

Die Feinwurzelsysteme  
von vier tropischen Nutzbäumen,  
ihre Nährstoffaufnahme und ihre Interaktionen  
in einer agroforstlichen Mischkultur  
in Zentral-Amazonien

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

**Susanne Emmerich**  
aus Paderborn

Düsseldorf  
2002

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent: Prof. Dr. R. Lösch (Düsseldorf)

Korreferenten: Prof. Dr. A. -W. Alfermann (Düsseldorf)  
Prof. Dr. R. Lieberei (Hamburg)

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juni 2002

# Inhaltsverzeichnis

|          |                                                                            |           |
|----------|----------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>Einleitung</b>                                                          | <b>4</b>  |
| <b>2</b> | <b>Material und Methoden</b>                                               | <b>6</b>  |
| 2.1      | Standort                                                                   | 6         |
| 2.1.1    | geographische Lage                                                         | 6         |
| 2.1.2    | Klima                                                                      | 6         |
| 2.1.3    | Boden                                                                      | 6         |
| 2.1.4    | Pflanzenmaterial                                                           | 7         |
| 2.1.4.1  | <i>Bactris gasipaes</i> Kunth.                                             | 7         |
| 2.1.4.2  | <i>Bertholletia excelsa</i> Humb. & Bonpl.                                 | 8         |
| 2.1.4.3  | <i>Theobroma grandiflorum</i> (Willd. ex Spreng.) K. Schum.                | 8         |
| 2.1.4.4  | <i>Bixa orellana</i> L.                                                    | 9         |
| 2.1.4.5  | Krautige Pflanzen                                                          | 10        |
| 2.1.5    | Pflanzsystem                                                               | 12        |
| 2.1.6    | Düngung                                                                    | 13        |
| 2.2      | Untersuchung der Wurzelsysteme im Pflanzsystem                             | 13        |
| 2.2.1    | Entnahme von Wurzelproben im Pflanzsystem                                  | 13        |
| 2.2.2    | Kartierung der oberflächennahen Grobwurzeln                                | 15        |
| 2.2.3    | Aufarbeitung der Wurzelproben und Messung von Wurzelparametern             | 15        |
| 2.2.3.1  | Aufarbeitung der Wurzelproben                                              | 15        |
| 2.2.3.2  | Unterscheidung lebender und toter Wurzeln                                  | 15        |
| 2.2.3.3  | Unterscheidung der Wurzeln der verschiedenen Arten                         | 16        |
| 2.2.3.4  | Bestimmung der Wurzellänge                                                 | 16        |
| 2.2.3.5  | Bestimmung des mittleren halben Wurzelabstandes                            | 17        |
| 2.2.3.6  | Bestimmung des Wurzeldurchmessers und der Wurzeloberfläche                 | 17        |
| 2.2.3.7  | Berechnung des Parameters $\beta$ der vertikalen Wurzelverteilung          | 18        |
|          | Experiment zur Wurzelreaktion auf lokale Nährstoffangebote im Pflanzsystem | 20        |
| 2.3      | Gewächshausexperimente zur Nährstoffaufnahme                               | 21        |
| 2.3.1    | Pflanzenanzucht und Kultivierung im Gewächshaus                            | 21        |
| 2.3.2    | Nährstoffaufnahme aus Nährlösung                                           | 21        |
| 2.3.3    | Markierungsexperiment mit stabilen Isotopen                                | 24        |
| 2.3.4    | Analysen                                                                   | 25        |
| 2.3.4.1  | Anionen                                                                    | 25        |
| 2.3.4.2  | Kationen                                                                   | 26        |
| 2.3.4.3  | Isotopenverhältnis                                                         | 26        |
| 2.4      | Statistik                                                                  | 27        |
| <b>3</b> | <b>Ergebnisse</b>                                                          | <b>28</b> |
| 3.1      | Morphologie der Wurzeln                                                    | 28        |
| 3.1.1    | Beschreibung der Wurzeln                                                   | 28        |
| 3.1.1.1  | <i>Bactris gasipaes</i>                                                    | 28        |

|          |                                                                                                  |     |
|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.1.1.2  | <i>Bertholletia excelsa</i>                                                                      | 29  |
| 3.1.1.3  | <i>Theobroma grandiflorum</i>                                                                    | 29  |
| 3.1.1.4  | <i>Bixa orellana</i>                                                                             | 29  |
| 3.1.2    | Wurzeldurchmesser                                                                                | 31  |
| 3.1.3    | Spezifische Wurzellänge                                                                          | 31  |
| 3.1.4    | Spezifische Wurzeloberfläche                                                                     | 32  |
| 3.2      | Wurzelbiomasse und Wurzelverteilung im Pflanzsystem                                              | 34  |
| 3.2.1    | Feinwurzelbiomasse                                                                               | 34  |
| 3.2.1.1  | <i>Bactris gasipaes</i>                                                                          | 34  |
| 3.2.1.2  | <i>Bertholletia excelsa</i>                                                                      | 43  |
| 3.2.1.3  | <i>Theobroma grandiflorum</i>                                                                    | 52  |
| 3.2.1.4  | <i>Bixa orellana</i>                                                                             | 57  |
| 3.2.1.5  | Krautige Pflanzen                                                                                | 57  |
| 3.2.2    | Vergleich der Wurzelbiomassen in der Trocken- und Regenzeit                                      | 58  |
| 3.2.3    | Vertikale Feinwurzelverteilung                                                                   | 61  |
| 3.2.4    | Horizontale Fein- und Grobwurzelverteilung                                                       | 63  |
| 3.2.4.1  | Horizontale Grobwurzelverteilung                                                                 | 63  |
| 3.2.4.2  | Horizontale Feinwurzelverteilung                                                                 | 67  |
| 3.2.4.3  | Kronenprojektionen                                                                               | 71  |
| 3.2.5    | Interaktionen der Wurzelsysteme                                                                  | 73  |
| 3.2.6    | Vergleich von Wurzelbiomasse, -länge und -oberfläche im Stammbereich                             | 77  |
| 3.2.7    | Mittlerer halber Wurzelabstand im Stammbereich                                                   | 80  |
| 3.2.8    | Gesamtheit der Feinwurzeln von <i>Theobroma</i> , <i>Bactris</i> und <i>Bertholletia</i>         | 84  |
| 3.3      | Wurzelreaktion auf Nährstoffapplikationen im Pflanzsystem                                        | 84  |
| 3.4      | Nährstoffaufnahme                                                                                | 91  |
| 3.4.1    | Markierungsexperiment mit stabilen Isotopen                                                      | 91  |
| 3.4.2    | Nährstoffaufnahme aus Nährlösung                                                                 | 95  |
| 3.4.2.1  | Kationenaufnahme                                                                                 | 96  |
| 3.4.2.2  | Anionenaufnahme                                                                                  | 102 |
| 3.4.3    | Nährstoffaufnahme im Pflanzsystem                                                                | 107 |
| <b>4</b> | <b>Diskussion</b>                                                                                | 113 |
| 4.1      | Wurzelbiomasse                                                                                   | 113 |
| 4.1.1    | Wurzelbiomasse und räumliche Extension der Wurzelsysteme                                         | 113 |
| 4.1.2    | Wurzelbiomasse in der Trocken- und Regenzeit                                                     | 120 |
| 4.2      | Interaktionen und Konkurrenz der Wurzelsysteme                                                   | 121 |
| 4.3      | Wurzelreaktionen auf lokale Applikation von Nährstoffen und Nährstofflimitierung im Pflanzsystem | 125 |
| 4.4      | Nährstoffaufnahme                                                                                | 129 |
| 4.4.1    | Nährstoffaufnahme aus Nährlösung                                                                 | 129 |

|          |                                                                            |     |
|----------|----------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.4.2    | Nährstoffaufnahme im Pflanzsystem                                          | 136 |
| 4.5      | Zusammenfassende Charakterisierung der Arten<br>und Managementempfehlungen | 139 |
| 4.5.1    | <i>Bactris gasipaes</i>                                                    | 139 |
| 4.5.2    | <i>Bertholletia excelsa</i>                                                | 140 |
| 4.5.3    | <i>Theobroma grandiflorum</i>                                              | 141 |
| 4.5.4    | <i>Bixa orellana</i>                                                       | 142 |
| 4.5.5    | Managementempfehlungen                                                     | 142 |
| <b>5</b> | <b>Zusammenfassung</b>                                                     | 145 |
|          | <b>Summary</b>                                                             | 148 |
| <b>6</b> | <b>Literatur</b>                                                           | 151 |
| <b>7</b> | <b>Tabellen und Abbildungsverzeichnis</b>                                  | 162 |
| 7.1      | Tabellenverzeichnis                                                        | 162 |
| 7.2      | Abbildungsverzeichnis                                                      | 163 |
| <b>8</b> | <b>Abkürzungsverzeichnis</b>                                               | 168 |
| <b>9</b> | <b>Anhang</b>                                                              | 169 |

# 1 Einleitung

Auf die Regenwaldflächen Amazoniens besteht aufgrund eines hohen Bevölkerungszustroms ein hoher Nutzungsdruck. Im brasilianischen Amazonien sind 62 % der Rodungsflächen durch Kolonisten bedingt, die Primärwaldflächen in landwirtschaftliche Nutzflächen überführen, vor allem in Form des Wanderfeldbaus (shifting cultivation) (MERTINS 1991). Unter den Klima- und Bodenbedingungen in Zentralamazonien – hohe Temperaturen, hohe Niederschläge, stark saure Böden mit geringer Kationenaustauschkapazität, Phosphordefizienz und Aluminiumtoxizität – gehen durch die Brandrodung freigesetzte Nährstoffe durch Auswaschung, Erosion und verstärkter Umsetzung organischer Substanz schnell verloren, so dass die Flächen nur wenige Jahre landwirtschaftlich genutzt werden können. Dies führt zur Rodung immer weiterer Primärwaldflächen. Die Anlage von Monokulturen wie Kautschuk-, Ölpalmen-, Kakao- und Cupuaçu-Plantagen erwies sich wegen des hohen Düngerbedarfs aber auch wegen starken Schädlingsbefalls als unrentabel (LIEBEREI et al. 1997).

Am Zentralamazonischen agroforstlichen Forschungszentrum (CPAA / EMBRAPA)<sup>1</sup> in Manaus wurde 1992 das Projekt „Rekultivierung brachliegender, degradierter Monokulturflächen in ausgewogene Mischkulturflächen unter besonderer Berücksichtigung bodenbiologischer Faktoren“ gestartet. Ziel ist es, aus ökologischer, sozialer und ökonomischer Sicht geeignete landwirtschaftliche Pflanzsysteme zu entwickeln und zu optimieren, die eine nachhaltige Bewirtschaftung schon bestehender Brachflächen ermöglichen, um den Nutzungsdruck auf den bislang unberührten Regenwald zu mindern. Das Projekt ist eingebunden in das deutsch-brasilianische Forschungs- und Entwicklungsprogramm SHIFT<sup>2</sup>.

Im Rahmen des Projektes wurden auf den Untersuchungsflächen der EMBRAPA verschiedene agroforstliche Misch- und Monokultursysteme angelegt. Agroforestry-systeme sind auf Nutzbäumen basierende, aus mehr als einer Baumart bestehende Landnutzungssysteme mit zwei oder mehr Vegetationsschichten (SCHROTH et al. 2001a). Unter den Bedingungen der feuchten Tropen sind diese Systeme besser geeignet für die Aufrechterhaltung der Bodenfruchtbarkeit als Agrarsysteme mit ausschließlich annuellen Nutzpflanzen (EWEL 1986). Bäume können Nährstoffe auch aus tieferen Bodenschichten aufnehmen und diese über die Streu wieder auf die Bodenoberfläche bringen. Damit

---

<sup>1</sup> Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazonia / Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

<sup>2</sup> Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Tropics  
SHIFT-Projekt ENV-23 (Förderkennzeichen 0339457 A) und ENV-23/2 (Förderkennzeichen 0339457 B)

werden die Nährstoffe effizienter recycelt und die Nährstoffverluste durch Auswaschung verringert. Durch das permanente Wurzelsystem wird der Boden stabilisiert und Nährstoffverluste durch Erosion werden gemindert (YOUNG 1989, SZOTT et al. 1991). Zudem ist die Wurzel- und Blattbiomasse in Agroforestrysystemen mehr als doppelt so hoch im Vergleich zu anderen Agrarsystemen mit annuellen Nutzpflanzen (EWEL 1982). Dies ist wichtig im Hinblick auf die Bodenanreicherung mit organischem Material durch verrottende Wurzeln und Streu. Organisches Material bildet ein Nährstoffreservoir für die Pflanzen und erhöht die Kationenenaustauschkapazität des Bodens (SCHACHTSCHABEL et al. 1998). Ein weiterer Vorteil von Agroforestrysystemen liegt in der geringeren Wasserperkolationsrate durch den verstärkten Transpirationsverbrauch des oberflächlichen Bodenwassers durch die Baumkronen (SCHROTH et al. 2001a).

In der vorliegenden Arbeit wurden Untersuchungen an Wurzeln und Wurzelsystemen von vier in Amazonien beheimateten Nutzbäumen eines agroforstlichen Mischkultursystems der Projektfläche durchgeführt. Die vier Baumarten *Bactris gasipaes* Kunth., *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl., *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K. Schum. und *Bixa orellana* L. sind für die Bauern in den Tropen Südamerikas von wirtschaftlicher Bedeutung. Bislang existieren nur sehr wenige Arbeiten über die Wurzeln dieser Arten, die zudem vorwiegend die Wurzelbiomasse insbesondere die von *Bactris gasipaes* behandeln (HAAG 1997, VOSS et al. 1998, DEENIK et al. 2000, FERREIRA et al. 1980, FERREIRA et al. 1995, JONGSCHAAP 1993, VANDERMEER 1977). Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Aufschluss darüber zu erhalten, mit welchen morphologischen und physiologischen Strategien die vier Baumarten den Boden explorieren und Nährstoffe aufnehmen. Desweiteren sollen Informationen über die Interaktionen der Arten im Boden der Mischkultur gewonnen werden. Zu diesem Zweck wurden neben verschiedenen Wurzelparametern die Wurzelbiomassen bzw. die Wurzellängendichten der o.g. Baumarten und deren räumliche und zeitliche Verteilung im Pflanzsystem untersucht. Die Nährstofflimitierung der vier Arten in der Mischkultur und ihre morphologische Plastizität wurden experimentell unter Verwendung von Netztaschen ermittelt. Außerdem wurden für die meisten Nährstoffe die Aufnahmeraten der Wurzeln aus Nährlösung, z.T. bei verschiedenen Konzentrationsstufen, unter nachgestellten Feldbedingungen bestimmt. Aus der Kenntnis, wo im Pflanzsystem die Baumarten um Nährstoffe konkurrieren, bzw. wo die Gefahr des Nährstoffverlustes durch Auswaschung besteht, ergeben sich Konsequenzen für das Management der Mischkultur, so z.B. in Bezug auf die geeignete Applikation von kostspieligem Dünger und die Wahl der Pflanzabstände.

## **2 Material und Methoden**

### **2.1 Standort**

#### **2.1.1 Geographische Lage**

Die Versuchsflächen des SHIFT-Projektes befinden sich auf dem Gelände des agroforstwirtschaftlichen Forschungszentrums der brasilianische Bundesbehörde für Agrarwissenschaften (CPAA / EMBRAPA- Amazônia Ocidental – Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazonia / Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria) etwa 28 km nördlich von Manaus im Bundesstaat Amazonien (3°8'S, 59°52'W, 40-50 m über dem Meeresspiegel). Es handelt sich um einen Terra firme Standort, die Versuchsflächen sind also keinen jährlichen Überschwemmungen ausgesetzt.

#### **2.1.2 Klima**

Das Klima ist feucht-tropisch vom Typ Af (Klassifizierung nach KÖPPEN, 1928) bzw. vom Typ Ar nach Köppen-Trewartha (RUDLOFF 1981) mit jährlichen Niederschlägen von 2600 mm, einer durchschnittlichen Lufttemperatur von 26 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 85 % (Messdaten der Wetterstation der EMBRAPA-Manaus der Jahre 1971-1998). Die Niederschläge sind ungleichmäßig über das Jahr verteilt. Einer Regenzeit von November / Dezember bis April / Mai mit monatlichen Niederschlägen über 250 mm folgt eine niederschlagsarme Periode. Da auch in der regenarmen Zeit die Niederschläge immer über 60 mm liegen handelt es sich nach WEISCHET (1996) um eine relative Trockenzeit. Eine Ausnahme bildeten die Monate Juli und September im El Niño-Jahr 1997 mit Niederschlägen von 45 mm bzw. 48 mm. Aufgrund der Äquatornähe herrschen ganzjährige Kurztagsbedingungen (Tageslänge 12 h ± 0,5 h).

#### **2.1.3 Boden**

Der Boden der Versuchsfläche wird nach der FAO-Klassifikation als Xanthic Ferralsol (Oxisol in der amerikanischen Taxonomie) eingestuft (FAO/UNESCO 1990). Es handelt sich um einen sehr alten und tiefen, aus tertiären Sedimenten entwickelten Boden mit hohem Tongehalt (80 %). In der Tonfraktion dominiert Kaolinit (CAMARGO und RODRIGUES 1979, RODRIGUES 1998), wodurch der Boden bei Trockenheit zu Verhärtung und im feuchten Zustand zu Klebrigkeit neigt. Eisen- und Aluminiumoxide / -hydroxide führen zu einem stabilen Aggregatgefüge mit hohem Porenvolumen und somit zu einer trotz des hohen Tongehaltes guten Wasserleitfähigkeit und günstigen Luftverhältnissen des Bodens. Ein A-Horizont (0-10 cm) grenzt sich von einem optisch nicht weiter unterteilten B-Horizont ab. Aufgrund der starken Verwitterung sind die Kationenaustauschkapazität

und die Basensättigung sehr gering. Besonders die Phosphatverfügbarkeit ist durch die starke Phosphatsorption an die Eisen- und Aluminiumoxide / -hydroxide, doch vor allem aufgrund des geringen Gesamtphosphatgehaltes des Bodens, sehr niedrig (LEHMANN et al. 2001a). Der A-Horizont ist durch mittlere C- und N-Gehalte gekennzeichnet (SCHROTH et al. 1999a, LEHMANN et al. 2000), die mit zunehmender Tiefe stark abnehmen. Ein weiteres Charakteristikum des Bodens der Versuchsfläche ist der niedrige pH-Wert von ca. 4,5.

## **2.1.4 Pflanzenmaterial**

### **2.1.4.1 *Bactris gasipaes* Kunth. (Fam. Arecaceae)**

*Bactris gasipaes* (Abb. 1 a), die Pfirsichpalme, ist in Brasilien unter dem Namen „Pupunha“ bekannt. Sie erreicht eine Höhe von bis zu 25 m bei einem Stammdurchmesser von 10-30 cm (FAO FORESTRY PAPER 1986, CLEMENT und ARKCOLL 1991). Da sie basale Seitensprosse ausbildet, sind die Stämme natürlicherweise in Gruppen angeordnet. Die genaue Herkunft ist unbekannt. Vermutlich liegt ihr Ursprung im Südwesten Amazoniens (CLEMENT 1989). *Bactris* ist schon seit Jahrtausenden eine wichtige Nahrungsquelle für Menschen im tropischen Amerika (DEENIK et al. 2000). Sie dient vor allem als Stärkelieferant in Gebieten, in denen Getreideanbau kaum möglich ist. Im Alter von 3 - 4 Jahren liefert die Palme sehr stärke-, eiweiß- und ölhaltige Früchte, deren Reservestoffgehalte aber enorm schwanken können (24 - 85 % Stärke, 2 - 15 % Proteine und 2-62 % Öl im Trockenwicht des Mesokarps, CLEMENT und ARKCOLL 1991). Alternativ können nach 1,5 – 2 Jahren durch Schlagen der Sprosse Palmherzen gewonnen werden mit bis zu 30 % Eiweiß bezogen auf die Trockenmasse (FAO FORESTRY PAPER 1986). Anders als bei der auch in dieser Weise bewirtschafteten *Euterpe edulis* Mart., wird durch das Schlagen einzelner Sprosse nicht die ganze Pflanze vernichtet, da sich die Pflanze durch Stockausschläge vermehrt. Neben den Früchten und Palmherzen, lässt sich auch das außergewöhnlich harte Holz der Palme nutzen, z.B. für Parkett oder Einlegearbeiten. Die Pfirsichpalme ist gut an nährstoffarme, saure Böden, wie sie in den feuchten Tropen typisch sind, adaptiert (DEENIK et al. 2000). *Bactris* wird auf stark verwitterten Oxisolen, Andisolen und Ultisolen mit niedrigen pH-Werten um 4,5, hoher Aluminiumsättigung und geringen Gehalt an organischer Substanz in Brasilien und Costa Rica kultiviert (PEREZ et al. 1987, CLEMENT 1989, MOLINA 1997). Auf nährstoffreichen, tiefen und gut drainierten jungen Schwemmböden mit hohem Gehalt an organischer Substanz werden jedoch die höchsten Erträge erzielt (DEENIK et al. 2000). *Bactris* geht Symbiosen mit arbuskulär-vesikulären Mykorrhizen (VAM) ein

(JANOS 1977, RUIZ 1987). Die gute Anpassung an die nährstoffarmen, sauren Böden wird zum Teil durch diese Symbiose erklärt (CLEMENT und HABTE 1995). Verschiedene *Bactris* Varietäten können jedoch in ihrer Abhängigkeit von der Mykorrhiza-Ausbildung differieren (CLEMENT und HABTE 1995). Auf der Versuchsplantage in Manaus konnte ein Jahr nach der Ausbringung der *Bactris*-Pflanzen ins Feld ein Besiedlungsgrad von 0 bis maximal 3 % gemessen werden (IDCZAK 1994).

#### **2.1.4.2 *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. (Fam. Lecythidaceae)**

Die Paranuss *Bertholletia excelsa* (Abb. 1 d), in Brasilien „Castanha do Brasil“ genannt, gehört mit einer Höhe von 30 bis 50 m zu den Überständern des amazonischen Regenwaldes (MYERS et al. 2000, KAINER et al. 1998, LOCATELLI und SOUZA 1990, FAO FORESTRY PAPER 1986, CAVALCANTE 1976). Es sind Stammdurchmesser bis zu 2 m beschrieben. Bis auf den Nordwesten ist die Paranuss im ganzen Amazonasbecken und den Guianas verbreitet (KAINER et al. 1998, SMITH et al. 1992). Sie tritt in verstreuten Gruppen von 50 bis 100 Bäumen auf, mit Distanzen von oft bis zu 1 km oder mehr zwischen den einzelnen Bäumen (KAINER et al. 1998, FAO FORESTRY PAPER 1986). Die Nüsse sind ein wichtiger Ausfuhrartikel des Bundesstaates Amazonien. Fast die gesamte Exportmenge von ca. 50 000 Tonnen jährlich wird immer noch wild gesammelt (FAO FORESTRY PAPER 1986, BRÜCHER 1977). Die ersten Früchte produziert *Bertholletia* im Alter von 12-16 Jahren, Plantagenbäume tragen jedoch, vermutlich aufgrund der besseren Lichtverhältnisse, schon nach acht Jahren (KAINER et al. 1998, FAO FORESTRY PAPER 1986). Die Samen werden hauptsächlich von Agoutis (*Dasyprocta punctata*, *D. leporina*) verbreitet und keimen im Unterwuchs des Waldes. Die Jungpflanzen sind aber offensichtlich auf Vegetationslücken angewiesen, um sich weiter zu entwickeln (MYERS et al. 2000). *Bertholletia* kann sich auch aus Wurzeln abgestorbener Mutterbäume regenerieren, die z.B. für den Straßenbau gefällt wurden (SMITH et al. 1992).

*Bertholletia* ist empfindlich gegenüber Staunässe und daher nur auf nicht überschwemmten Terra-firme-Standorten zu finden. Sie ist sehr gut an tonige, nährstoffarme Oxisole und Ultisole angepasst (FAO FORESTRY PAPER 1986). Der Besiedlungsgrad der Wurzeln mit Mykorrhizapilzen lag nach Inokulation der Keimlinge unter 1 % (FELDMANN 1995).

#### **2.1.4.3 *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K. Schum. (Fam. Sterculiaceae)**

*Theobroma grandiflorum* (Abb. 1 b, c) gehört zur Verwandtschaft des Kakaos. Die in Brasilien „Cupuaçu“ genannte Pflanze ist ein typischer Fruchtbaum des feucht tropischen

Amazonasbeckens. *Theobroma* hat ihren Ursprung im Unterwuchs des Regenwaldes im Süden und Südosten des Bundesstaates Pará und im Amazonasgebiet von Maranhão (SMITH et al. 1992, FAO FORESTRY PAPER 1986). In Kultur bildet *Theobroma* kleine, bis zu 10 m hohe Bäume, kann aber wild wachsend eine Höhe von 15-20 m erreichen (MORAES et al. 1994, CAVALCANTE 1976). Die großen, ellipsoiden bis runden Früchte haben ein durchschnittliches Gewicht von 1 kg und eine harte, aber leicht zerbrechliche Schale (MORAES et al. 1994). Genutzt wird vor allem die cremefarbene, säuerliche, wenig süße, aber sehr aromatische Pulpe, die bis zu 50 Samen umhüllt. Es werden daraus Eis, Süßspeisen, Getränke, Marmelade, Likör und weitere Süßigkeiten hergestellt. Die Pulpe hat einen hohen Vitamin C Gehalt (4-21 mg / 100g Pulpe, FAO FORESTRY PAPER 1986). Die Samen haben einen hohen Fettanteil (ca. 48 %), ähnlich der Kakaobutter. Aus den Samen kann Schokolade hergestellt werden. Anders als Kakaosamen enthalten Cupuaçu-Samen kein Koffein, Theobromin und Theophyllin, sondern nur das Purinderivat 1, 3, 7, 9 Tetramethylharnsäure (MORAES et al. 1994). Die erste Ernte ist nach drei Jahren möglich (MORAES et al. 1994, FAO FORESTRY PAPER 1986).

*Theobroma grandiflorum* wächst auf Terra firme Standorten und im Überschwemmungsbereich. Sie stellt geringere Ansprüche an den Boden als die nahe Verwandte *Theobroma cacao*. Anders als diese gedeiht sie gut auf sauren, amazonischen Oxisolen auch ohne Kalkung, was als ein Indiz für ihre Toleranz gegenüber Aluminium-Toxizität betrachtet wird (MORAES et al. 1994). Ökonomisch rentable Erträge können jedoch auf den nährstoffarmen, amazonischen Böden nur mit Düngung erzielt werden (MORAES et al. 1994). An natürlichen Standorten wurde selten eine Symbiose von *Theobroma grandiflorum* mit arbuskulär-vesikulären Mykorrhizen (VAM) beobachtet. Im Falle einer Kolonisierung der Wurzeln mit Mykorrhizapilzen war der Kolonisierungsgrad sehr gering (FELDMANN 1994). Auf der Versuchsplantage in Manaus konnte IDCZAK (1994) ein Jahr nach der Ausbringung der Cupuaçu-Pflanzen ins Feld nur einen Besiedlungsgrad von 1 bis 2 % feststellen.

#### **2.1.4.4 *Bixa orellana* L. (Fam. Bixaceae)**

*Bixa orellana* (Abb. 1 e, f), der Orleansbaum, hat in Brasilien den Namen „Urucum“. Es ist ein bis zu 10 m hoher Busch, der aber meist zum Zwecke des leichteren Pflückens der Früchte auf einer Höhe von 2-5 m gehalten wird (BRÜCHER 1977). Die im tropischen Amerika weit verbreitete alte Kulturpflanze hat ihren Ursprung vermutlich in Acre im Südwesten Amazoniens (SMITH et al 1992). *Bixa orellana* wird auch in den Tropen und Subtropen außerhalb der Neuen Welt angebaut (Guadeloupe, Indien, Zanzibar, Südost

Asien und einige pazifische Inseln, SMITH et al 1992). Oft ist *Bixa orellana* als Zierstrauch in Gärten zu finden. In Plantagen wird der Strauch zur Produktion der orange-roten Farbstoffe Bixin und Norbixin – auch Annatto genannt – angebaut. Bixin stellt den Hauptanteil der Pigmente und ist fettlöslich, während das Alkalisalz des Norbixins wasserlöslich ist. Die carotinoiden Farbstoffe sind in verschiedenen Pflanzenteilen, aber hauptsächlich in der Samenschale, enthalten. *Bixa* produziert jeweils ca. 40-60 Samen in leuchtend roten Kapseln. Der Farbstoffetrag ist gering und erreicht kaum 3 % des Samengewichtes (SMITH et al 1992, BRÜCHER 1977). Anwendung finden die ungiftigen und geschmacksneutralen Farbstoffe in der Lebensmittelindustrie zur Färbung von z.B. Butter und Käse, in der kosmetischen Industrie und zur Färbung von Wolle und Seide. Indianische Gruppen nutzen eine Paste aus *Bixa*-Samen zur Körperbemalung (SMITH et al 1992, BRÜCHER 1977).

Im tropischen Amerika beheimatet, gedeiht *Bixa orellana* gut auf nährstoffarmen Böden (CHU und KATO 1992, SMITH et al 1992). Um dauerhaft hohe Erträge zu erzielen, ist jedoch eine periodische Düngung notwendig (SMITH et al 1992). *Bixa* bildet Symbiosen mit arbuskulär-vesikulären Mykorrhizen (CHU und KATO 1992, IDCZAK 1994). Möglicherweise ist die gute Anpassung an nährstoffarme Böden durch diese Symbiose zu erklären. CHU und KATO (1992) fanden einen Besiedlungsgrad der Wurzeln mit Mykorrhizapilzen von bis zu 62 % drei Monate nach Inokulation von *Bixa*-Keimlingen. Auf der Versuchsplantage in Manaus konnte IDCZAK (1994) ein Jahr nach der Ausbringung der *Bixa*-Pflanzen ins Feld ebenfalls einen Besiedlungsgrad von bis zu 66 % messen.

#### **2.1.4.5 Krautige Pflanzen**

Die Leguminose *Pueraria phaseoloides* (Rosed.) Benth. (Fam. Fabaceae) wurde als Bodendecker eingesät oder entwickelte sich aus übriggebliebenen Samen der früheren Kautschukplantage. In den zu 100 % gedüngten Parzellen wuchs *Pueraria* flächendeckend und die Baumscheiben der ausdauernden Pflanzen mussten laufend von den rankenden Trieben freigeschnitten werden. In den zu 30 % gedüngten Parzellen, in denen die Wurzeluntersuchungen durchgeführt wurden (Abb. 8 a), wuchsen nur vereinzelte *Pueraria*-Pflanzen. Verstreut waren die Gräser *Homolepis aturensis* (H. B. K.) Chase (Fam. Poaceae) und *Scleria pterota* Presl. (Fam. Cyperaceae) zu finden. Ebenso verstreut trat *Clidemia hirta* (L.) D. Don. (Fam. Melastomataceae) auf, die einzige Melastomataceae, die sich auf gerodeten Flächen sehr schnell aus Samen oder vegetativ aus Wurzeln und Sprossen regeneriert (PREISINGER et al. 1994).



a)



d)



b)



e)



c)



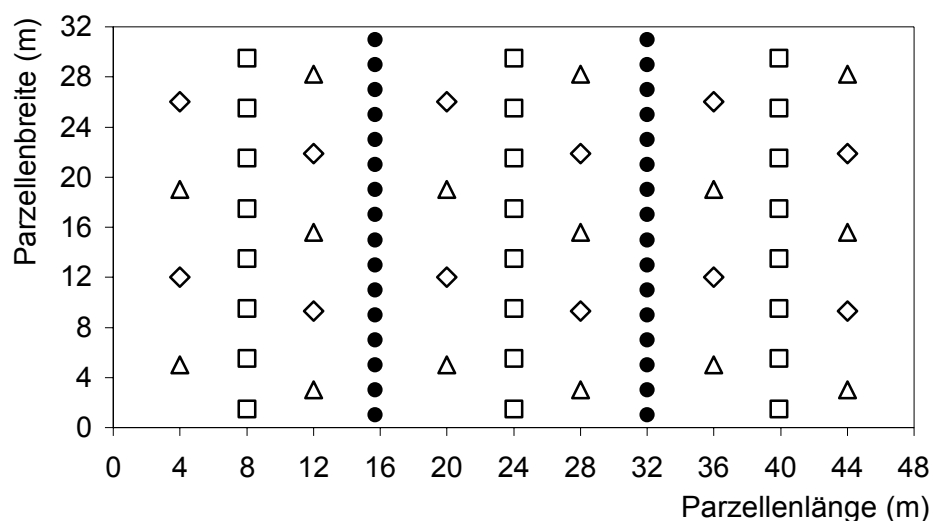
f)

**Abb. 1:** Vierjährige Bäume der Agroforestry-Plantage. **a)** *Bactris gasipaes*, **b)** *Theobroma grandiflorum* – **c)** Frucht, **d)** *Bertholletia excelsa*, **e)** *Bixa orellana* – **f)** Blüten und Kapseln.

### 2.1.5 Pflanzsystem

Die SHIFT-Versuchsplantage wurde auf einer ehemaligen durch Pilzbefall (*Microcyclus ulei*) unrentabel gewordenen Kautschukplantage angelegt und hat einschließlich angrenzender Primär- und Sekundärwaldflächen eine Größe von 19 ha. 14 meist ausdauernde Nutzpflanzenarten wurden in vier Mischkultursysteme und vier konventionelle Monokultursysteme gepflanzt. Die Fläche der einzelnen Parzellen beträgt 48 x 32 m. Zwei Düngevarianten (30 und 100 % der von der EMBRAPA für jede Nutzpflanzenspezies empfohlene Düngermenge) und zwei Inokulationsbehandlungen (mit und ohne arbuskuläre Mykorrhiza inokulierte Jungpflanzen) wurden getestet. *Pueraria phaseoloides* (Rosed.) Benth. wurde als Bodendecker eingesät oder entwickelte sich aus übriggebliebenen Samen der früheren Kautschukplantage. Die Baum-Pflanzen wurden mit einem Alter von ca. neun Monaten im Februar / März 1993 im Feld ausgebracht.

Die in dieser Arbeit untersuchten vier Baumarten bilden ein Polykultursystem. Die Bäume wurden in Reihen gepflanzt mit einem Abstand von 4 m zwischen den Reihen (Abb. 2 und 8a). Eine Reihe *Bactris* (alternierend eine für die Palmherzgewinnung geschlagene und eine ungeschlagene Pflanze in einem Abstand von 2 m) alterniert mit einer gemischten Reihe *Theobroma* und *Bertholletia* (6,7 m Abstand zwischen den Pflanzen innerhalb der Reihe), einer Reihe *Bixa* (4 m Abstand zwischen den Pflanzen innerhalb der Reihe) und nochmals einer gemischten Reihe *Theobroma* und *Bertholletia*. Dann folgt wieder eine Reihe *Bactris*.



**Abb. 2:** Anordnung der Pflanzenarten im untersuchten Polykultursystem.

◇ *Bertholletia excelsa*, Δ *Theobroma grandiflorum*, □ *Bixa orellana*, ● *Bactris gasipaes*.

### 2.1.6 Düngung

Die Bäume wurden zweimal jährlich zu Beginn der Regenzeit im November / Dezember und gegen Ende der Regenzeit im Mai im Stammbereich gedüngt. Die Wurzeluntersuchungen im Feld wurden fast ausschließlich in Parzellen ausgeführt, in denen die Bäume 30 % der von der EMBRAPA für die einzelnen Spezies empfohlenen Düngermengen erhielten (Tab. 1).

|                               | N<br>(g Pflanze <sup>-1</sup> ) | P<br>(g Pflanze <sup>-1</sup> ) | K<br>(g Pflanze <sup>-1</sup> ) | Mikronährstoffe*<br>(g Pflanze <sup>-1</sup> ) |
|-------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------|
| <i>Theobroma grandiflorum</i> | 28                              | 23                              | 38                              | 15                                             |
| <i>Bixa orellana</i>          | 25                              | 12                              | 45                              | 15                                             |
| <i>Bertholletia excelsa</i>   | 13                              | 7                               | 15                              | -                                              |
| <i>Bactris gasipaes</i>       | 13                              | 7                               | 15                              | 6                                              |

**Tab 1:** 30 % Düngung in den Jahren 1997 und 1998.

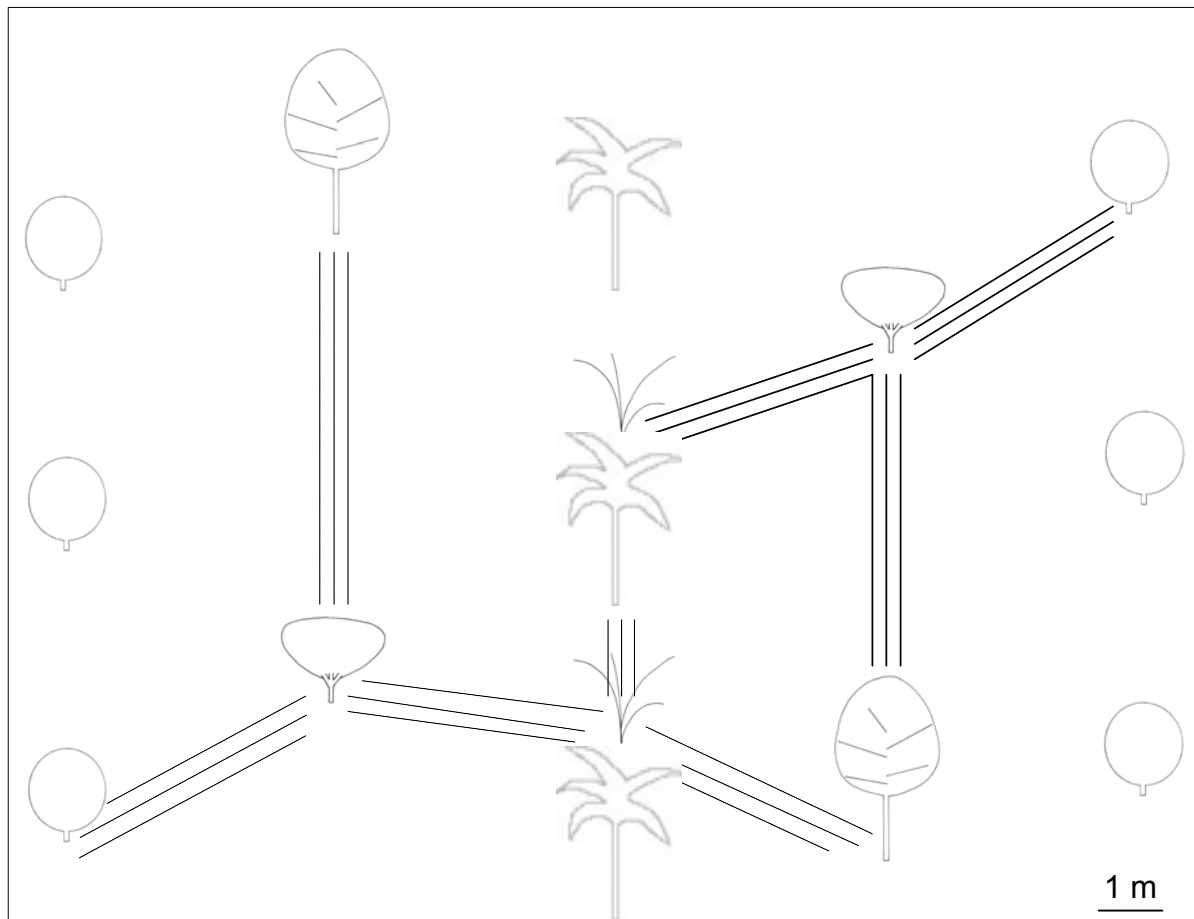
Düngerformen: N als Ammoniumsulfat (21 % N), P als Supertripelphosphat (22 % P), K als Kaliumchlorid (50 % K). \* 9% Zn, 1,8% B, 0,8% Cu, 3% Fe, 2% Mn und 0,1% Mo

## 2.2 Untersuchung der Wurzelsysteme im Pflanzsystem

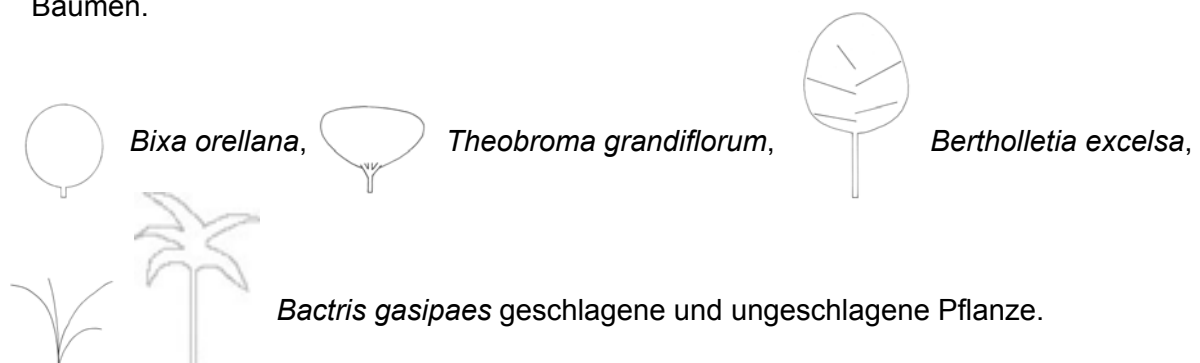
### 2.2.1 Entnahme von Wurzelproben im Pflanzsystem

Mit einem Edelman-Bohrer der Firma Eijkelkamp (Holland) wurden am Ende der Trockenzeit im Oktober–November 1997 (Fläche 1, Abb. 5 a) und gegen Ende der Regenzeit im April–Mai 1998 (Fläche 2) im Feld (30 % Düngung) Wurzelproben entnommen (Abb. 3). Der Durchmesser der Bohrproben betrug acht Zentimeter, die Höhe zehn Zentimeter. Die Probenentnahme erfolgte in den Transekten zwischen einer zentralen *Theobroma* und einer benachbarten *Bixa*, einer benachbarten *Bertholletia* und einer für die Palmherzproduktion geschlagenen *Bactris*. Im Dezember 1997 wurden auch Proben zwischen *Bactris* und *Bertholletia* und zwischen zwei *Bactris*-Pflanzen entnommen. Die Wurzelproben wurden in 50 cm, z.T. 60 cm, Abständen ausgehend von einer Entfernung von 40 cm vom jeweiligen Stamm genommen. Die Probenentnahme erfolgte in 10 cm Schritten bis zu einer Tiefe von 40 cm, z.T. 60 cm, mit jeweils drei Replikationen. Zusätzlich wurde im Dezember 1997 je eine Wurzelprobe in 0-10 cm Tiefe zwischen den drei von *Theobroma* ausgehenden Transekten in den Abständen 90 cm, 140 cm und 250 cm entnommen.

Gegen Ende der Regenzeit 1998 wurde in den beprobten Transekten auch die Wurzel- und Streuauflage erfasst. Dazu wurden die Transekte vor der Entnahme der Bohrproben in Flächen mit einer Breite von 50 cm und einer Länge von 20 cm unterteilt, von denen die Wurzeln und die Streu eingesammelt wurden.



**Abb. 3:** Entnahme von Wurzelproben im Feld entlang der Transekte zwischen den Bäumen.



- ==== Fläche 1, Entnahme der Wurzelproben im Dezember 1997,
- ==== Fläche 2, Entnahme der Wurzelproben im April 1998.

### **2.2.2 Kartierung der oberflächennahen Grobwurzeln**

Im Dezember 1997 (Fläche 1) und April 1999 (Fläche 1 und benachbarte Fläche 2) wurden die oberflächennahen Grobwurzeln mit einem Durchmesser  $\geq 2$  mm kartiert. Dazu wurden der krautige Bewuchs abgeschlagen und der Boden oberflächlich (1-2 cm) mit einem groben Besen abgetragen. Die Flächen wurden in Quadrate von 1 m<sup>2</sup> unterteilt, deren Eckpunkte durch Holzpflocke markiert wurden. Der Verlauf der freigelegten Grobwurzeln wurde auf Millimeterpapier übertragen. Auch die Kronenprojektionen und Baumhöhen wurden mit Hilfe von Maßbändern und Messlatten ausgemessen.

### **2.2.3 Aufarbeitung der Wurzelproben und Messung von Wurzelparametern**

#### **2.2.3.1 Aufarbeitung der Wurzelproben**

Bis zur Aufarbeitung wurden die Wurzelproben bis zu einer Dauer von maximal drei Tagen im Kühlschrank aufbewahrt. Von den einzelnen Bohrkernen wurden wie bei SCHROTH und KOLBE (1994) beschrieben repräsentative Unterproben genommen (10-20 % der Probe). 1998 wurden die Bohrkern aus 0-10 cm Tiefe geteilt und damit die Wurzeln aus 0-5 und 5-10 cm Tiefe separat erfasst. Die Wurzel wurden über einem Sieb mit 0,5 mm Maschenweite handgewaschen, unter 10facher Vergrößerung nach Arten getrennt und in die Durchmesserklassen  $< 1$  mm, 1-2 mm,  $> 2-5$  mm,  $> 5-10$  mm und  $> 10-20$  mm unterteilt. Lebende und tote Wurzeln wurden unterschieden. Tote Wurzeln wurden nur in die Durchmesserklassen  $\leq 2$  mm und  $> 2$  mm eingeteilt und tote *Bactris*-Wurzeln wurden von anderen toten Wurzeln separiert. An den frischen Wurzeln wurden Länge und Durchmesser gemessen. Lebende und tote Wurzeln wurden drei Tage bei 65° C getrocknet und das Trockengewicht ermittelt.

Die Proben der Bodenaufgabe wurden nach Streu und Wurzeln getrennt. Die Wurzeln wurden separiert wie zuvor beschrieben und das Trockengewicht der Streu und Wurzeln bestimmt.

#### **2.2.3.2 Unterscheidung lebender und toter Wurzeln**

Lebende und tote Wurzeln konnten anhand verschiedener Kriterien unterschieden werden. Lebende Wurzeln besitzen eine höhere Elastizität und sind fest, während tote Wurzeln leicht zerbröseln und dunkler gefärbt sind (PERSSON 1990, CALDWELL und VIRGINIA 1989). Im Zweifelsfall wurden die Wurzeln für eine eindeutige Unterscheidung unter zehnfacher Vergrößerung der Länge nach aufgeschnitten und die Stele betrachtet.

Eine helle, weiße Stele wurde bei allen vier Arten als ein Indiz für eine lebende Wurzel genommen, eine dunkel verfärbte Stele als Indiz für eine tote Wurzel (PERSSON 1990).

#### **2.2.3.3 Unterscheidung der Wurzeln der verschiedenen Arten**

Die Wurzeln der verschiedenen Arten konnten anhand der Farbe, des Durchmessers und der Oberflächenstruktur eindeutig voneinander unterschieden werden. Wurzeln von *Theobroma* sind fein, schwarz-braun gefärbt und haben kolbig aufgetriebene Wurzelspitzen. *Bixa*-Wurzeln sind ebenso fein und orange gefärbt. *Bactris* und *Bertholletia*-Wurzeln sind deutlich dicker. Ältere *Bertholletia*-Wurzeln sind rötlich-braun bis dunkelbraun gefärbt, während neue Wurzeln eine hell-beige Farbe haben und leicht abbrechen. Der Farbübergang erfolgt abrupt. *Bactris*-Wurzeln sind beige gefärbt. Eine Unterscheidung zwischen *Bactris*- und neuen *Bertholletia*-Wurzeln ist unter zehnfacher Vergrößerung aufgrund der unterschiedlichen Oberflächenstruktur möglich. Junge *Bertholletia*-Wurzeln haben eine sehr feine, weich wirkende Oberfläche, während bei *Bactris*-Wurzeln eine Wabenstruktur durch die Exodermiszellen zu erkennen ist. Eine detailliertere Beschreibung der Wurzeln findet sich im Ergebnisteil.

Von den krautigen Arten auf der Untersuchungsfläche haben die zwei Gräser extrem feine Wurzeln. Dabei sind die Wurzeln von *Homolepis aturensis* weiß, die von *Scleria pterota* rot gefärbt. *Clidemia hirta* hat feine, hell-beige Wurzeln. *Pueraria phaseoloides*-Wurzeln sind ebenso fein und beige, aber zum Teil abgeplattet, wodurch ein sehr unregelmäßiges Bild entsteht. Durch das Vorhandensein von Wurzelknöllchen sind *Pueraria*-Wurzeln eindeutig zu identifizieren.

#### **2.2.3.4 Bestimmung der Wurzellänge**

Die Länge der lebenden Wurzeln wurde mit der line-intersection-Methode bestimmt (TENNANT 1975, BÖHM 1979). Dazu werden Wurzeln einer Durchmesserklasse in einem Glasgefäß mit ebenem Boden gleichmäßig und ohne Überschneidung angeordnet. Ein dünner Wasserfilm erleichtert die Positionierung und verhindert die Austrocknung der Wurzeln. Das Glasgefäß wird mit einem Raster von 5 x 5 mm, bzw. 10 x 10 mm für Wurzeln > 2 mm, im Durchmesser unterlegt. Die Überschneidungen der Wurzeln mit den Linien des Rasters werden gezählt. Die Anzahl der Überkreuzungen sollte nicht unter 50 liegen, weil die Genauigkeit dann abnimmt. Die Wurzellänge in cm errechnet sich durch Multiplikation der Anzahl der Überkreuzungen mit dem Faktor 0,3928 für das 5 mm Raster, bzw. mit dem Faktor 0,7857 für das 10 mm Raster.

Für jede Art und die einzelnen Durchmesserklassen wurden von mindestens zehn Proben die Wurzellängen bestimmt. Die Länge von einzelnen Wurzeln mit einem Durchmesser > 2 mm wurde direkt mit einem Lineal gemessen.

#### **2.2.3.5 Bestimmung des mittleren halben Wurzelabstandes**

Nährstoffe erreichen die Wurzeln durch Diffusion und Massenfluss. Dabei besitzt Phosphor die niedrigste, Kalium eine mittlere und Stickstoff die höchste Mobilität im Boden. Daher sind die Erschöpfungszonen um Wurzeln für Stickstoff sehr weit und für Phosphor sehr eng. Es kommt zur Konkurrenz um Nährstoffe zwischen Wurzeln, wenn die Erschöpfungszonen größer sind als der halbe Abstand zwischen den Wurzeln. Ist die Wurzellängendichte  $L_v$  (cm / cm<sup>3</sup>) bekannt, so kann der mittlere, halbe Wurzelabstand  $r$  mit folgender Formel abgeschätzt werden (MARSCHNER 1995, YOUNG 1989, GILLESPIE 1989, CALDWELL and RICHARDS 1986):

$$r = (\pi L_v)^{-0,5}$$

#### **2.2.3.6 Bestimmung des Durchmessers und der Wurzeloberfläche**

Die Wurzeloberfläche wurde aus der Länge und dem mittleren Durchmesser der einzelnen Durchmesserklassen errechnet:

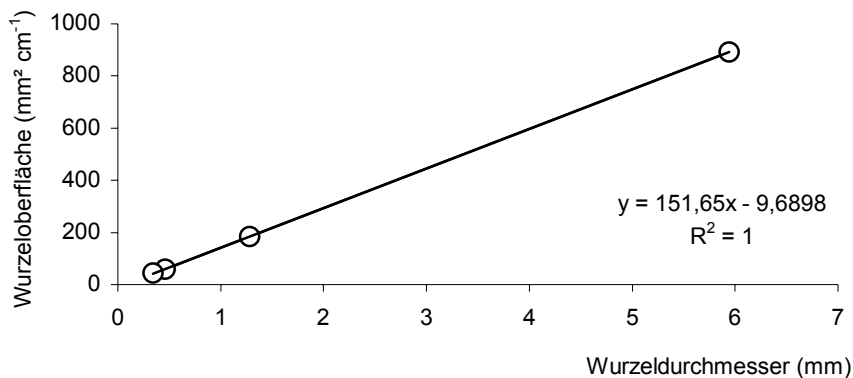
$$M = 2 \pi r h$$

M: Mantel, r: Radius, h: Wurzellänge

Der Durchmesser wurde bei Wurzeln mit einem Durchmesser > 0,5 mm mit der Mikrometerschraube, bei Wurzeln mit einem kleineren Durchmesser mit Hilfe eines Mikroskopes und eines Okularmikrometers gemessen. Bei längeren Wurzelstücken wurde die Messung in regelmäßigen Abständen wiederholt. Für jede Durchmesserklasse wurde sowohl der mittlere Durchmesser, als auch die Wurzellänge bestimmt. Bei *Bactris*, *Bertholletia* und *Theobroma* haben in der Durchmesserklasse < 1 mm die kurzen Seitenwurzeln der letzten Ordnung den kleinsten Durchmesser. Daher war es nötig Durchmesser, Länge und Anzahl der kurzen Seitenwurzeln und die daraus resultierende Wurzeloberfläche zunächst separat zu bestimmen, um die durchschnittliche Oberfläche der Durchmesserklasse < 1 mm zu berechnen.

Bei *Bactris* besteht die Exodermis aus großlumigen, nahezu globulären Zellen, die nicht flächig miteinander verwachsen sind (BENECKE 1997). Sie stehen zu  $\frac{2}{3}$  isoliert voneinander. Dadurch ist die Wurzeloberfläche von *Bactris* gegenüber einer Wurzel mit geschlossener Exodermis um den Faktor 4 bis 4,7 vergrößert. BENECKE (1997) hat für

vier Wurzeldurchmesser Größe und Anzahl der Exodermiszellen ausgemessen und die Wurzeloberfläche berechnet. Da sich der Zusammenhang zwischen Wurzeldurchmesser und Wurzeloberfläche als streng linear herausstellte, konnte anhand der Geradengleichung die Wurzeloberfläche für verschiedene Wurzeldurchmesser berechnet werden (Abb. 4).



**Abb. 4:** Zusammenhang zwischen Wurzeloberfläche und Wurzeldurchmesser bei *Bactris*-Wurzeln mit isolierten Exodermiszellen (Daten BENECKE 1997).

#### 2.2.3.7 Berechnung des Parameters $\beta$ der vertikalen Wurzelverteilung

Von der Bodenoberfläche bis zu einer Tiefe von 40 cm wurde für verschiedene Bodentiefen die kumulative Wurzelfraktion (Y) berechnet, indem die relative Wurzelmasse in jeder Bodentiefe von 1 subtrahiert wurde. Die vertikale Wurzelverteilung wird beschrieben durch die asymptotische, nicht lineare Funktion (GALE und GRIGAL 1987):

$$Y = 1 - \beta^t$$

Y: kumulative Wurzelfraktion

$\beta$ : Parameter für die vertikale Wurzelverteilung

t: Bodentiefe in cm

Sie beschreibt die Abnahme der Wurzelmasse mit zunehmender Bodentiefe. Die kumulative Wurzelfraktion ist  $Y=0$  an der Bodenoberfläche und  $Y=1$  in maximaler Wurzeltiefe. Der Parameter  $\beta$  kann durch eine Regressionsanalyse bestimmt werden. Er ist ein Maß für die vertikale Wurzelverteilung. Hohe Werte (ca. 0,97) weisen auf einen größeren Wurzelanteil in größerer Bodentiefe hin, niedrige Werte (ca. 0,92) sind assoziiert mit einem größerem Wurzelanteil nahe der Bodenoberfläche.



a)



b)



c)

**Abb. 5:** a) Fläche der Wurzeluntersuchungen im Dezember 1997: Zentral *Theobroma grandiflorum*, links eine Reihe *Bixa orellana*, rechts eine Reihe *Bactris gasipaes* – alternierend eine geschlagene und ungeschlagene Pflanze, im Vorder- und Hintergrund *Bertholletia excelsa*. b) Entnahme einer Netztasche im Stammbereich von *Bactris gasipaes*. In die Netztasche einwachsende Wurzeln werden mit dem Messer durchtrennt. c) Experiment zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösung (Vorversuch). Die Pflanzen stehen einzeln in belüfteten Gefäßen mit Nährlösung. Vorversuch mit jungen *Bactris gasipaes*-Pflanzen.

#### 2.2.4 Experiment zur Wurzelreaktion auf lokale Nährstoffangebote im Pflanzsystem

Zu Beginn der Regenzeit im November und Dezember 1998 wurden mit nährstoffangereicherter Erde gefüllte Nylonnetztaschen im Feld eingebracht, in die Wurzeln mit einem Durchmesser bis zu 5 mm einwachsen konnten. Für die Füllung der Netztaschen wurde Erde (obere 10 cm) von der Plantage verwendet, die keine Wurzeln der zu untersuchenden Bäume enthielt. Grobe Fremdwurzeln wurden ausgelesen und die Erde homogenisiert. Die Erde wurde mit Nitrat, Phosphat oder Magnesium angereichert bzw. zu Kontrollzwecken unbehandelt belassen. 6 g  $\text{NO}_3^-$ , 8 g Triplesuperphosphat (22 % P) oder 1.7 g Mg pro kg TG Boden wurden der normalerweise nährstoffarmen Erde zugefügt. Die Netztaschen (8 cm Durchmesser, 10 cm Höhe) wurden in einer Entfernung von 90 cm vom jeweiligen Stamm in den oberen 10 cm des Bodens eingebettet. Zusätzlich wurden bei *Bertholletia* Netztaschen auch in eine Bodentiefe von 20-30 cm eingebracht. Mit einem Wurzelbohrer wurde dazu jeweils ein Loch entsprechender Größe gebohrt und die Netztaschen im Bohrloch mit nährstoffangereicherter Erde oder zur Kontrolle mit nicht angereicherter Erde gefüllt. Dabei wurde durch leichtes Andrücken beim Einfüllen der Erde ein guter Kontakt mit dem umgebenden Boden sichergestellt und die Dichte der eingefüllten Erde der Dichte des Bodens angeglichen. Um eine Auswaschung der Nährsalze zu minimieren, wurden die Netztaschen mit Folie (20 x 20 cm) abgedeckt. Es wurden Kontrollen auch ohne Abdeckung belassen. Zum Schutz vor Sonneneinstrahlung wurden die Folien-Abdeckungen mit Erde beschwert. Bei jeweils 12 Bäumen für eine Art wurden um jeden einzelnen Baum zehn Netztaschen eingebettet. Zusammen mit den Netztaschen in 20-30 cm Tiefe um *Bertholletia* ergibt sich daraus eine Gesamtanzahl von 600 Netztaschen. Nach 9 Wochen wurden die Netztaschen geerntet, indem die einwachsenden Wurzeln vorsichtig mit einem langen Messer durchtrennt wurden (Abb. 5 b). Bis zur Aufarbeitung wurden die Netztaschen tiefgefroren. Die Aufarbeitung der Proben erfolgte wie zuvor beschrieben, jedoch wurden keine Unterproben genommen, sondern sämtliche Wurzeln aus der kompletten Netztasche ausgewaschen. Neben dem Trockengewicht wurden auch die Länge und der Durchmesser der Wurzeln in den unterschiedlich angereicherten Netztaschen bestimmt. Die Erde von jeweils 10 der unterschiedlich angereicherten Netztaschen wurde mit Wasser aufgeschlämmt und der pH-Wert des Bodens bestimmt.

## 2.3 Gewächshausexperimente zur Nährstoffaufnahme

### 2.3.1 Pflanzenanzucht und Kultivierung im Gewächshaus

Für Experimente zur Nährstoffaufnahme wurden Samen bzw. Pflanzen aus Manaus exportiert und im Tropengewächshaus der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf bei Temperaturen zwischen 22 und 35 °C und einer relativen Luftfeuchte von 45 bis 60 % angezogen und kultiviert. Es konnten *Bixa* - Samen, *Theobroma* - Keimlinge (1-2 Wochen), *Bertholletia* – Keimlinge (1 Monat) und Jungpflanzen von *Bactris* (2-3 Monate) ausgeführt werden. Das Pflanzenmaterial von *Bixa*, *Theobroma* und *Bactris* stammte von der SHIFT-Agroforestryplantage auf dem Gelände des agroforstwirtschaftlichen Forschungszentrums der EMBRAPA bei Manaus. Die *Bertholletia* Keimlinge wurden von der Farm Aruana (km 215 der Straße Manaus-Itacoatiara) bezogen. Die Pflanzen wurden im Gewächshaus in roter Schaumlava aus der Eifel angezogen und kultiviert. In dem verwendeten Substrat bildeten die Pflanzen Wurzeln der selben morphologischen Ausprägung wie die Feldpflanzen auf der Agroforestryplantage bei Manaus. Die Lava bietet gegenüber herkömmlicher Blumenerde den Vorteil, dass sie sich bei der Überführung der Pflanzen in Nährlösung schnell und problemlos, ohne größere Verletzungen an den Wurzeln zu verursachen, von den Wurzeln entfernen lässt. In Abständen von 3-5 Wochen wurden die Pflanzen mit 5 ml / l WUXAL super professionell Grünpflanzendünger (NPK-Düngerlösung mit Spurennährstoffen, BAYER Garten) gedüngt.

### 2.3.2 Nährstoffaufnahme aus Nährlösung

Die Experimente zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösungen wurden im Tropengewächshaus der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf durchgeführt. Die Lufttemperatur betrug während des Experimentes 24 °C bei einer relativen Luftfeuchte von 60%. Es wurde die Nährstoffaufnahme von jeweils fünf intakten *Theobroma*-, *Bixa*-, *Bertholletia*- und *Bactris*-Jungpflanzen gemessen (Tab. 2).

|                               | Alter (Monate) | Sprosshöhe (cm)   | Frischgewicht (g) |
|-------------------------------|----------------|-------------------|-------------------|
| <i>Theobroma grandiflorum</i> | 22             | 49-79             | 25-68             |
| <i>Bixa orellana</i>          | 11             | 39-86             | 34-67             |
| <i>Bertholletia excelsa</i>   | 23             | 37-46             | 28-61             |
| <i>Bactris gasipaes</i>       | 8              | 27-39             | 72-210            |
|                               |                | (bis Blattansatz) |                   |

**Tab. 2:** Alter, Sprosshöhe und Frischgewicht der für die Gewächshaus-Experimente verwendeten Jungpflanzen.

Vier Wochen vor Beginn des Experimentes wurde die Düngung der Versuchspflanzen eingestellt. Die Pflanzen wurden zunächst für acht Tage in Nährlösung vorkultiviert. Tote Wurzeln wurden abgeschnitten. Die Konzentrationen der Nährstoffe in der Nährlösung entsprachen ihren Konzentrationen in der Bodenlösung auf der Agroforestryplantage bei Manaus (Tab. 3, SCHROTH et al. 2000a, SCHMIDT 1996). Die Phosphatkonzentration wurde deutlich höher gewählt ( $2\ \mu\text{M}$ ), um eine Aufnahme überhaupt nachweisen zu können. In der Bodenlösung beträgt der Phosphatgehalt weniger als  $0.06\ \mu\text{M}$  (persönliche Mitteilung SCHROTH). Der pH-Wert der Nährlösung wurde entsprechend dem pH der Bodenlösung auf 4,6 eingestellt. Für die Vorkultur standen die Pflanzen in belüfteten, fünf Liter fassenden Aquarienbecken, die wiederum in auf  $26\ ^\circ\text{C}$  geheizten Wasserbädern standen.  $26\ ^\circ\text{C}$  beträgt im Mittel ca. die Bodentemperatur auf der Agroforestryplantage bei Manaus. Die Pflanzen wurden entsprechend dem Tag-Nachtrhythmus in Amazonien im 12 Stunden Rhythmus von oben und seitlich mit Pflanzenleuchtstoffröhren (Osram L58W/11-860 Tageslicht LUMILUX Daylight und Osram L58W/72 Biolux) beleuchtet ( $200\text{-}370\ \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ). Die Aquarienbecken wurden mit schwarzer Folie abgedunkelt. Die Nährlösung wurde täglich ausgetauscht. Die achttägige Vorkultivierung diente zur Akklimatisierung der Pflanzen an die Versuchsbedingungen. Durch das Abschneiden von toten Wurzeln und das Entfernen der Lava entstandene Wunden sollten abheilen. Vor allem sollten die Pflanzen untereinander in ihrem Nährstoffstatus angeglichen werden und an ein nährstoffarmes Angebot, wie sie es auch unter Feldbedingungen auf der Versuchsplantage bei Manaus vorfinden, gewöhnt werden.

Für die Messung der Nährstoffaufnahme wurden die Pflanzen zunächst für 45 Minuten mit einer Nährlösung der selben Konzentration und Zusammensetzung wie die Nährlösung, aus der die Aufnahme gemessen werden sollte, gespült. Dann wurden die Pflanzen einzeln in Glasgefäße überführt. Es wurde jeweils soviel Nährlösung eingewogen, bis die Wurzeln gut bedeckt waren ( $400\text{-}2000\ \text{ml}$ ). Mit Folie, Schaumstoffstopfen und Klebeband wurden die Gefäße zur Vermeidung von Evaporation verschlossen und die Pflanzen fixiert (Abb. 5 c). Um nach jedem Versuch den Transpirationsverlust ermitteln zu können, wurden die Pflanzen in den Versuchsgefäßen mit der Nährlösung gewogen. Die Versuchsbedingungen waren die selben wie bei der Vorkultur: Wasserbad von  $26\ ^\circ\text{C}$ , Belüftung der Nährlösungen mit Aquariumspumpen, Beleuchtung im 12 Stunden Rhythmus mit Pflanzenleuchtstoffröhren, Abdeckung der Gefäße mit schwarzer Folie. Sieben Kontrollgefäße mit Nährlösung wurden genau gleich behandelt. Nach 24 Stunden wurden die Versuchsgefäße mit den

Pflanzen erneut gewogen und die Nährlösungen für spätere Analysen tiefgefroren. Die Pflanzen wurden mit der Nährlösung für den nächsten Versuchsdurchgang gespült.

| $\mu\text{mol l}^{-1}$ | 8-tägige Vorkultur,<br>1. und 2. Messtag | 3. Messtag | 4. Messtag | 5. Messtag | 6. Messtag |
|------------------------|------------------------------------------|------------|------------|------------|------------|
| K                      | 74                                       | 76         |            |            | 46         |
| Mg                     | 40                                       |            |            | 400        |            |
| Ca                     | 75                                       |            |            |            |            |
| P                      | 2                                        | 10         |            |            | 20         |
| $\text{NO}_3^-$        | 90                                       |            | 500        |            |            |
| S                      | 53                                       |            |            | 163        |            |
| Fe                     | 1,8                                      |            |            |            |            |
| Al                     | 6,3                                      |            |            |            |            |
| Mn                     | 2,4                                      |            |            |            |            |
| Zn                     | 0,38                                     |            |            |            |            |
| Cu                     | 0,16                                     |            |            |            |            |
| Mo                     | 0,05                                     |            |            |            |            |
| B                      | 23                                       |            |            |            |            |

**Tab. 3:** Konzentrationen der Elemente in  $\mu\text{mol l}^{-1}$  in den Nährlösungen während der Vorkultur und der verschiedenen Messtage. Für die Messtage drei bis sechs werden nur die gegenüber dem ersten und zweiten Messtag veränderten Konzentrationen angegeben. Die Mikronährstoffe Zn, Cu, Mo, B wurden in der halben Konzentration einer Standard Nährlösung nach Hoagland zugefügt (FINCK 1976). Eisen wurde als Fe-EDTA-Lösung zugesetzt (BAUMEISTER und ERNST 1978). Der pH-Wert wurde auf 4,6 eingestellt.

An den beiden ersten Messtagen wurde die Nähstoffaufnahme aus einer Nährlösung gemessen, die in ihrer Konzentration (außer für Phosphat) der Bodenlösung auf der Agroforestryplantage bei Manaus entsprach. An den folgenden Messtagen wurde die Konzentration einzelner Nährstoffe erhöht: Zunächst von Phosphat, dann von Nitrat, am fünften Messtag von Magnesium und dem Gegenion Sulfat und zuletzt nochmals von

Phosphat (Tab. 3). Der Wurzelzuwachs während der sechs Messtage wurde kontrolliert, indem die Wurzeln der Pflanzen zu Beginn und Ende der Messreihe in Wasser getaucht wurden und die durch die Wurzeln verdrängte Wassermenge gravimetrisch bestimmt wurde. Der Wurzelzuwachs stellte sich als vernachlässigbar heraus. Nach dem letzten Messtag wurde das Frischgewicht und nach drei Tagen Trocknung bei 65 °C das Trockengewicht der Blätter, Stängel und Wurzeln der Durchmesserklassen < 1 mm, 1-2 mm, > 2-5 mm, > 5-10 mm und die Blattfläche der Versuchspflanzen bestimmt. An den frischen Wurzeln wurden Länge, Durchmesser und Oberfläche wie zuvor beschrieben gemessen.

### 2.3.3 Markierungsexperiment mit stabilen Isotopen

In einer besonderen Versuchsreihe wurde die Nährstoffaufnahme aus Nährlösung von sieben intakten *Bactris*-Jungpflanzen (Alter 20 Monate) untersucht. In diesem Experiment wurden stabile Isotope eingesetzt, wodurch sich nicht nur die Nettoaufnahme, sondern auch der Austausch von Kationen zwischen Nährlösung und Pflanze bestimmen ließ. Die Rahmenbedingungen und der grundsätzliche Ablauf des Experimentes waren dieselben, wie zuvor für das Experiment zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösungen beschrieben. Die Vorkultur der Pflanzen in Nährlösung war auf drei Tage begrenzt. Die Pflanzen waren bis zwei Wochen vor dem Experiment gedüngt worden. Die Konzentrationen der Nährstoffe in der Nährlösung entsprachen wiederum außer für Phosphor ihren Konzentrationen in der Bodenlösung auf der Agroforestryplantage bei Manaus (Tab. 3, 1. und 2. Messtag). Nur in den zwei ersten Tagen der Vorkultur erhielten die Pflanzen die Nährlösung in doppelter Konzentration. Für die Messung der Nährstoffaufnahme wurden die Pflanzen zunächst für 30 Minuten mit frischer Nährlösung gespült und dann einzeln in Glasgefäße überführt. Wie schon beschrieben, wurde Nährlösung (Tab. 3, 1. und 2. Messtag) in die Versuchsgefäße eingewogen und die Gefäße verschlossen. Für die Messung des Austausches von Kationen zwischen den Pflanzen und der Nährlösung wurden in der Nährlösung die Kationen K, Mg und Ca durch ihre natürlicherweise selten vorkommenden stabilen Isotope  $^{41}\text{K}$ ,  $^{25}\text{Mg}$  und  $^{44}\text{Ca}$  ersetzt (Tab. 4).

|                        | $^{41}\text{K}$ | $^{25}\text{Mg}$ | $^{44}\text{Ca}$ |
|------------------------|-----------------|------------------|------------------|
| $\mu\text{mol l}^{-1}$ | 36              | 26               | 70               |

**Tab. 4:** Konzentrationen der stabilen Isotope in der Nährlösung.

Fünf Kontrollgefäße mit Nährlösung wurden genauso behandelt, wie die Versuchsgefäße mit den Pflanzen. Während einer Versuchsdauer von 48 Stunden wurden zu verschiedenen Zeitpunkten (2 – 16 – 64 Minuten - 6,7 – 21,5 – 29,4 – 44 Stunden) 1,1 ml bzw. nach 24 Stunden 6 ml der Nährlösungen aus den einzelnen Versuchsgefäßen entnommen, um Veränderungen in der Ionenzusammensetzung zu erfassen. Nach Ablauf des Experimentes wurde, wie zuvor beschrieben, das Frisch- und Trockengewicht von Spross und Wurzeln der *Bactris*-Pflanzen ermittelt und Länge, Durchmesser und Oberfläche der Wurzeln gemessen. Die Versuchslösungen nach 48 Stunden und die zu den verschiedenen Zeitpunkten entnommenen Proben der Nährlösungen wurden für spätere Analysen tiefgefroren.

#### **2.3.4 Analysen**

Zur Bestimmung der Nettonährstoffaufnahme der Pflanzen wurden die Nährstoffgehalte der Versuchslösungen und der Kontrolllösungen analysiert. Unter Berücksichtigung der Aufkonzentrierung durch die Transpirationsverluste konnte aus der Differenz der Nährstoffgehalte in den Versuchslösungen und Kontrolllösungen die Nettonährstoffaufnahme der Pflanzen berechnet werden.

In den Nährlösungen aus dem Markierungsexperiment wurde neben den quantitativen Mengen der Mg, Ca und K Kationen auch deren Isotopenverhältnisse bestimmt. Daraus konnte die tatsächliche Aufnahme der Kationen in die Pflanze (influx) und deren Abgabe von der Pflanze in die Nährlösung (efflux) berechnet werden. Die Nährlösung war mit den schwereren, natürlicherweise seltener vorkommenden Isotopen der Kationen markiert worden. Durch eine Aufnahme der Kationen durch die Pflanzen nahm die Konzentration der schwereren Isotope in der Nährlösung ab. Leichtere Isotope in der Nährlösung konnten nur von der Pflanze in diese abgegeben worden sein.

##### **2.3.4.1 Anionen**

Phosphat wurde photometrisch nach der sehr empfindlichen Methode von MURPHY und RILEY (1962) bestimmt. Die sehr niedrig konzentrierten Nährlösungen (2  $\mu\text{M}$  P) wurden dazu um den Faktor 10 aufkonzentriert, indem jeweils 100 ml Lösung bei 80 °C eingedampft und in 10 ml demineralisiertem Wasser rückgelöst wurden.

Nitrat und Sulfat wurde ionenchromatographisch von der Zentralabteilung für Chemische Analysen ZCH des Forschungszentrums Jülich bestimmt.

#### **2.3.4.2 Kationen**

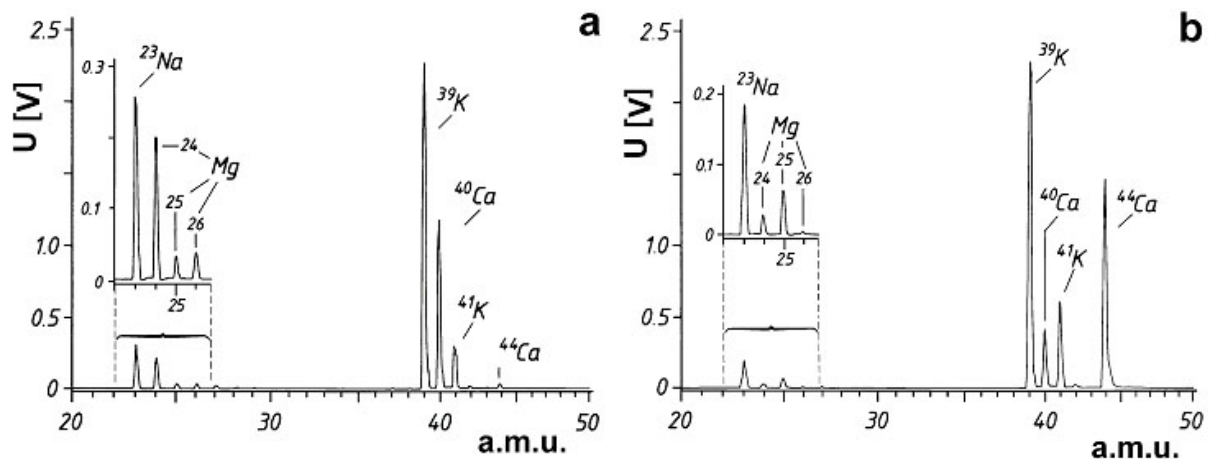
K, Mg, Ca, Mn, Fe und Al wurden von der Zentralabteilung für Chemische Analysen ZCH des Forschungszentrums Jülich mittels Atomemissionsspektroskopie mit induktiv gekoppeltem Argonplasma (ICP-OES) bestimmt.

Ein Teil der Mg-, Ca-, und K-Analysen wurde mit dem Atomabsorptions-Spektrometer von Perkin Elmer (AAnalyst 100) durchgeführt.

#### **2.3.4.3 Isotopenverhältnis**

Die Isotopenverhältnisse in der Nährlösung aus dem Markierungsexperiment wurden mit dem Laser-Mikrosonden-Massen-Analysator (LAMMA) im Institut für Biologische Informationsverarbeitung des Forschungszentrums Jülich in Zusammenarbeit mit DR. A. J. KUHN bestimmt. Das Gerät besteht aus einer Kombination eines Lichtmikroskopes mit einem Laser und einem Flugzeit-Massenspektrometer. Es können damit positive und negative Ionen mit hoher Empfindlichkeit massenspektrometrisch nachgewiesen werden (für Details siehe KUHN 1993, HILLENKAMP et al. 1975, WECHSUNG et al. 1978).

Mit dem verwendeten „LAMMA 500“ von LEYBOLD-HEREAUS werden Proben in der Regel in Form von Dünnschnitten oder Folien einer Dicke zwischen 0,1 und 2 µm analysiert. Die Nährlösungsproben wurden daher mit einer Grafikerspritzpistole (LETRASET, Modell SA4 mit 0,4 mm Düsenöffnungsdurchmesser, 0,9 bar Druckluft) auf mit dünnem Nitrozellulose-Film bespannte Präparate-Trägernetze aus Kupfer aufgesprüht (50 µl Probe auf 4 Trägernetze). Im Lichtmikroskop des LAMMA sind die eingetrockneten Mikrotropfen der Nährlösung sichtbar. Der auf dem Nitrozellulosefilm beobachtbare Reflex des Helium-Neon-Ziel-Lasers des LAMMA wird auf einen eingetrockneten Mikrotropfen fokussiert. Mit dem im selben Fokus liegenden hochenergetischen Leistungs-Impuls-Laser (Neodym-YAG-Laser, Laserenergie nach Frequenz-Vervierfachung bei 1060 nm ca. 80 mJ, Impuls-Halbwertsbreite von ca. 10 ns) wird der Mikrotropfen in die Probenkammer des Flugzeit-Massenspektrometers verdampft und ein Mikroplasma erzeugt. Das Mikroplasma beinhaltet neben neutralen Atomen, kleinen molekularen Fragmenten und Elektronen vor allem Ionen überwiegend einfacher negativer und positiver Ladung (ALLMEN 1987). Im Flugzeit-Massenspektrometer werden die Ionen ihrer Masse und Ladung nach aufgetrennt. Es ist eine eindeutige Trennung von um eins benachbarter Massenzahlen möglich. Damit kann der relative Anteil der Isotope der Elemente (hier: Mg, Ca und K) in der Nährlösung bestimmt werden. Pro Probe wird aus ca. 30 mit dem LAMMA aufgenommenen Massenspektren (Abb. 6) die relative Isotopenhäufigkeit bestimmt.



**Abb. 6:** a) LAMMA-Spektrum einer Nährlösung mit natürlicher Isotopen-Zusammensetzung.  
b) LAMMA-Spektrum einer Nährlösung nach Markierung mit verschiedenen Isotopen:  $^{25}\text{Mg}$ ,  $^{41}\text{K}$  und  $^{44}\text{Ca}$ .  
a.m.u.= atomic mass unit, V = detector voltage

Bei der Auswertung muss die natürliche Verteilung der Isotopenhäufigkeit beachtet werden ( $^{24}\text{Mg}$  79 % –  $^{25}\text{Mg}$  10 % –  $^{26}\text{Mg}$  11 %,  $^{40}\text{Ca}$  98 % –  $^{44}\text{Ca}$  2 % und  $^{39}\text{K}$  93 % –  $^{41}\text{K}$  7 % – WEAST 1989). Auch die beim Markierungsexperiment angebotenen schwereren Isotope bestehen nicht zu 100 % aus nur einem Isotop eines Elements. Für weitere Details der Auswertung siehe KUHN (1993).

## 2.4 Statistik

Um Unterschiede zwischen Datengruppen auf ihre Signifikanz zu überprüfen, wurde zunächst die Gleichheit der Varianzen der Gruppen nach Hartley (gleichgroße Stichprobenumfänge) oder Cochran (ungleiche Stichprobenumfänge) geprüft. Lag Homogenität der Varianzen vor, konnte eine einfaktorielle Varianzanalyse durchgeführt werden mit anschließender Beurteilung der linearen Kontraste nach Scheffé. Bei Ungleichheit der Varianzen wurde ein Rangsummentest nach Nemenyi oder ein Rangtest nach Kruskal - Wallis ( $H$ -Test) mit einem nachfolgendem Vergleich der mittleren Ränge nach Harter oder Tukey - Kramer durchgeführt. Die verwendeten Testverfahren (SACHS 1992) sind im Text vermerkt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Morphologie der Wurzeln

#### 3.1.1 Beschreibung der Wurzeln und Wurzelsysteme

##### 3.1.1.1 *Bactris gasipaes*

*Bactris gasipaes* bildet als monokotyle Pflanze ein sekundär homorhizes Wurzelsystem mit Adventivwurzeln, die die Stammbasis dicht umschließen und teilweise noch in einer Stammhöhe von 1,5 m zu finden sind. Die Wurzeln sind sehr grob und starr. Meist werden Seitenwurzeln bis zu drei Ordnungen gebildet, seltener vier oder fünf. Die Wurzeln aller Ordnungen bilden unregelmäßig über ihre Fläche verteilt viele kurze Seitenwurzeln aus (Abb. 7 a, b). Neue Wurzeln sind hellbeige, ältere Wurzeln haben eine hellbraune bis graue Farbe. Es werden keine Wurzelhaare gebildet. Die Wurzeloberfläche wirkt sehr rau. Bei mindestens zehnfacher Vergrößerung ist eine wabenartige Struktur der Oberfläche erkennbar. Diese wird hervorgerufen durch die seitlich nicht miteinander verwachsenen Exodermiszellen (BENECKE 1997). Wird eine oberflächlich trockene Wurzel mit einem Tropfen Wasser in Kontakt gebracht, kann beobachtet werden, wie die Exodermiszellenzwischenräume das Wasser hygroskopisch aufsaugen und die Wurzeloberfläche schnell mit einem Wasserfilm überzogen wird. An im Gewächshaus in Lava kultivierten Jungpflanzen konnten einige sehr kurze, zum Teil aufgelöste, mehlig weiße Seitenwurzeln beobachtet werden. Dabei handelt es sich vermutlich um der Luftaufnahme dienende Pneumathoden. Pneumathoden können nicht nur auf Pneumatophoren – spezielle Sekundärwurzeln nah der Bodenoberfläche – , sondern auch auf normalen Primär- und Sekundärwurzeln von Palmen über der Bodenoberfläche und im Boden auftreten (SEUBERT 1997). Bei den *Bactris*-Jungpflanzen aus dem Gewächshaus waren sie im oberen Drittel des Wurzelsystems lokalisiert. Für *Bactris* wurden Pneumathoden von RIVERA und TRUJILLO (1981) beschrieben. Während der Versuche zur Nährstoffaufnahme fiel die Ausbildung einer sehr dicken Kalyptra an deutlich wachsenden Wurzeln auf. Sie ließ sich bei dicken Wurzeln (Durchmesser 2-5 mm) mit den Fingern abzapfen.

##### 3.1.1.2 *Bertholletia excelsa*

*Bertholletia excelsa* bildet ein allorhizes Wurzelsystem mit einer ausgeprägten Pfahlwurzel (Abb. 7 e). Im FAO FORESTRY PAPER (1986) wird für einjährige Keimlinge mit einer Sprosshöhe von 50 bis 80 cm schon eine Pfahlwurzel von 1 m Länge beschrieben. Die Feinwurzeln ( $d < 5$  mm) sind wie die *Bactris*-Wurzeln sehr grob. Ältere Feinwurzeln

sind braun bis schwarzbraun, manchmal rötlich gefärbt. Frische Wurzeln sind hell beige, fast weiß. Der Farbübergang erfolgt abrupt (Abb. 7 e, f). Ein älterer brauner Wurzelabschnitt geht direkt über in einen frischen hellbeigen. Sowohl die älteren braunen, aber besonders die frischen hellbeigen Wurzeln bilden kurze hellbeige Seitenwurzeln. Die neuen hellbeigen Wurzeln brechen sehr leicht ab. Die Wurzeloberfläche erscheint sehr weich. Es werden keine Wurzelhaare gebildet.

#### **3.1.1.3 *Theobroma grandiflorum***

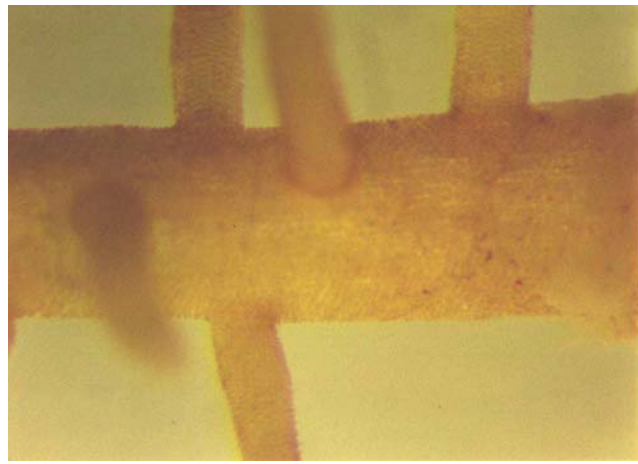
*Theobroma grandiflorum* bildet eine Pfahlwurzel, die vier Monate nach Ausbringung in die Agroforestryplantage eine Länge von ca. 40 cm erreicht hatte (VOSS 1998) und bei einem erwachsenen Baum unter einer Länge von 2 m bleibt (FAO FORESTRY PAPER 1986). Die Feinwurzeln (Durchmesser < 5 mm) sind fein, flexibel und schwarzbraun gefärbt. Neu gebildete Wurzeln sind heller und rötlich braun, teilweise mit weißen Wurzelspitzen. Auffällig sind die vielen kurzen, mehr oder weniger kolbig aufgetriebenen Seitenwurzeln (Abb. 7 c, d). Frische kurze Seitenwurzeln sind noch nicht oder kaum keulig verdickt. Wurzelhaare sind nicht vorhanden, dagegen aber stellenweise gehäuft Pilzhyphen auf der Wurzeloberfläche.

#### **3.1.1.4 *Bixa orellana***

*Bixa orellana* bildet im Feld keine einzelne Pfahlwurzel aus. Bei ca. vierjährigen Bäumen auf der Agroforestryplantage konnte HAAG (1997) eine Aufsplittung der Herzwurzel in 10-15 cm Tiefe in mehrere horizontale und vertikale, grobe Wurzeln beobachten. Die Feinwurzeln sind fein und flexibel und durch den Farbstoff Bixin, der nicht nur in der Samenschale, sondern auch in Rinden- und Hypodermiszellen der Wurzeln eingelagert ist, orange gefärbt (Abb. 7 g, h). Ganz frische Wurzeln erscheinen weiß. Unter dem Mikroskop lassen sich jedoch schon einzelne Rindenzellen erkennen, die fast vollständig mit orangefarbenen Oleosomen ausgefüllt sind. Diese Zellen sind, unterbrochen von leeren Zellen, in Reihen angeordnet. Bei Verletzung der Wurzel erscheint die verletzte Stelle mit bloßem Auge erkennbar leuchtend orange. Bei etwas älteren Wurzeln ist die Hypodermis vollständig durch die Oleosomen orange gefärbt. Rindenzellen enthalten vereinzelt Oleosomen. Diese sind in den Rindenzellen häufig in mehreren, größeren Kugeln angeordnet. Anders als bei den zuvor beschriebenen Arten sind die Seitenwurzeln von *Bixa* nicht mit vielen kurzen Seitenwurzeln besetzt. Wurzelhaare fehlen. Auffällig ist ein im Vergleich mit den anderen Arten besonders dichter Besatz der Wurzeln mit Pilzhyphen (Abb. 7 h). Unter dem Mikroskop lassen sich bei ganz frischen, weißen Wurzeln Pilzhyphengeflechte im Wurzelgewebe ohne Anfärbung erkennen.



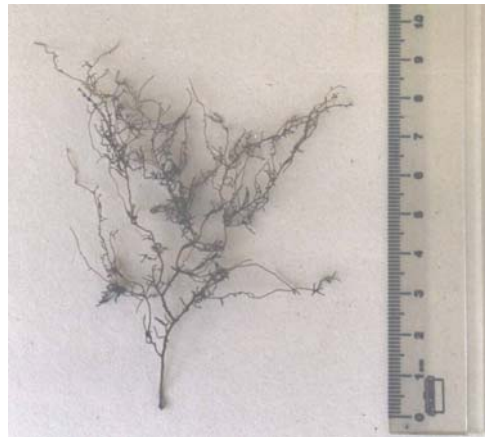
a



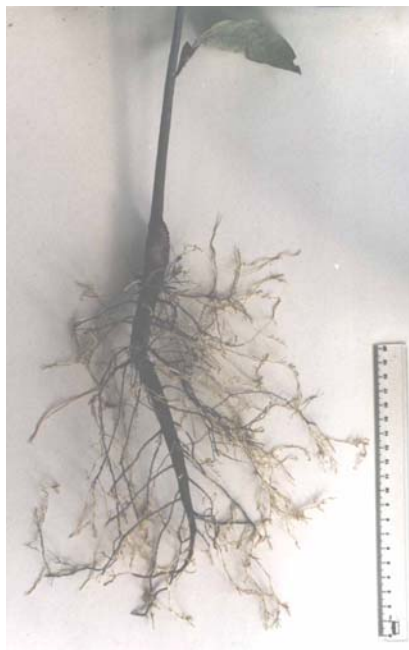
b



c



d



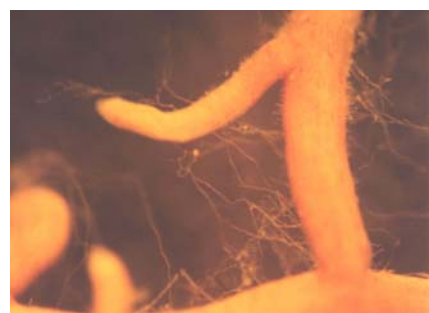
e



f



g



h

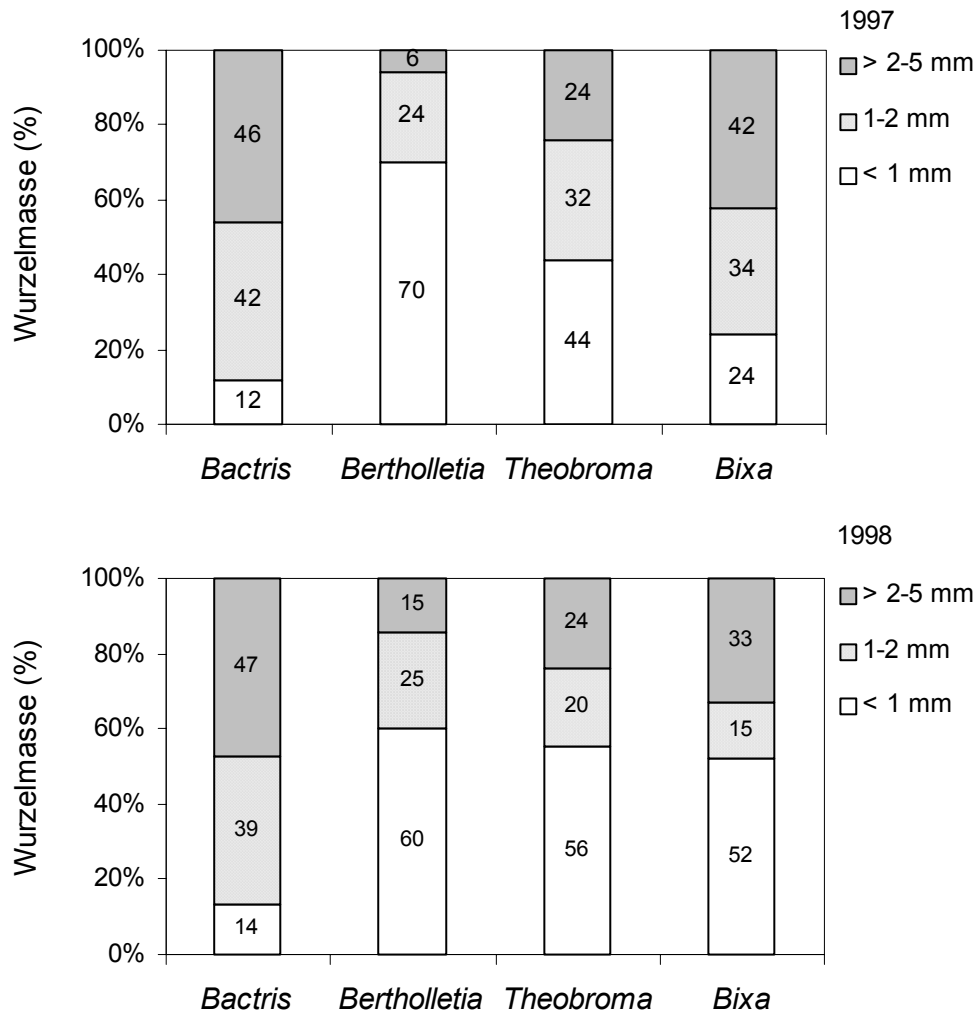
**Abb. 7:** Wurzeln von **a-b)** *Bactris gasipaes*, **c-d)** *Theobroma grandiflorum*, **e-f)** *Bertholletia excelsa*, **g-h)** *Bixa orellana* h) mit Pilzhyphen.  
b) und h) 40fache, c) und f) 16fache Vergrößerung.

### 3.1.2 Wurzeldurchmesser

Den geringsten durchschnittlichen Wurzeldurchmesser haben die kurzen Seitenwurzeln von *Bactris*, *Bertholletia* und *Theobroma* und die Wurzeln der Durchmesserklasse < 1 mm von *Theobroma* und *Bixa* (Tab. 5). *Theobroma*- und *Bixa*-Wurzeln erreichen die geringsten Minimaldurchmesser von 0,15 bzw. 0,18 mm. In der Durchmesserklasse < 1 mm haben *Bactris* und *Bertholletia* mit 0,67 und 0,51 mm im Schnitt die dicksten Wurzeln. Der Anteil dieser Durchmesserklasse an der gesamten Feinwurzelbiomasse (bis 5 mm im Durchmesser) lag für die dikotylen Bäume gegen Ende der Regenzeit 1998 bei über 50 % (Abb. 8). Am Ende der Trockenzeit 1997 war der Anteil vor allem für *Bixa* mit 24 % erheblich niedriger. Dies ist eventuell auf die extreme Trockenheit dieser Trockenzeit zurückzuführen, wodurch viele der feinen, oberflächennahen Wurzeln von *Bixa*, aber auch von *Theobroma* abgestorben sein könnten. Bei *Bactris* bildeten die größeren Wurzeln der Durchmesserklassen 1-2 mm und > 2-5 mm mit 86 / 88 % den größten Anteil an der Wurzelbiomasse.

|                     | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> |
|---------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|
| Durchmesser (mm)    |                         |                             |                               |                      |
| kurze Seitenwurzeln | 0,36 ± 0,11             | 0,41 ± 0,08                 | 0,36 ± 0,20                   |                      |
| < 1 mm              | 0,67 ± 0,11             | 0,51 ± 0,15                 | 0,37 ± 0,22                   | 0,39 ± 0,21          |
| 1-2 mm              | 1,29 ± 0,28             | 1,33 ± 0,27                 | 1,26 ± 0,19                   | 1,59 ± 0,28          |
| > 2-5 mm            | 2,70 ± 0,71             | 3,54 ± 1,07                 | 3,50 ± 0,50                   | 2,64 ± 0,61          |
| Länge (mm)          |                         |                             |                               |                      |
| kurze Seitenwurzeln | 2,79 ± 1,76             | 2,62 ± 1,60                 | 2,44 ± 1,57                   |                      |

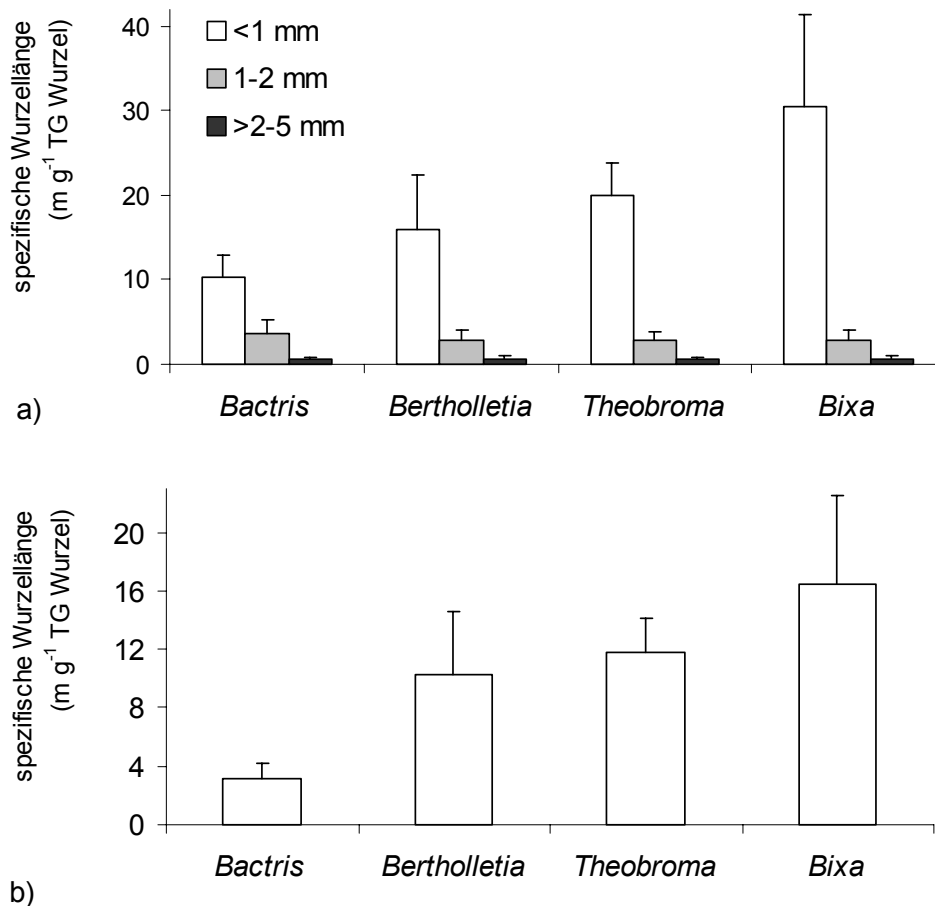
**Tab. 5:** Wurzeldurchmesser der verschiedenen Durchmesserklassen der Arten und Länge der kurzen Seitenwurzeln der letzten Ordnung.



**Abb. 8:** Anteile der Wurzeldurchmesserklassen an der Wurzelbiomasse am Ende der extremen Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998 in 0 – 40 cm Bodentiefe.

### 3.1.3 Spezifische Wurzellänge

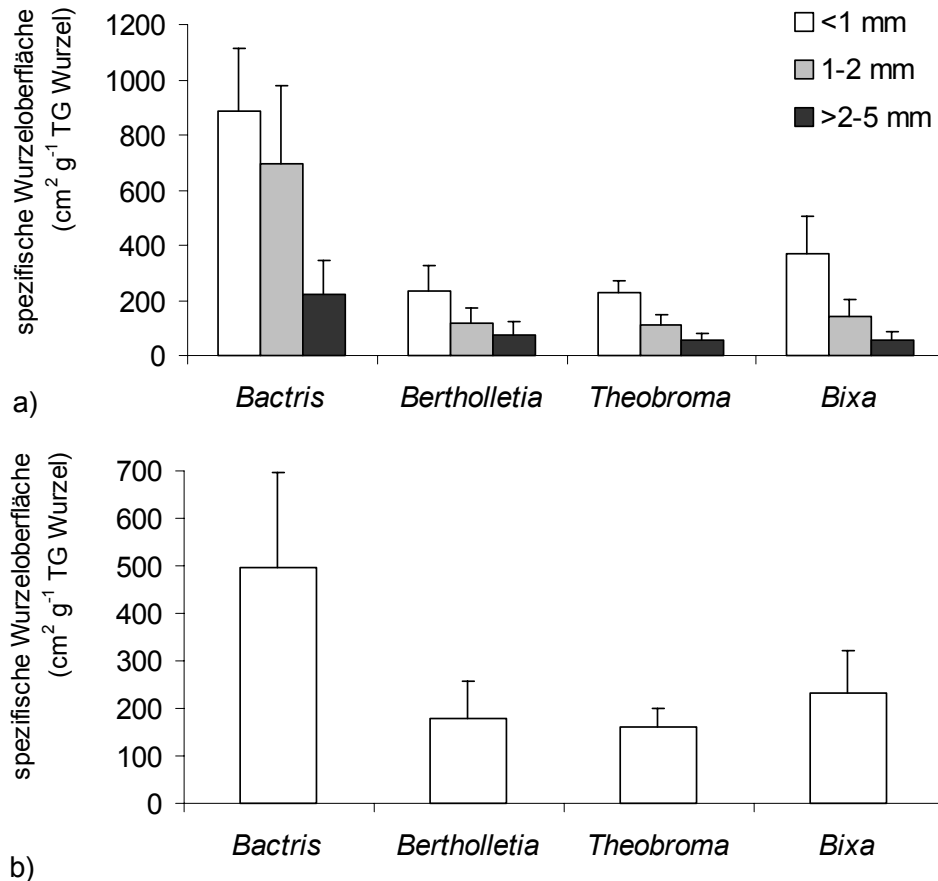
Die feinen Wurzeln mit einem Durchmesser  $< 1$  mm zeigten die mit Abstand größte spezifische Wurzellänge (Abb. 9 a). Dabei erreichten die feinen *Bixa*-Wurzeln mit über  $31 \text{ m g}^{-1}$  TG Wurzel die höchste und die feinen *Bactris*-Wurzeln mit  $10 \text{ m g}^{-1}$  TG Wurzel die niedrigste spezifische Länge. In der Durchmesserklasse 1-2 mm hatten die *Bactris* Wurzeln mit  $3,7 \text{ m g}^{-1}$  TG Wurzel die größte spezifische Wurzellänge. Durch den hohen Anteil von über 50 % der Durchmesserklasse  $< 1$  mm an der Feinwurzelbiomasse ergaben sich für die dikotylen Bäume bei Betrachtung der gesamten Feinwurzelbiomasse spezifische Wurzellängen zwischen  $10,3$  (*Bertholletia*) und  $16,5$  (*Bixa*)  $\text{m g}^{-1}$  TG Wurzel, während *Bactris* nur eine spezifische Wurzellänge von  $3,1 \text{ m g}^{-1}$  TG Wurzel erreichte (Abb. 9 b).



**Abb. 9:** **a)** Spezifische Wurzellänge in den einzelnen Durchmesserklassen. **b)** Spezifische Wurzellänge der einzelnen Arten unter Berücksichtigung der prozentualen Anteile der Durchmesserklassen (0-5 mm, 1998) an der Wurzelbiomasse.

### 3.1.4 Spezifische Wurzeloberfläche

Unter den dikotylen Bäumen hatte *Bixa* mit 371 und 144 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> TG Wurzel für die Durchmesserklassen < 1 mm und 1-2 mm die größte spezifische Wurzeloberfläche (Abb. 10 a). Die Palme *Bactris* erfährt durch nicht miteinander verwachsene Exodermiszellen (BENECKE 1997) eine Oberflächenvergrößerung der Wurzeln um den Faktor 4 bis 4,7 gegenüber Wurzeln mit geschlossener Exodermis. Dadurch war die spezifische Wurzeloberfläche von *Bactris*-Wurzeln trotz niedriger spezifischer Wurzellänge in allen Durchmesserklassen um ein Mehrfaches größer, als die der dikotylen Bäume. Bei Berücksichtigung der prozentualen Anteile der Durchmesserklassen (0-5 mm, 1998) an der Wurzelbiomasse ergab sich daher für die spezifische Wurzeloberfläche der gesamten Feinwurzelbiomasse das umgekehrte Bild wie bei der spezifischen Wurzellänge (Abb. 10 b). *Bactris*-Wurzeln erreichten mit 495 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> TG Wurzel eine mehr als doppelt (*Bixa*) bis dreifach (*Theobroma*) so große spezifische Wurzeloberfläche wie die anderen Arten.



**Abb. 10:** **a)** Spezifische Wurzeloberfläche in den einzelnen Durchmesserklassen. **b)** Spezifische Wurzeloberfläche der einzelnen Arten unter Berücksichtigung der prozentualen Anteile der Durchmesserklassen (0-5 mm, 1998) an der Wurzelbiomasse.

## 3.2 Wurzelbiomasse und Wurzelverteilung im Pflanzsystem

### 3.2.1 Feinwurzelbiomasse

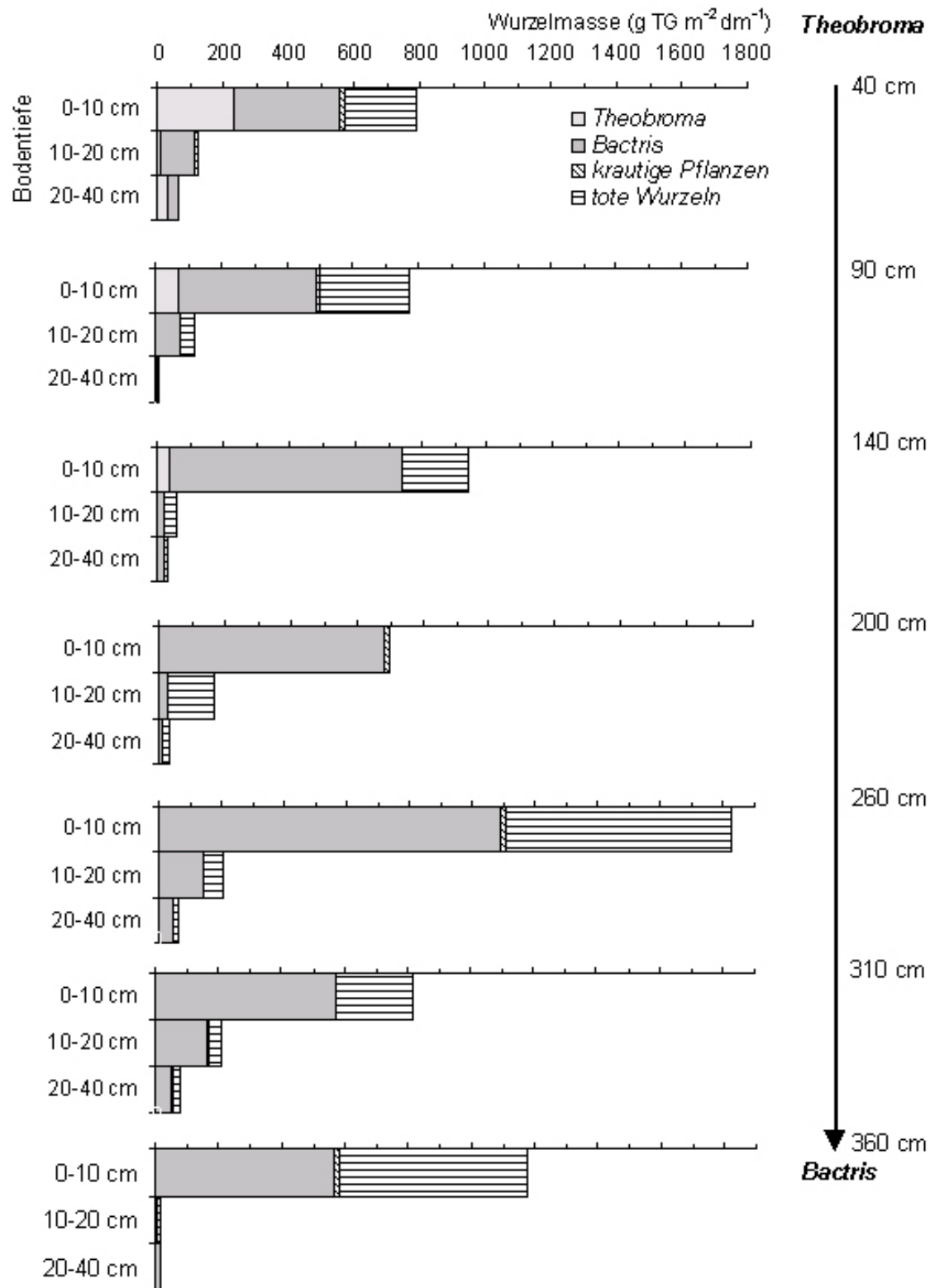
#### 3.2.1.1 *Bactris gasipaes*

In allen untersuchten Transekten durchwurzelte *Bactris* den Boden bis in den Stammbereich der Nachbarbäume (Abb. 11-17). Der Hauptanteil der Wurzeln befand sich in den obersten 10 cm des Bodens. Im Transekt *Theobroma* – *Bactris* bildete *Bactris* in 0-10 cm Tiefe eine Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) zwischen 316-1088 bzw. 317-1541 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> in 1997 bzw. 1998 (Abb. 12, 14). Sehr viel geringer war die Feinwurzelbiomasse von *Bactris* im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* (22-459 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>, 0-10 cm Tiefe) (Abb. 16). 1998 wurde die Wurzelbiomasse in 0-5 und 5-10 cm Bodentiefe separat erfasst (Abb. 13, 14). In den obersten 5 cm des Bodens wurde in allen Proben die größte Menge Feinwurzeln ( $d \leq 5$  mm) von *Bactris* gefunden (380-2097 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>, Abb. 14). Die Biomasse der Feinwurzeln mit einem Durchmesser  $\leq 2$  mm in den

obersten 10 cm Boden lag im Transekt *Theobroma* – *Bactris* 1997 und 1998 zwischen  $177\text{--}666\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  und im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* zwischen  $0\text{--}133\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  (Abb. 11, 13, 15). Unterhalb einer Bodentiefe von 10 cm nahm die Feinwurzelbiomasse von *Bactris* sehr stark ab. Im Durchschnitt wurden in den Transekten *Theobroma* – *Bactris* 1997 und 1998 in 10–40 cm Bodentiefe nur 43 bzw.  $82\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5\text{ mm}$ ) gebildet, im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* waren es nur  $10\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  (Abb. 12, 14, 16). Sehr hoch war am Ende der extremen Trockenzeit 1997 die tote Wurzelbiomasse in den obersten 10 cm des Bodens mit Maximalwerten über  $700\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$ . Im Durchschnitt betrug 1997 die tote Feinwurzelbiomasse in 0–10 cm Tiefe in den Transekten *Theobroma* – *Bactris* und *Bactris* – *Bertholletia* 388 und  $340\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$ , während gegen Ende der Regenzeit 1998 der Durchschnitt im Transekt *Theobroma* – *Bactris* bei nur  $146\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  lag (Abb. 12, 14, 16). 95–99 % der gesamten toten Wurzelbiomasse wurde durch tote *Bactris*-Wurzeln gebildet. Dadurch erhöhte sich die gesamte – lebende und tote Feinwurzeln umfassende – Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5\text{ mm}$ ) von *Bactris* enorm. Vor allem im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* war der Anteil der toten *Bactris*-Wurzeln an der Feinwurzelbiomasse zum Teil höher als der der lebenden (Abb. 16). Mit zunehmender Entfernung von der *Bactris*-Pflanze nahm die *Bactris*-Feinwurzelbiomasse ab. Dies wurde besonders deutlich im Transekt *Theobroma* – *Bactris* 1998 (Abb. 14). Die Gesamtwurzelbiomasse (lebende und tote Wurzeln) von *Bactris* war in Stammnähe (40 cm Entfernung) der Nachbarbäume in allen Fällen am niedrigsten ( $536$  und  $381\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  bei *Theobroma* 1997 und 1998,  $185\text{ g m}^{-2}\text{ dm}^{-1}$  bei *Bertholletia* in 0–10 cm Tiefe).

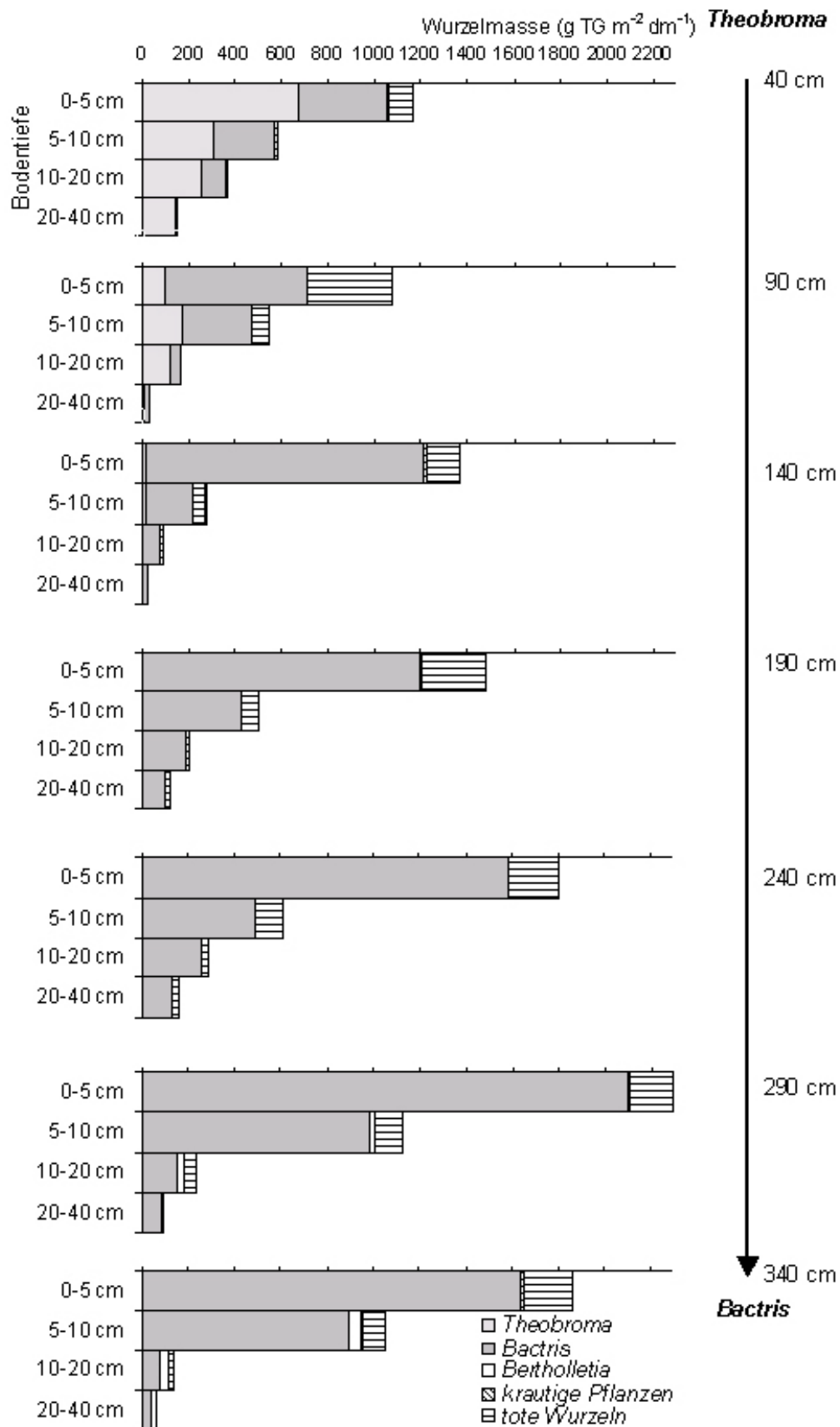
Im nur 1,8 m langen Transekt zwischen einer geschlagenen und einer ungeschlagenen *Bactris*-Pflanze war die Gesamtwurzelbiomasse von *Bactris* einschließlich der toten Wurzeln in 0–10 cm Bodentiefe fast gleichbleibend hoch (Abb. 17). In Stammnähe der ungeschlagenen Pflanze war in 0–10 cm Bodentiefe jedoch der Anteil der Wurzelbiomasse der gröberen Wurzeln ( $d > 2\text{--}10\text{ mm}$ ) doppelt so hoch wie in Stammnähe der geschlagenen Pflanze (Abb. 18). Mit der Wurzelbiomasse der feineren Wurzeln ( $d < 2\text{ mm}$ ) verhielt es sich umgekehrt. In 10–40 cm Tiefe nahm die *Bactris*-Wurzelbiomasse in Richtung der ungeschlagenen Pflanze zu (Abb. 17).



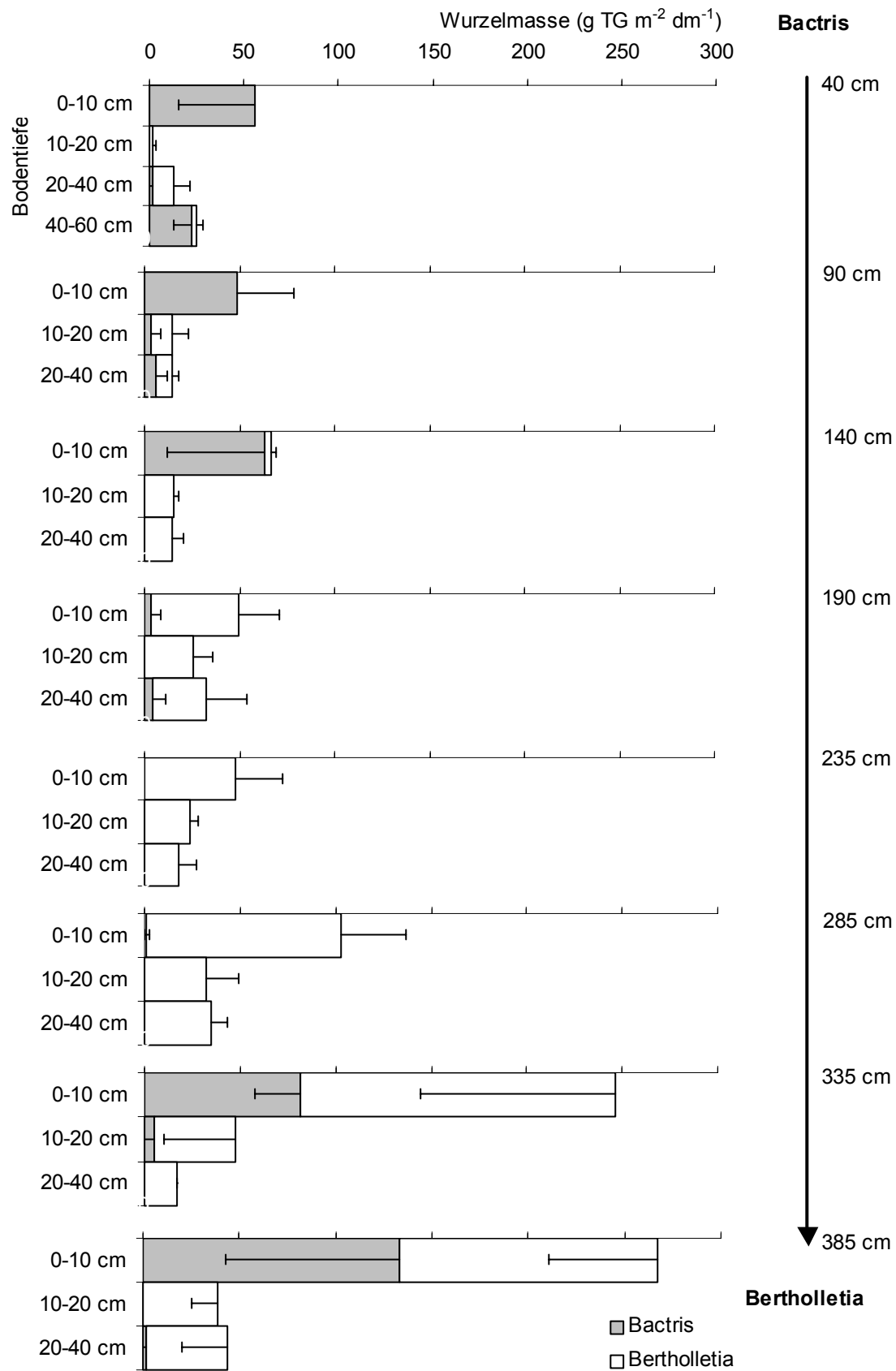


**Abb. 12:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln (95-99 % tote *Bactris* Wurzeln) im Transekt *Theobroma* – *Bactris* am Ende der Trockenzeit 1997. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.

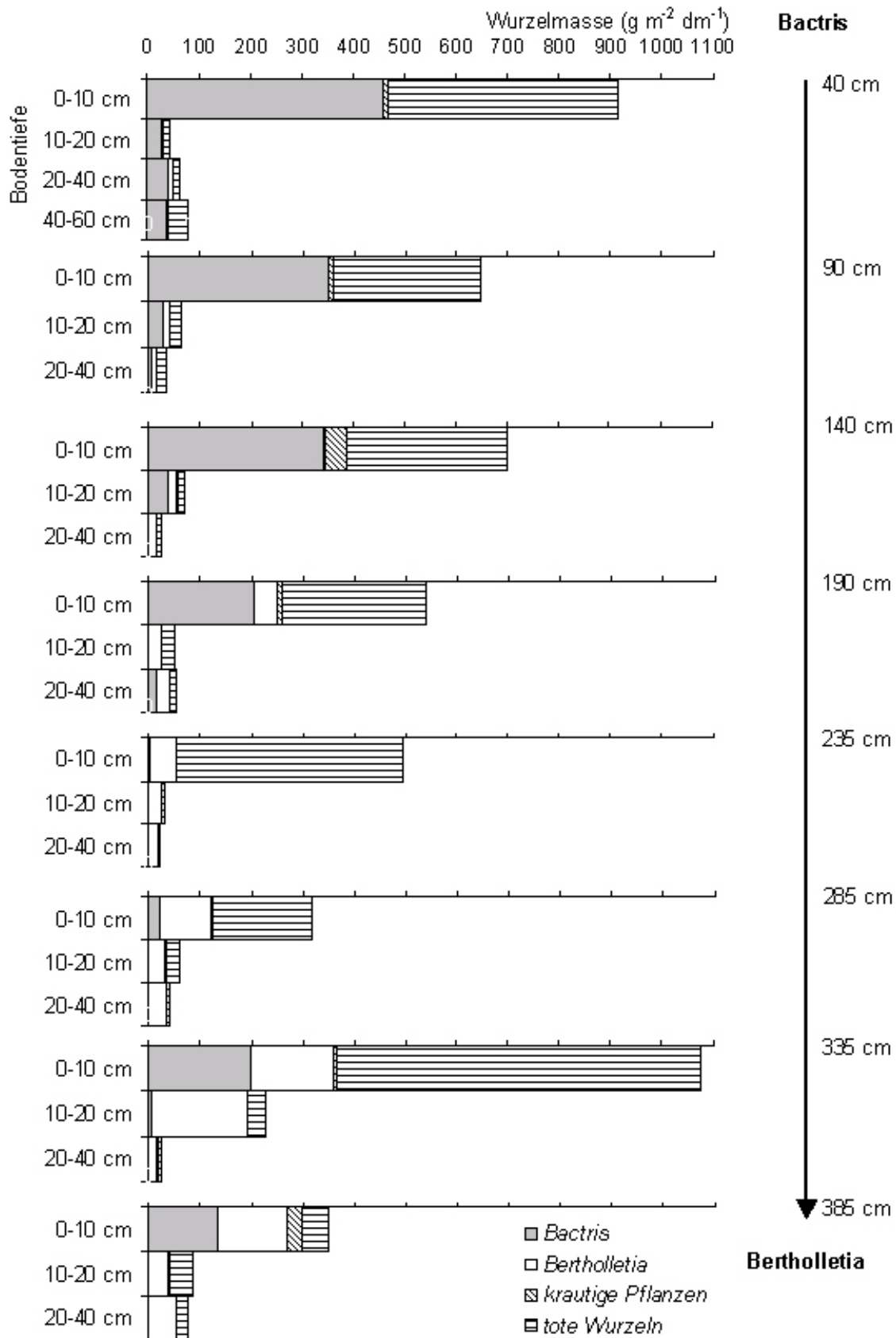




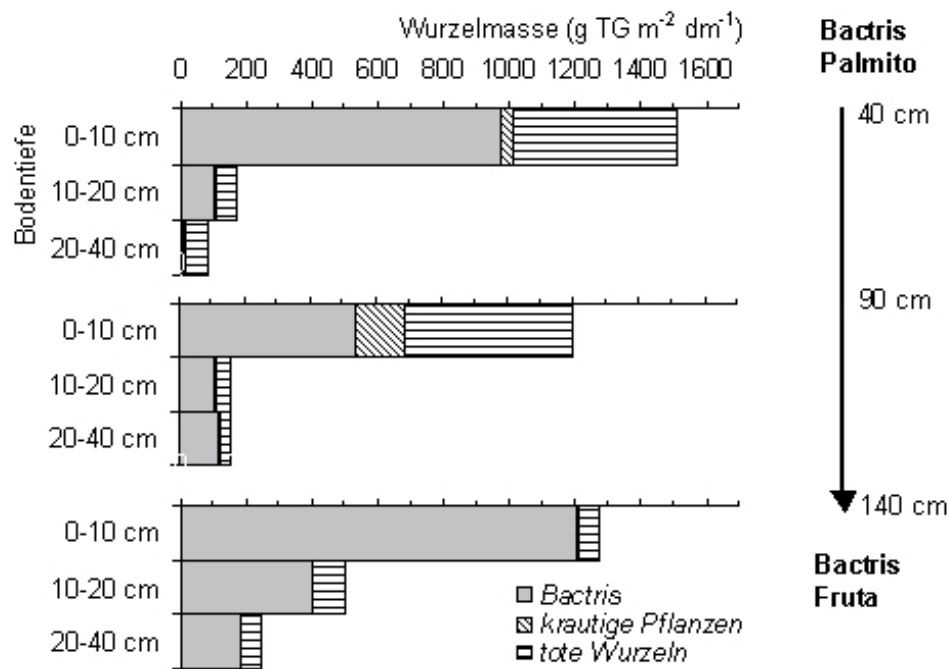
**Abb. 14:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln (95-99 % tote *Bactris* Wurzeln) im Transekt *Theobroma* – *Bactris* gegen Ende der Regenzeit 1998. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.



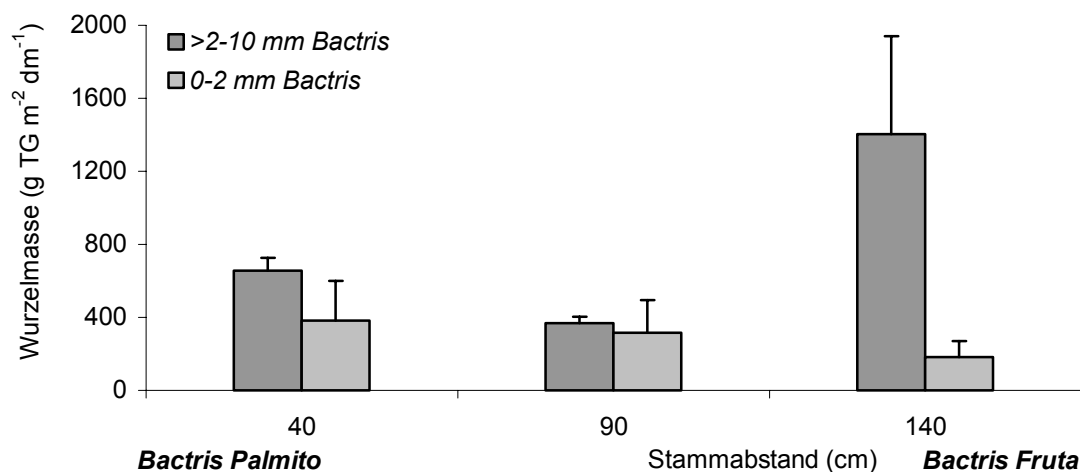
**Abb. 15:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von *Bactris* und *Bertholletia* im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* am Ende der Trockenzeit 1997.



**Abb. 16:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) einschließlich toter Wurzeln (95-9 % tote *Bactris* Wurzeln) im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* am Ende der Trockenzeit 1997. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.



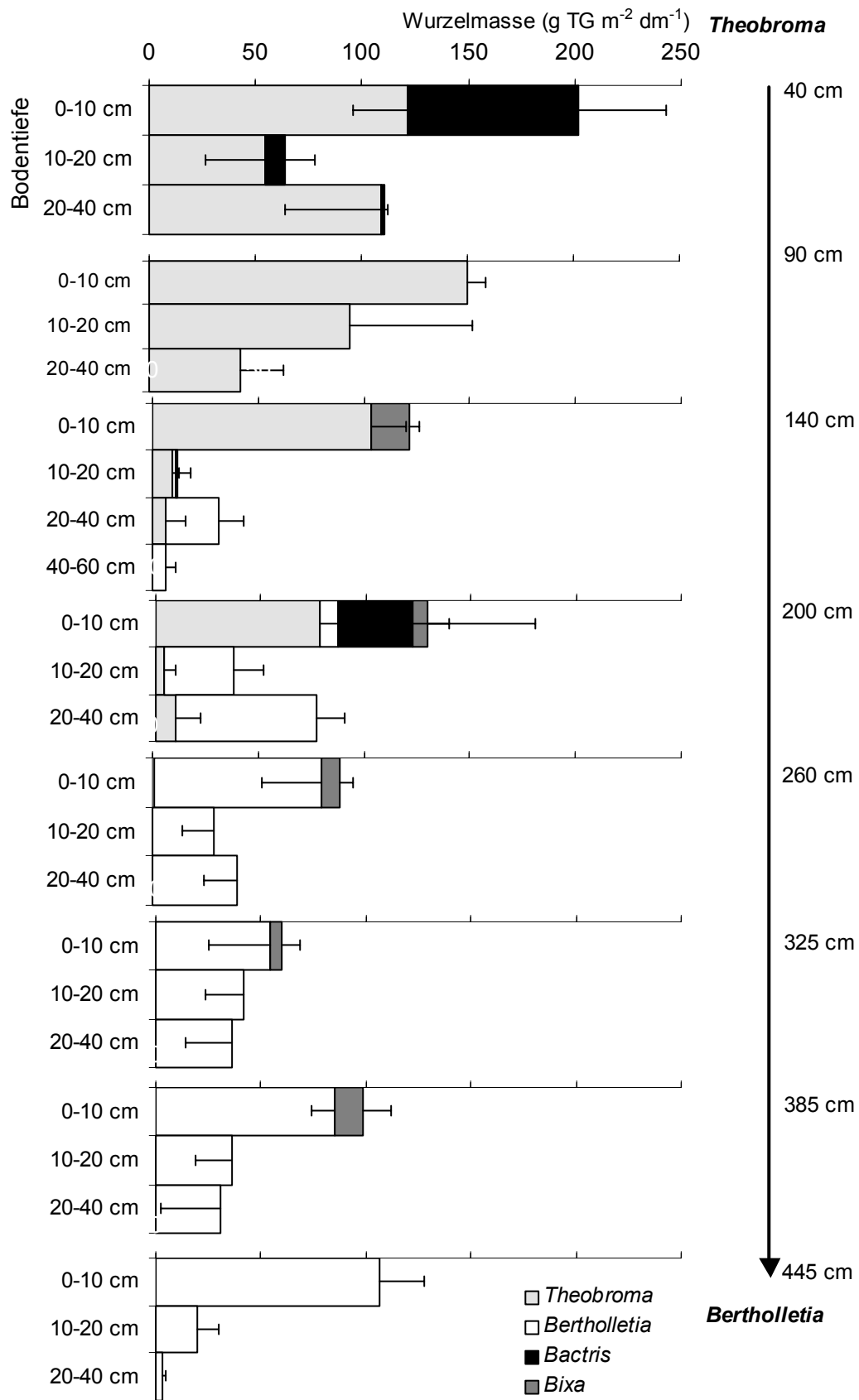
**Abb. 17:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln (100 % tote *Bactris* Wurzeln) zwischen einer ungeschlagenen (Fruta) und einer geschlagenen (Palmito) *Bactris*-Pflanze am Ende der Trockenzeit 1997. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.

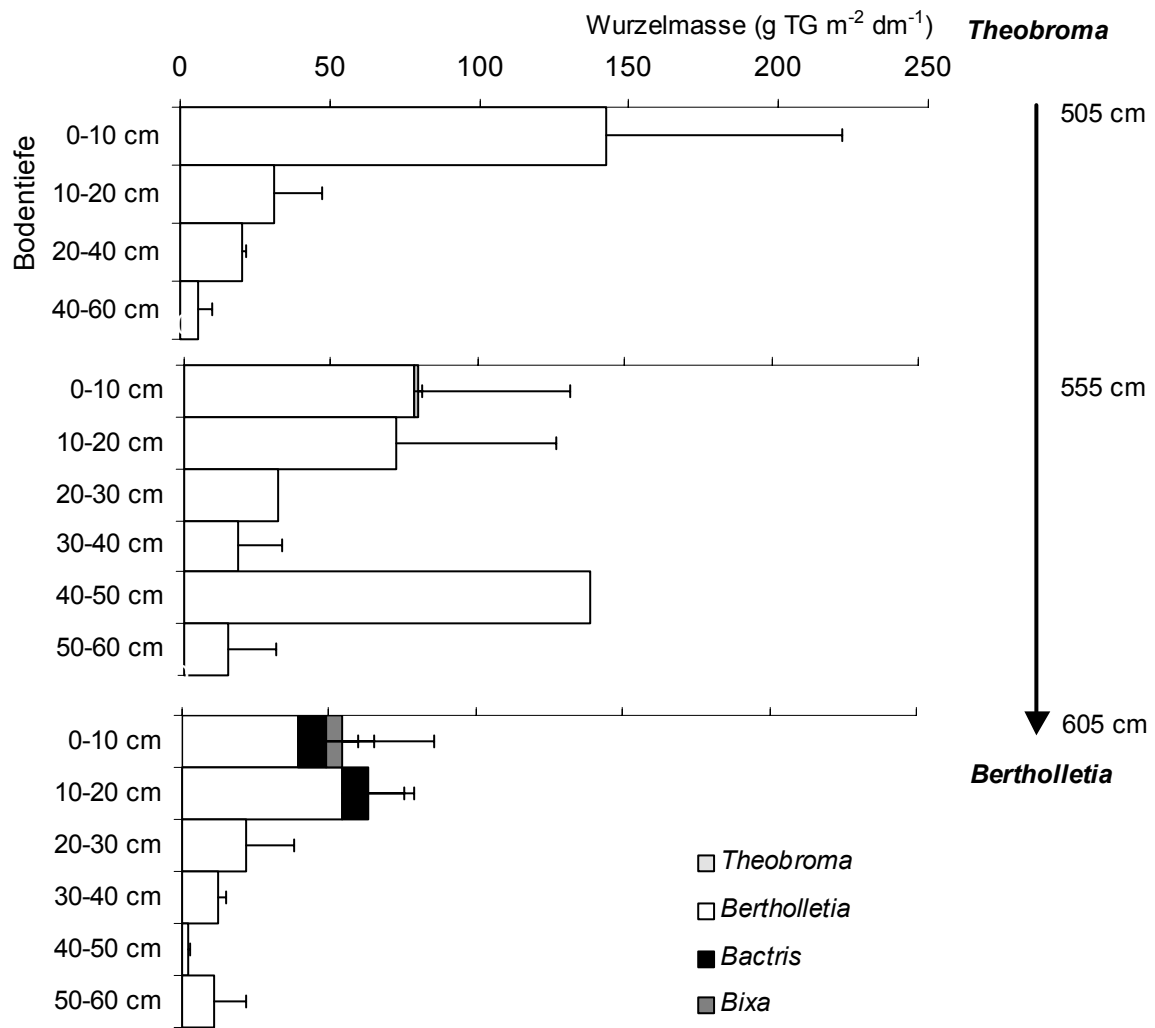


**Abb. 18:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 10$  mm) zwischen einer ungeschlagenen (Fruta) und einer geschlagenen (Palmito) *Bactris*-Pflanze am Ende der Trockenzeit 1997 in 0-10 cm Tiefe.

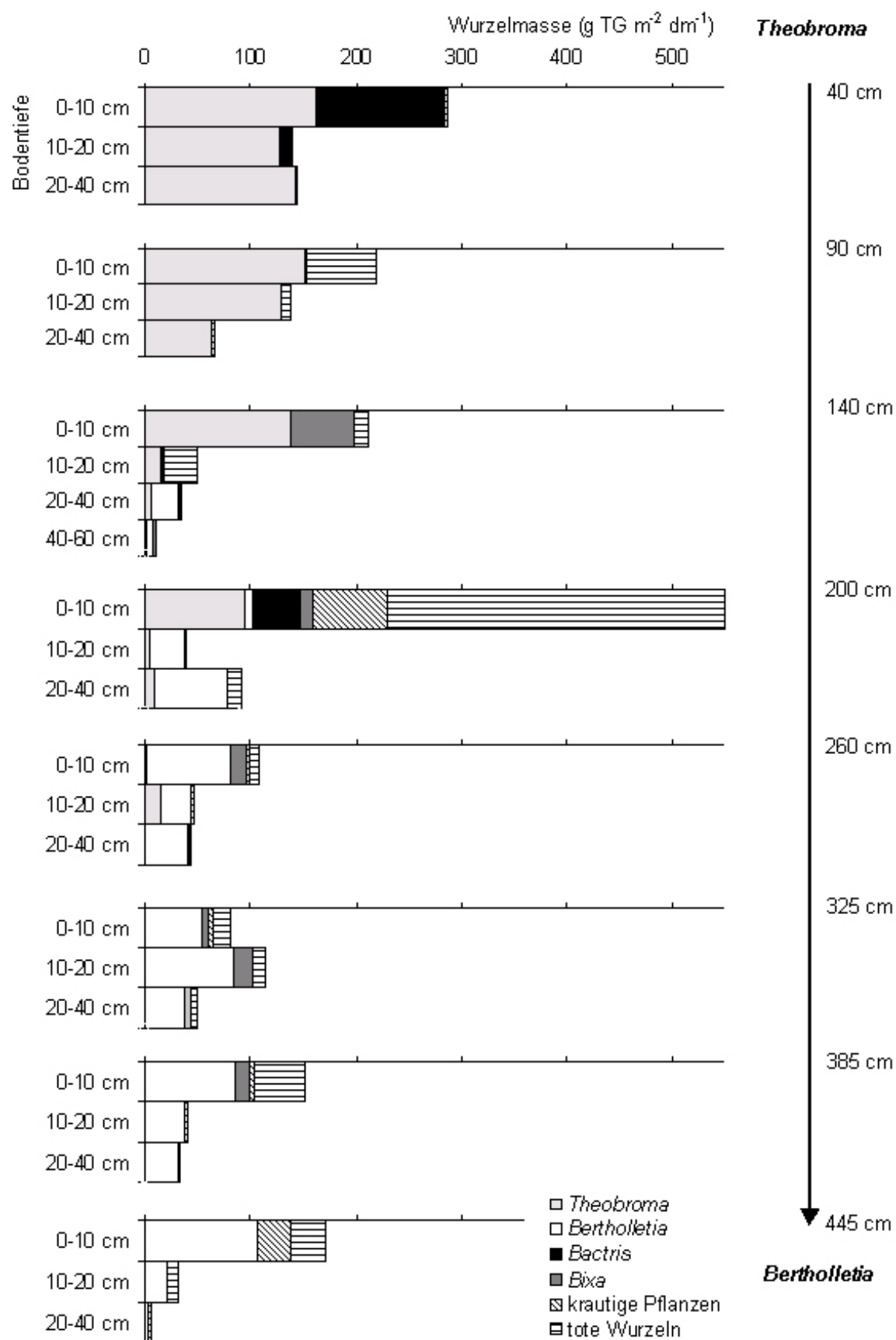
### 3.2.1.2 *Bertholletia excelsa*

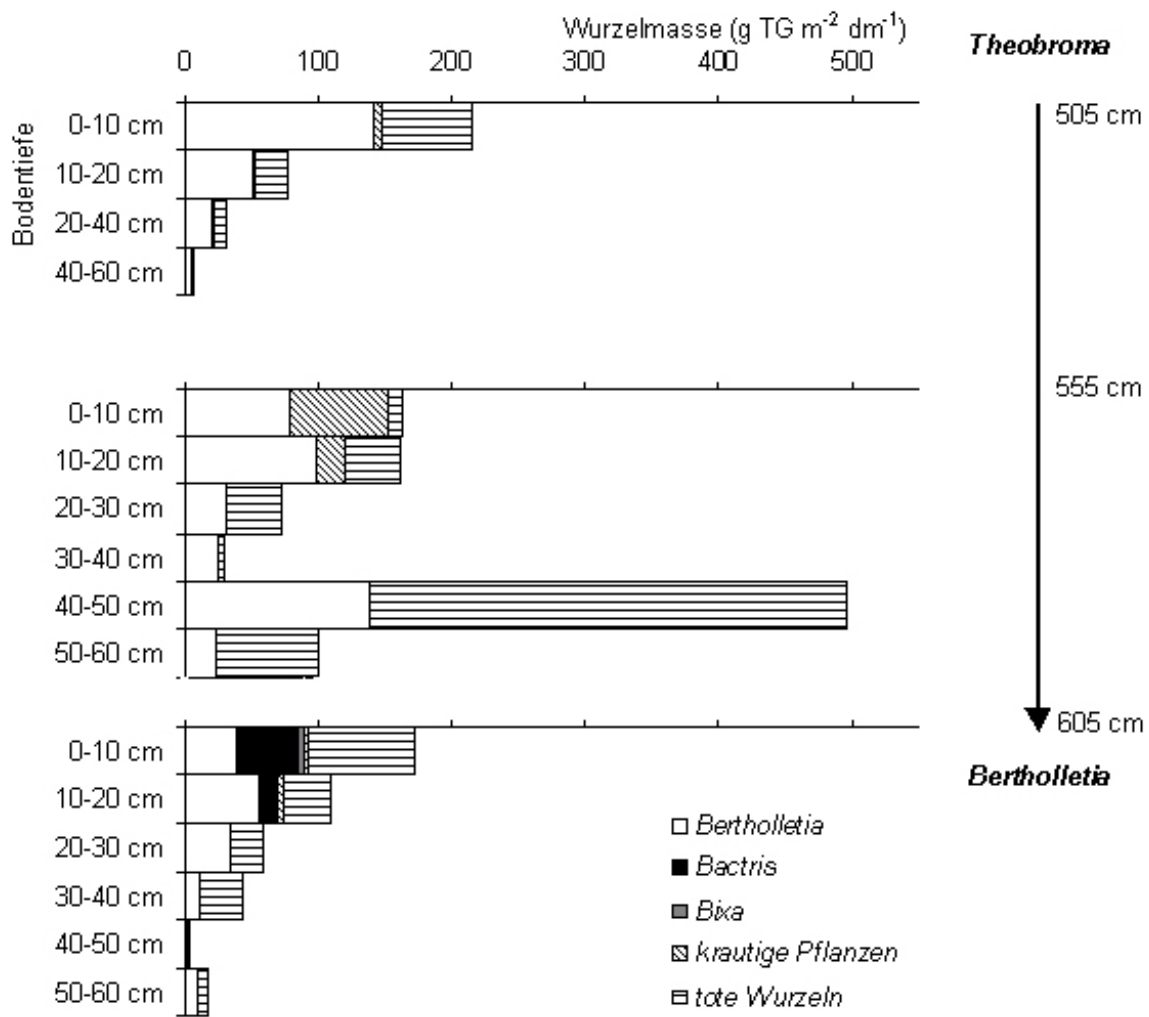
Die durchschnittliche *Bertholletia*-Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) in 0-40 Bodentiefe betrug im Transekt *Bactris* – *Bertholletia*  $32 (\pm 22) \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  und auf der gleichen Länge in den Transekten *Theobroma* – *Bertholletia* 1997 und 1998  $45 (\pm 6)$  bzw.  $64 (\pm 20) \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (Abb. 15, 16, 19-22). Die im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* 1997 gebildete Menge *Bertholletia*-Wurzeln war dabei im Vergleich zum Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* 1998 signifikant geringer (Varianzanalyse,  $p \leq 0,05$ ). Maximal wurden in den oberen 40 cm des Bodens Feinwurzelbiomassen ( $d \leq 2$  mm) zwischen  $142$  und  $179 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  gemessen. Die meisten Wurzeln waren in 0-10 cm Tiefe lokalisiert und mit zunehmender Tiefe nahm die Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) ab. Im Durchschnitt betrug sie in den Transekten dort, wo *Bertholletia*-Wurzeln vorhanden waren, in 0-10 cm Tiefe  $71-83 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ , in 10-20 cm Tiefe  $24-53 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  und in 20-40 cm Tiefe  $22-39 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ . Im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* wurde die Wurzelbiomasse zum Teil auch in 40-60 cm Tiefe erfasst (1997 in 40, 90 und 140 cm und 1998 in 90 und 190 cm Entfernung von *Bertholletia*) (Abb. 19-22). Sie betrug im Durchschnitt 20 bzw.  $18 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ . Zwischen 0-5 cm und 5-10 cm Bodentiefe konnte kein Unterschied in der Wurzelbiomasse festgestellt werden (Abb. 21-22). Auffällig war das Fehlen von gröberen Wurzeln mit einem Durchmesser von 2-5 mm in 0-10 cm Tiefe in 1997 und in 0-5 cm Tiefe in 1998 (Tab. 6). Im Transekt zur *Bactris* fehlten gröbere *Bertholletia*-Wurzeln fast völlig. Der Anteil der toten Wurzelmasse lag meist deutlich unter  $30 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ .



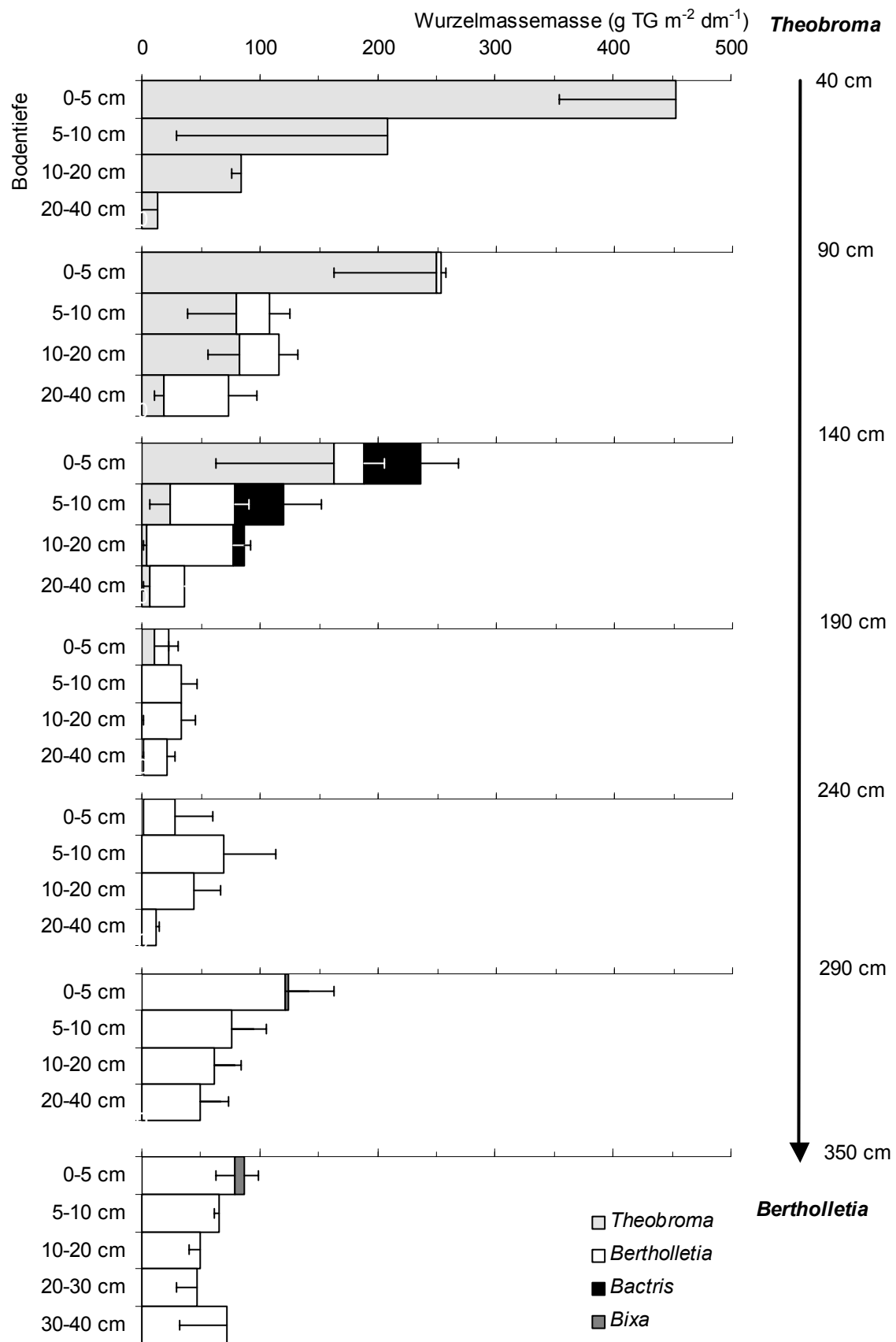


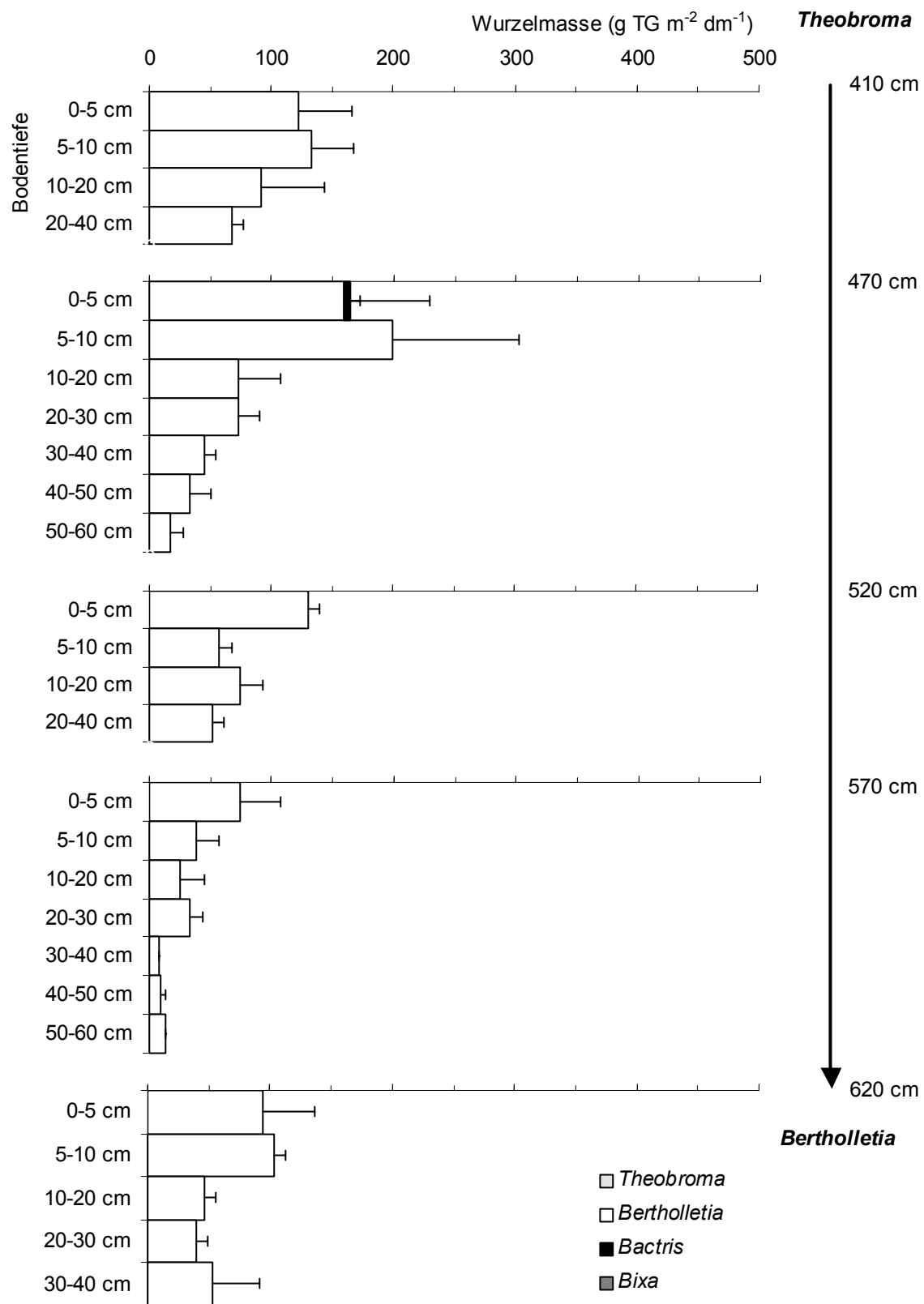
**Abb. 19:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von *Theobroma* und *Bertholletia* im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* am Ende der Trockenzeit 1997.



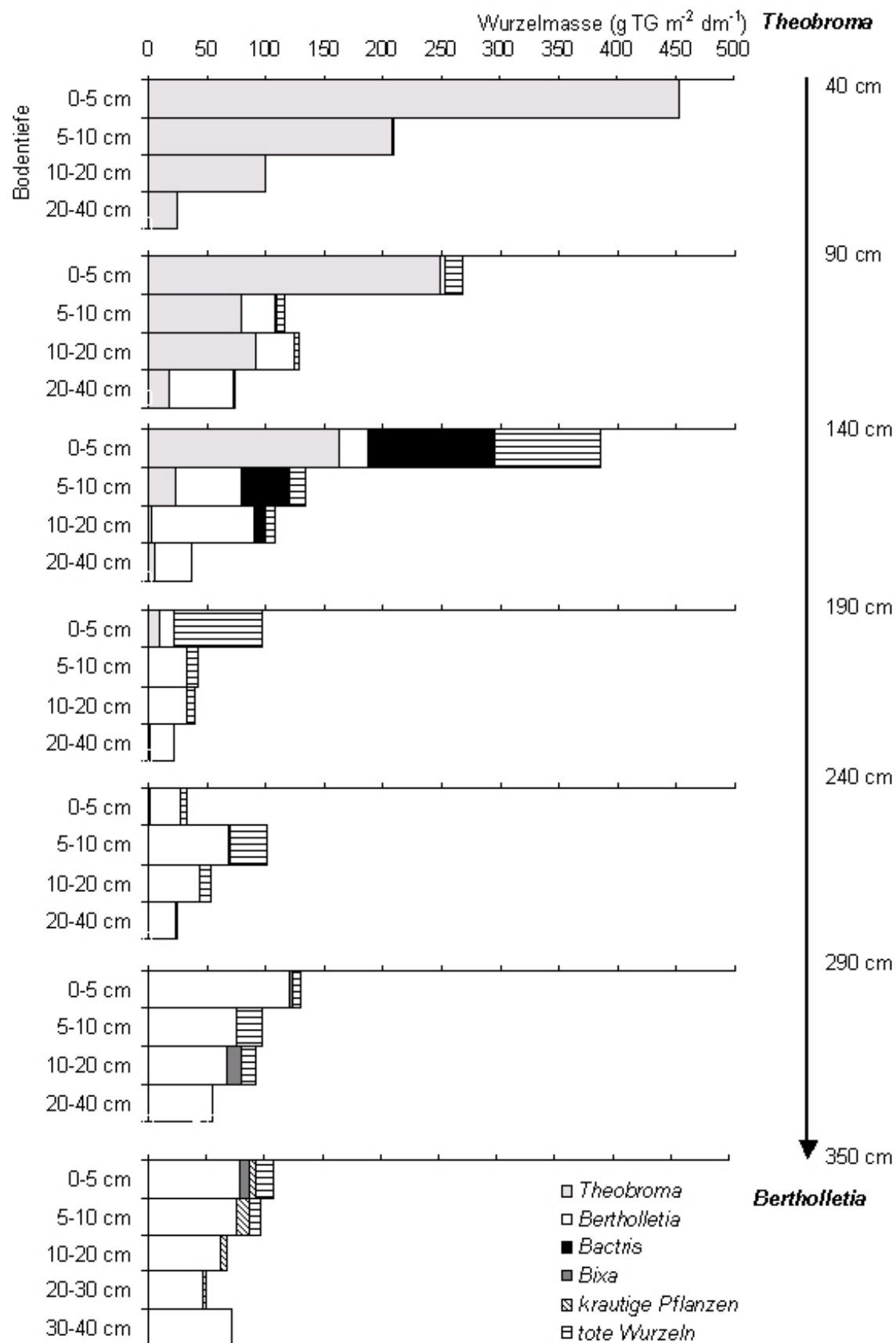


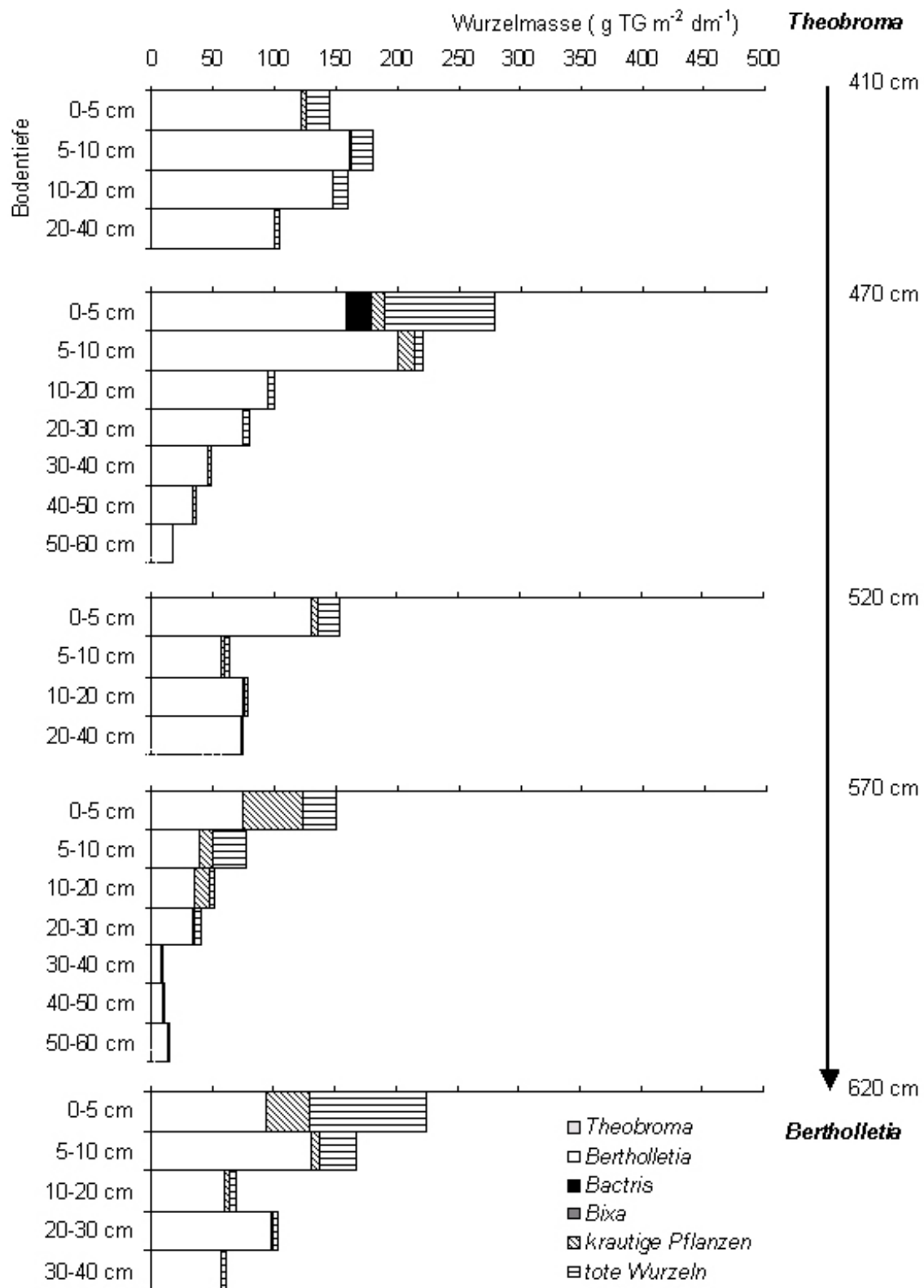
**Abb. 20:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* am Ende der Trockenzeit 1997. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.





**Abb. 21:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von *Theobroma* und *Bertholletia* im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* gegen Ende der Regenzeit 1998.





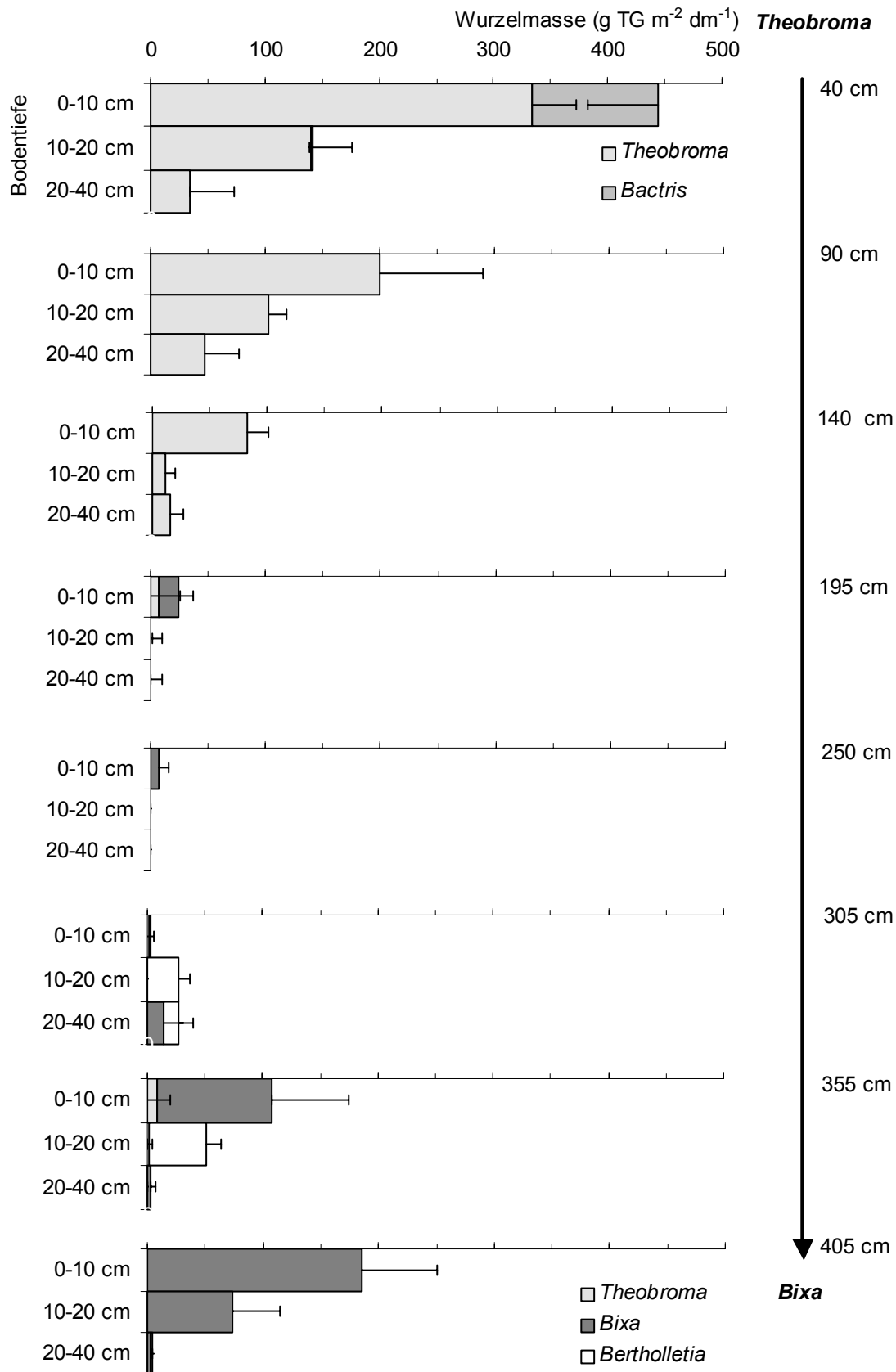
**Abb. 22:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* gegen Ende der Regenzeit 1998. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.

| Bodentiefe                                    | Transekt zur<br><i>Theobroma</i> 1997 | Transekt zur<br><i>Bactris</i> 1997 | Bodentiefe | Transekt zur<br><i>Theobroma</i> 1998 |
|-----------------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|------------|---------------------------------------|
| g TG Wurzeln m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup> |                                       |                                     |            |                                       |
|                                               |                                       |                                     | 0-5 cm     | 0                                     |
| 0-10 cm                                       | 0                                     | 0                                   | 5-10 cm    | 6,9 ± 11,4                            |
| 10-20 cm                                      | 9,6 ± 14,6                            | 0                                   | 10-20 cm   | 13,4 ± 15,4                           |
| 20-40 cm                                      | 2,9 ± 5,5                             | 1,1 ± 2,8                           | 20-40 cm   | 10,6 ± 12,9                           |

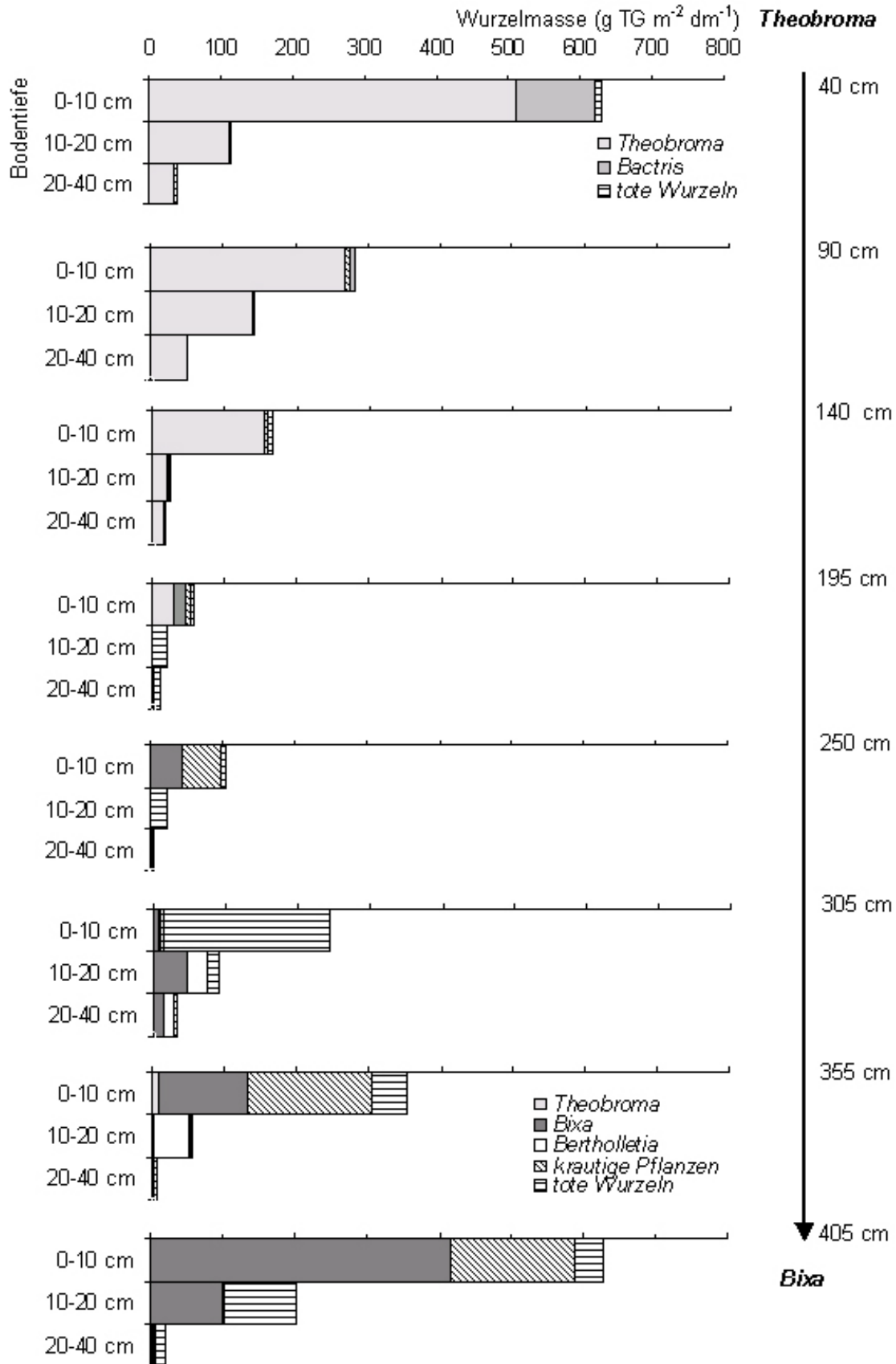
**Tab. 6:** Wurzelbiomasse der größeren *Bertholletia*-Wurzeln (d = 2-5 mm) in verschiedenen Bodentiefen.

### 3.2.1.3 *Theobroma grandiflorum*

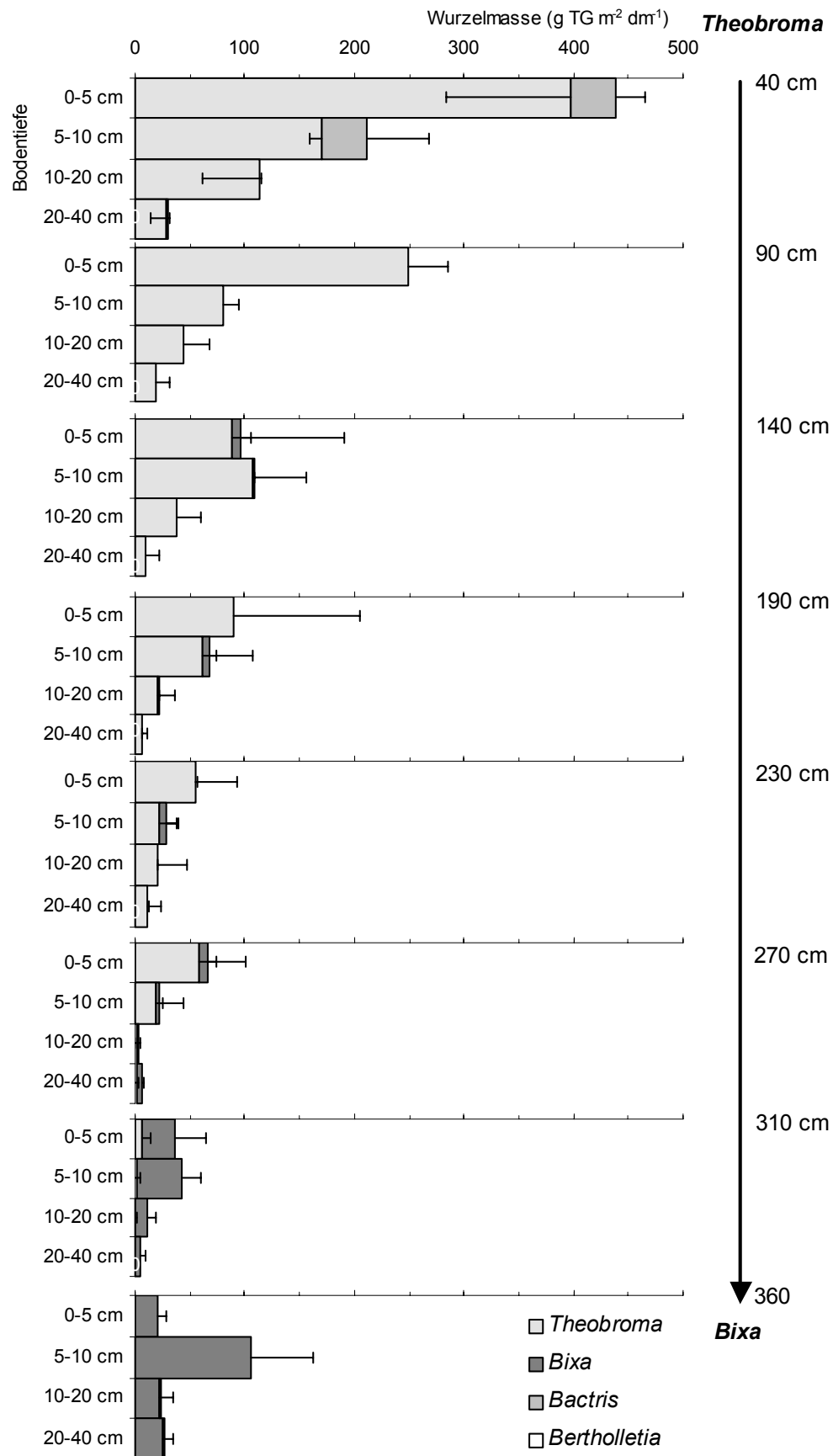
*Theobroma* bildete in den Transekten zu den Nachbarbäumen bis zu einer Entfernung von 2 m vom Stamm in 0-40 cm Bodentiefe durchschnittliche Feinwurzelbiomassen ( $d \leq 2$  mm) zwischen 24-68 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> (Abb. 11-14, 19-26). Die Feinwurzelbiomasse im Transekt *Theobroma* – *Bactris* war 1997 signifikant niedriger (24 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>) als die in den Transekten zur *Bertholletia* und *Bixa* (Varianzanalyse,  $p < 0,01$  bzw. 0,001). In beiden Jahren war die *Theobroma*-Feinwurzelmasse im Transekt zur *Bixa* am höchsten (68 bzw. 60 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>). Die Wurzelbiomasse nahm deutlich mit zunehmender Bodentiefe und Entfernung vom Stamm ab. Dort, wo *Theobroma*-Wurzeln vorhanden waren, wurden in den obersten 10 cm Boden in den einzelnen Transekten durchschnittlich zwischen 64-160 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) gebildet, in 10-20 cm Tiefe waren es 9-107 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> und in 20-40 cm Tiefe 13-42 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>. In 40 cm Entfernung vom Stamm im Transekt *Theobroma* – *Bactris* 1998 erreichte die Feinwurzelbiomasse in den obersten 5 cm des Bodens einen maximalen Wert von 542 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> ( $d \leq 2$  mm) bzw. 673 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> ( $d \leq 5$  mm). Die tote Feinwurzelbiomasse war sehr niedrig. Sie lag meistens unter 20 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>.



**Abb. 23:** Feinwurzelmasse ( $d \leq 2$  mm) von *Theobroma* und *Bixa* im Transekt *Theobroma* – *Bixa* am Ende der Trockenzeit 1997.



**Abb. 24:** Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt *Theobroma* – *Bixa* am Ende der Trockenzeit 1997. Tabelle mit Standardabweichungen im Anhang.



**Abb. 25:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von *Theobroma* und *Bixa* im Transekt *Theobroma* – *Bixa* gegen Ende der Regenzeit 1998.



#### 3.2.1.4 *Bixa orellana*

In den oberen 10 cm Boden bildete *Bixa* die meisten Feinwurzeln (Abb. 23-26). Wo *Bixa*-Wurzeln vorhanden waren, wurden im Durchschnitt in 0-10 cm Tiefe im Transekt *Theobroma – Bixa* 1997  $62 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  und 1998  $29 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2 \text{ mm}$ ) gefunden. In 10-20 cm Tiefe waren es 37 bzw.  $13 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ , in 20-40 cm Tiefe 7 bzw.  $15 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ . Maximal wurden 1997 in den oberen 10 cm Boden in 40 cm Entfernung vom Stamm  $185 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  ( $d \leq 2 \text{ mm}$ ) bzw.  $417 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) gebildet (Abb. 23-24). Mit zunehmender Entfernung vom Stamm nahm die Wurzelbiomasse ab. Bis zu einer Entfernung von 2 m vom Stamm wurden in 0-40 cm Tiefe durchschnittlich  $25 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (1997) bzw.  $10 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (1998) Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2 \text{ mm}$ ) gefunden. 1998 waren fast keine toten Wurzeln vorhanden. Am Ende der Trockenzeit in 1997 gab es deutlich mehr tote Wurzeln (Spitzenwert  $232 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ ), die aber zumindest teilweise von krautigen Pflanzen stammen könnten.

#### 3.2.1.5 Krautige Pflanzen

Wurzeln krautiger Pflanzen wurden in den untersuchten Transekten nur in geringen Mengen gefunden (Abb. 11-26). Nur vereinzelt waren größere Feinwurzelbiomassen (meist  $d \leq 2 \text{ mm}$ ) von  $49 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (Abb. 22, 570 cm),  $72 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (Abb. 20, 200 cm und 555 cm) und  $144 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  (Abb. 17, 90 cm) in den oberen 10 cm Boden vorhanden. Im Transekt *Theobroma – Bixa* 1997 (Abb. 24) wurde in 40 und 90 cm Entfernung von *Bixa* die größte Menge Feinwurzelbiomasse krautiger Pflanzen ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) gefunden (jeweils  $172 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  in 0-10 cm Tiefe). Dabei handelte es sich um Wurzeln von *Pueraria phaseoloides*.

Tabelle 7 zeigt die Feinwurzelbiomasse krautiger Pflanzen im Transekt *Theobroma – Bactris* in zu 30 % gedüngten Parzellen im Vergleich mit einer zu 100 % gedüngten Parzelle. Sehr auffällig war die große Menge an Feinwurzeln von *Pueraria phaseoloides* in den oberen 10 cm des Bodens in der zu 100 % gedüngten Parzelle im Gegensatz zu den zu 30 % gedüngten Parzellen, in denen keine oder fast keine Wurzeln von *Pueraria phaseoloides* auftraten. Die Gräser *Homolepis aturensis* und *Scleria pterota* waren 1997 in der zu 30 % gedüngten Parzelle am stärksten vertreten. Wurzeln von *Clidemia hirta* waren im Transekt *Theobroma – Bactris* nur 1998 in geringen Mengen zu finden. Der Hauptanteil der Wurzeln der krautigen Pflanzen lag immer in den oberen 10 cm des Bodens.

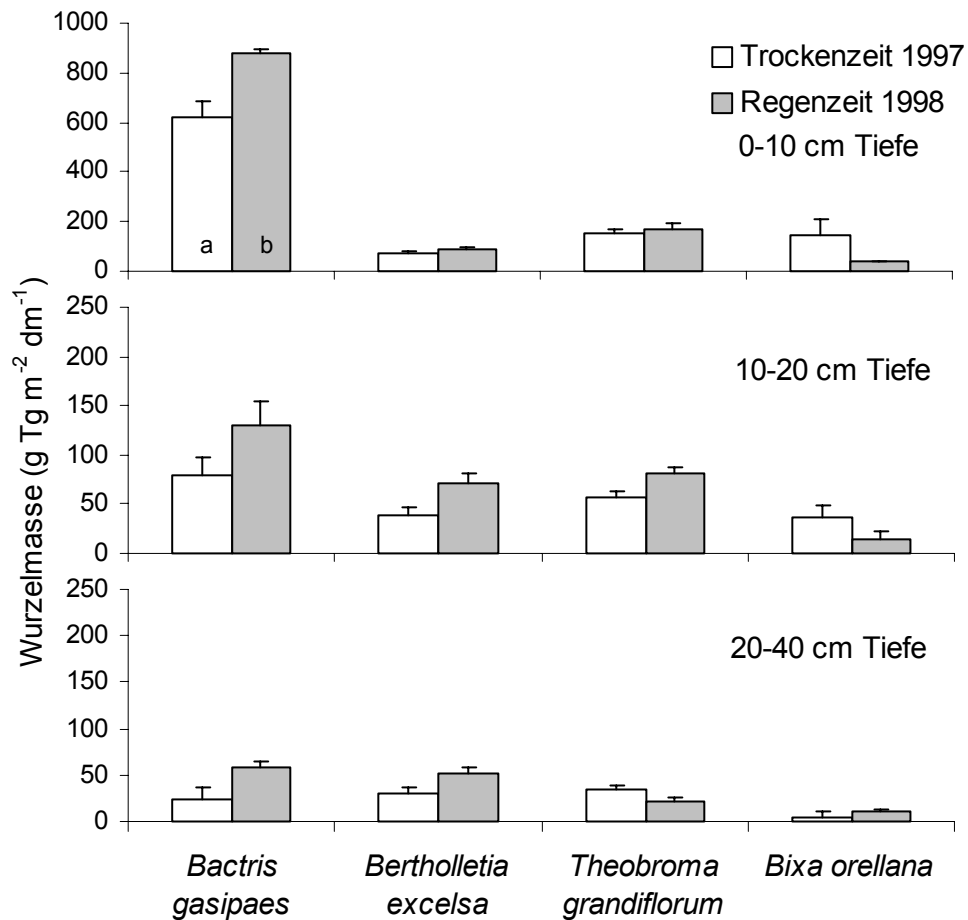
|                              | Bodentiefe | 100 % Düngung<br>1997 | 30 % Düngung<br>1997 | 30 % Düngung<br>1998 |
|------------------------------|------------|-----------------------|----------------------|----------------------|
| <i>Pueraria phaseoloides</i> | 0-10 cm    | 38,23 ± 20,96         |                      | 0,34 ± 2,19          |
|                              | 10-20 cm   | 1,44 ± 1,82           |                      | 0                    |
|                              | 20-40 cm   | 0,56 ± 1,63           |                      | 0                    |
| <hr/>                        |            |                       |                      |                      |
| <i>Homolepis aturensis,</i>  |            |                       |                      |                      |
| <i>Scleria pterota</i>       | 0-10 cm    | 2,49 ± 1,86           | 8,23 ± 12,11         | 1,65 ± 3,86          |
|                              | 10-20 cm   | 1,05 ± 0,83           | 1,55 ± 2,36          | 0,62 ± 1,60          |
|                              | 20-40 cm   | 0,21 ± 0,49           | 0,61 ± 0,96          | 0,14 ± 0,26          |
| <hr/>                        |            |                       |                      |                      |
| <i>Clidemia hirta</i>        | 0-10 cm    |                       |                      | 0,61 ± 1,71          |
|                              | 10-20 cm   |                       |                      | 0,04 ± 0,17          |
|                              | 20-40 cm   |                       |                      | 0                    |

**Tab. 7:** Durchschnittliche lebende Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) krautiger Pflanzen im Transekt *Theobroma – Bactris* 1997 und 1998 in zu 100 % und 30 % gedüngten Parzellen.

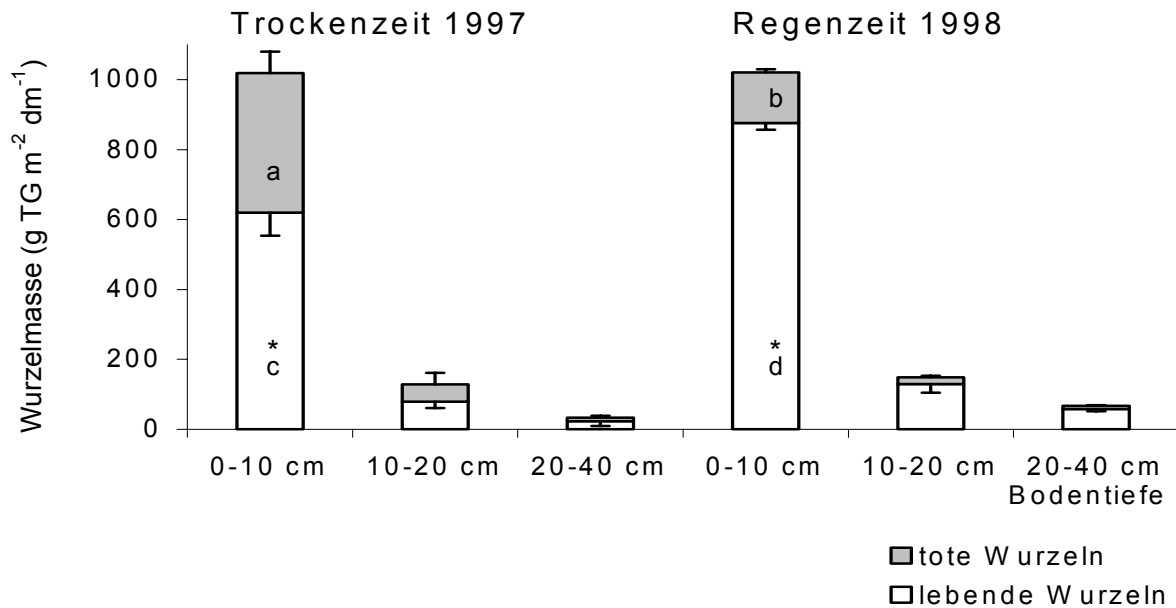
### 3.2.2 Vergleich der Wurzelbiomassen in der Trocken- und Regenzeit

In der Regenzeit war die Feinwurzelbiomasse von *Bactris* größer als in der Trockenzeit (Abb. 27). In 0-10 cm Tiefe waren die Unterschiede signifikant (Varianzanalyse,  $p < 0,01$ ). Bei den anderen Arten waren keine signifikanten Unterschiede in der Feinwurzelbiomasse zwischen der Trocken- und Regenzeit zu finden. Während bei *Bertholletia* und *Theobroma* die Feinwurzelbiomasse in der Regenzeit meist größer war, war sie für *Bixa* in 0-20 cm Tiefe während der Trockenzeit größer.

Die signifikant größere Menge an lebenden Feinwurzeln von *Bactris* in 0-10 cm Tiefe in der Regenzeit ging einher mit einer im Vergleich zur Trockenzeit signifikant geringeren Menge an toten Wurzeln (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ) (Abb. 28). Insgesamt wurde in den oberen 10 cm Boden in der Regen- und Trockenzeit die gleiche Feinwurzelbiomasse von *Bactris* gefunden. In 10-40 cm Tiefe wiederholten sich die Verhältnisse von lebender und toter Wurzelbiomasse in der Regen- und Trockenzeit, die Unterschiede in der Wurzelbiomasse waren jedoch nicht signifikant.



**Abb. 27:** Durchschnittliche lebende Feinwurzelbiomassen ( $d \leq 5$  mm) am Ende der Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998. Durchschnittliche Feinwurzelbiomassen für *Theobroma* und *Bixa* bis zu einer Entfernung von 2 m, für *Bactris* bis zu einer Entfernung von 3,6 m und für *Bertholletia* bis zu einer Entfernung von 5,2 m vom Stamm. Die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichneten Säulen unterscheiden sich signifikant (Varianzanalyse,  $p < 0,01$ ).



**Abb. 28:** Durchschnittliche lebende und tote Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) von *Bactris* im Transekt *Theobroma* – *Bactris* am Ende der Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998. Die mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichneten Säulen Wurzeln unterscheiden sich signifikant in der Trockenzeit und Regenzeit (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ ).

In der Regenzeit bildete *Theobroma* im Gegensatz zur Trockenzeit Feinwurzeln ( $d \leq 2$  mm) in der Streuauflage (Tab. 8). *Bactris* bildete zwar einen sehr dichten Wurzelteppich in den oberen 5 cm des Mineralbodens, aber nur wenige Wurzeln in der Streuauflage. Die Zugehörigkeit der *Bactris*-Wurzeln zu den Horizonten – Auflage oder Mineralboden – war nicht immer eindeutig. In der Streuauflage des untersuchten *Bixa*-Baumes waren keine Wurzeln zu finden, bei anderen *Bixa*-Bäumen konnte dies jedoch beobachtet werden. Die Baumkrone von *Bertholletia* war typischerweise sehr licht und es hatte sich keine Streuschicht im Stammbereich aufgebaut. Entsprechend wurden auch keine Wurzeln als Bodenauflage gefunden. In zu 100 % gedüngten Parzellen, in denen flächendeckend *Pueraria phaseoloides* wuchs, waren in der feuchten Streu unter dem Bodendecker im Stammnähe auch in der Trockenzeit zum Teil erhebliche Mengen an Wurzeln von *Theobroma* und *Bixa* vorhanden.

|                               | Wurzelaufgabe<br>bis 2 m vom Stamm<br>g m <sup>-2</sup> | Streuauflage |
|-------------------------------|---------------------------------------------------------|--------------|
| <i>Theobroma grandiflorum</i> | 10,9 ± 31,5                                             | 435 ± 355    |
| <i>Bactris gasipaes</i>       | 1,2 ± 2,1 lebende Wurzeln<br>6,2 ± 7,4 tote Wurzeln     | 602 ± 328    |
| <i>Bixa orellana</i>          | –                                                       | 327 ± 118    |
| <i>Bertholletia excelsa</i>   | –                                                       | –            |

**Tab. 8:** Durchschnittliche Wurzel- ( $d \leq 2$  mm) und Streuaufgabe gegen Ende der Regenzeit 1998 bis zu einem Stammabstand von 2 m.

### 3.2.3 Vertikale Feinwurzelverteilung

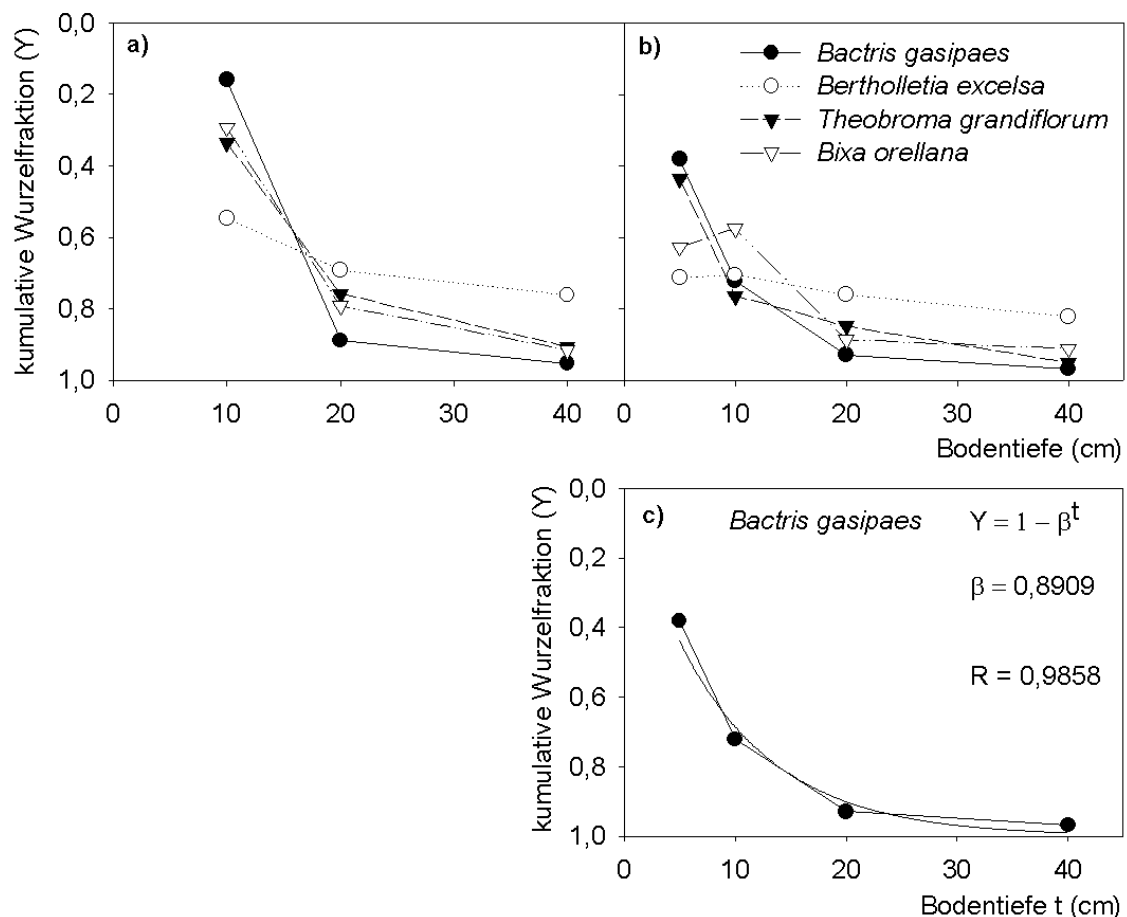
Mehr als die Hälfte der Wurzelbiomasse von *Bactris*, *Theobroma* und *Bixa* waren in den obersten 10 cm des Bodens lokalisiert, 53 % der Wurzelbiomasse von *Bactris* sogar in den obersten 5 cm des Bodens (Tab. 9). Unterhalb einer Tiefe von 10 cm reduzierte sich die Wurzelbiomasse von *Bactris* stark bis auf einen Anteil von nur 7-12 % in 20-40 cm Tiefe. Unberücksichtigt blieb hier die nicht erfasste Wurzelmasse direkt unter dem Stamm. Von *Bertholletia* waren noch 37 bzw. 40 % der Wurzelmasse in 20-40 cm Tiefe zu finden.

*Bactris* hatte das oberflächlichste Wurzelsystem mit den meisten Wurzeln in 0-10 cm Tiefe und den wenigsten in 10-40 cm Tiefe, gefolgt von *Theobroma* und *Bixa*, die sich in ihrer vertikalen Wurzelverteilung kaum unterschieden (Abb. 29 a, b). *Bixa* hatte scheinbar mehr Wurzeln in 5-10 cm Tiefe als in den oberen 5 cm Tiefe (Abb. 29 b), doch waren die Standardabweichungen für diese Tiefen sehr hoch (Tab. 9). *Bertholletia* durchwurzelt die oberen 40 cm des Bodens am gleichmäßigsten. Die Wurzelbiomasse nahm leicht mit zunehmender Bodentiefe ab. *Bertholletia* hatte offensichtlich auch unterhalb einer Bodentiefe von 40 cm noch erhebliche Mengen an Wurzel und war damit von den untersuchten Taxa die am tiefsten wurzelnde Art.

Nur die vertikale Wurzelverteilung von *Bactris* folgte dem Modell nach GALE und GRIGAL (1989). Der Parameter  $\beta$  mit einem Wert von 0,89 kennzeichnete *Bactris* als sehr oberflächennah wurzelnde Art (Abb. 29 c).

| Boden-<br>tiefe  | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia<br/>excelsa</i> | <i>Theobroma<br/>grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> |
|------------------|-------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------|
| % in 1997 / 1998 |                         |                                 |                                   |                      |
| 0-10 cm          | 84 / 77 ± 4,5 / 0,7     | 40 / 33 ± 2,4 / 4,6             | 58 / 59 ± 3 / 1,1                 | 73 / 58 ± 7,9 / 13,3 |
| 10-20 cm         | 9 / 12 ± 2,8 / 1,9      | 23 / 27 ± 5 / 3,6               | 20 / 26 ± 1,2 / 1,6               | 22 / 16 ± 2,9 / 10,9 |
| 20-40 cm         | 7 / 11 ± 3,4 / 1,4      | 37 / 40 ± 3,4 / 2,4             | 22 / 15 ± 1,8 / 1,3               | 4 / 26 ± 5,2 / 3,1   |
| % in 1998        |                         |                                 |                                   |                      |
| 0-5 cm           | 53 ± 4,1                | 16 ± 2                          | 40 ± 2,1                          | 27 ± 16,5            |
| 5-10 cm          | 24 ± 4,1                | 17 ± 3,7                        | 19 ± 1,8                          | 31 ± 14,1            |

**Tab. 9:** Prozentuale Verteilung der lebenden Wurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) in verschiedenen Bodentiefen.



**Abb. 29:** Kumulative Wurzelfraktion (Y) ( $d \leq 5$  mm) in verschiedenen Bodentiefen (Y=0 an der Bodenoberfläche, Y=1 in maximaler Wurzeltiefe). **a)** Zusammenfassung der Daten aus 1997 und 1998. **b)** Daten aus 1998 mit Unterteilung der obersten 10 cm Boden in 0-5 cm und 5-10 cm Tiefe. **c)** Parameter  $\beta$  für *Bactris gasipaes*.

### 3.2.4 Horizontale Fein- und Grobwurzelverteilung

#### 3.2.4.1 Horizontale Grobwurzelverteilung

Im Dezember 1997 (Fläche 1) und im April 1999 (Fläche 1 und 2) wurde die horizontale Verteilung der oberflächlichen Grobwurzeln ( $d \geq 2$  mm) kartiert. *Bactris* bildete an der Bodenoberfläche über weite Strecken ein dichtes Geflecht aus Wurzeln (Abb. 30 a). Die Abbildung eines Bohrkernes zeigt, dass dieser Wurzelteppich in den oberen 4 cm des Mineralbodens lokalisiert war (Abb. 30 b). Der *Bactris*-Wurzelteppich hatte seine maximale Ausdehnung von 4,2 bis 4,9 m im Stammbereich von *Theobroma* (Abb. 31-32). Außerhalb des Wurzelsystems von *Theobroma* lag seine Ausdehnung um 3,5 m (2,1-4,1 m) vom Palmenstamm entfernt. Einzelne Wurzeln reichten aber oft weiter bis zu maximal 5,1 m (Tab. 10, Abb. 30 c). Zwischen der Kartierung im Dezember 1997 und im April 1999 konnte keine Zunahme in der Ausdehnung der *Bactris*-Wurzelsysteme auf Fläche 1 festgestellt werden. Auf der Fläche 1 hatte im April 1999 das dichte Wurzelgeflecht sogar eine geringere Ausdehnung als 16 Monate zuvor. Beiderseits der *Bactris*-Pflanzreihe reichten die Wurzelsysteme ungefähr bis zur nächsten Pflanzreihe mit *Theobroma* und *Bertholletia* und hatten damit eine Gesamtbreite von ca. 8 m. Dort trafen sie auf die Wurzeln von *Bixa*, die außerhalb des Wurzelsystems von *Theobroma* eine maximale Ausdehnung von 4,5 bis 5,1 m erreichten (Abb. 30 d, 31-32, Tab. 10). Gegenüber dem Wurzelsystem von *Theobroma* lag die Reichweite der *Bixa*-Wurzeln zwischen 1 bis 3,3 m. Die Wurzelsysteme der zwei Arten überlappten nur im Randbereich. Wie *Bactris* so zeigte auch *Bixa* keine weitere Ausdehnung des Wurzelsystems zwischen den zwei Zeitpunkten der Kartierung. Die Distanz von 4 m zur benachbarten Pflanzreihe mit *Theobroma* und *Bertholletia* wurde in allen Fällen knapp überschritten. Nur die im Diagramm (Abb. 32) untere *Bixa*-Pflanze auf Fläche 1 hatte den freien Raum genutzt und 1999 das Wurzelsystem von 3,5 auf 5,1 m ausgedehnt.

Das Wurzelsystem von *Theobroma* war auf Fläche 1 relativ gleichmäßig um den Stamm angelegt (Abb. 31-32). Zur *Bactris*-Pflanzreihe gerichtet war die Reichweite der *Theobroma*-Wurzeln etwas geringer (1,8-2,1 m) als zu den anderen Nachbarbäumen (2-2,7m). Auf Fläche 2 hatte das Wurzelsystem eine deutlich stärkere und weitreichendere Ausprägung in Richtung der *Bixa*-Pflanzreihe (1,9-3,8 m). Auf der Seite zur *Bactris*-Pflanzreihe waren weit weniger Wurzeln ausgebildet (0-2,1 m). Von Dezember 1997 bis April 1999 hatte das Wurzelsystem von *Theobroma* auf Fläche 1 einen Flächenzuwachs um  $1,2 \text{ m}^2$  (von  $12,4$  auf  $13,6 \text{ m}^2$ , Tab. 10). Das Wurzelsystem der *Theobroma* auf Fläche 2 nahm mit  $15,9 \text{ m}^2$  die größte Fläche ein. *Bertholletia* bildete keine Grobwurzeln ( $d \geq 2$  mm) in den oberen 5 cm des Bodens.



a)



b)



c)



d)

**Abb. 30:** **a)** Wurzelteppich von *Bactris gasipaes*, **b)** Bohrkern mit *Bactris gasipaes* – die Wurzeln sind in den obersten 4 cm konzentriert, **c)** freigelegte, oberflächliche Wurzeln von *Theobroma grandiflorum* (dunkel) und *Bactris gasipaes* (hell), **d)** freigelegte, oberflächliche Wurzeln von *Bixa orellana*.

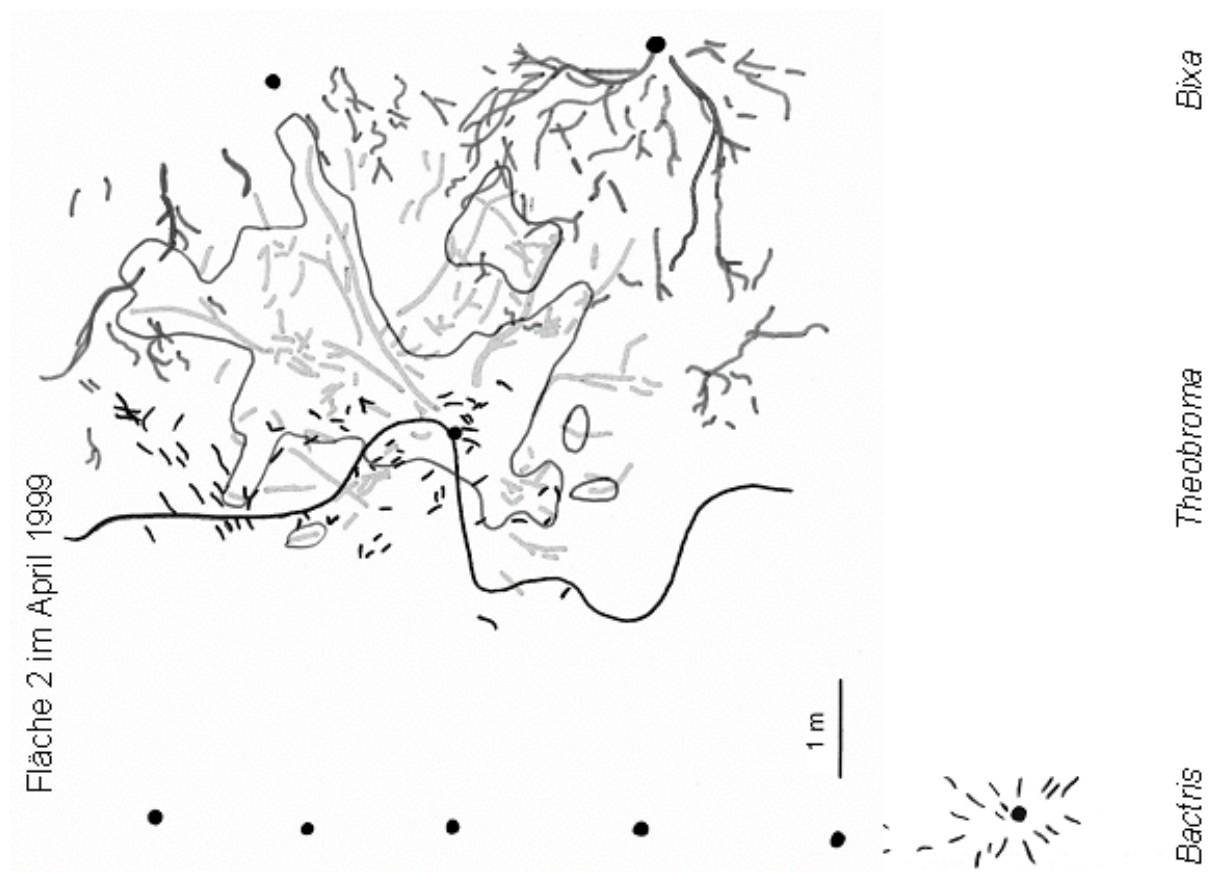
**Abb. 31 (folgende Seite):** Horizontale Verteilung der Grobwurzeln ( $d \geq 2$  mm) im Feld auf Fläche 1 im Dezember 1997 und auf der benachbarten Fläche 2 im April 1999.

Schwarz: *Bactris gasipaes*. Die schwarzen Linien rechts und links der *Bactris*-Pflanzreihe markieren die Ausdehnung des Wurzelteppichs. Hellgrau: *Theobroma grandiflorum*. Dunkelgrau: *Bixa orellana*. *Bertholletia excelsa* bildet keine oberflächlichen Grobwurzeln aus. Die Standorte der Bäume sind durch schwarze Punkte symbolisiert. Bereiche mit Feinwurzeln von *Theobroma grandiflorum* als Auflage sind dunkelgrau umrandet. Der Abstand zwischen den Pflanzreihen beträgt ca. 4 m.

Fläche 1 im Dezember 1997



Fläche 2 im April 1999



Fläche 1 im April 1999



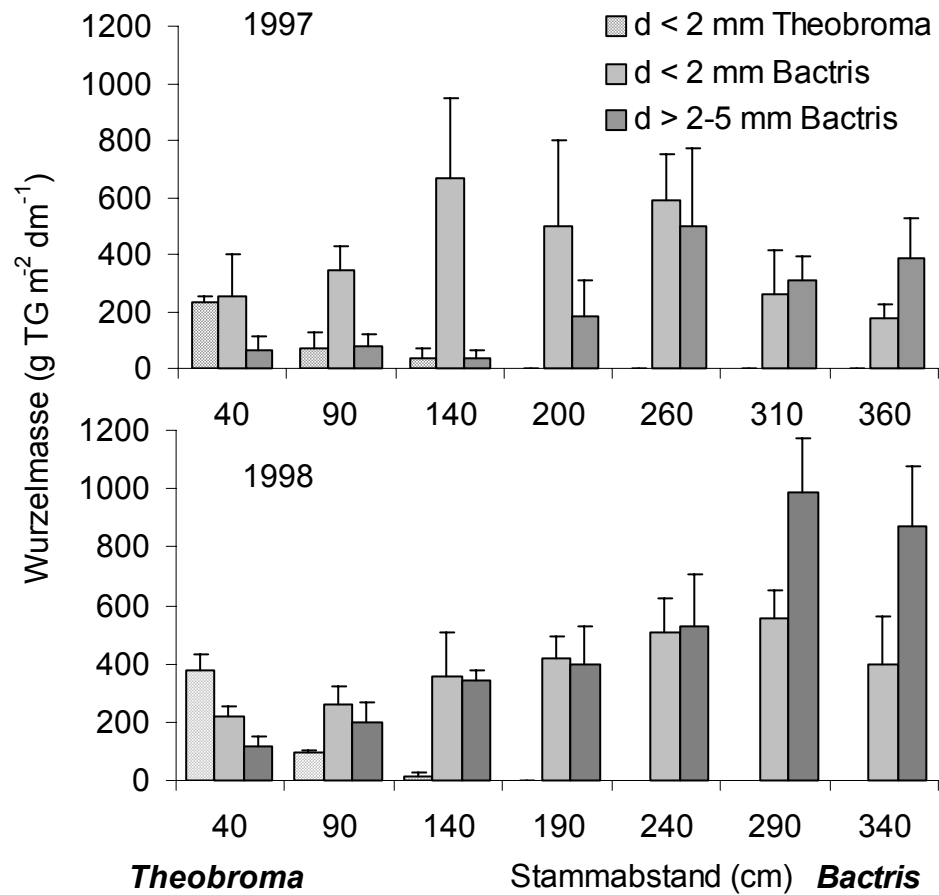
**Abb. 32:** Horizontale Verteilung der Grobwurzeln ( $d \geq 2$  mm) im Feld auf Fläche 1 im April 1999. Schwarz: *Bactris gasipaes*. Die schwarze Linie markiert die Ausdehnung des Wurzelteppichs. Hellgrau: *Theobroma grandiflorum*. Dunkelgrau: *Bixa orellana*. *Bertholletia excelsa* bildet keine oberflächlichen Grobwurzeln aus. Die Standorte der Bäume sind durch schwarze Punkte symbolisiert. Bereiche mit Feinwurzeln von *Theobroma grandiflorum* als Auflage sind dunkelgrau umrandet.

### 3.2.4.2 Horizontale Feinwurzelverteilung

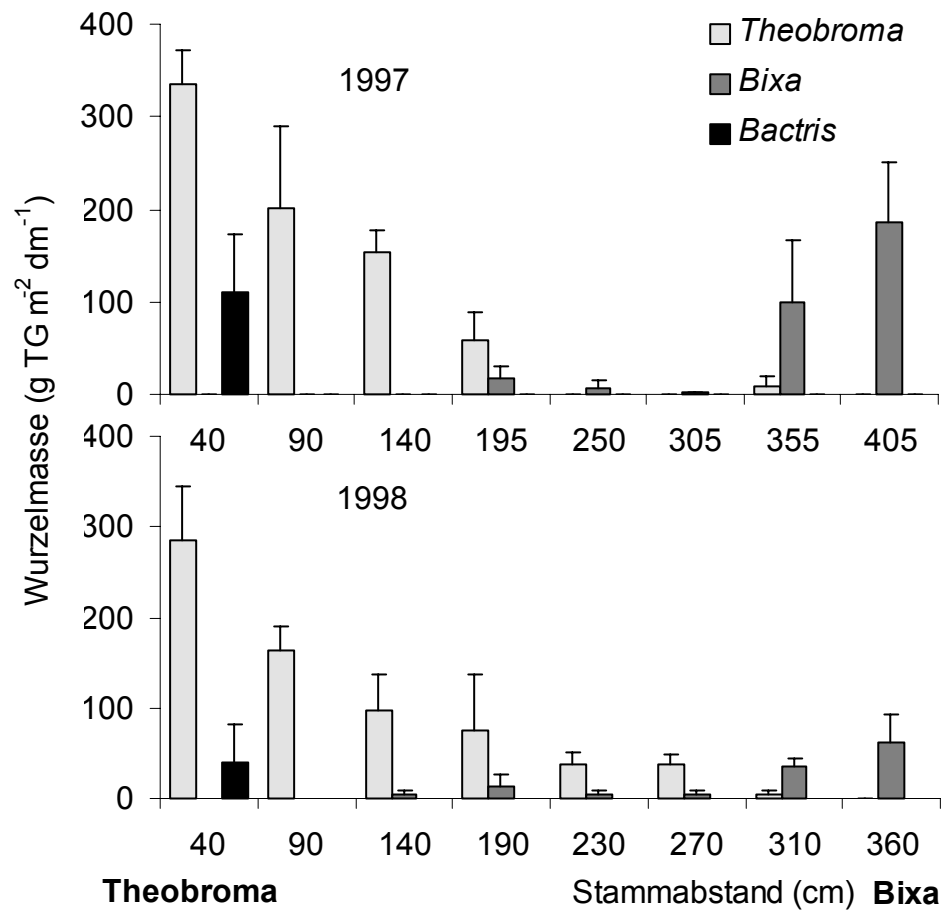
Die Auswertung der Bohrkerns ergab, dass *Bactris*, *Theobroma* und *Bixa* in den oberen 10 cm des Bodens, wo die Hauptmasse ihrer Wurzeln lokalisiert war, auch die größte Reichweite ihrer Wurzelsysteme erreichten. *Bactris* durchwurzelt den Boden bis zum Stamm seiner ca. 4 m entfernten Nachbarbäume (Abb. 33, 15-16). Auch im weiterführenden Transekt von *Theobroma* zur *Bixa* wurden noch *Bactris*-Wurzeln gefunden, so dass eine maximale Reichweite der Feinwurzeln ( $d \leq 2$  mm) bis 4,4 m gemessen werden konnte (Abb. 34). Im parallel zur *Bactris*-Pflanzreihe verlaufendem

Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* wurden wiederum *Bactris*-Wurzeln in 4 m Entfernung vom Stamm erfasst (Abb. 35). Im selben Transekt fanden sich auch *Bixa*-Wurzeln von der auf der anderen Seite ebenfalls in 4 m Entfernung parallel verlaufenden *Bixa*-Pflanzreihe. Im Transekt *Theobroma* – *Bixa* betrug die Reichweite der *Bixa*-Feinwurzeln ( $d \leq 2$  mm) dagegen nur 2,5 bzw. 2,7 m (Abb. 34). *Theobroma*-Wurzeln hatten in diesem Transekt zur *Bixa* die größte Reichweite von 3,6 bzw. 3,1 m in 1997 und 1998. Im Transekt zur *Bertholletia* lag sie bei 2 bzw. 1,9 m und war in beiden Jahren im Transekt zur *Bactris* mit nur 1,4 m am niedrigsten. Auch in größerer Tiefe (10-40 cm) war die Reichweite der *Theobroma*-Wurzeln im Transekt *Theobroma* – *Bactris* mit maximal 0,4 bzw. 0,9 m in 1997 und 1998 geringer als in allen anderen Transekten (Abb. 11-14, 19-26). Die horizontale Verteilung der Feinwurzeln ( $d \leq 2$  mm, Auswertung der Bohrkern) der drei Baumarten deckte sich gut mit der horizontalen Verteilung der oberflächlichen Grobwurzeln ( $d \geq 2$  mm, Kartierung).

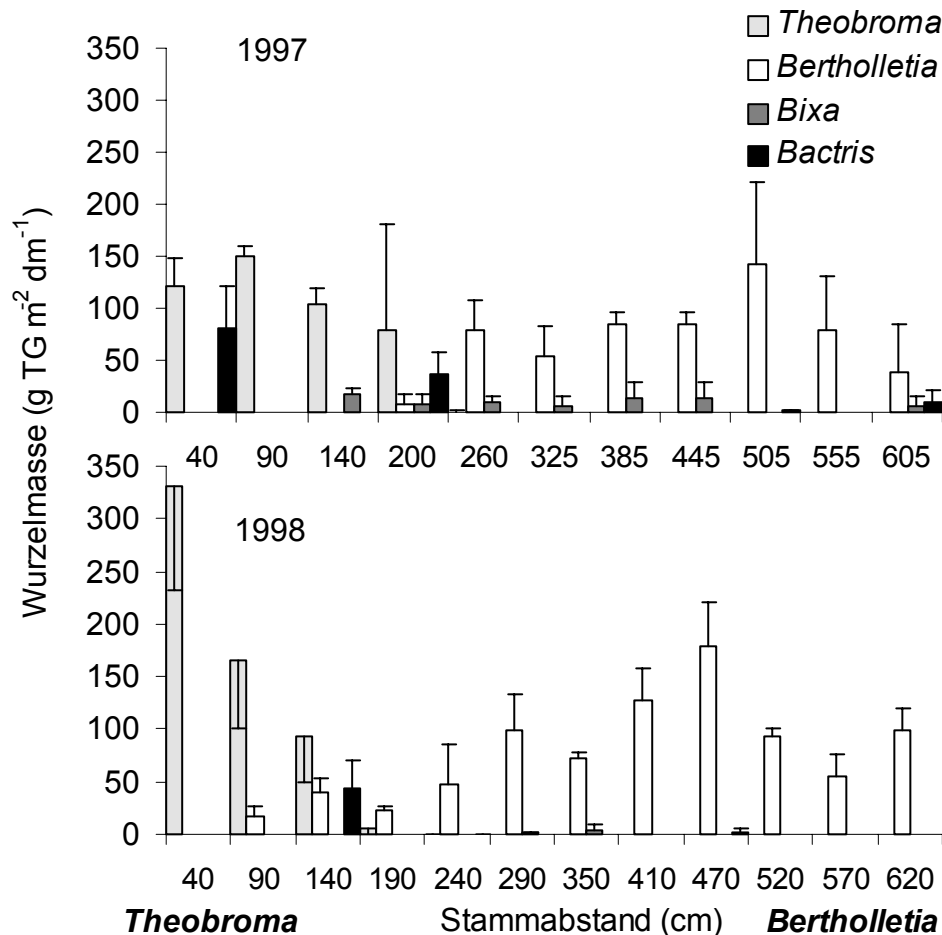
*Bertholletia*-Wurzeln in maximaler Entfernung vom Stamm wurden in den Transekten zur *Bactris* und *Theobroma* 1997 in 20-40 cm Tiefe gefunden (Abb. 15, 19). 1998 waren in maximaler Entfernung vom Stamm im Transekt zur *Theobroma* auch wenige Wurzeln in den oberen 5 cm des Bodens, doch weit mehr in den darunter liegenden Tiefen (Abb. 21). Die maximale Reichweite des *Bertholletia*-Wurzelsystems betrug im Transekt zur *Theobroma* 1997 5,1 m und 1998 5,7 m. *Bertholletia* durchwurzelte 1997 auch den ganzen Transekt zur *Bactris* und darüber hinaus noch in den Transekt *Bactris* – *Theobroma* hinein, so dass sich hier eine Reichweite der Wurzeln von 4,9 m ergab. Auch 1998 waren *Bertholletia*-Wurzeln im Transekt *Bactris* – *Theobroma* vorhanden (Abb. 13, in 40 und 90 cm Entfernung von *Bactris*), sowie in beiden Jahren im Transekt *Theobroma* – *Bixa* (Abb. 23, in 90, 140 und 305 cm Entfernung von *Bixa*). Oft betrug die Wurzelbiomasse nur wenige  $\text{g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$  und ist in den Grafiken nicht erkennbar. Die daraus ableitbare Entfernung der Wurzeln zur nächsten *Bertholletia* betrug 1997 6,5 und 1998 7 m. Von den untersuchten Arten hatte so das Wurzelsystem von *Bertholletia* die größte Ausdehnung (Tab. 9).



**Abb. 33:** Horizontale Feinwurzelverteilung in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt *Theobroma* – *Bactris* im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April – Mai 1998 (Fläche 2).



**Abb. 34:** Horizontale Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$  mm) in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt *Theobroma* – *Bixa* im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April - Mai 1998 (Fläche 2).



**Abb. 35:** Horizontale Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$  mm) in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April - Mai 1998 (Fläche 2)

### 3.2.4.3 Kronenprojektionen

*Bertholletia* auf Fläche 1 hatte die größte Kronenprojektionsfläche (Tab. 10). Doch wie die Kronen der Palme *Bactris* waren auch die von *Bertholletia* sehr licht und in großer Höhe. Vierjährige Bäume beider Arten erreichten eine Höhe von 8-9 m. Innerhalb der *Bactris*-Pflanzreihe (Pflanzabstand 2 m) überlappten die Kronenprojektionen. *Bixa* wird jährlich zwischen März und Mai auf den Stock gesetzt, um die Fruchtproduktion zu steigern und die Ernte zu erleichtern. Daher waren die Kronenprojektionen im April 1999 deutlich größer als im Dezember 1997. Kurz vor dem Zurückschneiden im April überlappten die Kronenprojektionen in der *Bixa*-Pflanzreihe (Pflanzabstand von 4 m). Die Kronen von *Bixa* und von *Theobroma* waren sehr dicht. Beide Bäume hatten Höhen zwischen 2,5-3 m. Die Kronenprojektionsflächen von *Theobroma* zeigten von 1997 zu 1999 einen Zuwachs um  $4,2 \text{ m}^2$  auf Fläche 1 und von  $6,8 \text{ m}^2$  auf Fläche 2.

Die Wurzelsysteme von *Bactris*, *Bertholletia* und *Bixa* reichten weit über die Kronenprojektionsflächen hinaus (Tab. 10). Das Wurzelsystem von *Theobroma* dagegen deckte sich ungefähr mit der Kronenprojektionsfläche. Im Dezember 1997 war der Wurzelbereich etwas größer, im April 1999 kleiner als der Kronenprojektionsraum.

|                               | Kronenprojektionen (m <sup>2</sup> )<br>/ <b>Kronenradius (m)</b> |                                        | Wurzelsystemflächen (m <sup>2</sup> )<br>/ <b>Wurzelradius (m)</b><br>(Daten aus der Grobwurzelkartierung) |                                             |
|-------------------------------|-------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|
|                               | Dezember 1997                                                     | April 1999                             | Dezember 1997                                                                                              | April 1999                                  |
| <b>Fläche 1:</b>              |                                                                   |                                        |                                                                                                            |                                             |
| <i>Bactris gasipaes</i>       |                                                                   |                                        |                                                                                                            |                                             |
| geschlagene Pflanzen          | 4,5 / <b>1,2</b><br>2,5 / <b>0,9</b>                              |                                        |                                                                                                            |                                             |
| ungeschlagene Pflanzen        | 14 / <b>2,1</b><br>20,4 / <b>2,6</b><br>14,4 / <b>2,1</b>         |                                        | – / <b>2,1 - 5,1</b>                                                                                       | – / <b>3 - 5,1</b>                          |
| <i>Bixa orellana</i>          | 8,2 / <b>1,6</b><br>8,2 / <b>1,6</b><br>7,9 / <b>1,6</b>          |                                        | – / <b>1,5 - 4,5</b>                                                                                       | – / <b>2,1 - 5,1</b>                        |
| <i>Bertholletia excelsa</i>   | 36,6 / <b>3,4</b>                                                 |                                        | – / <b>5,1 - 6,5</b><br>(Feinwurzeln)                                                                      |                                             |
| <i>Theobroma grandiflorum</i> | 10,1 / <b>1,8</b>                                                 | 14,3 / <b>2,1</b>                      | 12,4 / <b>1,99</b><br>( <b>1,8 - 2,65</b> )                                                                | 13,6 / <b>2,08</b><br>( <b>2 - 2,7</b> )    |
| <b>Fläche 2:</b>              |                                                                   |                                        |                                                                                                            |                                             |
| <i>Bactris gasipaes</i>       |                                                                   |                                        |                                                                                                            | – / <b>2,2 - 4,8</b>                        |
| <i>Bixa orellana</i>          |                                                                   | 19,1 / <b>2,5</b><br>16,2 / <b>2,3</b> |                                                                                                            | – / <b>1 - 4,9</b>                          |
| <i>Bertholletia excelsa</i>   | 18,9 / <b>2,5</b>                                                 |                                        | – / <b>4,9</b><br>(Feinwurzeln)                                                                            | – / <b>5,7 - 7</b><br>(Feinwurzeln in 1998) |
| <i>Theobroma grandiflorum</i> | 12,8 / <b>2</b>                                                   | 19,6 / <b>2,5</b>                      |                                                                                                            | 15,9 / <b>2,25</b><br>( <b>0 - 3,8</b> )    |

**Tab. 10:** Flächen und mittlere bzw. minimale bis maximale Radien der Baumkronen und der Wurzelsysteme im Dezember 1997 und April 1999.

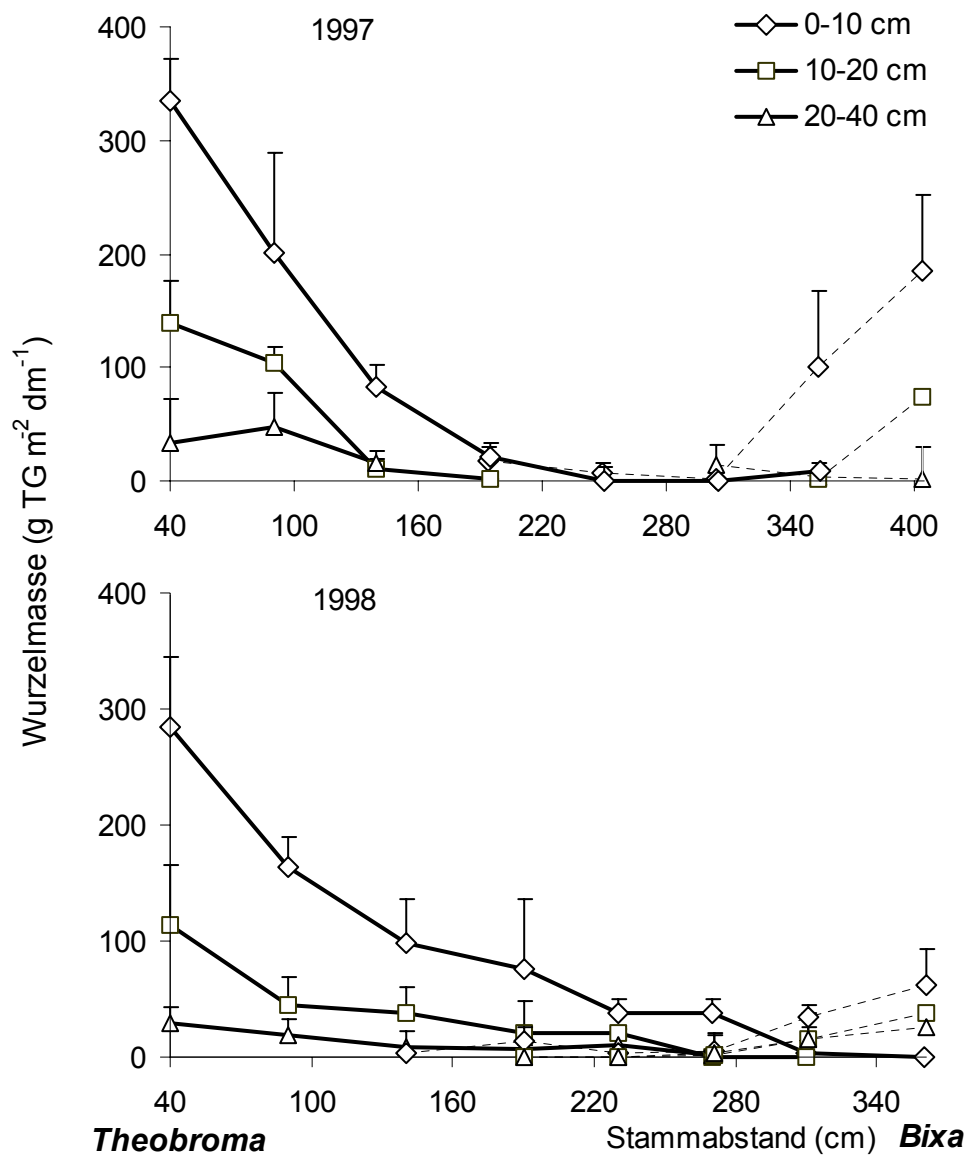
### 3.2.5 Interaktionen der Wurzelsysteme

Das Wurzelsystem von *Theobroma* reichte nahe an den Stamm von *Bixa* (Abb. 36). Die Ausdehnung des Wurzelsystems von *Bixa* zur *Theobroma* war dagegen geringer. Die Wurzelbiomassen von *Theobroma* und *Bixa* nahmen stark mit zunehmender Tiefe und zunehmendem Abstand vom Stamm ab und im weiten Bereich der Überlappung der Wurzelsysteme waren die Wurzelbiomassen zumindest jeweils eines Baumes sehr gering. 1997 waren zwischen den Bäumen auf einer Strecke von über 1 m fast keine Wurzeln vorhanden und die Wurzelsysteme überlappten nur in den oberen 10 cm des Bodens. 1998 wurde der Transekt zwischen den beiden Bäumen stark durch *Theobroma* dominiert. Auch die Kartierungen der oberflächlichen Grobwurzeln zeigten eine Dominanz des Wurzelsystems von *Theobroma* gegenüber dem von *Bixa* durch Ausgrenzung des *Bixa*-Wurzelsystems (Abb. 31-32).

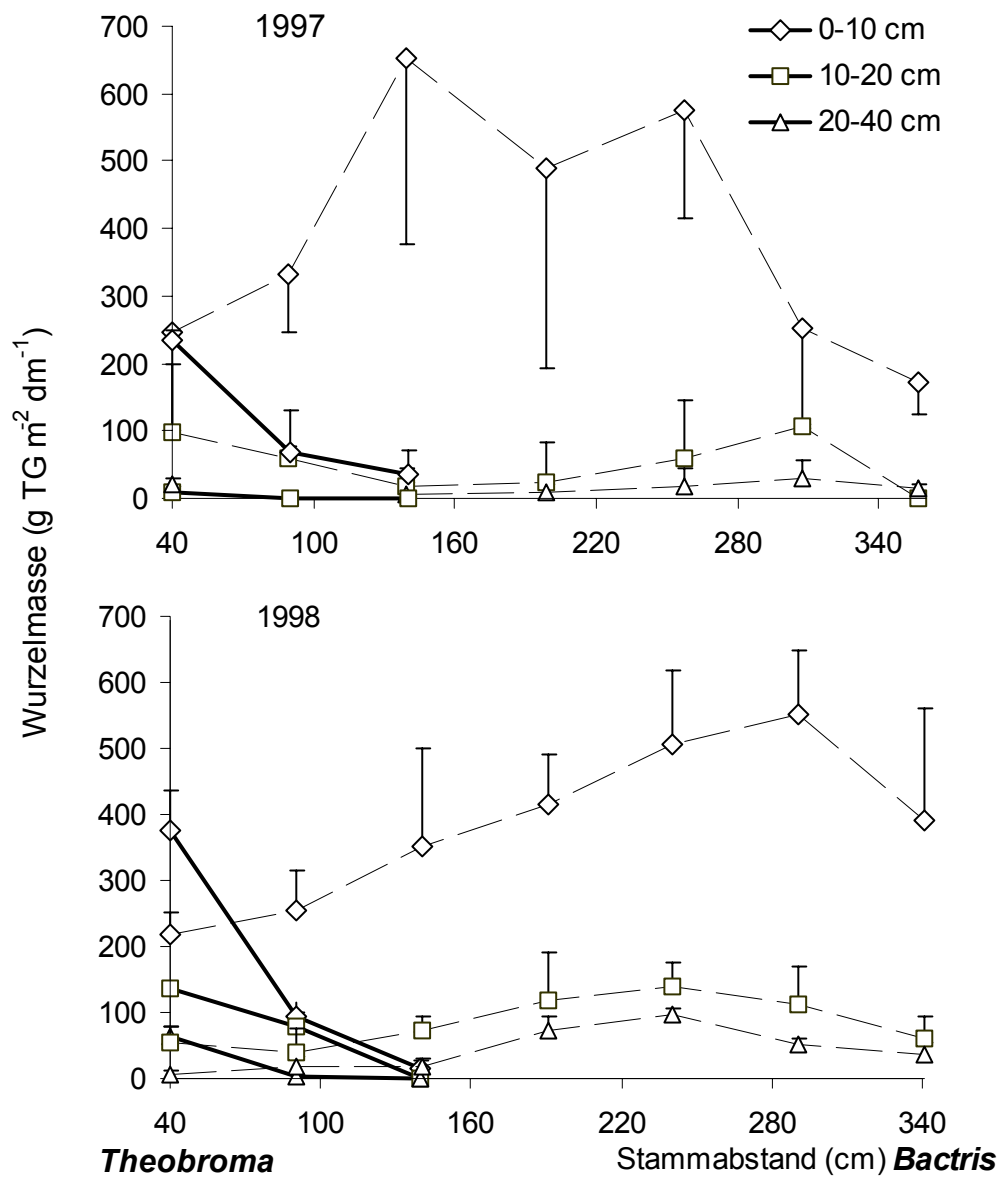
Das Wurzelsystem von *Bactris* überlappte mit dem von *Theobroma* bis zum Stamm und dessen näheren Umkreis (Abb. 37, 34-35). Die Kartierungen der oberflächlichen Grobwurzeln zeigten, dass die Überlappung ungefähr die Hälfte des *Theobroma*-Wurzelsystems betraf (Abb. 31-32). Die Ausdehnung des *Theobroma*-Wurzelsystems war dabei geringer als in den Transekten zu den anderen Nachbarbäumen. Das *Bactris*-Wurzelsystem überlappte ebenso mit dem von *Bertholletia* bis zum Stamm (Abb. 38 b).

Im langen Transekt *Theobroma* – *Bertholletia* durchwurzelte *Bertholletia* den Boden über eine weite Strecke sehr gleichförmig (Abb. 38 a). 1997 nahm im Kontaktbereich mit *Theobroma*-Wurzeln die *Bertholletia*-Wurzelmasse ab, zunächst in den oberen 10 cm Boden, wo die größte Menge *Theobroma*-Wurzeln vorhanden war, dann auch in größerer Tiefe. Die *Bertholletia*-Wurzeln reichten bis auf 1,4 m an den *Theobroma* Stamm heran und die beiden Wurzelsysteme überlappten dabei auf einer Strecke von knapp 2 m. 1998 wurde in den oberen 10 cm des Bodens die *Bertholletia*-Wurzelbiomasse schon vor dem Kontakt mit *Theobroma*-Wurzeln geringer und war in maximaler Reichweite des *Bertholletia*-Wurzelsystems in 0-10 cm Tiefe dann niedriger als in 10-40 cm Tiefe. Trotz des etwas längeren Transektes (6,6 statt 6,45 m) reichte das *Bertholletia*-Wurzelsystem näher - bis auf 90 cm - an den *Theobroma*-Stamm heran und überlappte mit dem von *Theobroma* auf einer Länge von 1,5 m. Im Transekt *Bactris* – *Bertholletia* hatte das *Bertholletia*-Wurzelsystem wie 1997 im Transekt zur *Theobroma* seine größte Reichweite in 20-40 cm Bodentiefe. (Abb. 38 b, 14-15). In 0-10 cm Bodentiefe waren dort bald keine *Bertholletia*-Wurzeln mehr, wo die Wurzelbiomasse der sehr oberflächlich wurzelnden *Bactris* anstieg. In größerer Tiefe, wo die *Bactris*-Wurzelbiomasse erheblich geringer war, waren in geringer Menge noch am *Bactris*-

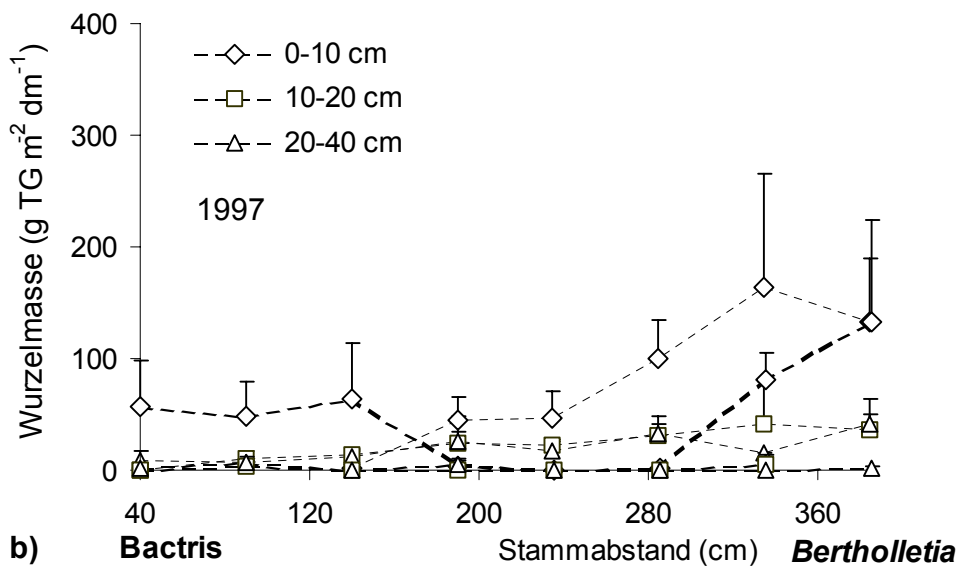
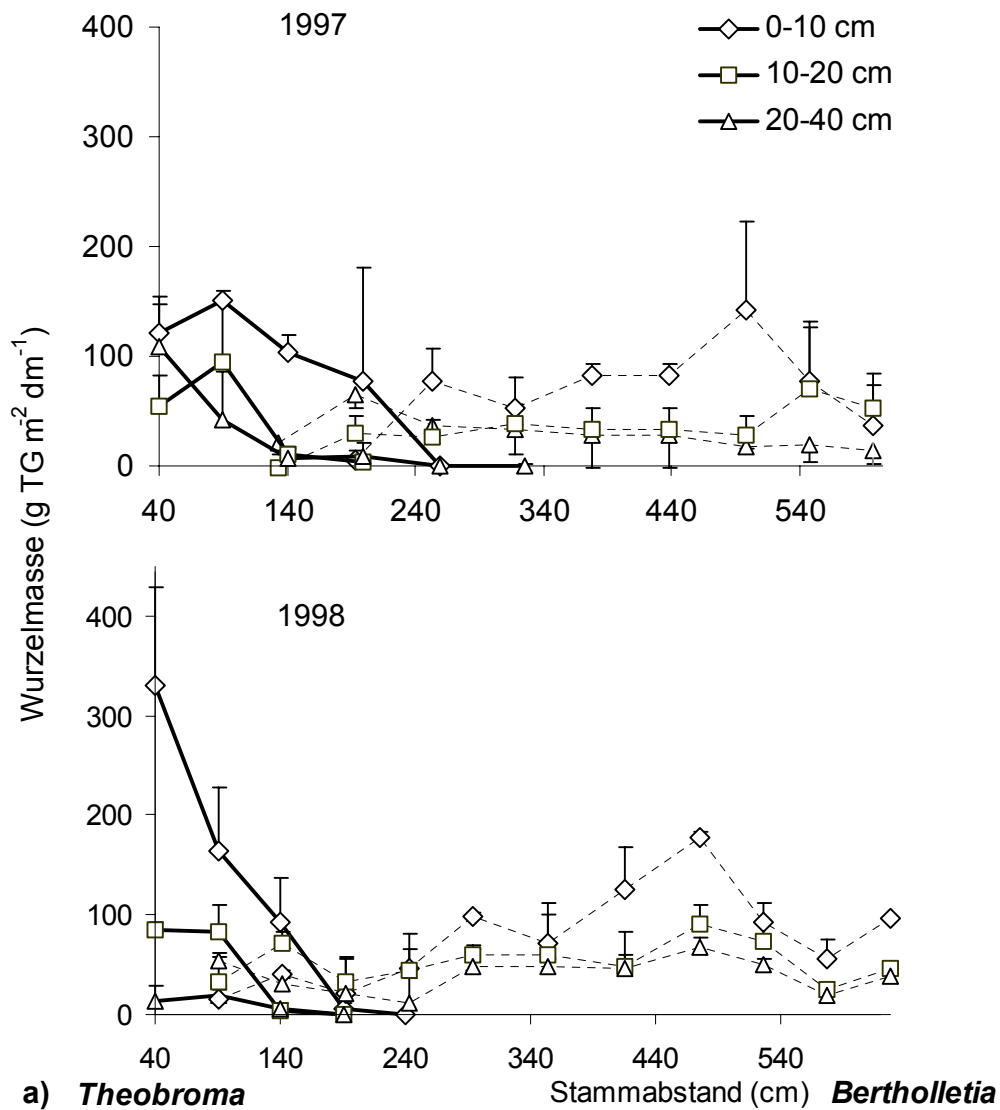
Stamm *Bertholletia*-Wurzeln nachweisbar. Nur im *Bertholletia*-Stammbereich traten *Bertholletia*-Wurzeln zusammen mit einer größeren Menge *Bactris*-Wurzeln auf.



**Abb. 36:** Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$  mm) im Transekt *Theobroma* – *Bixa*. (durchgezogene Linie: *Theobroma*, fein gestrichelte Linie: *Bixa*)



**Abb. 37:** Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$  mm) im Transekt *Theobroma* – *Bactris*.  
(durchgezogene Linie: *Theobroma*, gestrichelte Linie: *Bactris*)



**Abb. 38:** Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2 \text{ mm}$ ) in den Transekten *Theobroma* – *Bertholletia* und *Bactris* – *Bertholletia*.  
(durchgezogene Linie: *Theobroma*, fein gestrichelte Linie: *Bertholletia*, dick gestrichelte Linie: *Bactris*)

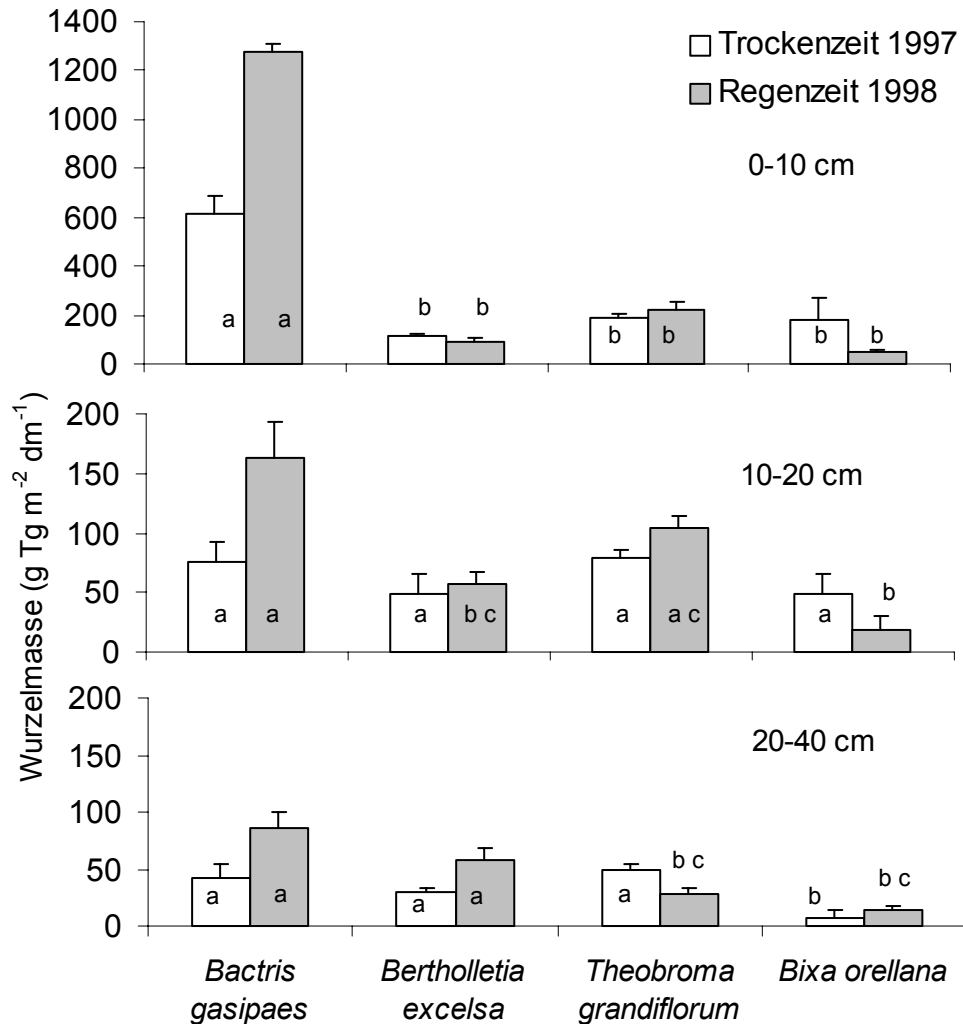
### 3.2.6 Vergleich von Wurzelbiomasse, -länge und -oberfläche im Stammbereich

*Bactris* hatte in 0-10 cm Tiefe die signifikant größte Wurzelbiomasse in 40-140 cm Entfernung vom Stamm ( $1281 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ , Varianzanalyse,  $p < 0,001$  in 1997 und 1998) (Abb. 39). In 10-20 cm und 20-40 cm Tiefe war die Wurzelbiomasse nur noch während der Regenzeit in 1998 größer als bei den anderen Arten. Es gab keinen signifikanten Unterschied in der Wurzelbiomasse in 0-10 cm Tiefe zwischen *Bertholletia*, *Theobroma* und *Bixa* ( $47\text{-}220 \text{ g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$ ). *Bixa* hatte 1998 in allen Tiefen die geringste Wurzelbiomasse. In 10-20 cm Tiefe hatte 1998 *Theobroma* signifikant mehr Wurzeln als *Bixa*, ebenso in 20-40 cm Tiefe in 1997 ( $p < 0,05$ ). 1998 war in 20-40 cm Tiefe die *Bertholletia*-Wurzelmasse signifikant größer als die von *Bixa* ( $p < 0,05$ ).

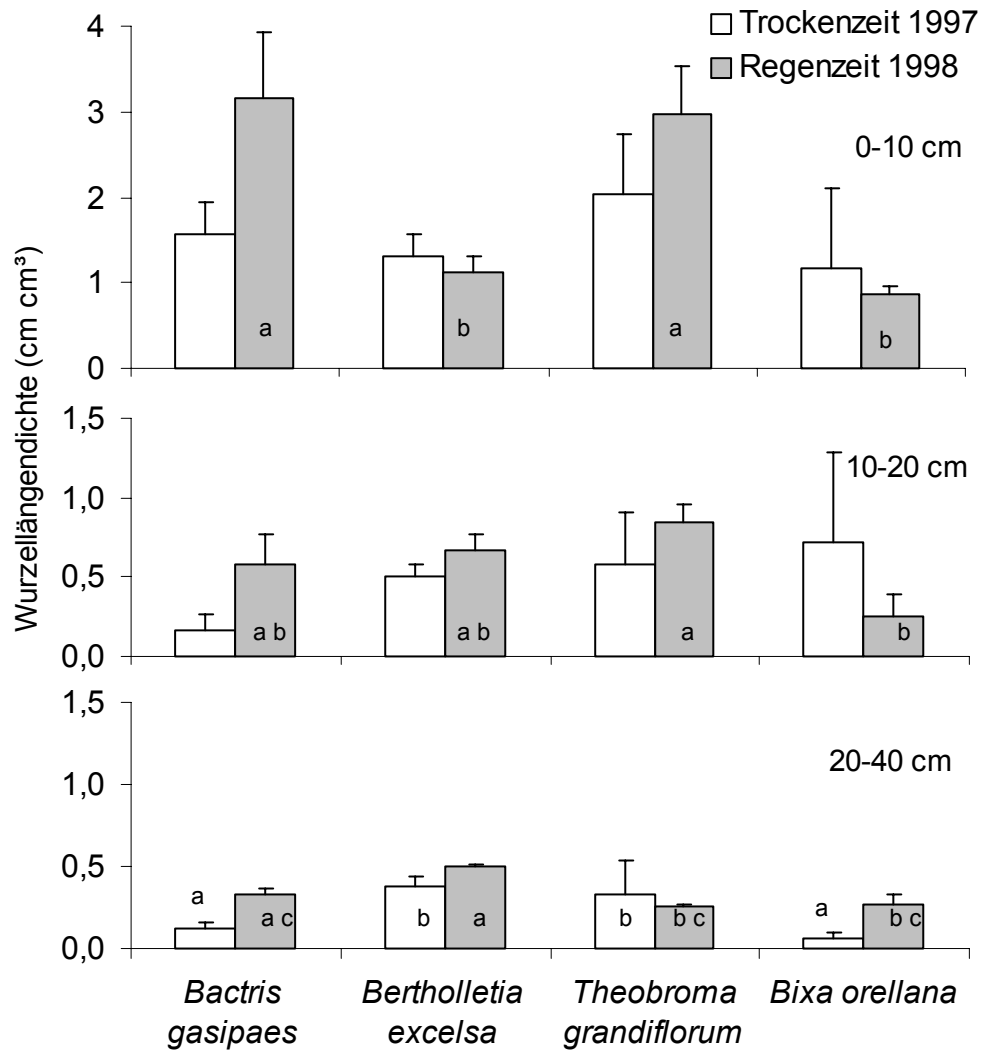
Am Ende der Regenzeit in 1998 hatten *Bactris* und *Theobroma* in 0-10 cm Tiefe mit 3,2 bzw. 3  $\text{cm cm}^{-3}$  im Kronenraum eine signifikant größere Wurzellängendichte als *Bertholletia* und *Bixa* (Varianzanalyse  $p < 0,01$  bzw.  $p < 0,05$  und  $p < 0,01$ ) (Abb. 40). 1997 war die Wurzellängendichte von *Theobroma* am höchsten ( $2 \text{ cm cm}^{-3}$ ), die Unterschiede zwischen den Arten waren aber nicht signifikant. Die höchste Wurzellängendichte im Stammbereich von *Theobroma* wurde 1998 in den oberen 5 cm Boden im Transekt zur *Bertholletia* gemessen ( $4,9 \text{ cm cm}^{-3}$ ). Allerdings war durch die Überlappung mit dem Wurzelsystem von *Bactris* die additive Wurzellängendichte im Transekt von *Theobroma* zur *Bactris* mit  $6,1 \text{ cm cm}^{-3}$  noch höher. *Bixa* hatte mit  $0,9 \text{ cm cm}^{-3}$  in 1998 die niedrigste Wurzellängendichte (Abb. 40). In 10-20 cm Tiefe hatte 1997 *Bactris* und 1998 wieder *Bixa* die niedrigste Wurzellängendichte. Nur der Unterschied in der Wurzellängendichte in 10-20 cm Tiefe zwischen *Bixa* und *Theobroma* in 1998 war signifikant ( $p < 0,05$ ). Auch in 20-40 cm Tiefe war die Wurzellängendichte von *Bactris* und *Bixa* 1997 am niedrigsten. *Bertholletia* hatte in dieser Tiefe die größte Wurzellängendichte. 1997 war diese signifikant größer als die von *Bactris* und *Bixa* und 1998 signifikant größer als die von *Theobroma* und *Bixa* ( $p < 0,001$ ).

Ähnlich wie beim Vergleich der Wurzelbiomassen hatte *Bactris* in allem Tiefen, aber vor allem in 0-10 cm Tiefe und besonders in 1998 die mit Abstand größte Wurzeloberfläche in 40-140 cm Entfernung vom Stamm (Abb. 41). 1998 war der Unterschied zur *Bixa* signifikant in 0-10 cm und 10-20 cm Tiefe (Rangsummentest nach Nemenyi,  $p < 0,01$  und  $p < 0,05$ ). In 20-40 cm Tiefe war 1997 ebenfalls der Unterschied zur *Bixa* signifikant (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ) und 1998 der Unterschied zu allen Arten (Varianzanalyse,  $p < 0,001$ ). Zwischen *Bertholletia*, *Theobroma* und *Bixa* gab es keine signifikanten Unterschiede in der Wurzeloberfläche. In 0-10 cm Tiefe hatte von den dikotylen Arten *Theobroma* die größte Wurzeloberfläche ( $0,29 / 0,39 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-3}$  in 1997 / 1998), in 20-40

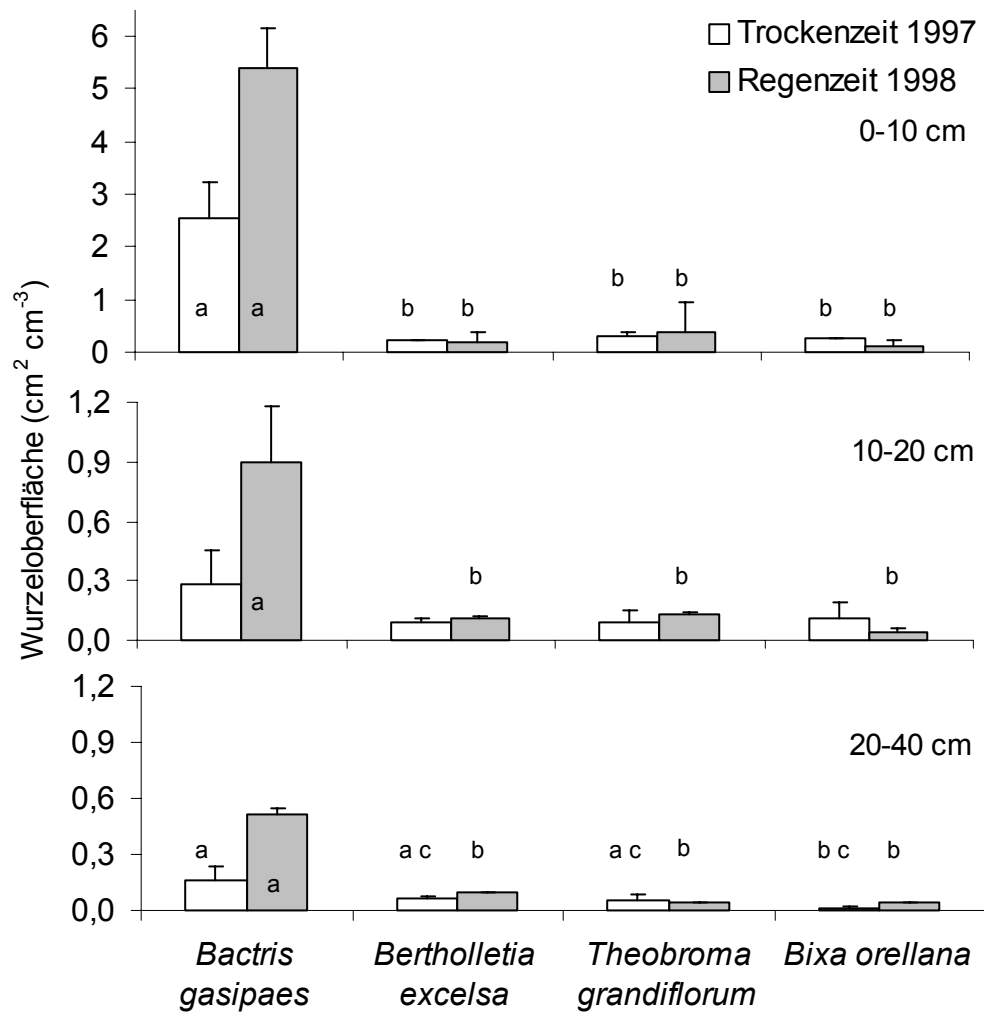
cm Tiefe war es *Bertholletia* ( $0,06 / 0,09 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-3}$  in 1997 / 1998). Die Wurzeloberfläche von *Bactris* betrug in 0-10 cm Tiefe  $2,55 / 5,4 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-3}$  in 1997 / 1998 und in 20-40 cm Tiefe immer noch  $0,16 / 0,51 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-3}$ .



**Abb. 39:** Durchschnittliche Wurzelbiomasse ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm. Gleiche Buchstaben symbolisieren keinen signifikanten Unterschied zwischen den Arten während der Trockenzeit 1997 oder während der Regenzeit 1998 (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ). Signifikante Unterschiede zwischen 1997 und 1998 sind nicht gekennzeichnet.



**Abb. 40:** Durchschnittliche Wurzellängendichte ( $d \leq 5$  mm) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm. Gleiche Buchstaben symbolisieren keinen signifikanten Unterschied zwischen den Arten während der Trockenzeit 1997 oder während der Regenzeit 1998 (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ). Signifikante Unterschiede zwischen 1997 und 1998 sind nicht gekennzeichnet.



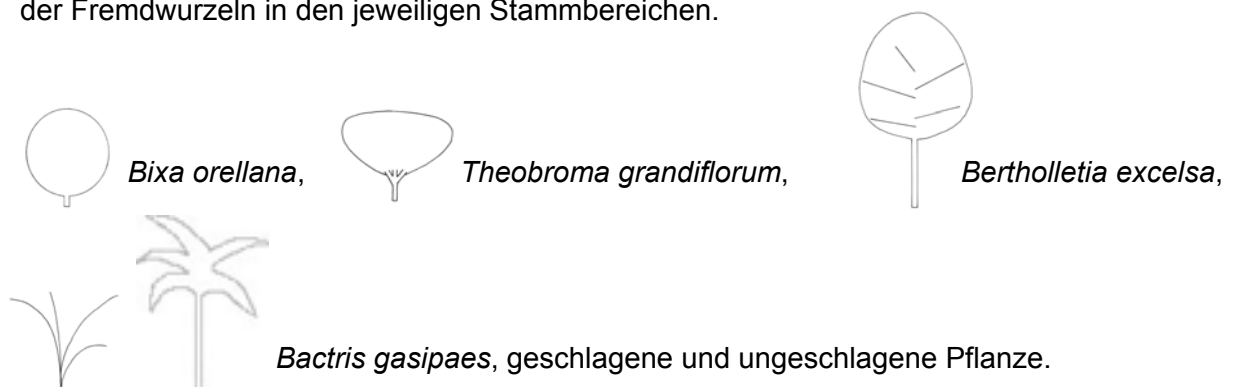
**Abb. 41:** Durchschnittliche Wurzeloberfläche ( $d \leq 5$  mm) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm. Gleiche Buchstaben symbolisieren keinen signifikanten Unterschied zwischen den Arten während der Trockenzeit 1997 oder während der Regenzeit 1998 (0-10cm und 10-20 cm Tiefe: Rangsummentest nach Nemenyi, 20-40 cm Tiefe: Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ). Signifikante Unterschiede zwischen 1997 und 1998 sind nicht gekennzeichnet.

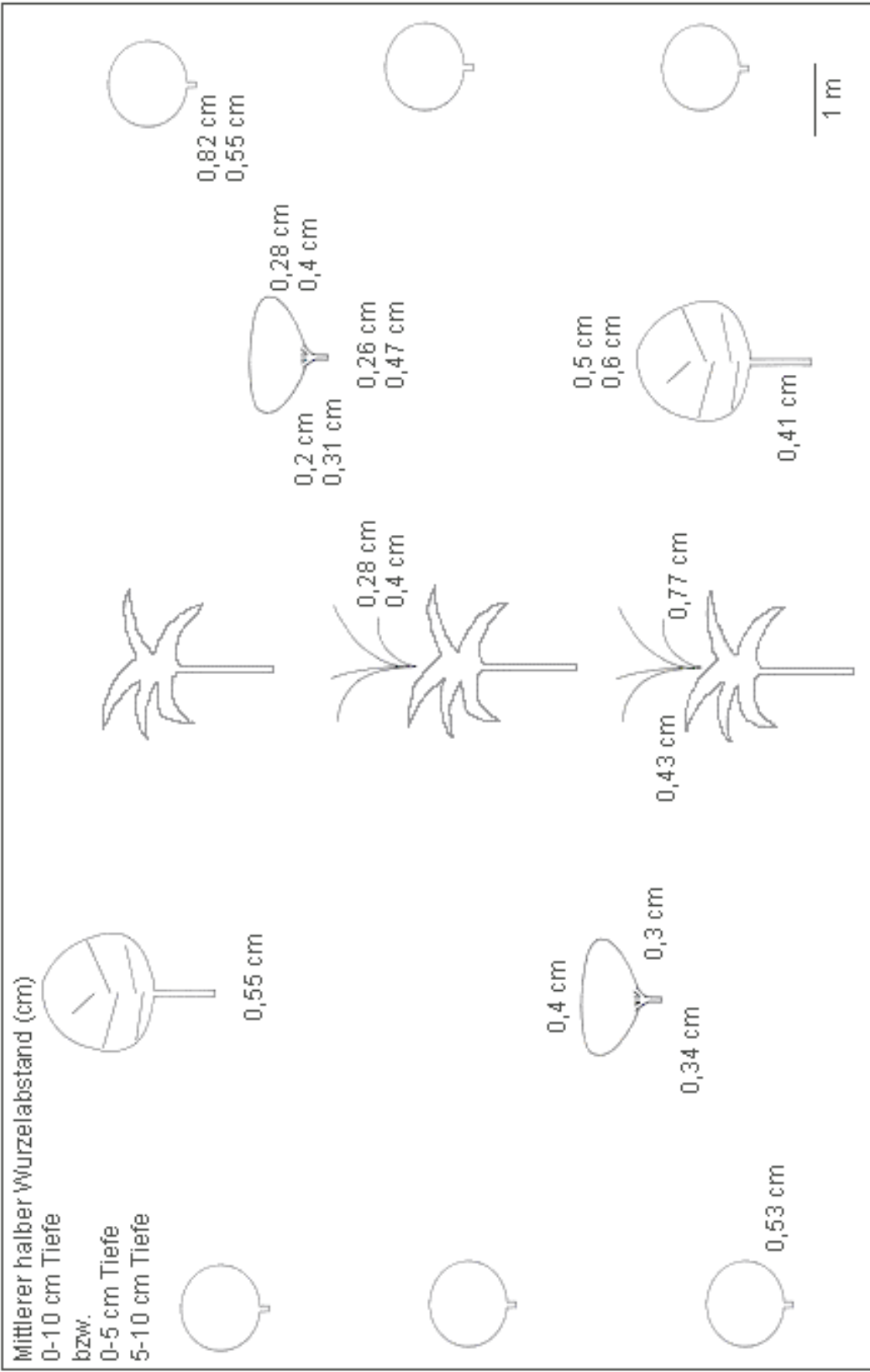
### 3.2.7 Mittlerer halber Wurzelabstand im Stammbereich

Aus den höchsten Wurzellängendichten der untersuchten Arten in den oberen 10 bzw. 5 cm des Bodens resultierten dort auch die geringsten Abstände zwischen den Wurzeln (Tab. 11). Am dichtesten waren die Wurzeln im Stammbereich von *Theobroma* gewachsen (Abb. 42). Der mittlere, halbe Wurzelabstand betrug dort in 1998 0,2-0,28 cm in den oberen 5 cm des Bodens. Sowohl 1997 als auch 1998 war der mittlere Abstand zwischen den Wurzeln im Transekt zur *Bactris*, wo beide Wurzelsysteme überlappten, am geringsten (in 0-10 cm Tiefe 0,3 und 0,26 cm). Im Stammbereich von *Bactris* lag der mittlere, halbe Wurzelabstand in 0-10 cm Tiefe im Transekt zur *Theobroma* bei 0,43 und 0,34 cm und im Transekt zur *Bertholletia* bei 0,77 cm. In den oberen 5 cm des Bodens

waren es in 1998 0,28 cm. Bei der Berechnung des Wurzelabstandes wurde der Wurzeldurchmesser nicht berücksichtigt. Da 46-47 % der *Bactris*-Wurzeln aber einen gemittelten Durchmesser von 2,7 mm hatten, ist der wahre Wurzelabstand entsprechend geringer als errechnet. In den Stammbereichen von *Bertholletia* und *Bixa* waren die mittleren halben Wurzelabstände allgemein am größten (in 0-10 cm Tiefe 0,41-0,68 cm). Im Überlappungsbereich mit dem *Bactris*-Wurzelsystem war der Wurzelabstand im Stammbereich von *Bertholletia* geringer als im Transekt zur *Theobroma* (in 0-10 cm Tiefe 0,41 bzw. 0,55 cm). Mit zunehmender Tiefe nahm bei allen untersuchten Arten auch der Wurzelabstand zu (Tab. 11). Bei *Bactris* lag der mittlere halbe Wurzelabstand 1997 schon in 10-20 cm Tiefe um 1,5 cm und erreichte im 20-40 cm Tiefe im Transekt zur *Theobroma* sogar fast 2 cm. Im Stammbereich von *Theobroma* war der Abstand zwischen den Wurzeln in 10-20 cm und 20-40 cm Tiefe im allgemeinen geringer als bei den Nachbarbäumen.

**Abb. 42 (folgende Seite):** Mittlerer halber Wurzelabstand in 40-140 cm Entfernung vom Stamm in 1997 (0-10 cm Tiefe) und 1998 (0-5 cm und 5-10 cm Tiefe) unter Mitberechnung der Fremdwurzeln in den jeweiligen Stammbereichen.





|                                      | Bodentiefe | Trockenzeit<br>1997 | Bodentiefe | Regenzeit<br>1998 |
|--------------------------------------|------------|---------------------|------------|-------------------|
| mittlerer halber Wurzelabstand (cm)  |            |                     |            |                   |
| <b><i>Bactris gasipaes</i></b>       |            |                     |            |                   |
| Transekt zur <i>Theobroma</i>        | 0-10 cm    | 0,43 ± 0,02         | 0-5 cm     | 0,28 ± 0,04       |
|                                      | 10-20 cm   | 1,65 ± 1,04         | 5-10 cm    | 0,4 ± 0,03        |
|                                      | 20-40 cm   | 1,98 ± 0,9          | 10-20 cm   | 0,72 ± 0,12       |
| Transekt zur <i>Bertholletia</i>     | 20-40 cm   |                     | 20-40 cm   | 0,92 ± 0,04       |
|                                      | 0-10 cm    | 0,77 ± 0,06         |            |                   |
|                                      | 10-20 cm   | 1,43 ± 0,04         |            |                   |
|                                      | 20-40 cm   | 1,28 ± 0,11         |            |                   |
| <b><i>Bertholletia excelsa</i></b>   |            |                     |            |                   |
| Transekt zur <i>Bactris</i>          | 0-10 cm    | 0,41 ± 0,08         |            |                   |
|                                      | 10-20 cm   | 0,87 ± 0,15         |            |                   |
|                                      | 20-40 cm   | 0,9 ± 0,05          |            |                   |
| Transekt zur <i>Theobroma</i>        | 0-10 cm    | 0,55 ± 0,08         | 0-5 cm     | 0,5 ± 0,06        |
|                                      | 10-20 cm   | 0,81 ± 0,11         | 5-10 cm    | 0,6 ± 0,05        |
|                                      | 20-40 cm   | 1,16 ± 0,2          | 10-20 cm   | 0,7 ± 0,05        |
|                                      |            |                     | 20-40 cm   | 0,8 ± 0,01        |
| <b><i>Theobroma grandiflorum</i></b> |            |                     |            |                   |
| Transekt zur <i>Bactris</i>          | 0-10 cm    | 0,3 ± 0,05          | 0-5 cm     | 0,2 ± 0,03        |
|                                      | 10-20 cm   | 0,96 ± 0,23         | 5-10 cm    | 0,31 ± 0,01       |
|                                      | 20-40 cm   | 1,67 ± 0,72         | 10-20 cm   | 0,47 ± 0,03       |
| Transekt zur <i>Bertholletia</i>     | 20-40 cm   |                     | 20-40 cm   | 0,71 ± 0,07       |
|                                      | 0-10 cm    | 0,4 ± 0,01          | 0-5 cm     | 0,26 ± 0,04       |
|                                      | 10-20 cm   | 0,63 ± 0,04         | 5-10 cm    | 0,47 ± 0,11       |
|                                      | 20-40 cm   | 0,67 ± 0,04         | 10-20 cm   | 0,46 ± 0,02       |
| Transekt zur <i>Bixa</i>             | 20-40 cm   |                     | 20-40 cm   | 0,7 ± 0,12        |
|                                      | 0-10 cm    | 0,34 ± 0,02         | 0-5 cm     | 0,28 ± 0,04       |
|                                      | 10-20 cm   | 0,6 ± 0,08          | 5-10 cm    | 0,4 ± 0,02        |
|                                      | 20-40 cm   | 0,93 ± 0,13         | 10-20 cm   | 0,7 ± 0,22        |
|                                      |            |                     | 20-40 cm   | 1,08 ± 0,1        |
| <b><i>Bixa orellana</i></b>          |            |                     |            |                   |
| Transekt zur <i>Theobroma</i>        | 0-10 cm    | 0,53 ± 0,05         | 0-5 cm     | 0,82 ± 0,21       |
|                                      | 10-20 cm   | 0,72 ± 0,03         | 5-10 cm    | 0,55 ± 0,11       |
|                                      | 20-40 cm   | 1,84 ± 0,47         | 10-20 cm   | 1,25 ± 0,36       |
|                                      |            |                     | 20-40 cm   | 1,07 ± 0,11       |

**Tab. 11:** Mittlerer halber Wurzelabstand in 40-140 cm Entfernung vom Stamm in 1997 und 1998 unter Mitberechnung der Fremdwurzeln in den jeweiligen Stammbereichen.

### 3.2.8 Gesamtheit der Feinwurzeln von *Theobroma*, *Bactris* und *Bertholletia*

Ein ca. 5 jähriger *Theobroma*-Baum hatte eine lebende Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von 2,1 kg TG (Regenzeit 1997). Das entsprach einer Gesamtlänge des Feinwurzelsystems von 26,9 km und einer Gesamtoberfläche von 37,5 m<sup>2</sup>. Die lebende Wurzelbiomasse einer ca. 5 jährigen *Bactris*-Palme lag um den Faktor 7 bis 10 höher. Sie betrug nach der Trockenzeit 14,5 kg, nach der Regenzeit 21,9 kg und zusammen mit den toten Wurzeln nach beiden Perioden 26,4 kg ( $d \leq 5$  mm, Regenzeit 1997). Durch den hohen Anteil von dickeren Wurzeln (46 / 47 %) wurden bei *Bactris* auch Wurzeln mit einem Durchmesser von 2-5 mm durch die Entnahme von Bohrkernen repräsentativ erfasst. Die Gesamtlänge des lebenden Feinwurzelsystems ( $d \leq 5$  mm) betrug 43,5 km bzw. 67,9 km und hatte eine Gesamtoberfläche von 718 m<sup>2</sup> bzw. 1084 m<sup>2</sup> (für  $d \leq 2$  mm 39,8 km bzw. 60 km und 574 m<sup>2</sup> bzw. 866 m<sup>2</sup>). Hierbei wurden eventuelle tiefer reichende Feinwurzeln ( $d \leq 5$  mm) direkt unter dem Stammbereich von *Bactris* nicht berücksichtigt. Beide Baumarten verfügen über ein sehr oberflächennahes Wurzelsystem und der Anteil der nicht erfassten Feinwurzeln unterhalb einer Bodentiefe von 40 cm kann so als relativ gering eingestuft werden.

Auch *Bertholletia* bildete eine vergleichbar hohe lebende Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$  mm) von 14,1 kg wie *Bactris*. Die Gesamtlänge des Wurzelsystems lag aber mit 145 km mehr als doppelt bis dreimal so hoch. Die Gesamtoberfläche wiederum war nur ca. ein Drittel bzw. ein Viertel so groß (252 m<sup>2</sup>). Bei *Bertholletia* muss davon ausgegangen werden, dass auch unterhalb einer Tiefe von 40 cm ein nicht unerheblicher Anteil an Feinwurzeln existiert, der hier nicht mitberechnet wurde. Von *Bixa* konnte die Gesamtwurzelbiomasse nicht berechnet werden, weil von dieser Art außerhalb des störenden Einflusses des *Theobroma*-Wurzelsystems keine Wurzelbohrproben genommen wurden.

### 3.3 Wurzelreaktion auf Nährstoffapplikationen im Pflanzsystem

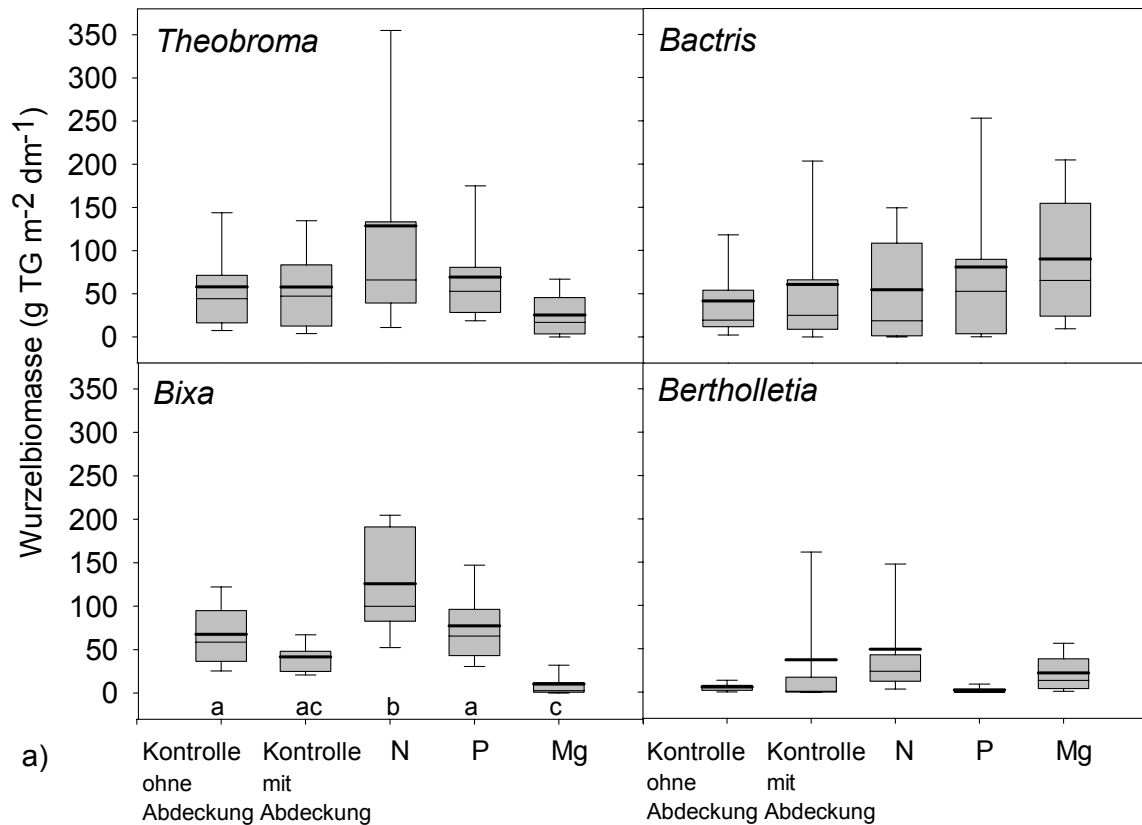
Mit Hilfe von in den Boden eingebetteten Netztaschen, die mit Nährstoffen angereicherte Erde enthielten, wurde die Reaktion der Arten auf lokal applizierte Nährstoffangebote untersucht. Die Folien, mit denen die Netztaschen abgedeckt wurden (20 x 20 cm), um die Nährstoffauswaschung aus den mit Mineralstoffen angereicherten Netztaschen zu minimieren, hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Wurzelbildung in den Netztaschen (Abb. 43 a).

*Theobroma* bildete in den nicht angereicherten Kontrollnetztaschen mit und ohne Folienabdeckung identische durchschnittliche Wurzelbiomassen (58 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>). Am

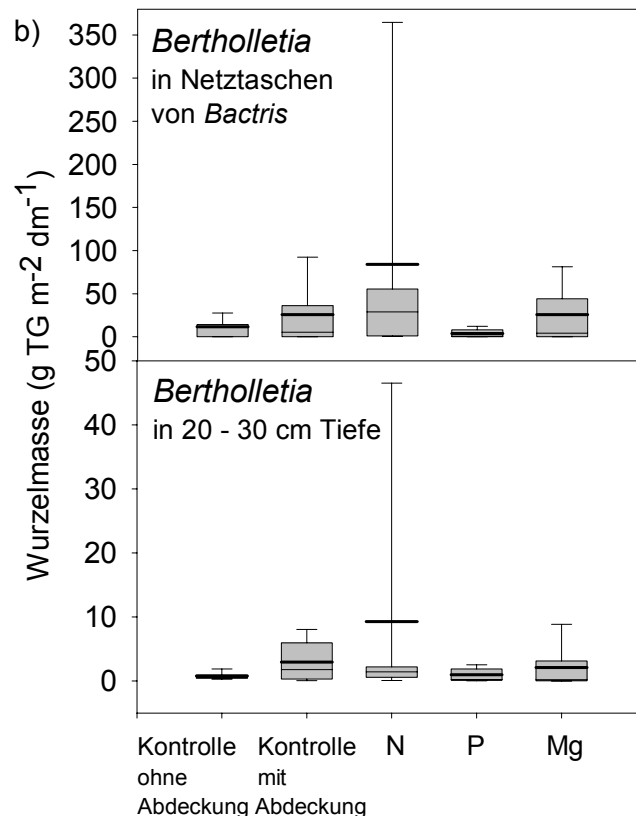
größten war der Unterschied zwischen den Kontrollnetztaschen bei *Bertholletia* (6 bzw. 37 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> ohne und mit Abdeckung). Zwischen den Arten gab es keinen signifikanten Unterschied in der Wachstumsrate der Wurzeln in die Kontrollnetztaschen. Die Wurzelwachstumsrate lag bei *Theobroma*, *Bixa* und *Bactris* durchschnittlich zwischen 42 und 68 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> in neun Wochen während der Regenzeit. *Bertholletia* hatte die niedrigste Wachstumsrate (6 bzw. 37 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup>).

Die dikotylen Arten *Theobroma* und *Bixa* reagierten deutlich auf eine Anreicherung mit Nitrat (Abb. 43 a). *Theobroma* produzierte die 2,2fache und *Bixa* die 3fache Menge an Wurzeln in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen im Vergleich zu den Kontrollnetztaschen mit Abdeckung. Für *Bixa* ist das Ergebnis statistisch signifikant (*H*-Test nach Kruskal und Wallis,  $p < 0.001$ ). Auch *Bertholletia* bildete die größte Menge Wurzeln in den Netztaschen mit Nitratanreicherung. Keine der drei dikotylen Arten zeigte eine deutliche Reaktion auf Angebote von Magnesium und Phosphor. *Theobroma* und *Bixa* bildeten durchschnittlich in den mit Phosphat angereicherten Netztaschen mehr und in den mit Magnesium angereicherten Netztaschen weniger Wurzeln als in den Kontrollnetztaschen. Die Unterschiede zu den Kontrollnetztaschen waren jedoch in keinem Fall signifikant. *Bertholletia* bildete in den mit Phosphat angereicherten Netztaschen aber auch in den Kontrollnetztaschen ohne Abdeckung kaum Wurzeln. Die pH-Werte der Erde aus den Netztaschen waren bei der Ernte nach neun Wochen nur im Falle der Magnesiumanreicherung etwas basischer (pH 5,05) als in den Kontrollnetztaschen (pH 4,42) und gaben keine Erklärung für ein zum Teil geringeres Wurzelwachstum (Tab. 12). Im Gegensatz zu den dikotylen Arten reagierte die Palme *Bactris* nicht auf die Nitratapplikation. Die durchschnittlich in den Netztaschen von *Bactris* gebildete Wurzelmenge war bei den Angeboten von Phosphat und Magnesium gegenüber der Kontrolle leicht erhöht.

Im Stammbereich von *Bertholletia* wurden Netztaschen auch in einer Tiefe von 20-30 cm im Boden eingebettet. In diesen produzierte *Bertholletia* fast keine Wurzeln – maximal durchschnittlich 9 g m<sup>-2</sup> dm<sup>-1</sup> in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen (Abb. 43 b). In den Netztaschen im Stammbereich von *Bactris* wurden neben *Bactris*-Wurzeln auch erhebliche Mengen *Bertholletia*-Wurzeln gebildet. Wieder zeigte *Bertholletia* eine deutliche Reaktion auf das Nitratangebot und bildete die 3,2fache Menge Wurzeln in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen im Vergleich zu den Kontrollnetztaschen mit Abdeckung. Nur wenige Wurzeln produzierte *Bertholletia* wiederum in den mit Phosphat angereicherten und den Kontrollnetztaschen ohne Abdeckung.



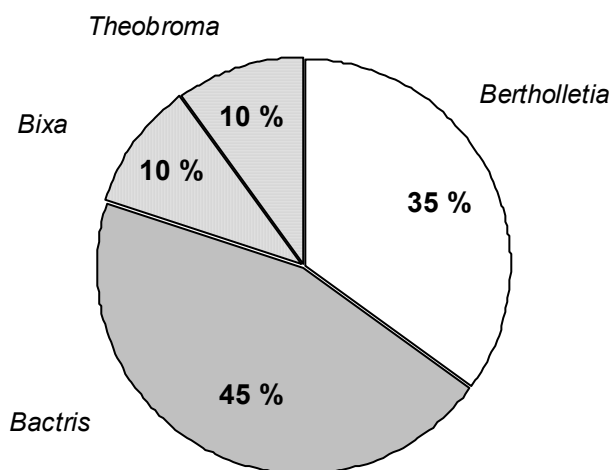
**Abb. 43:** Wurzelbiomasse in mit verschiedenen Nährstoffen angereicherten Netztaschen nach 9 Wochen. Die dünnen schwarzen Linien markieren den Median, die dicken den Mittelwert. Die Boxen repräsentieren 25-75 Perzentile, die T-Linien 10-90 Perzentile. **a)** Wurzelbiomasse in den Netztaschen der vier Baumarten. Die Netztaschen wurden in den oberen 10 cm des Bodens eingebettet in einem Abstand von 90 cm vom Stamm. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Boxen unterscheiden sich nicht signifikant (*H*-Test nach Kruskal und Wallis,  $p < 0,01$ ). **b)** *Bertholletia*-Wurzelbiomasse in Netztaschen im Stammbereich von *Bactris* und in 20-30 cm Tiefe ausgebrachten Netztaschen des eigenen Stammbereiches.



|          | Kontrollen      | Nitrat-<br>Anreicherung | Magnesium-<br>Anreicherung | Phosphat-<br>Anreicherung |
|----------|-----------------|-------------------------|----------------------------|---------------------------|
| pH-Werte | 4,42 $\pm$ 0,13 | 4,43 $\pm$ 0,14         | 5,05 $\pm$ 0,11            | 4,57 $\pm$ 0,10           |

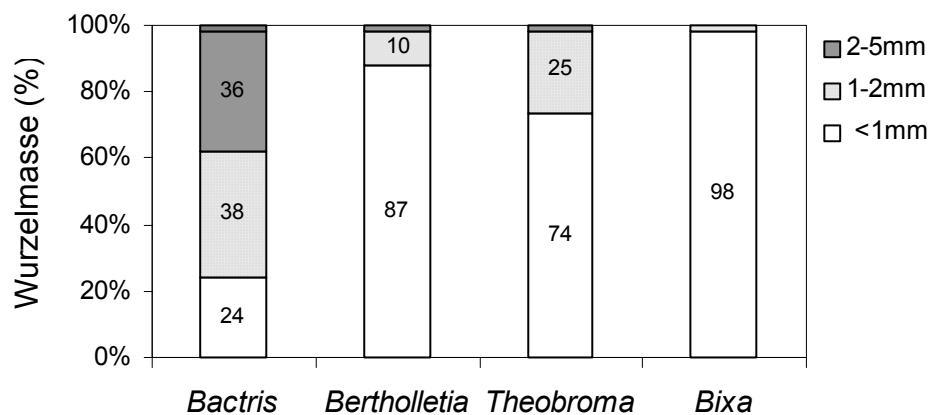
**Tab. 12:** pH-Werte der Erde aus den Netztaschen bei der Ernte nach neun Wochen.

*Bertholletia* produzierte 65 % der *Bertholletia*-Wurzelbiomasse in den Netztaschen im Stammbereich der anderen Bäume, davon 45 % in *Bactris*-Netztaschen und jeweils 10 % in *Theobroma*- und *Bixa*-Netztaschen (Abb. 44). Nur 35 % der Wurzeln bildete *Bertholletia* in den Netztaschen im eigenen Stammbereich. Die *Bactris*- und *Bixa*-Netztaschen waren durchschnittlich 4,8 m und die *Theobroma*-Netztaschen durchschnittlich 6 m von der nächsten *Bertholletia* entfernt. *Bixa* produzierte 3,2 % der *Bixa*-Wurzelbiomasse in *Bertholletia*-Netztaschen und 9,6 % in *Theobroma*-Netztaschen, *Theobroma* dagegen nur 0,4 % der *Theobroma*-Wurzelbiomasse in *Bixa*-Netztaschen. Während jede *Theobroma* in einem Abstand von 4 m zur *Bixa*-Pflanzreihe stand, wurden die *Bixa*-Netztaschen in weiterer Entfernung von ca. 5 m zur nächsten *Theobroma* im Boden eingebettet. Das erklärt die vergleichsweise geringere Menge *Theobroma*-Wurzeln in den Netztaschen von *Bixa*. Die *Theobroma*-Netztaschen und auch die *Bertholletia*-Netztaschen wurden immer in der zur *Bixa*-Pflanzreihe gerichteten Stammbereich installiert, um dem *Bactris*-Wurzelgeflecht auszuweichen. Daher waren in den *Theobroma*-Netztaschen keine *Bactris*-Wurzeln und in den *Bertholletia*-Netztaschen auch nur 1,5 % der *Bactris*-Wurzelbiomasse.

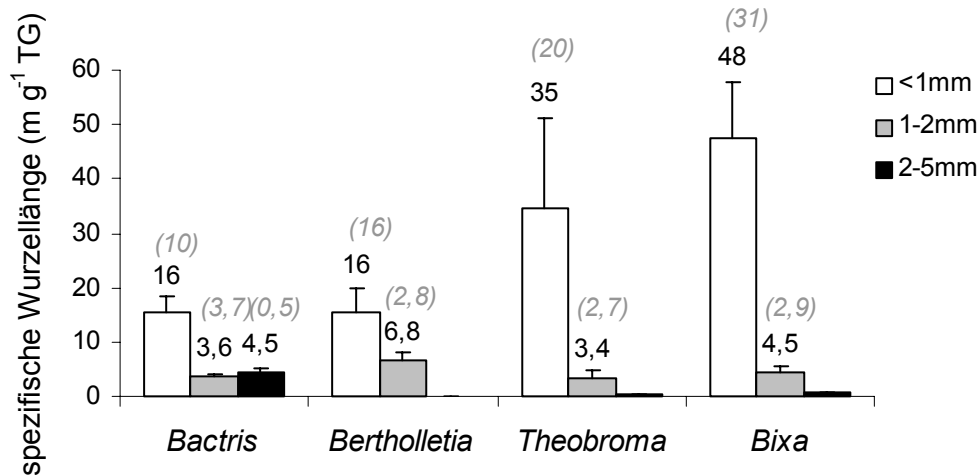


**Abb. 44:** Prozentuale Verteilung der gesamten *Bertholletia*-Wurzelbiomasse auf die Netztaschen im eigenen Stammbereich und die im Stammbereich der anderen Bäume.

Die morphologischen Untersuchungen ergaben keine signifikanten Unterschiede zwischen den Wurzeln aus den mit Nährstoffen angereicherten und unbehandelten Netztaschen bezüglich des Durchmessers der Wurzeln und der Länge und Anzahl der Endwurzeln. Bei den neu in den Netztaschen gebildeten Wurzeln war bei allen Arten der Anteil der Wurzeln mit einem Durchmesser  $< 1$  mm deutlich höher im Vergleich zu den Untersuchungen der Wurzelverteilung im Feld 1997 und 1998 (Abb. 45). *Bixa* bildete in den Netztaschen fast ausschließlich Wurzeln mit einem Durchmesser  $< 1$  mm. Bei *Bactris* war der Anteil der Wurzeln mit einem Durchmesser von 2-5 mm geringer als in 1997 und 1998, bei den anderen Arten fehlten Wurzeln dieser Durchmesserklasse in den Netztaschen fast völlig. Die spezifische Wurzellänge der Wurzeln der verschiedenen Durchmesserklassen war gegenüber den unbeeinflussten in-situ-Verhältnissen in 1997 und 1998 außer bei *Bertholletia* ( $d < 1$  mm) und *Bactris* ( $d = 1-2$  mm) wesentlich größer (Abb. 46). Von den untersuchten Baumarten hatte *Bixa* wieder die größte spezifische Wurzellänge dieser Durchmesserklasse. 1 g Feinwurzeln von *Bixa* hatten eine Länge von 48 m, Feinwurzeln von *Bertholletia* und *Bactris* dagegen erreichten mit 16 m pro g nur ein Drittel der Länge.

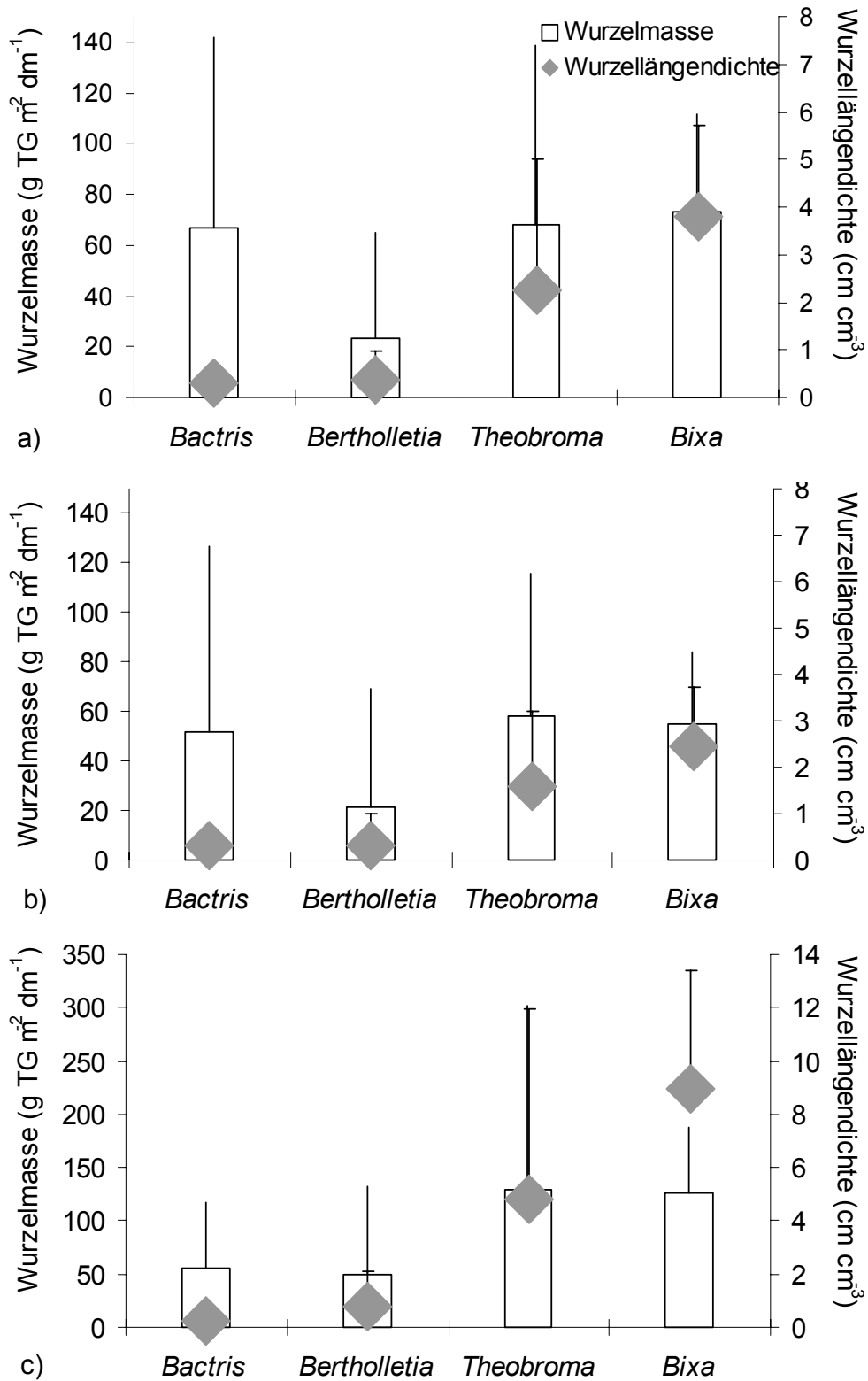


**Abb. 45:** Anteile der Wurzeldurchmesserklassen an der Wurzelbiomasse in den Netztaschen.



**Abb. 46:** Spezifische Wurzellänge der durch Einwuchs in die Netztaschen entstandenen Wurzeln in den einzelnen Durchmesserklassen. (Grau und in Klammern die Werte bei unbeeinflussten in-situ-Verhältnissen)

*Bactris*, *Theobroma* und *Bixa* produzierten in den neun Wochen in den Kontrollnetztaschen und auch in allen Netztaschen zusammengekommen durchschnittlich fast die gleiche Wurzelbiomasse (Abb. 47 a, b). Die durchschnittliche Wurzelbiomasse von *Bertholletia* war in den Netztaschen im eigenen Stammbereich deutlich niedriger, erreichte zusammen mit der *Bertholletia*-Wurzelbiomasse in den fremden Netztaschen aber die gleiche Größenordnung. Aus dem großen Anteil von *Bixa*-Wurzeln mit einem Durchmesser < 1 mm und der großen spezifischen Wurzellänge bei dieser Art resultierte eine vor allem im Vergleich zu *Bertholletia* und *Bactris* wesentlich größere durchschnittliche Wurzellängendichte in den *Bixa*-Netztaschen (Abb. 47 a, b). In den mit Nitrat angereicherten *Bixa*-Netztaschen war die Wurzellängendichte am größten und betrug durchschnittlich  $9 \text{ cm cm}^{-3}$  (Abb. 47 c). In den entsprechenden *Theobroma*-Netztaschen betrug sie durchschnittlich  $4,8 \text{ cm cm}^{-3}$ .



**Abb. 47:** Durchschnittliche Wurzelbiomasse und Wurzellängendichte in den Netztaschen: **a)** In allen Netztaschen zusammengefasst, **b)** in den Kontrollnetztaschen, **c)** in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen.

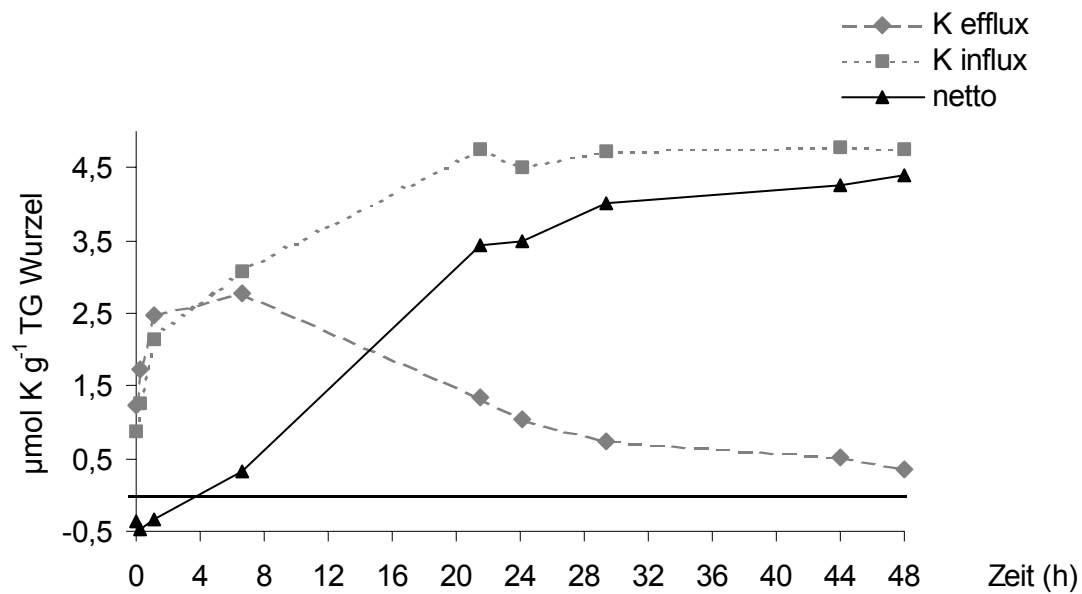
### 3.4 Nährstoffaufnahme

#### 3.4.1 Markierungsexperiment mit stabilen Isotopen

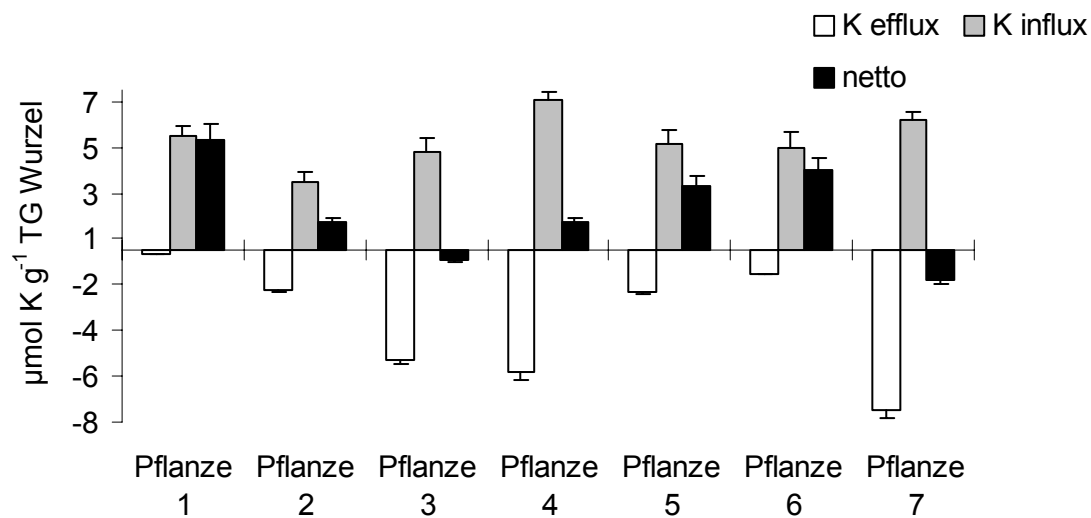
Bei sieben *Bactris*-Pflanzen wurde im Gewächshaus-Versuch die K, Mg und Ca-Aufnahme aus einer Nährlösung gemessen. Die Markierung der Nährlösung mit stabilen Isotopen ermöglichte es, Austauschprozesse zwischen Pflanze und Nährlösung im Detail zu studieren. Die Nettoaufnahme oder Nettoabgabe eines Nährstoffes ergab sich aus der Differenz zwischen der tatsächlichen Nährstoffaufnahme (Influx) in die Wurzeln und der tatsächlichen Nährstoffabgabe (Efflux) von den Wurzeln in die Nährlösung. Die Austauschkinetiken für K zeigten einen schnellen Elementaustausch in der ersten Stunde (Abb. 48, *Bactris*-Pflanze Nr. 6). Offenbar wurde hierbei vor allem apoplastisch gebundenes und an der Rinde haftendes K ausgetauscht. Nach einer Stunde stieg der Influx zunächst stetig an, d.h. die Pflanze nahm markiertes K aus der Nährlösung auf. Nach ca. 22 Stunden erreichte der K-Influx für Pflanze Nr. 6 ein Plateau. Der Anteil an markiertem K in der Nährlösung war auf 14 % gesunken und der Gesamtgehalt an K in der Nährlösung von 36  $\mu\text{M}$  auf 10,4  $\mu\text{M}$  reduziert. Der Efflux nahm nach ca. 7 Stunden stark ab. Zu diesem Zeitpunkt betrug der Anteil des markierten K in der Nährlösung nur noch 38 %. Die Pflanze nahm daher neben markiertem K auch unmarkiertes zuvor in die Lösung abgegebenes K wieder auf. Ebenso gab sie zuvor aufgenommenes markiertes K wieder in die Lösung ab. Der Efflux nahm also nur scheinbar ab. Der Efflux und der Influx lagen beide nach 7 Stunden in Wirklichkeit noch höher als gemessen. Netto ergab sich eine K-Aufnahme in die Pflanze, die sich nach 22 Stunden wegen zunehmender K Erschöpfung der Nährlösung abschwächte. Nach 48 Stunden hatte die *Bactris*-Pflanze Nr. 6 die Nährlösung von 36  $\mu\text{M}$  auf 3  $\mu\text{M}$  K erschöpft. Von den sieben eingesetzten *Bactris*-Pflanzen zeigte nur Pflanze Nr. 1 eine noch stärkere K-Aufnahme und erschöpfte die Lösung auf 1,3  $\mu\text{M}$  K.

Der K-Efflux und die K-Nettoaufnahme variierten stark zwischen den sieben *Bactris*-Pflanzen (Abb. 49). Während die Pflanzen Nr. 3, 4 und 7 nach einer Versuchsdauer von 24 Stunden einen starken K-Efflux zeigten, gab Pflanze Nr. 1 nur wenig K in die Nährlösung ab. Entsprechend war nach 24 Stunden die K-Nettoaufnahme von Pflanze Nr. 1 am höchsten und die Pflanzen Nr. 3 und 7 zeigten netto eine K-Abgabe in die Nährlösung. Im Durchschnitt betrug der Efflux nach 24 Stunden 3,12  $\mu\text{mol K g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht und der Influx 4,81  $\mu\text{mol K g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht. Damit war die wirkliche K-Aufnahme fast dreimal größer als die netto gemessene durchschnittliche K-Aufnahme von 1,69  $\mu\text{mol g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht 24 h<sup>-1</sup>. Die sieben *Bactris*-Pflanzen erreichten nach 8 Stunden eine für die weiteren 40 Stunden der Versuchsdauer relativ

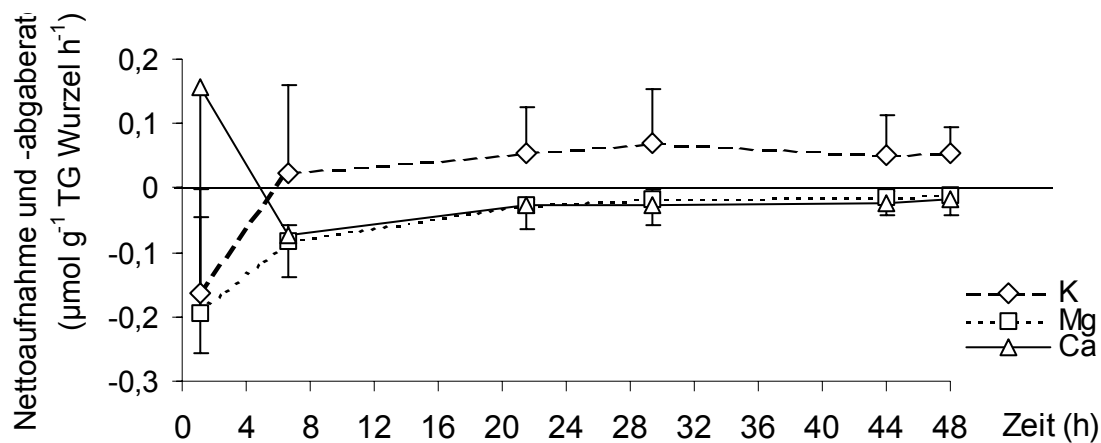
konstante K-Aufnahmerate von durchschnittlich  $58 \text{ nmol g}^{-1} \text{ Wurzeltrockengewicht h}^{-1}$  (Abb. 50).



**Abb. 48:** K-Efflux, -Influx und -Nettoaufnahme der *Bactris*-Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer.

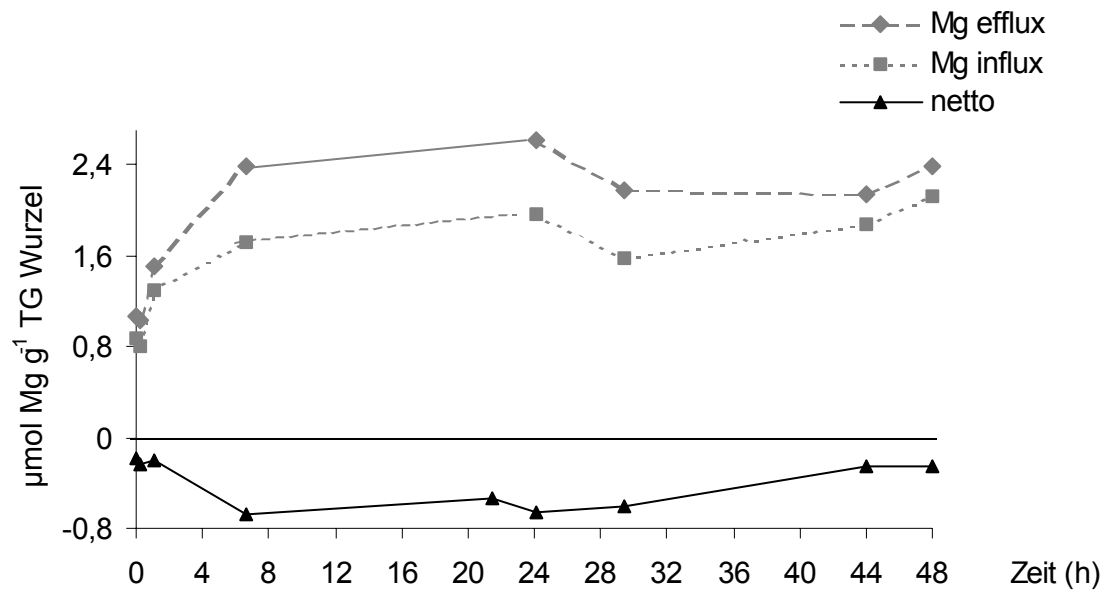


**Abb. 49:** K-Efflux, -Influx und -Nettoaufnahme der *Bactris*-Pflanzen nach 24 Stunden.

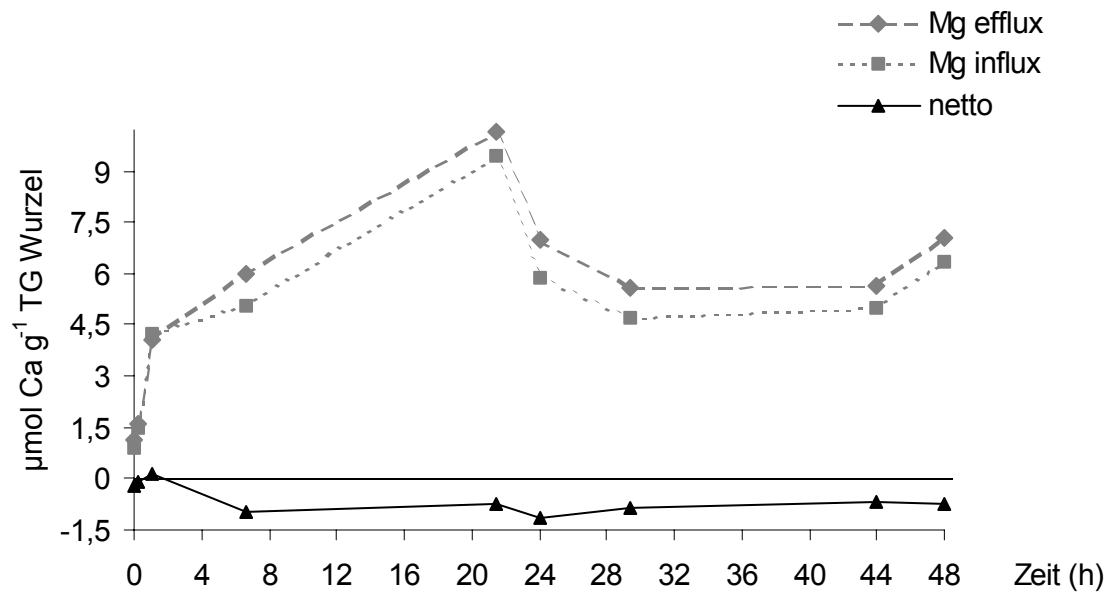


**Abb. 50:** Durchschnittliche K-Nettoaufnahmerate und Mg- und Ca-Nettoabgaberrate der *Bactris*-Pflanzen.

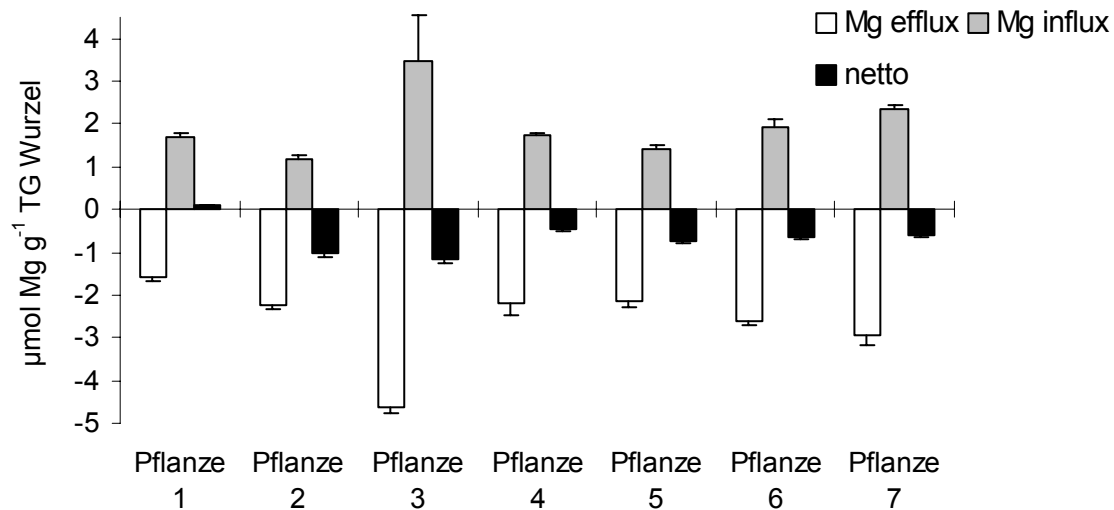
Die Austauschkinetiken für Mg und Ca zeigten ebenso einen schnellen Elementaustausch vor allem des apoplastisch gebundenen und an der Rinde haftenden Mg und Ca in der ersten Stunde (Abb. 51, 52, *Bactris*-Pflanze Nr. 6). Im weiteren Versuchsverlauf lag der Efflux in beiden Fällen über dem Influx der Ionen. Daraus resultierte für Pflanze Nr. 6 netto eine Abgabe von Mg und Ca in die Nährlösung. Fast alle der sieben untersuchten *Bactris*-Pflanzen gaben netto Mg und Ca an die Lösung ab (Abb. 53, 54). Nach 24 Stunden hatten nur Pflanze Nr. 1 netto Mg und Pflanze Nr. 4 netto Ca aufgenommen. Der Efflux betrug nach 24 Stunden durchschnittlich  $2,62 \mu\text{mol Mg}$  und  $7,62 \mu\text{mol Ca g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht und der Influx  $1,97 \mu\text{mol Mg}$  und  $6,59 \mu\text{mol Ca g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht. Netto gaben die *Bactris*-Pflanzen durchschnittlich  $0,65 \mu\text{mol Mg}$  und  $1,03 \mu\text{mol Ca g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht  $24 \text{ h}^{-1}$  an die Nährlösung ab. Der wirkliche Elementaustausch zwischen Pflanze und Nährlösung war damit 3 - 4,8 mal höher als der netto gemessene. Im Verlauf des Versuches wurde die Nettoabgaberrate der zweiwertigen Ionen in die Nährlösung immer geringer, doch auch nach 48 Stunden waren die *Bactris*-Pflanzen noch nicht völlig an die Versuchslösung adaptiert (Abb. 50). Die Nettoabgaberrate betrug nach 48 Stunden durchschnittlich  $10,4 \text{ nmol Mg}$  und  $18,7 \text{ nmol Ca g}^{-1}$  Wurzeltrockengewicht  $\text{h}^{-1}$ . Die *Bactris*-Pflanzen zeigten im Aufnahmeverhalten von Mg und Ca eine deutlich geringere Variabilität als bei K (Abb. 49, 53, 54). So war nach 24 Stunden vor allem die Standardabweichung des K-Effluxes viel höher als die des Mg und Ca Effluxes. Sie betrug im Fall von K 76 % des durchschnittlichen Effluxes und dagegen nur 35 % und 27 % des durchschnittlichen Effluxes im Fall von Mg und Ca.



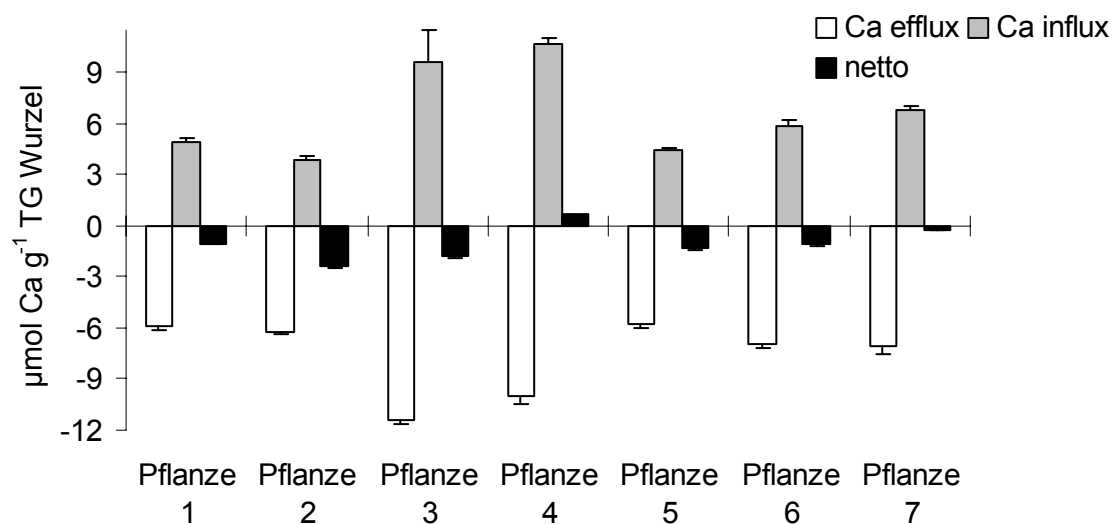
**Abb. 51:** Mg-Efflux, -Influx und -Nettoabgabe der *Bactris*-Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer.



**Abb. 52:** Ca-Efflux, -Influx und -Nettoabgabe der *Bactris*-Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer.



**Abb. 53:** Mg-Efflux, -Influx und -Nettoaufnahme bzw. Nettoabgabe der *Bactris*-Pflanzen nach 24 Stunden.



**Abb. 54:** Ca-Efflux, -Influx und -Nettoaufnahme bzw. Nettoabgabe der *Bactris*-Pflanzen nach 24 Stunden.

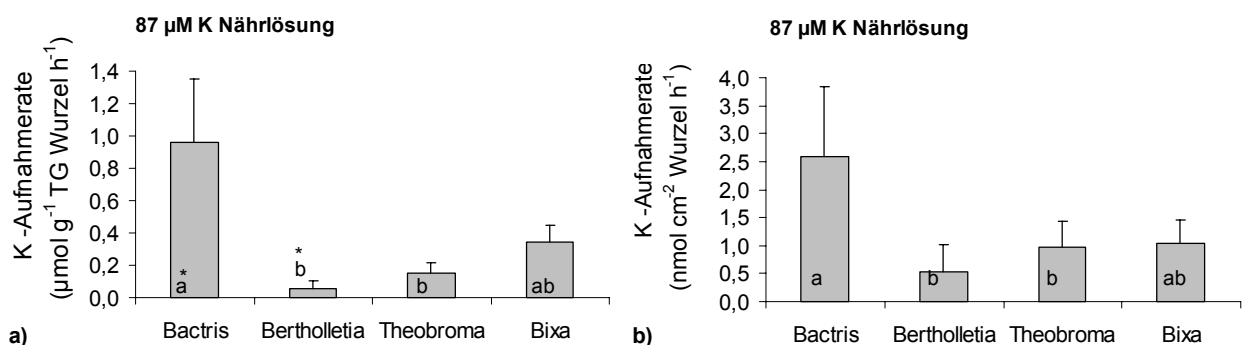
### 3.4.2 Nährstoffaufnahme aus Nährlösung

An intakten Jungpflanzen der vier Arten wurde die Nährstoffaufnahme aus Nährlösung bei Nährstoffkonzentrationen der Bodenlösung des Plantagenbodens und bei einzeln erhöhten Nährstoffkonzentrationen untersucht. Dabei entsprachen die Nährstoffgehalte in den während der Versuche mitgeführten und genau gleich behandelten Kontrollgefäßen ohne Pflanzen, die für die Berechnung der Nährstoffaufnahme zugrunde gelegt wurden, nicht immer exakt den eingesetzten Nährstoffkonzentrationen. Diese leichten Schwankungen sind meist auf kaum vermeidbare kleine Ungenauigkeiten beim

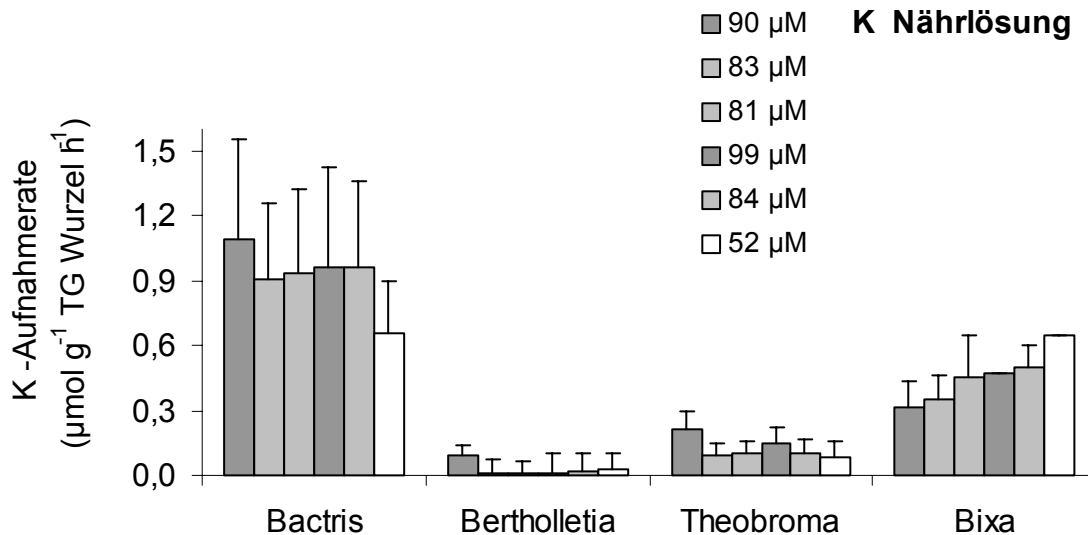
Ansatz der Nährlösungen zurückzuführen. Der Phosphatgehalt in den Kontrollgefäßen lag bei allen drei Konzentrationsstufen unter der eingesetzten Menge (0,2 – 8 – 16  $\mu\text{M}$  statt 2 – 10 – 20  $\mu\text{M}$ ). Hier war die Ursache vermutlich eine Ausfällung von schwerlöslichen Ca-, Fe- und vor allem Al-Phosphaten. So ergab eine Analyse des Al-Gehaltes in den Kontrollgefäßen eine Konzentration von nur 3  $\mu\text{M}$  Al statt der eingesetzten 6,3  $\mu\text{M}$  Al.

### 3.4.2.1 Kationenaufnahme

*Bactris* erzielte die deutlich größte K-Aufnahmerate, sowohl bezogen auf die Wurzeltrockenmasse (0,96  $\mu\text{mol K g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , Abb. 55 a), als auch bezogen auf die Wurzeloberfläche (2,6  $\text{nmol K cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , Abb. 55 b). Die K-Aufnahme war signifikant größer als die von *Bertholletia* und *Theobroma*. Von den drei dikotylen Arten hatte *Bertholletia* die niedrigste und *Bixa* bezogen auf das Wurzeltrockengewicht die höchste K-Aufnahmerate. Während der sechs aufeinander folgenden Messtage kam es auch bei einer Erhöhung der Phosphat-, Nitrat- oder Magnesiumkonzentration in den Nährlösungen zu keiner nennenswerten Änderung der K-Aufnahmeraten der einzelnen Arten (Abb. 56). Bei einer Ausgangskonzentration der Nährlösung von nur 52  $\mu\text{M}$  K am letzten Versuchstag gegenüber 81-99  $\mu\text{M}$  K an den anderen Messtagen, war die Aufnahmerate von *Bactris* von 0,96 auf 0,65  $\mu\text{mol K g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  reduziert.

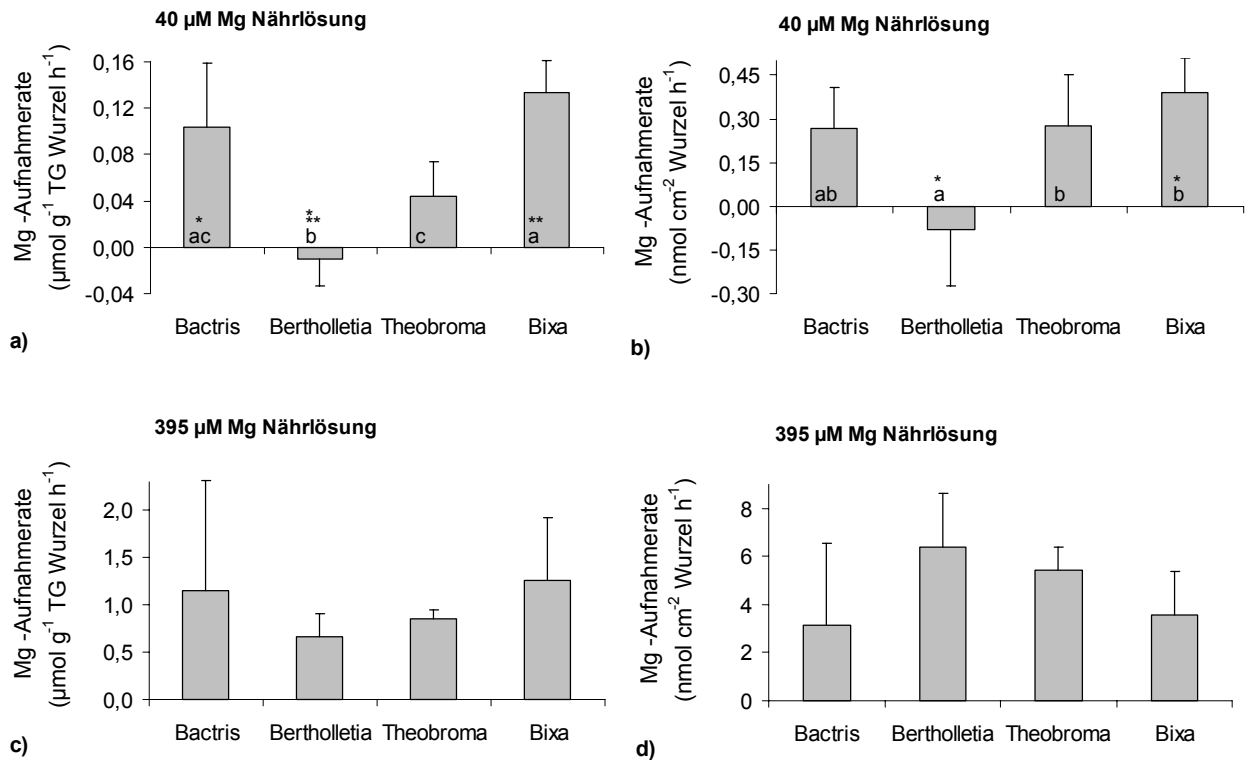


**Abb. 55:** K-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche K-Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (a) Rangsummentest nach Nemenyi, b) Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ ).

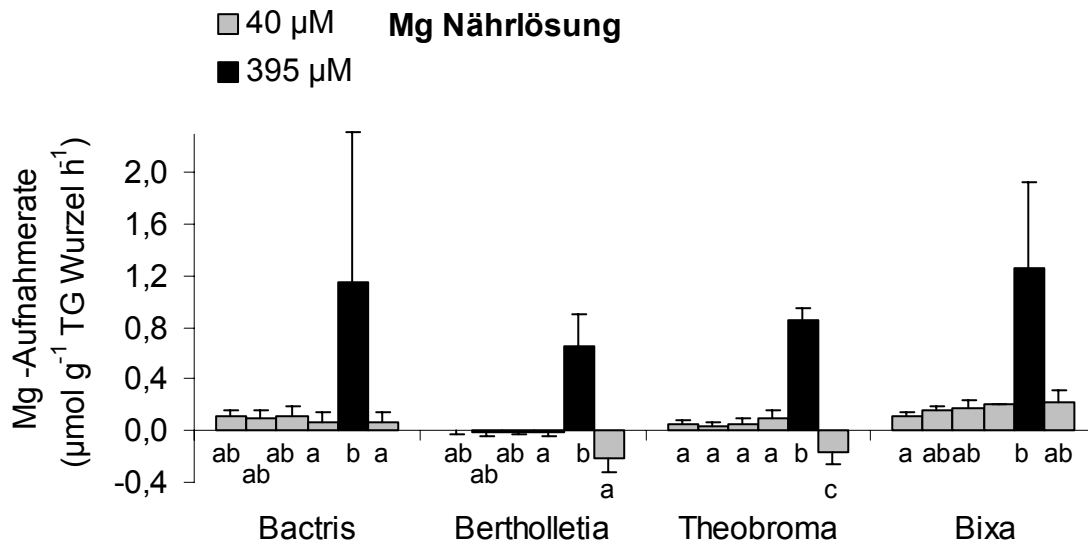


**Abb. 56:** K-Aufnahmeraten aus Nährlösung während sechs aufeinander folgender Messtage. Der K-Gehalt der Nährlösungen lag zwischen 81 und 99  $\mu\text{M}$  und am letzten Versuchstag bei 52  $\mu\text{M}$ .

Bei einer Mg-Konzentration der Nährlösung von 40  $\mu\text{M}$  hatte *Bixa* die höchste Mg-Aufnahmerate bezogen auf das Wurzeltrockengewicht dicht gefolgt von *Bactris* (Abb. 57 a, b). Bezogen auf die Wurzeloberfläche waren die Mg-Aufnahmeraten von *Bactris* und *Theobroma* fast identisch, die von *Bixa* lag auch hier etwas darüber. *Bertholletia* gab netto Mg an das Medium ab. Der Unterschied in der Aufnahmerate zwischen *Bertholletia* und *Theobroma* und *Bixa* war signifikant. Bei der Aufnahmerate bezogen auf das Wurzeltrockengewicht war auch der Unterschied zur *Bactris* signifikant. Bei einer erhöhten Mg-Konzentration der Nährlösung von 395  $\mu\text{M}$  Mg gab es keine signifikanten Unterschiede in der Mg-Aufnahmerate zwischen den Arten (Abb. 57 c, d). Hier zeigte auch *Bertholletia* eine Mg-Aufnahme und erzielte bezogen auf die Wurzeloberfläche sogar die höchste Mg-Aufnahmerate. Die Mg-Aufnahmeraten der Arten bei der erhöhten Mg-Konzentration von 395  $\mu\text{M}$  waren für *Bactris*, *Theobroma* und *Bixa* um den Faktor 9 bis 19 mal höher und meist auch signifikant höher als bei einer Mg-Konzentration von 40  $\mu\text{M}$  (Abb. 58). Am letzten Messtag, der Tag nachdem die Pflanzen in der Nährlösung mit dem erhöhten Mg-Gehalt gestanden hatten, zeigte *Bertholletia* eine gegenüber den vorigen Tagen verstärkte Mg-Abgabe in die Nährlösung. Auch *Theobroma* gab Mg ins Medium ab. Der Unterschied zu den Aufnahmeraten an den anderen Messtagen mit 40  $\mu\text{M}$  Nährlösung war hier signifikant.

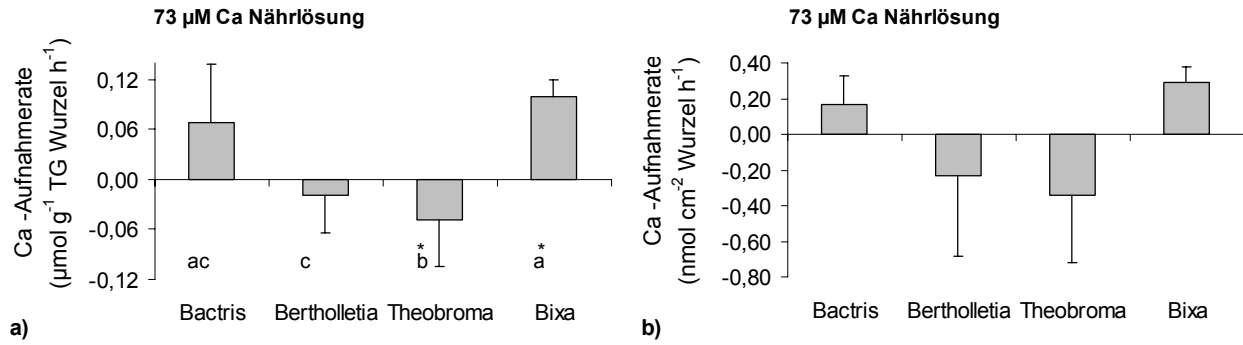


**Abb. 57:** Mg-Aufnahmeraten bezogen **a, c)** auf das Wurzelgewicht und **b, d)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche Mg-Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten (40  $\mu\text{M}$  Mg) und bei erhöhtem Mg-Gehalt der Nährlösung (395  $\mu\text{M}$ ). Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ , \*\*  $p < 0,001$ ).

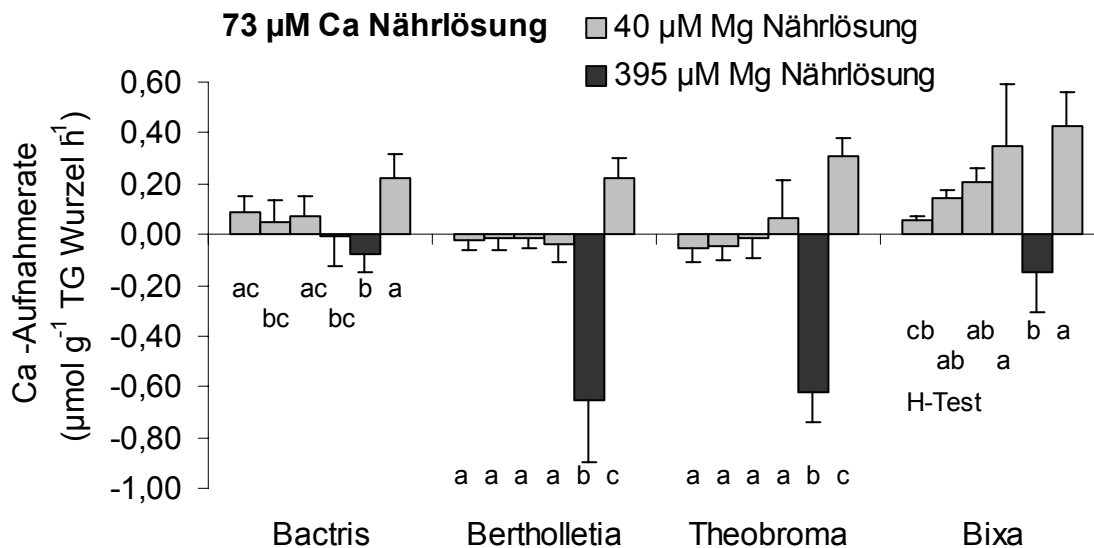


**Abb. 58:** Mg-Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage bei 40 und 395 µM Mg Nährlösung. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Aufnahmeraten einer Art unterscheiden sich nicht signifikant (Varianzanalyse (*Theobroma*) und Rangsummentest nach Nemenyi (*Bactris*, *Bertholletia*, *Bixa*),  $p < 0,05$ ).

Nur *Bactris* und *Bixa* zeigten eine Ca-Aufnahme bei einer Ca-Konzentration der Nährlösung von 73 µM (Abb. 59). Dabei lag die Ca-Aufnahmerate von *Bixa* etwas über der von *Bactris*. *Bertholletia* und *Theobroma* gaben netto Ca ans Medium ab. Bezogen auf das Wurzeltrockengewicht waren die Unterschiede in der Aufnahmerate zwischen *Bixa* und *Theobroma*, *Bixa* und *Bertholletia* und *Bactris* und *Theobroma* signifikant. Bei *Theobroma* und *Bixa* konnte bis zum vierten Messtag eine tägliche Erhöhung der Ca-Aufnahmerate beobachtet werden (Abb. 60). *Theobroma* nahm am vierten Messtag erstmalig netto Ca auf. Am fünften Messtag, bei einer 395 µM Mg Nährlösung gaben alle Pflanzen Ca in die Nährlösung ab. Besonders massiv war die Ca-Abgabe von *Bertholletia* und *Theobroma*. Die Ca-Aufnahmerate aller Pflanzen an diesem Messtag unterschied sich signifikant von ihren Aufnahmeraten an den meisten anderen Tagen. Am folgenden, sechsten Messtag dagegen war die Ca-Aufnahmerate von allen Pflanzen deutlich, meist signifikant gegenüber den anderen Tagen erhöht. Die Ca-Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* lagen nun in der gleichen Größenordnung wie die von *Bactris* und *Bixa*. An allen sechs Messtagen betrug der Ca-Gehalt der Nährlösungen 73 µM.



**Abb. 59:** Ca-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche Ca-Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ ).

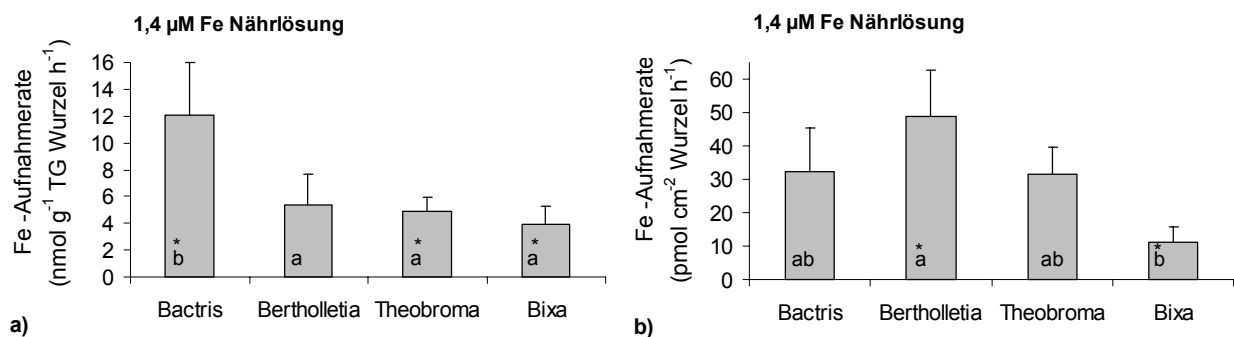


**Abb. 60:** Ca-Aufnahmeraten aus Nährlösung während sechs aufeinander folgender Messtage. Der Ca-Gehalt der Nährlösungen betrug an allen Tagen 73 µM. Am 5. Messtag war der Mg-Gehalt der Nährlösung von 40 auf 395 µM erhöht. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Aufnahmeraten einer Art unterscheiden sich nicht signifikant (Varianzanalyse, Rangtest nach Kruskal - Wallis (H-Test),  $p < 0,05$ ).

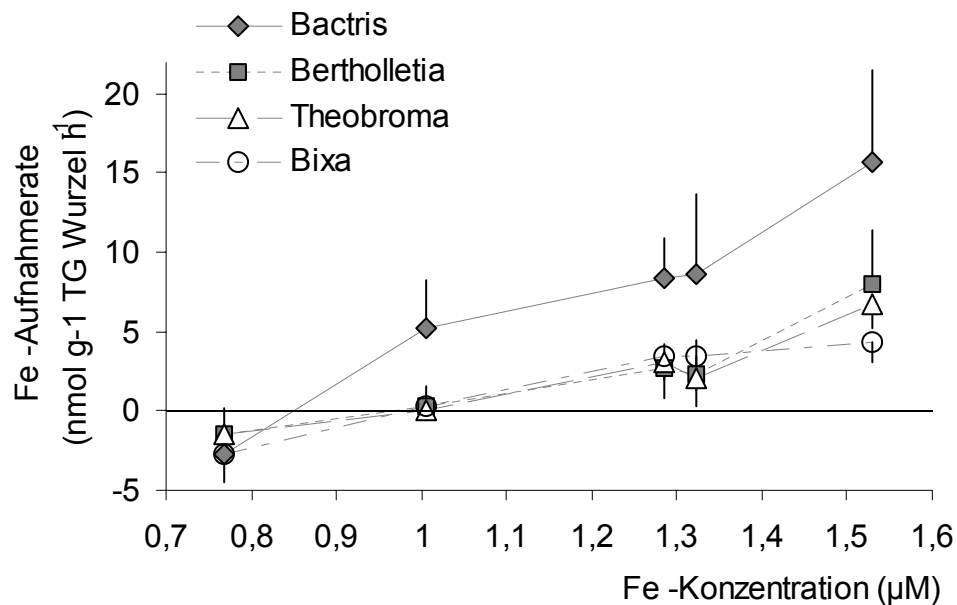
*Bactris* hatte die signifikant höchste Fe-Aufnahmerate bezogen auf das Wurzeltrockengewicht (Abb. 61 a). Die anderen drei Arten unterschieden sich kaum in ihrer Fe-Aufnahmerate. Bezogen auf die Wurzeloberfläche zeigte jedoch *Bertholletia* die höchste Fe-Aufnahmerate. Signifikant höher war sie nur gegenüber der von *Bixa*, die

hier die niedrigste Fe-Aufnahmerate aufwies (Abb. 61 b). Die Fe Gehalte der Nährlösungen an den verschiedenen Messtagen schwankten leicht zwischen 0,77 und 1,53  $\mu\text{M}$  Fe. Schon diese geringen Unterschiede beeinflussten die Aufnahmeraten der Pflanzen, die mit steigender Fe-Konzentration der Nährlösung auch mehr Fe aufnahmen (Abb. 62). Bei einer 0,77  $\mu\text{M}$  Fe-Konzentration gaben alle Pflanzen netto Fe ans Medium ab. Die Mindestkonzentration, ab der die Pflanzen Fe aufnahmen, lag für *Bactris* bei 0,85  $\mu\text{M}$  Fe und bei den anderen Pflanzen bei 1  $\mu\text{M}$  Fe in der Nährlösung (*Bertholletia* 0,96 – *Theobroma* 1,01 – *Bixa* 0,99  $\mu\text{M}$  Fe).

Eine Al-Aufnahmerate war nicht berechenbar, da alle Pflanzen die Nährlösung bis unter die Al-Bestimmungsgrenze von 1,85  $\mu\text{M}$  erschöpften.



**Abb. 61:** Fe-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche Fe Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ ).



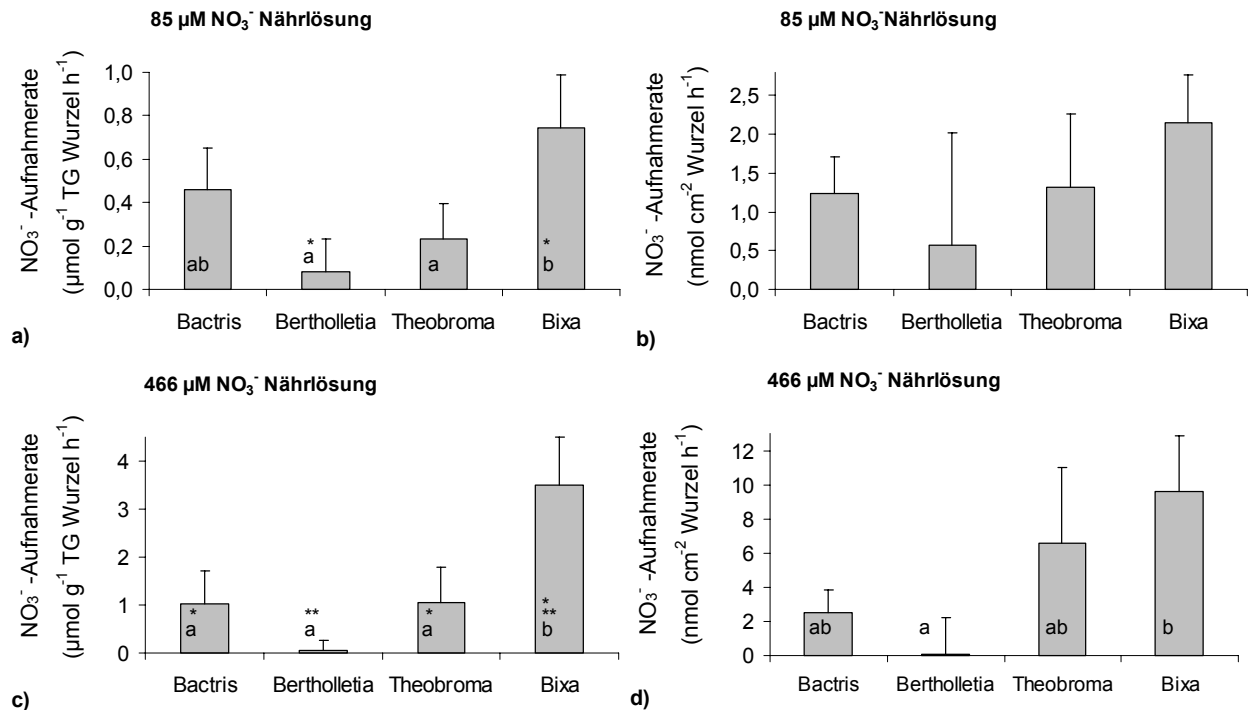
**Abb. 62:** Fe-Aufnahmeraten bei verschiedenen Fe-Gehalten der Nährlösungen an den verschiedenen Messtagen.

Wurde die Aufnahmerate auf das Wurzeltrockengewicht bezogen, so zeigten *Bactris* bzw. *Bixa* die höchsten Aufnahmeraten von Kationen. *Bixa* hatte die höchste Aufnahmerate bei den zweiwertigen Kationen, dicht gefolgt von *Bactris*, während *Bactris* die deutlich höchste Aufnahmerate bei K und Fe aufwies. *Bertholletia* und *Theobroma* dagegen hatten niedrigere Aufnahmeraten und gaben bei niedrig konzentrierter, der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechender Nährlösung Mg bzw. Mg und Ca ins Medium ab. Wurde die Aufnahmerate auf die Wurzeloberfläche bezogen, dann erhöhten sich die Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* im Verhältnis zu denen der beiden anderen Arten, da *Bertholletia* und *Theobroma* eine geringere spezifische Oberfläche besaßen. So zeigte *Bertholletia* dann die höchste Fe-Aufnahmerate und die höchste Mg-Aufnahmerate bei einer hoch konzentrierten Mg-Nährlösung.

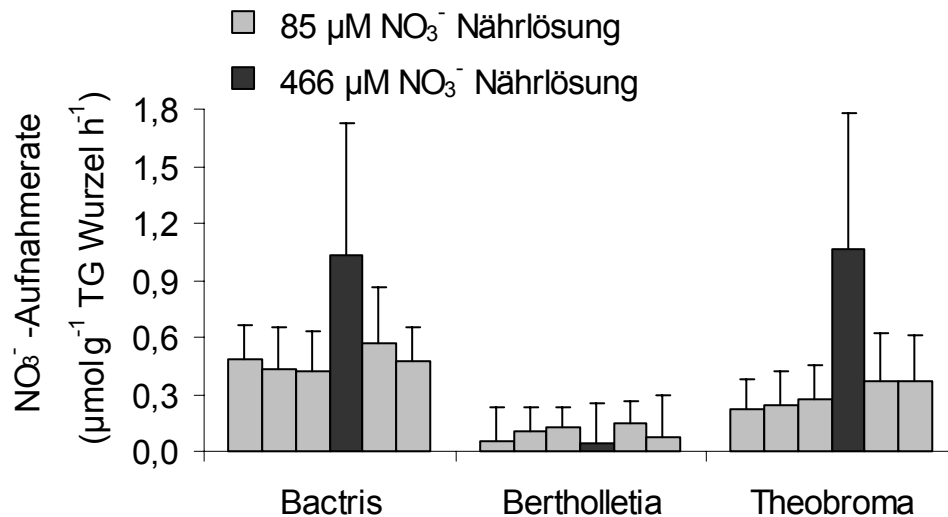
### 3.4.2.1 Anionenaufnahme

*Bixa* hatte bei niedriger und hoher Nitrat-Konzentration in der Nährlösung die deutlich höchste Nitrat-Aufnahmerate (Abb. 63 a-d). Bei Bezug auf das Wurzeltrockengewicht war der Unterschied zu *Bertholletia* und *Theobroma*, bei hoher Nitrat-Konzentration auch zu *Bactris*, signifikant. Bezogen auf die Wurzeloberfläche war sie nur gegenüber *Bertholletia* signifikant höher. *Bertholletia* zeigte in allen Fällen die niedrigste Nitrat-Aufnahmerate. *Bertholletia* war die einzige Art, die bei einer Erhöhung des Nitratgehaltes der Nährlösung auf 466 μM die Nitrat-Aufnahmerate nicht steigerte (Abb. 63, 64). *Bactris*

erhöhte die Nitrat-Aufnahmerate um den Faktor 2,2 und *Theobroma* und *Bixa* um die Faktoren 4,6 und 4,7. *Bixa* erschöpfte die Nährlösungen zum Teil bis unterhalb der Bestimmungsgrenze von 0,8  $\mu\text{M}$  Nitrat. Daher konnte nicht für alle Messtage eine Nitrat-Aufnahmerate von *Bixa* ermittelt werden.

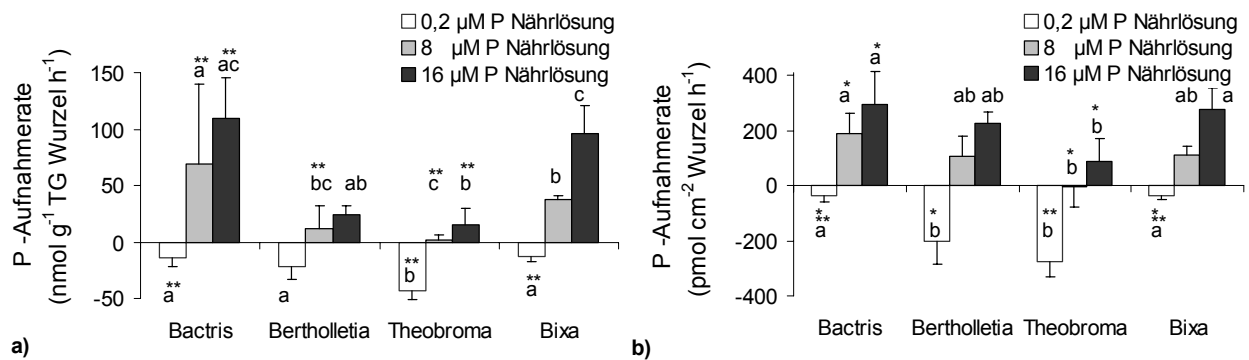


**Abb. 63:** Nitrat-Aufnahmeraten bezogen **a, c)** auf das Wurzelgewicht und **b, d)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche Nitrat-Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten (85  $\mu\text{M}$  Nitrat) und bei erhöhtem Nitrat-Gehalt der Nährlösung (466  $\mu\text{M}$ ). Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ , \*\*  $p < 0,001$ ).

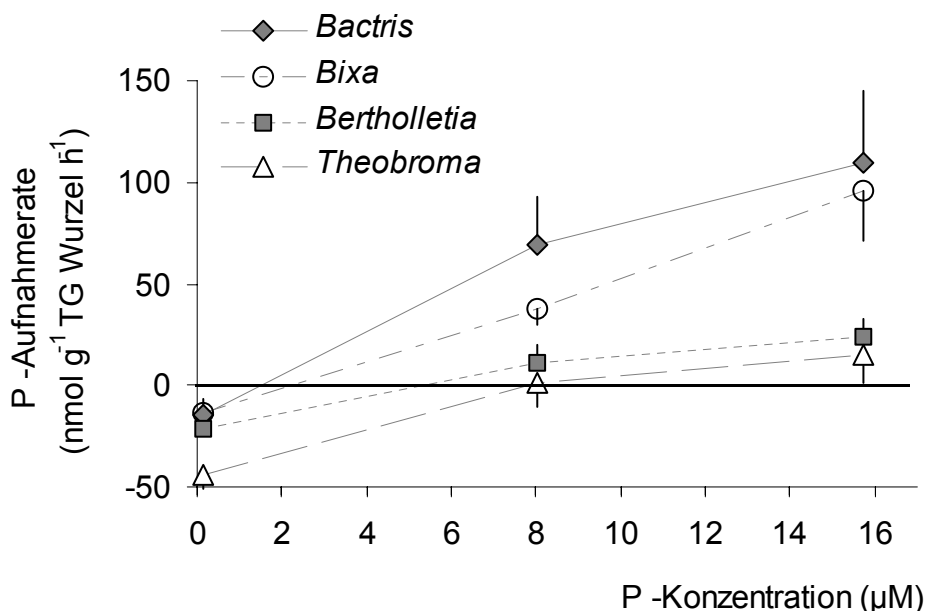


**Abb. 64:** Nitrat-Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage bei 85 und 466  $\mu\text{M}$  Nitrat Nährlösung.

Bei einer Phosphat-Konzentration der Nährlösung von  $0,2 \mu\text{M}$  gaben alle Pflanzen netto Phosphat in die Nährlösung ab (Abb. 65 a, b). *Theobroma* zeigte die signifikant größte Phosphat-Abgabe ins Medium. Auch bei Phosphat-Gehalten der Nährlösung von 8 oder  $16 \mu\text{M}$  war die Phosphat-Aufnahmerate von *Theobroma* die niedrigste – meistens signifikant. *Bactris* hatte bei allen Konzentrationsstufen die zum Teil signifikant höchste Phosphat-Aufnahmerate. Bei der höchsten Konzentrationsstufe von  $16 \mu\text{M}$  Phosphat war die Phosphat-Aufnahmerate von *Bixa* nur geringfügig niedriger als die von *Bactris*. Bezogen auf die Wurzeloberfläche zeigte auch *Bertholletia* ähnlich hohe Aufnahmeraten wie *Bixa*. Die Mindestkonzentration der Nährlösungen für eine Phosphat-Aufnahme war für *Bactris* und *Bixa* am niedrigsten ( $1,49$  und  $2,23 \mu\text{M}$  Phosphat) (Abb. 66). Für *Bertholletia* und *Theobroma* lag sie deutlich höher ( $5,35$  und  $7,84 \mu\text{M}$  Phosphat).



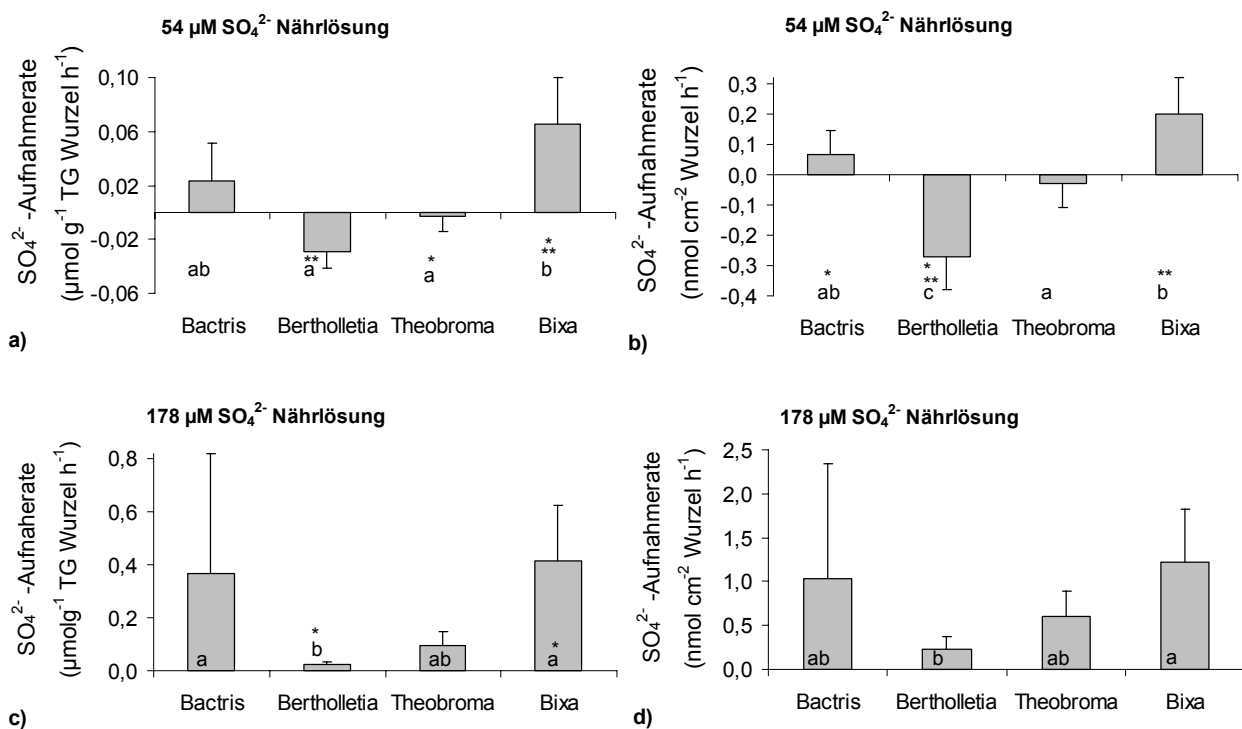
**Abb. 65:** Phosphat-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche bei drei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Nährlösungen. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten bei jeweils einer Phosphat-Konzentrationsstufe (Varianzanalyse,  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ , \*\*  $p < 0,001$ ).



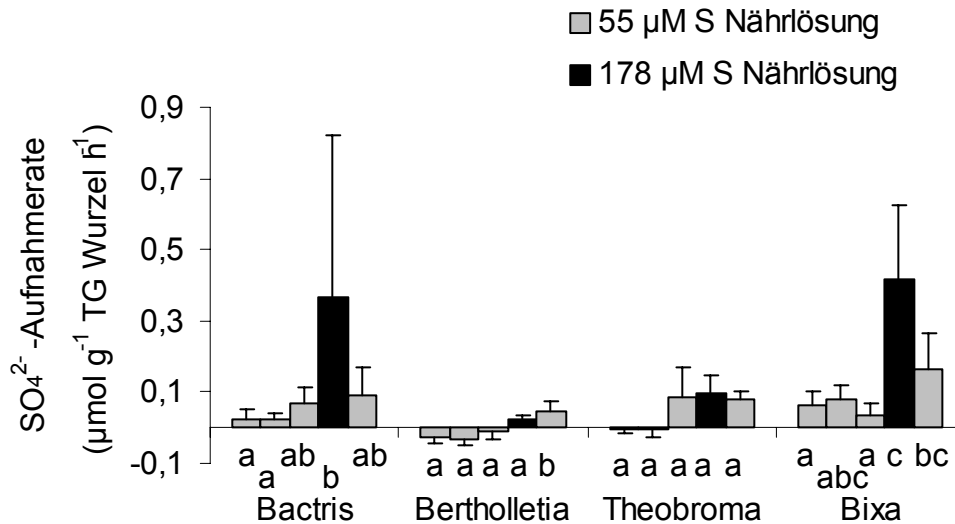
**Abb. 66:** Phosphat-Aufnahmeraten der vier Arten bei drei verschiedenen Phosphatgehalten der Nährlösungen.

*Bixa* hatte bei niedriger (54 µM) und hoher (178 µM) Sulfat-Konzentration in der Nährlösung die höchste Sulfat-Aufnahmerate, gefolgt von *Bactris* (Abb. 67 a-d). Bei der niedrig konzentrierten Nährlösung war die Sulfat-Aufnahmerate von *Bixa* signifikant höher als die von *Bertholletia* und von *Theobroma*, bei der höher konzentrierten Nährlösung nur signifikant höher als die von *Bertholletia*. Hier war auch der Unterschied zwischen *Bixa* und *Bactris* gering. *Bertholletia* und *Theobroma* gaben beide bei der niedrig konzentrierten Nährlösung Sulfat an das Medium ab, zeigten bei einer Nährlösungskonzentration von 178 µM Sulfat aber eine Sulfat-Aufnahme. Dabei gab

*Bertholletia* die größere Menge Sulfat an die niedrig konzentrierte Nährlösung ab und hatte die niedrigste Sulfat-Aufnahmerate bei einer 178  $\mu\text{M}$  Sulfat-Konzentration der Nährlösung. Nur *Bactris* und *Bixa* steigerten deutlich und signifikant ihre Sulfat-Aufnahmerate bei einer Erhöhung der Sulfat-Konzentration der Nährlösung (Faktor 16 bzw. 6,4) (Abb. 68). *Bertholletia* gab bei einer 178  $\mu\text{M}$  Sulfat-Konzentration der Nährlösung netto zwar kein Sulfat mehr ins Medium ab, doch die Aufnahmerate war gering. *Theobroma* hatte auch an einem Messtag vor der Erhöhung der Sulfat-Konzentration eine fast gleiche Sulfat-Aufnahmerate. Die Sulfat-Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* ließen sich durch eine Erhöhung der Sulfat-Außenkonzentration kaum steigern. Jedoch waren bei *Bertholletia* und auch bei *Bixa* die Sulfat-Aufnahmeraten am Messtag nach der erhöhten Sulfat-Konzentration der Nährlösung signifikant höher als an den vorangegangenen Messtagen bei niedrig konzentrierter Sulfat-Konzentration der Nährlösungen.



**Abb. 67:** Sulfat-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche. Durchschnittliche Sulfat-Aufnahmeraten der beiden ersten Messtage aus Nährlösung mit geringen, den Konzentrationen in der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechenden Nährstoffgehalten (54  $\mu\text{M}$  Sulfat) und bei erhöhtem Sulfat-Gehalt der Nährlösung (178  $\mu\text{M}$ ). Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Arten unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Aufnahmeraten (Varianzanalyse (55  $\mu\text{M}$ ) und Rangsummentest nach Nemenyi (178  $\mu\text{M}$ ),  $p < 0,05$ , \*  $p < 0,01$ , \*\*  $p < 0,001$ ).



**Abb. 68:** Sulfat-Aufnahmeraten an fünf aufeinander folgenden Messtagen bei 55 und 178  $\mu\text{M}$  Sulfat Nährlösung. Mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Aufnahmeraten einer Art unterscheiden sich nicht signifikant (Varianzanalyse *Bertholletia*, *Theobroma*, *Bixa*) und Rangsummentest nach Nemenyi (*Bactris*),  $p < 0,05$ ).

Wie meist bei der Kationen-Aufnahme, so hatten auch bei der Anionen-Aufnahme *Bixa* oder *Bactris* die höchste und *Bertholletia* oder *Theobroma* die niedrigste Aufnahmerate. Wieder waren es nur *Bertholletia* und *Theobroma*, die Sulfat in die niedrig konzentrierte, der Bodenlösung des Plantagenbodens entsprechende Nährlösung, als Nettoaustrag ins Medium abgaben. Bezogen auf die Wurzeloberfläche waren die Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* denen von *Bactris* und *Bixa* wiederum mehr angeglichen. *Theobroma* zeigte dann die zweithöchste Nitrat-Aufnahmerate und *Bertholletia* eine ähnliche Phosphat-Aufnahmerate wie *Bactris* und *Bixa*.

### 3.4.3 Nährstoffaufnahme im Pflanzsystem

Aus der bekannten Wurzeloberfläche im Stammbereich der Bäume und den Aufnahmeraten für die Nährstoffe bezogen auf die Wurzeloberfläche wurden die potentiellen Aufnahmeraten der Wurzeln im Umkreis von 1,4 m um die Bäume für die oberen 40 cm Boden berechnet (Tab. 13). Der Stammbereich ist von besonderem Interesse, weil die Bäume dort gedüngt werden. Durch die große Menge an *Bactris*-Wurzeln und ihre große Oberfläche waren die potentiellen Aufnahmeraten aus der Bodenlösung für alle Nährstoffe im Stammbereich von *Bactris* am größten. Für *Theobroma* und *Bertholletia* waren die Aufnahmeraten im Stammbereich in Richtung der *Bactris*-Pflanzreihe, wegen der Überlappung der Wurzelsysteme mit dem von *Bactris*,

additiv höher als in Richtung der anderen Nachbarbäume. Am Beispiel von Nitrat zeigt Abb. 69 die potentiellen Aufnahmeraten im Feld bei gewöhnlicher und erhöhter Nitrat-Konzentration in der Bodenlösung. Jeweils ca. 4 m rechts und links der *Bactris*-Pflanzreihe bis zur nächsten Pflanzreihe mit *Theobroma* und *Bertholletia* war die potentielle Nitrat-Aufnahmerate sowohl bei gewöhnlicher als auch bei erhöhter Nitrat-Konzentration in der Bodenlösung um ein Vielfaches größer als im anschließenden Bereich zwischen der Pflanzreihe mit *Theobroma* und *Bertholletia* und der *Bixa*-Pflanzreihe. Am niedrigsten war die Nitrat-Aufnahmerate im Stammbereich von *Bertholletia* in Richtung zur *Theobroma*, insbesondere bei erhöhter Nitrat-Konzentration in der Bodenlösung, da die Nitrat-Aufnahmerate von *Bertholletia* im Gegensatz zu den anderen Arten durch eine Erhöhung der Außenkonzentration nicht gesteigert wurde. Da sich die Wurzelbiomasse von *Bertholletia* mit zunehmender Entfernung vom Stamm kaum veränderte, war die Nitrat-Aufnahmerate im weiten Raum zwischen *Bertholletia* und *Theobroma* sehr niedrig. Gleiches gilt auch für die Aufnahmeraten für die übrigen Nährstoffe ebenfalls bei angenommener erhöhter Konzentration in der Bodenlösung (Tab.13). Da *Bertholletia* und *Theobroma* keine Aufnahme von Kalzium und Sulfat und *Bertholletia* auch keine Aufnahme von Magnesium aus entsprechend der Bodenlösung des Plantagenbodens konzentrierter Nährlösung zeigten, konnten für diese Nährstoffe keinen potentiellen Aufnahmeraten im Stammbereich dieser Bäume außerhalb des Wurzelsystems von *Bactris* berechnet werden. Aus den gleichen Gründen fehlen die potentiellen Phosphat-Aufnahmeraten.

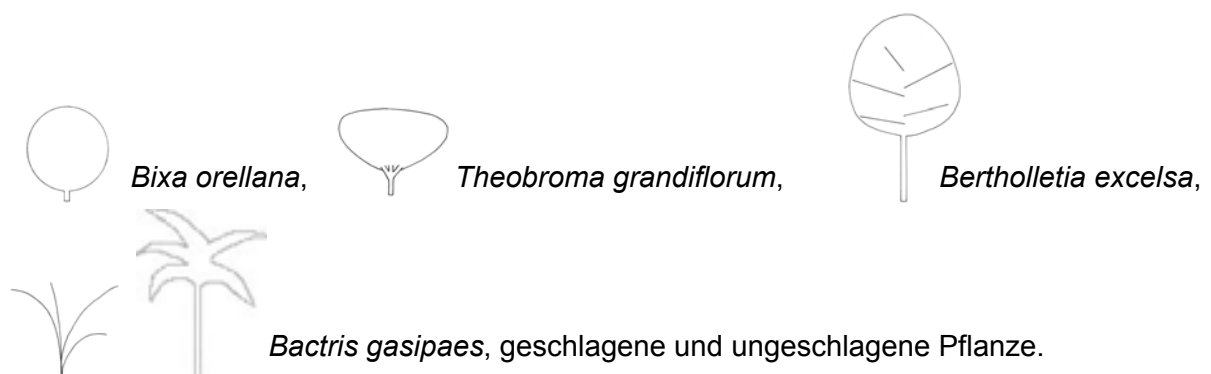
Die einzelnen Baumarten wurden in der Plantagenkultur unterschiedlich gedüngt. So erhielten *Bertholletia* und *Bactris* bei einem Düngenniveau von 30 % 1997 und 1998 bei jeder Düngung 6 g Stickstoff pro Pflanze und *Theobroma* und *Bixa* 14 bzw. 13 g Stickstoff pro Pflanze in Form von Ammoniumsulfat (Tab. 1). Unter der Annahme, dass der Stickstoff in einem Radius von etwas über 1 m um die Bäume verteilt wird – was einer Fläche von 4 m<sup>2</sup> entsprechen würde – und direkt als Nitrat aus der Bodenlösung aufgenommen werden könnte, wurde der relative Zeitraum berechnet, den die Bäume zur Aufnahme des angebotenen Stickstoffs benötigen würden (Abb. 70). Zugrundegelegt wurden die durchschnittlichen potentiellen Nitrat-Aufnahmeraten bei 85 und 466 µM Nitrat in der Bodenlösung im Stammbereich der Bäume. *Bactris* hätte das Stickstoffangebot am schnellsten erschöpft, innerhalb von 1,4 bis 2,9 Tagen. Im Stammbereich von *Theobroma* würde es durchschnittlich zwischen 4 bis 12,2 und im Stammbereich von *Bertholletia* zwischen 16,6 bis 19,6 Tage benötigen. Bei *Bixa* würde der Zeitraum sehr von der Nitrat-Konzentration in der Bodenlösung abhängen. Wäre sie

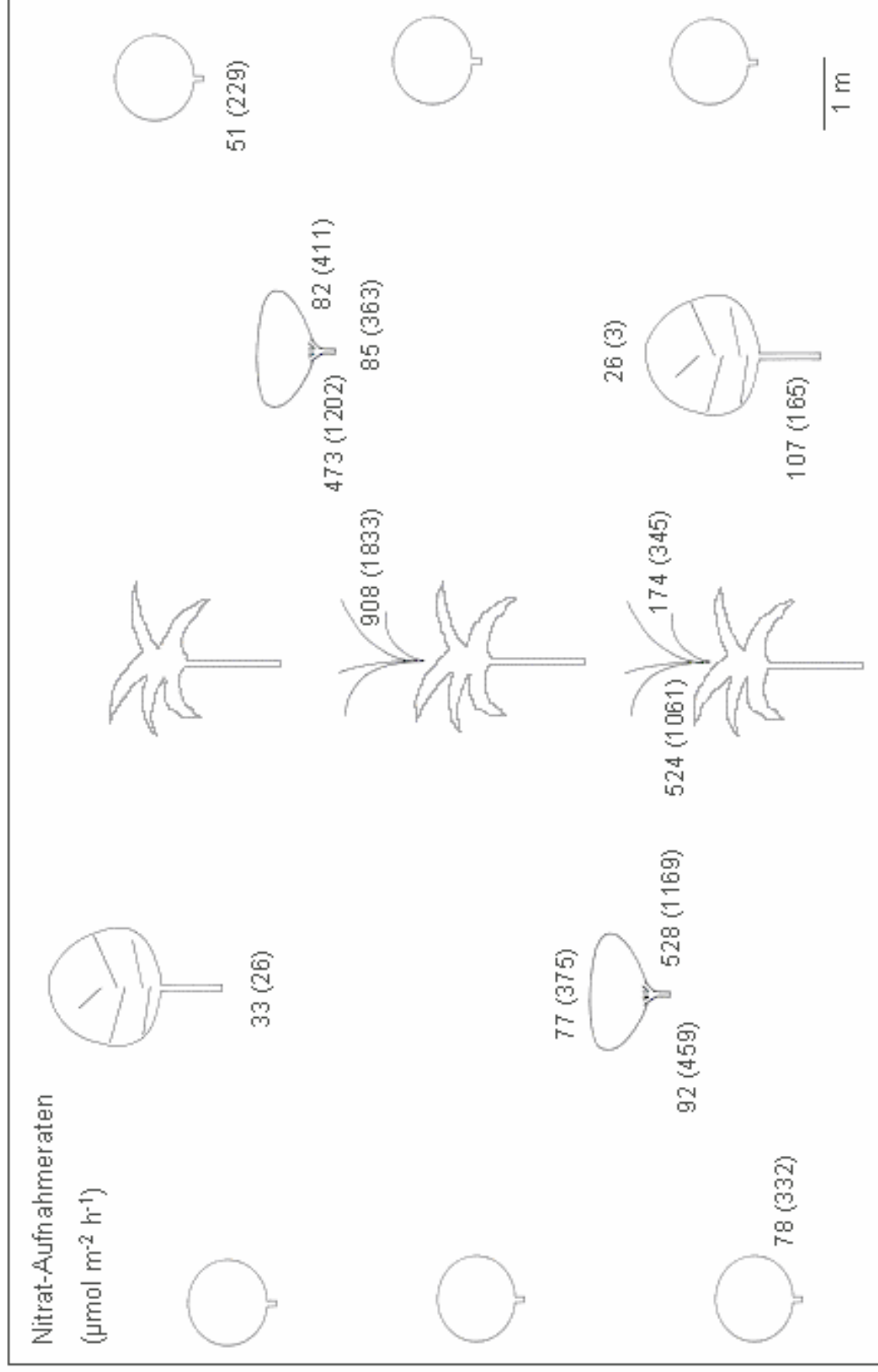
hoch konzentriert, so würde *Bixa* 6,6 Tage brauchen, bei niedriger Konzentration 28 Tage. Bei einer hohen Nitrat-Konzentration der Bodenlösung würde die Nitrat-Aufnahme im Stammbereich von *Bertholletia* am längsten dauern (Faktor 2,5-12), trotz der geringeren Düngung von *Theobroma* und *Bixa*. Eine Erhöhung des Düngenniveaus auf 100 % würde die Zeiträume um den Faktor 3,3 verlängern.

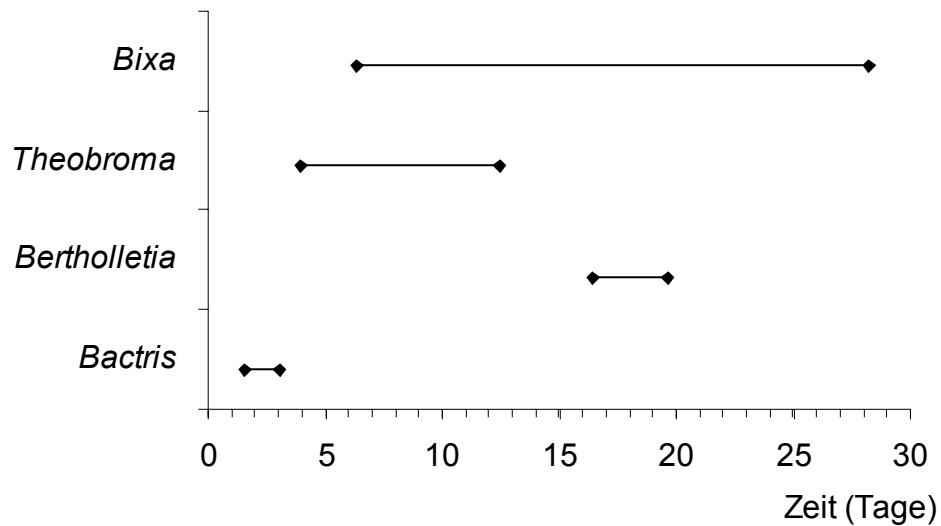
**Tab. 13:** Durchschnittliche, potentielle Aufnahmeraten im Stammbereich der Bäume (bis zu einer Entfernung von 1,4 m) in den oberen 40 cm des Bodens aus der Bodenlösung.

| im<br>Stammbereich<br>von: | im Transekt<br>zu:  | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>         | Mg       | Ca       | K          | Fe         | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> |
|----------------------------|---------------------|--------------------------------------|----------|----------|------------|------------|-------------------------------|
| 1997                       |                     | μmol m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> |          |          |            |            |                               |
| <i>Bactris</i>             | <i>Bertholletia</i> | 174 ± 19                             | 37 ± 4   | 23 ± 3   | 361 ± 41   | 5 ± 0,5    | 9 ± 1                         |
|                            | <i>Theobroma</i>    | 524 ± 14                             | 113 ± 3  | 70 ± 2   | 1100 ± 29  | 14 ± 0,4   | 28 ± 0,7                      |
| <i>Bertholletia</i>        | <i>Bactris</i>      | 107 ± 20                             | 17 ± 4   | 11 ± 3   | 194 ± 43   | 4 ± 1      | 4 ± 1,1                       |
|                            | <i>Theobroma</i>    | 33 ± 12                              | 2 ± 2    | 2 ± 1,3  | 45 ± 22    | 2 ± 1      | 1 ± 0,5                       |
| <i>Theobroma</i>           | <i>Bactris</i>      | 528 ± 165                            | 113 ± 35 | 66 ± 21  | 1062 ± 335 | 14 ± 4     | 26 ± 8                        |
|                            | <i>Bertholletia</i> | 77 ± 5                               | 16 ± 1   |          | 56 ± 56    | 2 ± 0,2    |                               |
|                            | <i>Bixa</i>         | 92 ± 8                               | 19 ± 2   |          | 67 ± 6     | 2 ± 0,2    |                               |
| <i>Bixa</i>                | <i>Theobroma</i>    | 78 ± 19                              | 13 ± 4   | 10 ± 3   | 39 ± 9     | 1 ± 0,1    | 7 ± 2                         |
| 1998                       |                     |                                      |          |          |            |            |                               |
| <i>Bactris</i>             | <i>Theobroma</i>    | 908 ± 124                            | 195 ± 26 | 120 ± 16 | 1903 ± 260 | 24 ± 3     | 48 ± 7                        |
| <i>Bertholletia</i>        | <i>Theobroma</i>    | 26 ± 2                               |          |          | 25 ± 2     | 2 ± 0,2    |                               |
| <i>Theobroma</i>           | <i>Bactris</i>      | 473 ± 43                             | 101 ± 9  | 52 ± 5   | 881 ± 85   | 12 ± 1,1   |                               |
|                            | <i>Bertholletia</i> | 85 ± 14                              | 15 ± 4   |          | 65 ± 10    | 3 ± 0,2    |                               |
|                            | <i>Bixa</i>         | 82 ± 20                              | 17 ± 4   |          | 60 ± 14    | 2 ± 0,5    |                               |
| <i>Bixa</i>                | <i>Theobroma</i>    | 51 ± 9                               | 9 ± 2    | 7 ± 1,2  | 25 ± 4     | 0,3 ± 0,04 | 5 ± 0,8                       |

**Abb. 69 (folgende Seite):** Durchschnittliche, potentielle Nitrat-Aufnahmeraten ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) im Stammbereich der Bäume (bis zu einer Entfernung von 1,4 m) in den oberen 40 cm des Bodens bei einer Nitrat-Konzentration der Bodenlösung von 85  $\mu\text{M}$  und bei einer z. B. nach Düngung erhöhten Nitrat-Konzentration der Bodenlösung von 466  $\mu\text{M}$  (in Klammern).







**Abb. 70:** Nach einer Stickstoffdüngung im Stammbereich der Bäume für die Stickstoff-Aufnahme benötigter Zeitraum, wenn der Stickstoff direkt als Nitrat aus der Bodenlösung aufgenommen werden könnte. Angenommen wird eine Nitrat-Konzentration der Bodenlösung zwischen 85-466  $\mu\text{M}$ . Die Düngung erfolgt mit 30 % der für jede Art empfohlenen Menge Ammoniumsulfat (siehe Tab. 1), die auf eine angenommene Fläche von 4  $\text{m}^2$  im Stammbereich der Bäume verteilt wird.

## 4 Diskussion

### 4.1 Wurzelbiomasse

#### 4.1.1 Wurzelbiomasse und räumliche Extension der Wurzelsysteme

Die Wurzelbiomasse von Bäumen beträgt typischerweise 20-30 % der gesamten Baumbiomasse (YOUNG 1989). In Tieflandregenwäldern ist der Anteil der Wurzelbiomasse meist geringer. So geben SANFORD und CUEVAS (1996) für einen brasilianischen und zwei venezuelanische Tieflandregenwälder Wurzelbiomasseanteile an der Gesamtbiomasse von nur 7,3 % bzw. 15,4 % und 24,7 % an. Dennoch ist die Wurzelbiomasse pro Fläche in tropischen immergrünen Regenwäldern höher als in allen andere Biomen ( $4,9 \text{ kg m}^{-2}$ , JACKSON et al. 1996).

Von den vier in der vorliegenden Arbeit untersuchten Baumarten bildet *Bactris gasipaes* innerhalb des eigenen Wurzelsystems pro Fläche die mit Abstand größte Wurzelbiomasse. Etwa die Hälfte der Fläche des Pflanzsystems der Agroforestryplantage wird von ihrer enormen Wurzelbiomasse dominiert. Die durchschnittliche lebende Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) innerhalb des *Bactris*-Wurzelsystems betrug in 0-40 cm Tiefe  $0,724 \text{ kg m}^{-2}$  ( $0,108\text{-}1,97 \text{ kg m}^{-2}$ ). Dieser Wert kann als Gesamtwurzelbiomasse bis zu einer Tiefe von 40 cm betrachtet werden (abzüglich der Wurzelmasse direkt unterhalb des Stammes). Bei *Bactris* wurden aufgrund ihres hohen Anteils an der Feinwurzelmasse auch dickere Feinwurzeln mit einem Durchmesser von 2-5 mm durch die Entnahme von Bohrkernen repräsentativ erfasst. Der Anteil noch dickerer Wurzeln an der Gesamtbiomasse ist vernachlässigbar. Die Gesamtwurzelbiomasse in Primär-Regenwäldern liegt um den Faktor 4 bis 17 höher und auch in mehrjährigen Sukzessionswäldern übersteigt die Gesamtwurzelbiomasse die innerhalb des *Bactris*-Wurzelsystems noch um den Faktor 1,7 bis 3,3 (Tab. 14). Im Vergleich zu anderen Agroforestryplantagen (Tab. 14) ist jedoch die Gesamtwurzelbiomasse im untersuchten Pflanzsystem mit der Ausnahme einer wesentlich älteren Kaffeeplantage in Venezuela deutlich höher (mindestens um den Faktor 2,4).

Außerhalb des Wurzelsystems von *Bactris* betrug die durchschnittliche Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2 \text{ mm}$ ) in den oberen 40 cm des Bodens der Agroforestryplantage  $0,172 \text{ kg m}^{-2}$ . Der Wert entspricht  $\frac{1}{2}$  bzw.  $\frac{1}{3}$  der Feinwurzelbiomasse eines Regenwaldes und liegt auch unter der Feinwurzelbiomasse mehrjähriger, tropischer Sukzessionswälder, übersteigt jedoch wiederum die Feinwurzelbiomasse anderer, deutlich älterer Agroforestryplantagen (Tab. 14). Die Feinwurzelbiomasse im gesamten untersuchten ca.

fünfjährigen Pflanzsystem ist also deutlich geringer als in natürlichen Vegetationen der Region, übertrifft aber meist diejenige vergleichbarer auch älterer Agroforestryplantagen.

| Systeme                      | Alter | gesamte<br>Wurzel-<br>biomasse | Feinwurzel<br>-biomasse | erfasste<br>Tiefe | Autoren                 |
|------------------------------|-------|--------------------------------|-------------------------|-------------------|-------------------------|
|                              | Jahre | kg m <sup>-2</sup>             | kg m <sup>-2</sup>      | cm                |                         |
| <b>Regenwälder</b>           |       |                                |                         |                   |                         |
| immergrün                    |       | 4,9                            | 0,33 **                 | -                 | JACKSON et al. 1996     |
| Venezuela                    |       |                                |                         | -                 | JACKSON et al. 1997     |
| (Tiefland)                   |       | 6,1                            |                         | -                 | SANFORD und CUEVAS 1996 |
| Brasilien                    |       | 3,2                            |                         | -                 | "                       |
| (Tiefland)                   |       |                                |                         |                   |                         |
| Brasilien                    |       | 3,96                           | 0,497                   | -                 | KLINGE 1973             |
| (Manaus)                     |       | 12,2                           |                         | -                 | KLINGE 1975             |
|                              |       | 4,6                            |                         | -                 | FEARNSIDE et al. 1993   |
| <b>Sukzessionswälder</b>     |       |                                |                         |                   |                         |
| Costa Rica                   | 1     | 0,218                          | 0,091 **                | 25                | EWEL et al. 1982        |
|                              | 1     | 0,2                            | 0,084 **                | 45                | BERISH 1982             |
|                              | 8     | 1,2                            | 0,285 **                | 45                | "                       |
|                              | 70    | 1,41                           | 0,314 **                | 45                | "                       |
|                              |       |                                |                         |                   | FEARNSIDE und GUIMARÃES |
| Brasilien                    | 5     | 1,38                           |                         | -                 | 1996                    |
|                              | 10    | 2,31                           |                         | -                 | "                       |
|                              | 20    | 2,42                           |                         | -                 | "                       |
| <b>Agroforestryplantagen</b> |       |                                |                         |                   |                         |
| Costa Rica:                  |       |                                |                         |                   |                         |
| Kakaopflanzung               | 2,5   | 0,272                          | 0,111 **                | 25                | EWEL et al. 1982        |
| Kaffeeplantage               | 25    | 0,235                          | 0,118 **                | 25                | "                       |
| Mexico:                      |       |                                |                         |                   |                         |
| Garten (0,5 ha)              |       |                                |                         |                   |                         |
| mit Holz- und                |       |                                |                         |                   |                         |
| Fruchtbäumen                 | 40    | 0,307                          | 0,156 **                | 25                | "                       |
| Costa Rica:                  |       |                                |                         |                   |                         |
| Kakaopflanzung               | 4,5   | 0,18-0,42                      |                         | -                 | ALPIZAR et al. 1986     |
| Venezuela:                   |       |                                |                         |                   |                         |
| Kaffeeplantage               | 25    | 1,3                            | 0,16 *                  | 50                | CUENZA et al. 1983      |

**Tab. 14:** Wurzelbiomasse tropischer Regenwälder, Sukzessionswälder und Agroforestryplantagen. Feinwurzelndurchmesser \* < 1 mm, \*\* < 2 mm und \*\*\* < 5 mm

Die Wurzelbiomasse einer einzelnen, ca. fünfjährigen *Bactris*-Pflanze betrug einschließlich toter Wurzeln 26,4 kg. Dabei handelte es sich um eine für die Palmherzgewinnung regelmäßig geschlagene Pflanze, die jedoch in direkter Nachbarschaft zweier ungeschlagener *Bactris*-Bäume stand (Abstand: 2 m), deren Einfluss auf die Wurzelbiomasse der untersuchten Pflanze vermutlich groß war. Die ermittelte Wurzelbiomasse spiegelt daher eher die größere Wurzelbiomasse einer ausgewachsenen, ungeschlagenen *Bactris*-Palme wieder. FERREIRA et al. (1995) geben für 17-jährige *Bactris*-Pflanzen auf Xanthic Ferralsol bei Manaus eine Wurzelbiomasse von 72 kg an (ohne Berücksichtigung der Wurzelbiomasse direkt unterhalb des Stammes). Davon waren bei einer erfassten Tiefe von 2 m 80 % der Wurzelbiomasse in den oberen 20 cm des Bodens lokalisiert. Bei 13-jährigen *Bactris*-Pflanzen auf der selben Untersuchungsfläche befand sich 58 % der Wurzelbiomasse in 0-20 cm Tiefe (FERREIRA et al. 1980) und JONGSCHAAP (1993) fanden 65 % der Wurzeln von vierjährigen *Bactris*-Pflanzen auf Andisol in Costa Rica in den oberen 20 cm des Bodens. Bei den 13-jährigen *Bactris*-Pflanzen waren von der Wurzelbiomasse in 0-40 cm Tiefe 77 % in den oberen 20 cm des Bodens lokalisiert (FERREIRA et al. 1980). Das Wurzelsystem der in dieser Arbeit untersuchten *Bactris*-Pflanzen war noch oberflächennäher ausgebildet. 89-93 % der lebenden Wurzelbiomasse wurden bei einer maximal erfassten Tiefe von 40 cm in 0-20 cm Tiefe gefunden, 53 % allein in den oberen 5 cm des Bodens. LEHMANN et al. (2001b) untersuchten mit Hilfe von Tracern die vertikale Wurzelaktivität von *Bactris* und kamen zu einem anderen Ergebnis. Über jeweils vier Röhren (d = 5 mm) pro Baum applizierten sie in einem Abstand von 50 cm vom Stamm in 10, 60 und 150 cm Tiefe  $^{32}\text{P}$ -,  $^{33}\text{P}$ - und  $^{15}\text{N}$ -Isotope. Sie fanden bei *Bactris*-Fruchtbäumen eine höhere Aufnahme in 60 cm Tiefe (50 %) als in 10 cm Tiefe (35 % bzw. 17 %) und vermuteten deswegen das Maximum der *Bactris*-Wurzelmasse daher im Unterboden. Geschlagene *Bactris*-Pflanzen nahmen bei diesem Experiment etwa gleichviel (je 50 %) in 10 und 60 cm Tiefe auf. In der vorliegenden Arbeit, bei direkter Bestimmung der Wurzelverteilung, konnte jedoch auch in einem Abstand von 40 cm vom Stamm bei geschlagenen *Bactris*-Pflanzen eine extreme Abnahme der Wurzelbiomasse unterhalb einer Tiefe von 10 cm festgestellt werden, die bis zu einer Tiefe von 60 cm konstant niedrig blieb. Auch HAAG (1997) beschreibt eine starke Abnahme der *Bactris*-Wurzelbiomasse von *Bactris*-Bäumen und geschlagenen *Bactris*-Pflanzen bis zu einer erfassten Tiefe von 1 m für eine Fläche von 2 x 2 m um die Pflanzen herum. FERREIRA et al. (1980) fanden in 50 cm Abstand vom Stamm der *Bactris*-Fruchtbäume in 40-60 cm Tiefe nur noch 7 %, in 60-80 cm Tiefe 3 % und in 140-160 cm Tiefe 1,2 % der Wurzelbiomasse. Zum Teil lassen

sich die Widersprüche mit der Applikation der Tracer in 10 cm Tiefe, also unterhalb des Maximums der *Bactris*-Wurzelbiomasse, erklären. Denn vor allem in den oberen 4-5 cm des Bodens bildet *Bactris* ein dichtes Wurzelgeflecht, das somit außerhalb der Reichweite der applizierten Tracer liegt.

Auch der von der kumulativen Wurzelfraktion für die kumulative Wurzeltiefe kalkulierte Parameter  $\beta$  kennzeichnet mit einem Wert von 0,89 *Bactris* als eine sehr oberflächennah wurzelnde Art. JACKSON et al. (1996) geben für verschiedene Wälder deutlich höhere  $\beta$ -Werte an (Tab. 15), gleichbedeutend mit einer tieferen Durchwurzelung der Waldböden. Vergleichbar flach wurzelnd wie *Bactris* sind einige Nadelbäume und Laubbäume wie *Betula* und *Fagus*, während die Wurzelsysteme von *Quercus*, *Acer* und *Populus* tiefer angelegt sind.

| Biome                                     | $\beta$       | Autoren               |
|-------------------------------------------|---------------|-----------------------|
| tropischer immergrüner Wald               | 0,962         | JACKSON et al. 1996 * |
| tropischer laubwerfender Wald             | 0,961         | "                     |
| temperater laubwerfender Wald             | 0,966         | "                     |
| temperater Nadelwald                      | 0,976         | "                     |
| borealer Wald                             | 0,943         | "                     |
| Spezies                                   |               |                       |
| <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss         | 0,829 - 0,886 | GALE und GRIGAL 1987  |
| <i>Pinus banksiana</i> Lamb.              | 0,891         | "                     |
| <i>Pinus strobus</i> L.                   | 0,957         | "                     |
| <i>Fagus sylvatica</i> L.                 | 0,793 / 0,879 | "                     |
| <i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.            | 0,886         | "                     |
| <i>Betula lutea</i> L.                    | 0,898 / 0,939 | "                     |
| <i>Populus tremuloides</i> Michx.         | 0,962 / 0,975 | "                     |
| <i>Acer platanoides</i> L.                | 0,939 / 0,974 | "                     |
| <i>Quercus alba</i> L.                    | 0,954 / 0,974 | "                     |
| <i>Quercus petraea</i> (Matuschka) Liebl. | 0,96 - 0,981  | THOMAS 2000 *         |

**Tab. 15:** Werte des Tiefenkoeffizienten  $\beta$  verschiedener Wälder und Baumarten.

\* Wurzeln wurden bis zu einer Tiefe von 1 m erfasst.

*Theobroma grandiflorum* und *Bixa orellana* bilden ebenfalls ihre Wurzelsysteme oberflächennah aus. 58-73 % der lebenden Feinwurzeln ( $d \leq 5$  mm) befinden sich in 0-10 cm Tiefe. In tropischen Wäldern, wo alle untersuchten Arten beheimatet sind, bilden die Feinwurzeln der Bäume Wurzelmatte auf der Bodenoberfläche oder die Feinwurzelbiomasse ist konzentriert in den oberen 20 cm des Mineralbodens (SANFORD und CUEVAS 1996). Etwa 50 % der Feinwurzelmasse eines amazonischen Regenwaldes

auf Terra firme sind in den oberen 10 cm des Bodens lokalisiert (SANFORD und CUEVAS 1996). Die amazonischen Regenwälder fußen auf nährstoffarmen, stark ausgewaschenen Böden. Mit dem dichten Netzwerk von Feinwurzeln in der Wurzelmatte und im obersten Mineralboden filtern sie aus der Zersetzung organischen Materials freiwerdende Nährstoffe, deren Bewahrung innerhalb des Kreislaufs für die nachhaltige Produktivität der Wälder von großer Bedeutung ist (CUEVAS und MEDINA 1988).

Von den untersuchten Arten hatte *Bertholletia excelsa* den geringsten Anteil an Feinwurzeln in den oberen 10 cm Boden lokalisiert (33-40 % der lebenden Feinwurzeln,  $d \leq 5$  mm) und zeigte die geringste Abnahme der Feinwurzelbiomasse mit zunehmender Bodentiefe, so dass auf einen erheblichen Anteil an Feinwurzeln noch unter der erfassten Tiefe von 40 cm geschlossen werden kann. Im zuvor beschriebenen Tracer-Experiment konnten LEHMANN et al. (2001b) bei *Bertholletia* nur in der Trockenperiode in 10 und 60 cm Bodentiefe eine etwa gleich hohe Aufnahme von  $^{32}\text{P}$  messen (42 % bzw. 45 %). Bei einer weiteren  $^{32}\text{P}$ -Applikation während der Regenzeit bzw. einer Applikation von  $^{15}\text{N}$  nahmen *Bertholletia* sowie auch *Theobroma* und *Bixa* 80 % der Tracer in einer Tiefe von 10 cm auf. Dies stimmt nicht mit der vertikalen Verteilung der *Bertholletia*-Wurzeln überein. Doch auch das Netztaschenexperiment ergab eine siebenmal höhere Wurzelproduktion in Netztaschen, die in 0-10 cm eingebettet wurden, gegenüber in 20-30 cm Tiefe eingebrachten Netztaschen im Stammbereich von *Bertholletia*, obwohl nach der Untersuchung der Wurzelverteilung in den oberen 10 cm Boden die Feinwurzelbiomasse nur ca. doppelt so hoch war wie in 20-30 cm Tiefe. Dies deutet auf einen relativ zur Feinwurzelbiomasse größeren Anteil an Wurzelspitzen mit aktiven Wurzelmeristemen in den oberen 10 cm des Bodens hin, eben dem Bodenhorizont mit der größten Nährstoffverfügbarkeit. Die frischen Wurzelspitzen von *Bertholletia* sind weiß und nicht lignifiziert. Nährstoffe werden vorwiegend, wenn auch nicht ausschließlich, über diese noch nicht lignifizierten Wurzeln aufgenommen (FORBES und WATSON 1992, MARSCHNER 1995). Daher fiel vermutlich im obersten Bodenhorizont die Wurzelproduktion in die Netztaschen und zum Teil die Aufnahme von Tracern höher aus als nach der vertikalen Wurzelverteilung zu erwarten gewesen wäre.

NEPSTAD et al. (1994) postulieren eine wichtige Rolle von Wurzeln in tiefen Bodenschichten für die Wasserversorgung während Trockenperioden. In einem immergrünen Regenwald des brasilianischen Staates Pará fanden sie Feinwurzeln noch in einer Bodentiefe von 18 m. Sie schätzen, dass die Hälfte des geschlossenen amazonischen Regenwaldes während der Trockenperiode auf die Wasseraufnahme

über Wurzeln in der Tiefe angewiesen ist. Da *Bertholletia* zu den Überständern des amazonischen Regenwaldes zählt, ist sie besonders dem Risiko von Wasserverlust durch Transpiration ausgesetzt. Das macht die Ausbildung eines tiefreichenden Wurzelsystems zur Wasserversorgung wahrscheinlich. Zudem ist bekannt, dass *Bertholletia* eine massive Pfahlwurzel ausbildet (HAAG 1997), die auch zur stabilen Verankerung der bis zu 50 m hohen Bäume dient. *Theobroma* und *Bixa* dagegen sind Bäume aus dem Unterwuchs des Regenwaldes. Aufgrund der geringeren Sonneneinstrahlung und des niedrigeren Wassersättigungsdefizits der Luft im Unterwuchs sind sie einem geringeren Risiko von Wasserverlust durch Transpiration ausgesetzt. Ihr oberflächennahes Wurzelsystem kann am natürlichen Standort offenbar eine ausreichende Wasserversorgung gewährleisten.

Für die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen ist die Wurzeldichte pro Bodenvolumen von großer Bedeutung. Ebenso bedeutungsvoll kann eine weitreichende Explorierung eines Bodens sein, wenn Nährstoffe rar und heterogen im Boden verteilt sind. So sind die Böden in Zentralamazonien extrem phosphorlimitiert (COCHRANE und SANCHEZ 1982). Die heterogene Verteilung von Nährstoffen wird u.a. durch unterschiedliche Akkumulation und Zersetzung von Pflanzenstreu, abgestorbener Wurzeln und Tierkörper oder Tierexkrementen auf und im Boden hervorgerufen. Von den untersuchten Baumarten hatte *Bertholletia* die größte horizontale Wurzelextension (ca. 6 m, maximal 7 m). Die Ausdehnung des Wurzelsystems war ca. doppelt so groß wie der Radius der lichten Baumkrone. Da sich *Bertholletia* im Alter von ca. fünf Jahren noch im juvenilen Stadium befindet (erste Ernte je nach Management nach 8-16 Jahren möglich; FAO FORESTRY PAPER 1986), kann in den Folgejahren mit einer weiteren Ausdehnung des Wurzelsystems gerechnet werden. So konnte auch tatsächlich eine Zunahme der Wurzelextension zwischen Dezember 1997 und April 1999 gemessen werden. STONE und KALISZ (1991) geben für den tropischen Waldbaum *Cariniana pyriformis* Miers, ebenfalls aus der Familie der Lecythidaceae, eine Ausdehnung des Wurzelsystems von 25 m an. Diese Reichweite des Wurzelsystems wird auch von ausgewachsenen europäischen Bäumen oft erreicht. Nicht selten können Baumwurzeln in 20 m Entfernung vom Waldesrand gefunden werden (STONE und KALISZ 1991).

Wie *Bertholletia*, so wurzelten auch *Bixa* und *Bactris* weit über ihren Kronenraum hinaus bis zu einer Entfernung von meist 4 m, maximal 5,1 m vom Stamm. Bei beiden Arten konnte aber bei einer nach 16 Monaten wiederholten Kartierung der oberflächlichen Wurzelverteilung keine weitere Ausdehnung der Wurzelsysteme festgestellt werden. Bei

*Bixa* ist dies vermutlich auf das jährliche Zurückschneiden der Pflanzen nach der Ernte in den Monaten März bis Mai zurückzuführen. Dies führt zu einem Ungleichgewicht zwischen Wurzel- und Sprossbiomasse, welches durch das Absterben von Wurzeln oder die vorrangige Versorgung des Sprosses mit Kohlenstoff ausgeglichen wird (FOWNES und ANDERSON 1991, KLEPPER 1991).

FERREIRA et al. (1980, 1995) konnten bei 13- bzw. 17-jährigen *Bactris*-Bäumen in einer Entfernung von 5,5 m vom Stamm noch *Bactris*-Wurzeln finden und schätzen die maximale Reichweite des Wurzelsystems der 17-jährigen Palmen auf 8-9 m. Demnach wäre auf lange Sicht mit einer weiteren Extension der *Bactris*-Wurzeln zu rechnen, doch die in 5,5 m Entfernung von den 13-jährigen Palmen noch gemessene Menge an Wurzeln war nur gering.

Die durchschnittliche radiale Ausdehnung des Wurzelsystems von *Theobroma* deckte sich weitgehend mit dem durchschnittlichen Kronenradius (ca. 2 m). Der Grund liegt nicht etwa in der Ausbildung eines Tröpfelrandes. Die Krone hat nur geringen Einfluss auf die Verteilung des Regens (SCHROTH et al. 1999b). Auch war das Wurzelsystem bei einem der zwei untersuchten *Theobroma*-Bäume asymmetrisch zur Krone ausgerichtet. Bei einer nach 16 Monaten wiederholten Kartierung konnte ein Zuwachs sowohl der Kronenprojektionsfläche als auch der Wurzelsystemfläche gemessen werden. Für die nah verwandte Art *Theobroma cacao* geben STONE und KALISZ (1991) eine Extension des Wurzelsystems von über 6,1 m für eine 30-jährige Pflanze an. Das mag auch ein grober Richtwert für die maximale Reichweite des Wurzelsystems ausgewachsener Bäume von *Theobroma grandiflorum* sein.

Zum Zeitpunkt der Untersuchung nahm das Wurzelsystem von *Theobroma* im Vergleich zu den anderen Arten die geringste Fläche ein (ca. 12,6 m<sup>2</sup>). Die vom *Bertholletia*-Wurzelsystem eingenommene Fläche war neunmal größer (ca. 113 m<sup>2</sup>). Bemerkenswert ist zudem, dass im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten die Wurzelmasse von *Bertholletia* über mehrere Meter nicht mit zunehmender Entfernung vom Stamm abnahm, der Baum den Boden also mit nahezu unveränderter Dichte durchwurzelt. Entsprechend der großen Fläche liegt auch die Gesamtlänge des *Bertholletia*-Wurzelsystems mit 145 km (0-40 cm Tiefe,  $d \leq 2$  mm) weit über der von *Theobroma* und *Bactris* (Faktor 5,4 und 2,1 bzw. 3,3). Das *Bertholletia*-Wurzelsystem besitzt damit ungefähr die doppelte Länge der sehr feinen Wurzelsysteme der Poaceae, die im allgemeinen die höchste Intensität der Wurzelverzweigung und –längenentwicklung aufweisen (Weizen-, Roggenpflanze bis 70 km bzw. 80 km, FREY und LÖSCH 1998). Die

Strategie von *Bertholletia* liegt offenbar in einer sehr weiträumigen Explorierung der nährstoffarmen amazonischen Böden.

#### 4.1.2 Wurzelbiomasse in der Trocken- und Regenzeit

Es ist bekannt, dass das Wachstum von Feinwurzeln nicht nur in temperaten sondern auch in tropischen Wäldern eine saisonale Periodizität aufweisen kann (SRIVASTAVA ET AL. 1986, SANFORD und CUEVAS 1996). Im Gegensatz zu den dikotylen Arten zeigten sich bei *Bactris* tatsächlich signifikante Unterschiede in der Wurzelbiomasse zwischen Trocken- und Regenzeit. Die lebende Wurzelbiomasse von *Bactris* war zum Ende der extremen Trockenzeit 1997 signifikant niedriger und die tote Wurzelmasse signifikant höher als zum Ende der Regenzeit. BERISH und EWEL (1988) fanden in jungen Sekundärwäldern auf Costa Rica während der Trockenzeit eine Abnahme der Feinwurzelmasse um bis zu 40 %. Auch in einem Tiefland-Primärregenwald in Costa Rica konnte die höchste Mortalität von Feinwurzeln während der Trockenperiode beobachtet werden (SANFORD und CUEVAS 1996). Die lebende *Bactris*-Wurzelbiomasse in der amazonischen Pflanzung war während der Trockenzeit um 33,7 % reduziert. Zudem verloren einige Palmen mehr als ein Drittel ihrer Palmwedel (WOLF 1997). Das sehr oberflächennahe Wurzelsystem macht *Bactris* offenbar sehr empfindlich gegenüber Trockenheit. Die Wurzeluntersuchungen wurden in einer Parzelle durchgeführt, in der die Pflanzen nur 30 % der von der EMBRAPA empfohlenen Düngermenge erhielten. Gegenüber den zu 100 % gedüngten Parzellen waren diese nicht flächendeckend mit *Pueraria phaseoloides* bewachsen. Speziell auf der untersuchten, zu 30 % gedüngten Fläche trat *Pueraria phaseoloides* nur verstreut in Kombination mit zwei Gräsern und *Clidemia hirta* auf. Eine geschlossene Bodendeckung mit *Pueraria phaseoloides* hätte aufgrund des feuchteren Mikroklimas unter dem dichten Blätterwerk die exponierten *Bactris*-Wurzeln eventuell besser vor Austrocknung schützen können. Gleichzeitig würde allerdings *Pueraria phaseoloides* mit *Bactris* in Konkurrenz um Wasser treten. SCHROTH ET AL. (2001b) konnten jedenfalls unter *Pueraria phaseoloides* signifikant höhere Wassergehalte im Boden (0-10 cm Tiefe) messen als unter *Theobroma* und *Bactris* ohne Bodendecker, was sie auf den Schutz des Bodens vor Evaporation durch *Pueraria phaseoloides* zurückführen, aber auch auf die größere Transpirationsrate der Bäume pro Einheit Grundfläche. Das feuchtere Mikroklima unter *Pueraria phaseoloides* führt offenbar bei *Theobroma* und *Bixa* in den zu 100 % gedüngten Parzellen zu einer zum Teil erheblichen Wurzelauflage in der stammnahen Streu, die auf der zu 30 % gedüngten

Untersuchungsfläche ohne Bodendeckung nur während der Regenzeit zu beobachten war.

#### **4.2 Interaktionen und Konkurrenz der Wurzelsysteme**

Auf der Agroforestryplantage konnte sowohl Ausgrenzung als auch Überlappung der Wurzelsysteme der vier untersuchten Baumarten beobachtet werden. Die Kartierungen der oberflächlichen Grobwurzeln ( $d > 2 \text{ mm}$ ) und die Erkenntnisse über die Feinwurzelverteilung nach Auswertung der Bohrkerne zeigten eine weitgehende Ausgrenzung des Wurzelsystems von *Bixa* durch das Wurzelsystem von *Theobroma*. Die oberflächennahen *Bixa*-Grobwurzeln mieden den Kontakt mit *Theobroma*-Wurzeln und das *Bixa*-Wurzelsystem hatte seine größte Extension außerhalb des *Theobroma*-Wurzelsystems. *Theobroma* erwies sich gegenüber *Bixa* damit als konkurrenzstärker. Im Transekt zu *Bixa* erreichte das *Theobroma*-Wurzelsystem sogar seine größte Reichweite und bildete dort im Vergleich zu den Transekten zu den anderen Nachbarbäumen durchschnittlich die größere Wurzelbiomasse.

Auch in anderen Studien wurde beobachtet, dass die Wurzelverteilung einer Pflanze durch die Präsenz von Wurzeln einer benachbarten Pflanze beeinflusst werden kann (CALDWELL et al. 1996, KRANNITZ und CALDWELL 1995). BRISSON und REYNOLDS (1994) analysierten in einer Monokultur des Kreosotbusches (*Larrea tridentata*, Zygophyllacea) die horizontale Grobwurzelverteilung ( $d > 2 \text{ mm}$ ) einzelner Pflanzen und fanden die Tendenz der Wurzelsysteme eine starke Überlappung zu vermeiden. Gleiches konnten KUMMEROW ET AL (1977) bei Grobwurzeln verschiedener Chaparralbüsche feststellen. Auch Apfelbäume zeigen einen gewissen Grad der gegenseitigen Ausschließung ihrer Wurzelsysteme (ROGERS und HEAD 1969) und Wurzeln benachbarter Pfirsichbäume meiden einander fast völlig (ISRAEL et al. 1973).

Pflanzen können das Wurzelwachstum benachbarter Pflanzen hauptsächlich durch Erschöpfung von Nährstoffen und Wasser beeinflussen. Dadurch wird die Intensität des externen Stimulus für das laterale Wurzelwachstum reduziert (ROBINSON 1994). Durch die Freisetzung allelopathisch wirkender Substanzen wie phenolischer Säuren, durch Wurzelexsudate oder aus verrottender Streu und toten Wurzeln vermögen Pflanzen das Wurzelwachstum anderer Pflanzen zu hemmen. Auch die Kolonisierung von Wurzeln mit Bakterien und Pilzen kann durch die Präsenz fremder Pflanzenwurzeln beeinflusst werden (CALDWELL 1987).

Im Fall von *Bixa* ist eine Hemmung des Wurzelwachstums über eine Erschöpfung von Nährstoffen durch *Theobroma*-Wurzeln nicht anzunehmen. Zwar war die

Wurzellängendichte (cm Wurzel pro cm<sup>3</sup> Boden) von *Theobroma* im Feld generell höher als von *Bixa* (signifikant in 1998), doch erreichte *Bixa* bei der Explorierung nährstoffangereicherter Netztaschen eine höhere Wurzellängendichte. Auch zeigte *Bixa* für fast alle Nährstoffe höhere Aufnahmeraten und ist, vor allem im Gegensatz zu *Theobroma*, stark mit Mykorrhizapilzen assoziiert. Eine Beeinflussung durch Wurzelexsudate oder Zerfallsprodukte toter Wurzeln bzw. eine Freisetzung allelochemischer Substanzen aus der Blattstreu von *Theobroma* erscheint daher wahrscheinlicher. Zum Zeitpunkt der Wurzelprobenentnahme war die *Theobroma*-Wurzelbiomasse im Bereich des Kronenraumes von *Bixa* noch sehr gering, doch wird im Laufe der Jahre *Theobroma* im Zuge des weiteren Wachstums seines Wurzelsystems mit *Bixa* um den im Stammbereich von *Bixa* ausgebrachten Dünger konkurrieren.

Während das *Theobroma*-Wurzelsystem das *Bixa*-Wurzelsystem ausgrenzte, überlappte es ungefähr zur Hälfte mit dem von *Bactris*. Im Transekt zu *Bactris* war die Wurzelbiomasse von *Theobroma* im Vergleich zu den anderen Transekten am niedrigsten (signifikant in 1997) und das *Theobroma*-Wurzelsystem erfuhr hier auch die geringste Ausdehnung. Im Zusammenspiel mit *Bactris* ist *Theobroma* der konkurrenzschwächere Partner. Das Wurzelsystem von *Bactris* überlappte ebenfalls mit dem *Bertholletia*-Wurzelsystem bis zum Stamm von *Bertholletia*. Das bedeutet, dass die jeweils *Theobroma* oder *Bertholletia* benachbarten *Bactris*-Pflanzen von der Düngung im Stammbereich der Nachbarbäume profitieren können. Das *Bertholletia*-Wurzelsystem reichte wiederum bis an die *Bactris*-Pflanzreihe, so dass die *Bertholletia*-Bäume im Gegenzug dort von der *Bactris*-Düngung profitieren können. Das *Bertholletia*-Wurzelsystem überlappte ebenfalls mit dem von *Theobroma*, war aber zum Zeitpunkt der letzten Probenentnahme (1998) noch nicht bis zum Stamm vorgedrungen. Auffällig war, dass das *Bertholletia*-Wurzelsystem entgegen seiner sonstigen vertikalen Wurzelverteilung im Randbereich des Wurzelsystems – entsprechend dem Kontaktbereich mit Fremdwurzeln – kaum oder keine Wurzeln in den obersten 10 cm des Bodens bildete. Fraglich ist, ob *Bertholletia* wegen der Dominanz von Fremdwurzeln in diesem Bodenhorizont in die Tiefe ausweicht. Da im Gegensatz zu den anderen Baumarten Grobwurzeln in 0-5 cm Tiefe (1997 auch in 5-10 cm Tiefe) völlig fehlten, wäre auch denkbar, dass *Bertholletia* den Boden zunächst unter einer Tiefe von 5 cm bzw. 10 cm exploriert und nachträglich Wurzeln in die obersten Zentimetern des Bodens hinein ausbildet.

*Bertholletia* produzierte mehr Wurzeln in nährstoffangereicherte Netztaschen, die in 0-10 cm Tiefe im Stammbereich der Nachbarbäume ausgebracht worden waren, als im

eigenen Stammbereich. Ein Großteil der Wurzeln (45 %) wurde in Netztaschen im Stammbereich von *Bactris* gebildet und je 10 % in den Stammbereichen von *Theobroma* und *Bixa*. Diese Ergebnisse zeigen eine gute Übereinstimmung mit denen zur  $^{15}\text{N}$ -Aufnahme im Feld aus einem Markierungsexperiment von LEHMANN und KAISER (1998). Die vorwiegende Präsenz der *Bertholletia*-Wurzeln im Stammbereich von *Bactris* könnte in dem im Vergleich zu den anderen Arten bei *Bactris* großen Stammabfluss von Regenwasser begründet liegen (SCHROTH et al. 1999b). Dieser führt möglicherweise besonders während der Trockenzeit zu einer besseren Versorgung mit Mikronährstoffen und Wasser. Gleichzeitig erhöht der hohe Stammabfluss die Gefahr der Auswaschung von Nährstoffen nach Düngung, wovon *Bertholletia* im Stammbereich von *Bactris* profitieren könnte. Eventuell vermag *Bactris* auch in einem besonderen Maß Nährstoffe wie Phosphat durch Wurzelexsudate zu mobilisieren.

Die Konkurrenz zwischen Wurzeln ist abhängig von ihrer Dichte im Boden. Im Stammbereich der vier untersuchten Baumarten wurden in 0-40 cm Tiefe durchschnittliche Wurzellängendichten zwischen 1,66 (*Bixa* 1998) und 4,4 (*Bactris* 1998) km Wurzel pro  $\text{m}^2$  Boden gemessen. Am Ende der Regenzeit in 1998 lagen die Wurzellängendichten in der Kronenprojektionsfläche von *Theobroma* ( $4,3 \text{ km m}^{-2}$ ) und *Bactris* im selben Bereich wie die Wurzellängendichten von Feinwurzeln in immergrünen Regenwäldern ( $4,1 \text{ km m}^{-2}$  in 0-30 cm Tiefe, JACKSON et al. 1997). Wesentlich höhere Werte können aufgrund feinerer Wurzeln krautige Kulturpflanzen und Gräser erreichen ( $5\text{-}50$  bzw.  $300 \text{ km m}^{-2}$  BARLEY 1970).

Durch die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen kommt es zur Ausbildung von Erschöpfungszonen um die Wurzeln. Die Ausdehnung der Erschöpfungszonen und die Steilheit der Konzentrationsgradienten sind abhängig von den Wechselwirkungen der einzelnen Nährstoffe mit den Bodenpartikeln und dem Wassergehalt des Bodens. Bei im Boden schnell diffundierenden Nährstoffen wie Nitrat treten sehr weite Erschöpfungszonen mit flachem Konzentrationsgradienten auf. Phosphat dagegen diffundiert aufgrund seines hohen Adsorptionspotentials an Bodenpartikel nur langsam. Dies ergibt bei steilen Konzentrationsgradienten sehr kleine Erschöpfungszonen um die Wurzeln (GILLESPIE 1989, YOUNG 1989, CALDWELL und RICHARDS 1986). Kationen nehmen eine Mittelstellung ein. Das Adsorptionspotential an Bodenpartikel sinkt in der Reihe Phosphat – Ammonium – Kalium – Nitrat (CHAPIN 1980). Zur Konkurrenz um Nährstoffe kommt es, wenn sich die Erschöpfungszonen verschiedener Wurzeln überlappen. Die Grenzen der Erschöpfungszonen für Phosphor liegen gewöhnlich in einer Entfernung zwischen 0,01-0,02 cm von der Wurzeloberfläche, abhängig von der

Konzentration in der Bodenlösung und dem Diffusionskoeffizienten von Phosphor im jeweiligen Boden (CLARKSON 1985). Nach GILLESPIE (1989) betragen die Erschöpfungszonen für Phosphor 0-0,05 cm. Die Wurzeln konkurrieren also nur bei einer sehr engen Anordnung um Phosphor.

Um Nitrat konkurrieren die Wurzeln schon bei deutlich größeren Entfernungen voneinander. Nach MARSCHNER (1991) kann sich die Erschöpfungszone für Nitrat über die Rhizosphäre von 0,1-0,2 cm hinaus ausdehnen. YOUNG (1989) und CALDWELL (1987) halten bei einem halben Wurzelabstand von 0,18–0,25 cm Konkurrenz um Nitrat für wahrscheinlich, eventuell auch um Kalium, jedoch nicht um Phosphor. Auf der Untersuchungsfläche war die Wurzellängendichte in den oberen 5 cm des Bodens so groß und damit der mittlere halbe Wurzelabstand so klein (0,2–0,28 cm), dass Wurzeln stark um Nitrat und eventuell auch um Kalium konkurrieren und zwar in den Stammbereichen von *Theobroma* und *Bactris* und den Überlappungsbereichen des *Bactris*-Wurzelsystems mit dem *Bertholletia*-Wurzelsystem. Dabei kommt es bei *Bactris* und *Theobroma* sowohl zu intraspezifischer als auch zu interspezifischer Konkurrenz. *Bactris* konkurriert um den Stickstoffdünger (der Ammoniumdünger wird auf der Plantage schnell nitrifiziert, SCHROTH 2000a), der im Stammbereich seiner Nachbarbäume *Theobroma* und *Bertholletia* appliziert wird. *Bertholletia* und *Bactris* konkurrieren gegenseitig um die Stickstoffdüngung in ihren Stammbereichen.

Mit zunehmender Tiefe nahm der Wurzelabstand schnell zu (0,31-0,47 cm in 5-10 cm Tiefe unter *Theobroma* und *Bactris*), wodurch sich die Konkurrenz verringert. Nach BARLEY (1979) können mobile Ionen im feuchten Boden am Tag eine Strecke von 1 cm zurücklegen. Zudem konnten KUCHENBUCH und JUNGK (1984) zumindest für Kalium zeigen, dass sich die Erschöpfungszonen um die Wurzeln bei Düngung stark ausweiten können. Demnach könnten die genannten Pflanzen auch in 5-10 cm Tiefe noch um Nitrat konkurrieren und die Wurzellängendichte wäre auch im Stammbereich von *Bixa* und *Bertholletia* in den oberen 10 cm Boden hoch genug, um den Stickstoff aus der Düngung zu erreichen (ca. 0,55 cm). Da mit dem mittleren halben Wurzelabstand der Abstand von der Wurzelachse aus berechnet wurde, verringert sich bei den dicken *Bactris*-Wurzeln – ca. die Hälfte der *Bactris*-Wurzeln haben einen mittleren Durchmesser von 2,7 mm – der mittlere, halbe Wurzelabstand noch um den Wurzelradius. Zudem sind Wurzeln generell nicht gleichmäßig im Boden verteilt. In dem dichten Wurzelgeflecht, das *Bactris* in den oberen 5 cm des Bodens bildet, konnten sehr viele Kontaktpunkte zwischen den Wurzeln beobachtet werden. Daher muss im gesamten Wurzelbereich von *Bactris* in den oberen 5 cm des Bodens auch mit Konkurrenz um Kationen und sogar um Phosphor gerechnet

werden. Da mit zunehmendem Wassergehalt des Bodens die Erschöpfungszonen von Nährstoffen um die einzelnen Wurzeln eine weitere Ausdehnung haben (GILLESPIE 1989), ist die Konkurrenz um Nährstoffe zwischen den Pflanzen während der Regenzeit am größten. Wasser ist im Boden sehr mobil, so dass es zu Konkurrenz um Wasser früher und über größere Wurzelabstände hin kommt als zu Konkurrenz um Nährstoffe (GILLESPIE 1989). Die Konkurrenz um Wasser wird vermutlich während der Trockenzeit in den Überlappungsbereichen der Wurzelsysteme von *Bactris*, *Theobroma* und *Bertholletia* eine Rolle spielen.

In den Stammbereichen von *Bixa* und *Bertholletia* sind die Wurzelabstände besonders weit (ca. 0,55 cm in den oberen 10 cm des Bodens außerhalb des Überlappungsbereiches mit *Bactris*). Es dauert länger, bis die Nährstoffe an die Wurzeloberfläche gelangen. Ein Teil des Phosphats im Boden ist für die Wurzeln damit unerreichbar. *Bixa* jedoch ist stark mit Mykorrhizapilzen assoziiert, wodurch die Länge und Oberfläche des Wurzelsystems effektiv vergrößert wird (YOUNG 1989). Auf der untersuchten Fläche besteht daher vor allem im Stammbereich von *Bertholletia* die Gefahr von Düngerverlusten durch die Auswaschung mobiler Nährstoffe.

#### **4.3 Wurzelreaktionen auf lokale Applikation von Nährstoffen und Nährstofflimitierung im Pflanzsystem**

Ein Mechanismus von Pflanzen, im Boden heterogen verteilte Anreicherungen von Nährstoffen auszubeuten, wie sie z.B. durch Zersetzung organischen Materials oder durch Düngung entstehen, ist die vermehrte Produktion von Wurzeln in diese Bodenbereiche hinein. Von den untersuchten Arten bildeten *Bixa*, *Theobroma* und *Bactris* im Schnitt die gleiche Wurzelbiomasse in Netztaschen, die gefüllt mit nährstoffangereicherter Erde im Stammbereich der Bäume ausgebracht worden waren. *Bertholletia* produzierte weniger als die Hälfte dieser Wurzelmenge. Entscheidender als die Wurzelbiomasse ist aber die Wurzellängendichte, denn mit steigender Wurzellängendichte nimmt sowohl die Wurzeloberfläche als auch das explorierte Bodenvolumen zu. Hier erreichte *Bixa*, gefolgt von *Theobroma*, die höchsten Werte, während die durchschnittliche Wurzellängendichte von *Bactris* und *Bertholletia* sehr gering war. Entscheidend ist der Wurzeldurchmesser. Der Großteil der frisch in die Netztaschen hinein gebildeten Wurzeln der dikotylen Arten hatte einen Durchmesser von unter 1 mm, während *Bactris* hauptsächlich Wurzeln mit einem Durchmesser von über 1 mm bildete. Die spezifische Wurzellänge (cm Wurzel g<sup>-1</sup> TG Wurzel), die ebenfalls ein Maß für den Wurzeldurchmesser darstellt, war zudem bei den sehr feinen, frisch

gebildeten Wurzeln ( $d < 1 \text{ mm}$ ) von *Theobroma* und *Bixa* zwei bis dreimal höher und damit waren deren Wurzeln wesentlich feiner als die von *Bactris* und *Bertholletia*. Feine Wurzeln haben ein günstigeres Verhältnis zwischen Wurzeloberfläche und umgebendem Bodenvolumen. Bei dicken Wurzeln ist das umgebende Bodenvolumen pro Einheit Wurzeloberfläche geringer. Daher übersteigt bei dickeren Wurzeln die Aufnahmerate von Nährstoffen schnell die Fähigkeit des Bodens, Nährstoffe über Diffusion und Massenfluss nachzuliefern (CALDWELL und RICHARDS 1986, GILLESPIE 1989). Bei gleicher Investition an Wurzelbiomasse wie bei *Theobroma* und *Bactris* erzielte *Bixa* in einem gegebenen Bodenvolumen die höchste Wurzellängendichte mit den feinsten Wurzeln. Damit explorierte *Bixa* die nährstoffangereicherten Bodenbereiche am effizientesten, gefolgt von *Theobroma*. Trotz wesentlich geringerer Produktion an Wurzelbiomasse erreichte *Bertholletia* aufgrund durchschnittlich dünnerer Wurzeln die gleiche Wurzellängendichte in den Netztaschen wie *Bactris* und lag damit in der Effizienz vor *Bactris*. Eine dichte Explorierung des Bodens mit feinen Wurzeln ist vor allem für die Aufnahme immobilisierter Nährstoffe wie Phosphat von großer Bedeutung (CALDWELL und RICHARDS 1986), insbesondere, wenn sie – wie Phosphat in den Böden Amazoniens – nur in geringer Menge verfügbar sind. Der Vorteil dickerer Wurzeln liegt in ihrer meist längeren Lebensdauer. Es können daher für Pflanzen bei der Ausbildung sehr feiner, aber kurzlebigerer Wurzeln zusätzliche Kosten entstehen (EISSENSTAT 1992, FITTER 1991, CALDWELL und RICHARDS 1986).

Mit Erde gefüllte Netztaschen, in die Wurzeln einwachsen können, können dazu verwendet werden, die Wachstumsrate von Wurzeln zu bestimmen. Problematisch ist die Tatsache, dass die in die Netztaschen eingefüllte Erde eine andere Dichte besitzen kann als der umgebende Boden, wodurch sich das Wurzelwachstum in den Netztaschen von dem im ungestörten Boden unterscheiden könnte (PERSSON 1990, CALDWELL und VIRGINIA 1989). PERSSON (1984), wie auch HANSSON und ANDREN (1986), jedoch erzielten eine gute Übereinstimmung bei der Abschätzung der Wurzelproduktion durch regelmäßige Entnahme von Bohrkernen und anhand von Netztaschen.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Netztaschen nur für neun Wochen während der Regenzeit im Feld ausgebracht. Bei der Abschätzung der jährlichen Feinwurzelproduktion aus den gewonnenen Daten muss bedacht werden, dass sich die Wachstumsrate während der Regenzeit von der in der Trockenzeit unterscheiden kann. Zumindest bei *Bactris* war während der Regenzeit ein signifikant größerer Zuwachs an Wurzelbiomasse gemessen worden. Die geschätzte jährliche Feinwurzelproduktion im

Stammbereich der untersuchten Bäume lag, mit Ausnahme von *Bertholletia*, über der jährlichen Wachstumsrate von Wurzeln eines Laubwaldes und einer *Pinus*-Pflanzung in Massachusetts, jedoch weit unter der eines Regenwaldes in Venezuela und einer Kaffeeplantage in Costa Rica (Tab. 16). In der Studie von CUEVAS und MEDINA (1983) waren mit Vermiculit gefüllte Netztaschen im Regenwald ausgebracht worden. Womöglich wachsen Wurzeln in dieses Material leichter ein als in natürlichen Boden. Andererseits resultiert eine höhere Feinwurzelproduktion schon aus der wesentlich größeren Wurzelbiomasse in einem Regenwald und auch in der 25-jährigen, mit verschiedenen Schattenbäumen angereicherten Kaffeeplantage (Tab. 14).

| Wald / Pflanzsystem                                              | Feinwurzel-<br>produktion<br>$\text{g m}^{-2} \text{J}^{-1}$ | erfasster<br>oberflächlicher<br>Mineralboden<br>cm | Autoren                      |
|------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|------------------------------|
| 80-jähriger Laubwald,<br>Massachusetts, USA                      | 170                                                          | 15                                                 | MCLAUGHERTY und ABER<br>1982 |
| 53-jährige <i>Pinus resinosa</i><br>Plantage, Massachusetts, USA | 190                                                          | 15                                                 | "                            |
| Terra firme Wald, San Carlos<br>de Rio Negro, Venezuela          | 87                                                           | 40                                                 | JORDAN und ESCALANTE<br>1980 |
| Terra firme Wald, San Carlos<br>de Rio Negro, Venezuela*         | 806                                                          | 10                                                 | CUEVAS und MEDINA<br>1988    |
| 25-jährige Kaffeeplantage,<br>Venezuela**                        | 661                                                          | 7,5                                                | CUENCA et al. 1983           |
| im Stammbereich von:                                             |                                                              |                                                    |                              |
| <i>Bixa</i> , <i>Theobroma</i> und <i>Bactris</i> ***            | 243-394                                                      | 10                                                 | vorliegende Arbeit           |
| <i>Bertholletia</i> ***                                          | 125                                                          | 10                                                 |                              |

**Tab. 16:** Jährliche Wurzelproduktion in den obersten Bodenschichten verschiedener Wälder bzw. Pflanzsysteme. \* mit Vermiculit gefüllte Netztaschen, \*\*regelmäßige Entnahme von Bohrproben, \*\*\*mit Plantagenerde gefüllte Netztaschen während der Regenzeit

Viele Pflanzen bilden vermehrt Wurzeln in nährstoffreichen Bodenbereichen. Die meisten Messungen des Wachstums von Wurzeln zeigten eine positive Reaktion bei einem lokalen Angebot von Nährstoffen; nur bei einem Drittel aller Untersuchungen konnte nur eine geringe oder keine Reaktion festgestellt werden (ROBINSON 1994). Einige Arbeiten

konnten zeigen, dass Pflanzen mit Nährstoffmangel mehr Feinwurzeln als Reaktion auf lokale Nährstoffangebote produzieren als ausreichend versorgte Pflanzen. So konnten FRIEND et al. (1990) demonstrieren, dass bei einem hohen Stickstoffangebot die Wurzelproduktion von Stickstoff gestressten Douglasien-Keimlingen doppelt so hoch war wie bei ungestressten Pflanzen. Sie schlossen daraus, dass das Wurzelwachstum in nährstoffreiche Bodenbereiche durch den Nährstoffstatus einer Pflanze kontrolliert wird. Ebenso fand OSTERTAG (1998) bei auf phosphatarmen Böden etablierten tropischen Wäldern eine stärkeres Wurzelwachstum als Reaktion auf Phosphatdüngung als bei gleichen Waldtypen, die auf weniger phosphatlimitierten Böden wuchsen. RAICH et al. (1993) und STEWART (2000) brachten in Wäldern auf Hawaii und Jamaica mit Nährstoffen angereicherte Netztaschen aus und verglichen die Ergebnisse mit denen zuvor durchgeführter Düngeexperimente. Sie fanden eine gute Übereinstimmung und schlossen daraus, dass neben Düngeexperimenten Netztaschen eine alternative Methode darstellen, um Nährstofflimitierungen in Wäldern zu ermitteln.

Von den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten reagierten die dikotylen Bäume mit einer gegenüber der Kontrolle deutlich vermehrten Wurzelproduktion in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen (signifikant für *Bixa*), jedoch nicht in den mit Phosphat oder Magnesium angereicherten Netztaschen. Die Palme *Bactris* zeigte auf keine Nährstoffapplikation eine deutliche Reaktion. Auf der gering gedüngten Untersuchungsfläche (30 % der empfohlenen Düngermenge) ist offenbar für *Bixa* und eventuell auch für *Theobroma* und *Bertholletia*, Stickstoff limitierend, während kein Mangel an Phosphat oder Magnesium zu herrschen scheint. Für *Bactris* scheint auch die Stickstoffdüngung ausreichend zu sein. Möglicherweise fehlt jedoch *Bactris* die morphologische Plastizität, auf lokale Nährstoffangebote mit vermehrtem Wurzelwachstum zu reagieren. Allgemein wird angenommen, dass Arten mit einer hohen spezifischen Wurzellänge und entsprechend dünnen Wurzeln zu einer höheren Plastizität tendieren (EISSENSTAT 1992). Dementsprechend zeigte *Bixa* als die Art mit der höchsten spezifischen Wurzellänge die stärkste Reaktion auf die Nährstoffapplikationen, während *Bactris* als die Art mit der niedrigsten spezifischen Wurzellänge nicht reagierte.

Bei *Bactris* und *Bertholletia* konnte kein Unterschied zwischen den Ernteerträgen bzw. der Höhe und dem Stammdurchmesser bei einem 30 % oder 100 % Düngenniveau festgestellt werden (SCHROTH et al. 2000a). *Bixa* und *Theobroma* produzierten dagegen bei einer 100 % Düngung signifikant höhere Erträge. Jedoch gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Erträgen bei einer 30 % Düngung mit Stickstoff oder einer

30 % Düngung ohne Stickstoff (SCHROTH et al. 2000a, SCHROTH ET AL 2001c). Gleichzeitig konnten SCHROTH et al. (1999a) in gedüngten Pflanzsystemen unter den Bäumen signifikant höhere Anreicherungen von Nitrat im unteren Mineralboden (bis 2 m Tiefe) nachweisen im Vergleich mit den Gegebenheiten im angrenzenden ungedüngten Sekundärwald. Sie vermuten daher, dass die fehlende Ansprache der Plantagenbäume auf eine erhöhte Stickstoffdüngung entweder darauf zurückzuführen ist, dass die Bäume nicht stickstofflimitiert sind oder dass der applizierte Stickstoff aufgrund hoher Nitrifizierungsraten, intensiver Regenfälle und permeabler Böden zu schnell aus dem Oberboden ausgewaschen wird. Die eigenen Ergebnisse aus dem Netztaschenexperiment sprechen dafür, dass ein Grossteil des Stickstoffdüngers nicht von den Bäumen aufgenommen werden kann, weil er durch Auswaschung in den unteren Mineralboden verloren geht und daher *Bixa*, aber eventuell auch *Theobroma* und *Bertholletia*, im gering gedüngten Pflanzsystem stickstofflimitiert sind.

#### **4.4 Nährstoffaufnahme**

##### **4.4.1 Nährstoffaufnahme aus Nährlösung**

Die Nährstoffaufnahme ist eine wesentliche Funktion von Wurzeln. Sie ist generell abhängig vom Nährstoffangebot und dem Aufnahmepotential einer Pflanze (CHAPIN 1991). In der Regel hat die Ionenaufnahme in Wurzeln die Züge einer Sättigungskinetik und wird in einem niedrigen Konzentrationsbereich gut durch die Michaelis-Menten-Kinetik beschrieben (MARSCHNER 1995, CLARKSON 1985). Bei einer gegebenen Nährstoffkonzentration im Außenmedium ist die Aufnahmerate vieler Nährstoffe abhängig vom Nährstoffstatus einer Pflanze (MARSCHNER 1995). Grundsätzlich nimmt mit steigender interner Konzentration die Aufnahmerate ab und umgekehrt (MARSCHNER 1995). Entsprechend zeigten in der vorliegenden Arbeit die untersuchten Pflanzen vermutlich aufgrund eines hohen Nährstoffstatus keine oder nur eine geringe Nettoaufnahme von Nährstoffen aus einer Nährlösung, die in ihrer niedrigen Konzentration der Nährstoffe der Bodenlösung des Plantagenbodens in Manaus entsprach, wenn sie noch zwei Wochen vor Beginn des Experimentes gedüngt worden waren. Eine Einstellung der Düngung vier Wochen vor Beginn des Experimentes und eine achttägige Vorkultur in entsprechend niedrig konzentrierter Nährlösung erwiesen sich als eine notwendige Vorbedingung für die Messung der Nährstoffaufnahme in die Pflanzen unter den nachgestellten Feldbedingungen.

Außer vom Nährstoffstatus und der Nährstoffkonzentration im Außenmedium ist die Nährstoffaufnahme aus einer Nährlösung noch von vielen weiteren Faktoren abhängig,

wie dem Alter und der Wachstumsphase der Pflanzen, der Temperatur, den Lichtverhältnissen, dem pH, dem Vorhandensein und der Konzentration anderer Nährstoffe (MARSCHNER 1995). Das macht den Vergleich mit Literaturwerten schwierig. Auch verschiedene Messmethoden könnten die Messergebnisse beeinflussen, die zudem auf unterschiedliche Größen wie das Trocken- oder Frischgewicht von Wurzeln oder ganzer Pflanzen, auf die Länge oder die Oberfläche von Wurzeln bezogen werden. Speziell zur Nährstoffaufnahme von Bäumen gibt es bislang nur wenige vergleichbare Arbeiten.

Bei Nitrat zeigten *Bixa* und *Bactris* die höchsten Aufnahmeraten von 0,74 (3,49) und 0,46 (1,03)  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$  bei einer Nitratkonzentration in der Nährlösung von 85 (466)  $\mu\text{M}$  (entsprechend 4,07 (19,1) und 2,77 (6,2)  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ). Die Nitrataufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* waren zumindest bei der niedrigen Nitratkonzentration in der Nährlösung mit 0,08 (0,04) und 0,23 (1,06)  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$  erheblich geringer (entsprechend 0,31 (0,15) und 0,85 (3,39)  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ). Diese Werte liegen, außer für *Bertholletia*, um ein Mehrfaches über den Nitrataufnahmeraten von 16-20 Wochen alten Birken (0,29 (0,5)  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  bei 100 (500)  $\mu\text{M}$  Nitratnährlösung, KREUZWIESER et al. 1997) und auch von vier Wochen alten Kiefern und Lärchen (0,16 und 0,09-0,1  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  bei 100  $\mu\text{M}$  Nitratnährlösung, MALAGOLI et al. 2000). Wesentlich höher sind jedoch, vor allem auch bei einer niedrigen Nitratkonzentration im Nährmedium, die Aufnahmeraten, die KAMMINGA-VAN WIJK und PRINS (1993) bei 6-9 wöchigen Douglasien ermitteln konnten (ca. 4  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$  bei 100 und 500  $\mu\text{M}$  Nitrat). Bei allen diesen Untersuchungen war Nitrat die einzige Stickstoffquelle im Medium und die Pflanzen hatten keine Mykorrhiza ausgebildet. Die maximalen Nitrataufnahmeraten von Reis (0,054  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ , NYE und TINKER 1977) und Mais (0,36  $\text{nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , BARBER 1984) liegen wiederum unter den Aufnahmeraten der tropischen Bäume bzw. in der gleichen Größenordnung wie die Aufnahmeraten von *Bertholletia* (0,31 / 0,15  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  entsprechend 0,057 / 0,57  $\text{nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ).

Im Vergleich zu den anderen Bäumen ist die Nitrataufnahmerate von *Bertholletia* auffällig gering, wenn auch signifikant geringer nur im Vergleich zu *Bixa*. Vor allem aber ließ sich durch eine Erhöhung der Nitratkonzentration von 85 auf 466  $\mu\text{M}$  die Nitrataufnahmerate von *Bertholletia* nicht steigern. MUGWIRA ET AL. (1980) konnten die Nitrataufnahmeraten verschiedener Getreide steigern bis zu einer Nitratkonzentration der Nährlösung von 1mM. KAMMINGA-VAN WIJK und PRINS (1993) dagegen konnten bei Douglasien ab einer Nitratkonzentration von 100  $\mu\text{M}$  ebenfalls keine wesentliche Steigerung der

Aufnahmerate mehr messen. Im brasilianischen Regenwaldgebiet wird *Bertholletia* vermutlich selten mit Nitratkonzentrationen um 500  $\mu\text{M}$  in der Bodenlösung konfrontiert. SCHROTH et al. (2000b) fanden im der Versuchsplantage benachbarten Primärwald eine Stickstoffkonzentration in der Bodenlösung von 159  $\mu\text{M}$  in 0-10 cm Tiefe. Anders sind allerdings die Verhältnisse auf der gedüngten Agroforestryplantage (579  $\mu\text{M}$  Stickstoff in 0-10 cm Tiefe unter den Bäumen bei 100 % Düngung, SCHROTH et al. 2000a).

Die höchsten Phosphataufnahmeraten hatten wieder *Bactris* und *Bixa*. Hier zeigte *Theobroma* die geringste Aufnahmerate – signifikant unterschiedlich gegenüber *Bactris* und *Bixa*. Bezogen auf die Wurzellänge lagen bei einer Phosphatkonzentration der Nährlösung von 8  $\mu\text{M}$  die Phosphataufnahmeraten von *Bertholletia* und *Bixa* (34 und 13  $\text{pmol cm}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) in der gleichen Größenordnung wie die eines 3,5jährigen Apfelbaumes und eines jungen Apfelbaumwurzels (23 und 10  $\text{pmol cm}^{-1} \text{h}^{-1}$ , BHAT 1983). Aufgrund ihrer sehr niedrigen spezifischen Wurzellänge lag die Phosphataufnahme bezogen auf die Wurzellänge von *Bactris*-Wurzeln weit darüber (216  $\text{pmol cm}^{-1} \text{h}^{-1}$ ). Bei *Theobroma* war eine Phosphataufnahme bei gleicher Phosphatkonzentration kaum messbar. Bei einer Phosphatkonzentration von 16  $\mu\text{M}$  lagen die Aufnahmeraten aller vier untersuchten Baumarten (*Bactris* 661, *Bixa* 527, *Bertholletia* 91, *Theobroma* 56  $\text{nmol g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ) zum Teil ganz erheblich über den maximalen Aufnahmeraten von Mais, Gerste und Lauch (32, 31-40 und 13  $\text{nmol g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ , NYE und TINKER 1977). Auch die maximalen Phosphataufnahmeraten von Weizen und Soja bezogen auf die Wurzeloberfläche lagen mit 50,4 und 28,8  $\text{pmol cm}^{-2} \text{h}^{-1}$  (BARBER 1984) noch unter der Aufnahmerate von *Theobroma* (89  $\text{pmol cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ). Die Mindestkonzentrationen an Phosphat in der Nährlösung, ab denen eine Nettoaufnahme erfolgte, waren für die Plantagenbäume (1,49  $\mu\text{M}$  *Bactris* - 7,84  $\mu\text{M}$  *Theobroma*) jedoch weit höher als für junge Apfelbaumwurzelsstöcke bzw. Apfelbaumkeimlinge (0,25-0,5  $\mu\text{M}$ , BHAT 1983) oder Tomate, Soja und Deutsches Weidelgras (0,12, 0,04 und 0,01  $\mu\text{M}$ , MARSCHNER 1995). Vor allem lagen sie weit über der Phosphatkonzentration in der Bodenlösung des Plantagenbodens (< 0,06  $\mu\text{M}$  als Phosphat, 0,3-0,6  $\mu\text{M}$  organisch gebundener Phosphor, persönliche Mitteilung SCHROTH). Die Bäume müssen daher in der Lage sein, die Phosphatkonzentration der Bodenlösung in Wurzelnähe zu erhöhen, indem sie durch Wurzelexsudate Phosphor mobilisieren, oder sie müssen ihre Phosphorversorgung durch Symbiose mit Mykorrhizapilzen sicher stellen. In den Tropen haben Mykorrhizapilze eine große Bedeutung für die Versorgung der Pflanzen mit Phosphor (JAKOBSEN 1998, BRUNDRETT et al. 1996, NEWSHAM et al. 1995). Ein Jahr nach Ausbringung der jungen Bäume ins Feld konnte IDCZAK (1994) jedoch nur bei *Bixa* einen

hohen Besiedlungsgrad der Wurzeln mit Mykorrhizapilzen von bis zu 66 % messen. Der Besiedlungsgrad der anderen Bäume lag unter 3 % (IDCZAK 1994, FELDMANN 1995). Auch nach ca. fünf Jahren fiel ein im Gegensatz zu den anderen Arten großer Pilzhyphenbesatz der *Bixa*-Wurzeln auf. Es wurde allerdings nicht überprüft, ob es sich dabei um Mykorrhizapilze handelte. *Bactris* ist eigentlich dafür bekannt, Symbiosen mit Mykorrhizapilzen zu bilden, doch kann nach CLEMENT und HABTE (1995) die Abhängigkeit von der Symbiose unter verschiedenen *Bactris*-Varietäten sehr variieren. Möglicherweise spielt für *Bactris*, *Bertholletia* und *Theobroma* auf der Agroforestryplantage die Mobilisierung von Phosphor durch Wurzelexsudate eine größere Rolle als eine Phosphorversorgung durch Mykorrhizapilze.

Wie schon zuvor für die Anionen Nitrat und Phosphat beschrieben, hatten *Bixa* und *Bactris* auch bei Sulfat die höchsten Aufnahmeraten. *Bertholletia* und *Theobroma* gaben bei einer Sulfatkonzentration von 55  $\mu\text{M}$  zunächst Sulfat in die Nährlösung ab. Bei einer Sulfatkonzentration von 178  $\mu\text{M}$  nahmen sie zwar Sulfat auf, steigerten die Aufnahmerate aber im Gegensatz zu *Bactris* und *Bixa* nicht signifikant. Die Sulfataufnahmerate von 16-20 Wochen alten Birken ließ sich dagegen bis zu einer Konzentration der Nährlösung von 7000  $\mu\text{M}$  Sulfat steigern (KREUZWIESER et al. 1996). Allerdings lag die Aufnahmerate der Birken bei einer Sulfatkonzentration von ca. 200  $\mu\text{M}$  mit ca. 0,03  $\mu\text{M } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  noch unter der von *Bertholletia* (0,08  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ) und war sogar bei einer Sulfatkonzentration von ca. 7000  $\mu\text{M}$  mit 0,11  $\mu\text{M } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  noch weit niedriger als die Aufnahmeraten, die bei *Bixa* und *Bactris* gemessen wurden (2,28 und 2,23  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ).

*Bixa* und *Bertholletia* zeigten einen Tag nach Angebot einer erhöhten Sulfatkonzentration in der Nährlösung (178  $\mu\text{M}$ ) eine signifikant höhere Aufnahmerate. Bei *Bixa* war dies eine um 61 % gesteigerte Sulfataufnahme bei 55  $\mu\text{M}$  Sulfat gegenüber den Verhältnissen vor der Erhöhung. Am selben Tag war auch die Phosphatkonzentration in der Nährlösung erhöht worden. Eine Erhöhung der Phosphatkonzentration hatte aber bei *Bixa* zuvor keinen Einfluß auf die Sulfataufnahme gezeigt. JACKSON und CALDWELL (1991) konnten eine gesteigerte Aufnahme von Phosphat oder Ammonium feststellen, wenn die Pflanzen drei Tage vorher mit Phosphat oder Ammonium gedüngt wurden. Auch DREW und SAKER (1978) und JACKSON et al. (1990) konnten eine gesteigerte Phosphataufnahme nach einer lokalen Applikation von Phosphat nachweisen. *Bixa* besitzt offenbar eine physiologische Plastizität, die es ihr ermöglicht, sich schnell an höhere Sulfatangebote anzupassen. Unklarer sind die Verhältnisse bei *Bertholletia*, da sie, wie

schon bei einer Erhöhung der Nitratkonzentration der Nährlösung, auch bei einer Erhöhung der Sulfatkonzentration keine signifikant gesteigerte Aufnahmerate zeigte. *Bertholletia* benötigt offenbar mehr Zeit, um sich an das Angebot einer höheren Sulfatkonzentration anzupassen. Nach der Erhöhung der Nitratkonzentration konnte jedoch auch zwei Tage später keine Steigerung der Nitrataufnahme festgestellt werden. *Bactris* erzielte von den untersuchten Arten die deutlich höchste Kaliumaufnahmerate, signifikant erhöht im Vergleich zu *Bertholletia* und *Theobroma*. Während der sechs aufeinander folgenden Messtage blieb die Kaliumaufnahmerate bei allen Arten relativ konstant. Eine Erhöhung der Konzentrationen von Nitrat, Phosphat, Sulfat oder Magnesium hatte also keinen Einfluss auf die Kaliumaufnahmerate. KUHN (1993) konnte bei einer Kaliumkonzentration der Nährlösung von 1 mM keine Kaliumnettoaufnahme bei zweijährigen Fichten messen. Der Kaliuminflux und der Kaliumefflux betrugen jeweils ca.  $5,5 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG nach 24 Stunden}$ . Im Markierungsexperiment mit stabilen Isotopen konnten für *Bactris* bei einer Kaliumkonzentration von nur  $36 \mu\text{M}$  weit größere Influx- und Effluxraten gemessen werden ( $29,1$  und  $18,8 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG } 24 \text{ h}^{-1}$ ). Damit war die Kaliuminfluxrate von *Bactris* nach 24 Stunden knapp dreimal höher als die netto gemessene Aufnahmerate ( $10 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG } 24 \text{ h}^{-1}$ ). Im Experiment zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösung war die Kaliumnettoaufnahmerate von *Bactris* bei einer nur doppelt so hohen Kaliumkonzentration ( $87 \mu\text{M}$ ) 17 mal höher ( $5,8$  gegenüber  $0,35 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ). Der Grund liegt vermutlich in der zu Anfang des Kapitels beschriebenen unterschiedlichen Vorbehandlung der Pflanzen, wodurch die *Bactris*-Pflanzen im Markierungsexperiment wahrscheinlich einen höheren Kaliumstatus hatten. Für viele Nährstoffe ist nachgewiesen, dass Pflanzen durch feedback Regulation der internen Konzentration die Aufnahmerate kontrollieren können (MARSCHNER 1995). So zeigen Wurzeln von Gerste bei steigendem Kaliumgehalt im Wurzelgewebe abnehmende Kaliuminfluxraten ( $3,05 - 1,16 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  bei  $20,9 - 57,8 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG Wurzel}$ , GLASS und DUNLOP 1979). Eine Abnahme der Nettoaufnahme bei steigender interner Konzentration kann auch durch höhere Effluxraten hervorgerufen werden (MARSCHNER 1995).

Wie schon die Phosphataufnahmeraten, liegen auch die Kaliumnettoaufnahmeraten aller vier untersuchten Baumarten – bei einer Kaliumkonzentration der Nährlösung von  $87 \mu\text{M}$  (*Bactris*  $5,8$ , *Bixa*  $1,9$ , *Bertholletia*  $0,198$ , *Theobroma*  $0,553 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ) – zum Teil ganz erheblich über den maximalen Kaliumaufnahmeraten von Mais und Gerste ( $0,108$  und  $0,202 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ , NYE und TINKER 1977). Bezogen auf die Wurzeloberfläche liegen die Aufnahmeraten der Bäume auch über der maximalen Aufnahmerate von

Weizen ( $0,252 \text{ nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , BARBER 1984). Die Kaliumaufnahme von Mais ( $1,44 \text{ nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , BARBER 1984) wird aber nur von *Bactris* übertroffen (*Bactris* 2,59, *Bixa* 1,03, *Bertholletia* 0,54, *Theobroma* 0,97  $\text{nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )

Für die zweiwertigen Kationen Magnesium und Kalzium zeigten bei niedrigen Konzentrationen in der Nährlösung ( $40 \text{ }\mu\text{M}$  Magnesium,  $73 \text{ }\mu\text{M}$  Kalzium) wieder *Bixa* und *Bactris* zum Teil signifikant die höchsten Aufnahmezeiten. *Bertholletia* und *Theobroma* gaben bei diesen Konzentrationen Magnesium bzw. Magnesium und Kalzium in die Nährlösung ab. Bei einer hohen Magnesiumkonzentration ( $395 \text{ }\mu\text{M}$ ) hatten alle Pflanzen ähnlich hohe Magnesiumaufnahmezeiten. Zwischen den beiden zweiwertigen Kationen konnten antagonistische Interaktionen beobachtet werden. Es ist bekannt, dass Kationen wie Kalium und Kalzium die Aufnahmezeit von Magnesium stark hemmen können. Dies wird auf eine schwache Bindung von Magnesium an den Bindungsstellen der Zellmembran aufgrund der großen Hydrathülle der Magnesiumionen zurückgeführt, wodurch Kalium und Kalzium effektiv mit Magnesium konkurrieren (MARSCHNER 1995). In dieser Arbeit konnte umgekehrt eine signifikante Hemmung der Kaliumaufnahme durch eine hohe Konzentration von Magnesium in der Nährlösung gemessen werden. Alle Pflanzen gaben bei einer Magnesiumkonzentration von  $395 \text{ }\mu\text{M}$  und einer Kalziumkonzentration von  $73 \text{ }\mu\text{M}$  netto Kalzium in die Nährlösung ab, bzw. die Kalziumabgabe war enorm erhöht. Am folgenden Messtag, bei einer wieder verringerten Magnesiumkonzentration von  $40 \text{ }\mu\text{M}$ , zeigten alle Pflanzen eine gegenüber allen anderen Messtagen deutlich, meist signifikant erhöhte Kalziumaufnahme, obwohl die Kalziumkonzentration der Nährlösung gleichbleibend  $73 \text{ }\mu\text{M}$  betrug. Zudem waren die Kalziumaufnahmezeiten aller Arten nun ungefähr gleich hoch. Gleichzeitig gaben *Bertholletia* und *Theobroma* Magnesium in die Nährlösung ab (signifikant bei *Theobroma*). Die gesteigerte Kalziumaufnahme ist vermutlich mit einem Kalziumdefizit der Pflanzen durch die Kalziumabgabe am Vortag zu erklären. Die Magnesiumabgabe von *Bertholletia* und *Theobroma* dagegen könnte mit einem hohen Magnesiumgehalt der Pflanzen durch die hohe Magnesiumaufnahme am Vortag erklärt werden. Hier zeigt sich, welchen enormen Einfluss der Nährstoffstatus einer Pflanze auf die Aufnahme haben kann. Eine Hemmung der Kaliumaufnahme durch eine hohe Magnesiumkonzentration konnte nicht beobachtet werden. Auch sonst konnten keine signifikanten Effekte durch hohe Magnesium-, Nitrat-, Phosphat- oder Sulfatkonzentrationen auf die Aufnahme anderer Ionen gemessen werden.

Am Tag der höchsten Kalziumaufnahme lagen die Aufnahmezeiten der Pflanzen ( $0,84\text{--}2,3 \text{ }\mu\text{mol g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ) ungefähr in der selben Größenordnung wie die

Kalziumaufnahme von Hafer und Mais ( $1,7$  und  $3,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ,  $100 \mu\text{M}$  Kalzium in der Nährlösung, NYE und TINKER 1977).

Bei dem Mikronährstoff Eisen, den Pflanzen nur in Spuren benötigen, ergaben schon geringe Konzentrationserhöhungen in der Nährlösung gesteigerte Aufnahmeleistungen. Bezogen auf das Wurzelgewicht hatte *Bactris* die signifikant höchsten Eisenaufnahmeleistungen und auch die niedrigste Mindestkonzentration, ab der eine Eisenaufnahme erfolgte ( $0,85$  gegenüber  $1 \mu\text{M}$  bei den anderen Pflanzen). Die durchschnittliche Eisenkonzentration in der Bodenlösung des Plantagenbodens liegt mit  $1,8 \mu\text{M}$  Eisen ( $0-10 \text{ cm}$  Tiefe, SCHMIDT 1996) über diesen Mindestkonzentrationen und erlaubt den Pflanzen eine problemlose Eisenversorgung.

Nach CHAPIN (1980) nehmen Pflanzen nährstoffarmer Habitate im Vergleich zu Pflanzen fruchtbarer Habitate bei extrem geringer Nährstoffverfügbarkeit zwar ähnliche Mengen oder sogar mehr Nährstoffe auf, haben unter hoher Nährstoffverfügbarkeit jedoch geringere Aufnahmeleistungen. Der Autor vermutet, dass die maximalen Aufnahmeleistungen von Pflanzen unfruchtbarer Habitate unter denen von Pflanzen fruchtbarer Habitate liegen, weil in Gebieten geringer Nährstoffverfügbarkeit, wo die Aufnahme durch die Diffusion von Ionen limitiert ist, eine evolutive Selektion auf höhere Aufnahmekapazitäten geringe Bedeutung hat. Insbesondere für *Bactris* und *Bixa*, die hohe Aufnahmeleistungen zeigten und diese mit erhöhter Konzentration der Nährlösung auch stark steigern konnten, trifft dies sicher nicht zu. Im Vergleich mit den Literaturwerten lagen die Aufnahmeleistungen der vier tropischen Bäume meistens in der selben Größenordnung bzw. über den teilweise maximalen Aufnahmeleistungen von Bäumen temperater und borealer Regionen und besonders krautiger Feldpflanzen. Insbesondere die Aufnahmeleistungen für den im Boden sehr immobil, durch die Diffusion limitierten Nährstoff Phosphat waren deutlich höher als die maximalen Phosphataufnahmeleistungen von Mais, Gerste, Weizen, Soja und Lauch. Die Hypothese von CHAPIN (1980) wird durch die Ergebnisse zur Nährstoffaufnahme der vier tropischen Bäume daher nicht gestützt.

Die Nährstoffaufnahmeleistungen wurden in dieser Arbeit sowohl auf das Wurzelgewicht als auch auf die Wurzeloberfläche bezogen. Das Wurzeltrockengewicht lässt sich schnell und mit hoher Genauigkeit bestimmen. Daher werden meist auch in der Literatur die Aufnahmeleistungen pro Wurzelgewicht angegeben. Biologisch relevanter ist jedoch der Bezug auf die Wurzeloberfläche, über die die Aufnahme der Nährstoffe erfolgt. Die

Bestimmung der Wurzeloberfläche ist allerdings zeitaufwendiger und weniger genau möglich als die Bestimmung des Wurzelgewichtes.

Wurden die Aufnahmeraten statt auf das Wurzelgewicht auf die Wurzeloberfläche bezogen, so erhöhten sich die Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* im Verhältnis zu den beiden anderen Arten aufgrund ihrer geringeren spezifischen Wurzeloberfläche. Während bei Bezug der Aufnahmeraten auf das Wurzelgewicht immer *Bactris* und / oder *Bixa* die höchsten Aufnahmeraten gezeigt hatten, waren bei Bezug auf die Wurzeloberfläche die Aufnahmeraten von *Bertholletia* und *Theobroma* zum Teil gleich hoch oder im Einzelfall sogar höher als bei *Bactris* und *Bixa*. So lagen die Magnesium- und die Nitrataufnahmeraten von *Theobroma* in der selben Größenordnung wie die von *Bixa* und *Bactris*. Bei *Bertholletia* waren es die Phosphataufnahmeraten (8 und 16  $\mu\text{M}$ ), die bezogen auf die Wurzeloberfläche in der selben Größenordnung lagen wie die von *Bixa* und *Bactris*. Auch hatte *Bertholletia* bezogen auf die Wurzeloberfläche die höchste Eisenaufnahmerate, signifikant unterschiedlich gegenüber der Eisenaufnahmerate von *Bixa*.

#### **4.4.2 Nährstoffaufnahme im Pflanzsystem**

Im allgemeinen wird angenommen, dass morphologische Parameter, wie der Wurzeldurchmesser und die Wurzellängendichte, eine größere Bedeutung für die Nährstoffaufnahme haben als die physiologischen Aufnahmekapazitäten der Wurzeln, weil die Nachlieferung der Nährstoffe im Boden durch Massenfluss und Diffusion gewöhnlich limitierender ist als die Aufnahmerate (CALDWELL 1987). Dies gilt insbesondere für im Boden immobile Nährstoffe wie Phosphat. Doch konnten, wie zuvor schon erwähnt, JACKSON et al. (1990) und JACKSON und CALDWELL (1991) physiologische Anpassungen von Pflanzen an nährstoffreiche Bodenbereiche nachweisen. Eine physiologische Plastizität bezüglich der Phosphataufnahme zeigten sogar Pflanzen, die auf Böden mit geringer Phosphatverfügbarkeit wuchsen. Die Autoren vermuten daher, dass die Aufnahmekapazität für die Nährstoffaufnahme im Boden bedeutsamer ist als oft geglaubt.

Wird in einem Bereich gedüngt, in dem Wurzeln verschiedener Arten miteinander konkurrieren, so ist gut vorstellbar, dass die Art mit der höheren Aufnahmekapazität mehr von der Düngung profitiert. Auf der Agroforestryplantage hat so *Bactris* im Überlappungsbereich mit den Wurzelsystemen von *Theobroma* und *Bertholletia* aufgrund der großen Wurzelbiomasse mit einer sehr großen Oberfläche bei gleichzeitig

meist höheren Aufnahmeraten ein höheres Nutzungspotential für den applizierten Dünger.

Bei der Übertragung der Ergebnisse zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösung auf die Nährstoffaufnahme im Boden muss aber Verschiedenes bedacht werden. Zum einen wurden im Experiment zur Nährstoffaufnahme mehrere Monate alte Jungpflanzen verwendet, die sich in einer anderen Wachstumsphase mit eventuell gesteigertem Nährstoffbedarf befanden als ihn die mehrjährigen Bäume auf der Plantage aufweisen. Womöglich ist die Aufnahmerate der Jungbäume z.B. durch eine vermehrte Anzahl von Ionencarriern in der Plasmamembran erhöht. Auch der Einfluss einer Mykorrhiza, die vermutlich vor allem bei *Bixa* eine sehr große Rolle spielt, konnte im Nährlösungsversuch nicht erfasst werden. Ebenso fand die möglicherweise vorhandene Fähigkeit der Arten, die Nährstoffkonzentration an der Wurzeloberfläche mit Hilfe von Wurzelexsudaten zu erhöhen, keine Berücksichtigung. Der grundsätzliche Unterschied zwischen der Nährstoffaufnahme aus einer Nährlösung und aus dem Boden besteht darin, dass, wie schon erwähnt, im Boden die Nachlieferung der Nährstoffe an die Wurzeloberfläche durch Massenfluss und Diffusion oft limitierend ist. Das Angebot von Phosphat, Kalium und auch Ammonium an der Wurzeloberfläche hängt vorwiegend von deren Diffusion im Boden ab. Bei Nitrat, Magnesium und Kalzium dominiert die Anlieferung an die Wurzeln durch Massenfluss (MARSCHNER et al. 1991, MARSCHNER 1995). Hier spielt die Transpiration der Pflanze eine wichtige Rolle. Magnesium und Kalzium können sich sogar angetrieben durch den Transpirationsstrom an der Wurzeloberfläche akkumulieren (CHAPIN 1980).

Trotz alledem kann die Berechnung der potentiellen Nährstoffaufnahme im Feld, basierend auf den Ergebnissen zur Nährstoffaufnahme von Jungpflanzen, einen guten Hinweis darauf geben, wo Nährstoffe im Pflanzsystem gut aufgenommen werden und wo die Gefahr von Nährstoffverlusten durch Auswaschung besteht. Es ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei der Analyse der Wurzelabstände im Pflanzsystem: Durch die große Wurzelbiomasse mit einer sehr großen Oberfläche bei gleichzeitig hohen Aufnahmeraten ist die potentielle Nährstoffaufnahme aller Nährstoffe im gesamten Wurzelbereich von *Bactris*, und damit auch in den zur *Bactris*-Pflanzreihe gerichteten Stammbereichen von *Theobroma* und *Bertholletia*, mit großem Abstand am höchsten. Wenn man berücksichtigt, dass die potentielle Nährstoffaufnahme von *Bixa* durch die Ausbildung einer Mykorrhiza vermutlich wesentlich höher ist als berechnet, so ist in den zu *Theobroma* gerichteten Stammbereichen von *Bertholletia* die potentielle Nährstoffaufnahme am geringsten. Insbesondere ist zu bedenken, dass *Bertholletia* nicht

in der Lage war, die Aufnahmerate bei einer Erhöhung der Nitrat- und Sulfatkonzentration im Medium zu steigern. Daher ist dort nach Düngung die Gefahr von Nährstoffverlusten durch Auswaschung am größten.

Die einzelnen Baumarten erhalten unterschiedliche Düngermengen. Die Stickstoffdüngung von *Bactris* und *Bertholletia* war 1997 und 1998 knapp halb so hoch wie die von *Theobroma* und *Bixa*. Appliziert wurde der Dünger als Ammoniumsulfat. In den meisten Fällen wird Ammonium von Pflanzen bevorzugt aufgenommen und hemmt gleichzeitig die Nitrataufnahme (MARSCHNER 1995). Nach SCHROTH et al. (2000a) verläuft aber die Nitrifizierung auf der Plantage sehr rasch. Wenige Wochen nach einer Stickstoffdüngung mit Harnstoff lagen 77 % des Stickstoffs als Nitrat im Boden vor. Durchschnittlich beträgt der Nitratanteil am Stickstoffgehalt des Bodens unter den Bäumen bis in 2 m Tiefe über 90 % (SCHROTH et al. 1999a). In der Bodenlösung der oberen 10 cm des Bodens liegt der Stickstoffgehalt unter den Bäumen bei 329  $\mu\text{M}$  bzw. 579  $\mu\text{M}$  bei voller bzw. niedriger Düngung der Pflanzsysteme. Bei solch hohen Konzentrationen benötigt *Bertholletia* für die Aufnahme des applizierten Düngers, unter der Bedingung gleichbleibend hoher Stickstoffkonzentration der Bodenlösung, schätzungsweise 2,5 bis 12 mal länger für die Resorption als die anderen Baumarten, trotz geringerer Düngung im Vergleich zu *Theobroma* und *Bixa*. Zwischen den anderen Baumarten sind die Unterschiede geringer. Die für die Aufnahme des Stickstoffdüngers geschätzte relative Dauer nimmt in der Reihe *Bactris*-*Theobroma*-*Bixa* zu. In der selben Reihenfolge nimmt entsprechend die Gefahr der Stickstoffauswaschung in den Unterboden zu und ist im Stammbereich von *Bertholletia* am höchsten. Dies spiegelt sich jedoch nicht in der Stickstoffanreicherung im Boden unter den Bäumen bis zu einer Tiefe von 2 m wieder. SCHROTH ET AL. (1999a) fanden im Oktober-November 1997 zwar in den oberen 10 cm Boden unter *Bertholletia* den höchsten Stickstoffgehalt, doch in 50-200 cm Tiefe war die Stickstoffakkumulation unter *Theobroma* am höchsten (signifikant in 100-150 cm Tiefe), während sich die Anreicherungen unter *Bactris*, *Bixa* und *Bertholletia* kaum unterschieden. Bei der im Vergleich tiefer wurzelnden *Bertholletia* ist eventuell die Stickstoffaufnahme durch Wurzeln unterhalb einer Tiefe von 40 cm, die bei der Berechnung der potentiellen Nährstoffaufnahme unberücksichtigt blieben, von großer Bedeutung (im Stammbereich der Nachbarbäume war 1997 die *Bertholletia*-Wurzelbiomasse noch sehr gering). Umgekehrt ist bei dem sehr oberflächennahen Wurzelsystem von *Bactris* der Stickstoff schnell außerhalb der Reichweite der Wurzeln. Dies vor allem, da im Stammbereich von *Bactris* durch den hohen Stammabfluss des

Regenwassers die Gefahr der Nährstoffauswaschung erhöht ist (SCHROTH et al. 1999b). Bis zu einer Tiefe von 40 cm ist die Wurzeloberfläche im Stammbereich von *Bactris* zwar noch signifikant höher im Vergleich zu den anderen Bäumen, doch haben die *Bactris*-Wurzeln den mit Abstand größten Wurzeldurchmesser, was für die Nährstoffaufnahme aufgrund des im Verhältnis zur Wurzeloberfläche geringeren umgebenden Bodenvolumens nachteilig ist. Bei *Bixa* könnte die Mykorrhiza für die Nährstoffaufnahme eine wichtige Rolle spielen. Zusätzlich wäre denkbar, dass *Bixa* als Reaktion auf die Stickstoffdüngung viele feine aber kurzlebige Wurzeln bildet, wodurch kurzfristig das Potential zur Stickstoffaufnahme im Stammbereich erhöht wird. So könnte das Zusammenspiel vieler Faktoren letztendlich dazu führen, dass bei dem gegebenen Düngeregime der Stickstoffverlust nicht unter *Bertholletia*, sondern unter *Theobroma* am größten ist.

#### **4.5 Zusammenfassende Charakterisierung der Arten und Managementempfehlungen**

##### **4.5.1 *Bactris gasipaes***

*Bactris* bildet pro Baum und Flächeneinheit die weitaus größte Wurzelbiomasse. Etwa die Hälfte der Fläche des Pflanzsystems wird von der enormen *Bactris*-Wurzelbiomasse dominiert. Die Ausdehnung des Wurzelsystems ca. fünfjähriger Bäume blieb innerhalb eines Untersuchungszeitraumes von 1 ¼ Jahren relativ konstant. Das Wurzelsystem ist extrem oberflächennah ausgebildet. Ein Großteil der Wurzeln ist in den oberen 5 cm des Bodens in einem dichten Wurzelgeflecht konzentriert. Die Exponierung der Wurzeln an der Bodenoberfläche macht *Bactris* offensichtlich sehr anfällig gegenüber Trockenstress und führt während der Trockenzeit ohne Schutz durch Bodendecker zum Absterben eines erheblichen Teils der Wurzeln. Die Wurzeln sind sehr dick; fast die Hälfte aller *Bactris*-Wurzeln hat einen Durchmesser von 2-5 mm. Dadurch ist bei *Bactris*-Wurzeln das Verhältniss von Wurzeloberfläche und umgebendem Bodenvolumen ungünstiger als bei dünnen Wurzeln und die Nährstoffe sind in Wurzelnähe schneller erschöpft (CALDWELL und RICHARDS 1986, GILLESPIE 1989). Der Vorteil von dicken, bei der Produktion für die Pflanze kostenintensiven, Wurzeln liegt in einer vermutlich längeren Lebensdauer (EISSENSTAT 1992, FITTER 1991). Die spezifische Wurzellänge der dicken *Bactris*-Wurzeln ist sehr gering, im Stammbereich jedoch erreicht *Bactris* aufgrund der großen Wurzelmenge eine vergleichbar hohe Wurzellängendichte wie *Theobroma*, die signifikant über der von *Bertholletia* und *Bixa* liegt. Aufgrund der seitlich nicht miteinander verwachsenen Exodermiszellen (BENECKE 1997), ist die spezifische

Oberfläche trotz der Dicke der Wurzeln sehr hoch. Im Stammbereich ist die Wurzeloberfläche von *Bactris* signifikant höher im Vergleich zu den anderen Arten. *Bactris* zeigt keine Reaktion auf lokale Nährstoffanreicherungen. Unklar ist, ob *Bactris* die morphologische Plastizität fehlt, auf lokale Nährstoffangebote mit vermehrtem Wurzelwachstum zu reagieren, oder ob für *Bactris* die Stickstoff-, Phosphat- und Magnesiumdüngung bei 30 % Düngung ausreichend ist. Die Wachstumsrate von *Bactris*-Wurzeln ist, bezogen auf die Wurzelbiomasse, vergleichbar mit der von *Theobroma* und *Bixa*, bezogen auf die Wurzellänge jedoch sehr gering. Im Vergleich zu den anderen Arten exploriert *Bactris* wurzelfreie Bodenbereiche damit sehr ineffizient. Im Pflanzsystem überlappt das Wurzelsystem von *Bactris* mit den Wurzelsystemen der 4 m entfernten Nachbarbäume *Theobroma* und *Bertholletia* bis zu deren Stamm. Aufgrund der geringen Wurzelabstände in den oberen 5 cm des Bodens im *Bactris*-Wurzelbereich konkurriert *Bactris* mit den Nachbarbäumen um die Düngung in deren Stammbereich, sofern der Dünger vorrangig auf der der *Bactris*-Pflanzreihe zugewandten Seite appliziert wird. *Bactris*-Wurzeln haben hohe Nährstoffaufnahmeleistungen. Zusammen mit der großen Wurzeloberfläche führt dies zu hohen potentiellen Aufnahmeleistungen im Pflanzsystem und effektiver Konkurrenz mit den Nachbarbäumen. Trotzdem kommt es vermutlich durch Auswaschung außerhalb der Reichweite des sehr oberflächennahen *Bactris*-Wurzelsystems zu Verlusten mobiler Düngernährstoffe wie z.B. Nitrat.

#### **4.5.2 *Bertholletia excelsa***

Auch *Bertholletia* bildet pro Baum eine große Wurzelbiomasse, die sich jedoch auf ein großes Bodenvolumen verteilt. Die Strategie von *Bertholletia* liegt in einer sehr weiträumigen Explorierung des Bodens mit einer über weite Strecken relativ gleichbleibenden Wurzeldichte. Das *Bertholletia*-Wurzelsystem erreicht dabei eine sehr große Gesamtlänge. Etwa 5-6 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen im Feld durchwurzelt *Bertholletia* den Großteil des Pflanzsystems. Das Wurzelsystem ist deutlich weniger oberflächennah ausgebildet als die Wurzelsysteme der anderen Baumarten. Es kann auf einen erheblichen Anteil von Feinwurzeln unter der erfassten Tiefe von 40 cm geschlossen werden. Die Feinwurzeln mit einem Durchmesser von unter 1 mm sind relativ dick, doch ist ihr Anteil an der Gesamtwurzelbiomasse dafür hoch. Die spezifische Wurzellänge und Wurzeloberfläche sind ähnlich der von *Theobroma* und nehmen eine Mittelstellung zwischen *Bactris* und *Bixa* ein. Im Stammbereich ist die Wurzellängendichte ähnlich niedrig wie bei *Bixa*. Die Wachstumsrate der Wurzeln liegt bei Bezug auf die Wurzelbiomasse etwas unter der der anderen Arten. *Bertholletia*

sprach auf eine lokale Bodenanreicherung mit Nitrat an, was auf einen Stickstoffmangel bei 30 % Düngung deuten kann. Die Nährstoffaufnahmeleistungen sind im Vergleich zu *Bactris* und *Bixa* meist eher niedrig. Vor allem fehlt *Bertholletia* die physiologische Plastizität, die Aufnahmeleistungen von Nitrat und Sulfat bei erhöhter Konzentration in der Nährlösung zu steigern. Daher sind die potentiellen Aufnahmeleistungen im Feld gering und führen zusammen mit weiten Wurzelabständen im Stammbereich der Bäume nach Düngung zu einer erhöhten Gefahr des Nährstoffverlustes durch Auswaschung. Dass sich die Nitratakkumulation im Unterboden unter *Bertholletia* trotzdem kaum von der unter *Bactris* und *Bixa* unterscheidet (SCHROTH et al. 1999a, Entnahme der Bodenproben Oktober-November 1997), weist darauf hin, dass *Bertholletia* in der Lage ist, einen Teil des Nitrates aus größerer Bodentiefe zu recyceln, trotz der im Vergleich zu *Bixa* geringen Stickstoffdüngung, Verluste in den Unterboden jedoch nicht zu vermeiden mag. Im Pflanzsystem ist ca. sechs Jahre nach Ausbringung der Pflanzen im Feld (April 1999) die Präsenz von *Bertholletia*-Wurzeln im Stammbereich von *Bactris* besonders hoch. Eventuell profitiert *Bertholletia* dort von Düngerverlusten durch Auswaschung. Die Kombination von sehr oberflächennah wurzelnden *Bactris*-Pflanzen mit tiefer wurzelnden *Bertholletia*-Pflanzen im Pflanzsystem erscheint sehr günstig, da durch unterschiedliche Bodendurchwurzelung einzelner Taxa die unterirdische Raumkonkurrenz reduziert und zugleich die Effizienz der Nutzung der Wasser- und Mineralstoffreserven im Boden gesteigert wird (LÖSCH 2001). Es wäre interessant zu untersuchen, ob sich durch die gegenüber 1997 weitere Expansion des *Bertholletia*-Wurzelsystems und der bevorzugten Präsenz der Wurzeln im Stammbereich von *Bactris* die Stickstoffauswaschung in den Unterboden im Stammbereich der Nachbarbäume in den Folgejahren verringert.

#### **4.5.3 *Theobroma grandiflorum***

*Theobroma* hat ein sehr oberflächennah ausgebildetes Wurzelsystem. Die Ausdehnung dieses Wurzelsystems entspricht weitgehend der Kronenprojektionsfläche. Bei einem Alter der Bäume von ca. fünf Jahren nimmt im Vergleich zu den anderen Arten das *Theobroma*-Wurzelsystem die geringste Fläche ein, zeigt aber einen weiteren Zuwachs. Die Wurzeln der Durchmesserklasse unter 1 mm sind sehr fein. Die spezifische Wurzellänge ist etwas geringer als die von *Bixa*, die Wurzellängendichte im Stammbereich ist bei *Theobroma* jedoch signifikant höher im Vergleich zu *Bixa*. Die Wurzelabstände sind in den oberen 5 cm des Bodens im Stammbereich entsprechend gering. Auch *Theobroma* sprach auf eine lokale Bodenanreicherung mit Nitrat an, was

auf einen Stickstoffmangel bei 30 % Düngung deutet. Die Nährstoffaufnahmeleistungen sind im Vergleich zu *Bactris* und *Bixa* oft niedriger, vor allem bei Bezug der Aufnahmeleistung auf das Wurzelgewicht. Die potentiellen Nitrataufnahmeleistungen sind jedoch im Stammbereich bei hoher Nitratkonzentration in der Bodenlösung relativ hoch. Das *Theobroma*-Wurzelsystem ist dominant in Konkurrenz mit dem *Bixa*-Wurzelsystem und grenzt dieses aus. Dagegen überlappt es bei einem Pflanzabstand von 4 m zur Hälfte mit dem *Bactris*-Wurzelsystem, wird aber durch dieses in seiner Ausdehnung und der Wurzelbiomasseproduktion eingeschränkt.

#### **4.5.4 *Bixa orellana***

Das Wurzelsystem von *Bixa* ist ähnlich oberflächennah ausgebildet wie das von *Theobroma*. Abgesehen von der Ausgrenzung von *Bixa* durch *Theobroma* durchwurzelt *Bixa* den Boden der Hälfte des Pflanzsystems ca. 4 m rechts und links der *Bixa*-Pflanzreihe. Die Ausdehnung des Wurzelsystems bleibt vermutlich durch das jährliche Zurückschneiden der Pflanze relativ konstant. Die Wurzeln der Durchmesserklasse unter 1 mm sind sehr fein und haben eine hohe spezifische Wurzellänge. Die Wurzellängendichte im Stammbereich ist jedoch ähnlich niedrig wie bei *Bertholletia*. Die spezifische Wurzeloberfläche ist etwas höher als von *Theobroma* und *Bertholletia*. Die morphologische Plastizität von *Bixa* ist hoch. *Bixa* exploriert mit Nährstoffen angereicherte Bodenbereiche von allen untersuchten Arten am effizientesten durch die Ausbildung einer hohen Wurzellängendichte mit sehr feinen Wurzeln. Die Wurzelproduktion in mit Nitrat angereicherten Bodenbereichen war signifikant erhöht und spricht für eine Stickstofflimitierung von *Bixa* bei 30 % Düngung. *Bixa* zeigte hohe Nährstoffaufnahmeleistungen aus Nährlösung. Im Pflanzsystem spielt die Ausbildung einer Mykorrhiza vermutlich eine bedeutsame Rolle für die Nährstoffaufnahme.

#### **4.5.5 Managementempfehlungen**

Trotz zum Teil hoher potentieller Aufnahmeleistungen im Pflanzsystem geht nach den Bodenanalysen von SCHROTH et al. (1999a) Stickstoffdünger durch Auswaschung in den Unterboden für die Pflanzen verloren. Daher ist es zunächst naheliegend, die Stickstoffdüngung des Pflanzsystems in mehr als nur zwei Düngeereignisse im Jahr aufzusplitten. Die Pflanzen können den in kleineren Dosen applizierten Stickstoffdünger voraussichtlich effizienter nutzen. Der Dünger sollte zudem großflächig ausgebracht werden. Für die dikotylen Bäume, die bei 30 % Düngung offenbar stickstofflimitiert sind, ist dies eventuell schon ausreichend und macht eine Erhöhung der

Gesamtdüngermenge vermutlich unnötig. Da *Bertholletia* in einem Alter von ungefähr 5-6 Jahren bis in den Stammbereich der Nachbarbäume wurzelt, dort sogar mehr neue Wurzeln in nährstoffangereicherten Bodenbereichen bildet als im eigenen Stammbereich und daher von der Düngung dort profitieren kann, sollte auf eine Stickstoffdüngung im Stammbereich von *Bertholletia* in Zukunft ganz verzichtet werden. Es wäre denkbar, dass dies zu einer größeren Dichte der *Bertholletia*-Wurzeln im Stammbereich der Nachbarbäume führt, wodurch Stickstoff dort aus tieferen Bodenbereichen effizienter recycelt werden könnte. Immobile bzw. immobilere Nährstoffe wie Phosphat und Kalium könnten für die tiefer wurzelnde *Bertholletia* im Stammbereich der oberflächennah wurzelnden Nachbarbäume unerreichbar sein und sollten daher weiter im Stammbereich von *Bertholletia*, möglichst außerhalb des bis an den Stamm grenzenden *Bactris*-Wurzelsystems, gedüngt werden. Damit kann auch Konkurrenz um diese Nährstoffe vermieden werden. Da die Wurzellängendichte von *Bertholletia* über einige Meter unverändert bleibt, wäre es auch möglich, den Kalium- und Phosphatdünger in einem weiteren Abstand vom *Bertholletia*-Stamm in Richtung *Theobroma* zu applizieren. So könnte die Gefahr der Auswaschung durch den ähnlich wie bei *Bactris* hohen Wassereintrag im Stammbereich von *Bertholletia* (SCHROTH et al. 1999b) verringert werden. Aus dem selben Grund empfehlen SCHROTH et al. (1999b), auch *Bactris* nicht im Stammbereich zu düngen. Von der Wurzelverteilung her erscheint eine Düngung zwischen der *Bactris*- und der *Theobroma*-*Bertholletia*-Pflanzreihe problemlos und könnte die Wurzelndichte dort erhöhen. Um die Konkurrenz mit *Bactris* zu vermeiden, sollte *Theobroma* auf der der *Bactris*-Pflanzreihe abgewandten Seite gedüngt werden.

ATKINSON et al. (1976) und EASTHAM et al. (1990) konnten zeigen, dass eine engere Pflanzung von Bäumen zur Ausbildung tieferer Wurzelsysteme führt. Auf diese Weise ließe sich eventuell auch im Pflanzsystem die Wurzelndichte in der Tiefe erhöhen, mit dem entsprechenden Nutzen des Recyclens mobiler Nährstoffe und der besseren Wasserversorgung. Besonders groß ist im Pflanzsystem der Abstand zwischen *Bertholletia* und *Theobroma* (6,4 m). Dort ist zudem die Wurzellängendichte über eine weite Strecke sehr gering. Da sich beide Bäume noch im Wachstum befinden, darf der Abstand zwischen ihnen nicht zu sehr reduziert werden, um eine starke Beschattung von *Theobroma* durch *Bertholletia* in den folgenden Jahren zu vermeiden. Alternativ könnte dieser Raum mit annuellen oder semi-perennierenden Nutzpflanzen wie Mais, Bohnen, Reis, Süßkartoffeln, Maniok, Papaya und Bananen bepflanzt werden, solange die noch lichte Krone von *Bertholletia* dies erlaubt. Diese könnte, wenn notwendig, durch das Schneiden der unteren Äste weiter gelichtet werden. Die Bepflanzung würde die

Wurzeldichte in dem Bodenbereich zwischen *Theobroma* und *Bertholletia* erhöhen und die Konkurrenz der krautigen Arten unterdrücken. Für die trockenstressanfällige *Bactris* empfiehlt sich dagegen die Etablierung des Bodendeckers *Pueraria phaseoloides* in der Mischkultur, um die Evaporation des Bodens zu mindern. Dies erfordert im zu 30 % gedüngten Pflanzsystem wahrscheinlich zusätzliche Düngung von Phosphat. Eine gleichzeitige Bepflanzung mit annuellen Nutzpflanzen und *Pueraria phaseoloides* ist nicht möglich, weil der Bodendecker die Nutzpflanzen überwuchern würde. Der Abstand zwischen der *Bactris*- und der *Theobroma-Bertholletia*-Pflanzreihe (4 m) sollte nicht reduziert werden, weil *Bactris* das *Theobroma*-Wurzelsystem beeinträchtigt. Die Ausdehnung des *Bactris*-Wurzelsystems ist vermutlich deutlich geringer, wenn es sich ausschließlich um für die Palmherzgewinnung geschlagene *Bactris*-Pflanzen handelt. In diesem Fall kann der Abstand enger gewählt werden (ca. 3 m). Der Abstand zwischen der *Theobroma-Bertholletia*-Pflanzreihe und der *Bixa*-Pflanzreihe kann etwas reduziert werden. Das *Bixa*-Wurzelsystem wird von *Theobroma* verdrängt, doch wenn die *Theobroma-Bertholletia*-Pflanzreihen versetzt gepflanzt werden, kann *Bixa* der Konkurrenz mit *Theobroma* zur anderen Seite hin ausweichen. Es wären zudem nur einzelne *Bixa*-Pflanzen einer Pflanzreihe von der Verdrängung durch *Theobroma* betroffen.

## 5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden in einem agroforstlichen Mischkultursystem in Zentralamazonien Untersuchungen an Wurzeln und Wurzelsystemen von vier tropischen Nutzbäumen durchgeführt, 4-6 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen im Feld. Die vier Baumarten *Bactris gasipaes*, *Bertholletia excelsa*, *Theobroma grandiflorum* und *Bixa orellana* sind in Amazonien beheimatet und für die Bauern in den Tropen Südamerikas von wirtschaftlicher Bedeutung.

Im Pflanzsystem wurden zu verschiedenen Zeiten Bohrkerne in den Transekten zwischen den Bäumen entnommen und die oberflächennahen Grobwurzeln kartiert. Dadurch ließen sich die Wurzelbiomassen bzw. die Wurzellängendichten der Baumarten, deren räumliche und zeitliche Verteilung im Pflanzsystem und die Interaktionen der Wurzelsysteme ermitteln. Des Weiteren wurden verschiedene Wurzelparameter, wie die Wurzeldurchmesser und die spezifischen Wurzellängen und -oberflächen bestimmt. Mit lokalen Nährstoffangeboten in Netztaschen wurden die morphologische Plastizität der vier Arten und ihre Nährstofflimitierung in der Mischkultur experimentell untersucht. Außerdem wurden für die Makronährstoffe und den Mikronährstoff Eisen die Aufnahmeraten der Wurzeln aus Nährlösung z.T. bei verschiedenen Konzentrationsstufen unter nachgestellten Feldbedingungen bestimmt.

*Bactris* bildet pro Baum und Flächeneinheit die weitaus größte Wurzelbiomasse im Pflanzsystem ( $724 \text{ g m}^{-2}$  lebende Wurzeln). Etwa die Hälfte der Fläche des Pflanzsystems wird von der enormen *Bactris*-Wurzelbiomasse dominiert (bis ca. 4 m rechts und links der *Bactris*-Pflanzreihe). Das Wurzelsystem ist extrem oberflächennah ausgebildet. 81 % der Wurzeln finden sich in den oberen 10 cm des Bodens. Die Exponierung der Wurzeln an der Bodenoberfläche macht *Bactris* offensichtlich sehr anfällig gegenüber Trockenstress und führt während der Trockenzeit ohne Schutz durch Bodendecker zum Absterben eines erheblichen Teils der Wurzeln (33,7 %). Die Wurzeln sind sehr grob. Ungefähr die Hälfte der *Bactris*-Wurzeln hat einen Durchmesser von 2-5 mm. Die spezifische Oberfläche der Wurzeln ist aber trotz der Dicke der Wurzeln sehr groß. Die Wurzeln zeigen hohe Nährstoffaufnahmeraten. *Bactris* überlappt die Wurzelsysteme der Nachbarbäume bis zu deren Stamm (Pflanzabstand 4 m). Die große Wurzelbiomasse führt zusammen mit den hohen Nährstoffaufnahmeraten zu hohen potentiellen Aufnahmeraten im Pflanzsystem bei geringen Wurzelabständen in den oberen 5 cm des Bodens. Dadurch konkurriert *Bactris* sehr effizient um den im Stammbereich der Nachbarbäume ausgebrachten Dünger.

Auch *Bertholletia* bildet pro Baum eine große Wurzelbiomasse, die sich jedoch auf ein großes Bodenvolumen verteilt. Die Strategie von *Bertholletia* liegt in einer sehr weiträumigen Explorierung des Bodens. Das *Bertholletia*-Wurzelsystem erreicht dabei eine sehr große Gesamtlänge (145 km). Etwa 5-6 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen im Feld durchwurzelt *Bertholletia* den Großteil des Pflanzsystems. Das Wurzelsystem ist deutlich weniger oberflächennah ausgebildet als die Wurzelsysteme der anderen Baumarten. Es kann auf einen erheblichen Anteil an Feinwurzeln unterhalb der erfassten Tiefe von 40 cm geschlossen werden. Durch eine geringe Wurzellängendichte im Stammbereich ( $1,1\text{--}1,3\text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm Tiefe) und niedrige Nährstoffaufnahmeleistungen, die sich für Nitrat und Sulfat mit einer Erhöhung der Konzentration in der Nährlösung nicht steigern ließen, ist die Gefahr des Nährstoffverlustes durch Auswaschung nach Düngung bei *Bertholletia* besonders groß. Einen Teil der verlagerten Nährstoffe kann *Bertholletia* durch Wurzeln in größerer Bodentiefe offenbar recyceln. Möglicherweise kann *Bertholletia* diese Funktion auch im Stammbereich der anderen Bäume ausüben. Sechs Jahre nach Ausbringung der Jungpflanzen im Feld war die Präsenz von *Bertholletia*-Wurzeln unter *Bactris* besonders hoch.

*Theobroma* besitzt ein sehr oberflächennah ausgebildetes Wurzelsystem. 59 % der Wurzeln befinden sich in den oberen 10 cm des Bodens. Die Ausdehnung des Wurzelsystems entspricht weitgehend der Kronenprojektionsfläche. Die Wurzeln sind sehr fein und die Wurzellängendichte im Stammbereich ist relativ hoch ( $2\text{--}3\text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm Tiefe). Die Nährstoffaufnahmeleistungen von *Theobroma* sind für die meisten Nährstoffe niedriger im Vergleich zu *Bactris* und *Bixa*. Die potentiellen Nitrat-aufnahmeleistungen im Pflanzsystem sind jedoch im Stammbereich von *Theobroma* bei hoher Nitratkonzentration in der Bodenlösung relativ hoch. Das *Theobroma*-Wurzelsystem ist dominant in Konkurrenz mit dem *Bixa*-Wurzelsystem und grenzt dieses aus. Dagegen überlappt es bei einem Pflanzabstand von 4 m zur Hälfte mit dem *Bactris*-Wurzelsystem, wird aber dadurch in seiner Ausdehnung und der Wurzelbiomasseproduktion eingeschränkt.

Das *Bixa*-Wurzelsystem ist ähnlich oberflächennah ausgebildet wie das von *Theobroma*. 58-73 % der Wurzeln sind in den oberen 10 cm des Bodens lokalisiert. *Bixa* wurzelt weit über die Kronenprojektionsfläche hinaus (ca. 4 m rechts und links der *Bixa*-Pflanzreihe). Die Wurzeln der Durchmesserklasse unter 1 mm sind sehr fein und haben eine hohe spezifische Wurzellänge. Die Wurzellängendichte im Stammbereich ist dennoch ähnlich niedrig wie bei *Bertholletia* ( $0,9\text{--}1,2\text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm Tiefe). *Bixa* besitzt jedoch eine hohe morphologische Plastizität und exploriert mit Nährstoffen angereicherte

Bodenbereiche durch die Ausbildung einer sehr hohen Wurzellängendichte mit äußerst feinen Wurzeln sehr effizient. *Bixa* zeigte hohe Nährstoffaufnahmeleistungen aus Nährlösung. Im Pflanzsystem spielt für *Bixa* die Ausbildung einer Mykorrhiza vermutlich eine bedeutsame Rolle für die Nährstoffaufnahme.

Unter dem bestehenden Düngeregime (30 % der von der EMBRAPA für die einzelnen Spezies empfohlenen Düngermengen) konnte eine Stickstofflimitierung der dikotylen Arten, insbesondere von *Bixa* festgestellt werden.

Aus den Ergebnissen der Wurzeluntersuchungen lassen sich Empfehlungen für das Management der agroforstlichen Mischkultur ableiten. Zur Verminderung des Stickstoffverlustes durch Auswaschung und um die Verfügbarkeit für die Bäume zu erhöhen, empfiehlt sich eine Aufsplittung der Stickstoffdüngung in mehr als zwei Düngeereignisse im Jahr mit einer möglichst großflächigen Verteilung des Düngers. Für die dikotylen Bäume, die im gering gedüngten Pflanzsystem eine Stickstofflimitierung zeigten, ist dies eventuell schon ausreichend und macht eine Erhöhung der Gesamtdüngermenge unnötig. Auf eine Stickstoffdüngung im Stammbereich von *Bertholletia* sollte, wegen der großen Gefahr des Düngeverlustes durch Auswaschung, ganz verzichtet werden. *Bertholletia* kann von der Stickstoffdüngung im Stammbereich der Nachbarbäume profitieren. Immobile bzw. immobilere Nährstoffe wie Phosphat und Kalium sollten weiterhin im weiteren Stammbereich von *Bertholletia* appliziert werden. Zur Vermeidung von Konkurrenz sollten *Bertholletia* und *Theobroma* auf der der *Bactris*-Pflanzreihe abgewandten Seite gedüngt werden. Der große Pflanzabstand zwischen *Theobroma* und *Bertholletia* kann reduziert werden oder alternativ annuelle oder semi-perennierende Nutzpflanzen ins Pflanzsystem eingebracht werden, um im Pflanzsystem die Wurzeldichte in der Tiefe zu erhöhen.

## 5 Summary

Extended deforestation of virgin rain forest in Central Amazon is mainly the result of clear cuttings for agricultural purposes. Under the climatic and soil conditions, these cleared areas can be used only for a few years. Development and optimising of agro-ecological production systems, which allow a sustainable land use, will reduce deforestation of virgin rain forest. Agroforestry systems with a mixture of useful trees and herbaceous crops are more suitable for maintaining the soil fertility than systems composed of annual crops only (EWEL 1986).

Roots and root systems of 4 tropical useful trees were investigated in an agroforestry system in Manaus, Brazil, 4-6 years after planting. The Amazon native species *Bactris gasipaes* (Peach palm, pupunha, - use: fruits and palm hearts), *Bertholletia excelsa* (Brazil nut, castanha do Brasil, - use: nuts and wood), *Theobroma grandiflorum* (large-flowered Cacao, cupuaçu, - use: fruits) and *Bixa orellana* (Orlean tree, urucum, - use: dye) received 30 % of the full fertilization recommended by the agricultural research institution in Manaus (EMBRAPA). The fertilizer was applied twice a year in the stem area of the trees.

Root biomass, root length density, root distribution, and root interactions were investigated by taking drill cores (up to 40 / 60 cm depth) along transects and mapping of coarse roots. Root diameter, specific root length, and specific root area were determined. Morphological root plasticity of the species and nutrient limitation in the agroforestry system were examined with ingrowth bags containing soil enriched in specific nutrients (N, P, Mg). Nutrient uptake rates in hydroponic culture of soil grown plants were measured for anions ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{2-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) and cations (K, Mg, Ca, Fe).

*Bactris* reached the highest root biomass per tree and soil volume (724 g m<sup>-2</sup> living roots) of all four species. In up to 50% of the area in the plant system (about 4 m right and left of the *Bactris*-tree row) *Bactris*-roots were the dominating component of the total root biomass, overlapping root systems of neighbouring trees. 81 % of the roots were located in the upper 10 cm of the soil, 53 % in the upper 5 cm, where *Bactris*-roots build a dense net. During the dry season, 34 % of the *Bactris* roots died. Roots had a large diameter (between 2 and 5 mm in up to 50 % of the roots). A high root biomass, a high specific root area (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> root) and high nutrient uptake rates of *Bactris* enables the species to compete efficiently with its neighbouring trees for applied fertilizer.

*Bertholletia* also reached a high root biomass per tree. With a total length of up to 145 km per plant, the root system of *Bertholletia* explored the major part of the plant system soil, within 5-6 years after planting. The root system of *Bertholletia* was distinct less shallow than those of the other three species. Probably a large amount of fine roots were located below the investigated soil depth of 40 cm. *Bertholletia* had a small root length density ( $1,1-1,3 \text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm depth) in its stem area and low nutrient uptake rates. Nutrient uptake rates for nitrate and sulphate did not increase with an increased concentration in the nutrient solution. Thus, the risk of nutrient losses by leaching is quite high for *Bertholletia* after fertilization. But obviously *Bertholletia* is able to recycle a part of the shifted nutrients through roots in greater depth. Probably, *Bertholletia* is able to carry out this function in the stem area of the neighbouring trees, either. Six years after planting, *Bertholletia*-roots showed a particular high presence under *Bactris*.

*Theobroma* had a very shallow root system (59 % of the roots were located in the upper 10 cm of the soil). The root system distribution approximately coincided with the crown projection area. Roots were very fine and root length density in the stem area was high ( $2-3 \text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm depth). Nutrient uptake rates for most nutrients were lower in *Theobroma*, than in *Bactris* and *Bixa*. Potential nitrate uptake rate in the stem area of *Theobroma* was high with high nitrate availability. The *Theobroma*-root system was dominant in competition with the *Bixa*-root system and restricted the root growth of *Bixa*. Up to the half of the *Theobroma*-root system overlapped with the root system of *Bactris* (4 m spacing between the trees). In this case, *Bactris* restricted the root biomass and extension of the *Theobroma*-root system.

*Bixa* also had a shallow root system (58-73 % of the roots were located in the upper 10 cm of the soil). The *Bixa*-root system extended much further than the crown projection area (about 4 m right and left of the *Bixa*-tree row). The roots were very fine with a high specific root length. Nevertheless, root length density in the stem area was low ( $0,9-1,2 \text{ cm cm}^{-3}$  in 0-10 cm depth) as in, *Bertholletia*. However, *Bixa* had a high morphological plasticity and explored nutrient enriched soil patches very efficiently with a high root length density and very fine roots. In nutrient solutions, *Bixa* had high nutrient uptake rates. In the field, the association with mycorrhizal fungi may play an important role for the nutrient uptake of *Bixa*.

With the applied amount of fertilizer (30 % of the amount advised by EMBRAPA), nitrogen was a limiting factor for the dicot species, especially for *Bixa*.

Recommendations for the management of the agroforestry system can be drawn from the results of the root investigations. A nitrogen-fertilization more often than twice a year, with an application on an area as large as possible, is recommended to minimize the risk of nutrient losses by leaching, and to increase the nutrient availability for the trees. For the dicot trees, which were limited by nitrogen in the low fertilized plant system, this may be sufficient and an increase of the total amount of nitrogen fertilizer will be unnecessary. Nitrogen fertilizer should not be applied in the stem area of *Bertholletia* to avoid the risk of fertilizer losses by leaching. With a widespread root system, *Bertholletia* benefits from the nitrogen fertilization of the neighbouring trees. Less mobile and immobile nutrients as potassium and phosphate should be applied in the stem area of *Bertholletia*. To avoid competition with *Bactris*, *Bertholletia* and *Theobroma* should be fertilized outside the *Bactris* root system, which reaches up to the stem of its neighbouring trees. The actual large spacing between *Theobroma* and *Bertholletia* plants can be reduced. Alternatively, annual or semi-perennial plants can be planted in between the trees to increase the root length density in the depth.

## 6 Literatur

ALLMEN VON, M 1987: Laser-beam interactions with materials. Springer Series in Material Science 2, 232 S., Berlin Heidelberg New York (Springer)

ALPÍZAR, L 1986: Modelling agroforestry systems of cacao with laurel and poro in Costa Rica. Agroforestry Systems 4, 175-189

ATKINSON, D, NAYLOR, D, COLDRICK, GA 1976: The effect of tree spacing on the apple root system. Horticultural Research 16, 89-105

Barber, SA 1984: Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach. New York Chichester Brisbane Toronto Singapore (John Wiley und Sons), 398 pp

BARLEY, KP 1970: The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. Advances in Agronomy 22, 159-201

BAUMEISTER, W und ERNST, W 1978: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. 416 S., Stuttgart New York (Gustav Fischer Verlag)

BENECKE, I 1997: Untersuchungen zur Anatomie, Morphologie und Physiologie der Wurzeln der Pfirsichpalme *Bactris gasipaes* H.B.K.. Diplomarbeit, 86 S., Universität Hamburg Fachbereich Biologie, Institut für Angewandte Botanik

BERISH, CW 1982: Root biomass and surface area in three successional tropical forests. Canadian Journal of Forest Research 12, 699-704

BERISH, CW and EWEL, JJ 1988: Root development in simple and complex tropical successional ecosystems. Plant and Soil 106, 73-84

BHAT, KKS 1983: Nutrient inflows into apple roots. Plant and Soil 71, 371-380

BÖHM, W 1979: Ecological Studies 33: Methods of studying root systems. 182 S., Berlin Heidelberg New York (Springer)

BRISSON, J and REYNOLDS, JF 1994: The effect of neighbors on root distribution in a creosotebush (*Larrea tridentata*) population. Ecology 75, 1693-1702

BRÜCHER, H 1977: Tropische Nutzpflanzen / Ursprung, Evolution und Domestikation. 529 S., Berlin Heidelberg New York (Springer-Verlag)

BRUNDRETT, M, BOUGHER, N, DELL, B, GROVE, T, MALAJCZUK, N 1996: Working with mycorrhizas in Forestry and Agriculture. Canberra, Australia (Pirie Printers)

CALDWELL, MM 1987: Competition between root systems in natural communities. In: Gregory, PJ, Lake, JV and Rose, DA (eds.) Root development and function. pp 167-185, Cambridge (Cambridge University Press)

CALDWELL, MM, MANWARING, JH, DURHAM, SL 1996: Species interactions at the level of fine roots in the field: influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. *Oecologia* 106, 440-447

CALDWELL, MM and RICHARDS, JH 1986: Competing root systems: morphology and models of absorption. In: Givnish, TJ (eds.) On the economy of plant form and function. 251-273. Cambridge London New York New Rochelle Melbourne Sydney (Cambridge University Press)

CALDWELL, MM and VIRGINIA, RA 1989: Root systems. In: Pearcy, RW, Ehleringer, I, Mooney, HA, Rundel, PW (eds.) Plant physiological Ecology: Field methods and Instrumentation. 367-398, London New York (Chapmann and Hall)

CAMARGO, MN and RODRIGUES, TE 1979: XVII Congresso brasileiro de ciência do solo, Manaus, 8-13 de Junho 1979, guia de excursão. Embrapa, Rio de Janeiro, 72 p.

CAVALCANTE, PB 1976: Frutas comestíveis da Amazônia. 3rd. Ed., 65-152, Belém INPA / Museu Goeldi

CHAPIN, FS 1980: The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 233-260

CHU, EY and KATO, OR 1992: Efeito da inoculação de fungos micorrízicos vesicular-arbusculares em Urucuzeiro (*Bixa orellana* L.). *Boletim de Pesquisa* N° 128 Abril 1992, EMBRAPA-CPATU, Belém, 15 p.

CLARKSON, DT 1985: Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology* 36, 77-115

CLEMENT, CR 1989: A center of crop genetic diversity in Western Amazonia. *BioScience* 39 (9), 624-631

CLEMENT, CR 1989: The potential use of the pejibaye palm in agroforestry systems. *Agrofor Syst* 7, 201-212

CLEMENT, CR and ARKCOLL, DB 1991: The pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K. Palmae) as an oil crop: potential and breeding strategy. *Oléagineux* 46, n°7 – Juillet, 293-299

CLEMENT, CR and HABTE, M 1995: Genotypic variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal dependence of the Pejibaye palm. *Journal of Plant Nutrition* 18 (9), 1907-1916

COCHRANE, TT and SANCHEZ PA 1982: Land resources, soils and their management in the Amazon region: A state of knowledge report. In: Hecht, S (ed), Amazonia: Agriculture and Land Use Research, 1377-209, CIAT, Cali, Colombia

CUENCA, G, ARANGUREN, J, HERRERA, R 1983: Root growth and litter decomposition in a coffee plantation under shade trees. *Plant and Soil* 71, 477-486

CUEVAS, E and MEDINA, E 1988: Nutrient dynamics within amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76, 222-235

DEENIK, J, ARES, A, YOST, RS 2000: Fertilization response and nutrient diagnosis in peach palm (*Bactris gasipaes*): a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 56, 195-207

DREW, MC and SAKER, LR 1978: Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. Compensatory increases in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake. *Journal of Experimental Botany* 29, 435-451

EASTHAM, J, ROSE, CW, CAMERON, DM, RANCE, SJ, TALSMA, T, CHARLES EDWARDS, DA 1990: Tree / pasture interactions at a range of tree densities in an agroforestry experiment II. Water uptake in relation to rooting patterns. *Australian Journal of Agricultural Research* 41, 697-707

EISSENSTAT, DM 1992: Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15, 763-782

EWEL, J, BENEDICT, F, BERISH, C, BROWN, B, GLIESSMANN, S, AMADOR, M, BERMÚDEZ, R, MARTÍNEZ, A, MIRANDA, R, PRICE, N 1982: Leaf area, light transmission, roots and leaf damage in nine tropical plant communities. *Agro-Ecosystems* 7, 305-326

EWEL, JJ 1986: Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 245-271

FAO FORESTRY PAPER 44/3 1986: Food and fruit-bearing forest species 3: Examples from Latin America. Rome (FAO, Unesco), 308 p.

FAO/UNESCO 1990: Soil map of the world. Revised Legend, Rome (FAO, Unesco), 119 p.

FEARNSIDE, PM, LEAL, N, FERNANDES, FM 1993: Rain forest burning and the global carbon budget. *Journal of Geophysical Research* 98 D9, 16733-16743

FEARNSIDE, PM and GUIMARÃES, W 1996: Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80, 35-46

- FELDMANN, F 1994: Mycorrhizal situation of native trees in the Brazilian tropical ecosystems Várzea, Igapó and Terra firme. *Angewandte Botanik Berichte, Applied Botany Reports* 5, Sonderheft "Symposium Tropische Nutzpflanzen", 70-77
- FELDMANN, F, IDCZAK, E, MARTINS, G, NUNES, J, GASPAROTTO, L, PREISINGER, H, MORAES, VHF, LIEBEREI, R 1995: Recultivation of degraded, fallow lying areas in Central Amazonia with equilibrated polycultures: Response of useful plants to inoculation with VA-mycorrhizal fungi. *Angewandte Botanik* 69, 111-118
- FERREIRA, SA DO N, CLEMENT, CR, RANZANI, G 1980: Contribuição para o conhecimento do sistema radicular da pupunheira (*Bactris gasipaes* H.B.K. *Guilielma gasipaes* (H.B.K.) Bailey). I – Solo Latossolo Amarelo, textura média. *Acta Amazonica* 10, 245-249
- FERREIRA, SA DO N, CLEMENT, CR, RANZANI, G, COSTA, S DE S 1995: Contribuição ao conhecimento do sistema radicular da pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae). II – Solo Latossolo Amarelo, textura argilosa. *Acta Amazonica* 25, 161-170
- FINK, A 1976: Pflanzenernährung in Stichworten. 183 S., Kiel, Ferdinand Hirt Verlag
- FITTER, AH 1991: Characteristics and functions of root systems. In: Waisel, Y, Eshel, A, Kafafi, U (eds.) *Plant Roots: The hidden half*. 3-25, New York (Marcel Dekker)
- FORBES, JC and WATSON, RD 1992: *Plants in Agriculture*. Cambridge (Cambridge University Press) 355 p.
- FOWNES, JH and ANDERSON, DG 1991: Changes in nodule and root biomass of *Sesbania sesban* and *Leucaena leucocephala* following coppicing. *Plant and Soil* 138, 9-16
- FREY, W und LÖSCH, R 1998: *Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. Stuttgart Jena Lübeck Ulm (Gustav Fischer)
- FRIEND, AL, EIDE, MR, HINCKLEY, TM 1990: Nitrogen stress alters root proliferation in Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 1524-1529
- GALE, MR and GRIGAL, DF 1987: Vertical root distribution of northern tree species in relation to successional status. *Journal of Forest Research* 17, 829-834
- GILLESPIE, AR 1989: Modelling nutrient flux and interspecies root competition in agroforestry interplantings. *Agroforestry Systems* 8, 257-265
- GLASS, ADM and DUNLOP, J 1979: The regulation of K<sup>+</sup> influx in excised barley roots. Relationship between K<sup>+</sup> influx and electrochemical potential differences. *Planta* 145, 395-397

HAAG, DANIEL (1997): Root distribution patterns in a polyculture system with local tree crops on an acid upland soil in Central Amazonia. Diplomarbeit, 86 S., Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie der Universität Bayreuth

HANSSON, AC and ANDREN, O 1986: Belowground plant production in a perennial grass ley (*Festuca pratensis* Huds.) assessed with different methods. Journal of applied Ecology 23, 657-666

HILLENKAMP, F, UNSÖLD, E, KAUFMANN, R, NITSCHKE, R 1975: A high-sensitivity Laser Microprobe Mass Analyzer. Applied Physiology 8, 341-348

IDCZAK, E 1994: Development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (VAMF) in the exoerimental area of the SHIFT-project. In: Rekultivierung degradierter, brachliegender Monokulturflächen in ausgewogene Mischkulturflächen unter besonderer Berücksichtigung bodenbiologischer Faktoren, SHIFT-Jahresbericht 1994, 1-12, EMBRAPA/CPAA – Universität Hamburg, Institut für Angewandte Botanik

ISRAEL, DW, GIDDENS, JE, POWELL, WW 1973: The toxicity of peach tree roots. Plant and Soil 39, 103-112

JACKSON, RB, MANWARING, JH, CALDWELL, MM 1990: Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. Nature 344, 58-60

JACKSON, RB and CALDWELL, MM 1991: Kinetic responses of *Pseudoroegneria* roots to localized soil enrichment. Plant and Soil 138, 231-238

JACKSON, RB, CANADELL, J, EHLERINGER, HA, MOONEY, HA, SALA, OE, SCHULZE, ED 1996: A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia 108, 389-411

JACKSON, RB, MOONEY, HA, SCHULZE ED 1997: A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Washington, DC) 94, 7362-7366

JACOBSEN, I 1998: Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhizas. In: Varma, A, Hock, B (eds.) Mycorrhizas: structure, function, molecular biology and biotechnology. 305-332, Berlin Heidelberg New York (Springer)

JANOS, DP 1997: Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect the growth of *Bactris gasipaes*. Principes 21, 12-18

JONGSCHAAP, R 1993: Palmito (*Bactris gasipaes* H.B.K.) growth and management in the humid lowlands of the Atlantic zone of Costa Rica. Report No. 60, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Agricultural University Wageningen, Ministerio de Agricultura y Ganadería de Costa Rica, 52 pp and appendix

JORDAN, CF and ESCALANTE, G 1980: Root productivity in an Amazonian rain forest. *Ecology* 61, 14-18

KAINER, KA, DURYEA, ML, MACÊDO DE, NC, WILLIAMS, K 1998: Brazil nut seedling establishment and autecology in extractive reserves of Acre, Brazil. *Ecological Applications* 8, 397-410

KAMMINGA-VAN WIJK, C and PRINS, HBA 1993: The kinetics of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  uptake by Douglas fir from single N-solutions and from solutions containing both  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$ . *Plant and Soil* 151, 91-96

KLEPPER, B 1991: Root-shoot relations. In: Waisel, Y, Eshel, A and Kafkafi, U (eds.), *Plant roots*. 265-286, New York (Marcel Dekker)

KLINGE, H 1973: Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. I. Fine root masses of a pale yellow latosol and a giant humus podzol. *Tropical Ecology* 14, 29-38

KLINGE, H 1975: Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. III. Nutrients in fine roots from giant humus podsols. *Tropical Ecology* 16, 28-38

KÖPPEN, W 1928: *Die Klimate der Erde*. Berlin (Verlag W. de Gruyter und Co.)

KRANNITZ, PG and CALDWELL, MM 1995: Root growth response of three Great Basin perennials to intra- and interspecific contact with other roots. *Flora* 190, 161-167

KREUZWIESER, J HERSCHBACH, C, RENNENBERG, H 1996: Sulfate uptake and xylem loading of non-mycorrhizal excised roots of young *Fagus sylvatica* trees. *Plant Physiology and Biochemistry* 34, 409-416

KREUZWIESER, J HERSCHBACH, C, STULEN, I, WIERSEMA, WV, RENNENBERG, H 1997: Interactions of  $\text{NH}_4^+$  and L-glutamate with  $\text{NO}_3^-$  transport processes of non-mycorrhizal *Fagus sylvatica* roots. *Journal of Experimental Botany* 48 (312), 1431-1438

KUCHENBUCH, R und JUNGK, A 1984: Wirkung der Kaliumdüngung auf die Kaliumverfügbarkeit in der Rhizosphäre von Raps. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 147, 435-448

KUHN, AJ 1993: Mikrosonden-Analysen zur Ionenaufnahme in Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.). Dissertation, Institut für Biologische Informationsverarbeitung, Forschungszentrum Jülich GmbH, Berichte des Forschungszentrums Jülich 2744 ISSN 0366-0885, S. 204

KUMMEROW, J, KRAUSE, D, JOW, W 1977: Root systems of chaparral shrubs. *Oecologia* 29, 163-177

LEHMANN, J and KAISER, K 1998: Water and nutrient fluxes as indicators for the stability of different land use systems on the Terra firme near Manaus. In: Annual Report 1998, SHIFT-Project ENV 45/2, BMBF No. 0339641 5A, Institute of Soil Science and Soil Geography, University of Bayreuth and Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Amazonia Ocidental (EMBRAPA)

LEHMANN, J, DA SILVA JR, JP, SCHROTH, G, GEBAUER, GERHARD, DA SILVA, LF 2000: Nitrogen use in mixed tree plantations with a legume cover crop. *Plant and Soil* 225, 63-72

LEHMANN, J, DA SILVA CRAVO, M, DE MACEDO, JLV, MOREIRA, A, SCHROTH, G 2001a: Phosphorus management for perennial crops in central Amazonian upland soils. *Plant and Soil* 237, 309-319

LEHMANN, J, MURAOKA, T, ZECH, W 2001b: Root activity patterns in an Amazonian agroforest with fruit trees determined by  $^{32}\text{P}$ ,  $^{33}\text{P}$  and  $^{15}\text{N}$  applications. *Agroforestry Systems* 52, 185-197

LIEBEREI, R, SCHMIDT, P, VOß, K 1997: Polykultursysteme in Zentral-Amazonien – ein Beispiel aus dem bilateralen Tropenökologie-Programm des BMBF. *Giessener Beiträge zur Entwicklungsforschung* 24, 221-235

LOCATELLI, M, SOUZA DE, VF 1990: Castanha-do-Brazil-características agrônômicas, produção de mudas e propagação vegetativa. Circular Técnica N°-17, Maio 1990, EMBRAPA / Unidade de Execução de Pesquisa de Âmbito Estadual de Porto Velho (UEPAE de Porto Velho), 2-11

LÖSCH, R 2001: Wasserhaushalt der Pflanzen. 595 S., Wiebelsheim (Quelle und Meyer)

MALAGOLI, M, DAL CANAL, A, QUAGIOTTI, S, PEGORARO, P and BOTTACIN, A 2000: Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and soil* 221, 1-3

MARSCHNER, H, HÄUSSLING, M, GEORGE, E 1991: Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Tree* 5, 14-21

MARSCHNER, H 1995: Mineral Nutrition of Higher Plants. 889 pp., London San Diego New York Boston Sydney Tokyo Toronto (Academic Press)

- McLaugherty, CA, Aber, JD, Melillo, JM 1982: The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 63, 1481-1490
- MERTINS, G 1991: Ausmass und Verursacher der Regenwaldrodung in Amazonien – ein vorläufiges Fazit. *Giessener Beiträge zur Entwicklungsforschung Reihe 1*, 19, 15-24
- MOLINA, E 1997: Fertilización de pejibaye para palmito. Research Report for the Short-Course on Peach Palm Cultivation for Heart-of-palm Production, April 21-23, Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica
- MORAES, VH DE F, MÜLLER, CH, SOUZA, AGC DE, ANTÔNIO, IC 1994: Native fruit species of economic potential from the Brazilian Amazon. *Angewandte Botanik* 68, 47-52
- MURPHY, J and RILEY, JP 1962: A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27, 31-36
- MYERS, GP, NEWTON, AC, MELGAREJO, O 2000: The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 127, 119-128
- NEWSHAM, KK, FITTER, AH, WATKINSON, AR 1995: Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 407-411
- NYE, PH and TINKER, PB 1977: Solute movement in the soil-root system. Oxford London Edinburgh Melbourne (Blackwell Scientific Publications)
- OSTERTAG, R 1998: Root dynamics of tropical forests in relation to nutrient availability. Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, FL., USA
- PEREZ, JM, DAVEY, CB, MCCOLLUM, RE, PASHANASHI, B, BENITES, JR 1987: Peach as a soil management option in Ultisols. *Tropsoils Technical Report*, 26-27, North Carolina State University, Raleigh, USA
- PERSSON, H 1984: The dynamic fine roots of forest trees. In: Ågren, GI (ed.) *State and change of Forest Ecosystems – Indicators in Current Research*. 193-204, Swed. Univ. Sci. Dept Ecology and Environmental Research Report No. 13
- PERSSON, H 1990: Methods of studying root dynamics in relation to nutrient cycling. In: Harrison, AF, Ineson, P, Heal, OW (eds.) *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. 198-217, London (Elsevier)
- PREISINGER, H, COELHO, LF, SIQUEIRA, MDO S, LIEBEREI, R 1994: Analysis of growth form types and floristic composition of the spontaneous vegetation in an agricultural test area near Manaus, Amazonas, Brazil. *Angewandte Botanik* 68, 40-46

RAICH, JW, RILEY, RH, VITOUSEK, PM 1994: Use of root-ingrowth cores to assess nutrient limitations in forest ecosystems. Canadian Journal of Forest Research 24, 2135-2138

RIVERA, CIP and TRUJILLO, AFE 1981: Anatomía y Morfología de la Raíz del Chontaduro (*Bactris gasipaes* H.B.K.). Tesis ing. Agr. Palmira, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Abstract in VELASCO (1993)

ROBINSON, D 1994: The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. Tansley Review No. 73. New Phytologist 127, 635-674

RODRIGUES, MRL 1998: Disponibilidade de micronutrients em solos da Amazônia. Ph.D. Thesis, University of Sao Paulo, Piracicaba, 156 p.

ROGERS, WS and HEAD, GG 1969: Factors affecting the distribution and growth of roots of perennial woody species. In: Whittington, WJ (ed.) Root Growth. 280-291, 15th Easter School, Nottingham, London (Butterworth)

RUDLOFF, W 1981: World-Climates. Books of the Journal Naturwissenschaftliche Rundschau, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart, 81-85

RUIZ, PO 1987: Micorrizas: su importancia en palmeras tropicales. I Conversatorio International di Pijuayo (*Bactris gasipaes*), Estacion Experimental de Yurimaguas, Yurimaguas, Peru

SACHS, L 1992: Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. 846 S., Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo Hong Kong Barcelona Budapest (Springer-Verlag)

SANFORD, RL JR. and CUEVAS, E (1996): Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests. In: Mulkey, SS, Chadzon, RL and Smith, AP (eds.) Tropical Forest Plant Ecophysiology. 268-300. New York (Chapman and Hall)

SCHACHTSCHABEL, P, BLUME, HP, BRÜMMER, G, HARTGE, KH, SCHWERTMANN, U, AUERSWALD, K, BEYER, L, FISCHER, WR, KÖGEL-KNABNER, I, RENGGER, M, STREBEL, O 1998: Scheffer / Schachtschabel: Lehrbuch der Bodenkunde. 494 S., Stuttgart (Ferdinand Enke Verlag)

SCHMIDT, P 1996: Biomasseproduktion und Mineralelementversorgung ausgewählter tropischer Nutzpflanzen im Amazonasgebiet Brasiliens. Dissertation Universität Hamburg Fachbereich Biologie, Institut für Angewandte Botanik, 304 S.

SCHROTH, G and KOLBE, D 1994: A method of processing soil core samples for root studies by subsampling. Biol Fertil Soils 18, 60-62

SCHROTH, G, DA SILVA, LF, SEIXAS, R, TEIXEIRA, WG, MACEDO, JLV, ZECH, W 1999a: Subsoil accumulation of mineral nitrogen under polyculture and monoculture plantations,

fallow and primary forest in a ferrallitic Amazonian upland soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 75, 109-120

SCHROTH, G, DA SILVA, LF, WOLF, MA, TEIXEIRA, WG, ZECH, W 1999b: Distribution of throughfall and stemflow in multi-strata agroforestry, perennial monoculture, fallow and primary forest in central Amazonia, Brazil. *Hydrological Processes* 13, 1423-1436

SCHROTH, G, TEIXEIRA, WG, SEIXAS, R, DA SILVA, LF, SCHALLER, M, MACÊDO, JLV, ZECH, W 2000a: Effect of five tree crops and a cover crop in multi-strata agroforestry at two fertilization levels on soil fertility and soil solution chemistry in central Amazonia. *Plant and Soil* 221, 143-156

SCHROTH, G, SEIXAS, R, DA SILVA, LF, TEIXEIRA, WG, ZECH, W 2000b: Nutrient concentrations and acidity in ferrallitic soil under perennial cropping, fallow and primary forest in central Amazonia. *European Journal of Soil Science* 51, 219-231

SCHROTH, G, LEHMANN, J, RODRIGUES, MRL, BARROS, E, MACÊDO JLV 2001a: Plant-soil interactions in multistrata agroforestry in the humid tropics. *Agroforestry Systems* 53, 85-102

SCHROTH, G, SALAZAR, E, DA SILVA, JP JR 2001b: Soil nitrogen mineralization under tree crops and a legume cover crop in multi-strata agroforestry in central Amazonia: Spatial and temporal patterns. *Experimental Agriculture* 37, 253-267

SCHROTH, G, ELIAS, MEA, MACÊDO, JLV, D'ANGELO, SA, LIEBEREI, R 2001c: Growth, Yields and Mineral Nutrition of Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) in Two Multi-strata Agroforestry Systems on a Ferrallitic Amazonian Upland Soil at Four Fertilization Levels. *Journal of Applied Botany – Angewandte Botanik* 75, 67-74

SEUBERT, E 1997: Root anatomy of palms. *Flora* 192, 81-103

SMITH, NJH, WILLIAMS, JT, PLUCKNETT, DL, TALBOT, J 1992: Tropical forests and their crops. 68-402, Ithaca and London (Cornell University Press)

SRIVASTAVA, SK, SINGH, KP, UPADHYAY, RS 1986: Fine root growth dynamics in teak (*Tectona grandis* Linn.). *Canadian Journal of forest research* 16, 1360-1364

STEWART, CG 2000: A test of nutrient limitation in two tropical montane forests using root ingrowth cores. *Biotropica* 32, 369-373

STONE, EL and KALISZ, PJ 1991): On the maximum extent of tree roots. *Forest Ecology and Management* 46, 59-102

SZOTT, LT, FERNANDES, ECM, SANCHEZ, PA 1991: Soil-plant interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 45, 127-152

TENNANT, D 1975: A test of a modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63, 995-1001

THOMAS, FM 2000: Vertical rooting patterns of mature *Quercus* trees growing on different soil types in northern Germany. *Plant Ecology* 147, 95-103

VANDERMEER, J 1977: Observations on the root system of the pejibaye palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.) in Costa Rica. *Turrialba* 27, 239-242

VOSS, K, FELDMANN, F, GASPAROTTO, L, LIEBEREI, R 1998: Root development of tropical useful plants in the early state of plantation on degraded sites in Amazonia. In: Lieberei, L, Voß, K and Bianchi, H, (eds.), *Proceedings of the Third SHIFT-Workshop*, Manaus, March 15-19, 1998, 351-358, Universität Hamburg, Institut für Angewandte Botanik, GKSS-Forschungszentrum Geesthach GmbH, ISBN 3-00-003847-7

WEAST, RC 1989: *Handbook of chemistry and physics*. Cleveland (Chemical Rubber Co.)

WECHSUNG, R, HILLENKAMP, F, KAUFMANN, R, NITZSCHE, R, VOGT, H 1978: Laser-Mikrosonden-Massen-Analysator „LAMMA“: Ein neues Analysenverfahren für Forschung und Technologie. *Mikroskopie (Wien)* 34, 47-54

WEISCHET, W 1996: *Regionale Klimatologie: Teil 1 Die Neue Welt: Amerika, Neuseeland, Australien*. Stuttgart (Teubner-Verlag)

WOLF, MA 1997: Accumulation of biomass and nutrients in the aboveground organs of four local tree species in monoculture and polyculture systems in central Amazonia. Thesis Diplomarbeit Universität Bayreuth, Germany, 299 pp and annex

YOUNG, A 1989: *Agroforestry for Soil Conservation*. International Council for Research in Agroforestry, Wallingford: CAB International, 276 pp., BBC Wheatons Ltd. (Exeter)

## 7 Tabellen- und Abbildungsverzeichnis

### 7.1 Tabellenverzeichnis

|                                                                                                                                                                                                                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Tab. 1:</b> 30 % Düngung in den Jahren 1997 und 1998.                                                                                                                                                                                                                       | 13  |
| <b>Tab. 2:</b> Alter, Sprosshöhe und Frischgewicht der verwendeten Jungpflanzen.                                                                                                                                                                                               | 21  |
| <b>Tab. 3:</b> Konzentrationen der Elemente in $\mu\text{mol l}^{-1}$ in den Nährlösungen während der Vorkultur und der verschiedenen Messtage. Für die Messtage drei bis sechs wurden nur die gegenüber dem ersten und zweiten Messtag veränderten Konzentrationen angegeben. | 23  |
| <b>Tab. 4:</b> Konzentrationen der stabilen Isotope in der Nährlösung.                                                                                                                                                                                                         | 24  |
| <b>Tab. 5:</b> Wurzeldurchmesser der verschiedenen Durchmesserklassen der Arten und Länge der kurzen Seitenwurzeln der letzten Ordnung.                                                                                                                                        | 31  |
| <b>Tab. 6:</b> Wurzelbiomasse der gröberen <i>Bertholletia</i> -Wurzeln ( $d \geq 2\text{ mm}$ ) in verschiedenen Bodentiefen.                                                                                                                                                 | 52  |
| <b>Tab. 7:</b> Durchschnittliche lebende Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2\text{ mm}$ ) krautiger Pflanzen im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> 1997 und 1998 in zu 100 % und 30 % gedüngten Parzellen.                                                                  | 58  |
| <b>Tab. 8:</b> Durchschnittliche Wurzel- ( $d \leq 2\text{ mm}$ ) und Streuauflage gegen Ende der Regenzeit 1998 bis zu einem Stammabstand von 2 m.                                                                                                                            | 61  |
| <b>Tab. 9:</b> Prozentuale Verteilung der lebenden Wurzelbiomasse ( $d \leq 5\text{ mm}$ ) in verschiedenen Bodentiefen.                                                                                                                                                       | 62  |
| <b>Tab. 10:</b> Flächen und mittlere bzw. minimale bis maximale Radien der Baumkronen und der Wurzelsysteme im Dezember 1997 und April 1999.                                                                                                                                   | 72  |
| <b>Tab. 11:</b> Mittlerer halber Wurzelabstand in 40-140 cm Entfernung vom Stamm in 1997 und 1998 unter Mitberechnung der Fremdwurzeln in den jeweiligen Stammbereichen.                                                                                                       | 83  |
| <b>Tab. 12:</b> pH-Werte der Erde aus den Netztaschen bei der Ernte nach neun Wochen.                                                                                                                                                                                          | 87  |
| <b>Tab. 13:</b> Durchschnittliche, potentielle Aufnahmeraten im Stammbereich der Bäume (bis zu einer Entfernung von 1,4 m) in den oberen 40 cm des Bodens aus der Bodenlösung.                                                                                                 | 109 |
| <b>Tab. 14:</b> Wurzelbiomasse tropischer Regenwälder, Sukkzessionswälder und Agroforestryplantagen.                                                                                                                                                                           | 114 |

|                                                                                                                     |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Tab. 15:</b> Werte des Tiefenkoeffizienten $\beta$ verschiedener Wälder und Baumarten.                           | 116 |
| <b>Tab. 16:</b> Jährliche Wurzelproduktion in den obersten Bodenschichten verschiedener Wälder bzw. Pflanzsysteme.  | 127 |
| <b>Tab. A-1:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) im Agroforestrysystem 4,7 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen. | 165 |
| <b>Tab. A-2:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) im Agroforestrysystem 5,2 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen. | 170 |

## 7.2 Abbildungsverzeichnis

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Abb. 1:</b> Vierjährige Bäume der Agroforestry-Plantage. <b>a)</b> <i>Bactris gasipaes</i> , <b>b)</b> <i>Theobroma grandiflorum</i> – <b>c)</b> Frucht, <b>d)</b> <i>Bertholletia excelsa</i> , <b>e)</b> <i>Bixa orellana</i> – <b>f)</b> Blüten und Kapseln.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 11 |
| <b>Abb. 2:</b> Anordnung der Pflanzenarten im untersuchten Polykultursystem.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 12 |
| <b>Abb. 3:</b> Entnahme von Wurzelproben im Feld entlang der Transekte zwischen den Bäumen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 14 |
| <b>Abb. 4:</b> Zusammenhang zwischen Wurzeloberfläche und Wurzeldurchmesser bei <i>Bactris</i> -Wurzeln mit isolierten Exodermiszellen (Daten BENECKE 1997).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 18 |
| <b>Abb. 5:</b> <b>a)</b> Fläche der Wurzeluntersuchungen zwischen Oktober - Dezember 1997: Zentral <i>Theobroma grandiflorum</i> , links eine Reihe <i>Bixa orellana</i> , rechts eine Reihe <i>Bactris gasipaes</i> – alternierend eine geschlagene und ungeschlagene Pflanze, im Vorder- und Hintergrund <i>Bertholletia excelsa</i> . <b>b)</b> Entnahme einer Netztasche im Stammbereich von <i>Bactris gasipaes</i> . In die Netztasche einwachsende Wurzeln werden mit dem Messer durchtrennt. <b>c)</b> Experiment zur Nährstoffaufnahme aus Nährlösung. Die Pflanzen stehen einzeln in belüfteten Gefäßen mit Nährlösung. Vorversuch mit jungen <i>Bactris gasipaes</i> -Pflanzen. | 19 |
| <b>Abb. 6:</b> <b>a)</b> LAMMA Spektrum einer Nährlösung mit natürlicher Isotopenzusammensetzung. <b>b)</b> LAMMA Spektrum einer Nährlösung nach Markierung mit verschiedenen Isotopen: $^{25}\text{Mg}$ , $^{41}\text{K}$ und $^{44}\text{Ca}$ .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 27 |
| <b>Abb. 7:</b> Wurzeln von <b>a-b)</b> <i>Bactris gasipaes</i> , <b>c-d)</b> <i>Theobroma grandiflorum</i> , <b>e-f)</b> <i>Bertholletia excelsa</i> , <b>g-h)</b> <i>Bixa orellana</i> h) mit Pilzhyphen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 30 |
| <b>Abb. 8:</b> Anteile der Wurzeldurchmesserklassen an der Wurzelbiomasse am Ende der extremen Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 32 |
| <b>Abb. 9:</b> <b>a)</b> Spezifische Wurzellänge in den einzelnen Durchmesserklassen. <b>b)</b> Spezifische Wurzellänge der einzelnen Arten unter Berücksichtigung der                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |    |

|                                                                                                                                                                                                                                                           |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| prozentualen Anteile der Durchmesserklassen (0-5 mm, 1998) an der Wurzelbiomasse.                                                                                                                                                                         | 33 |
| <b>Abb. 10:</b> a) Spezifische Wurzeloberfläche in den einzelnen Durchmesserklassen.<br>b) Spezifische Wurzeloberfläche der einzelnen Arten unter Berücksichtigung der prozentualen Anteile der Durchmesserklassen (0-5 mm, 1998) an der Wurzelbiomasse.  | 34 |
| <b>Abb. 11:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bactris</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                                   | 36 |
| <b>Abb. 12:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln (95-99 % tote <i>Bactris</i> Wurzeln) im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                | 37 |
| <b>Abb. 13:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bactris</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                  | 38 |
| <b>Abb. 14:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln (95-99 % tote <i>Bactris</i> Wurzeln) im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                               | 39 |
| <b>Abb. 15:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Bactris</i> und <i>Bertholletia</i> im Transekt <i>Bactris</i> – <i>Bertholletia</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                             | 40 |
| <b>Abb. 16:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln (95-9 % tote <i>Bactris</i> Wurzeln) im Transekt <i>Bactris</i> – <i>Bertholletia</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                              | 41 |
| <b>Abb. 17:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln (100 % tote <i>Bactris</i> Wurzeln) zwischen einer ungeschlagenen (Fruta) und einer geschlagenen (Palmito) <i>Bactris</i> -Pflanze am Ende der Trockenzeit 1997. | 42 |
| <b>Abb. 18:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 10$ mm) zwischen einer ungeschlagenen (Fruta) und einer geschlagenen (Palmito) <i>Bactris</i> -Pflanze am Ende der Trockenzeit 1997 in 0-10 cm Tiefe.                                                        | 42 |
| <b>Abb. 19:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bertholletia</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                         | 45 |
| <b>Abb. 20:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                                 | 47 |
| <b>Abb. 21:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bertholletia</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                        | 49 |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Abb. 22:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                                                                       | 51 |
| <b>Abb. 23:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bixa</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                                                                                                                                                                | 53 |
| <b>Abb. 24:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> am Ende der Trockenzeit 1997.                                                                                                                                                                                                                | 54 |
| <b>Abb. 25:</b> Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 2$ mm) von <i>Theobroma</i> und <i>Bixa</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                                                                               | 55 |
| <b>Abb. 26:</b> Gesamte Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) einschließlich toter Wurzeln im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                                                                               | 56 |
| <b>Abb. 27:</b> Durchschnittliche lebende Feinwurzelbiomassen ( $d \leq 5$ mm) am Ende der Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                                                                                                   | 59 |
| <b>Abb. 28:</b> Durchschnittliche lebende und tote Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) von <i>Bactris</i> im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> am Ende der Trockenzeit 1997 und gegen Ende der Regenzeit 1998.                                                                                                                                                          | 60 |
| <b>Abb. 29:</b> Kumulative Wurzelfraktion (Y) in verschiedenen Bodentiefen (Y=0 an der Bodenoberfläche, Y=1 in maximaler Wurzeltiefe). <b>a)</b> Zusammenfassung der Daten aus 1997 und 1998. <b>b)</b> Daten aus 1998 mit Unterteilung der obersten 10 cm Boden in 0-5 cm und 5-10 cm Tiefe. <b>c)</b> Parameter $\beta$ für <i>Bactris gasipaes</i> .                          | 62 |
| <b>Abb. 30:</b> <b>a)</b> Wurzelteppich von <i>Bactris gasipaes</i> , <b>b)</b> Bohrkern mit <i>Bactris gasipaes</i> – die Wurzeln sind in den obersten 4 cm konzentriert, <b>c)</b> freigelegte, oberflächliche Wurzeln von <i>Theobroma grandiflorum</i> (dunkel) und <i>Bactris gasipaes</i> (hell), <b>d)</b> freigelegte, oberflächliche Wurzeln von <i>Bixa orellana</i> . | 64 |
| <b>Abb. 31:</b> Horizontale Verteilung der Grobwurzeln ( $d \geq 2$ mm) im Feld auf Fläche 1 im Dezember 1997 und auf der benachbarten Fläche 2 im April 1999.                                                                                                                                                                                                                   | 66 |
| <b>Abb. 32:</b> Horizontale Verteilung der Grobwurzeln ( $d \geq 2$ mm) im Feld auf Fläche 1 im April 1999.                                                                                                                                                                                                                                                                      | 67 |
| <b>Abb. 33:</b> Horizontale Feinwurzelverteilung in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April - Mai 1998 (Fläche 2).                                                                                                                                                                             | 69 |
| <b>Abb. 34:</b> Horizontale Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$ mm) in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April - Mai 1998 (Fläche 2).                                                                                                                                                               | 70 |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Abb. 35:</b> Horizontale Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$ mm) in den oberen 10 cm des Bodens im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> im Oktober - November 1997 (Fläche 1) und April - Mai 1998 (Fläche 2).                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 71 |
| <b>Abb. 36:</b> Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$ mm) im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 74 |
| <b>Abb. 37:</b> Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$ mm) im Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 75 |
| <b>Abb. 38:</b> Feinwurzelverteilung ( $d \leq 2$ mm) in den Transekten <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> und <i>Bactris</i> – <i>Bertholletia</i> .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 76 |
| <b>Abb. 39:</b> Durchschnittliche Wurzelbiomasse ( $d \leq 5$ mm) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 78 |
| <b>Abb. 40:</b> Durchschnittliche Wurzellängendichte ( $d \leq 5$ mm) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 79 |
| <b>Abb. 41:</b> Durchschnittliche Wurzeloberfläche ( $d \leq 5$ mm) in 40-140 cm Entfernung vom Stamm.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 80 |
| <b>Abb. 42:</b> Mittlerer halber Wurzelabstand in 40-140 cm Entfernung vom Stamm in 1997 (0-10 cm Tiefe) und 1998 (0-5 cm und 5-10 cm Tiefe) unter Mitberechnung der Fremdwurzeln in den jeweiligen Stammbereichen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 82 |
| <b>Abb. 43:</b> Wurzelbiomasse in mit verschiedenen Nährstoffen angereicherten Netztaschen nach 9 Wochen. Die dünnen schwarzen Linien markieren den Median, die dicken den Mittelwert. Die Boxen repräsentieren 25-75 Perzentile, die T-Linien 10-90 Perzentile. <b>a)</b> Wurzelbiomasse in den Netztaschen der vier Baumarten. Die Netztaschen wurden in den oberen 10 cm des Bodens eingebettet in einem Abstand von 90 cm vom Stamm. <b>b)</b> <i>Bertholletia</i> -Wurzelbiomasse in Netztaschen im Stammbereich von <i>Bactris</i> und in 20-30 cm Tiefe ausgebrachten Netztaschen des eigenen Stammbereiches. | 86 |
| <b>Abb. 44:</b> Prozentuale Verteilung der gesamten <i>Bertholletia</i> -Wurzelbiomasse auf die Netztaschen im eigenen Stammbereich und die im Stammbereich der anderen Bäume.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 87 |
| <b>Abb. 45:</b> Anteile der Wurzeldurchmesserklassen an der Wurzelbiomasse in den Netztaschen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 88 |
| <b>Abb. 46:</b> Spezifische Wurzellänge der durch Einwuchs in die Netztaschen entstandenen Wurzeln in den einzelnen Durchmesserklassen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 89 |
| <b>Abb. 47:</b> Durchschnittliche Wurzelbiomasse und Wurzellängendichte in den Netztaschen: <b>a)</b> In allen Netztaschen zusammengenommen, <b>b)</b> in den Kontrollnetztaschen, <b>c)</b> in den mit Nitrat angereicherten Netztaschen.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 90 |

|                                                                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Abb. 48:</b> K efflux, influx und Nettoaufnahme der <i>Bactris</i> -Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer. | 92  |
| <b>Abb. 49:</b> K efflux, influx und Nettoaufnahme der <i>Bactris</i> -Pflanzen nach 24 Stunden.                             | 92  |
| <b>Abb. 50:</b> Durchschnittliche K Nettoaufnahmerate und Mg und Ca Nettoabgaberate der <i>Bactris</i> -Pflanzen.            | 93  |
| <b>Abb. 51:</b> Mg efflux, influx und Nettoabgabe der <i>Bactris</i> -Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer.  | 94  |
| <b>Abb. 52:</b> Ca efflux, influx und Nettoabgabe der <i>Bactris</i> -Pflanze Nr. 6 während der 48 stündigen Versuchsdauer.  | 94  |
| <b>Abb. 53:</b> Mg efflux, influx und Nettoaufnahme bzw. Nettoabgabe der <i>Bactris</i> -Pflanzen nach 24 Stunden.           | 95  |
| <b>Abb. 54:</b> Ca efflux, influx und Nettoaufnahme bzw. Nettoabgabe der <i>Bactris</i> -Pflanzen nach 24 Stunden.           | 95  |
| <b>Abb. 55:</b> K Aufnahmeraten bezogen <b>a)</b> auf das Wurzelgewicht und <b>b)</b> auf die Wurzeloberfläche.              | 96  |
| <b>Abb. 56:</b> K Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage.                                                | 97  |
| <b>Abb. 57:</b> Mg Aufnahmeraten bezogen <b>a, c)</b> auf das Wurzelgewicht und <b>b, d)</b> auf die Wurzeloberfläche.       | 98  |
| <b>Abb. 58:</b> Mg Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage bei 40 und 395 $\mu\text{M}$ Mg Nährlösung.    | 99  |
| <b>Abb. 59:</b> Ca Aufnahmeraten bezogen <b>a)</b> auf das Wurzelgewicht und <b>b)</b> auf die Wurzeloberfläche.             | 100 |
| <b>Abb. 60:</b> Ca Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage.                                               | 100 |
| <b>Abb. 61:</b> Fe Aufnahmeraten bezogen <b>a)</b> auf das Wurzelgewicht und <b>b)</b> auf die Wurzeloberfläche.             | 101 |
| <b>Abb. 62:</b> Fe Aufnahmeraten bei verschiedenen Fe Gehalten der Nährlösungen an den verschiedenen Messtagen.              | 102 |
| <b>Abb. 63:</b> Nitrat-Aufnahmeraten bezogen <b>a, c)</b> auf das Wurzelgewicht und <b>b, d)</b> auf die Wurzeloberfläche.   | 103 |

- Abb. 64:** Nitrat-Aufnahmeraten während sechs aufeinander folgender Messtage bei 85 und 466  $\mu\text{M}$  Nitrat Nährlösung. 104
- Abb. 65:** Phosphat-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche bei drei verschiedenen Phosphatkonzentrationen der Nährlösungen. 105
- Abb. 66:** Phosphat-Aufnahmeraten bei drei verschiedenen Phosphatgehalten der Nährlösungen. 105
- Abb. 67:** Sulfat-Aufnahmeraten bezogen **a)** auf das Wurzelgewicht und **b)** auf die Wurzeloberfläche. 106
- Abb. 68:** Sulfat-Aufnahmeraten an fünf aufeinander folgenden Messtagen bei 55 und 178  $\mu\text{M}$  Sulfat Nährlösung. 107
- Abb. 69:** Durchschnittliche, potentielle Nitrat-Aufnahmeraten ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) im Stammbereich der Bäume (bis zu einer Entfernung von 1,4 m) in den oberen 40 cm des Bodens bei einer Nitrat-Konzentration der Bodenlösung von 85  $\mu\text{M}$  und bei einer z. B. nach Düngung erhöhten Nitrat-Konzentration der Bodenlösung von 466  $\mu\text{M}$  (in Klammern). 111
- Abb. 70:** Nach einer Stickstoffdüngung im Stammbereich der Bäume für die Stickstoff-Aufnahme benötigter Zeitraum, wenn der Stickstoff direkt als Nitrat aus der Bodenlösung aufgenommen werden könnte. 112

## 8 Abkürzungsverzeichnis

|    |                |
|----|----------------|
| d  | Durchmesser    |
| FG | Frischgewicht  |
| h  | Stunde         |
| J  | Jahr           |
| TG | Trockengewicht |

## 9 Anhang

**Tab. A-1:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5 \text{ mm}$ ) im Agroforestrysystem 4,7 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen.

| Bodentiefe                                                   | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|--------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| $\text{g m}^{-2} \text{ dm}^{-1}$                            |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| <b>Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> 1997 / 4 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 316 ± 196               |                             | 234 ± 15,7                    |                      | 21,2 ± 29,4       | 220 ± 120    |
| 10-20 cm                                                     | 104 ± 100               |                             | 8,93 ± 7,76                   |                      | 0                 | 11,1 ± 11,7  |
| 20-40 cm                                                     | 32,6 ± 8,23             |                             | 30,8 ± 21,7                   |                      | 0,05 ± 0,06       | 1,42 ± 2,01  |
| 90 cm Stammabstand                                           |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 418 ± 113               |                             | 69,6 ± 59,9                   |                      | 8,79 ± 11,6       | 275 ± 76,1   |
| 10-20 cm                                                     | 73,3 ± 13,5             |                             | 0                             |                      | 2,35 ± 0,62       | 38,2 ± 35,2  |
| 20-40 cm                                                     | 4,93 ± 6,47             |                             | 0                             |                      | 0,51 ± 0,73       | 4,28 ± 6,05  |
| 140 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 703 ± 270               |                             | 36,7 ± 35,6                   |                      | 1,47 ± 2,08       | 206 ± 97,4   |
| 10-20 cm                                                     | 20,8 ± 27,3             |                             | 0,09 ± 0,12                   |                      | 0,71 ± 1,01       | 36,4 ± 21,1  |
| 20-40 cm                                                     | 22,6 ± 26               |                             | 0                             |                      | 0                 | 8,18 ± 2,64  |
| 200 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 683 ± 194               |                             |                               |                      | 11,6 ± 11,6       | 527 ± 245    |
| 10-20 cm                                                     | 25,8 ± 21,8             |                             |                               |                      | 0,69 ± 0,97       | 139 ± 168    |
| 20-40 cm                                                     | 12,9 ± 12,6             |                             |                               |                      | 0                 | 16,1 ± 19,6  |
| 260 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 1088 ± 374              |                             |                               |                      | 19,9 ± 15,3       | 722 ± 284    |
| 10-20 cm                                                     | 139 ± 173               |                             |                               |                      | 0,67 ± 0,95       | 65 ± 60,3    |
| 20-40 cm                                                     | 42,7 ± 34,2             |                             |                               |                      | 0,45 ± 0,4        | 19,7 ± 11,6  |
| 310 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 566 ± 230               | 2,72 ± 3,85                 |                               |                      | 2,46 ± 1,34       | 245 ± 127    |
| 10-20 cm                                                     | 161 ± 128               | 0                           |                               |                      | 4,3 ± 4,24        | 42,9 ± 33,8  |
| 20-40 cm                                                     | 51,4 ± 37,4             | 0                           |                               |                      | 1,44 ± 1,41       | 22 ± 10,5    |
|                                                              |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                                                           | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|----------------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                                   |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 360 cm Stammabstand                                                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              | 620 ± 187               | 3,46 ± 4,89                 |                               |                      | 13,1 ± 14,2       | 598 ± 434    |
| 10-20 cm                                                             | 2,36 ± 3,33             | 0                           |                               |                      | 0,6 ± 0,85        | 13 ± 12,1    |
| 20-40 cm                                                             | 17,2 ± 5,67             | 0                           |                               |                      | 0                 | 1,75 ± 1,26  |
| <b>Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bertholletia</i> 1997 / 6,45 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                              |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              | 120 ± 52,7              |                             | 163 ± 28,7                    |                      |                   | 45,6 ± 12,9  |
| 10-20 cm                                                             | 9,58 ± 13,6             |                             | 128 ± 53,5                    |                      |                   | 3 ± 2,52     |
| 20-40 cm                                                             | 1,31 ± 1,85             |                             | 142 ± 49,3                    |                      |                   | 1,38 ± 1,95  |
| 90 cm Stammabstand                                                   |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              |                         |                             | 150 ± 8,74                    |                      | 3,07 ± 3,13       | 66,9 ± 50,3  |
| 10-20 cm                                                             |                         |                             | 129 ± 59,2                    |                      | 0,15 ± 0,22       | 8,27 ± 6,39  |
| 20-40 cm                                                             |                         |                             | 62,7 ± 43,4                   |                      | 0                 | 2,84 ± 3,47  |
| 140 cm Stammabstand                                                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              |                         | 0                           | 137 ± 47,1                    | 59,6 ± 55,2          | 0                 | 15,3 ± 14,5  |
| 10-20 cm                                                             |                         | 0,92 ± 1,3                  | 15,3 ± 8,72                   | 1,28 ± 0,94          | 0                 | 32,9 ± 24,7  |
| 20-40 cm                                                             |                         | 24,6 ± 11,5                 | 6,57 ± 8,97                   | 0                    | 0,27 ± 0,38       | 1,47 ± 0,44  |
| 40-60 cm                                                             |                         | 6,21 ± 4,47                 | 1,45 ± 2,05                   | 2,13 ± 3,02          | 0                 | 0            |
| 200 cm Stammabstand                                                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              | 44,1 ± 11,7             | 8,57 ± 8,38                 | 93,5 ± 125                    | 13,9 ± 19,7          | 69,6 ± 62         | 320 ± 305    |
| 10-20 cm                                                             | 0                       | 32,7 ± 14,6                 | 4,22 ± 5,06                   | 0                    | 0,79 ± 0,9        | 0,49 ± 0,7   |
| 20-40 cm                                                             | 0                       | 67,5 ± 12,7                 | 9,35 ± 12,37                  | 0                    | 0,28 ± 0,4        | 12,9 ± 6,04  |
| 260 cm Stammabstand                                                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              |                         | 79 ± 28,4                   | 0,74 ± 1,05                   | 14,8 ± 11,5          | 4,44 ± 3,2        | 9,89 ± 2,54  |
| 10-20 cm                                                             |                         | 28,9 ± 15,2                 | 14,08 ± 19,9                  | 0                    | 0                 | 2,12 ± 1,56  |
| 20-40 cm                                                             |                         | 40,2 ± 15,9                 | 0                             | 0                    | 0,19 ± 0,27       | 2,28 ± 1,77  |
| 325 cm Stammabstand                                                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                              | 0                       | 54,3 ± 28,7                 | 0                             | 6,05 ± 8,56          | 4,11 ± 3,51       | 16 ± 3,28    |
| 10-20 cm                                                             | 0                       | 82,9 ± 22,2                 | 0                             | 19 ± 26,9            | 0,25 ± 0,36       | 11,3 ± 2,33  |
| 20-40 cm                                                             | 6,98 ± 9,87             | 35,5 ± 21,6                 | 0,38 ± 0,54                   | 0                    | 0                 | 6,47 ± 1,24  |
|                                                                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                         | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 385 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                            |                         | 84,9 ± 10,4                 |                               | 13,6 ± 15,5          | 6,03 ± 3,22       | 46,1 ± 27,9  |
| 10-20 cm                           |                         | 36,6 ± 17,7                 |                               | 0                    | 0                 | 3,28 ± 3,17  |
| 20-40 cm                           |                         | 31,1 ± 28,6                 |                               | 0                    | 0                 | 1,52 ± 1,39  |
| 445 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                            |                         | 107 ± 21                    |                               |                      | 30,4 ± 34,9       | 33,7 ± 28,7  |
| 10-20 cm                           |                         | 19,9 ± 10,4                 |                               |                      | 0,18 ± 0,26       | 11,2 ± 5,59  |
| 20-40 cm                           |                         | 3,23 ± 1,69                 |                               |                      | 0                 | 2,18 ± 2,34  |
| 505 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                            |                         | 142 ± 78,8                  |                               |                      | 5,24 ± 6,82       | 67,4 ± 11,2  |
| 10-20 cm                           |                         | 51,1 ± 30,5                 |                               |                      | 0,95 ± 1,64       | 24,8 ± 14,7  |
| 20-40 cm                           |                         | 20,9 ± 1,3                  |                               |                      | 2,06 ± 2,92       | 7,83 ± 4,96  |
| 40-60 cm                           |                         | 5,71 ± 5,3                  |                               |                      | 0                 | 1,44 ± 1,17  |
| 555 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                            | 1,12 ± 1,58             | 78,4 ± 53,4                 |                               |                      | 72,4 ± 70,9       | 10,9 ± 7,79  |
| 10-20 cm                           | 0                       | 97,6 ± 70,11                |                               |                      | 23,8 ± 39,8       | 39,9 ± 36,4  |
| 20-30 cm                           | 0                       | 31,8                        |                               |                      | 0                 | 40,8         |
| 30-40 cm                           | 0                       | 26,1 ± 27,1                 |                               |                      | 0                 | 4,09 ± 1,43  |
| 40-50 cm                           | 0                       | 139                         |                               |                      | 0                 | 356          |
| 50-60 cm                           | 0                       | 23,9 ± 16,7                 |                               |                      | 0                 | 75,9 ± 105   |
|                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 605 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                            | 45,1 ± 43,9             | 39,4 ± 46,2                 |                               | 5,6 ± 10,6           | 2,45 ± 2,13       | 79,8 ± 22,7  |
| 10-20 cm                           | 16 ± 27,7               | 54,7 ± 20,8                 |                               | 0                    | 3,45 ± 3,56       | 35,3 ± 12,6  |
| 20-30 cm                           | 0                       | 33,6 ± 20,1                 |                               | 0                    | 0,07 ± 0,09       | 25,2 ± 20,4  |
| 30-40 cm                           | 0                       | 11,9 ± 2,97                 |                               | 0                    | 0                 | 31,3 ± 12,6  |
| 40-50 cm                           | 0                       | 2 ± 1,03                    |                               | 0                    | 0                 | 2,61 ± 2,5   |
| 50-60 cm                           | 0                       | 11 ± 10,5                   |                               | 0                    | 0                 | 6,72 ± 1,51  |
|                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                                                   | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|--------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                           |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| <b>Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bixa</i> 1997 / 4,45 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      | 134 ± 56,9              |                             | 510 ± 50,7                    |                      | 0,73 ± 1,03       | 8,25 ± 1,84  |
| 10-20 cm                                                     | 1,55 ± 2,19             |                             | 183 ± 41,9                    |                      | 0,05 ± 0,08       | 0,69 ± 0,98  |
| 20-40 cm                                                     | 0                       |                             | 33,8 ± 39,1                   |                      | 0                 | 4,21 ± 4,92  |
| 90 cm Stammabstand                                           |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         |                             | 269 ± 95,1                    |                      | 8,12 ± 8,33       | 5,74 ± 2,32  |
| 10-20 cm                                                     |                         |                             | 141 ± 46                      |                      | 0,88 ± 1,12       | 0,53 ± 0,75  |
| 20-40 cm                                                     |                         |                             | 49,3 ± 31,7                   |                      | 0,12 ± 0,17       | 0,32 ± 0,38  |
| 140 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         | 0,34 ± 0,48                 | 153 ± 23,7                    |                      | 6,56 ± 7,12       | 6,33 ± 5,17  |
| 10-20 cm                                                     |                         | 0,23 ± 0,32                 | 20,9 ± 12,7                   |                      | 1,29 ± 0,92       | 3,5 ± 2,84   |
| 20-40 cm                                                     |                         | 0                           | 16,1 ± 10,6                   |                      | 1,54 ± 1,64       | 0            |
| 195 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         |                             | 28,9 ± 12,9                   | 17,1 ± 12,9          | 5,35 ± 5,81       | 4,42 ± 6,25  |
| 10-20 cm                                                     |                         |                             | 0,9 ± 1,12                    |                      | 0                 | 19,6 ± 27,8  |
| 20-40 cm                                                     |                         |                             | 0                             |                      | 1,76 ± 1,42       | 10,2 ± 14,4  |
| 250 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         |                             |                               | 42 ± 38              | 54,6 ± 68         | 8,61 ± 6,83  |
| 10-20 cm                                                     |                         |                             |                               | 0                    | 0,51 ± 0,72       | 23,1 ± 31,1  |
| 20-40 cm                                                     |                         |                             |                               | 0                    | 3,4 ± 4,8         | 0,23 ± 0,32  |
| 305 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         | 1,71 ± 2,42                 |                               | 7,14 ± 7,07          | 4,3 ± 4           | 232 ± 319    |
| 10-20 cm                                                     |                         | 27 ± 10,1                   |                               | 46,4 ± 65,6          | 1,01 ± 1,42       | 16,5 ± 6,45  |
| 20-40 cm                                                     |                         | 12,7 ± 12,9                 |                               | 14,7 ± 16,6          | 0                 | 3,99 ± 4,4   |
| 355 cm Stammabstand                                          |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                      |                         | 0                           | 8,3 ± 11,7                    | 122 ± 69,5           | 173 ± 200         | 49,6 ± 68,3  |
| 10-20 cm                                                     |                         | 49,1 ± 13,1                 | 0                             | 1,52 ± 2,14          | 2,26 ± 1,6        | 1,7 ± 2,4    |
| 20-40 cm                                                     |                         | 0,24 ± 0,34                 | 0                             | 2,65 ± 3,75          | 4,25 ± 6,01       | 0            |
|                                                              |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                                                         | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|--------------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                                 |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 405 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            |                         | 0                           |                               | 417 ± 236            | 172 ± 129         | 38,9 ± 26,7  |
| 10-20 cm                                                           |                         | 0                           |                               | 99,4 ± 63,4          | 1,67 ± 1,67       | 98,8 ± 90,3  |
| 20-40 cm                                                           |                         | 1,57 ± 2,22                 |                               | 2,29 ± 1,78          | 3,59 ± 2,75       | 11,9 ± 11,3  |
| <b>Transekt <i>Bactris</i> – <i>Bertholletia</i> 1997 / 4,25 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Bactris</i>                              |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 459 ± 89,1              | 0                           |                               |                      | 8,78 ± 4,44       | 448 ± 47     |
| 10-20 cm                                                           | 28,9 ± 20,5             | 1,52 ± 2,05                 |                               |                      | 0                 | 14,2 ± 13,1  |
| 20-40 cm                                                           | 40,4 ± 23,2             | 10,4 ± 9,26                 |                               |                      | 0                 | 11,7 ± 9,11  |
| 40-60 cm                                                           | 38,9 ± 29,2             | 3,23 ± 3,57                 |                               |                      | 0                 | 37,4 ± 30,6  |
| 90 cm Stammabstand                                                 |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 352 ± 235               | 0                           |                               |                      | 8,66 ± 2,47       | 286 ± 90,6   |
| 10-20 cm                                                           | 28,2 ± 32,9             | 11,5 ± 8,13                 |                               |                      | 0                 | 21,9 ± 10,2  |
| 20-40 cm                                                           | 6,28 ± 5,85             | 8,46 ± 3,14                 |                               |                      | 0                 | 19,3 ± 13,4  |
| 140 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 342 ± 178               | 3,44 ± 2,43                 |                               |                      | 40 ± 22,3         | 317 ± 68,7   |
| 10-20 cm                                                           | 38,2 ± 54               | 15,5 ± 2,6                  |                               |                      | 1,95 ± 1,82       | 12,1 ± 12,4  |
| 20-40 cm                                                           | 0                       | 14,5 ± 5,91                 |                               |                      | 1,96 ± 2,77       | 9,9 ± 6,08   |
| 190 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 203 ± 249               | 45,6 ± 21,6                 |                               |                      | 9,41 ± 1,21       | 278 ± 135    |
| 10-20 cm                                                           | 0                       | 25,5 ± 9,98                 |                               |                      | 0                 | 23,7 ± 14,6  |
| 20-40 cm                                                           | 14,1 ± 19,9             | 27,9 ± 21,6                 |                               |                      | 0                 | 10,7 ± 2,34  |
| 235 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 4,39 ± 6,21             | 48,2 ± 24,6                 |                               |                      | 0                 | 443 ± 78,7   |
| 10-20 cm                                                           | 0                       | 23,7 ± 4,88                 |                               |                      | 0,25 ± 0,36       | 6,84 ± 3,13  |
| 20-40 cm                                                           | 0                       | 18,2 ± 9,47                 |                               |                      | 0                 | 3,34 ± 4,1   |
| 285 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                            | 21,7 ± 28,6             | 102 ± 33,8                  |                               |                      | 2,49 ± 2,96       | 190 ± 138    |
| 10-20 cm                                                           | 0                       | 32,4 ± 16,8                 |                               |                      | 0,65 ± 0,92       | 26,3 ± 22,8  |
| 20-40 cm                                                           | 0                       | 34,9 ± 8,5                  |                               |                      | 0,04 ± 0,06       | 6,2 ± 1,06   |
|                                                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                                                                             | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|----------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                                                     |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 335 cm Stammabstand                                                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                                                | 197 ± 62,2              | 165 ± 102                   |                               |                      | 3,62 ± 4,06       | 710 ± 359    |
| 10-20 cm                                                                               | 5,38 ± 7,61             | 185 ± 122                   |                               |                      | 0                 | 39,5 ± 2,56  |
| 20-40 cm                                                                               | 0                       | 17,2 ± 0,6                  |                               |                      | 0,43 ± 0,61       | 6,73 ± 1,99  |
| 385 cm Stammabstand                                                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                                                | 133 ± 90,5              | 133 ± 56,4                  |                               |                      | 32,1 ± 35,2       | 51,8 ± 24,4  |
| 10-20 cm                                                                               | 0                       | 38,6 ± 13,4                 |                               |                      | 1,33 ± 1,88       | 43,8 ± 33,3  |
| 20-40 cm                                                                               | 1,42 ± 2,01             | 50,7 ± 35,6                 |                               |                      | 1,41 ± 2          | 20,2 ± 12,8  |
| <b>Transekt geschlagene <i>Bactris</i> – ausgewachsene <i>Bactris</i> 1997 / 1,8 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von geschlagener <i>Bactris</i>                                     |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                                                | 976 ± 195               | 0                           |                               |                      | 35,8 ± 35,4       | 497 ± 683    |
| 10-20 cm                                                                               | 104 ± 89,7              | 0                           |                               |                      | 3,63 ± 2,62       | 62,7 ± 41,6  |
| 20-40 cm                                                                               | 8,89 ± 11,9             | 4,78 ± 2,02                 |                               |                      | 0,86 ± 0,62       | 67,7 ± 17,1  |
| 90 cm Stammabstand                                                                     |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                                                | 543 ± 236               | 0                           |                               |                      | 144 ± 110         | 516 ± 307    |
| 10-20 cm                                                                               | 110 ± 80,6              | 0                           |                               |                      | 2,74 ± 2,28       | 47 ± 66,4    |
| 20-40 cm                                                                               | 124 ± 56,6              | 0,67 ± 0,95                 |                               |                      | 0,1 ± 0,14        | 35,1 ± 34,8  |
| 140 cm Stammabstand                                                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-10 cm                                                                                | 1210 ± 400              |                             |                               |                      | 2,57 ± 2,12       | 64 ± 25,7    |
| 10-20 cm                                                                               | 400 ± 89,5              |                             |                               |                      | 1,04 ± 0,93       | 104 ± 73,9   |
| 20-40 cm                                                                               | 181 ± 53,6              |                             |                               |                      | 0,67 ± 0,26       | 60 ± 29,9    |

**Tab. A-2:** Feinwurzelbiomasse ( $d \leq 5$  mm) im Agroforestrsystem 5,2 Jahre nach Ausbringung der Pflanzen.

| <b>Transekt <i>Theobroma</i> – <i>Bactris</i> 1998 / 3,8 m</b> |             |  |            |  |             |             |
|----------------------------------------------------------------|-------------|--|------------|--|-------------|-------------|
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                        |             |  |            |  |             |             |
| 0-5 cm                                                         | 380 ± 132   |  | 673 ± 168  |  | 3,67 ± 3,72 | 109 ± 83,1  |
| 5-10 cm                                                        | 254 ± 73,1  |  | 310 ± 72   |  | 0,98 ± 0,88 | 18,5 ± 10,4 |
| 10-20 cm                                                       | 105 ± 93,3  |  | 255 ± 96,6 |  | 3,36 ± 2,78 | 3,27 ± 4,63 |
| 20-40 cm                                                       | 5,91 ± 5,66 |  | 147 ± 53,4 |  | 0,15 ± 0,21 | 1,58 ± 0,84 |
|                                                                |             |  |            |  |             |             |

| Bodentiefe                         | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 90 cm Stammabstand                 |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 615 ± 105               |                             | 99,1 ± 20,2                   |                      |                   | 362 ± 82     |
| 5-10 cm                            | 299 ± 134               |                             | 174 ± 60,9                    |                      |                   | 71,1 ± 25,1  |
| 10-20 cm                           | 43,3 ± 35,8             |                             | 121 ± 78,7                    |                      |                   | 5,88 ± 5,47  |
| 20-40 cm                           | 21,7 ± 17               |                             | 3,91 ± 2,41                   |                      |                   | 1,96 ± 1,62  |
| 140 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 1197 ± 366              |                             | 17,6 ± 15,3                   |                      | 9,95 ± 6,94       | 141 ± 8,74   |
| 5-10 cm                            | 206 ± 35,2              |                             | 11 ± 11,9                     |                      | 2,39 ± 3,38       | 47,5 ± 41,3  |
| 10-20 cm                           | 81,1 ± 25               |                             | 0,09 ± 0,13                   |                      | 0,98 ± 0,85       | 14,8 ± 8,65  |
| 20-40 cm                           | 20,2 ± 17,9             |                             | 0,53 ± 0,74                   |                      | 0,57 ± 0,8        | 3,08 ± 3,58  |
| 190 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 1199 ± 284              |                             |                               |                      | 5,27 ± 7,46       | 273 ± 157    |
| 5-10 cm                            | 428 ± 214               |                             |                               |                      | 0                 | 72,2 ± 57    |
| 10-20 cm                           | 188 ± 99,1              |                             |                               |                      | 0,08 ± 0,11       | 14,1 ± 8,13  |
| 20-40 cm                           | 99,5 ± 32               |                             |                               |                      | 0,17 ± 0,24       | 24,2 ± 19,5  |
| 240 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 1582 ± 145              |                             |                               |                      | 1,83 ± 1,46       | 222 ± 77,4   |
| 5-10 cm                            | 489 ± 143               |                             |                               |                      | 1,56 ± 1,46       | 123 ± 64,5   |
| 10-20 cm                           | 256 ± 21,8              |                             |                               |                      | 0,27 ± 0,37       | 30,6 ± 7,57  |
| 20-40 cm                           | 128 ± 27,1              |                             |                               |                      | 0,29 ± 0,4        | 29,8 ± 23,2  |
| 290 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 2097 ± 564              | 0                           |                               |                      | 2,55 ± 3,61       | 194 ± 27,1   |
| 5-10 cm                            | 984 ± 377               | 23,1 ± 32,6                 |                               |                      | 0                 | 118 ± 25,3   |
| 10-20 cm                           | 154 ± 58,4              | 25,7 ± 29,4                 |                               |                      | 0,15 ± 0,22       | 55,7 ± 20    |
| 20-40 cm                           | 84,8 ± 30,1             | 1,72 ± 1,68                 |                               |                      | 0,19 ± 0,27       | 8,67 ± 5     |
| 340 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 1635 ± 242              | 3,6 ± 4,28                  |                               |                      | 10,7 ± 8,11       | 215 ± 57,3   |
| 5-10 cm                            | 901 ± 331               | 47 ± 40                     |                               |                      | 6,83 ± 4,07       | 97 ± 25,5    |
| 10-20 cm                           | 78,9 ± 19,7             | 39,6 ± 5,25                 |                               |                      | 0,07 ± 0,11       | 21,8 ± 22,5  |
| 20-40 cm                           | 46,1 ± 9,12             | 22,3 ± 331                  |                               |                      | 0,05 ± 0,06       | 0            |
|                                    |                         |                             |                               |                      |                   |              |

| Bodentiefe                                                         | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|--------------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                                 |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| <b>Transekt <i>Theobroma</i> –<i>Bertholletia</i> 1998 / 6,6 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                            |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             |                         |                             | 453 ± 98,6                    |                      |                   | 0            |
| 5-10 cm                                                            |                         |                             | 209 ± 179                     |                      |                   | 2,46 ± 3,47  |
| 10-20 cm                                                           |                         |                             | 99,4 ± 14,4                   |                      |                   | 0            |
| 20-40 cm                                                           |                         |                             | 25,7 ± 21,6                   |                      |                   | 0            |
| 90 cm Stammabstand                                                 |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             |                         | 4,26 ± 3,95                 | 249 ± 86,2                    |                      | 0                 | 15,1 ± 14    |
| 5-10 cm                                                            |                         | 28,7 ± 16,2                 | 79,9 ± 41,3                   |                      | 1,16 ± 1,17       | 7 ± 9,57     |
| 10-20 cm                                                           |                         | 32,6 ± 16                   | 92,4 ± 31,8                   |                      | 0,04 ± 0,06       | 3,75 ± 4,44  |
| 20-40 cm                                                           |                         | 54,2 ± 24                   | 18,6 ± 7,31                   |                      | 0                 | 1,95 ± 2,56  |
| 140 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             | 106 ± 79,3              | 25 ± 17,2                   | 163 ± 100                     |                      | 0,43 ± 0,61       | 33,8 ± 33,8  |
| 5-10 cm                                                            | 41,3 ± 31,8             | 55,6 ± 11,7                 | 23,6 ± 16,3                   |                      | 0                 | 13,4 ± 10,6  |
| 10-20 cm                                                           | 9,45 ± 5,17             | 86,3 ± 20,8                 | 3,87 ± 2,75                   |                      | 0                 | 9,75 ± 2,32  |
| 20-40 cm                                                           | 0                       | 30,4 ± 8,15                 | 6,3 ± 4,66                    |                      | 0                 | 0,89 ± 0,51  |
| 190 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             |                         | 11,9 ± 8,84                 | 10,2 ± 12,6                   |                      |                   | 74,9 ± 40    |
| 5-10 cm                                                            |                         | 32,9 ± 14,3                 | 0                             |                      |                   | 9,59 ± 8,08  |
| 10-20 cm                                                           |                         | 33,3 ± 11,1                 | 0,28 ± 0,4                    |                      |                   | 6,71 ± 4,16  |
| 20-40 cm                                                           |                         | 21,3 ± 5,91                 | 0,7 ± 0,87                    |                      |                   | 0            |
| 240 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             | 0,27 ± 0,38             | 26,4 ± 33                   | 1,27 ± 1,79                   |                      | 0,03 ± 0,04       | 5 ± 3,74     |
| 5-10 cm                                                            | 0                       | 69,3 ± 44,3                 | 0,09 ± 0,13                   |                      | 0,76 ± 0,82       | 32,1 ± 29,7  |
| 10-20 cm                                                           | 0                       | 44,4 ± 22,7                 | 0                             |                      | 0                 | 9,7 ± 7,79   |
| 20-40 cm                                                           | 0                       | 24,5 ± 16,6                 | 0                             |                      | 0                 | 0,36 ± 0,5   |
| 290 cm Stammabstand                                                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                             |                         | 122 ± 41,4                  |                               | 2,24 ± 3,17          | 0,15 ± 0,21       | 6,29 ± 4,79  |
| 5-10 cm                                                            |                         | 76,3 ± 28,9                 |                               | 0                    | 0,08 ± 0,12       | 20,7 ± 17,7  |
| 10-20 cm                                                           |                         | 67,4 ± 13,4                 |                               | 12,8 ± 18,1          | 0                 | 11 ± 8,23    |
| 20-40 cm                                                           |                         | 55,3 ± 28,5                 |                               | 0                    | 0                 | 1,17 ± 1,65  |

| Bodentiefe                         | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 350 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             |                         | 78,8 ± 15,3                 |                               | 8,26 ± 11,3          | 6,21 ± 8,7        | 15,8 ± 8,45  |
| 5-10 cm                            |                         | 77,1 ± 16,7                 |                               | 0                    | 10,6 ± 15         | 9,6 ± 1,52   |
| 10-20 cm                           |                         | 63,4 ± 12,3                 |                               | 0                    | 5,12 ± 7,24       | 0            |
| 20-30 cm                           |                         | 47,2 ± 18,2                 |                               | 0                    | 2,47 ± 3,49       | 0,63 ± 0,88  |
| 30-40 cm                           |                         | 72 ± 39,4                   |                               | 0                    | 0,64 ± 0,91       | 0            |
| 410 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             |                         | 122 ± 44                    |                               |                      | 3,23 ± 0,87       | 18,5 ± 17    |
| 5-10 cm                            |                         | 162 ± 50,3                  |                               |                      | 1,32 ± 1,23       | 16,9 ± 12,7  |
| 10-20 cm                           |                         | 147 ± 70,5                  |                               |                      | 0,17 ± 0,24       | 13,6 ± 9,13  |
| 20-40 cm                           |                         | 101 ± 40,4                  |                               |                      | 0                 | 4,11 ± 2,36  |
| 470 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             | 20 ± 28,3               | 159 ± 70,5                  |                               |                      | 10,6 ± 8,58       | 89,8 ± 105   |
| 5-10 cm                            | 0                       | 199 ± 104                   |                               |                      | 15,7 ± 18,1       | 6,4 ± 3,23   |
| 10-20 cm                           | 0                       | 93,8 ± 19,3                 |                               |                      | 0,54 ± 0,44       | 6,46 ± 6,63  |
| 20-30 cm                           | 0                       | 73,5 ± 17,1                 |                               |                      | 0,06 ± 0,08       | 5,98 ± 1,68  |
| 30-40 cm                           | 0                       | 45,2 ± 9,77                 |                               |                      | 0                 | 3,06 ± 1,34  |
| 40-50 cm                           | 0                       | 32,8 ± 18,2                 |                               |                      | 0,38 ± 0,54       | 2,7 ± 1,93   |
| 50-60 cm                           | 0                       | 16,8 ± 11,2                 |                               |                      | 0                 | 0,75 ± 1,07  |
| 520 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             |                         | 131 ± 9,23                  |                               |                      | 5,33 ± 1,1        | 18,7 ± 10,8  |
| 5-10 cm                            |                         | 57 ± 10,3                   |                               |                      | 2,2 ± 1,12        | 4,08 ± 0,46  |
| 10-20 cm                           |                         | 74,7 ± 18,6                 |                               |                      | 0,95 ± 1,05       | 2,98 ± 0,75  |
| 20-40 cm                           |                         | 72,8 ± 28,5                 |                               |                      | 0                 | 1,8 ± 1,89   |
| 570 cm Stammabstand                |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                             |                         | 74,1 ± 32,7                 |                               |                      | 48,6 ± 16,6       | 28,2 ± 11,1  |
| 5-10 cm                            |                         | 37,9 ± 18,7                 |                               |                      | 11,7 ± 3,54       | 27,1 ± 19,5  |
| 10-20 cm                           |                         | 33,9 ± 16,6                 |                               |                      | 12,6 ± 14,5       | 5,08 ± 0,7   |
| 20-30 cm                           |                         | 33,4 ± 9,69                 |                               |                      | 1,31 ± 1,51       | 4,34 ± 2,24  |
| 30-40 cm                           |                         | 7,44 ± 0,31                 |                               |                      | 0                 | 2,26 ± 0,32  |
| 40-50 cm                           |                         | 9,34 ± 3,72                 |                               |                      | 0                 | 1 ± 0,71     |
| 50-60 cm                           |                         | 13 ± 0,48                   |                               |                      | 0                 | 1,77 ± 0,33  |

| Bodentiefe                                               | <i>Bactris gasipaes</i> | <i>Bertholletia excelsa</i> | <i>Theobroma grandiflorum</i> | <i>Bixa orellana</i> | krautige Pflanzen | tote Wurzeln |
|----------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|--------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup>                       |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 620 cm Stammabstand                                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   |                         | 93,9 ± 43                   |                               |                      | 36,6 ± 10,9       | 95 ± 33,3    |
| 5-10 cm                                                  |                         | 132 ± 42,9                  |                               |                      | 5,79 ± 3,7        | 30,9 ± 22,8  |
| 10-20 cm                                                 |                         | 61,6 ± 28,4                 |                               |                      | 3,62 ± 2,32       | 4,4 ± 2,92   |
| 20-30 cm                                                 |                         | 98,7 ± 92,6                 |                               |                      | 0,24 ± 0,34       | 6,31 ± 3,35  |
| 30-40 cm                                                 |                         | 57,7 ± 35,9                 |                               |                      | 0                 | 4,05 ± 3,87  |
| <b>Transekt <i>Theobroma</i> –<i>Bixa</i> 1998 / 4 m</b> |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 40 cm Stammabstand von <i>Theobroma</i>                  |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   | 118 ± 65,2              |                             | 492 ± 144                     |                      | 1,1 ± 1,55        | 10,3 ± 3,34  |
| 5-10 cm                                                  | 97,5 ± 97,2             |                             | 273 ± 5,36                    |                      | 0                 | 9,44 ± 7,23  |
| 10-20 cm                                                 | 1,08 ± 1,53             |                             | 193 ± 124                     |                      | 0                 | 3,75 ± 4,62  |
| 20-40 cm                                                 | 1 ± 1,41                |                             | 28,6 ± 15,2                   |                      | 0                 | 0,73 ± 1,03  |
| 90 cm Stammabstand                                       |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   |                         |                             | 406 ± 146                     |                      | 0                 | 29,3 ± 23    |
| 5-10 cm                                                  |                         |                             | 111 ± 59,6                    |                      | 1,29 ± 1,82       | 6,54 ± 5,25  |
| 10-20 cm                                                 |                         |                             | 44,4 ± 24,2                   |                      | 0                 | 2,87 ± 2,09  |
| 20-40 cm                                                 |                         |                             | 19,1 ± 12,9                   |                      | 0                 | 2,87 ± 4,06  |
| 140 cm Stammabstand                                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   |                         |                             | 112 ± 135                     | 7,2 ± 10,2           | 0,77 ± 1,09       | 76,1 ± 93,6  |
| 5-10 cm                                                  |                         |                             | 108 ± 48,4                    | 0,36 ± 0,26          | 8,79 ± 11,8       | 15,7 ± 10,9  |
| 10-20 cm                                                 |                         |                             | 45,4 ± 32,4                   | 0                    | 0,1 ± 0,13        | 0            |
| 20-40 cm                                                 |                         |                             | 9,09 ± 12,6                   | 0                    | 0                 | 2,01 ± 1     |
| 190 cm Stammabstand                                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   |                         |                             | 90 ± 115                      | 19,2 ± 26,5          | 7,31 ± 1,14       | 17,2 ± 16,7  |
| 5-10 cm                                                  |                         |                             | 61,5 ± 45,6                   | 6,93 ± 5,95          | 1,73 ± 2,34       | 4,26 ± 4,79  |
| 10-20 cm                                                 |                         |                             | 48,5 ± 30,4                   | 0,1 ± 0,07           | 0,03 ± 0,05       | 0,44 ± 0,46  |
| 20-40 cm                                                 |                         |                             | 6,98 ± 4,11                   | 0,04 ± 0,03          | 0,31 ± 0,23       | 1,12 ± 0,73  |
| 230 cm Stammabstand                                      |                         |                             |                               |                      |                   |              |
| 0-5 cm                                                   |                         |                             | 86,7 ± 68,7                   | 0,85 ± 1,21          | 13,2 ± 9,35       | 15,8 ± 14,8  |
| 5-10 cm                                                  |                         |                             | 21,6 ± 16,4                   | 7,36 ± 10,4          | 12,9 ± 4,25       | 15,7 ± 14,5  |
| 10-20 cm                                                 |                         |                             | 19,9 ± 27,6                   | 0,37 ± 0,28          | 4,87 ± 0,66       | 1,78 ± 1,35  |
| 20-40 cm                                                 |                         |                             | 10,3 ± 13                     | 0,73 ± 0,95          | 0,4 ± 0,57        | 6,34 ± 3,35  |

| Bodentiefe                         | <i>Bactris<br/>gasipaes</i> | <i>Bertholletia<br/>excelsa</i> | <i>Theobroma<br/>grandiflorum</i> | <i>Bixa<br/>orellana</i> | krautige<br>Pflanzen | tote<br>Wurzeln |
|------------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|--------------------------|----------------------|-----------------|
| g m <sup>-2</sup> dm <sup>-1</sup> |                             |                                 |                                   |                          |                      |                 |
| 270 cm Stammabstand                |                             |                                 |                                   |                          |                      |                 |
| 0-5 cm                             |                             |                                 | 58,7 ± 43                         | 7,78 ± 7,47              | 60,4 ± 67,1          | 58,9 ± 67,3     |
| 5-10 cm                            |                             |                                 | 18,5 ± 25,1                       | 3 ± 3,74                 | 7,7 ± 5,68           | 33,5 ± 28       |
| 10-20 cm                           |                             |                                 | 0,86 ± 0,33                       | 2,35 ± 1,45              | 3,12 ± 1,67          | 0,09 ± 0,12     |
| 20-40 cm                           |                             |                                 | 1,98 ± 1,36                       | 3,62 ± 2,76              | 1,55 ± 0,61          | 4,11 ± 4        |
| 310 cm Stammabstand                |                             |                                 |                                   |                          |                      |                 |
| 0-5 cm                             |                             |                                 | 6,11 ± 8,63                       | 97 ± 68,7                | 1,95 ± 1,68          | 1,63 ± 0,95     |
| 5-10 cm                            |                             |                                 | 2,23 ± 3,16                       | 71,3 ± 19                | 3,87 ± 4,06          | 8,33 ± 10       |
| 10-20 cm                           |                             |                                 | 0,46 ± 0,48                       | 15,9 ± 16,8              | 0                    | 0,38 ± 0,13     |
| 20-40 cm                           |                             |                                 | 0                                 | 15,2 ± 17,8              | 0,14 ± 0,13          | 3,02 ± 0,68     |
| 360 cm Stammabstand                |                             |                                 |                                   |                          |                      |                 |
| 0-5 cm                             |                             |                                 | 0,61 ± 0,86                       | 46,3 ± 41,2              | 9,01 ± 12,7          | 12,7 ± 0,47     |
| 5-10 cm                            |                             |                                 | 0,05 ± 0,07                       | 126 ± 86,5               | 10,7 ± 9,09          | 6,09 ± 4,03     |
| 10-20 cm                           |                             |                                 | 0                                 | 38,6 ± 22,1              | 1,67 ± 2,36          | 2,36 ± 2,38     |
| 20-40 cm                           |                             |                                 | 0                                 | 25,3 ± 9,9               | 0,07 ± 0,09          | 0,09 ± 6,41     |

## Danksagung

Mein erster Dank gilt Prof. Dr. Rainer Lösch für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit, sowie seine tatkräftige Unterstützung in Manaus.

Prof. Dr. Reinhard Lieberei danke ich für seine wertvollen Anregungen und dafür, dass er mir die Arbeit durch die Bereitstellung der finanziellen Mittel überhaupt ermöglichte.

Allen Kolleginnen und Kollegen in Düsseldorf, Hamburg und Manaus möchte ich für ihre verschiedenartigste Unterstützung herzlich danken.

Dr. Dirk Gansert danke ich insbesondere für kritische Diskussionen.

Dr. habil. Götz Schroth danke ich für seine Unterstützung bei den Arbeiten in Manaus.

Bedanken möchte ich mich auch bei Dr. Arnd Kuhn (FZ Jülich) für die nette Zusammenarbeit beim Isotopenexperiment, sowie bei Frau H. Lippert und Herrn M. Michulitz (FZ Jülich) für einen Großteil der Elementanalysen.

Ricardo Rebello danke ich für seine organisatorische Hilfe und herzliche Gastfreundschaft.

Bei Itamar und Firmino möchte ich mich für ihre unentbehrliche Hilfe bei den Feldarbeiten und der unendlich erscheinenden Wurzelwascherei und Sortiererei bedanken.

Für ihre gärtnerische Unterstützung bei der Kultivierung der Pflanzen im Gewächshaus danke ich Claudia Maurer und ihren Kollegen.

Für das mühevolle Korrekturlesen und ihre Freundschaft danke ich herzlichst Christiane und Bernd Bienert und Andreas Stöhr.

Allen Freunden sei Dank für ihre Unterstützung, ihre Toleranz und ihr Verständnis während heißer Arbeitsphasen.

Meiner Mutter Margarete Emmerich und meinem Bruder Christian Emmerich danke ich für ihre liebevolle und treue Unterstützung.

Finanziert wurde diese Arbeit im Rahmen des bilateralen SHIFT-Programmes durch das Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) und den Brasilianischen Nationalen Forschungsrat (CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico)