

**Effekte anthropogener Störung auf die Diversität
kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in
einem Bergregenwald in Südecuador**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten

der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Nicole Nöske

aus Bad Segeberg

Göttingen 2004

D 7

Referent: Prof. Dr. Stephan Robbert Gradstein

Korreferent: PD Dr. Markus Hauck

Tag der Einreichung: 14. Dezember 2004

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Januar 2005

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	III
Tabellenverzeichnis.....	V
1 Allgemeine Einleitung.....	1
Untersuchungsgebiet.....	4
Zielsetzung.....	8
Aufbau der Arbeit.....	9
2 Diversitätsmuster kryptogamischer Epiphyten in ungestörtem und gestörtem Bergregenwald sowie auf freistehenden Bäumen in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador.....	10
Einleitung.....	10
Material und Methoden.....	11
Ergebnisse.....	20
2. A. Artdiversität.....	20
2. B. Artenzusammensetzung.....	36
2. C. Abundanz.....	44
Diskussion.....	46
3 Einfluss ökologischer Faktoren auf die kryptogamische Epiphytendiversität entlang eines Gradienten anthropogener Störung in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador.....	52
Einleitung.....	52
Material und Methoden.....	53

Ergebnisse	57
3. A. Umweltparameter.....	57
3. B. Anpassungen der Arten	66
Diskussion	78
4 Verwendbarkeit epiphytischer Kryptogamen als Indikatoren zur Identifizierung verschiedener Grade der Waldzerstörung.....	84
Einleitung	84
Material und Methoden	85
Ergebnisse	86
Diskussion	90
5 Zusammenfassung.....	92
Summary	97
Resumen	101
Literaturverzeichnis	106
Anhang.....	118
Danksagung	135
Lebenslauf.....	137

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1-1. Lage der Reserva Biológica San Francisco im Süden Ecuadors	4
Abb. 1-2. Bergregenwald und anthropogener Einfluss im Untersuchungsgebiet.....	7
Abb. 2-1. Primärwald, gestörter Wald und freistehende Bäume auf ca. 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco	12
Abb. 2-2. Lage der Parzellen im Untersuchungsgebiet	14
Abb. 2-3. „Single rope technique“ nach Perry (1978) zur Beprobung der Wuchszonen nach Johansson (1974).....	15
Abb. 2-4. Verteilung der Artenzahlen und prozentuale floristische Zusammensetzung in den verschiedenen Habitattypen.....	22
Abb. 2-5. Flechten- und Moosfamilien und ihre jeweilige Anzahl an Arten.....	23
Abb. 2-6. Art-Akkumulationskurven	24
Abb. 2-7. Variabilität der Diversität auf den Untersuchungsbäumen	28
Abb. 2-8. Gesamtdiversität in den verschiedenen Wuchsbereichen.....	33
Abb. 2-9. Dendrogramm der Clusteranalyse für alle Vegetationsaufnahmen	40
Abb. 2-10. Häufigkeitsverteilung der Arten in den Vegetationsaufnahmen	45
Abb. 2-11. Artdiversität der kryptogamischen Epiphyten in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos, Costa Rica	48
Abb. 2-12. β -Diversität der kryptogamischen Epiphyten in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos, Costa Rica	50
Abb. 3-1. Mikroklimamessung an der Stammbasis im gestörten Wald.....	54
Abb. 3-2. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit im Tagesverlauf in den verschiedenen Johanssonschen Zonen.....	59
Abb. 3-3. Artenzahlen der Untersuchungsbäume versus Stammdurchmesser	65
Abb. 3-4. Gesamtbiogeographie der Arten im Untersuchungsgebiet	67
Abb. 3-5. Prozentualer Anteil der biogeographischen Verbreitung der epiphytischen Flechten und Moose in den verschiedenen Johanssonschen Zonen	69

Abb. 3-6. Gesamtanzahl Spezialisten (Schatten-, Sonnenepiphyten) und Generalisten entlang des Störungsgradienten.....	70
Abb. 3-7. Prozentualer Anteil an Wuchsformen der epiphytischen Flechten in den verschiedenen Johannsonschen Zonen	72
Abb. 3-8. Prozentualer Anteil an Wuchsformen der epiphytischen Moose in den verschiedenen Johannsonschen Zonen.....	74
Abb. 4-1. Vorkommen der Arten in einem bzw. mehreren Habitattypen	87

Tabellenverzeichnis

Tab. 2-1. Die Untersuchungsparzellen in der Reserva Biológica San Francisco	13
Tab. 2-2. α -Diversität entlang des Gradienten anthropogener Störung	21
Tab. 2-3. Beobachtete und geschätzte Artenzahlen sowie jeweiliger Erfassungsgrad.....	25
Tab. 2-4. Charakteristika der Untersuchungsbäume.....	27
Tab. 2-5. Mittlere α -Diversität in den Vegetationsaufnahmen.....	30
Tab. 2-6. Mittlere, minimale und maximale Artenzahlen in den verschiedenen Wuchsbereichen.....	34
Tab. 2-7. β -Diversität (= Gesamtartenzahl dividiert durch mittlere Artenzahl in Aufnahmen)	37
Tab. 2-8. Mittlere β -Diversität (= Grad der Ähnlichkeit, ermittelt durch Sørensen-Index).....	38
Tab. 2-9. Durchschnittlicher Deckungsgrad in den Vegetationsaufnahmen.....	44
Tab. 2-10. Absolute und relative Häufigkeit der epiphytischen Flechten und Moose in den Vegetationsaufnahmen	45
Tab. 3-1. Mittelwerte und Extremwerte der Temperatur und relativen Luftfeuchtigkeit in den verschiedenen Johanssonschen Zonen.....	58
Tab. 3-2. Lichtintensität in den verschiedenen Parzellen	61
Tab. 3-3. Mittlere pH-Werte der Bäume im Untersuchungsgebiet.....	61
Tab. 3-4. pH-Werte der Borke in den verschiedenen Johanssonschen Zonen.....	63
Tab. 3-5. Korrelationen von Artenzahlen in Vegetationsaufnahmen und pH-Werten nach Pearson	64
Tab. 3-6. Mittelwerte des Stammdurchmessers auf Brusthöhe im Untersuchungsgebiet.....	65
Tab. 3-7. Gesamtbiogeographie entlang des Störungsgradienten.....	67
Tab. 3-8. Ökologische Spezialisierung (Schatten-, Sonnenepiphyten, Generalisten).....	70

Tab. 3-9. Wuchsformen der epiphytischen Flechten in den verschiedenen Habitattypen.....	72
Tab. 3-10. Wuchsformen der epiphytischen Moose in den verschiedenen Habitattypen.....	74
Tab. 3-11. Anpassungen der Arten in den Vegetationsaufnahmen versus Störungsgrad und Wuchszone.....	76
Tab. 3-12. Korrelationen von Artenzahlen, Biogeographie, Ökologischer Spezialisierung und Wuchsformen mit Mikroklima	77
Tab. 4-1. Ratio Moos- zu Flechtenarten bzw. Laubmoos- zu Mikroflechten-, Lebermoos- und Makroflechtenarten	89

1 Allgemeine Einleitung

Die Andenregion Südamerikas gehört mit 45.000 Pflanzenarten zu den „Hotspots“ der Biodiversität auf unserer Erde und beherbergt die größte Zahl endemischer Pflanzenarten (20.000 Arten) weltweit (Barthlott et al. 1996, Myers et al. 2000). Eine ebenso hohe Diversität weisen die Kryptogamen in diesem Gebiet auf (Gradstein et al. 2001a). Schätzungen gehen von 2.000 Flechten- und 3.000 Moosarten aus, wobei eine Reihe der Arten endemisch für die nördlichen Anden Ecuadors, Kolumbiens und Venezuelas ist (Churchill et al. 1995, Gradstein 1995, Sipman 1995, 2002a).

Die hohe Abundanz, Artenvielfalt und Biomasse an Kryptogamen ist charakteristisch für die andinen Bergregenwälder zwischen 1.500-3.500 m. Den überwiegenden Anteil stellen dabei Epiphyten (Frahm & Gradstein 1991, Gradstein et al. 2001b). Sie übernehmen im Gesamtökosystem wichtige Funktionen, so z. B. als Wasserspeicher und Nährstoffrezipient, Substrat phanerogamischer Epiphyten oder Habitat von Kleinstlebewesen wie Insekten und Mikroorganismen (Nadkarni 1984, Frahm 1990, 1994, Veneklaas et al. 1990, Müller et al. 2001). Flechten und Moose sind poikilohydre Organismen und in der Lage, längere Zeiträume in ausgetrocknetem Zustand zu überstehen. Sie werden bei Wiederbefeuchtung schnell wieder photosynthetisch aktiv und kommen deshalb bevorzugt an Standorten vor, in denen ausgeprägte Feuchte- und Trockenperioden sich abwechseln. Dies trifft v. a. für die Baumkronen der Bergregenwälder zu, die besonders artenreich sind (Rhoades 1995). Hohe Luftfeuchtigkeit aufgrund relativ hoher Niederschläge, häufiger Nebel und niedriger Temperaturen sowie die mit der Höhenstufe zunehmende Lichtintensität begünstigen die Ausbreitung der kryptogamischen Epiphyten (Frahm 1990).

Die Ökologie dieser Organismen ist in den Tropen weltweit jedoch noch sehr wenig erforscht. Erst in den letzten 30 Jahren ist ein Anstieg ökologischer Studien zu verzeichnen. Eine Übersicht geben Merwin & Nadkarni (2001). Flechten sind dabei im Vergleich zu Moosen unterrepräsentiert.

Für primäre Bergregenwälder in den Anden ergaben sich erstmals Erkenntnisse zur Diversität, Vergesellschaftung und Höhenzonierung der Kryptogamen durch das Ecoandes-Projekt in Kolumbien (Van Reenen & Gradstein 1983, Van Reenen 1987, Gradstein et al. 1989, Sipman 1989), die Bryotrop-Expedition nach Peru (Frahm 1987a-b, Gradstein & Frahm 1987) sowie mehrere Sammelreisen von Arvidsson (1991) nach Ecuador. Es

stellte sich heraus, dass Kryptogamen ausgezeichnete Indikatoren für die Erfassung der atmosphärischen Humidität und der Abgrenzung der Höhenstufen in tropischen Gebirgen sind (Frahm & Gradstein 1991). Durch weltweite Höhentransektstudien (Kürschner 1990, 1995, Kürschner & Parolly 1998a) ergab sich ein pantropisches Klassifikationssystem epiphytischer Moosgesellschaften (Kürschner & Parolly 1999). Bestimmte Wuchsformen und -strategien sowie morphologische Anpassungssyndrome können dabei zur Vegetationsgliederung herangezogen werden (Kürschner & Parolly 1998b-c, Kürschner et al. 1999).

All diese Studien beschränkten sich zunächst auf den Unterwuchs und betrachteten epiphytische Flechten und Moose getrennt voneinander. Dank der Einführung der Kletterseiltechnik durch Perry (1978) und ter Steege & Cornelissen (1988) wurden die Untersuchungen auf den Kronenraum ausgeweitet und nun verstärkt Flechten und Moose gemeinsam berücksichtigt. Der überwiegende Anteil der Arbeiten wurde in Tieflandregenwäldern durchgeführt (Cornelissen & ter Steege 1989, Cornelissen & Gradstein 1990, Gradstein et al. 1990, Montfoort & Ek 1990, Komposch & Hafellner 2000, Gradstein et al. 2001b). In Bergregenwäldern wurde erstmals entlang eines Höhentransektes in Kolumbien in einer ausführlichen Studie die Vergesellschaftung epiphytischer Kryptogamen von der Stammbasis bis in den Kronenraum erfasst und die ökologischen Parameter für ihre Verbreitung durch multivariate Verfahren bestimmt (Wolf 1993, 1994).

Primäre Bergregenwälder sind gegenwärtig weltweit einer schnell voranschreitenden Zerstörung durch menschliche Beeinflussung ausgesetzt. Ihr Anteil an der Gesamtheit aller tropischen Regenwälder beträgt nur 10%. Der Waldverlust im montanen Bereich beläuft sich auf jährliche 1,1% und ist noch höher als im Tieflandregenwald mit 0,8% (Doumenge et al. 1994). In den nördlichen Anden sind schätzungsweise bereits 90% des ursprünglichen Primärwaldes zerstört (Hamilton et al. 1994). Die Entwaldung hat nicht nur Folgen für die Artenvielfalt, sondern mindert auch in bedeutendem Maße die Stabilität der Berghänge (Erdrutsche) und die Bodenqualität (Bodenerosion) in der betroffenen Region. Schutz und Erhalt der verbliebenen Bergregenwälder sind somit von zunehmender Wichtigkeit. Es ist nur wenig darüber bekannt, inwieweit gestörte Regenwälder (z. B. durch Holzentnahme, Straßenbau) oder völlig entwaldete Standorte (verlassene Weideflächen, ehemaliges Farmland, anthropogen verursachte Erdrutsche) zur Regeneration befähigt sind. Anthropogene Nutzung und Störung der Bergregenwälder führt auch zu Veränderungen in der Kryptogamendiversität. Es wird angenommen, dass verschiedene Arten

als Indikatoren für eine anthropogene Störung genutzt werden können (Gradstein et al. 2001a). Untersuchungen zur Diversität epiphytischer Kryptogamen in Sekundärwäldern gibt es jedoch nur vereinzelt. Im Tiefland wurden vergleichende Untersuchungen in primären und sekundären Regenwäldern in Brasilien durchgeführt (Pinheiro da Costa 1999). Untersuchungen in Bergregenwäldern stammen größtenteils aus Costa Rica: So stellten Sillett et al. (1995) erstmals einen Vergleich zwischen der epiphytischen Moosdiversität von Primärwald und freistehenden Bäumen auf Weideland in der montanen Stufe an, Merwin et al. (2001) bezogen außerdem Sekundärwald mit ein und Holz (2003) verglich Primärwald und verschieden alte Stadien von Sekundärwald im hochmontanen Bereich, unter Berücksichtigung von epiphytischen Moosen und Makroflechten. Sillett et al. (1995), Pinheiro da Costa (1999) und Merwin et al. (2001) wiesen einen deutlichen Artenverlust mit zunehmender anthropogener Beeinflussung nach. Holz (2003) stellte hingegen fest, dass Sekundärwälder nicht zwangsläufig eine geringere Diversität aufweisen müssen als Primärwälder. Auch der Vergleich der Biogeographie der Arten in beiden Waldhabitaten zeigte keinen signifikanten Unterschied. Eine hohe Zahl an Arten kommt jedoch ausschließlich im Primär- bzw. Sekundärwald vor, für die erstmals Indikatorwerte mittels multivariater Methoden berechnet werden konnten (Holz 2003).

In der bisher einzigen Untersuchung für die Andenregion wiesen Acebey et al. (2003) die Abnahme epiphytischer Moosdiversität von submontanen Primär- zu Sekundärwäldern (Brachen) in Bolivien nach. Es zeigte sich, dass ökologische Generalisten und Sonnenepiphyten zur Wiederbesiedlung in Sekundärwäldern imstande, Schattenepiphyten im Gegensatz dazu jedoch von einem Artenverlust betroffen sind (siehe auch Gradstein 1992a). Acebey et al. (2003) beschrieben außerdem eine vertikale Verschiebung der im Primärwald in den oberen Wuchsbereichen vorkommenden Sonnenepiphyten und Generalisten in Richtung Stammbasis und Stammbereich im Sekundärwald, was mit mikroklimatischen Unterschieden im Primär- und Sekundärwald korrelierte.

Ecuador ist eines der am dichtesten besiedelten Länder Südamerikas (Gomez 1989). Dies hat zur Folge, dass die Entwaldung im Land aufgrund des starken Bevölkerungsdrucks besonders schnell voranschreitet. Um die noch verbliebenen primären Bergregenwälder besser schützen zu können, ist es von zentraler Bedeutung, umfassende Erkenntnisse über die biotischen und abiotischen Zusammenhänge dieses noch wenig erforschten Lebensraumes zu gewinnen. Hierzu wurde 1997 eine interdisziplinäre Forschergruppe aus verschiedenen

Teildisziplinen (Botanik, Zoologie, Forstwissenschaften, Klimatologie, Bodenkunde u. a.) gegründet, die sich mit der Analyse eines Bergregenwaldes in Südecuador als Gesamtökosystem befasst (Beck & Müller-Hohenstein 2001).

Studien zur Vergesellschaftung und Ökologie der Kryptogamen liegen für Ecuador v. a. für Moose vor, so aus dem Páramo (Løjtnant & Molau 1982), primären Bergregenwald der montanen Stufe (Müller et al. 2001) sowie aus dem montanen und hochmontanen Bereich (Kürschner & Parolly im Druck a-b, Parolly & Kürschner 2004a-b), für Flechten entlang verschiedener Höhenstufen im Gebirge (Arvidsson 1991) sowie für beide Organismengruppen aus verschieden stark bewirtschafteten Kakaoplantagen im Tiefland (Kautz & Gradstein 2001, Andersson & Gradstein, im Druck). Im Rahmen des interdisziplinären Forschungsprojektes in Südecuador untersucht die vorliegende Arbeit die epiphytische Flechten- und Moosdiversität im Bergregenwald auf ca. 1.900 m erstmals entlang eines Gradienten anthropogener Störung unter Berücksichtigung mikroklimatischer Parameter.

Untersuchungsgebiet

Ecuador liegt im Nordwesten Südamerikas direkt am Äquator. Mit einer Fläche von ca. 270.000 km² ist es der kleinste Staat in der Andenregion (Gomez 1989). Trotz der geringen Größe weist das Land jedoch eine vergleichsweise hohe Vielfalt an Naturregionen auf. Hierzu gehören die Pazifikküste und -ebene am Fuße der westlichen Anden (Costa), das

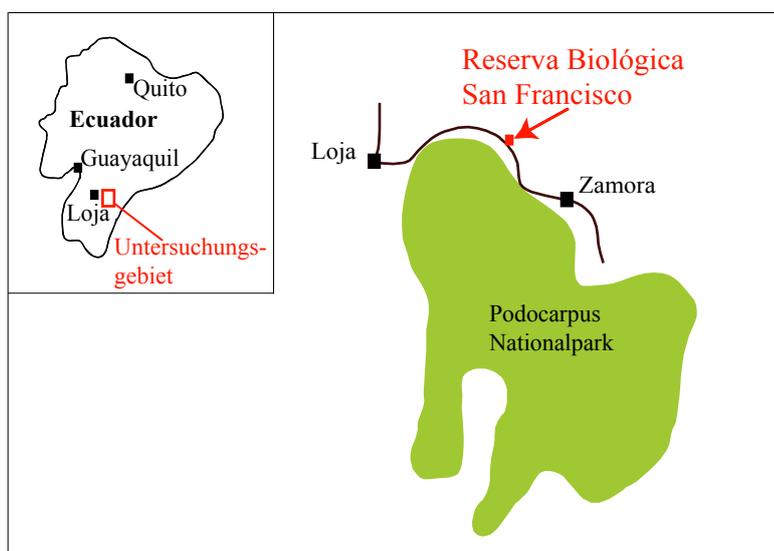


Abb. 1-1. Lage der Reserva Biológica San Francisco im Süden Ecuadors.

andine Hochland (Sierra) mit dem ca. 6.310 m hohen Vulkan Chimborazo als die höchste Erhebung, das östliche Amazonastiefland (Oriente) sowie die Galapagosinseln.

Die ecuadorianischen Anden setzen sich aus zwei in Nord-Südrichtung verlaufenden Gebirgszügen, der westlichen Cordillera Occidental sowie der östlichen Cordillera Real zusammen.

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Reserva Biológica San Francisco in der Provinz Zamora-Chinchipe im Süden Ecuadors ($4^{\circ}00'S$, $79^{\circ}05'W$), rund 30 km von den Provinzhauptstädten Loja und Zamora entfernt, in der östlichen Andenkordillere (Abb. 1-1). Die 1.000 Hektar umfassende Reserva erstreckt sich auf einer Höhe von 1.800-3.150 m am nördlichen Rand des Podocarpus-Nationalparks. Auf einer Höhe von 1.860 m befindet sich die Forschungsstation Estación Científica San Francisco.

Klima, Geologie, Böden

Das Klima der Reserva Biológica San Francisco ist der „tierra templada“ zuzuordnen. Auf 1.950 m beträgt die durchschnittliche Jahrestemperatur, gemessen zwischen April 1998 und April 1999, ca. $16^{\circ}C$. Der durchschnittliche Jahresniederschlag beläuft sich auf ca. 2.200 mm (Wilcke et al. 2001a-b). Eine jährliche Trockenzeit („veranillo“) herrscht von Oktober bis Dezember (Beck & Müller-Hohenstein 2001).

Geologisch besteht das Gebiet aus paläozoischem Gestein, aufgebaut aus Phylliten, Quarziten sowie teilweise metamorphen Sandsteinen (Litherland et al. 1994). Die Berg- hänge sind allgemein sehr steil und instabil. Bergrutsche treten häufig und sogar in intakten Waldstandorten auf.

Die in der Reserva Biológica San Francisco anzutreffenden Böden sind saure, nährstoffarme Braunerden und weisen eine bis zu 48 cm dicke und dicht mit Wurzeln versetzte organische Auflage auf (Schrumpf et al. 2001, Wilcke et al. 2001a-b).

Vegetation

Die Reserva Biológica San Francisco besteht zu weiten Teilen aus Bergregenwald und Páramo. Die Vegetation ist in vier Höhenstufen unterteilbar: a) montaner Wald auf 1.800-2.150 m (in Schluchtwäldern, den sog. Quebradas, bis zu 2.300 m), b) hochmontaner Wald auf 2.150-2.650 m, c) subalpiner Krüppelwald auf 2.650-3.000 m sowie d) baumlose Páramovegetation oberhalb 3.000 m (Frahm & Gradstein 1991, Bussmann 2001a). Die

niedrige Baumgrenze geht mit der für Südecuador charakteristisch niedrigen Gebirgskette von durchschnittlich nicht mehr als 4.000 m Höhe (Jørgensen & Ulloa Ulloa 1994) einher und ist vermutlich auf Windscherkräfte, wassergesättigte Böden und den „Massenerhebungseffekt“ zurückzuführen (Frahm & Gradstein 1991).

Das Gebiet umfasst neben den verschiedenen Höhenstufen außerdem eine Vielzahl an Substraten (epiphytisch, epigäisch, epilithisch und epiphyll) und zeichnet sich somit durch eine sehr hohe Diversität an Pflanzenarten aus. Dabei zeigen phanerogamische Epiphyten mit 627 bisher nachgewiesenen Arten die höchste Diversität, wobei mehr als die Hälfte der Arten im montanen Bereich zwischen 1.800-2.150 m anzutreffen ist (Busmann 2001b). Dominiert wird die Epiphytenvegetation von Orchidaceae, gefolgt von Bromeliaceae, Polypodiaceae und Araceae (Busmann 2001b). Typische Vertreter der bisher 318 gezählten Baumarten im montanen Bereich sind Lauraceae, Melastomataceae, Meliaceae, Anacardiaceae, Podocarpaceae, Rubiaceae, Mimosaceae und Clusiaceae u. a. (Busmann 2001a). Die Bestandeshöhe beträgt durchschnittlich 20-30 m. Der Unterwuchs wird häufig von großen Baumfarne (Cyatheaceae) gebildet. Die Reserva Biológica San Francisco weist zudem eine sehr hohe Diversität an Kryptogamen auf. Eine Inventarisierung des gesamten Gebietes erbrachte den bisherigen Nachweis von 498 Moos- und 214 Flechtenarten (Nöske et al. 2003, Nöske & Sipman 2004, Parolly et al. 2004). Ein Großteil der Arten, ca. 20% der Moose und ca. 30% der Flechten, sind Neufunde für Ecuador. Darunter befinden sich auch einige Neubeschreibungen (Engel & Gradstein 2003, Schäfer-Verwimp 2004, Parolly et al. 2004).

Primärwald und anthropogener Einfluss

Im Süden Ecuadors sind noch größere Vorkommen primären Bergregenwaldes erhalten. Zum Teil wurden diese im Jahr 1982 in dem ca. 146.000 Hektar großen Podocarpus-Nationalpark unter Schutz gestellt (Sarmiento 2001, Apolo 2002, Calderón 2002). Gleichzeitig steht das Gebiet jedoch unter dem Druck der Nutzung durch Siedler, Goldschürfer und Holzfäller (Calderón 2002). Zurzeit werden alternative Konzepte erarbeitet, um die natürlichen Ressourcen in Pufferzonen um den Nationalpark herum zugänglich zu machen und dadurch den Lebensstandard der Bevölkerung zu verbessern (Apolo 2002).

In der angrenzenden Reserva Biológica San Francisco ist ebenfalls noch zum größten Teil primärer Bergregenwald in nordwestexponierter Berghanglage erhalten (Busmann,

2001a, Paulsch 2002). Aber auch Sekundärvegetation ist abundant (Abb. 1-2). Paulsch (2002) entwickelte in der Reserva ein System zur Klassifizierung ungestörter und gestörter Vegetation auf der Basis struktureller Vegetationsmerkmale.

Anthropogen beeinflusst ist im Gebiet z. B. der nordwestexponierte Berghang auf ca. 1.850 m. Dort wurde vor ca. 50 Jahren der Bau eines etwa 2 m breiten Kanals veranlasst, der ein nahe gelegenes Elektrizitätswerk mit Wasser versorgt. Dem Kanal folgt ein ca. 4 km langer Weg. Neben gestörten Waldbereichen entlang des Weges sind vereinzelt auch kleinere Erdrutsche sowie offene Vegetation mit freistehenden Bäumen entstanden, deren Krautschicht heute vorwiegend aus Adlerfarn besteht (eigene Beobachtungen).

Weitaus stärker anthropogen beeinflusst ist der auf der anderen Seite des Rio San Francisco südostexponierte Berghang an der Straße Loja-Zamora, die vor ca. 15 Jahren gebaut wurde (Paulsch 2002). Der Wald ist hier ausgedehnten Weideflächen gewichen, die durch Brandrodung entstanden sind („slash and burn-Methode“). Vereinzelt kommen freistehende Bäume vor, die bei der Rodung aufgrund ihres Nutzholzwertes und ihrer Funktion als Schattenbäume für das Vieh verschont wurden und somit Überbleibsel des Waldes darstellen (Hartig & Beck 2003, Werner et al., im Druck). Im Allgemeinen werden die Weideflächen wieder aufgegeben, sobald der konkurrenzstarke Adlerfarn das Weidegras erfolgreich überwuchert hat, was zur erneuten Rodung des Bergregenwaldes an anderer Stelle führt (Hartig & Beck 2003). Entlang der Straße sind aufgrund der fehlenden Befestigung der Berghänge durch eine geschlossene Vegetation außerdem viele Erdrutsche größeren Ausmaßes und verschiedenen Alters anzutreffen, auf denen zum Teil auch freistehende Bäume vorkommen.



Abb. 1-2. Bergregenwald und anthropogener Einfluss im Untersuchungsgebiet.

Zielsetzung

Die vorliegende Arbeit soll zum weiteren Verständnis der Sukzessionsdynamik epiphytischer Kryptogamen in Bergregenwäldern und den dafür verantwortlichen ökologischen Faktoren beitragen. Hierzu wird erstmals die qualitative und quantitative Ausstattung epiphytischer Flechten und Moose in Primärwald, gestörtem Wald und auf freistehenden Bäumen in der Andenregion vergleichend untersucht und ihr Wert als Störungsanzeiger überprüft. Im Speziellen ergeben sich folgende Fragestellungen:

- Welche Diversitätsmuster (Arten, Gesellschaften) treten bei epiphytischen Flechten und Moosen entlang eines Gradienten anthropogener Störung mit besonderer Berücksichtigung des Kronenraums auf, und wie können diese erklärt werden?
- Inwieweit werden diese Muster durch die vorherrschenden Umweltparameter bedingt? Unterscheiden sich Biogeographie, ökologische Spezialisierung, Wuchsformen der Arten in ungestörten und gestörten Wäldern und auf freistehenden Bäumen, als Anpassung an veränderte ökologische Bedingungen?
- Gibt es Indikatoren, durch die verschiedene Grade der Waldzerstörung identifiziert werden können?

Die Untersuchungen sind Teil des multidisziplinären Forschungsprojektes „Funktionalität in einem tropischen Bergregenwald Südecuadors: Diversität, dynamische Prozesse und Nutzungspotenziale unter ökosystemaren Gesichtspunkten“, finanziert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG).

Aufbau der Arbeit

Die vorliegende Arbeit ist in drei Kapitel unterteilt, in welchen die Themen der Fragestellung Diversität, Ökologie und Bioindikation epiphytischer Flechten und Moose entlang eines Gradienten anthropogener Störung im Süden Ecuadors behandelt werden. Das fünfte Kapitel fasst schließlich alle Teilaspekte zusammen.

Kapitel 2 vergleicht die Diversitätsmuster kryptogamischer Epiphyten in ungestörtem und gestörtem Bergregenwald sowie auf freistehenden Bäumen in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador. Die Muster der Diversität werden aus verschiedenen Perspektiven betrachtet: Artdiversität, Artenzusammensetzung und Abundanz werden beschrieben.

Kapitel 3 beschreibt die ökologischen Bedingungen entlang des Störungsgradienten sowie die damit verbundenen Anpassungen der Arten (Biogeographie, ökologische Spezialisierung, Wuchsformen).

Kapitel 4 geht der Identifizierung von Indikatoren nach, die für eine anthropogene Störung im Bergregenwald genutzt werden können.

2 Diversitätsmuster kryptogamischer Epiphyten in ungestörtem und gestörtem Bergregenwald sowie auf freistehenden Bäumen in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador

Einleitung

Bergregenwälder unterliegen zunehmend menschlicher Beeinflussung und gelten heute als eines der bedrohtesten Ökosysteme weltweit (Hamilton et al. 1994). Die Entwicklung von Konzepten für ihren Erhalt ist angesichts ihrer hohen Artenvielfalt und Funktion als Wasserspeicher und Erosionsschutz von großer Bedeutung (Doumenge et al. 1994). Die Zerstörung von Primärwald durch vollständige Abholzung zum Zwecke der Landnutzung bzw. der Eingriff in den Naturwald, z. B. durch Holzentnahme und Straßenbau, führt zu einem unmittelbaren Verlust von Arten, die auf die epiphytische Lebensweise spezialisiert sind (Hietz-Seifert et al. 1995). Vielerorts existieren heute Sekundärwälder und gestörte Wälder, welche zunehmend als Refugium der Arten fungieren. Doch nicht alle Arten können in Sekundärvegetation überleben. In den nördlichen Anden von Venezuela, Kolumbien, Ecuador bis ins nördliche Peru ist der Waldverlust besonders hoch (Doumenge et al. 1994). Gleichzeitig gilt die Andenregion als „Hotspot“ der Biodiversität (Myers et al. 2001). Kryptogamen entwickeln in diesem Gebiet aufgrund der für sie günstigen klimatischen Bedingungen eine hohe Artenvielfalt mit der höchsten Endemismusrate in der Neotropis (Gradstein et al. 2001a). Über das Ausmaß anthropogener Störung auf die kryptogamische Epiphytendiversität ist jedoch nur wenig bekannt. Es gibt nur eine geringe Anzahl von Studien (Sillett et al. 1995, Pinheiro da Costa 1999, Merwin et al. 2001, Acebey et al. 2003, Holz 2003). Mit der vorliegenden Arbeit soll zum weiteren Verständnis der Auswirkungen anthropogener Störung auf die epiphytische Flechten- und Moosdiversität beigetragen werden. Hierzu werden die Diversitätsmuster der Arten im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen in einem Bergregenwald in Südecuador untersucht. Die Beschreibung der Diversitätsmuster erfolgt über die Ermittlung der α - und β -Diversität sowie die Abundanz der Arten. Die Artbestimmung tropischer Kryptogamen wird heute durch die in den vergangenen Jahren beträchtlich vorangeschrittenen taxonomischen Kenntnisse erleichtert, so dass schätzungsweise 80 bis 90% der in den Gebirgen Mittel- und Südamerikas vorkommenden Arten bestimmt werden können (Churchill &

Linares 1995, Sipman 1995, Gradstein et al. 2001a). Die Flechten- und Moosflora Ecuadors ist bisher unzureichend untersucht worden. Vereinzelt existierende Florenlisten für das Land entsprechen nicht dem aktuellen taxonomischen Stand und gehen auf kleinräumige Bestandsaufnahmen zurück, wodurch nur ein unvollständiges Bild der vorzufindenden Artenvielfalt vermittelt wird. Eine Übersicht über Arbeiten zur Floristik der Flechten und Moose auf dem ecuadorianischen Festland sowie den Galapagosinseln geben Nöske et al. (2003) und Nöske & Sipman (2004). In den letzten drei Jahren bestand innerhalb einer multidisziplinären Forschergruppe in der Reserva Biológica San Francisco in Südecuador die Möglichkeit zu umfassenden kryptogamischen Studien im Ökosystem Bergregenwald, aus welchen bereits eine Reihe verschiedener Publikationen hervorgegangen sind (Engel & Gradstein 2003, Nöske et al. 2003, Kürschner & Parolly, im Druck a-b, Nöske & Sipman 2004, Parolly & Kürschner 2004a-b, Parolly et al. 2004, Schäfer-Verwimp 2004). Die im Gebiet der Reserva Biológica San Francisco beheimatete Kryptogamenflora war bis dato unbekannt. Diese ersten Arbeiten beziehen sich vorwiegend auf den im Untersuchungsgebiet vorzufindenden ca. 1.300 m langen Höhentransekt. Die Diversität epiphytischer Kryptogamen entlang eines Störungsgradienten wird in dieser Arbeit erstmals für den montanen Bereich in der Andenregion präsentiert.

Material und Methoden

Die Geländearbeiten wurden während zweier mehrmonatiger Aufenthalte von März bis Oktober 2001 sowie September bis November 2002 in der Reserva Biológica San Francisco (Provinz Zamora-Chinchipec) im Süden Ecuadors durchgeführt (siehe 1. Kapitel, Untersuchungsgebiet). Die Untersuchungen erfolgten entlang eines Gradienten anthropogener Störung im Bereich montanen Bergregenwaldes auf ca. 1.900 m. Die untersuchten Habitattypen sind Primärwald (P), gestörter Wald (GW) sowie freistehende Bäume (FB) auf offenen Standorten (Abb. 2-1).

Parzellen

Insgesamt wurden sechs Parzellen (jeweils zwei Wiederholungen pro Habitattyp) von je 0,5 Hektar Größe mit vergleichbarer Meereshöhe, Hangneigung und möglichst auch Hangexposition ausgewählt (Tab. 2-1). Primärwaldparzelle P1 liegt in einer Quebrada (Abb. 2-2). Die Bestandeshöhe beträgt ca. 16-18 m (Tab. 2-1). *Tapirira guianensis* Aubl.

ist die dominierende Art der Kronenschicht, für die Strauchschicht sind Melastomataceae und Baumfarne, für die Krautschicht Cyclanthaceae charakteristisch. Primärwaldparzelle P2 befindet sich am Berghang zwischen Rio San Francisco und dem Kanalweg (Abb. 2-2). Die Bestandeshöhe ist mit ca. 17-21 m etwas höher als in P1 (Tab. 2-1). Ebenso wurde hier ein dichter Kronenschluss im Vergleich zu P1 festgestellt (siehe 3. Kapitel). Die Kronenschicht in P2 wird von verschiedenen Arten gebildet: *Clethra revoluta* (R. & P.) Spreng., cf. *Miconia* sp., Lauraceae spp. sowie *Tapirira guianensis*. Die Strauchschicht



Abb. 2-1. Primärwald (P), gestörter Wald (GW) und freistehende Bäume (FB) auf ca. 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco im Süden Ecuadors.

setzt sich vorwiegend aus Rubiaceae, Melastomataceae und Costaceae, die Krautschicht aus Cyclanthaceae zusammen.

Die Parzellen im gestörten Wald, GW1 und GW2 liegen in Sichtweite des vor ca. 50 Jahren angelegten Kanalweges (Abb. 2-2). Teile der ursprünglichen Vegetation wurden hier entfernt. Beide Parzellen weisen ähnliche Bestandeshöhen zwischen ca. 14-18 m auf (Tab. 2-1). Der Kronenschluss ist in GW1 und GW2 ähnlich dicht entwickelt, nimmt im Vergleich zum Primärwald jedoch deutlich ab (siehe 3. Kapitel). Die Kronenschicht in beiden Parzellen wird dominiert von *Piptocoma disolor* (Kunth) Pruski. Dendrometermessungen ergaben, dass diese Baumart schnell wächst und daher als Sekundärwaldanzeiger angesehen werden kann (Homeier & Breckle 2003). Weitere Vertreter in GW1 sind *Turpinia occidentalis* (Sw.) G. Don, Lauraceae spp., *Cecropia* sp. und *Prumnopitys montana*

(Humb. & Bonpl. ex Willd.) de Laub., in GW2 Lauraceae spp. sowie *Tapirira guianensis*. In der Strauchschicht beider Parzellen ist Bambus (*Chusquea* sp.) dominantes Element und umwächst sehr häufig die Baumstämme im Bestand (Abb. 2-1). Charakteristische Vertreter der Krautschicht sind wie im Primärwald Cyclanthaceae.

Bei den Parzellen FB1 und FB2 handelt es sich um Standorte mit freistehenden Bäumen ohne Kronenschluss (siehe 3. Kapitel). FB1 ist eine verlassene Weide aus der Zeit des Kanalbaus in unmittelbarer Nähe zum Kanalweg (Abb. 2-2). Die Bestandeshöhe beträgt ca. 9-11 m. Die Kronenschicht wird dominiert von zwei verschiedenen Asteraceae-Arten (*Piptocoma discolor*, *Critoniopsis* sp.) und angepflanztem *Pinus* sp. Typische Vertreter der Strauchschicht von FB1 sind Melastomataceae. Die Regeneration des Waldes wird in dieser Parzelle durch Adlerfarn, der zu ca. 90% die Krautschicht dominiert, erschwert. FB2 liegt im Gegensatz zu allen anderen Parzellen nicht am NW-Hang, da hier keine weiteren Standorte mit freistehenden Bäumen für die Untersuchungen zur Verfügung standen, sondern in südöstlicher Richtung. Die Parzelle befindet sich auf einem alten Erdrutsch, der vermutlich durch den Straßenbau ausgelöst wurde, an der Straße Loja-Zamora. FB2 weist mit 11-14 m einen etwas höheren Bestand als FB1 auf. Die Kronenschicht wird von zwei verschiedenen Arten der Gattung *Inga* geprägt, in der Strauchschicht sind insbesondere *Piper* sp. und die endemische *Fuchsia lehmannii* Munz vertreten, die Krautschicht wird von einer Poaceae-Art dominiert, weist an einigen Stellen jedoch auch Adlerfarn auf.

Tab. 2-1. Die Untersuchungsparzellen im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB) in der Reserva Biológica San Francisco.

Parzelle	P1	P2	GW1	GW2	FB1	FB2
Standort	Quebrada 2	Abkürzung	Kanalweg	Kanalweg	Kanalweg, Weide	Straße, Erdrutsch
Meereshöhe, [m ü. N. N.]	1930	1850	1870	1860	1900	1870
Hangneigung, [°]	30	40	40	40	30	40
Exposition	NW	NW	NW	NW	NW	SO
Bestandesalter, [Jahre]	unbekannt	unbekannt	ca. 50	ca. 50	ca. 15	unbekannt
Baumhöhe, [m]	16-18	17-21	15-18	14-18	8-11	11-14

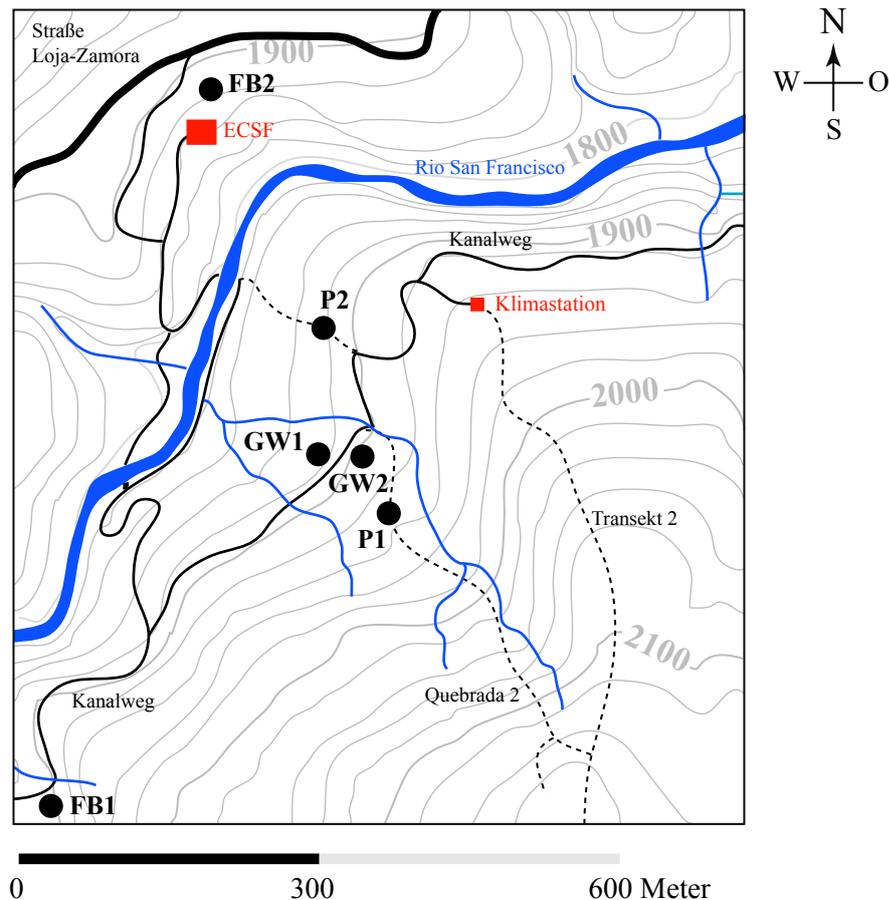


Abb. 2-2. Lage der Parzellen im Untersuchungsgebiet. ECSF = Estación Científica San Francisco, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Untersuchungsbäume

Es wurden insgesamt 30 Bäume aus der Kronenschicht, je fünf pro Parzelle, auf ihre kryptogamische Epiphytendiversität untersucht (Tab. 2-4). Studien in den Tropen haben gezeigt, dass die Aufnahme von nur vier bis fünf Bäumen ausreichend für die repräsentative Erfassung der epiphytischen Moose eines Standorts ist (Gradstein 1992a). Die Auswahl der Untersuchungsbäume erfolgte nach dem Zufallsprinzip. Aufgrund des Fehlens einer dominanten Baumart für alle Parzellen, gehören diese zehn unterschiedlichen Arten aus acht Familien an. Sie unterscheiden sich in ihrer Rindenbeschaffenheit, was die Erfassung eines weiten Artenspektrums erlaubt, denn kryptogamische Epiphyten reagieren auf die Artzugehörigkeit ihrer Trägerbäume relativ unspezifisch, wohingegen die Struktur der Rinde unmittelbar mit der Artenzusammensetzung korreliert (Gradstein et al. 1996). Emergenten und Bäume in der Nähe von „Gaps“ wurden von den Untersuchungen ausgeschlossen. Außerdem wurde die Aufnahme benachbarter Bäume vermieden, da diese,

durch die mögliche Verbreitung von Sporen oder vegetativen Vermehrungseinheiten auf kurzer Distanz, häufig eine ähnliche Artenzusammensetzung aufweisen (Gradstein et al. 1996, 2003).

Vegetationsaufnahmen

Die Untersuchungsbäume wurden jeweils von der Stammbasis bis in die Krone vegetationskundlich untersucht. Das Verseilen der Bäume erfolgte mit Hilfe einer Armbrust. Für das Erreichen der Baumkrone wurde die Kletterseiltechnik („single rope technique“) nach Perry (1978) und ter Steege & Cornelissen (1988) verwendet (Abb. 2-3).

Pro Baum erfolgte die Aufnahme der epiphytischen Flechten- und Moosdiversität für die fünf Zonen nach Johansson (1974). Diese Zonen repräsentieren die Untergliederung des Phorophyten in fünf verschiedene Wuchsbereiche mit unterschiedlicher Ökologie und Artenzusammensetzung: Stammbasis bis 2 m Höhe (Bereich, der ohne Kletterseiltechnik erreichbar ist, Z1), Stammbereich (Z2), innere Krone (Verzweigungsbereich des Stammes in mehrere Hauptäste, Z3), mittlere Krone (Z4) und äußere Krone (Z5) (Abb. 2-3). Eine

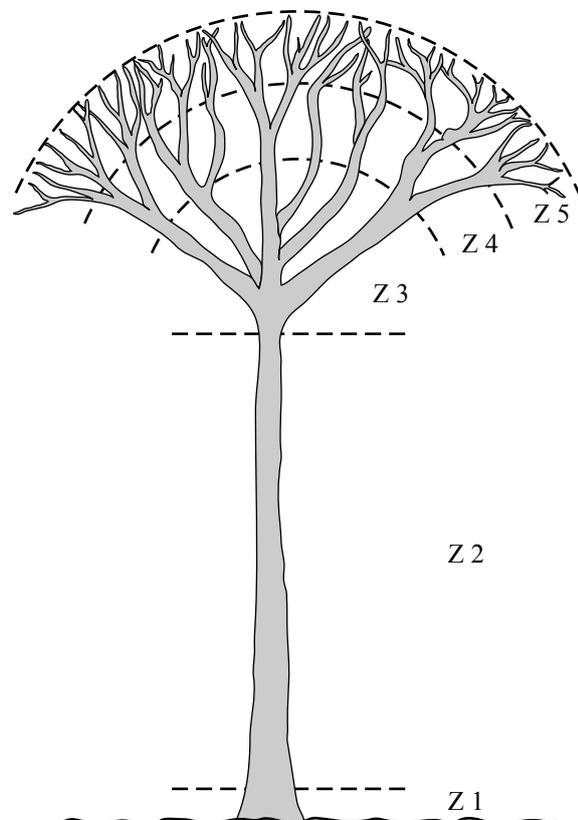


Abb. 2-3. „Single rope technique“ nach Perry (1978) zur Beprobung der Wuchszonen nach Johansson (1974); Z1 = Stammbasis, Z2 = Stammbereich, Z3 = innere Krone, Z4 = mittlere Krone, Z5 = äußere Krone.

weitere Unterteilung des Stammbereichs (Z2), wie bei Untersuchungen in Tieflandregenwäldern im allgemeinen praktiziert (z. B. Cornelissen & ter Steege 1989, Montfoort & Ek 1990), wurde aufgrund der vergleichsweise geringen Baumhöhen nicht vorgenommen. Die Erfassung der Diversitätsmuster richtete sich nach Gradstein et al. (1996, 2003). Die Auswahl der Aufnahmeflächen erfolgte nach dem Zufallsprinzip. Auf eine zeitintensive Bestimmung des Minimumareals wurde verzichtet, stattdessen wurde auf Erfahrungswerte aus der Literatur zurückgegriffen. Allgemein gilt, dass das Minimumareal einer Gesellschaft aus sehr kleinen Moosen und Flechten bei einer Größe von 100 cm² liegt, bei Gesellschaften mit größeren Individuen kann dieses zwischen 400 und 2.500 cm² betragen (Drehwald 1995). Es wurde daher eine innerhalb dieser Größenordnung standardisierte Aufnahmefläche von 600 cm² benutzt (siehe auch Gradstein et al. 2003).

In der ersten und dritten Zone wurde für die Vegetationsaufnahmen die Form des Rechtecks gewählt, um Expositionsunterschiede innerhalb einer Aufnahme zu vermeiden (vertikale Kantenlänge = 30 cm, horizontale Kantenlänge = 20 cm). Um einen statistischen Vergleich der Wuchsbereiche auch innerhalb eines einzelnen Baumes anstellen zu können, wurden fünf Vegetationsaufnahmen nach dem Zufallsprinzip pro Johanssonscher Zone durchgeführt. Für die Untersuchung der schwer zugänglichen vierten und fünften Zone wurde pro Baum jeweils ein Ast mit einer Handsäge abgetrennt und über ein Seil-Rollensystem vorsichtig auf den Boden befördert, um das Abfallen des Bewuchses zu verhindern. Die Äste wurden am Boden in 60 cm große Stücke zersägt und ins Labor transportiert, wo deren vegetationskundliche Untersuchung erfolgte. Zur Berechnung der Größe der Aufnahmefläche wurde der Durchmesser der Aststücke beidseits gemessen. In der vierten und fünften Zone wurden jeweils möglichst zehn Vegetationsaufnahmen durchgeführt. Dabei wurden die Oberseite (die dem Licht zugewandte Seite) sowie die Unterseite (die dem Licht abgewandte Seite) in je fünf Vegetationsaufnahmen getrennt voneinander untersucht.

Um soziologische Einheiten zu erhalten, wurde auf die Homogenität der Aufnahmeflächen geachtet. Aufnahmeflächen mit starken Unregelmäßigkeiten (ungleichmäßige Artenverteilung, deutliche Expositions- und Inklinationsunterschiede, Astnarben) wurden vermieden (Dierschke 1994).

Die Vegetationsaufnahmen wurden nach der Methode von Braun-Blanquet (1964) durchgeführt. Da Individuenzahlen bei Kryptogamen schwer zu ermitteln sind, wurde der

Deckungsgrad der einzelnen Arten innerhalb der Aufnahme in Prozent abgeschätzt. Das Aufnahmerechteck wurde stets vollständig abgesammelt. Es erfolgte eine mikroskopische Nachbestimmung der kompletten Vegetationsaufnahme im Labor. Deckungsgrade konnten so gegebenenfalls korrigiert und unscheinbare Arten nicht übersehen werden („Méthode du prélèvement intégral“ nach Roux 1990). Insgesamt wurden 1.039 Vegetationsaufnahmen entlang des Gradienten anthropogener Störung erstellt.

Bestimmung des gesammelten Materials

Als allgemeine Bestimmungsliteratur für die Flechten wurden die Arbeiten von Swinscow & Krog (1988), Nash III et al. (2002) sowie die im Internet verfügbaren Bestimmungsschlüssel von Sipman (2003) herangezogen. Außerdem wurden folgende Monographien und spezielle Literatur für die Bestimmung und Nomenklatur benutzt: Uyenco (1963) für *Coenogonium*, Jørgensen (1975) für *Leptogium*, Hale (1975, 1976, 1978) für *Bulbothrix*, *Myriotrema*, *Parmelinopsis* und *Relicina*, Arvidsson (1982) für *Coccocarpia*, Krog (1982) für *Punctelia*, Galloway & Arvidsson (1990) für *Pseudocyphellaria*, Hale & Fletcher (1990) für *Rimelia*, Moberg (1990) für *Physcia*, Thor (1990) für *Dichosporidium*, Aptroot (1991) für *Normandina*, Egea & Torrente (1993) für *Cresponea*, Elix (1994) für Parmeliaceae, Yoshimura & Arvidsson (1994) für *Lobariella*, Sipman (1998, 1999, 2002b) für *Hypotrachyna*, *Megalospora* und *Parmotrema*, Ahti (2000) für *Cladonia*, Schumm (2000, 2001a-b) für *Heterodermia*, Jørgensen & Arvidsson (2002) für *Erioderma* und Staiger (2002) für Graphidaceae. Einige Arten wurden anhand chemischer Merkmale bestimmt. Hierzu wurden die in der Lichenologie etablierte Tüpfeltestmethode (Wirth 1995) sowie für einige Arten die Dünnschichtchromatographie (TLC) nach standardisierten Methoden von Culberson & Kristinsson (1970), Culberson & Amman (1979) und White & James (1985) durchgeführt. Die Bestimmung der Flechtenproben erfolgte in enger Zusammenarbeit mit H. J. M. Sipman, Berlin.

Als allgemeine Bestimmungsliteratur für die Moose diente die Arbeit von Gradstein et al. (2001a) und Gradstein & Pinheiro da Costa (2003). Die Bestimmung der Lebermoosarten erfolgte mit Hilfe folgender Spezialisten: S. R. Gradstein, Göttingen (verschiedene Lebermoosgruppen), J. Heinrichs, Göttingen (*Plagiochila*), D. Pinheiro da Costa, Rio de Janeiro (*Metzgeria*), E. M. Reiner-Drehwald, Göttingen (*Lejeunea*), A. Schäfer-Verwimp, Herdwangen-Schönach (*Diplasiolejeunea*), K. Yamada, Mie-ken, Japan (*Radula*). Die

Nomenklatur der Lebermoose richtet sich nach Uribe & Gradstein (1998) sowie Gradstein & Pinheiro da Costa (2003). Für die Bestimmung der Laubmoose dienten die Arbeiten von Sharp et al. (1994a-b), Churchill & Linares (1995), Buck (1998) sowie die Monographie von Frahm (1991). Die Bestimmung der Laubmoose erfolgte in Kooperation mit H. Kürschner und G. Parolly, Berlin.

Belege der gesammelten Flechten- und Moosproben wurden im Herbar der Universidad Nacional de Loja (LOJA) sowie Dubletten am Herbar der Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (QCA), des Albrecht-von-Haller-Instituts der Universität Göttingen (GOET) sowie des Botanischen Museums Berlin-Dahlem (B) deponiert.

Datenauswertung

Die statistische Auswertung wurde mit Hilfe der Programme PC-ORD, Version 4.25 (McCune & Mefford 1999) sowie STATISTICA, Version 6.1 (StatSoft 2003), die Schätzverfahren mit Hilfe von EstimateS Version 7 (Colwell 1994-2004) durchgeführt.

Zur Überprüfung der Datenerfassung auf Vollständigkeit wurden Art-Akkumulationskurven (Rarefaction-Methode) für die Gesamtartenzahlen der drei Habitattypen erstellt. Diese veranschaulichen die Zunahme der durchschnittlichen Artenzahl mit zunehmender Anzahl durchgeführter Vegetationsaufnahmen. Da die Anzahl beobachteter Arten ($= S_{\text{obs}}$) in einem Habitattyp in der Regel kleiner ausfällt als die Anzahl der dort tatsächlich vorkommenden Arten, wurden zur Abschätzung der zu erwartenden Gesamtartenzahlen bzw. Artenzahlen bei Flechten und Moosen verschiedene Estimationsverfahren verwendet. Herzog et al. (2002) haben in einer umfassenden Studie eine Reihe von Estimatoren miteinander verglichen und dabei festgestellt, dass MMMeans, beruhend auf der Michaelis-Menten-Gleichung, das zuverlässigste Verfahren darstellt. Mit den hier vorliegenden Daten wurden mittels MMMeans geschätzte Artenzahlen errechnet, die mit den beobachteten Artenzahlen weitgehend übereinstimmen, teilweise aber auch die Anzahl der zu erwartenden Arten etwas unterschätzen. Um die Schätzergebnisse abzusichern, wurden weitere Estimationsverfahren (Chao 1 und 2, Jackknife 1 und 2), wie in Colwell & Coddington (1994) und Chazdon et al. (1998) beschrieben, verwendet und miteinander verglichen.

Die α -Diversität wurde allgemein in Form der Artenzahlen ausgedrückt. Da dadurch seltene und häufige Arten unabhängig vom ihrem Bedeckungsgrad eine gleich starke Gewichtung erfahren, wurden für die Berechnung der α -Diversität der Vegetationsaufnahmen zusätzlich folgende Diversitätsindizes verwendet:

- a) Shannon-Index, welcher ein Maß für den Artenreichtum einer Stichprobe unter Einbeziehung der Artabundanz ist.
- b) Simpson-Index, der die Wahrscheinlichkeit ausdrückt, dass zwei zufällig aus einer Stichprobe gezogenen Individuen verschiedenen Arten angehören. Er basiert auf der Dominanz von Arten einer unendlich großen Population, die Gewichtung liegt auf der Abundanz der verbreitetsten Art und ist relativ wenig sensitiv gegenüber dem Artenreichtum.
- c) Evenness, die ein Maß für die Gleichmäßigkeit der Art-Abundanz-Verteilung ist (Whittaker 1972, Magurran 1988).

Die Berechnung der β -Diversität als Maß des „turnovers“ (= Artenwandels) der verschiedenen Habitattypen wurde wie folgt berechnet: S_{obs} /mittlere Artenzahl in Vegetationsaufnahmen (Holz 2003). Die β -Diversität der Vegetationsaufnahmen wurde aus dem qualitativen Sørensen-Index (C_s) berechnet, welcher sich auf Präsenz/ Absenz-Daten der Arten bezieht. Er ist ein Maß für die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung zweier Vegetationsaufnahmen, mit Werten zwischen 0 (= keine Ähnlichkeit) und 1 (= Übereinstimmung in der Artenzusammensetzung):

$$C_s = \frac{2j}{(a+b)}$$

j = Anzahl gemeinsamer Arten zweier Vegetationsaufnahmen (a und b)

a = Anzahl Arten, die nur in Aufnahme a vorkommen

b = Anzahl Arten, die nur in Aufnahme b vorkommen

Die Artendiversität der Untersuchungsbäume war nicht normalverteilt (Shapiro-Wilks Test), so dass für die Durchführung einer einfaktoriellem Varianzanalyse (ANOVA) das parameterfreie Verfahren des H-Tests von Kruskal-Wallis für unabhängige Stichproben gewählt wurde (Köhler et al. 1996, Fowler et al. 1998). Im Falle intervallskalierter normalverteilter Daten wurde für den Mittelwertsvergleich zweier unabhängiger Stichproben der t-Test, für die Überprüfung linearer Zusammenhänge der Maßkorrelationskoeffizient von Pearson verwendet (Köhler et al. 1996).

Die Datenmatrix der Vegetationsaufnahmen besteht aus einer großen Anzahl an Nullwerten aufgrund des Auftretens vieler seltener Arten. Die daraus resultierende Datenstreuung wurde daher mit Hilfe des Beals-smoothing-Verfahrens reduziert (McCune & Mefford 1999). Für die Klassifikation aller 1.039 Vegetationsaufnahmen entlang des Störungsgradienten wurde eine Clusteranalyse mit Hilfe des Gruppierungsverfahrens von Ward, auch als Minimum-Varianz-Methode bekannt, durchgeführt (McCune & Mefford 1999). Dieses ist ein zuverlässiges Verfahren zur Verringerung von „Verdrehungen“ der Cluster im unteren Dendrogrammbereich (McCune & Mefford 1999). Die Euklidische Distanz wurde dabei als Ähnlichkeitsmaß benutzt. Stetigkeiten der Arten in den verschiedenen Wuchsbereichen wurden nach der Methode von Dufrene & Legendre (1997) ermittelt und mittels Monte Carlo Test mit 1.000 Wiederholungen auf Signifikanz überprüft.

Ergebnisse

2. A. Artdiversität

Diversität des Gesamtgradienten

Insgesamt wurden 207 epiphytische Flechten- und Moosarten (112 Gattungen, 59 Familien) entlang des Gradienten anthropogener Störung auf 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador nachgewiesen (Anhang 1, Tab. 2.2). Die α -Diversität im Primärwald (164 Arten, 100 Gattungen, 59 Familien) und gestörten Wald (166 Arten, 100 Gattungen, 56 Familien) gleicht sich, nimmt auf freistehenden Bäumen (151 Arten, 92 Gattungen, 50 Familien) jedoch deutlich ab (Tab. 2.2).

Entlang des Störungsgradienten zeigen die epiphytischen Flechten und Moose unterschiedliche Diversitätsmuster (Abb. 2-4). Bei den Flechten nehmen die Artenzahlen vom Primärwald mit 92 Arten, über gestörten Wald bis zu freistehenden Bäumen um jeweils 10% zu. Bei den Moosen ist ein entgegengesetzter Trend feststellbar: Die Artenzahlen im Primärwald mit 72 Arten nehmen im gestörten Wald um ca. 10% und auf freistehenden Bäumen sogar um ca. 30% ab (Abb. 2-4). Die meisten Arten entlang des Störungsgradienten sind mit 70 Arten Makroflechten, gefolgt von Lebermoosen mit 61 Arten, Mikroflechten mit 45 Arten und Laubmoosen mit 31 Arten (Tab. 2-2). Die Anzahl der Gattungen und

Familien zeigt bei Makroflechten, Leber- und Laubmoosen ähnliche Werte (zwischen 22-27 Gattungen und 11-14 Familien). Im Vergleich dazu weisen Mikroflechten mit 38 Gattungen und 24 Familien eine höhere Diversität auf (Tab. 2-2).

Für die einzelnen Habitattypen gilt ebenfalls: Den größten Anteil an der jeweiligen Gesamtartenzahl machen Makroflechten mit 34-40%, den geringsten Anteil hingegen Laubmoose mit 11-15% aus (Abb. 2-4). Dazwischen rangieren im Primärwald Lebermoose mit 29% vor Mikroflechten mit 22%, im gestörten Wald sind die Anteile an Lebermoosen und Mikroflechten mit 25 bzw. 24% an der Gesamtartenzahl ausgeglichen, bei freistehenden Bäumen überwiegen jedoch Mikroflechten mit 28% vor den Lebermoosen mit 21% (Abb. 2-4).

Tab. 2-2. α -Diversität entlang des Gradienten anthropogener Störung. Da Makro- bzw. Mikroflechten keine systematischen Gruppen darstellen, gehören einige von diesen gleichen Gattungen bzw. Familien an, was in den Gesamtsummen berücksichtigt wurde; Σ = Gesamtgradient bzw. Gesamtartenzahl, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

	Σ	P	GW	FB
Arten				
Lichenes	115	92	101	102
Makroflechten	70	55	60	60
Mikroflechten	45	37	41	42
Bryophyta	92	72	65	49
Hepaticae	61	47	41	33
Musci	31	25	24	16
Σ	207	164	166	151
Gattungen				
Lichenes	63	54	58	60
Makroflechten	27	23	24	23
Mikroflechten	37	31	35	37
Bryophyta	49	46	42	32
Hepaticae	27	25	23	19
Musci	22	21	19	13
Σ	112	100	100	92
Familien				
Lichenes	34	34	34	34
Makroflechten	12	12	12	11
Mikroflechten	24	24	24	24
Bryophyta	25	25	22	16
Hepaticae	11	11	11	8
Musci	14	14	11	8
Σ	59	59	56	50

Alle drei Habitattypen werden von einer ähnlichen Zusammensetzung an epiphytischen Flechten- und Moosfamilien geprägt. Die Lebermoosfamilie Lejeuneaceae ist sowohl im Primärwald als auch im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen die artenreichste Familie, gefolgt von den aus auffälligen Makroflechten bestehenden Lobariaceae, Parmeliaceae und Physciaceae (Abb. 2-5). Weitere typische Vertreter mit einer Reihe von Arten entlang des Störungsgradienten sind bei den Makroflechten Coccocarpiaceae und Collemtaceae sowie bei den Mikroflechten Arthoniaceae, Bacidaceae, Graphidaceae, Megalosporaceae und Pertusariaceae. Bei den Lebermoosen prägen Jubulaceae, Lepidoziaceae, Metzgeriaceae und Plagiochilaceae, bei den Laubmoosen Dicranaceae, Meteoraceae, Orthotrichaceae (einschließlich Macromitrichaceae) die floristische Zusammensetzung der verschiedenen Habitattypen (Abb. 2-5). Bei den artenreichsten Flechtenfamilien lässt sich insgesamt die Zunahme der Artenzahlen, bei den artenreichsten Moosfamilien deren Abnahme von Primärwald zu gestörtem Wald bzw. freistehenden Bäumen beobachten (Abb. 2-5). Einige Familien, die im Primärwald und gestörten Wald vorkommen, sind auf freistehenden Bäumen abwesend. Dies trifft bei den Makroflechten für Gyalectaceae zu, bei den Mikroflechten für eine Art der Megalosporaceae.

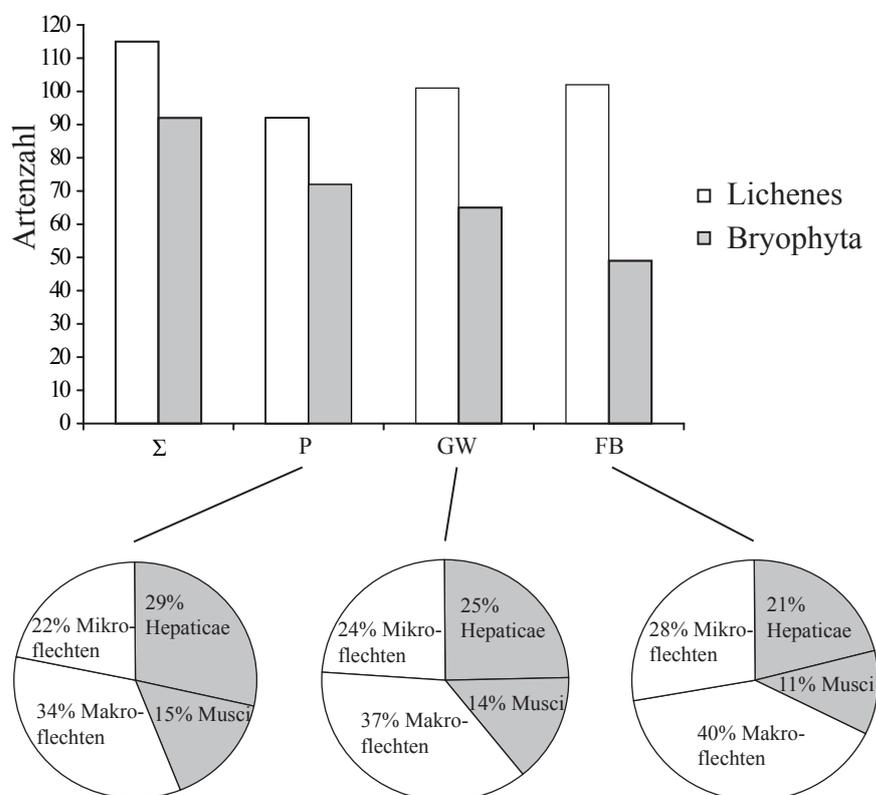


Abb. 2-4. Verteilung der Artenzahlen entlang des Gradienten anthropogener Störung und prozentuale floristische Zusammensetzung in den verschiedenen Habitattypen; Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

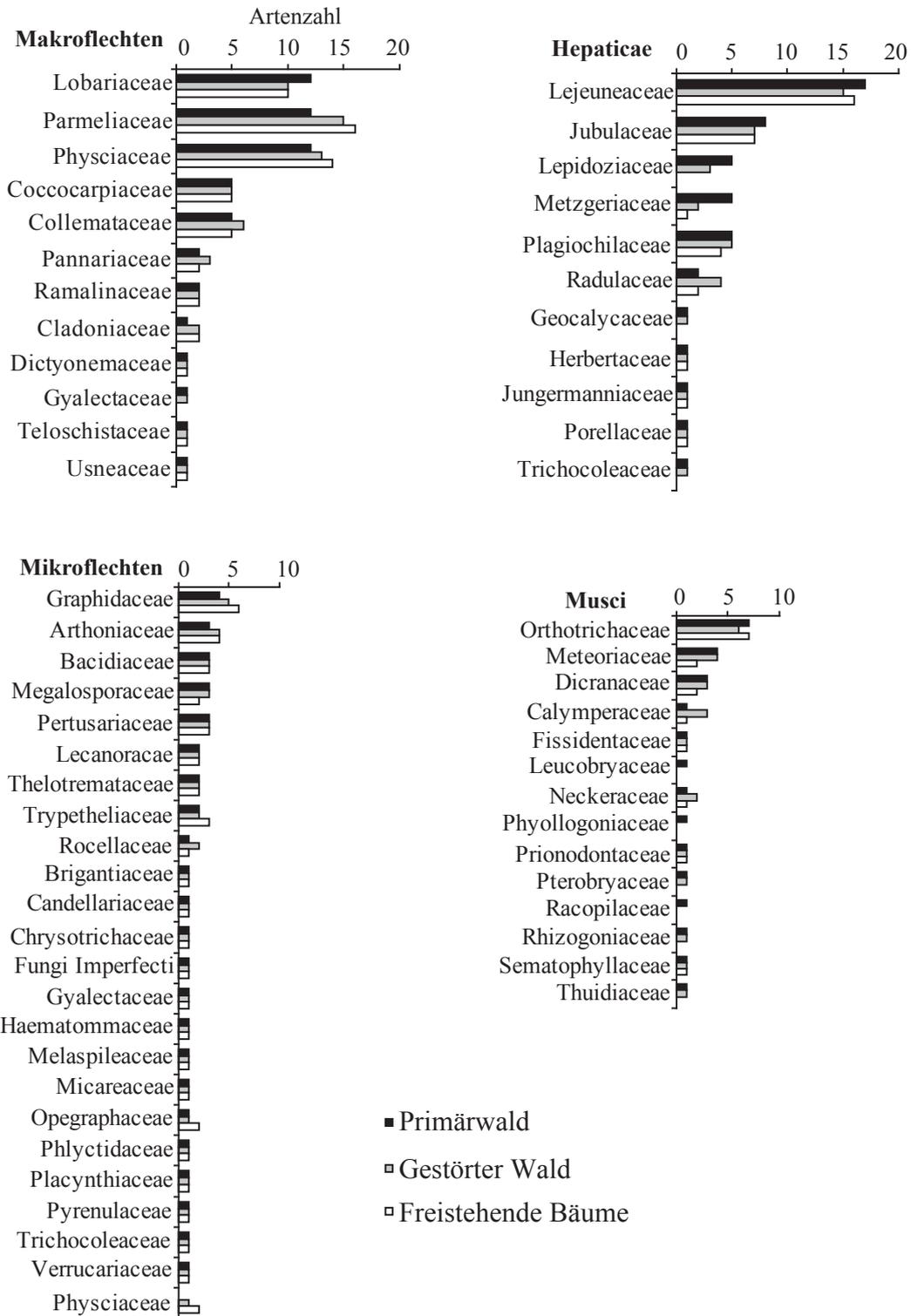


Abb. 2-5. Flechten- und Moosfamilien und ihre jeweilige Anzahl an Arten entlang des Gradienten anthropogener Störung.

Bei den Lebermoosen gilt dies für Lepidoziaceae, Geocalycaceae und Trichocoleaceae und bei den Laubmoosen für Pterobryace, Rhizogoniaceae und Thuidaceae (Abb. 2-5). Die Laubmoosfamilien Leucobryaceae, Phyllogoniaceae und Racopilaceae wurden nur im Primärwald nachgewiesen. Bei den Mikroflechten kommt eine Art der Physciaceae im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen vor und fehlt im Primärwald (Abb. 2-5).

Erfassungsgrad

Die Ermittlung des Erfassungsgrads von Primärwald, gestörtem Wald und freistehenden Bäumen auf der Grundlage von 1.039 durchgeführten Vegetationsaufnahmen ergibt für alle drei Habitattypen logarithmisch verlaufende Art-Akkumulationskurven (Abb. 2-6). Die Kurven für Primärwald und gestörten Wald weisen sehr ähnliche Verläufe auf, mit einer zunehmenden Abflachung ab jeweils ca. 100 Vegetationsaufnahmen. Die Art-Akkumulationskurve für freistehende Bäume verläuft deutlich flacher, der Sättigungsbereich wird bereits ab ca. 75 Vegetationsaufnahmen erreicht (Abb. 2-6).

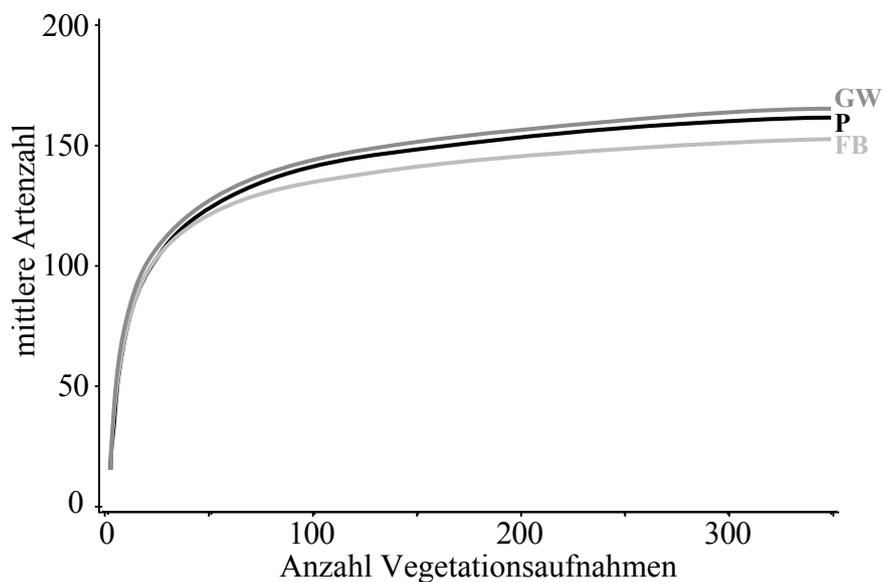


Abb. 2-6. Art-Akkumulationskurven für die Gesamtartenzahlen im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB).

Die ausreichende Inventarisierung wird durch die Ermittlung der geschätzten Artenzahlen entlang des Störungsgradienten mit verschiedenen Estimationsverfahren (MMMeans, Chao 1 und 2, Jackknife 1 und 2) bestätigt. Für den Gesamtgradienten kann von einer mindestens 86%igen Erfassung ausgegangen werden (Tab. 2-3). Der Erfassungsgrad im Primärwald

liegt bei min. 92%, auf freistehenden Bäumen bei min. 95% und im gestörten Wald bei mindestens 76%. Die Flechtenerfassung erreicht dabei insgesamt sowie in den einzelnen Habitattypen höhere Mindestwerte als die Mooserfassung (Tab. 2-3).

Die Ergebnisse der verschiedenen Estimatoren sind sehr variabel. Es wurde festgestellt, dass die Werte von Chao 1 den beobachteten Artenzahlen (S_{obs}) insgesamt sowie in den einzelnen Habitattypen am nächsten kommen, gefolgt von MMMeans, welcher allerdings etwas geringere Werte als S_{obs} annimmt, also zu leichter Unterschätzung neigt. Die Werte von Jackknife 1 und 2 sowie Chao 2 liegen jeweils deutlich höher als S_{obs} (Tab. 2-3). Insgesamt zeigen die Estimatoren aber gleiche Tendenzen: Die geringsten Gesamtartenzahlen sowie die geringsten Artenzahlen bei den Moosen wurden von allen Estimatoren für freistehende Bäume ermittelt. Für Flechten werden die geringsten Artenzahlen hingegen im Primärwald erwartet. Nach MMMeans und Chao 1 sind die geschätzten Gesamtartenzahlen im Primärwald und gestörten Wald nahezu gleich hoch; nach Chao 2, Jackknife 1 und 2 wird eine deutlich höhere Gesamtartenzahl im gestörten Wald erwartet (Tab. 2-3).

Tab. 2-3. Beobachtete (S_{obs}) und geschätzte Artenzahlen (mittels MMMeans, Chao 1 und 2, Jackknife 1 und 2) sowie jeweiliger Erfassungsgrad entlang des Störungsgradienten; Prozentwerte über 100 kommen durch Unterschätzung zustande; Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

	Σ	P	GW	FB
Arten				
S_{obs}	207	164	166	151
MMMeans	200	164	162	149
Chao 1	208	169	167	156
Chao 2	240	172	219	164
Jackknife 1	224	175	187	164
Jackknife 2	238	178	204	170
Erfassungsgrad	86-104%	92-100%	75-104%	95-102%
Lichenes				
S_{obs}	115	92	101	102
MMMeans	113	94	101	102
Chao 1	115	92	101	103
Chao 2	133	92	133	105
Jackknife 1	121	93	109	107
Jackknife 2	127	92	116	107
Erfassungsgrad	87-102%	98-100%	76-100%	95-100%
Bryophyta				
S_{obs}	92	72	65	49
MMMeans	87	70	61	47
Chao 1	93	77	66	54
Chao 2	107	80	86	60
Jackknife 1	103	82	78	57
Jackknife 2	111	86	88	63
Erfassungsgrad	83-106%	84-103%	74-107%	78-104%

Diversität der einzelnen Trägerbäume

Die vegetationskundliche Untersuchung der 30 Bäume entlang des Störungsgradienten erbrachte insgesamt 19.627 Einzelnachweise an epiphytischen Flechten und Moosen. Die meisten Einzelnachweise stammen insgesamt von freistehenden Bäumen (6.798), gefolgt von gestörtem Wald (6.646) und Primärwald (6.183). Die Anzahl an Einzelnachweisen pro Baum schwankt beträchtlich (Min.: 284, Max.: 979, Mittelwert: 654,0, Median 670,5; Tab. 2-4, Abb. 2-7).

Entlang des Störungsgradienten wurde auch eine große Varianz der Gesamtartenzahlen festgestellt (Min.: 52, Max.: 104, Mittelwert: 84,5, Median 86,0; Tab. 2-4). Die meisten Arten (über 100) wurden auf Exemplaren von *Tapirira guainensis* Aubl. und *Piptocoma discolor* (Kunth) Pruski im gestörten Wald gefunden (Tab. 2-4). Jeder dieser Bäume beherbergt bereits ca. 60% aller nachgewiesenen epiphytischen Flechten- und Moosarten im gestörten Wald bzw. ca. 50% aller Arten innerhalb des gesamten Störungsgradienten. Auf den einzelnen Bäumen wurden zwischen 24-78 Flechtenarten (Mittelwert: 58,3, Median: 60,0) und 11-37 Moosarten (Mittelwert: 26,2, Median: 26,5) gefunden (Tab. 2-4). Bei den Makroflechten variieren die Artenzahlen zwischen 11 und 47 Arten (Mittelwert: 34,8, Median: 36,0), bei Mikroflechten zwischen 13 und 34 Arten (Mittelwert: 23,5, Median: 24,0), bei Lebermoosen zwischen 7 und 25 Arten (Mittelwert: 17,5, Median: 17,5) und bei Laubmoosen zwischen 3 und 14 Arten pro Baum (Mittelwert: 8,7, Median: 9,0) (Abb. 2-7).

Die Varianzbreiten der Einzelnachweise, Gesamtartenzahlen sowie Makro- und Mikroflechtenarten sind jeweils im gestörten Wald am größten, im Primärwald und auf freistehenden Bäumen hingegen etwa gleich groß (Abb. 2-7). Die Artenzahlen bei Lebermoosen sind auf freistehenden Bäumen am variabelsten, bei Laubmoosen hingegen im Primärwald und auf freistehenden Bäumen (Abb. 2-7).

Die durchgeführte Varianzanalyse (Kruskal-Wallis-ANOVA), beruhend auf einem Vergleich der Mittelwerte pro Habitattyp, ergibt für die durchschnittliche Anzahl an Einzelnachweisen, die durchschnittliche Gesamtartenzahl und die Anzahl an Makroflechten keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Habitattypen (Abb. 2-7). Bei Mikroflechten hingegen nehmen die durchschnittlichen Artenzahlen der Untersuchungsbäume von Primärwald zu freistehenden Bäumen signifikant zu ($p < 0,05$), von Lebermoosen ($p < 0,05$) und insbesondere von Laubmoosen ($p < 0,001$) signifikant ab (Abb. 2-7).

Tab. 2-4. Charakteristika der Untersuchungsbäume entlang des Gradienten anthropogener Störung; Parz. = Parzelle, P = Primärwald, GW = gestörter Wald, FB = freistehende Bäume, Σ = Gesamtartenzahl, L = Artenzahl Flechten, B = Artenzahl Moose, Aufs. = Aufsammlungen, Höhe = Baumhöhe, DBH = Durchmesser auf Brusthöhe.

Parz.	Untersuchungsbäume	Σ	L	B	Aufs.	Aufn.	Höhe, m	DBH, cm	ü. N. N.
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	95	58	37	672	35	18	45	1930
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	95	63	32	742	35	17	40	1930
P1	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	79	48	31	609	35	18	40	1935
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	84	50	34	545	35	18	48	1920
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	77	49	28	680	35	16	48	1925
	<i>Clethra revoluta</i> (R. & P.) Spreng.	85	56	29	619	35	20	43	1820
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	68	43	25	487	35	17	37	1850
P2	cf. <i>Miconia</i> sp.	82	56	26	554	33	21	33	1880
	Lauraceae sp.	97	64	33	713	35	17	50	1840
	cf. <i>Miconia</i> sp.	82	53	29	562	35	20	34	1860
	Lauraceae sp.	52	24	28	284	34	18	41	1850
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	101	69	32	688	35	16	30	1880
GW1	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	71	43	28	450	35	16	30	1860
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	90	62	28	756	35	16	38	1890
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	75	46	29	484	29	15	50	1890
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	96	70	26	772	35	17	33	1880
	Lauraceae sp.	84	65	19	652	35	17	34	1885
GW2	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	104	78	26	979	35	14	33	1890
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	87	56	31	748	35	18	33	1860
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	98	72	26	833	35	18	48	1880
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	89	66	23	759	35	10	38	1910
	<i>Critoniopsis</i> sp.	80	57	23	617	35	10	32	1920
FB1	<i>Viburnum pichinchense</i> Benth.	88	57	31	637	35	9	19	1890
	Lauraceae sp.	88	70	18	773	35	11	20	1910
	<i>Critoniopsis</i> sp.	93	62	31	619	35	8	36	1880
	<i>Inga</i> sp. A	88	68	20	711	35	13	32	1860
	<i>Inga</i> sp. A	66	55	11	479	35	14	32	1870
FB2	<i>Inga</i> sp. A	76	58	18	754	35	11	18	1865
	<i>Inga</i> sp. A	87	68	19	669	35	11	20	1880
	<i>Inga</i> sp. A	77	62	15	780	34	11	18	1860

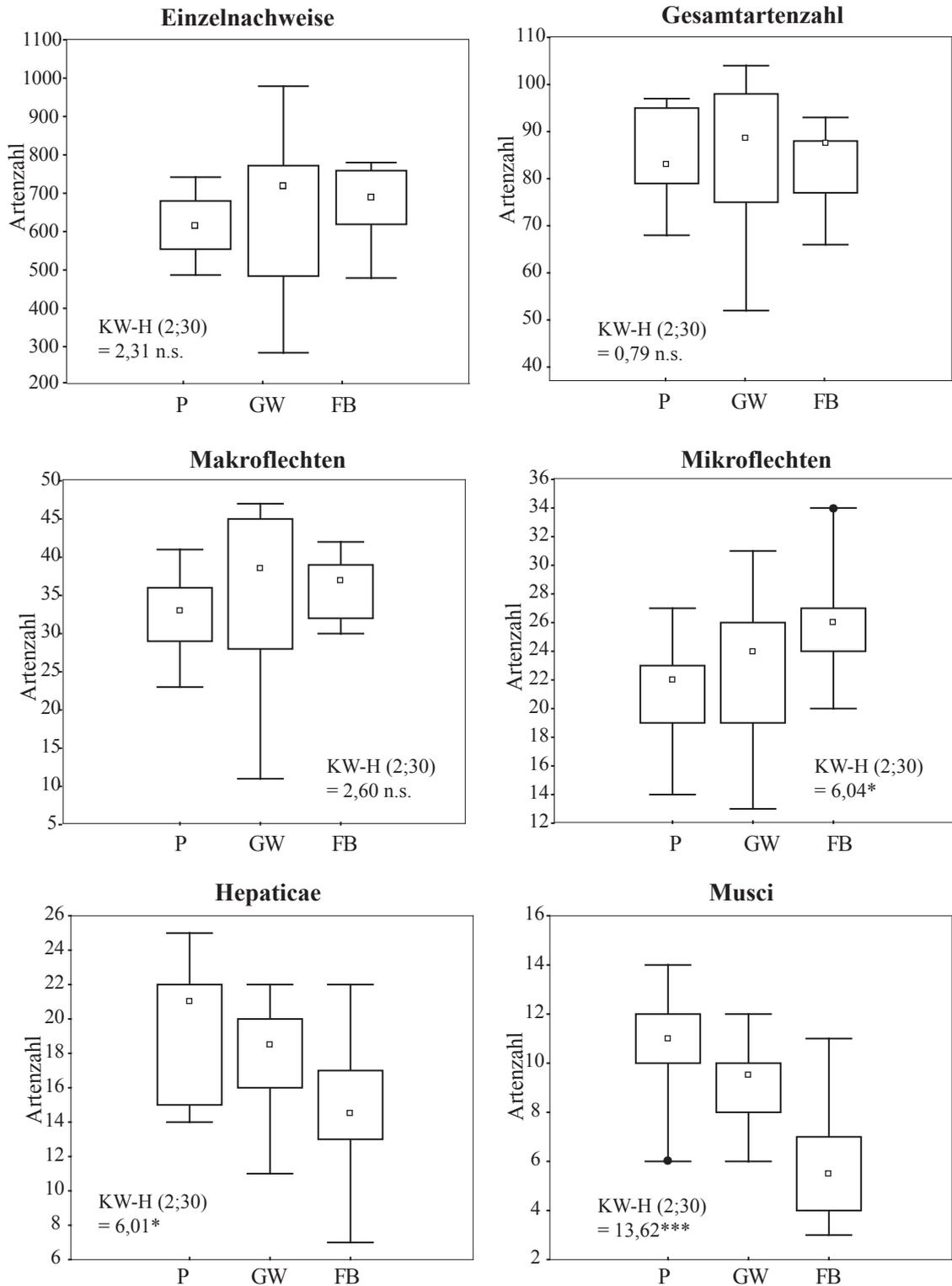


Abb. 2-7. Variabilität der Diversität auf den Untersuchungsbäumen im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB); \square = Median, \square = 25%-75%, $\bar{}$ = Min-Max, \bullet = Ausreißer; KW-H = Kruskal Wallis ANOVA, N = 30, Signifikanzniveaus: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$, n. s. = nicht signifikant.

Diversität der einzelnen Vegetationsaufnahmen

Zwischen den durchschnittlichen Gesamtartenzahlen der Vegetationsaufnahmen im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen (jeweils 19,3 Arten) gibt es keine signifikanten Unterschiede. Diese beiden Habitattypen weisen nach dem t-Test ($p < 0,01$) jedoch signifikant mehr Arten auf als Primärwald mit durchschnittlich 17,6 Arten (Tab. 2-5). Zur Analysierung dieses Ergebnisses wurden verschiedene Indizes zur genauen Charakterisierung der α -Diversität berechnet. Der Shannon-Index, welcher die Abundanz der Arten berücksichtigt, der Simpson-Index als Maß für die Beteiligung dominanter Arten sowie die Evenness als Maß ihrer Gleichverteilung in den Aufnahmen zeigen für die Gesamtdiversität zwischen Primärwald und gestörtem Wald keine signifikanten Unterschiede, auf freistehenden Bäumen ist hingegen eine signifikante Zunahme der Werte aller Indizes zu verzeichnen ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$; Tab. 2-5). Die Unterschiede zwischen den Indizes sind dabei zwischen Primärwald und freistehenden Bäumen signifikant am größten.

Die Zunahme der durchschnittlichen Artenzahlen mit ansteigendem Störungsgrad ist auf eine deutliche Zunahme der durchschnittlichen Artenzahl bei Makroflechten ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$) als auch Mikroflechten ($p < 0,01$ bis $p < 0,001$) von Primärwald zu freistehenden Bäumen zurückzuführen (Tab. 2-5). Die für Makroflechten errechneten Shannon-, Simpson- und Evenness-Indizes unterscheiden sich im Primärwald und gestörten Wald nicht signifikant voneinander, sind aber jeweils auf freistehenden Bäumen signifikant höher als in den beiden anderen Habitattypen ($p < 0,01$ bis $p < 0,001$). Gleiches gilt für Mikroflechten mit Ausnahme des Shannon-Index des Primärwaldes im Vergleich zum gestörten Wald, welcher im gestörten Wald signifikant höher liegt ($p < 0,01$).

Bei Leber- und Laubmoosen unterscheiden sich durchschnittliche Artenzahl, Shannon-, Simpson- und Evenness-Index im Primärwald und gestörten Wald ebenfalls nicht signifikant voneinander, nehmen auf freistehenden Bäumen im Vergleich zu Primärwald und gestörtem Wald jedoch signifikant ab ($p < 0,001$) (Tab. 2-5).

Tab. 2-5. Mittlere α -Diversität in den Vegetationsaufnahmen von Primärwald (P) gestörtem Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB), Σ = Gesamtartenzahl; Im t-Test betrachteter (●) bzw. nicht einbezogener (○) Habitattyp; Signifikanzniveaus: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$, n. s. = nicht signifikant, SD = Standardabweichung.

	P	GW	FB	t-Wert	p
Σ					
\emptyset Artenzahl (SD)	17,6 (2,9)	19,3 (2,9)	19,3 (2,8)		
	●	●	○	-2,72	**
	●	○	●	-3,29	**
	○	●	●	-0,06	n.s.
Shannon-Index	2,12	2,20	2,30		
	●	●	○	-1,84	n.s.
	●	○	●	-4,12	***
	○	●	●	-2,02	*
Simpson-Index	0,78	0,79	0,82		
	●	●	○	-0,98	n.s.
	●	○	●	-3,32	**
	○	●	●	-2,31	*
Evenness-Index	0,75	0,77	0,79		
	●	●	○	-1,26	n.s.
	●	○	●	-3,82	**
	○	●	●	-2,54	*
Makroflechten					
\emptyset Artenzahl (SD)	5,9 (1,4)	6,7 (1,4)	8,0 (1,8)		
	●	●	○	-2,04	*
	●	○	●	-6,54	***
	○	●	●	-3,54	**
Shannon-Index	1,19	1,25	1,57		
	●	●	○	-0,93	n.s.
	●	○	●	-6,95	***
	○	●	●	-5,43	***
Simpson-Index	0,55	0,55	0,69		
	●	●	○	-0,06	n.s.
	●	○	●	-6,34	***
	○	●	●	-6,09	***
Evenness-Index	0,64	0,64	0,76		
	●	●	○	0,03	n.s.
	●	○	●	-5,33	***
	○	●	●	-5,30	***
Mikroflechten					
\emptyset Artenzahl (SD)	4,4 (2,0)	5,2 (2,0)	6,5 (2,5)		
	●	●	○	-3,91	***
	●	○	●	-10,03	***
	○	●	●	-5,64	***
Shannon-Index	0,99	1,15	1,38		
	●	●	○	-3,31	**
	●	○	●	-8,86	***
	○	●	●	-4,80	***
Simpson-Index	0,51	0,55	0,63		
	●	●	○	-1,93	n.s.
	●	○	●	-6,80	***
	○	●	●	-4,34	***
Evenness-Index	0,68	0,71	0,75		
	●	●	○	-0,90	n.s.
	●	○	●	-4,02	***
	○	●	●	-2,91	**

Tab. 2-5. Fortsetzung

	P	GW	FB	t-Wert	p
Hepaticae					
ø Artenzahl (SD)	5,5 (3,3)	5,5 (3,6)	3,8 (2,5)		
	●	●	○	0,34	n.s.
	●	○	●	11,86	***
	○	●	●	11,02	***
Shannon-Index	1,17	1,15	0,85		
	●	●	○	0,30	n.s.
	●	○	●	8,76	***
	○	●	●	7,83	***
Simpson-Index	0,58	0,57	0,46		
	●	●	○	0,82	n.s.
	●	○	●	7,13	***
	○	●	●	5,91	***
Evenness-Index	0,71	0,71	0,63		
	●	●	○	0,83	n.s.
	●	○	●	3,91	***
	○	●	●	3,01	**
Musci					
ø Artenzahl (SD)	1,8 (1,8)	1,9 (1,9)	1,0 (1,4)		
	●	●	○	-1,69	n.s.
	●	○	●	8,68	***
	○	●	●	10,79	***
Shannon-Index	0,40	0,45	0,19		
	●	●	○	-1,63	n.s.
	●	○	●	6,91	***
	○	●	●	8,71	***
Simpson-Index	0,24	0,27	0,12		
	●	●	○	-1,64	n.s.
	●	○	●	6,77	***
	○	●	●	8,52	***
Evenness-Index	0,41	0,46	0,21		
	●	●	○	-1,71	n.s.
	●	○	●	6,75	***
	○	●	●	8,61	***

Diversität der einzelnen Wuchsbereiche

Der Vergleich der vertikalen Verteilung der epiphytischen Flechten- und Moosarten entlang des Störungsgradienten zeigt ein ähnliches Muster für die Waldhabitats Primärwald und gestörten Wald, bei freistehenden Bäumen weicht dieses jedoch ab (Abb. 2-8, Tab. 2-6). Die geringsten Gesamtartenzahlen wurden an den Stammbasen im Primärwald mit 62 Arten (Min.: 13, Max.: 25, Mittelwert: 18,8) und gestörtem Wald mit 77 Arten (Min.: 16, Max.: 34, Mittelwert: 22,4) nachgewiesen. Dies entspricht ca. 38% aller gefundenen Arten im Primärwald bzw. 47% aller Arten im gestörten Wald. Mit zunehmender Wuchshöhe im Baum nimmt der Artenreichtum in den Waldhabitats kontinuierlich zu und erreicht ein Maximum im mittleren Kronenbereich auf der Oberseite der Äste: Im Primärwald sind hier mit insgesamt 125 Arten (Min.: 40, Max.: 58, Mittelwert: 50,6) im Vergleich zur Stammbasis etwa doppelt so viele Arten, im gestörten Wald mit 126 Arten (Min.: 31, Max.: 70, Mittelwert: 52,7) ca. 38% Arten mehr vorhanden. Dies entspricht insgesamt jeweils ca. 76% aller Arten im Primärwald bzw. im gestörten Wald. In der äußeren Krone (Astoberseite) nehmen die Artenzahlen sowohl im Primärwald als auch im gestörten Wald um ca. 5% ab (Abb. 2-8, Tab. 2-6). Die Astunterseiten, d. h. die dem Licht abgewandten Bereiche der mittleren und äußeren Krone, zeigen dabei im Vergleich zu den Astoberseiten eine ca. 12% geringere Diversität (Abb. 2-8).

Im Gegensatz zu den Waldhabitats ist die Stammbasis der freistehenden Bäume mit insgesamt 105 Arten (Min.: 7, Max.: 48, Mittelwert: 28,8) deutlich artenreicher (entspricht ca. 70% aller Arten bei freistehenden Bäumen). Die Artenzahlen der freistehenden Bäume bleiben von der Stammbasis bis in die äußere Krone vergleichsweise konstant und schwanken nur um max. 8%. Ein Maximum wird dabei im Gegensatz zu den Waldhabitats nicht im Kronenraum, sondern im Stammbereich mit 118 Arten (Min.: 12, Max.: 49, Mittelwert: 37,7) erreicht. Die Astunterseiten der freistehenden Bäume weisen ca. 4% weniger Arten als die Astoberseiten auf.

Dieses vertikale Verteilungsmuster entlang des Störungsgradienten gilt allgemein für Makro- und Mikroflechten sowie Lebermoose mit geringsten Artenzahlen an der Stammbasis und höchsten Artenzahlen im Kronenraum (Abb. 2-8, Tab. 2-6). Laubmoose weichen von diesem Muster hingegen ab: Mit zunehmender Wuchshöhe im Baum ist in allen drei Habitattypen eine Abnahme der Artenzahlen zu beobachten (Abb. 2-8).

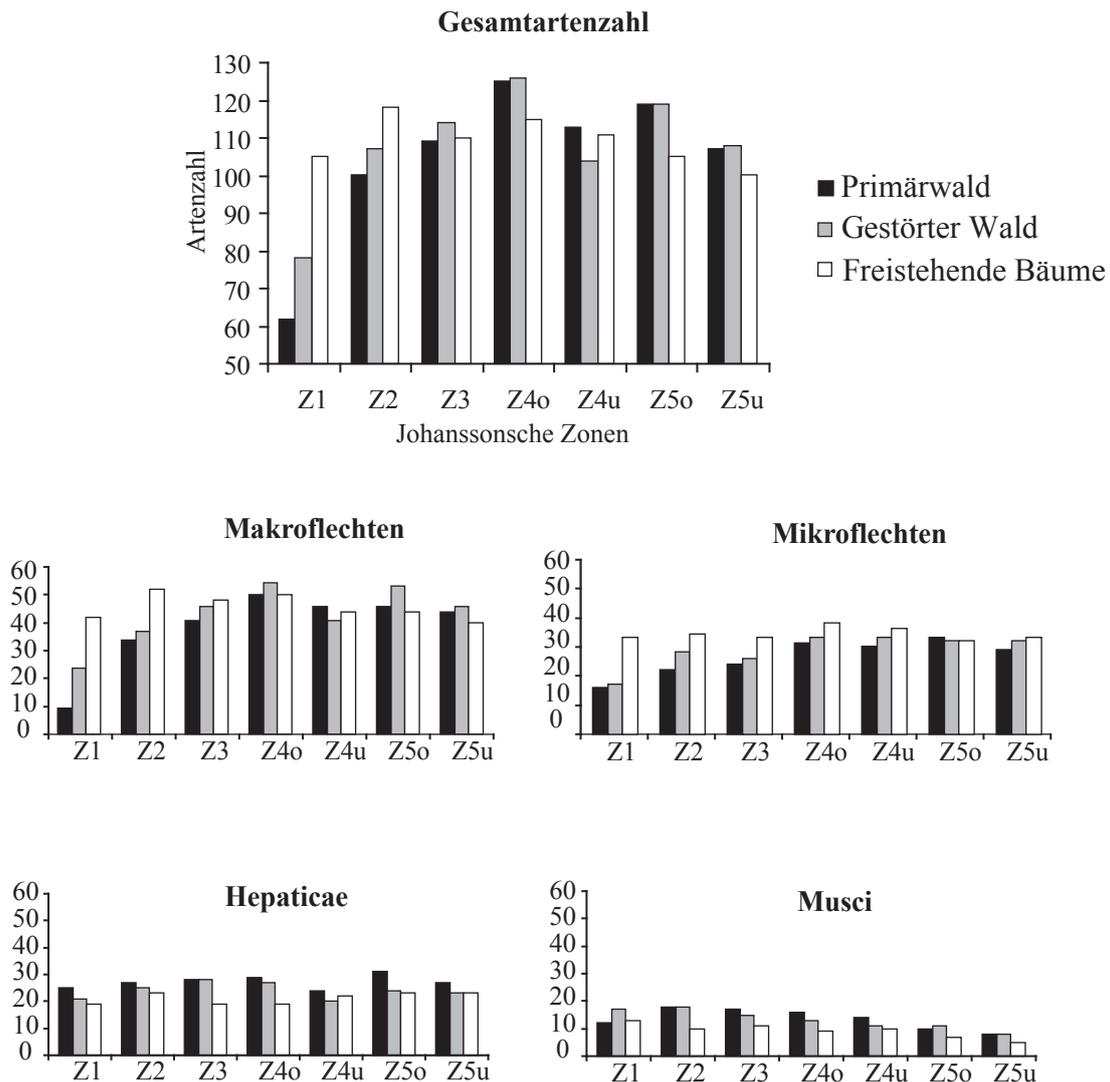


Abb. 2-8. Gesamtdiversität in den verschiedenen Wuchsbereichen (Z1-5) entlang des Gradienten anthropogener Störung; o = Astoberseiten, u = Astunterseiten.

Die Korrelationsanalyse der Artenzahlen versus der Wuchshöhe im Baum bestätigen die beobachteten Ergebnisse (Tab. 2-6). Die Gesamtartenzahlen sowie Artenzahlen bei Makro- und Mikroflechten nehmen von der Stammbasis bis in den Kronenraum innerhalb aller drei Habitattypen signifikant zu ($p < 0,001$, Tab. 2-6). Die Stärke des jeweiligen Zusammenhangs nimmt dabei von Primärwald zu freistehenden Bäumen deutlich ab: Bei den Gesamtarten von 0,81 auf 0,57, bei den Makroflechten von 0,82 auf 0,54 und bei den Mikroflechten von 0,72 auf 0,56. Bei Lebermoosen zeigt sich eine signifikante Zunahme der Artenzahlen ($p < 0,01$) von der Stammbasis bis in den Kronenraum in den beiden

Waldhabitaten, nicht aber auf freistehenden Bäumen. Bei Laubmoosen unterscheiden sich die Artenzahlen innerhalb der Bäume im Primärwald bzw. gestörten Wald nicht signifikant voneinander, bei freistehenden Bäumen ist eine Abnahme der Artenzahlen mit der Wuchshöhe zu beobachten ($p < 0,01$).

Tab. 2-6. Mittlere, minimale und maximale Artenzahlen in den verschiedenen Wuchsbereichen (Z1-5) im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB), o = Astoberseiten, u = Astunterseiten; R = Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient, R_1 : mittlere Artenzahlen versus Wuchshöhe (Artenzahlen aus Z4u und Z5u nicht berücksichtigt, da Sonderstandort), $N = 50$; R_2 : mittlere Artenzahlen versus Störungsgrad, $N = 30$, Signifikanzniveaus: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$, n. s. = nicht signifikant.

	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	R_1
Gesamtarten								
P								
Mittel	18,8	33,4	41,1	50,6	40,7	47,6	37,9	0,81***
Min	13	23	29	40	27	38	20	
Max	25	47	49	58	52	65	49	
GW								
Mittel	22,4	33,6	41,9	52,7	40,5	51,1	41,2	0,68***
Min	16	16	18	31	16	24	13	
Max	34	53	59	70	67	67	61	
FB								
Mittel	28,8	37,7	42,8	50,3	46,7	46,1	40,4	0,57***
Min	7	12	33	37	38	39	30	
Max	48	49	49	58	60	52	47	
R_2	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	
Makroflechten								
P								
Mittel	2,0	9,8	15,3	21,6	16,8	20,7	14,8	0,82***
Min	1	2	9	17	11	16	5	
Max	4	22	24	26	26	31	22	
GW								
Mittel	4,5	9,7	16,2	23,3	14,3	23,9	16,6	0,73***
Min	1	0	2	8	1	6	2	
Max	8	19	30	35	32	33	25	
FB								
Mittel	10,4	16,7	18,3	23,4	19,2	20,9	16,1	0,54***
Min	1	4	11	17	15	16	14	
Max	22	27	23	28	23	25	20	
R_2	0,61***	0,46*	n. s.					

Tab. 2-6. Fortsetzung

	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	R ₁
Mikroflechten								
P								
Mittel	5,1	8,5	9,1	12,5	10,0	12,9	10,7	0,72***
Min	3	5	3	8	6	7	3	
Max	9	11	15	18	17	18	15	
GW								
Mittel	5,7	9,6	10,7	13,9	13,3	13,5	12,2	0,59***
Min	3	2	4	7	4	3	2	
Max	11	18	14	19	20	19	23	
FB								
Mittel	8,7	11,8	13,4	17,4	16,9	15,7	15,5	0,56***
Min	3	5	8	14	12	11	10	
Max	21	17	18	22	23	19	21	
R ₂	n. s.	n. s.	0,57***	0,61***	0,60***	n. s.	0,42*	
Hepaticae								
P								
Mittel	8,2	9,8	10,6	11,4	10,1	11,0	9,9	0,40**
Min	5	7	6	7	7	6	5	
Max	14	14	14	15	14	14	13	
GW								
Mittel	8,2	9,8	9,6	10,7	9	11,0	10,1	0,38**
Min	5	7	7	7	3	7	6	
Max	12	13	15	13	13	16	13	
FB								
Mittel	6,1	6,3	7,2	7,2	8	8,0	7,4	n. s.
Min	1	2	3	2	5	4	4	
Max	10	9	11	11	13	12	12	
R ₂	n. s.	-0,52**	-0,55**	-0,56**	n. s.	-0,39*	n. s.	
Musci								
P								
Mittel	3,5	5,3	6,1	5,1	3,8	3,0	2,5	n. s.
Min	1	4	3	1	1	1	1	
Max	6	8	9	8	7	5	5	
GW								
Mittel	4,0	4,5	5,4	4,8	3,9	2,7	2,3	n. s.
Min	2	2	3	2	2	1	1	
Max	8	6	7	7	7	5	4	
FB								
Mittel	3,6	2,9	3,9	2,3	2,6	1,5	1,4	-0,40**
Min	0	1	2	0	0	0	0	
Max	6	6	6	6	6	3	4	
R ₂	n. s.	-0,55**	-0,46*	-0,55**	n. s.	-0,43*	n. s.	

Die Korrelationsanalyse für die mittleren Gesamtartenzahlen der sich entsprechenden Wuchszonen versus Störungsgrad erbrachte keine signifikanten Unterschiede von Primärwald zu freistehenden Bäumen (Tab. 2-6). Bei separater Betrachtung der epiphytischen Flechten und Moose sind jedoch deutliche Unterschiede sichtbar: Eine signifikante Zunahme der Artenzahlen mit zunehmender Störung innerhalb der sich entsprechenden Wuchszonen von Primärwald zu freistehenden Bäumen ist bei Makroflechten an der Stammbasis ($p < 0,001$) sowie im Stammbereich ($p < 0,05$) und bei Mikroflechten von der inneren zur äußeren Krone auszumachen (p zwischen $< 0,001$ und $0,05$). Lebermoose und Laubmoose verzeichnen hingegen bei zunehmendem Störungsgrad eine signifikante Abnahme der Artenzahlen jeweils innerhalb des Stammbereichs sowie den Astoberseiten der inneren, mittleren und äußeren Krone (p zwischen $< 0,01$ und $0,05$).

2. B. Artenzusammensetzung

β -Diversität des Gesamtgradienten

Die β -Diversität, hier berechnet aus der Gesamtartenzahl dividiert durch die mittlere Artenzahl in den Vegetationsaufnahmen, zeigt den Grad des „turnovers“ (= Artenwandels) entlang des Störungsgradienten an. Die β -Diversität des Gesamtgradienten ist für die epiphytischen Moose höher (16,1) als für die Flechten (12,0; Tab. 2-7). Der Vergleich der β -Diversität der verschiedenen Habitattypen zeigt, dass diese für die Gesamtartenzahlen insgesamt im Primärwald (9,3) am höchsten ist und über gestörten Wald (8,6) zu freistehenden Bäumen abnimmt (7,9; Tab. 2-7). Dieses Muster gilt im einzelnen auch für Mikroflechten (Abnahme von 8,4 über 7,9 auf 6,5). Bei Makroflechten ist die β -Diversität in den Waldhabitaten ähnlich hoch, nimmt auf freistehenden Bäumen jedoch ab (von 9,3 auf 7,5). Bei Lebermoosen werden im Primärwald (8,5) und auf freistehenden Bäumen (8,7) ähnliche Werte erreicht, im gestörten Wald (7,5) ist die β -Diversität geringer. Laubmoose erreichen den höchsten Wert auf freistehenden Bäumen (16,0) und weisen ähnliche Werte in den beiden Waldhabitaten auf (12,6-13,9; Tab. 2-7).

Tab. 2-7. β -Diversität (= Gesamtartenzahl dividiert durch mittlere Artenzahl in Aufnahmen) entlang des Gradienten anthropogener Störung; Σ = Gesamtgradient bzw. Gesamtarten, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

	Σ	P	GW	FB
Lichenes	12,0	11,4	10,9	9,1
Makroflechten	10,2	9,3	9,0	7,5
Mikroflechten	8,4	8,4	7,9	6,5
Bryophyta	16,1	11,3	10,1	11,4
Hepaticae	12,4	8,5	7,5	8,7
Musci	19,8	13,9	12,6	16,0
Σ	11,0	9,3	8,6	7,9

β -Diversität der Vegetationsaufnahmen

Die β -Diversität der Vegetationsaufnahmen, berechnet aus dem Sørensen-Index (C_s), ist innerhalb der verschiedenen Habitattypen ähnlich hoch: Die Ähnlichkeit der floristischen Zusammensetzung beträgt im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen zwischen 0,49 und 0,50 (Tab. 2-8). Innerhalb eines Habitattyps gilt: Die Übereinstimmung in der Artenzusammensetzung ist innerhalb der sich entsprechenden Wuchsbereiche wesentlich größer als zwischen verschiedenen Wuchsbereichen. Andererseits zeigt sich, dass sich benachbarte Wuchsbereiche floristisch stärker ähneln als weiter auseinander liegende Bereiche. So liegen z. B. die Werte des Sørensen-Index im Primärwald innerhalb der fünf verschiedenen Wuchsbereiche zwischen 0,57 und 0,72. Die benachbarten Wuchsbereiche Stammbasis und Stammbereich erreichen hingegen nur einen Wert von 0,45. Die am weitesten auseinander liegenden Wuchsbereiche Stammbasis und äußere Krone (Astoberseite) weisen hingegen einen wesentlich geringeren Sørensen-Index auf ($C_s = 0,22$). Dieses Muster gilt ebenso für den gestörten Wald. Bei freistehenden Bäumen nimmt der Sørensen-Index hingegen innerhalb von Stammbasis ($C_s = 0,33$) und Stammbereich ($C_s = 0,44$) einen wesentlich geringeren Wert an als innerhalb der Wuchsbereiche im Kronenraum (innere bis äußere Krone: C_s zwischen 0,57 und 0,76). Der Vergleich der β -Diversität der verschiedenen Habitattypen zeigt, dass sich Primärwald und gestörter Wald ($C_s = 0,43$) in ihrer Artenzusammensetzung insgesamt stärker gleichen als Primärwald ($C_s = 0,31$) bzw. gestörter Wald ($C_s = 0,34$) und freistehende Bäume (Tab. 2-8). Die Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung verschiedener Habitattypen ist dabei am größten im Kronenraum, am geringsten Richtung Stammbasis.

Tab. 2-8. Mittlere β -Diversität (=Grad der Ähnlichkeit, ermittelt durch Sørensen-Index) der verschiedenen Wuchsbereiche innerhalb und zwischen den Habitattypen; Σ = insgesamt, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume; Z1 = Stammbasis, Z2 = Stammbereich, Z3-5 = innere, mittlere und äußere Krone, o = Astoberseite, u = Astunterseite.

		P					GW					FB																			
	Σ	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Σ	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Σ	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u							
P	0,50	. 0,67	. 0,45	. 0,57	. 0,34	. 0,54	. 0,63	. 0,72	. 0,50	. 0,29	. 0,41	. 0,46	. 0,55	. 0,56	. 0,59	. 0,62	. 0,50	. 0,69	. 0,51	. 0,61	. 0,31	. 0,48	. 0,53	. 0,26	. 0,41	. 0,52	. 0,71				
		. 0,45	. 0,39	. 0,30	. 0,25	. 0,32	. 0,25	. 0,33	0,50	. 0,69	. 0,29	. 0,28	. 0,28	. 0,31	. 0,26	. 0,28	. 0,49	. 0,33	. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57			
		. 0,36	. 0,46	. 0,47	. 0,42	. 0,48	. 0,39	. 0,45		. 0,51	. 0,29	. 0,34	. 0,38	. 0,37	. 0,36	. 0,35		. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,57	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,25	. 0,41	. 0,49	. 0,51	. 0,50	. 0,45	. 0,46		. 0,31	. 0,48	. 0,53	. 0,26	. 0,41	. 0,52	. 0,71		. 0,34	. 0,48	. 0,46	. 0,44	. 0,42	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,20	. 0,34	. 0,46	. 0,62	. 0,53	. 0,59	. 0,51		. 0,40	. 0,54	. 0,55	. 0,62	. 0,73	. 0,50	. 0,68		. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,58	. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,68		
		. 0,30	. 0,44	. 0,51	. 0,57	. 0,59	. 0,55	. 0,59		. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,68			. 0,33	. 0,43	. 0,44	. 0,55	. 0,58	. 0,58	. 0,60							
		. 0,14	. 0,25	. 0,34	. 0,52	. 0,42	. 0,56	. 0,48		. 0,33	. 0,43	. 0,44	. 0,55	. 0,58	. 0,60																
		. 0,24	. 0,34	. 0,39	. 0,51	. 0,48	. 0,54	. 0,55																							
GW	0,43	. 0,45	. 0,39	. 0,30	. 0,25	. 0,32	. 0,25	. 0,33	0,50	. 0,69	. 0,29	. 0,28	. 0,28	. 0,31	. 0,26	. 0,28	0,49	. 0,33	. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	. 0,56		
		. 0,36	. 0,46	. 0,47	. 0,42	. 0,48	. 0,39	. 0,45		. 0,51	. 0,29	. 0,34	. 0,38	. 0,37	. 0,36	. 0,35		. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,57	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,25	. 0,41	. 0,49	. 0,51	. 0,50	. 0,45	. 0,46		. 0,31	. 0,48	. 0,53	. 0,26	. 0,41	. 0,52	. 0,71		. 0,34	. 0,48	. 0,46	. 0,44	. 0,42	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,20	. 0,34	. 0,46	. 0,62	. 0,53	. 0,59	. 0,51		. 0,40	. 0,54	. 0,55	. 0,62	. 0,73	. 0,50	. 0,68		. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,58	. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,68		
		. 0,30	. 0,44	. 0,51	. 0,57	. 0,59	. 0,55	. 0,59		. 0,20	. 0,32	. 0,40	. 0,61	. 0,50	. 0,68			. 0,33	. 0,43	. 0,44	. 0,55	. 0,58	. 0,58	. 0,60							
		. 0,14	. 0,25	. 0,34	. 0,52	. 0,42	. 0,56	. 0,48		. 0,33	. 0,43	. 0,44	. 0,55	. 0,58	. 0,60																
		. 0,24	. 0,34	. 0,39	. 0,51	. 0,48	. 0,54	. 0,55																							
FB	0,31	. 0,18	. 0,23	. 0,24	. 0,26	. 0,27	. 0,28	. 0,29	0,34	. 0,27	. 0,29	. 0,28	. 0,28	. 0,31	. 0,26	. 0,28	0,49	. 0,33	. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,57	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57
		. 0,12	. 0,24	. 0,30	. 0,37	. 0,34	. 0,38	. 0,36		. 0,18	. 0,29	. 0,34	. 0,38	. 0,37	. 0,36	. 0,35		. 0,32	. 0,44	. 0,34	. 0,48	. 0,57	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,13	. 0,28	. 0,36	. 0,47	. 0,42	. 0,47	. 0,42		. 0,21	. 0,34	. 0,41	. 0,48	. 0,46	. 0,44	. 0,42		. 0,34	. 0,48	. 0,46	. 0,44	. 0,42	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57	
		. 0,07	. 0,19	. 0,27	. 0,44	. 0,34	. 0,45	. 0,36		. 0,12	. 0,23	. 0,33	. 0,47	. 0,37	. 0,50	. 0,39		. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57		
		. 0,14	. 0,28	. 0,33	. 0,45	. 0,40	. 0,47	. 0,45		. 0,21	. 0,33	. 0,38	. 0,46	. 0,46	. 0,47	. 0,45		. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,69	. 0,29	. 0,45	. 0,54	. 0,69	. 0,33	. 0,46	. 0,54	. 0,57		
		. 0,05	. 0,17	. 0,25	. 0,39	. 0,30	. 0,43	. 0,35		. 0,10	. 0,21	. 0,29	. 0,42	. 0,34	. 0,50	. 0,39		. 0,28	. 0,43	. 0,50	. 0,67	. 0,54	. 0,76	. 0,28	. 0,43	. 0,50	. 0,67	. 0,54	. 0,76		
		. 0,11	. 0,24	. 0,28	. 0,37	. 0,33	. 0,42	. 0,40		. 0,18	. 0,28	. 0,32	. 0,39	. 0,39	. 0,45	. 0,43		. 0,30	. 0,42	. 0,48	. 0,55	. 0,53	. 0,63	. 0,30	. 0,42	. 0,48	. 0,55	. 0,63	. 0,64		

Gruppierung der Arten

Die Clusteranalyse für die Zusammenfassung aller Vegetationsaufnahmen entlang des Störungsgradienten ergab eine deutliche Aufteilung in zwei große Gruppen: Epiphytische Kryptogamengesellschaften schattiger (Gruppe A) und sonniger (Gruppe B) Standorte (Abb. 2-9). Auf der vertikalen Achse des Dendrogramms ist die Ähnlichkeit in Prozent, berechnet aus der Euklidischen Distanz, wiedergegeben: Gruppe A wird bei einer Ähnlichkeit von ca. 39%, Gruppe B bei einer Ähnlichkeit von ca. 52% gebildet. Innerhalb der Gruppen A und B gibt es viele Überschneidungen der Gesellschaftsformen von Primärwald, gestörtem Wald und freistehenden Bäumen (Abb. 2-9).

Gruppe A kann in zwei Untergruppen (A_1 und A_2) weiter unterteilt werden (Abb. 2-9). In der kleineren Untergruppe A_1 werden insgesamt drei Gesellschaftsausprägungen zusammengefasst (Ähnlichkeit in A_1 mind. ca. 66%): Dabei handelt es sich um Vegetationsaufnahmen von der Stammbasis und dem Stammbereich von Primärwald (I) bzw. gestörtem Wald (inklusive Astunterseiten der mittleren und äußeren Krone; II) sowie um einen geringen Anteil an Aufnahmen von der Stammbasis aller drei Habitattypen (III). In der größeren Untergruppe A_2 finden sich ebenfalls drei Gesellschaftsformen zusammen (Ähnlichkeit in A_2 mind. ca. 64%). Es werden hier zum einen Vegetationsaufnahmen von der Stammbasis und dem Stammbereich aller drei Habitattypen sowie Aufnahmen der Astunterseiten der mittleren und äußeren Krone im Primärwald zusammengefasst (IV). Zum anderen finden sich hier Aufnahmen aus Primärwald und gestörtem Wald von den Astunterseiten des mittleren und äußeren Kronenbereichs (V) sowie des Stammbereichs und der inneren Krone (VI) wieder.

Gruppe B weist ebenfalls die Unterteilung in zwei Untergruppen (B_1 und B_2) auf (Abb. 2-9). In der größeren Untergruppe B_1 sind drei unterschiedliche Gesellschaftsformen vertreten (Ähnlichkeit in B_1 mind. ca. 60%): Zum einen stammen die Vegetationsaufnahmen von der inneren bis äußeren Krone von Primärwald bis gestörtem Wald (VII) bzw. Primärwald bis freistehende Bäume (VIII). Zum anderen handelt es sich um Vegetationsaufnahmen vom Stammbereich bis zur äußeren Krone auf freistehenden Bäumen (IV). Die Untergruppe B_2 besteht nur aus einer einzigen Gesellschaftsform, welche in allen Wuchsbereichen auf freistehenden Bäumen nachgewiesen wurde.

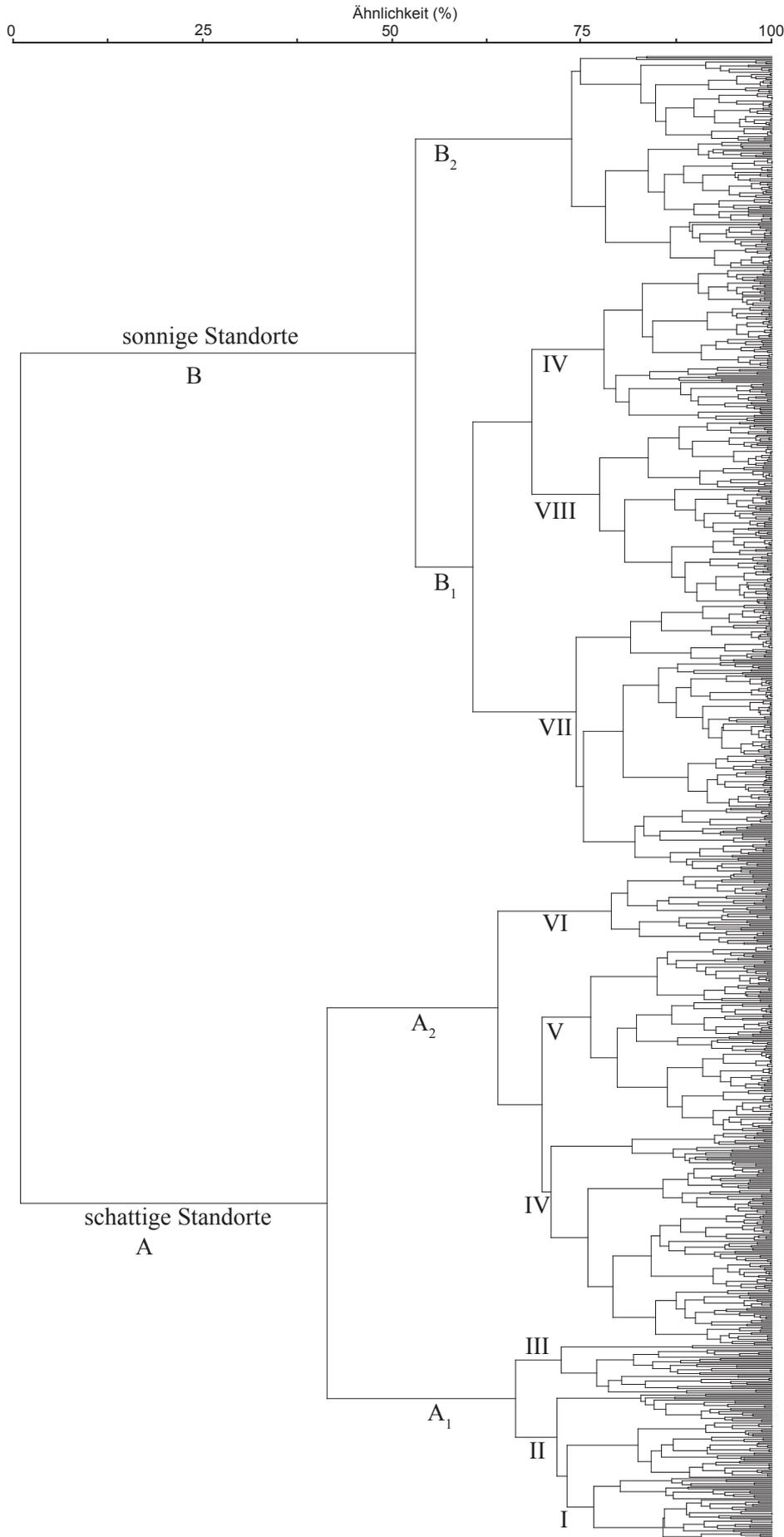


Abb. 2-9. Dendrogramm der Clusteranalyse für alle Vegetationsaufnahmen; Distanzmaß = Euklidische Distanz; Linkage Methode nach Ward. A₁ = Stammbasis/Stamm, Astunterseiten; A₂ = Stamm, Astunterseiten; B₁ = Kronenbereich; B₂ = Freistehende Bäume; I = P Z1-2; II = GW Z1-2, Z4b-Z5b; III = P-FB Z1; IV = P-FB Z1-2, PZ4b-5b; V = P-GW Z4b-5b; VI = P-GW Z2-3; VII = P-GW Z3-5; VIII = P-FB Z3-5; IV = FB Z3-5; B₂ = FB Z1-5, P = Primärwald, FB = freistehende Bäume, Z1-5 = Wuchsbereiche, b = Astunterseiten.

Charakteristische Artengruppen der verschiedenen Wuchsbereiche und Habitate

Viele der epiphytischen Flechten- und Moosarten zeigen eine hohe Stetigkeit für einen bestimmten Wuchsbereich entlang des Störungsgradienten (siehe Anhang 1). Nach dem Monte Carlo Test (1000 Wiederholungen) ist für viele Arten die vorgefundene Stetigkeit innerhalb eines Wuchsbereichs signifikant erhöht mit $p < 0,05$ bis $p < 0,001$. Im Folgenden sind dies:

a) an der Stammbasis (Z1):

- von Primärwald: *Coenogonium linkii*, *Dichosporidium nigrocinctum*, *Plagiochila heterophylla*, *P. patzschkei*, *Pyrrhobryum spiniforme* (eher typischer Bodenbewohner, aber sehr häufig auch auf den untersten Teil der Stammbasis übergehend), *Syrrhopodon gaudichaudii*, *Taxilejeunea pterigonia*, *Thuidium tomentosum* und *Trichocolea tomentosa*, *Metzgeria leptoneura*, *Porina* sp.
- von gestörtem Wald: *Coenogonium linkii*, *C. sp.*, *Lejeunea flava*, *Plagiochila patzschkei*, *Prionodon densus*, *Radula quadrata*, *R. javanica*, *Syrrhopodon gaudichaudii*, *Thuidium tomentosum*, *Trichocolea tomentosa*.
- von freistehenden Bäumen: *Acroporium pungens*, *Campylopus huallagensis*, *Cladonia subradiata*, *Lejeunea ramulosa*, *Plagiochila patzschkei*, *Syrrhopodon gaudichaudii*.

b) im Stammbereich (Z2):

- von Primärwald: *Lepraria* sp., *Prionodon densus*, *Radula fendleri*, *Schlotheimia angustata*.
- von gestörtem Wald: *Campylopus fragilis*, *Ceratolejeunea granatensis*, *Hypotrachyna chlorina*, *Lepraria* sp., *Lobaria subdissecta*.
- von freistehenden Bäumen: *Cladonia pyxidata*, *Cryptothecia rubrocincta*, *Dictyonema glabratum*, *Graphis subcinerea*, *Hypotrachyna rockii*, *Lepraria* sp., *Porella crispata*, *Punctelia columbiana*, *Schlotheimia torquata*, *Zygodon reinwardtii*.

c) in der inneren Krone (Z3):

- von Primärwald: *Anopololejeunea conferta*, *Campylopus huallagensis*, *Ceratolejeunea filaria*, *Cladonia subradiata*, *Herbertus pensilis*, *Holomitrium arboreum*,

Hypotrachyna chlorina, *Jamesoniella rubricaulis*, *Leptoscyphus amphibolius*, *Omphalanthus filiformis*, *Parmotrema mellissii*, *Plagiochila bifaria*, *Sticta laciniata*, *Zygodon reinwardtii*.

- von gestörtem Wald: *Anopolejeunea conferta*, *Campylopus huallagensis*, *Cladonia subradiata*, *Frullania montagnei*, *Jamesoniella rubricaulis*, *Macromitrium cirrosum*, *Plagiochila heterophylla*, *Rimelia reticulata*, *Schlotheimia angustata*.
- von freistehenden Bäumen: *Frullania apiculata*, *Groutiella chimborazensis*, *Hypotrachyna chlorina*, *Omphalanthus filiformis*, *Macromitrium trichophyllum*, *Parmotrema rampoddense*, *P. robustum*, *Plagiochila heterophylla*, *Rimelia reticulata*, *Sticta weigeli*.

d) in der mittleren Krone, Astoberseite (Z4o):

- von Primärwald: *Bulbothrix goebelii*, *Coccocarpia palmicola*, *C. pellita*, *Frullania brasiliensis*, *Heterodermia corallophora*, *Heterodermia leucomela*, *Leptogium laceroides*, *Lobaria subdissecta*, *Lobariella subexornata*, *Myriotrema hartii*, *Parmeliella pannosa*, *Rimelia subsidiosa*, *Sticta weigeli*.
- von gestörtem Wald: *Coccocarpia palmicola*, *Frullania brasiliensis*, *Heterodermia casarettiana*, *H. corallophora*, *H. lutescens*, *H. squamulosa*, *Holomitrium arboreum*, *Hypotrachyna rockii*, *Leptogium coralloideum*, *L. cyanescens*, *L. laceroides*, *Lobariella exornata*, *Parmeliella pannosa*, *Pyxine eschweileri*, *Ramalina* sp. B, *Sticta laciniata*, *S. weigeli*, *Teloschistes flavicans*, *Toloxia imponderosa*.
- von freistehenden Bäumen: *Frullania brasiliensis*, *F. riojaneirensis*, *Heterodermia flabellata*, *Lobariella crenulata*, *Normandina pulchella*, *Parmeliella pannosa*, *Pertusaria* sp., *Polychidium dendriscum*, *Pseudocyphellaria aurata*, *Sticta fuliginosa*, *Tephromela atra*.

e) in der mittleren Krone, Astunterseite (Z4u):

- von Primärwald: *Cryptothecia rubrocincta*.
- von gestörtem Wald: *Cryptothecia rubrocincta*, *C. spp.*, *Leucolejeunea xanthocarpa*, *Zygodon reinwardtii*.
- von freistehenden Bäumen: *Cryptothecia spp.*, *Phyllospora spp.*

f) in der äußeren Krone, Astoberseite (Z5o):

- von Primärwald: *Coccocarpia erythroxyli*, *Diplasiolejeunea pauckertii*, *Drepanolejeunea* spp., *Erioderma verruculosum*, *Frullania kunzei*, *Frullanoides densifolia*, *Heterodermia barbifera*, *H. casarettiana*, *H. flabellata*, *H. vulgaris*, *Hypotrachyna rockii*, *Lecanora* sp. A, *Leptogium cyanescens*, *Leucolejeunea xanthocarpa*, *Lobariella crenulata*, *Megalospora tuberculosa*, *Normandina pulchella*, *Parmelinopsis minarum*, *Pertusaria velata*, *Physcia erumpens*, *Polychidium denriscum*, *Pseudocyphellaria arvidssonii*, *P. aurata*, *Sticta humboldtii*, *Usnea* spp.
- von gestörtem Wald: *Aureolejeunea fulva*, *Bulbothrix goebelii*, *B. suffixa*, *Candelariella* sp., *Coccocarpia domingensis*, *C. erythroxyli*, *C. pellita*, *C. stellata*, *Diplasiolejeunea pauckertii*, *Drepanolejeunea* spp., *Erioderma verruculosum*, *Frullanoides densifolia*, *Heterodermia barbifera*, *H. flabellata*, *H. leucomela*, *Lecanora* sp. A, *L. sp. B.*, *Leptogium olivaceum*, *L. phyllocarpum*, *Lobariella crenulata*, *L. subexornata*, *Megalospora tuberculosa*, *Metzgeria lechleri*, *Normandina pulchella*, *Parmelinopsis minarum*, *Pertusaria*, *velata*, *Physcia erumpens*, *P. integrata*, *Polychidium dendriscum*, *Pseudocyphellaria arvidssonii*, *P. aurata*, *Taxilejeunea pterigonia*, *Usnea* spp.
- von freistehenden Bäumen: *Buellia* sp., *Bulbothrix goebelii*, *B. suffixa*, *Candelariella* sp., *Coccocarpia domingensis*, *Diplasiolejeunea johnsonii*, *Drepanolejeunea* spp., *Graphis* spp., *Erioderma verruculosum*, *Frullanoides densifolia*, *Heterodermia barbifera*, *Lecanora* sp. A, *L. sp. B.*, *Ochrolechia* sp., *Parmelinopsis minarum*, *Physcia erumpens*, *P. integrata*, *Ramalina* sp. A, *R. sp. B.*, *Relicina abstrusa*.

g) in der äußeren Krone, Astunterseite (Z5u):

- von Primärwald: *Acroporium pungens*, *Arthonia* cf. *ilicina*, *Cryptothecia* spp., *Lejeunea flava*, *Metzgeria lechleri*, *Polymeridium* sp. A.
- von gestörtem Wald: *Heterodermia vulgaris*, *Plagiochila bifaria*.
- von freistehenden Bäumen: *Glyphis cicatricosa*, *Metzgeria lechleri*, *Micarea* sp., *Microlejeunea bullata*, *Phaeographis scalaris*.

2. C. Abundanz

Deckungsgrad

Der Deckungsgrad in den Vegetationsaufnahmen weist mit Durchschnittswerten von ca. 86-91% in den verschiedenen Habitattypen keine signifikanten Unterschiede entlang des Störungsgradienten auf (Tab. 2-9). Der Vergleich der Deckungsgrade der epiphytischen Flechten und Moose untereinander ist hingegen signifikant unterschiedlich (jeweils $p < 0,001$): Bei Makro- und Mikroflechten nimmt die jeweilige Deckung in den Aufnahmen von Primärwald bis zu freistehenden Bäumen zu und parallel dazu bei Lebermoosen und Laubmoosen ab (Tab. 2-9).

Häufigkeit von Flechten und Moosen pro Vegetationsaufnahme

Die Häufigkeit der epiphytischen Flechten und Moose, bezogen auf ihre Präsenz bzw. Absenz in den Vegetationsaufnahmen, ist in den verschiedenen Habitattypen hoch: Makroflechten sind zwischen ca. 89-96%, Mikroflechten zwischen ca. 97-99% und Lebermoose zwischen ca. 97-99% an den Aufnahmen in den verschiedenen Habitattypen beteiligt (Tab. 2-10). Auch Laubmoose weisen im Primärwald und gestörten Wald mit ca. 84% bzw. 87% vergleichsweise hohe Abundanzraten in den Aufnahmen auf, an freistehenden Bäumen sinkt ihr Vorkommen jedoch deutlich auf ca. 57% (Tab. 2-10).

Tab. 2-9. Durchschnittlicher Deckungsgrad in den Vegetationsaufnahmen; Σ = Gesamtgradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume. R = Spearman-scher Rangkorrelationskoeffizient: Deckung versus Störung, N = 1039, Signifikanzniveaus: *** = $p < 0,001$, n. s. = nicht signifikant.

	Σ	P	GW	FB	R
Lichenes	48,2	40,1	44,1	60,4	0,29***
Makroflechten	24,5	20,5	22,4	30,6	0,19***
Mikroflechten	23,7	19,6	21,7	29,8	0,22***
Bryophyta	39,9	45,6	36,8	27,4	-0,26***
Hepaticae	29,9	34,7	34,6	20,5	-0,26***
Musci	10,0	10,9	12,2	6,9	-0,21***
Σ	88,1	85,7	90,9	87,8	n. s.

Tab. 2-10. Absolute und relative Häufigkeit der epiphytischen Flechten und Moose in den Vegetationsaufnahmen; Σ = Gesamtgradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

	Σ	%	P	%	GW	%	FB	%
Lichenes	1028	(98,9)	348	(100,0)	342	(100,0)	348	(99,7)
Makroflechten	949	(91,3)	311	(89,4)	301	(88,0)	337	(96,6)
Mikroflechten	1014	(97,6)	336	(96,6)	332	(97,1)	346	(99,1)
Bryophyta	1028	(98,9)	347	(99,7)	342	(100,0)	340	(97,4)
Hepaticae	1026	(98,7)	347	(99,7)	340	(99,4)	339	(97,1)
Musci	790	(76,0)	293	(24,2)	300	(87,7)	197	(56,4)
Σ	1039	(100,0)	348	(100,0)	342	(100,0)	349	(100,0)

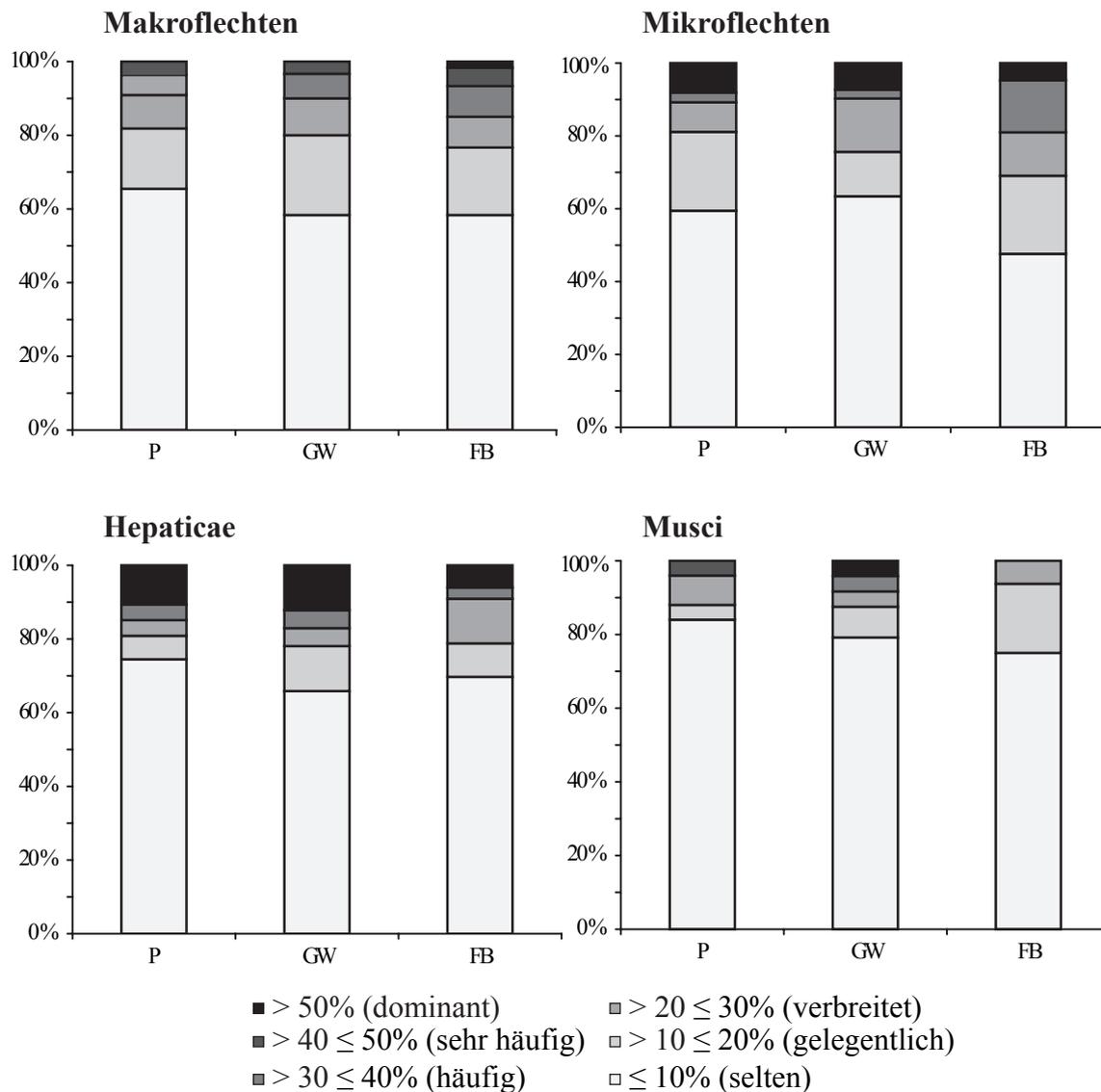


Abb. 2-10. Häufigkeitsverteilung der Arten in den Vegetationsaufnahmen; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Häufigkeit der einzelnen Arten pro Vegetationsaufnahme

Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung der einzelnen Arten in den Vegetationsaufnahmen entlang des Störungsgradienten zeigt, dass in allen Habitattypen die überwiegende Zahl der epiphytischen Flechten- und Moosarten in den Vegetationsaufnahmen jeweils nur mit wenigen Einzelfunden vertreten ist (Anteil $\leq 10\%$; Abb. 2-10). Der Anteil dieser seltenen Arten beträgt bei Moosen zwischen 70 und 80% und liegt damit deutlich höher als bei Flechten mit 50-65%.

Die Häufigkeit der restlichen Arten verteilt sich auf gelegentliche (Anteil $> 10 \leq 20\%$), verbreitete (Anteil $> 20 \leq 30\%$), häufige (Anteil $> 30 \leq 40\%$), sehr häufige ($> 40 \leq 50\%$) bis dominante Vorkommen ($> 50\%$) (Abb. 2-10). Häufige bis dominante Arten entlang des Störungsgradienten sind bei Makroflechten *Heterodermia casarettiana* (A. Massal.) Trevis., *H. leucomela* (L.) Poelt und *Hypotrachyna rockii* (Zahlbr.) Hale, bei Mikroflechten *Cryptothecia rubrocincta* (Ehrenb.) Thor, bei Lebermoosen *Frullania brasiliensis* Raddi, *Lejeunea flava* (Sw.) Nees, *Microlejeunea bullata* (Tayl.) Steph. und *Plagiochila heterophylla* Lindenb. ex Lehm sowie bei Laubmoosen *Acroporium pungens* (Sw.) Broth (Anhang 1).

Diskussion

In der Reserva Biológica San Francisco wurden eine Reihe von Studien in gestörten Habitaten durchgeführt (Paulsch et al. 2001, Gálvez et al., 2003, Brehm & Fiedler, im Druck, Werner et al, im Druck). Neben den epiphytischen Kryptogamen der vorliegenden Arbeit wurden auch epiphytische Gefäßpflanzen und ihre Störanfälligkeit auf freistehenden Bäumen im Gebiet untersucht (Werner et al, im Druck). Epiphyten sind durch Zerstörung der Regenwälder stark bedroht, da sie unmittelbar ihren epiphytischen Standort verlieren (Hietz-Seifert et. al 1995). Als Refugium der Epiphyten dienen Sekundärwälder, die auf Flächen abgeholzten Primärwaldes entstehen. Es wird angenommen, dass Epiphyten von einem stärkeren Artenverlust in Sekundärvegetation betroffen sind als andere Pflanzen des Regenwaldes (Turner et al. 1994). Besonders Gefäßpflanzenepiphyten zeigen einen starken Artenrückgang in Sekundärvegetation: so wiesen Barthlott et al. (2001) in den Anden Venezuelas einen Artenverlust um ca. 55% im Sekundärwald im Vergleich zu Primärwald nach. Noch höhere Verlustraten von jeweils 70% liegen für epiphytische Gefäßpflanzen in

submontanen Sekundärwäldern in Bolivien (Krömer & Gradstein 2003) und für isolierte Bäume im montanen Bereich in der Reserva Biológica San Francisco in Südecuador vor (Werner et al, im Druck).

Die Artdiversität epiphytischer Kryptogamen in Sekundärwäldern im Vergleich zu Primärwäldern ist ebenfalls häufig reduziert, wie verschiedene Studien in den Neotropen belegen (Sillett et al. 1995, Pinheiro da Costa 1999, Merwin et al. 2001, Acebey et al. 2003). Alter des Sekundärwaldes, Grad der anthropogenen Störung sowie vielleicht auch die Meereshöhe scheinen dabei bestimmendes Element der Diversität zu sein. Den größten Artenverlust zeigte die Untersuchung von Pinheiro da Costa (1999) im Tieflandregenwald in Südostbrasilien: es erfolgte eine Abnahme der Artenzahlen bei epiphytischen Moosen von Primärwald (43 Arten) zu stark degradiertem Regenwald (6 Arten) um ca. 86%. Acebey et al. (2003) stellten eine vergleichbare Abnahme der Artenzahlen bei epiphytischen Moosen von Primärwald (68 Arten) zu 4 Jahre alten Brachen (10 Arten) in der submontanen Stufe in Bolivien von ca. 85% fest. In älteren Brachen (36 bis 39 Arten), die bereits ein Alter von 10-15 Jahren erreicht haben, waren die Artenzahlen zu Primärwald lediglich um ca. 43-47% reduziert. Geringer ist die Abnahme der Moosdiversität in der montanen Stufe: Sillett et al. (1995) untersuchten die Moosdiversität der inneren Krone von Bäumen im Primärwald und von freistehenden Bäumen im Nebelwald von Monteverde in Costa Rica. Hier betrug die Abnahme der Moosdiversität von Primärwald (109 Arten) zu freistehenden Bäumen (76 Arten) ca. 30%, was dem Ergebnis in der Reserva Biológica San Francisco entspricht. Merwin et al. (2001) zeigten im Gegensatz dazu für den Nebelwald von Monteverde einen Artenverlust bei den Moosen von Primärwald (178 Arten) zu Sekundärwald (63 Arten) um ca. 65% und zu freistehenden Bäumen (84 Arten) um ca. 53%. Diese Arbeit bezog neben eigenen Untersuchungen jedoch auch eine Reihe von Angaben aus der Literatur mit ein. Die verschiedenen Studien sind insgesamt nur begrenzt vergleichbar, da diese auf sehr unterschiedlichen Aufnahmemethoden der Vegetation und verschieden alten Sekundärwäldern beruhen. Um genaue Aussagen über den Umfang des Artenverlustes bei kryptogamischen Epiphyten durch anthropogene Störungen machen zu können, sind weitere Untersuchungen unbedingt notwendig.

Je nach Stärke des Eingriffs in das Ökosystem wird die Diversität der Epiphyten mehr oder weniger beeinflusst. Nicht für alle Typen von Regenwäldern scheint der Artenverlust von Primärwald zu anthropogen veränderten Habitaten zu gelten.

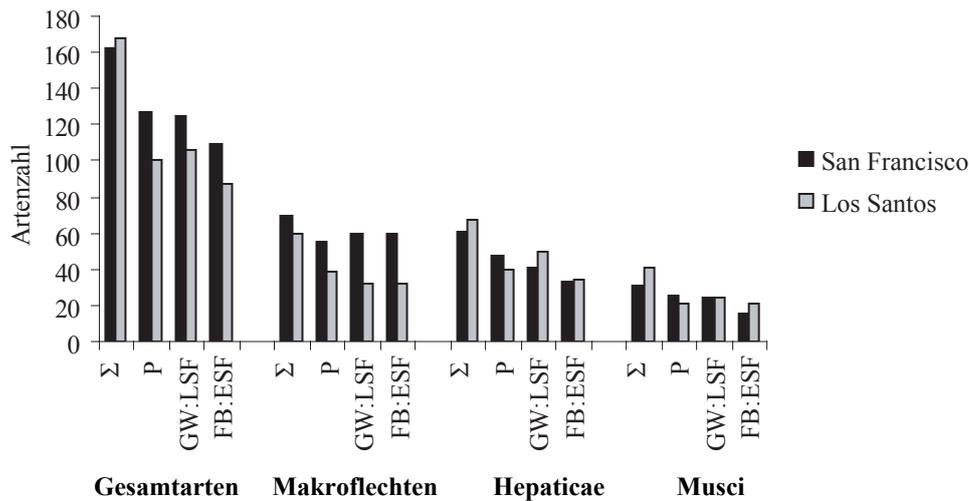


Abb. 2-11. Artdiversität der kryptogamischen Epiphyten in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos, Costa Rica. Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume, LSF = ca. 40 Jahre alter Sekundärwald, ESF = ca. 10-15 Jahre alter Sekundärwald.

Im Untersuchungsgebiet der Reserva Biológica San Francisco wurden für Primärwald und gestörten Wald nahezu gleich hohe Artenzahlen gefunden. Einige der verwendeten Estimatoren zur Abschätzung der Gesamtartenzahlen in den verschiedenen Habitattypen sagen ebenfalls ein solches Ergebnis voraus (MMMeans, Chao 1), andere Estimatoren (Chao 2, Jacknife 1, Jacknife 2) rechnen sogar mit einer höheren Diversität in gestörtem Wald (siehe 2. Kapitel). Zu ähnlichen Ergebnissen kam Holz (2003) in seiner Studie zur Diversität epiphytischer Moose und Makroflechten in der hochmontanen Stufe in der Reserva Los Santos, Costa Rica: im Primärwald mit 100 Arten und altem Sekundärwald mit 106 Arten war die Artdiversität nahezu gleich. Auch junger Sekundärwald zeigte hier im Vergleich zu Primärwald nur eine um 13% verminderte Diversität. Die Reserva Biológica San Francisco und die Reserva Los Santos wurden der gleichen Untersuchungsmethode unterzogen (Gradstein et al. 2003), was die Vergleichbarkeit erhöht. Die Gesamtartenzahlen bzw. Artenzahlen an Leber- und Laubmoosen dreier Habitattypen in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos liegen in beiden Gebieten dicht beieinander (Abb. 2-11). In der Reserva Biológica San Francisco wurden Primärwald, gestörter Wald, der seit ca. 50 Jahren menschlicher Einflussnahme ausgesetzt ist, und zusätzlich freistehende Bäume, in der Reserva Los Santos neben Primärwald und ca. 40 Jahre altem Sekundärwald zusätzlich junger Sekundärwald mit einem Bestandesalter von ca. 10-15 Jahren jeweils unter Berücksichtigung des Kronenraumes untersucht. Nur die Anzahl Makroflechten ist

in der Reserva Biológica San Francisco insgesamt und in den verschiedenen Habitattypen etwas höher als in der Reserva Los Santos.

Für Ecuador liegt eine ökologische Studie aus dem Bergregenwald von Otonga in der Provinz Cotopaxi auf 2000 m vor (Müller et al. 2001). Auch hier wurde der Kronenraum berücksichtigt. Auf 10 Primärwaldbäumen in Otonga wurden 41 Lebermoos- und 24 Laubmoosarten gefunden. In der Reserva Biológica San Francisco beherbergen 10 Bäume im Primärwald 47 Lebermoos- und 25 Laubmoosarten. Das Verhältnis Leber- zu Laubmoosen ist hiernach in beiden ecuadorianischen Gebieten ähnlich. Bezüglich der floristischen Zusammensetzung unterscheiden sich der Primärwald von Otonga und der Bergregenwald der Reserva Biológica San Francisco jedoch stark: in Otonga zeigten Plagiochilaceae, Herbertaceae, Meteoraceae und Sematophyllaceae den höchsten Artenreichtum. In der Reserva Biológica San Francisco machen hingegen Lejeuneaceae, Jubulaceae, Orthotrichaceae und Meteoraceae den Hauptbestandteil der floristischen Zusammensetzung aus. Die weiter entfernte Reserva Los Santos in Costa Rica zeigte hingegen eine ähnliche floristische Zusammensetzung an Moosfamilien wie die Reserva Biológica San Francisco. Beide Gebiete stimmen auch in der floristischen Zusammensetzung bezüglich der Flechten überein: es dominierten jeweils Parmeliaceae, Lobariaceae und Physciaceae.

Die β -Diversität, errechnet aus der Gesamtartenzahl geteilt durch die mittlere Artenzahl in den Vegetationsaufnahmen, ist in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos im Gegensatz zur Artdiversität sehr unterschiedlich. Die β -Diversität in der Reserva Los Santos ist für alle Arten insgesamt sowie für Makroflechten deutlich höher als in der Reserva Biológica San Francisco (Abb. 2-12). Umgekehrt ist die β -Diversität der Laubmoose für die verschiedenen Habitattypen entlang des Störungsgradienten etwas höher in der Reserva Biológica San Francisco als in der Reserva Los Santos, die β -Diversität der Lebermoose hingegen ist in beiden Gebieten nahezu gleich. Die hohe β -Diversität für Makroflechten in der Reserva Los Santos zeigt, dass Flechten eine weitere Streuung in den Beständen dieses Gebietes aufweisen als Moose. Diese Beobachtung machten auch Montfoort & Ek (1990) in einem Tieflandregenwald in Französisch Guyana. In der Reserva Biológica San Francisco ist dies nicht der Fall, was auch die Ergebnisse der Estimationsmethode belegen, in welcher für Flechten ein etwas höherer Erfassungsgrad als für Moose errechnet wurde (siehe 2. Kapitel).

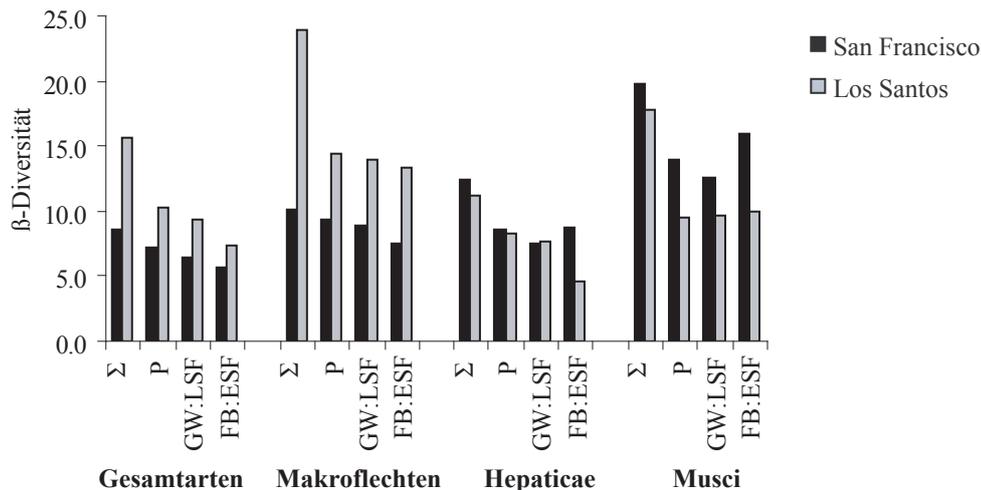


Abb. 2-12. β -Diversität der kryptogamischen Epiphyten in der Reserva Biológica San Francisco und der Reserva Los Santos, Costa Rica. Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume, LSF = später Sekundärwald, ESF = früher Sekundärwald.

Die verminderte β -Diversität in der Reserva Biológica San Francisco ist vielleicht mit einer weniger differenzierten Baumstruktur, insbesondere des Kronenraumes und einer somit geringeren Auswahl an Mikrohabitaten für Flechten auf den recht niedrigen Bäume von durchschnittlich nicht mehr als 20 m Höhe zu erklären.

Montfoort & Ek (1990) wiesen eine sehr hohe Artenvielfalt für Flechten im primären Tieflandregenwald nach: auf 28 Bäumen wurden 209 Flechtenarten gefunden und damit nahezu doppelt so viele Arten wie auf 30 Untersuchungsbäumen unterschiedlicher Habitattypen in der Reserva Biológica San Francisco. Die Bäume erreichten Höhen von 20-45 m. Zusätzlich wurden auch Emergenten in die Untersuchungen mit eingeschlossen, mit Höhen von bis zu 55 m. Die Krone von Emergenten ist stark der Sonneneinstrahlung und dem Wind exponiert und stellt damit einen viel trockeneren Standort dar als der Kronenraum der niedrigeren Bäume, was das Auftreten von Flechten begünstigt. Die von Holz (2003) untersuchten Bäume in der Reserva Los Santos sind hingegen zwei verschiedene Eichenarten, die im Primärwald mit 35 m ebenfalls durchschnittlich höher waren als in der Reserva Biológica San Francisco und vermutlich ebenfalls eine vielfältigere Baumstruktur aufweisen.

Für die Zusammenfassung des großen Datensatzes aller Vegetationsaufnahmen wurde eine Clusteranalyse durchgeführt. Es zeigte sich eine klare Aufteilung in Gesellschaften sonniger und schattiger Standorte. Parolly & Kürschner (2004a,b) haben ausführliche pflan-

zensoziologische Studien für epiphytische Moose in der Reserva Biológica San Francisco durchgeführt. Dabei wurde der montane und hochmontane Bereich berücksichtigt. Für den montanen Bereich wurden Gesellschaften schattiger und sonniger Standorte beschrieben. Eine Gesellschaft schattiger Standorte in feuchten Quebradas ist das *Plagiochilo-deflexiramae*-*Lejeuneetum Pallescentis* subass. *pterobryetosum densi* (Parolly & Kürschner 2004b). Diese Gesellschaft ist in ungestörten Habitaten anzutreffen. Die Artenzusammensetzung des entlang des Störungsgradienten untersuchten Primärwaldes entspricht dieser Gesellschaftsform (siehe Anhang 1). Eine typische Gesellschaft offener Standorte mit hoher Sonneneinstrahlung ist hingegen die *Frullania kunzei*-Gesellschaft (Parolly & Kürschner 2004b). Diese Gesellschaft ist typisch für die untersuchten freistehenden Bäume.

Nicht nur die Artendiversität ist durch anthropogene Störungen betroffen, sondern auch die Abundanz der Arten. Entlang des Störungsgradienten wurde ein Abnahme des Deckungsgrades bei den Moosen und parallel dazu eine Zunahme des Deckungsgrades bei den Flechten festgestellt. Sillett et al. (1995) beobachteten ebenfalls eine signifikante Abnahme des Deckungsgrades im Kronenraum von Primärwald zu freistehenden Bäumen. Dies hat Konsequenzen nicht nur für die Kryptogamen, sondern auch für andere Organismen, die kryptogamische Epiphyten als Habitat bzw. Substrat nutzen.

3 Einfluss ökologischer Faktoren auf die kryptogamische Epiphytendiversität entlang eines Gradienten anthropogener Störung in der Reserva Biológica San Francisco, Südecuador

Einleitung

Die Abundanz von Flechten und Moosen wird durch verschiedene ökologische Faktoren bestimmt. Als einflussreichste Faktoren gelten dabei Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Lichtintensität ihres Habitats (Barkman 1958, Frahm 1990, 2003, Frahm & Gradstein 1991, Lücking 1994, Lücking 1995, Wolf 1994, Rhoades 1995, Nakanishi 1999, Lakatos et al. 2001, Hauck & Meißner 2002, Köhler 2002, Schmull 2002, Acebey et al. 2003). Über die Größe des Einflusses der ökologischen Faktoren auf die Diversität ist jedoch wenig bekannt. Mikroklimamessungen (Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit), Messungen der Lichtintensität sowie die Erfassung weiterer Parameter, die einen Einfluss auf die kryptogamische Epiphytendiversität haben könnten, z. B. pH-Werte der Borke der Bäume, wurden bisher nur selten in tropischen Bergregenwäldern durchgeführt (Frahm 1990, Wolf 1994, Müller et al. 2001, Köhler 2002, Holz 2003, Acebey et al. 2003).

Epiphytische Flechten und Moose sind an die ökologischen Bedingungen ihres Lebensraumes angepasst. Die Biogeographie epiphytischer Kryptogamen gibt großräumig Aufschluss über Standortsansprüche der Arten. Untersuchungen, ob Unterschiede in der Biogeographie epiphytischer Flechten und Moose in Primärwäldern und Sekundärwäldern vorliegen, sind bisher lediglich von Holz (2003) in hochmontanem Bergregenwald in Costa Rica durchgeführt worden, wobei keine signifikanten Unterschiede feststellbar waren. Über die Veränderungen der Biogeographie von Gefäßpflanzen in gestörten Habitaten liegt eine Studie von Kessler (2001) aus dem montanen Bereich in Bolivien vor. Hier zeigte sich, dass seltene (endemische) Arten in leicht gestörten Wäldern zunächst etwas zunehmen, in stark anthropogen gestörten Habitaten schließlich eine deutliche Abnahme erfahren. Die Erfassung der ökologischen Spezialisierung einer Art als Sonnen-, Schattenepiphyt bzw. Generalist gibt unmittelbar Auskunft über deren Lichtansprüche im Bestand. Durch Auflichtung des Waldes bzw. Kahlschlag im Verlauf anthropogener Störungen gelten v. a. Schattenepiphyten aus dem Unterwuchs als gefährdet (Hyvönen et al. 1987, Gradstein et al. 1992a, 2001a, Sillett et al. 1995, Pinheiro da Costa 1999, Acebey et al. 2003).

Den Rückgang von Schattenepiphyten in Brachen der submontanen Stufe in Bolivien im Vergleich zum Primärwald wurde erstmals von Acebey et al. (2003) quantitativ anhand vollständig von der Stammbasis bis in den Kronenraum erfasster Bäume nachgewiesen. Sonnenepiphyten sind der Studie zufolge von einem leichten, Generalisten von gar keinem Artenrückgang betroffen.

Weitere Hinweise zur Anpassung der Arten an ökologische Faktoren sind die Wuchsform, z. B. blättrig, krustig, stauchig, schuppig, filamentös bei Flechten bzw. Decken, Hoch- und Kurzrasen, Gehänge, Schweife, Filze etc. bei den Moosen. Verschiedene Autoren haben auf eine Korrelation der Wuchsform mit dem Mikroklima hingewiesen (Schofield 1981, Cornelissen & Ter Steege 1989, Frey et al. 1990, Bates 1998, Kürschner & Parolly 1998c, Komposch & Hafellner 2002).

Eine umfassende Untersuchung darüber, welche der ökologischen Anpassungen der epiphytischen Flechten und Moose erfolgreich sind, um anthropogene Störungen zu überstehen, fehlt bislang. In der vorliegenden Arbeit wird erstmals das Mikroklima und zusätzlich weitere ökologische Parameter (pH-Werte der Borke, Alter der Bäume) entlang eines Störungsgradienten im montanen Bereich in der Reserva Biológica San Francisco in Südecuador erfasst. Außerdem werden die Anpassungen der Arten (Biogeographie, ökologische Spezialisierung, Wuchsformen) berücksichtigt.

Material und Methoden

Die Untersuchungen zur Diversität epiphytischer Flechten und Moose entlang eines Gradienten anthropogener Störung wurden auf ca. 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco im Süden Ecuadors durchgeführt (Untersuchungsgebiet siehe 1. Kapitel). Es wurden je zehn Bäume im Primärwald, gestörten Wald und an offenen Standorten von der Stammbasis bis in den Kronenraum in insgesamt 1.039 Vegetationsaufnahmen erfasst (Methodik siehe 2. Kapitel). Parallel hierzu wurden eine Reihe ökologischer Parameter registriert.

Mikroklimatische Messungen

Für zwölf Mikrohabitate entlang des Störungsgradienten wurden Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit registriert. Es wurde je ein Baum im Primärwald, gestörten Wald

und ein freistehender Baum mit vier Dataloggern des Typs HOBO Pro RH/Temp der Firma Onset ausgestattet (Abb. 3-1). Die Auswahl der Bäume erfolgte zufällig: Im Primärwald wurden die Messungen exemplarisch auf *Tapirira guianensis* (Parzelle P1), im gestörten Wald auf *Piptocoma discolor* (Parzelle P2) und am offenen Standort auf einer Lauraceae sp. (Parzelle P3) durchgeführt (Untersuchungsbäume siehe 2. Kapitel). Die Datalogger wurden auf Holzplatten befestigt und mit einem Schrägdach versehen, um direkte Sonneneinstrahlung und Beregnung zu verhindern. Die Positionierung der Datalogger in verschiedenen Höhen innerhalb der Bäume richtet sich nach Wolf (1993): Auf 1 m Höhe (= Stammbasis, Z1), auf 1/4 Bestandeshöhe (= Stammbereich, Z2), auf 3/4 Bestandeshöhe (= innere Krone, Z3) sowie am Übergangsbereich der Äste von der mittleren zur äußeren Krone (Z4-5). Cornelissen & ter Steege (1989) haben gezeigt, dass diese Zonen sich in ihrer kryptogamischen Artenzusammensetzung deutlich unterscheiden.



Abb. 3-1. Mikroklimamessung an der Stammbasis im gestörten Wald in der Reserva Biológica San Francisco.

Für das Erreichen des Kronenraums wurde die Kletterseiltechnik von Perry (1978) eingesetzt. Die Messungen erfolgten in allen drei Habitattypen simultan in der Zeit vom 18.09. bis 05.11.2002 (= ca. 7 Wochen). Ein kurzer Messzeitraum ist ausreichend, da keine absoluten, sondern relative mikroklimatische Unterschiede zwischen den verschiedenen Habitattypen und Wuchsbereichen innerhalb der Bäume aufgezeigt werden sollen. Die Messungen wurden zur Zeit des „veranillo“ (= Trockenzeit) durchgeführt. Über Extremwerte

des Mikroklimas, die in dieser Zeit im Gegensatz zur Regenzeit ausgeprägter sind, sollen die Unterschiede entlang des Störungsgradienten charakterisiert werden. Die Registrierung der Daten erfolgte in 15-minütigen Abständen.

Messung der Lichtintensität

Zur Bestimmung der Lichtverhältnisse in den verschiedenen Habitattypen wurden im Zentrum der sechs 0,5 Hektar großen Parzellen Hemisphärenbilder auf ca. 1,5 m Höhe über dem Erdboden mit Hilfe eines Stativs (mit Nivellierplatte), einer Nikon-Digitalkamera und eines „Fischauges“ (Nikon 8 mm Linse) aufgenommen. Die Fotografien wurden bei Wolkenbedeckung gemacht, um den relativen Lichtanteil, der bei diffusen Lichtverhältnissen auf den Bestand trifft, zu erhalten (Anderson 1964). Die Auswertung der Bilder erfolgte mit dem Programm HemiView (Delta-T Devices 1999). Die Lichtintensität des jeweiligen Bestandes wurde als Kronenöffnung in Prozent errechnet.

Bestimmung des pH-Werts

Entlang des Störungsgradienten wurden pro Untersuchungsbaum und Wuchszone Borkenproben (= 150) nach dem Zufallsprinzip gesammelt. Die pH-Wertmessungen erfolgten im Labor mit einem Digital-pH-Meter CG825B von Schott an untermahlene Borkenproben, welche zuvor von jeglichem Epiphytenbewuchs befreit und 24 Stunden in deionisiertem H₂O inkubiert wurden (Frahm 1990, Asta & Legrand 1998).

Weitere Parameter

Pro Vegetationsaufnahme wurden folgende weitere ökologische Parameter registriert: Exposition, Inklination, Höhe über dem Erdboden, Stamm- bzw. Astdurchmesser und Rindenbeschaffenheit. Pro Untersuchungsbaum wurde zusätzlich der Stammdurchmesser auf Brusthöhe (DBH) sowie die Baumhöhe gemessen. Beim Klettern wurde ein Maßband mitgeführt. Die Baumhöhe wurde aus der Höhe, in der ein Ast abgesägt wurde sowie dessen Astlänge ermittelt. Die Exposition zeigte keine Korrelationen mit Artenzahlen oder Deckungsgrad, so dass diese nicht weiter statistisch untersucht wurde.

Datenauswertung

Die statistische Auswertung wurde mit dem Programm STATISTICA, Version 6.1 (StatSoft 2003) durchgeführt. Die Normalverteilung der Daten wurde mit Hilfe des Shapiro-Wilk-Tests überprüft. Für normalverteilte intervallskalierte Daten erfolgte der Mittelwertsvergleich zweier unabhängiger Stichproben mittels t-Test, bei nicht normalverteilten Daten mittels Mann & Whitney U-Test. Lineare Zusammenhänge bei normalverteilten intervallskalierten Daten wurden mittels Pearsonschem Maßkorrelationskoeffizienten r , bei nicht normalverteilten bzw. ordinalskalierten Daten mittels Spearmanschem Rangkorrelationskoeffizienten R untersucht.

Die Bestimmung der Biogeographie erfolgte für Flechten nach Nöske & Sipman (2004) und für Moose nach Nöske et al. (2003). Die Einteilung der Arten in Spezialisten (Sonnen- und Schattenepiphyten) sowie Generalisten richtet sich nach Acebey et al. (2003). Als Richtlinie hierfür dient die Verteilung der Arten in den Wuchsbereichen von Primärwaldbäumen. Wuchsformen von Flechten wurden nach Nash III et al. (2002), Wuchsformen von Moosen nach Parolly & Kürschner (2004a) bestimmt. Die Analyse der Biogeographie und ökologischen Spezialisierung erfolgte bei den Flechten für die Kategorien Makro- und Mikroflechten sowie bei den Moosen für die Kategorien Leber- und Laubmoose getrennt, da Biogeographie und ökologische Spezialisierung nicht categoriespezifisch sind. Somit konnte der relative Anteil jeder Kategorie ermittelt werden. Im Gegensatz dazu ist die Wuchsform häufig einer speziellen Kategorie zuzuordnen (z. B. blättrig für Makroflechten, krustig für Mikroflechten, Decke für Lebermoose bzw. Kurzrasen für Laubmoose), weshalb Flechten und Moose nicht weiter unterteilt wurden und die Kategorien auch bei einer Gesamtbetrachtung gut unterscheidbar sind.

Ergebnisse

3. A. Umweltparameter

Mikroklima

Im Primärwald beträgt die mittlere Temperatur im Gesamtbestand ca. 15,7 °C (Tab. 3-1). Diese liegt damit nur ca. ein halbes Grad unter den Mittelwerten von gestörtem Wald bzw. freistehenden Bäumen (jeweils 16,2 °C). Die Temperaturunterschiede der verschiedenen Wuchsbereiche innerhalb der Waldhabitate bewegen sich ebenfalls um etwa diesen Wert: Im Primärwald beträgt die mittlere Temperatur zwischen 15,5 °C an der Stammbasis und 15,8 °C im Übergangsbereich von der mittleren zur äußeren Krone. Im gestörten Wald liegt die mittlere Temperatur in Bodennähe bei 16,0 °C und im Kronenraum bei 16,4 °C. Auf freistehenden Bäumen sind die mittleren Temperaturen in allen Wuchsbereichen recht ähnlich (zwischen 16,2 und 16,3 °C). Deutlichere Unterschiede gibt es zwischen den Habitattypen bei Betrachtung der Extremwerte. Die tiefsten und höchsten Temperaturwerte entlang des Störungsgradienten werden auf freistehenden Bäumen an der Stammbasis erreicht (absolutes Minimum 7,8 °C, absolutes Maximum 26,7 °C). Im Primärwald sinken die absoluten Temperaturen hingegen nicht unter 9,4 °C bzw. steigen nicht über 25,2 °C und im gestörten Wald nicht unter 8,6 °C bzw. nicht über 27,1 °C. Dies sind in beiden Waldhabitaten jeweils Werte aus dem Übergangsbereich von der mittleren zur äußeren Krone. In Richtung Stammbasis sind die Temperaturschwankungen insgesamt geringer ausgeprägt (Tab. 3-1).

Die mittlere relative Luftfeuchtigkeit der verschiedenen Habitattypen unterscheidet sich deutlich voneinander (Tab. 3-1). Im Primärwald beträgt die relative Luftfeuchtigkeit an der Stammbasis durchschnittlich 96,0%, trotz der vorherrschenden Trockenzeit, und nimmt in den Kronenraum auf durchschnittlich 90,0% ab. Dieser Unterschied der relativen Luftfeuchtigkeit in Bodennähe im Vergleich zum Kronenraum ist im Primärwald wesentlich ausgeprägter als im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen: Im gestörten Wald schwankt die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 92,8 und 89,7% und auf freistehenden Bäumen zwischen 91,6 und 87,2%.

Tab. 3-1. Mittelwerte (Mittel) und Extremwerte (Min, Max) der Temperatur und relativen Luftfeuchtigkeit in den verschiedenen Johanssonschen Zonen (Z1-4/5) des pro Habitattyp untersuchten Baumes; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume, ø = Durchschnittswert des Mikroklimas für gesamten Baum.

	Temperatur, °C					rel. Luftfeuchtigkeit, %				
	Z1	Z2	Z3	Z4/5	ø	Z1	Z2	Z3	Z4/5	ø
P										
Mittel	15,5	15,7	15,8	15,8	15,7	96,0	91,3	90,0	90,3	91,9
Min	10,6	9,8	9,8	9,4	9,9	47,4	37,7	35,2	34,8	38,8
Max	23,6	24,8	24,8	25,2	24,6	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
GW										
Mittel	16,0	16,1	16,1	16,4	16,2	92,8	89,8	91,7	89,7	91,0
Min	9,8	9,8	9,4	8,6	9,4	40,5	33,6	32,9	30,5	34,4
Max	26,0	28,7	26,3	27,1	27,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
FB										
Mittel	16,2	16,3	16,2	16,2	16,2	91,6	86,1	87,3	87,2	88,1
Min	7,8	8,6	8,6	9,0	8,5	32,1	30,8	33,0	31,5	31,9
Max	26,7	25,6	25,2	26,3	26,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Die Werte der relativen Luftfeuchtigkeit sind zwischen den verschiedenen Habitattypen somit an der Stammbasis am unterschiedlichsten: Im Primärwald liegt der Durchschnittswert für die relative Luftfeuchtigkeit um ca. 3,2% über dem von gestörtem Wald und um ca. 4,4% über dem von freistehenden Bäumen. In allen drei Habitattypen und allen Wuchsbereichen wird eine relative Luftfeuchtigkeit von 100% erreicht. Die geringste relative Luftfeuchtigkeit ist mit einem Absolutwert von 30,8% im Stammbereich von freistehenden Bäumen bzw. mit 30,5% im Übergangsbereich von der mittleren zur äußeren Krone von gestörtem Wald zu finden. Im Primärwald sinkt die absolute relative Luftfeuchtigkeit nicht unter 34,8% (Wert aus dem Übergangsbereich von der mittleren zur äußeren Krone). In den Waldhabitaten zeigt sich deutlich, dass auch bei Erreichen von Extremwerten an der Stammbasis eine deutlich höhere relative Luftfeuchtigkeit aufrecht erhalten wird als in den anderen Wuchsbereichen: Im Primärwald sinkt die relative Luftfeuchtigkeit dort nicht unter 47,4%, im gestörten Wald nicht unter 40,5%, im Stammbereich von Primärwald mit 37,7% bzw. gestörtem Wald mit 33,6% ist das Absinken der Werte bereits vergleichbar mit den absoluten Minima aus dem Kronenbereich der Waldhabitats bzw. allen Wuchsbereichen auf freistehenden Bäumen, mit Werten zwischen 30,8-37,7% (Tab. 3-1).

Das Mikroklima im Tagesverlauf, hier dargestellt als Mittelwerte über einen Messzeitraum von 7 Wochen innerhalb der Trockenzeit, zeigt Minimalwerte der Temperatur bzw. Maximalwerte der relativen Luftfeuchtigkeit in allen Wuchsbereichen der drei Habitattypen jeweils am frühen Morgen um etwa 6:00 Uhr vor Beginn des Sonnenaufgangs (Abb. 3-2). Die geringste Temperatur wird zu dieser Zeit mit ca. 13 °C an der Stammbasis von freistehenden Bäumen und die höchste Temperatur mit ca. 14 °C an der Stammbasis der Waldhabitats erreicht.

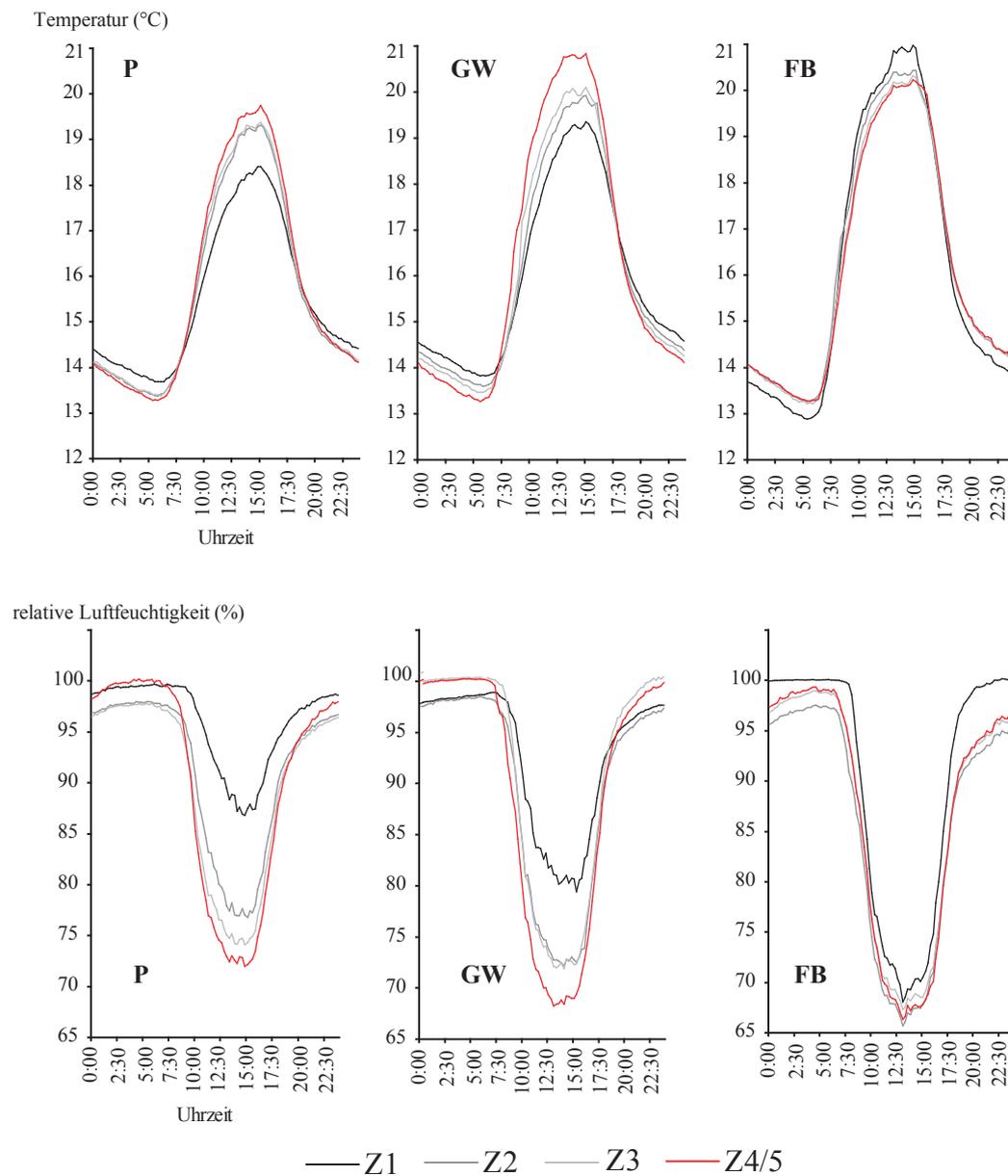


Abb. 3-2. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit im Tagesverlauf in den verschiedenen Johanssonschen Zonen (Z1 bis Z4-5) des pro Habitattyp untersuchten Baumes; Mittelwerte der Daten aus 7-wöchigem Messzeitraum; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Die relative Luftfeuchtigkeit schwankt im Morgengrauen in den verschiedenen Wuchsbereichen von Primärwald und gestörtem Wald zwischen ca. 97 und 100%, auf freistehenden Bäumen zwischen 95 und 100%. Im weiteren Tagesverlauf steigt die Temperatur schnell und steil an, die relative Luftfeuchtigkeit nimmt parallel dazu stetig ab. Maximalwerte der Temperatur werden in allen drei Habitattypen in der Tagesmitte zwischen ca. 12:30 Uhr und 15:00 Uhr erreicht. Zu dieser Tageszeit sind die Unterschiede in den verschiedenen Wuchsbereichen innerhalb der Bäume sowie zwischen den Habitattypen stärker ausgeprägt als am frühen Morgen. Im Primärwald schwankt die Temperatur von ca. 18,5 bis 19,5 °C und die relative Luftfeuchtigkeit von ca. 87 bis 73% von der Stammbasis bis in den Kronenraum. Die Schwankungsbreiten nehmen für die verschiedenen Wuchsbereiche mit zunehmendem Störungsgrad zu. Im gestörten Wald schwankt die Temperatur von ca. 19-21 °C und die relative Luftfeuchtigkeit von ca. 83 bis 68% von der Stammbasis bis in den Kronenraum. Auf freistehenden Bäumen sind die mikroklimatischen Bedingungen in allen Wuchsbereichen sehr ähnlich: Es zeigen sich Schwankungen von 20-21 °C für die Temperatur und 68 bis 65% für die relative Luftfeuchtigkeit von der Stammbasis bis in den Kronenraum. In der letzten Tageshälfte ist ein steiler Temperaturrückgang und starker Anstieg der relativen Luftfeuchtigkeit mit Eintreten des Sonnenuntergangs zu verzeichnen.

Allgemein gilt: Innerhalb der Waldhabitats finden sich die geringsten Veränderungen des Mikroklimas im Tagesverlauf jeweils an der Stammbasis, die größten Veränderungen hingegen im Übergangsbereich von der mittleren zur äußeren Krone. Auf freistehenden Bäumen zeigen Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit hingegen im Tagesgang nahezu gleiche Kurvenverläufe von der Stammbasis bis in den Kronenraum (Abb. 3-2).

Lichtintensität

Im Primärwald herrscht in Bodennähe ein geringerer Lichteinfall als im gestörten Wald (Tab. 3-2). Die Primärwaldparzellen P1 und P2 weisen eine Kronenöffnung von 7,1 bzw. 14,9% auf, im gestörten Wald ist auf 1,5 m über dem Boden der Lichteinfall in den beiden untersuchten Parzellen GW1 und GW2 hingegen etwa doppelt bis vierfach so hoch. Bei freistehenden Bäumen ist kein Kronenschluss vorhanden (Tab. 3-2).

Tab. 3-2. Lichtintensität (in % der Kronenöffnung) in den verschiedenen Parzellen entlang des Störungsgradienten; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume, $\bar{\sigma}$ = Mittelwert.

	Kronenöffnung, %		
	1. Parzelle	2. Parzelle	$\bar{\sigma}$
P	14,9	7,1	11,0
GW	35,3	33,2	34,3
FB	85,4	95,1	90,3

pH-Werte

Die kryptogamischen Epiphyten sind an ein saures Milieu ihrer Trägerbäume im südecuadorianischen Bergregenwald angepasst (Tab. 3-3). Im Primärwald liegt der mittlere pH-Wert verschiedener Baumarten bei 3,5, nimmt im gestörten Wald auf 4,2 und bei freistehenden Bäumen auf 5,4 signifikant zu ($p < 0,001$).

Tab. 3-3. Mittlere pH-Werte der Bäume im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB), SD = Standardabweichung, t-Test, N = 150, Signifikanzniveau *** $p < 0,001$.

	Σ	P	GW	FB	t-Wert	p
Mittel	4,4	3,5	4,3	5,4	.	.
SD	1,3	0,9	1,3	0,7	.	.
.	.	●	●	○	-3,64	***
.	.	●	○	●	-11,87	***
.	.	○	●	●	-5,45	***

Innerhalb der Waldhabitats wurden für verschiedene Baumarten teilweise stark voneinander abweichende pH-Werte ermittelt, der pH der Borke ist scheinbar artspezifisch (Tab. 3-4). Im Primärwald variiert der über alle Wuchsbereiche gemittelte pH-Wert von 2,9 (*Piptocoma discolor*) bis 5,3 (*Clethra revoluta*), im gestörten Wald von 3,5 (ebenfalls auf *Piptocoma discolor*) bis 5,9 (Lauraceae). Auf freistehenden Bäumen sind die pH-Unterschiede mit Werten zwischen 4,8 (*Turpinia occidentalis* bzw. *Critoniopsis* sp.) und 5,8 (Lauraceae) nicht so stark ausgeprägt. Bei einigen Baumarten, die in mehreren Habitattypen entlang des Störungsgradienten auftreten, zeigt sich eine Zunahme des über alle Zonen gemittelten pH-Werts mit zunehmender anthropogener Beeinflussung: z. B. bei *Piptocoma discolor* von 2,9 im Primärwald auf 3,5 im gestörten Wald sowie 4,8 bei freistehenden Bäumen. Dabei sind die pH-Werte der Stammbasis und des Stammbereichs des freistehenden Exemplars von *Piptocoma discolor* vergleichbar mit den Werten des Kronenraums im gestörten Wald.

Der Vergleich der pH-Werte innerhalb der einzelnen Wuchsbereiche der verschiedenen Baumarten lässt keine einheitliche Tendenz erkennen (Tab. 3-4). Bei einigen Baumarten, z. B. *Piptocoma discolor*, nimmt der pH-Wert von der Stammbasis bis zur äußeren Krone in allen Habitattypen, insbesondere Primärwald, zu (Primärwald von 2,3 auf 3,5; gestörter Wald von 3,1 auf 3,6, freistehende Bäume von 4,2 auf 5,2). Andere Baumarten weisen geringere Schwankungen mit zunehmender Wuchshöhe im Baum auf, z. B. die im Primärwald untersuchte *Clethra revoluta* mit Werten zwischen 5,0 und 5,6 (Tab. 3-4).

Tab. 3-4. pH-Werte der Borke in den verschiedenen Johanssonschen Zonen (Z1-5) im Primärwald (P) gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB); Mittelwertsbildung bei mehreren Exemplaren einer Baumart in einem Habitattyp (Standardabweichung in Klammern), ø = gesamter Baum; I *Tapirira guianensis*, II cf. *Miconia* sp., III Lauraceae sp., IV *Piptocoma discolor*, V *Clethra revoluta*, VI *Turpinia occidentalis*, VII *Viburnum pichinchense*, VIII *Critoniopsis* sp., IX *Inga* sp. A, X *Inga* sp. B.

	Untersuchungsbäume									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Exemplare	5	2	1	1	1
P										
Z1	3,0 (0,8)	4,6 (0,5)	3,5	2,3	5,4
Z2	3,2 (0,5)	3,9 (0,4)	3,1	2,4	5,5
Z3	2,8 (0,4)	3,6 (0,4)	2,3	2,3	5,0
Z4	3,4 (0,4)	4,0 (0,1)	3,0	3,8	5,6
Z5	3,8 (1,0)	3,4 (0,4)	3,9	3,5	5,0
ø	3,2 (0,6)	3,9 (0,4)	3,2	2,9	5,3					
Exemplare	2	.	2	5	.	1
GW										
Z1	4,3 (0,6)	.	5,6 (1,5)	3,1 (0,6)	.	4,1
Z2	4,4 (0,2)	.	6,7 (1,0)	2,8 (0,6)	.	4,1
Z3	4,7 (0,8)	.	5,1 (1,0)	3,6 (1,0)	.	4,3
Z4	5,1 (0,4)	.	6,4 (0,6)	4,2 (1,2)	.	4,4
Z5	5,3 (0,3)	.	5,7 (0,6)	3,6 (1,0)	.	4,4
ø	4,8 (0,5)		5,9 (0,9)	3,5 (0,9)		4,3				
Exemplare	.	.	1	1	.	.	1	2	4	1
FB										
Z1	.	.	6,0	4,2	.	.	5,4	4,6 (0,5)	6,0 (0,6)	6,1
Z2	.	.	5,7	4,1	.	.	5,9	4,4 (0,1)	5,4 (0,4)	6,1
Z3	.	.	6,1	5,3	.	.	5,4	4,3 (0,7)	5,2 (0,3)	5,2
Z4	.	.	5,8	5,4	.	.	5,3	5,1 (1,2)	5,5 (0,7)	5,7
Z5	.	.	5,4	5,2	.	.	4,6	5,6 (1,3)	5,4 (0,3)	5,6
ø			5,8	4,8			5,3	4,8 (0,8)	5,5 (0,5)	5,7

Die Gesamtdeckung in den Vegetationsaufnahmen bleibt unbeeinflusst von Veränderungen des pH-Werts, die Artenzahlen weisen hingegen eine positive Korrelation mit dessen Zunahme auf ($p < 0,001$, Tab. 3-5). Es zeigt sich, dass Flechten zu höheren pH-Werten neigen als Moose: Deckung und Artenzahlen nehmen bei Makro- und Mikroflechten mit zunehmendem pH-Wert signifikant zu, bei Leber- und Laubmoosen jedoch signifikant ab (jeweils $p < 0,001$). Für die Aufnahmehöhe im Baum, gemessen in Metern, wurde kein unmittelbarer Einfluss auf den pH-Wert festgestellt (Tab. 3-5). Eine signifikante Abnahme des pH-Werts zeigt sich jedoch bei zunehmender Inklination am Baum, d. h. vom Kronenraum

in Richtung Stammbasis ($p < 0,001$). Die Zunahme von Stamm- bzw. Astdurchmesser ist ebenfalls negativ mit dem pH-Wert korreliert ($p < 0,001$). Dies bestätigt zum einen, dass der pH-Wert innerhalb der Bäume von den Ästen des Kronenraums Richtung Stammbasen abnimmt, zum anderen, dass sinkende pH-Werte auch mit dem zunehmendem Alter der Bäume korreliert sind (höhere Stamm-/Astdurchmesser in den Waldhabitaten im Gegensatz zu freistehenden Bäumen).

Tab. 3-5. Korrelationen von Artenzahlen in Vegetationsaufnahmen und pH-Werten nach Pearson. *** = $p < 0,001$, n. s. = nicht signifikant, N = 1039.

	pH
Artenzahlen	
Σ	0,20***
Makroflechten	0,31***
Mikroflechten	0,32***
Hepaticae	-0,29***
Musci	-0,25***
Deckung	
Σ	n. s.
Makroflechten	0,24***
Mikroflechten	0,24***
Hepaticae	-0,26***
Musci	-0,14***
Aufnahmehöhe [m]	n. s.
Inklination [°]	-0,25***
Durchmesser, [cm]	-0,40***

Stammdurchmesser auf Brusthöhe

Ein Indiz für das Alter der Bäume ist der Stammdurchmesser auf Brusthöhe (Tab. 3-6). Der Stammdurchmesser nimmt im Untersuchungsgebiet von Primärwald über gestörten Wald zu freistehenden Bäumen signifikant ab ($p < 0,001$). Die Artenzahlen der epiphytischen Makro- und Mikroflechten bleiben vom Alter der Bäume unbeeinflusst, es wurde keine Korrelation nachgewiesen (Abb. 3-3). Anders bei den epiphytischen Moosen: Diese weisen auf Bäumen mit hohem Stammdurchmesser auch signifikant höhere Artenzahlen auf, wobei dieser Zusammenhang bei Lebermoosen ($p < 0,01$) ausgeprägter ist als bei Laubmoosen ($p < 0,05$).

Tab. 3-6. Mittelwerte des Stammdurchmessers auf Brusthöhe (DBH) im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB), SD = Standardabweichung, R = Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient, N = 30, Signifikanzniveau *** $p < 0,001$.

	P	GW	FB	R
DBH	41,8	37,0	26,5	-0,67***
SD	6,0	7,2	8,2	.

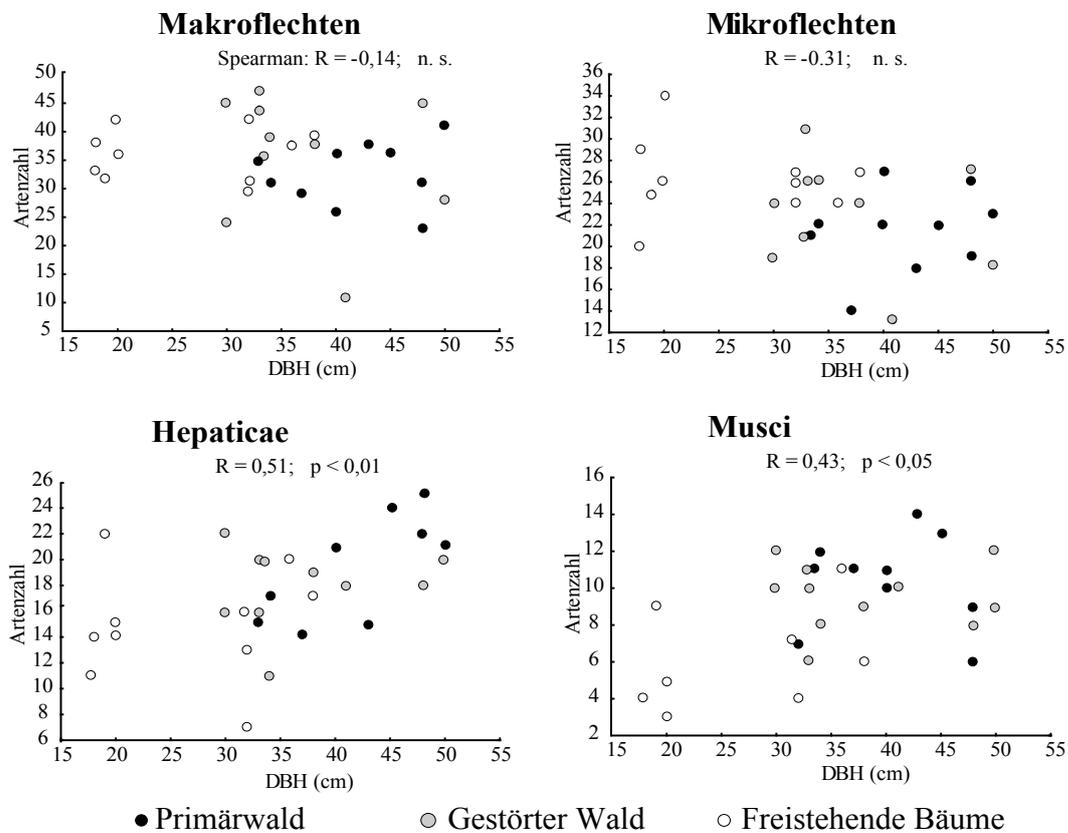


Abb. 3-3. Artenzahlen der Untersuchungsbäume versus Stammdurchmesser (DBH); R = Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient, N = 30, Signifikanzniveaus *** $p < 0,01$, ** $p < 0,05$.

3. B. Anpassungen der Arten

Biogeographie

Von den 115 nachgewiesenen epiphytischen Flechtenarten weisen ca. 62% eine tropische Verbreitung (endemisch, nördlich andin, neotropisch, pantropisch) auf (Anhang 2, Tab. 3-7). Bei Makroflechten beträgt der Anteil ca. 77%, bei Mikroflechten ca. 36%, was für letztere nicht repräsentativ ist, da viele Mikroflechten nur bis auf Gattungsniveau bestimmt sind und somit ihre biogeographische Verbreitung unbekannt ist. Im Gegensatz dazu weisen fast alle der 92 nachgewiesenen epiphytischen Moosarten mit 97% eine tropische Verbreitung (nördlich andin, andin, neotropisch, Guyana-Hochland, zentralamerikanisch, pantropisch) auf. Die Biogeographie der epiphytischen Flechten und Moose entlang des Störungsgradienten unterscheidet sich im einzelnen deutlich voneinander (Tab. 3-7). Unter den Flechten sind insgesamt viele in den Tropen weit verbreitete (pantropische) Arten: Von den 70 entlang des Störungsgradienten nachgewiesenen Makroflechtenarten machen diese etwa die Hälfte aus. Etwa ein Drittel der 21 identifizierten Mikroflechtenarten weist ebenfalls eine pantropische Verbreitung auf. Ca. 30% der Makroflechtenarten zeigen einen engeren Verbreitungsgrad und sind auf die Neotropis, inklusive der nördlichen Anden beschränkt. Bei den Mikroflechten beträgt ihr Anteil ca. 7%. Ein auffälliger Anteil der Makro- bzw. Mikroflechten ist mit ca. 9-13% temperaten Ursprungs.

Im Gegensatz dazu weisen die Moose insgesamt einen wesentlich engeren Verbreitungsgrad auf: Der überwiegende Anteil der 61 nachgewiesenen Lebermoos- und 31 Laubmoosarten ist mit ca. 70% auf die Neotropis beschränkt. Darunter befindet sich mit ca. 23% eine Reihe von Arten, die nur in den Anden oder sogar nur in den nördlichen Anden vorkommen (Anhang 2, Tab. 3-7). Pantropische Arten sind bei Lebermoosen insgesamt nur zu einem Fünftel vertreten. Bei den Lebermoosen wurden 1% bzw. 2% an Arten nachgewiesen, die ihre eigentliche Verbreitung im Guyana-Hochland (*Radula mazarunensis*) bzw. Zentralamerika (*Bazzania bidens*, *Diplasiolejeunea johnsonii* und *Metzgeria herminieri*) besitzen, scheinbar also doch weiter verbreitet sind als bisher angenommen. Temperate Arten weisen Lebermoose nicht auf, bei Laubmoosen machen diese einen Anteil von ca. 7% aus (Tab. 3-7).

Die biogeographische Verteilung der epiphytischen Flechten und Moose in den einzelnen Habitattypen und Wuchsbereichen im Baum unterscheidet sich entlang des Störungsgradienten nur geringfügig (Abb. 3-4). Bei den Flechten sind die Veränderungen in

Tab. 3-7. Gesamtbiogeographie entlang des Störungsgradienten, Σ = Artenzahlen.

	Makroflechten		Mikroflechten		Hepaticae		Musci	
	Σ	%	Σ	%	Σ	%	Σ	%
Endemisch	.	.	1
Nördlich Andin	3	4,0	.	.	2	3,0	2	6,5
Andin	10	16,4	1	3,2
Neotropisch	17	24,3	3	6,7	32	52,5	18	58,1
Guyana-Hochland	1	1,6	.	.
Zentralamerikanisch	3	4,9	.	.
Pantropisch	34	48,6	13	28,9	12	19,7	7	22,6
Temperat	9	12,9	4	8,9	.	.	2	6,5
Unbekannt	7	10,0	24	53,3	1	1,6	1	3,2

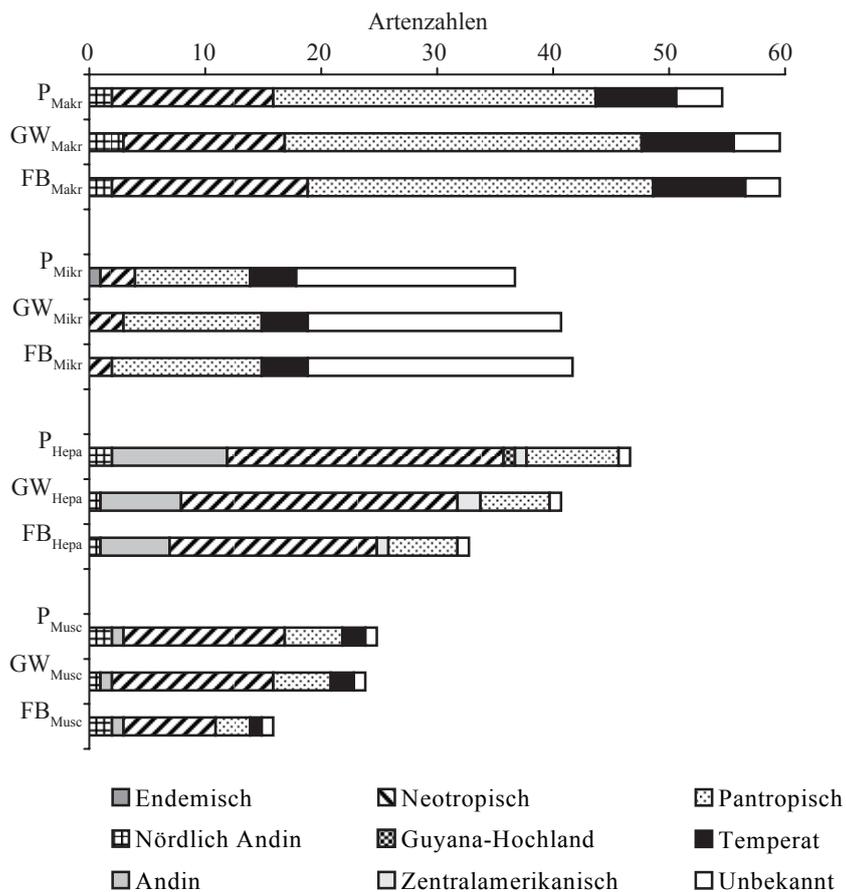


Abb. 3-4. Gesamtbiogeographie der Arten im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freistehenden Bäumen (FB); Makr = Makroflechten, Mikr = Mikroflechten, Hepa = Lebermoose, Musc = Laubmoose.

der Biogeographie von Primärwald über gestörten Wald zu freistehenden Bäumen gering ausgeprägt (Abb. 3-4). So nehmen bei den Makro- und Mikroflechten pantropische Arten von Primärwald zu freistehenden Bäumen leicht zu, bei Makroflechten zeigen zusätzlich auch neotropische Arten eine leichte Zunahme. Bei den epiphytischen Moosen ist die Veränderung in der Biogeographie etwas deutlicher ausgeprägt. Bei den Leber- und Laubmoosen zeigt sich insbesondere eine Abnahme von Arten kleiner Areale mit zunehmendem Störungsgrad: Bei Lebermoosen nehmen nördlich andine und andine Arten leicht und bei Leber- und Laubmoosen neotropische Arten stark ab (Abb. 3-4).

Innerhalb der sich entsprechenden Wuchsbereiche im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen zeigt sich insgesamt, dass mit zunehmendem Störungsgrad der Anteil epiphytischer Flechten und Moose mit kleinen Arealen (endemisch, nördlich andin, andin, neotropisch) von Primärwald über gestörten Wald zu freistehenden Bäumen abnimmt, der Anteil von Arten mit großen Arealen (pantropisch, temperat) hingegen leicht zunimmt (Abb. 3-5). Mit zunehmender Wuchshöhe im Baum von der Stammbasis Richtung Kronenraum ist v. a. im Primärwald eine deutliche Zunahme nördlich andiner und andiner Arten und parallel dazu eine leichte Abnahme neotropischer Arten zu beobachten (Abb. 3-5). Der einzige nachgewiesene Endemit innerhalb der Mikroflechten kommt zudem nur im Primärwald und dort ausschließlich im Kronenraum der mittleren und äußeren Krone vor (Abb. 3-5).

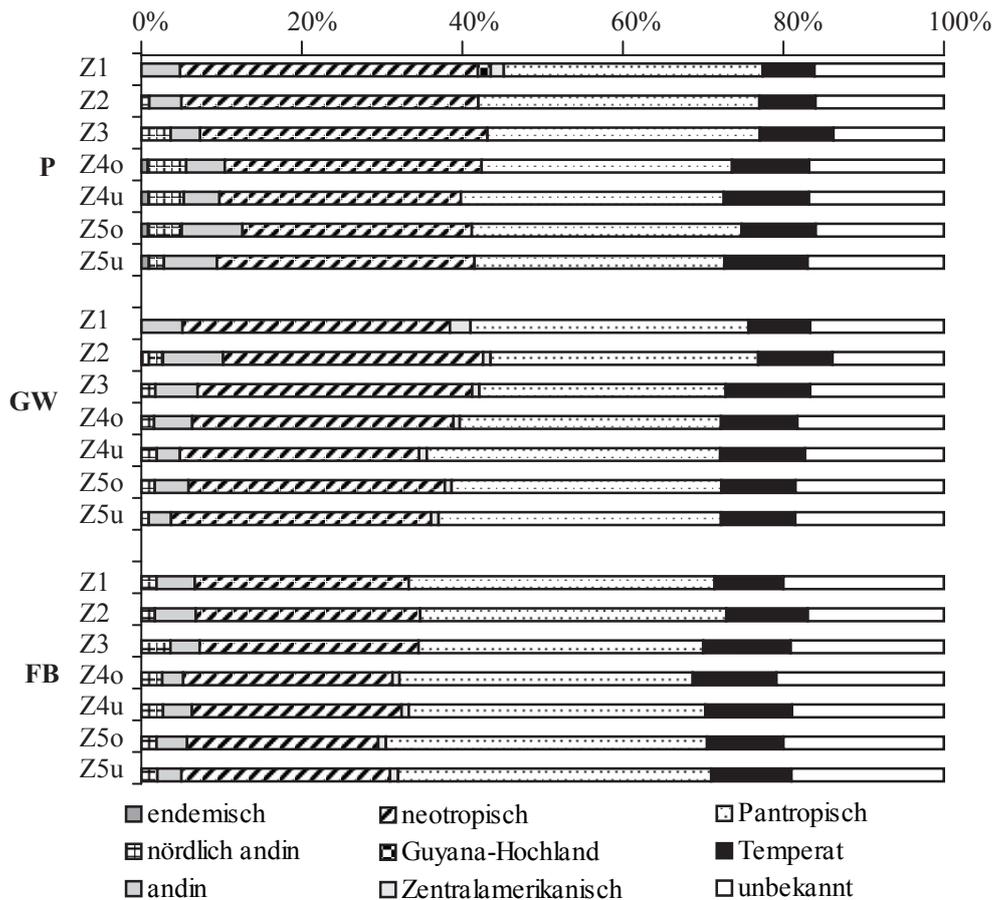


Abb. 3-5. Prozentualer Anteil der biogeographischen Verbreitung der epiphytischen Flechten und Moose in den verschiedenen Johannesson Zonen (Z1-5), o = Astoberseiten, u = Astunterseiten; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Ökologische Spezialisierung

Knapp die Hälfte (97 Arten) der 207 epiphytischen Flechten und Moose entlang des Störungsgradienten bevorzugt sonnige Standorte des Kronenraums, gefolgt von 41% Generalisten mit 85 Arten, die in der Lage sind, drei und mehr Wuchsbereiche im Baum zu besiedeln (Anhang 2, Tab. 3-8). Eine im Gegensatz dazu geringe Anzahl Arten zählt zu den Schattenepiphyten aus den unteren Wuchsbereichen Stammbasis und Stammbereich mit 25 Arten und ca. 12%. Sonnenepiphyten machen jeweils etwa die Hälfte aller Arten bei Makro-, Mikroflechten sowie Lebermoosen aus, gefolgt von Generalisten mit einem ebenfalls großen Prozentanteil von 36-44% (Tab. 3-8). Bei den Laubmoosen ist die Verteilung hingegen umgekehrt: Die meisten Arten sind Generalisten mit ca. 45%, gefolgt von Sonnenepiphyten mit ca. 26%. Der Anteil an Schattenepiphyten ist bei Makro- und

Mikroflechten mit einem Anteil von ca. 4-6% sehr gering. Bei den Lebermoosen zählen hingegen ca. 16% und bei Laubmoosen etwa ein Drittel der Arten zu den Schattenepiphyten (Tab. 3-8).

Entlang des Störungsgradienten nehmen Sonnenepiphyten von Primärwald zu freistehenden Bäumen insgesamt deutlich um ca. 21% zu, Generalisten hingegen um ca. 18%, und Schattenepiphyten um ca. 32% ab. Die meisten Sonnenepiphyten wurden bei Makro-, Mikroflechten und Laubmoosen jeweils auf freistehenden Bäumen, bei Lebermoosen hingegen im gestörten Wald gezählt (Abb. 3-6). Im Primärwald nehmen Sonnenepiphyten bei Makro-, Mikroflechten, Leber- und Laubmoosen jeweils deutlich ab. Die Anzahl der Schattenepiphyten und Generalisten verändert sich bei den Makro- und Mikroflechten von Primärwald zu freistehenden Bäumen nur geringfügig. Bei Leber- und Laubmoosen zeigt sich eine deutliche Verringerung der Artenzahlen (Abb. 3-6).

Tab. 3-8. Ökologische Spezialisierung (Schatten-, Sonnenepiphyten, Generalisten) entlang des Störungsgradienten, Σ = Gesamtartenzahlen.

	Makroflechten		Mikroflechten		Hepaticae		Musci	
	Σ	%	Σ	%	Σ	%	Σ	%
Schattenepiphyten	4	5,7	2	4,4	10	16,4	9	29,0
Sonnenepiphyten	37	52,9	23	51,2	29	47,5	8	25,8
Generalisten	29	41,4	20	44,4	22	36,1	14	45,2

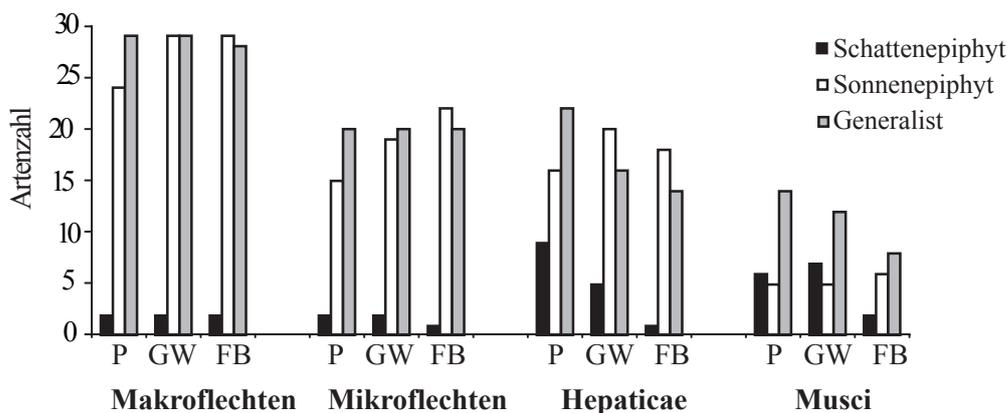


Abb. 3-6. Gesamtanzahl Spezialisten (Schatten-, Sonnenepiphyten) und Generalisten entlang des Störungsgradienten; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Wuchsformen der epiphytischen Flechten

Entlang des Störungsgradienten überwiegen bei den epiphytischen Flechten insgesamt blättrige Wuchsformen mit 61 Arten und einem Anteil von ca. 53% aller Flechtenarten (Anhang 2, Tab. 3-9). Dies sind auffällige Makroflechten, die charakteristisch für den Aspekt der Flechtenflora in der Reserva Biológica San Francisco sind. Am zweithäufigsten treten krustige Wuchsformen, welche für die meisten Mikroflechten charakteristisch sind, mit 42 Arten und einem Anteil von ca. 36% aller Flechtenarten auf (Tab. 3-9). Zusätzlich kommen strauchige, filamentöse oder schuppige Wuchsformen (zwischen 3 und 6 Arten) entlang des Störungsgradienten vor, die mit ca. 3% bis 5% nur einen geringen Anteil ausmachen.

Von Primärwald zu freistehenden Bäumen nehmen blättrige Wuchsformen um ca. 10% und krustige Wuchsformen um ca. 23% zu. Bei strauchigen, filamentösen und schuppigen Wuchsformen verändern sich die Artenzahlen in den verschiedenen Habitattypen nur geringfügig (Tab. 3-9).

Das für den Gesamtgradienten geltende Wuchsformspektrum lässt sich auch innerhalb der einzelnen Wuchsbereiche im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen wiederfinden (Abb. 3-7): Auch hier liegt jeweils der Hauptanteil bei den blättrigen Wuchsformen. Eine Ausnahme ist die Stammbasis im Primärwald, wo nicht blättrige, sondern krustige Wuchsformen mit ca. 60% den größten Anteil ausmachen, was als statistisch signifikant nachgewiesen wurde (t -Wert = 4,49, $p < 0,001$). Arten mit blättriger Wuchsform nehmen in allen Habitattypen von der Stammbasis bis in den Kronenraum zu: Im Primärwald und auf freistehenden Bäumen erreichen sie in der inneren Krone mit ca. 54% bzw. 52% Anteil am Wuchsformspektrum ihr Maximum. Im gestörten Wald liegt das Maximum in der äußeren Krone auf den Astoberseiten mit ca. 56%. Ein Minimum wird im Primärwald mit ca. 28% an der Stammbasis erreicht. In den übrigen Wuchsbereichen im Primärwald, sowie allen Zonen im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen sinken die Anteile blättriger Wuchsformen nicht unter 50% (Abb. 3-7). Krustige Wuchsformen zeigen in allen Wuchsbereichen der verschiedenen Habitattypen ähnliche Anteile von min. 40%, an der Stammbasis und den Astunterseiten des Kronenraums sind die Anteile etwas höher. Den mit Abstand höchsten Anteil zeigen Krustenflechten an der Stammbasis des Primärwaldes (s. o.). Für strauchige, filamentöse und schuppige Wuchsformen sind die Veränderungen aufgrund geringer Gesamtartenzahlen in den verschiedenen Wuchsbe-

reichen gering: Tendenziell scheinen strauchige Wuchsformen im Primärwald die innere bis mittlere Krone, im gestörten Wald die innere Krone zu bevorzugen, wo sie jeweils den größten Anteil der Gesamtartenzahl ausmachen. Auf freistehenden Bäumen liegt die Präferenz eher bei der Besiedlung des Stammbereichs. Der Anteil filamentöser und schuppiger Wuchsformen ist in allen Habitattypen in den verschiedenen Johannssonschen Zonen ähnlich. An den Stammbasen im Primärwald fällt der erhöhte Anteil filamentöser Wuchsformen auf (Abb. 3-7).

Tab. 3-9. Wuchsformen der epiphytischen Flechten in den verschiedenen Habitattypen; Absolute Artenzahlen und prozentualer Anteil; Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

		Σ	%	P	%	GW	%	FB	%
Lichenes	blättrig	61	53,0	47	51,1	51	50,5	52	50,0
	krustig	42	36,5	34	37,0	38	37,6	39	38,2
	strauchig	6	5,2	5	5,4	6	5,9	6	5,9
	filamentös	3	2,6	3	3,3	3	3,0	2	2,0
	schuppig	3	2,6	3	3,3	3	3,0	3	2,9

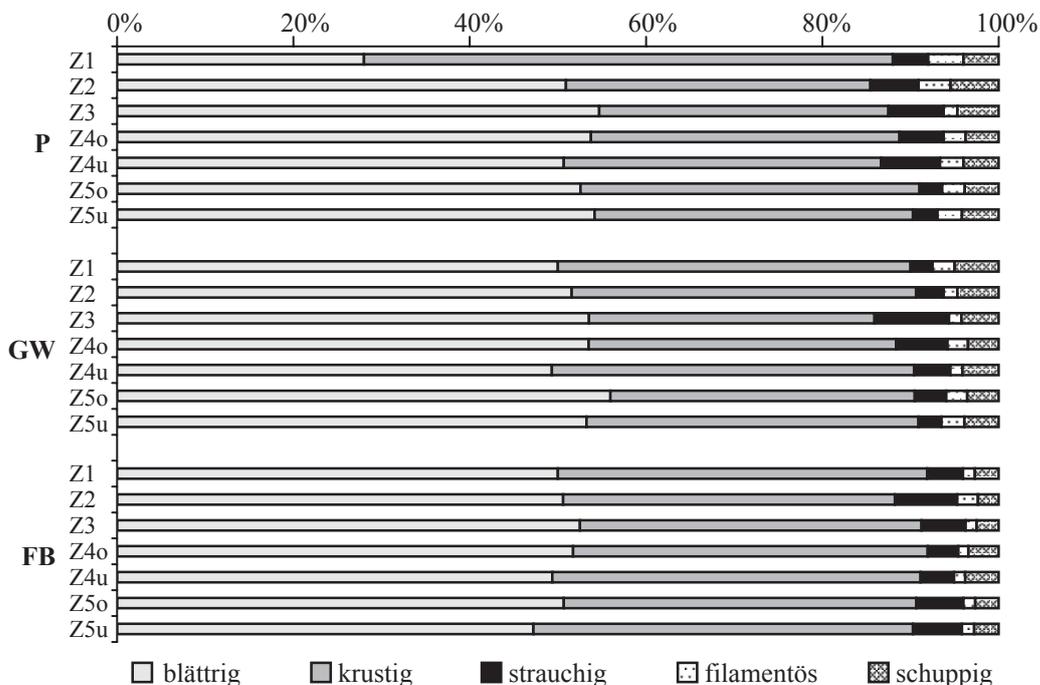


Abb. 3-7. Prozentualer Anteil an Wuchsformen der epiphytischen Flechten in den verschiedenen Johannssonschen Zonen (Z1-5), o = Astoberseiten, u = Astunterseiten; P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Wuchsformen der epiphytischen Moose

Die meisten Moosarten überziehen in Form von Decken ihren epiphytischen Standort (Tab. 3-10). Diese Wuchsform besitzen insgesamt 46 Arten entlang des Störungsgradienten, was einem Anteil von ca. 50% aller Moosarten entspricht. Decken bilden dabei die meisten Lebermoose, so z. B. die Mehrheit der Arten bei den Jubulaceae, Lejeuneace, Metzgeriaceae und Radulaceae (siehe Anhang 2). In Kurzrasen wachsen 12 Arten (ca. 13%) entlang des Störungsgradienten. Diese Wuchsform ist v. a. bei den Laubmoosfamilien Calymperaceae, Fissidentaceae und Orthotrichaceae (inklusive Macromitrichaceae) weit verbreitet. Die restlichen Arten verteilen sich auf die Wuchsformen Wedel, Filz, Hochrasen, Gehänge (zwischen 8-9 Arten) mit einem Anteil von ca. 9-10% und Schweif (1 Art/ca. 1%). Wedel (Plagiochilaceae) und Filze (Lepidoziaceae) kommen v. a. bei Lebermoosen, Gehänge (Meteoriaceae) und Schweif (*Prionodon densus*) bei Laubmoosen vor (Tab. 3-10).

Viele der Wuchsformen zeigen eine deutliche Abnahme von Primärwald zu freistehenden Bäumen (Tab. 3-10). Am meisten betroffen sind Filze, Hochrasen, Gehänge und Decken. Am stärksten nehmen Filze (um 100%) von Primärwald über gestörten Wald zu freistehenden Bäumen ab, wo diese Wuchsform abwesend ist. Die Artenzahlen bei Hochrasen verringern sich um ca. 63%, bei Gehängen um ca. 57% und bei Decken um ca. 24%. Die übrigen Wuchsformen zeigen mit zunehmender Störung nur geringfügige Veränderungen in den Artenzahlen.

Das entlang des Störungsgradienten beobachtete Wuchsformspektrum mit einem Hauptanteil Decken bildender Moose zeigt sich auch für die verschiedenen Wuchsbereiche im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen (Abb. 3-8). Decken nehmen in allen drei Habitattypen von der Stammbasis bis in den Kronenraum zu, mit einem Maximum in der äußeren Krone: Im Primärwald und gestörten Wald sind insbesondere die Astunterseiten mit Decken überzogen, auf freistehenden Bäumen werden eher die Astoberseiten bevorzugt. Der Anteil in der äußeren Krone beträgt im Primärwald und auf freistehenden Bäumen um die 70%, im gestörten Wald ist dieser auf ca. 57% reduziert. In allen Wuchsbereichen entlang des Störungsgradienten wird ein Anteil von Decken von min. 40% erreicht. Filze siedeln sich hingegen bevorzugt an der Stammbasis von Primärwald und gestörtem Wald an: Im Primärwald beträgt der Anteil ca. 20%, ist im gestörten Wald jedoch auf die Hälfte reduziert.

Tab. 3-10. Wuchsformen der epiphytischen Moose in den verschiedenen Habitattypen; Absolute Artenzahlen und prozentualer Anteil; Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

		Σ	%	P	%	GW	%	FB	%
Bryophyta	Decke	46	50,0	33	45,8	28	43,1	25	51,0
	Wedel	9	9,8	8	11,1	9	13,8	7	10,8
	Filz	8	8,7	7	9,7	5	7,7	0	0
	Hochrasen	8	8,7	8	11,1	7	10,8	5	7,7
	Kurzrasen	12	13,0	8	11,1	9	13,8	8	12,3
	Gehänge	8	8,7	7	9,7	6	9,2	4	6,2
	Schweif	1	1,1	1	1,4	1	1,5	0	0

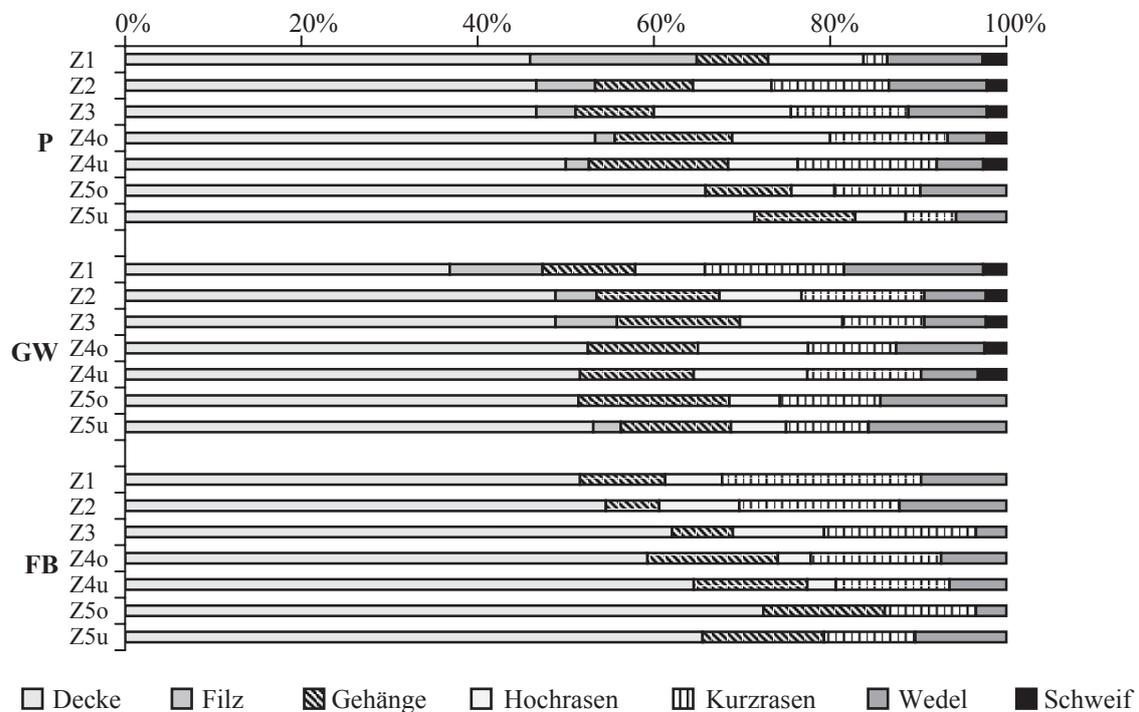


Abb. 3-8. Prozentualer Anteil an Wuchsformen der epiphytischen Moose in den verschiedenen Johannssonschen Zonen (Z1-5); o = Astoberseiten, u = Astunterseiten, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Außerdem nehmen Filze sowohl mit der Wuchshöhe im Baum als auch mit zunehmendem Störungsgrad kontinuierlich ab (Abb. 3-8). Im Primärwald kommen Filze bis in die mittlere Krone vor, im gestörten Wald bis in die äußere Krone, hier befinden sie sich jedoch auf der Unterseite der Äste. Auf freistehenden Bäumen sind Filze in allen Wuchsbereichen abwesend. Gehänge zeigen in allen drei Habitattypen eine leichte Zunahme ihrer Anteile von ca. 10% an der Stammbasis auf ca. 15% im Kronenraum. Ihre Anteile

innerhalb der sich entsprechenden Wuchsbereiche entlang des Störungsgradienten sind im gestörten Wald im Vergleich zum Primärwald bzw. auf freistehenden Bäumen leicht erhöht. Der Anteil an Hochrasen nimmt in allen drei Habitattypen von der Stammbasis bis in die mittlere Krone zu und von dort zur äußeren Krone wieder ab. Den größten Anteil überhaupt erreichen Hochrasen in der mittleren Krone im Primärwald mit ca. 15%. Die einzige Wuchsform, die innerhalb der sich entsprechenden Zonen von Primärwald über gestörten Wald zu freistehenden Bäumen deutlich zunimmt, ist die des Kurzrasens. Ihr Anteil ist mit ca. 3% besonders gering an der Stammbasis von Primärwald und nimmt stark an der Stammbasis von gestörtem Wald mit ca. 17% sowie an der Stammbasis von freistehenden Bäumen mit ca. 25% zu. Wedel zeigen ihren größten Anteil entlang des Störungsgradienten in allen Wuchsbereichen im gestörten Wald mit ca. 5-15%. Die einzige Art, die als Schweif wächst und auf freistehenden Bäumen abwesend ist, kommt in beiden Waldhabitaten von der Stammbasis bis in die mittlere Krone vor (Abb. 3-8).

Korrelation der Anpassungen mit Störungsgrad und Wuchszone im Baum

Die Korrelationsanalyse der Anpassungen der Arten in den Vegetationsaufnahmen mit Störungsgrad und Wuchshöhe im Baum zeigt: die Kategorien Biogeographie, ökologische Spezialisierung, Wuchsformen der Arten sind in vielen Fällen hoch signifikant mit diesen beiden Parametern korreliert (Tab. 3-11). Die Kategorie Biogeographie zeigt mit zunehmendem Störungsgrad und zunehmender Wuchshöhe im Baum insgesamt eine Abnahme neotropischer Arten ($p < 0,01$) und Zunahme temperater Arten ($p < 0,01$). Mit zunehmender Wuchshöhe im Baum nehmen zusätzlich pantropische Arten signifikant zu ($p < 0,001$). Dies trifft jedoch nicht für zunehmende Störung zu (n. s., Tab. 3-11). Die gefundenen Signifikanzen zeigen geringe Übereinstimmung mit den biogeographischen Trends für die Gesamtartenzahlen (siehe Abb. 3-4 bis 3-5). Für die Kategorien ökologische Spezialisierung und Wuchsformen werden hingegen eine Reihe der für die Gesamtartenzahlen gefundenen Trends bestätigt (siehe Abb. 3-6 bis 3-8). Die Kategorie ökologische Spezialisierung weist für alle Merkmale (Schatten-, Sonnenepiphyten, Generalisten) sehr hohe Korrelationen auf, sowohl für die Wuchszonen ($N = 150$ aufgenommene Wuchsbereiche, exklusive der Astunterseiten der mittleren und äußeren Krone, da diese Sonderstandorte darstellen), als auch für den Störungsgrad ($N = 30$ Untersuchungsbäume).

Tab. 3-11. Anpassungen der Arten in den Vegetationsaufnahmen versus Störungsgrad (N = 30) und Wuchszone (N = 150); Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient, Signifikanzniveaus: ***p < 0,001, **p < 0,01, *p < 0,05, n. s. = nicht signifikant; Kategorien endemisch, nördlich andin, andin, Guyana-Hochland nicht aufgeführt, da keine Korrelation vorhanden.

	Störungsgrad	Wuchszone
Biogeographie		
Neotropisch	-0,47**	-0,24**
Zentralamerikanisch	0,67***	0,28***
Pantropisch	n. s.	0,54***
Temperat	0,46**	0,33***
Unbekannt	0,49**	0,36***
Spezialisierung		
Schattenepiphyten	-0,69***	-0,66***
Sonnenepiphyten	0,67***	0,61***
Generalisten	-0,49**	0,53***
Wuchsformen (Lichenes)		
blättrige	n. s.	0,70***
krustige	0,48**	0,57***
strauchige	0,21**	0,47***
filamentöse	-0,57***	-0,32***
schuppige	n. s.	0,52***
Wuchsformen (Bryophyta)		
Decke	n. s.	0,46***
Wedel	-0,39*	-0,26**
Filz	-0,63***	-0,41***
Hochrasen	-0,54**	-0,20*
Kurzrasen	n. s.	n. s.
Gehänge	-0,58***	n. s.
Schweif	-0,37*	-0,17*

Korrelationen mit dem Mikroklima

Die mit Dataloggern ausgestatteten drei Untersuchungsbäume im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen weisen mit insgesamt 141 Arten in 99 Vegetationsaufnahmen ca. 70% aller epiphytischen Flechten- und Moosarten entlang des Störungsgradienten auf. Das in 12 Mikrohabitaten registrierte Mikroklima zeigt Korrelationen mit den Artenzahlen und Anpassungssyndromen der Arten (Tab. 3-12). Lebermoose, Sonnenepiphyten sowie krustige Wuchsformen sind stark positiv mit der Temperatur korreliert (jeweils $p < 0,01$). Filamentöse Wuchsformen, sowie Wedel und Gehänge zeigen eine

stark negative Korrelation mit der Temperatur ($p < 0,05$ bis $p < 0,01$). Bei abnehmender relativer Luftfeuchtigkeit erhöhen sich die Artenzahlen bei Makroflechten, Lebermoosen, temperaten Arten, Sonnenepiphyten, blättrigen und schuppigen Wuchsformen ($p < 0,05$). Eine positive Korrelation mit der relativen Luftfeuchtigkeit zeigen nur filamentöse Flechten ($p < 0,05$). Es lassen sich weitere Tendenzen ausmachen, mit einem Signifikanzniveau von $p < 0,1$ (Tab. 3-12).

Tab. 3-12. Korrelationen von Artenzahlen, Biogeographie, ökologischer Spezialisierung, Wuchsformen mit dem Mikroklima, Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient, $N = 12$, Signifikanzniveaus: n. s. = nicht signifikant* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ (Zahlen ohne * $p < 0,1$); Kategorien endemisch, nördlich andin, andin, zentralamerikanisch, Generalisten, Decke, Hochrasen, Kurzrasen, Schweif nicht aufgeführt, da keine Korrelation.

	Temperatur (°C)	rel. Luftfeuchtigkeit (%)
Artenzahlen		
Σ	n. s.	-0,54
Makroflechten	0,46	-0,64*
Mikroflechten	-0,53	n. s.
Hepaticae	0,76**	-0,59*
Musci	-0,56	n. s.
Biogeographie		
Neotropisch	n. s.	-0,48
Guyana-Hochland	-0,49	0,48
Pantropisch	0,56	0,53
Temperat	0,54	-0,59*
Spezialisierung		
Schattenepiphyten	-0,49	0,50
Sonnenepiphyten	0,81**	-0,62*
Wuchsformen (Lichenes)		
blättrige	n. s.	-0,58*
krustige	0,73**	-0,49
filamentöse	-0,65*	0,64*
schuppige	n. s.	-0,64*
strauchige	0,52	n. s.
Wuchsformen (Bryophyta)		
Wedel	-0,80**	n. s.
Filz	-0,48	n. s.
Gehänge	-0,70**	n. s.

Diskussion

Eine Reihe von mikroklimatischen Studien haben einen vertikalen Gradienten von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit innerhalb von Primärwaldbäumen nachgewiesen (Wolf 1993, Freiberg 1997a, Köhler 2002, Krömer 2003). Dies kann auch für Primärwald auf 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco im Süden Ecuadors bestätigt werden: die mittlere Temperatur nimmt von der Stammbasis bis in den Kronenraum leicht zu, die mittlere relative Luftfeuchtigkeit verringert sich dagegen deutlich. Anthropogen veränderte Habitats weisen diesen Gradienten im Untersuchungsgebiet nicht auf. Die Messungen der Lichtintensität in den Beständen der verschiedenen Habitattypen haben gezeigt, dass der Lichteinfall im Unterwuchs von gestörtem Wald im Gegensatz zu Primärwald deutlich erhöht ist. Es hat eine Auflichtung des Waldes stattgefunden, was zur Erhöhung der Temperaturwerte und Verringerung der relativen Luftfeuchtigkeit in Bodennähe führt. Die mittlere Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit erreichen dabei Werte, die dem Kronenraum ähnlich sind. Krömer (2003) stellte dies ebenfalls für das Mikroklima im Sekundärwald der submontanen Stufe in Bolivien fest: Im Sekundärwald wurde das Mikroklima auf 2 m Höhe über dem Boden gemessen, im Primärwald wurden Mikroklimamessungen in verschiedenen Wuchsbereichen von der Stammbasis bis in den Kronenraum durchgeführt. Die in dieser Studie ermittelten Werte auf 2 m Höhe im Sekundärwald sind vergleichbar mit den Werten des Kronenraumes im Primärwald, was auf einen geringen Kronenschluss und eine geringe Ausbildung des Unterwuchses des untersuchten Sekundärwaldes zurückzuführen ist. Eine Veränderung der mikroklimatischen Verhältnisse im Sekundärwald im Vergleich zum Primärwald muss nicht immer der Fall sein. Ein von Krömer (2003) untersuchter Sekundärwald im montanen Bereich wies keine bemerkenswerten Unterschiede zum Primärwald auf gleicher Höhe auf, zum einen aufgrund eines gut ausgebildeten Unterwuchses, zum anderen aufgrund makroklimatischer Unterschiede der beiden Gebiete. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt Köhler (2002) für Primärwald und Sekundärwald im hochmontanen Bereich in Costa Rica. In welchem Ausmaß anthropogene Störungen das Mikroklima eines Bestandes verändern, ist also stark von der Bestandesstruktur eines Waldes und dem Makroklima abhängig. In der Reserva Biológica San Francisco ist der Unterwuchs im Wald eher schwach entwickelt, so dass ein offeneres Kronendach schnell zu höherer Lichtintensität in Bodennähe führt. Dieser Effekt wird im Untersuchungsgebiet noch verstärkt durch eine steile Hanglage des Bergregenwaldes.

Die gemessenen Extremwerte des Mikroklimas in der Reserva Biológica San Francisco zeigen jedoch, dass im gestörten Wald die Temperatur und die relative Luftfeuchtigkeit an der Stammbasis unter extremen Bedingungen (Morgengrauen, Tagesmitte) nicht so stark absinkt wie auf freistehenden Bäumen der offenen Standorte. Der Wald, wenn auch im gestörten Zustand, bietet eine Art „Puffereffekt“. Freiberg (1997b) hat gezeigt, dass eine hohe epiphytische Biomasse und Humusaufgabe auf den Ästen im Kronenraum die Temperatur in diesem Wuchsbereich auch an Extremtagen relativ konstant hält. Die Epiphyten, v. a. epiphytische Moose, fungieren als Wasserspeicher (Nadkarni 1984, Köhler 2002). Durch Verdunstung wird die Umgebungstemperatur abgekühlt und die relative Luftfeuchtigkeit auf hohem Niveau gehalten (Freiberg 1997b). Freistehende Bäume sind hingegen in allen Wuchsbereichen hohem Trockenstress ausgesetzt (Werner et al., im Druck). Dies zeigen auch die an freistehenden Bäumen im Untersuchungsgebiet gemessenen Extremwerte, welche an der Stammbasis nicht von den Extremwerten der anderer Wuchsbereiche zu unterscheiden sind. Eine dicke Humusaufgabe auf freistehenden Bäumen, wie im Kronenraum der Waldhabitats, die Extremwerte der Temperatur abpuffern könnten, wurde im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet. Die Deckung der feuchtigkeitsspendenden Moose nimmt auf freistehenden Bäumen zusätzlich signifikant ab (siehe 2. Kapitel).

Frahm (2003) hat gezeigt, dass epiphytische Moose eine 20-30% längere Feuchtephase und entsprechend geringere Trockenphase haben als Flechten. Flechten sind daher auf freistehenden Bäumen konkurrenzstärker. Gleichzeitig erklärt dies die Präferenz vieler Moose im Untersuchungsgebiet für Waldstandorte, wo die relative Luftfeuchtigkeit längere Zeit auf hohem Niveau gehalten werden kann. Damit Moose im turgeszenten Zustand bleiben und nicht austrocknen, muss eine relative Luftfeuchtigkeit von ca. 80% vorliegen, wie Untersuchungen im tropischen Bergregenwald in Malaysia gezeigt haben (Frahm 1990). Das Mikroklima im Tagesverlauf in der Reserva Biológica San Francisco zeigt, dass dieser kritische Wert an der Stammbasis von Primärwald und gestörtem Wald nicht unterschritten wird (siehe Abb. 3-2.). Im Primärwald beträgt die relative Luftfeuchtigkeit an der Stammbasis durchschnittlich min. 87%, im gestörten Wald sinkt die relative Luftfeuchtigkeit hingegen in die Nähe des kritischen Wertes ab. In den übrigen Wuchsbereichen der Waldhabitats und auf freistehenden Bäumen wird der kritische Wert zur Tagesmitte für ca. 2 Stunden unterschritten (vgl. Abb. 3-2). Die meisten Kryptogamenarten müssen daher eine gewisse Austrocknungstoleranz aufweisen.

Die Untersuchungsbäume entlang des Störungsgradienten in der Reserva Biológica San Francisco weisen mittlere pH-Werte zwischen 3,5 im Primärwald und 5,4 auf freistehenden Bäumen auf. Die epiphytischen Kryptogamen sind somit acidophytisch. pH-Werte in diesem Bereich werden von verschiedenen Studien aus anderen tropischen Gebieten bestätigt (Frahm 1990, Wolf 1993, Müller et al. 2001, Köhler 2002, Holz 2003). Köhler (2002) untersuchte die pH-Werte des Bestandesniederschlags und des Stammablaufs von zwei verschiedenen Eichenarten in submontanen Wäldern in Costa Rica. Dabei stellte er fest, dass insbesondere sehr alte Bäume niedrige pH-Werte von 3 aufweisen. Bäume im Unterwuchs (jüngere Bäume) zeigen generell höhere pH-Werte als Bäume der Kronenschicht. Diese Beobachtung kann für die Reserva Biológica San Francisco bestätigt werden: der pH-Wert nimmt signifikant mit zunehmendem Stammdurchmesser auf Brusthöhe ab. Zusätzlich sind die Artenzahlen der Moose negativ und die der Flechten positiv mit zunehmendem pH-Wert korreliert. Die Zunahme der Moosartenzahlen bei abnehmendem pH-Wert wurde auch von Müller et al. (2001) beobachtet.

Trotz der deutlich unterschiedlichen pH-Werte entlang des Störungsgradienten bleibt unklar, inwieweit der pH-Wert wichtig für die einzelne Art ist und eventuell limitierender Faktor sein kann. Frahm (1998) weist darauf hin, dass in Gebieten mit hohen Niederschlägen, die anhaltende Feuchtigkeit den pH-Wert eines Substrates überlagert. Dies könnte auch für das Untersuchungsgebiet zutreffen: denn ein großer Teil der Arten kommt entlang des Störungsgradienten sowohl im Primärwald, gestörten Wald als auch auf freistehenden Bäumen vor, wo die pH-Werte eine starke Varianz zeigen, was für einen geringen Einfluss dieses Parameters spricht.

Als weiterer ökologischer Parameter wurde das Alter der Bäume, gemessen als Stammdurchmesser auf Brusthöhe, einbezogen und geprüft, inwiefern ein Einfluss auf die Diversität besteht. Eine signifikante Zunahme der Artenzahlen mit zunehmendem Stammdurchmesser wurde nur für Leber- und Laubmoose, nicht aber für Makro- und Mikroflechten festgestellt. Müller et al. (2001) fanden einen negativen Zusammenhang zwischen Artenzahlen und Durchmesser der Äste, der jedoch nicht signifikant war. Moose finden auf alten Bäumen eine Reihe unterschiedlicher Mikrohabitate (Köhler 2002).

Die entlang des Störungsgradienten nachgewiesenen epiphytischen Flechten- und Moosarten sind in vielfältiger Weise an ihren Lebensraum angepasst. Bezüglich der Biogeographie zeigen diese mit ca. 80% eine überwiegend tropische Verbreitung. Dabei kommen die Flechten in größeren Arealen als die Moose vor: Etwa die Hälfte der epiphytischen Flechtenarten ist aus verschiedenen tropischen Gebieten der Welt bekannt, die Moose zeigen hingegen überwiegend einen Verbreitungsschwerpunkt für die Neotropis bzw. sind auf die Andenregion beschränkt. Dieses biogeographische Verbreitungsmuster ist typisch für Kryptogamen in neotropischen Gebieten, was eine Reihe von Studien belegen (Gradstein et al. 1990, 1994, Dauphin 1999, Holz 2003, Nöske et al. 2003, Nöske & Sipman 2004). Die Informationen zur Verbreitung der Flechten sind dabei nicht als endgültig anzusehen, da viele Flechtengruppen, insbesondere Mikroflechten, taxonomisch noch unzureichend bearbeitet sind, um genaue Schlüsse ziehen zu können (Sipman 1995, 2002a).

In Costa Rica wurde die biogeographische Zusammensetzung epiphytischer Moose im Primärwald und Sekundärwald im hochmontanen Bereich untersucht (Holz et al. 2002). Es konnten dabei keine signifikanten Unterschiede zwischen beiden Habitattypen festgestellt werden. Die Untersuchungen in der Reserva Biológica San Francisco zeigen für Primärwald, gestörten Wald und freistehende Bäume ebenfalls nur geringfügige Veränderungen der Biogeographie: Tendenziell wurden seltene Arten mit kleinen Arealen (nördlich andin, andin, neotropisch) eher in den Waldhabitaten angetroffen, weit verbreitete Arten (pantropisch, temperat) haben sich hingegen in gleichem Umfang in den Waldhabitaten und auf freistehenden Bäumen angesiedelt (siehe Abb. 3-4.). Dies gilt sowohl für Flechten als auch Moose. Mittels Korrelationsanalyse konnte nur eine signifikante Abnahme neotropischer Arten bzw. Zunahme temperater Arten mit zunehmender Störung nachgewiesen werden. Es zeigte sich keine leichte Zunahme von Arten mit kleinen Arealen, d. h. seltenen Arten, von Primärwald zu gestörtem Wald, wie von Kessler (2001) für endemische Gefäßpflanzen im montanen Bereich beobachtet.

Es wurde die ökologische Spezialisierung der Arten entlang des Störungsgradienten bestimmt. Richards (1954) hat erstmals eine Einteilung der Epiphyten in Sonnen- und Schattenepiphyten sowie Generalisten vorgenommen. Diese Aufteilung gibt Aufschluss über die Nischenbreite der Arten innerhalb der Bäume. Die Untersuchungen entlang des Störungsgradienten haben gezeigt, dass die überwiegende Mehrheit der epiphytischen Flechten und Moose Spezialisten (Sonnen- und Schattenepiphyten) sind. 50% sind an

eine Lebensweise in sonnigen Höhen des Kronendaches der primären Bergregenwälder angepasst. Nur ein geringer Teil von ca. 10% lebt im Unterwuchs und ist auf schattige Verhältnisse spezialisiert. Die restlichen ca. 40% machen Generalisten aus, welche verschiedene Mikrohabitate innerhalb der Bäume besiedeln können.

In submontanem Primärwald und in Brachen in Bolivien wurden epiphytische Moose ebenfalls hinsichtlich ihrer ökologischen Spezialisierung untersucht: die überwiegende Mehrheit sind Sonnenepiphyten mit 36 Arten, gefolgt von Schattenepiphyten mit 25 Arten und Generalisten mit 19 Arten (Acebey et al. 2003), was in etwa den Verhältnissen in der Reserva Biológica San Francisco entspricht. In gestörten Habitaten zeigen sich jedoch große Unterschiede in beiden Untersuchungsgebieten: In der Studie von Acebey et al. (2003) nehmen Schattenepiphyten von Primärwald zu Brachen um 72% ab, Sonnenepiphyten nehmen ebenfalls um etwa die Hälfte ab, Generalisten kommen im Primärwald und in den Brachen hingegen in gleicher Anzahl vor. Hieraus ergibt sich die Hypothese, dass Spezialisten mit engerer Nischenbreite geringere Überlebenschancen in gestörten Habitaten haben als Generalisten. Die signifikante Abnahme von Schattenepiphyten mit zunehmendem Störungsgrad kann für die Reserva Biológica San Francisco bestätigt werden. Generalisten nehmen hingegen von Primärwald zu freistehenden Bäumen signifikant ab, Sonnenepiphyten signifikant zu. Die Ursachen dafür sind zunächst unklar. Möglicherweise sind einige der Sonnenepiphyten doch in mehr Nischen anzutreffen als innerhalb der Untersuchungen festgestellt werden konnte. Eine ganz andere Verteilung liegt aus Kakaopflanzungen im Westen Ecuadors vor: die meisten Arten sind Generalisten, gefolgt von Schattenepiphyten. Den geringsten Anteil nehmen Sonnenepiphyten ein (Andersson & Gradstein, im Druck). Weitere Untersuchungen sind demnach notwendig, um genaue Schlüsse ziehen zu können.

In der Reserva Biológica San Francisco treten bei den Flechten mehrheitlich blättrige Wuchformen auf, gefolgt von krustigen, strauchigen, filamentösen und schuppigen Wuchsformen. Dieses Verhältnis findet sich sowohl in den verschiedenen Habitattypen als auch verschiedenen Wuchsbereichen. Van Leerdam et al. (1990) demonstrieren diese Verteilung anschaulich auf Ästen im Kronenraum eines Nebelwaldes in Kolumbien. Im Untersuchungsgebiet der Reserva Biológica San Francisco bildet die Stammbasis hingegen eine Ausnahme. Hier überwiegen krustige vor blättrigen Wuchsformen, was auf sehr geringe Lichtintensitäten im Primärwald im Unterwuchs schließen lässt. Dieses Verhältnis ist sonst

nur typisch für Tieflandregenwälder, wo krustige Wuchsformen sowohl im Unterwuchs als auch im Kronenraum dominieren (Komposch & Hafellner, 2002).

Die meisten Wuchsformen der Flechten in der Reserva Biológica San Francisco sind an trockenere Verhältnisse im Kronenraum angepasst. Mit zunehmender Wuchshöhe im Baum nehmen blättrige, krustige, strauchige und schuppige Wuchsformen signifikant zu. Mit zunehmendem Störungsgrad nehmen hingegen nur krustige und strauchige Wuchsformen signifikant zu. Im Kronenbereich des Waldes kann Wasser länger gespeichert werden als an offenen Standorten, so dass es weniger schnell zu Trockenstress kommt (Freiberg 1997b). Krustigen und strauchigen Wuchsformen sind hingegen austrocknungstoleranter. Die einzige Wuchsform bei Flechten, die auf eine gleichbleibend hohe Luftfeuchtigkeit angewiesen ist, ist die filamentöse Wuchsform, welche nur in den beiden Waldhabitaten angetroffen wurde und auf freistehenden Bäumen abwesend ist. Hierzu gehört z. B. die Art *Coenogonium linkii* Ehrenb. Diese Art kommt im Primärwald von der Stammbasis bis in den Stammbereich vor. Im gestörten Wald wurde die Art nur an der Stammbasis gefunden, was die mikroklimatischen Veränderungen im gestörten Habitat widerspiegelt.

Bei Moosen bilden die meisten Arten Decken als Wuchsform aus, gefolgt von Kurzrasen, Wedeln, Filzen, Gehängen und Schweif. Mehrere Studien weisen auf die Wuchsform der Decke als die häufigste Wuchsform in tropischen Regenwäldern hin (Kürschner et al. 1999, Holz et al. 2002, Parolly & Kürschner 2004a). Der Anteil an Decken nimmt im Untersuchungsgebiet mit zunehmender Wuchshöhe im Baum signifikant zu. Van Leerdam et al. (1990) zeigten, dass Decken insbesondere in der äußeren Krone auf den Zweigen charakteristisch sind und darunter eine Reihe von Arten als Erstbesiedler fungieren. Wedel, Filze, Hochrasen und Schweif nehmen hingegen sowohl mit zunehmender Wuchshöhe im Baum als auch zunehmendem Störungsgrad signifikant ab. Holz et al. (2002) hat verschiedene Mikrohabitate (Zweige, Äste, Stämme, Blätter, Sträucher, Baumstümpfe und Erdboden) im hochmontanen Bereich hinsichtlich der auftretenden Wuchsformen bei Moosen untersucht. Gehänge, Wedel und Schweife sind dabei am häufigsten auf Sträuchern im Unterwuchs der Wälder anzutreffen, was ihren Bedarf hoher Luftfeuchtigkeit widerspiegelt. Aufgrund einer abnehmenden Luftfeuchtigkeit Richtung Kronenraum bzw. in gestörten Habitaten nehmen diese Wuchsformen in diesen Mikrohabitaten signifikant ab.

4 Verwendbarkeit epiphytischer Kryptogamen als Indikatoren zur Identifizierung verschiedener Grade der Waldzerstörung

Einleitung

Schutzmaßnahmen der bedrohten Bergregenwälder werden heute vielerorts verstärkt verfolgt. Für die Identifizierung von Primärwäldern sind Indikatoren sehr nützlich. Studien haben gezeigt, dass kryptogamische Epiphyten sehr sensitiv auf die mikroklimatischen Bedingungen entlang von Höhentransekten reagieren (Frahm 1990, Frahm & Gradstein 1991, Smith 1994). Abnehmende Temperaturen und ein Ansteigen der relativen Luftfeuchtigkeit sowie eine erhöhte Lichtintensität begünstigen ihr Vorkommen. Anthropogene Störung führt ebenfalls zu Veränderungen der mikroklimatischen Bedingungen im Bestand, was sich unmittelbar auf Diversität und Abundanz der kryptogamischen Epiphyten auswirkt (Acebey et al. 2003). Dies legt nahe, kryptogamische Epiphyten als Indikatoren für anthropogene Störungen zu verwenden. Als wertvolle Indikatoren gelten Arten, die einen stark begrenzten Lebensraum haben, z. B. Primärwaldarten (Gradstein et al. 2001a). Sie sind von anthropogener Zerstörung der Naturwälder besonders betroffen, so dass mit ihrer Präsenz bzw. Absenz die Qualität eines Waldes beurteilt werden kann. Als weitere Indikatoren kommen kryptogamische Epiphyten in Betracht, die auf bestimmte Wuchsbereiche innerhalb der Bäume spezialisiert sind. Studien haben gezeigt, dass Schattenepiphyten im Unterwuchs von Primärwäldern von anthropogener Störung stärker betroffen sind als Sonnenepiphyten des Kronenraums (Gradstein 1992a-b, Acebey et al. 2003). Indikatorwert wird auch den Wuchsformen der kryptogamischen Epiphyten zugesprochen, da sie die Anpassungen an ökologische Bedingungen widerspiegeln (Kürschner & Parolly 1998c). Bisher wurde für tropische Regenwälder nur in geringem Umfang der Versuch unternommen, kryptogamische Epiphyten zum Biomonitoring anthropogener Störungen oder des Regenerationsgrads heranzuziehen. Einige computergestützte Verfahren sollen die Identifizierung anthropogener Einflüsse zukünftig erleichtern. Für Südamerika wurde das Programm „Bryomonitor“ entwickelt (Drehwald 2001). Mit diesem kann für Regenwälder zwischen Null und 2.000 m Höhe ein „naturalness index“ kalkuliert werden, basierend auf ausgewählten Moosarten bzw. -gattungen, die als Indikatoren dienen. Die Kalkulation beschränkt sich jedoch auf die Präsenz bzw. Absenz dieser Indikatoren an der Stammbasis

und ist auf sehr offene Primärwälder an steilen Hängen nicht anwendbar, wie es in der Reserva Biológica San Francisco der Fall ist. Holz (2003) hat erstmals Indikatorarten für kryptogamische Epiphyten in hochmontanen Primär- und Sekundärwäldern in Costa Rica durch multivariate Verfahren, basierend auf der Methode von Dufrene & Legendre (1997), identifiziert. Mit dieser Methode können sowohl Arten, die auf ein Habitat begrenzt sind, als auch Arten, die verschiedene Habitate besiedeln, als Indikatoren bestimmt werden. Die Methode von Dufrene & Legendre (1997) ist das in ökologischen Arbeiten am häufigsten verwendete Verfahren zur Identifizierung von Indikatoren.

Im Rahmen dieser Arbeit sollen erstmals Überlegungen zur Bioindikation anthropogener Störungen anhand der epiphytischen Flechten- und Moosdiversität im Primärwald, gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen im montanen Bereich in Südecuador angestellt werden.

Material und Methoden

Die Grundlage für die Identifizierung epiphytischer Flechten und Moose als Indikatoren bilden Untersuchungen entlang eines Gradienten anthropogener Störung auf ca. 1.900 m in der Reserva Biológica San Francisco in Südecuador (Untersuchungsgebiet siehe 1. Kapitel). Es wurde die Diversität von insgesamt 30 Bäumen, je zehn im Primärwald, in gestörtem Wald sowie zehn freistehende Bäume, in 1.039 Vegetationsaufnahmen erfasst (Beschreibung der Methodik siehe 2. Kapitel).

Die statistische Datenauswertung erfolgte mit dem Programm-Paket PC-ORD, Version 4.25 (McCune & Mefford 1999). Mit diesem wurden für alle nachgewiesenen Arten Indikatorwerte (IV) nach der Methode von Dufrene & Legendre (1997) berechnet, basierend auf der mittleren relativen Abundanz und der Häufigkeit der Arten in den Vegetationsaufnahmen. Die Indikatorwerte variieren zwischen Null (= keine Indikation) und 100% (perfekte Indikation). 100% werden erreicht, wenn eine Art in allen Vegetationsaufnahmen eines Habitattyps vorkommt, und gleichzeitig in den Vegetationsaufnahmen der anderen Habitattypen abwesend ist. Arten mit einer geringen Häufigkeit innerhalb eines Habitattyps oder einer allgemein geringen Abundanz erhalten dadurch geringe Indikatorwerte. Die ermittelten Werte wurden mittels Monte Carlo-Test, basierend auf 1.000 Wiederholungen, auf Signifikanz überprüft.

Die Ratio Moos- zu Flechtenarten in den verschiedenen Habitattypen und Wuchsbereichen entlang des Störungsgradienten wurde berechnet (Anzahl Moosarten dividiert durch Anzahl Flechtenarten). Zusätzlich wurde das Verhältnis Laubmoose, als die artenärmste Gruppe entlang des Störungsgradienten, zu den anderen Gruppen (Mikroflechten, Lebermoose, Makroflechten), basierend auf den Artenzahlen, ermittelt.

Ergebnisse

Die Mehrheit aller nachgewiesenen Arten entlang des Störungsgradienten kommt mit knapp 60% und 121 Arten von Primärwald über gestörten Wald bis zu freistehenden Bäumen, also in allen Habitattypen, vor (Abb. 4-1). Der Anteil nur in einem Habitattyp vorkommender Arten ist gering: Lediglich 12% aller nachgewiesenen Arten sind auf Primärwald und jeweils 7% aller Arten auf gestörten Wald bzw. freistehende Bäume beschränkt. Die weite Verbreitung entlang des Störungsgradienten gilt insbesondere für Flechten: Ungefähr 70% aller Makroflechten mit 49 Arten bzw. ca. 75% aller Mikroflechten mit 34 Arten wurden in allen drei Habitattypen angetroffen. Bei den Moosen ist der Anteil deutlich geringer: Ungefähr 40% aller Lebermoose mit 25 Arten bzw. 43% aller Laubmoose mit 13 Arten kommt von Primärwald bis zu freistehenden Bäumen vor. Bei den Moosen kommt fast die Hälfte der Arten, ca. 46% bei den Lebermoosen mit 28 Arten bzw. 48% bei den Laubmoosen mit 15 Arten, ausschließlich im Wald vor (Vorkommen im Primärwald, gestörten Wald oder in diesen beiden Habitattypen zusammen) und scheint freistehende Bäume nicht zu besiedeln. Bei Makroflechten beträgt der Anteil an ausschließlichen Waldarten nur ca. 14% mit 10 Arten und bei Mikroflechten ca. 7% mit 3 Arten. Die meisten nur im Primärwald vorkommenden Arten befinden sich mit ca. 26% unter den Lebermoosen mit 16 Arten, gefolgt von Laubmoosen mit ca. 16% und 5 Arten. Bei Makroflechten beträgt ihr Anteil nur ca. 4% mit 3 Arten und bei Mikroflechten ca. 1% mit einer einzigen Art, die endemisch ist. Umgekehrt gibt es unter Makroflechten (5 Arten) mit 7%, Lebermoosen (6 Arten) mit 10% sowie Laubmoosen mit 13% (4 Arten) eine Reihe von Arten, die nur im gestörten Wald angetroffen wurden. Auch auf freistehenden Bäumen gibt es Arten, die nur dort vorkommen: Diese machen 9% bei den Makroflechten (6 Arten), 7% bei den Lebermoosen (4 Arten), 9% bei den Mikroflechten (4 Arten) und 3% bei Laubmoosen (1 Art) aus.

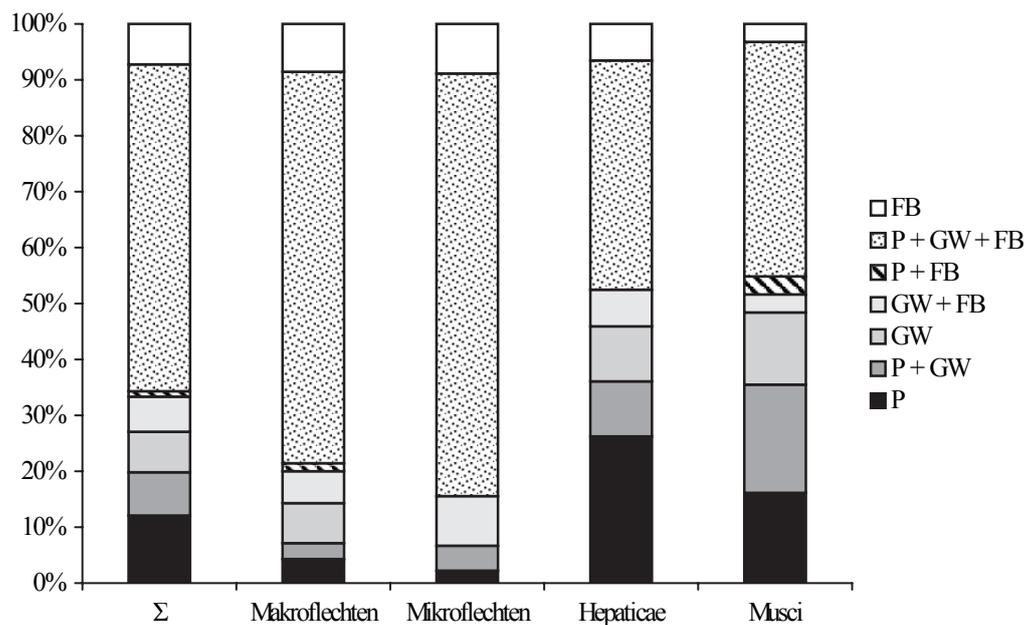


Abb. 4-1. Vorkommen der Arten in einem bzw. mehreren Habitattypen entlang des Gradienten anthropogener Störung; prozentualer Anteil; Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

Neben Arten, die entlang des Störungsgradienten auf einen Habitattyp beschränkt sind und somit hohen Indikatorwert haben, zeigen jedoch auch Arten, die in mehreren Habitattypen vorkommen, meist Präferenz für nur ein Habitat. Mit der Methode von Dufrene & Legendre (1997) ist der Verbreitungsschwerpunkt einer Art über ihre Stetigkeit in den verschiedenen Habitattypen bestimmbar. Die Anwendung der Methode ergab signifikante Indikatorwerte (IV) für eine Reihe von Arten entlang des Störungsgradienten (siehe Anhang 2).

Arten mit höchstem Indikatorwert sind:

- für Primärwald (IV zwischen 12 und 52%, $p < 0,001$, Arten nach abnehmendem IV geordnet) : *Radula fendleri*, *Plagiochila heterophylla*, *Cryptothecia rubrocincta*, *Anoplolejeunea conferta*, *Omphalanthus filiformis*, *Parmotrema mellisii* und *Lobaria subdissecta*.
- für gestörten Wald (IV zwischen 15 und 34%, $p < 0,001$, Arten nach abnehmendem IV geordnet): *Lejeunea flava*, *Metzgeria lechleri*, *Acroporium pungens*, *Cryptothecia*

spp., *Radula quadrata*, *Sticta weigelii*, *Leptogium laceroides* und *Zygodon reinwardtii*.

- freistehende Bäume (IV zwischen ca. 22-41%, $p < 0,001$, Arten nach abnehmendem IV geordnet): *Microlejeunea bullata*, *Usnea* spp., *Normandina pulchella*, *Polymeridium* sp. A, *Candelariella* sp., *Heterodermia corallophora*, *Parmelinopsis minarum*, *Pyxine eschweileri*, *Bulbothrix goebelii*, *Physcia erumpens*, *Bacidia* sp., *Hypotrachyna rockii*, *Rimelia reticulata* und *Lecanora* sp. B.

Ratios

Die Ratio von Moos- zu Flechtenarten verändert sich mit zunehmender anthropogener Störung (Tab. 4-1). Im Primärwald kommen auf eine Moosart insgesamt 1,3 Flechtenarten, im gestörten Wald ist der Wert auf 1,6 erhöht und nimmt auf freistehenden Bäumen auf 2,1 zu. Ebenso zeigt sich eine Zunahme der Ratiowerte Laubmoos- im Verhältnis zu Mikroflechten-, Lebermoos- und Makroflechtenarten (Tab. 4-1). Die Korrelationsanalyse für die 30 Untersuchungsbäume bestätigt die Zunahme der Ratio Moos- zu Flechtenarten (Spearmanischer Rangkorrelationskoeffizient $R = 0,66$, $p < 0,001$) bzw. Laubmoos- zu Mikroflechten- ($R = 0,68$, $p < 0,001$), Lebermoos- ($R = 0,43$, $p < 0,05$) und Makroflechtenarten ($R = 0,69$, $p < 0,001$) mit zunehmendem Störungsgrad als signifikant.

Innerhalb der Bäume in den Waldhabitaten liegt eine ähnliche Zunahme der Ratiowerte von der Stammbasis bis in die äußere Krone vor (Primärwald von 0,7 auf 1,9; gestörter Wald von 1,6 auf 2,4). Der Kronenraum in den Waldhabitaten sowie alle Wuchsbereiche auf freistehenden Bäumen weisen eine Ratio über zwei auf, an der Stammbasis sinkt der Wert auf etwa eins oder darunter (Primärwald 0,7). Diese Werte könnten als Richtskala für anthropogenen Einfluss in der Reserva Biológica San Francisco genommen werden.

Tab. 4-1. Ratio Moos- (B) zu Flechtenarten (L) bzw. Laubmoos- zu Mikroflechten- (Mikr), Lebermoos- (Hepa) und Makroflechtenarten (Makr); Σ = Gesamter Gradient, P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume, Z1 = Stammbasis, Z2 = Stammbereich, Z3-5 innere, mittlere, äußere Krone, o = Astoberseiten, u = Astunterseiten.

		B: L		Musc: Mikro Hepa Makro			
P	Σ	1	1,3	1	1,5	1,9	2,2
	Z1	1	0,7	1	1,3	2,1	0,8
	Z2	1	1,2	1	1,2	1,5	1,8
	Z3	1	1,4	1	1,4	1,6	2,4
	Z4o	1	1,8	1	1,9	1,8	3,1
	Z4u	1	2,0	1	2,1	1,7	3,2
	Z5o	1	1,9	1	3,3	3,1	4,5
	Z5u	1	2,1	1	3,6	3,4	5,4
GW	Σ	1	1,6	1	1,7	1,7	2,5
	Z1	1	1,1	1	1,0	1,2	1,4
	Z2	1	1,5	1	1,6	1,4	2,0
	Z3	1	1,7	1	1,7	1,9	3,0
	Z4o	1	2,2	1	2,5	2,1	4,1
	Z4u	1	2,4	1	3,0	1,8	3,6
	Z5o	1	2,4	1	2,9	2,2	4,7
	Z5u	1	2,5	1	4,0	2,9	5,6
FB	Σ	1	2,1	1	2,6	2,1	3,8
	Z1	1	2,4	1	2,8	1,6	3,4
	Z2	1	2,6	1	3,4	2,3	5,1
	Z3	1	2,7	1	3,0	1,7	4,3
	Z4o	1	3,1	1	4,2	2,1	5,4
	Z4u	1	2,5	1	3,6	2,2	4,3
	Z5o	1	2,5	1	4,6	3,3	6,1
	Z5u	1	2,6	1	6,6	4,6	7,8

Diskussion

Anthropogene Störungen führen zu Veränderungen der Artenzusammensetzung. Einige Arten sind in gestörten Habitaten überlebens- bzw. regenerationsfähig, andere Arten sind durch einen starken Rückgang betroffen. Dies haben verschiedene Studien über Gefäßpflanzen (Pharo et al. 1999, Barthlott et al. 2001, Krömer 2003, Werner et al., im Druck) und über Kryptogamen (Sillett et al. 1995, Glenn & Webb 1997, Pinheiro da Costa 1999, Jonsson & Jonsell 1999, Merwin et al. 2001, Van Dunné 2001, Holz & Gradstein, im Druck) in temperaten und tropischen Gebieten gezeigt. Bisher gibt es jedoch kaum Überlegungen dazu, wie die von Störung betroffenen Arten als Indikatoren genutzt werden können. Im folgenden sollen hierzu einige Überlegungen angestellt werden.

Bei Betrachtung des Verbreitungsgrads der epiphytischen Kryptogamen in den verschiedenen Habitattypen entlang des Störungsgradienten zeigte sich, dass insbesondere Flechten mit einem Anteil von 80% in gestörten Habitaten überlebensfähig sind. Nur ein geringer Anteil unter 5% ist auf Primärwald beschränkt. Im Gegensatz dazu kann nur die Hälfte der Moosarten gestörte Habitate als Lebensraum nutzen. 20% der Moosarten kommen ausschließlich im Primärwald vor. Diese Arten sind für die Bioindikation als besonders nützlich einzustufen (siehe auch Gradstein et al. 2001a). Umgekehrt treten in gestörten Habitaten neue Arten hinzu, die als Störanzeiger fungieren können. Dabei sind die Arten interessant, welche auf gestörtem Wald beschränkt sind. In der Reserva Biológica San Francisco beträgt ihr Anteil ca. 7%. Holz & Gradstein (im Druck) hat für hochmontanen Wald in Costa Rica höhere Raten von Arten ermittelt, die nur in einem Habitat vorkommen: 30% der Arten sind auf Primärwald beschränkt, 40% der Arten kommen nur im Sekundärwald vor. Durch die hochmontane Lage wandern hier Arten aus dem Paramo in die Sekundärwälder ein, was vielleicht den hohen Anteil von „reinen“ Sekundärwaldarten erklärt.

Neben Arten, die auf ein Habitat beschränkt sind, können auch Arten zur Bioindikation herangezogen werden, die in mehreren Habitattypen vorkommen. Mittels der Methode von Dufrene & Legendre (1997) wurden in der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal Indikatorarten für montanen Bergregenwald bestimmt, dabei Holz (2003) und Holz & Gradstein (im Druck) folgend, die auf diese Weise Indikatorarten der Primär- und Sekundärwälder des hochmontanen Bereichs identifizieren konnten. Einige der ermittelten Indikatoren für die Reserva Biológica San Francisco gelten auch als Indikator für Störungen im hochmontanen

Bergregenwald in Costa Rica. Doch die Mehrheit der Arten gehört unterschiedlichen Taxa in beiden Gebieten an, so dass eine Übertragbarkeit nur begrenzt möglich ist.

Da die Moosarten eine signifikante Abnahme der Artenzahlen mit zunehmender Störung im Untersuchungsgebiet aufweisen, das „Verhältnis“ Moose zu Flechten sich vergrößert, wurden die Ratios Moose zu Flechten sowie Laubmoose zu Mikroflechten, Lebermoosen und Makroflechten ausgerechnet, was als Richtlinie für anthropogenen Einfluss in der Reserva Biológica San Francisco genommen werden kann. Eine Ratio Moose zu Flechten von 1:2 wurde für alle Zonen freistehender Bäume und den Kronenraum der Waldhabitate festgestellt. Die Ratio an der Stammbasis im Primärwald beträgt Moose zu Flechten 1:0,7. Werte, die unter 1:1 liegen, können somit als Maßstab für eine hohe Luftfeuchtigkeit des Standortes genommen werden. Ein solcher Wert wird nur an der Stammbasis im Primärwald erreicht. Im gestörten Wald beträgt die Ratio an der Stammbasis bereits 1:1,1 und entspricht dem Stammbereich im Primärwald, was auf eine starke Abnahme der relativen Luftfeuchtigkeit hindeutet.

Die Untersuchungen zu den Anpassungen der Arten in den verschiedenen Habitat-typen (siehe 3. Kapitel) ergab eine Reihe von Korrelationen mit dem Störungsgradienten, der Wuchshöhe im Baum und den mikroklimatischen Bedingungen. Dabei erscheinen v. a. die Wuchsformen geeignet, um als Indikatoren genutzt zu werden. Die Wuchsformen sind bereits im Gelände einfach zu bestimmen. Die Bestimmung der ökologischen Spezialisierung der Arten bedarf hingegen einiger Voruntersuchungen, da die genaue vertikale Verbreitung innerhalb der Trägerbäume bekannt sein muss. Die Biogeographie der Arten ist im Gelände am schwierigsten zu bestimmen, bzw. bei nicht auf Artniveau bestimmbar Taxa nicht möglich. Für die Identifizierung der Biogeographie muss v. a. auf Literaturangaben zurückgegriffen werden. Ökologische Spezialisierung und Biogeographie der Arten bieten jedoch sehr wichtige Zusatzinformationen, um Aussagen über die Unberührtheit eines Waldes machen zu können.

5 Zusammenfassung

Einleitung und Methoden

Kryptogamische Epiphyten (Flechten und Moose) prägen den Aspekt der tropischen Bergregenwälder durch hohe Abundanz und Artenvielfalt und übernehmen gleichzeitig wichtige Funktionen innerhalb des Ökosystems als Nährstoffspeicher und Habitat verschiedener Organismen. Diese Wälder unterliegen in zunehmendem Maße menschlicher Nutzung, verbunden mit Waldverlusten in bedrohlichem Umfang. Das Ausmaß der Entwaldung auf die epiphytische Kryptogamendiversität ist bislang jedoch noch sehr wenig erforscht.

Im Rahmen des multidisziplinären DFG-Projektes „Funktionalität in einem tropischen Bergregenwald: Diversität, dynamische Prozesse und Nutzungspotentiale unter ökosystemaren Gesichtspunkten“ wurde die epiphytische Flechten- und Moosdiversität in primärem und 50 Jahre altem gestörten Bergregenwald sowie auf freistehenden Bäumen auf Weideland auf ca. 1900 m im Gebiet der Reserva Biológica San Francisco nahe Loja in Südecuador untersucht. Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, aus einem Vergleich der Diversitätsmuster der drei Habitattypen, Erkenntnisse zur Störanfälligkeit der kryptogamischen Epiphytenvegetation durch Waldaufflichtung, zu ihrer Regenerationsfähigkeit durch Entwaldung und Verwendbarkeit als Indikatoren zu gewinnen. Es wurden insgesamt 30 Bäume in drei Habitattypen von der Stammbasis bis in die äußere Krone nach der Methode von Gradstein et al. (2003) erfasst. Insgesamt wurden 1.039 Vegetationsaufnahmen von je 600 cm² Größe durchgeführt. Die Baumhöhe im Primärwald und gestörten Wald betrug ca. 14-21 m, auf den Weiden ca. 8-14 m. Der Kronenschluss belief sich im Primärwald auf ca. 90%, im gestörten Wald auf ca. 70% und fehlte auf den Weiden. Mit Hilfe von Dataloggern wurden Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit pro Habitattyp in verschiedenen Wuchszonen ausgewählter Bäume in sieben Wochen während der Trockenzeit gemessen. Außerdem erfolgte die pH-Wertbestimmung in jeder Johanssonschen Zone pro Baum sowie die Bestimmung der Lichtintensität 1,5 m über dem Boden pro Habitattyp.

Ergebnisse

1. Abiotische Faktoren

Die mittlere Lufttemperatur war am geringsten (15,7°C) und die mittlere relative Luftfeuchtigkeit (91,9%) am höchsten im Primärwald. Hier zeigte sich außerdem ein deutlicher vertikaler Gradient der Luftfeuchtigkeit mit Höchstwerten an der Stammbasis, welcher in

gestörtem Wald geringer ausgeprägt war und auf freistehenden Bäumen fehlte. In allen Habitattypen und Wuchszonen erreichte die Lufttemperatur jeweils ihre geringsten bzw. die relative Luftfeuchtigkeit ihre höchsten Tageswerte während der Morgenstunden. Umgekehrt wurden die höchsten Temperaturwerte bzw. niedrigsten Werte der relativen Luftfeuchtigkeit tagsüber zur Tagesmitte erreicht. In den gestörten Habitaten waren die Extremwerte der Temperatur und relativen Luftfeuchtigkeit stärker ausgeprägt als im Primärwald. Die geringste Lichtintensität wurde an der Stammbasis im Primärwald gemessen.

Die pH-Werte der Borke variierten beträchtlich, zeigten in allen Habitattypen jedoch ein saures Milieu. Die mittleren pH-Werte nahmen dabei mit zunehmender Störung signifikant zu. Desweiteren zeigten die verschiedenen Baumarten sehr unterschiedliche pH-Werte.

2. Artdiversität

Entlang des Störungsgradienten wurden insgesamt 207 kryptogamische Epiphytenarten (112 Gattungen, 59 Familien) nachgewiesen. Den größten Artenreichtum zeigten Makroflechten mit 70 Arten, gefolgt von Lebermoosen mit 61 Arten, Mikroflechten mit 45 Arten und Laubmoosen mit 31 Arten. Die artenreichsten Familien waren die Lejeuneaceae, gefolgt von den Parmeliaceae, Physciaceae, Lobariaceae, Jubulaceae und Orthotrichaceae.

Frühere Studien haben einen starken Artenrückgang in gestörten Habitaten im Vergleich zu Primärwald gezeigt. Dies ist jedoch nicht zwangsläufig so; in der vorliegenden Untersuchung wiesen Primärwald und gestörter Wald etwa gleich hohe Gesamtartenzahlen kryptogamischer Epiphyten auf. Eine reduzierte Gesamtdiversität von 10% wurde lediglich auf freistehenden Bäumen auf Weideland festgestellt. Epiphytische Moose reagieren dabei besonders empfindlich auf anthropogene Störungen: Im gestörten Wald waren die Artenzahlen bei Moosen um ca. 10%, auf freistehenden Bäumen um ca. 30% reduziert. Epiphytische Flechten scheinen zunächst in Bezug auf die Artenzahlen von Störungen zu profitieren: Die Artenzahlen im gestörten Wald und auf freistehenden Bäumen waren im Vergleich zum Primärwald um ca. 10% erhöht. Die für die mittleren Artenzahlen auf den Untersuchungsbäumen durchgeführte Varianzanalyse (ANOVA) zeigte, dass der Artenrückgang bei den Moosen seinen Ursprung sowohl durch eine signifikante Abnahme der Artenzahlen bei Leber- als auch Laubmoosen hat. Die Zunahme von Flechtenarten mit zunehmendem Störungsgrad ging auf eine signifikante Zunahme von Mikroflechtenarten zurück, die Anzahl Makroflechtenarten veränderte sich hingegen nicht. Die Qualität der

Artenzusammensetzung wird sowohl für epiphytische Flechten als auch Moose durch Störungen gemindert, denn innerhalb der 600 cm² großen Vegetationsaufnahmen nahmen Abundanz (Shannon-Index), Dominanz (Simpson-Index) und Gleichverteilung (Evenness) der Arten mit zunehmendem Störungsgrad signifikant zu.

Ebenso veränderte sich die Abundanz der Arten signifikant entlang des Störungsgradienten. Der Deckungsgrad der epiphytischen Flechten in den Vegetationsaufnahmen nahm von Primärwald zu freistehenden Bäumen signifikant zu und der der epiphytischen Moose parallel dazu signifikant ab. Die Mehrheit der epiphytischen Flechten und Moose waren seltene Arten mit einem Vorkommen von weniger als 10% in den Vegetationsaufnahmen. Der Anteil seltener Arten nahm mit zunehmender Störung ab und war auf freistehenden Bäumen am geringsten.

Die β -Diversität, errechnet aus der Gesamtartenzahl dividiert durch die mittlere Artenzahl in den Vegetationsaufnahmen, war bezüglich des Gesamtgradienten für die Moose höher als für die Flechten. Die Flechten sind entlang des Störungsgradienten jedoch von einem stärkeren Artenwandel betroffen als die Moose: Die β -Diversität der einzelnen Habitattypen erreichte bei Flechten ihren höchsten Wert im Primärwald, ihren niedrigsten Wert auf freistehenden Bäumen. Bei den Lebermoosen war die β -Diversität im Primärwald und auf freistehenden Bäumen ähnlich hoch, in gestörtem Wald jedoch reduziert. Die Laubmoose zeigten eine ähnliche β -Diversität in den Waldhabitaten, auf freistehenden Bäumen nahm diese hingegen zu. Nach dem Sørensen-Index besteht die geringste Ähnlichkeit in der floristischen Zusammensetzung zwischen den Habitattypen im Unterwuchs und die höchste Ähnlichkeit in der Kronenregion.

Innerhalb der Waldhabitate wiesen Makro-, Mikroflechten und Lebermoose im schattigen Unterwuchs signifikant niedrigere Artenzahlen als im lichtdurchfluteten Kronenraum auf. Der höchste Artenreichtum zeigte sich dabei auf den horizontalen Ästen der mittleren Krone, wo eine dicke Humusaufgabe günstige Wachstumsbedingungen schafft. Lebermoose waren zusätzlich auf den dünnen Zweigen der äußeren Krone, dem jüngsten Teil der Bäume und Wuchsbereich vieler Pionierarten, mit hohem Artenreichtum vertreten. Die Artenzahlen bei Laubmoosen waren in den Waldhabitaten, im Primärwald als auch gestörten Wald, über die verschiedenen Wuchsbereiche hingegen gleichmäßig verteilt. Auf den stark veränderten Flächen mit freistehenden Bäumen unterschieden sich die Gesamtartenzahlen kryptogamischer Epiphyten an der Stammbasis und der Kronenregion weniger stark. Makro- und Mikroflechten zeigten einen leichten vertikalen Gradienten,

bei Lebermoosen gab es kaum Unterschiede zwischen den Artenzahlen der verschiedenen Wuchsbereiche, bei den Laubmoosen waren die Artenzahlen im Kronenraum hingegen signifikant geringer als an der Stammbasis.

Mittels Clusteranalyse wurden zwei deutlich voneinander getrennte Gesellschaftsgruppen identifiziert: Epiphytische Kryptogamengesellschaften schattiger und sonniger Standorte. Gesellschaften schattiger Standorte wurden überwiegend an den Stammbasen der Waldhabitate sowie den Astunterseiten des Kronraumes aufgefunden, Gesellschaften sonniger Standorte waren typisch für die Astoberseiten des Kronraumes und die meisten Wuchszonen freistehender Bäume. Es zeigte sich, dass Gesellschaften schattiger Standorte durch Entwaldung stärker bedroht sind als Gesellschaften sonniger Standorte (siehe unten).

3. Artdiversität und Baumparameter

Aus der Korrelationsanalyse der pH-Werte mit der Diversität der epiphytischen Flechten und Moose ergab sich, dass die Flechten höhere pH-Werte als die Moose bevorzugten.

Es zeigte sich, dass das Alter der Bäume, gemessen als Stammdurchmesser auf Brusthöhe, mit den Artenzahlen epiphytischer Moose positiv korreliert ist, epiphytische Flechten zeigten hingegen keine Korrelation.

4. Artdiversität versus Biogeographie, ökologische Spezialisierung und Wuchsform

Die Biogeographie der Arten unterschied sich zwischen den verschiedenen Habitattypen nur geringfügig, im Gegensatz zur ökologischen Spezialisierung und der Wuchsform. Hinsichtlich der ökologischen Spezialisierung waren nahezu 90% der Arten Sonnenepiphyten oder Generalisten sowie ein Zehntel Schattenepiphyten. Mit zunehmendem Störungsgrad sowie zunehmender Wuchshöhe im Baum nahmen Schattenepiphyten signifikant ab, Sonnenepiphyten signifikant zu. Die stärkere Bedrohung von Schattenepiphyten durch Entwaldung im Gegensatz zu Sonnenepiphyten, wie in früheren Studien gezeigt, wurde bestätigt. Generalisten zeigten eine signifikante Abnahme mit zunehmendem Störungsgrad, was unerwartet und schwer zu erklären ist, sowie eine signifikante Zunahme mit zunehmender Wuchshöhe im Baum.

Hinsichtlich der Wuchsform hatten die meisten Flechten eine blättrige Gestalt, gefolgt von krustigen, strauchigen, filamentösen und schuppigen Wuchsformen. Die Anzahl

blättriger, krustiger, strauchiger und schuppiger Wuchsformen nahm mit zunehmender Wuchshöhe im Baum signifikant zu, die Anzahl filamentöser Wuchsformen hingegen signifikant ab. Krustige und strauchige Wuchsformen waren gut an die trockeneren Verhältnisse von offenen Standorten angepasst und nahmen mit zunehmendem Störungsgrad signifikant zu, blättrige Wuchsformen waren eher gleichmäßig entlang des Gradienten verteilt, wohingegen filamentöse Wuchsformen eine deutliche Anpassung an eine hohe Luftfeuchtigkeit aufwiesen und mit zunehmendem Störungsgrad signifikant abnahmen. Bei den Moosen waren die häufigsten Wuchsformen die der Decke, gefolgt von Kurzrasen, Wedel, Gehängen, Filzen, Hochrasen und Schweif. Mit zunehmendem Störungsgrad zeigte sich eine signifikante Abnahme der Wuchsformen Wedel, Filz, Hochrasen, Schweif und Gehängen. Diese Wuchsformen sind an eine gleichbleibend hohe Luftfeuchtigkeit in Waldhabitaten angepasst. Decken nahmen mit zunehmender Wuchshöhe im Baum signifikant zu, aufgrund vieler Pionierarten auf den jüngsten Ästen des Kronenraumes, doch entgegengesetzt der Erwartungen wurde keine positive Korrelation mit zunehmendem Störungsgrad festgestellt.

5. Bioindikation

Im Rahmen dieser Arbeit konnte bestätigt werden, dass epiphytische Flechten und Moose ausgezeichnete Indikatoren sind, um Störungen aufzuzeigen. Arten mit hoher Stetigkeit in einem Habitat können zur Bioindikation genutzt werden. Etwa 40% der Moos- und 70% der Flechtenarten kamen in allen drei Habitattypen entlang des Gradienten vor. Moose scheinen hiernach bessere Indikatoren für Störungen darzustellen als Flechten. Der Anteil Arten, welcher auf Primärwald beschränkt war, betrug ca. 12%, der Anteil Arten, der nur im gestörten Wald bzw. auf freistehenden Bäumen angetroffen wurde, belief sich auf jeweils ca. 7%. Der Vergleich der Artenzahlen ergab außerdem typische Arten-Ratios, welche signifikant mit dem Störungsgrad korrelierten. Ein Verhältnis Flechten zu Moosen von 2:1 war charakteristisch für den Kronenraum und für freistehende Bäume. Es wird die Ratio Flechten zu Moosen als nützliches Mittel zur Charakterisierung des Grades anthropogener Störungen in tropischen Bergwäldern vorgeschlagen. Gleichzeitig wird auf den hohen Indikatorwert der Wuchsformen hingewiesen, da diese im Gelände einfacher als (Morpho)spezies zu identifizieren sind. Die ökologische Spezialisierung der kryptogamischen Epiphyten liefert schließlich weitere wichtige Informationen, um den Zustand eines Waldes und dessen Störungsgrad zu bestimmen.

Summary

Introduction and methods

Cryptogamic epiphytes (lichens, bryophytes) are distinctive components of tropical montane rain forests in terms of abundance and species richness, and play an important role in ecosystem functioning as nutrient recipients and hosts of other organisms. These forests are increasingly subjected to human activities, resulting in loss of forest at an alarming rate. However, little is known about the impact of the deforestation on the diversity of cryptogamic epiphytes.

Within the framework of the multidisciplinary DFG-project “Functionality in a tropical mountain forest: diversity, dynamic processes, and use-potential under ecosystems aspects,” epiphytic lichen and bryophyte diversity was investigated in primary and 50 y old disturbed montane rain forest, and on isolated trees in meadows, at ca. 1900 m in the area of the Reserva Biológica San Francisco near Loja, southern Ecuador. By comparing diversity patterns in the three habitat types, it was attempted to obtain insight in the responses of cryptogamic epiphytes to forest alteration, their ability of recovery after deforestation, and their value as indicators of disturbance. Thirty trees in the three habitat types were sampled from the tree base to the outer parts of the crown, following the sampling method described by Gradstein et al. (2003). In total, 1.039 releveés of 600 cm² each were taken. Tree height was ca. 14-21 m in the primary and disturbed forest, ca. 8-14 m in meadows. Canopy closure was ca. 90% in primary forest, ca. 70% in disturbed forest, and lacking in meadows. Air temperature and humidity in different height zones of trees were recorded in each habitat type during seven weeks in the dry season, using data loggers. Additionally, measurements of bark pH in each Johansson Zone per tree and light intensity 1,5 m above ground were carried out in each habitat type.

Results

1. Abiotic factors

Mean air temperature was lowest (15,7 °C) and mean relative humidity highest (91,9%) in primary forest. A clear vertical humidity gradient with maximum values at tree bases was found in primary forest, less so in disturbed forest, and not on isolated trees. In all habitat types and height zones daily air temperature was lowest and relative humidity highest

during early morning hours, and highest respectively lowest at noon. In disturbed habitats maximum values of temperature and minimum ones of relative humidity were more extreme than in primary forest. Light intensity was lowest at tree bases in primary forest.

Bark pH varied considerably but was acid in all habitat types. Mean pH values increased significantly towards disturbed habitats. Moreover, pH values differed greatly among tree species.

2. Species diversity

In total, 207 species of cryptogamic epiphytes (112 genera, 59 families) were recorded. Macrolichens with 70 species yielded highest species richness, followed by liverworts with 61 species, microlichens with 45 species, and mosses with 31 species. The most species-rich families were Lejeuneaceae, followed by Parmeliaceae, Physciaceae, Lobariaceae, Jubulaceae, and Orthotrichaceae.

Previous studies have shown the loss of species diversity in disturbed forest in comparison to primary forest. In this study, however, primary and disturbed forest had very similar species numbers of cryptogamic epiphytes; reduced total diversity (10%) was only found on isolated trees in meadows. Diversity of bryophytes, however, was negatively affected by anthropogenic disturbance, being 10% reduced in disturbed forest and 30% on isolated trees. Diversity of lichens, on the other hand, was increased by 10% both in disturbed forest and on isolated trees. Variance analysis (ANOVA) confirmed a significant loss of bryophyte diversity, both of hepatic and of moss, with increased disturbance while that of lichens was significantly increased for microlichens and not changed significantly for macrolichens. Quality of species composition in the relevées was lowered towards isolated trees, with abundance (Shannon-Index), dominance (Simpson-Index), and evenness of species becoming significantly increased with increasing disturbance.

Species abundance also changed significantly along the gradient. Percentage cover of lichens was significantly higher on isolated trees than in primary forest, that of bryophytes decreased with increased disturbance. Most of the epiphytic lichens and bryophytes were rare species, occurring in less than 10% of the relevées. Rare species decreased with increased disturbance, however, and were fewest on isolated trees.

Total β -diversity, measured as total species number divided through mean number in sample plots, was higher for bryophytes than for lichens. Lichens, however, showed higher turnover rates than bryophytes, with highest values in primary forest and lowest

on isolated trees. β -diversity of hepatics was similar in primary forest and on isolated trees but lowered in disturbed forest, for mosses it was similar in the two investigated forest types and increased on isolated trees. Species composition similarity, as expressed by Sørensen coefficients, was lowest among tree bases of the different habitat types and highest among canopies.

Within the forest, species richness of macrolichens, microlichens, and hepatics was significantly lower on shaded lower parts of trunks than in more open canopy habitats. Highest species richness was found on horizontal branches in mid-canopy where growth conditions were enhanced by humus accumulation. In addition, hepatics showed high diversity on outer canopy twigs, being represented there by many pioneer species. Species numbers of mosses were rather similar in different height zones of trees, both in primary and in disturbed forest. On isolated trees, differences between lower trunk portions and tree crown in terms of total cryptogamic epiphyte diversity were less pronounced than in the forest. For macrolichens and microlichens a slight vertical gradient in terms of species richness was found, hepatics showed little differences in species numbers in the different height zones but moss diversity was significantly lower in the canopy than at the trunk base.

Using cluster analysis two main groups of cryptogamic epiphyte communities were identified, of shaded and of sunny habitats. Shade communities mainly occurred on tree bases in the forest and canopy branch undersides, sun communities on isolated trees and on branch upper sides in forest canopies. It is proposed that shade communities are more endangered by deforestation than sun communities (see also below).

3. Species diversity and tree parameters

Lichens preferred higher bark pH values than bryophytes. Tree age, as determined by trunk diameter at breast height, correlated positively with diversity of bryophytes but not with that of lichens.

4. Species diversity and range size, ecological specialization, and growth form

Range sizes of species did not differ significantly among habitat types, as opposed to ecological specialization and growth form. As to specialisation, almost ninety percent of species were sun epiphytes or generalists, about ten percent shade epiphytes. Species number of shade epiphytes decreased significantly with increased forest disturbance and

height in the tree, as opposed to sun epiphytes. The greater vulnerability of shade epiphytes to deforestation than that of sun epiphytes, demonstrated in previous studies, was confirmed. Unexpected and difficult to explain, however, was the finding that generalists also diminished significantly with increased forest disturbance, but increased with increased height in the tree.

As to growth forms, the majority of lichens were foliose ones, followed by crustose, fruticose, squamulose, and filamentose ones respectively. The number of foliose, crustose, fruticose and squamulose lichens increased significantly with increasing height in the tree, in contrast to filamentose ones. Crustose and fruticose lichens were well adapted to dry conditions and increased significantly with increased disturbance, foliose ones were rather evenly distributed along the gradient, whereas filamentose forms showed clear adaptation to high humidity and decreased significantly with increased disturbance. Among bryophytes, the majority of the species grew as mats, followed by short turfs, fans, pendants, wefts, tall turfs and tail. Projecting growth forms such as fans, wefts, tall turfs, tail, and pendants, being adaptations to high humidity conditions, decreased significantly with increased disturbance. Mats increased with increasing height on the tree, due to many pioneer species of canopy twigs belonging to this growth form, but contrary to expectations did not increase significantly with increased disturbance.

5. Bioindication

This study confirmed that epiphytic lichens and bryophytes are good indicators of disturbance. Species with high fidelity to one habitat type may be used for bioindication. About 40% of bryophytes and ca. 70% of lichens occurred in all three habitat types. Bryophytes, therefore, seem to be better indicators of disturbance than lichens. The portion of species restricted to primary forest in the study area was 12%, that restricted to disturbed forest and isolated trees 7% each. Comparison of species numbers furthermore revealed species ratios that correlated significantly with rate of disturbance. Thus, a 2 : 1 ratio of lichens to bryophytes was found to be characteristic of forest canopies and isolated trees. It is proposed that the lichen/bryophyte ratio is a useful tool for characterizing the degree of human influence in tropical montane forests. In addition, it is suggested that growth form diversity is a convenient ecological parameter because growth forms are more readily identified in the field than (morpho)species. Ecological specialisation of cryptogamic epiphytes, finally, is a further useful tool for identifying forest condition and degree of disturbance.

Resumen

Introducción y métodos

Las criptógamas epífitas (líquenes, briófitas) son componentes distintivos del bosque montano tropical en términos de abundancia y riqueza de especies y además juegan un papel importante en el funcionamiento de ecosistemas como receptores de nutrientes y como huéspedes de otros organismos. Estos bosques son cada vez más sometidos a la intervención humana, lo que deja como resultado un porcentaje alarmante de pérdida de bosque. Sin embargo, poco se conoce acerca del impacto de la deforestación sobre la diversidad de criptógamas epífitas.

En el marco de trabajo del proyecto multidisciplinario de la DFG „Funcionalidad de un bosque tropical lluvioso montano del sur de Ecuador: el ecosistema con su biodiversidad, sus procesos dinámicos y el uso potencial del mismo,“ la diversidad epífitica de líquenes y briófitas fue investigada en bosque primario y en bosque intervenido de 50 años como también en árboles aislados en la pradera, a aprox. 1900 metros en el área de la reserva Biológica San Francisco cerca a Loja, en el Sur de Ecuador. Comparando patrones de diversidad en tres tipos de hábitats, se intentó obtener comprensión en las respuestas de criptógamas epífitas hacia la alteración del bosque, su habilidad de recuperación después de la deforestación, y su valor como indicadores de perturbación antropógena. Treinta árboles fueron analizados en tres tipos de hábitats desde la base del árbol hasta la parte exterior de la copa, siguiendo el método de muestreo descrito por Gradstein et al. (2003). En total, se tomaron 1.039 levantamientos de 600 cm² cada uno. La altura de los árboles tanto en el bosque primario como en el perturbado fue entre 14-21 metros y de aprox. 8-14 metros en pradera. El cierre del dosel fue de cerca 90% en bosque primario, cerca de 70% en bosque perturbado y carente en pradera. La temperatura del aire y la humedad en las diferentes zonas de altura de los árboles fueron registradas en cada tipo de hábitat durante siete semanas en la temporada seca, usando data loggers. Adicionalmente, se realizaron mediciones del pH de la corteza en cada zona Johansson por árbol y de la intensidad de la luz de 1,5 m por encima del suelo en cada tipo de hábitat.

Resultados

1. Factores abióticos

La temperatura media del aire fue más baja (15,7 C) y la humedad media relativa más alta (91,9%) en bosque primario. Un claro gradiente de humedad, con valores máximos en la base del árbol, se encontró en bosque primario, menos así en el bosque intervenido y no en árboles aislados. En todos los tipos de hábitats y zonas altitudinales la temperatura diaria del aire fue más baja y la humedad relativa más alta durante las tempranas horas de la mañana, y mas alta respectivamente más baja en la tarde. En hábitats perturbados el máximo valor de temperatura y mínimo de humedad relativa fue más extremo que en el bosque primario. La intensidad de la luz fue más baja en la base del árbol en el bosque primario.

El pH de la corteza varía considerablemente pero fue ácido en todos los tipos de hábitats. Valores medios de pH incrementaron significativamente hacia hábitats perturbados. Además, los valores del pH difieren considerablemente entre especies arbóreas.

2. Diversidad de especies

En total, 207 especies de criptógamas epífitas (112 géneros, 59 familias) fueron registradas. Macrolíquenes con 70 especies registraron la más alta riqueza de especies, seguidos por las hepáticas con 61 especies, microlíquenes con 45 especies, y musgos con 31 especies. La mayor riqueza de especies se encontró en la familia de las Lejeuneaceae, seguida por Parmeliaceae, Physciaceae, Lobariaceae, Jubulaceae y Orthotrichaceae.

Estudios anteriores han mostrado la pérdida de la diversidad de especies en bosques perturbados en comparación con los bosques primarios. En el presente estudio, sin embargo, el bosque primario y el bosque perturbado tenían similar número de especies de criptógamas epífitas; diversidad total reducida (10%) fue solamente encontrada en árboles aislados en la pradera. La diversidad de briófitas, sin embargo, fue negativamente afectada por disturbio antropogénico, siendo 10% reducido en bosque disturbado y 30% en árboles aislados. La diversidad de líquenes contrariamente fue 10% incrementado en bosque perturbado y en árboles aislados. El análisis de variación (ANOVA) confirmó una significativa pérdida de diversidad de briófitas, tanto de hepáticas como de musgos, con disturbio incrementado mientras que en líquenes fue significativamente incrementado por microlíquenes y no cambio marcadamente por macrolíquenes. La calidad de composición

de las especies en los levantamientos fue reducida hacia árboles aislados; la abundancia (Shannon-index), dominancia (Simpson-Index), e igualdad (Evenness) de especies resultaron significativamente aumentadas con el incremento de perturbación.

La abundancia de las especies también cambio significativamente a lo largo del gradiente. El porcentaje de cobertura de los líquenes fue significativamente más alto en árboles aislados que en bosque primario, mientras que el de los briófitas disminuye con el incremento de perturbación del bosque. La mayoría de los líquenes epifíticos y de las briófitas epifíticas fueron especies raras, ocurriendo en menos del 10% del muestreo. Especies raras disminuyen con el incremento de perturbación, sin embargo, fue mucho menos en árboles aislados.

El total β -diversidad, medido como total de número de especies dividido por el medio número de especies de muestreo, fue más alto para briófitas que para líquenes. Líquenes, sin embargo, mostraron más altos turnover ratios que los briófitas, con más altos valores en bosque primario y mas bajo en árboles aislados. La diversidad β de hepáticas fue similar en bosque primario y en árboles aislados pero más bajo en bosque perturbado, para musgos fue similar en los dos tipos de bosque investigado y aumentó en árboles aislados. La similitud de la composición de las especies, según los coeficientes de Sørensen, fue la mas baja en la base de los árboles de diferentes tipos de hábitats y la más alta en el dosel.

Dentro del bosque, la riqueza de especies de macrolíquenes, microlíquenes y hepáticas fue significativamente más baja en las partes bajas sombreadas del tronco que en los hábitats del dosel abierto. La riqueza de especies más alta fue encontrada en las ramas horizontales en el dosel medio, donde las condiciones de crecimiento fueron mejoradas por la acumulación de humus. Además, las hepáticas mostraron mayor diversidad en pequeñas ramas del dosel, siendo representadas ahí por muchas especies pioneras. El número de especies de musgos fue bastante similar en diferentes zonas de altura de los árboles, tanto en el bosque primario como en el perturbado. En árboles aislados, las diferencias entre la porción baja del tronco y la copa en términos de diversidad total de criptógamas epífitas fue menos pronunciado que en el bosque. Para macrolíquenes y microlíquenes se encontró una leve gradiente vertical en términos de riqueza de especies, las hepáticas mostraron pequeñas diferencias en número de especies en las diferentes zonas de altura pero la diversidad de musgos fue significativamente más bajo en el dosel que en la base del tronco.

Usando cluster análisis, dos grupos principales de comunidades criptogámicas epífitas fueron identificadas, hábitats de sombra y hábitats de sol. Comunidades de sombra ocurren principalmente en la base de los árboles y en la parte inferior de las ramas del dosel, comunidades de sol en árboles aislados y en ramas de la parte superior en el dosel del bosque. Se propone que las comunidades de sombra están más en peligro de extinción por la deforestación que las comunidades de sol.

3. Diversidad de especies y parámetros de los árboles

Los líquenes prefirieron valores de pH de la corteza más alto que las briófitas. La edad del árbol, determinada por el diámetro del tronco a la altura del pecho, correlacionó positivamente con la diversidad de briófitas pero no con la de líquenes.

4. Diversidad de especies y área geográfica, especialización ecológica y forma de crecimiento

El área geográfica de las especies no difiere significativamente entre los tipos de hábitats, pero sí en la especialización ecológica y forma de crecimiento. En cuanto a especialización casi noventa por ciento de las especies fueron epífitas de sol o generalistas, cerca del diez por ciento fueron epífitas de sombra. El número de especies de epífitas de sombra disminuyó significativamente con el incremento de la perturbación del bosque y la altura dentro del árbol contrariamente a las epífitas de sol. La mayor vulnerabilidad de epífitas de sombra a la deforestación, demostrada en estudios anteriores, fue confirmada. Imprevisto y difícil de explicar, sin embargo, fue encontrar que las generalistas también disminuyeron significativamente con el incremento de la perturbación del bosque, pero incrementaron con el aumento de la altura en el árbol.

En cuanto a formas de crecimiento, la mayoría de los líquenes fueron foliosos, seguido por los crustosos, fruticulosos, escuamulosos y filamentosos respectivamente. El número de líquenes foliosos, crustosos, fruticulosos y escuamulosos incrementaron significativamente con el incremento en la altura del árbol en contraste con los filamentosos. Líquenes crustosos y fruticulosos se adaptaron bien a las condiciones secas e incrementaron significativamente con el incremento de disturbio, los foliosos fueron distribuidos uniformemente a lo largo del gradiente, mientras que las formas filamentosas mostraron clara adaptación a alta humedad y disminuyeron con el aumento de perturbación. Entre

briófitas, la mayoría de las especies creció como tapices, seguida por céspedes cortos, abanicos, pendientes, tramas, céspedes altos y cola. Proyectando formas de crecimiento como abanicos, pendientes, tramas, céspedes altos y cola, siendo adaptaciones a condiciones de alta humedad, disminuyen significativamente con el incremento de perturbación. Tapices incrementaron con el aumento de altura en el árbol, debido a que muchas especies pioneras en las pequeñas ramas del dosel son tapices, pero contrario a lo esperado no incrementaron significativamente con el aumento de perturbación.

5. Bioindicación

El presente estudio confirmó que líquenes epífitos y briófitas epífitas son buenos indicadores de perturbación. Las especies con alta fidelidad a un tipo de hábitat podrían ser usadas para bioindicadores. Cerca del 40% de briófitas y aprox. el 70% de líquenes se encontraron en todos los tres tipos de hábitats investigados. Las briófitas, por lo tanto, parecen ser mejores indicadores de perturbación que los líquenes. El porcentaje de especies restringidas al bosque primario en el área de estudio fue 12%, el porcentaje restringido a bosque perturbado y árboles aislados fue 7% cada uno. La comparación del número de especies además reveló que las proporciones de especie correlacionaron significativamente con el porcentaje de perturbación. De esta manera, una proporción de 2: 1 de líquenes a briófitas mostró ser característica del dosel del bosque y de árboles aislados. Se propone que el porcentaje líquenes/briófitas es una herramienta útil para la caracterización del grado de la influencia humana en el bosque montano tropical. Además, se sugiere que la diversidad de las formas de crecimiento es un parámetro ecológico conveniente porque las formas de crecimiento son más fácilmente identificadas en el campo que (morfo)especies. La especialización ecológica de criptógamas epífitas, por último, es además un parámetro práctico para la identificación de las condiciones del bosque y el grado de perturbación antropógena del mismo.

Literaturverzeichnis

- ACEBEY, A., GRADSTEIN, S. R. & T. KRÖMER, 2003 – Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 9-18.
- AHTI, T., 2000 – Cladoniaceae. *Flora Neotropica Monograph* 78: 1-362.
- ANDERSON, M. C., 1964 – Studies on the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- ANDERSSON, M. & S. R. GRADSTEIN, im Druck – Impact of management intensity on non vascular epiphyte diversity in cacao plantations in Western Ecuador. *Biodiversity and Conservation*.
- APOLO, W., 2002 – El Parque Nacional Podocarpus: Perspectivas de conservación y desarrollo. In: Aguirre, Z., Madsen, J. E., Cotton, E. & H. Balslev (eds.), *Botánica Austroecuatoriana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipec*. Ediciones Abyayala, Quito, Ecuador. S. 411-431.
- APTROOT, A., 1991 – A conspectus of *Normandina* (Verrucariaceae, lichenized Ascomycetes). *Willdenowia* 21: 263-267.
- ARVIDSSON, L., 1982 – A monograph of the lichen genus *Coccocarpia*. *Opera Botanica*: 67: 1-96.
- ARVIDSSON, L., 1991 – Lichenological studies in Ecuador. In: Galloway D. J. (ed.), *Tropical Lichens and Their Systematics, Conservation, and Ecology*. Systematics Association Special Volume No. 43, Clarendon Press, Oxford, S. 123-134.
- ASTA, J. & I. LEGRAND, 1998 – Mesures de pH et de conductivite des ecorces: etude comparative des methodes d'analyse avec ou sans broyage. *Bulletin d'information de l'Association Française de Lichénologie* 23 (2): 27-33.
- BARKMAN, J. J., 1958 – Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- BARTHLOTT, W., LAUER, W. & A. PLACKE, 1996 – Global distribution of species diversity in vascular plants: Towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50: 317-327.
- BARTHLOTT, W., SCHMIT-NEUERBURG, V., NIEDER J. & S. ENGWALD, 2001 – Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.
- BATES, J. W., 1998 – Is 'life form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82: 223-237.
- BECK, E. & K. MÜLLER-HOHENSTEIN, 2001 – Analysis of undisturbed tropical mountain forest ecosystems in Southern Ecuador. *Die Erde*: 1-8.

- BRAUN-BLANQUET, J., 1964 – Pflanzensoziologie. 3. Auflage. Wien, 865 S.
- BREHM, G. & K. FIEDLER, im Druck – Diversity and community structure of geometrid moths of disturbed habitat in a montane area in the Ecuadorian Andes. *Journal of Research on the Lepidoptera*.
- BUCK, W. R., 1998 – Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 82: 1-400.
- BUSSMANN, R. W., 2001a – The montane forests of Reserva Biológica San Francisco (Zamora-Chinchipec, Ecuador). Vegetation zonation and natural regeneration. *Die Erde* 132: 9-25.
- BUSSMANN, R. W., 2001b – Epiphyte diversity in a tropical Andean Forest - Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipec, Ecuador. *Ecotropica* 7: 43-59.
- CALDERON, S., 2002 – El Parque Nacional Podocarpus y fundamentos legales que lo respaldan. In: Aguirre, Z., Madsen, J. E., Cotton, E. & H. Balslev (eds.), *Botánica Austroecuatoriana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipec*. Ediciones Abyayala, Quito, Ecuador, S. 411-431.
- CHAZDON R. L., COLWELL, R. K., DENSLOW, J. S. & M. R. GUARIGUATA, 1998 – Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. In: Dallmeier, F. & J. A. Comiskey (eds.), *Forest biodiversity, research, monitoring and modelling*. Smithsonian Institution, Washington D.C., USA, S. 285-309.
- CHURCHILL, S. P., GRIFFIN III, D. & M. LEWIS, 1995 – Moss Diversity of the Tropical Andes. In: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, S. 335-346.
- CHURCHILL, S. P. & C. E. LINARES, 1995 – *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia. *Biblioteca José Jerónimo Triana* 12: 1-924. (Parte 1: 1-453, Parte 2: 454-924).
- COLWELL, R. K., 1994-2004 – EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- COLWELL, R. K. & J. A. CODDINGTON, 1994 – Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Biological Sciences* 345: 101-118.
- CORNELISSEN, J. H. C. & S. R. GRADSTEIN, 1990 – On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. *Tropical Bryology* 3: 29-35.
- CORNELISSEN, J. H. C. & H. TER STEEGE, 1989 – Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 5: 131-150.

- CULBERSON, C. F. & K. AMMAN, 1979 – Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia* 5: 1-24.
- CULBERSON, C. F. & H. KRISTINSSON, 1970 – A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatographie* 46: 85-93.
- DAUPHIN, G., 1999 – Bryophytes of Cocos Island, Costa Rica: diversity biogeography and ecology. *Revista de Biología Tropical* 47: 309-328.
- DELTA-T DEVICES, 1999 – HemiView Canopy Analysis Software, Version 2.1., Burwell, Cambridge, UK.
- DIERSCHKE, H., 1994 – Pflanzensoziologie. Eugen Ulmer Verlag, 683 S.
- DOUMENGE, C., GILMOUR, D., RUÍZ PÉREZ, M. & J. BLOCKHUS, 1994 – Tropical Montane Cloud Forests: Conservation Status and Management issues. *Ecological Studies* 110: 24-37.
- DREHWALD, U., 1995 – Epiphytische Pflanzengesellschaften in NO-Argentinien. *Dissertationes Botanicae* 250: 1-175.
- DREHWALD, U., 2001 – Bryomonitor, Version 1.02 sponsored by the European Community under the INCO-DC programme, <http://home.t-online.de/home/drehwald/bryomonitor1.htm>.
- DUFRENE, M. & P. LEGENDRE, 1997 – Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- EGEA, J. M. & P. TORRENTE, 1993 – *Cresponea* a new genus of lichenized fungi in the order Arthoniales (Ascomycotina). *Mycotaxon* 48: 301-331.
- ELIX, J. A., 1994 – Flora of Australia. Lecanorales 2. Parmeliaceae. Australian Biological Resources Study, Canberra 55.
- ENGEL, J. J. & S. R. GRADSTEIN, 2003 – Studies on Geocalycaceae XIV. *Physotheca* J. J. Engel & Gradst., a new genus of Hepaticae from Ecuador, belonging to a new subfamily, Geocalycaceae subfam. Physothecoideae J. J. Engel & Gradst. *Taxon* 52: 763-773.
- FOWLER, J., COHEN, L. & P. JARVIS, 1998 – Practical Statistics for Field Biology. 2. Edition. J. Wiley & Sons Ltd, Chichester, West Sussex, England, 259 S.
- FRAHM, J.-P., 1987a – Struktur und Zusammensetzung der epiphytischen Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 88: 115-141.
- FRAHM, J.-P., 1987b – Ökologische Studien über die epiphytische Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 88: 143-158.
- FRAHM, J.-P., 1990 – The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Sabah (Malaysia). *Nova Hedwigia* 51: 121-132.
- FRAHM, J.-P., 1991 – Dicranaceae: Campylopodioideae, Paraleucobryoideae. *Flora Neotropica* 54: 1-238.

- FRAHM, J.-P., 1994 – Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 2. The altitudinal zonation of the bryophytes on Mt. Kahuzi, Zaire. *Tropical Bryology* 9: 153-167.
- FRAHM, J.-P., 1998 – Moose als Bioindikatoren. Wiesbaden, Quelle & Meyer, 187 S.
- FRAHM, J.-P., 2003 – Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie* 21: 3-14.
- FRAHM, J.-P. & S. R. GRADSTEIN, 1991 – An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- FREIBERG, M., 1997a – Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* 18: 77-84.
- FREIBERG, M., 1997b – The influence of epiphyte cover on branch temperature in a tropical tree. *Plant Ecology* 153: 241-250.
- FREY, W., GOSSOW, R. & H. KÜRSCHNER, 1990 – Verteilungsmuster von Lebensformen, wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen in epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo) – *Nova Hedwigia* 51: 87-119.
- GALLOWAY, D. J. & L. ARVIDSSON, 1990 – Studies on *Pseudocyphellaria* (Lichens). II. Ecuadorean species. *The Lichenologist* 22: 103-135.
- GÁLVEZ M., J. R., ORDOÑEZ G., O. R. & R. W. BUSSMANN, 2003 – Estructura del bosque montano perturbado y no-perturbado en el Sur de Ecuador. In: Bussmann, R. W. & S. Lange (eds.), *Conservación de la Biodiversidad en los Andes y la Amazonía*: 195-208.
- GLENN, M. G. & S. L. WEBB, 1997 – Lichens as indicators of forest integrity. In: Türk, R. & R. Zorer (eds.), *Progress and Problems in Lichenology in the Nineties*. *Bibliotheca Lichenologica* 68: 155-164.
- GOMEZ E., N., 1989 – *Elementos de Geografía del Ecuador*. Ediguías, Quito.
- GRADSTEIN, S. R., 1992a – The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. In: Bates, J. W. & A. R. Farmer (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford University Press, S. 232-256.
- GRADSTEIN, S. R., 1992b – Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical Bryology* 6: 83-93.
- GRADSTEIN, S. R., 1995 – Diversity of Hepaticae and Anthocerotae in Montane Forests of the Tropical Andes. In: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, S.321-334.
- GRADSTEIN, S. R., CHURCHILL, S. P. & N. SALAZAR ALLEN, 2001a – Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 1-577.

- GRADSTEIN, S. R. & J.-P. FRAHM., 1987 – Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des BRYOTROP-Transektes NO-Peru. Beihefte zur Nova Hedwigia 88: 105-113.
- GRADSTEIN, S. R., GRIFFIN III, D., MORALES, M. I. & N. M. NADKARNI, 2001b – Diversity and habitat differentiation of mosses and liverworts in the cloud forest of Monteverde, Costa Rica. *Caldasia* 23: 203-212.
- GRADSTEIN, S. R., HIETZ, P., LÜCKING, R., LÜCKING, A., SIPMAN, H. J. M., VESTER, H. F. M., WOLF, J. H. D. & E. GARDETTE, 1996 – How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- GRADSTEIN, S. R., LÜCKING, A., MORALES M. I. & G. DAUPHIN, 1994 – Additions to the hepatic flora of Costa Rica. *Lindenbergia* 19: 73-86.
- GRADSTEIN, S. R., MONTFOORT, D. & J. H. C. CORNELISSEN, 1990 – Species richness and phytogeography of the bryophyte flora of the Guianas, with special reference to the lowland forest. *Tropical Bryology* 2: 117-126.
- GRADSTEIN, S. R., NADKARNI, N. M., KRÖMER, T., HOLZ, I. & N. NÖSKE, 2003 – A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* 24: 105-111.
- GRADSTEIN, S. R., & D. PINHEIRO DA COSTA, 2003 – The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 81: 1-480.
- GRADSTEIN, S. R., VAN REENEN, G. B. A. & D. GRIFFIN III, 1989 – Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38: 439-448.
- HALE, M. E., 1975 – A revision of the lichen genus *Hypotrachyna* (Parmeliaceae) in tropical America. *Smithsonian Contributions to Botany* 25: 1-73.
- HALE, M. E., 1976 – A monograph of the lichen genus *Bulbothrix* Hale (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 32: 1-29.
- HALE, M. E., 1978 – A Revision of the Lichen Family Thelotremaaceae in Panama. *Smithsonian Contributions to Botany* 38: 1-60.
- HALE, M. E. & A. FLETCHER, 1990 – *Rimelia* Hale & Fletcher, a new lichen genus (Ascomycotina: Parmeliaceae). *The Bryologist* 93: 23-29.
- HAMILTON, L. S., JUVIK, J. O. & F. N. SCATENA, 1994 – The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and Workshop Synthesis. *Ecological Studies* 110: 1-23.
- HARTIG, K. & E. BECK, 2003 – The bracken fern (*Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon) dilemma in the Andes of southern Ecuador. *Ecotropica* 9: 3-13.
- HAUCK, M. & T. MEISSNER, 2001 – Epiphytic lichen abundance on branches and trunks of *Abies balsamea* on Whiteface Mountain, New York. *The Lichenologist* 35: 443-446.

- HERZOG, S. K., KESSLER, M. & T. M. CAHILL, 2002 – Estimating species richness of tropical bird communities from rapid assessment data. *The Auk* 199: 749-769.
- HIETZ-SEIFERT, U., HIETZ, P. & S. GUEVARA, 1995 – Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75: 103-111.
- HOLZ, I., 2003 – Diversity and Ecology of Bryophytes and Macrolichens in Primary and Secondary Montane *Quercus* forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Dissertation, University of Göttingen, 176 S.
- HOLZ, I., GRADSTEIN, S. R., HEINRICHS, J. & M. KAPPELLE, 2002 – Bryophyte Diversity, Microhabitat Differentiation, and Distribution of Life Forms in Costa Rican Upper Montane *Quercus* Forest. *The Bryologist* 105: 334-348.
- HOLZ, I. & S. R. GRADSTEIN, im Druck – Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*.
- HOMEIER, J. & S.-W. BRECKLE, 2003 – Wachstum und Phänologie einiger häufiger Baumarten im südecuadorianischen Bergregenwald. Tagungsband, 16. Jahrestagung der gtö in Rostock, S. 46.
- HYVÖNEN, J., KOPONEN, T. & D. H. NORRIS, 1987 – Human influence on the moss-flora of tropical rainforest in Papua New Guinea. *Symposia Biologica Hungarica*: 35: 621-629.
- JOHANSSON, D. R. 1974 – Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*. 59: 1-136.
- JONSSON B. G. & M. JONSELL, 1999 – Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1417-1433.
- JØRGENSEN, P. M., 1975 – Contributions to a monograph of the Mallotium-hairy *Lepotogium* species. *Herzogia* 3: 433-460.
- JØRGENSEN, P. M. & L. ARVIDSSON, 2002 – The lichen genus *Erioderma* (Pannariaceae) in Ecuador and neighbouring countries. *Nordic Journal of Botany* 22 (1): 87-114.
- JØRGENSEN, P. M. & C. ULLOA ULLOA, 1994 – Seed plants of the High Andes of Ecuador – a checklist. *AAU Reports* 34: 1-443
- KAUTZ, T. & S. R. GRADSTEIN, 2001 – On the ecology and conservation of *Spruceanthus theobromae* (Lejeuneaceae, Hepaticae) from Western Ecuador. *The Bryologist* 104: 607-612.
- KESSLER, M., 2001 – Maximum plant community endemism at intermediate intensities of anthropogenic disturbance in Bolivian montane forests. *Conservation Biology* 15: 634-641.

- KÖHLER, L., 2002 – Die Bedeutung der Epiphyten im ökosystemaren Wasser- und Nährstoffumsatz verschiedener Altersstadien eines Bergregenwaldes in Costa Rica. Dissertation, Göttingen, 134 S.
- KÖHLER, W., SCHACHTEL, G. & P. VOLESKE, 1996 – Biostatistik. 2. Auflage. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 285 S.
- KOMPOSCH, H. & J. HAFFELNER, 2000 – Diversity and vertical distribution of lichens in a Venezuelan tropical lowland rain forest. *Selbyana* 21: 11-24.
- KOMPOSCH, H. & J. HAFFELNER, 2002 – Life form diversity of lichenized fungi in an Amazon lowland rainforest. In: Llimona, X., Lumbsch, H. T. & S. Ott (eds.), *Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millenium - IAL 4*, *Bibliotheca Lichenologica* 82: 311-326.
- KROG, H., 1982 – *Punctelia*, a new lichen genus in the Parmeliaceae. *Nordic Journal of Botany* 2: 287-292.
- KRÖMER, T., 2003 – Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten in primären und sekundären Bergwäldern Boliviens. Cuvillier Verlag Göttingen, 148 S.
- KRÖMER, T. & S. R. GRADSTEIN, 2003 – Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24: 190-195.
- KÜRSCHNER, H., 1990 – Die epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo, Sabah, Malaysia). *Nova Hedwigia* 51: 1-75.
- KÜRSCHNER, H., 1995 – Epiphytische Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). *Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda*. Nr. 4. *Nova Hedwigia* 61: 1-64.
- KÜRSCHNER, H., FREUY, W. & G. PAROLLY, 1999 – Patterns and adaptive trends of life forms, life strategies and ecomorphological structures in tropical epiphytic bryophytes: A pantropical synopsis. *Nova Hedwigia* 69: 73-99.
- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, 1998a – Stammepiphytische Moosgesellschaften am Andenostabhang und im Amazonas-Tiefland von Nord-Peru. *Nova Hedwigia* 66:1-87.
- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, 1998b – Lebensstrategien stammepiphytischer Moose in Regenwäldern am Andenostabhang und im Amazonas-Tiefland von Nord-Peru. *Nova Hedwigia* 67:1-22.
- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, 1998c – Lebensformen und Adaptationen zur Wasserleitung und Wasserspeicherung in epiphytischen Moosgesellschaften Nord-Perus (Amazonas-Tiefland, Cordillera Oriental, Cordillera Central). *Nova Hedwigia* 67:349-379.

- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, 1999 – Pantropical epiphytic rain forest bryophyte communities – coeno-syntaxonomy and floristic-historical implications. *Phytocoenologia* 29: 1-52.
- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, im Druck a – Phytomass and water storing capacity of epiphytic bryophyte communities in Andean rain forests. *Ecosociological studies in Ecuadorian bryophyte communities IV.* – Bot. Jahrb. Syst. 125.
- KÜRSCHNER, H. & G. PAROLLY, im Druck b – Ecosociological studies in Ecuadorian bryophyte communities III. Life forms, life strategies and ecomorphology of the submontane and montane epiphytic vegetation of S Ecuador. *Nova Hedwigia* 80.
- LAKATOS, M., RASCHER, U. & B. BÜDEL, B., 2001 – How can lichens survive in the understory of tropical lowland rain forest? In: Zotz, G. & C. Körner (eds), *The functional importance of biodiversity, Proceedings of the ecological society of Germany, Austria and Liechtenstein*, Parey, Berlin; S. 68.
- LITHERLAND, M., ASPEN, J. A. & R. A. JEMIELITA, 1994 – The metamorphic belts of Ecuador. *Overseas Memoir of the British Geological Survey* 11: 1-147.
- LØJTANT, B. & U. MOLAU, 1982 – Analysis of a virgin páramo plant community on Volcán Sumaco, Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 2: 567-574.
- LÜCKING, A., 1995 – Diversität und Mikrohabitatpräferenzen epiphyller Moose in einem tropischen Regenwald in Costa Rica. Dissertation, Bayreuth, 211 S.
- LÜCKING, R., 1994 – Foliikole Flechten und ihre Mikrohabitatpräferenzen in einem tropischen Regenwald in Costa Rica. Dissertation, Bayreuth, 203 S.
- MAGGURAN, A. E., 1988 – *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 179 S.
- MCCUNE, B. & M. J. MEFFORD, 1999 – *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- MERVIN, M. C., GRADSTEIN, S. R. & N. M. NADKARNI, 2001 – Epiphytic bryophytes of Monteverde, Costa Rica. *Tropical Bryology* 20: 63-70.
- MERWIN, M. C. & N. M. NADKARNI, 2001 – 100 years of tropical bryophyte and lichen ecology: a bibliographic guide to the literature from 1901-2000. *Tropical Bryology* 21: 97-118.
- MOBERG, R., 1990 – The lichen genus *Physcia* in Central and South America. *Nordic Journal of Botany* 10: 319-342.
- MONTFOORT, D. & R. C. EK, 1990 – Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in a lowland rain forest in French Guiana. *Institute of Systematic Botany, Utrecht*, 61 S.
- MÜLLER, U., FRAHM, J.-P. & J. NIEDER, 2001 – Epiphytic mosses of the Otonga forest. In: Nieder, J. & W. Barthlott (eds.), *Epiphytes and Canopy Fauna of the Otonga Rain*

- Forest (Ecuador). Results of the Bonn-Quito Epiphyte Project, funded by the Volkswagen Foundation, Vol. 2 of 2, Books on Demand GmbH, S. 161-172.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., FONSECA, G. B. A. & J. KENT, 2000 – Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NADKARNI, N. M., 1984 – Epiphyte Biomass and Nutrient Capital of a Neotropical Elfin Forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- NAKANISHI, K., 1999 – Species diversity of bryophyte communities in relation to environmental gradients. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 86: 243-255.
- NASH III, T. H., RYAN, B. D., GRIES, C. & F. BUNGARTZ, 2002 – Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 1., Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, U.S.A., 532 S.
- NÖSKE, N. M., GRADSTEIN, S. R., KÜRSCHNER, H., PAROLLY, G. & S. TORRACCHI, 2003 – Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador). I. Bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie* 24: 15-32.
- NÖSKE, N. M. & H. J. M. SIPMAN, 2004 – Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador). II. Lichens. *Cryptogamie, Mycologie* 25: 91-100.
- PAROLLY, G. & H. KÜRSCHNER, 2004a – Ecosociological studies in Ecuadorian bryophyte communities I. Syntaxonomy, life strategies and ecomorphology of the orealepiphytic vegetation of S Ecuador. *Nova Hedwigia* 78: 1- 43.
- PAROLLY, G. & H. KÜRSCHNER, 2004b – Ecosociological studies in Ecuadorian bryophyte communities II. Syntaxonomy, life strategies and ecomorphology of the submontane and montane epiphytic vegetation of S Ecuador. *Nova Hedwigia* 79: 377-424.
- PAROLLY, G., KÜRSCHNER, H., SCHÄFER-VERWIMP, A. & S. R. GRADSTEIN, 2004 – Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador) III. Bryophytes – Additions and new species. *Cryptogamie, Bryologie* 25: 271-289.
- PAULSCH, A., 2002 – Development and application of a classification system for undisturbed and disturbed tropical montane forests based on vegetation structure. Dissertation, University of Bayreuth, 152 S.
- PAULSCH, A., SCHNEIDER, R. & K. HARTIG, 2001 – Land-use induced vegetation structure in a montane region of Southern Ecuador. *Die Erde* 132: 92-102.
- PERRY, D. R., 1978 – A Method of Access into the Crowns of Emergent and Canopy Trees. *Biotropica* 10: 155-157.
- PHARO, E. J., BEATTIE, A. J. & D. BINNS, 1999 – Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conservation Biology* 13: 282-292.

- PINHEIRO DA COSTA, D., 1999 – Epiphytic Bryophyte Diversity in Primary and Secondary Lowland Rainforests in Southeastern Brazil. *The Bryologist* 102: 320-326.
- RHOADES, F. M., 1995 – Nonvascular Epiphytes in Forest Canopies: Worldwide Distribution, Abundance, and Ecological Roles. In: Lowman, M. D. & N. M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, Inc., S. 353-396.
- RICHARDS, P. W., 1954 – Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Moraballi creek, British Guyana, *Vegetatio* 5/6: 319-328.
- ROUX, C., 1990 – Échantillonnage de la végétation lichénique et approche critique des méthodes de relevé. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 11: 95-108.
- SARMIENTO, F. O., 2001 – Ecuador. In: Cappelle, M. & Brown, A. D. (eds.), *Bosques nublados del neotrópico*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, S. 497-548.
- SCHÄFER-VERWIMP, A., 2004 – The Genus *Diplasiolejeunea* (Lejeuneaceae, Marchantiopsida) in the Tropical Andes, with description of two new species. *Cryptogamie, Bryologie* 25: 3-17.
- SCHMULL, M., 2002 – Site factors determining epiphytic lichen distribution in a dieback-affected spruce-fir forest on Whiteface Mountain, New York. Dissertation, Universität Göttingen, 180 S.
- SCHOFIELD, W. C., 1981 – Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. *The Bryologist* 84: 149-165.
- SCHRUMPF, M., GUGGENBERGER, G., VALAREZO, C. & W. ZECH, 2001 – Tropical montane rain forest soils. Development and nutrient status along an altitudinal gradient in the south Ecuadorian Andes. *Die Erde* 132: 43-59.
- SCHUMM, F., 2000 – Hilfsschlüssel zu sorediösen, unterseits unberindeten *Heterodermia*-Arten inkl. einiger soredienfreier, sonst habituell ähnlicher Arten. *Mitteilungen der Mikroskopischen Arbeitsgemeinschaft Stuttgart e. V.* 3-4: 66-86.
- SCHUMM, F., 2001a – Hilfsschlüssel zum Bestimmen der Arten der Gattung *Heterodermia* mit Isidien oder Schüppchen (Flechten). *Mitteilungen der Mikroskopischen Arbeitsgemeinschaft Stuttgart e. V.* 2-4: 31-34.
- SCHUMM, F., 2001b – Hilfsschlüssel zum Bestimmen der Arten der Gattung *Heterodermia* mit Podocarpa-Wuchsform. *Aktuelle Lichenologische Mitteilungen* 6: 23-34.
- SHARP, A. J., CRUM, H. & P. M. ECKEL, 1994a – The Moss Flora of Mexico. Part I. Sphagnales to Bryales. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69: 1-580.
- SHARP, A. J., CRUM, H. & P. M. ECKEL, 1994b – The Moss Flora of Mexico. Part II. Orthotrichales to Polytrichales. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69: 581-1113.

- SILLETT, S. C., GRADSTEIN, S. R. & D. GRIFFIN III, 1995 – Bryophyte Diversity of *Ficus* Tree Crowns from Cloud Forest and Pasture in Costa Rica. *The Bryologist* 98: 251-260.
- SIPMAN, H. J. M., 1989 – Lichen zonation in the Parque Los Nevados Transect. In: Van der Hammen, T., Diaz-P., S. & Alvarez, V. J. (eds.), *Studies on Tropical Andean Ecosystems*. 3. Cramer, Vaduz, S. 461-483.
- SIPMAN, H. J. M., 1995 – Preliminary Review of the Lichen Biodiversity of the Colombian Montane Forests. In: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. & J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, S. 313-320.
- SIPMAN, H. J. M., 1998 – Revised key to *Hypotrachyna* (Parmeliaceae) in Tropical America. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Neohypot.htm>.
- SIPMAN, H. J. M., 1999 – Revised key to Megalosporaceae (genera *Austroblastenia*, *Megaloblastenia*, *Megalospora*) including some easily confused taxa. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Megalokey.htm>.
- SIPMAN, H. J. M., 2002a – The significance of the Northern Andes for Lichens. *The Botanical Review* 68: 88-99.
- SIPMAN, H. J. M., 2002b – MASON HALE's key to *Parmotrema*, revised edition: key to wide-lobed parmelioid species occurring in Tropical America (genera *Canomaculina*, *Parmotrema*, *Rimelia*, *Rimeliella*). <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Neoparmo.htm>.
- SIPMAN, H. J. M., 2003 – Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics. Provisional Version. <http://www.bgbm.org/BGBM/STAFF/Wiss/Sipman/keys/neokeyA.htm>.
- SMITH, C. W., 1994 – Lichens as Indicators of Cloud Forest in Hawai'i. *Ecological Studies* 110: 309-314.
- STAIGER, B., 2002 – Die Flechtenfamilie Graphidaceae. *Studien in Richtung einer natürlichen Gliederung*. *Bibliotheca Lichenologica* 85: 1-256.
- STATSOFT, INC., 2003 – STATISTICA für Windows [Software-System für Datenanalyse] Version 6. www.statsoft.com.
- SWINSCOW, T. D. V. & H. KROG, 1988 – Macrolichens of East Africa. *British Museum (Natural History)*, London, 390 S.
- TER STEEGE, H. & H. J. C. CORNELISSEN, 1988 – Collecting and studying bryophytes in the canopy of standing rainforest trees. In: Glime, J. M. (ed.), *Methods in bryology*. *Proceedings of the Bryological Methods Workshop*, Mainz, S. 285-290.
- THOR, G., 1990 – The lichen genus *Chiodecton* and five allied genera. *Opera Botanica* 103: 1-92.

- TURNER, I. M., TAN, H. T. W. , WEE, Y. C., IBRAHIM, A. B., CHEW, P. T. & R. T. CORLETT, 1994 – A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8: 705-712.
- URIBE, M. & S. R. GRADSTEIN, 1998 – Catalogue of the Hepaticae and Anthocerotae of Colombia. *Bryophytorum Bibliotheca* 53: 1-99.
- UYENCO, F. R., 1963 – The species of *Coenogonium* in the United States. *The Bryologist* 66: 217-223.
- VAN DUNNÉ, H. J. F., 2001 – Establishment and development of epiphytes in secondary neotropical forests. Dissertation, Universiteit van Amsterdam, 123 S.
- VAN LEERDAM, A., ZAGT, R. J. & E. J. VENEKLAAS, 1990 – The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of a Colombian cloud-forest. *Vegetatio* 87: 59-71.
- VAN REENEN, G. B., 1987 – Altitudinal bryophyte zonation in the Andes of Colombia: a preliminary report. *Symposia Biologica Hungarica* 35: 631-637.
- VAN REENEN, G. B. A. & S. R. GRADSTEIN, 1983 – Studies on Colombian Cryptogams XX. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 163-175.
- VEENEKLAAS, E. J., ZAGT, R. J., VAN LEERDAM, A., VAN EK, R., BROEKHOVEN, A. J. & M. VAN GENDEREN, 1990 – Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia. *Vegetatio* 89: 183-192.
- WERNER, F. A., HOMEIER, J. & S. R. GRADSTEIN, im Druck – Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*.
- WHITE, F. J. & P. W. JAMES, 1985 – A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57: 1-41.
- WHITTAKER, R. H., 1972 – Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- WILCKE, W., YASIN, S., VALAREZO, C. & W. ZECH, 2001a – Change in water quality during the passage through a tropical montane rain forest in Ecuador. *Biogeochemistry* 55: 45-72.
- WILCKE, W., YASIN, S., VALAREZO, C. & W. ZECH, 2001b – Nutrient budget of three microcatchments under tropical montane forest in Ecuador. *Die Erde* 132: 61-74.
- WIRTH, V., 1995 – Flechtenflora. 2. Auflage. Eugen Ulmer Verlag Stuttgart, 661 S.
- WOLF, J. H. D., 1993 – Ecology of Epiphytes and Epiphyte communities in Montane Rain Forests, Colombia. Dissertation, University of Amsterdam, 238 S.
- WOLF, J. H. D., 1994 – Factors controlling the distribution of non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112: 15-28.
- YOSHIMURA, I. & ARVIDSSON, L., 1994 – Taxonomy and chemistry of the *Lobaria crenulata* group in Ecuador. *Acta Botanica Fennica* 150: 223-233.

Anhang

Verzeichnis

Tab. A-1. Absolute Häufigkeit der epiphytischen Flechten- und Moosarten in den fünf verschiedenen Johanssonschen Zonen im Primärwald, gestörten Wald und auf freihstehenden Bäumen in der Reserva Biológica San Francisco.....	119
Tab. A-2. Charakteristika der Arten.....	128

Tab. A-1. Absolute Häufigkeit der epiphytischen Flechten- und Moosarten in den fünf verschiedenen Johanssonschen Zonen (Z1-5) im Primärwald (P), gestörten Wald (GW) und auf freihstehenden Bäumen (FB) in der Reserva Biológica San Francisco. Z1= Stammbasis, Z2 = Stamm, Z3 = Verzweigungsbereich des Stammes, innere Krone, Z4 = Äste, mittlere Krone, Z5 = Äste, äußere Krone, o=Astoberseite, u= Astunterseite. N_{vertikal} = absolute Häufigkeit einer Art in allen Vegetationsaufnahmen, $N_{\text{horizontal}}$ = insgesamt Artenzahl pro Zone und Habitattyp.

	Primärwald										Sekundärwald					Freistehende Bäume								
	Krone					Krone					Krone													
	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u			
Lichenes	N	62	100	109	125	113	119	119	107	107	78	107	114	126	104	119	108	105	118	110	115	111	105	100
Makroflechten	244	.	.	6	11	3	9	9	4	4	1	3	8	16	7	25	16	1	7	10	28	16	39	34
<i>Bulbothrix goebelii</i> (Zenk.) Hale	47	.	.	.	1	.	2	1	1	1	.	.	1	1	.	12	4	1	.	8	2	10	4	
<i>Bulbothrix suffixa</i> (Stirt.) Hale	7	3	2	2
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	95	4	7	11	3	2	9	12	15	6	2	1	.	9	7	7
<i>Cladonia subradiata</i> (Vain.) Sandst.	319	.	4	11	16	8	16	12	12	12	.	4	15	31	17	33	19	5	12	16	31	19	27	23
<i>Coccocarpia domingensis</i> Vain.	42	.	.	1	1	1	9	4	4	4	.	.	.	1	1	6	2	.	.	4	1	2	5	4
<i>Coccocarpia erythroxyli</i> (Spreng.) Swinscow & Krog	212	.	6	7	26	17	21	10	10	10	2	2	8	26	14	18	14	1	8	10	8	2	7	5
<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) L. Arvidss. & D. J. Galloway	92	.	3	11	8	6	6	3	3	3	.	1	7	10	4	16	6	.	1	4	5	2	4	1
<i>Coccocarpia pellita</i> (Ach.) Müll. Arg.	41	.	1	3	7	3	5	5	5	5	.	.	.	2	2	5	3	.	1	1	.	1	2	2
<i>Coccocarpia stellata</i> Tuck.	34	13	10	11
<i>Coenogonium linkii</i> Ehrenb.	17	.	.	.	2	3	3	2	2	2	.	.	.	2	.	2	1	.	2
<i>Dictyonema glabratum</i> (Spreng) D. L. Hawksw.	1
<i>Dirinaria picta</i> (Swartz) Clements & Shear	57	1
<i>Erioderma verruculosum</i> Vain.	138	.	1	3	.	.	6	2	2	2	.	.	.	4	3	14	9	1	.	3	3	9	3	
<i>Heterodermia barbifera</i> K. P. Singh	461	.	14	20	33	18	34	27	27	27	6	10	23	29	26	25	22	17	24	25	28	24	31	25
<i>Heterodermia casarettiana</i> (A. Massal.) Trevis.	176	.	2	11	7	8	8	4	4	4	.	1	5	10	3	8	2	13	14	23	21	15	18	11
<i>Heterodermia corallophora</i> (Taylor) Skorepa	11	1	.	2	3	3	2
<i>Heterodermia diademata</i> (Taylor) Awas.	139	1	.	6	6	8	8	2	2	2	.	.	3	14	7	15	9	5	4	4	20	9	20	6
<i>Heterodermia flabellata</i> (Fée) Awas	8	.	2	.	.	1	2	.	.	.	3	.
<i>Heterodermia isidiophora</i> (Vain.) Awas.	3
<i>Heterodermia japonica</i> (Sato) Swinscow & Krog	396	1	11	18	32	22	33	26	26	26	7	11	23	31	17	31	20	11	14	22	21	13	19	13
<i>Heterodermia leucomela</i> (L.) Poelt	121	.	2	5	15	5	9	6	6	6	.	5	12	18	8	12	4	1	4	5	4	3	2	1
<i>Heterodermia lutescens</i> (Kurok.) Follm. & Redón																								

	Primärwald										Sekundärwald										Freistehende Bäume									
	Z1		Z2		Z3		Z4o		Z4u		Z5o		Z5u		Z1		Z2		Z3		Z4o		Z4u		Z5o		Z5u			
	62	100	109	125	113	119	107	78	107	114	126	104	119	108	105	118	110	115	111	105	105	100								
<i>Heterodermia speciosa</i> (Wulfen) Trevis.	4	2	2			
<i>Heterodermia squamulosa</i> (Degel.) W. Culb.	74	.	4	4	4	4	.	.	4	5	2	3	1	6	5	5	7	3	5	9										
<i>Heterodermia vulgaris</i> (Vain.) Follmann & Redón	94	.	2	7	3	10	4	1	.	4	7	.	13	12	2	4	5	8	3	6	2									
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>dactylifera</i>	3	1	2	.	.	.									
<i>Hypotrachyna chlorina</i> (Müll. Arg.) Hale	55	.	8	6	3	.	.	1	12	7	4	1	.	.	2	4	6	.	.	.										
<i>Hypotrachyna costaricensis</i> (Nyl.) Hale	59	.	2	11	9	4	5	5	2	3	2	.	4	1	1	4	2	2	2	.	.									
<i>Hypotrachyna rockii</i> (Zahlbr.) Hale	362	.	18	21	23	19	17	4	11	19	23	19	13	15	9	27	28	32	24	18	8									
<i>Leioderma</i> sp.	1	1									
<i>Leptogium cochleatum</i> (Dickson) P. M. Jørg	3	2	1									
<i>Leptogium coralloideum</i> (Meyen & Flot.) Vain.	5	4	.	1									
<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körb.	195	.	5	10	16	8	19	13	4	8	3	21	5	14	2	11	9	11	11	7	4									
<i>Leptogium diaphanum</i> (Sw.) Nyl. <i>Leptogium digitatum</i> (Massal.) Zahlbr.	1									
<i>Leptogium laceroideum</i> De Lesd.	162	1	6	4	13	5	7	6	4	5	5	29	10	25	17	4	4	5	7	3	2									
<i>Leptogium olivaceum</i> (Hook.) Zahlbr.	16	.	1	1	2	.	4	.	1	2	.	2	2	.	.									
<i>Leptogium phyllocarpum</i> (Pers.) Mont.	159	.	2	7	13	9	15	6	1	1	5	15	5	17	11	3	10	10	7	12	9									
<i>Lobaria subdissecta</i> (Nyl.) Vain.	144	.	9	16	21	17	13	4	1	16	10	12	4	6	2	4	.	1	3	3	1	1								
<i>Lobariella crenulata</i> (Hook. in Kunth) Yoshim.	183	.	.	2	10	8	15	12	.	2	7	17	10	28	14	5	7	15	10	8	6									
<i>Lobariella exornata</i> (Zahlbr.) Yoshim.	31	.	2	1	2	1	1	1	.	.	2	10	2	4	1	.	2	1	1	.	.									
<i>Lobariella subexornata</i> (Yoshim.) Yoshim.	62	.	.	3	14	6	5	5	.	1	2	4	2	7	1	1	3	4	2	2	.									
<i>Parmeliella pannosa</i> (Sw.) Müll. Arg. <i>Parmelinopsis horrescens</i> (T. Tayl.) Elix & Hale	156	.	4	6	21	9	12	2	1	3	5	18	4	10	2	2	6	9	18	7	10	7								
	15	1	1	1	.	2	.	1	2	4	3	.	.									

	Primärwald						Sekundärwald						Freistehende Bäume														
	Z1		Z2		Krone		Z1		Z2		Krone		Z1		Z2		Krone		Z3		Z4o		Z5o		Z5u		
	62	100	109	125	113	119	119	107	78	107	Z3	Z4o	104	119	108	105	118	110	115	111	105	105	105	100	100	100	100
<i>Parmelinopsis minarum</i> (Vain.) Elix & Hale			12	23	18	20	15	2	6	12	22	19	22	13	10	17	26	28	24	35	20						
<i>Parmotrema mellissii</i> (C. W. Dodge) Hale	1	9	20	19	10	11	9	.	2	6	5	7	6	4	1	5	5	5	4	4	.						
<i>Parmotrema rampoddense</i> (Nyl.) Hale	2	2	3	.	1	1	2	2	6	3	2	2	.						
<i>Parmotrema robustum</i> (Degel.) Hale	.	3	1	1	3	2	1	.	1	2	2	2	6	2	.	.	.						
<i>Parmotrema virescens</i> Hale	1	1	.	1	.	.	.						
<i>Phaeophyscia hispidula</i> (Ach.) Moberg	7	6	4	2	2	9	4						
<i>Physcia erumpens</i> Moberg	.	.	.	2	.	7	3	.	.	1	1	.	8	3	10	9	11	21	12	24	15						
<i>Physcia integrata</i> Nyl.	2	1	.	.	.	1	.	6	1	.	2	1	12	7	24	15						
<i>Pseudocyphellaria arvidssonii</i> D. Gallow.	.	.	1	5	2	9	8	.	.	3	13	8	20	8	5	7	10	10	8	6	7						
<i>Pseudocyphellaria aurata</i> (Ach.) Vainio	.	.	.	7	3	11	6	.	.	1	3	4	12	5	4	12	7	28	18	18	12						
<i>Pseudocyphellaria crocata</i> (L.) Vain.	4	.	.	1	2	.	1						
<i>Punctelia columbiana</i> Sérus.	4	.	.	3	2	2	1	.	1	.	3	7	1	4	9	17	15	16	10	21	13						
<i>Pyxine eschweileri</i> (Tuck.) Vain.	127	.	2	3	2	2	1	.	1	.	2	6	1	5	.	2	6	10	4	10	1						
<i>Ramalina</i> sp. A	52	.	.	1	2	.	1	.	.	1	2	.	4	.						
<i>Ramalina</i> sp. B	10	.	1	.	1	2	.	4	.						
<i>Relicina abstrusa</i> (Vain.) Hale	46	.	1	5	.	5	1	.	.	.	2	2	2	1	.	1	1	7	2	9	5						
<i>Rimelia cetrata</i> (Ach.) Hale & A. Fletcher	64	.	3	7	3	5	5	1	3	5	3	2	6	4	1	3	3	2	3	3	.						
<i>Rimelia reticulata</i> (T. Taylor) Hale & Fletcher	222	.	9	12	11	10	10	1	5	13	11	12	3	3	9	21	22	21	17	15	14						
<i>Rimelia subisidiosa</i> (Müll. Arg.) Hale	130	.	5	13	11	4	.	1	8	7	10	6	3	2	7	4	12	14	8	8	4						
<i>Sticta fuliginosa</i> (Dicks.) Ach.	104	2	3	2	4	5	2	4	3	7	2	9	4	18	3	4	3	12	3	6	5						
<i>Sticta humboldtii</i>	8	.	.	2	.	3	.	.	1	.	.	.	2						
<i>Sticta laciniata</i> Ach.	49	2	8	12	3	.	.	1	4	4	10	.	3	1	.	1						
<i>Sticta</i> sp.	3	.	.	2	1						
<i>Sticta weigeli</i> (Isert) Ach.	322	1	3	13	32	21	27	21	3	8	14	35	31	16	6	8	19	15	17	6	3						
<i>Teloschistes flavescens</i> (Sw.) Norm.	19	.	1	2	1	2	1	5	.	.	1	2	.	.	.	3	1						
<i>Usnea</i> spp.	447	.	16	28	20	29	26	.	5	20	20	16	26	24	13	34	32	32	28	35	33						

	Primärwald										Sekundärwald					Freistehende Bäume										
	Z1		Z3		Z4o		Z4u		Z5o		Z5u		Z1		Z2		Z3		Z4o		Z4u		Z5o		Z5u	
	62	100	109	125	113	119	107	78	107	78	107	114	126	104	119	108	105	118	110	115	111	105	105	100	100	100
Mikroflechten																										
<i>Arthonia cf. ilicina</i> Taylor	2	4	.	.	.	4	1	3	10	11	6	8	5	2	6	8	10				
<i>Arthonia cinnabarina</i> (DC.) Wallr.	1	1	.	2	3	2	1				
<i>Bacidia</i> sp.	1	3	3	4	3	3	6	2	1	.	.	2	9	9	8	8	10	13	15	23	20	20				
<i>Brigantiaea leucoxantha</i> (Spreng.) R. Sant. & Hafellner	.	.	.	1	1	4	2	.	.	.	1	1	1	2	1	1	4	3	1	2	1	1				
<i>Buellia</i> sp.	1	1	3	1	6	.				
<i>Candelariella</i> sp.	.	.	.	4	1	3	1	4	1	12	4	5	15	14	26	9	27	18				
<i>Chiodecton</i> sp.	3	1	.	.	.	1	1	.	.	.				
<i>Chrysothrix xanthina</i> (Vain.) Kalb	3	13	13	12	12	7	9	6	8	8	22	12	22	9	15	2	2	8	3	4	.	4				
<i>Coenogonium</i> spp.	1	4	12	4	2	7	8	16	10	10	7	8	21	1	10	5	3	5	4	10	6	10				
<i>Cresponaea lepreurii</i> (Mont.) Egea & Torrente	3	1	1				
<i>Cryptothecia rubrocincta</i> (Ehrens.) Thor	513	22	36	38	41	30	31	26	35	35	25	39	17	29	29	12	16	20	3	13	1	8				
<i>Cryptothecia</i> spp.	467	23	33	28	20	33	18	38	38	22	20	38	11	27	27	13	10	13	5	24	3	18				
<i>Dichosporidium nigrocinctum</i> (Ehrens.) Thor	52	8	3	.	1	.	1	2	2	.	.	3	.	1	1	1	7	6	6	10	.	1				
<i>Glyphis cicutricosa</i> Ach.	26	2	.	2	.	.	2	.	2	2	.	.	1	5	1	5	8				
<i>Graphidaceae</i> sp.	38	.	2	3	.	2	2	.	.	2	1	.	3	2	2	.	.	6	1	8	6	6				
<i>Graphis</i> spp.	249	2	4	5	15	8	10	12	2	8	10	13	12	11	13	5	10	14	26	20	24	25				
<i>Graphis subcinerea</i> ad int.	9	1	4	.	2	1	1	.	.			
<i>Haematomma collatum</i> (Stirt.) Dodge	33	.	1	.	1	2	.	.	2	.	.	1	1	4	1	1	4	.	1	3	8	3				
<i>Hemithecium oryzaeforme</i> (Fée) Staiger	16	.	2	.	.	1	1	.	2	.	.	1	2	5	2				
<i>Lecanora</i> sp. A	69	.	.	.	1	8	1	.	.	.	6	.	11	2	2	4	1	3	8	7	10	7				
<i>Lecanora</i> sp. B	92	.	.	1	.	3	1	.	1	.	.	.	3	.	3	5	3	5	21	10	24	15				
<i>Leparia</i> sp.	121	6	12	7	3	1	1	9	14	7	4	5	4	10	4	10	5	5	5	4	4	6				
<i>Megalospora</i> sp. nov.	7	.	.	3	2	1	1				
<i>Megalospora sulphurata</i> var. <i>nigricans</i> (Müll. Arg.) Riddle	317	1	10	18	20	19	21	16	1	14	18	25	16	21	14	11	13	14	16	18	19	12				
<i>Megalospora tuberculosa</i> (Fée) Sipman	174	.	2	4	9	5	14	10	.	1	10	8	5	16	8	7	11	9	16	12	19	8				
<i>Melaspilea diplasiospora</i> (Nyl.) (Müll. Arg.)	49	2	7	4	6	3	2	.	.	1	1	2	1	1	.	.	2	3	4	5	3	2				

	Primärwald										Sekundärwald										Freistehende Bäume									
	Krone					Krone					Krone					Krone														
	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u	Z1	Z2	Z3	Z4o	Z4u	Z5o	Z5u									
N	62	100	109	125	113	119	107	78	107	114	126	104	119	108	105	118	110	115	111	105	100									
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	3	3	2	1	.	2	4									
<i>Lepidozia cupressina</i> (Sw.) Lindenb.	1									
<i>Leptoscyphus amphibolius</i> (Nees) Grolle	.	5	7	1	.	.	1									
<i>Leptoscyphus porphyrius</i> (Nees) Grolle	2	1	1									
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	.	2	3	6	7	13	10	.	1	1	14	20	10	8	1	4	6	7	4	3	2									
<i>Metzgeria agnewii</i> Kuwah.	2	2	4	4	5	3	2									
<i>Metzgeria decipiens</i> (C. Massal.) Schiffn.	.	1	3	5	4	5	5									
<i>Metzgeria herminieri</i> Schiffn.	3	1	1	2	1	3	4									
<i>Metzgeria lechleri</i> Steph.	15	4	3	13	15	25	29	19	16	15	31	28	40	38	10	7	8	5	13	14	22									
<i>Metzgeria leptoneura</i> Spruce	4	4									
<i>Metzgeria neotropica</i> Kuwah.	4	2	2									
<i>Microlejeunea bullata</i> (Taylor) Steph.	10	27	31	38	28	37	34	16	32	31	32	36	37	39	23	24	42	34	42	42	49									
<i>Omphalanthus filiformis</i> (Sw.) Nees	17	15	26	29	19	12	5	14	13	16	22	21	12	10	7	1	9	4	8	4	1									
<i>Omphalanthus wallisii</i> (Jack & Steph.) Gradst.	.	.	.	1	1									
<i>Plagiochila bifaria</i> (Sw.) Lindenb.	.	.	3	.	.	1	1	2	1									
<i>Plagiochila deflexirama</i> Taylor	.	2	1	1	1									
<i>Plagiochila heterophylla</i> Lindenb. ex Lehm.	31	27	45	43	42	31	19	17	24	34	40	33	15	15	7	9	15	5	6	1	1									
<i>Plagiochila patzschkei</i> Steph.	101	19	17	32	19	12	2									
<i>Plagiochila superba</i> (Nees ex Sprengel) Mont. & Nees	3	1	1	1									
<i>Porella crispata</i> (Hook.) Trevis.	17	1	.	.	.	4	5	1	3	1	.	2									
<i>Radula fendleri</i> Gottsche	179	33	36	28	21	22	21	18									
<i>Radula javanica</i> Gottsche	4	4									
<i>Radula mazarunensis</i> K. Yamada	1	1									
<i>Radula mexicana</i> Lindenb. ex Gottsche	1									
<i>Radula quadrata</i> Gottsche	181	35	24	8	10	17	9	8	14	13	17	10	12	2	2									
<i>Radula tectiloba</i> Steph.	5	1	2	2	.	.									

	Primärwald										Sekundärwald					Freistehende Bäume					
	Z1	Z2	Z3	Krone			Z1	Z2	Z3	Krone			Z1	Z2	Z3	Krone					
				Z4o	Z4u	Z5o				Z4o	Z4u	Z5o				Z4o	Z4u	Z5o			
N	62	100	109	125	113	119	107	78	107	114	126	104	119	108	105	118	110	115	111	105	100
<i>Pterobryon densum</i> (Schwägr.) Hornsch.	9	7	5	5	4	1	.	6	5	4	6	.	.	1	.	1	.	2	2	.	.
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	9	1	1	1
<i>Racopilum tomentosum</i> (Hedw.) Brid.	1
<i>Schlotheimia angustata</i> Mitt.	61	14	10	1	4	.	.	1	7	11	8	4	1
<i>Schlotheimia torquata</i> (Hedw.) Brid.	13	1	2	7	2	.	.	1	.
<i>Squamidium isocladum</i> (Ren. & Cardot) Broth.	2	.	.	1	1
<i>Squamidium leucotrichum</i> (Taylor) Broth.	4	1	2	.	.	1
<i>Syrrophodon gaudichaudii</i> Mont.	58	20	8	13	10	6	1
<i>Syrrophodon leprieurii</i> Mont.	1	1
<i>Syrrophodon prolifer</i> Schwägr.	1	1
<i>Thuidium tomentosum</i> Schimp.	29	13	1	12	3
<i>Toloxis imponderosa</i> (Taylor) W. R. Buck	229	7	9	13	12	11	10	2	8	19	19	12	8	9	8	13	14	14	13	8	9
<i>Zygodon reinwardtii</i> (Hornsch.) A. Braun	267	.	13	20	16	16	10	6	18	21	21	26	13	12	16	18	16	6	5	3	3

Tab. A-2. Charakteristika der Arten

Wuchsformen: bl = blättrig, fil = filamentös, krus = krustig, squ = schuppig, str = strau-
chig; D = Decke, F = Filz, Gh = Gehänge, Hr = Hochrasen, Kr = Kurzrasen,
S = Schweif, We = Wedel ;

Ökologische Spezialisierung: Sch = Schattenepiphyt, So = Sonnenepiphyt, Gen = Ge-
neralist;

Biogeographie: A = Andin, E = Endemisch, G = Guyana-Hochland, nA = nördlich Andin,
N = Neotropisch, T = Temperat, W = Pantropisch, Z = Zentralamerikanisch,

Verbreitungsschwerpunkt und Indikatorwerte:

kalkuliert nach der Methode von Dufrene & Legendre (1997); Monte Carlo Test,

Signifikanzniveaus: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$;

P = Primärwald, GW = Gestörter Wald, FB = Freistehende Bäume.

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
Lichenes						
Makroflechten						
<u>Cladoniaceae</u>						
Cladonia pyxidata	str	So	T	GW	1.1	n. s.
Cladonia subradiata	str	Gen	W	GW	6.3	*
<u>Coccocarpiaceae</u>						
Coccocarpia domingensis	bl	Gen	N	FB	18.8	***
Coccocarpia erythroxyli	bl	So	T	FB	2.1	n.s.
Coccocarpia palmicola	bl	Gen	W	P	10.7	**
Coccocarpia pellita	bl	So	W	GW	6.8	**
Coccocarpia stellata	bl	Gen	W	P	2.3	n.s.
<u>Collembataceae</u>						
Leptogium cochleatum	bl	So	W	GW	0.9	*
Leptogium coralloideum	bl	So	W	GW	1.5	**
Leptogium cyanescens	bl	Gen	W	P	8.6	n.s.
Leptogium diaphanum	bl	So	N	FB	0.3	n.s.
Leptogium digitatum	bl	So	W	P	0.3	n.s.
Leptogium laceroides	bl	Gen	T	GW	17.0	***
Leptogium olivaceum	bl	So	N	GW	1.6	n.s.
Leptogium phyllocarpum	bl	Gen	W	GW	5.8	n.s.
<u>Dictyonemaceae</u>						
Dictyonema glabratum	fil	So	N	P	1.5	n.s.
<u>Gyalectaceae</u>						
Coenogonium linkii.	fil	Sch	W	GW	3.3	n.s.
<u>Lobariaceae</u>						
Lobaria subdissecta	bl	Gen	N	P	12.4	***
Lobariella crenulata	bl	So	N	GW	8.9	n.s.
Lobariella exornata	bl	So	N	GW	3.1	*
Lobariella subexornata	bl	So	N	P	3.8	n.s.
Pseudocyphellaria arvidssonii	bl	So	cA	FB	5.9	n.s.
Pseudocyphellaria aurata	bl	So	T	FB	19.3	***
Pseudocyphellaria crocata	bl	So	T	P	1.2	*
Sticta fuliginosa	bl	Gen	T	GW	7.8	**
Sticta humboldtii	bl	So	nA	GW	0.6	n.s.
Sticta laciniata	bl	Gen	N	P	4.0	**
Sticta sp.	bl	So	-	P	0.9	n.s.
Sticta weigeli	bl	Gen	T	GW	19.5	***

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
<u>Pannariaceae</u>						
Dirinaria picta	bl	So	W	FB	0.3	n.s.
Erioderma verruculosum	bl	So	N	GW	4.9	**
Leioderma sp.	bl	So	-	GW	0.3	n.s.
Parmeliella pannosa	squ	Gen	W	P	5.7	n.s.
<u>Parmeliaceae</u>						
Bulbothrix goebelii	bl	So	W	FB	24.2	***
Bulbothrix suffixa	bl	So	W	FB	4.3	**
Hypotrachyna cf. dactylifera	bl	Gen	N	FB	0.9	n.s.
Hypotrachyna chlorina	bl	Gen	W	GW	2.9	n.s.
Hypotrachyna costaricensis	bl	So	N	P	4.1	*
Hypotrachyna rockii	bl	Gen	W	FB	22.7	***
Parmelinopsis horrescens	bl	So	T	FB	2.5	**
Parmelinopsis minarum	bl	Gen	T	FB	25.2	***
Parmotrema mellissii	bl	Gen	W	P	16.2	***
Parmotrema rampoddense	bl	So	W	FB	4.0	**
Parmotrema robustum	bl	Gen	W	P	1.8	n.s.
Parmotrema viresecens	bl	So	nA	FB	0.4	n.s.
Punctelia columbiana	bl	So	N	FB	1.1	*
Relicina abstrusa	bl	Gen	W	FB	4.4	**
Rimelia cetrata	bl	Gen	W	P	2.6	n.s.
Rimelia reticulata	bl	Gen	W	FB	22.3	***
Rimelia subsidiosa	bl	Gen	W	FB	6.3	n.s.
<u>Physciaceae</u>						
Heterodermia barbifera	bl	So	W	FB	14.1	***
Heterodermia casarettiana	bl	Gen	W	FB	23.0	**
Heterodermia corallophora	bl	So	N	FB	25.2	***
Heterodermia diademata	bl	So	W	GW	3.2	***
Heterodermia flabellata	bl	So	W	FB	9.7	**
Heterodermia isidiophora	bl	Sch	W	FB	1.0	n.s.
Heterodermia japonica	bl	Sch	W	GW	0.9	*
Heterodermia leucomela	bl	Gen	W	GW	16.2	n.s.
Heterodermia lutescens	bl	Gen	W	GW	6.9	*
Heterodermia speciosa	bl	Sch	W	FB	1.1	*
Heterodermia squamulosa	bl	Gen	W	FB	5.9	**
Heterodermia vulgaris	bl	Gen	N	GW	4.0	n.s.
Phaeophyscia hispidula	bl	So	W	FB	9.7	***
Physcia erumpens	bl	So	N	FB	24.2	***
Physcia integrata	bl	So	W	FB	15.1	***
Pyxine eschweileri	bl	So	N	FB	25.0	***
<u>Ramalinaceae</u>						
Ramalina sp. A	str	So	-	FB	7.1	***
Ramalina sp. B	str	Gen	-	FB	0.7	n.s.
<u>Teloschistaceae</u>						
Teloschistes flavescens	str	So	W	FB	1.1	n.s.
<u>Usneaceae</u>						
Usnea spp.	str	Gen	-	FB	35.0	***

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
Mikroflechten						
<u>Arthoniaceae</u>						
Arthonia cinnabarina	krus	So	-	FB	1.3	*
Arthonia cf. ilicina	krus	So	W	FB	8.9	***
Cryptothecia rubrocincta	krus	Gen	W	P	27.5	***
Cryptothecia spp.	krus	Gen	-	GW	24.9	***
<u>Bacidiaceae</u>						
Bacidia sp.	krus	Gen	-	FB	23.0	***
Phyllopsora spp.	squa	Gen	-	P	21.2	n.s.
Tephromela atra	krus	So	T	FB	7.6	***
<u>Brigantiaceae</u>						
Brigantiaea leucoxantha	krus	So	W	FB	1.3	n.s.
<u>Candellariaceae</u>						
Candelariella sp.	krus	So	-	FB	27.4	***
<u>Chrysotrichaceae</u>						
Chrysothrix xanthina	krus	Gen	W	GW	11.8	**
<u>Fungi Imperfecti</u>						
Lepraria sp.	krus	Gen	-	GW	7.7	*
<u>Graphidaceae</u>						
Glyphis cicatricosa	krus	So	W	FB	4.8	***
Graphidaceae sp.	krus	So	-	FB	3.5	*
Graphis spp.	krus	Gen	-	FB	18.9	***
Graphis subcinerea	krus	So	W	FB	2.6	***
Hemithecium oryzaeforme	krus	So	N	GW	2.7	**
Phaeographis scalpturata	krus	So	N	FB	14.5	***
Platygramme caesiopruinosa	krus	So	W	FB	3.2	***
<u>Gyalectaceae</u>						
Coenogonium spp.	krus	Gen	-	GW	9.5	**
<u>Haematommataceae</u>						
Haematomma collatum	krus	So	W	FB	2.8	*
<u>Lecanoraceae</u>						
Lecanora sp. A	krus	So	-	FB	7.8	***
Lecanora sp. B	krus	So	-	FB	21.6	***
<u>Megalosporaceae</u>						
Megalospora sp. nov.	krus	So	E	P	1.7	**
Megalospora sulphurata var. nigricans	krus	Gen	W	P	11.3	n.s.
Megalospora tuberculosa	krus	Gen	W	FB	12.7	***
<u>Melaspileaceae</u>						
Melaspilea diplasiospora	krus	Gen	W	P	3.3	n.s.
<u>Micareaceae</u>						
Micareea spp.	krus	Gen	-	FB	11.1	***

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
<u>Opegraphaceae</u>						
Dichosporidium nigrescens	krus	Sch	N	FB	2.8	n.s.
Opegrapha sp.	krus	So	-	FB	0.3	n.s.
<u>Pertusariaceae</u>						
Ochrolechia sp.	krus	So	-	FB	10.3	***
Pertusaria sp.	krus	Gen	-	FB	16.7	***
Pertusaria velata	krus	Gen	T	FB	19.8	***
<u>Phlyctidiaceae</u>						
Phlyctella andensis	krus	So	W	FB	14.0	***
<u>Physciaceae</u>						
Buellia sp.	krus	So	-	FB	3.0	***
<u>Placynthiaceae</u>						
Polychidium dendriscum	krus	So	-	FB	7.9	n.s.
<u>Pyrenulaceae</u>						
Pyrenula sp.	krus	Gen	-	GW	8.7	**
<u>Rocellaceae</u>						
Chiodecton sp.	krus	So	-	FB	0.4	n.s.
Cresponea lepieurii	krus	Sch	W	P	0.5	n.s.
<u>Thelotremaaceae</u>						
Myriotrema hartii	krus	So	W	P	1.0	n.s.
Ocellularia sp.	krus	So	-	GW	0.4	n.s.
<u>Trichotheliaceae</u>						
Porina sp.	krus	Gen	-	GW	4.5	**
<u>Trypetheliaceae</u>						
Polymeridium sp. A	fil	Gen	T	FB	28.6	***
Polymeridium sp. B	krus	Gen	-	FB	0.3	n.s.
Trypetheliaceae spp.	krus	Gen	-	P	7.8	***
<u>Verrucariaceae</u>						
Normandina pulchella	squa	Gen	T	FB	34.8	***
Hepaticae						
<u>Geocalycaceae</u>						
Leptoscyphus amphibolius	D	Gen	N	P	4.0	***
Leptoscyphus porphyrius	D	So	N	GW	1.2	*
<u>Herbertaceae</u>						
Herbertus pensilis	Hr	So	N	P	1.1	n.s.

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
<u>Jubulaceae</u>						
Frullania apiculata	D	So	W	FB	4.6	***
Frullania brasiliensis	D	Gen	N	FB	29.2	**
Frullania cuencensis	D	So	A	P	0.3	n.s.
Frullania ericoides	D	So	W	FB	2.3	***
Frullania intumescens	D	Gen	N	P	6.1	***
Frullania kunzei	D	Gen	N	GW	8.9	n.s.
Frullania montagnei	D	So	A	GW	1.1	n.s.
Frullania mucronata	D	So	A	P	0.8	n.s.
Frullania peruviana	D	So	A	P	0.3	n.s.
Frullania riojaneirensis	D	So	W	FB	3.8	***
Frullania serrata	D	Gen	W	P	4.4	***
<u>Jungermanniaceae</u>						
Jamesoniella rubricaulis	Hr	So	N	P	1.5	n.s.
<u>Lejeuneaceae</u>						
Anoplolejeunea conferta	D	Gen	N	P	19.2	***
Aureolejeunea fulva	D	So	A	FB	3.9	n.s.
Brachiolejeunea laxifolia	D	So	N	P	0.9	n.s.
Ceratolejeunea filaria	D	Gen	A	P	12.3	***
Ceratolejeunea grandiloba	D	Gen	nA	P	2.4	*
Cheilolejeunea acutangula	D	So	N	GW	1.6	**
Diplasiolejeunea johnsonii	D	So	C	FB	10.3	
Diplasiolejeunea paucertii	D	So	A	GW	7.7	***
Diplasiolejeunea unidentata	D	So	N	FB	0.9	n.s.
Drepanolejeunea spp.	D	Gen	-	FB	17.8	***
Frullanoides densifolia	D	So	N	FB	11.7	***
Harpalejeunea stricta.	D	Gen	N	P	3.1	**
Lejeunea flava	D	Gen	W	GW	33.6	***
Lejeunea ramulosa	D	Gen	A	FB	18.3	***
Lepidolejeunea involuta	F	Sch	W	P	4.3	***
Leucolejeunea xanthocarpa	D	Gen	W	GW	7.4	**
Microlejeunea bullata	D	Gen	N	FB	41.0	***
Omphalanthus filiformis	Gh	Gen	N	P	18.7	***
Omphalanthus wallisii	D	So	nA	P	0.6	n.s.
Taxilejeunea pterigonia	Gh	So	N	P	2.3	n.s.
<u>Lepidoziaceae</u>						
Bazzania bidens	F	Sch	C	P	0.5	n.s.
Bazzania hookeri	F	Sch	N	P	2.0	**
Bazzania robusta	F	So	N	GW	0.3	n.s.
Bazzania taleana	F	Sch	N	P	0.6	n.s.
Lepidozia cupressina	D	Gen	N	P	0.3	n.s.
Telaranea nematodes	F	Sch	W	P	0.3	n.s.
<u>Metzgeriaceae</u>						
Metzgeria agnewii	D	Gen	W	P	6.4	***
Metzgeria decipiens	D	Gen	W	P	6.6	***
Metzgeria herminieri	D	So	C	GW	4.4	***
Metzgeria lechleri	D	Gen	N	GW	32.8	***
Metzgeria leptoneura	D	Sch	W	P	1.2	*
Metzgeria neotropica	D	So	A	P	1.2	*

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
<u>Plagiochilaceae</u>						
Plagiochila bifaria	We	So	N	P	0.7	n.s.
Plagiochila deflexirama	We	So	N	P	0.4	n.s.
Plagiochila heterophylla	We	Gen	N	P	41.5	***
Plagiochila patzschkei	We	Sch	A	GW	5.7	*
Plagiochila superba	We	Sch	N	P	0.4	n.s.
<u>Porellaceae</u>						
Porella crispata	We	So	N	GW	3.5	***
<u>Radulaceae</u>						
Radula fendleri	D	Gen	N	P	51.7	***
Radula javanica	D	Sch	W	GW	1.2	**
Radula mazarunensis	D	Sch	G	P	0.3	n.s.
Radula mexicana	D	So	N	GW	0.3	n.s.
Radula quadrata	D	So	N	GW	24.8	***
Radula tectiloba	D	So	N	FB	1.4	*
Radula voluta	D	So	N	GW	3.5	***
<u>Trichocoleaceae</u>						
Trichocolea tomentosa	F	Gen	N	GW	2.5	n.s.
Musci						
<u>Calymperaceae</u>						
Syrhropodon gaudichaudii	Kr	Sch	W	GW	2.6	n.s.
Syrhropodon lepreurii	Kr	Sch	N	GW	0.3	n.s.
Syrhropodon prolifer	Kr	Sch	W	GW	0.3	n.s.
<u>Dicranaceae</u>						
Campylopus fragilis	Hr	Gen	nT	GW	2.5	**
Campylopus huallagensis	Hr	Gen	A	GW	5.4	n.s.
Holomitrium arboreum	Hr	Gen	N	P	3.2	*
<u>Fissidentaceae</u>						
Fissidens sp.	Kr	Sch	-	P	0.3	n.s.
<u>Leucobryaceae</u>						
Leucobryum antillarum	Hr	Gen	N	P	1.7	**
<u>Meteoriaceae</u>						
Meteoridium remotifolium	Gh	Gen	N	P	2.1	n.s.
Orthostichella pentasticha	Gh	Gen	N	P	2.5	*
Squamidium isocladum	Gh	So	N	P	0.6	n.s.
Squamidium leucotrichum	Gh	So	N	GW	1.2	*
Toloxis imponderosa	Gh	Gen	N	FB	10.1	n.s.
<u>Neckeraceae</u>						
Neckera urnigera	We	So	N	GW	0.3	n.s.
Neckeropsis undulata	We	Sch	N	GW	0.3	n.s.

	Wuchs- form	Speziali- sierung	Biogeo- graphie	Verbreitungs- schwerpunkt	Indikator- wert (%)	p
<u>Orthotrichaceae</u>						
Groutiella chimborazensis	Kr	So	nT	FB	4.3	*
Groutiella tomentosa	Kr	So	W	FB	2.3	***
Macromitrium aureum	Kr	So	nA	FB	0.9	n.s.
Macromitrium cirrosum	Kr	Gen	N	GW	7.4	n.s.
Macromitrium guatemalense	Kr	Gen	N	P	1.7	*
Macromitrium trichophyllum	Hr	So	nA	P	2.0	n.s.
Schlotheimia angustata.	Kr	Gen	N	P	5.2	**
Schlotheimia torquata	Kr	So	N	FB	3.4	***
Zygodon reinwardtii	Kr	Gen	W	GW	14.8	**
<u>Phyllogoniaceae</u>						
Phyllogonium fulgens	Gh	Sch	N	P	0.9	n.s.
<u>Prionodontaceae</u>						
Prionodon densus	S	Gen	W	GW	5.3	**
<u>Pterobryaceae</u>						
Pterobryon densum	We	Gen	N	P	4.6	*
<u>Racopilaceae</u>						
Racopilum tomentosum	D	Sch	W	P	0.3	n.s.
<u>Rhizogoniaceae</u>						
Pyrrhobryum spiniforme	Hr	Sch	W	P	2.7	**
<u>Sematophyllaceae</u>						
Acroporium pungens	D	Gen	N	GW	25.5	***
<u>Thuidiaceae</u>						
Thuidium tomentosum	F	Sch	N	GW	2.4	n.s.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. S. Rob Gradstein für die interessante Themenstellung, die Möglichkeit der Mitarbeit in Ecuador, für vielfältige Anregungen und Kommentare sowie immerwährende Unterstützung besonders bedanken. Ebenso dankbar bin ich meinem zweiten Betreuer Dr. Harrie J. M. Sipman für die stetige Gesprächs- und große Hilfsbereitschaft, die sehr nützlichen Unterweisungen in lichenologischen Aspekten und freien Zugang zu seiner Privatliteratur.

Bei PD Dr. Markus Hauck bedanke ich mich für die freundliche und unkomplizierte Übernahme des Korreferats.

Eine Reihe von Personen, die mich während meines Geländeaufenthaltes unterstützt haben, sind meinem Dank gewiss: Stefano Torracchi (Universidad Tecnica de Loja) und Fernando Santin (Universidad Nacional de Loja) für die tatkräftige Assistenz bei der Geländearbeit und der Aufbereitung der Proben, die Counterparts Zohfre Aguirre (Herbar Universidad Nacional de Loja) und Dr. Hugo Navarrete (Herbar Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito) für die organisatorische Hilfe bei der Ausstellung der Forschungs- und Ausfuhrgenehmigungen (INEFAN Nr. 0014-PNPZA), Ivan Gayler (Nature and Culture International) für die Möglichkeit der Nutzung der Reserva Biológica San Francisco als Untersuchungsgebiet, Ingo Holz für die Einführung in die Welt der Moose und des Baumkletterns, Jürgen Homeier für die Hilfe zur Bestimmung der Untersuchungsbäume, Thorsten Krömer für die Überlassung von Dataloggern und Michael Sauer für erlebnisreiche Geländetage. Für das freundschaftliche Arbeitsklima und die vielen schönen Stunden auf der Estación Científica San Francisco und in Loja danke ich allen dort Forschenden. Ein Dankeschön an Maria Feijoó und Familie für ihre Herzlichkeit, Einblicke ins ecuadorianische Leben und die gute Essensversorgung auf der Forschungsstation. Carlos und Blanca Aguirre danke ich für die stets freundschaftliche Aufnahme in ihrem Haus in Quito während meiner Aufenthalte in der Hauptstadt.

Während der Auswertungsphase haben Prof. Dr. S. Rob Gradstein, Dr. Jochen Heinrichs, Dr. Denise Pinheiro da Costa, Dr. M. Elena Reiner-Drehwald, Alfons Schäfer-Verwimp, Dr. Harrie J. M. Sipman und Kohsaku Yamada die Durchsicht einiger Taxa übernommen. Vielen Dank für diese wertvolle Arbeit. Dr. M. Elena Reiner-Drehwald und Claritza Gradstein-Serna danke ich außerdem für Übersetzungen ins Spanische.

PD Dr. Harald Kürschner sowie Dr. G. Parolly verdanke ich die gute Kooperation bei der Laubmoosbestimmung und im Projekt. Fragen zur Estimationsmethode beantwortete PD Dr. Michael Kessler.

Bei Herrn Prof. Werner Greuter bedanke ich mich für die Möglichkeit meine Arbeit am Botanischen Museum Berlin-Dahlem fortsetzen zu können, bei Frau Dr. Regine Jahn und Frau Gisela Kuhlmann für ihr großes organisatorisches Engagement sowie den Museumspraktikanten Viktor Wellhöfer und Sebastian Busch für die Ausführung von Laborarbeiten. Silke Beckedorf und Daniela Riechmann sei gedankt für fleißiges Korrekturlesen des Manuskripts.

Ermöglicht wurde das Projekt durch die Finanzierung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG: GR 1588/5; FOR 402/1).

Schließlich bin ich meinen Eltern und Geschwistern, meiner „Schwiegerfamilie“ und allen Freunden sehr dankbar für ihren Rückhalt. Meinem Freund und Lebensgefährten Peter Grobe danke ich herzlich für den stets regen Gedankenaustausch, die liebevolle Unterstützung und die gemeinsame schöne Zeit, nun zu dritt mit Yara.

Lebenslauf

Nicole Melanie Nöske, geb. am 19.02.1971 in Bad Segeberg

- 2001-2004 Dissertation am Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Abt. Systematische Botanik; Georg-August-Universität Göttingen; wissenschaftliche Mitarbeiterin im DFG-Projekt GR 1588 der Forschergruppe FOR 402; 8-monatige Geländearbeit in Ecuador.
- 2000 Diplomabschluss in Biologie;
Hauptfach: Botanik, Nebenfächer: Mikrobiologie, Publizistik und Kommunikationswissenschaften.
- Diplomarbeit: „Die Biodiversität der Flechten auf Granit im Arboretum des Monte Limbara Sud auf Sardinien“, angefertigt am Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Abt. Systematische Botanik; 4 monatige Geländearbeit auf Sardinien.
- 1999 Fachkursstipendium des DAAD zur Teilnahme am Korsikaseminar der Association Française de Lichenologie.
- 1996-2000 Studentische später wissenschaftliche Hilfskraft am Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften.
- 1993-2000 Biologie-Studium; Georg-August-Universität Göttingen.
- 1991-1993 Au-pair-Aufenthalt und Sprachkurse in Florenz, Italien.
- 1991 Allgemeine Hochschulreife in Bad Segeberg.