

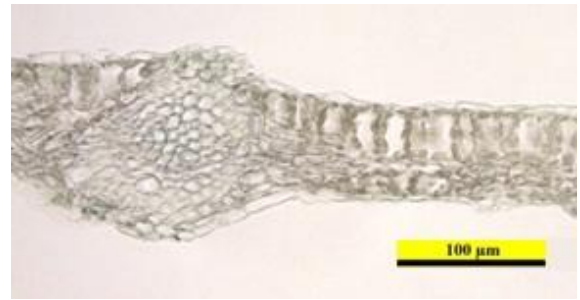


Abbildung 23 - *Tabebuia impetiginosa*

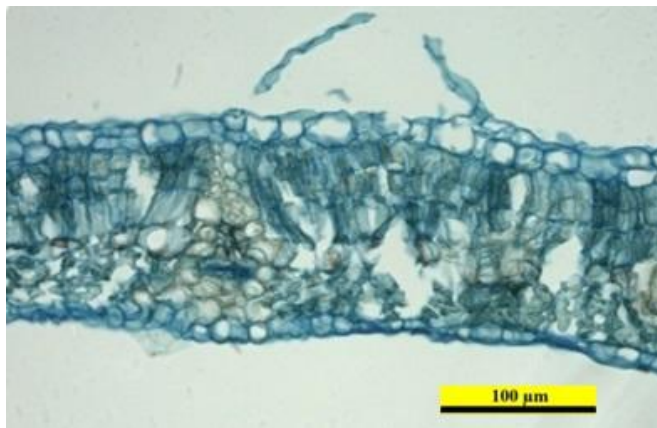


Abbildung 24 - *Tabebuia ochracea*

Burseraceae

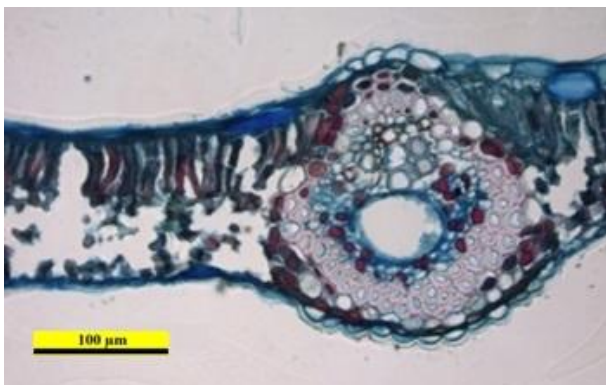


Abbildung 25 - *Bursera simaruba*

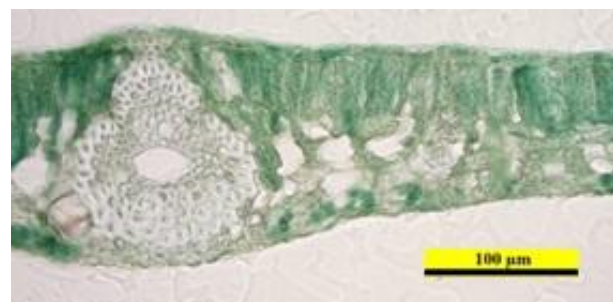


Abbildung 26 - *Protium* sp.

Burseraceae

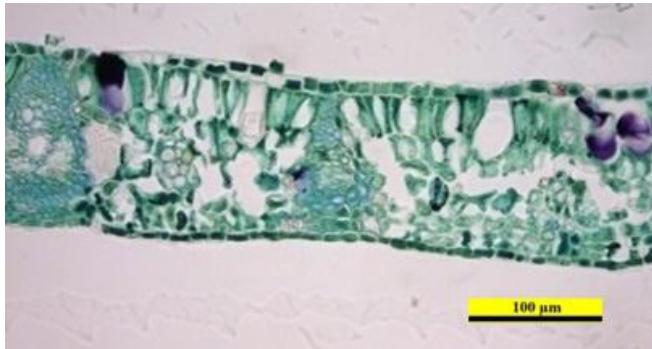


Abbildung 27 - *Tetragastris panamensis*

Calophyllaceae

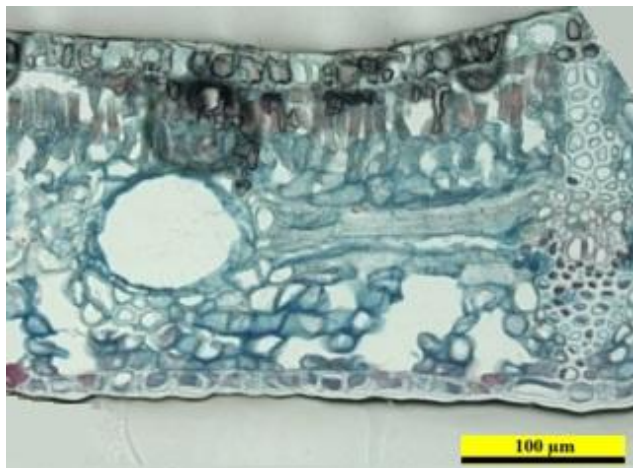


Abbildung 28 - *Calophyllum brasiliense*

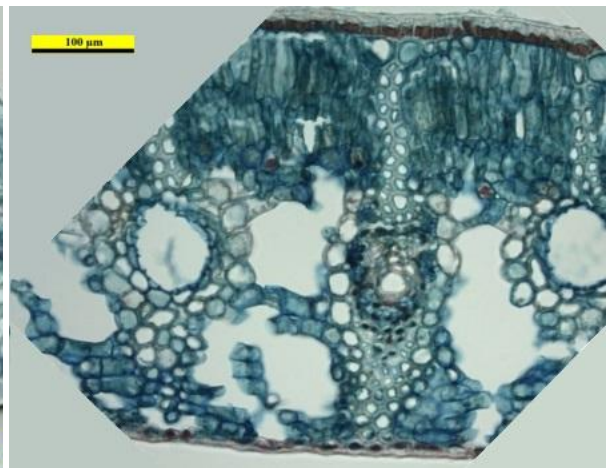


Abbildung 29 - *Calophyllum longifolium*

Caryocaraceae

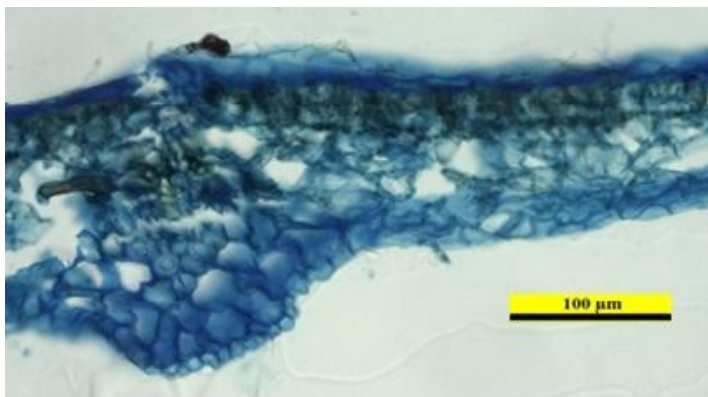


Abbildung 30 - *Caryocar costaricense*

Chrysobalanaceae

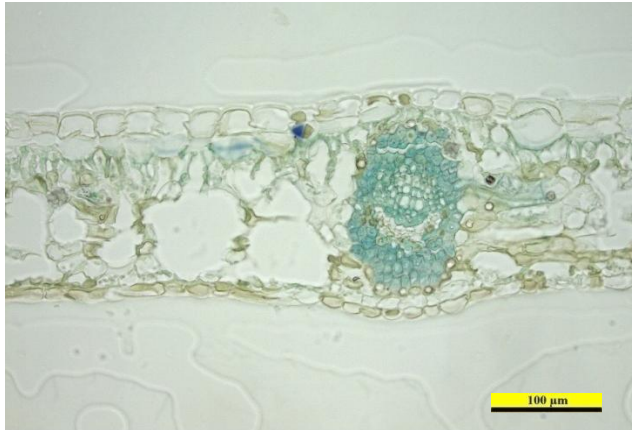


Abbildung 31 - *Licania operculipetala*

Clusiaceae

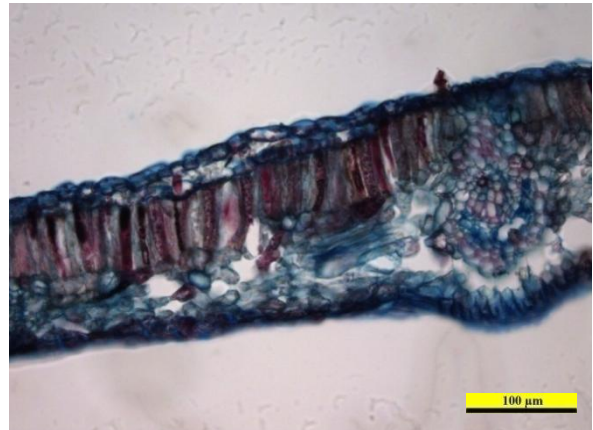


Abbildung 32 - *Symphonia globulifera*

Combretaceae



Abbildung 33 - *Buchenavia costaricensis*

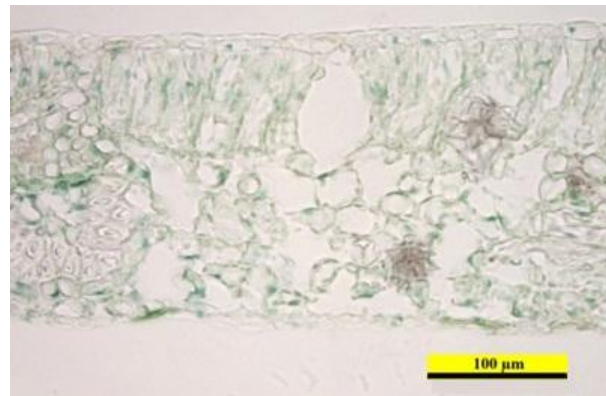


Abbildung 34 - *Terminalia amazonia*

Euphorbiaceae

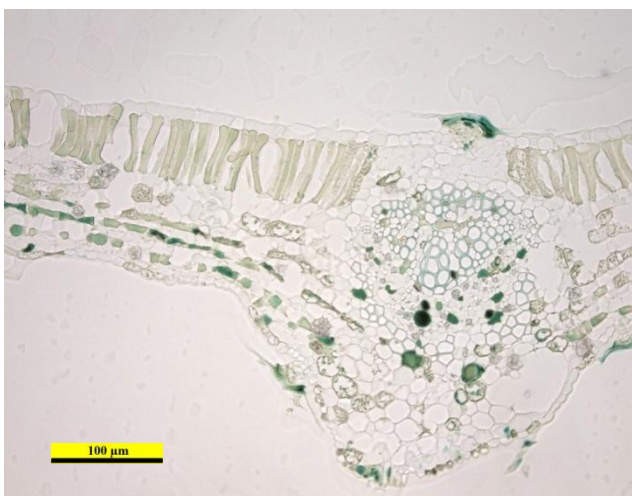


Abbildung 35 - *Croton schiedeanus*

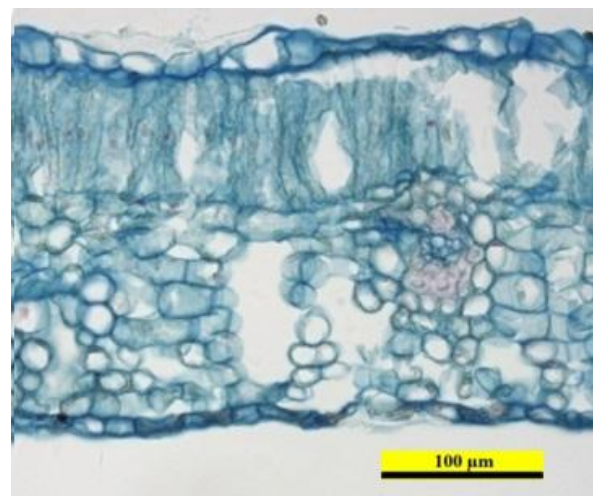


Abbildung 36- *Sapium sp.*

Fabaceae

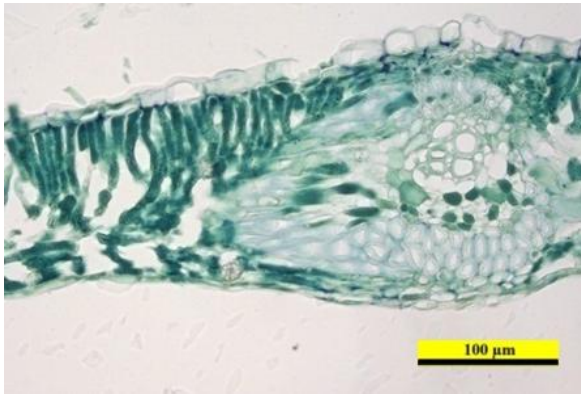


Abbildung 37 - *Anacardium excelsum*

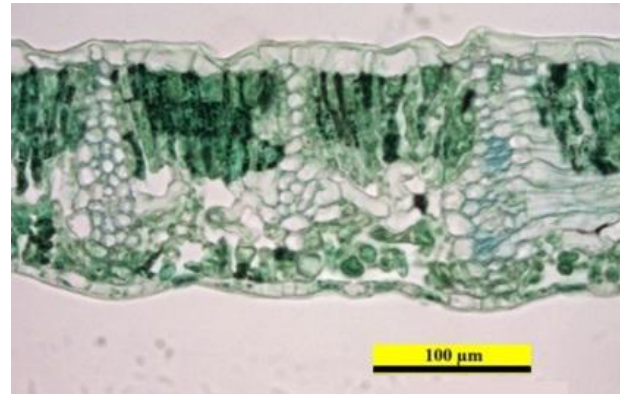


Abbildung 38 - *Andira inermis*

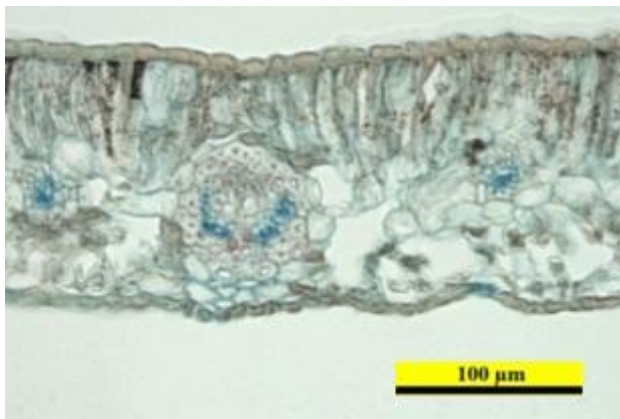


Abbildung 39 - *Cojoba arborea*

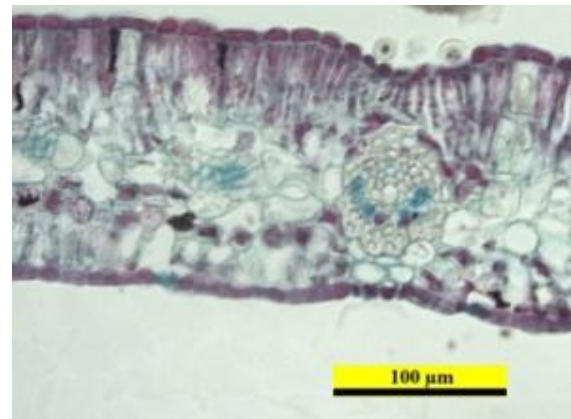


Abbildung 40 - *Cojoba sophorocarpa*

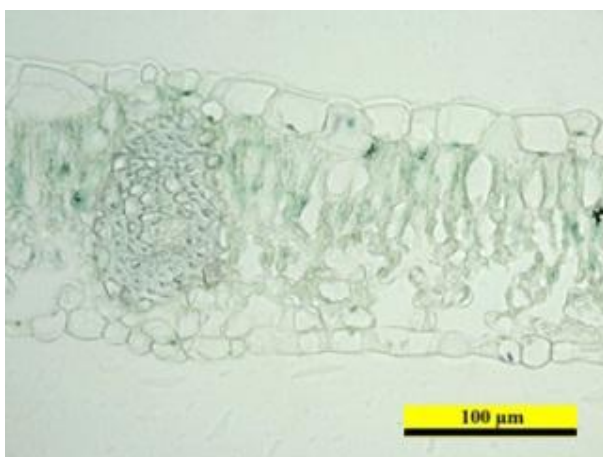


Abbildung 41 - *Dussia macrophyllata*

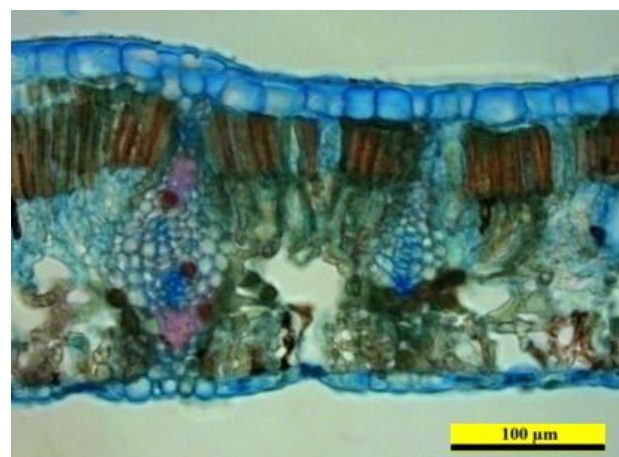


Abbildung 42 - *Lonchocarpus macrophyllus*

Fabaceae

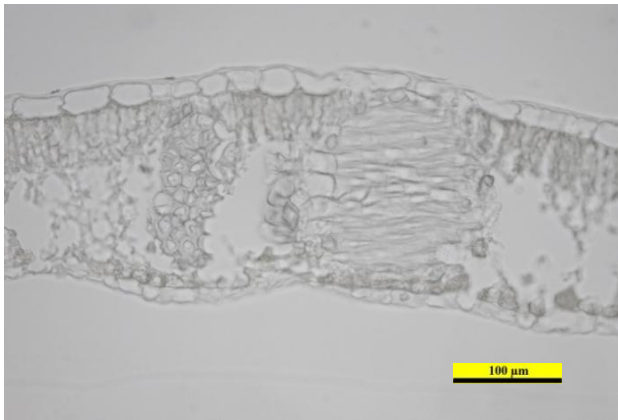


Abbildung 43 - *Ormosia macrocalyx*

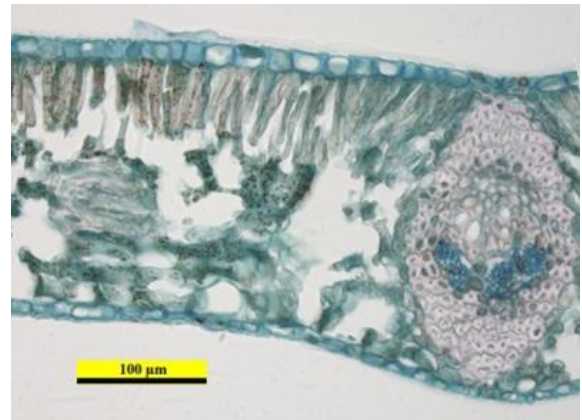


Abbildung 44 - *Peltogyne purpurea*



Abbildung 45 - *Platymiscium* sp.

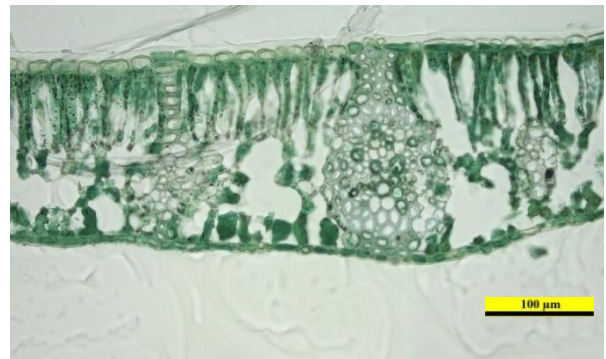


Abbildung 46 - *Tachigali versicolor*

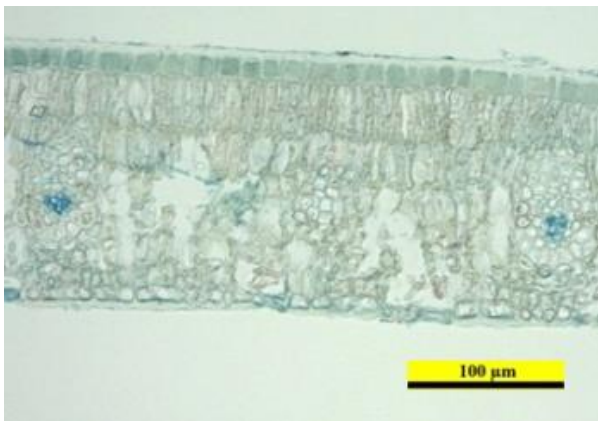


Abbildung 47 - *Zygia longifolia*

Lamiaceae

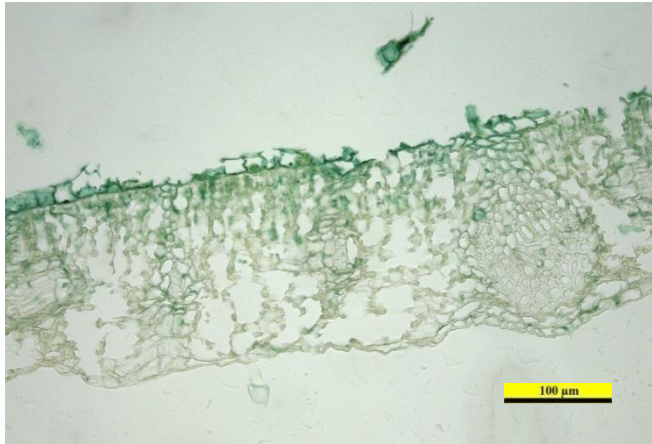


Abbildung 48 - *Vitex cooperi* (n.v.)

Malvaceae

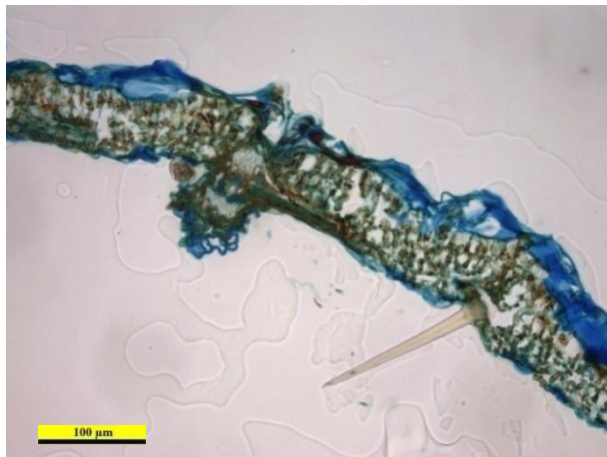


Abbildung 49 - *Apeiba tibourbou* (n.v.)

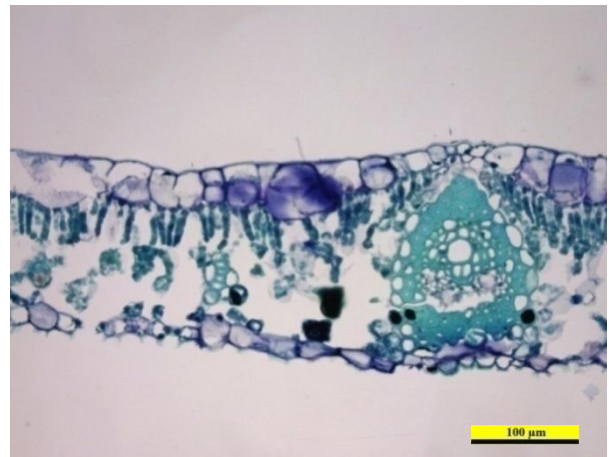


Abbildung 50 - *Bombacopsis sessilis*

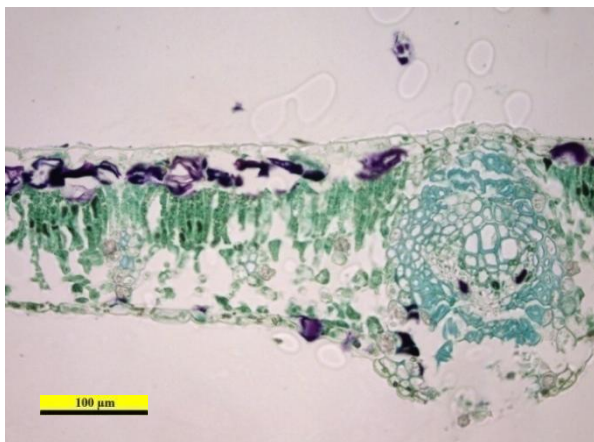


Abbildung 51 - *Ceiba pentandra*

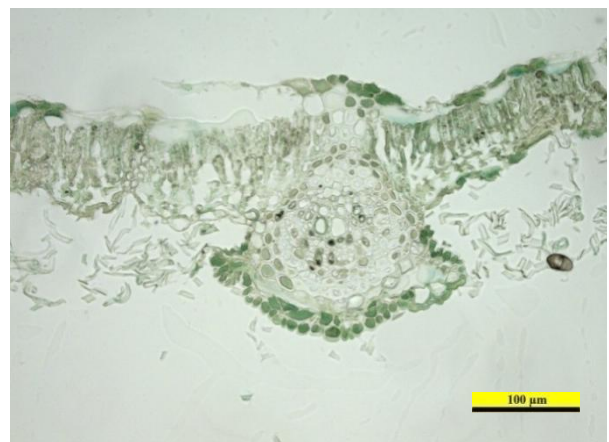


Abbildung 52 - *Luehea seemannii*

Malvaceae

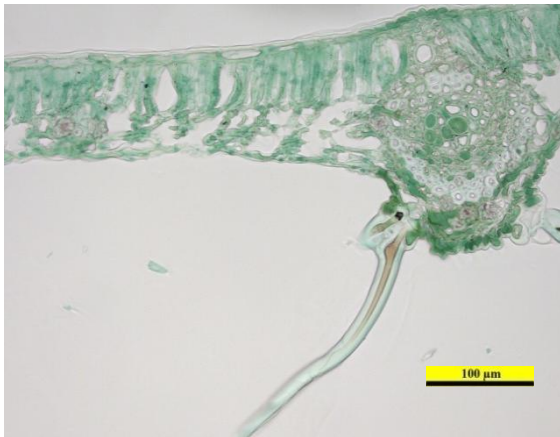


Abbildung 53 - *Ochroma pyramidale*

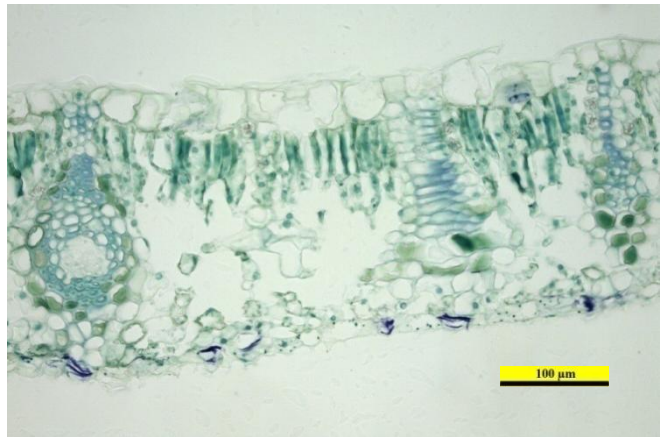


Abbildung 54 - *Pachira aquatica*

Meliaceae



Abbildung 55 - *Cedrela odorata*

Moraceae

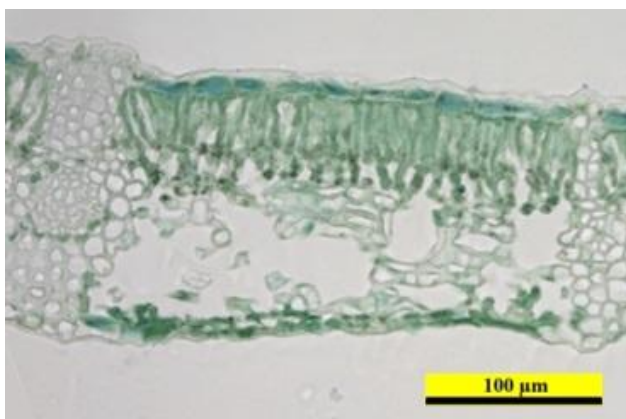


Abbildung 56 - *Brosimum utile*

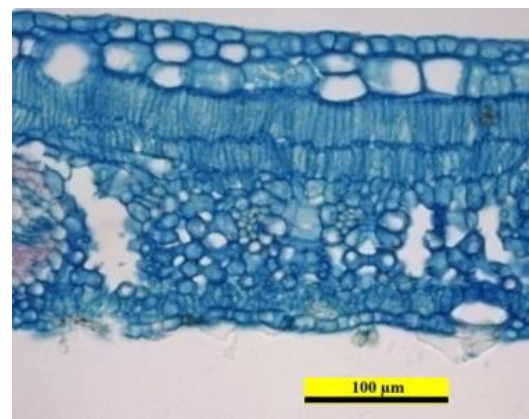


Abbildung 57 - *Ficus* sp.

Olacaceae

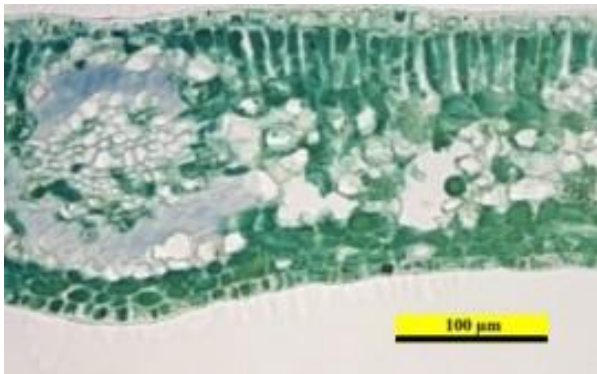


Abbildung 58 - *Minquartia guianensis*

Phyllanthaceae

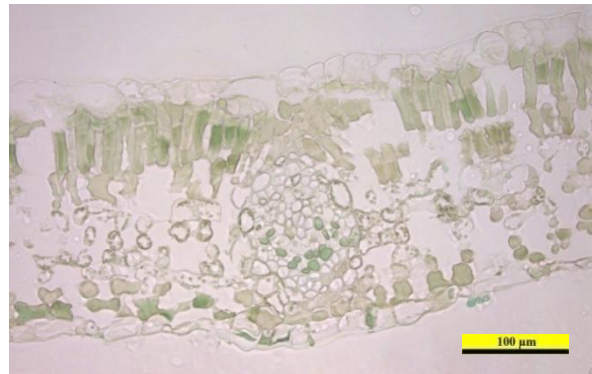


Abbildung 59 - *Hieronyma alchorneoides*

Rubiaceae

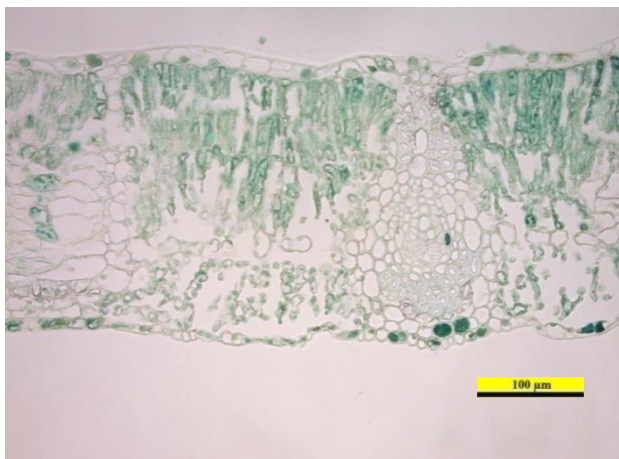


Abbildung 60 - *Posoqueria* sp. (a)

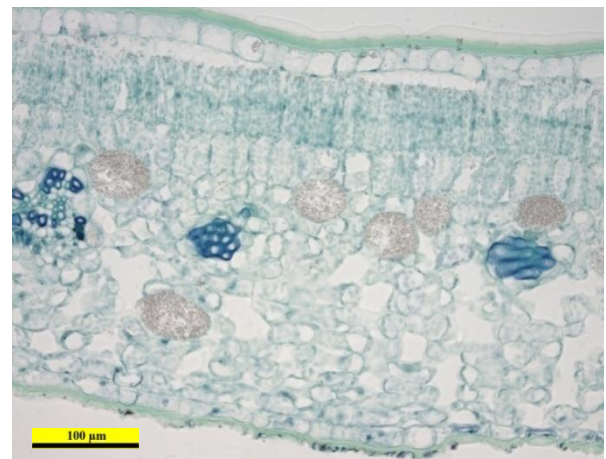


Abbildung 61 - *Posoqueria* sp. (b)

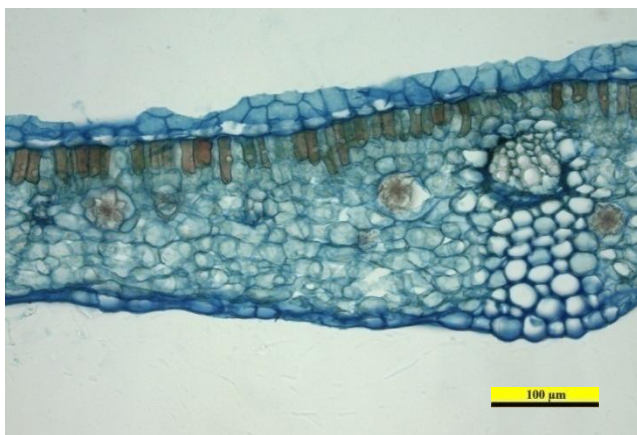


Abbildung 62 - *Tocoyena pittieri*

Simaroubaceae

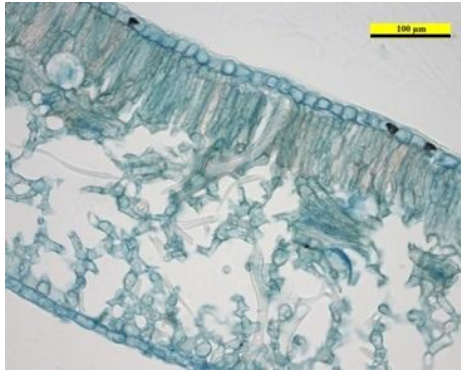


Abbildung 63 - *Simarouba amara*

Urticaceae

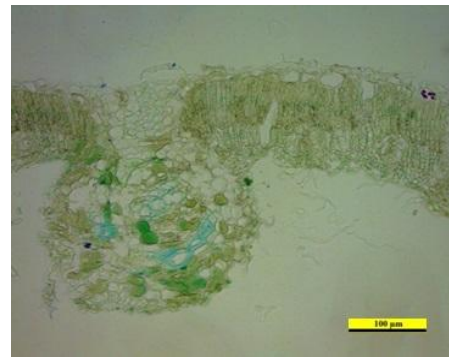


Abbildung 64 - *Cecropia peltata*

3.3 Zusammenhänge zwischen den vorgenommenen Messungen

3.3.1 Korrelationsmatrix

Die folgenden Kreuztabellen zeigen die p-Werte in der oberen und den Pearson-Korrelationskoeffizienten in der unteren Hälfte der Matrix.

Tabelle 7 – Korrelationsmatrix der vorgenommenen Messungen (Fortsetzung auf der Folgeseite).
Signifikante Zusammenhänge ($p \leq 0,05$) sind unterstrichen, sehr signifikante ($p \leq 0,01$) fett hervorgehoben und höchst signifikante Zusammenhänge ($p \leq 0,001$) unterstrichen und fett gekennzeichnet.

	S_D	S_L	S_W	S_A	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	N_{leaf}	C_{leaf}
S_D	1	<u>1,3E-06</u>	<u>0,0023</u>	<u>0,0004</u>	<u>0,0505</u>	0,26	0,32	0,95
S_L	-0,74	1	<u>7,2E-08</u>	<u>2,1E-13</u>	0,19	0,49	0,60	0,65
S_W	-0,52	0,79	1	0	0,09	0,65	0,53	0,86
S_A	-0,59	0,92	0,95	1	0,10	0,66	0,99	0,92
$\delta^{15}N$	0,37	-0,25	-0,32	-0,31	1	0,27	0,80	0,09
$\delta^{13}C$	-0,21	0,13	0,09	0,09	-0,19	1	0,45	0,51
N_{leaf}	-0,19	0,10	-0,12	0,00	0,05	0,14	1	0,20
C_{leaf}	0,01	-0,09	-0,03	-0,02	-0,29	-0,12	0,23	1
LA	-0,12	0,18	0,21	0,22	0,01	-0,17	0,27	0,27
SLA	0,20	-0,38	-0,50	-0,44	0,21	0,04	0,63	0,30
LDMC	0,05	-0,20	-0,12	-0,17	-0,26	-0,18	-0,18	0,35
SPAD	-0,15	0,04	0,21	0,14	-0,24	-0,12	0,06	0,06
F_t	-0,32	0,27	0,42	0,37	-0,48	0,14	-0,13	0,31
L_{th}-CR	-0,23	0,52	0,52	0,53	-0,12	-0,10	-0,24	-0,21
L_{th}-LAB	-0,22	0,44	0,53	0,50	-0,21	0,10	-0,31	-0,15
Ep. oben	-0,37	0,39	0,33	0,37	-0,15	0,32	0,20	-0,05
Ep. unten	-0,46	0,55	0,53	0,58	-0,32	0,27	0,08	0,08
Palisadenp.	-0,01	0,35	0,36	0,38	-0,10	-0,10	-0,25	-0,09
Schwammp.	-0,20	0,38	0,48	0,46	-0,26	-0,08	-0,42	-0,10
a	-0,04	0,30	0,26	0,29	0,18	-0,30	0,31	-0,29
b	0,04	-0,29	-0,16	-0,25	-0,21	0,32	-0,36	0,19
PARsat	0,02	0,17	0,14	0,19	0,06	-0,47	0,29	-0,07
ETR 1500	-0,05	0,32	0,29	0,31	0,21	-0,24	0,31	-0,34

	LA	SLA	LDMC	SPAD	F _t	L _{th} -CR	L _{th} _LAB	Ep. oben	Ep. unten	Palis.p.	Schw.p.	a	b	PARsat	ETR 1500
S _D	0,52	0,27	0,80	0,41	0,08	0,20	0,29	0,06	<u>0,0170</u>	0,96	0,33	0,85	0,87	0,94	0,84
S _L	0,33	<u>0,04</u>	0,28	0,82	0,15	0,002	<u>0,02</u>	<u>0,047</u>	0,0034	0,08	0,055	0,18	0,18	0,46	0,15
S _W	0,27	0,004	0,50	0,24	<u>0,02</u>	0,002	0,006	0,10	0,0049	0,07	<u>0,012</u>	0,23	0,47	0,53	0,19
S _A	0,23	<u>0,014</u>	0,37	0,45	<u>0,04</u>	0,0017	0,009	0,06	0,0018	0,054	<u>0,02</u>	0,19	0,26	0,39	0,16
δ ¹⁵ C	0,94	0,23	0,14	0,17	0,006	0,51	0,30	0,47	0,11	0,62	0,20	0,39	0,31	0,79	0,32
δ ¹³ C	0,35	0,81	0,31	0,49	0,45	0,59	0,61	0,11	0,19	0,62	0,69	0,14	0,12	<u>0,02</u>	0,26
N _{leaf}	0,14	0,0001	0,31	0,74	0,49	0,18	0,12	0,33	0,69	0,21	<u>0,03</u>	0,14	0,08	0,16	0,13
C _{leaf}	0,13	0,09	<u>0,045</u>	0,74	0,08	0,22	0,47	0,82	0,70	0,68	0,63	0,15	0,37	0,72	0,09
LA	1	0,43	0,30	0,07	0,60	0,56	0,99	0,33	0,75	0,87	0,98	0,00012	<u>0,03</u>	0,0039	0,0007
SLA	-0,12	1	0,77	0,21	<u>0,013</u>	0,00004	9,0E-05	0,44	0,07	0,0087	0,0002	0,17	0,57	0,50	0,15
LDMC	0,16	-0,04	1	0,51	0,96	0,0013	<u>0,048</u>	0,0002	0,0006	0,86	0,23	0,24	0,14	0,13	0,23
SPAD	-0,27	-0,19	0,10	1	<u>0,02</u>	0,18	0,10	0,29	0,79	0,0002	0,26	0,25	0,28	0,09	0,31
F _t	0,08	-0,38	0,01	0,35	1	0,06	0,0034	0,013	0,0037	0,09	0,0095	0,43	0,56	0,52	0,53
L _{th} -CR	0,09	-0,57	-0,46	0,20	0,29	1	6,1E-08	<u>0,046</u>	0,0007	3,9E-05	2,4E-05	0,0075	0,10	0,09	0,008
L _{th} _LAB	0,00	-0,60	-0,33	0,27	0,48	0,76	1	<u>0,02</u>	9,4E-06	5,5E-06	3,6E-15	0,57	0,79	0,70	0,36
Ep. oben	0,16	-0,13	-0,58	-0,18	0,42	0,33	0,39	1	2,1E-10	0,87	0,21	0,82	0,90	0,93	0,73
Ep. unten	0,05	-0,30	-0,54	0,05	0,48	0,53	0,66	0,83	1	0,10	0,0011	0,66	0,62	0,40	0,85
Palisadenp.	-0,03	-0,43	-0,03	0,57	0,29	0,62	0,67	0,03	0,27	1	0,0007	0,11	0,14	0,48	0,07
Schwammp.	0,00	-0,57	-0,20	0,19	0,43	0,64	0,91	0,21	0,51	0,53	1	0,91	0,92	0,60	0,69
a	0,65	-0,26	-0,23	0,22	-0,15	0,49	0,12	0,05	-0,09	0,33	0,02	1	1,2 E-06	1,1E-06	0
b	-0,41	0,11	0,28	-0,21	0,11	-0,31	-0,06	-0,03	0,11	-0,31	0,02	-0,77	1	2,6E-09	3,8E-06
PARsat	0,52	-0,13	-0,29	0,32	-0,13	0,32	-0,08	-0,02	-0,18	0,15	-0,11	0,77	-0,86	1	6,3E-05
ETR 1500	0,59	-0,27	-0,23	0,20	-0,13	0,48	0,20	0,08	-0,04	0,38	0,09	0,98	-0,74	0,67	1

3.3.2 Regressionsanalysen Stomata-Werte

Es konnte ein starker negativer Zusammenhang zwischen der Stomata-Dichte (S_D) und der Stomata-Länge (S_L) gefunden werden ($p < 0,001$; $R = -0,74$). Der Zusammenhang zwischen S_D und Stomata-Breite (S_W) ist weniger stark ausgeprägt ($p < 0,01$; $R = -0,52$). Zwischen S_D und der aus S_L und S_W resultierenden Stomata-Fläche (S_A) besteht folglich ebenfalls ein Zusammenhang ($p < 0,001$; $R = -0,59$).

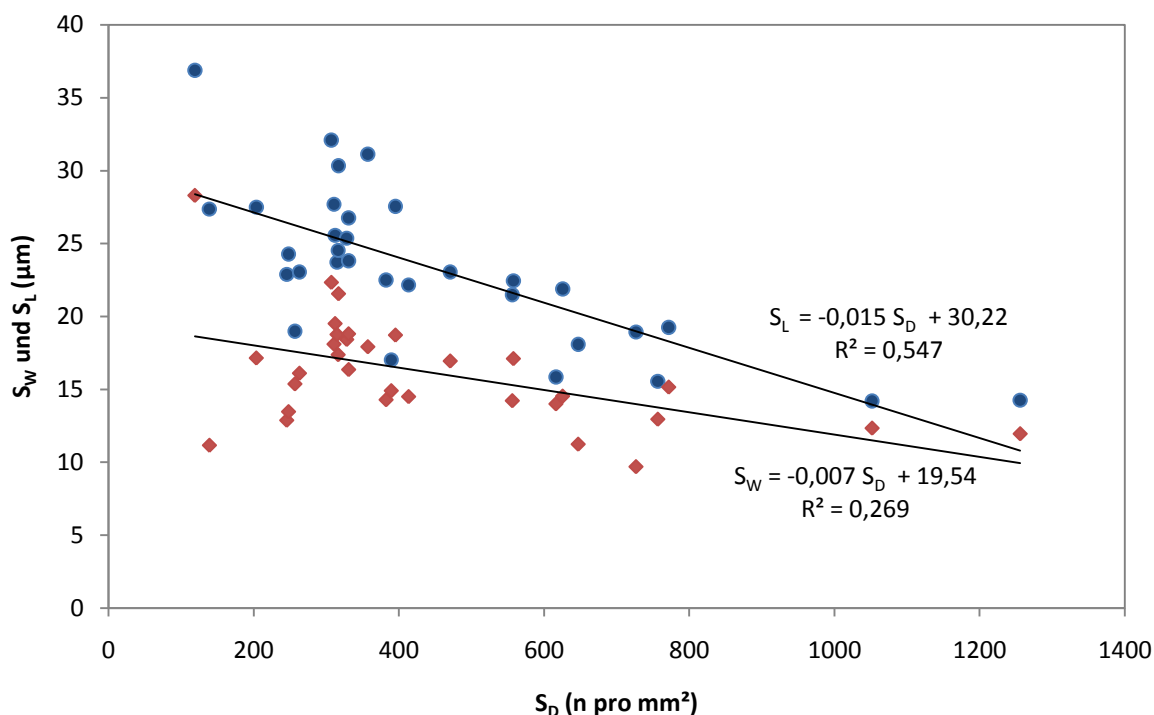


Abbildung 65 – Zusammenhang Stomata-Dichte mit Stomata-Länge (blau, rund) und Stomata-Breite (rot, eckig).

Tabelle 8 – Korrelations- und Regressionsanalyse der S_D mit S_L und S_W

S_D	S_L	S_W
Korrelationskoeffizient	0,740	0,519
R^2	0,547	0,269
Standardfehler	3,638	3,251
Beobachtungen	32	32

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
S_L				
Schnittpunkt	30,227	1,317	22,947	1,40E-20
S_D	-0,015	0,003	-6,022	1,31E-06
S_W				
Schnittpunkt	19,540	1,177	16,599	1,15E-16
S_D	-0,007	0,002	-3,328	0,0023

Ein sehr signifikanter und positiver Zusammenhang besteht außerdem zwischen der unteren Epidermis sowie der Stomata-Länge ($p < 0,01$, $R = 0,55$), der Stomata-Breite ($p < 0,01$, $R = 0,53$) und ein etwas höherer aus der daraus abgeleiteten Stomata-Fläche ($p < 0,01$, $R = 0,58$).

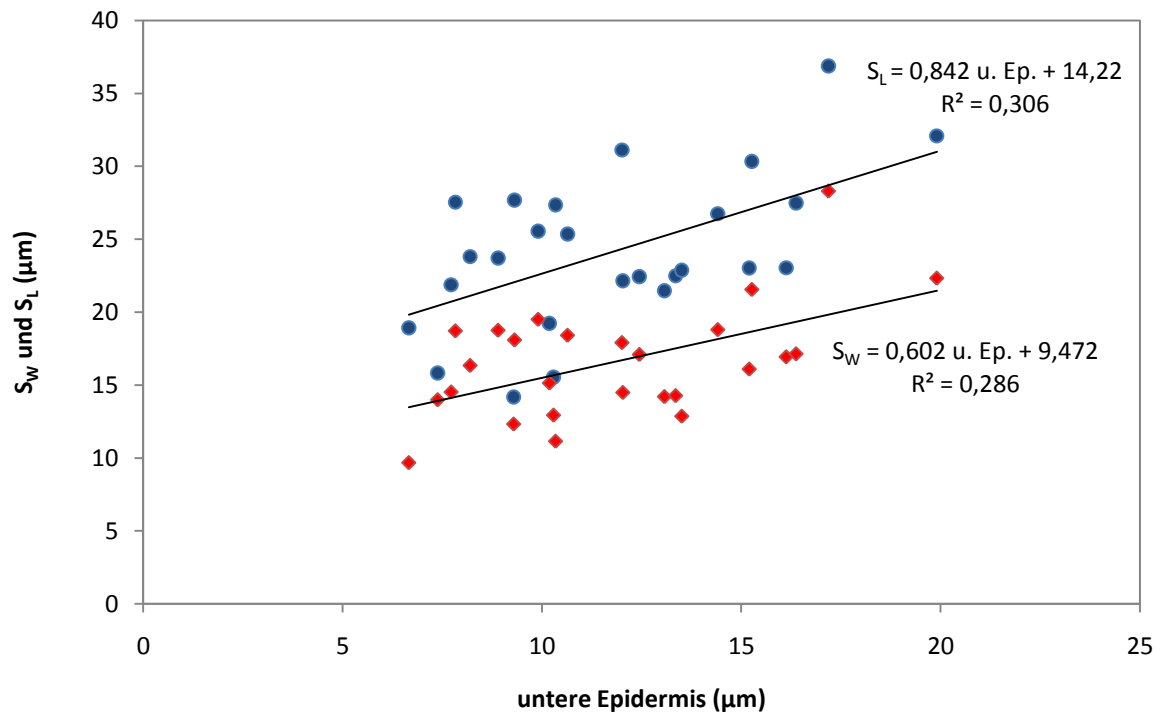


Abbildung 66 – Zusammenhang zwischen der Dicke der unteren Epidermis sowie der Stomata-Länge (blau, rund) und der Stomata-Breite (rot, eckig).

Tabelle 9 - Korrelations- und Regressionsanalyse der unteren Epidermis mit S_L und S_W

Untere Epidermis	S _L	S _W
Korrelationskoeffizient	0,553	0,535
R ²	0,306	0,286
Standardfehler	4,456	3,346
Beobachtungen	26	26

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
S_L				
Schnittpunkt	14,215	3,185	4,463	0,00016
Epidermis unten	0,842	0,259	3,254	0,00337
S_W				
Schnittpunkt	9,472	2,391	3,962	0,00058
Epidermis unten	0,602	0,194	3,100	0,00489

Auch gibt es einen sehr signifikanten Zusammenhang zwischen Blattdicke, gemessen in Costa Rica, und der Stomata-Länge ($p < 0,01$; $R = 0,52$) beziehungsweise einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Blattdicke, welche im Labor erhoben wurde, und der Stomata-Länge ($p < 0,05$; $R = 0,44$). L_{th} -CR weist ebenfalls einen sehr signifikanten Zusammenhang mit S_W ($p < 0,01$; $R = 0,52$) und, etwas höher, mit der Stomata-Fläche ($p < 0,01$; $R = 0,53$) auf. L_{th} -LAB und S_W ($p < 0,01$; $R = 0,53$) sowie L_{th} -LAB und S_A ($p < 0,01$; $R = 0,50$) zeigen ebenfalls einen sehr signifikanten Zusammenhang. Da die Sample-Anzahl bei L_{th} -CR höher und (somit) die Zusammenhänge mit S_L , S_W und S_A signifikanter sind, werden lediglich diese Zusammenhänge grafisch dargestellt und genauer beleuchtet.

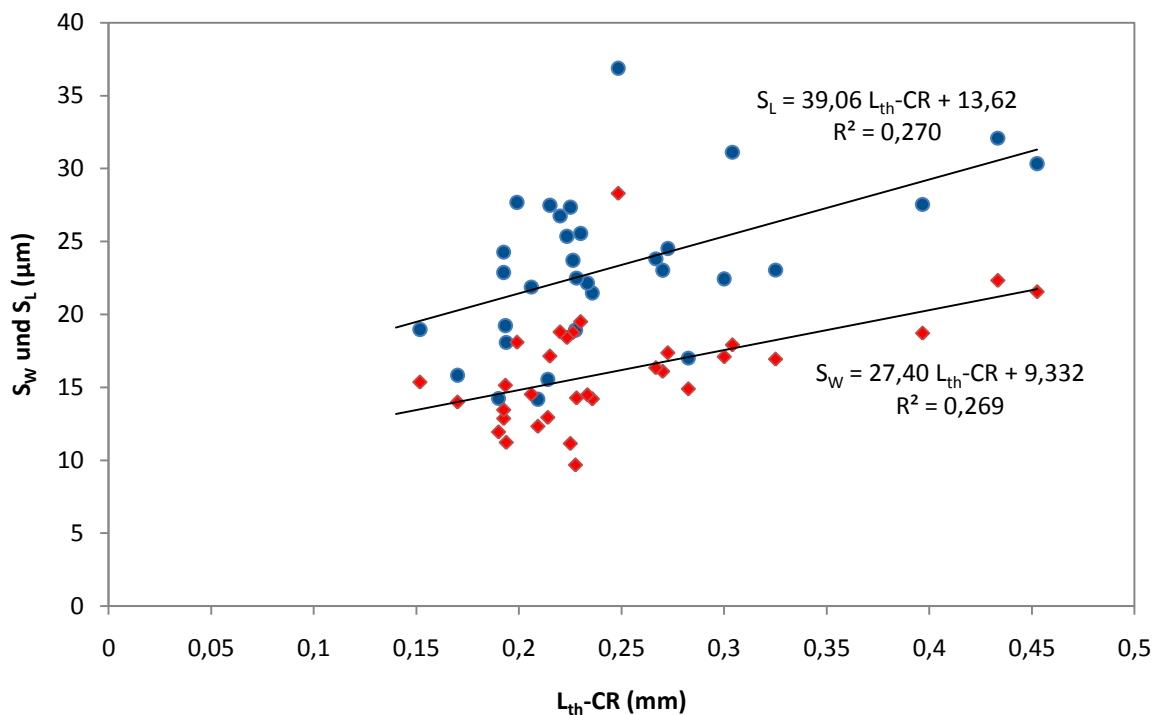


Abbildung 67 - Zusammenhang zwischen Blattdicke, gemessen in Costa Rica, sowie der Stomata-Länge (blau, rund) und der Stomata-Breite (rot, eckig).

Tabelle 10 - Korrelations- und Regressionsanalyse (auf Folgeseite) der Blattdicke mit S_L , S_W und S_A

Blattdicke	S_L	S_W	S_A
Korrelationskoeffizient	0,520	0,518	0,533
R^2	0,270	0,269	0,284
Standardfehler	4,619	3,254	125,396
Beobachtungen	32	32	32

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
S_L				
Schnittpunkt	13,628	3,016	4,518	9,04E-05
L _{th} -CR	39,060	11,721	3,332	0,00230
S_w				
Schnittpunkt	9,332	2,125	4,392	0,00013
L _{th} -CR	27,401	8,256	3,319	0,00238
S_A				
Schnittpunkt	37,960	81,886	0,464	0,64630
L _{th} -CR	1098,759	318,195	3,453	0,00167

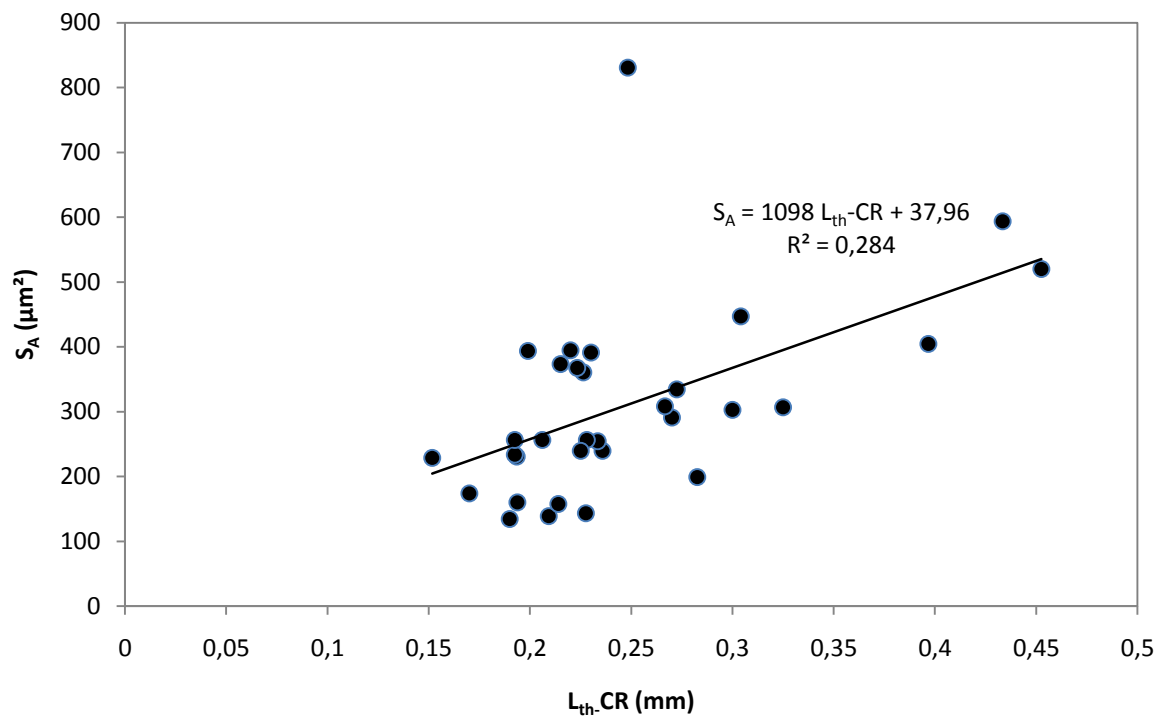


Abbildung 68 - Zusammenhang zwischen Blattdicke, gemessen in Costa Rica, sowie der Stomata-Fläche.

3.3.3 Regressionsanalyse SLA und N-Gehalt

Ein höchst signifikanter Zusammenhang konnte zwischen SLA und N-Gehalt (N_{leaf}) gefunden werden ($p < 0,001$; $R = 0,63$).

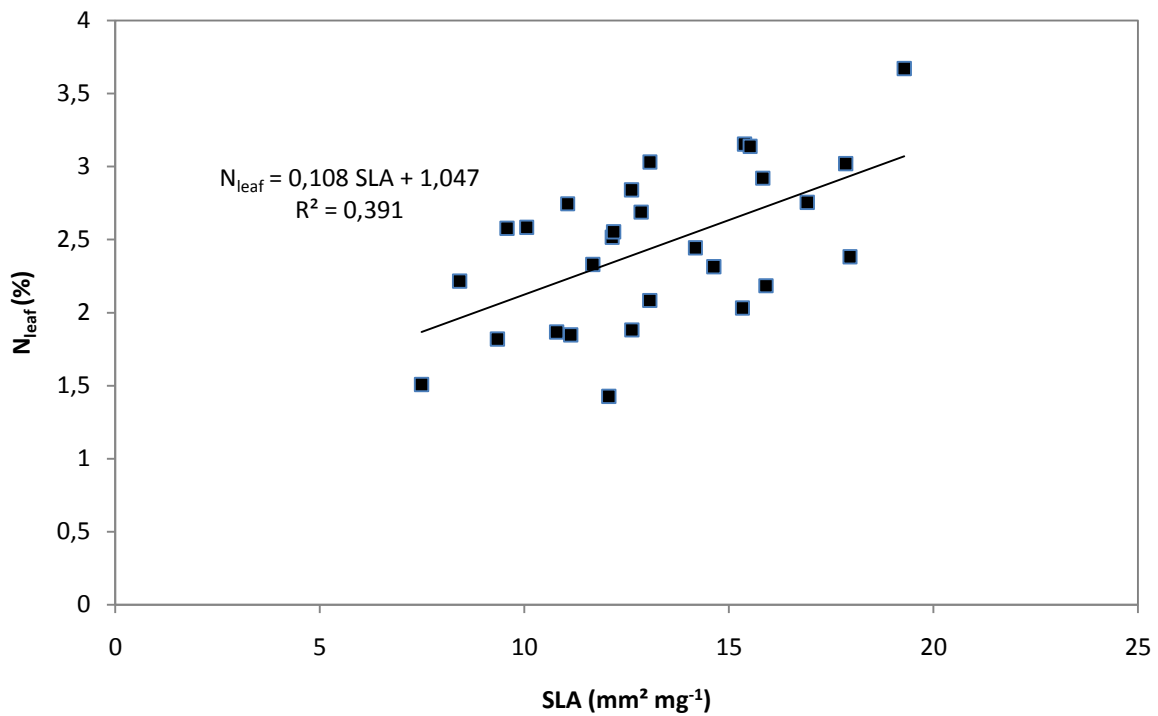


Abbildung 69 - Zusammenhang SLA und N-Konzentration.

Tabelle 11 – Korrelations- und Regressionsanalyse von SLA mit N-Konzentration

SLA	N_{leaf}
Korrelationskoeffizient	0,625
R^2	0,391
Standardfehler	0,429
Beobachtungen	33

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
N_{leaf}				
Schnittpunkt	1,047	0,340	3,076	0,0044
SLA	0,108	0,024	4,462	9,98E-05

3.3.4 Regressionsanalysen SLA und anatomische Untersuchungen

Ein höchst signifikanter und negativer Zusammenhang zwischen SLA und Blattdicke besteht sowohl bei den Messungen in Costa Rica ($p < 0,001$; $R = -0,57$), als auch bei den Werten welche im Labor erhoben wurden ($p < 0,001$; $R = -0,60$).

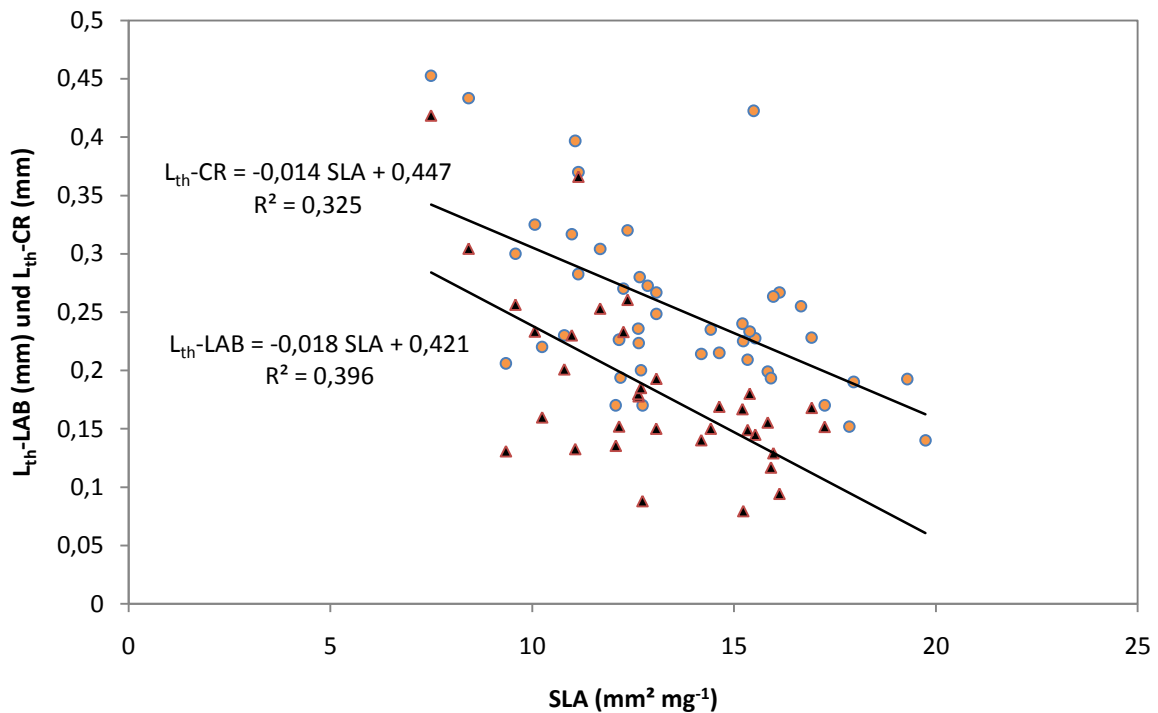


Abbildung 70 – Zusammenhang SLA und gemessener Blattdicke in Costa Rica (orange, rund) sowie zwischen SLA und Blattdicke der Labormessungen (schwarz, dreieckig).

Tabelle 12 - Korrelations- und Regressionsanalyse von SLA mit Blattstärken

SLA	L_{th-CR}	L_{th-LAB}
Korrelationskoeffizient	0,570	0,629
R^2	0,325	0,396
Standardfehler	0,060	0,058
Beobachtungen	46	35

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
L_{th-CR}				
Schnittpunkt	0,447	0,043	10,348	2,30E-13
SLA	-0,014	0,003	-4,599	3,58E-05
L_{th-LAB}				
Schnittpunkt	0,421	0,052	8,114	2,30E-09
SLA	-0,018	0,004	-4,650	5,15E-05

Ein negativer Zusammenhang besteht zwischen SLA und der Dicke des Palisadenparenchyms ($p < 0,01$; $R = -0,30$) sowie zwischen SLA und der Dicke des Schwammparenchyms ($p < 0,001$; $R = -0,43$).

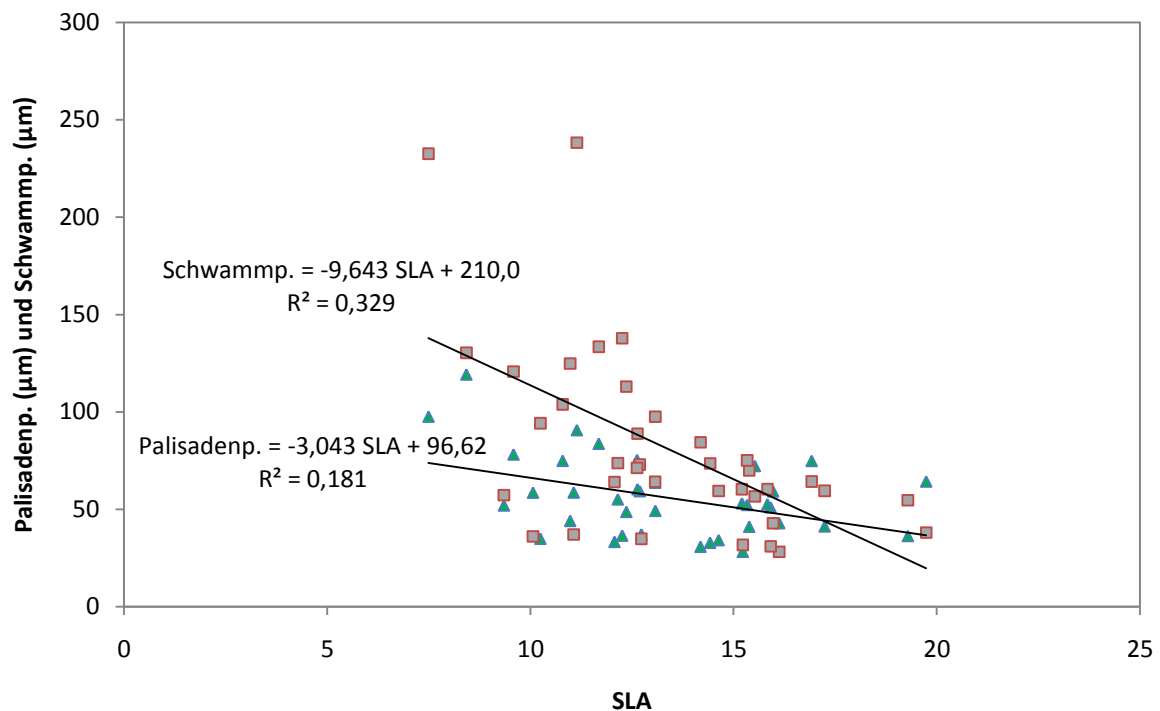


Abbildung 71 – Zusammenhang zwischen SLA und Schwammparenchym (grau, quadratisch) sowie zwischen SLA und Palisadenparenchym (grün, dreieckig).

Tabelle 13 - Korrelations- und Regressionsanalyse von SLA mit Parenchymen

SLA	Palisadenp.	Schwammp.
Korrelationskoeffizient	0,425	0,573
R ²	0,181	0,329
Standardfehler	18,843	40,083
Beobachtungen	37	37

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Statistik	P-Wert
Palisadenp.				
Schnittpunkt	96,629	14,926	6,474	1,85E-07
SLA	-3,043	1,095	-2,779	0,00871
Schwammp.				
Schnittpunkt	210,039	31,752	6,615	1,21E-07
SLA	-9,644	2,329	-4,140	0,00021

3.3.5 Regressionsanalysen LDMC und anatomische Untersuchungen

Der Zusammenhang zwischen LDMC und L_{th} -CR ist sehr signifikant ($p < 0,01$; $R = -0,46$), jener zwischen LDMC und L_{th} -LAB lediglich signifikant ($p < 0,05$; $R = -0,33$).

Sowohl der Zusammenhang zwischen LDMC und der Dicke der oberen Epidermis ($p < 0,001$; $R = -0,54$) als auch jener zwischen LDMC und der unteren Epidermis ($p < 0,001$; $R = -0,55$) sind höchst signifikant. Der Zusammenhang zwischen unterer und oberer Epidermis ist ebenfalls höchst signifikant ($p < 0,001$; $R = 0,83$).

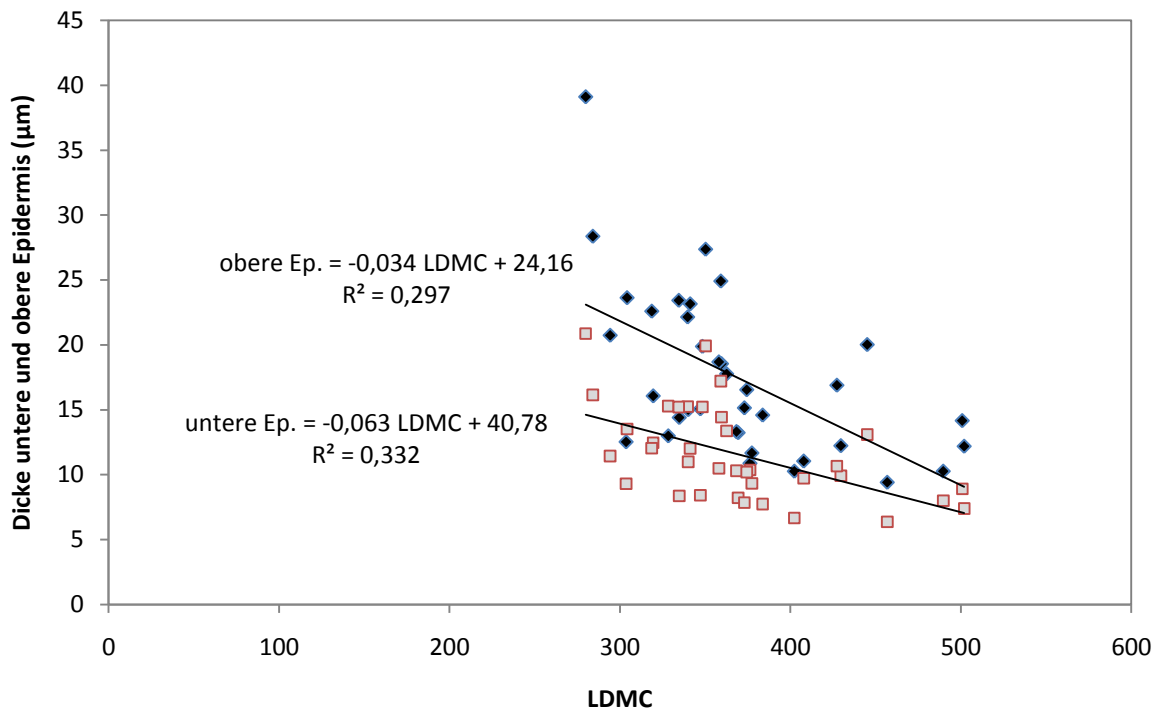


Abbildung 72 - Zusammenhang zwischen LDMC und unterer Epidermis (grau, quadratisch) sowie zwischen LDMC und oberer Epidermis (schwarz, eckig).

Tabelle 14 - Korrelations- und Regressionsanalyse von LDMC mit Epidermen

LDMC	Ep. oben	Ep. unten
Korrelationskoeffizient	0,576	0,545
R^2	0,332	0,297
Standardfehler	5,227	3,062
Beobachtungen	36	36

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
Ep. oben				
Schnittpunkt	40,784	5,748	7,096	3,38E-08
LDMC	-0,063	0,015	-4,108	0,00024
Ep. unten				
Schnittpunkt	24,162	3,367	7,177	2,67E-08
LDMC	-0,034	0,009	-3,786	0,0006

3.3.6 Regressionsanalysen Reißfestigkeit und anatomische Untersuchungen

Ein sehr signifikanter Zusammenhang besteht zwischen Reißfestigkeit und L_{th} -LAB ($p < 0,01$; $R = 0,48$). Ebenfalls sehr signifikante und positive Zusammenhänge bestehen sowohl zwischen Reißfestigkeit und Dicke der unteren Epidermis ($p < 0,01$; $R = 0,48$) als auch zwischen Reißfestigkeit und der Dicke des Schwammparenchyms ($p < 0,01$; $R = 0,43$).

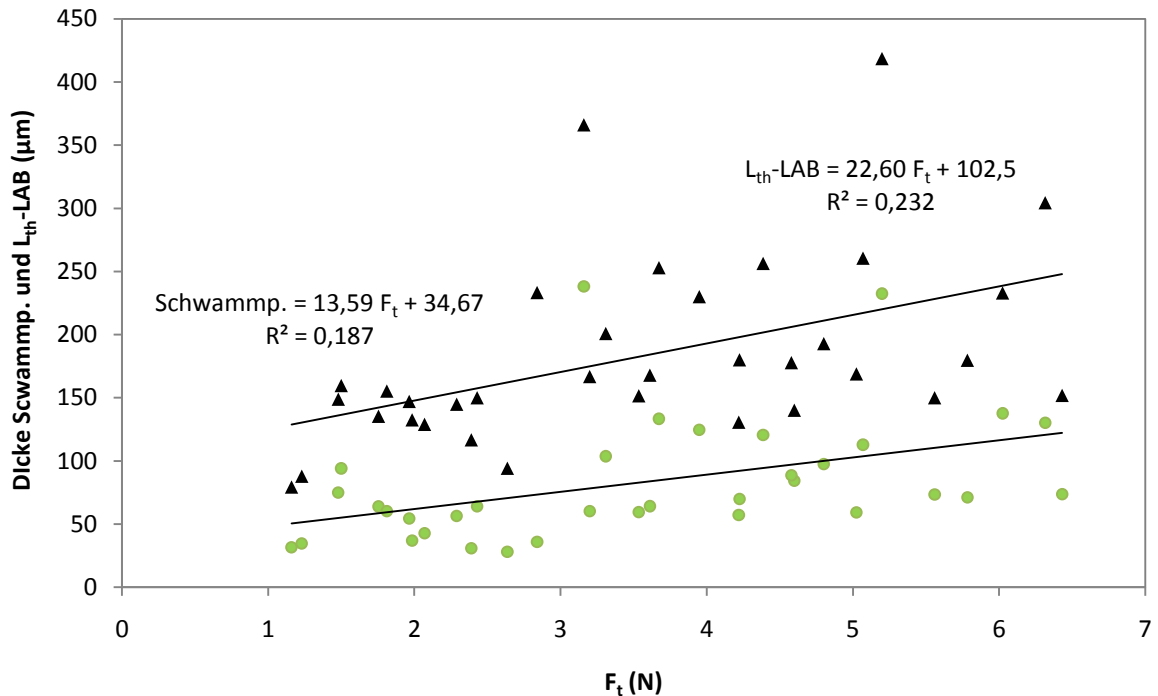


Abbildung 73 – Zusammenhang Reißfestigkeit und Schwammparenchym (grün, rund) sowie Blattdicke aus den Laboruntersuchungen (schwarz, dreieckig).

Tabelle 15- Korrelations- und Regressionsanalyse von Reißfestigkeit mit anat. Untersuchungen

Reißfestigkeit	L_{th}	Schwammp.	Ep. unten
Korrelationskoeffizient	0,482	0,432	0,477
R^2	0,232	0,187	0,228
Standardfehler	65,107	44,872	3,270
Beobachtungen	35	35	35

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Statistik	P-Wert
L_{th}-LAB				
Schnittpunkt	102,512	27,692	3,702	0,00078
F_t	22,601	7,160	3,156	0,00340
Ep. unten				
Schnittpunkt	34,677	19,085	1,817	0,0778
F_t	13,598	4,935	2,755	0,0095
Schwammp.				
Schnittpunkt	7,872	1,391	5,659	2,63E-06
F_t	1,122	0,360	3,121	0,0037

3.3.7 Regressionsanalyse SPAD und Palisadenparenchym

Zwischen dem SPAD-Wert und der Dicke des Palisadenparenchyms besteht ein höchst signifikanter und positiver Zusammenhang ($p < 0,001$; $R = 0,57$).

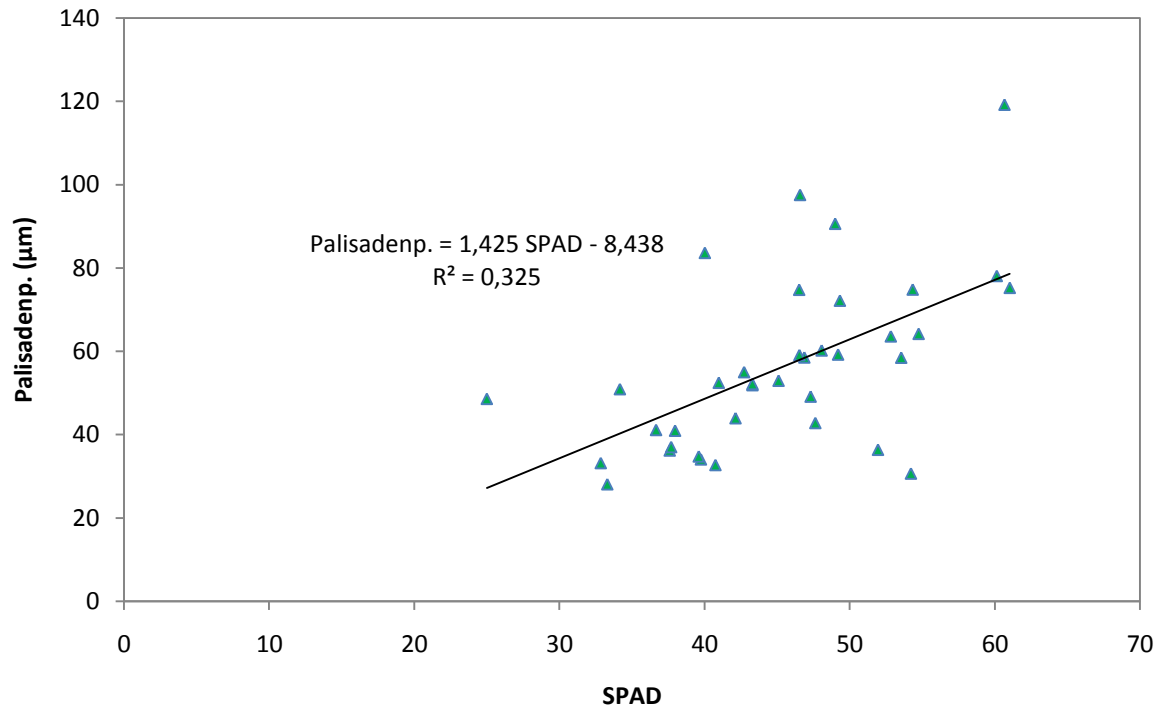


Abbildung 74 – Zusammenhang SPAD-Wert und Palisadenparenchym (grün, dreieckig).

Tabelle 16 - Korrelations- und Regressionsanalyse von SPAD mit Palisadenparenchym

SPAD	Palisadenp.
Korrelationskoeffizient	0,570
R^2	0,325
Standardfehler	17,099
Beobachtungen	37

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Statistik	P-Wert
Palisadenp.				
Schnittpunkt	-8,438	15,944	-0,529	0,59997
SPAD	1,426	0,347	4,109	0,00023

3.4 Zusammenhänge mit der relativen Wachstumsrate

3.4.1 Korrelationstabelle

Die folgende Tabelle zeigt die Zusammenhänge der relativen Wachstumsraten (RGR für Arten mit mindestens 10 Zuwachsmessungen) der gepflanzten Arten auf der Finca Amable (Kleinschmidt, unpubliziert) mit den vorgenommenen Messungen der funktionellen Blatteigenschaften.

Tabelle 17 - Korrelationstabelle der relativen Wachstumsraten. Signifikante Zusammenhänge ($p < 0,05$) sind unterstrichen hervorgehoben.

Messung	p-Werte	R	Messung	p-Werte	R
S_D	<u>0,035</u>	0,47	F_t	<u>0,038</u>	-0,41
S_L	0,053	-0,44	L_{th}-CR	0,47	-0,14
S_w	<u>0,020</u>	-0,51	L_{th}-LAB	<u>0,011</u>	-0,54
S_A	<u>0,023</u>	-0,51	Ep. oben	0,30	-0,24
δ¹⁵N	0,50	0,15	Ep. unten	<u>0,024</u>	-0,49
δ¹³C	0,21	-0,26	Palisadenp.	0,12	-0,35
N_{leaf}	0,18	0,28	Schwammp.	<u>0,013</u>	-0,53
C_{leaf}	0,26	-0,24	a	0,60	0,13
LA	0,43	-0,16	b	0,55	-0,15
SLA	0,06	0,37	PARsat	0,81	0,06
LDMC	0,80	-0,05	ETR 1500	0,51	0,16
SPAD	0,78	0,06			

3.4.2 Regressionsanalysen RGR und Stomata-Werte

Bis auf die Stomata-Länge, zeigen alle Werte der Stomata-Messungen einen signifikanten Zusammenhang mit den relativen Wachstumsraten. Bei der Stomata-Breite ist dieser am höchsten ($p < 0,05$; $R = -0,51$), bei der Stomata-Fläche ähnlich hoch ($p < 0,05$; $R = -0,51$). Bei Stomata-Dichte ist der Zusammenhang negativ ($p < 0,05$; $R = 0,41$).

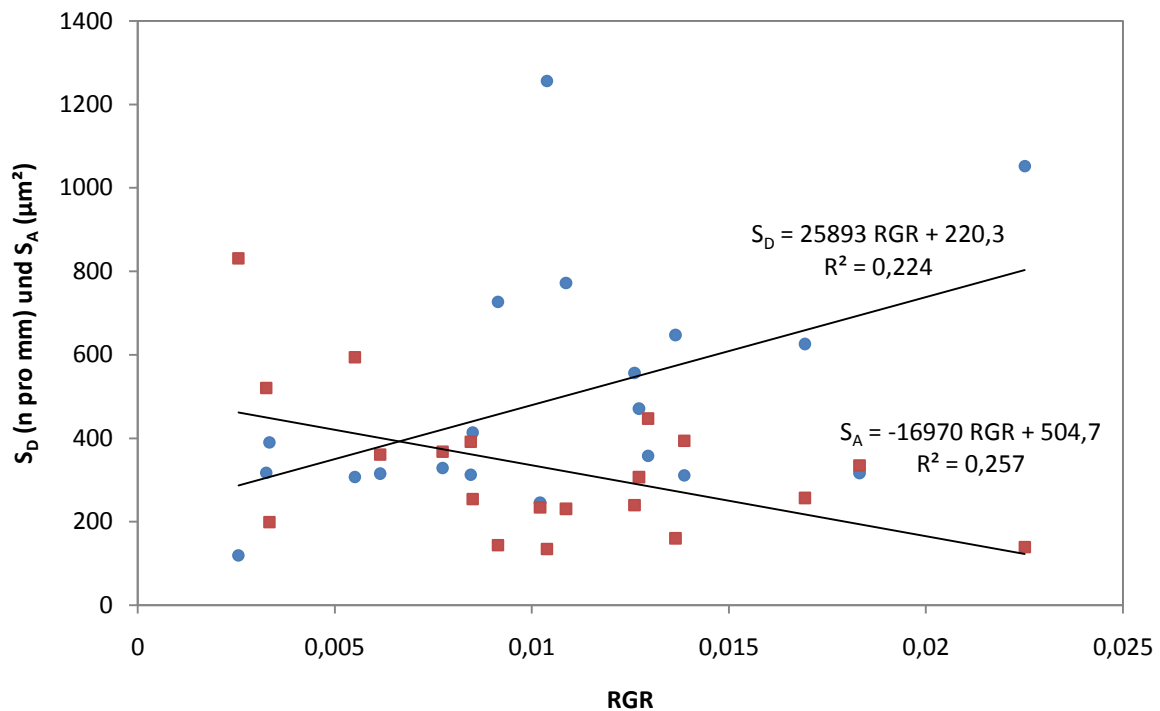


Abbildung 75 – Zusammenhang der relativen Wachstumsraten mit der Stomata-Fläche (rot, quadratisch) sowie mit der Stomata-Dichte (blau, rund)

Tabelle 18 – Korrelations- und Regressionsanalyse (Folgeseite) von RGR mit den Stomata-Werten

RGR	S _D	S _L	S _W	S _A
Korrelationskoeffizient	0,473	0,438	0,515	0,507
R ²	0,224	0,192	0,265	0,257
Standardfehler	256,835	5,505	3,860	153,976
Beobachtungen	20	20	20	20

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
S_D				
Schnittpunkt	220,299	132,200	1,666	0,113
RGR	25892,741	11355,547	2,280	0,035
S_L				
Schnittpunkt	28,791	2,834	10,160	6,99E-09
RGR	-503,285	243,398	-2,068	0,053
S_W				
Schnittpunkt	21,080	1,987	10,611	3,56E-09
RGR	-434,455	170,646	-2,546	0,020
S_A				
Schnittpunkt	504,788	79,256	6,369	5,34E-06
RGR	-16969,887	6807,814	-2,493	0,022

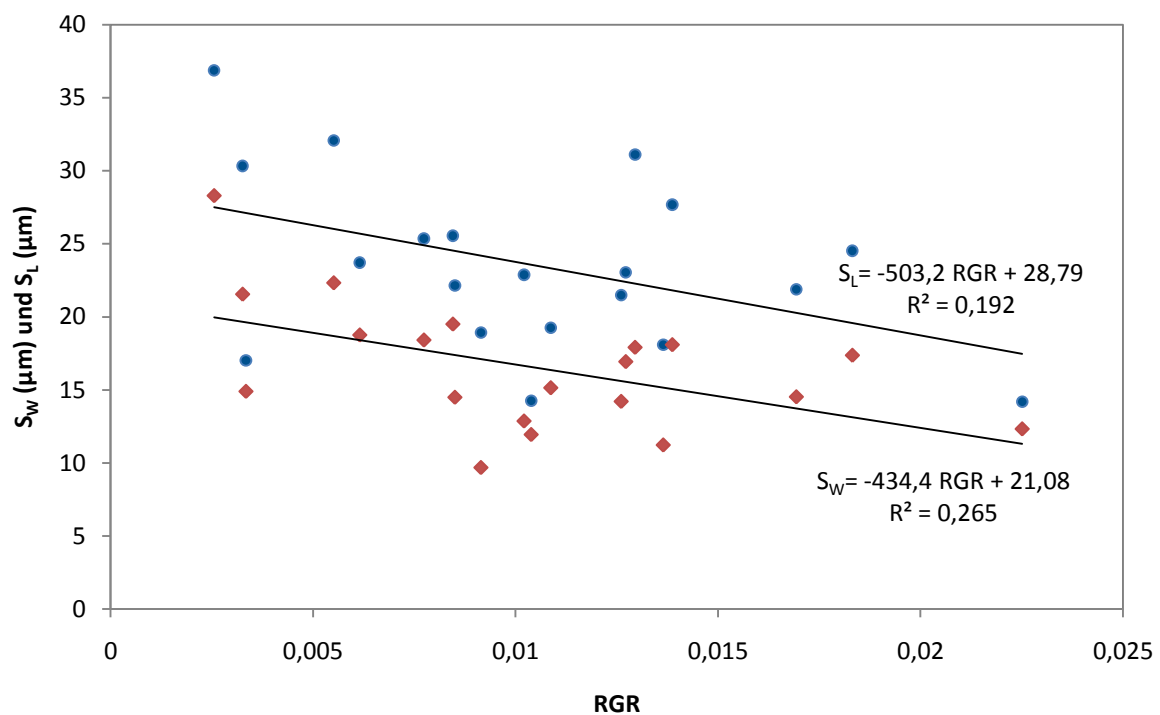


Abbildung 76 – Zusammenhang RGR und Stomata-Länge (blau, rund) sowie Stomata-Breite (rot, eckig).

3.4.3 Regressionsanalyse RGR und Reißfestigkeit

Die Werte der relativen Wachstumsrate (RGR) weisen einen signifikanten und negativen Zusammenhang mit der Reißfestigkeit auf ($p < 0,05$; $R = -0,41$). Langsam wachsende Bäume besitzen also offenbar Blätter mit höherer Reißfestigkeit.

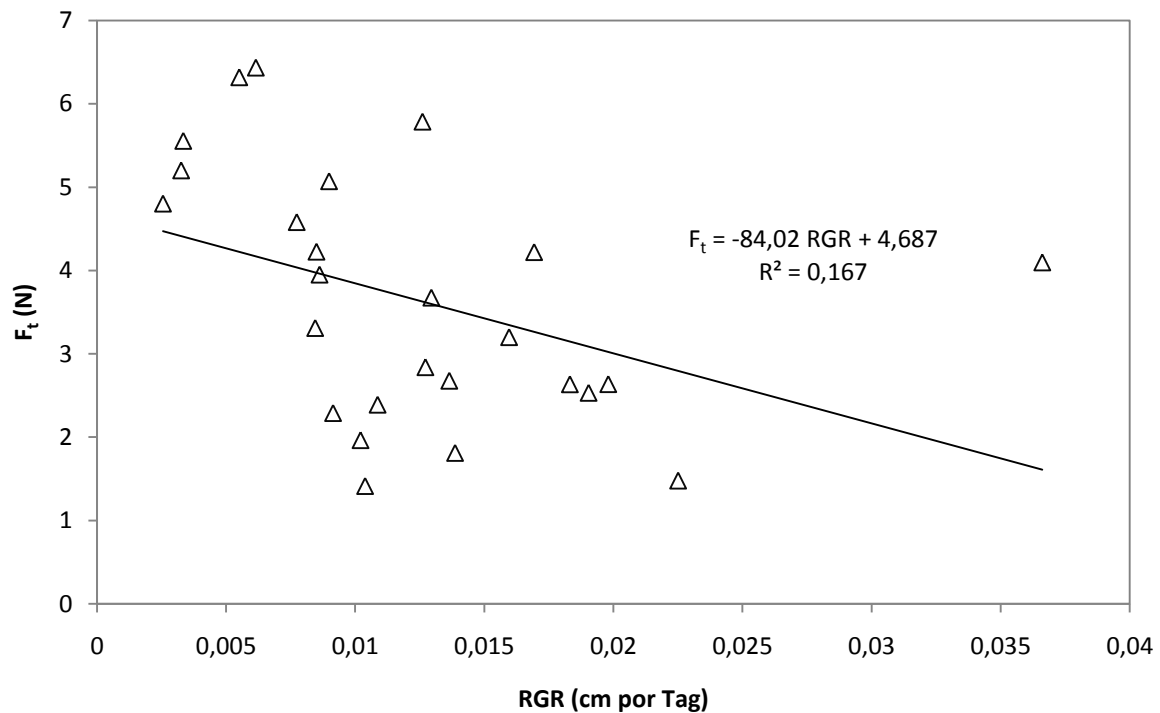


Abbildung 77 – Zusammenhang zwischen der relativen Wachstumsrate und der Reißfestigkeit.

Tabelle 19 - Korrelations- und Regressionsanalyse von RGR mit der Reißfestigkeit

RGR	F _t
Korrelationskoeffizient	0,409
R ²	0,167
Standardfehler	1,384
Beobachtungen	26

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
Schnittpunkt	4,687	0,542	8,651	7,68E-09
RGR	-84,023	38,254	-2,196	0,038

3.4.4 Regressionsanalyse RGR und anatomische Untersuchungen

Sowohl zwischen L_{th} -LAB ($p < 0,05$; $R = -0,54$), als auch bei den Dicken der unteren Epidermis ($p < 0,05$; $R = -0,49$) und des Schwammparenchyms ($p < 0,05$; $R = -0,53$) besteht ein signifikanter und negativer Zusammenhang mit der relativen Wachstumsrate. Laut den Ergebnissen haben langsam wachsende Bäume also folglich dickere Blätter.

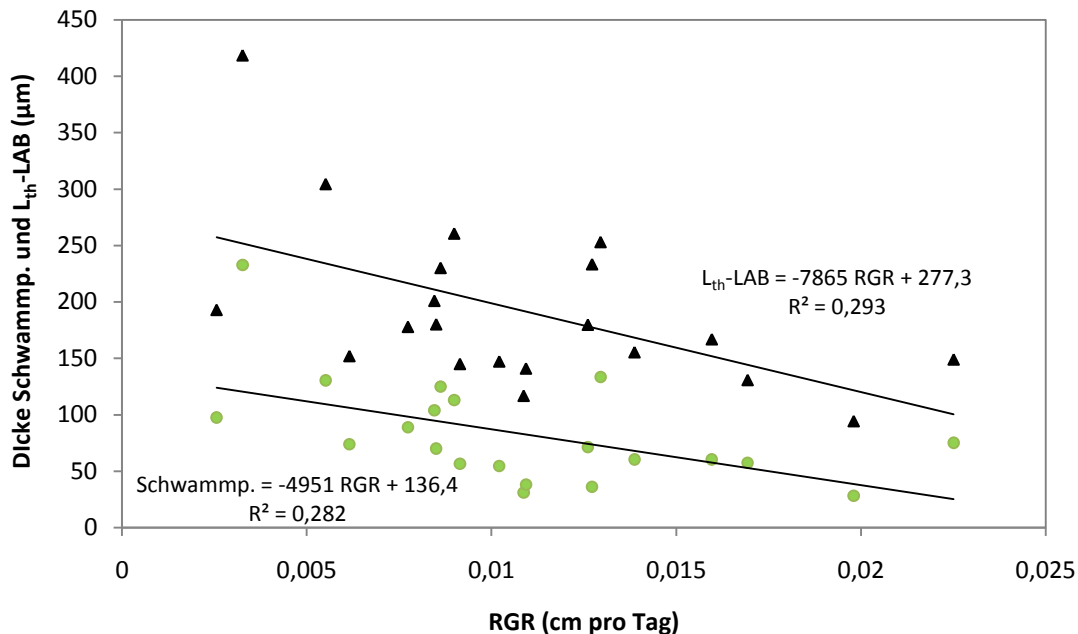


Abbildung 78 - Zusammenhang relativer Wachstumsraten und Schwammparenchym (grün, rund) sowie der Blattdicke aus den Laboruntersuchungen (schwarz, dreieckig).

Tabelle 20 - Korrelations- und Regressionsanalyse von RGR mit den anat. Untersuchungen.

RGR	L_{th} -LAB	Ep. unten	Schwammp.
Korrelationskoeffizient	0,541	0,490	0,532
R^2	0,293	0,240	0,283
Standardfehler	63,199	3,505	40,806
Beobachtungen	21	21	21

	Koeffizienten	Standardfehler	t-Test	P-Wert
L_{th}-LAB				
Schnittpunkt	277,345	33,440	8,294	9,77E-08
RGR	-7865,077	2801,736	-2,807	0,011
Ep. unten				
Schnittpunkt	16,394	1,854	8,840	3,69E-08
RGR	-380,851	155,376	-2,451	0,024
Schwammp.				
Schnittpunkt	136,465	21,591	6,320	4,58E-06
RGR	-4951,532	1808,989	-2,737	0,013

4. Diskussion

4.1 Methode

Obwohl die Sampleanzahl mit 187 Individuen relativ groß war, wiesen manche Spezies ($n = 53$) nur eine geringe Wiederholungsrate auf (28 Spezies $n \leq 3$; 25 Spezies $n > 3$). Bei den stomatären (27 von 53 Spezies $n \geq 3$) und den anatomischen (32 von 42 Spezies $n < 3$) Labormessungen in Wien war die Sampleanzahl noch geringer. Die empfohlene Anzahl von zehn Proben pro Spezies bei Cornelissen et al. (2013) wurde also nicht erfüllt. Dies liegt vor allem daran, dass zum Zeitpunkt der Datenerhebung die Bepflanzung der Wiederbewaldungsfläche noch nicht völlig abgeschlossen war und manche Individuen noch zu jung für eine Probenentnahme waren. Da die Bepflanzung nun aber abgeschlossen ist, sollte das Erreichen der empfohlenen Sampleanzahl bei zukünftigen Untersuchungen auf der Finca Amable kein Problem mehr darstellen.

Des Weiteren, wurde zwar stets versucht sonnenexponierte Blätter auszuwählen, was aber gerade bei höheren Bäumen nicht immer bedeutet, dass es sich dabei tatsächlich auch um Sonnenblätter handelte. Um dies sicherzustellen, müssten wohl mehrere Blätter der gleichen Art anatomisch auf die Dicke des Palisadenparenchyms sowie die Stomata-Dichte untersucht und innerartlich verglichen werden. Aufgrund des enormen Arbeitsaufwandes und der teilweise ohnehin geringen Wiederholungsrate pro Spezies wurde darauf allerdings verzichtet.

Obwohl zahlreiche Spezies der Gattung *Tabebuia* mittlerweile der Gattung *Handroanthus* zugerechnet werden, wurde in dieser Arbeit die Gattungsbezeichnung *Tabebuia* beibehalten. Ebenfalls schwierig gestaltete sich die genaue Artbestimmung der Gattung *Inga*. Aus diesem Grund wurden alle gesammelten Blätter dieser Gattung als *Inga sp.* klassifiziert.

Die Mittelwerte der Dickenmessungen mit dem Mikrometer in Cosa Rica ($n = 164$) wiesen eine gute Korrelation mit jenen aus den Labormessungen ($n = 69$) auf ($p < 0,001$; $R = 0,76$). Abweichungen in den Dicken könnten durch das versehentliche Mittmessen von (kleinen) Blattadern in Costa Rica entstanden sein. Ebenfalls möglich wäre eine Veränderung der Dicke durch den Transport in der FAA-Lösung oder der Präparation mit PEG.

4.2 Zusammenhänge zwischen den vorgenommenen Messungen

4.2.1 Stomata-Werte

Stomata-Dichte (S_D) wird im Wesentlichen von äußeren Faktoren wie Lichtintensität und Konzentration des atmosphärischen CO_2 bestimmt (Casson und Gray, 2008; Hetherington und Woodward, 2003; Mansfield et al., 1990). Im Rahmen dieser Arbeit konnte außerdem eine schwache, aber signifikant positive Korrelation zwischen S_D und $\delta^{13}N$ ($p < 0,05$; $R = 0,37$) nachgewiesen werden. Des Weiteren konnte ein negativer Zusammenhang zwischen der Stomata-Dichte und der Stomata-Länge ($p < 0,001$; $R = -0,74$) gefunden werden. (Indirekter) Grund hierfür ist die so genannte stomatäre Leitfähigkeit, worunter die Transpiration (pro Fläche und Zeit) pro Gradient Wassersättigungsdefizit (bzw. CO_2 Konzentration) entlang der Stomata verstanden wird. Diese wird verbessert, wenn die Stomata-Dichte, die Stomata-Größe (Produkt aus Länge und Breite) oder der Prozentanteil der Porenfläche pro Stomata-Fläche erhöht werden (Franks et al., 2009). Bedenkt man also die stomatäre Leitfähigkeit, ist der Zusammenhang zwischen Größe und Dichte einleuchtend. Um eine ähnliche stomatäre Leitfähigkeit zu gewährleisten, bedarf es vieler kleiner oder wenig großer Stomata, weshalb diese beiden Faktoren einen *trade-off* bilden. Laut Franks und Beerling (2009) sind höhere Stomata-Dichten außerdem der einzige Weg um die höchsten Werte für stomatäre Leitfähigkeit bei gleichbleibender, totaler Porengröße gesamten Blatt zu erreichen. Als Grund wird eine Verringerung der Diffusionswege genannt. Laut Mott et al. (1982) tendieren auch extrem dicke Blätter ($>0,5$ mm) dazu amphistomatisch zu sein. Begründet wird dies ebenfalls damit, dass sonst die Diffusionswege durch das Mesophyll bei hohen Photosynthese-Raten zu lange wären. In fossilem Pflanzenmaterial konnten Franks und Beerling (2009) tatsächlich eine Zunahme der Stomata-Dichte, verbunden mit einer gleichzeitigen Abnahme der Stomata-Größe, in den letzten 400 Millionen Jahre nachweisen. Dieser Zeitraum war von einem starken Rückgang der atmosphärischen CO_2 -Konzentration geprägt, was evolutionär gesehen offenbar viele kleine Stomata begünstigte um potenziellen CO_2 -Mangel im Blatt (orig. „starvation“) zu begegnen (Franks und Beerling, 2009).

Obwohl also ein Zusammenhang zwischen erhöhter Stomata-Dichte und einer erhöhten stomatären Leitfähigkeit bestehen sollte, scheinen einige Ergebnisse dem zu widersprechen. So findet sich statistisch gesehen keine signifikante Korrelation zwischen Blattdicke und S_D ($p = 0,2$; $R = -0,23$), obwohl laut Franks und Beerling (2009) sowie Mott et al. (1982) eine höhere S_D kürzere Diffusionswege bedeuten sollte. Demgegenüber stehen die sehr

signifikanten und positiven Zusammenhänge zwischen Blattdicke sowie S_L ($p < 0,01$; $R = 0,52$) und S_W ($p < 0,01$; $R = 0,52$). S_W hat hierbei offenbar eine etwas größere Bedeutung, da sie ebenfalls positiv und sehr signifikant mit der SLA korreliert ($p < 0,01$; $R = 0,50$), aber zwischen S_L und SLA eine weniger signifikante Verbindung zu finden ist ($p < 0,05$; $R = 0,38$). Je größer die Stomata also sind, desto dicker und/oder dichter ist das Blatt. Grund dafür könnte der Zusammenhang zwischen (langsamen Pflanzenwachstum und) der Ausbildung von „teuren“, langlebigen und physiologisch wenig aktiven Blättern sein (Poorter und Bongers, 2006). Jene Arten, welche in dicke, das heißt, meist langlebigere Blätter investieren, also geringere Photosynthese-Raten besitzen, benötigen allgemein auch weniger CO_2 . Folglich ist eine geringere Zahl an Stomata für sie offenbar ausreichend. Sie investier(t)en ihre verfügbaren Ressourcen nicht in mehr Schließzellen, sondern verfügen (noch immer) über wenig und größere, also ursprünglichere Stomata. Auch könnte in einer Umgebung wie den Tropen, wo (meist) genügend Wasser zur Verfügung steht, der potenzielle Wasserverlust einer Pflanze einen nicht so stark limitierenden Faktor einnehmen. Demgegenüber steht, dass keine Zusammenhänge mit dem $\delta^{13}C$ -Wert gefunden wurden, welcher ein gutes Maß für die Wassernutzungseffizienz von Pflanzen darstellt. Trotzdem scheinen größere Stomata dort zumindest kein Nachteil (aber auch kein Vorteil) zu sein, solange die atmosphärische CO_2 -Konzentration nicht drastisch abnimmt oder Trockenstress in Zukunft zunimmt. Da die aktuellen Entwicklungen auf eine weiter fortschreitende Zunahme des CO_2 -Gehalts hindeuten, besteht zumindest in dieser Hinsicht kein Anlass in Zukunft kleinere und damit zahlreichere Stomata auszubilden (so wie in der Vergangenheit geschehen).

Ein weiterer, sehr signifikanter und naheliegender Zusammenhang besteht zwischen der Dicke der unteren Epidermis und S_L ($p < 0,01$; $R = 0,55$), S_W ($p < 0,01$; $R = 0,53$) sowie ein etwas höherer zwischen unterer Epidermis und der aus S_L und S_W abgeleiteten Stomata-Fläche ($p < 0,01$; $R = 0,58$). Erklärbar ist dies durch die Tatsache, dass Stomata Teil der unteren Epidermis sind. So wird bei Fanourakis et al. (2015) die Porentiefe gleichgesetzt mit der Schließzellen-Breite (also (Stomata-Breite – Porenbreite)/2), basierend auf der Annahme, dass Schließzellen einen runden Querschnitt aufweisen. Wird dieser Ansatz weitergedacht, so ist ein Zusammenhang zwischen Epidermis-Dicke und der Stomata-Größe nicht ganz abwegig. Schließlich korrelieren sowohl S_L , S_W und die daraus resultierende S_A mit der Schließzellen-Breite und folglich Dicke, welche wohl von den übrigen Epidermis-Zellen beeinflusst wird.

4.2.2 SLA

Laut Sakschewski et al. (2016) bietet die *specific leaf area* (SLA) eine gute Möglichkeit vorherzusagen wie Blätter mit Trockenheit umgehen (werden). Sie wird aus der Blattfläche (LA), dividiert durch die Trockenmasse (L_{dry}) des Blattes berechnet. Eine hohe SLA bedeutet laut Sakschewski et al. (2016) generell billigere Blätter, was jungen Bäumen unter (Trocken-) Stress einen Vorteil bietet. Blätter mit hoher *leaf mass per area*, also niedriger SLA (Cornelissen et al., 2013), haben außerdem eine dickere Blattspreite und/oder ein dichteres Blattgewebe (Wright et al., 2004). Ein solcher Zusammenhang, also zwischen SLA und Blattdicke wurde bereits zuvor angesprochen und konnte auch in dieser Arbeit festgestellt werden ($p < 0,001$; $R = -0,57$). Positiv ist auch der Zusammenhang zwischen prozentualem Stickstoffgehalt (N_{leaf}) und SLA ($p < 0,001$; $R = 0,63$). Beide Zusammenhänge (Korrelation SLA mit Blattdicke und N_{leaf}) lassen sich dadurch erklären, dass Blätter mit höheren Photosynthese-Raten in der Regel ein dickeres Palisadenparenchym aufweisen (Mott et al., 1982). Dieses enthält prozentual gesehen viel Stickstoff, welcher wichtig für Photosynthese-Proteine wie Rubisco ist (Wright et al., 2004). Der positive Zusammenhang von SLA mit der Konzentration von Stickstoff im Blatt sowie der massebasierten, lichtgesättigten Photosyntheserate wird außerdem wie die negative Korrelation zwischen SLA und Blattanglebigkeit in zahlreichen Arbeiten angesprochen (Cornelissen et al., 2013; Poorter und Bongers, 2006, Wright et al., 2004). Das Palisadenparenchym korreliert außerdem positiv höchst signifikant mit dem Schwammparenchym ($p < 0,001$; $R = 0,53$). Da jedoch die Korrelation zwischen Palisadenparenchym und SLA schwächer ausgeprägt ist ($p < 0,01$; $R = -0,30$), als jene zwischen SLA und der Dicke des Schwammparenchyms ($p < 0,001$; $R = -0,43$), lassen sich oben angesprochene Zusammenhänge nur teilweise mit den vorliegenden Resultaten erklären. Auch konnte in dieser Arbeit kein Zusammenhang zwischen SLA und der Elektronentransportrate (ETR 1500) gefunden werden ($p = 0,23$; $R = -0,27$). Laut Hikosaka (2004) besteht jedoch ein positiver Zusammenhang zwischen photosynthetischer N-Nutzungs-Effizienz (PNUE) und SLA. Diese wurde zwar nicht untersucht, bietet jedoch ebenfalls eine gute Erklärung, warum jene Blätter mit hoher SLA prozentual mehr Stickstoff aufweisen. Dieser wird unter anderem dazu benötigt dickere Zellwände zu produzieren. Diese führen allgemein zu robusteren Blättern, bedeuten aber auch eine Verringerung der Leitfähigkeit des Mesophylls für CO_2 (Hikosaka, 2004). Weil Stickstoff also gleichzeitig für die Photosynthese und für dickere Zellwände benötigt wird, spricht Hikosaka (2004) von einem *trade-off* zwischen Blattrobustheit und Photosynthese-Raten. Dies konnte in den vorgenommen Untersuchungen jedoch nicht bestätigt werden, da F_t und ETR 1500 keine Signifikanz aufweisen.

4.2.3 Anatomische Untersuchungen

Der Zusammenhang zwischen *leaf dry-matter content* (LDMC) und L_{th} -CR ist negativ und sehr signifikant ($p < 0,01$; $R = -0,46$), jener zwischen LDMC und L_{th} -LAB immerhin noch signifikant ($p < 0,05$; $R = -0,33$). Dies ist dadurch erklärbar, dass LDMC indirekt mit der Dicke eines Blattes ($LDMC = 1/(\text{Blattdichte} \times SLA \times L_{th})$) in Verbindung steht (Cornelissen et al., 2013). Auch tendiert laut Cornelissen et al. (2013) LDMC oft dazu positiv mit der Blattlebensdauer zu korrelieren, da Blätter mit höheren LDMC offenbar resistenter gegenüber physikalische Schäden (Herbivorie, Wind, Hagel, etc.) sind. Blattlebensdauer wurde aufgrund der benötigten sehr langen Beobachtungsdauer nicht untersucht. Die Werte des LDMC bieten gemeinsam mit jenen der SLA nun aber zumindest eine gute Möglichkeit diese abzuschätzen.

In den Untersuchungen konnte außerdem ein negativer, sehr signifikanter Zusammenhang zwischen LDMC und der Dicke der oberen Epidermis ($p < 0,001$; $R = -0,54$) als auch zwischen LDMC und der unteren Epidermis ($p < 0,001$; $R = -0,55$) festgestellt werden. Ein Grund für diese Korrelation wurde in der Literatur zwar nicht gefunden, könnte aber die beschriebene Robustheit gegenüber physikalischen Schäden teilweise erklären. Ein Zusammenhang zwischen LDMC und anderen Gewebeschichten wurde nicht festgestellt.

Nachvollziehbarer ist der sehr signifikante Zusammenhang zwischen Reißfestigkeit und L_{th} -LAB ($p < 0,01$; $R = 0,48$), da dickere Blätter mehr Kraft benötigen bis sie reißen. Bisher wurde ein solcher Zusammenhang nur zwischen *force to shear* und dem *punch test*, nicht aber für die in dieser Arbeit untersuchte Reißfestigkeit (*force to tear*) beschrieben (Cornelissen et al., 2013). Des Weiteren besteht sowohl ein Zusammenhang zwischen Reißfestigkeit und Dicke der unteren Epidermis ($p < 0,01$; $R = 0,48$) als auch zwischen Reißfestigkeit und der Dicke des Schwammparenchyms ($p < 0,01$; $R = 0,43$). Ebenfalls besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Reißfestigkeit und C-Konzentration ($p < 0,05$; $R = 0,49$), was sich laut Cornelissen et al. (2013) daraus erklärt, dass robuste Blätter in der Regel ein Indikator dafür sind, dass der verfügbare Kohlenstoff in strukturellen Schutz der (für die Photosynthese zuständigen) Gewebeschichten investiert wurde. Kein statistisch bedeutender Zusammenhang besteht jedoch zwischen der Dicke des Palisadenparenchyms ($p = 0,094$; $R = 0,29$) und/oder der prozentualen N-Konzentration ($p = 0,49$; $R = -0,25$). Diese Gewebeschicht und/oder der N-Anteil dürften also nicht so wichtig für das Ausbilden stabiler Blätter sein, obwohl dies im Bezug auf den N-Gehalt in der Literatur teilweise gegenteilig beschrieben ist (Hikosaka, 2004).

Da der Großteil der Chloroplasten im Palisadenparenchym zu finden ist (Nultsch, 2001), korreliert erwartungsgemäß die Dicke des Palisadenparenchyms positiv und höchst signifikant mit dem SPAD-Wert ($p < 0,001$; $R = 0,57$), welcher indirekt den Chlorophyll-Anteil angibt. Eine Korrelation des SPAD-Werts mit dem Schwammparenchym ($p = 0,26$; $R = 0,19$) oder der Blattdicke (L_{th} -CR) insgesamt besteht nicht ($p = 0,18$; $R = 0,20$).

Nicht genauer untersucht wurden im Rahmen dieser Arbeit die Leitbündel. Deren Anzahl, Verteilung und Größe könnte aber noch zahlreiche wichtige Informationen über den Wassertransport und die Festigkeit der Blätter liefern und sollten in zukünftige Untersuchungen miteinbezogen werden. Die beschriebene Methode, mit welcher die anatomischen Schnitte angefertigt wurden, lieferte zum Teil sehr gute Ergebnisse und ist auch für Untersuchungen der Leitbündel zu empfehlen.

Nur am Rande untersucht, doch teilweise sehr relevant für den Gasaustausch mit der Umgebung und dem potenziellen Schutz vor Herbivorie, wurden Idioblasten, Trichome (Haare) oder andere Anhangsgebilde. Zwar beschrieben, aber nicht genauer analysiert oder quantifiziert wurden außerdem Kristalle oder andere Strukturen innerhalb des Mesophylls, welche ebenfalls den Grad der Herbivorie beeinflussen (können).

4.2.4 Trade-offs zwischen relativer Wachstumsrate und Blatteigenschaften

Laut Poorter und Bongers (2006) bedeutet ein schnelles Pflanzenwachstum in der Regel die Ausbildung von „billigen“, kurzlebigen, dafür aber physiologisch aktiven Blättern. Kurzlebige Blätter tendieren in der Folge zu einem effizienten Einsatz von Blattfläche pro investierte Biomasse, wodurch sie (meist) eine höhere SLA haben. Außerdem weisen sie höhere Photosynthese-Raten auf (Hikosaka, 2004) und besitzen (daher) tendenziell mehr Stickstoff pro Blattfläche (N_{leaf}). (Poorter und Bongers, 2006) Im Bezug auf den in der Literatur oft beschriebenen Zusammenhang zwischen Wachstumseffizienz und/oder relativer Wachstumsrate (RGR) sowie SLA (Sakschewski et al., 2016; Cornelissen et al., 2013), konnte in dieser Arbeit jedoch nur eine schwache Korrelation festgestellt werden ($p = 0,059$; $R = 0,37$). Auch weisen die Daten auf keinen Zusammenhang zwischen RGR und N_{leaf} hin ($p = 0,18$; $R = 0,28$).

Nichts desto weniger lassen die vorgenommenen Untersuchungen vermuten, dass ein *trade-off* zwischen RGR und stabilen, also (meist) langlebigeren, Blättern besteht. Grund zu dieser Annahme gibt die signifikante und negative Korrelation zwischen RGR und Reißfestigkeit ($p < 0,05$; $R = -0,41$). Auch korreliert RGR negativ mit der Blattdicke ($p < 0,05$; $R = -0,54$), welche laut Cornelissen et al. (2013) unter anderem eine Schlüsselrolle bei der mechanischen Robustheit eines Blattes spielt. Diese führt laut Wright et al. (2004) zusammen mit einer geringeren Verträglichkeit für Herbivoren (beides assoziiert mit SLA) zu einer längeren Blattlebensdauer. Der Zusammenhang zwischen RGR und Blattdicke ist jedoch wohl hauptsächlich auf die Dicke des Schwammparenchyms zurückzuführen, da die stärkste (negative) Korrelation zwischen RGR und dieser Gewebeschicht besteht ($p < 0,05$; $R = -0,53$).

Ebenfalls zeigen die Werte eine negative Korrelation zwischen RGR und unterer Epidermis ($p < 0,05$; $R = -0,49$). Dies erklärt sich dadurch, dass die Dicke der unteren Epidermis mit der Stomata-Größe korreliert und bis auf die Stomata-Länge (S_L) alle Werte der Stomata-Messungen einen signifikanten Zusammenhang mit RGR zeigen. Bei der Stomata-Breite (S_W) ist dieser negativ und am höchsten ($p < 0,05$; $R = -0,51$), bei der Stomata-Fläche (S_A) ebenfalls negativ und ähnlich hoch ($p < 0,05$; $R = -0,51$) und bei der Stomata-Dichte (S_D) positiv und etwas geringer ($p < 0,05$; $R = 0,41$). Während also die Wachstumsgeschwindigkeit eine geringe aber dennoch deutlich negative Auswirkung auf die Größe der Stomata hat, korreliert höhere S_D offenbar mit höherer RGR. Die höchste Korrelation bezüglich RGR und S_D zeigt *Croton schiedeanus* (Euphorbiaceae), was im Vergleich zu anderen Arten auf der Finca Amable eine Spezies mit relativ geringer Stammholzdichte (0,37) ist (Kreinecker, 2016). Da laut Woodcock und Shier

(2002) vor allem Pionierarten Holz mit geringer Dichte produzieren, also meist (aber nicht immer) schnell wachsende Spezies, könnte die festgestellte Korrelation aus dem bereits beschriebenen, indirekten Zusammenhang resultieren. Gemeint ist damit ein *trade-off* zwischen S_D sowie Stomata-Größe und den beschriebenen evolutionären Ursachen. Da RGR nichts mit dem absoluten (Höhen-)Wachstum zu tun hat und es sich bei allen Samples um Sonnenblätter handelt, kann eine höhere S_D durch mehr Sonneneinstrahlung weitestgehend ausgeschlossen werden.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass mit dieser Arbeit eine Tendenz zu einem *trade-off* zwischen hoher RGR mit hoher S_D (und (meist) weniger dichtem Holz) sowie reißfesten (und damit wohl langlebigen) Blättern mit höherer Stomata-Größe festgestellt werden konnte. Grund dafür ist wohl das Vorhandensein von zwei entgegengesetzten ökologischen Strategien. Zum einen schnelles Wachstum, welches mit „billigen“ Blättern sowie hohen Photosynthese-Raten und damit höherer S_D assoziiert ist. Zum anderen langsames Wachstum mit „teureren“ aber auch stabileren Blättern, welche größere (also ursprünglichere) Stomata besitzen. Letztere sind für geringere Photosynthese-Raten offenbar ausreichend. Dass nicht alle Arten das eine oder andere Extrem wählen, ist durch ökologische Einnischungen zu begründen. Welche Blätter und damit welche Bäume besser mit den Bedingungen vor Ort zurechtkommen, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen. Bis dahin wurde mit den vorliegenden Daten bereits jetzt ein besseres Verständnis über die unterschiedlichen ökologischen Strategien der verschiedenen Arten auf der Finca Amable erzielt und liefert zahlreiche Ansätze für zukünftige Erklärungsmodelle.

5. Literaturverzeichnis

- Aasamaa, K., Söber, A., Rahi, M. (2001), Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 765–774.
- Al Afas, N., Marron, N., Ceulemans R. (2005), Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture. *Environmental and Experimental Botany* 58: 279–286.
- Anten, N. P. R. und Hirose, T. (1999), Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology* 87: 583–597.
- Arnold, S. J. (1983), Morphology, performance and fitness. *American Zoology* 23: 347-361.
- Black-Samuelsson, S. und Andersson, S. (2003), The effect of nutrient stress on developmental instability in leaves of *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Betula pendula* (Betulaceae). *American Journal of Botany* 90: 1107-111.
- Camargo, M. A. B. und Marengo, R. A. (2011), Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonia* 41: 205 – 212.
- Casson, S, Gray, J. E. (2008), Influence of environmental factors on stomatal development, Review. *New Phytologist* 178: 9–23.
- Chaturvedi, R. K. et al. (2011), Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal of Biosciences* 36: 963–981.
- Cornelissen, J. H. C., J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E. et al. (2003), A handbook for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

- Cornelissen, J. H. C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, A. E. et al. (2013), New handbook for standardised of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C. et al. (2013), Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service Vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958–2975.
- Fanourakis, D., Giday, H., Milla, R., Pieruschka, R. et al. (2015), Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides: *Annals of Botany* 115: 555–565.
- Farquhar, G., D. Buckley, T., N., Miller, J. M. (2002), Optimal Stomatal Control in Relation to Leaf Area and Nitrogen Content. *Silva Fennica* 36: 625–637.
- Franks, P. J., Drake, P. L., Beerling, D. J. (2009) Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell and Environment* 32: 1737–1748.
- Franks, P. J. und Beerling, D. J. (2009), Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *PNAS* 106: 10343–10347.
- Franks, P. J. und Farquhar, G., D. (2007), The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology* 143: 78-87.
- Ghazoul, J., Sheil, D. (2010), *Tropical Rain Forest Ecology, Diversity, and Conservation*, Oxford University Press, New York.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore R. et al. (2013), High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850-853.
- Hetherington, A. M., Woodward, F. I. (2003), The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-908.

- Hikosaka, K. (2004), Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research* 117: 481–494.
- Huber, W. et al. (2006), Der „Regenwald der Österreicher in Costa Rica“-Forschung und Naturtourismus. In: Borsdorf/Hödl (Hg.) *Naturraum Lateinamerika. Geographische und biologische Grundlagen*, Jahrbuch des Österreichischen Lateinamerika-Instituts, Wien 2006.
- Kalaji, H., M. Schansker, G., Ladle, R. J. et al. (2014), Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynthesis Research* 122: 121–158
- Kleinschmidt, S. (2013), Untersuchungen zu den Wiederbewaldungsmaßnahmen auf der Finca Amable (Prov. Puntarenas, Costa Rica). Bachelorarbeit, Hochschule Geisenheim.
- Kreinecker, F. (2016), Funktionelle Eigenschaften von Holz und deren Bedeutung für die Ökologie tropischer Baumarten in Costa Rica. Diplomarbeit, Universität Wien.
- Le, H. D., Herbohn, J. et al. (2012), More than just trees: Assessing reforestation success in tropicaldeveloping countries. *Journal of Rural Studies* 28: 5-19.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R. et al. (2015), Global carbon budget 2014. *Earth System Science Data* 7: 47- 85.
- Leopold, A. C., Andrus, R., Finkeldey, A. et al. (2001), Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 142: 243-249.
- Maherali et al. (2006), Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees, in: *Plant, Cell and Environment* 29, S. 571–583.
- Mansfield, T. A., Hetherington, A., M., Atkinson, C., J. (1990), Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 55-75.

- Mittelbach, G. G., Schemske, D., Cornell, H., et al. (2007), Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315–331.
- Nascimento, H. E. M., Laurance, W. F. (2002), Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 168: 311–321.
- Nultsch, W. (2001), *Allgemeine Botanik*, 11. Auflage, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Poorter, L. und Bongers, F. (2006), Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733–1743
- Rascher, U., Liebig, M., Lüttge, U. (2000), Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* 23: 1397-1405.
- Royer, D. L. (2001). Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ Concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology* 114: 1–28.
- Rudel, T. K., Bates, D., Machingui ashi, R. et al. (2002), Tropical Forest Transition? Agricultural Change, Out-migration, and Secondary Forests in the Ecuadorian Amazon. *Annals of the Association of American Geographers*, 92: 87–102.
- Sakschewski, B., von Bloh, W., Boit, A., Poorter, L. et al. (2016), Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature climate change* 6: 1032–1036.
- Schimper, A. F. W. (1908), *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*, Fischer Verlag, Jena, 214.
- Schultz, J. (2000), *Handbuch der Ökozonen*, Ulmer Verlag, Stuttgart.

- Soudzilovskaia, N. A., Cornelissen, J. H. C. et al. (2013), Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. PNAS 110: 18180–18184.
- Violle, C., Laure Navas, M., Ville, D. et al. (2007), Let the concept of trait be functional!. Oikos 116: 882-892.
- Walter, H. und Breckle, S.-W. (2004), Ökologie der Erde 2, Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen, Fischer Verlag, Stuttgart.
- Walter, H. und Breckle, S.-W. (1999), Vegetation und Klimazonen: Grundriß der globalen Ökologie, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Wanek, W., Huber, W., Weissenhofer, A. et al. (2011), Kalkulation der Kohlenstoffbindung bei Wiederbewaldung in den Tropen, online unter: <http://docplayer.org/5487341-Kalkulation-der-kohlenstoffbindung-bei-wiederbewaldung-in-den-tropen.html> (letzter Zugriff 09.11.2016).
- Weissenhofer, A. , Huber, W., Mayer, V. et al. (2008), Natural and cultural history of the Golfo Dulce region, Costa Rica". Oberösterreichische Landesmuseen, Linz.
- Woodcock, D., Shier, A. (2002), Wood specific gravity and its radial variations: The many ways to make a tree. Trees 16: 437-443.
- Woodward, F. I. und Kelly, C. K. (1995), The influence of CO₂ concentration on stomatal density. New Phytologist 131: 311-327.
- Wright et al. (2004), The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821-827.
- Zanne, A. E., Chapman, C. A. (2001), Expediting Reforestation in Tropical Grassland: Distance and Isolation from Seed Sources in Plantations. Ecological Applications 11: 1610–1621.

6. Abbildungsverzeichnis

Einführung

Abbildung 01 – Zonobiome der Erde	02
Abbildung 02 – Entwicklung und Verhältnis der globalen CO ₂ -Emissionen	04
Abbildung 03 – Biologischer Korridor AMISTOSA	05
Abbildung 04 – Zusammenhang M-P-P traits und Pflanzen-Fitness	07
Abbildung 05 – Stomata (<i>Croton schiedeana</i>)	09
Abbildung 06 – Eingefärbter Querschnitt (<i>Anacardium Excelsum</i>)	10
Abbildung 07 – Zusammenhang stomat. Leitfähigkeit, Wasserverfüg. und N-gehalt	13

Materialien und Methoden

Abbildung 08 – Forschungsstandort	16
Abbildung 09 – Klimadiagramm der Tropenstation La Gamba	16
Abbildung 10 – Gepflanzte Plots auf der Finca Amable	17
Abbildung 11 – Messung mit dem Gerät SPAD	19
Abbildung 12 – Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz	20
Abbildung 13 – Eingescannte Blattflächen	21
Abbildung 14 – Messpunkte für Blattdicke	22
Abbildung 15 – Querschnitt (<i>Peltogyne purpurea</i>)	23
Abbildung 16 – Vergl. Stomata-Abdruck/abgez. Epidermis (<i>Dussia macrophyllata</i>)	24
Abbildung 17 – Auszählung Stomata (<i>Macrolobium hartshornii</i>)	25
Abbildung 18 – Vermessung Stomata (<i>Macrolobium hartshornii</i>)	26

Ergebnisse

Bilder der anatomischen Untersuchungen

Anacardiaceae

Abbildung 28 - <i>Spondias mombin</i>	39
---------------------------------------	----

Apocynaceae

Abbildung 29 - <i>Aspidosperma myristicifolium</i>	39
Abbildung 30 - <i>Aspidosperma spruceanum</i> (n.v.)	39

Bignoniaceae

Abbildung 31 - <i>Tabebuia chrysantha</i>	40
Abbildung 32 - <i>Tabebuia impetiginosa</i>	40
Abbildung 34 - <i>Bursera simaruba</i>	40

Burseraceae

Abbildung 33 - <i>Tabebuia ochracea</i>	40
Abbildung 35 - <i>Protium</i> sp.	40
Abbildung 36 - <i>Tetragastris panamensis</i>	41

Calophyllaceae

Abbildung 37 - <i>Calophyllum brasiliense</i>	41
Abbildung 38 - <i>Calophyllum longifolium</i>	41

Caryocaraceae

Abbildung 39 - <i>Caryocar costaricense</i>	41
---	----

Chrysobalanaceae

Abbildung 40 - <i>Licania operculipetala</i>	42
--	----

Clusiaceae

Abbildung 41 - <i>Symphonia globulifera</i>	42
---	----

Combretaceae

Abbildung 42 - <i>Buchenavia costaricensis</i>	42
Abbildung 43 - <i>Terminalia amazonia</i>	42

Euphorbiaceae

Abbildung 44 - <i>Croton schiedeanus</i>	42
Abbildung 45 - <i>Sapium</i> sp.	42

Fabaceae

Abbildung 46 - <i>Anacardium excelsum</i>	43
Abbildung 47 - <i>Andira inermis</i>	43
Abbildung 48 - <i>Cojoba arborea</i>	43
Abbildung 49 - <i>Cojoba sophorocarpa</i>	43
Abbildung 50 - <i>Dussia macrophyllata</i>	43
Abbildung 51 - <i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	43
Abbildung 52 - <i>Ormosia macrocalyx</i>	44
Abbildung 53 - <i>Peltogyne purpurea</i>	44
Abbildung 54 - <i>Platymiscium</i> sp.	44
Abbildung 55 - <i>Tachigali versicolor</i>	44
Abbildung 56 - <i>Zygia longifolia</i>	44

Lamiaceae

Abbildung 57 - <i>Vitex cooperi</i> (n.v.)	45
--	----

Malvaceae

Abbildung 58 - <i>Apeiba tibourbou</i> (n.v.)	45
Abbildung 59 - <i>Bombacopsis sessilis</i>	45

Abbildung 60 - <i>Ceiba pentandra</i>	45
Abbildung 61 - <i>Luehea seemannii</i>	45
Abbildung 62 - <i>Ochroma pyramidale</i>	46
Abbildung 63 - <i>Pachira aquatica</i>	46
Meliaceae	
Abbildung 64 - <i>Cedrela odorata</i>	46
Moraceae	
Abbildung 65 - <i>Brosimum utile</i>	46
Abbildung 66 - <i>Ficus</i> sp.	46
Olacaceae	
Abbildung 67 - <i>Minquartia guianensis</i>	47
Phyllanthaceae	
Abbildung 68 - <i>Hyeronima alchorneoides</i>	47
Rubiaceae	
Abbildung 69 - <i>Posoqueria</i> sp. (a)	47
Abbildung 70 - <i>Posoqueria</i> sp. (b)	47
Abbildung 71 - <i>Tocoyena pittieri</i>	47
Simaroubaceae	
Abbildung 72 - <i>Simarouba amara</i>	48
Urticaceae	
Abbildung 73 - <i>Cecropia peltata</i>	48
Zusammenhänge zwischen den vorgenommenen Messungen	
Abbildung 19 – Stomata-Dichte und Stomata-Größe	50
Abbildung 20 – Dicke untere Epidermis und Stomata-Größe	51
Abbildung 21 – Blattdicke und Stomata-Größe	52
Abbildung 22 – Blattdicke und Stomata-Fläche	53
Abbildung 23 – SLA und Stomata-Breite sowie N-Konzentration	54
Abbildung 24 – SLA und Blattdicken	55
Abbildung 25 – SLA und Parenchyme	56
Abbildung 26 – LDMC und Epidermen	57
Abbildung 27 – Reißfestigkeit und untere Epidermis, Dicke sowie Schwammp.	58
Abbildung 28 – SPAD-Wert und Palisadenparenchym	59
Zusammenhänge mit den relativen Wachstumsraten	
Abbildung 74 – RGR mit Stomata-Fläche	61
Abbildung 75 – RGR und Stomata-Größe	62
Abbildung 76 – RGR und Reißfestigkeit	63
Abbildung 77 - RGR und untere Epidermis, Blattdicke sowie Schwammparenchym	64

7 Tabellenverzeichnis

Tabelle 01 – Abkürzungsverzeichnis	28
Tabelle 02 – Mittelwerte (L_{sat}), (L_{dr}), (LA), SLA und $LDMC$	30
Tabelle 03 – Mittelwerte (F_t), SPAD und Mini-PAM Messungen	32
Tabelle 04 – Mittelwerte der Kohlenstoff- und Stickstoffmessungen	34
Tabelle 05 – Mittelwerte der Stomata-Analysen	35
Tabelle 06 – Mittelwerte und Beschreibungen der anatomischen Messungen	37
Tabelle 07 – Korrelationsmatrix der vorgenommenen Messungen	48
Tabelle 08 – Korrelations- und Regressionsanalyse S_D mit S_L und S_W	50
Tabelle 09 – Korrelations- und Regressionsanalyse untere Epidermis mit S_L und S_W	51
Tabelle 10 – Korrelations- und Regressionsanalyse Blattdicke mit S_L , S_W und S_A	52
Tabelle 11 – Korrelations- und Regressionsanalyse SLA mit N-Konzentration	54
Tabelle 12 – Korrelations- und Regressionsanalyse SLA mit Blattdicken	55
Tabelle 13 – Korrelations- und Regressionsanalyse SLA mit Parenchyme	56
Tabelle 14 – Korrelations- und Regressionsanalyse $LDMC$ mit Epidermen	57
Tabelle 15 – Korrelations- und Regressionsanal. Reißfestigkeit mit anat. Untersuchungen	58
Tabelle 16 – Korrelations- und Regressionsanalyse SPAD mit Palisadenparenchym	59
Tabelle 17 – Korrelationstabelle der relativen Wachstumsraten.	60
Tabelle 18 – Korrelations- und Regressionsanalyse RGR mit Stomata-Werten	61
Tabelle 19 – Korrelations- und Regressionsanalyse RGR mit Reißfestigkeit	63
Tabelle 20 – Korrelations- und Regressionsanalyse RGR mit anat. Untersuchungen.	64

8 Anhang

8.1 Zusammenfassung

Tropische Regenwälder sind die mit Abstand artenreichsten und diversesten Lebensräume auf der Erde. Da sie CO₂ in Form von Biomasse binden, stellen sie außerdem einen immensen biologischen Speicher dieses klimaschädlichen Gases dar. Die fortschreitende Abholzung dieser Wälder führt nun zu dessen Freisetzung und folglich zu einer Erhöhung des atmosphärischen CO₂-Gehalts. Maßnahmen zur Wiederbewaldung versuchen diesem Prozess entgegenzuwirken. Auf der Fläche eines solchen Projektes wurden im Rahmen dieser Arbeit die funktionellen Eigenschaften von Blättern untersucht. Diese deuten auf die ökologischen Strategien und Anpassungen der Bäume hin. Beide Dinge sind für die dort gepflanzten Arten teilweise noch relativ unbekannt. Aus diesem Grund sollen die gewonnenen Daten dazu beitragen diese besser zu verstehen und die Auswahl von Bäumen bei zukünftigen Wiederbewaldungsprojekten in der Region zu optimieren.

Im Bezug auf die Ergebnisse lässt sich nun sagen, dass es offenbar zwei entgegengesetzte ökologische Strategien der Bäume gibt. Diese sind einerseits schnelles Wachstum mit „billigen“ und weniger robusten Blättern und andererseits langsames Wachstum mit dickeren und (vermutlich) langlebigeren Blättern. Jene Arten mit dicken Blättern weisen außerdem größere, also ursprünglichere, Stomata auf. Dies ist wohl dadurch begründet, dass sie niedrigere Photosynthese-Raten aufweisen und deshalb nicht viele kleine Stomata produzieren (müssen), welche eine höhere stomatäre Leitfähigkeit bedeuten würden.

8.2 Abstract

Tropical rainforests are the most species-rich and diverse habitats on Earth. Due to the fact that they fix CO₂ in their biomass, they are an immense biological reservoir of this climate-damaging gas. The progressing deforestation leads to a release of the gas and, therefore, to an increase in the global atmospheric CO₂-level. Projects of reforestation try to counteract this process. The following paper presents measurements of functional leaf traits of trees of one such project. Functional traits are a good indicator of ecological strategies and adaptations of trees. Both are relatively unknown for the species selected in the mentioned project. Therefore, the data presented in this paper aims to contribute to optimize the selection of trees in future projects of reforestation in this region.

Referring to the results, it can be said that there are two different and opposite ecological strategies of these trees. On the one hand, there are fast-growing trees associated with “cheap” and less robust leaves. On the other, there are slow growing species associated with thicker and (probably) long-living leaves. Those with thicker leaves also tend to have bigger, thus more original stomata. One reason for this could be that they have lower rates of photosynthesis and, therefore, do not produce a lot of small stomata, which would cause higher stomatal conductance.