Einfluss von Klima und Topographie auf Struktur, Zusammensetzung und Dynamik eines tropischen Wolkenwaldes in Monteverde, Costa Rica

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
der Georg August Universität Göttingen

vorgelegt von Achim Häger
geboren in Traben – Trarbach

Göttingen 2006

D7

1. Gutachter: Prof. Dr. Achim Dohrenbusch

2. Gutachter: Prof. Dr. Gode Gravenhorst

Tag der mündlichen Prüfung: 27.04.2006

http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2006/haeger/haeger.pdf

Die dem Äquator nahe Gebirgsgegend hat einen anderen, nicht genügsam beachteten Vorzug: es ist der Teil der Oberfläche unseres Planeten, wo im engsten Raume die Mannigfaltigkeit der Natureindrücke ihr Maximum erreicht.

Alexander von Humboldt

Danksagung

Ich danke Prof. Dr. Achim Dohrenbusch dafür, dass er mir ermöglichte, dieses Thema zu bearbeiten, für seine Unterstützung, wertvolle wissenschaftliche Diskussionen und Anregungen.

Diese Arbeit wäre ohne die Mitwirkung der folgenden Personen und Institutionen nicht möglich gewesen:

Dipl. Forstw. Przemyslaw Walotek war für mich in Monteverde mit seiner Mitarbeit, seinen Ideen und seiner Freundschaft eine unschätzbare Hilfe.

Ich danke Dr. Julio Calvo und Dr. Dagoberto Arias dafür, dass sie das Projekt in Costa Rica von Anfang an unterstützt haben.

Dem Centro Científico Tropical bin ich zu besonderem Dank für seine freundliche Kooperation in Monteverde verpflichtet. An dieser Stelle möchte ich besonders den ehemaligen Direktor des Reservates, MSc. Rafael Bolaños erwähnen.

Dr. William Haber danke ich für die Bestimmung der holzigen Pflanzen und für alles, was ich bei unserer Zusammenarbeit lernen konnte.

Die Ratschläge von Dr. Robert Lawton waren aufgrund seiner langjährigen Erfahrung im Untersuchungsgebiet eine große Hilfe und Inspiration.

Dr. Conrado Tobón und MSc. Arnoud Frumau von der Universität in Amsterdam danke ich für ihre wertvolle wissenschaftliche Unterstützung durch Ratschläge, Diskussionen und Messdaten.

Ich danke der Familie Leitón in San Luis für ihre logistische Unterstützung bei der Einrichtung der beiden unteren Parzellen auf der Pazifikseite des Transekts.

Weiterhin möchte ich mich bei den Praktikanten César Jiménez und Rasmus Revermann für die mehrwöchige tatkräftige Hilfe in Monteverde bedanken.

Rodrigo Solano hat mir einen Teil der technischen Ausstattung zur Verfügung gestellt.

Dr. Luitgard Schwendenmann hat mir als Lektorin des Manuskripts mit vielen Ratschlägen sehr geholfen.

Die Illustrationen zu Methoden und Ergebnissen des Epiphyten – Programms stammen von Wolfgang Tambour.

Mein ganz besonderer Dank gilt meiner Familie in Deutschland und Costa Rica und meiner Frau Cinthia.

Das Projekt wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Inhalt

Tabellenverzeichnis…….……... v
Abbildungsverzeichnis……..……... viii
Abkürzungsverzeichnis…….……..... xiii

1. Einleitung……...……... 1
1.1 Tropische Wolkenwälder…… 1
1.2 Costa Rica…… 2
1.2.1 Geografie und Geologie……..……. 2
1.2.2 Klima……..……..…... 3
1.2.3 Vegetation……...……..…. 4
1.2.4 Wirtschaft……...……..... 5
1.3 Das Untersuchungsgebiet……. 6
1.3.1 Geographie und Relief……..... 6
1.3.2 Geologie……..... 6
1.3.3 Böden…….. 7
1.3.4 Klima……..…. 7
1.3.4.1 Temperatur und Niederschläge……. 7
1.3.4.2 Saisonalität……...…. 8
1.3.5 Vegetation……..…… 8
1.3.6 Die Reserva Biológica Bosque Nuboso Monteverde..... 9
1.4 Zielsetzung der Arbeit…… 10

2. Methode……..... 13
2.1 Anlage des Transekts, Auswahl der Probeflächen…...…… 13
2.2 Klimamessungen……...……..... 14
2.2.1 Niederschläge…….…...…… 15
2.2.2 Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit……..……. 19
2.2.3 Windgeschwindigkeit……..…..…… 20
2.2.4 Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)……..……... 20
2.3 Boden……...…… 21
2.3.1 Volumetrischer Wassergehalt……..…... 21

2.3.2 Bodenprofile……..… 21
2.3.3 Chemische Analysen…… 22
2.3.4 Biomasse der Humusauflage…….. 22
2.3.5 Klassifizierung der Böden …..…….. 23
2.4 Waldstruktur und Komposition…….. 23
2.4.1 Bestandesaufnahme……...……..…... 23
2.4.2 Diversität und Zusammensetzung……...…….. 26
2.4.3 Epiphyten……..…. 27
2.4.3.1 Auswahl und Erschließung der Probebäume…..… 27
2.4.3.2 Vermessung der Probebäume……... 28
2.4.3.3 Probenahme……..... 30
2.4.3.4 Analyse der Proben……. 31
2.4.3.5 Hochrechnung der epiphytischen Biomasse…… 32
2.4.3.6 Auswertung der Probenfotos…….. 32
2.5 Walddynamik……... 33
2.5.1 Windwurf……..... 33
2.5.2 Totholzaufnahme……..…… 34
2.5.3 Verjüngung……..... 34
2.5.4 Zuwachsmessungen……..……..... 35
2.6 Datenanalyse……...…… 35

3. Ergebnisse……...……..... 37
3.1 Klima……..... 37
3.1.1 Niederschläge……...……..... 37
3.1.1.1 Regen……..…….. 37
3.1.1.2 Horizontale Niederschläge……..……... 39
3.1.1.3 Bestandesniederschlag……..……. 40
3.1.1.4 Chemische Eigenschaften der Niederschläge……. 43
3.1.2 Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit……... 45
3.1.3 Wind……...…..... 49
3.1.4 Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)…… 54
3.2 Boden……..…… 57
3.2.1 Profilbeschreibungen……..……..... 57
3.2.2 Biomasse der Humusauflagen…… 66
3.2.3 Chemische Eigenschaften der Böden…… 68

3.2.4 Volumetrische Wassergehalte der Böden…….….. 75
3.3 Struktur und Zusammensetzung der Wälder……. 81
3.3.1 Bestandesaufnahme…….... 81
3.3.1.1 Volumenberechnung……..……..... 81
3.3.1.2 Inventurdaten der Versuchsflächen und Baumartenzusammensetzung……..……..... 85
3.3.1.3 Verbreitung der beschriebenen Waldtypen im Untersuchungsgebiet……... 98
3.3.1.4 Bestandeshöhenkurven und Durchmesserverteilung……..…… 98
3.3.1.5 BHD – Höhenkurven einzelner Baumarten…….. 101
3.3.2 Diversität…….... 106
3.3.2.1 Diversitäts – Indices……. 106
3.3.2.2 Arten – Arealkurven……. 111
3.3.2.3 Verteilung der wichtigsten Familien über den Transekt…….……... 113
3.3.2.4 Verteilung der wichtigsten Bäume und Sträucher über den Transekt….……... 115
3.3.3 Einfluss von Umweltfaktoren auf Struktur und Zusammensetzung der Bestände…….. 118
3.3.3.1 Topographie……..……... 119
3.3.3.2 Klima……...…..……. 121
3.3.3.3 Boden…….…… 122
3.3.3.4 Verbreitung einiger Baumarten entlang von Umweltgradienten……..…….. 124
3.3.4 Einfluss von Kroneneigenschaften auf Wolken – Interzeption und Bestandesniederschlag……..…….. 127
3.3.5 Epiphyten…….…...……... 132
3.3.5.1 Epiphytische Biomasse……..… 132
3.3.5.2 Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse innerhalb der einzelnen Probebäume…….. 139
3.3.5.3 Einfluss von Umweltfaktoren auf die Biomasse der epiphytischen Komponenten…….. 146
3.3.5.4 Diversität der Epiphyten…….……..... 148
3.3.5.5 Humuseigenschaften……..……. 153
3.3.5.6 Blattflächen der Epiphyten ……..….. 156
3.4 Walddynamik…….……..... 161
3.4.1 Störungen und Totholz…….……... 161

3.4.2 Verjüngungsdynamik…… 167
3.4.3 Zuwachs……... 175

4. Diskussion…….……..... 181
4.1 Die Wälder im Untersuchungsgebiet…….……..... 181
4.1.1 Repräsentanz der Flächengröße….…….…….. 181
4.1.2 Klassifikationssysteme…….……..... 182
4.1.3 Die Lebenszonen nach Holdridge auf dem Versuchsflächentransekt…….……..... 183
4.2 Einfluss der Umweltbedingungen auf Waldstruktur und –dynamik… 188
4.3 Mögliche Auswirkungen des regionalen und globalen Klimawandels…….. 212
4.4 Schlussfolgerungen für die Erhaltung und die Bewirtschaftung tropischer Wolkenwälder…….…….. 220

5. Zusammenfassung……...……. 223
5.1 Zusammenfassung……..……... 223
5.2 Summary……..……..... 228
5.3 Resumen……..……..... 232

6. Literaturverzeichnis……..…… 239

7. Anhang……..……..... 248

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Jahresniederschläge von März 2003 bis Februar 2004 für alle Klimastationen …….	37
Tab. 2:	Relationen von Bestandesniederschlag zu Freilandniederschlag für den Beobachtungszeitraum von August bis Dezember 2003…….….	40
Tab. 3:	Relationen von Bestandesniederschlag zu Freilandniederschlag im Zeitraum von einem Jahr (März 2003 bis Februar 2004) für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN)……..	41
Tab. 4:	Chemische Eigenschaften der verschiedenen Niederschlagstypen am Ende der Trockenzeit und in der Regenzeit 2003 auf der Atlantikseite, der Kammlage und der Pazifikseite des Transekts (n = 18)…….	44
Tab. 5:	Vergleich der Mittelwerte und Schwankungen von Minimum- und Maximumtemperaturen im Bestandesinneren der Flächen 1, 4 und 8 von März 2003 bis Februar 2004……..	47
Tab. 6:	Monatliche Mittelwerte, Minima und Standardabweichungen für die relative Luftfeuchtigkeit auf den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) von März 2003 bis Oktober 2003……	48
Tab. 7:	Mittlere monatliche Windgeschwindigkeiten im Jahresgang für die Klimastation der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN), dazu im Vergleich die mittleren Windgeschwindigkeiten für die Klimastation der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) in den Monaten März bis Juni 2004……..	49
Tab. 8:	Profil Fläche 1 / Unterfläche 3 (Atlantikseite, 1200 m NN)…….....	57
Tab. 9:	Profil Fläche 2 / Unterfläche 1 (Atlantikseite, 1320 m NN)……...	58
Tab. 10:	Profil Fläche 2 / Unterfläche 5 (Atlantikseite, 1320 m NN)…….....	59
Tab. 11:	Profil Fläche 3 / Unterfläche 5 (Atlantikseite, 1450 m NN)…….....	60
Tab. 12:	Profil Fläche 4 / Unterfläche 1 (Kammlage, 1500 m NN)……	61
Tab. 13:	Profil Fläche 4 / Unterfläche 5 (Kammlage, 1500 m NN)……	62
Tab. 14:	Profil Fläche 5 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1450 m NN)……..	63
Tab. 15:	Profil Fläche 7 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1260 m NN)……..	64
Tab. 16:	Profil Fläche 8 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1200 m NN)……..	65
Tab. 17:	Zusammenhänge zwischen N – und P – Konzentrationen im Oberboden (5 cm) und klimatischen Faktoren, sowie der Mächtigkeit der Humusauflage……	73
Tab. 18:	Konzentrationen der Mikronährelemente auf den Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe……	74
Tab. 19:	Anzahl der Monate, in denen der volumetrische Wassergehalt des Bodens um 5 % bzw. um 20 % vom Jahresmittelwert (März 2003 bis Februar 2004) abweicht…….	78

Tab. 20: Anzahl der Familien, Gattungen und Arten, sowie Shannon – Index (H') für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7, und 8…….……. 107

Tab. 21: Bestandesdiversitätsindex nach Jaehne und Dohrenbusch (1997) für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7, und 8……. 110

Tab. 22: Abundanz, Dominanz (Kronenprojektionsfläche), Frequenz, Importance – Value – Index und Artenanzahl der 20 wichtigsten Familien auf allen Versuchsflächen des Transekts…….. 113

Tab. 23: Absolute Dominanz (Kronenprojektionsfläche, Σ KP) und relative Abundanz, Frequenz und Dominanz, sowie Importance – Value – Index für die 18 vorherrschenden Arten auf allen Versuchsflächen des Transekts (Gesamtfläche 3200 m^2) …… 116

Tab. 24: Verteilung der 18 vorherrschenden Arten auf dem Transekt mit Angabe der absoluten Dominanzen (Summe der Kronenprojektionsflächen aller Individuen einer Art, KP) und relativen Dominanzen [%] bezogen auf die einzelnen Versuchsflächen…..……... 117

Tab. 25: Ergebnis des H – Tests auf Unterschiede zwischen den Rangmitteln der Standortparameter für die Verteilung der Baumarten..……... 127

Tab. 26: Gesamtgröße der beprobten Fläche je Baum und deren prozentualer Anteil an der gesamten Rindenoberfläche der Probebäume für die Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…… 133

Tab. 27: Epiphytische Biomasse und Artendichte (Gefäßpflanzen) in einem windexponierten Wolkenwald in 1450 m NN auf der Pazifikseite und in einem trockeneren und stärker saisonal geprägten Waldtyp in 1200 m NN auf der Pazifikseite …….……. 134

Tab. 28: Epiphytische Biomasse und Artendichte (Gefäßpflanzen) für zwei Referenzprobebäume der obersten Kronenschicht auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage 1500 m NN)…… 135

Tab. 29: Arten der acht Epiphytenprobebäume……... 136

Tab. 30: Statistische Zusammenhänge (Korrelationskoeffizient) zwischen epiphytischer Biomasse der acht Probebäume auf den Flächen 1, 4, 5 und 8 und klimatischen Faktoren (Regen und horizontale Niederschläge von März 2003 bis Dezember 2003, Temperaturmessungen von März 2003 bis Februar 2004) …….. 146

Tab. 31: N - Gehalte der Humusproben aus dem Stamm- (St) und Kronenbereich (Kr) der Probebäume aus der obersten Kronenschicht auf den Flächen1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…… 156

Tab. 32: Berechnete einseitige Blattoberfläche aller Epiphyten je Probebaum……. 157

Tab. 33: Volumen der zusammengebrochenen Bäume von März 2003 bis Februar 2004 und dessen Relation zu Gesamtholzvolumen und Zuwachs…….. 164

Tab. 34: Totholzvolumen je ha für die einzelnen Versuchsflächen (stehend: BHD ≥ 5 cm; liegend: Mittendurchmesser ≥ 5 cm)…..... 166

Tab. 35: Ergebnisse der Verjüngungsaufnahmen für die Versuchsflächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8 ……..……... 168

Tab. 36: **Einfluss von Bodeneigenschaften auf die Diversität der Verjüngungsschicht (n = 8)……... 174**

Tab. 37: **Zuwachsprobebäume der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN)……... 176**

Tab. 38: **Zuwachsprobebäume der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN)…….. 177**

Tab. 39: **Zuwachsprobebäume der Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……. 177**

Tab. 40: **Jährliche Zuwachswerte für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) auf der Grundlage der Zuwachsmessungen von Juni 2003 bis Juni 2004…….. 178**

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Lage der Versuchsflächen……. 14

Abb. 2: Skizze des selbstkonstruierten Nebelfängers nach Grunow……... 16

Abb. 3: Fotografische Vermessung stehender Bäume mit Maßstabseilen…… 30

Abb. 4: Jahresgänge von Regen und horizontalen Niederschlägen von März 2003 bis März (Februar) 2004 für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……... 38

Abb. 5: Verteilung und Variation des monatlichen Bestandesniederschlages auf allen Klimastationen im Zeitraum von August bis Dezember 2003 (Dargestellt sind Median, 5. Und 95. Perzentile)…….. 42

Abb. 6: Zusammenhang zwischen dem Bestandesniederschlag und der Summe aus Regen und horizontalen Niederschlägen (zweiwöchige Messperioden), für die weniger windexponierten Flächen, bei denen die Bestandesniederschläge im Mittel unterhalb der Freilandniederschläge lagen (Flächen 1, 5, 6 und 8) …… 43

Abb. 7: Mittlere monatliche Temperaturen und Standardabweichungen für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) im Zeitraum von März 2003 bis März 2004…… 46

Abb. 8: Mittlere tägliche Windgeschwindigkeiten an den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) im März 2004…….. 50

Abb. 9: Häufigkeitsverteilung der Windrichtung für die Fläche 1 für den Zeitraum von März 2004 bis Juli 2004…… 51

Abb. 10: Häufigkeitsverteilung der Windrichtung für die Fläche 8 für März 2004.. 52

Abb. 11: Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit und horizontaler Niederschlagsmenge in den zweiwöchigen Messperioden von April 2003 bis Februar 2004 für die Messungen der Klimastation auf Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 16)…….. 53

Abb. 12: Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit und maximaler Temperatur im Bestand in den zweiwöchigen Messperioden von Mai 2003 bis Mai 2004 für die Messungen der Klimastation auf Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 25)…….. 54

Abb. 13: Jahresgang der photosynthetisch aktiven Strahlung für die Klimastation der Fläche 4 (keine Messungen für Mai 2003), Strahlungssummen pro Tag von 6.00 bis 18.00 Uhr und Tagesmittelwerte für die einzelnen Monate in Mol Photonen m^{-2} (Einstein)…… 55

Abb. 14: Typische Tagesgänge der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) auf dem Gebirgskamm im April 2003 (Trockenzeit, Sonnenstand mittags um 90°), im Oktober 2003 (Regenzeit) und im Dezember 2003 (Übergangsperiode mit regelmäßiger dichter Bewölkung, Sonnenstand mittags bei 57°) …… 56

Abb. 15: Beziehung zwischen Neigungen > 10° und Mächtigkeit von A – und B – Horizont (n = 7)…….. 66

Abb. 16: Räumliche Schwankungen innerhalb der Versuchsflächen (Standardabweichung der Gesamthumusmenge, n = 2) und saisonale Dynamik der Streu- / Humusschicht von der Trockenperiode (Mai 2004, TZ) zur Regenzeit (Juli 2004, RZ), auf Fläche 3 nur einmalige Probenahme…….. 67

Abb. 17: Verteilung der pH – Werte und der Bodenazidität über die Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe…… 69

Abb. 18: Verteilung der effektiven Kationenaustauschkapazität (AK_e) und der Basensättigung (Berechnung ohne den Anteil von Na) über die Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe…… 70

Abb. 19: Kationenkonzentrationen der Bodenlösung auf den Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe…… 71

Abb. 20: Einfluss der effektiven Kationenaustauschkapazität (AK_e) auf die Anzahl der Feinwurzeln auf einem 10 cm breiten Streifen in der Intensivwurzelschicht, (n = 9)…… 72

Abb. 21: Verteilung der Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen über Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe…… 73

Abb. 22: Mittlerer volumetrischer Wassergehalt des Bodens an allen Klimastationen (mit Standardabweichung) in 5 cm und 30 cm Bodentiefe im Zeitraum von März 2003 bis Februar 2004 …… 75

Abb. 23: Vergleich der volumetrischen Wassergehalte an allen Klimastationen für die Monate April 2003 (Trockenzeit) und November 2003 (Regenzeit)……. 76

Abb. 24: Beziehung zwischen der Höhe über NN und dem mittleren jährlichen volumetrischen Wassergehalt in 30 cm Bodentiefe für die Atlantikseite (n = 6) und für die Pazifikseite (n = 7)……..... 77

Abb. 25: Beziehung zwischen dem mittleren jährlichen Bodenwassergehalt in 30 cm Tiefe und der Mächtigkeit der Bodenschicht, in der sich die Feinwurzeln intensiv konzentrieren…… 80

Abb. 26: Beispiele für unregelmäßige Baumformen: Epiphytenprobebäume auf den Flächen 3 (Atlantikseite, 1440 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN), aufgrund von Stelzwurzeln und polykormen Stammformen können Formzahlen (Gesamtholzvolumen) > 0,9 erreicht werden……. 82

Abb. 27: Zusammenhang von BHD und Formzahlen für Gesamtholzvolumen und Derbholz von Probebäumen (verschiedene Baumarten) aus der unteren, mittleren und oberen Bestandesschicht der Flächen 1, 3, 4, 5 und 8 (n = 14)…… 83

Abb. 28: Beziehung zwischen BHD und Volumen von Probebäumen (verschiedene Baumarten) aus der unteren, mittleren und oberen Bestandesschicht der Flächen 1, 3, 4, 5 und 8 (n = 15)……. 84

Abb. 29: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 1 (1200 m NN, Atlantikseite)……. 86

Abb. 30: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 2 (1320 m NN, Atlantikseite)……. 88

Abb. 31: **Profilzeichnung mit Exposition (Unterflächen 4 / 5 und 1 / 2) und Bestandesdaten für Fläche 3 (1440 m NN, Atlantikseite)…….. 89**

Abb. 32: **Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 4 (1500 m NN, Kammlage)…… 92**

Abb. 33: **Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 5 (1450 m NN, Pazifikseite). …… 94**

Abb. 34: **Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 7 (1260 m NN, Pazifikseite)…….. 95**

Abb. 35: **Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 8 (1200 m NN, Pazifikseite)……..... 96**

Abb. 36: **Verteilung der Überschirmung über die Flächen des Transekts, Darstellung von Median, 5. und 95. Perzentil, für Fläche 6 (Pazifikseite, 1320 m NN) liegen keine Daten vor……..... 97**

Abb. 37: **Bestandeshöhenkurven für die Untersuchungsflächen des Transekts (alle Baumarten), Fläche 6 wurde unvollständig aufgenommen (350 m^2) 99**

Abb. 38: **Durchmesserverteilung für die Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN) nach 5 cm Klassen; n = 78…… 100**

Abb. 39: **BHD – Höhenkurven für Baumarten, die häufig in den höheren Lagen des Transekts auftreten……. 102**

Abb. 40: **BHD – Höhenkurven für Baumarten, die im gesamten Untersuchungsgebiet vorkommen. Vergleich der Höhenkurven für Individuen von *Elaeagia auriculata, Meliosma vernicosa* und *Guarea* sp. auf dem Transekt in Monteverde, mit Bäumen derselben Arten in einem Bestand wenige Kilometer weiter nördlich in etwa 1450 m NN auf der Atlantikseite, an einem windgeschützteren Standort (San Gerardo)……. 103**

Abb. 41: **BHD – Höhenkurven für Baumarten, die häufig in den tieferen Lagen des Transekts auftreten……. 105**

Abb. 42: **Frequenzdiagramme für die Flächen 1 (Atlantikseite 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…… 108**

Abb. 43: **Artenarealkurven für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8……... 111**

Abb. 44: **Arten - Arealkurve für alle Flächen des Transekts……. 112**

Abb. 45: **Verteilung der häufigsten Familien über die Flächen des Transekts, nach dem prozentualen Anteil am Importance – Value – Index ……. 115**

Abb. 46: **Zusammenhang zwischen Höhe über NN und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen der Pazifikseite (Lee, n = 4) und auf der Atlantikseite (Luv, n = 5) des Transekts…… 120**

Abb. 47: **Beziehung zwischen der Höhe über NN und dem mittleren h/d – Verhältnis der Bäume der mittleren und oberen Bestandesschicht (n = 8)……... 120**

Abb. 48: **Beziehung zwischen jährlicher mittlerer Minimaltemperatur (März 2003 bis Februar 2004) und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen (n = 7) ……... 121**

Abb. 49: **Beziehung zwischen Bodenazidität und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen (n = 9)……..……... 122**

Abb. 50: Zusammenhang zwischen maximaler Baumhöhe und effektiver Kationenaustauschkapazität (Ak_e), r^2 = 0,26 (n. s.); n = 9..... 123

Abb. 51: Verteilung abundanter und frequenter Baumarten entlang verschiedener Standortgradienten auf dem Transekt (Höhe ü NN, mittlere Minimaltemperaturen im Bestand und mittlerer volumetrischer Wassergehalt in 5 cm Bodentiefe von März 2003 bis Februar 2004, pH in 5 cm Bodentiefe, Darstellung von Median, 5. und 95. Perzentil……. 124

Abb. 52: Beispielhafte Grundrissdarstellung der Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN), innerhalb der gestrichelten Quadrate wurde die Kronenschirmfläche digital vermessen, daneben Regenmenge und Variation der Bestandesniederschläge auf der Versuchsfläche im Zeitraum von August bis Dezember 2003……. 128

Abb. 53: Zusammenhang zwischen der Summe des Bestandesniederschlages von August bis Dezember 2003 und der Kronenschirmfläche der Bäume aus der oberen und mittleren Bestandesschicht A) für alle Versuchsflächen (n = 26) und B) für die Flächen 2, 3 und 4 (n = 12)…… 130

Abb. 54: Adventive Feinwurzelbildung am Ast eines Probebaums (Melastomataceen) in seiner epiphytischen Moos– und Humusauflage (Fläche 4, Kammlage, 1500 m NN) ……. 137

Abb. 55: Mittlere epiphytische Gesamtbiomasse auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…….. 138

Abb. 56: Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse auf den Probebäumen der Flächen 5 (Pazifikseite 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN), Biomasseangaben bezogen auf 1 m^2 Rindenoberfläche…… 139

Abb. 57: Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse auf den Referenzprobebäumen aus der obersten Kronenschicht der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN), Biomasseangaben bezogen auf 1 m^2 Rindenoberfläche……. 140

Abb. 58: Biomasse der Bryophyten, bezogen auf die beprobte Rindenoberfläche, auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…… 143

Abb. 59: Verteilung der Deckungsgrade von Filmfarnen (Hymenophyllaceen) über die Probebäume der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……... 144

Abb. 60: Zusammenhang zwischen horizontalen Niederschlägen (März 2003 bis Dezember 2003) und der Trockenmasse der Bryophyten am Stamm der Probebäume auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN); n = 7…… 148

Abb. 61: Verteilung der Artenanzahl vaskulärer Epiphyten, bezogen auf die gesamte beprobte Rindenoberfläche, auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)…… 149

Abb. 62: Verteilung der Artendichte je dm^2 (Gefäßpflanzen) auf den Probebäumen der Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……... 151

Abb. 63: **Verteilung der Artendichte je dm^2 (Gefäßpflanzen) auf den Referenzprobebäumen aus der oberen Kronenschicht der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN) …….. 152**

Abb. 64: **Chemische Eigenschaften der Humusproben aus dem Stamm- (St) und Kronenbereich (Kr) der Probebäume aus der obersten Kronenschicht auf den Flächen1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……... 155**

Abb. 65: **Beziehungen zwischen den Ergebnissen von Blattflächenermittlung durch Digitalfotos am Baum und den Ergebnissen der exakten fotografischen Vermessung im Labor für verschiedene epiphytische Komponenten (Gefäßpflanzen)..... 159**

Abb. 66: **Beziehung zwischen den Ergebnissen der Volumenschätzung der Bryophyten am Baum und der im Labor ermittelten Biomasse…….. 160**

Abb. 67: **Kartierung aller zusammengebrochenen Bäume der oberen und mittleren Bestandesschicht auf einem 50 m breiten Streifen entlang des Transekts (März 2003 bis Februar 2004), die Zahlen bezeichnen den Monat des jeweiligen Schadereignisses …….. 161**

Abb. 68: **Anzahl der zusammengebrochenen Bäume (n ha^{-1}) von März 2003 bis Februar 2004 je Höhenstufe entlang des Transekts, oben: Betrachtung von 100 m – Höhenstufen, unten: 50 m Höhenstufen…… 163**

Abb. 69: **Anteil von Totholzvolumen (stehend und liegend) am Volumen des verbleibenden Bestandes für die Versuchsflächen…… 167**

Abb. 70: **Zusammenhang zwischen Überschirmung und Pflanzenzahl je m^2 in der Kraut- und Strauchschicht für alle Versuchsflächen / Unterflächen (n = 19)..... 169**

Abb. 71: **Zusammensetzung und Pflanzendichte der Strauchschicht (Pflanzen zwischen 0,5 und 5 m Höhe) für sechs Versuchsflächen entlang des Transekts (Anteil an der Gesamtpflanzenzahl, Aufnahmefläche jeweils 12 m^2), daneben ist die mittlere Kronenüberschirmung (mit Standardabweichung, n = 8) der Flächen angegeben……..... 171**

Abb. 72 **Regressionsmodelle für den jährlichen BHD – Zuwachs in Abhängigkeit von dem Ausgangsdurchmesser für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN; n = 18), 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 18) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN; n = 16) ……. 175**

Abb. 73: **Mittlerer BHD – Zuwachs und Standardabweichung je Quartal von Juni 2003 bis Juni 2004 für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)……. 179**

Abb. 74: **Veränderung der heutigen Wolkenwaldfläche in Monteverde bei einer Verschiebung der klimatischen Rahmenbedingungen um 200, beziehungsweise um 400 Höhenmeter durch regionalen und globalen Klimawandel…….. 217**

Abkürzungsverzeichnis

Einheiten und häufig verwendete Abkürzungen:

Ak_e	Effektive Kationen – Austauschkapazität
asl	Above Sea Level
BHD	Brusthöhendurchmesser
ET	Evapotranspiration
h/d – Verhältnis	Höhen – Durchmesserverhältnis
H’	Shannon – Index
LAI	Leaf Area Index
LAI_E	Leaf Area Index (nur Epiphyten)
msnm	Metros Sobre el Nivel del Mar
µS	Mikrosiemens cm^{-1}, elektrische Leitfähigkeit
Ol	Streuschicht
Of	Fermentationsschicht (der Humusauflage)
Oh	Humifizierungshorizont
PAR	Photosynthetic Active Radiation
ppm	Parts per Million
s_x	Standardabweichung

Institutionen :

CCAD	Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo
CCT / TSC	Centro Científico Tropical / Tropical Science Center
FSC	Forest Stewardship Council
ICE	Instituto Costarricense de Electricidad
IPCC	Intergovermental Panel on Climate Change

ITCR	Instituto Tecnológico de Costa Rica
IUCN	International Union For Conservation of Nature
USDA	United States Department of Agriculture
WWF	World Wide Fund For Nature

1. Einleitung

1.1 Tropische Wolkenwälder

Tropische Nebel- oder Wolkenwälder (Tropical Montane Cloud Forest, Bosque Nuboso) kommen etwa zwischen 23° nördlicher Breite und 25° südlicher Breite überall dort vor, wo in einem schmalen Höhengürtel die Wolken regelmäßig die Vegetation bedecken. Beispielsweise in den Kordilleren Mittel- und Südamerikas, im östlichen und zentralen Afrika, in Indonesien, Malaysia, auf den Philippinen, Papua - Neuguinea oder in der Karibik. Abhängig von der Entfernung zum Meer, der Exposition und der geographischen Breite kann diese Höhenstufe bei wenigen hundert Metern bis hin zu fast 4000 Metern über dem Meeresspiegel liegen. Die tropischen Wolkenwälder machen weniger als 1% der globalen Waldfläche aus (Kapelle, 2004; Bubb et al., 2004). Sie unterscheiden sich von den tropischen Tieflandregenwäldern hauptsächlich durch niedrigeren Wuchs der Bäume und vergleichsweise geringere Artenvielfalt der holzigen Pflanzen. Der Anteil endemischer Pflanzen– und Tierarten ist dagegen oft sehr hoch. Zum typischen Waldbild gehören Baumfarne in der unteren bis mittleren Bestandesschicht (Bruijnzeel und Hamilton, 2000, Kapelle und Brown, 2001). Die Kronen der Bäume sind über und über mit Aufsitzerpflanzen (Epiphyten) bedeckt. Diese Pflanzen erreichen in der Wolkenwaldzone die höchste Biomasse und Artenvielfalt, hierzu gehören vor allem Orchideen, Bromelien, Farne und Moose (Benzing, 1990; Nadkarni et al., 2000; Bruijnzeel und Hamilton 2000). Das Klima ist entsprechend der Höhenlage mild bis kühl (etwa 8°C bis 20°C) und jährliche Regenfälle schwanken gewöhnlich zwischen 500 und 6000, im Extremfall bis zu 10000 mm. Eine entscheidende hydrologische Besonderheit in diesen Gebieten ist der zusätzliche Eintrag von Niederschlägen durch die Auskämmung von Wolken und Nebel an der Vegetation. In zahlreichen tropischen Regionen, besonders unter dem Einfluss von wechselfeuchtem Klima, sind die Menschen zur Deckung ihres Bedarfs an Trinkwasser, für die Landwirtschaft und für die Nutzung von Wasserkraft zur Energiegewinnung auf diese zusätzlichen Einträge angewiesen (Bruijnzeel and Proctor, 1995; Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Kapelle, 2004).

Die weltweite Situation der tropischen Bergregenwälder ist unter dem Druck von Bevölkerungsexplosion, Armut und unkontrollierter Landnutzung alarmierend. In den

80er Jahren erreichte die jährliche Abholzungsrate 2,5 Millionen Hektar. In Kolumbien, einem der Länder mit den bedeutendsten Vorkommen an Wolkenwäldern in Mittel- und Südamerika, existieren nur noch 10 – 20 % der ursprünglichen Bedeckung. Globaler Klimawandel, die Veränderung von regionalem Klima nach großflächigen Entwaldungen, der Verlust und die Fragmentierung von Lebensräumen sind zur Bedrohung für viele charakteristische Arten der Wolkenwälder geworden (Still et al. 1999; Pounds et al., 1999; Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Bubb et al. 2004; Kapelle, 2004). In Costa Rica ist das plötzliche Verschwinden der endemischen Goldkröte (*Bufo periglenes*), zusammen mit 24 anderen Amphibienarten im Monteverde - Reservat nach den El Niño Jahren 1986/1987 ein bekanntes Beispiel (Pounds und Crumb, 1993), ebenso wie die Bedrohung des prächtigen „Göttervogels“ Mittelamerikas, des Quetzal. Etwa ein Drittel der tropischen Wolkenwälder befindet sich inzwischen in Schutzgebieten verschiedener Kategorien (Kapelle, 2004).

Es gibt viele nachhaltige Nutzungsformen in tropischen Bergregenwäldern, wie die selektive Nutzung von Sekundärwaldbeständen auf ehemaligen Weideflächen, „Agro – Forst“ Systeme oder Ökotourismus. Kenntnisse über die ökologischen und sozioökonomischen Rahmenbedingungen sind dabei dringend erforderlich, um von den vielfältigen Möglichkeiten profitieren zu können, die solche Ökosysteme bieten (Bubb et al., 2004; Kapelle, 2004).

1.2 Costa Rica

1.2.1 Geographie und Geologie

Costa Rica liegt zwischen 08°02‘ und 11°13‘ nördlicher Breite sowie 82°33‘ und 85°57‘ westlicher Länge und bildet einen Teil der mittelamerikanischen Landbrücke. Die Fläche des Landes beträgt 51100 km^2.

Eine steile Gebirgskette verläuft von Nordwest nach Südost. Vulkanische Tätigkeit, tektonische Hebung und Faltung dauern in Mittelamerika bis heute an. Im Nordwesten bilden vulkanische Formationen aus dem Quartär die bis zu knapp 2000 m hohe Cordillera de Guanacaste. Im Süden schließt sich die erdgeschichtlich ältere Cordillera de Tilarán an (vgl. **Kap. 1.3.2**). Sie geht in die Cordillera Central über, die auf 3430 m Höhe ansteigt (Vulkan Irazú). Im Südwesten schließt sich das zentrale Hochtal an, während das Gebirge im Osten zur karibischen Tiefebene abfällt. Die

Cordillera de Talamanca zieht sich schließlich bis nach Panama. Sie stellt den höchsten Teil der Gebirgskette dar und besteht hauptsächlich aus maritimen Sedimenten und Intrusivgesteinen aus dem Tertiär. Der Chirripó, der höchste Berg Costa Ricas erreicht 3820 m NN. Die karibische Tiefebene ist an der Grenze zu Panama nur sehr schmal, im Norden dagegen bis zu 200 km breit. Dort finden sich vor allem alluviale Sedimente. Das pazifische Tiefland ist geologisch stark gegliedert. Im Norden (Nicoya Halbinsel) überwiegen vulkanische Gesteine und Sedimente wie Grauwacke und Kalkstein aus dem Jura und aus der Kreidezeit. Der Süden ist durch alluviale Ablagerungen und tertiäre Sedimente mit vulkanischen Einschlüssen geprägt (Janzen, 1983; Clark et al., 2000; v. Barrata 2003; CCAD, 2004).

1.2.2 Klima

Sonneneinstrahlung, Temperatur

Die tägliche Sonneneinstrahlung beträgt durchschnittlich 12 Stunden, mit einer Differenz von 70 Minuten zwischen dem 21. Juni und dem 21. Dezember.

Auf ihrer Bahn zwischen den Wendekreisen steht die Sonne über Costa Rica zweimal im Jahr im Zenith, am 16. April, sowie am 28. August. Die Differenz zwischen dem wärmsten und dem kältesten Monat beträgt nirgendwo mehr als 5°C. März und April sind die wärmsten Monate des Jahres, von November bis Januar werden die tiefsten Temperaturen erreicht. Die Durchschnittstemperaturen liegen auf der karibischen Seite Costa Ricas bei 26 °C in Meereshöhe und fallen mit steigender Höhe um 0,5/100 m. Auf der Pazifikseite liegen sie, bedingt durch geringere Bewölkung etwas höher bei 27,6 °C und fallen um 0,6°C/100 m Höhe (Coen, 1983; Herrera, 1985)

Atmosphärische Wettersysteme

Das Klima Costa Ricas wird entscheidend durch folgende Wettersysteme beeinflusst: die innertropische Konvergenzzone, tropische Tiefdruckgebiete in der Karibik („easterly waves“), polare Kaltfronten und lokale Zirkulationen. Die Enge der mittelamerikanischen Landbrücke bedingt dabei, dass atmosphärische Störungen, die im karibischen Meer entstehen, auch die Niederschläge auf der Westseite des

Landes beeinflussen können. Kontinentale Tiefdruckgebiete werden nicht aufgebaut (Coen, 1983).

Niederschläge

Die Verteilung der Niederschläge in Costa Rica ist durch starke Unterschiede auf relativ kleinem Raum geprägt. Das Instituto Meterológico Nacional unterscheidet nach Herrera (1985) folgende drei Niederschlagsregionen: "Regimen costero Atlántico" (tropisch immerfeuchtes Klima, 2500 bis 5500 mm Niederschlag im Jahr), "Regimen Atlántico" (3000 bis über 7000 mm, mit einem Maximum bei rund 1000 m NN) und "Régimen Pacífico" (tropisch wechselfeuchtes Klima, mit 1500 mm im Nordwesten und bis zu 6000 mm auf der Osa Halbinsel).

1.2.3 Vegetation

Nach G.S Hartshorn (1983) verwendet man in Costa Rica zur Klassifizierung der Vegetation in erster Linie das System der Lebenszonen von Holdridge (1947). Das System umfasst weltweit 120 Lebenszonen, die nach einfachen klimatischen Daten eingeteilt werden. Holdridge verwendet dabei folgende Größen:

a) die Biotemperatur als Jahresmittel, wobei Werte unter 0 °C und über 30 °C unberücksichtigt bleiben

b) der mittlere jährliche Niederschlag

c) die potentielle Evapotranspiration (ET)

Mit Hilfe dieser Eingangsgrößen, sowie der geographischen Breite und Höhe über NN lässt sich aus einem dreidimensionalen Diagramm die Lebenszone ablesen, die nach lokalen Bedingungen weiter in edaphische, atmosphärische und hydrische Assoziationen untergliedert werden können. Holdridge (1967) geht davon aus, dass diese bioklimatologischen Rahmendaten jeweils eine charakteristische, natürliche Vegetation bedingen.

In Costa Rica können 12 Lebenszonen unterschieden werden, von denen zum Teil heute nur noch Fragmente bestehen, da praktisch alle ebenen und leicht zugänglichen Flächen landwirtschaftlich genutzt werden (Wagner, 1999). Die ungewöhnliche Artendiversität des kleinen Landes ist eine Folge der Bildung der mittelamerikanischen Landbrücke im Pliozän vor 5 bis 3 Mio. Jahren und der Vielfalt

an verschiedenen Lebensräumen aufgrund der geographischen Gliederung. Es konnten Tier- und Pflanzenarten aus Nord- und Südamerika zuwandern, die unabhängig voneinander entstanden waren (Arias und Dohrenbusch, 2001).

1.2.4 Wirtschaft

Costa Rica hat rund 4 Mio. Einwohner. Das Bruttosozialprodukt lag 2001 bei 4060 US $ je Einwohner. Davon entfallen 9 % auf den Agrarsektor, 29 % auf Industrie und 62 % auf Dienstleistungen, hier spielt der Tourismus mit Einnahmen von 1,3 Mrd. US $ (2001) eine besondere Rolle. Ein Drittel des Außenhandels findet mit den USA statt. Die wichtigsten Exportgüter sind Bananen, Kaffee, Fisch und sonstige Agrarerzeugnisse (zusammen 23 %) sowie Industrieprodukte mit einem Anteil von 20 % (v. Barrata 2003).

Wald und Forstwirtschaft

Nach Hartshorn (1983) war Costa Rica ursprünglich fast vollständig mit Wald bedeckt. Die heutige Waldfläche beträgt rund 23200 km^2, das sind etwa 46 % des Landes (Rodriguez, 2002). In den 70er Jahren erreichte die Entwaldung mit 50000 ha pro Jahr die höchste Rate weltweit, Mitte der 80er Jahre waren es immer noch 42000 ha pro Jahr. (Arias und Dohrenbusch, 2001). 1979 wurden die ersten nationalen Aufforstungsprogramme ins Leben gerufen und 1998 betrug die aufgeforstete Fläche etwa 180000 ha (Arias, 2002). Durch das Waldgesetz von 1996 wurden finanzielle Anreize für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung geschaffen (vgl. **Kap. 4.4**) und die Umwandlung von Primärwäldern in andere Nutzungsformen ist inzwischen verboten. In den Jahren 1997 bis 2000 konnte die jährliche Entwaldungsrate auf gut 3000 ha pro Jahr reduziert werden (Rodriguez, 2002). Rund 49000 ha der Plantagen sind in Costa Rica durch den FSC zertifiziert. Im Jahr 2001 betrug der Anteil der Einnahmen aus dem Handel mit Holz und Holzprodukten am Bruttoinlandsprodukt 0,8 % (Rodriguez, 2002; v. Barrata, 2003).

In Costa Rica fällt mehr als ein Viertel der Landesfläche unter Schutzgebiete verschiedener Kategorien (Programa Estado de la Nación, 2005). Arias und Dohrenbusch (2001) weisen jedoch auch darauf hin, dass es in Mittelamerika häufig an finanziellen und personellen Mitteln zur Sicherung dieser Gebiete fehlt. So stammt ein Drittel des Holzes, das in Costa Rica auf den Markt gelangt, nach wie vor aus illegalem Einschlag (Rodríguez, 2002).

1.3 Das Untersuchungsgebiet

1.3.1 Geographie und Relief

Die Cordillera de Tilarán verläuft etwa 60 km in südöstliche Richtung von 10°25‘N, 84°50‘W in der Nähe des Vulkan Arenal bis 10°05‘N, 84°30‘W. Der Gebirgskamm bildet die kontinentale Wasserscheide im Nordwesten Costa Ricas. Nordöstlich erstreckt sich eine ausgedehnte Ebene, die Llanura de San Carlos etwa 100 km bis zur Karibikküste. Nur 30 km im Südwesten befindet sich der Golf von Nicoya (Lawton und Dryer, 1980).

An der Nordgrenze des Monteverde Reservates befindet sich der Cerro sin Nombre, mit 1859 m der höchste Punkt der Cordillera de Tilarán. Weiter südlich schließt sich auf etwa 1500 m NN das "Brillant Gap" an, eine ebene Fläche von ungefähr 1 km Breite und 3 km Länge. Östlich dieses ebenen Abschnittes der kontinentalen Wasserscheide fällt eine steile Wand etwa 100 m tief zum oberen Tal des Peñas Blancas Flusses ab. Der Peñas Blancas ist einer der größten Nebenflüsse des Río San Juan, der die Grenze zu Nicaragua bildet. Die Flüsse Caño Negro und Chiquito münden nördlich in den Arenalsee. Die wichtigsten Flüsse auf der Pazifikseite der Monteverde – Region sind der Río Guacimal, sowie der Río San Luis. Die Oberläufe der Flüsse sind auf beiden Seiten der kontinentalen Wasserscheide durch sehr steiles Relief und tiefe Erosionsrinnen geprägt (Lawton und Dryer, 1980; Haber, 1996, Clark et al. 2000).

1.3.2 Geologie

Die Cordillera de Tilarán ist durch Vulkanismus, tektonische Hebung und Faltung im Tertiär entstanden und gehört größtenteils zur so genannten Aguacate Formation (Clark et al., 2000). Die ältesten Schichten dieser Formation stammen aus dem späten Miozän (8,5 bis 10,5 Mio. Jahre), die jüngeren aus dem Pliozän (2,6 bis 4,3 Mio. Jahre). Sie setzen sich aus Andesiten, Basalt, Breccien und Tuff zusammen. Im Quartär dauerte die heftige vulkanische Tätigkeit bis ins Pleistozän (600000 Jahre) weiter an. Andesitische Lava und Tuff aus dieser Zeit bilden die Monteverde Formation. Sie tritt stellenweise an den oberen Hängen der Cordillera de Tilarán auf und bildet Schichten von bis zu mehreren hundert Metern Tiefe.

1.3.3 Böden

Die Böden des Untersuchungsgebietes sind aus leicht bis mäßig verwittertem vulkanischem Ausgangssubstrat der Aguacate und Monteverde Formationen entstanden und werden gemäß der Taxonomie des USDA von 1999 zum größten Teil als Andisole und Inceptisole klassifiziert. Diese Substrate sind wesentlich jünger als die stark verwitterten Oxisole und Ultisole, wie sie für den tropischen Tieflandregenwald typisch sind und bieten Pflanzen daher deutlich günstigere Nährstoffbedingungen.

Als Andisole werden allgemein Böden vulkanischen Ursprungs bezeichnet, deren Tonfraktion überwiegend aus Allophan (sekundäre Aluminiumsilikate) bestehen. In Monteverde werden sie zur Unterordnung der Udands gezählt, da sie sich unter feuchten Klimabedingungen entwickelt haben. Es können sich mächtige Humusauflagen infolge niedriger Zersetzungsraten bilden. Inceptisole sind junge, kaum verwitterte Böden, die beispielsweise durch Erdrutsche freigelegt wurden (Clark et al. 2000; Scheffer et al. 1998).

1.3.4 Klima

1.3.4.1 Temperatur und Niederschläge

Das Klima im Untersuchungsgebiet ist geprägt durch die Höhenlage, starke Nordost-Passate und durch den Verlauf der kontinentalen Wasserscheide. Für Monteverde (1460 m NN) bestehen seit 1956 Temperatur- und Niederschlagsmessungen. Die durchschnittliche Jahrestemperatur beträgt 18,5 °C. Höchsttemperaturen liegen bei 27°C, Tiefstwerte bei 9 °C (Clark et al. 2000).

Es treten deutliche Unterschiede in der Saisonalität der Niederschläge zwischen der Atlantik- und der Pazifikseite der Kordilliere auf. Während die Luvseite der Berge fast ganzjährig Niederschläge erhält, steht die Leeseite stärker unter pazifischem Einfluss, die Folge ist dort eine ausgeprägte Trockenzeit von Januar bis Anfang Mai. San Luis, auf der Pazifikseite in 700 m NN, erhält etwa 2000 mm pro Jahr. Auf der Atlantikseite, im Tal des Peñas Blancas, in etwa 900 m NN kann man von einer Niederschlagsmenge um 7000 mm ausgehen. Das Klima auf dem Gebirgskamm der Wasserscheide ist durch beide Seiten beeinflusst, praktisch das ganze Jahr in

Wolken gehüllt und den Passatwinden ausgesetzt (Haber, 1996). Nach Clark et al. (2000) stellen zusätzliche Niederschlagseinträge durch Wolkenauskämmung für die passatwindexponierten Wälder der Gebirgskämme in Monteverde eine entscheidende hydrologische Komponente dar.

1.3.4.2 Saisonalität

Die Regenzeit dauert in Monteverde von Mitte Mai bis Oktober. Die höchsten Niederschläge treten unter Einfluss der innertropischen Konvergenzzone (ITCZ) im Juni und in den Monaten September und Oktober auf, wenn karibische Tiefdruckgebiete Luftmassen vom Pazifik über die Bergkette heranziehen. Zwischen Juli und August befindet sich die ITCZ bei etwa 12° an ihrem nördlichsten Punkt, dann macht sich der „veranillo“ (etwa: kleiner Sommer) bemerkbar. Auf der Pazifikseite beruhigt sich die Wetterlage für ungefähr zwei Wochen, während dieser Effekt auf der Atlantikseite der Kordilliere weniger ausgeprägt ist.

Die Übergangsperiode von November bis Januar ist durch starke, tief liegende Stratus- und Stratokumulusbewölkung charakterisiert. Im Januar wird der Nordost – Passat durch polare Kaltfronten zusätzlich verstärkt. In dieser Periode überschreiten die Windgeschwindigkeiten regelmäßig 100 km/h.

Von Februar bis April fällt auf der Pazifikseite nur wenig Niederschlag in Form von Regen. Der Passat flaut ab. Auf der Atlantikseite bringt er weiterhin feuchte Luft aus der Karibik. Fließen diese Luftmassen zur pazifischen Seite herüber und steigen wieder ab, kommt es zu adiabatischer Erwärmung und die Wolkenbank löst sich in einer Höhe zwischen 1600 und 1300 m NN schnell auf (Lawton, 1980). Die klimatischen Unterschiede zwischen Atlantik– und Pazifikseite sind von November bis April am stärksten ausgeprägt, wenn das Wettergeschehen durch die Nordost – Passate dominiert wird (Lawton und Dryer, 1980; Haber 1996; Clark et al. 2000).

1.3.5 Vegetation

Haber (2000) beschreibt sieben Lebenszonen im Monteverde – Gebiet. Auf der Pazifikseite treten zwischen 600 und 1600 m NN folgende Lebenszonen auf: „Tropical Moist Forest“, „Premontane Moist Forest“, „Premontane Wet Forest“ und schließlich „Lower Montane Wet Forest“ am Gebirgskamm. Auf der Atlantikseite der

Kordilliere zwischen 700 und 1850 m NN werden „Tropical Wet Forest“, „Premontane Rain Forest“ und „Lower Montane Rain Forest“ genannt. Diese Lebenszonen unterscheiden sich in den jährlichen Niederschlägen, mittleren Temperaturen, Dauer der Trockenperiode und in der Struktur und Zusammensetzung der Wälder.

Eine Klassifikation von Waldtypen im Monteverde – Reservat, die größtenteils auf der Pazifikseite der kontinentalen Wasserscheide liegen, stammt von Lawton und Dryer (1980). Das Schema stützt sich dabei auf Struktur, Physiognomie und topographische Lage der Bestände. Sie unterscheiden insgesamt sechs Wolkenwaldtypen, die sich wiederum zwei Lebenszonen („Lower Montane Wet Forest“ und Lower Montane Rain Forest“) und deren Übergängen zuordnen lassen.

1.3.6 Die Reserva Biológica Bosque Nuboso Monteverde

Das Monteverde Reservat befindet sich 10°12‘ nördlicher Breite und 84°50‘ westlicher Länge. Das 10500 ha große Gebiet erstreckt sich von 700 m NN im Tal des Peñas Blancas Flusses bis über 1800 m NN auf der kontinentalen Wasserscheide. Auf der Pazifikseite reicht das Reservat etwa bis 1300 m NN. Es ist eines der bekanntesten und am meisten besuchten Schutzgebiete des Landes. Es wurde 1972 von dem Biologen George Powell zusammen mit dem Quäker Wilford Guindon zunächst auf einer Fläche von 328 ha gegründet. Das Gebiet wurde bald darauf vom Centro Científico Tropical (CCT) übernommen. Der CCT ist eine nationale, private nicht profitorientierte Organisation mit Hauptsitz in San José, deren Ziel es ist, durch Forschung, Beratung, Umweltbildung, sowie durch die Erarbeitung und Umsetzung nachhaltiger Entwicklungskonzepte zur Erhaltung tropischer Ökosysteme beizutragen.

Das Monteverde – Reservat konnte mit der Unterstützung der Quäkergemeinde vor Ort, verschiedener internationaler Umweltschutzorganisationen und der ortsansässigen Liga Conservacionista de Monteverde auf seine heutige Flächengröße ausgedehnt werden. Das Reservat bildet mit mehreren angrenzenden Schutzgebieten, dem Bosque Eterno de los Niños (17000 ha), dem Nationalpark Vulkan Arenal (12124 ha) der Reserva St. Elena (319 ha) und der Zona Protectora San Ramón (7800 ha) einen rund 48000 ha großen zusammenhängenden Waldkomplex in der Tilarán – Kordilliere.

Die Finanzierung erfolgt hauptsächlich durch den Tourismus, wobei man um einen schonenden Umgang mit der Natur bemüht ist. Die tägliche Besucherzahl ist begrenzt, insgesamt sind 500 ha durch Wanderwege erschlossen. Jährlich besuchen etwa 40000 bis 50000 Menschen das Reservat (Haber, 1996; CCT, 2004).

1.4 Zielsetzung der Arbeit

Ziel des Vorhabens ist die Untersuchung der Bestandesstrukturen und der zugehörigen ökologischen Bedingungen entlang eines Gradienten von der Lee– zur der Luvseite der kontinentalen Wasserscheide im Monteverde – Reservat. Auf der Grundlage dieser Informationen soll der Einfluss von Klima und Topographie auf die Waldentwicklung sowie das komplexe Zusammenwirken dieser Faktoren im Waldökosystem dargestellt werden. Hieraus ergeben sich auch Rückschlüsse auf die Entwicklung des Ökosystems bei sich ändernden Umweltbedingungen.

Zu den Umweltgradienten und deren Einfluss auf die Vegetation in Monteverde lagen dieser Untersuchung folgende Arbeitshypothesen zugrunde, die nach eigenen Vorarbeiten im Untersuchungsgebiet und nach Auswertung bestehender Arbeiten (Quellenangaben vgl. **Kap. 4.2**) aufgestellt wurden:

A) Klimagradienten

- Auf dem Gebirgskamm werden die niedrigsten Temperaturen und gleichzeitig die geringsten Schwankungen von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit erwartet. Die Evapotranspiration ist unter diesen Bedingungen niedrig.
- Im Kammbereich herrscht, unter dem ständigen Einfluss des NO – Passatwindes, meistens Bewölkung auf der Höhe der Vegetationsschicht. Horizontale Niederschläge (Wolken– und Nebelauskämmung, horizontaler Regen) nehmen deshalb auf der Luvseite mit der geographischen Höhe stark zu. Auf der Leeseite ist der Anteil dieser Niederschlagsform am Gesamtniederschlag deutlich geringer.
- In den tieferen Lagen der Pazifikhänge wird ein stärkerer Einfluss der Trockenperiode von Januar bis Anfang Mai erwartet. Die Schwankungen von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit im Tagesgang und im Jahresverlauf

sind dort stärker ausgeprägt. Die jährlichen Niederschlagsmengen sind geringer als auf der Atlantikseite und am Gebirgskamm.

- Die klimatischen Unterschiede entlang des Versuchsflächentransekts sind während der Trockenperiode am größten.

B) Bodeneigenschaften

- In den ebenen Bereichen des Gebirgskammes kann es unter den gegebenen klimatischen Bedingungen zu Stauwassereinfluss kommen. Es wird mit der Akkumulation von organischem Material gerechnet, was eine verstärkte Versauerung im Wurzelraum bewirkt.
- Aufgrund der teilweise extremen Neigungsverhältnisse und der hohen Niederschlagsmengen spielen Erosionsprozesse eine wichtige Rolle für die Bodendynamik auf beiden Seiten der Kordilliere.

Im Untersuchungsgebiet treten bei den genannten ökologischen Faktoren erhebliche Unterschiede auf kleinstem Raum auf, so dass sich Zusammenhänge zwischen Standortbedingungen und Vegetation gut beobachten lassen.

C) Einfluss Umweltfaktoren auf Struktur und Zusammensetzung der Bestände

- Die Höhe des Kronendachs, Bestandesgrundfläche und Holzvorräte nehmen mit zunehmender geographischer ab, während die flächenbezogene Anzahl der Bäume zunimmt.
- Die unterschiedliche Wuchsleistung der Wolkenwälder lässt sich mit dem ständigen Einfluss der Passatwinde in den exponierten Hochlagen erklären. Weiterhin bestimmen bodenphysikalische und –chemische Parameter (Wasser– und Nährstoffhaushalt, Erosion) die Struktur und Zusammensetzung der Bestände im Untersuchungsgebiet.
- Biomasse und Diversität der Epiphyten erreichen ihr Maximum in tropischen Wolkenwäldern der mittleren Höhenlagen. Die klimatischen Bedingungen für diese Organismen sind insbesondere in der Kammzone des Untersuchungsgebietes optimal. Es wird erwartet, dass Abundanz und

Artenvielfalt der Epiphyten in den trockeneren und stärker saisonal geprägten unteren Leelagen deutlich abnehmen.

- Stärkere saisonale Klimaschwankungen auf der Pazifikseite, teilweise extreme Lebensbedingungen auf dem windexponierten, kühl – feuchten Gebirgskamm und tropisch humide Klimaverhältnisse auf der Atlantikseite bieten einen vielfältigen Lebensraum für die Vegetation. Deshalb wird eine hohe Artenvielfalt, insbesondere aber auch ein betonter Artenwechsel zwischen den verschiedenen Expositionen im Untersuchungsgebiet erwartet.

2. Methode

2.1 Anlage des Transekts, Auswahl der Probeflächen

Die Beurteilung der Umweltgradienten im Monteverde – Reservat sollte entlang der Hauptwindrichtung über den Gebirgszug der kontinentalen Wasserscheide erfolgen, um verschiedenen Höhenstufen, sowie die Luv- und Leelagen der Kordilliere zu erfassen. Nach einer Erkundung des Untersuchungsgebietes bot sich hierfür eine etwa 2,5 km lange Transektlinie innerhalb des Reservates von Ost nach West an. Sie führte vom Peñas Blancas – Tal in 1200 m NN bis nach San Luis auf der Pazifikseite in der gleichen Höhenlage. Der Transekt verlief im Bereich des „Brilliant Gap“ in einer Höhe von 1500 m NN über den Gebirgskamm und die beiden Endpunkte lagen von dort aus annähernd in der gleichen Entfernung. Im Gelände wurde diese Linie mit Hilfe der entsprechenden topographischen Karte im Maßstab 1:50000 (Instituto Geográfico de Costa Rica,1966) mit Kompass, digitalem Höhenmesser und einem GPS – Gerät (Garmin) aufgesucht und mit Plastikband zur Orientierung markiert. Nach der Festlegung er Transektlinie erfolgte die Einmessung der 7 Probeflächen. Diese wurden systematisch nach Höhenlage verteilt. Im Kammbereich, wo eine besonders starke Differenzierung von Mikroklima und Waldtypen zu erwarten war, wurde eine Fläche am höchsten Punkt eingerichtet und beidseitig davon jeweils eine Versuchsfläche 60 Höhenmeter unterhalb des Kammes angelegt. An den tiefer gelegenen Teilen des Transekts wurden beidseitig zwei weitere Flächen jeweils im Abstand von 120 Höhenmetern eingerichtet. Die Lage der Flächen wurde mit den beschriebenen technischen Hilfsmitteln möglichst genau ermittelt und in eine digitale Karte eingetragen, die vom Centro Científico Tropical zur Verfügung gestellt wurde (**Abb. 1**).

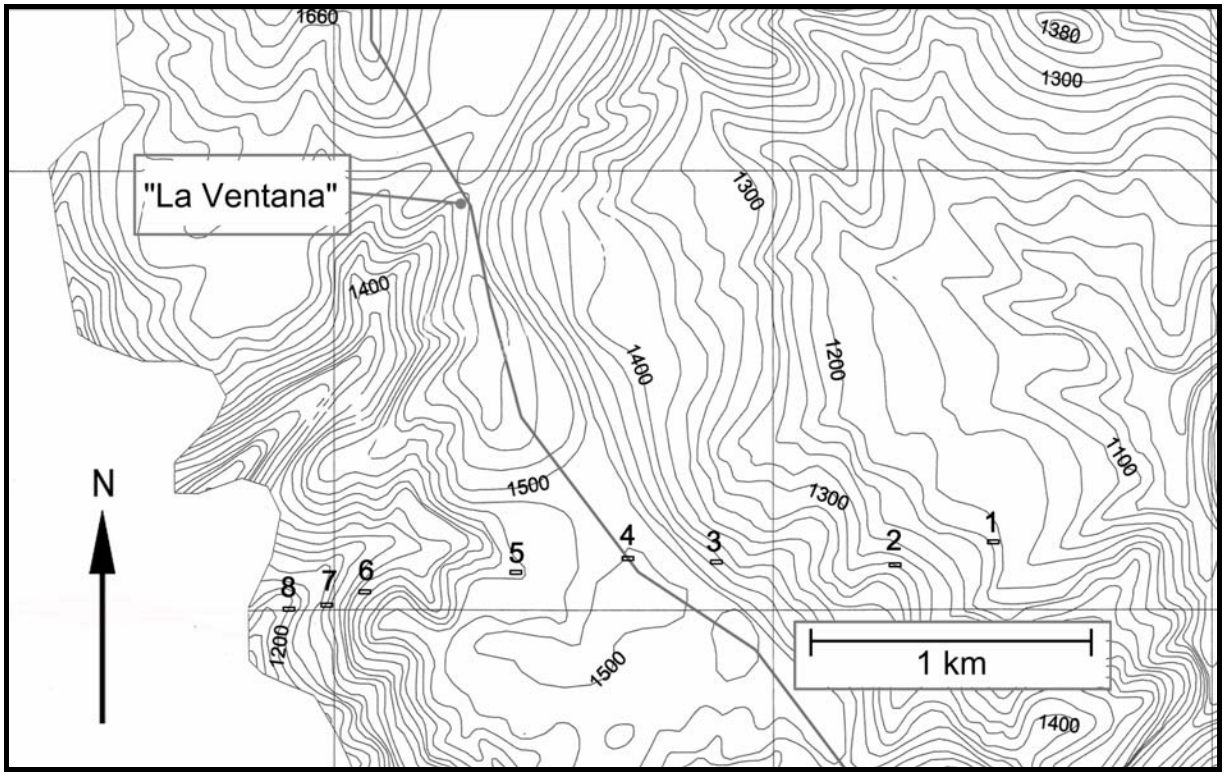


Abb. 1: Lage der Versuchsflächen

Die Flächen wurden in Hangrichtung mit Hilfe von Maßbändern und Bussole (Suunto) angelegt. Ihre Größe betrug 10 x 50 m. Es erfolgte eine weitere Unterteilung in fünf Unterflächen (10 x 10 m), die zur besseren Orientierung mit Pfählen und Plastikband markiert wurden. Die Exposition der Flächen, sowie die Neigung der einzelnen Unterparzellen wurde festgestellt (Suunto Höhen- und Neigungsmesser).

Nach dem Verlust der Fläche 6 durch zwei schwere Erdrutsche im März und Anfang Mai 2004 musste eine zusätzliche Parzelle für die Untersuchungen der Waldstruktur und Verjüngungsdynamik angelegt werden: Fläche 7 entstand in 1260 m NN auf der Pazifikseite.

2.2 Klimamessungen

Auf jeder der sieben ursprünglichen Versuchsflächen wurde im Februar 2003 eine Klimastation eingerichtet. Regen und so genannte horizontale Niederschläge (Wolkenwasser und nicht senkrecht fallender Regen) sollten unter Freilandbedingungen gemessen werden. Außerdem wurden an den Endpunkten des Transekts und am Gipfelpunkt noch die Windgeschwindigkeit und die

photosynthetisch aktive Strahlung (beide Parameter an den Endpunkten in 1200 m Höhe nur von März bis Juni 2005), sowie Temperatur und Luftfeuchtigkeit unter Freilandbedingungen gemessen. (Einzelheiten zur Instrumentierung siehe **Kap. 2.2.1** bis **Kap. 2.2.4**). Zu diesem Zweck wurden die entsprechenden Geräte an einem Metallkreuz, bestehend aus zwei 4 m langen Rohren, oberhalb des Kronendaches von herausragenden Bäumen angebracht. Dafür mussten die betreffenden Bäume zunächst mit Einzelseilklettertechnik erschlossen werden. Das Kreuz wurde mit Plastikseilen festgebunden und die vertikale Stange über das Kronendach hinausgeschoben. Die Messinstrumente wurden an Halterungen geschraubt und zum Teil noch durch zusätzliche dünne Seile gesichert.

2.2.1 Niederschläge

Regen

Regen wurde von März 2003 bis Juni 2004 an allen 7 Klimastationen gemessen. Als Regenfänger dienten PVC – Rohre mit einem Durchmesser von 11 cm und einer Länge von 25 cm, in die ein passender Trichter eingelassen wurde. Die Rohrstücke wurden mit einer Halterung versehen und an eine 4 m lange Stange geschraubt, die an den Ästen so angebracht wurde, dass sich das Messgerät mindestens 50 cm über dem Kronendach befand. Die Stange musste dabei gut mit Seilen gegen die ständige Belastung durch Wind gesichert werden. Ein Silikonschlauch leitete das Regenwasser in einen 22 – Liter Kanister am Boden. Die Ablesung der Niederschläge erfolgte mindestens in einem Abstand von 14 Tagen mit Hilfe eines Messbechers.

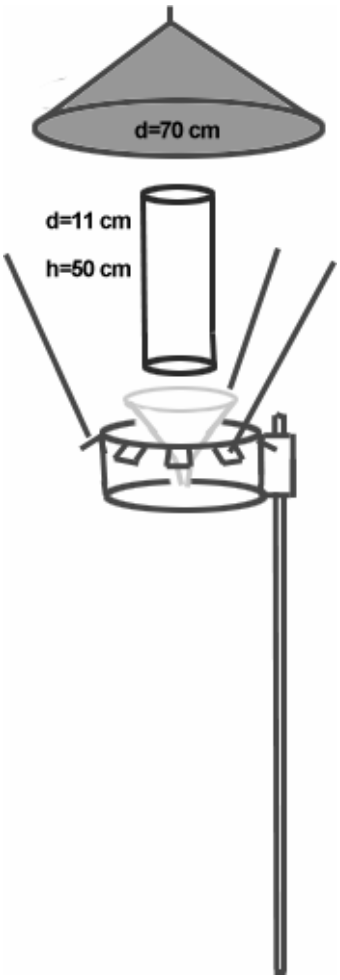
Horizontale Niederschläge

Für die Messung der horizontalen Niederschläge wurden in der Werkstatt des Monteverde – Reservats Nebelfänger nach Grunow (Häckel, 1993) konstruiert. Das Gerät basiert auf der Anhaftung von Wolkentröpfchen an einem feinmaschigen, zylinderförmigen Netz, das über einem Trichter installiert wird (**Abb. 2**). Die aufgefangenen horizontalen Niederschläge wurden ebenfalls in einen 22 – Liter Kanister geleitet und mindestens alle 14 Tage kontrolliert. Die Wasserspeicherfähigkeit des Plastiknetzes wurde im Labor des Waldbauinstituts

gravimetrisch bestimmt. Die maximale Wassermenge, die am Netz haften kann, beträgt demnach 0,1 mm Niederschlag. Diese Menge kann bei einem Niederschlagsereignis theoretisch wieder verdunsten, ohne in den Trichter geleitet zu werden.

Der 50 cm hohe Zylinder wurde aus einem PVC – Rohr zugeschnitten, so dass er nach allen Seiten offen war. Die Oberfläche des Kunststoffnetzes betrug 1800 cm^2. Die Umrechnung der gemessenen Wassermenge in Millimeter horizontalen Niederschlag erfolgte mit Bezug auf diese Mantelfläche. Der Trichter wurde in einen Metallkranz eingelassen. Dieser Kranz diente gleichzeitig für die Befestigung eines runden Blechdaches mit 70 cm Durchmesser, das den Nebelniederschlag von vertikalem Regen trennen sollte.

Das Gerät wurde schließlich mit Hilfe des beschriebenen Metallkreuzes ebenfalls mindestens 50 cm über dem Kronendach angebracht. Das Blechdach erwies sich bei den herrschenden Windgeschwindigkeiten als problematisch. Wegen wiederholter Schäden durch extreme Sturmereignisse war eine Aufzeichnung der horizontalen Niederschläge über ein ganzes Jahr (März 2003 bis Februar 2004) war nur für vier Klimastationen möglich: in der Kammlage (1500 m NN) und an den Endpunkten des Transekts in 1200 m NN, sowie in 1320 m NN auf der Pazifikseite.



Kurze technisch bedingte Ausfallzeiten (bis maximal 10 Tage) konnten mit Hilfe von Messdaten überbrückt werden, die durch das Projekt „Hydrological and socio – economic impacts of converting tropical montane cloud forest to pasture" zur Verfügung gestellt wurden. Dieses Projekt wurde von britischen Department For International Development (DFID) gefördert und von der Freien Universität Amsterdam durchgeführt.

Abb. 2: Skizze des selbstkonstruierten Nebelfängers nach Grunow

Die Messdaten stammten von Klimastationen in San Gerardo, die im selben Untersuchungszeitraum auf der Atlantikseite der Kordilliere erfasst wurden. San Gerardo befindet sich etwa 10 km nördlich des Versuchsflächentransekts. Fehlstellen der eigenen Messungen ließen sich durch Regressionsanalysen mit diesen Messreihen schließen.

Die Geräte der übrigen drei Klimastationen (Atlantikseite, 1320 m NN und 1440 m NN sowie Pazifikseite, 1450 m NN) funktionierten von März bis Dezember 2003 und mussten dann aufgrund der Sturmschäden aufgegeben werden.

Bestandesniederschläge

Die Messung der Bestandesniederschläge sollte im Vergleich mit dem Freilandregen ebenfalls Aufschluss über zusätzliche Einträge durch Wolkenauskämmung beziehungsweise über Interzeptionsverluste geben. Dazu wurden im Zentrum jeder 10 x 10 m Unterfläche Behälter mit einem Fassungsvermögen von 6 Litern installiert (fünf je Versuchsfläche), die mit einem Trichter von 11 cm Durchmesser versehen wurden. Die Messung der Niederschläge erfolgte ebenfalls mindestens alle 14 Tage im Rahmen einer regelmäßigen, gleichzeitigen Kontrolle aller Flächen. Hier waren folgende Messzeiträume möglich:

- Flächen 1, 4 und 8: April 2003 bis Mai 2004
- Fläche 5: Juni 2003 bis Mai 2004
- Fläche 3: Juli 2003 bis Mai 2004
- Fläche 6: August 2003 bis März 2004 (Erdrutsch)
- Fläche 2: August 2003 bis Mai 2004

Chemische Analysen

Die chemischen Eigenschaften der verschiedenen Niederschlagstypen wurden im Labor des Monteverde – Reservates untersucht. Am Ende der Trockenzeit (im Mai 2003) und in der Regenzeit (Oktober 2003) wurden dazu von jedem Niederschlagstyp (Regen, horizontale Niederschläge und Bestandesniederschlag) Proben entnommen. Dabei handelte es sich um Mischproben aus allen entsprechenden Messgeräten der Atlantik– oder der Pazifikseite, beziehungsweise

von der Kammfläche. Die Ergebnisse sollten Aufschluss über unterschiedliche Nährstoffeinträge durch Niederschläge auf den verschiedenen Standorten geben. Dabei wurden folgende Instrumente und Methoden verwendet:

- pH – Wert: Labmate Handheld pH – Meter (Hanna Instruments)
- elektrische Leitfähigkeit [µS]: DiST 3 Conductivity / TDS – Meter (Hanna Instruments)
- Ionenkonzentrationen wurden mit einem RQ – flex plus Reflektometer (Merck) bestimmt:
  - NH_4: 0,2 – 7,0 mg l^{-1} (Teststäbchen), NH_4 reagiert mit einem Chlorierungsmittel zu Monochloramin, dieses bildet mit einer Phenolverbindung blaues Indophenolderivat, dessen Konzentration reflektometrisch bestimmt wird.
  - NO_2: 0,02 – 1,0 mg l^{-1} (Küvettenmessung), NO_2 bildet in saurer Lösung ein Diazoniumsalz, das mit N–(1–Naphtyl)–ethylendiamindihydrochlorid zu einem rotvioletten Farbstoff reagiert, dessen Konzentration reflektometrisch bestimmt wird.
  - PO_4: 0,1 – 5,0 mg l^{-1} (Küvettenmessung), PO_4 bildet mit Molybdat in schwefelsaurer Lösung Molybdatophosphorsäure, diese wird mit Ascorbinsäure zu Phosphormolybdänblau reduziert, dessen Konzentration reflektometrisch bestimmt wird.

Die Messgenauigkeit des Reflektometers für PO_4 und NO_2 wurde im Labor des Instituts für Waldbau in Göttingen geprüft. Dazu wurden sieben Probelösungen verschiedener Konzentrationen innerhalb des Messbereiches für die Testsätze mit jeweils dreifacher Wiederholung analysiert. Die Ergebnisse der Ammoniumtests wurden mit Analysen der Universidad de Costa Rica in San Pedro verglichen (nur Niederschläge von Oktober 2003). Die Überprüfungen der Messungen von NH_4 und PO_4 ergaben systematische Abweichungen für die Messungen mit dem RQ – flex plus Relektometer. Für Ammonium wurde mit einer linearen Regression eine Überhöhung der Messungen um den Faktor 2,7 ermittelt (r^2 = 0,90***; n = 7). Für die PO_4 – Konzentrationen wurde eine systematische Überhöhung der Messungen um das dreifache festgestellt (r^2 = 0,94***). Diese Abweichungen der Messungen mit

dem RQ – flex plus Reflektometer wurden bei der Datenauswertung der Niederschlagsanalysen nachträglich berücksichtigt.

Die Überprüfung des Testsatzes für die Nitritbestimmung ergab starke, nicht systematische Abweichungen von den Konzentrationen der Testlösungen. Die Nitritmessungen der Niederschlagsproben wurden daraufhin verworfen.

Das Labor der Universidad de Costa Rica bestimmte die folgenden chemischen Parameter für die Niederschlagsproben vom Oktober 2003:

- pH – Wert durch elektrische Potentialmessung
- NH_4, NO_3 und P [mg l^{-1}] durch kolorimetrische Verfahren
- Mg und Na durch Messung mit einem Atom – Adsorptions – Spektralphotometer

2.2.2 Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit

Temperaturwerte und relative Luftfeuchtigkeit außerhalb des Waldes wurden an drei Klimastationen (Gipfellage und Endpunkte des Transekts) gemessen. An der Kammfläche (Fläche 4) stand dafür eine ausreichend große Lichtung zur Verfügung. Die Sensoren wurden dort in einer standardmäßigen Wetterhütte in 1,5 Metern über dem Boden an einen Datalogger (Modell dl 242 der Firma Ecotec, vier Kanäle) angeschlossen. Messungen fanden von März 2003 bis April 2003 und nach einer Phase mit technischen Schwierigkeiten dann wieder von Juni 2003 bis Mitte Juli 2004 statt. Der Feuchtesensor der Firma Vaysala erwies sich unter den extremen Bedingungen auf dem Gebirgskamm als ungeeignet, da er bereits nach 20 Tagen ausfiel. Die relative Luftfeuchte wurde außerdem von März 2004 bis Mitte Juli 2004 mit einem Testo 175 – H1 Minilogger erfasst. Bei diesem Instrument traten ebenfalls Probleme auf. Da ständig Wasser am Fühler kondensierte, kam es oft tagelang zu Fehlermeldungen. An den Endpunkten des Transekts, auf den Flächen 1 und 8, jeweils in 1200 m NN wurden Temperatur und Luftfeuchte ebenfalls mit Testo – Miniloggersystemen erfasst. Die Geräte wurden in eine pagodenförmige Strahlungs- und Niederschlagsschutzvorrichtung eingebaut und in die Klimastationen oberhalb des Kronendaches integriert. Hier traten besonders in der Regenzeit ähnliche Probleme auf wie am Gebirgskamm. Die Messreihen wurden allerdings nicht so lange unterbrochen, da die Sensoren schneller trocknen konnten. Der Logger auf der Atlantikseite fiel Ende Dezember nach einer stürmischen Phase mit extremer,

dauerhafter Bewölkung aus. Das Gerät auf der Pazifikseite hielt einen Monat länger. Im März 2004 konnten die Geräte durch Temperatur- und Feuchtesensoren mit einem Funklogger (PC – Wetterstation, Europe Supplies, 16 Kanäle) ersetzt werden. Diese Systeme blieben bis zum Ende des Untersuchungszeitraums Anfang Juli 2004 installiert. Der Funklogger auf der Pazifikseite fiel jedoch nach nur einem Monat aus.

Darüber hinaus wurden von März 2003 bis Mai 2004 im Abstand von 14 Tagen Minimum – Maximum Thermometer an allen Klimastationen im Bestandesinneren abgelesen.

2.2.3 Windgeschwindigkeit

Der Datalogger auf dem Gebirgskamm zeichnete von März bis April 2003 und von Juni 2003 bis Mitte Juli 2004 im Abstand von 10 Minuten Windgeschwindigkeiten auf. Ein Windgeber befand sich zusammen mit den Niederschlagsmessgeräten oberhalb einer exponierten Baumkrone auf der Versuchsfläche.

Die später installierten Funk – Wetterstationen auf den Parzellen an den Endpunkten des Transekts waren ebenfalls mit Windgebern ausgestattet. Messungen fanden im Abstand von 30 Minuten statt. Ergebnisse liegen für die Atlantikseite von März 2004 bis Anfang Juni 2004 und für die Pazifikseite für März 2004 vor.

2.2.4 Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)

Der Datalogger auf dem Gebirgskamm erfasste von März bis April 2003 und von Juni 2003 bis Mitte Juli 2004 in zehnminütiger Auflösung integrierte Werte der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) in μE (E = Einstein entspricht 1 mol Photonen im Spektralbereich 400 bis 700 nm). Der Sensor war auf einer ausreichend großen Freifläche in etwa zwei Metern Höhe installiert. Außer dem Strahlungsangebot für Pflanzenwachstum gibt das Datenmaterial auch Aufschluss über die Bewölkungssituation am Gebirgskamm. In der Trockenzeit (März bis Mitte Mai) 2004 konnten an den Endpunkten des Transekts Vergleichsmessungen mit Miniloggern der Firma Colorlite durchgeführt werden. Die Geräte liefern integrierte Strahlungsmengen pro Tag. Auf der Pazifikseite wurde das Messinstrument in die Klimastation der Fläche 8 (1200 m NN) über dem Kronendach installiert, auf der

Atlantikseite stand in 1320 m eine ausreichend große Freifläche zur Verfügung. Dort wurde der Sensor etwa in einem Meter Höhe über dem Boden angebracht.

2.3 Boden

2.3.1 Volumetrischer Wassergehalt

Zur Bestimmung der Lagerungsdichte der Böden wurden auf jeder Fläche zweimalig jeweils auf der ersten und fünften Unterfläche Bodenproben mit einem Stechzylinder (100 cm^3) in 5 und in 30 cm Tiefe entnommen. Die Proben wurden im Labor des Monteverde – Reservates bei 100°C 48 Stunden lang getrocknet und anschließend gewogen. Aus den jeweils zwei Proben für jede Tiefenstufe wurde dann der Mittelwert gebildet.

Während des Untersuchungszeitraums (März 2003 bis Februar 2004) wurde im Rahmen der Kontrolle aller sieben Klimastationen am Monatsende auf denselben Unterflächen Bodenproben in 5 und in 30 cm Tiefe entnommen. (Eine Ausnahme bildete hier die Fläche 1: sie war relativ flach, die Bodenverhältnisse waren homogener als auf den anderen Parzellen, so dass hier nur an einer Stelle beprobt wurde.) Diese Proben wurden ebenfalls im Labor getrocknet. Mit Hilfe ihrer Trockenmasse ließ sich dann aus der jeweiligen Lagerungsdichte ihr Volumen ableiten und so der volumetrische Wassergehalt der Bodenproben bestimmen.

2.3.2 Bodenprofile

Auf jeder Versuchsfläche wurde je nach Homogenität der Bodenverhältnisse (Neigung, Stauwassereinfluss) ein Bodenprofil in der Mitte, oder 2 Bodenprofile an den Enden der Fläche (Unterflächen 1 und 5) bis zu einer Tiefe von 100 cm angelegt. Für jeden Bodenhorizont wurden folgende Merkmale im Feld festgehalten:

- Mächtigkeit
- Farbe (Munsell Soil Color Charts), einschließlich Flecken
- Bodenart (Fingerprobe)
- Gefüge
- Skelettanteil

Weiterhin wurde die Dicke der Humusauflage, getrennt nach Ol (Streulage), Of (Fermentationsschicht) und Oh (Humifizierungshorizont) festgehalten. Die Verteilung der Feinwurzeln in verschiedenen Bodentiefen wurde erfasst und die Anzahl der Feinwurzeln (< 2 mm Durchmesser) im Bereich ihrer höchsten Dichte auf einer Fläche von 10 x 10 cm ausgezählt.

2.3.3 Chemische Analysen

An jedem Profil wurden einmalig in 5 und in 30 cm Tiefe Bodenproben für die chemische Analyse an der Universidad de Costa Rica entnommen. Dort wurden folgende Parameter bestimmt:

- pH in H_2O durch elektrometrische Potentialmessung
- Bodenazidität [cmol l^{-1}] nach Extraktion mit KCl durch Titration mit NaOH
- Ca und Mg [cmol l^{-1}] nach Extraktion mit KCl durch Messung mit einem Atom – Adsorptions – Spektrometer
- K [cmol l^{-1}] nach Extraktion mit der modifizierten Olsen Methode durch Messung mit einem Atom – Adsorptions – Spektrometer
- P [mg l^{-1}] nach Extraktion mit der modifizierten Olsen Methode durch Kolorimetrische Bestimmung (Farbreaktion mit $(NH_4)_2MoO_4$ und $SnCl_2$)
- Zn, Mn, Fe, Cu [mg l^{-1}] nach Extraktion mit der modifizierten Olsen Methode durch Messung mit einem Atom – Adsorptions – Spektrometer
- N total [%] nach der Kjeldahl Methode
- Die effektive Kationenaustauschkapazität (Ak_e) [cmol l^{-1}] wurde vom Labor als Summe aus Ca, Mg, K und Bodenazidität angegeben.

2.3.4 Biomasse der Humusauflage

Die Biomasse der Humusauflage wurde auf den Flächen 1, 2, 3, 4, 5 und 8 (vgl. **Abb. 1**) ermittelt. Dazu wurde jeweils einmal in der Trockenzeit und in der Regenzeit 2004 auf Quadraten von 50 x 50 cm Größe die gesamte Streu– und Humusschicht einschließlich kleiner Äste mit einem Durchmesser < 5 cm entfernt. Auf jeder der

genannten Versuchsflächen wurden drei Quadrate (an den beiden Endpunkten und in der Mitte) angelegt.

Im Labor des Monteverde Reservate erfolgte eine Auftrennung des Materials in drei Fraktionen:

- grüne oder verfärbte weitgehend vollständige Blätter, Früchte und Zweige (Ol – Lage)
- stärker zersetztes organische Material mit erkennbarer Struktur (Of – Lage)
- Feinhumus und stark zerkleinerte Streureste (Oh – Lage)

Das organische Material wurde schließlich im Labor des Monteverde – Reservates bei etwa 60 °C bis zum Erreichen eines konstanten Gewichts getrocknet.

2.3.5 Klassifizierung der Böden

Die Klassifizierung der Bodenordnungen nach dem System des USDA (1999) erfolgte aufgrund von Horizontmächtigkeiten, Korngrößenverteilung, farblicher Charakteristika, Lagerungsdichte, Grundwassereinfluss und effektiver Kationenaustauschkapazität. Die Beobachtung des Feuchtezustandes der Böden im Zeitraum von über einem Jahr erlaubte eine weitere Einteilung in Unterordnungen („suborders“). Dabei diente auch eine digitale Bodenkarte von Costa Rica (ITCR, 2000) zur allgemeinen Orientierung.

2.4 Waldstruktur und Komposition

2.4.1 Bestandesaufnahme

Die Bestandesaufnahme berücksichtigte alle holzigen Pflanzen mit einem BHD > 5 cm, folgende Daten wurden für jeden Baum erfasst:

- Die Position auf der jeweiligen Unterfläche wurde mit einem Suunto – Kompass (Bussole) und mit einem Maßband exakt eingemessen
- Der Brusthöhendurchmesser (BHD) in 1,3 m Höhe wurde mit einem Umfangmessband ermittelt. In geneigtem Gelände wurde der BHD von der Bergseite her bestimmt (Kramer und Akça, 1995).

- Alternativ dazu gab es die Möglichkeit der fotografischen Stammvermessung mit einem Passpunktsystem nach Dehn et al. (1985). Darunter versteht man einen Maßstab, mit dessen Hilfe sich Strecken entlang der Bildebene entzerren lassen. Dazu wurde eine 3,5 m lange Teleskopstange parallel zur Stammachse aufgestellt. An der Stange befanden sich zwei quadratische, weiße Plastikscheiben (10 x 10 cm) in 1,3 m und in 3,5 m Höhe als Maßstab für Durchmesser und fotografische Verzerrung in verschiedenen Höhen des Stammes. Die Stange selbst war mit Markierungen im Abstand von 50 cm versehen. Der Stamm mit dem Passpunktsystem wurde mit einer Digitalkamera (Sony PD 1; 3,1 Mio. Pixel) aufgenommen. Dabei wurde immer die Weitwinkeleinstellung des Objektivs gewählt. Dieses Verfahren bot sich besonders für große Bäume mit asymmetrischen Stammformen (z. B. Brettwurzeln) an, die mit einem Maßband nicht vermessen werden konnten (**Abb. A1**). Nach Dehn et al. (1985) führt das Verfahren bei unregelmäßigen Stammformen zu Messfehlern. Um diese zu minimieren, wurden in Abhängigkeit von der Stammform jeweils zwei bis drei Fotos von verschiedenen Seiten des Stammes aufgenommen. Der Durchmesser (beispielsweise über den Brettwurzeln) wurde schließlich am Bildschirm vermessen und als Mittelwert aus den verschiedenen Fotos angegeben. Die Streckenvermessung auf dem Foto erfolgte mit dem Programm Corel Photo Paint (Version 9.0) mit Hilfe der Cursor Koordinaten. Die spezifische perspektivische Verzerrung des Kameraobjektivs in horizontaler und vertikaler Ebene bei Weitwinkelstellung wurde vorher experimentell bestimmt. Dazu dienten Markierungspunkte in gleichmäßigen Abständen an einer Hauswand, deren Entfernungsverhältnisse in der Abbildung ausgewertet wurden. Dies ermöglichte die fotografische Vermessung von Stammabschnitten entlang der Baumachse über die Länge des Passpunktsystems hinaus.

- Die Baumhöhe und der Kronenansatz wurden mit einem trigonometrischen Höhenmesser (Suunto) ermittelt. Die erforderliche Entfernungsmessung erfolgte wahlweise mit einem Laser – Entfernungsmesser (Bushnell) oder mit dem Maßband.

- Mit Bussole und Maßband (oder Laser – Entfernungsmesser) wurden durch tangentiale Ablotung je vier Kronenradien einschließlich ihrer geographischen

Richtung ermittelt. Dabei kam es besonders auf die größten, bzw. kleinsten Ausdehnungen der Kronen an. Für kleine oder sehr regelmäßig geformte Kronen genügte die Erfassung des Durchmessers.

- Besonderheiten wie Brett- und Stelzwurzeln wurden ebenfalls vermessen.
- Für die Beurteilung der Überschirmung wurden im Zentrum jeder Unterfläche der Parzellen 1, 2, 3, 4, 5, 7 und 8 Fotos mit einem 100 ASA Farb – Diafilm gemacht. Die Kamera befand sich dafür auf einem Stativ in 1,5 Höhe. Die Fotos wurden für die Bildanalyse am Institut für Waldbau eingescannt.
- Bei der vollständigen Aufmessung von 15 Bäumen im Rahmen des Epiphytenprogramms (**Kap. 2.3.4.1**; **Kap. 2.4.3.2**) wurden enge Zusammenhänge zwischen den Brusthöhendurchmessern und dem Volumen der Bäume festgestellt. Die Volumenberechnung der einzelnen Bäume auf den Versuchsflächen erfolgte deshalb mit Hilfe von Regressionsmodellen über den BHD (vgl. **Kap. 3.3.1.1**).
- Aus den Daten der Bestandesaufnahmen wurden auf Millimeterpapier maßstabsgerechte Profilzeichnungen der Versuchsflächen angefertigt. Besonders auffällige oder große Bäume wurden bereits im Feld skizziert. Die Zeichnungen wurden gescannt und mit dem Adobe Programm Photoshop (Version 7.0) nachbearbeitet.
- Digitale Grundrissdarstellungen wurden im Institut für Waldbau mit dem Programm ArcGIS (ESRI) erstellt. Damit konnte die (einfache oder mehrfache) Überschirmung für jeden Ausschnitt der Versuchsfläche bestimmt werden.

Auf Fläche 3, die sich an einer Steilwand auf der Atlantikseite des Transekts befand (vgl. **Abb. 1**), wurde die Bestandesaufnahme wegen der starken Hangneigung bis 70°, der extremen Stammzahldichte und der gleichzeitig homogenen Strukturen auf nur zwei Unterflächen (1 und 5) beschränkt.

Die Vermessung der Bäume auf Fläche 5 ergab ungewöhnlich hohe Grundflächenwerte, so dass es sinnvoll erschien, die Flächengröße auf 1000 m^2 zu erweitern. Auf den zusätzlichen 500 m^2 wurden alle BHD > 5 cm erfasst, die

zugehörigen Höhen für die Volumenermittlung wurden aus der Durchmesser – Höhenkurve dieser Fläche errechnet (r^2 = 0,86***; n = 67).

Im Rahmen der Zusammenarbeit mit dem Projekt „Hydrological and socio – economic impacts of converting tropical montane cloud forest to pasture" der Universität Amsterdam wurden in San Gerardo, etwa 10 Kilometer nordöstlich des Versuchsflächentransekts, auf drei Parzellen insgesamt 0,3 ha Wald aufgemessen. (Durchmesser, Höhe und Kronenansatz aller Bäume mit einem BHD > 10 cm). Nach Tosi (1969) ist dieses Gebiet als „Premontane Rain Forest" klassifiziert. Die Identifikation der Bäume erfolgte dort ebenfalls durch den Botaniker William Haber. Diese Informationen ermöglichten den Vergleich von Durchmesser – Höhenkurven für Baumarten, die in San Gerardo und im Monteverde – Reservat häufig vorkommen. Durch die Referenzflächen außerhalb des Transekts ließen sich in Verbindung mit Boden– und Klimadaten zusätzliche Rückschlüsse zu Fragestellungen der vorliegenden Arbeit ziehen.

2.4.2 Diversität und Zusammensetzung

Die holzigen Pflanzen mit einem BHD > 5 cm wurden von dem Botaniker William Haber bestimmt. Die Bäume der Flächen 1, 4, 5, 8 (vgl. **Abb. 1**) konnten direkt im Feld identifiziert werden. Für die schwerer zugänglichen Parzellen 2, 3 und 7 wurde ein Herbarium angelegt. Die Pflanzenproben wurden mit einer bis zu 6 Meter langen Teleskopschere genommen, sie wurden gepresst und im Labor des Monteverde – Reservats getrocknet und anschließend bestimmt.

Der Artenreichtum der Flächen (α - Diversität) wurde durch den Shannon – Index H' (1948) ausgedrückt. Die Berechnung des Artenwechsels entlang des Transekts (β - Diversität) erfolgte mit dem Whittaker – Index, modifiziert von Harrison et al. (1992).

Die ökologische Gewichtung der Arten wurde mit dem Importance – Value – Index nach Curtis und McIntosh (1951) ermittelt, der die Summe von relativer Abundanz, relativer Frequenz und relativer Dominanz der einzelnen Arten darstellt. Diese sind nach Lamprecht (1986) folgendermaßen definiert:

- absolute Abundanz: Stammzahl einer Art pro Versuchsfläche
- relative Abundanz: prozentualer Anteil jeder Art an der Gesamtstammzahl

- absolute Frequenz: prozentualer Anteil von Unterflächen pro Fläche, in denen eine Art angetroffen wird, Darstellung in fünf Klassen (I = 0 % bis 20 %; II = 21 bis 40 %; III = 41 % bis 60 %; IV = 61 % bis 80 %; V = 81 % bis 100 %)
- relative Frequenz: prozentualer Anteil der absoluten Frequenz einer Art an der Summe der absoluten Frequenzen aller Arten
- absolute Dominanz: Kronenprojektion [m^2] einer Art (für diesen Zweck wurden die Kronenprojektionsflächen als Kreisflächen aus dem mittleren Kronenradius berechnet)
- relative Dominanz: Anteil einer Art an der gemessenen gesamten Kronenprojektionsfläche der Versuchsfläche

Bei der allgemeinen Beschreibung von Schichtung und Artenzusammensetzung der einzelnen Waldtypen wurden auch häufige und bestimmbare Bäume aus der unmittelbaren Umgebung der betreffenden Versuchsflächen einbezogen.

2.4.3 Epiphyten

2.4.3.1 Auswahl und Erschließung der Probebäume

Im Rahmen des Epiphytenprogramms wurden vier der Versuchsflächen miteinander verglichen. Dazu wurden die Aufsitzerpflanzen von acht Probebäumen untersucht.

Auf den Versuchsflächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) beziehungsweise in ihrem direkten Umfeld wurde jeweils ein repräsentativer Baum der oberen (BHD > 60 cm), mittleren (BHD 30 – 60) und der unteren Kronenschicht (BHD 15 – 30 cm) ausgesucht. Diese Bäume mussten sicher mit Einzelseiltechnik zu erschließen sein. Für die Fläche 5 konnte auf zwei Bäume zurückgegriffen werden, die unmittelbar vorher (maximal seit einem Monat) zusammengebrochen waren. Zwischen der kühl feuchten Kammlage und den tiefer gelegenen Versuchsflächen der wärmeren Pazifikseite besteht der größtmögliche Klimaunterschied auf dem untersuchten Transekt. Die Epiphytenmasse erreicht direkt hinter dem Gebirgskamm ihr Maximum, weil dort die Dimensionen der Bäume (die besiedelbare Oberfläche für diese Organismen) im Vergleich zu den stärker exponierten Lagen deutlich ansteigen. Aus diesen Gründen wurde zwischen den

Flächen 5 und 8 auch der größte mögliche Unterschied der epiphytischen Flora entlang des Transekts erwartet.

Zusätzlich wurde für Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und für Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN) jeweils ein Referenzbaum aus der oberen Kronenschicht ausgesucht. Auf diese Weise wurden Waldtypen aus dem gesamten klimatischen Spektrum des Transekts in den Vergleich der epiphytischen Vegetation einbezogen. Bei dem Probebaum der Fläche 4 handelte es sich um ein zusammengebrochenes Individuum.

2.4.3.2 Vermessung der Probebäume

Das Ziel der Vermessung der Probebäume war die möglichst genaue Bestimmung ihrer Oberfläche, um die epiphytische Biomasse auf Baum– und schließlich auf Bestandesebene hochrechnen zu können. Insgesamt wurden 15 Probebäume ausgewählt und vermessen, jeweils ein Vertreter der oberen, der mittleren und der unteren Bestandesschicht auf den Flächen 1, 3, 4, 5, und 8 (vgl. **Abb. 1**). Davon konnten schließlich nur an acht Bäumen repräsentative Epiphytenproben entnommen werden. Die genaue Vermessung aller 15 Bäume lieferte jedoch gute Ergebnisse über die Zusammenhänge zwischen Baumoberfläche oder –volumen und einfacher zu erhebender Parameter wie BHD oder Kronendurchmesser. Diese Informationen wurden für das Epiphytenprogramm und für die Volumenberechnung der Bestände verwendet (**Kap. 3.3.1.1**; **Kap. 3.3.5.1**).

a) Vermessung liegender Bäume

Umgestürzte Bäume konnten einfach und detailliert mit Maßbändern aufgenommen werden. Es wurden jeweils Längen, Basis- und Mittendurchmesser aller Äste und am Stamm sowie die Durchmesser und Positionen der Epiphytenprobenstellen gemessen.

b) Vermessung stehender Bäume

Zunächst wurden die stehenden Probebäume mit dem gleichen Verfahren aufgemessen, wie bei der Bestandesaufnahme. Der BHD wurde mit einem

Umfangmessband ermittelt. Die Baumhöhe und der Kronenansatz wurden mit einem trigonometrischen Höhenmesser (Suunto) bestimmt. Mit Bussole und Maßband (oder Laser – Entfernungsmesser) wurden durch tangentiale Ablotung je vier Kronenradien einschließlich ihrer geographischen Richtung erfasst.

Das fotografische Verfahren zur Vermessung des Stammes und der Krone der stehenden Probebäume wurde zusammen mit Diplom – Forstwirt Przemyslaw Walotek entwickelt. Es wurde eine sichere und schnelle Methode zur Vermessung der Baumkronen gesucht. Zu diesem Zweck wurden 4 und 6 Meter lange Kunststoffseile von 2 cm Durchmesser in Abständen von einem Meter rot und weiß markiert. Diese Seile konnten von sicheren Standpunkten in der Baumkrone aus mit einer Teleskopstange entlang der Hauptäste verlegt werden. Die Äste mit den Maßstabseilen wurden, meistens von einer zweiten Person, entweder vom Boden, von einem Nachbarbaum oder direkt aus der Baumkrone digital fotografiert (**Abb. 3**). Die Länge der Kronenteile, die mit Maßstabsseilen ausgestattet wurden, ließ sich direkt am Bildschirm bestimmen. Die Vermessung von Ast– und Stammdurchmessern in diesen Bereichen ist ebenfalls möglich, wenn die Auflösung der Bilder hoch genug ist und wenn die betreffende Stelle nicht von Aufsitzerpflanzen bedeckt wird. (Streckenmessung am Bildschirm mit Hilfe der Cursor – Koordinaten). Auf diese Weise lassen sich bereits große Teile des Stammes und der Baumkrone messen. Annähernd gerade Äste, die von der Längsachse des Baumes abweichen, können über die Länge des angelegten Maßstabseils hinaus am Bildschirm vermessen werden, solange sie ihre Richtung relativ zur Bildebene beibehalten. Die abbildungsspezifische Verzerrung der Bildpunkte entlang des Astes geht dabei aus den Relationen der Meterabschnitte des Seils hervor. An etwa einem Viertel bis maximal einem Drittel der großen Kronenäste wurde kein Maßstabsseil angelegt. Die Dimensionen dieser Kronenteile konnte nach Ermittlung der übrigen Messwerte und mit Hilfe der Kronenradien hinreichend genau eingeschätzt werden.

Zusätzlich wurden ein bis zwei periphere Äste (Durchmesser bis 10 cm) abgesägt und vermessen. Die Anzahl der Äste dieser Größenordnung in der Krone wurde schließlich gezählt, um ihre Gesamtoberfläche hochzurechnen.

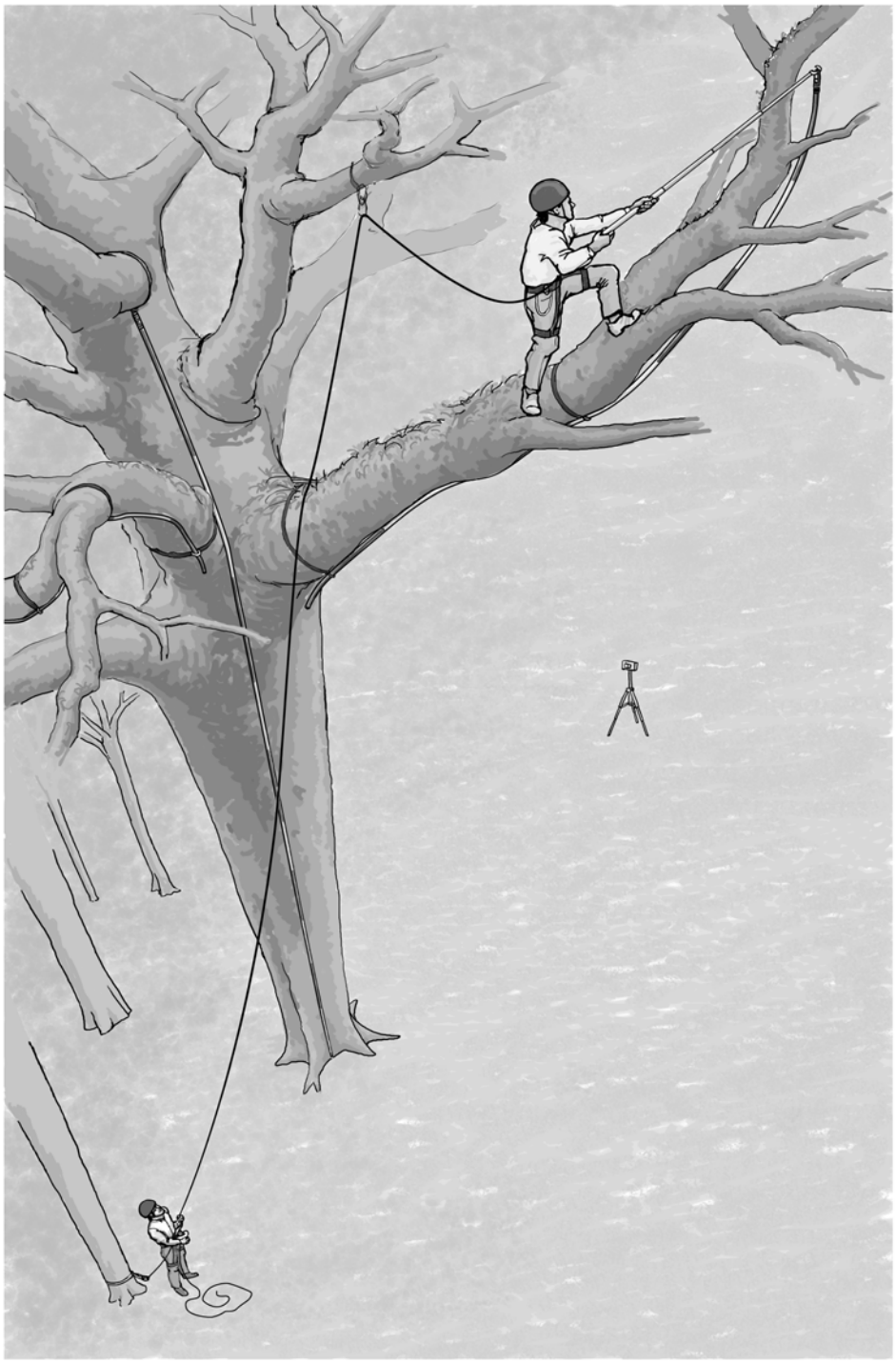


Abb. 3: Fotografische Vermessung stehender Bäume mit Maßstabseilen

2.4.3.3 Probenahme

An acht Bäumen wurden jeweils 5 bis 8 Pflanzen- und Humusproben entnommen, die Gesamtanzahl betrug 52. Dabei sollten untere und obere Stammabschnitte, innere und äußere Krone sowie möglichst vertikale und horizontale Äste berücksichtigt werden. Außerdem wurden von jedem Baum ein bis zwei periphere

Äste (Durchmesser bis 10 cm) abgesägt und ihre gesamte epiphytische Biomasse abgesammelt. Die Proben waren 50 cm lang, bei den 3 größten Bäumen auf den Flächen 1, 5, und 8 betrug ihre Länge einen Meter. Pflanzen und Humus wurden rund um die Äste entnommen. Sie wurden mit Markierband versehen und vor und nach der Entnahme aus mehreren Perspektiven digital fotografiert. Die beiden Durchmesser der Probenstelle wurde festgehalten, um die entsprechende Stamm– oder Astoberfläche berechnen zu können. Weiterhin wurde die Tiefe der Moospolster an mehreren Stellen der Epiphytenproben vermessen.

2.4.3.4 Analyse der Proben

Jede der Epiphytenproben wurde im Labor des Monteverde – Reservats in folgenden Schritten untersucht:

- Auftrennung der Probe in die Komponenten: Bryophyten, Farne, krautige Pflanzen und Bromelien, holzige Pflanzen, Hemiepiphyten und Lianen, Flechten, nicht zersetzte tote Substanz, Humus.
- Zählen der differenzierbaren vaskulären Arten und Anlage eines Herbariums .
- Von jeder differenzierbaren Art wurde ein mittelgroßes Blatt (ein Zweig bei Pflanzen mit kleinen Blättern oder ein komplettes Exemplar bei kleinen Pflanzen) auf einer weißen Bezugsebene von bekannter Größe digital fotografiert. Die Blätter wurden ohne Überlappung flach unter einer Glasscheibe ausgebreitet. Die aufgenommenen Blätter ließen sich am Bildschirm mit dem Programm Photo Paint (Corel) markieren und schwarz einfärben. Mit der Histogrammfunktion konnte ihre Flächengröße relativ zur Bezugsebene und damit ihre reale Oberfläche ermittelt werden.
- Die Blattoberfläche je Probe wurde für jede differenzierbare Art durch Auszählen und Multiplikation mit der fotografisch bestimmten Oberfläche berechnet. Daraus ließen sich die Deckungsgrade der einzelnen Arten oder Pflanzengruppen bezogen auf die Rindenoberfläche der Probe bestimmen. Für die Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN), auf denen jeweils drei Bäume beprobt wurden (**Kap. 2.4.3.1**; **Kap. 2.4.3.2**), konnte die gesamte Blattfläche der Epiphyten und damit ihr Blattflächenindex (LAI_E) bezogen auf den Waldboden berechnet werden.

- Trocknen der einzelnen Komponenten bei etwa 60 °C bis zum Erreichen eines konstanten Gewichts, Bestimmung der Biomasse
- Die chemische Analyse von Proben aus der epiphytischen Humusauflage erfolgte durch das Labor der Universidad de Costa Rica in San Pedro (Analysemethoden vgl. **Kap. 2.3.3**). Dazu wurde jeweils eine Mischprobe vom Stamm und von den Kronen der Probebäume aus der obersten Bestandesschicht von Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) zusammengestellt. Vom höchsten Probebaum der Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) wurde nur eine Humusmischprobe aus der Krone untersucht, die Bäume auf dieser Probefläche wiesen kaum Humus oder Aufsitzerpflanzen an den Stämmen auf.

2.4.3.5 Hochrechnung der epiphytischen Biomasse

Nach Berechnung der Rindenoberfläche der einzelnen Proben, sowie der Probebäume konnte die Biomasse der Proben auf den Teil der Baumoberfläche hochgerechnet werden, der durch die Probe repräsentiert wurde (beispielsweise der obere Stammabschnitt oder horizontale Äste der inneren Krone, usw.).

Auf den Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (1200 m NN) wurde jeweils ein Baum der oberen (BHD > 60 cm), der mittleren (BHD 30 – 60) und der unteren Kronenschicht (BHD 15 – 30 cm) beprobt (vgl. **Kap. 2.4.3.1**). Auf der Grundlage der Einzelbaumdaten wurden über die Durchmesserverteilung der Bestände hektarbezogene Epiphytenbiomassen berechnet.

2.4.3.6 Auswertung der Probenfotos

Die Fotos der markierten Epiphytenproben am Baum wurden am Institut für Waldbau mit dem Ziel ausgewertet, die Möglichkeiten für vereinfachte, fotografische Messmethoden zur Bestimmung der Epiphytenbedeckung zu beurteilen.

Dazu sollten die Blattflächen der einzelnen Aufsitzerpflanzengruppen (Farne, krautige Pflanzen und Bromelien, sowie holzige Pflanzen) anhand der Probenfotos geschätzt und mit den Ergebnissen der Blattflächenvermessung im Labor verglichen

werden. Von jeder Probe wurden mehrere Fotos aufgenommen, die verschiedene Seiten des Stammes oder Astes zeigen (vgl. **Kap. 2.4.3.3**).

Es wurden nur Probenfotos verwendet, deren Bildebene parallel zur Stamm– oder Astachse verläuft. Zunächst wurde das digitale Foto mit dem Programm Photo – Paint (Corel) so zurechtgeschnitten, dass alle Blätter, die annähernd parallel zur Bildebene lagen noch sichtbar blieben. Gleichzeitig mussten die Markierungsbänder sichtbar sein, die die 50 cm lange Probe begrenzen. Die Breite der Plastikbänder (8 cm) war ebenfalls bekannt. Daraus ergibt sich eine gedachte Bezugsebene, die tangential zur Astoberfläche und parallel zur Astachse verläuft. Die Größe der Bezugsebene ließ sich aus den bekannten Größen Astdurchmesser, Probenlänge und Breite des Markierungsbandes annähernd abschätzen.

Im nächsten Schritt wurden die Pflanzengruppen am Bildschirm einzeln markiert und schwarz eingefärbt, um deren Deckung auf dem Foto mit Hilfe der Histogramm – Funktion des Programms zu bestimmen. Ihr prozentualer Anteil an der Bezugsebene ergab den Schätzwert für ihre reale Blattoberfläche. Dabei mussten zahlreiche Fehlerquellen beachtet werden: Abweichung der Bildebene von der Astachse, Neigung der Blätter zur Bildebene, Entfernung der Blätter vom Ast (und damit von der Bezugsebene), Überlappung der Blätter, doppelte Zählung von Blättern auf zwei Fotos derselben Probe, die aus verschiedenen Perspektiven aufgenommen wurden.

Die Übereinstimmung der Blattfläche aus dem fotografischen Schätzverfahren mit der exakt im Labor vermessenen Blattfläche wurde anhand von Regressionsanalysen beurteilt.

Für epiphytische Bryophyten wurde ein ähnliches Schätzverfahren angewendet. Hier wurde die Deckung je Probenoberfläche fotografisch ermittelt. Daraus ließ sich mit Hilfe der im Feld gemessenen mittleren Tiefen der Moospolster (vgl. **Kap. 2.4.3.3**), ihr Volumen berechnen. Anschließend wurden die Zusammenhänge zwischen diesem Volumenwert und den destruktiv ermittelten Biomassen der Bryophyten analysiert.

2.5 Walddynamik

2.5.1 Windwurf

Von März 2003 bis Februar 2004 wurden entlang der 2,5 km langen Transektlinie zusammengebrochene Bäume auf einem 50 m breiten Streifen (Gesamtgröße: 12,5

ha) erfasst. Dabei wurden alle Individuen der oberen und mittleren Bestandesschicht berücksichtigt. Im Kammbereich und in dem strauchartigen Wald des Steilhanges auf der Atlantikseite zwischen 1400 und 1500 m NN wurden Bäume über 6 m Höhe dazugezählt, in den übrigen Waldtypen Bäume über 10 m. Die Breite des Streifens wurde eingehalten, indem mit einem Laser – Entfernungsmesser (Bushnell) überprüft wurde, ob sich umgestürzte Bäume in einem Abstand von maximal 25 m vom festgelegten Pfad befanden. Die Aufnahme der Schadensereignisse fand im Rahmen der 14 – tägigen Kontrolle sämtlicher Klimastationen auf dem Transekt statt. Für die Schätzung des Holzvolumens der zusammengebrochenen Bäume wurde die Oberhöhe nach Weise (1880) in den entsprechenden Waldtypen zugrunde gelegt (vgl. **Kap. 3.4.1**).

2.5.2 Totholzaufnahme

Die Vermessung des Totholzes (Position und Dimensionen) war ein Teil der Bestandesaufnahmen auf den Versuchsflächen. Dabei wurde zwischen den Kategorien „stehend“ (entsprechend der Kluppschwelle für lebende holzige Pflanzen ab 5 cm BHD), „liegend“ (ab 5 cm Mittendurchmesser), „Ast“ und „Baum“ unterschieden. Es erfolgte keine weitere Differenzierung nach Zersetzungsgraden.

2.5.3 Verjüngung

Die Verjüngung wurde getrennt nach Strauchschicht (Pflanzen von 0,5 bis 5 m Höhe) und Krautschicht (bis 0,5 m) beurteilt. Für die Untersuchung der Strauchschicht wurden auf 3 Unterflächen (1, 3 und 5) jeder Parzelle 2 x 2 m große Probequadrate in einem repräsentativen Ausschnitt angelegt. Der Gesamtdeckungsgrad für die Unterfläche wurde geschätzt. An allen Pflanzen über 50 cm wurden Höhe und Mittendurchmesser (oder BHD bei einer Höhe > 1,5 m) erfasst. Um einen Schätzwert für das Pflanzenvolumen der Strauchschicht zu erhalten, wurde der Stammabschnitt unterhalb der Stelle, an der der Durchmesser ermittelt wurde als Zylinder berechnet. Der obere Abschnitt der Stämmchen wurde als Kegel berechnet. Die Summe der Volumenwerte aus den drei Probequadraten wurde schließlich auf einen Hektar hochgerechnet.

Die Krautschicht wurde in einem 1 x 1 m großen Quadrat im Zentrum der Probequadrate aufgenommen. Nach einer Schätzung des Deckungsgrades in dieser Schicht wurde jede Pflanze einer 10 cm – Höhenklassen zugeordnet. Die Arten konnten nicht identifiziert werden. Die Anzahl differenzierbarer Arten für jedes Probequadrat und die Gesamtanzahl der Arten für alle 3 Probequadrate wurde jedoch angegeben.

Für die Beurteilung der Überschirmung über der Verjüngung wurden im Zentrum aller Probequadrate Fotos mit einem 100 ASA Farb - Diafilm gemacht. Die Kamera befand sich dafür auf einem Stativ in 1,5 Höhe. Die Fotos wurden für die Bildanalyse am Institut für Waldbau gescannt.

2.5.4 Zuwachsmessungen

Zuwachsmessungen erfolgten auf den Versuchsflächen 1, 4 und 8 (Gipfellage und Endpunkte des Transekts) an insgesamt 60 Bäumen. Dazu wurden pro Fläche 20 Bäume ausgewählt (bevorzugt die leicht identifizierbare *Elaeagia auriculata*, auf Fläche 8 trat jedoch nur ein Individuum auf), davon jeweils 10 Stück mit einem BHD < 10 cm. Bäume mit einem BHD bis 7 cm konnten direkt mit einer Schieblehre auf 1/100 mm genau vermessen werden, Die übrigen wurden mit einer Kluppe auf 1 mm genau vermessen und dann mit einem Zuwachsmaßband versehen. Diese Bänder wurden aus 1 cm breiten Paketband aus Plastik und stabilen Gummibändern konstruiert. Der Abstand des offenen, installierten Bandes sollte wenige cm betragen, so dass er ebenfalls mit einer Schieblehre auf 1/100 mm genau gemessen werden konnte. Die Veränderung der Abstände, bzw. die Brusthöhendurchmesser der dünnen Stämmchen wurden in Abständen von 3 Monaten kontrolliert.

2.6 Datenanalyse

Die Verwaltung und Bearbeitung der Daten erfolgte mit Microsoft Excel. Statistische Analysen wurden mit WinSTAT (Kalmia) durchgeführt. Grafiken wurden mit Microsoft Excel, Sigma Plot (SPSS) und WinSTAT erstellt. Die Bildbearbeitung (Auswertung von Überschirmungsfotos, Blattflächenmessungen, Streckenvermessung, Bearbeitung von Karten) erfolgte mit Corel Photo Paint (Version 9.0) und Adobe

Photo Shop (Version 7.0). Digitale Karten wurden am Institut für Waldbau mit ArcExplorer und ArcView 3.2 (ESRI) ausgewertet und bearbeitet.

Folgende statistische Methoden wurden bei der Datenanalyse angewendet (Voraussetzungen nach Köhler et al., 1996):

- Test auf Normalverteilung nach Kolmogorov – Smirnoff
- Pearson Korrelationskoeffizient für lineare Zusammenhänge zwischen normal verteilten Stichproben
- Spearman Rangkorrelation für Zusammenhänge zwischen nicht normal verteilten Stichproben
- einfache Regressionsanalyse für die Analyse eines Einflussfaktors auf eine abhängige Variable
- schrittweise multiple Regression für die Analyse mehrerer Einflussfaktoren auf eine abhängig Variable
- Wilcoxon – Test für Paardifferenzen nicht normal verteilter, verbundener Stichproben
- einfaktorielle Varianzanalyse (Least Significant Difference) für den Vergleich von Mittelwerten bei Stichproben aus intervallskalierten, normal verteilten Grundgesamtheiten mit homogenen Varianzen (Prüfung der Varianzenhomogenität mit dem Barlett – Test)
- H – Test (Kruskal – Wallis), Varianzanalyse für nicht normal verteilte Grundgesamtheiten (und mindestens ordinalskalierte Daten)

Kennzeichnung der Signifikanzgrenzen: höchst signifikant *** ($p < 0,001$); hoch signifikant ** ($p < 0,01$); signifikant * ($p < 0,05$)

3. Ergebnisse

3.1 Klima

3.1.1 Niederschläge

3.1.1.1 Regen

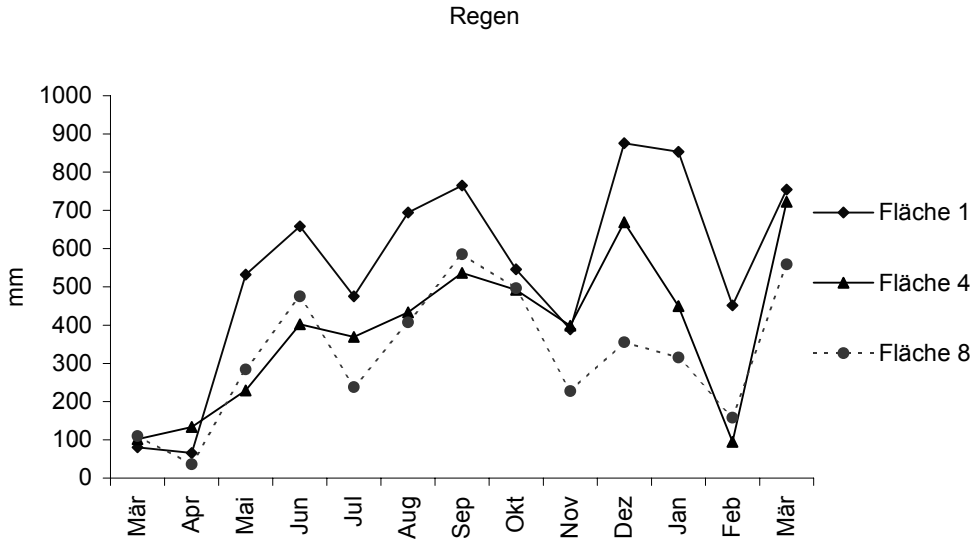
Der Untersuchungszeitraum von März 2003 bis März 2004 war durch ungewöhnlich hohe Niederschläge gekennzeichnet. Für den Zeitraum von 1956 bis 1995 betrug der Jahresniederschlag in Monteverde (1450 m NN, Pazifikseite der Kordilliere) durchschnittlich rund 2500 mm (Clark et al. 2000). Die Messungen auf den Klimastationen des Transekts lagen dagegen zwischen 3690 mm in 1200 m NN auf der wechselfeuchteren Pazifikseite, und 6390 mm in der entsprechenden Höhenlage auf der Atlantikseite (**Tab. 1**). Auf dem Gebirgskamm wurden 4310 mm registriert. Es zeigte sich ein klarer Niederschlagsgradient von West nach Ost.

Tab. 1: Jahresniederschläge von März 2003 bis Februar 2004 für alle Klimastationen

	Atlantikseite			**Kamm**	**Pazifikseite**			
Fläche Nr.	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
Höhe NN [m]	1200	1320	1440	1500	1450	1320	1260	1200
Exposition	40°	60°	55°	80° / 260°	260°	310°	275°	255°
Regen [mm]	6390	4600	3760	4310	4210	4590	**	3690
horiz. Niederschl. [mm]	350	*	*	3560	*	240	**	28

(* keine Daten für den gesamten Zeitraum; ** Fläche ohne Klimastation)

Die jährliche Verteilung der Regenfälle weist in Monteverde normalerweise zwei Maxima auf, das erste im Juni, wenn regelmäßig heftige Gewitter auftreten, das zweite markiert den Höhepunkt der Regenzeit von September bis Oktober. In diesen Monaten fallen im Mittel zwischen 350 und 550 mm Regen, der dann bis zur Trockenzeit im März gewöhnlich kontinuierlich abnimmt (Haber 1996; Pounds und Crumb 1993; Clark et al. 2000). Von März bis November 2003 lagen Verlauf und monatliche Mengen im Bereich der langjährigen Mittelwerte (**Abb. 4**).



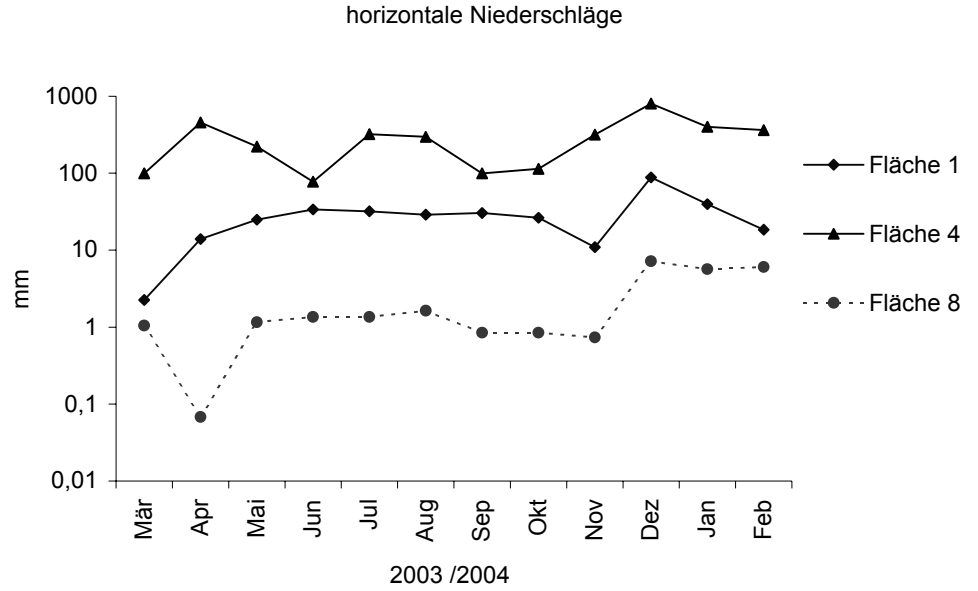


Abb. 4: Jahresgänge von Regen und horizontalen Niederschlägen von März 2003 bis März (Februar) 2004 für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Die Trockenzeit 2003 war durch niedrige monatliche Regenmengen von weniger als 150 mm im gesamten Untersuchungsgebiet geprägt. Im März und April lagen die Mengen auf beiden Seiten der kontinentalen Wasserscheide sowie in der Kammlage dicht beieinander. Der trockenste Monat war April, es wurden zwischen 36 mm (Fläche 8, Pazifikseite 1200 m NN) und 134 mm (Fläche 4, Kammlage, 1500 m NN)

gemessen. In der Regenzeit lagen die Mengen in den tieferen Lagen der Atlantikseite deutlich über denen auf dem Kamm und an den Westhängen des Transekts. Nach einer Beruhigung der Wetterlage im November kam es jedoch zu einem völlig untypischen dritten Anstieg der Regenfälle innerhalb eines Jahres: im Dezember 2003 wurden Maxima zwischen 670 mm und 870 mm auf der östlichen Hälfte des Transekts erreicht, das waren die höchsten Niederschläge des ganzen Jahres. Auf der Pazifikseite blieben die Regenfälle in diesem Monat unterhalb des Höchstwertes vom September, sie waren jedoch mit rund 360 mm fast doppelt so hoch wie der Mittelwert für Dezember im höher gelegenen Monteverde. Diese Mengen lagen damit deutlich außerhalb der üblichen jährlichen Schwankungen. Im Februar nahm der Regen auf der Pazifikseite und auf dem Gebirgskamm deutlich ab, doch es kam im März 2004 zu einem weiteren ungewöhnlichen Anstieg der Niederschläge. Im normalerweise trockensten Monat des Jahres lagen die Regenmengen bei 560 mm auf der Pazifikseite und bei über 700 mm im Kammbereich und an den östlichen Hängen der kontinentalen Wasserscheide.

3.1.1.2 Horizontale Niederschläge

Ein vollständiger Eindruck von den Niederschlagsverhältnissen im Untersuchungsgebiet ergibt sich erst bei der zusätzlichen Betrachtung der horizontalen Niederschläge (Einträge durch Interzeption von Wolken, Nebel und horizontal transportiertem Regen). Die durchschnittliche Lage der Wolkendecke zwischen 1300 und 1600 m NN (Lawton und Dryer 1980), der stürmische NO – Passat und die Topographie des Untersuchungsgebietes führen zu einem sehr ausgeprägten Gradienten bei diesem Niederschlagstyp von Westen nach Osten (**Tab. 1**). Der höchste jährliche Eintrag wurde mit 3560 mm auf dem Gebirgskamm gemessen. Auf der Luvseite in 1200 m NN erfasste der Nebelfänger nur rund 10 % (330 mm) dieser Menge. In der gleichen Höhenlage auf der Pazifikseite, im Windschatten der Kordilliere, wo sich die Wolken nach adiabatischer Erwärmung beim Überqueren des Gebirgskammes meist schon aufgelöst haben, wurden weniger als 1 % (28 mm) im Vergleich zur Kammzone gemessen. Auf der Fläche 6, bei 1320 m NN, waren es noch 240 mm, fast zehn Mal mehr als auf der 120 m tiefer gelegenen Fläche 8. Dieser Effekt macht sich besonders während der Trockenzeit bemerkbar. Während die horizontalen Niederschläge im April 2003 einen

bedeutenden Eintrag auf dem Gebirgskamm darstellten (mit 450 mm über das dreifache der Regenmenge in diesem Monat), lag der Anteil horizontaler Niederschläge in 1200 m NN auf der Pazifikseite fast bei Null. Das Maximum dieser Einträge wurde im Dezember erreicht. Dieser Monat ist gekennzeichnet durch eine tief liegende, dichte Wolkendecke, was in Verbindung mit heftigen NO – Passaten eine hohe Wolkenauskämmung in exponierten Bereichen zur Folge hat (Lawton und Dryer 1980; Clark et al. 2000). Die monatlichen Niederschlagsmengen für Dezember lagen bei 800 mm in der Kammzone, 90 mm auf der Fläche 1 und bei 7 mm in der Leelage auf 1200 m NN. Die niedrigsten Werte wurden in den relativ windstillen Monaten der Regenzeit erreicht: im Juni, September und Oktober (**Abb. 4**; vgl. **Kap. 3.1.3**).

3.1.1.3 Bestandesniederschlag

Die Niederschlagsmenge im Inneren der Bestände variierte in ähnlicher Weise wie die Einträge durch Nebel und Wolken mit Höhe und Exposition der Klimastationen. Sie waren in den höheren Lagen der windexponierten Atlantikseite und auf dem Gebirgskamm am höchsten, wo sie regelmäßig die Freilandniederschläge übertrafen (Fläche 2, 3 und 4). Diese Differenz zeigt deutlich den zusätzlichen Eintrag durch die Interzeption horizontaler Niederschläge in den windexponierten Lagen des Untersuchungsgebietes oberhalb von 1300 m NN. (**Tab. 2**).

Tab. 2: Relationen von Bestandesniederschlag zu Freilandniederschlag für den Beobachtungszeitraum von August bis Dezember 2003

Fläche Nr.	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**8**
Bestandesniederschlag [mm]	2360	2920	2580	2780	2190	1780	1440
Freilandniederschlag [mm]	3270	2380	2250	2750	2450	2510	2070
Differenz Bestand – Freiland [mm]	-910	540	330	30	-260	-720	-630
Anteil [%]	72%	123%	115%	101%	89%	71%	70%

In diesem Bereich gab es lediglich in den Monaten September und Oktober Interzeptionsverluste. Das Klima ist in diesem Zeitraum von starken Regenfällen und verhältnismäßig geringen Windgeschwindigkeiten im gesamten Untersuchungsgebiet geprägt. Im November 2003 wurde im Bestand der Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m

NN) mehr als das doppelte des Freilandniederschlages gemessen (221%). Der höchste absolute Bestandesniederschlag wurde mit 1700 mm auf einer Unterfläche der Parzelle 4 (Kammlage, 1500 m NN) im Dezember 2003 erreicht.

Daten für den Zeitraum von einem Jahr (März 2003 bis Februar 2004) liegen nur für die beiden Endpunkte des Transekts und für die Kammlage vor. In 1500 m NN wurden im Bestand Einträge registriert, die rund 800 mm über dem Freilandniederschlag lagen, das entspricht 118 %. Der Bestandesniederschlag an beiden Klimastationen in 1200 m NN lag dagegen durch Interzeptionsverluste nur bei etwa 70 % der Freilandregenmenge (**Tab. 3**).

Tab. 3: Relationen von Bestandesniederschlag zu Freilandniederschlag im Zeitraum von einem Jahr (März 2003 bis Februar 2004) für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN)

Fläche Nr.	**1**	**4**	**8**
Bestandesniederschlag [mm]	4470	5100	2660
Freilandniederschlag [mm]	6390	4310	3690
Differenz Bestand – Freiland [mm]	-1920	790	-1030
Anteil [%]	70%	118%	72%

Die größte Variation zwischen den 5 Niederschlagsmessern pro Versuchsfläche trat ebenfalls auf der Atlantikseite und in der Kammzone auf. (**Abb. 5**). Die Verteilung des Bestandesniederschlags stellte sich dagegen in den tieferen Lagen der Pazifikseite wesentlich homogener dar.

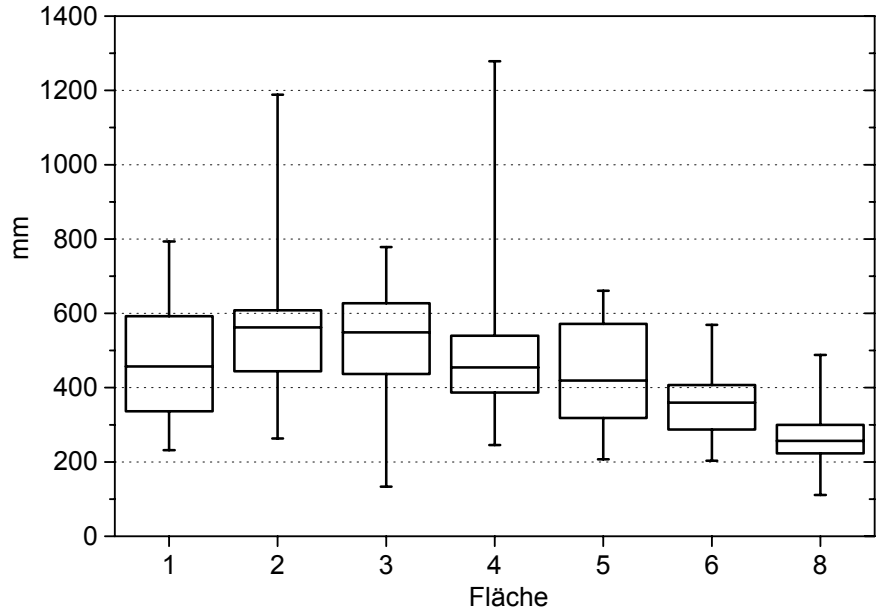


Abb. 5: Verteilung und Variation des monatlichen Bestandesniederschlages auf allen Klimastationen im Zeitraum von August bis Dezember 2003 (Dargestellt sind Median, 5. und 95. Perzentile, die Box repräsentiert 50 % der Messungen)

Der topographische Gradient der Regenmenge allein (**Kap. 3.1.1.1**) kann nur einen Teil der Variation des Bestandesniederschlages zwischen den Versuchsflächen erklären. Die lineare Regression von Bestandesniederschlag in Abhängigkeit der Freilandregenmenge ergibt ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,55*** (n = 116), berücksichtigt sind die verfügbaren Daten aller Klimastationen auf dem Transekt (Messperioden von jeweils 2 Wochen).

Zur Abschätzung der Menge des Bestandesniederschlages in Wolkenwäldern auf Hawaii schlägt Juvik (1995) ein Regressionsmodell vor, das die Summe von Freiland- und horizontalem Niederschlag in Beziehung zu Bestandesniederschlag setzt. Das Bestimmtheitsmaß für die lineare Regression mit den Daten aus Monteverde beträgt r^2 = 0,74*** (n = 116). Demnach ergibt sich:

$$BN = 0{,}63(R + hN) + 39{,}28$$

(BN = Bestandesniederschlag [mm], R = Regen [mm], hN = horizontale Niederschläge [mm])

Die Beziehung lässt sich verbessern, indem man nur die Klimastationen auswählt, deren Bestandesniederschlag im Untersuchungszeitraum unterhalb des

Freilandniederschlags liegt (Flächen 1, 5, 6, 8): r^2 = 0,85*** (n = 70). Mit dem Ausgleich durch eine Potenzfunktion kann unter diesen Verhältnissen ein Bestimmheitsmaß von r^2 = 0,95 erreicht werden (**Abb. 6**). Für die übrigen Klimastationen auf den Flächen 2, 3 und 4 (mit Bestandesniederschlag > Freilandniederschlag) liegt das Bestimmtheitsmaß der linearen Regression nur bei 0,71*** (n = 46). Für eine genauere Modellierung des Bestandesniederschlages können hier Bestandesparameter hinzugezogen werden (vgl. **Kap. 3.3.4**).

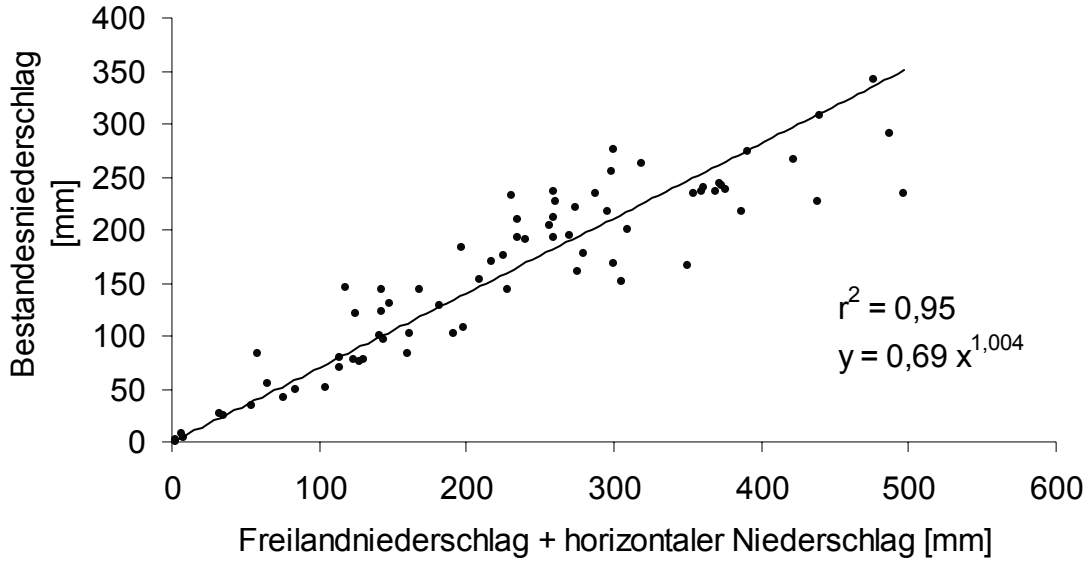


Abb. 6: Zusammenhang zwischen dem Bestandesniederschlag und der Summe aus Regen und horizontalen Niederschlägen (zweiwöchige Messperioden), für die weniger windexponierten Flächen, bei denen die Bestandesniederschläge im Mittel unterhalb der Freilandniederschläge lagen (Flächen 1, 5, 6 und 8)

3.1.1.4 Chemische Eigenschaften der Niederschläge

Chemische Analysen wurden durchgeführt, um die Eigenschaften von Regen, horizontalen Niederschlägen und Bestandesniederschlag in Abhängigkeit von Exposition (Lee-, Luvposition und Kuppe) und Jahreszeit (im Mai 2003, am Ende der Trockenzeit und im Oktober 2003, Regenzeit) miteinander zu vergleichen (**Tab. 4**). Die statistische Prüfung der Unterschiede ist bei dem geringen Analysenumfang jedoch problematisch (n = 18).

Tab. 4: Chemische Eigenschaften der verschiedenen Niederschlagstypen am Ende der Trockenzeit und in der Regenzeit 2003 auf der Atlantikseite, der Kammlage und der Pazifikseite des Transekts (n = 18)

	Freiland-niederschlag		horizontaler Niederschlag		Bestandes-Niederschlag	
	Atlantikseite					
	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03
pH	6,6	6,2	7	6,8	7,4	6,5
Leitfähigkeit [µS]	8	5	24	12	16	12
NH_4^+	0,04	0,04	0,07	0,07	0,15	0,11
NO_3^-	-	0,28	-	0,34	-	0,49
PO_4^{3-} [mg l^{-1}]	< 0,03	0,03	0,03	< 0,03	0,07	0,03
Mg^{2+}	-	0,2	-	0,2	-	0,2
Na^+	-	2,8	-	2,7	-	2,6
	Kammlage					
	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03
pH	6,5	6,5	7	6,6	6,6	6,6
Leitfähigkeit [µS]	4	2	17	7	16	5
NH_4^+	0,04	0,11	0	0,11	0,19	0,04
NO_3^-	-	0,43	-	0,29	-	0,11
PO_4^{3-} [mg l^{-1}]	< 0,03	0,03	0,07	< 0,03	0,07	< 0,03
Mg^{2+}	-	0,2	-	0,1	-	0,2
Na^+	-	1,62	-	2,4	-	0,55
	Pazifikseite					
	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03	31.05.03	31.10.03
pH	6,6	6,7	7,6	7	6,4	7
Leitfähigkeit [µS]	11	8	124	33	35	23
NH_4^+	0,07	0,48	2,90	0,11	0,44	0,19
NO_3^-	-	0,42	-	0,12	-	0,59
PO_4^{3-} [mg l^{-1}]	< 0,03	0,13	0,77	0,03	0,37	0,03
Mg^{2+}	-	0,3	-	0,3	-	0,2
Na^+	-	2,2	-	2,3	-	2,21

Die pH – Werte der verschiedenen Niederschlagstypen variierten nur gering im schwach sauren bis schwach basischen Bereich von 6,2 bis 7,6 und wiesen keine größeren räumlichen und zeitlichen Variationen auf. Die höchsten Werte fanden sich bei den horizontalen Niederschlägen. Die elektrische Leitfähigkeit zeigte dagegen klare Unterschiede in Abhängigkeit von Niederschlagstyp und Exposition. Sie lagen durchgehend für alle Proben am Ende der Trockenzeit höher als in der Regenzeit

(bis zur fast vierfachen Konzentration im Nebelniederschlag auf der Pazifikseite) und traten in der Rangfolge Regen < Bestandesniederschlag < horizontale Niederschläge auf. Von den analysierten Ionen waren in den horizontalen Niederschlägen NH_4^+, PO_4^{3-} und Na^+ im Mittel gegenüber dem Regenwasser deutlich erhöht. Die Leitfähigkeit der horizontalen Niederschläge zeigte die stärksten saisonalen Schwankungen zwischen dem Ende der Trockenzeit und der Regenzeit. Die sehr hohen Werte für elektrische Leitfähigkeit und Ammonium in den Proben der Wolken- und auch in den Bestandesniederschlägen auf der Pazifikseite am Ende der Trockenzeit lässt sich durch die Akkumulation von Aerosolen in der Atmosphäre und im Kronenraum erklären. Das Abbrennen von landwirtschaftlichen Flächen in den nahen Küstenebenen und eine anhaltende Inversionswetterlage in der Trockenzeit führen zu einer sichtbaren Trübung der Atmosphäre (Herrera, 1985). Pounds und Crumb (1993), Clark und Nadkarni (1998) erwähnen in diesem Zusammenhang erhöhte Konzentrationen von Nitraten und Phosphaten im Wolkenniederschlag während der Trockenzeit in Monteverde.

3.1.2 Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit

Die mittlere jährliche Temperatur in 1500 m NN betrug 16,2 °C zwischen März 2003 und Februar 2004 (**Abb. 7**). Die Temperaturabnahme pro 100 Höhenmeter lag bei 0,6°C auf der Atlantikseite und 0,8°C auf der wärmeren pazifischen Leeseite der Kordilliere.

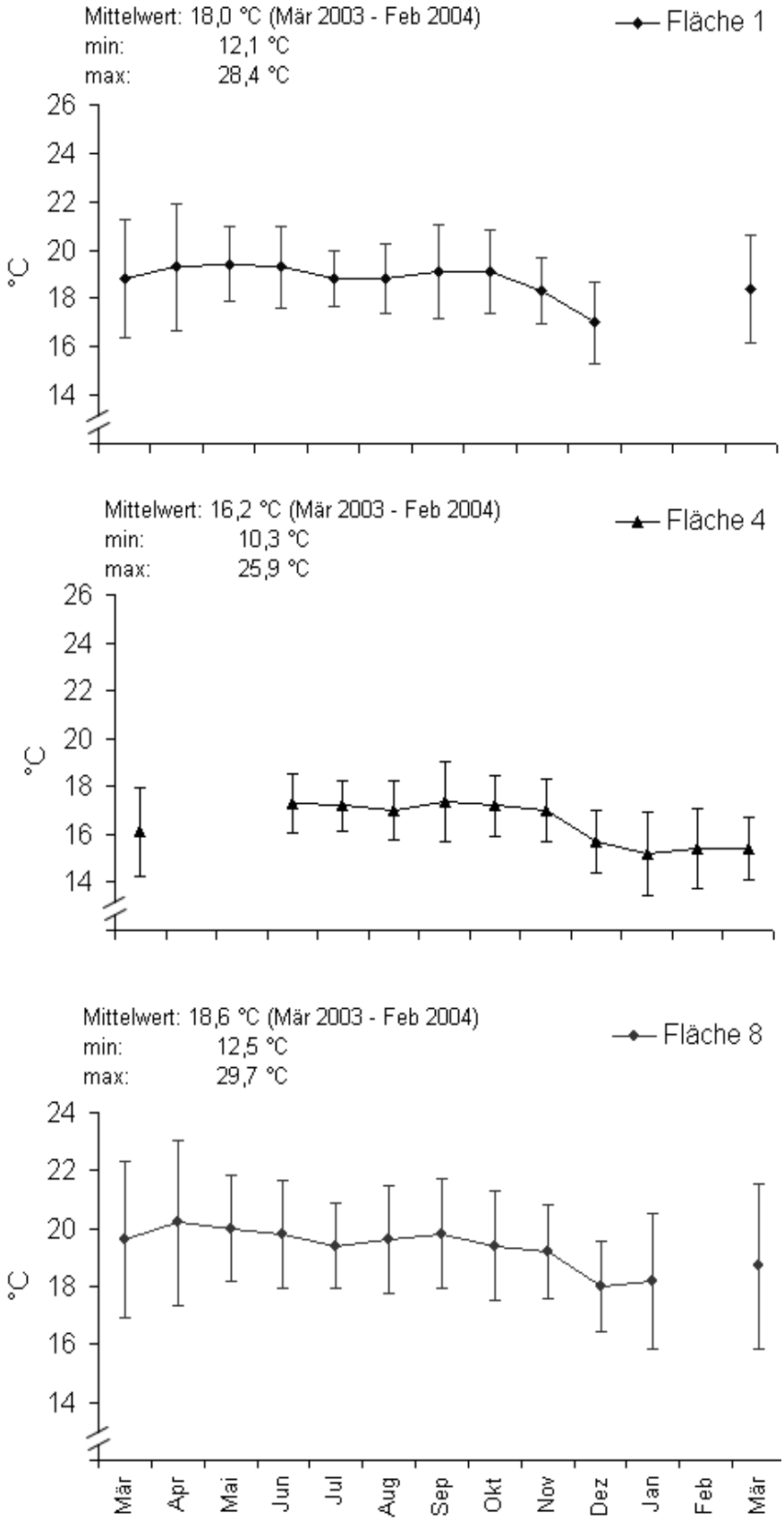


Abb. 7: Mittlere monatliche Temperaturen und Standardabweichungen für die Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) im Zeitraum von März 2003 bis März 2004

Der wärmste Monat war April 2003, die monatlichen Durchschnittstemperaturen stiegen auf bis zu 20,2 °C auf der Fläche 8. Am kühlsten war es auf der Pazifikseite im Dezember 2003 (im Mittel 18,0°C). Auf dem Kamm wurden unter dem Einfluss polarer Kaltfronten im Januar 2004 die niedrigsten Temperaturwerte von bis zu 10,3 °C erreicht, bei einem Mittelwert von 15,2 °C. Allgemein traten die höchsten Temperaturschwankungen in den Monaten der Trockenzeit auf. Das ist hauptsächlich auf die Tagesschwankungen zurückzuführen, wenn es nach einer stärkeren Erwärmung an wolkenfreien Tagen nachts auch zu einer stärkeren Abkühlung kommt. Die Standardabweichungen waren dabei über das ganze Jahr für die Leeseite höher, als in derselben Höhenlage der Atlantikseite. Die einzige Ausnahme war der September 2004. In diesem Monat sorgte die für die vom Pazifik aufsteigende konvektive Bewölkung für eine ausgeglichenere Temperaturkurve, während es bei dieser Wetterlage bei einem Abflauen des Passatwindes auf der Atlantikseite zu wolkenfreien Tagen kommen kann. Der Vergleich typischer Tagesgänge von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit im März und im September 2003 (**Abb. A2**) zeigt höhere Amplituden und Klimaunterschiede zwischen den Klimastationen der Flächen in 1200 m NN (besonders auf der Pazifikseite) und dem Gebirgskamm. Im März 2004 wurden aufgrund der ungewöhnlich starken Bewölkung und Regenfälle auf allen Klimastationen niedrigere Temperaturen als im selben Monat des vorherigen Jahres erreicht.

Die jährlichen Durchschnittswerte der Minimal- und Maximaltemperaturen im Bestandesinneren lagen höher als die Außentemperaturen (**Tab. 5**).

Tab. 5: Vergleich der Mittelwerte und Schwankungen von Minimum- und Maximumtemperaturen im Bestandesinneren der Flächen 1, 4 und 8 von März 2003 bis Februar 2004, Messung alle 14 Tage

Fläche	**1**		**4**		**8**	
	min	**max**	**min**	**max**	**min**	**max**
absolut / Jahr	13,0	25,0	11,0	21,0	12,5	24,0
Mittelwert	15,6	21,8	14,5	19,2	15,9	21,9
s_x	1,3	1,4	1,5	1,2	1,2	1,3
Differenz Mittelwerte		6,2		4,7		6,0
Gesamtmittelwert		18,7		16,9		18,9

Bei der Betrachtung der Standardabweichungen fällt auf, dass man die höchsten Schwankungen bei den Minimaltemperaturen auf dem Kamm findet, wo von November bis März die tiefsten Werte auftreten. Die Temperaturspanne nimmt jedoch mit zunehmender Höhe ab. In der Trockenzeit zeigten sich die weitesten Spannen zwischen Höchst- und Tiefstwerten. Während der Regenzeit verlaufen sämtliche Kurven relativ gleichförmig und liegen eng beieinander. (**Abb. A2**). Im September zeigte sich der Einfluss einzelner sonniger Tage auf der Atlantikseite auch im Bestandesinneren durch größere Amplituden.

Die Unterschiede der relativen Luftfeuchtigkeit auf den Flächen 1 und 8 zeigten im Vergleich zwischen Trockenzeit und Regenperiode eine ähnliche Tendenz wie die Temperaturen: in der Trockenperiode traten stärkere Schwankungen auf, (**Abb. A2**) die niedrigsten Extremwerten wurden auf der Pazifikseite gemessen. Die Mittelwerte für die einzelnen Monate sind aufgrund des häufigen Ausfalls der Geräte unter den extremen Bedingungen des Untersuchungsgebiets nur bedingt aussagekräftig. Die mittlere monatliche Luftfeuchtigkeit nahm von März bis Oktober zu und lag im Windschatten der Kordilliere stets unter den Werten der Atlantikseite (**Tab. 6**). Die Differenz der Mittelwerte der beiden Klimastationen ist dabei nach dem Wilcoxon – Test für die Messungen von März bis August 2003 als höchst signifikant einzustufen. Im September 2003 war die Differenz der Luftfeuchtigkeiten nicht mehr signifikant. Die Unterschiede zwischen den Temperaturen und relativen Luftfeuchtigkeiten auf beiden Seiten des Transekts sind stärker während der Trockenzeit ausgeprägt.

Tab. 6: Monatliche Mittelwerte, Minima und Standardabweichungen für die relative Luftfeuchtigkeit auf den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) von März 2003 bis Oktober 2003. Die Prüfung der Signifikanz der Differenzen erfolgte mit dem Wilcoxon – Test

	Fläche 1			Fläche 8			Differenz
	Mittelwert	min	s_x	Mittelwert	Min	s_x	Mittelwerte
März	93,4	36,4	10,35	89,5	28,6	12,24	3,9 ***
April	93,9	53,8	9,88	90,6	51,6	11,02	3,3 ***
Mai	98,6	72,1	4,12	96,5	61,3	6,37	2,1 ***
Juni	98,5	76,9	3,50	95,8	57,6	6,70	2,7 ***
Juli	-	86,5	-	97,4	67,0	4,79	-
August	98,9	70,5	3,08	96,3	73,4	5,76	2,6 ***
September	97,8	67,9	4,74	95,8	68,4	6,21	2,0
Oktober	-	76,1	-	97,1	67,9	5,14	-

3.1.3 Wind

Nach Lawton und Dryer (1980) ist der ständige Einfluss der Passatwinde in Monteverde der wichtigste Einflussfaktor für die geringen Baumhöhen in der exponierten Kammzone. Für den Beobachtungszeitraum von Juli 2003 bis Juni 2004 ergibt sich ein moderates Jahresmittel für die Windgeschwindigkeit von 2,1 m s^{-1}. Der Passatwind ist jedoch über das ganze Jahr sehr stetig. Absolute Windstille trat insgesamt nur bei 11 % der Messungen (Mittelwerte alle 10 Minuten) auf. Der stürmischste Monat war typischerweise der Dezember (**Tab. 7**).

Tab. 7: Mittlere monatliche Windgeschwindigkeiten im Jahresgang für die Klimastation der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN), dazu im Vergleich die mittleren Windgeschwindigkeiten für die Klimastation der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) in den Monaten März bis Juni 2004. (v = Geschwindigkeit)

		Fläche 4				Fläche 1			
		Mittelwert [m s^{-1}]	max [m s^{-1}]	v = 0 [%]	Median (v > 0)	Mittelwert [m s^{-1}]	max [m s^{-1}]	v = 0 [%]	Median (v > 0)
Jul	**03**	2,4	10,4	17	2,7	keine Messungen			
Aug	**03**	2,2	8,0	19	2,5				
Sep	**03**	1,0	8,4	44	1,7				
Okt	**03**	2,3	7,8	20	3,1				
Nov	**03**	2,9	10,3	0	2,8				
Dez *	**03**	3,6	12,5	0	3,5				
Jan *	**04**	1,9	7,6	0,3	1,7				
Feb	**04**	2,3	9,2	6	2,2				
Mär	**04**	2,7	12,7	0,4	2,5	0,9	9,7	14	0,5
Apr	**04**	1,7	7,4	10	1,6	0,3	7,2	35	0,3
Mai	**04**	1,3	5,9	17	1,4	0,2	6,4	58	0,2
Jun	**04**	1,3	6,4	18	1,5	0,2	6,7	48	0,2

*** Am 31.12.2003 kam es bei einem schweren Sturmereignis zu Schäden an der Klimastation, so dass die Höchstwerte für die Windgeschwindigkeit in diesem Monat nicht erfasst werden konnten. Die Messungen für Januar 2004 beziehen sich auf den Zeitraum ab dem 09.01., nach dem Wiederaufbau der Station.**

Die Mittelwerte und Maxima für Dezember 2003 (und für Januar 2004) sind sicher unterschätzt. In der Nacht vom 31.12.03 auf den 01.01.04 wurde der Baum mit der gesamten Klimastation zu Beginn eines schweren Sturms entwurzelt. Deshalb konnte dieses Extremereignis nicht vollständig aufgezeichnet werden. Es entstanden überall im Untersuchungsgebiet Schäden im Wald (vgl. **Kap. 3.4.1**). Ein ähnlich

schwerer Sturm trat am 1. April 2003 auf (keine Messungen). Die Monate von November 2003 bis März 2004 waren durch anhaltende, starke Winde geprägt. Von November bis Januar wehte der Passat fast ohne Unterbrechungen. Lawton und Dryer (1980) geben an, dass in dieser Periode Windböen regelmäßig 100 km/h (rund 28 m s^{-1}) überschreiten.

Die niedrigsten Windgeschwindigkeiten traten im April 2004 und in den Monaten der Regenzeit auf (Mittelwerte zwischen 1,0 und 2,3 m s^{-1}). Nach Pounds und Crumb (1993) entsteht die typische Wetterlage in der Regenzeit durch konvektive Bewölkung auf der Pazifikseite, die erst durch das Abflauen der Passatwinde möglich wird (44 % absolute Windstille im September 2003), oder durch advektive Regenfälle unter Einfluss von Tiefdruckgebieten im karibischen Raum (Umkehrung der Hauptwindrichtung).

Ein Vergleich der Windgeschwindigkeiten zwischen Gebirgskamm, windexponierter Seite der Kordilliere und Leeposition war aufgrund technischer Probleme nur für einen Monat möglich (**Abb. 8**). Die Messungen im relativ stürmischen März 2004 an diesen drei Punkten ergab vermutlich ein repräsentatives Bild der Situation im Untersuchungsgebiet.

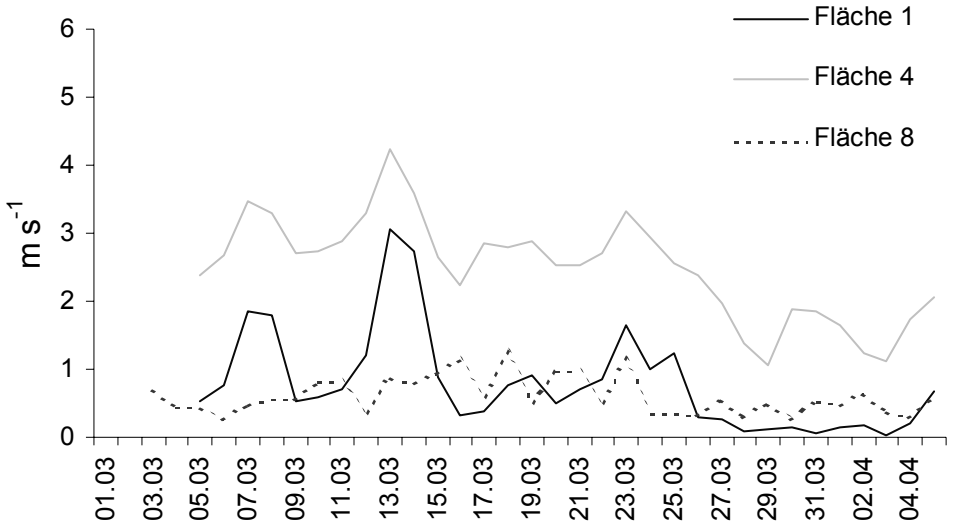


Abb. 8: Mittlere tägliche Windgeschwindigkeiten an den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) im März 2004

Während die mittlere Windgeschwindigkeit auf dem Kamm fast 3 m s^{-1} erreichte, lagen die Werte auf Fläche 1 bei 0,9 m s^{-1} und auf Fläche 8 in der Leelage bei 0,6 m s^{-1}. Der Kurvenverlauf zeigt, dass die Windgeschwindigkeiten auf der Luvseite und in der Gipfellage der gleichen Tendenz folgen. Beide sind klar vom NO – Passat und dem Kanaleffekt, bedingt durch Topographie des Peñas Blancas Tals, dominiert (vgl. **Abb. 8; Abb. 9**). Die Winde erreichten die Höhenlage von 1200 m NN auf der windabgewandten Seite des Bergrückens nur noch in abgeschwächter Form (starke Böen sind auch hier noch möglich). Die Hauptwindrichtung war nicht mehr klar durch den Passatwind vorgegeben.

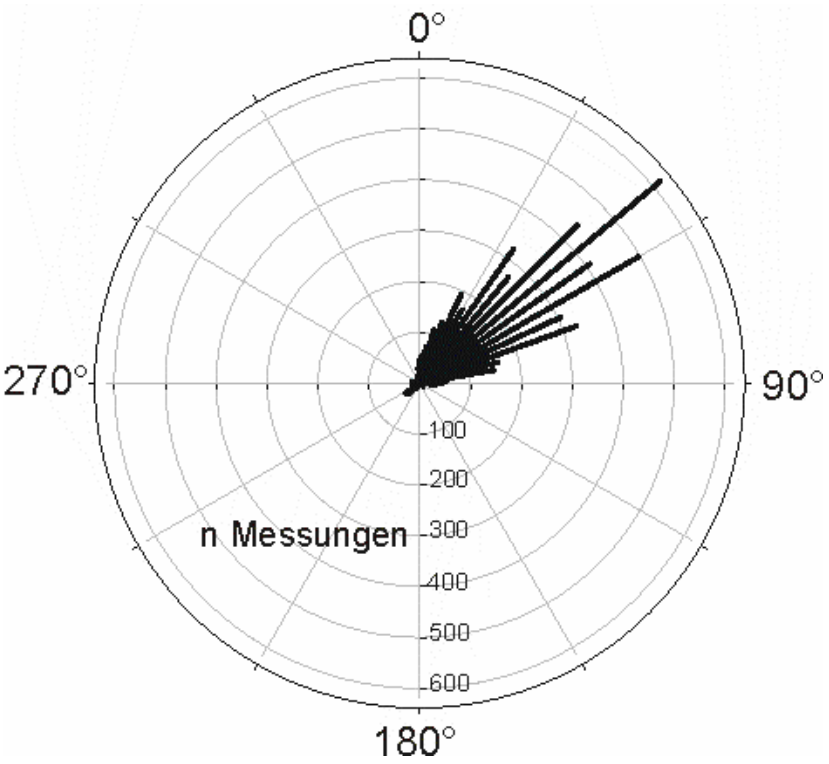


Abb. 9: Häufigkeitsverteilung der Windrichtung für die Fläche 1 für den Zeitraum von März 2004 bis Juli 2004. Auf der Atlantikseite dominiert deutlich der NO - Passat

Es traten Verwirbelungen und auch lokale Zirkulationen aus nordwestlicher Richtung auf. (**Abb. 10**). Bei einem Vergleich der Windgeschwindigkeiten zwischen Fläche 1 und Kammposition (Fläche 4) von März bis Juni 2004 (**Tab. 7**) erreichten die Tagesmittelwerte in der höheren Lage im Durchschnitt das 11 – fache. Für die Klimastation auf dem Gebirgskamm liegen keine Messungen der Windrichtung vor.

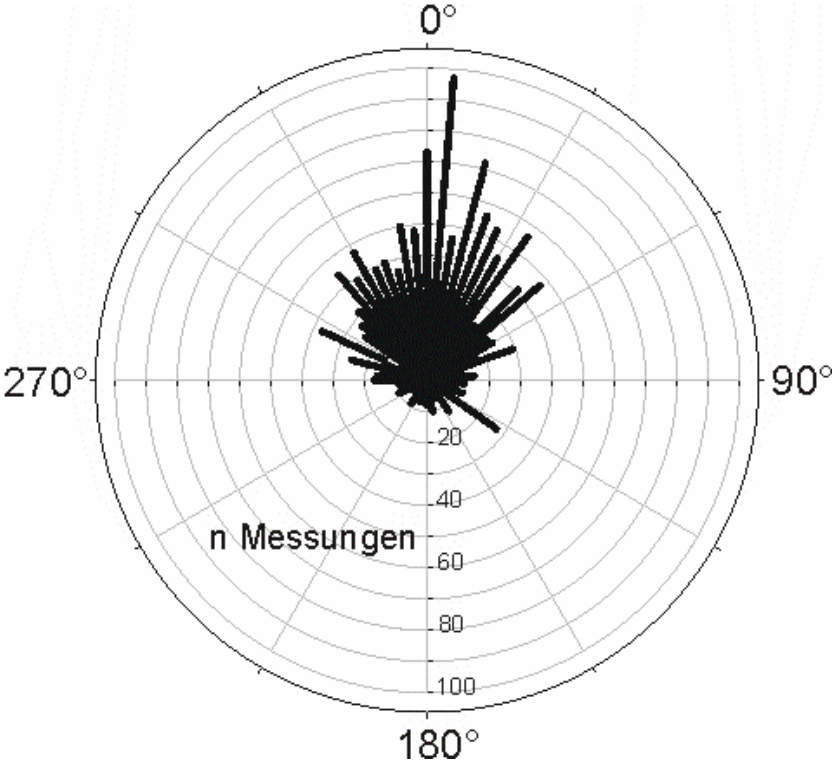


Abb. 10: Häufigkeitsverteilung der Windrichtung für die Fläche 8 für März 2004. Auf der Pazifikseite ist die Hauptwindrichtung Nord, die Streuung ist größer.

Ein wichtiger Zusammenhang für die Standortbedingungen im Wolkenwald besteht zwischen der mittleren Windgeschwindigkeit und der Menge der horizontalen Niederschläge. Nimmt der Wind bei gleicher Intensität der Bewölkung auf Bestandesniveau zu, steigt die Niederschlagsauskämmung durch die Vegetation heftig an, was die großen Unterschiede der horizontalen Niederschläge entlang des Höhengradienten der Atlantikseite erklärt. Mit steigender Höhe nehmen Bewölkung und Windgeschwindigkeit schnell zu. Die Korrelation von zweiwöchigen Messperioden der horizontalen Niederschläge auf der Fläche 4 mit den dazugehörigen mittleren Windgeschwindigkeiten zwischen 0,4 und 4 m s^{-1} (n = 16, alle lückenlosen Datensätze) ergab einen höchst signifikanten positiven Zusammenhang, der sich gut mit einer Exponentialfunktion ausgleichen ließ (**Abb. 11**).

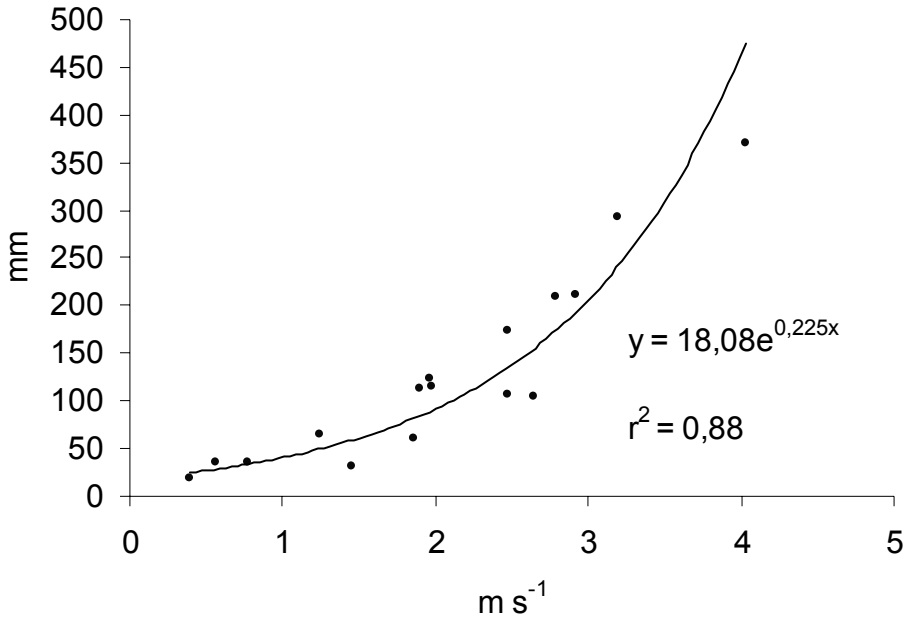


Abb. 11: Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit und horizontaler Niederschlagsmenge in den zweiwöchigen Messperioden von April 2003 bis Februar 2004 für die Messungen der Klimastation auf Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 16)

Für den Zeitraum von April 2003 bis Mai 2004 lässt sich außerdem ein negativer statistischer Zusammenhang zwischen der mittleren Windgeschwindigkeit und der Maximaltemperatur auf der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN) nachweisen. Das Bestimmtheitsmaß für die lineare Regression liegt bei r^2 = 0,57*** (r = -0,75; n = 25, alle verfügbaren Daten für 14 – tägige Beobachtungszeiträume; **Abb. 12**). Die höchsten Windgeschwindigkeiten traten in den kühleren Monaten von November und Dezember auf. Im Monat mit der geringsten mittleren Temperatur (Januar 2004) herrschten jedoch eher mäßige Windgeschwindigkeiten. In exponierten Lagen hat die Windgeschwindigkeit einen deutlichen Einfluss auf die Maximaltemperaturen.

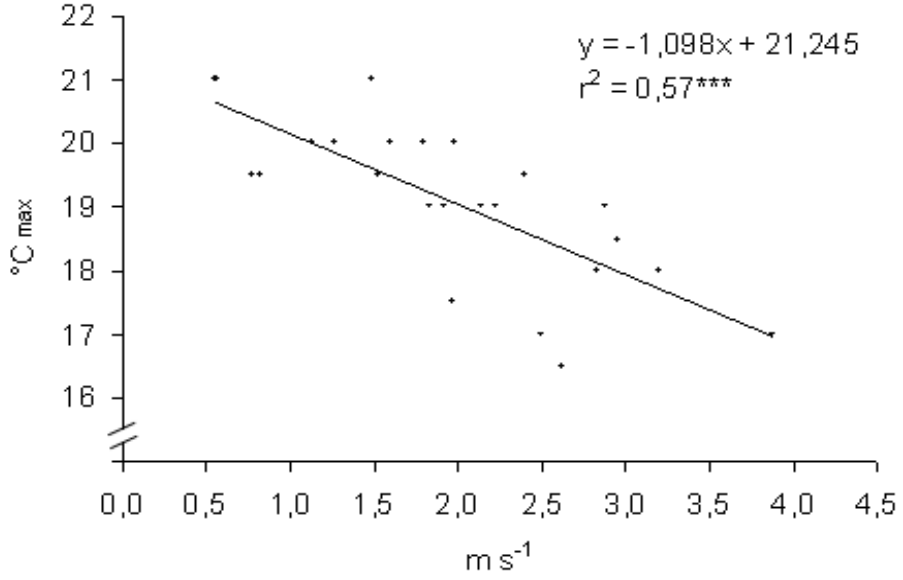


Abb. 12: Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit und maximaler Temperatur im Bestand in den zweiwöchigen Messperioden von Mai 2003 bis Mai 2004 für die Messungen der Klimastation auf Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 25)

3.1.4 Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)

Der Jahresgang der Sonneneinstrahlung wird in Monteverde hauptsächlich vom Sonnenstand (Höchststand bei 90° im April und im August, Tiefstand im Dezember mit 57°; Clark et al. 2000) und von der Bewölkung beeinflusst (**Abb. 13**). Die höchste Einstrahlung wird im April erreicht, wenn normalerweise geringe Bewölkung herrscht und die Sonne mittags im Zenith steht. Für diesen Monat wurde im Beobachtungszeitraum eine durchschnittliche photosynthetisch aktive Einstrahlung von 36, 8 mol Photonen m^{-2} d^{-1} ermittelt (von 6.00 bis 18.00 Uhr). Dieser Wert fällt zur Regenzeit hin immer weiter ab. Es wurden jedoch von März bis Juli (unter dem Einfluss des „veranillo“, vgl. **Kap. 1.3.4.2**) an einzelnen Tagen Höchstwerte um 2500 µmol m^{-2} s^{-1} erreicht.

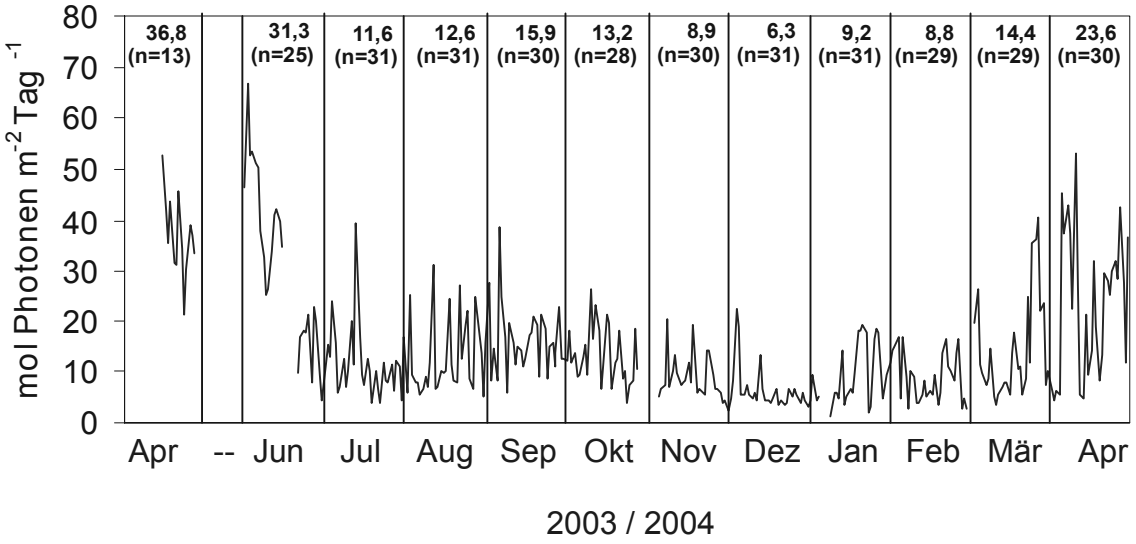


Abb. 13: Jahresgang der photosynthetisch aktiven Strahlung für die Klimastation der Fläche 4 (keine Messungen für Mai 2003), Strahlungssummen pro Tag von 6.00 bis 18.00 Uhr und Tagesmittelwerte für die einzelnen Monate in Mol Photonen m^{-2} (Einstein)

In den Monaten November bis Februar fielen die mittleren Tageswerte unter 10 mol Photonen m^{-2} d^{-1}. Im Dezember erklärt sich die niedrige Sonneneinstrahlung durch den Sonnenstand und das massive Auftreten von Stratus- und Stratokumuluswolken (Clark et al. 2000). Im Februar 2004 und in den folgenden Monaten zeigte sich jedoch die bereits beschriebene untypische Wetterlage, die durch ein fast vollständiges Ausbleiben der Trockenzeit charakterisiert war. Zwar ist ab März ein klarer Anstieg der Strahlung erkennbar, die täglichen Durchschnittswerte im April 2004 blieben jedoch weit hinter den Messungen des Vorjahres zurück.

Abb. 14 zeigt exemplarische Tagesgänge für die verschiedenen Jahreszeiten in Monteverde. Im April stiegen die Strahlungskurve morgens schnell an und erreichten an wolkenfreien Tagen mittags rund 2300 µ mol m^{-2} s^{-1}. Während der Regenzeit herrschte meist nur diffuse Strahlung, die Kurve erreichte, häufig von Phasen stärkerer Bewölkung unterbrochen, Maxima um 500 µ mol m^{-2} s^{-1}. Noch flachere Kurven präsentierten sich im Dezember. In der Übergangsperiode zur Trockenzeit liegt Monteverde oft innerhalb einer mächtigen Wolkenschicht.

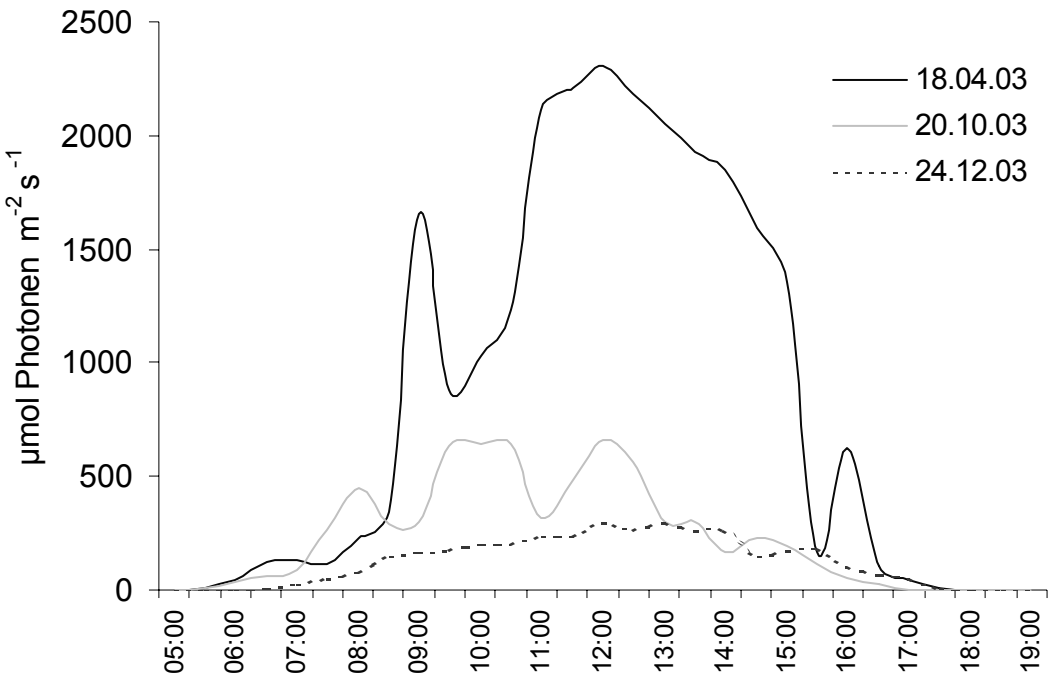


Abb. 14: Typische Tagesgänge der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) auf dem Gebirgskamm im April 2003 (Trockenzeit, Sonnenstand mittags um 90°), im Oktober 2003 (Regenzeit) und im Dezember 2003 (Übergangsperiode mit regelmäßiger dichter Bewölkung, Sonnenstand mittags bei 57°)

Der räumliche Unterschied der Sonneneinstrahlung entlang des Transekts konnte durch die Messungen während der Trockenzeit 2004 aufgrund der anormalen Wetterlage nicht klar dargestellt werden. Vom 5. März bis zum 15. Mai wurden für die Klimastationen der Flächen 1, 4, und 8 die Tagessummen der photosynthetisch aktiven Strahlung aufgezeichnet. In diesem Zeitraum herrschte im Bereich des gesamten Transekts fast ständige Bewölkung, während man normalerweise in den tieferen Lagen der Pazifikseite eine vergleichsweise starke Einstrahlung erwarten kann. Die Gesamtsummen betrugen rund 1290 mol Photonen m^{-2} für die Atlantikseite und den Gebirgskamm und 1360 mol Photonen m^{-2} für die Klimastation in 1200 m NN auf der Pazifikseite.

3.2 Boden

3.2.1 Profilbeschreibungen

Fläche 1(**Tab. 8**):

Das Profil im flachen Gelände in den tieferen Lagen der Atlantikseite zeigte eine geringe Humusauflage (Ol- und Of – Schicht) und einen stark ausgeprägten A – Horizont. Die Durchwurzelung des Bodens endete bei 70 cm mit dem Auftreten des C - Horizonts. Mit der Bodentiefe nimmt der Sandanteil zu, die Lagerungsdichten in 5 cm und in 30 cm Tiefe liegen knapp über 1 g cm^{-3}. Der Skelettanteil beträgt bis in einen Meter Bodentiefe durchgehend 0 %.

Tab. 8: Profil Fläche 1 / Unterfläche 3 (Atlantikseite, 1200 m NN)

	Fläche 1			
Klassifikation	**Andisol**	**Udands**		
Exposition	40°			
Neigung	9°			
Oh	0 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	0,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 15 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 70 cm			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 70 cm			
Anzahl F.w. 10x10 cm	18			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	1			
Horizont	**A**	**B_1**	**B_2**	**C**
Tiefe	bis 30 cm	bis 45 cm	bis 70 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	30 cm	15 cm	25 cm	30 +
Bodenart	Lu	Us	Ls2	Ls4
Skelettanteil	0	0	0	0
Festigkeit	lose	mittel	fest	mittel
Gefüge	kohärent	kohärent	kohärent	kohärent
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	1,08	1,07		
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10YR 3/3	10YR gr.br.	10YR ge.gr.

Fläche 2 (**Tab. 9; Tab. 10**):

Da die Fläche 2 einerseits aus sehr steilen Abschnitten am Oberhang, andererseits aber auch aus flachen Bereichen bestand, war die Anlage von zwei Profilen an den

Endpunkten der Parzelle erforderlich. Die Böden dieser Profile unterscheiden sich erheblich.

Tab. 9: Profil Fläche 2 / Unterfläche 1 (Atlantikseite, 1320 m NN; Fl. = Flecken; Aggr. = Aggregate)

	Fläche 2 / Unterfläche 1			
Klassifikation	**Inceptisol**	**Udepts**		
Exposition	60°			
Neigung	55°			
Oh	0 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	0,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 20 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 40 cm			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 40 cm			
Anzahl F.w. 10x10 cm	19 (sehr fein)			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	1			
Horizont	**A**	**B**	**C_1**	**C_2**
Tiefe	bis 12 cm	bis 30 cm	bis 65 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	12 cm	18 cm	35 cm	35 +
Bodenart	Ts4	Ts4	Ls2	Su4
Skelettanteil	10%	60%	>80%	fast 100%
Festigkeit	lose – mittel	lose	lose	mittel – fest
Gefüge	kohärent	Krümel	Krümel	Aggr. bis 8 cm, große Zwischenräume
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	1,50	1,32		
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10YR 4/3	10YR 6/8	10YR 4/4
Bemerkungen		Fl.: 10 YR 6/8		

Im stark geneigten Abschnitt der Parzelle ist der Boden flachgründig. Humusauflage und A – Horizont sind schwach entwickelt. Die Durchwurzelung reicht nur bis 40 cm Tiefe. In 30 cm tritt bereits das skelettreiche Ausgangsmaterial auf. Die sehr lockere Anordnung der Aggregate untereinander im C – Horizont und die teilweise Vermischung von C – und B – Horizont weisen auf die Fließdynamik des Bodens hin. Der Oberboden ist tonhaltig, mit der Tiefe nimmt der Sandanteil stark zu. Die Lagerungsdichte liegt vergleichsweise hoch zwischen 1,32 g cm^{-3} und 1,50 g cm^{-3}.

Tab. 10: Profil Fläche 2 / Unterfläche 5 (Atlantikseite, 1320 m NN)

	Fläche 2 / Unterfläche 5	
Klassifikation	**Andisol**	**Udands**
Exposition	60°	
Neigung	15°	
Oh	0 cm	
Ol	1 cm	
Of	0,5 cm	
Durchwurzelung int.	bis 12 cm	
Durchwurzelung ext.	bis 40 cm	
Feinwurzeln (F.w.):	bis 100 + (einzel.)	
Anzahl F.w. 10x10 cm	25	
Anzahl Wurzeln > 2 mm	3	
Horizont	**A**	**B**
Tiefe	bis 12 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	12 cm	88 +
Bodenart	Us	Ts4
Skelettanteil	0%	0% / ab 22 cm 20%
Festigkeit	lose	mittel
Gefüge	kohärent	kohärent
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	1,43	1,60
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10YR 3/3

Der Boden im flachen Relief ist tiefgründig verwittert, das Ausgangsmaterial tritt in einem Meter Tiefe noch nicht auf. Die Ol – Schicht ist etwas ausgeprägter, als bei den beiden tiefer liegenden Profilen auf der Atlantikseite. Der A – Horizont und die Durchwurzelung des Bodens ist jedoch ähnlich flach, wie im Bereich des Steilhanges. Im Unterboden nimmt der Tonanteil zu und die Lagerungsdichte erreicht bis zu 1,6 g cm^{-3}. Dieser Wert ist sehr hoch für ein Andisol, meist liegt die Lagerungsdichte dieser Böden unterhalb 0,9 g cm^{-3} (Scheffer et al. 1998)

Fläche 3 (**Tab. 11**):

Die Fläche lag in der Steilwand unmittelbar unterhalb des Kammbereiches, sie war von allen Versuchsflächen mit bis zu fast 70° (auf Unterfläche 4) am stärksten geneigt. Ol – und Of – Lage sind sehr gering. Die Bodenschicht mit der intensivsten Durchwurzelung ist vergleichsweise flach und die Anzahl der Feinwurzeln niedrig (16 Feinwurzeln / 100 cm^2). Der skelettreiche, sandige C – Horizont tritt in 60 cm Tiefe auf. Darüber liegen drei farblich schwer abgrenzbare Horizonte, die sich vor allem

durch Festigkeit und Gefüge unterscheiden. Die Lagerungsdichten liegen unter 1 g cm^{-3}. Das lose Aggregatgefüge im Unterboden deutet auf Fließbewegungen des Bodens hin. Bei der Untersuchung der chemischen Eigenschaften fiel auf, dass die N – und P – Konzentrationen im Unterboden (30 cm Tiefe) höher lagen als im A – Horizont, was ebenfalls eine Durchmischung der Horizonte durch Fließdynamik vermuten lässt (vgl. **Kap. 3.2.3**). Die rötliche Färbung der Wurzelkanäle (Eisenausfällung) weist auf zeitweilige anaerobe Verhältnisse trotz der starken Neigung hin.

Tab. 11: Profil Fläche 3 / Unterfläche 5 (Atlantikseite, 1450 m NN)

	Fläche 3			
Klassifikation	**Inceptisol**	**Udepts**		
Exposition	55°			
Neigung	56°			
Oh	0 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	0,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 15 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 80 cm			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 80 cm			
Anzahl F.w. 10x10 cm	16			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	0			
Horizont	**A**	**B_1**	**B_2**	**C**
Tiefe	bis 15 cm	bis 44 cm	bis 60 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	15 cm	29 cm	16 cm	40 +
Bodenart	Lu	Ls3	Us	Ls4
Skelettanteil	0	30%	70%	70%
Festigkeit	sehr lose	mittel – fest	lose	mittel
Gefüge	kohärent	Aggr. bis 10 cm, große Zwischenräume	kohärent	kohärent
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	0,78	0,95		
Farbe (Munsell)	10 YR 2/2	10YR 3/2	10YR 3/2	10YR 3/4
Bemerkungen		rötliche Wurzelkanäle		

Fläche 4 (**Tab. 12; Tab. 13**):

Innerhalb der Versuchsfläche auf dem Gebirgskamm kam es zu einer Differenzierung der Bodenverhältnisse durch Grundwassereinfluss im ebenen östlichen Teil der Fläche. Dort lag der Wasserspiegel im Untersuchungszeitraum von März 2003 bis

Februar 2004 in Regenperioden oft dicht unter der Bodenoberfläche, was bei der monatlichen Entnahme der Proben für die Feuchtebestimmung in 5 cm und 30 cm Tiefe auffiel. Die westliche Hälfte war leicht geneigt und zeigte kein Wasser in der Nähe der Bodenoberfläche. Deshalb wurden auch hier zwei Profile an den Endpunkten der Fläche angelegt.

Tab. 12: Profil Fläche 4 / Unterfläche 1 (Kammlage, 1500 m NN; Fl. = Flecken)

	Fläche 4 / Unterfläche 1			
Klassifikation	**Andisol**	**Aquands**		
Exposition	80°			
Neigung	0°			
Oh	0 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	2,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 20 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 90 +			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 90 +			
Anzahl F.w. 10x10 cm	25 (haarfeine)			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	5			
Horizont	**A**	**B_1**	**B_2**	
Tiefe	bis 24 cm	bis 46 cm	bis 90 +	
Mächtigkeit	24 cm	22 cm	44 +	
Bodenart	Ls3	Ts4	Su4	
Skelettanteil	0	0	0	
Festigkeit	lose	lose	mittel	
Gefüge	kohärent	kohärent	kohärent	
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	1,02	1,56		
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	7,5YR 3/2	2,5Y 3/2	
Bemerkungen	Grundwasser	rötliche Wurzelkanäle	graue Fl. 5Y 4/2	rötliche Fl. 2,5YR 3/6

Die Humusauflage (Ol und Of) ist in den staunassen Bereichen des Gebirgskammes mit 3 cm am mächtigsten. Trotz der zeitweise anaeroben Bedingungen des Unterbodens fanden sich Fein- und Grobwurzeln im gesamten Profil bis 90 cm. Die intensive Feinwurzelschicht ist mit 20 cm Mächtigkeit im A – Horizont normal ausgeprägt, die Dichte der Feinwurzeln ist verhältnismäßig hoch. Die Bodenart des B_1 – Horizontes wurde als stark sandiger Ton angesprochen, die Lagerungsdichte ist in dieser Tiefe mit 1,56 cm^{-3} sehr hoch. Darunter befindet sich in 45 cm Tiefe eine sandigere, gelbliche Bodenschicht mit grauen und rötlichen Flecken, was auf

Redoxreaktionen im Zusammenhang mit dem schwankenden Grundwasserspiegel hinweist. Der Skelettanteil beträgt durchgehend 0 %.

Tab. 13: Profil Fläche 4 / Unterfläche 5 (Kammlage, 1500 m NN; Fl. = Flecken)

	Fläche 4 / Unterfläche 5			
Klassifikation	**Andisol**	**Udands**		
Exposition	260°			
Neigung	15°			
Oh	0 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	0,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 20 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 70 cm			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 70 cm			
Anzahl F.w. 10x10 cm	15			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	1			
Horizont	**A**	**B**		**C**
Tiefe	bis 12 cm	bis 65 cm		bis 100 +
Mächtigkeit	12 cm	53 cm		35 +
Bodenart	Ls3	Su4		Ts3
Skelettanteil	0	0		0
Festigkeit	lose	lose	Fl. sehr fest	mittel
Gefüge	Krümel / kohärent	Krümel / kohärent		kohärent / Polyeder
Lagerungsdichte [g cm-3]	0,63	0,98		
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10YR 3/3		10YR 5/6
Bemerkungen		rötliche Fl.: 2,5YR 2,5/1	graue Fl.: 5Y 4/2	

Die Humusauflage ist dünner als auf der sumpfigen Unterfläche 1. Der krümelige A – Horizont ist flacher, die Feinwurzeln weniger dicht. Darunter folgt ein rund 50 cm mächtiger, sandiger B – Horizont, der im unteren Bereich rötliche und verfestigte graue Flecken aufweist (Redoxreaktionen). Die Lagerungsdichten liegen unter 1 g cm^{-3}. Der C – Horizont in 65 cm Tiefe ist stark tonhaltig und bewirkt dadurch unter den gegebenen Niederschlagsbedingungen zeitweise Stauwasser im Unterboden. Im Oberboden zeigte sich dagegen kein Stauwasser während des Untersuchungszeitraums. Auf dem westlichen Teil der Parzelle fielen nur 35 % des Bestandesniederschlags, der auf der extrem exponierten Unterfläche 1 gemessen

wurde. Außerdem ermöglicht die leichte Neigung eine Entwässerung des Oberbodens.

Fläche 5 (**Tab. 14**):

Im relativ flachen Gelände der Versuchsfläche fand sich ein tief verwitterter Boden, in einem Meter Tiefe trat das Ausgangsmaterial noch nicht hervor. Unter dem Einfluss der verhältnismäßig niedrigen Temperaturen und feuchten Bedingungen auf der Fläche 5 hat sich in der Humusauflage eine 1 cm dicke Oh – Schicht gebildet. Der A – Horizont ist mit 10 cm Mächtigkeit nur schwach entwickelt. Die Durchwurzelung endet jedoch bei etwa 70 cm Tiefe. Hier wird der sehr feste, sandige B_2 – Horizont von einem stark tonhaltigen, gelblichen Substrat abgelöst. Die Lagerungsdichte in 30 cm Tiefe ist hier mit 1,63 g cm^{-3} die höchste, die entlang des Transekts ermittelt wurde. Der B_2 – Horizont weist graue Streifen und der B_3 – Horizont gelbe Flecken auf.

Tab. 14: Profil Fläche 5 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1450 m NN; Fl. = Flecken)

	Fläche 5			
Klassifikation	**Alfisol**	**Udalfs**		
Exposition	260°			
Neigung	14°			
Oh	1 cm			
Ol	0,5 cm			
Of	0,5 cm			
Durchwurzelung int.	bis 15 cm			
Durchwurzelung ext.	bis 70 cm			
Feinwurzeln (F.w.):	bis 70 cm			
Anzahl F.w. 10x10 cm	20			
Anzahl Wurzeln > 2 mm	2			
Horizont	**A**	**B_1**	**B_2**	**B_3**
Tiefe	bis 10 cm	bis 33 cm	bis 60 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	10 cm	23 cm	27 cm	40 cm
Bodenart	Ut3	Ls2	Su4	Tu4
Skelettanteil	0	0	0	0
Festigkeit	lose	mittel	fest - sehr fest	mittel
Gefüge	kohärent	kohärent	kohärent	kohärent
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	1,25	1,63		
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10 YR 3/2	2,5Y 4/4	10YR 2/2
Bemerkungen			graue Streifen 2,5Y 4/0	gelbe Fl. 2,5YR 5/6

Fläche 7 (**Tab. 15**):

Die Bodenentwicklung in den tiefer gelegenen Standorten der Pazifikseite erfolgt unter weniger feuchten Bedingungen als im Kammbereich und auf der Atlantikseite. Die Mächtigkeit Humusauflage liegt mit 1,5 cm (Ol – und Of – Schicht) im mittleren Bereich. Das Relief ist steil und der Skelettanteil allgemein hoch. Auf der Fläche 7 fand sich ein gut entwickelter A – Horizont mit einem losen Krümelgefüge (Würmer) und geringer Lagerungsdichte. Der Boden ist sehr tief durchwurzelt, bis in das lockere, steinige Ausgangsmaterial hinein, das in 55 cm Tiefe auftritt. In allen Horizonten ist der Tongehalt relativ gering, der Sandanteil nimmt mit der Tiefe zu. Die Feinwurzeln sind sehr dicht (Wurzelfilz, etwa 35 Feinwurzeln / 100 cm^2) und die Zone der intensiven Durchwurzelung im Oberboden ist mit 30 cm mächtiger, als auf den höher gelegenen oder östlich exponierten Standorten.

Tab. 15: Profil Fläche 7 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1260 m NN)

	Fläche 7		
Klassifikation	**Inceptisol**	**Udepts**	
Exposition	275°		
Neigung	34°		
Oh	0 cm		
Ol	0,5 cm		
Of	1 cm		
Durchwurzelung int.	bis 30 cm		
Durchwurzelung ext.	bis 100 +		
Feinwurzeln (F.w.):	bis 100 +		
Anzahl F.w. 10x10 cm	35		
Anzahl Wurzeln > 2 mm	1		
Horizont	**A**	**B**	**C**
Tiefe	bis 25 cm	bis 55 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	25 cm	30 cm	45 +
Bodenart	Ls2	Ls2	Ls3
Skelettanteil	70%	80%	80%
Festigkeit	sehr lose	lose	sehr locker
Gefüge	Krümel / Würmer	Krümel / kohärent	Krümel / kohärent
Farbe (Munsell)	10R 2,5/1	5YR 3/2	5 YR 3/3

Fläche 8 (**Tab. 16**):

Die Humusauflage ist deutlich geringer als auf den höher gelegenen Flächen der Pazifikseite. Der Boden ist an diesem Standort tiefgründig verwittert. Im Profil lassen sich ein A – Horizont und zwei B – Horizonte unterscheiden. Der Unterboden ist äußerst skelettreich und bis in eine Tiefe von über einem Meter durchwurzelt. Die Mächtigkeit der Bodenschicht mit intensiver Durchwurzelung beträgt auch hier 30 cm. Die Lagerungsdichte ist gering, besonders im krümeligen A – Horizont. Der Tongehalt steigt hier im tieferen B – Horizont an.

Tab. 16: Profil Fläche 8 / Unterfläche 3 (Pazifikseite, 1200 m NN)

	Fläche 8		
Klassifikation	**Alfisol**	**Udalfs**	
Exposition	255°		
Neigung	26°		
Oh	0 cm		
Ol	0 cm		
Of	0,5 cm		
Durchwurzelung int.	bis 30 cm		
Durchwurzelung ext.	bis 100 +		
Feinwurzeln (F.w.):	bis 100 +		
Anzahl F.w. 10x10 cm	20		
Anzahl Wurzeln > 2 mm	1		
Horizont	**A**	**B_1**	**B_2**
Tiefe	bis 25 cm	bis 70 cm	bis 100 +
Mächtigkeit	25 cm	45 cm	30 +
Bodenart	Uu	Us	Ut2
Skelettanteil	0	20%	70%
Festigkeit	sehr lose	lose	mittel
Gefüge	Krümel / kohärent	kohärent	kohärent
Lagerungsdichte [g cm^{-3}]	0,54	0,70	
Farbe (Munsell)	10YR 2/1	10YR 3/2	10YR 2/2

Bei der Analyse der Daten aus den Bodenprofilen erwies sich die Neigung als ein wesentlicher Faktor für die Dynamik der Bodenbildung in den steileren Abschnitten des Transekts. Für den Zusammenhang zwischen Neigungen > 10° und der Summe der Mächtigkeit von A – und B – Horizonten beträgt der Korrelationskoeffizient r = -0,69* (r^2 = 0,48*; n = 7; **Abb. 15**). Bezieht man die beiden untersuchten

Unterflächen mit fast ebenem Relief in die Betrachtung ein, lässt sich kein signifikanter Zusammenhang von Neigung und Bodenbildung mehr nachweisen.

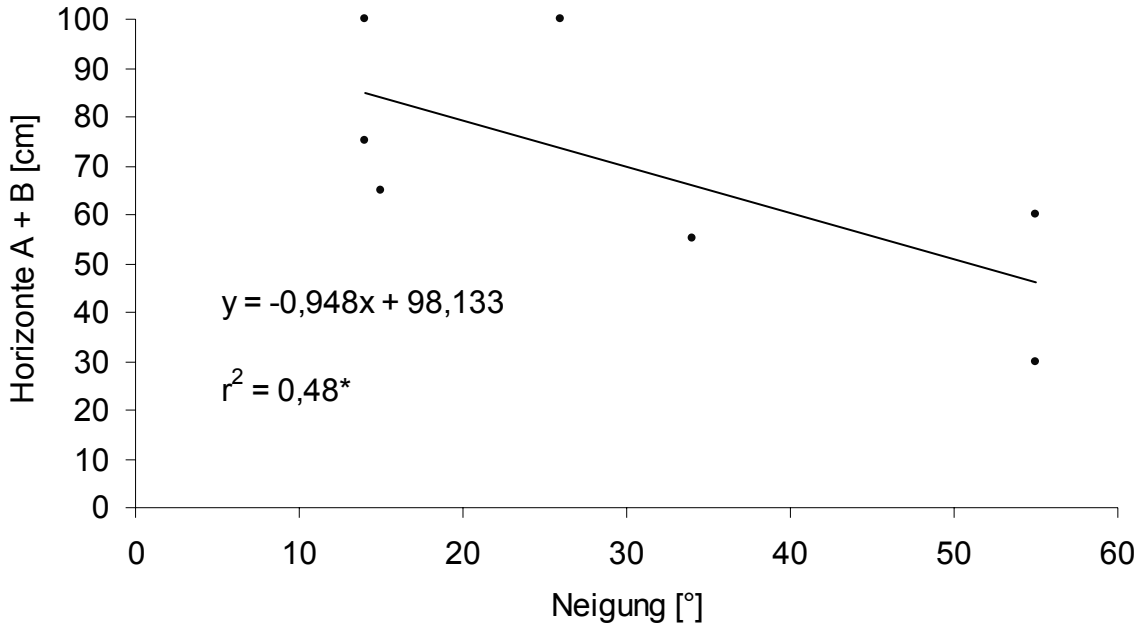


Abb. 15: Beziehung zwischen Neigungen > 10° und Mächtigkeit von A – und B – Horizont (n = 7)

3.2.2 Biomasse der Humusauflagen

Die Streuschicht setzt sich aus Blättern und Ästen der bodenbewohnenden Pflanzen (Kraut-, Strauch- und Baumschicht) und der Epiphyten zusammen, sowie aus Material von Früchten, die ganzjährig anfallen können. Die Ergebnisse der zweimaligen repräsentativen Entnahme der Streuschicht in der Trockenperiode und in der Regenzeit 2004 zeigten ein Maximum der Humusakkumulation auf der Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN; **Abb. 16**). Dort betrug die durchschnittliche Humusmasse zwischen Mai und Juli 2004 7,9 t ha^{-1}. Dies war auch der einzige Standort, an dem eine dünne Oh – Lage von etwa einem Zentimeter Mächtigkeit auftrat. Nach den Profilbeschreibungen war dagegen die Humusauflage in den sumpfigen Bereichen des Gebirgskammes (Fläche 4, 1500 m NN) mit insgesamt 3 cm am mächtigsten (**Tab. 12**). Räumliche und saisonale Schwankungen wurden jedoch besser durch die Streuentnahme berücksichtigt. Auf beiden Flächen wurden über das Jahr die höchsten mittleren Feuchtewerte im Oberboden registriert (volumetrische Bodenwassergehalte um 80 % in 5 cm Bodentiefe; vgl. **Kap. 3.2.4**), wodurch in diesem Bereich die Streuzersetzung gehemmt wird. Die Fläche 1 in den tieferen

Lagen der Atlantikseite wies die geringsten Schwankungen auf, dort wurden durchschnittlich 5,1 t ha^{-1} ermittelt. Am windexponierten Hang nimmt die Streumenge zunächst mit der Höhe ab und steigt dann auf dem Kamm wieder auf knapp 5 t ha^{-1} an. Auf der Pazifikseite ist die Humusmasse insgesamt höher (**Abb. 16**).

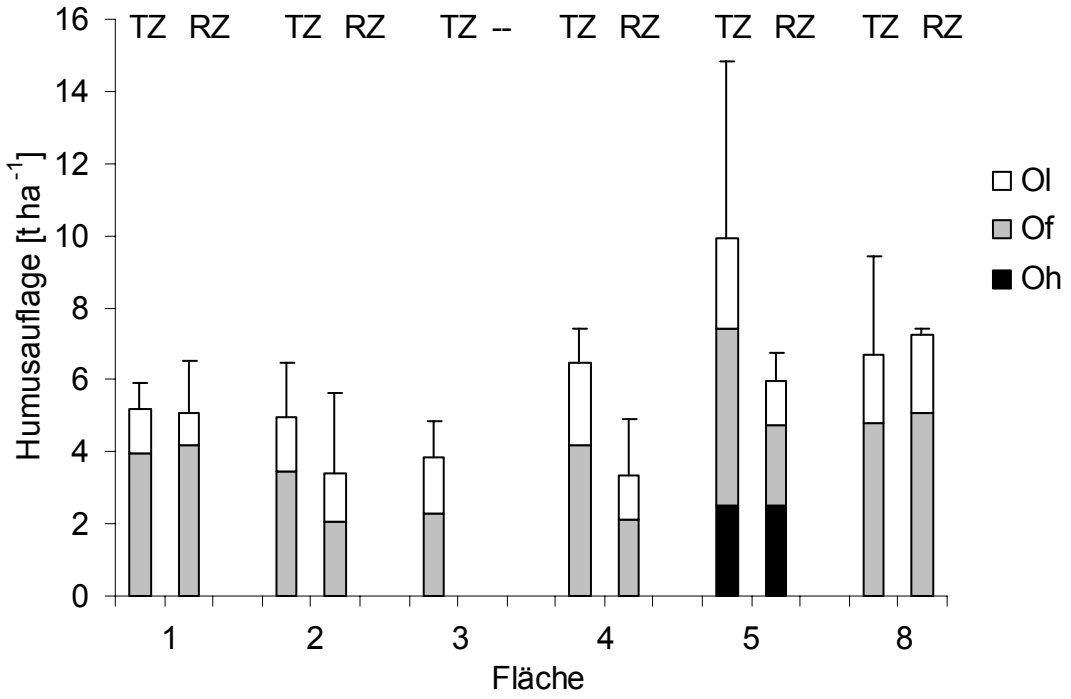


Abb. 16: Räumliche Schwankungen innerhalb der Versuchsflächen (Standardabweichung der Gesamthumusmenge, n = 2) und saisonale Dynamik der Streu- / Humusschicht von der Trockenperiode (Mai 2004, TZ) zur Regenzeit (Juli 2004, RZ), auf Fläche 3 nur einmalige Probenahme

Im Untersuchungszeitraum fiel die größte Streumenge in den stürmischen Monaten Dezember 2003 und Januar 2004 an (keine Messungen). Bei dem Vergleich der Ergebnisse von Mai und Juli fällt auf, dass die Streumenge auf vier der fünf Flächen, auf denen wiederholte Probenahmen möglich waren, in der Regenzeit (Juli) zurückgehen.

Für die aus den Probenahmen kalkulierten Humusmassen konnte ein statistisch signifikanter Zusammenhang nur mit Bestandesparametern, in erster Linie mit dem Holzvolumen je Versuchsfläche hergestellt werden. (r^2 = 0,73*; n = 6). Die größeren Baumkronen produzieren eine höhere Streumenge, die dann offenbar auf allen Standorten entlang des Transekts relativ schnell zersetzt wird (außer auf der Fläche

5 wurde kein Oh – Horizont gefunden). Die Abhängigkeit des mittleren Kronendurchmessers vom Holzvolumen der Bäume lässt sich statistisch mit den Daten der detailliert vermessenen Epiphytenprobebäume (vgl. **Kap. 2.4.3.2**) absichern: r^2 = 0,76***; n = 15. Die Regression mit einer Potenzfunktion ergibt r^2 = 0,93.

Die Beobachtungen der Humusmächtigkeiten an den Profilen ließen sich mit klimatischen Faktoren korrelieren. So besteht ein positiver statistischer Zusammenhang zwischen der Mächtigkeit der Humusauflage und der Menge der Bestandesniederschläge (r^2 = 0,88***; n = 8), sowie eine schwache negative Korrelation von Mächtigkeit der Humusauflage und mittlerer jährlicher Temperatur (r = -0,59*; r^2 = 0,35*; n = 9).

Zusammenhänge zwischen den Beobachtungen der Humusmächtigkeit an den Profilen und bodenphysikalischen und –chemischen Eigenschaften werden in den folgenden **Kap. 3.2.3 und 3.2.4** erläutert.

Nadkarni et al. (2000) haben für die vollständige Streuzersetzung in Monteverde einen Zeitraum von 2,8 Jahren berechnet Pazifikseite, 1480 bis 1550 m NN). Das mittlere C/N – Verhältnis der Humusauflage geben sie mit 18,7 an

3.2.3 Chemische Eigenschaften der Böden

Die Ergebnisse der bodenchemischen Analysen zeigen einen Höhengradienten im Verlauf des Transekts. Kationenaustauschkapazität, Basensättigung und pH – Werte sinken tendenziell mit zunehmender geographischer Höhe, während Bodenazidität und Konzentrationen von Stickstoff und Phosphor im Oberboden zunehmen. Allgemein nehmen die pH – Werte mit zunehmender Bodentiefe zu (**Abb. 17**). Eine Ausnahme bildet die extrem geneigte Fläche 3. Hier kommt es vermutlich durch Fließdynamik zu einer Vermischung der chemischen Eigenschaften der Bodenschichten. An den Endpunkten des Transekts fanden sich kaum Unterschiede zwischen Oberboden und B – Horizont. Die Böden in den niedrigen Lagen der pazifischen Leeseite sind mit pH – Werten um 6 am wenigsten versauert. In der entsprechenden Höhenlage der regenreicheren Atlantikseite sind die Böden schon als mittel sauer einzustufen.

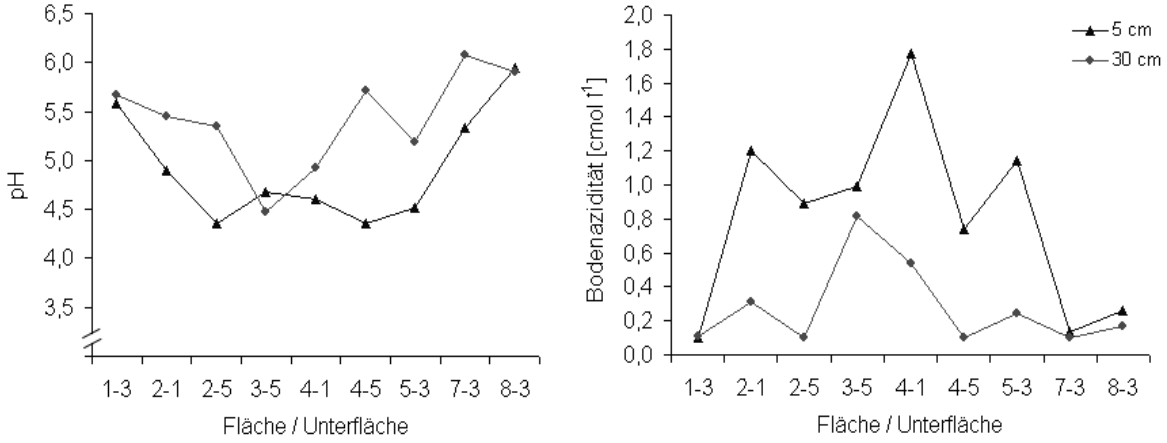


Abb. 17: Verteilung der pH – Werte und der Bodenazidität über die Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe

An den Steilhängen und im Bereich der Kuppe treten saure Böden auf, mit pH – Werten bis unter 4,5 und einer gesteigerten Bodenazidität. Die Versauerung des Bodens [cmol l^{-1} Bodenlösung] verläuft parallel zur Menge des Bestandesniederschlages [mm] (r^2 = 0,58*; n = 8) und zur Humusakkumulation [cm] (r^2 = 0,46*; n = 9).

Die effektive Kationenaustauschkapazität (Ak_e) im Wurzelraum ist für das Untersuchungsgebiet nach den Kriterien des Arbeitskreis Standortkartierung (1996) auf der Atlantikseite des Transekts und auf dem Gebirgskamm als sehr gering bis gering einzustufen. In den tiefen Lagen werden geringe bis mittlere Werte erreicht. Für die relativ sauren Böden der Fläche 1 (1200 m NN auf der Atlantikseite) liegt die Ak_e im A – Horizont sehr niedrig bei 0,72 cmol kg^{-1} (**Abb. 18**). Dieser Wert unterscheidet sich kaum in den ersten 30 cm Bodentiefe (A – Horizont bis 30 cm). Für die Fließerde des Steilhanges etwa 100 m höher wurde eine Kationenaustauschkapazität um 10 cmol kg^{-1} für den Oberboden ermittelt. Auch hier gibt es kaum eine Differenzierung nach Bodentiefe in den ersten 30 cm.

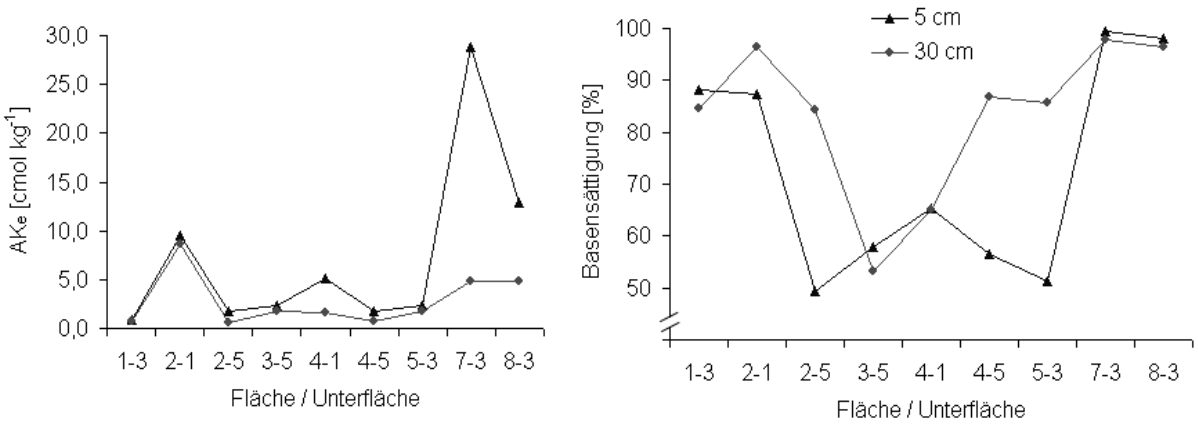


Abb. 18: Verteilung der effektiven Kationenaustauschkapazität (AK_e) und der Basensättigung (Berechnung ohne den Anteil von Na) über die Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe

Zwischen 1300 m NN am Osthang und dem Gebirgskamm wurden die niedrigsten Ak_e – Werte bestimmt. Eine Ausnahme bildet der sehr stark humose Oberboden des sumpfigen Bereiches auf dem Kamm in 1500 m NN, dort lag der Wert knapp über 5 cmol kg^{-1}. Die geringste Ak_e (0,65 cmol kg^{-1}) wurde in 30 cm Bodentiefe an den unteren Hängen der Atlantikseite registriert. In den tieferen Lagen der Pazifikseite kommt es dann zu einem Anstieg mit einem Maximalwert von fast 30 cmol kg^{-1} im A – Horizont der Fläche 7. Dieser Wert ist bereits als hoch (für A – Horizonte) oder mittel (bezogen auf den effektiven Wurzelraum) einzustufen (Arbeitskreis Standortkartierung, 1996). Die Basensättigung erreicht auf diesem Standort ohne die Berücksichtigung des Na – Anteils in der Berechnung (keine Analysedaten) fast 100 % (**Abb. 18**). Insgesamt zeigt die räumliche Verteilung der Basensättigung einen klareren Höhengradienten als die Ak_e. Die Bedingungen auf der Pazifikseite sind im Vergleich zur Luvseite in der entsprechenden Höhenlage tendenziell etwas günstiger, die Werte sind jedoch nirgendwo niedriger als 49 %. In den höheren Lagen des Transekts steigt die Basensättigung meist mit der Bodentiefe an. Die Kationenkonzentrationen auf den einzelnen Flächen spiegeln die Verhältnisse der Ak_e wider.

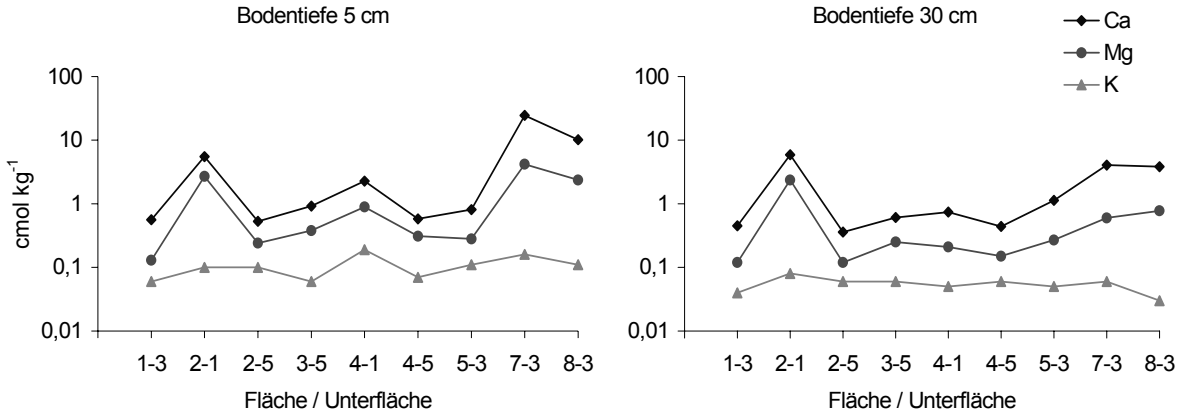


Abb. 19: Kationenkonzentrationen der Bodenlösung auf den Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe

Die Maxima für Ca^{2+} und Mg^{2+} befinden sich in den Böden der niedrigeren Lagen auf der wechselfeuchteren Pazifikseite. Die K^+ - Konzentration in 5 cm Tiefe ist dagegen auf dem Gebirgskamm am höchsten. Minima treten an den Oberhängen auf. Die Korrelation der Ca^{2+} und Mg^{2+} - Konzentrationen mit dem Bestandesniederschlag ergab schwache, negative, nicht signifikante Zusammenhänge (r = -0,31, bzw. r = 0,3; n = 8), die eher auf eine Auswaschung dieser Kationen durch Niederschläge hinweisen. Die K^+ - Konzentration im Oberboden ist dagegen positiv mit der Menge des Bestandesniederschlags korreliert: r^2 = 0,62*; n = 8. Nadkarni et al. (2000) geben einen jährlichen Eintrag von 63,6 kg ha^{-1} a^{-1} K^+ durch den Bestandesniederschlag in Monteverde an (rund 1500 m NN; Pazifikseite). Die hohe Nachlieferung von K^+ aus dem Kronenraum erklärt diese positive Beziehung. Für Ca^{2+} liegen die Einträge bei 23,7 kg ha^{-1} a^{-1} und für Mg^{2+} bei 7,8 kg ha^{-1} a^{-1}. In 30 cm Bodentiefe liegen die Kationenkonzentrationen der Pazifikseite immer noch relativ hoch, das Maximum fand sich jedoch im Inceptisol der unteren Steilhänge auf der Ostseite der Kordilliere. Die geringsten Kationenkonzentrationen des Unterbodens wurden an den oberen atlantischen Steilhängen und auf der Kuppe registriert. Bei der Analyse der Beziehungen der Bodenmerkmale untereinander zeigte sich ein starker positiver Einfluss der Kationenaustauschkapazität auf die Durchwurzelung des A – Horizontes (**Abb. 20**). Die Korrelation von Ak_e mit der Anzahl der Feinwurzeln auf einem 10 cm breiten Streifen im Profil ergab ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,94*** (n= 9). Bei

einer multiplen Regression für die Anzahl der Feinwurzeln mit den einzelnen Kationen zeigte der Einfluss durch Ca^{2+} höchste Signifikanz (p = 0,009).

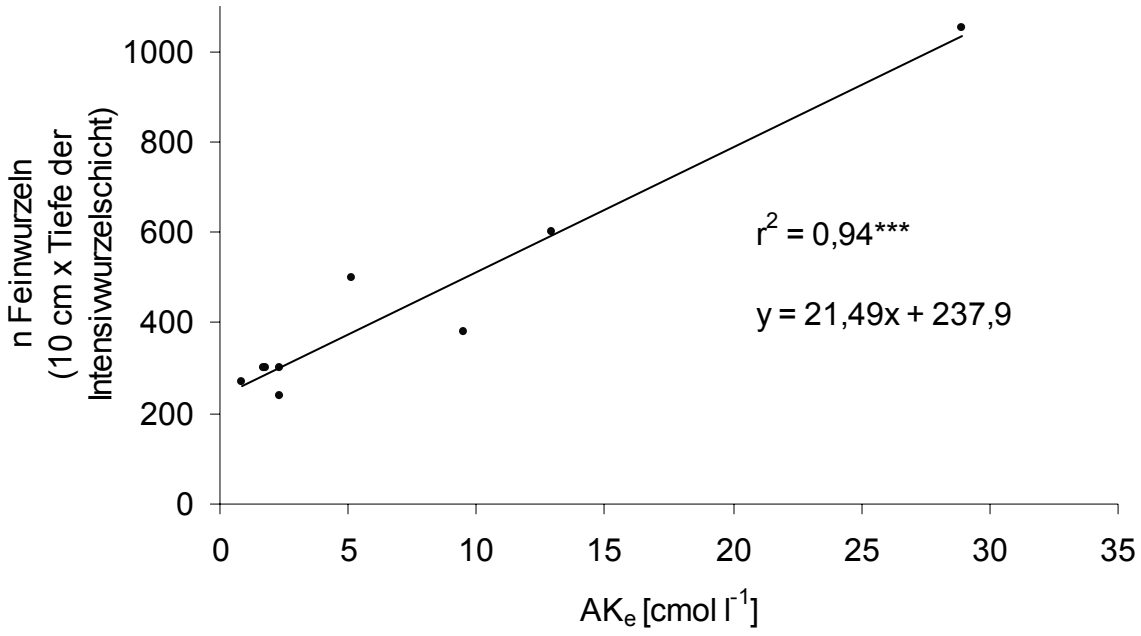


Abb. 20: Einfluss der effektiven Kationenaustauschkapazität (AK_e) auf die Anzahl der Feinwurzeln auf einem 10 cm breiten Streifen in der Intensivwurzelschicht, (n = 9)

Die Verteilung von Stickstoff und Phosphor zeigt maximale Konzentrationen im humusreichen Oberboden der Kammlage (**Abb. 21**). Allgemein nehmen N und P mit der Bodentiefe ab. Die geringsten Anteile der beiden Elemente finden sich auf der Fläche 1 (1200 m NN Atlantikseite). Die Konzentration im Oberboden ist auf der Pazifikseite höher, als in der entsprechenden Höhenlage der östlich exponierten Standorte. Der entscheidende Faktor für die N – Versorgung sind N – Mineralisierung in der Humusauflage und Eintrag durch Niederschläge. Nadkarni et al. (2000) geben für einen Wolkenwald der Leeseite in Monteverde eine Gesamtdeposition von Nitrat– und Ammonium durch Regen und horizontale Niederschläge von rund 11 kg ha^{-1} a^{-1} an. Die N – Mineralisierung nimmt mit zunehmender Höhe ab, bedingt durch niedrige Temperaturen und höhere Niederschläge kommt es zu einer Akkumulation von organischem Material (vgl. **Kap. 3.2.2**). Insgesamt liegt der N – Anteil im Oberboden (von 0,38 % auf der Fläche 1 bis zu 1,17 % auf dem Gebirgskamm) im Bereich Verhältnisse, die bisher für Böden in tropischen Wolkenwäldern bekannt sind (Bruijnzeel und Proctor 1995).

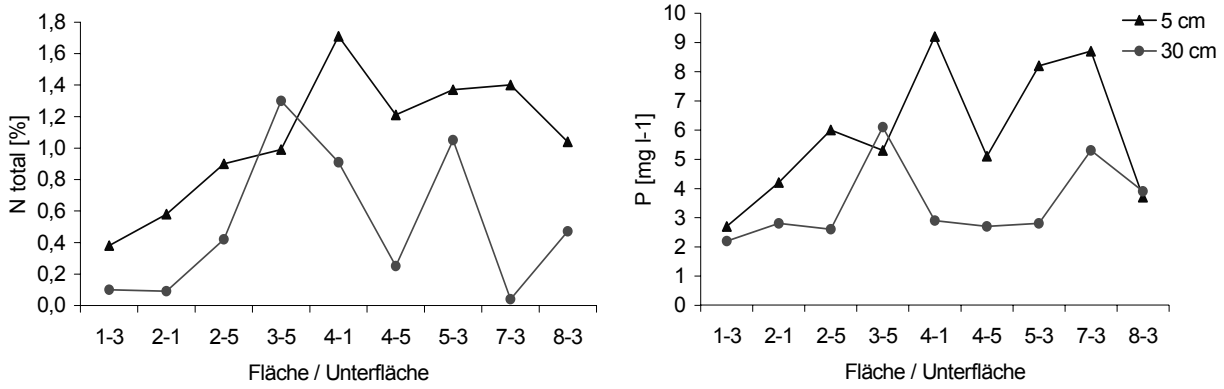


Abb. 21: Verteilung der Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen über Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe

Die Humusakkumulation ist auch für die Phosphormenge im Boden ein bestimmender Faktor. Es besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der P – Konzentration und der Mächtigkeit der Humusschicht, sowie mit der Menge der Bestandesniederschläge. Die Ergebnisse der statistischen Analyse sind in **Tab. 17** zusammengefasst. Auffälligerweise ließ sich keiner der chemischen Bodeneigenschaften mit dem Freilandniederschlag korrelieren.

Tab. 17: Zusammenhänge zwischen N – und P – Konzentrationen im Oberboden (5 cm) und klimatischen Faktoren, sowie der Mächtigkeit der Humusauflage

	Bestandes-niederschlag [mm]	**mittlere jährliche Maximaltemperaturen [°C]**	**Mächtigkeit der Humusauflage [cm]**
N_{total} [%]	r^2 = 0,64** (n = 8)	r^2 = 0,52* (n = 9)	r^2 = 0,47* (n = 9)
P [mg l^{-1}]	r^2 = 0,79** (n = 8)	r^2 = 0,52* (n = 9)	r^2 = 0,69** (n = 9)

Unter den Mikronährstoffen ist die Konzentration von Eisen in der Bodenlösung am höchsten (**Tab. 18**). Die Werte liegen insgesamt vielfach über den üblichen Werten für Waldböden gemäßigt humider Klimate (Scheffer et al., 1998). Im Oberboden steigen sie mit zunehmender Höhenlage und mit der Menge der Bestandesniederschläge an.

Tab. 18: Konzentrationen der Mikronährelemente auf den Flächen des Transekts in 5 und in 30 cm Bodentiefe

Fläche - Unterfläche	1 – 3	2 – 1	2 – 5	3 – 5	4 – 1	4 – 5	5 – 3	7 – 3	8 – 3
Bodentiefe 5 cm									
Cu [mg l^{-1}]	5,9	2,8	5,6	2,0	2,8	1,5	6,0	0,5	1,9
Fe [mg l^{-1}]	87	106	77	239	870	57	76	29	54
Mn [mg l^{-1}]	2,6	8,0	6,7	3,2	6,5	2,7	1,9	36,9	3,1
Zn [mg l^{-1}]	5,0	3,9	4,0	2,1	28,0	1,5	11,0	4,9	4,9
Bodentiefe 30 cm									
Cu [mg l^{-1}]	3,7	2,4	6,6	1,2	4,3	5,5	5,5	5,8	6,7
Fe [mg l^{-1}]	92	97	73	92	130	97	36	101	102
Mn [mg l^{-1}]	1,6	2,4	2,4	3,3	1,0	1,8	1,8	2,5	1,6
Zn [mg l^{-1}]	3,6	3,0	1,8	2,9	7,3	3,4	8,1	2,1	3,0

Für die Korrelation zwischen Bestandesniederschlägen [mm] und Fe – Konzentration [mg l^{-1}] wurde ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,82*** (n = 8) berechnet. Das Maximum wird dementsprechend unter den extrem nassen und teilweise anaeroben Bedingungen auf dem Gebirgskamm mit 870 mg l^{-1} gefunden. Nach Scheffer et al. (1998) können Konzentrationen > 1000 mg l^{-1} Fe^{2+} - Ionen unter solchen Verhältnissen vorkommen. Im Unterboden sind die Fe – Konzentrationen meist niedriger und relativ gleichmäßig über den Transekt verteilt, sie schwanken zwischen 36 und 130 mg l^{-1}. Mangan wird leichter ausgewaschen als Eisen, in sauren Böden kann es zu Mn – Mangel kommen (Scheffer et al. 1998). Im Untersuchungsgebiet liegen die Konzentrationen überwiegend im mittleren Bereich zwischen 1,0 mg l^{-1} in 30 cm Bodentiefe und 8 mg l^{-1} im Oberboden. Nur im Oberboden der niederschlagsärmeren und weniger versauerten Pazifikseite tritt ein außergewöhnlich hoher Mangan – Wert (36,9 mg l^{-1}). Die Konzentrationen der Mikronährstoffe Kupfer und Zink liegen in der Bodenlösung deutlich über den Angaben für Waldböden des gemäßigt humiden Klimas und überschreiten fast durchgehend Werte, bei denen nach Scheffer et al. (1998) für bestimmte Pflanzen und Mikroorganismen bereits toxische Wirkung eintreten kann. Das Maximum für Zink tritt auf dem Gebirgskamm auf, die Konzentration dieses Elements ist fast überall im Oberboden höher als in 30 cm Bodentiefe. Die höchste Kupfermenge wurde in der Bodenlösung am Oberhang der Pazifikseite registriert. Diese Elemente sind ansonsten ohne erkennbaren Trend über die Versuchsflächen verteilt. In 30 cm

Bodentiefe verlaufen die Werte für Mangan, Kupfer und Zink relativ dicht beieinander zwischen 1 bis 8,1 mg l^{-1}, die Eisenkonzentrationen liegen im Schnitt 25 – mal höher.

3.2.4 Volumetrische Wassergehalte der Böden

Im Untersuchungsgebiet waren die räumlichen Unterschiede des volumetrischen Bodenwassergehaltes deutlicher ausgeprägt als die saisonalen Schwankungen im Verlauf eines Jahres (März 2003 bis Februar 2004). Die höchsten volumetrischen Bodenwassergehalte wurden für die stark humushaltigen Böden der relativ flachen Parzellen 4 und 5 im Bereich des Gebirgskammes registriert (**Abb. 22**). Sie lagen dort über das ganze Jahr zwischen 60 % und 89 %. Höchstwerte wurden zwischen August und September erreicht.

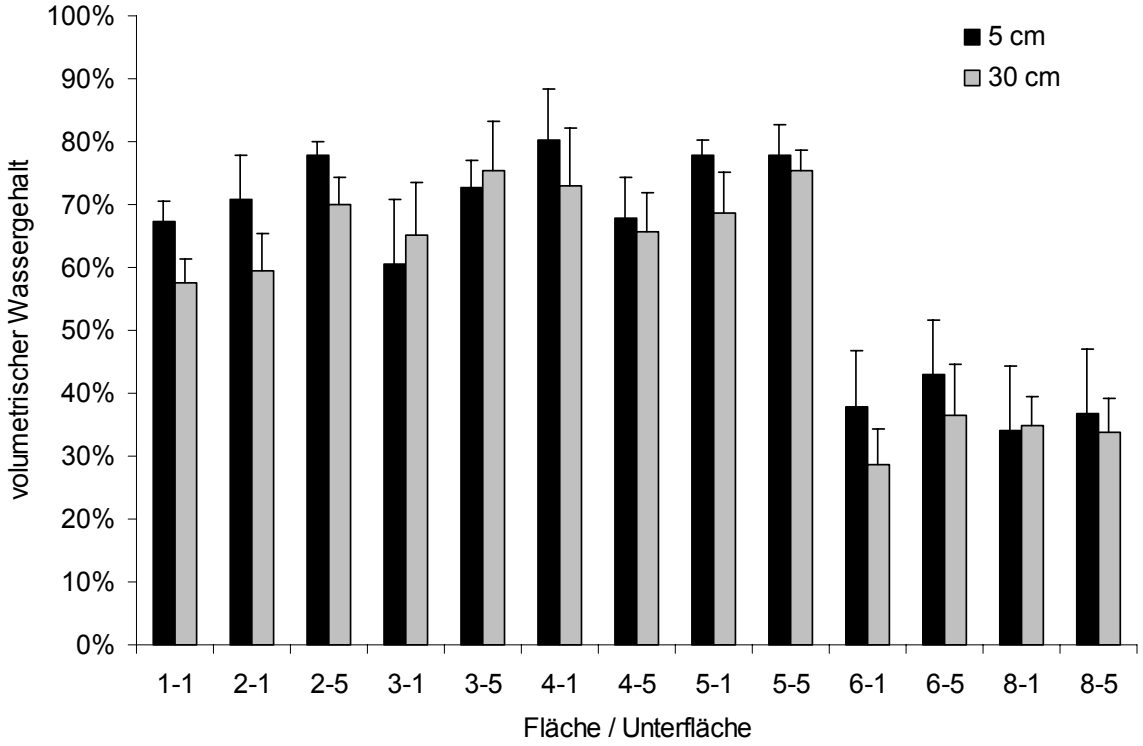


Abb. 22: Mittlerer volumetrischer Wassergehalt des Bodens an allen Klimastationen (mit Standardabweichung) in 5 cm und 30 cm Bodentiefe im Zeitraum von März 2003 bis Februar 2004

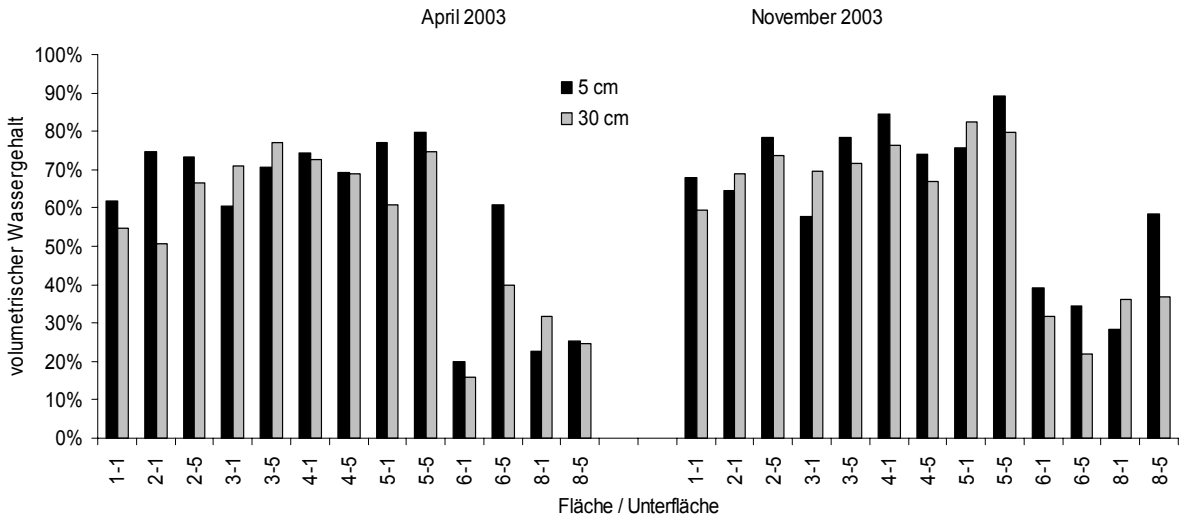


Abb. 23: Vergleich der volumetrischen Wassergehalte an allen Klimastationen für die Monate April 2003 (Trockenzeit) und November 2003 (Regenzeit)

Im gesamten Untersuchungszeitraum gab es im Vergleich der Flächen untereinander einen sehr starken Abfall der Bodenfeuchte unterhalb von 1400 m NN auf der Pazifikseite (**Abb. 22**; **Abb. 23**). Für die skelettreichen Böden der relativ stark geneigten Flächen 6 (1320 m NN) und 8 (1200 m NN) schwankten die Werte zwischen 16 % und 46 % in 30 cm Tiefe. Im Oberboden herrschten dort insgesamt frischere Verhältnisse mit Bodenwassergehalten zwischen 20 % und 61 %.

Es besteht ein deutlicher Höhengradient für die Bodenfeuchte. Für die Korrelation des volumetrischen Wassergehaltes in 30 cm Bodentiefe mit der Höhe über NN wurde für alle Klimastationen ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,52** (n = 13) berechnet. Betrachtet man Lee- und Luvseite des Transekts einzeln, fällt auf, dass der Zusammenhang zwischen Bodenwassergehalt und Höhe über NN auf der wechselfeuchteren Pazifikseite enger ist (r^2 = 0,77**; n = 7) und dass die Ausgleichsgerade steiler verläuft als für die Daten der Atlantikseite (r^2 = 0,70*; n= 6; **Abb. 24**).

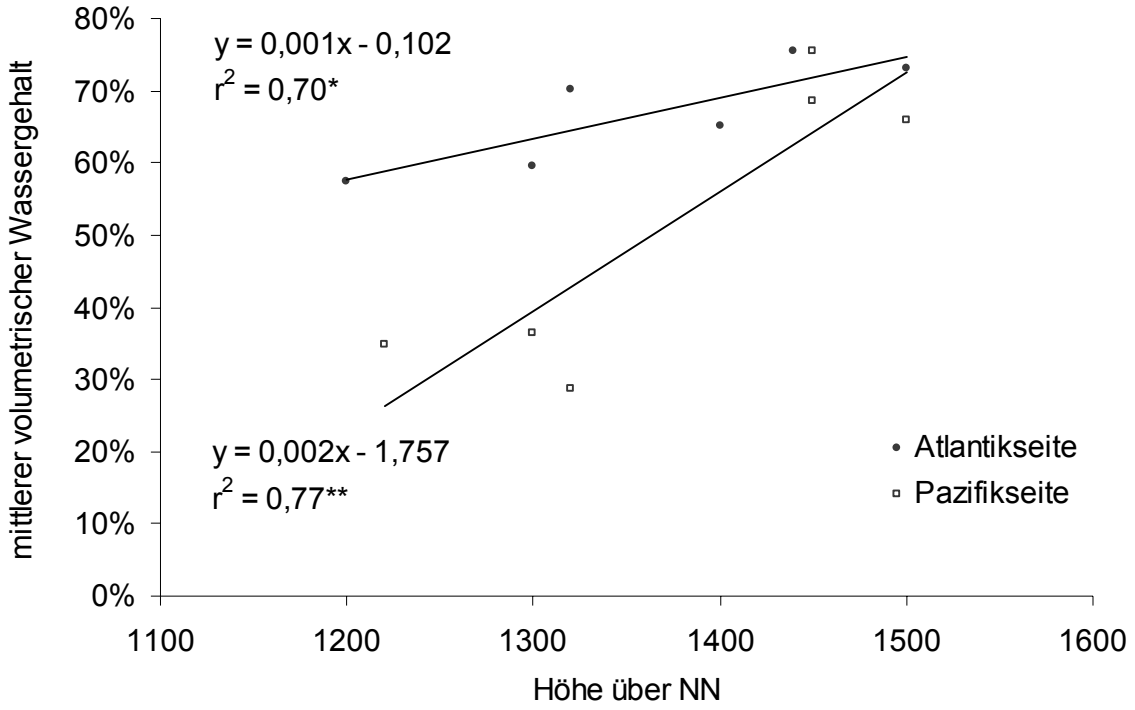


Abb. 24: Beziehung zwischen der Höhe über NN und dem mittleren jährlichen volumetrischen Wassergehalt in 30 cm Bodentiefe für die Atlantikseite (n = 6) und für die Pazifikseite (n = 7)

Weitere Faktoren sind Temperatur, Bestandesniederschlag und Hangneigung. Der Einfluss der höhenbedingten Temperaturabnahme auf den Bodenwassergehalt macht sich auf dem gesamten Transekt bemerkbar. Es besteht ein negativer, signifikanter Zusammenhang zur mittleren Temperatur im Bestand (Berechnung aus den zweiwöchigen Minimum- und Maximumtemperaturen): r = -0,66*; r^2 = 0,43*; n = 8). Zwischen dem Bodenwassergehalt und der Menge des Bestandesniederschlages ließ sich nur für die Flächen der Atlantikseite und des Gebirgskammes ein signifikanter Zusammenhang herstellen (r^2 = 0,5*; n = 7). Für den Bereich des Gebirgskammes und der Westhänge des Transekts fand sich dagegen eine negative Korrelation des Wassergehaltes in 30 cm Bodentiefe mit der Hangneigung (r = -0,74*; r^2 = 0,55*; n = 8). Es bestand kein signifikanter Zusammenhang zwischen volumetrischem Bodenwassergehalt und Freilandniederschlägen.

Tab. 19: Anzahl der Monate, in denen der volumetrische Wassergehalt des Bodens um 5 % bzw. um 20 % vom Jahresmittelwert (März 2003 bis Februar 2004) abweicht, Fläche 1: Atlantikseite, 1200 m NN; Fläche 5: Pazifikseite, 1450 m NN; Fläche 8: Pazifikseite, 1200 m NN

	Fläche	1	5	8
	mittlere Neigung	11°	15°	21°
	mittlerer volumetrischer Bodenwassergehalt [%]	67	78	35
Anzahl Monate	< 80 % des Mittelwertes	0	0	3
	< 95 % des Mittelwertes	3	1	7
	> 105 % des Mittelwertes	1	2	5
	> 120 % des Mittelwertes	0	0	3

Die größten saisonalen Schwankungen traten auf der wechselfeuchteren Pazifikseite und an den windexponierten Steilhängen der Atlantikseite auf. Minimale Standardabweichungen wurden für flache, sehr niederschlagsreiche Standorte berechnet (**Abb. 22**). Eine Ausnahme bildet der sumpfige Abschnitt der Kammzone. Dort gab es bedeutende Schwankungen der stets sehr hohen Wassergehalte unter dem Einfluss des Grundwasserspiegels.

Die Unterschiede in der saisonalen Dynamik der Bodenwassergehalte (in 5 cm Tiefe) entlang des Transekts werden deutlich, wenn man die Anzahl der Monate vergleicht, in denen die Werte mehr als 5 %, bzw. mehr als 20 % vom Jahresmittel (März 2003 bis Februar 2004) abweichen. Diese Schwankungen sind in **Tab. 19** für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) dargestellt. Auf Fläche 1, im flachen Gelände der tieferen Lagen auf der Atlantikseite gab es keine extremen Schwankungen der Bodenfeuchte im Jahresverlauf. Lediglich in 3 Monaten, während der Trockenzeit von März bis Mai fielen die Werte um mehr als 5 % unter das Jahresmittel. Eine größere positive Abweichung trat nur unter den eher untypischen Niederschlagsverhältnissen (vgl. **Kap. 3.1.1.1**) im Februar 2004 auf. Die Werte in der Nähe des Gebirgskammes verliefen im Untersuchungszeitraum ebenfalls sehr ausgeglichen. Dort wurden Bodenwassergehalte zwischen 73 % und 83 % registriert. Das entspricht einer maximalen Abweichung von 6 % oberhalb oder unterhalb des Mittelwertes von 78 %. Abweichungen von dieser Größenordnung traten nur in drei Monaten innerhalb eines Jahres auf. Die Bodenfeuchte unterlag dagegen in 1200 m NN auf der Pazifikseite sehr deutlichen saisonalen Schwankungen. Die Werte lagen dort in der Regenzeit

und in der Übergangsperiode für 3 Monate mehr als 20 % (bis zu 164 % im September) über dem Jahresmittel. Dem stehen insgesamt 7 Monate gegenüber, in denen die Bodenfeuchte um mehr als 5 % unter den Mittelwert fielen. Davon lagen sie für 3 Monate, während der Trockenzeit von März bis Mai, mehr als 20 % (bis zu 67 %) darunter. Die maximale Austrocknung war in den Tieflagen der Pazifikseite Ende April 2003 erreicht. Die Bodenarten in 5 cm und 30 cm Tiefe am Unterhang der Pazifikseite (1200 m NN) wurden als reiner und sandiger Schluff bestimmt (**Tab. 16**). Der Tongehalt liegt damit bei 0 bis 8 %, nach Arbeitskreis Standortkartierung (1996). Gemäß der pF – Kurve für diese Tongehalte (Scheffer et al., 1998) waren die Pflanzen dort zu jeder Zeit ausreichend mit Wasser versorgt (pF – Wert = Logarithmus der Wasserspannung [hPa]). Oberhalb von 1250 m NN auf der Pazifikseite wurden sandige Lehme gefunden. Aufgrund des höheren Tonanteils (17 bis 25%) ist die Wasserspannung bei gleichem Wassergehalt höher. Der permanente Welkepunkt (pF > 4,2) wird hier bei volumetrischen Wassergehalten um 20 % erreicht. Das Jahresmittel für diese Fläche beträgt für den Untersuchungszeitraum 38 % (s_x = 9%) in 5 cm und 29 % (s_x = 6%) in 30 cm Bodentiefe. Am Ende der Trockenzeit, zum Zeitpunkt der intensivsten Austrocknung wurden Minima von bis zu 20 % in 5 cm Tiefe erreicht (16 % in 30 cm). Im März 2003 lagen die Werte jedoch noch bei 38 % bzw. bei 24 % und im Mai stiegen sie bereits wieder auf 54 % bzw. 23 %. Die Wasserspannung im Boden kann also in den tieferen Lagen der Pazifikseite auf bestimmten Standorten (starke Hangneigung, skelettreiche, tonhaltigere Böden, Exposition) am Ende der Trockenzeit für einen kurzen Zeitraum, in den Bereich des permanenten Welkepunktes geraten.

Die Bodenfeuchte beeinflusst auch andere Bodenmerkmale: So ist die Mächtigkeit der Bodenschicht, in der Feinwurzeln intensiv auftreten, negativ mit dem volumetrischen Wassergehalt in 30 cm Tiefe korreliert: ($r = -0{,}86^{**}$; $r^2 = 0{,}75^{**}$; n = 8; **Abb. 25**). Im gesamten Untersuchungsgebiet findet sich eine klar abgrenzbare Zone im Oberboden, die intensiv mit Feinwurzeln durchzogen ist. Die Mächtigkeit dieser Zone reicht von 12 cm an einem Steilhang der Atlantikseite bis zu 30 cm an den unteren Lagen der Pazifikseite.

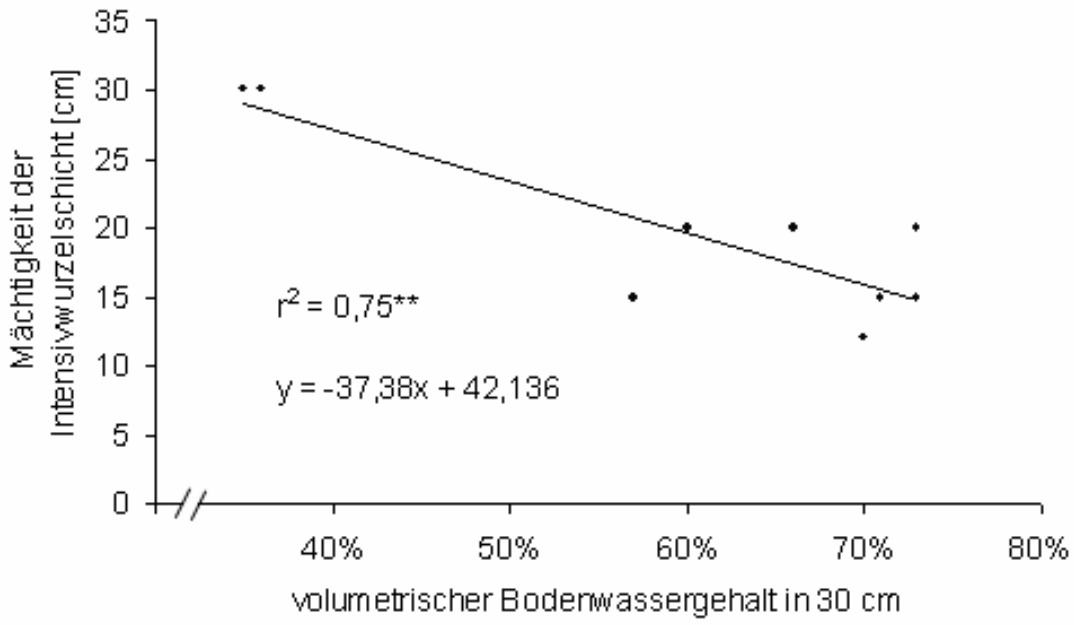


Abb. 25: Beziehung zwischen dem mittleren jährlichen Bodenwassergehalt in 30 cm Tiefe und der Mächtigkeit der Bodenschicht, in der sich die Feinwurzeln intensiv konzentrieren

Weiterhin ließ sich ein positiver, linearer Zusammenhang zwischen der mittleren Bodenfeuchte im Beobachtungszeitraum und der Mächtigkeit der Humusauflage nachweisen (r^2 = 0,45*; n = 8).

3.3 Struktur und Zusammensetzung der Wälder

3.3.1 Bestandesaufnahme

3.3.1.1 Volumenberechnung

Aufgrund der sehr individuellen Baumformen in tropischen Bergwäldern stellt sich die Frage nach der Gültigkeit allgemeiner Algorithmen für die Volumenberechnung in verschiedenen Waldformationen. Für die Untersuchung der Beziehungen zwischen Durchmesser, Höhe und Holzvolumen der Einzelbäume im Untersuchungsgebiet boten sich die Daten der 15 detailliert vermessenen Epiphytenprobebäume an: Auf 5 Flächen verschiedener Höhenlagen und Expositionen (Flächen 1, 3, 4, 5 und 8) wurden jeweils 3 Bäume ausgewählt (aus der unteren, mittleren und oberen Bestandesschicht) und mit Maßbändern, bzw. mit Maßstabseilen und Digitalfotos vermessen (**Kap. 2.4.3.2**). Das Datenmaterial erlaubt dabei, zwischen Gesamtholzvolumen und Derbholzvolumen (Äste bis zu einem Durchmesser von 7 cm) zu unterscheiden. Als mittlere Formzahl für das Gesamtholzvolumen ergab sich 0,60 (s_x = 0,16; n = 15). Die Mittelwerte lagen dabei für verschiedene Waldtypen dicht beieinander, so dass 0,6 als Formzahl für die Bestände in Monteverde eine gute Annäherung darstellt. Die Bestände entlang des Transekts lassen sich zunächst nach den maximalen Baumhöhen in verschiedene Waldtypen einteilen (**Kap. 3.3.1.2; Kap. 3.3.1.3**). Die Probebäume der Flächen 1, 5 und 8 stammen aus Waldformationen, deren oberste Bestandesschicht zwischen 25 bis über 35 Metern liegt (mittlere Formzahl 0,61; s_x = 0,07; n = 9) , während die windexponierten Flächen 3 und 4 in Kammnähe zum Waldtyp des „Elfin Forest“ (Lawton und Dryer 1980) zu zählen sind, die höchsten Bäume erreichen dort nur 15 Meter (mittlere Formzahl: 0,59; s_x = 2,5; n = 6). Im „Elfin Forest“ stellen sich die Verhältnisse sehr inhomogen dar, Baumformen sind extrem vielfältig. Aufgrund polykormer Stammformen (Schäden durch Sturmereignisse) und den typischen Stelzwurzeln in sumpfigen Abschnitten (**Kap. 3.3.1.2**) treten sehr vollholzige Individuen mit Formzahlen über 0,9 neben stark abholzigen Bäumen (Formzahlen < 0,4) auf (**Abb. 26**).

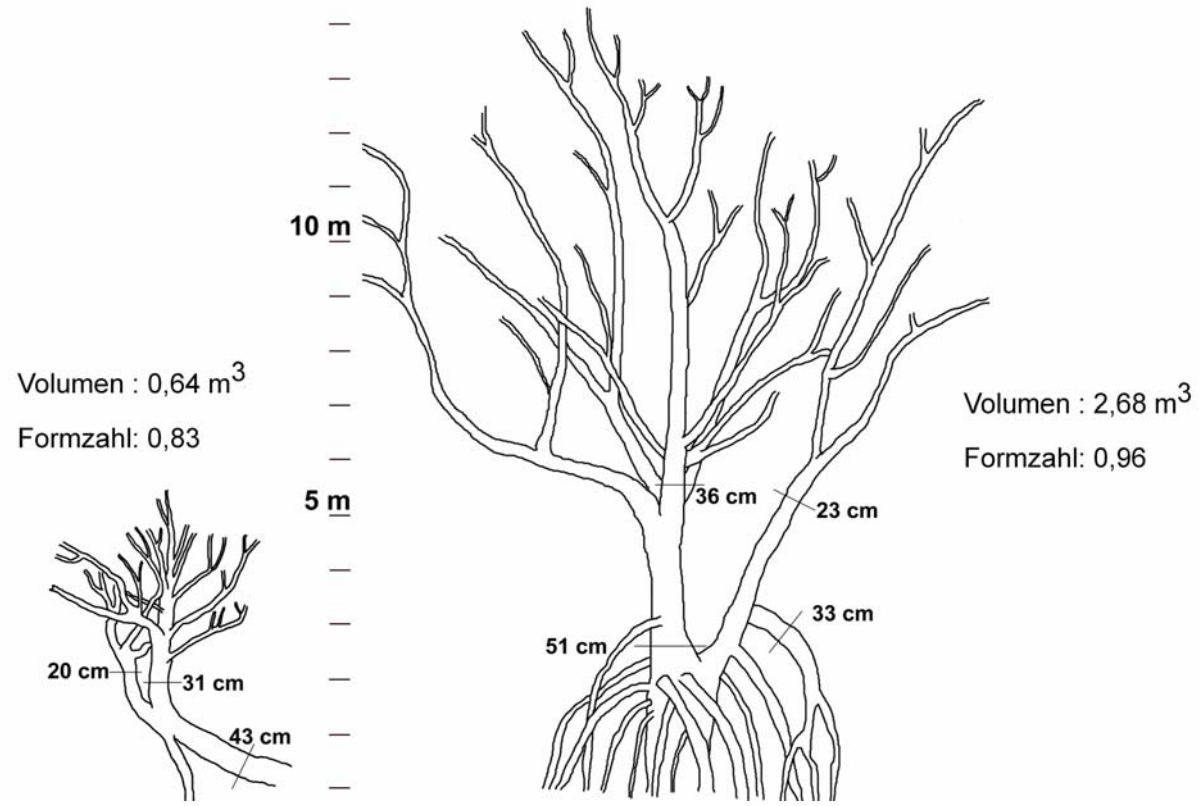


Abb. 26: Beispiele für unregelmäßige Baumformen: Epiphytenprobebäume auf den Flächen 3 (Atlantikseite, 1440 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN), aufgrund von Stelzwurzeln und polykormen Stammformen können Formzahlen (Gesamtholzvolumen) > 0,9 erreicht werden

Die Berechnung der mittleren Derbholzformzahl ergab 0,53 für alle 15 Probebäume (s_x = 0,17), wobei die Mittelwerte für die hochwüchsigen Bestände (mittlere Derbholzformzahl 0,56; s_x = 0,1; n = 9) und die niedrigeren Waldformationen (mittlere Derbholzformzahl: 0,49; s_x = 2,5; n = 6) stärker voneinander abweichen, als bei der Formzahl für das Gesamtholzvolumen.

Für den Vergleich der unterschiedlichen Waldformationen unter verschiedenen ökologischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet ist vor allem das Gesamtholzvolumen relevant. Die Berechnung dieser Größe kann entweder über die errechnete Formzahl von 0,6 erfolgen, oder es kann nach Korrelationen zwischen Parametern des Einzelbaumes und einer individuellen Formzahl gesucht werden. Die Beziehung zwischen BHD und individuell berechneter Formzahl für die Epiphytenprobebäume sind in **Abb. 27** dargestellt.

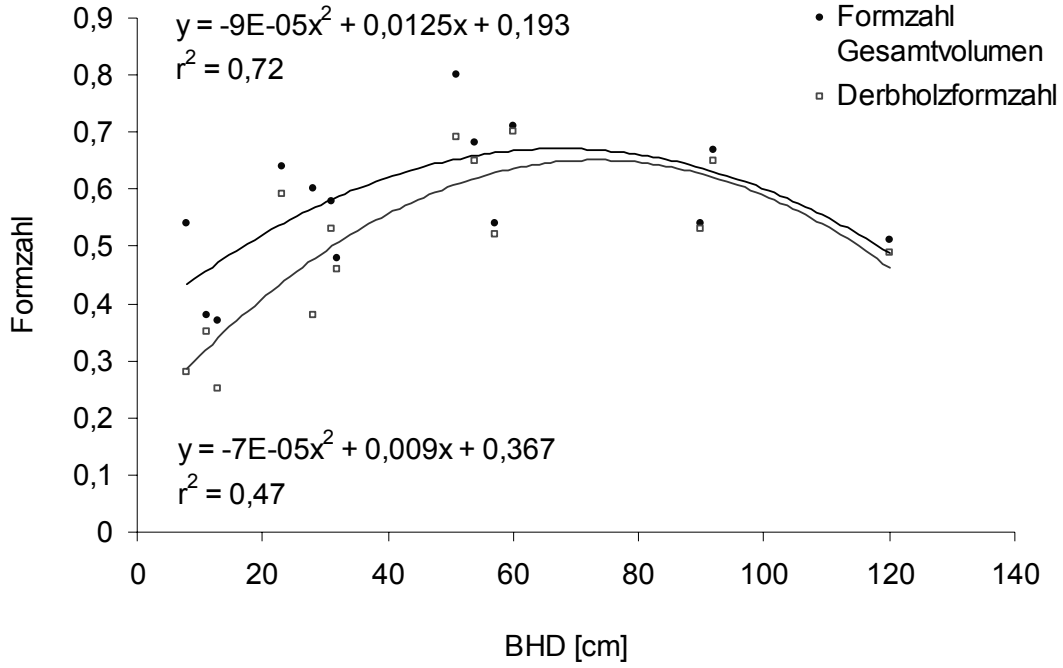


Abb. 27: Zusammenhang von BHD und Formzahlen für Gesamtholzvolumen und Derbholz von Probebäumen (verschiedene Baumarten) aus der unteren, mittleren und oberen Bestandesschicht der Flächen 1, 3, 4, 5 und 8 (n = 14)

Der polynomische Ausgleich zeigt einen Anstieg der Formzahlen bei Bäumen bis zu einem Durchmesser von etwa 60 cm, danach fallen die Werte wieder ab. Das ist aufgrund der beschleunigten Walddynamik durch häufige Sturmereignisse im Untersuchungsgebiet plausibel (**Kap. 3.1.3; Kap. 3.4.1**). Bei Bäumen mit stärkeren Durchmessern (höherem Alter) kommt es mit der Zeit häufig zum Verlust von Kronenteilen, wenn sie entweder direkt durch Stürme beschädigt oder von anderen umstürzenden Bäumen getroffen werden. Es besteht dabei für die vorliegenden Daten der 14 Bäume (der Sonderfall einer Formzahl von 0,96 wegen mächtiger Stelzwurzeln wurde ignoriert) ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,72 für die Formzahlen des Gesamtholzvolumens je Einzelbaum, während die Korrelation des BHD mit der individuellen Derbholzformzahl weniger eng ist (r^2 = 0,47). Beide Funktionen liegen für die kleinsten Bäume noch relativ weit auseinander und gleichen sich dann zunehmend an, bis sie sich bei Durchmessern ab 60 cm kaum noch voneinander unterscheiden. Der relative Anteil des Derbholzvolumens am Gesamtvolumen nimmt bei den Bäumen mit starken Durchmessern deutlich ab.

Eine weitere Möglichkeit für die Volumenberechnung ist die Regressionsanalyse von Einzelbaumparametern, die leicht zu erheben sind mit dem entsprechenden Holzvolumen der Probebäume. Hier fand sich ein sehr enger Zusammenhang zwischen BHD und Einzelbaumvolumen (**Abb. 28**).

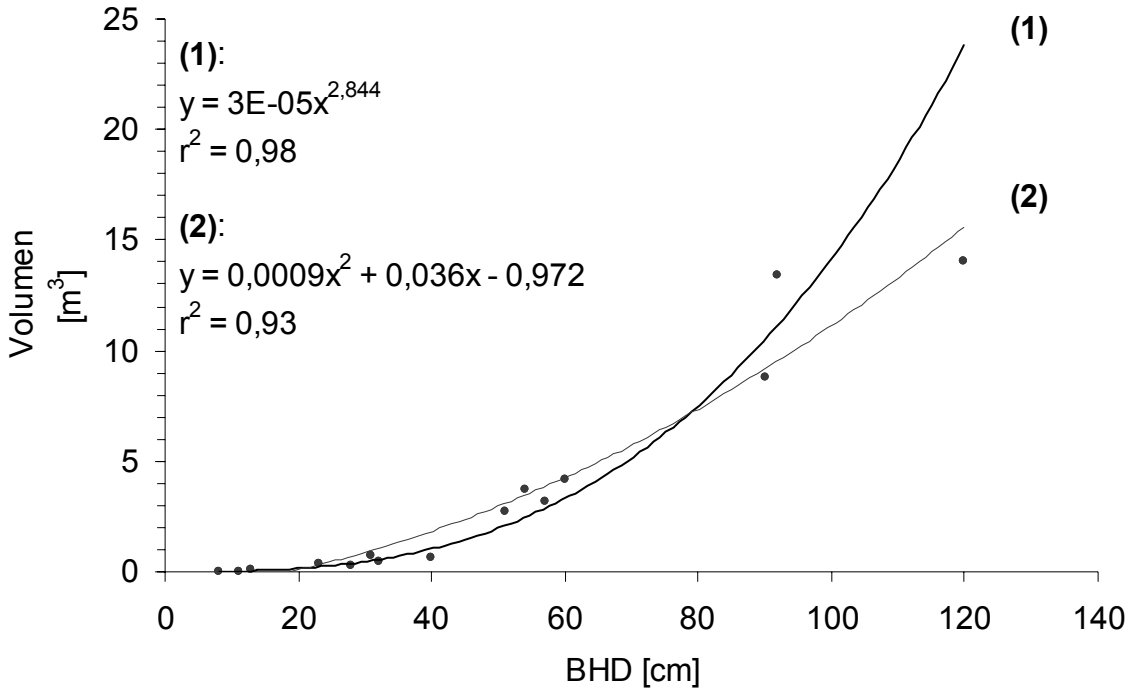


Abb. 28: Beziehung zwischen BHD und Volumen von Probebäumen (verschiedene Baumarten) aus der unteren, mittleren und oberen Bestandesschicht der Flächen 1, 3, 4, 5 und 8 (n = 15)

Demnach ergibt sich:

(1) Volumen [m^3] = 0,00003 BHD [cm]^{2,844}

Trotz des hohen Bestimmtheitsmaßes von r^2 = 0,98 ist der Ausgleich durch die Potenzfunktion im hohen Durchmesserbereich (BHD > 100 cm) wegen der großen Überschätzung unbefriedigend. Gerade diese Bäume machen einen bedeutenden Anteil des Gesamtholzvolumens je Probefläche aus, so dass die Verwendung dieser Funktion insgesamt zu unrealistisch hohen Ergebnissen für die Versuchsflächen führt. Aus diesem Grund wurde nach einer zweiten Funktion für die Berechnung der Volumina der besonders starken Bäume gesucht. Eine stetig ansteigende polynomische Funktion ergab dabei ebenfalls eine gute Anpassung (r^2 = 0,93), wies

jedoch wesentlich geringere Abweichungen der Messwerte im oberen Durchmesserbereich auf (**Abb. 28**):

(2) Volumen [m^3] = 0,0009 BHD [cm]^2 + 0,0362 BHD[cm] – 0,972

Zudem ist die Differenz der Ergebnisse beider Funktionen minimal, wenn man als Eingabe einen BHD von 79 cm wählt (0,02 m^3 Holzvolumen). Man kann also Funktion **(1)** für die Volumenberechnung für Bäume mit einem BHD < 80 cm einsetzen und Funktion **(2)** für die stärkeren Individuen wählen, ohne dass es dabei zu einem „Sprung“ bei den Ergebnissen kommt, und man erhält für den jeweiligen Durchmesserbereich den bestmöglichen Ausgleich. Die Volumenangaben in den nachfolgenden Kapiteln wurden mit den beschriebenen Regressionsfunktionen aus den BHD der Bäume berechnet.

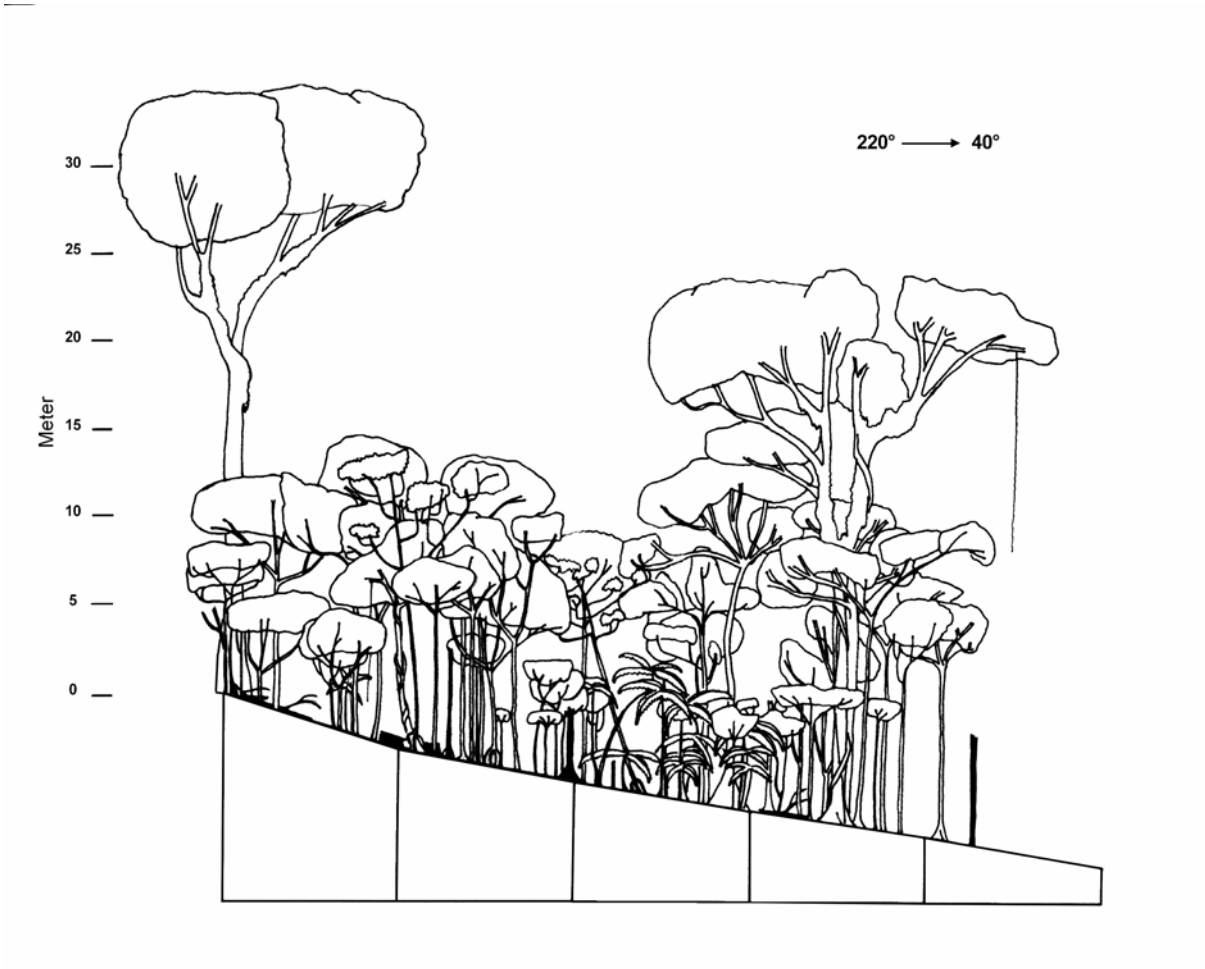
3.3.1.2 Inventurdaten der Versuchsflächen und Baumartenzusammensetzung

Fläche 1:

Auf der Atlantikseite ist das Gelände in den unteren Bereichen des Transekts (1200 m NN) relativ flach (**Abb. 1**). Die mittlere Neigung der Versuchsfläche beträgt 11° (**Abb. 29**). Die Wälder in diesen Lagen sind mit etwas über 1000 Bäumen (BHD > 5 cm) je Hektar stammzahlarm. Die höchste Kronenschicht liegt bei über 35 Metern und die Bäume auf der Versuchsfläche erreichen maximale Stammdurchmesser von über einem Meter, gemessen oberhalb der Brettwurzeln deren Anläufe teilweise mehrere Meter hoch am Stamm enden. Die Durchmesser der Brettwurzeln betrugen bis zu 4 Metern. Mit einem h/d Verhältnis von 70 sind die Stammformen in dieser Höhenlage schlank. Die Grundfläche betrug knapp 60 m^2, als Gesamtholzvolumen ergab sich 680 m^3 ha^{-1}. Die Kronenprojektionsfläche (Summe der abgeloteten Kronenprojektionen aller Bäume bezogen auf die Gesamtfläche der Parzelle) war 3,4 m^2 m^{-2}. Die mittlere Überschirmung (**Abb. 36**) lag bei 89 % (Median = 89,5 %; s_x = 4,0; n = 8). Die obere Kronenschicht ist häufig durch umgestürzte Bäume unterbrochen.

Die obere Bestandesschicht setzt sich hauptsächlich aus *Sloanea fagifolia*, *Ocotea tonduzii*, *Dussia monteverde*, *Pouteria congestifolia*, *Sapium rigidifolium*, *Inga* sp., *Ficus* sp. und *Hasseltia floribunda* zusammen. Typische Arten der mittleren Bestandesschicht sind *Elaeagia auriculata*, *Meliosma vernicosa*, *Quararibea*

costaricensis, *Guarea* sp. Auf Lichtungen findet man oft die Pionierarten *Cecropia obtusifolia* und *Wercklea insignis*. In der Strauchschicht kommen häufig *Koanophyllon pittieri*, *Psychotria grandistipula*, *Solanum rovirosarum* und verschiedene Melastomataceen und Piperaceen vor. Baumfarne der Gattung *Alsophila* breiten sich gruppenweise in offeneren Bereichen aus.



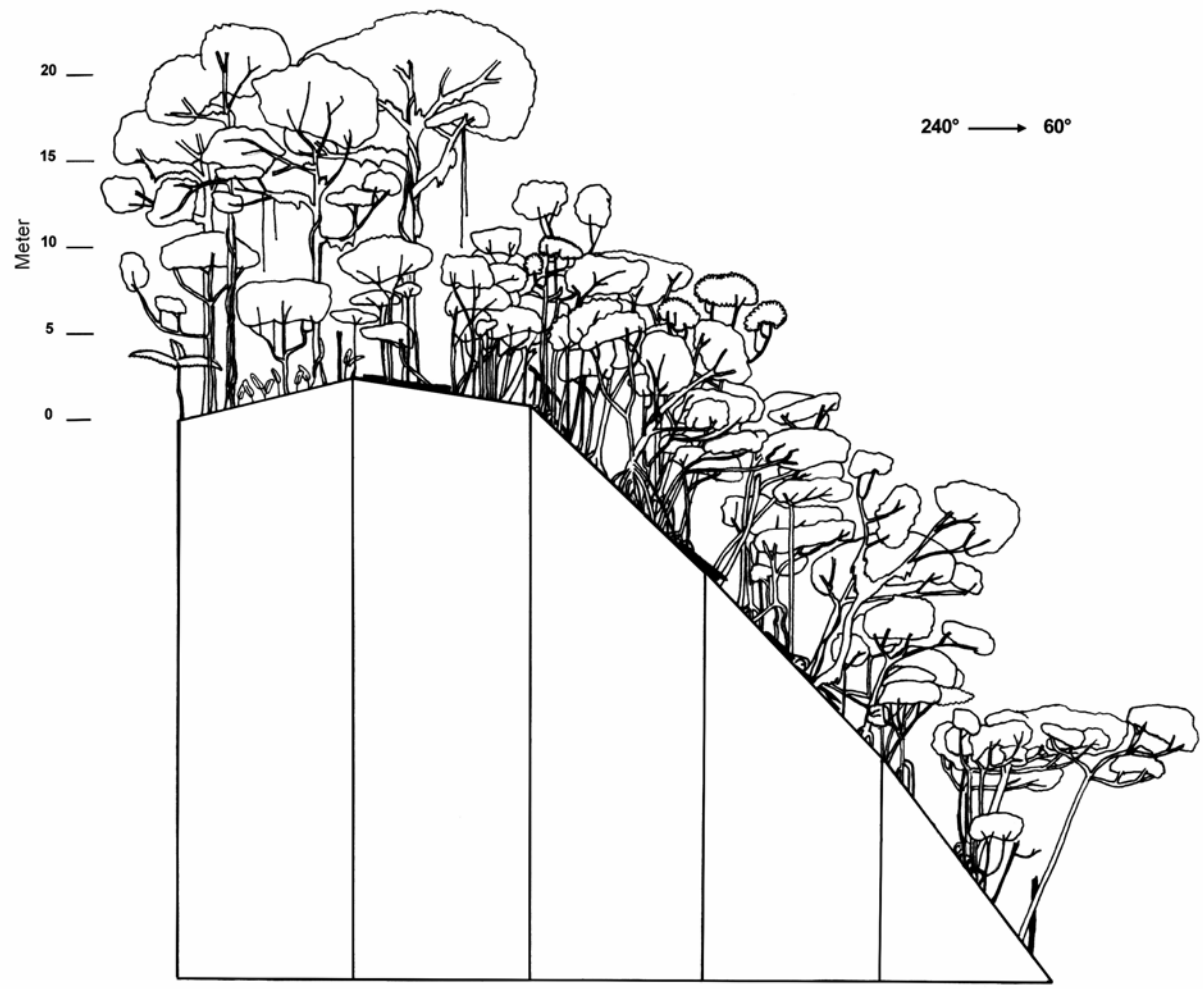
Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m² ha⁻¹]	Volumen [m³ ha⁻¹]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha⁻¹]	Kronen-projektion m² m⁻²
1200	11°	59	680	110	36	70	1160	3,4

Abb. 29: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 1 (1200 m NN, Atlantikseite)

Fläche 2:

Unmittelbar östlich der Fläche 1 stieg der Transekt steil um 100 Höhenmeter an und erreichte dort einen kleinen Gebirgskamm, hinter dem sich zwei Bachläufe tief eingeschnitten haben. Die Fläche 2 befand sich am Oberhang dieses Anstiegs in 1320 m NN Höhe, die Unterflächen 1 bis 3 lagen im Hang, bei einer Neigung zwischen 45° und 55° (**Abb. 30**), während der obere Abschnitt der Parzelle relativ flach war (um 15°). Zu der Einwirkung des steilen Reliefs kommt noch der steigende Einfluss des Passatwindes mit der Höhe auf der Atlantikseite der Kordilliere (**Kap. 3.1.3**). Unter diesen Bedingungen ist der Wald dichter (über 1500 Bäumen je Hektar), gleichzeitig nehmen die Baumhöhen deutlich ab. Die obere Kronenschicht liegt im Steilhang knapp unter 20 Meter, in den flacheren Bereichen liegt sie nur wenig darüber. Vereinzelte Emergenten von maximal 26 Metern Höhe wurden außerhalb der Versuchsfläche gemessen. Die Grundfläche ist etwas geringer als in den tieferen Lagen, das Volumen der Bestände nimmt hier jedoch schon deutlich ab (450 m^3). Das h/d – Verhältnis fällt ebenfalls mit der geographischen Höhe der Versuchsflächen. Viele der Stämme sind stark gekrümmt. In den steileren Abschnitten bilden die Bäume zur besseren Verankerung im Boden oft Stelzwurzeln aus. Es wurde eine Kronenprojektion von 2,8 m^2 m^{-2} ermittelt. Lichtungen sind sehr häufig, Lücken im Kronendach und größere Lichtungen sind kleinräumig verteilt. Die mittlere Überschirmung (**Abb. 36**) lag bei 88 % (Median = 89 %; s_x = 4,6; n = 8). In dieser Waldformation sind an der höchsten Bestandesschicht als schattentolerante Arten (nach Lawton und Dryer, 1980) *Ocotea tonduzii*, *Meliosma vernicosa*, *Guarea* sp. und *Bunchosia veluticarpa* beteiligt, außerdem *Hasseltia floribunda*. Dazu kommen neu in dieser Höhenlage *Ardisia palmana*, nach Haber (1996) ein typischer Vertreter in älteren Lichtungen des windexponierten Wolkenwaldes in Monteverde und *Chrysochlamys allenii*, eine Baumart der höheren Lagen (Haber 2000). *Cecropia polyphlebia* löst *Cecropia obtusifolia* als Pionierbaum ab. Weitere Baumarten auf dieser Versuchsfläche, die typischerweise nach Störungen auftreten (Haber 1996), sind *Wercklea insignis* und *Heliocarpus americanus*. Allgemein sind lichtbedürftigere Arten in diesem Waldtyp häufig zu beobachten. In der mittleren Bestandesschicht zählen dazu beispielsweise *Dendropanax* sp., *Oreopanax xalapensis* (häufig auf steilen, besser drainierten Standorten, Janzen 1983), *Ficus macbridei* und *Guettarda poasana*. Sonstige Vertreter in dieser Schicht sind die sehr häufige, nach Lawton (1988) schattentolerante Art *Elaeagia auriculata*, sowie *Rondeletia buddeloides*,

Eugenia valerii, *Casearia tacanensis*. In der Strauchschicht findet man *Koanophyllon pittieri*, *Dendropanax querceti*, *Saurauia montana*, *Malvaviscus palmanus*, verschiedene Melastomataceen wie *Conostegia* und *Miconia*, außerdem kleine Palmen.

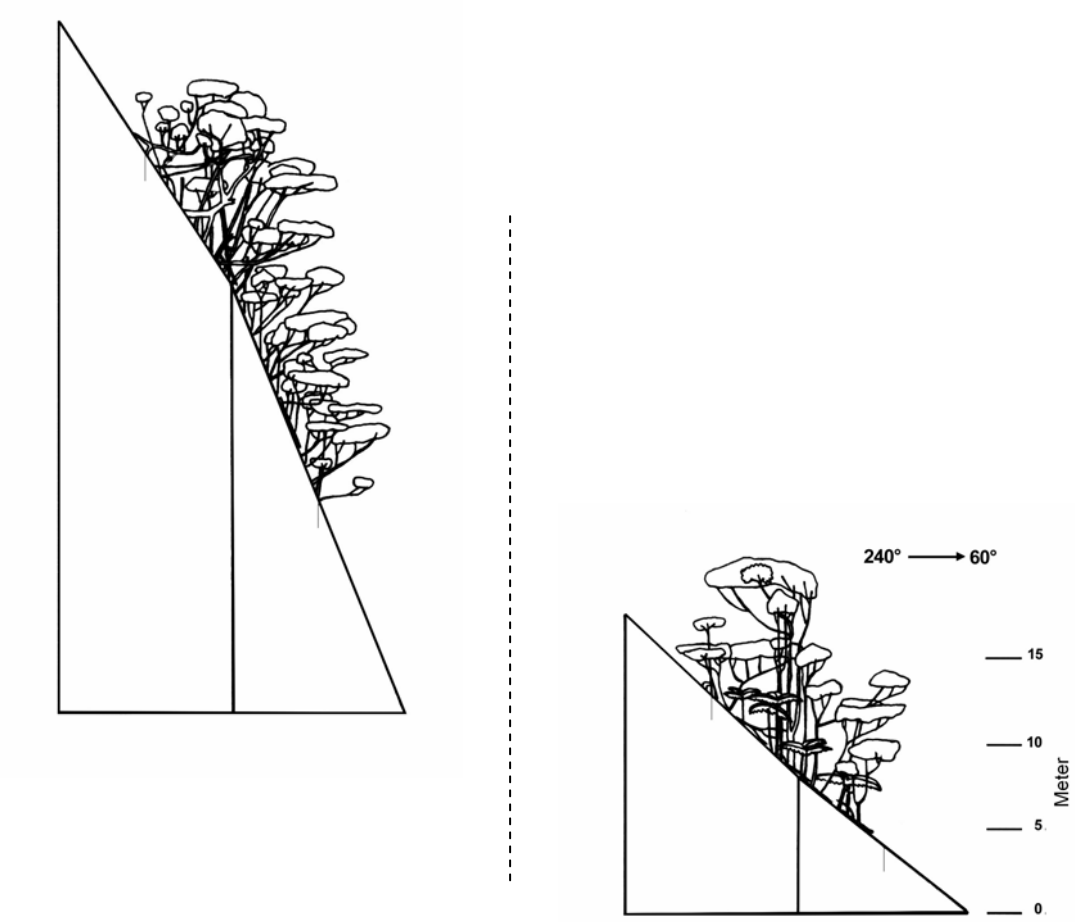


Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1320	34°	54	450	77	22	61	1560	2,8

Abb. 30: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 2 (1320 m NN, Atlantikseite)

Fläche 3:

Die Fläche 3 befand sich direkt in der rund 100 Meter hohen, teilweise fast senkrechten Steilwand unterhalb des Gebirgskammes der kontinentalen Wasserscheide in 1440 m NN (**Abb. 1**).



Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1440	51°	33	150	43	12	48	3280	2,5

Abb. 31: Profilzeichnung mit Exposition (Unterflächen 4 / 5 und 1 / 2) und Bestandesdaten für Fläche 3 (1440 m NN, Atlantikseite) Die Aufnahmefläche für die Bestandesinventur wurde wegen der extremen Neigung und der homogenen Strukturen auf 200 m^2 beschränkt

Dieser Standort ist äußerst windexponiert. Die Wolken liegen regelmäßig auf der Höhe der Vegetation, häufig treten in Verbindung mit starken Regenfällen Erdrutsche

auf (**Kap. 3.4.1**). Als Mittelwert für die Neigung ergab sich auf der Parzelle 51° (**Abb. 31**), im mittleren Abschnitt (Unterfläche 3) betrug die Neigung knapp 70°. Die Vegetation besteht unter diesen extremem Lebensbedingungen aus sehr dichten, strauchförmigen Gehölzen (über 3000 Individuen mit einem BHD > 5 cm je Hektar) und ist dem Waldtyp „Elfin Forest“ (Lawton und Dryer, 1980) zuzuordnen. Die Baumhöhen liegen zum größten Teil unterhalb 10 Meter, auf weniger steilen Abschnitten oder etwas geschützeren Lagen können vereinzelt auch etwas höhere Individuen gefunden werden. Nur 3 % aller gemessenen Bäume (n = 60) erreichten Durchmesser von über 20 cm (**Kap. 3.3.1.4**). Dementsprechend wiesen Grundfläche (33 m^2 ha^{-1}) und Volumen (150 m^3 ha^{-1}) in dieser Waldformation die geringsten Werte von allen Versuchsflächen auf. Im Vergleich zu den höchsten Werten von rund 800 m^3 in den tieferen Lagen des Transekts (auf der Pazifikseite werden solche Werte bereits direkt unterhalb des Gebirgskammes in 1450 m NN erreicht) liegt das Gesamtholzvolumen in diesem Typ des „Elfin Forest“ bei rund einem Fünftel. Das mittlere h/d Verhältnis war auf dieser windexponierten Fläche mit 48 ebenfalls am geringsten. Viele der Bäume sind verkrümmt oder die Stämme wachsen horizontal, stelzenartige Wurzeln zum Abstützen im Hang sind häufig. Wo das Kronendach nicht durch Erdrutsch oder Sturmschäden geöffnet ist, erscheint es von außen dicht geschlossen und glatt. Die Kronenprojektionsfläche lag bei 2,8 m^2 m^{-2}. Die Überschirmung (**Abb. 36**) ist in den Höhenlagen des Transekts niedriger und die Schwankungen zwischen den einzelnen Aufnahmepunkten höher. Auf der Fläche 3 betrug der Mittelwert 82 % (Median = 85 %; s_x = 9,4; n = 7). Da die vertikale Struktur unter den gegebenen Bedingungen in dem hochgelegenen Steilhang sehr gestaucht ist, wird eine Differenzierung nach Bestandesschichten hier schwieriger. Unter den höheren Bäumen finden sich noch vereinzelte Individuen, die in den tieferen und mittleren Lagen des Transekts sehr häufig auftreten wie *Elaeagia auriculata*, *Meliosma vernicosa*, *Ardisia palmana*, *Inga longispica*, *Guarea* sp. Typische Vertreter des „Elfin Forest“ (Haber 2000) werden häufiger: *Chrysochlamys allenii*, *Hyeronima poasana*, *Cosmibuena valerii*. *Dendropanax latilobus* findet sich vor allem unter lichteren Bedingungen am Steilhang und *Guettarda poasana* besiedelt häufig frische Erdrutsche (Haber 2000). Die obere Bestandesschicht geht fließend in die dichte Strauchschicht über, hier dominieren Melastomataceen, oft als Pionierarten oder Erstbesiedler von Erdrutschen (Haber 2000) wie *Miconia tonduzii*, *Conostegia* sp., *Graffenrieda micrantha*, außerdem *Dendropanax* sp., *Rondeletia monteverdensis* ist

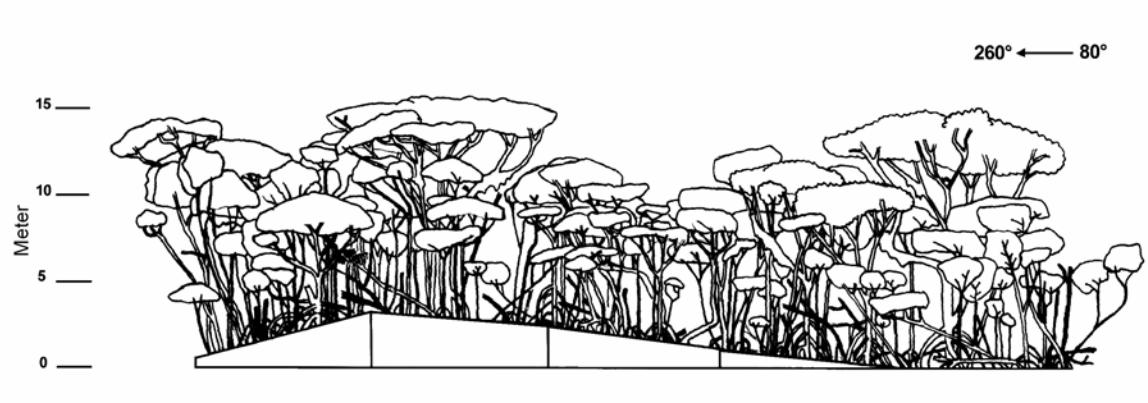
als typische Art des „Elfin Forest“ ebenfalls sehr häufig. Daneben findet man *Viburnum venustum* und vereinzelt Baumfarne.

Fläche 4:

Der Wald der Kammlage stellt die typische Ausprägung des „Elfin Forest“ nach Lawton und Dryer (1980) dar. Herausragende Standortfaktoren sind hier die extrem hohen horizontalen Niederschläge und der ständige Einfluss des Passatwindes (**Kap. 3.1.1.2** und **3.1.3**). Der Gebirgskamm ist im Untersuchungsgebiet bis zu einem Kilometer breit und relativ flach, häufig treten Stauwasser und sumpfige Standorte auf (**Abb. 1; Kap. 3.2.1**). Entlang der Transektlinie betrug die Breite des Kammes (1480 bis 1500 m NN) etwa 350 m.

Der Bestand ist sehr dicht (rund 2000 Bäume mit BHD > 5 cm je Hektar, **Abb. 32**). Maximale gemessene Höhen erreichten knapp 15 Meter. Die Grundfläche des Bestandes war nur wenig höher als in der Waldformation der Steilwand, das Volumen lag mit 240 m^3 um rund 100 m^3 über dem Wert der Fläche 3. Das mittlere h/d - Verhältnis lag bei 60. Lawton und Dryer (1980) sowie Lawton und Putz (1988) beschrieben bereits die offene Struktur des Kronendachs, sowie die fortschreitende Erosion des Bestandesgefüges in bereits bestehenden Lichtungen und die kleinräumige Sukzessionsdynamik aufgrund der ständigen Sturmereignisse. Dementsprechend wurden niedrige Werte für die Kronenprojektionsfläche (2,5 m^2 m^{-2}) registriert. Die mittlere Überschirmung (**Abb. 36**) fällt auf dem Kamm auf unter 80 %. Verkrümmte Stämme treten auch hier sehr häufig auf, einige Bäume wachsen kriechend auf dem Boden oder als fakultative Epiphyten auf anderen Bäumen. Eine weitere Besonderheit stellt in diesem Waldtyp die außerordentliche Häufung von Bäumen mit Stelzwurzeln dar. Diese treten vor allem in den sumpfigen Bereichen auf (Gattung *Clusia*) und sind dicht mit Lentizellen für die Wurzelatmung besetzt. *Clusia* sp. ist eine dominante Art in der oberen Bestandesschicht. Weitere typische Arten für sumpfige Wälder (Haber 2000) auf der Versuchsfläche sind: *Chrysochlamys allenii*, *Ocotea viridiflora*, in der Umgebung der Parzelle auch *Tetrorchidium costaricense*. Daneben treten viele lichtbedürftige Arten (Lawton und Dryer, 1980; Lawton und Putz, 1988; 2000) in dieser Schicht auf. *Schefflera rodrigueziana* bildet in der Nähe der Versuchsfläche teilweise Gruppen, ansonsten fanden sich in offeneren Bereichen *Dendropanax latilobus, Guettarda poasana*, *Rondeletia monteverdensis*, *Conostegia pittieri*, *Miconia tonduzii*, *Zanthoxylum melanostictum*. Sonstige Arten der obersten

Bestandesschicht sind: *Eugenia austin – smithii*, *Guarea* sp., *Elaeagia auriculata* in weniger sumpfigen Bereichen, *Symplococarpon purpusii*, *Weinmannia wercklei*, *Calyptranthes pittieri*, *Hyeronima oblonga,* sowie Myrtaceen der Gattungen *Calyptranthes* und *Myricanthes*. Die Schichtung ist hier schwieriger auszumachen als in den hoch gewachsenen Waldformationen. Es können sich teilweise auch Sträucher in der oberen Kronenschicht behaupten, die sonst zum Unterstand gehören oder die nur hier vorkommen. In dieser Strauchschicht findet man häufig *Ardisia solomonii*, *Cosmibuena valerii*, *Dendropanax gonatopodus*, *Malvaviscus palmanus*, *Psychotria elata*, *Ardisia compressa*, *Palicourea* sp. und kleine Palmen wie *Geonoma* und *Chamaedorea*. An offenen Stellen etablieren sich auch Baumbusgebüsche der Gattung *Chusquea*.



Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1500	8°	40	240	51	15	61	1940	2,5

Abb. 32: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 4 (1500 m NN, Kammlage)

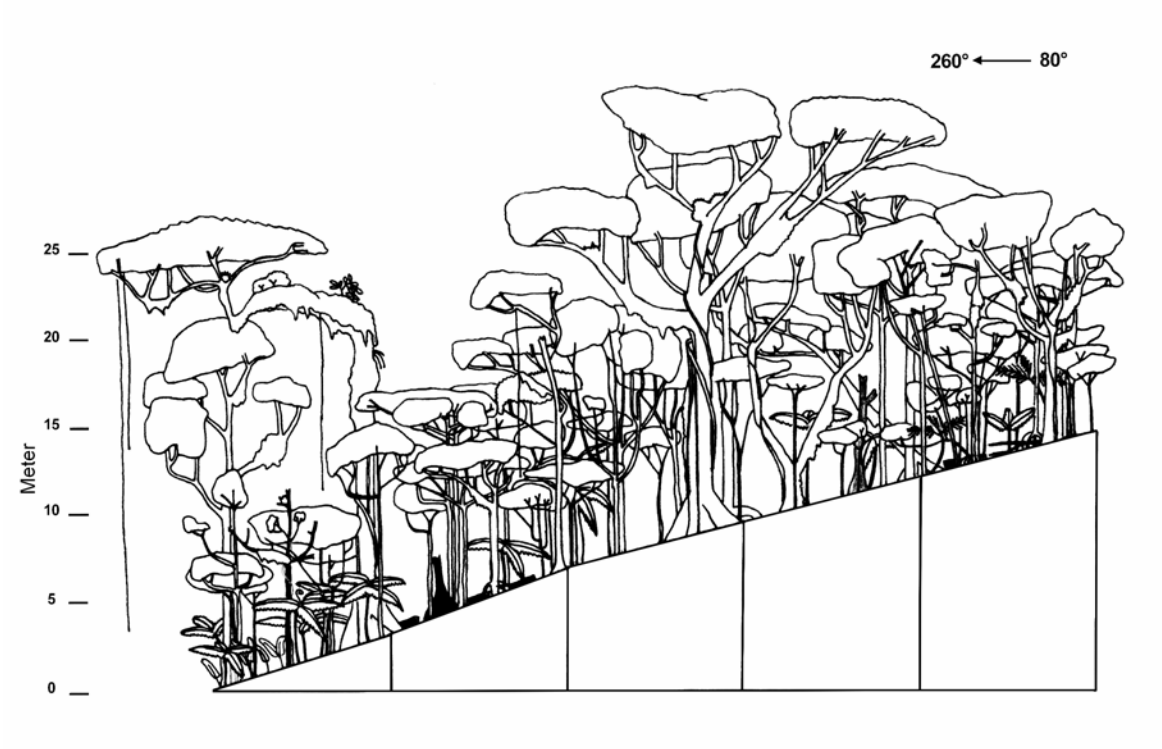
Fläche 5:

Unmittelbar hinter dem Gebirgskamm der kontinentalen Wasserscheide ändert sich das Waldbild deutlich. Der Waldtyp in 1450 m NN Höhe auf der Pazifikseite entspricht dem „Windward Cloud Forest“ nach Lawton und Dryer (1980). Der direkte Einfluss durch den Passatwind und Wolkenniederschläge ist noch sehr stark, die

Lage ist jedoch im Vergleich zu den Hochlagen der Luvseite und zum Kamm windgeschützter. Die Bäume erreichen dort bereits Höhen um 25 m und zum Teil mächtige Durchmesser von über einem Meter (**Abb. 33**). Damit sind diese Wälder auch weniger stammzahlreich als der „Elfin Forest“. Die Grundfläche der Bestände steigt auf der Leeseite mit abnehmender geographischer Höhe sehr stark an. Für die Fläche 5 wurden 72 m^2 gemessen, das entspricht den höchsten registrierten Grundflächenwerten in den tieferen Lagen des Transekts. Das Gesamtholzvolumen steigt in geringer Entfernung zum Gebirgskamm bereits sprunghaft auf rund das Dreifache an (770 m^3). Die Stammformen sind sehr gedrungen (h/d = 58), Brettwurzeln kommen an einigen Bäumen wie *Ficus crassiuscula* vor und erreichen am Boden Durchmesser von bis zu 4 m. Das Kronendach ist auch hier von vielen Lücken unterbrochen, regelmäßige Sturmereignisse sind ein bestimmender Faktor der Walddynamik (**Kap. 3.4.1**). Die Kronenprojektionsfläche ist jedoch mit mehr als 3,5 m^2 m^{-2} in den mehrschichtigen Beständen der höheren Leelagen bereits genau so hoch oder höher als auf den tiefer gelegenen Versuchsflächen des Transekts, die Epiphytenvegetation ist besonders üppig. Die mittlere Überschirmung (**Abb. 36**) erreicht dagegen auf dieser Versuchsfläche den niedrigsten Wert, der auf dem Transekt registriert wurde (72 %; Median = 83 %). Gleichzeitig treten in diesem Waldtyp sehr starke Schwankungen zwischen den Aufnahmepunkten auf (s_x = 19,3; n = 8).

Die registrierte Artenzahl der Bäume war auf dieser Fläche vergleichsweise niedrig (**Kap. 3.3.2.1**). Viele Arten sind typische Vertreter des höher gelegenen Wolkenwaldes (nach Haber, 2000). Zu den dominanten Arten der obersten Kronenschicht zählen *Ficus crassiuscula*, *Ocotea* sp. und *Inga longispica. Conostegia rufescens* (Melastomataceen) und *Cecropia polyphlebia* sind wichtige Pionierbaumarten. Außerdem zählen *Meliosma vernicosa*, *Dussia monteverdensis*, *Guatteria oliviformis*, *Guarea kunthiana*, *Persea schiedana* und *Weinmannia pinnata* zu den höchsten Bäumen. Die mittlere Schicht besteht aus *Elaeagia auriculata*, *Denropanax gonatopodus* (eine typische Art flacher, sumpfiger Bereiche; Janzen 1983), *Ardisia palmana*, *Guarea tonduzii* und lichtbedürftigeren Arten wie *Hampea appendiculata*.

Als typische Vertreter der Strauchschicht sind kleinere Palmen wie *Geonoma interrupta* und Baumfarne (*Alsophila* sp.), sowie *Psychotria elata* zu nennen. In Lichtungen findet man häufig Arten wie *Miconia* sp. und *Neomirandea angularis*.



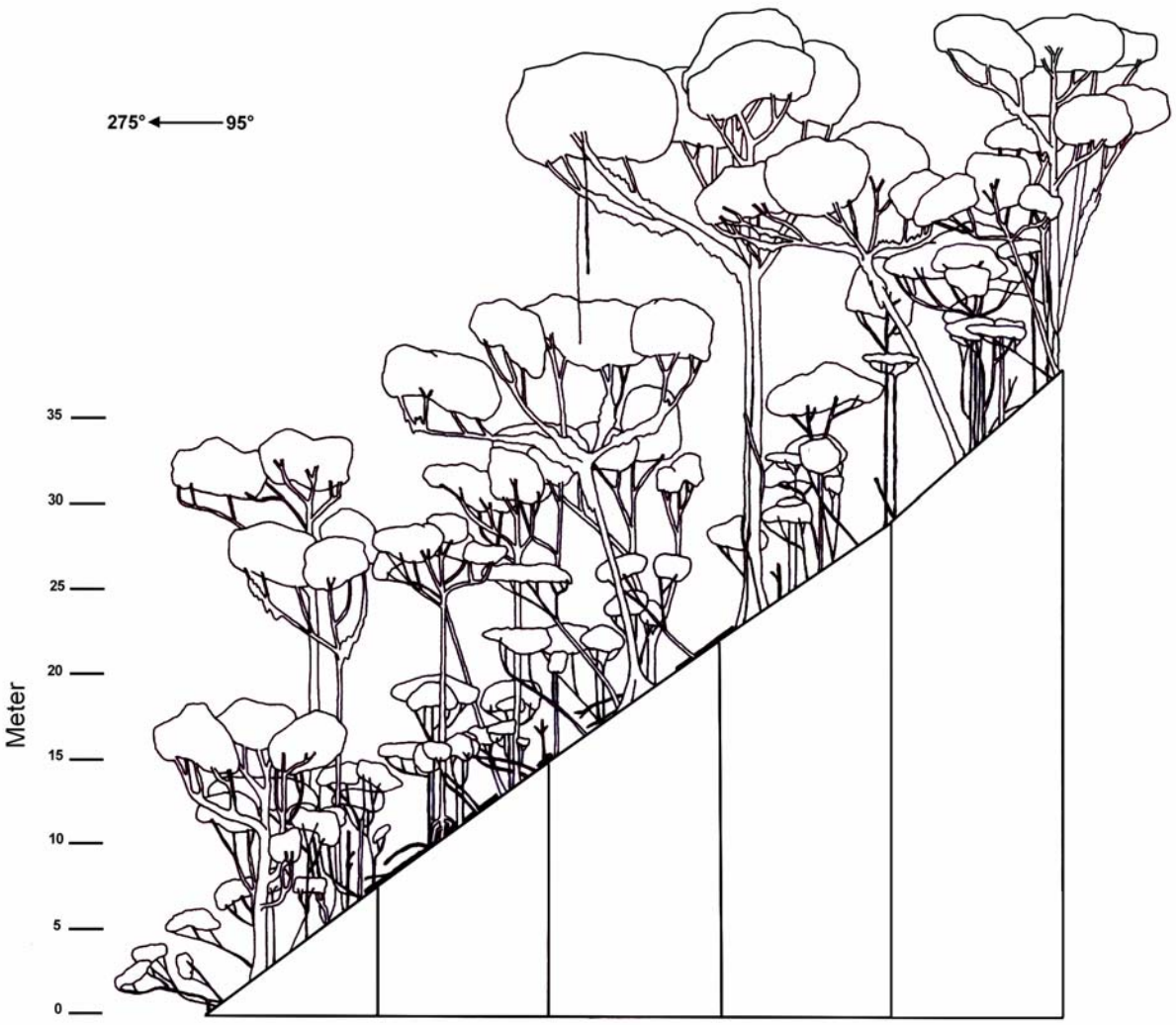
Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1450	15°	72	770	123	25	58	1280	3,6

Abb. 33: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 5 (1450 m NN, Pazifikseite). Wegen sehr hoher Grundflächenwerte wurde die Parzelle auf 1000 m^2 erweitert, auf den zusätzlichen Unterflächen wurden alle BHD > 5 cm vermessen.

Flächen 7 und 8:

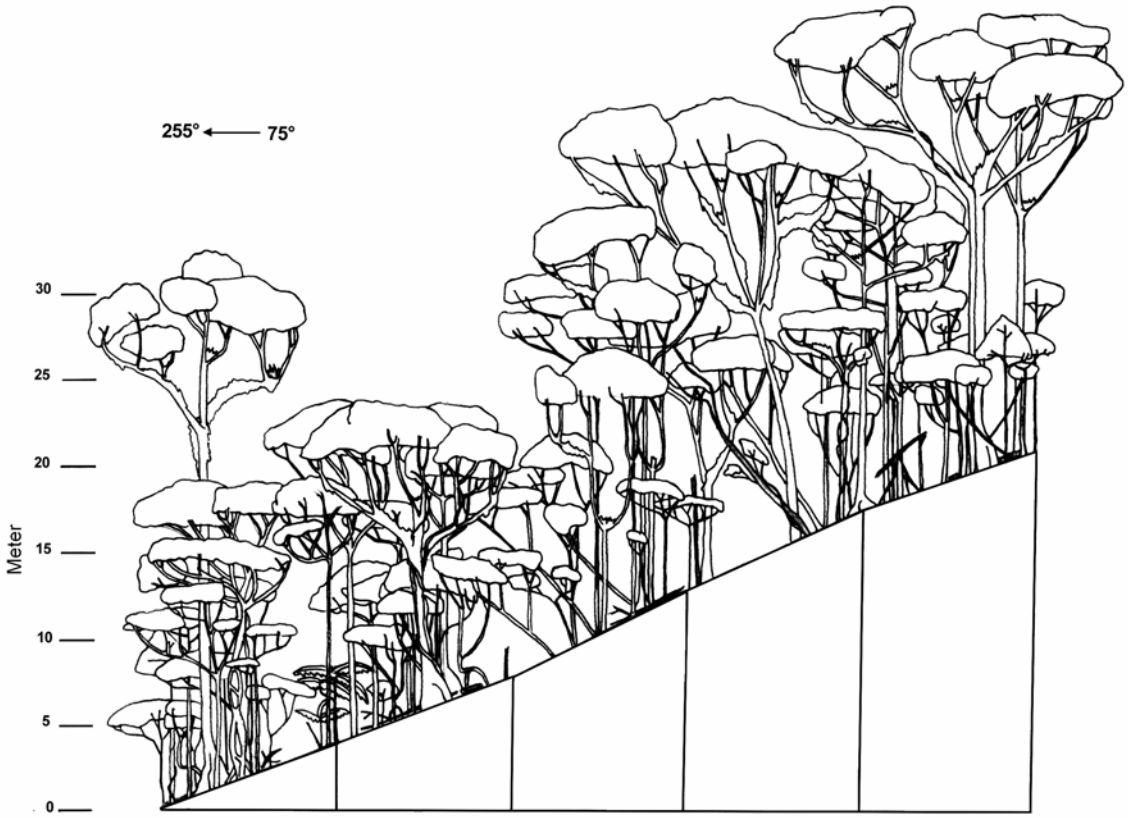
Die Flächen 7 und 8 lagen beide unterhalb 1300 m NN und wiesen ähnliche Expositionen und Neigungsverhältnisse auf (**Abb. 34; Abb. 35**). Die höher gelegene Fläche war etwas steiler, die Bodenverhältnisse im Gegensatz zur Fläche 8 durch größere Felsblöcke und einen extrem hohen Skelettanteil geprägt, so dass der Standort hier für den gesamten Transekt am trockensten ist. Die Belastung durch Windstress lässt in dieser Höhe auf der Leeseite der Kordilliere deutlich nach und der Einfluss der Trockenzeit von Februar bis Mai wird stärker. Beide Waldtypen ähneln

sich in ihrer Struktur und Artenzusammensetzung, sie werden hier zusammen beschrieben.



Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1260	36°	73	850	85	36	65	1280	3,5

Abb. 34: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 7 (1260 m NN, Pazifikseite). Diese Parzelle wurde eingerichtet, um Fläche 6 (1320 m NN, Pazifikseite) zu ersetzen, die nach Erdrutschen vor der vollständigen Bestandesaufnahme unzugänglich wurde.



Höhe ü NN [m]	mittlere Neigung [°]	Grundfläche [m^2 ha^{-1}]	Volumen [m^3 ha^{-1}]	max. BHD [cm]	max. Höhe [m]	h/d	Stamm-zahl [n ha^{-1}]	Kronen-projektion m^2 m^{-2}
1200	21°	67	690	85	29	77	1360	3,5

Abb. 35: Profilzeichnung mit Exposition und Bestandesdaten für Fläche 8 (1200 m NN, Pazifikseite)

Die oberste Kronenschicht liegt in diesem Waldtyp bei über 35 m Höhe. Nur wenig tiefer bei etwa 1150 m NN wurde in einem flacheren Abschnitt bei einem Exemplar von *Ulmus mexicanus* eine Höhe von über 50 m gemessen, *Cedrela tonduzii* erreicht in dieser Höhenlage mehr als 40 m, diese Art ist nach Janzen (1983) in Monteverde meist an Wasserläufen zu finden. Die Bestandesgrundfläche lag auf den Parzellen um 70 m^2 ha^{-1} , das Gesamtholzvolumen übertraf auf der Fläche 7 mit 850 m^3 die Werte der übrigen Bestände. Auf der Fläche 8 wurden dagegen das höchste mittlere

h/d – Verhältnis registriert (77). Die Stammformen werden auf der Leeseite mit abnehmender Höhe über NN und mit abnehmender Windbelastung immer schlanker. Aufgrund des steilen Reliefs sind auch hier viele Bäume hangwärts geneigt. Brettwurzeln nehmen in den tieferen Lagen ähnlich wie auf der Atlantikseite im Vergleich zur Kammzone zu. Das Kronendach ist insgesamt dichter geschlossen, die Kronenprojektionsfläche lag bei 3,5 m^2 m^{-2}. Auf der Fläche 7 lag die Verteilung aller Überschirmungsmessungen oberhalb von 90 % (**Abb. 36**), die Schwankungen sind sehr gering (s_x = 2,1; n = 8). Die Artenzusammensetzung ändert sich, es treten unter anderem viele Arten der tieferen Lagen (prämontane Lebenszonen) der Atlantikseite wieder auf. Die ansonsten überall auf dem Transekt extrem häufige Art *Elaeagia auriculata* ist kaum noch vertreten und stößt hier offenbar an eine Verbreitungsgrenze.

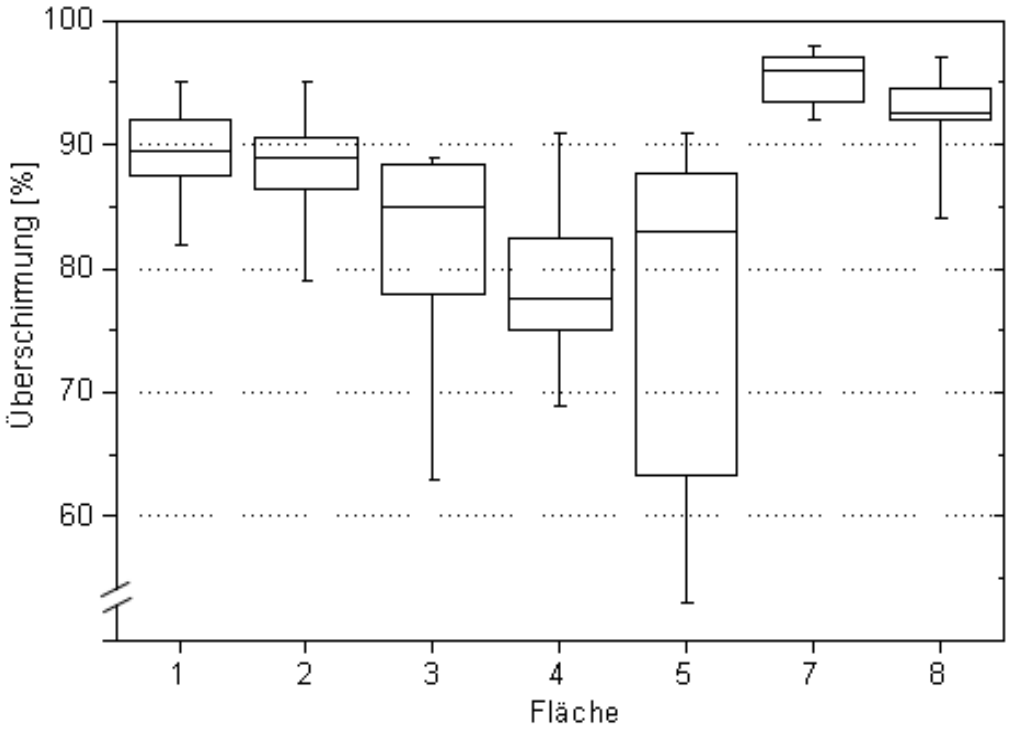


Abb. 36: Verteilung der Überschirmung über die Flächen des Transekts, Darstellung von Median, 5. und 95. Perzentil, die Box repräsentiert 50 % der Messungen, für Fläche 6 (Pazifikseite, 1320 m NN) liegen keine Daten vor

Bäume der obersten Kronenschicht sind *Pouteria fossicola*, *Pterocarpus rohrii*, *Cedrela tonduzii*, *Ocotea tonduzii*, *Guarea rhopalocarpa*, *Nectandra smithii*, *Casearia sylvestris*, *Guatteria oliviformis*, *Chione sylvicola*, sowie *Ficus hartwegii* und *maxima*.

Pouteria exfoliata und *Mortoniodendron costaricense* sind bereits Arten des „Premontane Wet Forest“, einer vergleichsweise niederschlagsärmeren Lebenszone (**Kap. 1.3.5)**. Zur mittleren Bestandesschicht zählen *Trophis mexicana*, *Quararibea costaricense*, *Pseudolmedia mollis*, *Cordia lucidula*, *Meliosma idipoda*, *Meliosma vernicosa* tritt deutlich seltener auf, als in den höheren Lagen. *Oreopanax xalapensis* findet sich auf Oberhang- und Kammlagen. Die Strauchschicht setzt sich zusammen aus *Koanophyllon pittieri*, *Sorocea trophoides*, *Tabernaemontana longipes*, *Psychotria eurycarpa*, *Chrysoclamys glauca*, *Piperaceen*, Baumfarnen der Gattung *Alsophila* und kleinen Palmen (*Bactris* sp.). *Myriocarpa longipes* (Urticaceen) tritt zahlreich in Bestandeslücken auf.

3.3.1.3 Verbreitung der beschriebenen Waldtypen im Untersuchungsgebiet

Legt man die Unterschiede der Waldstruktur, Zusammensetzung und Dynamik entlang des Transekts zugrunde (vgl. **Kap. 3.3 bis 3.4**), lassen sich sieben Primärwaldtypen voneinander unterscheiden. Die Flächen 1 bis 6 liegen jeweils in unterschiedlichen Waldtypen. Die Flächen 7 und 8 lassen sich dagegen beide derselben Waldformation zuordnen. Damit geht eine ausführliche Charakterisierung der verschiedenen Waldtypen aus den Beschreibungen der Versuchsflächen hervor. Die Verbreitung dieser Wälder im Untersuchungsgebiet ist annäherungsweise im Anhang dargestellt (**Abb. A5**). Eine Zusammenstellung aller Kriterien, die für die Klassifizierung der sieben Waldtypen relevant sind, befindet sich ebenfalls im Anhang (**Tab**. **A1** bis **A7**).

3.3.1.4 Bestandeshöhenkurven und Durchmesserverteilung

Die Beziehung von BHD und Baumhöhen, sowie die Verteilung dieser Größen verdeutlichen die unterschiedlichen Strukturen verschiedener Waldtypen im Untersuchungsgebiet. Zunächst fällt auf, dass die Ausgleichsfunktionen für die Bestände der Kammlage (Flächen 3 und 4) sehr flach verlaufen, das Durchmesserspektrum ist begrenzt, Maxima liegen im Allgemeinen unter 60 cm. (**Abb. 37**). Die Kurven für die stark windexponierten Flächen 2 (1320 m NN, Atlantikseite) und 5 (1450 m NN, Pazifikseite) verlaufen ebenfalls flach. Dies drückt sich auch in den niedrigen h/d - Verhältnissen auf diesen Standorten aus (**Kap. 3.3.1.2**).

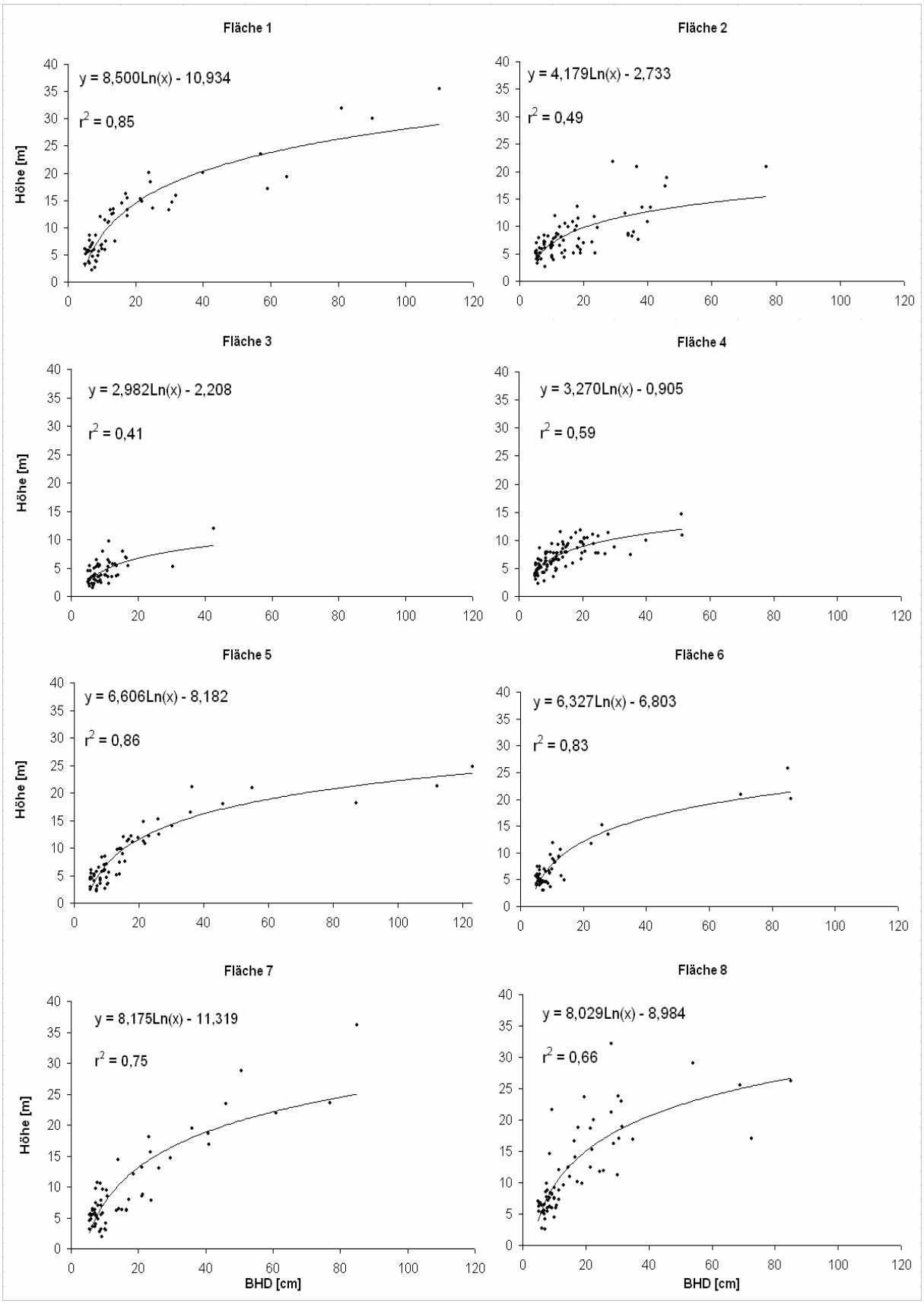


Abb. 37: Bestandeshöhenkurven für die Untersuchungsflächen des Transekts (alle Baumarten), Fläche 6 wurde unvollständig aufgenommen (350 m^2)

Die Bestandeshöhenkurven in den tieferen Lagen (Fläche 1, 1200 m NN, Atlantikseite, sowie Flächen 7 und 8, 1260 m NN und 1200 m NN auf der Leeseite) verlaufen deutlich steiler. Die mittleren h/d – Verhältnisse erreichen in den windgeschützten Lagen Höchstwerte von bis zu 80. Auf den Flächen 2, 3 und 4 wurden für die Ausgleichsfunktionen der Beziehungen zwischen Durchmesser und Höhe die niedrigsten Bestimmtheitsmaße berechnet. Die Bäume der am stärksten windexponierten Lagen sind häufig abgebrochen oder stark geneigt, so dass keine enge Beziehung zwischen den beiden Größen bestehen. Die relativ schwache statistische Durchmesser – Höhenbeziehung für die windgeschützte Fläche 8 kann dagegen mit der hohen Artenvielfalt in diesem Waldtyp zusammenhängen (**Kap. 3.3.2.1**).

Die Durchmesserverteilung der Bestände verläuft nach einer hyperbelartigen Kurve und ist damit typisch für mehrschichtige Primärwälder. Fläche 2 bildet hier eine Ausnahme, bei einer Betrachtung von 5 cm Durchmesserklassen deutet sich eine zweigipfelige Verteilung an (**Abb. 38**).

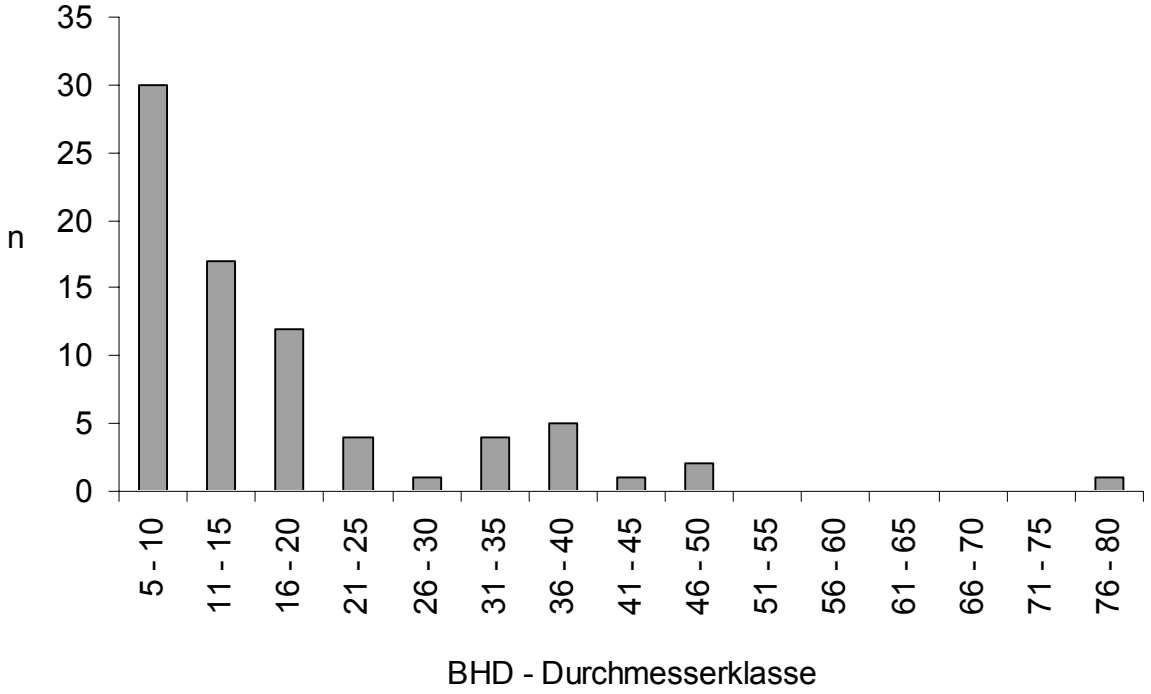


Abb. 38: Durchmesserverteilung für die Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN) nach 5 cm Klassen; n = 78

Die erhöhten Anteile mittelstarker Durchmesserklassen um 40 cm erklären sich dadurch, dass auf den beiden flacheren Unterflächen im Schnitt erheblich stärkere Bäume auftreten, als am Steilhang derselben Parzelle.

3.3.1.5 BHD – Höhenkurven einzelner Baumarten

Aufgrund der hohen Diversität auf den Versuchsflächen ist die Erstellung von spezifischen Höhenkurven für einzelne Baumarten problematisch. Insgesamt konnten Durchmesser – Höhenbeziehungen nur für 17 der 131 vorkommenden Spezies (**Kap. 3.3.2**) statistisch dargestellt werden. Diese Baumarten unterscheiden sich in ihrer Verbreitung auf dem Transekt (typische Arten der tieferen Lagen, Arten der höheren Lagen und Arten, die im gesamten Untersuchungsgebiet häufig auftreten), sowie durch ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Bestandesschichten.

Abb. 39 zeigt Durchmesser – Höhenbeziehungen für typische Baumarten der höheren Lagen des Transekts. Die ersten vier Arten gehören der obersten Kronenschicht der Wälder entlang der kontinentalen Wasserscheide im Monteverde – Reservat an. Unter diesen zeigt die Kurve *Ardisia palmana* die größte Steigung, die Funktionen für *Inga longispica* und *Clusia* sp. verlaufen flacher. *Conostegia rufescens*, ein Pionierbaum, liegt dazwischen. *Ardisia compressa* und *Miconia tonduzii* gehören der Strauchschicht an, das Durchmesserspektrum ist daher begrenzt und die Höhenkurven verlaufen flach.

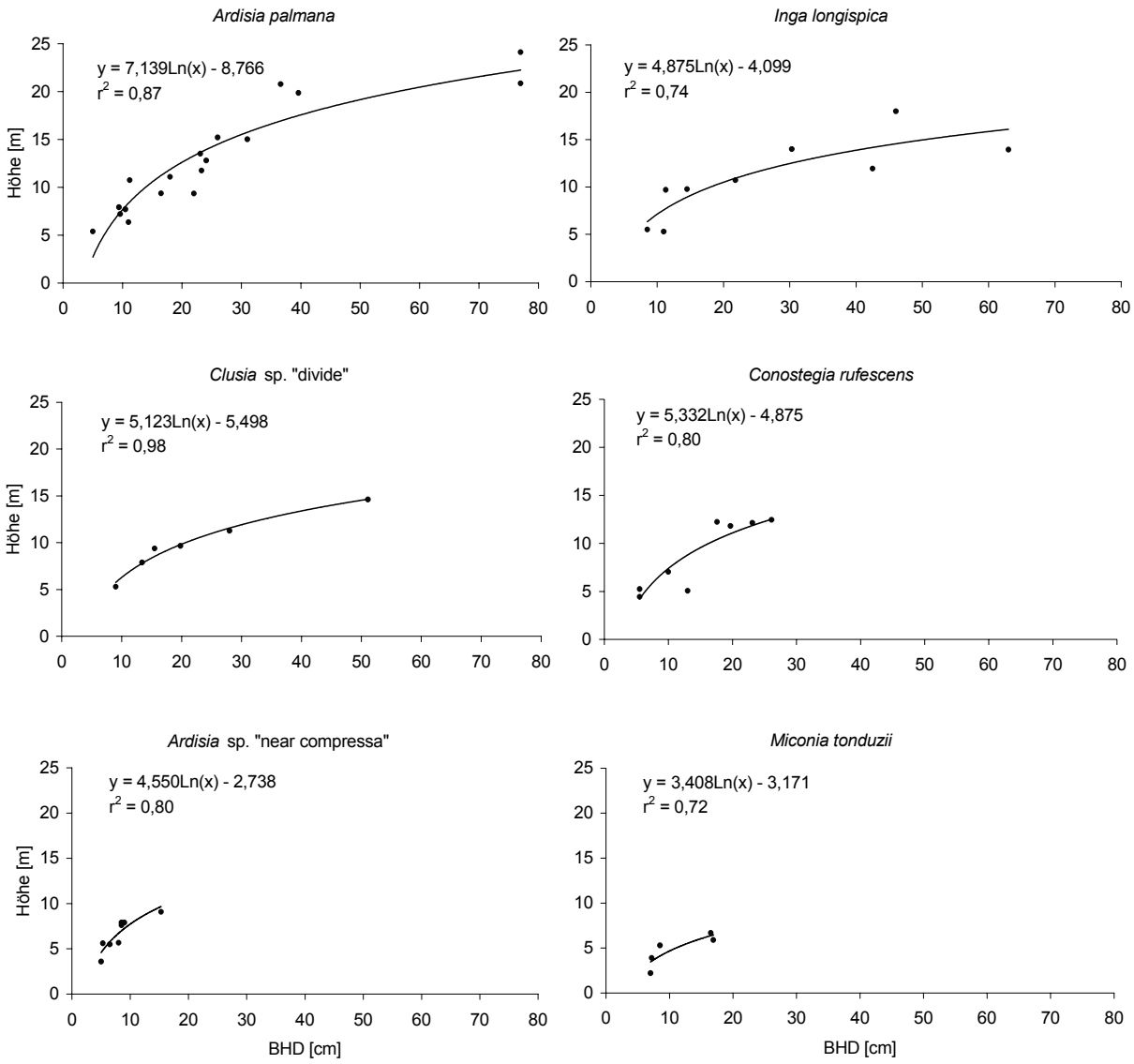


Abb. 39: BHD – Höhenkurven für Baumarten, die häufig in den höheren Lagen des Transekts auftreten

Abb. 40 zeigt BHD – Höhenkurven für Baumarten, die fast auf dem gesamten Transekt in relativ hoher Frequenz und Abundanz gefunden wurden (vgl. **Kap. 2.4.2**). Dabei handelt es sich nach Lawton und Putz (1988) und Haber (1996, 2000) überwiegend um schattentolerante Arten. Die Steigungen der Höhenkurven sind im Schnitt steiler als bei den Baumarten der höheren Lagen. Eine Ausnahme bildet *Guatteria oliviformis*, hier flacht der Verlauf der Funktion bereits im mittleren Durchmesserbereich stark ab. *Alsophila* sp. ist ein verbreiteter Baumfarn der unteren Bestandesschicht. Die Durchmesser erreichen maximal 15 cm, die Stammformen sind schlank.

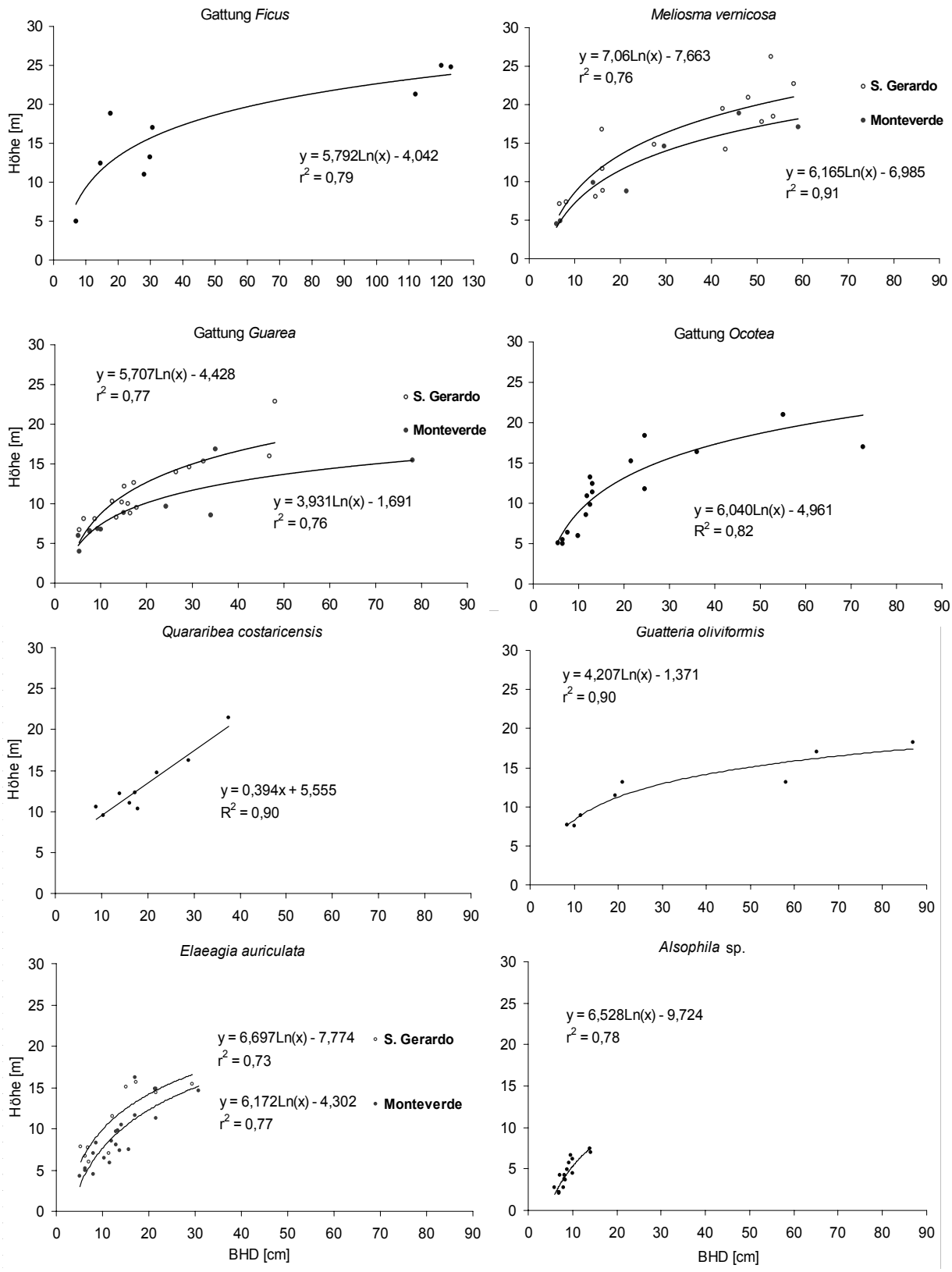


Abb. 40: BHD – Höhenkurven für Baumarten, die im gesamten Untersuchungsgebiet vorkommen. Vergleich der Höhenkurven für Individuen von *Elaeagia auriculata, Meliosma vernicosa* und *Guarea* sp. auf dem Transekt in Monteverde, mit Bäumen derselben Arten in einem Bestand wenige Kilometer weiter nördlich in etwa 1450 m NN auf der Atlantikseite, an einem windgeschützteren Standort (San Gerardo)

Für drei häufig vorkommende Baumarten konnten Vergleichsdaten von drei Referenzflächen mit einer Größe von insgesamt 3000 m^2, die außerhalb des Transekts lagen, herangezogen werden. Dabei handelte es sich um Versuchsflächen des Projektes „Hydrological and socio – economic impacts of converting tropical montane cloud forest to pasture“ der Universität Amsterdam. Die Parzellen lagen in einem Primärwald etwa 10 Kilometer nordöstlich des Untersuchungsgebietes in einer Höhe von 1500 bis 1520 m Höhe auf der Atlantikseite der kontinentalen Wasserscheide. Die dendrometrischen Messungen in San Gerardo ergaben für *Meliosma vernicosa*, *Elaeagia auriculata* und für die Gattung *Guarea* jeweils höhere h/d – Verhältnisse (**Abb. 40**). Da eine Altersbestimmung der Bäume nicht möglich war, ist aus dem Kurvenverlauf nicht direkt ein höheres Wuchspotential für den Referenzstandort zu schließen. Geht man jedoch davon aus, dass im vorliegenden Durchmesserspektrum auch jeweils alle Altersklassen vertreten sind, so scheint das Höhenwachstum der Bäume in San Gerardo besser zu sein. Bei *Meliosma* und *Guarea* macht sich dieser Effekt mit zunehmenden Durchmessern immer stärker bemerkbar. Die BHD – Höhenkurven für *Elaeagia auriculata* für Monteverde und San Gerardo verlaufen dagegen parallel. Im Untersuchungsgebiet ist *Elaeagia auriculata* ein sehr verbreiteter Baum der mittleren Kronenschicht. Diese Art erreicht auf den erfassten Versuchsflächen maximale Durchmesser von knapp über 30 cm.

Die klimatischen Rahmenbedingungen (Niederschlagsmengen, Temperatur und Windgeschwindigkeit) in San Gerardo sind mit denen der oberen Nordosthänge auf dem Transekt in Monteverde vergleichbar (Daten für 2003 bis 2004 nach Bruijnzeel et al., unveröffentlicht). Die untersuchten Bestände sind jedoch nicht direkt dem Passatwind ausgesetzt, sondern sind durch ihre Tallage im oberen Einzugsgebiet des Caño Negro Flusses besser geschützt als die Wälder auf der Atlantikseite des Transekts. Die Exposition der Referenzflächen war Nordost, Nordwest und Süd, ihre mittlere Neigung betrug zwischen 27° und 33°. Bessere Wachstumsbedingungen bieten auch die Bodenverhältnisse in San Gerardo. Die Standorte sind durchgehend gut entwässert, der maximale mittlere volumetrische Wassergehalt betrug 62 % (von März 2003 bis Februar 2004), damit ist Stauwasser, im Gegensatz zu der Kammlage des Transekts (vgl. **Kap. 3.2.4**), kein hemmender Faktor für das Baumwachstum. Die pH – Werte schwanken um 6 und sind mit den günstigsten Standorten auf den unteren Pazifiklagen in Monteverde vergleichbar (vgl. **Kap. 3.2.3**). Die effektive Kationenaustauschkapazität des Oberbodens lag zwischen 49,2 und 102,3 cmol kg^{-1},

und war damit bis zu 100-mal höher als auf den Flächen der Atlantikseite, Daten für 2003 bis 2004 nach Bruijnzeel et al., unveröffentlicht).

Der Vergleich von Durchmesser – Höhenbeziehungen auf dem Transekt in Monteverde und in Referenzbeständen mit unterschiedlicher Topographie und anderen Bodenverhältnissen liefert Hinweise auf die ökologischen Ursachen für die geringere Wuchsleistung von hochgelegenen, exponierten Wolkenwäldern

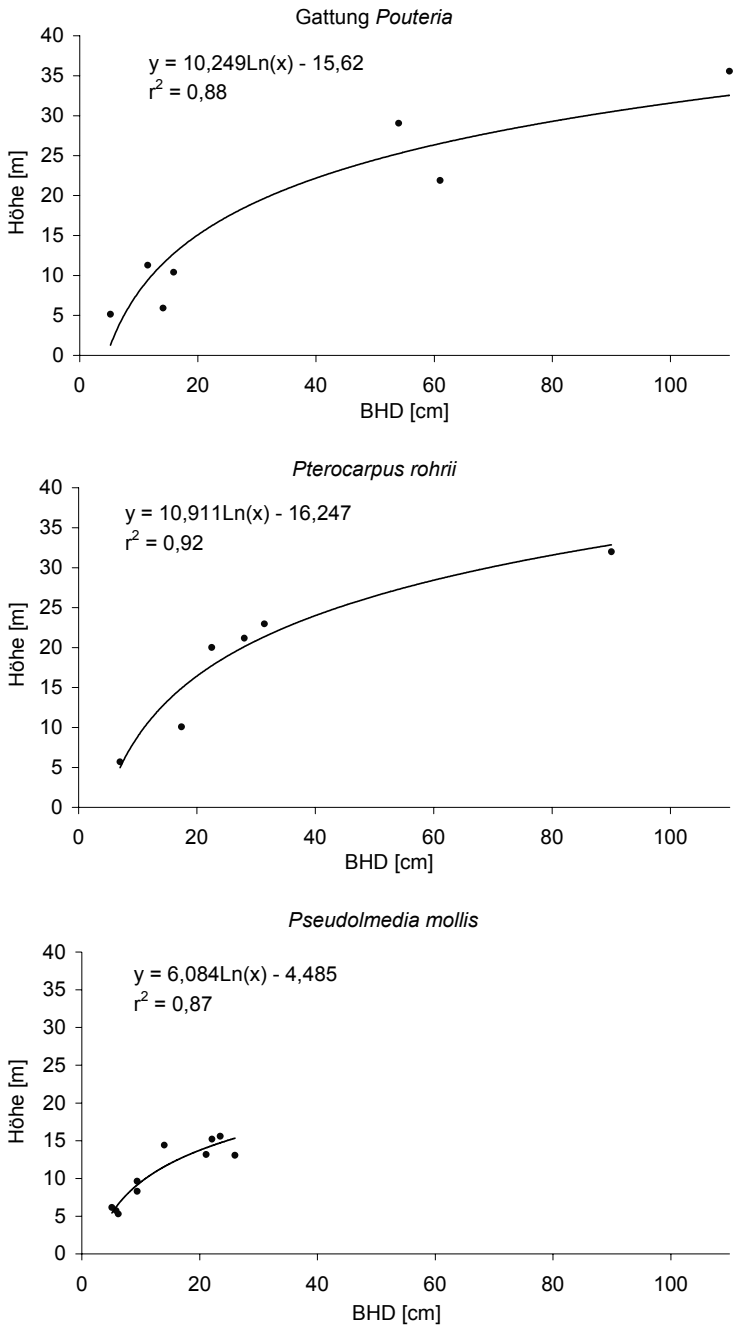


Abb. 41: BHD – Höhenkurven für Baumarten, die häufig in den tieferen Lagen des Transekts auftreten

Aus der Gruppe der typischen Baumarten der tiefer gelegenen Versuchsflächen konnten Höhenkurven nur für drei Arten erstellt werden (**Abb. 41**). Die Stammformen von *Pouteria* sp. und *Pterocarpus rohrii* (Vertreter der obersten Kronenschicht) zeichnen sich durch sehr hohe h/d – Verhältnisse aus. Die Steigung der Funktion für *Pseudolmedia mollis* liegt im mittleren Bereich, es handelt sich hier um eine Art der mittleren Bestandesschicht mit maximalen Durchmessern unter 30 cm.

3.3.2 Diversität

Biologische Diversität wird nach Magurran (2004) formal ausgedrückt als:

- α - Diversität (Artenreichtum und Artenverteilung in einem bestimmten Lebensraum), die Berechnung erfolgt beispielsweise mit dem Shannon – Index H' (1948)
- β - Diversität (Artenwechsel entlang eines Umweltgradienten zwischen verschiedenen Lebensräumen), Berechnung mit dem Index nach Whittaker, modifiziert von Harrison et al. (1992)
- γ - Diversität (beschreibt den Artenreichtum einer gesamten Landschaft, wird in dieser Arbeit nicht verwendet)

Für Waldbestände gibt es darüber hinaus die Möglichkeit, strukturelle Vielfalt bei der Beschreibung der Diversität mit einzubeziehen. Dazu wird hier der Bestandesdiversitätsindex nach Jaehne und Dohrenbusch (1997) verwendet. Bei der Berechnung dieser Maßzahl gehen außer dem Artenreichtum Strukturparameter wie vertikale Schichtung, Kronenmerkmale und räumliche Verteilung der Bäume ein.

3.3.2.1 Diversitäts – Indices

Die Wälder im Untersuchungsgebiet sind sehr reich an Gehölzarten. Insgesamt konnten auf 7 Versuchsflächen (3200 m^2) 131 Arten aus 43 Familien identifiziert werden.

<u>α – Diversität:</u>

Für die Versuchsflächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8 (Flächengröße jeweils 50 x 10 m) können Artenzahlen und Diversitäts – Indices verglichen werden. Auf der Fläche 3 im oberen

Steilhang auf der Atlantikseite wurden nur 200 m^2 des Bestandes aufgenommen, auf Fläche 6 wurden keine Pflanzen bestimmt (Verlust der Fläche durch einen Erdrutsch, vgl. **Kap. 2.1**). Diese beiden Parzellen werden bei der Artenanalyse nicht berücksichtigt. Die flächenbezogene Artenvielfalt wurden nach dem Shannon - Index (H') berechnet (**Tab. 20**).

Tab. 20: Anzahl der Familien, Gattungen und Arten, sowie Shannon – Index (H') für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7, und 8 (Flächengröße: 50 x 10 m)

Fläche	1	2	4	5	7	8
n Individuen	58	77	98	59	64	67
n Familien	21	17	20	14	18	20
n Gattungen	23	24	26	18	25	30
n Arten	34	32	29	21	30	33
n unbekannt	2	9	0	0	7	1
H'	3,02	3,17	3,09	2,69	3,10	3,37

Die höchsten absoluten Artenzahlen wurden an den beiden Endpunkten des Transekts, jeweils in 1200 m NN gefunden. Tendenziell nehmen die beteiligten holzigen Arten mit der Höhe ab. Auf der Fläche 5 (Pazifikseite 1450 m NN) waren die absolute Artenzahl (21) und der Shannon – Index (2,69) am geringsten. Die höchste α – Diversität wurde in den tieferen Lagen auf der saisonal geprägten Pazifikseite registriert. Insgesamt waren auf der Fläche 8 (1200 m NN) 33 Arten aus 30 Gattungen (20 Familien) vertreten, die Berechnung des Shannon – Index ergab 3,37. Der geringere Index für die Fläche 7 (Pazifikseite, 1260 m NN) ist auf den hohen Anteil unbekannter Arten zurückzuführen, die nicht in die Kalkulation einfließen. Die Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) wies zwar einen relativ geringen Shannon – Index auf, zeigte aber insgesamt mit 34 identifizierten Spezies aus 21 Familien eine sehr hohe Artenzahl. Der geringere Index ergibt sich aus den niedrigen Frequenzklassen für die Vertreter aller beteiligten Baumarten (**Abb. 42**; vgl. **Kap. 2.4.2**). Nach Frey und Lösch (1998) wird der Shannon Index nicht nur durch die absolute Artenzahl in einem Lebensraum maximiert, sondern auch durch einen hohen Individuenreichtum der beteiligten Arten.

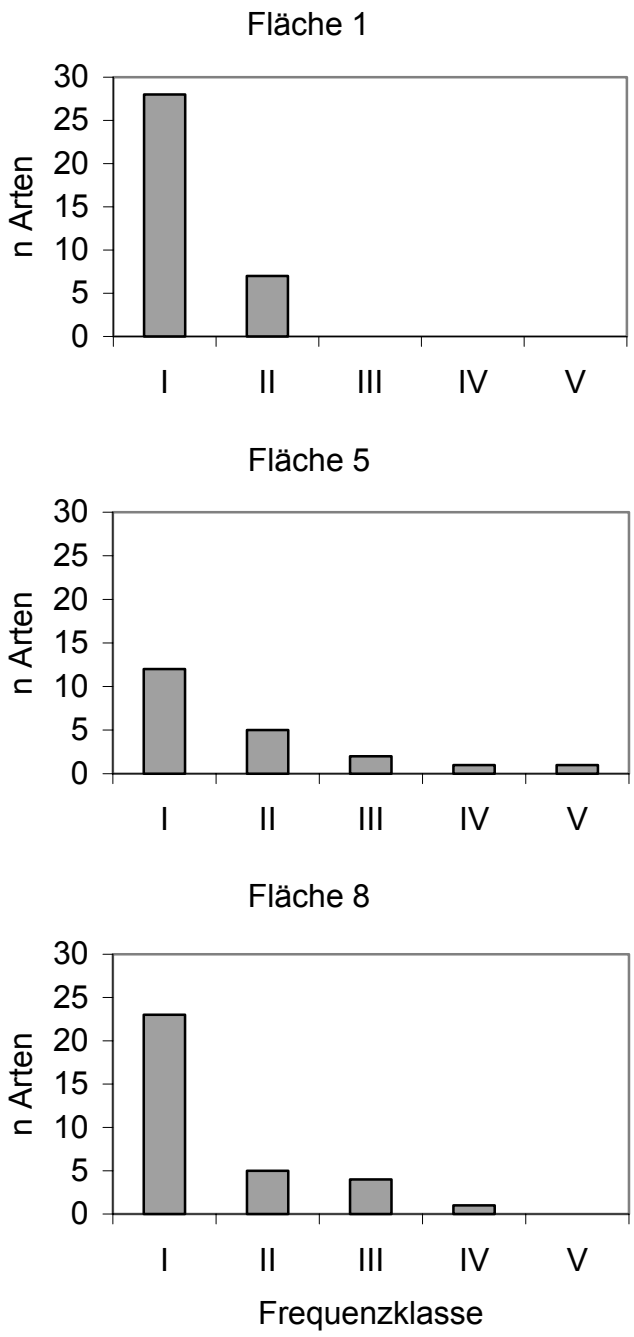


Abb. 42: Frequenzdiagramme für die Flächen 1 (Atlantikseite 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Abb. 42 zeigt die Frequenzdiagramme für die beiden sehr artenreichen Flächen 1 und 8 sowie für die relativ artenarme Fläche 5. Dabei wies Fläche 1 eine extrem heterogene Baumartenverteilung auf (der hohe Anteil niedriger Frequenzklassen zeigt, dass alle Arten nur auf einer oder höchstens zwei der fünf Unterflächen gefunden wurden). 28 der 34 identifizierten Baumarten kamen dort jeweils nur auf einer Unterfläche vor. Die holzigen Arten der Fläche 8 waren dagegen eher

gleichmäßig über die Versuchsfläche verteilt. Die relativ wenigen Spezies der Fläche 5 wiesen ebenfalls eine homogene Verteilung auf (hoher Anteil der oberen Frequenzklassen). Die Frequenzklassenverteilung auf der Fläche 4 (Kammlage) war ähnlich.

β – Diversität:

Für die Beschreibung des Artenwechsels entlang der Umweltgradienten über den Transekt wurde der Index von Whittaker, modifiziert nach Harrison et al. (1992) verwendet. Es wurden (nach Magurran 2004) paarweise Vergleiche durchgeführt. Der Index reicht von 0 (identische Artenzusammensetzung) bis 100 (totaler Artenwechsel).

Die paarweise Kalkulation ergab einen sehr abrupten Artenwechsel von der Kammlage (Flächen 4 und 5) zu den tieferen Lagen der Pazifikseite (β = 94). Die Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen dem Osthang des Transekts (Flächen 1 und 2) und dem Gebirgskamm ist ebenfalls ausgeprägt, verläuft aber gemäßigter (β = 77). Der Vergleich zwischen Luvlage (Flächen 1 und 2) und Leeseite (Flächen 7 und 8) ergab β = 79.

Bestandesdiversitätsindex nach Jaehne und Dohrenbusch (1997):

Dieser Index umfasst neben der Baumartenzusammensetzung noch andere Bestandesparameter wie Durchmesserdifferenzierung, Kronendimensionen und räumliche Verteilung, um die Gesamtheterogenität von Wäldern zu beschreiben. Die niedrigsten Bestandesdiversitätsindex – Werte ergaben sich für die Fläche 5 (Pazifikseite, 1500 m NN). Ähnlich wie bei der α – Diversität nimmt der Index mit zunehmender Höhe tendenziell ab (**Tab. 21**). Die größte Heterogenität der Zusammensetzung und Struktur der Wälder wurde in den tieferen Lagen der Pazifikseite festgestellt.

Die Diversitätsvariable (Baumartenzusammensetzung) wurde nach dem Vorbild des Shannon – Index entwickelt (Jaehne und Dohrenbusch 1997), für die Berechnung sind jedoch weniger Informationen notwendig. Hier werden nur die Mischungsanteile der häufigsten und der seltensten Baumart in die Formel einbezogen, während bei der Kalkulation des Shannon – Index die Mischungsanteile aller Arten berücksichtigt werden. Der Vergleich der Ergebnisse für die Untersuchungsflächen zeigt, dass die

Rangfolge für den Shannon – Index und für die Variable „Baumartenzusammensetzung“ des Bestandesdiversitätsindex gleich sind. Die Korrelation der beiden Diversitäts – Maßzahlen ergab für die vorliegenden Untersuchungsflächen r^2 = 0,97*** (n = 6). Die Diversitätsvariable „Vertikalstruktur“ wird über die Durchmesserdifferenzierung ermittelt und erreicht im Primärwald typischerweise Höchstwerte von fast 1, so dass die Versuchsflächen sich in dieser Beziehung kaum voneinander unterscheiden. Bei der räumlichen Verteilung und bei der Kronendifferenzierung zeigt sich, dass die relativ artenarme Waldformation in 1450 m NN auf der Pazifikseite hier die höchste Homogenität aufweist. Die Variablen für Vertikalstruktur und Kronendifferenzierung sind auch in den „gestauchten“ Wäldern der Kammlage niedrig. Die größte Inhomogenität bei den Strukturvariablen wurde dagegen auf den artenreichen Parzellen der tieferen Leelagen registriert.

Tab. : 21 Bestandesdiversitätsindex nach Jaehne und Dohrenbusch (1997) für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7, und 8

Fläche	Diversitätsvariablen				Index
	Baumarten – zusammensetzung	Vertikal – struktur	räumliche Verteilung	Kronen – differenzierung	
1	2,02	0,99	1,02	2,08	**14,2**
2	2,12	0,98	1,03	2,02	**14,5**
4	2,03	0,98	1,04	1,96	**14,1**
5	1,76	0,99	0,9	1,79	**12,7**
7	2,05	0,99	1,09	2,76	**15,0**
8	2,19	0,99	1,05	2,27	**15,1**

Nach Jaehne und Dohrenbusch (1997) wird in Mitteleuropa für monotone Forste ein Bestandesdiversitätsindex von weniger als 4 erwartet, während die Werte in strukturell besonders vielfältigen und artenreichen Wäldern höher als 9 liegen können.

3.3.2.2 Arten – Arealkurven

Die Arten – Arealkurven für die einzelnen Parzellen zeigen erwartungsgemäß bei einer Flächengröße von 500 m^2 keine Sättigung (**Abb. 43**). Die floristisch extrem heterogene Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) weist die steilste Kurve auf. Die Kurven der artenreichen Wälder in den tieferen Leelagen (Fläche 7 und 8) steigen bei erreichen der 500 m^2 – Grenze ebenfalls noch sehr stark an. Der Kurvenverlauf der vergleichsweise artenreichen Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) ist am flachsten.

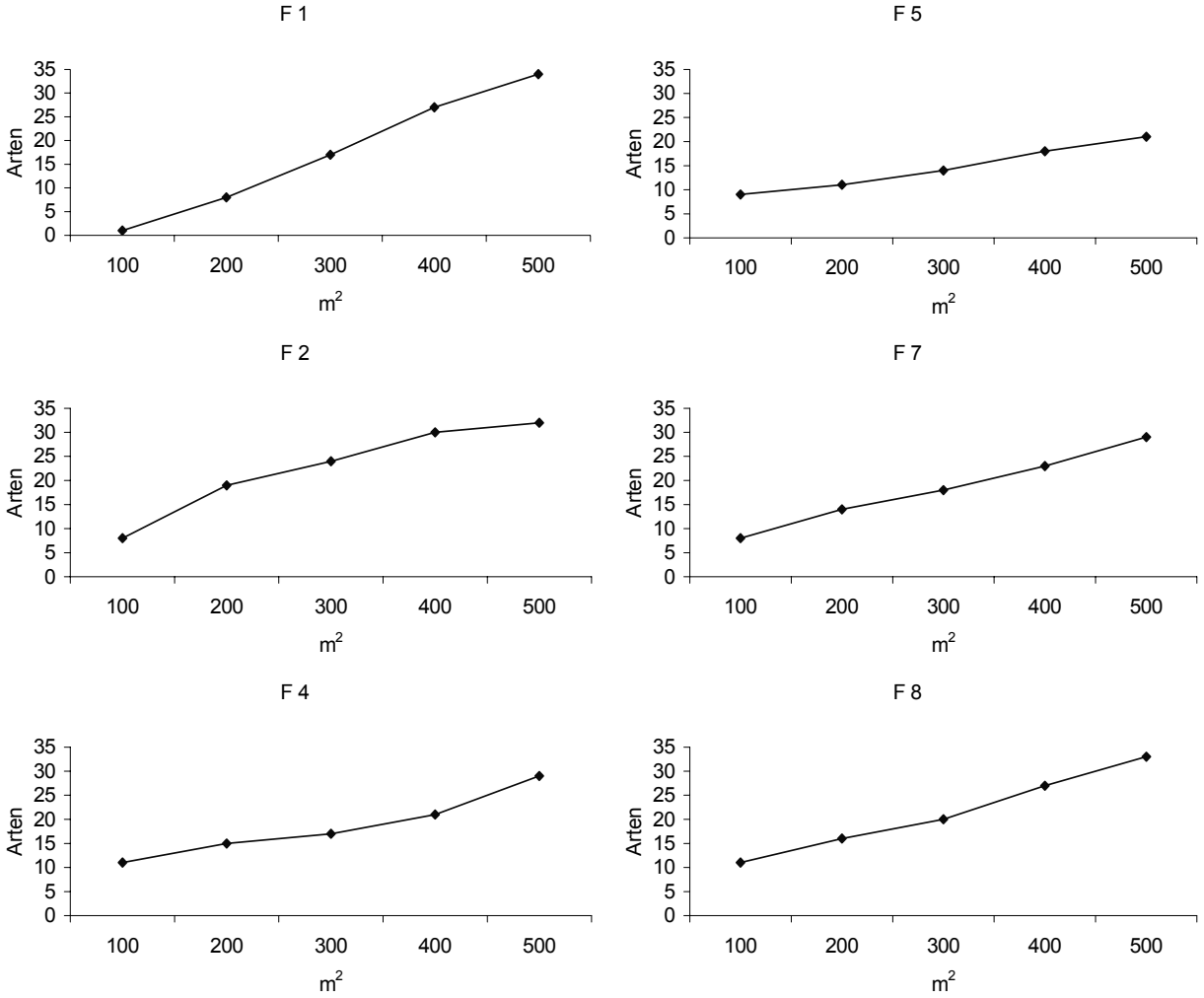


Abb. 43: Artenarealkurven für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8

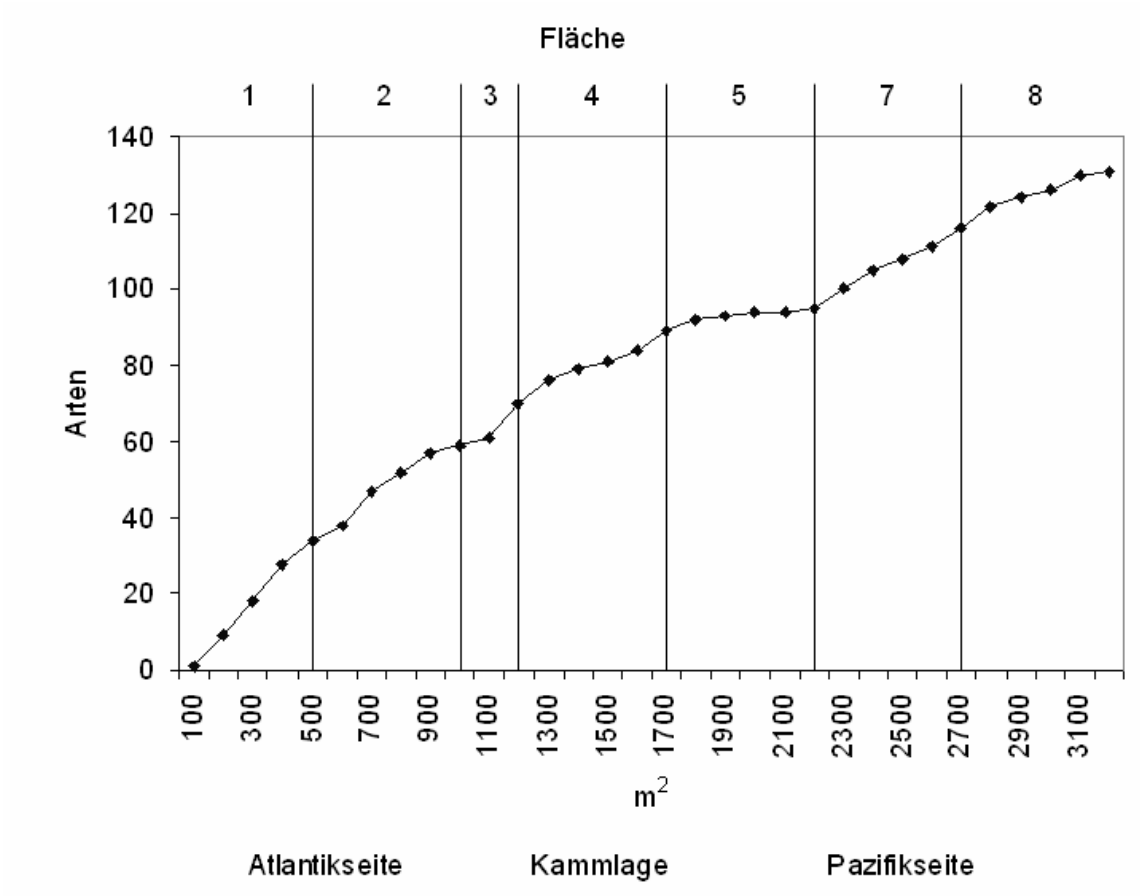


Abb. 44: Arten - Arealkurve für alle Flächen des Transekts

Lamprecht (1986) gibt als Minimumareal für einen Wolkenwald in Venezuela eine Fläche von rund 5000 m^2 an. Auch bei der Arten – Arealkurve, für die alle Flächen im Untersuchungsgebiet (3200 m^2) berücksichtigt wurden, tritt keine Sättigung ein. Lamprecht (1986) weist jedoch auch darauf hin, dass ein erneuter Anstieg der Kurve im flachen Teil vermuten lässt, dass ein neuer Waldtyp in die Artenaufnahme einbezogen wurde. Einen solchen erneuten Anstieg kann man in **Abb. 44** bei 1100 m^2 beobachten. Demnach findet eine Transition von den Hanglagen der Atlantikseite zum Kammbereich auf dem Transekt in etwa 1450 m NN auf der Fläche 3 statt. Am extrem steilen und windexponierten Oberhang der Fläche 3 (Unterfläche 5) tritt auf 100 m^2 eine Reihe neue Gehölze wie *Rodeletia monteverdensis*, *Cosmibuena valerii*, *Graffenrieda micrantha*, *Hieronima oblonga*, *Miconia tonduzii*, *Viburnum venustum* auf, die nach Haber (2000) typische Vertreter der höheren Lagen in Monteverde, oder des „Elfin Forest“ darstellen. Die Kurve steigt bei 2300 m^2, beim Übergang von der Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) zur Fläche 7 (Pazifikseite, 1260 m NN) ein

zweites Mal erneut steil an. Der abrupte Artenwechsel vom Gebirgskamm zu den trockeneren und saisonal beeinflussten Tieflagen der Pazifikseite und damit der floristische Übergang zu einem anderen Waldtyp ist auch durch die paarweise Berechnung der β – Diversität belegt (**Kap. 3.3.2.1**).

3.3.2.3 Verteilung der wichtigsten Familien über den Transekt

Insgesamt wurden auf allen Flächen des Transekts 43 Familien registriert. Darunter kam den Rubiaceen die größte ökologische Gewichtung nach dem Importance – Value – Index zu (**Tab. 22**; vgl. **Kap. 2.4.2**).

Tab. 22: Abundanz, Dominanz (Kronenprojektionsfläche), Frequenz, Importance – Value – Index und Artenanzahl der 20 wichtigsten Familien auf allen Versuchsflächen des Transekts

Familie	n	relative Abundanz [%]	Kronen-Fläche [m^2]	relative Dominanz [%]	absolute Frequenz	IVI	n Spezies
RUBIACEAE	67	14,6	858,5	9,5	100,0	29,8	13
LAURACEAE	31	6,8	849,4	9,4	100,0	21,9	10
MORACEAE	30	6,5	852,0	9,5	57,1	19,3	6
MELASTOM.	40	8,7	460,5	5,1	85,7	18,7	12
FABACEAE	21	4,6	827,3	9,2	85,7	18,6	5
CLUSIACEAE	29	6,3	498,2	5,5	100,0	17,5	4
MYRSINA.	30	6,5	423,3	4,7	71,4	15,3	4
CYATHA.	29	6,3	407,6	4,5	71,4	14,9	2
ARALIACEAE	21	4,6	524,8	5,8	57,1	13,7	7
MELIACEAE	13	2,8	499,1	5,5	85,7	13,3	6
SABIACEAE	10	2,2	312,5	3,5	85,7	10,5	2
SAPOTA.	5	1,1	534,1	5,9	42,9	9,5	4
FLACOURT.	12	2,6	164,5	1,8	71,4	8,5	4
MYRTACEAE	16	3,5	159,8	1,8	42,9	7,7	4
ASTERA.	14	3,1	118,8	1,3	57,1	7,6	1
BOMBACA.	5	1,1	112,2	1,2	42,9	4,8	1
ANNONA.	5	1,1	180,6	2,0	28,6	4,7	1
EUPHORB.	5	1,1	83,8	0,9	42,9	4,5	2
CECROPIA.	5	1,1	131,6	1,5	28,6	4,2	2
ELAEOCARP.	5	1,1	185,0	2,1	14,3	4,0	2
∑	**393**	**85,6**	**8183,8**	**91,0**	**1271,4**	**248,9**	**92**

Die Rötegewächse wiesen die höchsten Werte für Abundanz, Dominanz und Frequenz auf. Die häufigste Baumart, *Elaeagia auriculata*, trägt zu einem großen Teil zur hohen Gewichtung dieser Familie bei. Die Rubiaceen sind gleichzeitig mit 13 beteiligten Spezies auch die artenreichste Familie. Nach dem Importance – Value –

Index folgen Lauraceen (Lorbeergewächse, insgesamt 10 Spezies, wichtigste Gattung: *Ocotea*, Moraceen (*Ficus*), die ebenfalls sehr artenreichen Melastomataceen (12 Spezies, zum größten Teil in der Strauchschicht), Fabaceen, Myrsinaceen, Cyathaceen (Baumfarne), Araliaceen (u.a. *Schefflera*, *Dendropanax*), Meliaceen (wichtigste Gattung: *Guarea*) und Meliaceen (häufigste Baumart ist die hochfrequente *Meliosma vernicosa*). Diese 10 Familien haben zusammen einen Gesamtanteil von zwei Dritteln am Importance – Value – Index. Betrachtet man die Dominanz (Kronenprojektionsfläche), so treten die Sapotaceen an die fünfte Stelle. Diese Familie stellt wichtige Vertreter der obersten Kronenschicht (*Pouteria* sp.) in den Wäldern der tieferen Lagen des Transekts. Die Familien mit den höchsten Frequenz - Werten sind neben den Rubiaceen noch Lauraceen und Clusiaceen, sie kommen auf allen 7 Versuchsflächen vor. Fabaceen, Melastomataceen, Meliaceen, Sabiaceen und die Baumfarne der Familie Cyathaceen wurden auf 6 Parzellen gefunden.

Anhand der räumlichen Verteilung der wichtigsten Familien und ihrer Mischungsverhältnisse lässt sich der Wechsel der Gehölzflora entlang der Umweltgradienten über den Transekt nachvollziehen. Die Familien der Sapotaceen, Elaeocarpaceen und Tiliaceen fanden sich auf den Versuchsflächen nur unterhalb 1300 m NN, dort stellten sie wichtige Vertreter der obersten Kronenschicht mit hohen Dominanzwerten (**Abb. 45**). Die Araliaceen, Myrsinaceen und Myrtaceen sind dagegen typischerweise vorherrschende Familien oberhalb 1300 m NN. Die wichtigen Rubiaceen entfalten ihre größte Dominanz vor allem in den mittleren Höhenzonen des Transekts. Die Fläche 4 (Kammlage 1500 m NN) zeigt eine besonders spezifische Komposition der Gehölzflora. Man findet dort, räumlich auf die exponierte Kammzone begrenzt, eine *Clusia* – Art, die vorherrschend in der obersten Kronenschicht vertreten ist. Besonders häufig sind in diesem Waldtyp auch Myrsinaceen, Araliaceen und Myrtaceen vertreten. Die Rubiaceen kommen hauptsächlich in der Strauchschicht vor (z. B. *Psychotria*, *Palicourea*). Die Lauraceen sind am wichtigsten in den mittleren bis tieferen Höhenlagen des Transekts. Die Familie der Moraceen ist besonders vorherrschend auf der Pazifikseite, sowie in den tieferen Luv – Lagen. Die Asteraceen gewinnen fast überall außerhalb der Kammlage eine größere Bedeutung durch *Koanophyllon pittieri*, ein kleiner (geringe Dominanz), aber sehr abundanter und frequenter Vertreter der Strauchschicht.

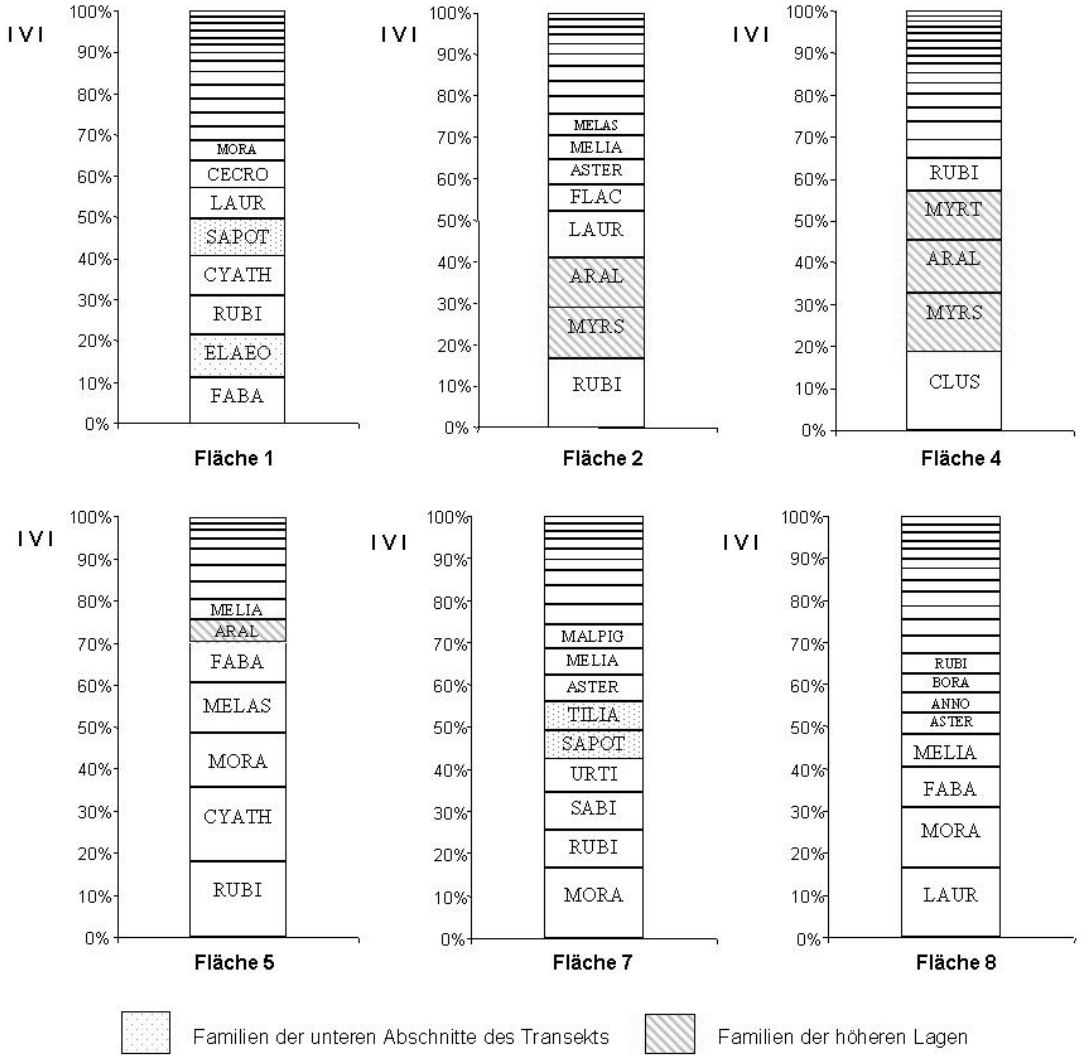


Abb. 45: Verteilung der häufigsten Familien über die Flächen des Transekts, nach dem prozentualen Anteil am Importance – Value – Index

3.3.2.4 Verteilung der wichtigsten Bäume und Sträucher über den Transekt

Tab. 23 zeigt Abundanzen, Dominanz- und Frequenzwerte für die 18 wichtigsten Arten (nach dem Importance – Value – Index, vgl. **Kap. 2.4.2**) des Transekts. Diese Arten machen insgesamt knapp ein Drittel der Anzahl aller erfassten Bäume aus. Dieselben Individuen erreichen dabei etwa die Hälfte der relativen Dominanz (Kronenprojektionsfläche) aller Bäume.

Tab. 23: Absolute Dominanz (Kronenprojektionsfläche, Σ KP) und relative Abundanz, Frequenz und Dominanz, sowie Importance – Value – Index für die 18 vorherrschenden Arten auf allen Versuchsflächen des Transekts (Gesamtfläche 3200 m²)

Familie	Art	n	Σ KP [m²]	relative Abundanz [%]	relative Frequenz [%]	relative Dominanz [%]	I V I
RUB	*Elaeagia auriculata*	22	442	4,9	2,6	4,9	12,4
CLUS	*Chrysochlamys allenii*	17	243	3,8	2,6	2,7	9,1
LAUR	*Ocotea tonduzii*	12	264	2,7	2,1	2,9	7,7
CYAT	*Alsophila sp.*	17	176	3,8	1,6	2,0	7,3
SAB	*Meliosma vernicosa*	7	248	1,5	2,6	2,8	6,9
MYRS	*Ardisia palmana*	9	283	2,0	1,6	3,1	6,7
FAB	*Inga longispica*	10	217	2,2	1,6	2,4	6,2
MORA	*Ficus crassiuscula*	2	413	0,4	0,5	4,6	5,6
FAB	*Dussia "monteverde"*	2	363	0,4	1,0	4,0	5,5
MELA	*Conostegia rufescens*	7	204	1,5	1,0	2,3	4,9
MELI	*Cedrela tonduzii*	2	253	0,4	1,0	2,8	4,3
FAB	*Pterocarpus rohrii*	6	171	1,3	1,0	1,9	4,3
CLUS	*Clusia sp. "divide"*	6	210	1,3	0,5	2,3	4,2
ANNO	*Guatteria oliviformis*	5	181	1,1	1,0	2,0	4,2
LAUR	*Nectandra smithii*	3	222	0,7	0,5	2,5	3,6
ARAL	*Schefflera rodrigueziana*	3	205	0,7	0,5	2,3	3,5
SAPOT	*Pouteria congestifolia*	2	172	0,4	0,5	1,9	2,9
SAPOT	*Pouteria fossicola*	1	172	0,2	0,5	1,9	2,7
Σ				**29,4**		**49,3**	**101,7**

In **Tab. 24** ist die räumliche Verteilung der Arten und ihrer Mischungsanteile und Dominanzen dargestellt, um Unterschiede der floristischen Komposition in den

verschiedenen Waldtypen zu verdeutlichen. Die Baumarten lassen sich in typische Vertreter der höheren oder der tieferen Lagen, sowie in Arten unterteilen, die im gesamten Untersuchungsgebiet vorkommen (vgl. **Kap. 3.3.1.5**). Eine vollständige Liste aller Baumarten, ihrer Mischungsanteile und Dominanzen befindet sich im Anhang (**Tab. A8**).

Tab. 24: Verteilung der 18 vorherrschenden Arten auf dem Transekt mit Angabe der absoluten Dominanzen (Summe der Kronenprojektionsflächen aller Individuen einer Art, KP) und relativen Dominanzen [%] bezogen auf die einzelnen Versuchsflächen

		1			2			3			4			5			7			8		
Fam.	**Species**	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]	n	KP [m²]	rel. Dom [%]
RUB	*Elaeagia auriculata*	2	99	5,9	7	127	9,0	1	17	3,7				11	190	11,7				1	9	0,5
SAB	*Meliosma vernicosa*	1	87	5,1	2	86	6,1	1	5	1,1				1	14	0,9	2	57	3,2			
LAUR	*Ocotea tonduzii*	4	105	6,2	6	120	8,5										1	9	0,5	1	30	1,7
CYAT	*Alsophila sp.*	11	104	6,2										3	43	2,6				3	29	1,6
FAB	*Dussia* "montev."	1	355	21,1										1	9	0,5						
MELA	*Conostegia rufescens*				1	1	0,1							6	203	12,5						
MYRS	*Ardisia palmana*				5	235	16,7	2	7	1,6				2	40	2,5						
CLUS	*Chrysochl. allenii*	1	1	0,1	1	11	0,8	3	27	5,8	11	158	12,8	1	47	2,9						
CLUS	*Clusia sp.* "divide"										6	210	17,0									
ARAL	*Schefflera rodriguez.*										3	205	16,6									
FAB	*Inga longispica*							4	46	9,9	1	10	0,8	5	161	9,9						
MORA	*Ficus crassiusc.*													2	413	25,4						
SAPO	*Pouteria congestifol.*	2	172	10,2																		
ANNO	*Guatteria oliviformis*													1	89	5,5				4	92	5,2
SAPO	*Pouteria fossicola*																1	172	9,8			
LAUR	*Nectandra smithii*																			3	222	12,5
MELI	*Cedrela tonduzii*																1	38	2,2	1	215	12,1
FAB	*Pterocarp. rohrii*																1	4	0,2	5	167	9,5

Die wichtigste Baumart im Untersuchungsgebiet ist *Elaeagia auriculata* (**Tab. 23**; **Tab. 24**). Dieser Baum trat am häufigsten auf und erreichte den höchsten Dominanzwert (Kronenprojektionsfläche) für alle Spezies. Die Art erreicht ihre stärkste Verbreitung in den mittleren bis höheren Lagen der Luv- und Leeseite des Transekts. Auf dem Gebirgskamm tritt sie zurück, kommt aber noch vor. Auffällig war ihr fast völliges Verschwinden auf der Pazifikseite unterhalb von 1300 m NN. An zweiter Stelle (hohe Abundanz) stand *Chrysochlamys allenii*, ein typischer Baum hoher, feuchter Lagen, der auf der Pazifikseite unterhalb 1400 m NN fehlt. Ebenso häufig fand sich *Alsophila* sp. Die Baumfarne dieser Gattung kamen mit Ausnahme der direkten Kammlage auf dem gesamten Transekt vor. Diese Art ist der einzige Vertreter auf der Liste der 18 wichtigsten Arten, der zur Strauchschicht gehört. Ein weiterer abundanter Baum der höchsten Kronenschicht ist *Ocotea tonduzii*, der ebenfalls nur in der unmittelbaren Kammzone fehlt. *Meliosma vernicosa* ist ein typischer Vertreter im Wolkenwald, diese Art erhält ihre Bedeutung hauptsächlich durch hohe Frequenz- und Dominanzwerte, ihre absolute Anzahl auf den Flächen war dagegen eher gering. *Inga longispica* konzentriert sich in den höheren Bereichen und war dort sehr häufig. Arten wie *Schefflera rodrigueziana* und *Clusia* sp. kommen geklumpt auf hochgelegenen, exponierten Sonderstandorten vor und erreichen so punktuell relativ hohe Abundanzen und Dominanzen. Andere Bäume, wie *Ficus crassiuscula* erreichen mit räumlich begrenzt vorkommenden, wenigen sehr großkronigen Individuen hohe Dominanzen. In den hochwüchsigen Beständen der tieferen Lagen können wenige Exemplare von *Pouteria* sp., *Cedrela tonduzii*, *Nectandra smithii* oder auch *Pterocarpus rohrii* in der obersten Kronenschicht hohe Dominanzwerte (>10 %) erreichen.

3.3.3 Einfluss von Umweltfaktoren auf Struktur und Zusammensetzung der Bestände

Die Ursachen für die Abnahme der Baumhöhen mit zunehmender Höhe über NN in Wolkenwäldern werden seit langem diskutiert (Bruijnzeel und Proctor 1995). Lawton (1980) begründet die gedrungene Statur der Bäume in exponierten Hochlagen des Monteverde – Reservates vor allem mit dem ständigen Einfluss der NO – Passatwinde. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung deuten darüber hinaus auf komplexe ökologische Faktoren hin, die für unterschiedliches Höhenwachstum

verantwortlich sind. Neben direkter Einwirkung einzelner Umweltfaktoren auf die Vegetation bestehen beispielsweise Zusammenhänge zwischen den Standortfaktoren Topographie und Klima (Temperatur-, Niederschlags- und Windgradienten), die wiederum die Bodenbildung beeinflussen (**Kap. 3.1**; **Kap. 3.2**).

3.3.3.1 Topographie

Es besteht ein negativer, linearer Zusammenhang zwischen geographischer Höhe und maximaler Baumhöhe der Versuchsflächen (bzw. Unterflächen) auf beiden Seiten des Transekts ($r = -0{,}79^{**}$; $r^2 = 0{,}63^{**}$; $n = 9$). Betrachtet man nur die Bestände auf der Atlantikseite (Luv), beträgt das Bestimmtheitsmaß $r^2 = 0{,}73^{*}$ ($n = 5$). Für die Pazifikseite (Lee) alleine besteht dagegen kein signifikanter Zusammenhang zwischen maximalem Höhenwachstum der Bäume und geographischer Höhe (**Abb. 46**).

Die mittleren h/d – Verhältnisse der Bestände nehmen mit zunehmender topographischer Höhe ab. **Abb. 47** zeigt den Zusammenhang zwischen der Höhenlage und dem h/d – Verhältnis der Bäume der mittleren und oberen Bestandesschicht ($r = -0{,}85^{**}$; $r^2 = 0{,}72^{**}$; $n = 8$). Die Unterschicht (die 50 % kleinsten Individuen) wurde ignoriert, weil diese in allen Beständen sehr hohe mittlere h/d – Verhältnisse aufweist. Die relative Zunahme der Durchmesser zur Baumhöhe kann als Adaption an den ständigen Einfluss der Passatwinde in den Höhenlagen aufgefasst werden, da Bestände mit niedrigeren h/d – Verhältnissen höhere Stabilität gegenüber Sturmereignissen aufweisen (Mitscherlich, 1973; Leigh, 1999).

Auch Variationen in der Überschirmung (in %) der Bestände lassen sich teilweise durch die Höhenlage erklären. Das Bestimmtheitsmaß für die Korrelation von topographischer Höhe und Überschirmung beträgt $r^2 = 0{,}35^{***}$ ($r = -0{,}59$; $n = 35$). Das Kronendach ist in den tieferen, weniger windexponierten Lagen dichter geschlossen.

Eine indirekte Einwirkung auf das Höhenwachstum der Bestände ergibt sich durch den Zusammenhang zwischen Hangneigung und Bodenbildung (**Kap. 3.2.1**). So finden sich auf den schwach entwickelten Inceptisolen der östlichen Steilhänge gedrungenere Stammformen als in flacheren Bereichen mit derselben Windbelastung.

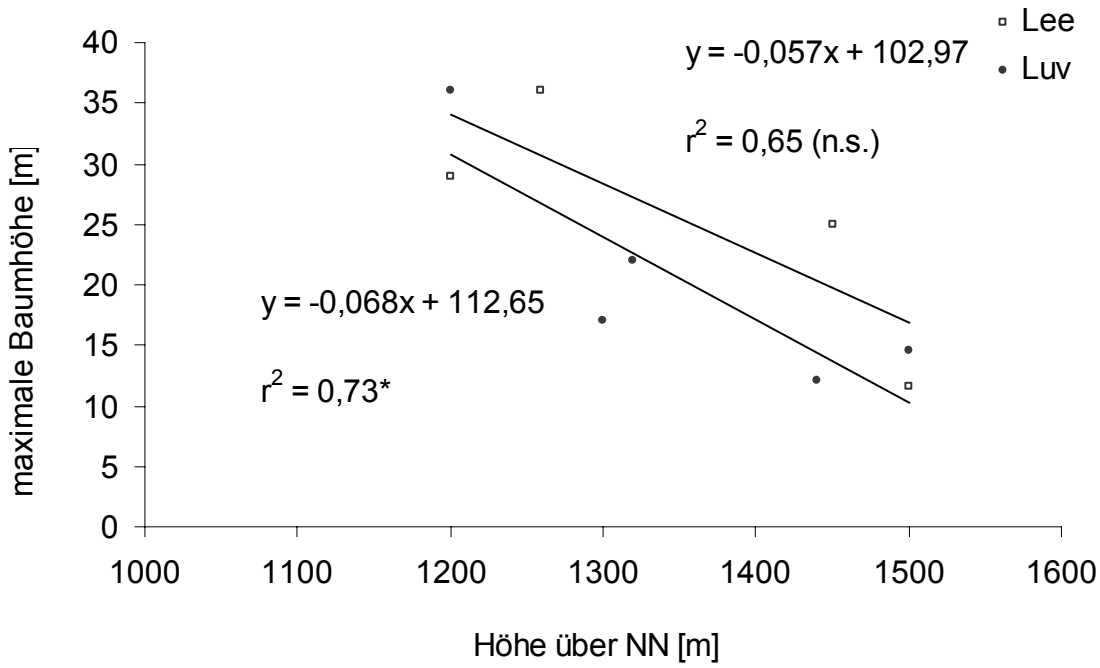


Abb. 46: Zusammenhang zwischen Höhe über NN und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen der Pazifikseite (Lee, n = 4) und auf der Atlantikseite (Luv, n = 5) des Transekts

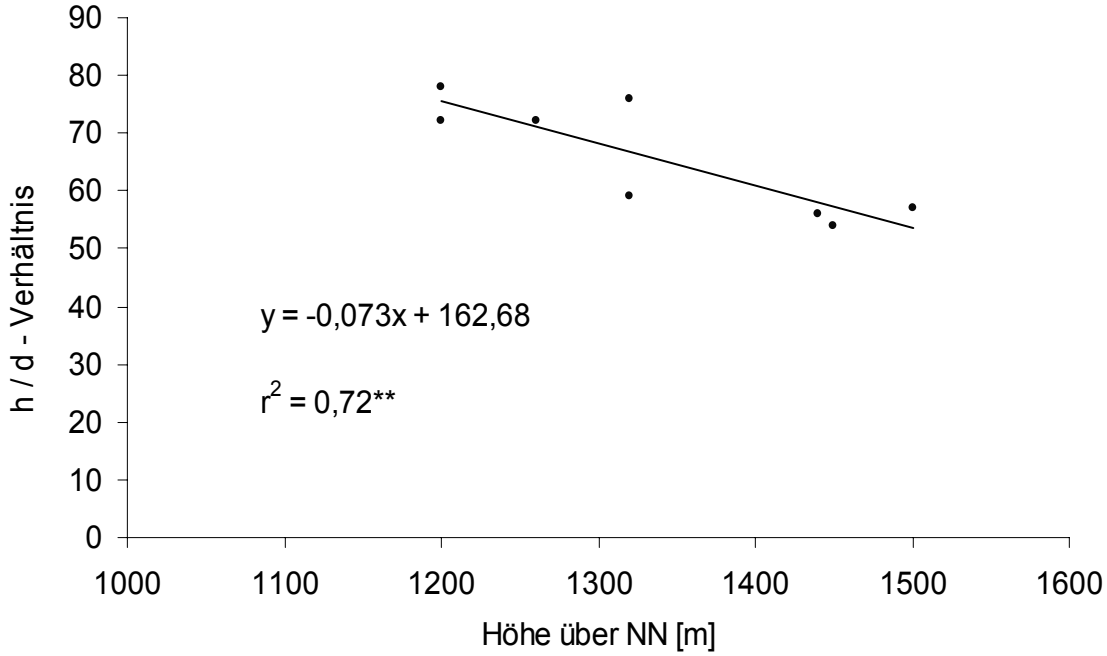


Abb. 47: Beziehung zwischen der Höhe über NN und dem mittleren h/d – Verhältnis der Bäume der mittleren und oberen Bestandesschicht (n = 8)

3.3.3.2 Klima

Ein direkter Zusammenhang zwischen Windstress und Bestandesstrukturen ließ sich bei der niedrigen Stichprobenzahl (3 Klimastationen mit Windmessung) nicht nachweisen. Dieses Thema wurde für den Wolkenwald in Monteverde jedoch von Lawton und Dryer (1980), Lawton (1982), Nadkarni et al. (2000) behandelt.

In **Abb. 48** ist der lineare Zusammenhang zwischen maximaler Baumhöhe und der mittleren jährlichen Minimaltemperatur (März 2003 bis Februar 2004) der Versuchsflächen dargestellt. Das Bestimmtheitsmaß beträgt $r^2 = 0{,}53^*$.

Hier sind außerdem die indirekten Klimawirkungen auf die Vegetation zu nennen, die sich aus dem Klimaeinfluss auf die Bodenbildung ergeben und die bereits in den **Kap. 3.2.2** und **Kap. 3.2.4** dargestellt wurden. So beeinflussen Temperatur und die Menge des Bestandesniederschlages beispielsweise die Humusakkumulation und die Azidität der Böden, was sich wiederum auf das Höhenwachstum der Bäume auswirkt (**Kap. 3.3.3.3**).

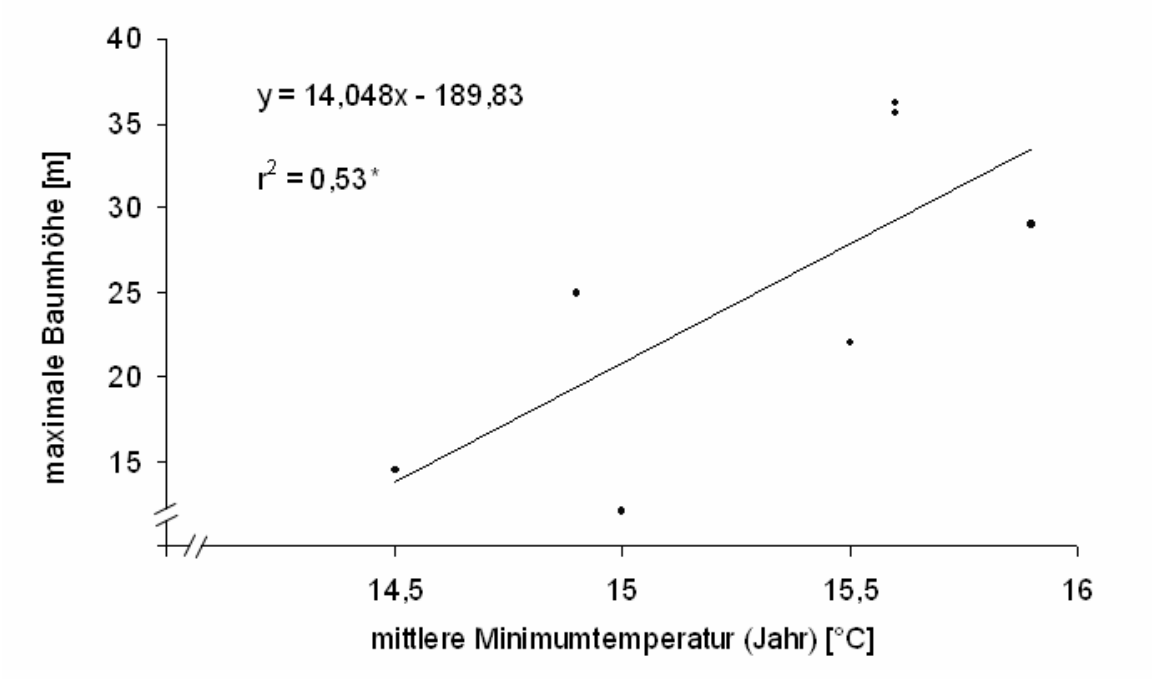


Abb. 48: Beziehung zwischen jährlicher mittlerer Minimaltemperatur (März 2003 bis Februar 2004) und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen (n = 7)

3.3.3.3 Boden

Es ließen sich statistisch gesicherte Zusammenhänge zwischen Wuchshöhe und einigen bodenchemischen Eigenschaften herstellen. Demnach hat die Bodenazidität einen entscheidenden Einfluss auf die maximale Baumhöhe auf den Versuchsflächen. Das Bestimmtheitsmaß der linearen Regression für diese beiden Größen beträgt r^2 = 0,57** (r = -0,75; n = 9). Am stärksten zeigt sich der negative Zusammenhang in den Bereichen niedriger Azidität, bis etwa 0,7 cmol l^{-1}. Bei einem weiteren Anstieg der Bodenazidität streuen die maximalen Baumhöhen der niedrigwüchsigeren Bestände stärker und der Einfluss wird geringer. Demnach lässt sich die beste Regression mit einer logarithmischen Funktion erzielen (r^2 = 0,73; **Abb. 49**). Für den Zusammenhang zwischen maximaler Höhe und pH – Wert besteht ein schwächerer linearer Zusammenhang (r^2 = 0,52*; n = 9).

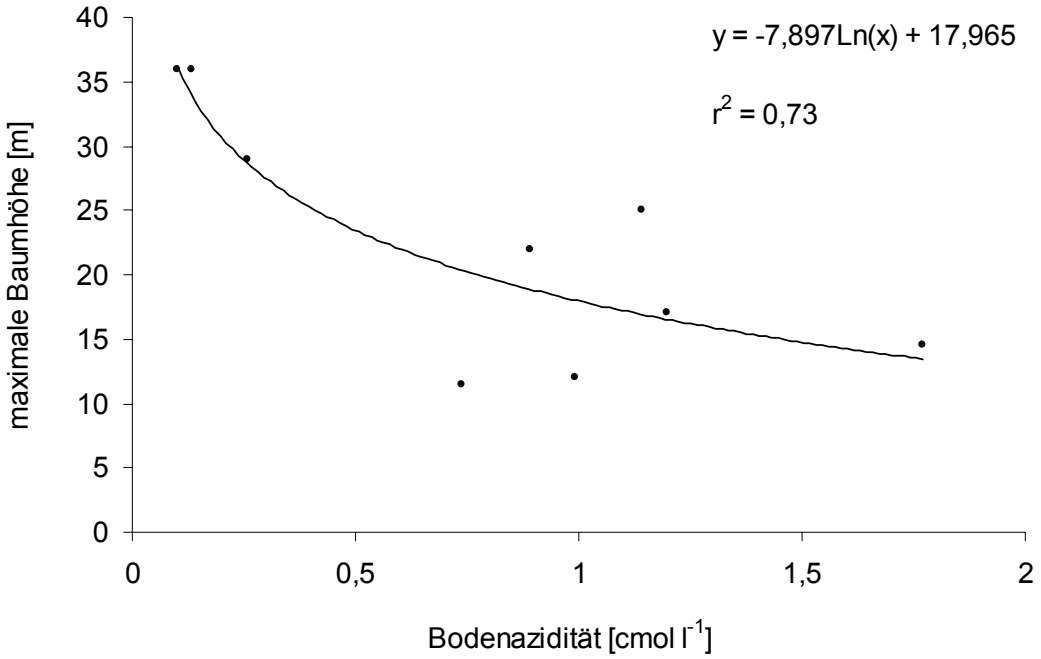


Abb. 49: Beziehung zwischen Bodenazidität und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen (n = 9)

Abb. 50 zeigt die Punktwolke für die Beziehung zwischen Ak_e (effektive Kationenaustauschkapazität) und maximaler Baumhöhe auf den Versuchsflächen. Im niedrigen Ak_e – Bereich bis 2,35 cmol kg^{-1} streuen die maximalen Baumhöhen sehr stark. Die geringe Kationenaustauschkapazität kann auf einigen der Standorte offenbar von Baumarten wie *Pouteria congestifolia* und *Ficus crassiuscula* durch andere Faktoren kompensiert werden. Für Ak_e – Werte ab etwa 5 cmol kg^{-1} besteht

dagegen ein klarer positiver Einfluss auf die maximalen Baumhöhen auf den Probeflächen.

Ein schwacher negativer Zusammenhang lässt sich außerdem für den Einfluss des volumetrischen Wassergehaltes in 5 cm Bodentiefe auf die maximalen Baumhöhen herstellen (r = -0,64*; r^2 = 0,41*; n = 9). Hier kann Stauwasser und Sauerstoffmangel im Wurzelraum zu einem limitierenden Faktor werden.

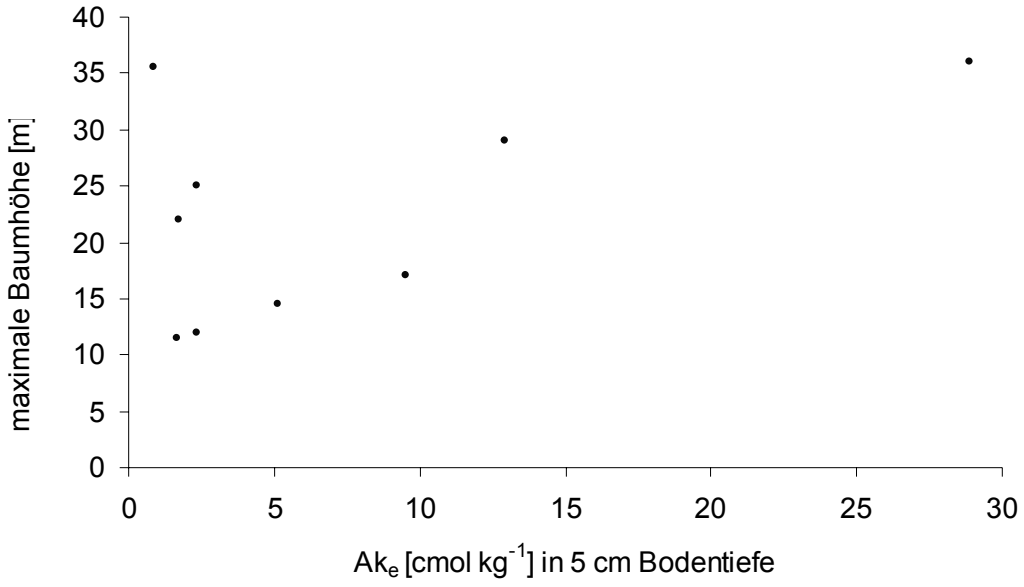


Abb. 50: Zusammenhang zwischen maximaler Baumhöhe und effektiver Kationenaustauschkapazität (Ak_e), r^2 = 0,26 (n. s.)**; n = 9**

In **Kap. 3.2.3** wurde bereits erwähnt, dass die Konzentrationen von Mikronährstoffen, wie Zink und Kupfer auf den perhumiden Standorten im Bereich des Gebirgskammes Konzentrationen übersteigen, die nach Scheffer et al. (1998) für einige Pflanzen toxisch sein können. Es ließen sich jedoch keine signifikanten statistischen Zusammenhänge zwischen den Konzentrationen dieser Elemente in der Bodenlösung und dem Höhenwachstum der Bäume nachweisen.

3.3.3.4 Verbreitung einiger Baumarten entlang von Umweltgradienten

Aufgrund der großen Diversität ist die statistische Analyse von Standortpräferenzen einzelner Baumarten problematisch. Der Stichprobenumfang je Spezies ist wegen der geringen Abundanz der Arten sehr klein. In einer Untersuchung über Waldstrukturen in der Cordillera de Tilarán schlägt Wattenberg (1996) eine Darstellung vor, bei der Standortparameter nach einzelnen Baumarten gruppiert werden. Die Ergebnisse für sieben häufige und frequente Arten des Transekts sind in **Abb. 51** dargestellt. **Abb. 51 A)** zeigt die Gruppierung des Standortfaktors Höhe über NN für fünf häufige Baumarten des Untersuchungsgebietes. Dabei erweist sich *Chrysochlamys allenii* als Baum der höheren Lagen. Der Median der Verteilung liegt bei 1500 m NN, also auf dem höchsten Punkt der Transektlinie. Das Vorkommen von *Elaeagia auriculata* hat den Schwerpunkt in den höheren bis mittleren Lagen und zeigt insgesamt die weiteste Streuung. *Ardisia palmana* und *Meliosma vernicosa* kommen hauptsächlich zwischen 1300 und 1400 m NN vor, die sehr frequente *Meliosma* zeigt dabei eine ähnlich hohe Streuung wie *Elaeagia auriculata*. Diese drei Baumarten finden sich im Untersuchungsgebiet häufig miteinander vergesellschaftet, sie kommen gemeinsam in verschiedenen Waldtypen der mittleren bis höheren Lagen vor. Korreliert man die relativen Abundanzen von *Elaeagia auriculata* und *Ardisia palmana*, erhält man ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,53* (n = 9). *Ocotea tonduzii* tritt dagegen im Bereich des Transekts eher in den tieferen Lagen zwischen 1200 und 1320 m NN auf. Erwartungsgemäß zeigen sich bei diesen Baumarten die gleichen Präferenzen bei der Höhenlage und der mittleren Temperatur (März 2003 bis Februar 2004). Die Mediane für *Chrysochlamys* und *Elaeagia* liegen unterhalb 15 °C, gleichzeitig weisen diese beiden Arten die größte Streuung auf. *Meliosma vernicosa* und *Ardisia palmana* liegen im mittleren Bereich. Die Verteilungen *Ocotea tonduzii* und *Koanophyllon pittieri* liegen vollständig über einer mittleren Temperatur von 15,5 °C. Bei der Betrachtung der Artenverteilung entlang der mittleren volumetrischen Wassergehalte (von März 2003 bis Februar 2004) zeigt sich eine andere Reihenfolge der Standortpräferenzen. Hier war der Vergleich von insgesamt 7 Baumarten möglich. *Chrysochlamys allenii* nimmt wieder eine extreme Position ein, diese Baumart kommt auf den feuchtesten Standorten des Transekts vor, der Median liegt bei 80 % volumetrischem Wassergehalt. Die Korrelation der relativen Abundanz von *Chrysochlamys allenii* mit dem Standortfaktor Bodenwassergehalt ergab ein Bestimmtheitsmaß von r^2 = 0,93*** (n = 9). *Ardisia palmana*, *Inga longispica* und

Rondeletia monteverdensis weisen ähnliche Verteilungen zwischen 60 % und knapp 80 % auf. Die weit verbreitete *Elaeagia auriculata* hat ihren Schwerpunkt ebenfalls auf den feuchteren Standorten, die Streuung in die trockeneren Bereiche bis 50 % mittlerem Wassergehalt ist jedoch weiter. *Ocotea tonduzii* und *Koanophyllon pittieri* zeigen im Bezug auf diesen Standortfaktor die breiteste Amplitude. *Koanophyllon pittieri* ist einer der häufigsten Vertreter der Strauchschicht entlang des Transekts, der Median liegt bei dieser Art unter 45 %. Die Mediane der übrigen 6 Arten liegen dicht beieinander. Das Datenmaterial erlaubt für die Analyse der Verteilung der Bodenwassergehalte eine differenziertere Betrachtung mit Hilfe einer einfaktoriellen Varianzanalyse. Demnach unterscheidet sich *Koanophyllon pittieri* mit seiner besonders breiten Amplitude signifikant von allen anderen Arten (Irrtumswahrscheinlichkeit < 0,05). *Chrysochlamys allenii* unterscheidet sich signifikant von *Ocotea tonduzii*, einem Baum verhältnismäßig trockener Standorte. Schließlich bilden die Arten *Ardisia palmana*, *Elaeagia auriculata*, *Inga longispica* und *Rondeletia monteverdensis* nach der Varianzanalyse eine Gruppe, die sich im Bezug auf die volumetrischen Wassergehalte ähnlich verhält. Diese Betrachtungen sind hilfreich, um die Verbreitung der Baumarten gegeneinander abzugrenzen und um sie verschiedenen Waldtypen zuzuordnen.

Gegenüber dem pH – Wert zeigt sich *Koanophyllon pittieri* ähnlich tolerant wie gegenüber der Bodenfeuchte. Auch *Ocotea*, *Elaeagia* und *Meliosma* zeigen im pH – Bereich des Transekts (zwischen 4,4 und 6,0) relativ breite Streuungen, mit zunehmender Verschiebung in den sauren Bereich. *Chrysoclamys allenii* ist als typischer Vertreter der hochgelegenen, nassen Standorte auch ein Baum saurer Bodenverhältnisse. Das Bestimmtheitsmaß für die Korrelation von relativer Abundanz dieser Baumart und Bodenazidität in 5 cm Bodentiefe beträgt 0,54*.

Tab. 25 zeigt die Ergebnisse des H – Tests (Kruskal Wallis) auf Unterschiede der Verteilung der Standortfaktoren für die untersuchten Baumarten. Demnach unterscheiden sich die Rangmittel von Höhe über NN, mittlerer Temperatur und mittlerem volumetrischem Wassergehalt der Böden höchst signifikant (P < 0,001) voneinander. Die Rangmittel für den Standortfaktor pH – Wert in 5 cm Bodentiefe unterscheiden sich hoch signifikant (P < 0,01).

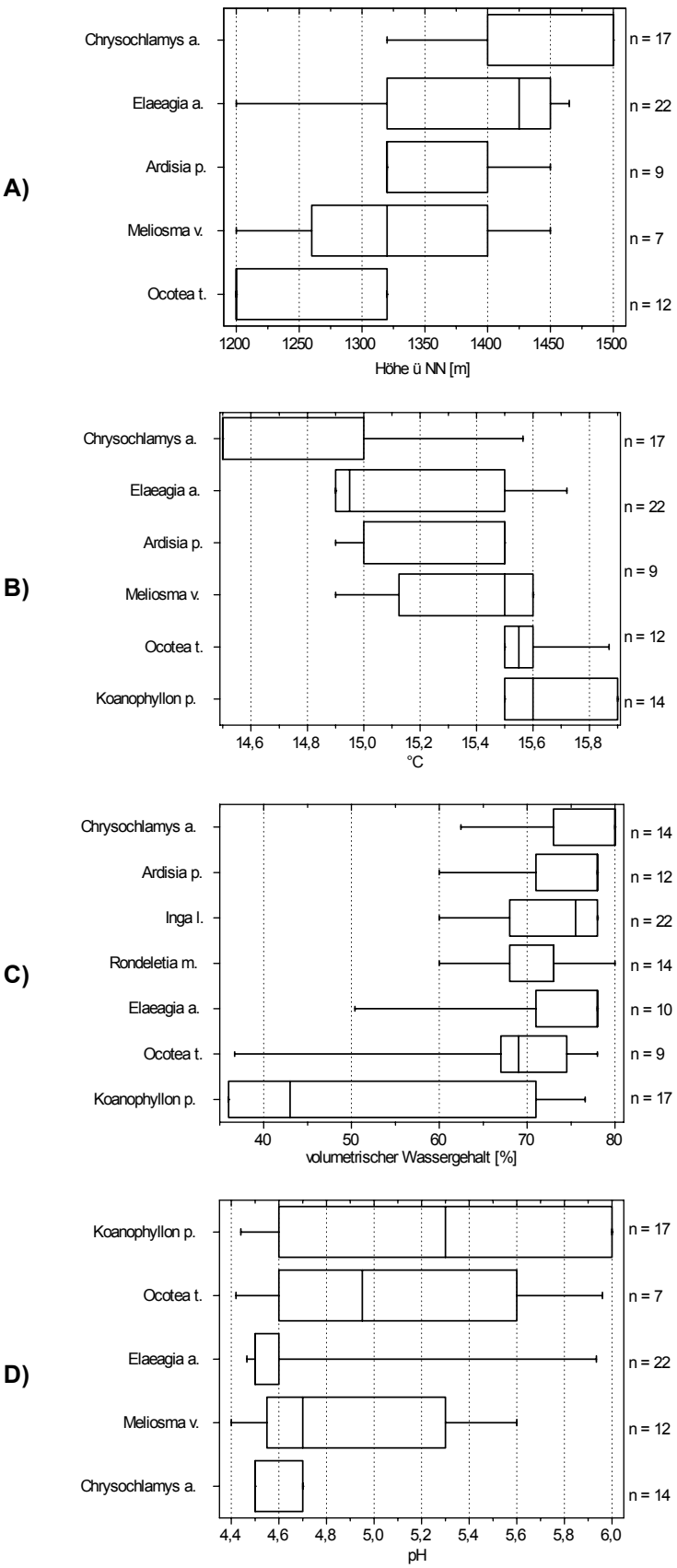


Abb. 51: Verteilung abundanter und frequenter Baumarten entlang verschiedener Standortgradienten auf dem Transekt (Höhe über NN, mittlere Minimaltemperaturen im Bestand und mittlerer volumetrischer Wassergehalt in 5 cm Bodentiefe von März 2003 bis Februar 2004, pH in 5 cm Bodentiefe, Darstellung von Median, 5. und 95. Perzentil, die Box repräsentiert 50 % der Messungen

Tab. 25: Ergebnis des H – Tests (Kruskal Wallis) auf Unterschiede zwischen den Rangmitteln der Standortparameter für die Verteilung der Baumarten

	Höhe über NN	mittlere Temperatur	vol. Wassergehalt	pH – Wert
Verteilung der Baumarten	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,01

3.3.4 Einfluss von Kroneneigenschaften auf Wolken – Interzeption und Bestandesniederschlag

In **Kap. 3.1.1.3** wurde die Abhängigkeit des Bestandesniederschlages von der Summe aus Regen und horizontalen Niederschlägen behandelt (nach Juvik, 1995). Dabei wurde deutlich, dass sich die Variation der Bestandesniederschläge auf den windexponierten Flächen oberhalb 1300 m NN (Flächen 2, 3 und 4; r^2 = 0,71***) schlechter mit den Einfluss der Außenniederschläge erklären ließen, als dies für die niedriger gelegenen oder windabgewandten Lagen der Fall war (Flächen 1, 5, 6 und 8; r^2 = 0,85***). Die Flächen 2, 3 und 4 zeichneten sich dadurch aus, dass im Untersuchungszeitraum die Summe des Freilandregens unterhalb der Summe der mittleren Niederschläge im Bestandesinneren lag, außerdem wurden dort die höchsten Einträge durch horizontale Niederschläge registriert (**Kap. 3.1.1.2**).

Die Menge des Bestandesniederschlages und seine Relation zur Regenmenge hängen einerseits von klimatischen Faktoren wie Regen und Wolkenauskämmung ab. Auf der anderen Seite bestimmen die Eigenschaften des Kronendaches entscheidend, welche Wassermengen am Waldboden ankommen. Die von Juvik (1995) benutzte Variable Regen + horizontale Niederschläge und die Variable Kronenschirmfläche können in einer multiplen Regression mit den Bestandesniederschlägen (zweiwöchige Messperioden von August bis Dezember 2003) korreliert werden. Dazu wurde die Kronenschirmfläche [m^2 m^{-2}] für ein 16 m^2 großes Quadrat im Zentrum jeder Unterfläche (oberhalb der Bestandesniederschlag – Kollektoren) auf einer digitalen Grundrisskarte der Versuchsflächen vermessen (**Abb. 52**)

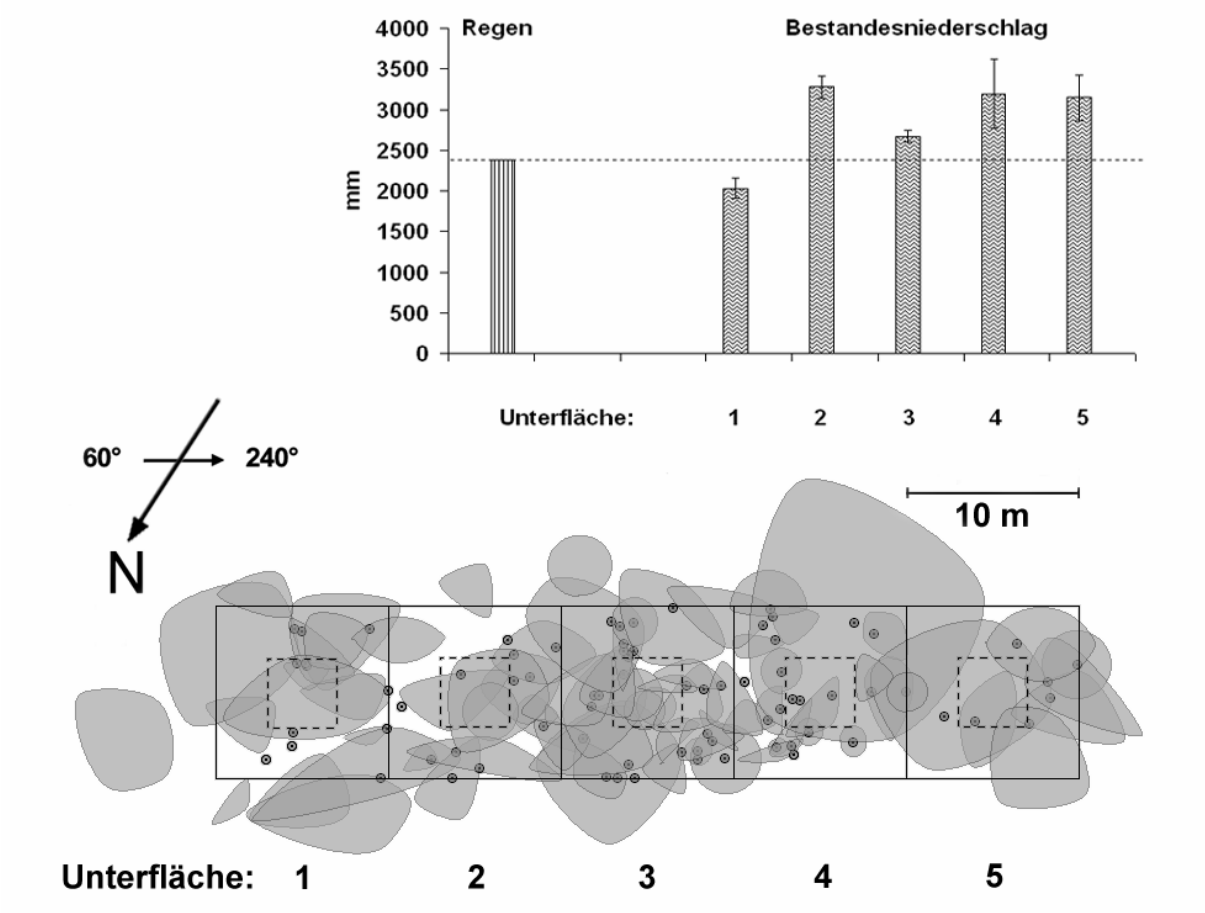


Abb. 52: Beispielhafte Grundrissdarstellung der Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN), innerhalb der gestrichelten Quadrate wurde die Kronenschirmfläche digital vermessen, daneben Regenmenge und Variation der Bestandesniederschläge auf der Versuchsfläche im Zeitraum von August bis Dezember 2003

Für die Betrachtung aller Versuchsflächen liegt das Bestimmtheitsmaß des multiplen Regressionsmodells nur geringfügig höher als bei der einfachen linearen Regression mit den Außenniederschlägen (r^2 = 0,75; mittlerer Fehler 53,3; n = 102):

$$BN = 0{,}63\ (R+hN) - 0{,}44\ KS + 108{,}14$$

(BN = Bestandesniederschlag [mm], R = Regen [mm], hN = horizontaler Niederschlag [mm], KS = Kronenschirmfläche [$m^2\ m^{-2}$])

Die Kronenschirmfläche geht mit einem negativen Faktor in die Gleichung ein, was auf fallende Bestandesniederschläge mit ansteigender Kronendachdichte hindeutet.

Für die Messungen der Flächen 2, 3, und 4 verbessert sich das Bestimmheitsmaß dagegen erheblich wenn man neben den Außenniederschläge auch Überschirmung in die Regression einbezieht (r^2 = 0,81; mittlerer Fehler 50,6; n = 46):

$$BN = 0{,}63\ (R+hN) + 2{,}20 - 219{,}60\ KS$$

(BN = Bestandesniederschlag [mm], R = Regen [mm], hN = horizontaler Niederschlag [mm], KS = Kronenschirmfläche [$m^2\ m^{-2}$])

In diesem stark von Nebel- und Wolkenniederschlag geprägten Bereich des Transekts stellt die Überschirmung einen positiven Faktor für die Menge des Bestandesniederschlages dar. Bei der isolierten Betrachtung der übrigen Versuchsflächen ergibt sich erwartungsgemäß ein negativer Faktor für die Überschirmung in der Regressionsgleichung.

Weiterhin wurde für alle Versuchsflächen der direkte Einfluss der Kronendichte auf die Niederschlagsmengen im Bestand untersucht. Zwischen der Summe des Bestandesniederschlages je Unterfläche im Zeitraum von August bis März 2003 und der darüber liegenden Kronenschirmfläche ergab sich nur eine schwache Korrelation (r^2 = 0,16*; r = -40*; n = 26). Auch hier besteht ein negativer Zusammenhang zwischen den beiden Größen, wenn alle Flächen einbezogen werden.

Nach Allen und Lemon (1976), Lawton (1982) zeigen vertikale Windprofile innerhalb von Waldbeständen im Allgemeinen eine deutliche Abnahme der Windgeschwindigkeit im Kronenraum. Die starke Abhängigkeit der horizontalen Niederschlagsmenge von der mittleren Windgeschwindigkeit wurde im **Kap. 3.1.3** erläutert. Demnach sind die Kronen der Bäume in der obersten und mittleren Bestandesschicht am stärksten an der Interzeption von Wolken- und Nebelniederschlag beteiligt. Statistisch lässt sich der Zusammenhang zwischen der Kronendichte und der Menge des Bestandesniederschlages im Wolkenwald am besten darstellen, wenn man nur die Kronen der oberen und mittleren Kronenschicht, sowie der Emergenten auswählt (Bäume von mindestens 50 % der maximalen Höhe je Fläche / Unterfläche). Der polynomische Ausgleich ist in **Abb. 53** dargestellt (r^2 = 0,28; n = 26).

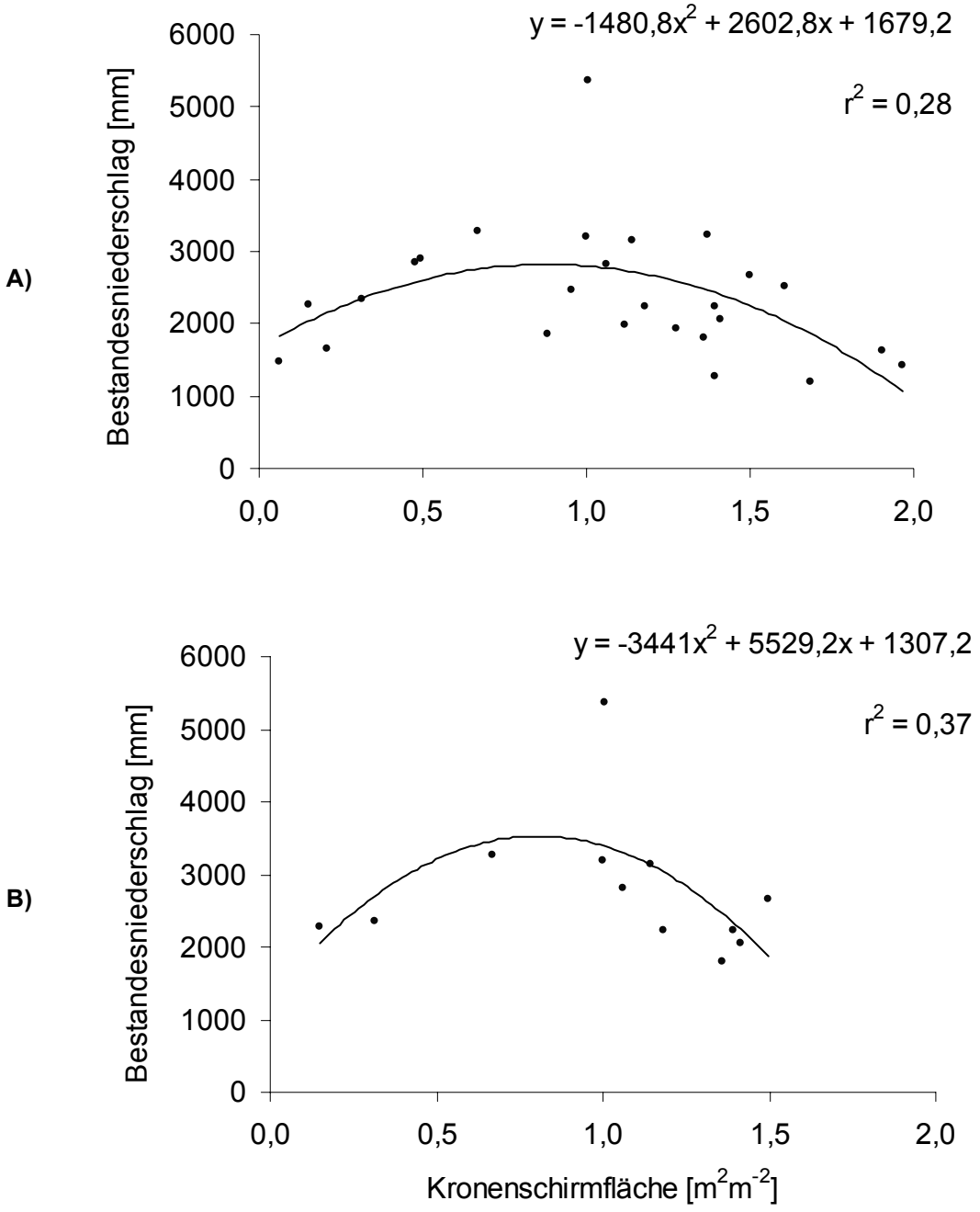


Abb. 53: Zusammenhang zwischen der Summe des Bestandesniederschlages von August bis Dezember 2003 und der Kronenschirmfläche der Bäume aus der oberen und mittleren Bestandesschicht A) für alle Versuchsflächen (n = 26) und B) für die Flächen 2, 3 und 4 (n = 12)

Nach diesem Modell führt eine zunehmende Schirmfläche von bis zu rund 1 m^2 m^{-2} in den oberen Kronenschichten unter den gegebenen Niederschlagsverhältnissen zu einer zunehmenden Menge des Bestandesniederschlages durch Nebelauskämmung.

Bei einem dichteren Kronendach überwiegen schließlich Interzeptionsverluste. Dieser Zusammenhang zeigt eine engere Korrelation (r^2 = 0,37; n = 12), wenn man nur die am stärksten wolken- und windexponierten Flächen 2 bis 4 in die Gleichung einbezieht. Für diese Flächen gilt im Untersuchungszeitraum: Σ mittlerer Bestandesniederschlag > Σ Freilandniederschlag.

3.3.5 Epiphyten

Aufsitzerpflanzen erreichen in tropischen Wolkenwäldern die höchste Biomasse und Artenvielfalt, während Baumartendiversität und Baumdimensionen in der Regel mit zunehmender Höhenlage abnehmen (Hamilton et al., 1995; Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Kapelle 2004). Die Epiphyten stellen also einen entscheidenden Bestandteil dieser Wälder dar, ihre Abundanz und Komposition liefert ein wichtiges Kriterium für die Klassifikation verschiedener Wolkenwaldtypen. Außerdem sind sie geeignete Indikatoren für die Auswirkungen von globalem und regionalem Klimawandel. Durch ihre Eigenschaft, Wasser und Nährstoffe direkt aus den Niederschlägen zu beziehen, stellen die Epiphyten im Kronenraum der Bäume eine atmosphärisch – terrestrische Schnittstelle dar. Das sensible Zusammenspiel von Biota und atmosphärischen Bedingungen führt nach Lugo und Scatena (1992) dazu, dass sich langfristige Klimaänderungen besonders deutlich auf die Epiphytenflora der tropischen Wolkenwälder auswirken.

3.3.5.1 Epiphytische Biomasse

In der vorliegenden Untersuchung wurden Biomasse und Komposition der epiphytischen Flora in zwei Wolkenwaldtypen verglichen, die sich stark in ihren klimatischen Rahmenbedingungen unterscheiden. Dabei handelt es sich um den windexponierten Wolkenwald nach Lawton und Dryer (1980) in 1450 m NN auf der Pazifikseite, der unter dem Einfluss hoher horizontaler Niederschläge steht (Fläche 5) und einem Waldtyp in 1200 m NN auf der Pazifikseite (Fläche 8). Das Klima im tiefer gelegenen Waldtyp ist stärker saisonal geprägt und auch im Tagesverlauf kommt es zu stärkeren Temperatur– und Feuchteschwankungen als in der Nähe des Gebirgskammes. Horizontale Niederschläge spielen auf der Leeseite in 1200 m NN fast gar keine Rolle mehr (Klimadaten vgl. **Kap. 3.1**).

Die Strukturen der beiden Bestände unterscheiden sich dagegen in Bezug auf die Stammzahl und das Holzvolumen (um 700 m^3, vgl. **Kap. 3.3.1.2**) nur geringfügig. Bei der Auswertung der Vermessungsdaten von 15 Probebäumen (vgl. **Kap. 2.4.3.2**; **Kap 3.3.1.1**) wurden enge, höchst signifikante Beziehungen zwischen Einzelbaumvolumen und Rindenoberfläche gefunden (r^2 = 0,89***) Demnach kann man davon ausgehen, dass beide Waldtypen den Aufsitzerpflanzen potentiell ähnlich große Lebensräume (Ast- und Stammoberflächen) bieten. Auf beiden Flächen

wurden jeweils drei Bäume beprobt, um die Verhältnisse der oberen (BHD > 60 cm), mittleren (BHD 30 – 60) und der unteren Kronenschicht (BHD 15 – 30 cm) zu vergleichen. Anhand der Durchmesserverteilung auf den Versuchsflächen in den beiden Waldtypen konnten die Biomassedaten hochgerechnet werden, um Werte pro Hektar abzuschätzen (vgl. **Kap. 2.4.3.1** bis **Kap. 2.4.3.5**). Die Summe der Probeflächen je Baum und deren prozentualer Anteil an der gesamten Rindenoberfläche der einzelnen Probebäume sind in **Tab. 26** wiedergegeben.

Tab. 26: Gesamtgröße der beprobten Fläche je Baum und deren prozentualer Anteil an der gesamten Rindenoberfläche der Probebäume für die Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Probebaum Nr.	Fläche 5			Fläche 8		
	BHD [cm]	∑ Proben-oberfläche [m^2]	Anteil an gesamter Rinden-oberfläche	BHD [cm]	∑ Proben-oberfläche [m^2]	Anteil an gesamter Rinden-oberfläche
1	120	5,34	4,6%	90	5,03	5,4%
2	60	4,37	8,9%	54	2,68	4,5%
3	28	1,72	19,1%	23	0,95	7,3%

Für den windexponierten Wolkenwald wurde eine epiphytische Gesamtbiomasse (einschließlich Kronenhumus sowie Lianen und Hemiepiphyten) von 39 t ha^{-1} berechnet, in 1200 m NN lag der Wert bei 32 t ha^{-1} (**Tab. 27**).

Nach Abzug der terrestrisch verwurzelten Lianen und Hemiepiphyten betrug die Biomasse noch 32 t ha^{-1}, bzw. 26 t ha^{-1}. Nadkarni (2000) gibt als Wert für einen Wolkenwald der Leelage in Monteverde (1480 bis 1550 m NN) einen Wert von 33 t ha^{-1} an. Dieser Waldtyp fand sich jedoch nicht auf dem Transekt.

Beim Vergleich der beiden Flächen in **Tab. 27** fällt auf, dass sich die Werte für die Bäume der obersten Kronenschicht weniger unterscheiden. Der Probebaum der tiefer gelegenen und trockeneren Fläche 8 wies sogar mit über 3 kg m^{-2} (bezogen auf die gesamte Rindenoberfläche) die höchste mittlere Gesamtbiomasse von Aufsitzerpflanzen und Kronenhumus auf. In der Nähe des Gebirgskammes waren es etwa 2 kg m^{-2} in der oberen Kronenschicht. (Es können keine Angaben zur

Standardabweichung innerhalb der Bäume derselben Kronenschicht für die beiden Waldtypen gemacht werden, da Wiederholungsaufnahmen fehlen.)

Tab. 27: Epiphytische Biomasse und Artendichte (Gefäßpflanzen) in einem windexponierten Wolkenwald in 1450 m NN auf der Pazifikseite und in einem trockeneren und stärker saisonal geprägten Waldtyp in 1200 m NN auf der Pazifikseite (in Klammern: Werte ohne Lianen und Hemiepiphyten)

Fläche Höhe ü. NN	epiph. Bio-masse	Probe-baum	BHD	Baum-höhe	mittl. Kronen-durch-messer	Baum-ober-fläche	epiph. Bio-masse / Probe-baum	davon Humus + tote Bio-masse	mittl. Arten-anzahl
	[t ha^{-1}]	Nr.	[cm]	[m]	[m]	[m^2]*	[kg]	[kg]**	[n m^{-2}]***
5		1	120	24,5	21	117	231 (219)	70	18
1450 m Paz.-seite	39 (32)	2	60	16,3	9,8	49	104 (67)	22	35
		3	28	11,2	4,2	9	13 (12)	2,5	36
8		1	90	32,2	15,5	94	314 (255)	81	14
1200 m Paz.-seite	32 (26)	2	54	23,6	14,5	60	35 (26)	13	13
		3	23	14,5	4,4	13	2 (1,5)	0,3	14

*** entspricht der gesamten Rindenoberfläche des Baumes (Stamm und Krone)**

**** Humusvorräte im Kronenraum und am Stamm**

***** bezogen auf die gesamte beprobte Rindenoberfläche je Baum**

Bei der räumlichen Verteilung von epiphytischer Biomasse innerhalb der Bestände treten jedoch klare Unterschiede zwischen den beiden Waldtypen auf. In 1200 m NN wachsen nur verhältnismäßig wenige Aufsitzerpflanzen auf den Bäumen der mittleren und unteren Kronenschicht (0,2 bis 0,6 kg m^{-2}), während die Epiphyten im windexponierten Wolkenwald viel gleichmäßiger über die Durchmesserklassen der Probebäume verteilt sind. Dies könnte damit zusammenhängen, dass die hohen Interzeptionsverluste im trockeneren Waldtyp zu einer schlechteren Niederschlagsversorgung im Kronenraum der unterständigen Bäume führen.

Außer den sechs Probebäumen auf den Flächen 5 und 8 konnten zum Vergleich noch jeweils ein Baum aus der oberen Kronenschicht der Fläche 1 (Atlantikseite,

1200 m) und aus dem geringwüchsigen Waldtyp der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN) vermessen und beprobt werden (**Tab. 28**). Die Größe der Probeflächen auf diesen Bäumen betrug 5,90 und 1,77 m^2, dies entsprach jeweils 3,5 beziehungsweise 14,8 % der gesamten Rindenoberfläche dieser Probebäume.

Tab. 28: Epiphytische Biomasse und Artendichte (Gefäßpflanzen) für zwei Referenzprobebäume der obersten Kronenschicht auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN)
(in Klammern: Werte ohne Lianen und Hemiepiphyten)

Fläche Höhe ü. NN	Probe-Baum Nr.	BHD [cm]	Baum-höhe [m]	mittl. Kronen-durch-messer [m]	Baum-ober-fläche [m^2]*	epiph. Bio-masse [kg]	davon Humus + tote Bio-masse [kg]**	mittl. Arten-anzahl [n m^{-2}]***
1 **1200 m Atl.-seite**	1	92	30,0	25,6	169	300 (292)	119	18
4 **1500 m Kamm**	1	32	12,6	4,0	12	17 (9)	2,5	24

*** entspricht der gesamten Rindenoberfläche des Baumes (Stamm und Krone)**
**** Humusvorräte im Kronenraum und am Stamm**
***** bezogen auf die gesamte beprobte Rindenoberfläche je Baum**

Tab. 29 zeigt die Arten für alle 8 beprobten Bäume. Eine Auswahl von Probebäumen, die alle oder mehrheitlich einer Art angehören, war nicht möglich. Angaben zu wirtsspezifischen Beziehungen oder Präferenzen zwischen Bäumen und Epiphyten finden sich unter anderem bei Benzing (1990), Ingram und Nadkarni (1993), sowie bei Zotz und Andrade (2002).

Tab. 29: Arten der acht Epiphytenprobebäume

Fläche Höhe ü. NN	Probe-baum Nr.	BHD [cm]	Art
1 **1200 m**	1	92	*Sapium rigidifolium*
4 **1500 m**	1	32	Melastomataceae
5 **1450 m**	1	120	*Ficus crassiuscula*
	2	60	*Tetrorchidium* sp.
	3	28	*Ficus crassiuscula*
8 **1200 m**	1	90	*Pterocarpus rohrii*
	2	54	*Guarea* sp.
	3	23	*Inga nobilis*

Für den Probebaum der Fläche 1, die klimatisch vor allem durch extrem hohe Regenfälle geprägt ist, wurde eine ähnliche mittlere Gesamtbiomasse (bezogen auf die gesamte Rindenoberfläche) berechnet wie für den höchsten Baum der Fläche 5 im windexponierten Wolkenwald, in 1450 m NN auf der Pazifikseite. Dabei lag der Anteil von Humus und toter organischer Substanz bei diesem Baum mit 40 % vergleichsweise hoch.

In der niedrigen Waldformation auf dem windexponierten Gebirgskamm (Fläche 4, 1500 m NN) entsprachen die Dimensionen des Probebaum aus der höchsten Kronenschicht in etwa denen eines Baumes aus der unteren Kronenschicht im benachbarten windexponierten Wolkenwald (Fläche 5, 1450 m NN). Die mittlere epiphytische Gesamtbiomasse (1,4 kg m^{-2}) und der Humusanteil lagen ebenfalls in einer ähnlichen Größenordnung wie bei dem kleinsten Probebaum des benachbarten Waldtyps.

An den Ästen des untersuchten Baumes auf dem Gebirgskamm (Familie Melastomataceen) fanden sich dichte Feinwurzeln, die sich im Bereich von

Humusablagerungen gebildet hatten (**Abb. 54**). Dieses Phänomen wurde bereits von Nadkarni et al. (2000) beschrieben.

Abb. 54: Adventive Feinwurzelbildung am Ast eines Probebaums (Melastomataceen) in seiner epiphytischen Moos– und Humusauflage (Fläche 4, Kammlage, 1500 m NN)

Abb. 55 zeigt zusammenfassend die mittleren epiphytischen Gesamtbiomassen für die 8 beprobten Bäume auf den Versuchsflächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN). Die höchste mittlere Gesamtbiomasse wurde auf dem Baum der obersten Kronenschicht der wechselfeuchten Pazifikseite gefunden (knapp 4500 g m^{-2}, vgl. **Tab. 27**; **Kap. 3.3.5.2**). Die Probebäume der oberen und mittleren Bestandesschichten im Kammbereich (Fläche 4 und 5) zeigen sehr ähnliche

flächenbezogene epiphytische Biomassen um 2000 g m^{-2}. Auf dem Baum der unteren Kronenschicht der Fläche 5 war die Menge etwas niedriger. Jedoch lagen am Gebirgskamm alle Werte über denen des Baumes der oberen Kronenschicht auf der Fläche 1 (1200 m NN, Atlantikseite). Auf der Pazifikseite blieb der mittlere Epiphytenbesatz der niedrigeren Bäume (rund 100 bis 500 g m^{-2}), weit hinter dem Baum der obersten Kronenschicht und hinter den beprobten Individuen der übrigen Parzellen zurück.

Eine andere räumliche Verteilung ergibt sich, wenn man nur die epiphytischen Biomassen an den Stämmen dieser 8 Bäume betrachtet (**Abb. 55**): Die Humus- und Pflanzenmenge steigt auf der Atlantikseite mit der topographischen Höhe an und fällt auf der Leeseite der Kordilliere wieder stark ab. Damit folgt die Verteilung der Biomasse an den Stämmen der Probebäume in etwa dem Höhen– und Klimagradienten entlang des Transekts.

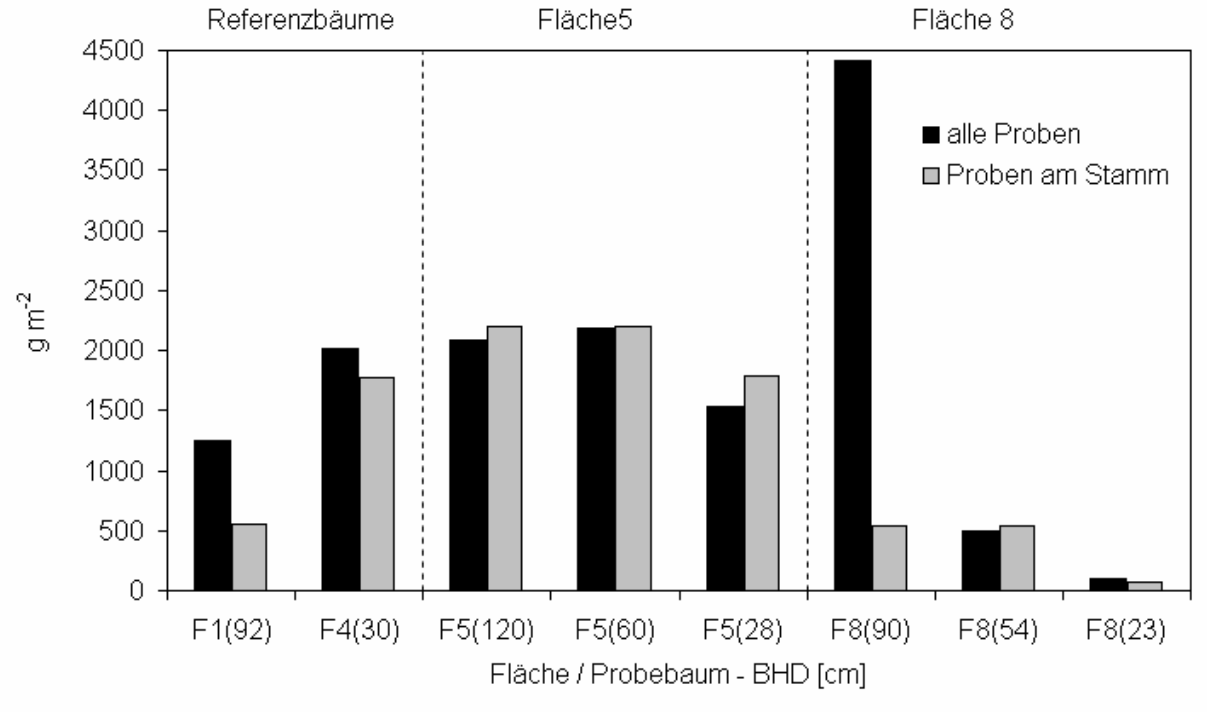


Abb. 55: Mittlere epiphytische Gesamtbiomasse auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

3.3.5.2 Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse innerhalb der einzelnen Probebäume

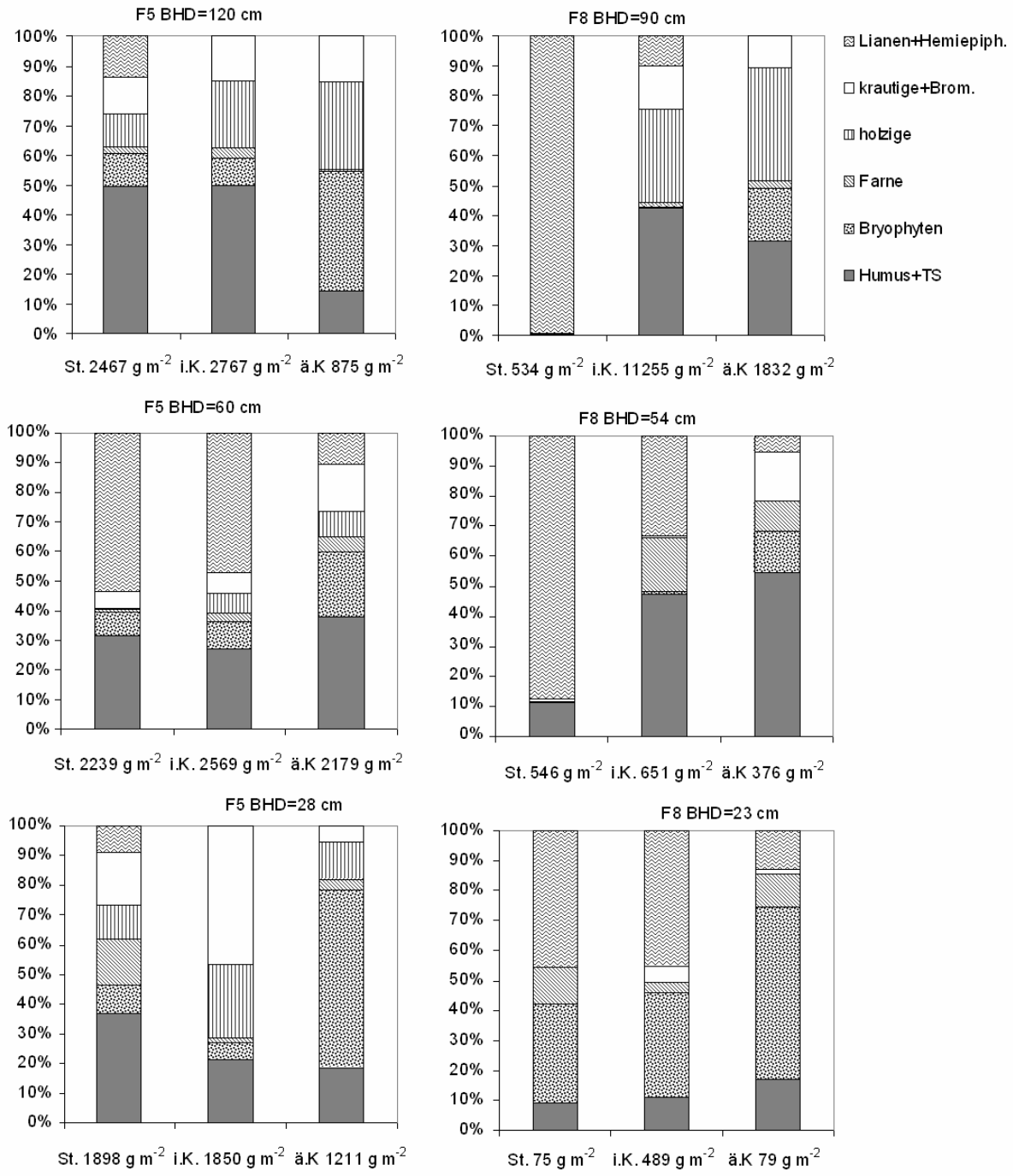


Abb. 56: Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse auf den Probebäumen der Flächen 5 (Pazifikseite 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN), Biomasseangaben bezogen auf 1 m^2 Rindenoberfläche

(F = Fläche; St = Stamm; i.K. = innere Krone; ä.K. = äußere Krone; Brom. = Bromelien; TS = tote organische Substanz)

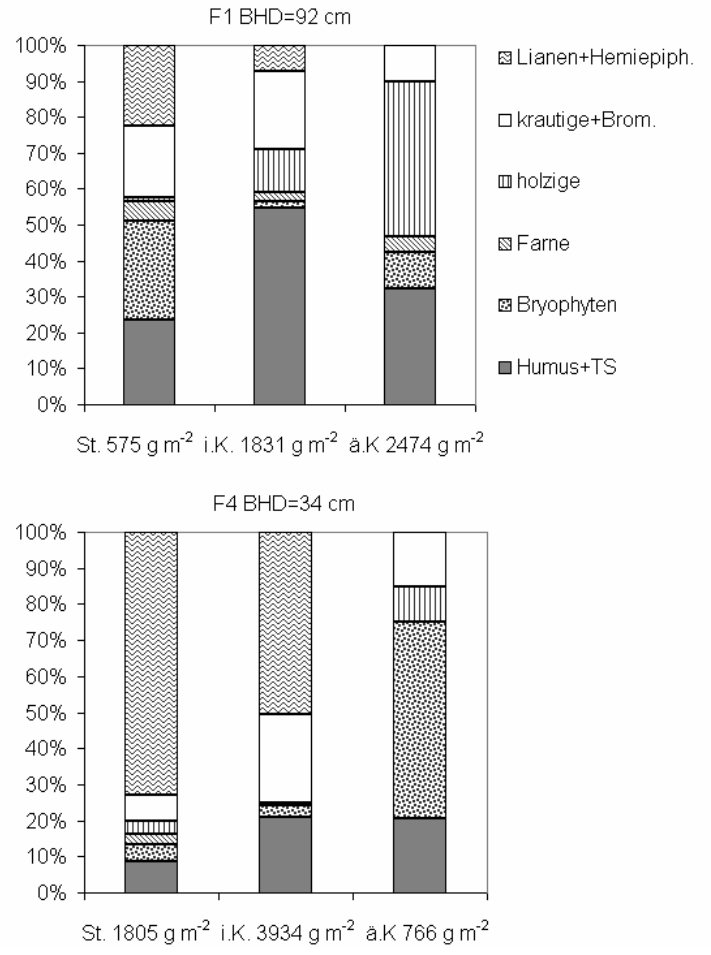


Abb. 57: Verteilung und Zusammensetzung der epiphytischen Biomasse auf den Referenzprobebäumen aus der obersten Kronenschicht der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN), Biomasseangaben bezogen auf 1 m^2 Rindenoberfläche

(F = Fläche; St = Stamm; i.K. = innere Krone; ä.K. = äußere Krone; Brom. = Bromelien; TS = tote organische Substanz)

Die **Abb. 56** und **57** zeigen die Verteilung der epiphytischen Biomasse auf den 8 Probebäumen über die Sektionen Stamm, innere und äußere Krone. Die absoluten Biomassen je Quadratmeter beprobte Fläche geben zunächst die bereits in **Abb. 55** beschriebene räumliche Verteilung über die Probebäume wieder. Das Maximum wurde auf dem Baum der oberen Kronenschicht der Fläche 8 gefunden (bis zu 11,5 kg m^{-2} in der inneren Krone). Der Stamm dieses Baumes war jedoch abgesehen von Hemiepihyten, die im Boden wurzeln, praktisch kahl. Diese Beobachtung kann als repräsentativ für den Waldtyp der unteren Pazifikhänge angesehen werden. Die außerordentlich hohe Biomasse in seiner Krone besteht zum größten Teil aus totem

Material, dichten, holzigen Ericaceen– und Clusiaceenbüschen und aus tankförmigen Bromelien (9 verschiedene Arten), zum Teil mit vegetativer Ausbreitung.

Die Blattoberflächen der beteiligten Arten wurden für alle Epiphytenproben im Labor fotografisch vermessen. Daraus lassen sich Deckungsgrade für die Pflanzen, bezogen auf die Rindenoberfläche der beprobten Stelle am Stamm oder Ast berechnen. Die Bromeliaceen erreichten auf dem höchsten Baum der Fläche 8 einen Deckungsgrad von über 100 %.

Gleichzeitig trat das Minimum an Epiphytenbiomasse in den mittleren und unteren Bestandesschichten desselben Waldtyps auf (75 – 651 g m^{-2}). Auf dem Probebaum der mittleren Bestandesschicht der Fläche 8 dominierten unter Einfluss des ausgeglicheneren Bestandesinnenklimas die Farne mit einem Gesamtdeckungsgrad von rund 32%. Auf dem untersuchten Baum der untersten Kronenschicht ereichten die Lianen und Hemiepiphyten mit 14 % den höchsten Deckungsgrad. An den Stämmen der größeren Bäume bildete die Gruppe der im Boden wurzelnden Pflanzen auf dieser Fläche die Hauptkomponente der Biomasse.

Eine Gemeinsamkeit aller beprobten Bäume ist die Konzentration der epiphytischen Biomasse auf den Ästen der inneren Kronen. Nur auf dem kleinsten Probebaum der Fläche 5 übertraf die Pflanzen- und Humusmasse am Stamm die Menge der inneren Krone, wenn man die Hemiepiphyten mitberücksichtigt. Allgemein liegen die Biomassen am Stamm und in der inneren Krone im windexponierten Wolkenwald dicht beieinander, die Minima befinden sich dort stets in der äußeren Krone.

Hier besteht ein wichtiger Unterschied zur Verteilung der Aufsitzerpflanzen im trockeneren Waldtyp der Fläche 8. Dort ist der Epiphytenbesatz (ohne im Boden wurzelnde Lianen und Hemiepihyten) stets am Stamm am geringsten. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich die Epiphyten auf der trockeneren und stärker saisonal geprägten Fläche 8 sehr stark in den inneren Kronenbereichen der höchsten Bäume konzentriert, während im windexponierten Wolkenwald praktisch jede verfügbare Fläche bedeckt ist.

Beim Vergleich dieser beiden Waldtypen auf der Pazifikseite in 1200 m NN und in 1450 m NN kommt den Unterschieden in der Biomasse und in der Verteilung der Bryophyten eine besonders wichtige Rolle zu. Das Vorkommen epiphytischer Bryophyten hängt in erster Linie von der Luftfeuchtigkeit und von ihren Schwankungen durch Strahlung, Temperaturunterschiede und

Windgeschwindigkeiten ab (Grubb und Whitmore, 1966; Grubb, 1977; Ellenberg, 1975; Wolf, 1993; Gradstein, 1999). Aufgrund ihrer poikilohydren Eigenschaften sind sie, ähnlich wie die Filmfarne (Hymenophyllaceen), mit denen sie nach Janzen (1983) ökologisch assoziiert sind, besonders gute Indikatoren für Unterschiede der Luftfeuchtigkeit und der horizontalen Niederschlagsmengen in verschiedenen Wolkenwaldzonen. Dementsprechend zeigt diese Gruppe im Untersuchungsgebiet eine besonders deutliche Abnahme absoluter und anteiliger Biomasse auf dem Transektabschnitt vom Wald in Kammnähe bis zu den tieferen, trockeneren Leelagen (**Abb. 56; 58**). Auf Fläche 5 lag der prozentuale Anteil der Bryophyten an der epiphytischen Gesamtbiomasse (einschließlich Humus und im Boden wurzelnder Pflanzen) nirgendwo unter 6 %. Stämme, dicke Kronenäste und Kronenperipherie sind an allen Bäumen fast vollständig mit Moosen überzogen. Den höchsten Anteil nehmen sie auf den äußeren Ästen ein (21 % – 59 % der Gesamtbiomasse, bis zu 714 g m^{-2}). Auf den Probebäumen der unteren Pazifikhänge (Fläche 8, **Abb. 56**) lag der maximale Anteil der Bryophyten ebenfalls in der Peripherie der Kronen (13 % – 56 %, bis zu 314 g m^{-2}). Auf den anderen Abschnitten fehlten sie in diesem Waldtyp dagegen fast ganz. Lediglich auf dem Baum der untersten Kronenschicht, im geschützten Bestandesinnenklima, hatten die Bryophyten am gesamten Baum einen hohen Anteil an der (im Vergleich zu den anderen Probebäumen sehr geringen) epiphytischen Gesamtbiomasse.

Auch krautige Epiphyten nahmen unter den klimatischen Bedingungen des Gebirgskammes einen deutlich höheren Anteil ein als auf der Fläche 8. So fehlte auf den Probebäumen der unteren Leelage beispielsweise die Familie der Cyclanthaceen, die auf der Atlantikseite und im Kammbereich erhebliche Anteile der Biomasse und hohe Deckungsgrade auf fast allen beprobten Individuen erreichte.

Auf dem Referenz – Probebaum aus der oberen Kronenschicht der Fläche 4, im „Elfin Forest“ der unmittelbaren Kammzone (Lawton und Dryer, 1980), wurde am Stamm und in der inneren Krone ein sehr hoher Anteil an Lianen und Hemiepiphyten registriert (**Abb. 57**). Die Bryophyten erreichten die höchste Biomasse in der äußeren Krone (408 g m^{-2}, das entspricht 53 % der epiphytischen Biomasse in diesem Kronenabschnitt). Die Biomasse der Farne war auf diesem Baum sehr gering, trotzdem lag ihr Gesamtdeckungsgrad dort mit 48 % für alle epiphytischen Komponenten am höchsten.

Auf dem Vergleichsbaum der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) nahmen die Bryophyten ebenfalls einen hohen Anteil in der äußeren Krone und im Stammbereich ein (**Abb. 57**). Auf den Ästen der inneren Krone waren sie schwächer vertreten. Ihr Anteil war dort jedoch bedeutender als auf den Probebäumen in derselben Höhenlage der Pazifikseite. Auffällig waren der hohe Anteil krautiger Pflanzen und die Beobachtung, dass das Maximum der epiphytischen Biomasse an diesem Baum in der äußeren Krone gefunden wurde. Dies lag an dem hohen Anteil holziger (schwerer) Pflanzen in diesem Kronenabschnitt, unter anderem Ericaceen und Melastomataceen.

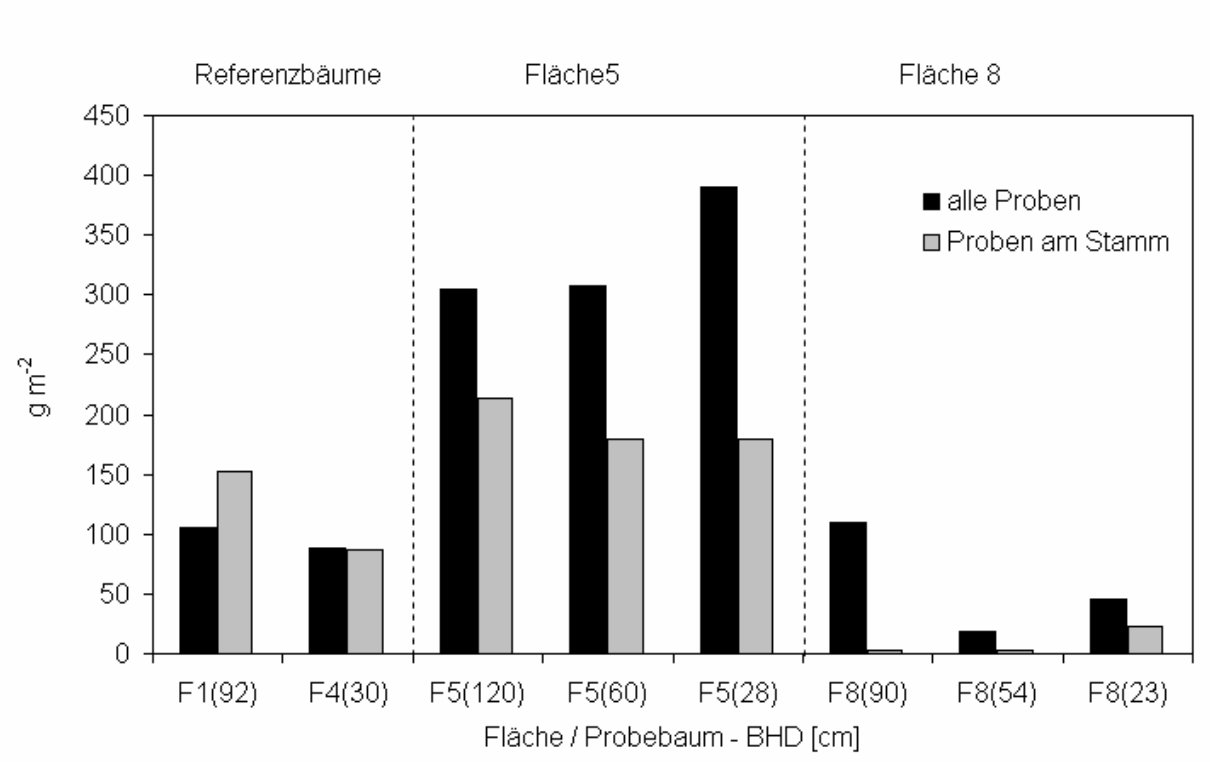


Abb. 58: Biomasse der Bryophyten, bezogen auf die beprobte Rindenoberfläche, auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Abb. 58 zeigt zusammenfassend die räumliche Verteilung der Biomasse von epiphytischen Bryophyten auf allen 8 Probebäumen. Das Maximum der mittleren Bryophytenmasse (bezogen auf die beprobte Rindenoberfläche) wurde für die Bäume der Fläche 5 registriert (bis zu knapp 500 g m^{-2}). Für die Fläche, die mit Abstand die höchsten horizontalen Niederschläge verzeichnet, war der Wert

überraschend niedrig. Dort wären bei Wiederholungsaufnahmen große Schwankungen zwischen den einzelnen Bäumen zu erwarten. Besonders klar zeigt sich die Abnahme der Moose an den Stämmen auf der Fläche 8 in den tieferen Lagen der Pazifikseite.

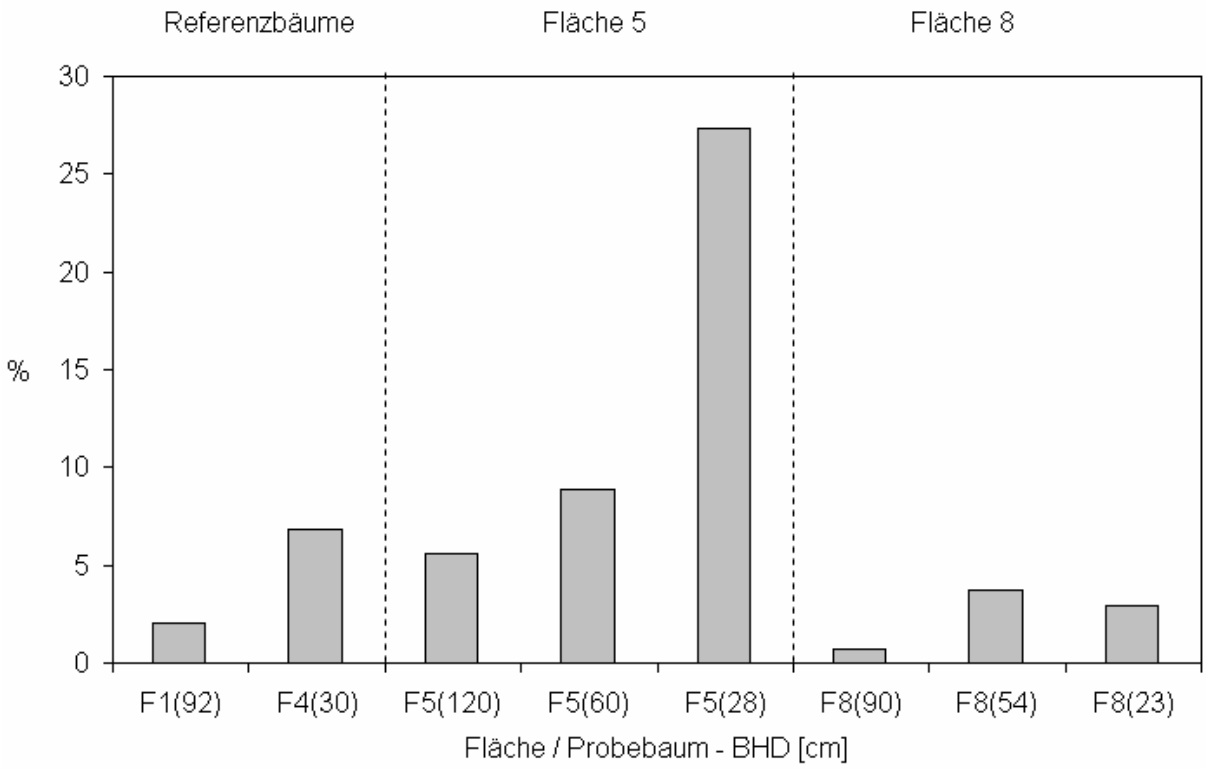


Abb. 59: Verteilung der Deckungsgrade von Filmfarnen (Hymenophyllaceen) über die Probebäume der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Filmfarne (Hymenophyllaceen) kamen auf allen 8 Probebäumen vor. **Abb. 59** zeigt die mittleren Deckungsgrade für diese Familie. Die maximalen Deckungsgrade dieser semipoikilohydren Pflanzen (Benzing, 1990) wurden im Kammbereich zwischen 1450 und 1500 m NN (Flächen 4 und 5) registriert. Dort lagen sie überall höher als 5 %. Auf Fläche 5 stieg die Bedeckung der Hautfarne vom Baum der oberen Kronenschicht zum Probebaum der unteren Kronenschicht stark an. Auf dem höchsten Baum der Parzelle konzentrierten sie sich vor allem im Stammbereich. Auf dem niedrigsten Baum kommen Hymenophyllaceen dagegen überall vor, insgesamt betrug ihr Deckungsgrad dort 27%. Auf den tiefer gelegenen Flächen 1 und 8 wurden geringere Deckungsgrade für diese Familie zwischen 0,7 % und 3,7 % registriert.

Die Flechten stellten unter den Epiphyten nur einen unbedeutenden Anteil an der Gesamtbiomasse. In den extrem feuchten Waldtypen um den Kammbereich fehlten sie fast ganz. Die höchste Menge an Flechten fand sich in den äußeren Ästen des Probebaumes der oberen Kronenschicht auf der Fläche 8 (7,1 g m^{-2}). An den Stämmen und Ästen der beiden anderen Bäume in diesem Waldtyp wurden geringere Flechtenmengen festgestellt (0,4 bis 1,1 g m^{-2}), ebenso in der äußeren Krone des Probebaumes in 1200 m NN auf der Atlantikseite.

3.3.5.3 Einfluss von Umweltfaktoren auf die Biomasse der epiphytischen Komponenten

Tab. 30: Statistische Zusammenhänge (Korrelationskoeffizient) zwischen epiphytischer Biomasse der acht Probebäume auf den Flächen 1, 4, 5 und 8 und klimatischen Faktoren (Regen und horizontale Niederschläge von März 2003 bis Dezember 2003, Temperaturmessungen von März 2003 bis Februar 2004)

	horizontale Niederschl. [mm] n = 7*	Regen [mm] n = 8	Regen + horizontale N. [mm] n = 7*	mittlere Temperatur [°C] n = 8
Bryophyten [g m^{-2}]				
Gesamt	0,92**			-0,68*
Stamm	0,98***	_	0,75*	-0,72*
innere Krone				
Äußere Krone	0,85**			-0,81**
holzige Pflanzen [g m^{-2}]				
Gesamt				
Stamm	0,69*		_	-0,65*
innere Krone				
äußere Krone		0,71*		
krautige Pflanzen + Bromelien [g m^{-2}]				
Gesamt				
Stamm	0,90**	_	_	-0,78*
innere Krone				
äußere Krone				
Humus [g m^{-2}]				
Gesamt	0,86**			-0,68*
Stamm		_	_	
innere Krone				
äußere Krone				
Gesamtbiomasse [g m^{-2}]				
Gesamt	0,92**			-0,94***
Stamm				
innere Krone				
äußere Krone		0,64*	0,71*	

*** mit Ausnahme der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN)**

In **Tab. 30** sind die signifikanten Korrelationskoeffizienten zwischen den Biomassen der einzelnen epiphytischen Komponenten (g m^{-2}, bezogen auf die beprobte Fläche) jeweils für den gesamten Probebaum, sowie für den Stamm, die innere und die äußere Krone dargestellt. Dabei sind die 8 Probebäume der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) einbezogen. Als wichtigster Faktor für den Epiphytenbewuchs erweist sich hier die Menge der horizontalen Niederschläge. Diese haben einen signifikanten Einfluss auf alle epiphytischen Komponenten, besonders im Stammbereich der Probebäume. Die mittleren Temperaturen im Bestand stellen den zweiten bedeutenden Faktor für die Verteilung der epiphytischen Biomasse entlang des Transekts dar. Es bestehen negative, signifikante Zusammenhänge zu allen epiphytischen Komponenten, das gilt in erster Linie für die Aufsitzerpflanzen an den Stämmen der Probebäume. Der Klimafaktor Regenmenge beeinflusst nach **Tab. 30** nur die holzigen Epiphyten (meist Ericaceen, Clusiaceen und Melastomataceen) signifikant. Diese fallen jedoch als schwerste Biomassekomponente (neben holzigen Lianen und Hemiepiphyten) besonders ins Gewicht, so dass auch eine signifikante Beziehung zwischen der Regenmenge und der gesamten epiphytischen Biomasse besteht. Es ließen sich keine statistischen Zusammenhänge zwischen Klimafaktoren und den im Boden wurzelnden Lianen und Hemiepiphyten feststellen.

Als wichtigster Indikator unter den epiphytischen Komponenten bestätigen sich hier die Bryophyten, ihre Verteilung über die Probebäume und Probebaumabschnitte zeigt die häufigsten und besonders enge Korrelationen. Der statistische Zusammenhang zwischen der Bryophytenbiomasse am Stamm und der Menge der horizontalen Niederschläge ließ sich am besten durch eine logarithmische Ausgleichsfunktion darstellen (**Abb. 60**; die Daten von Fläche 4, wo mit großem Abstand das Maximum dieser Niederschläge erreicht wurde, sind nicht berücksichtigt).

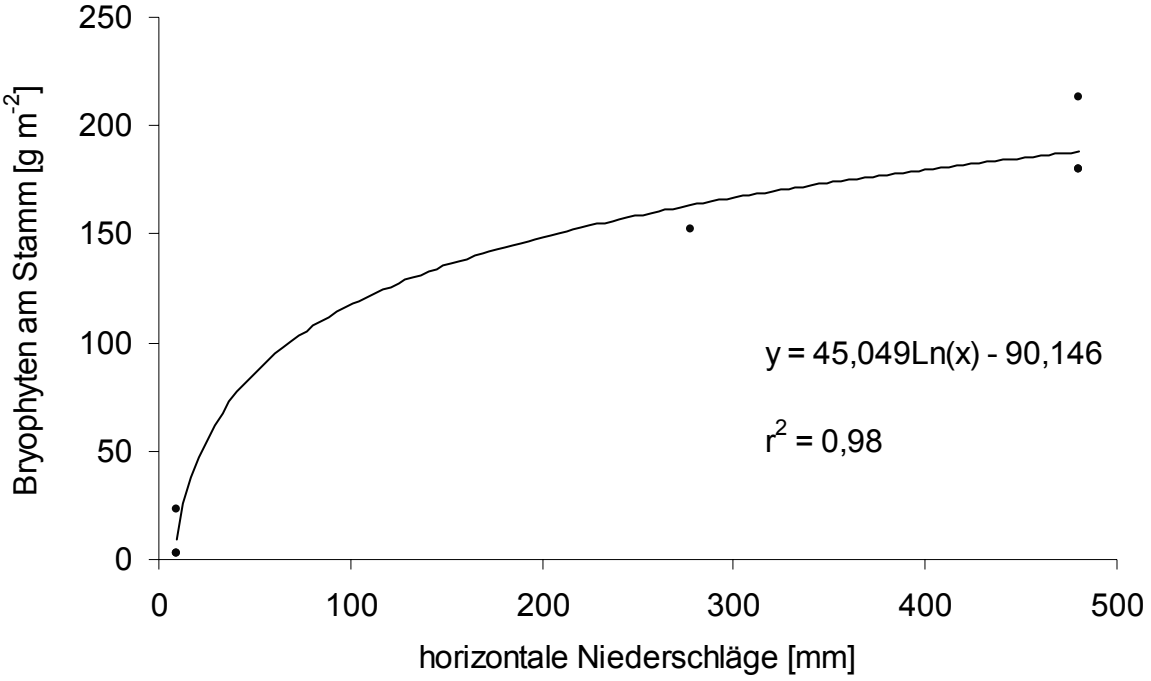


Abb. 60: Zusammenhang zwischen horizontalen Niederschlägen (März 2003 bis Dezember 2003) und der Trockenmasse der Bryophyten am Stamm der Probebäume auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN); n = 7

Für die Deckungsgrade der Hymenophyllaceen auf den Bäumen der verschiedenen Probeflächen wurden keine signifikanten Korrelationen mit Klimaparametern gefunden. Die Deckungsgrade dieser Familie sind jedoch an den tiefer gelegenen Endpunkten des Transekts deutlich geringer als im gleichmäßig kühl – feuchten Klima des Kammbereichs.

3.3.5.4 Diversität der Epiphyten

In **Tab. 26** und **27** und in **Abb. 61** sind die Artenzahlen vaskulärer Epiphyten bezogen auf die beprobte Fläche je Baum dargestellt.

Die höchste Artendichte von vaskulären Epiphyten wurde im Kammbereich registriert, sie lag zwischen 18 und 37 Spezies je m^2 beprobte Rindenoberfläche. Dabei sind die Extremwerte der Kammzone (auf dem Probebaum der obersten Kronenschicht und dem der unteren Bestandesschicht der Fläche 5) verzerrt, da die beprobte Fläche zwischen den Bäumen stark schwankte. Während die Rindenoberfläche für alle Epiphytenproben bei den drei kleinsten Bäumen zwischen

1,7 und 1,8 m^2 lag, erreichte sie an den drei höchsten Probebäumen zwischen 5,0 und 5,9 m^2. Möglicherweise flacht die Artenzunahme mit der Zunahme der Probefläche in diesem Bereich bereits ab. Die Bestimmung eines Minimumareals für Epiphyten auf einem Baum ist jedoch problematisch, da am Stamm und in verschiedenen Kronenabschnitten verschiedenen Pflanzengemeinschaften zu erwarten sind (Benzing, 1990; Ingram und Nadkarni, 1993; Zotz und Andrade, 2002).

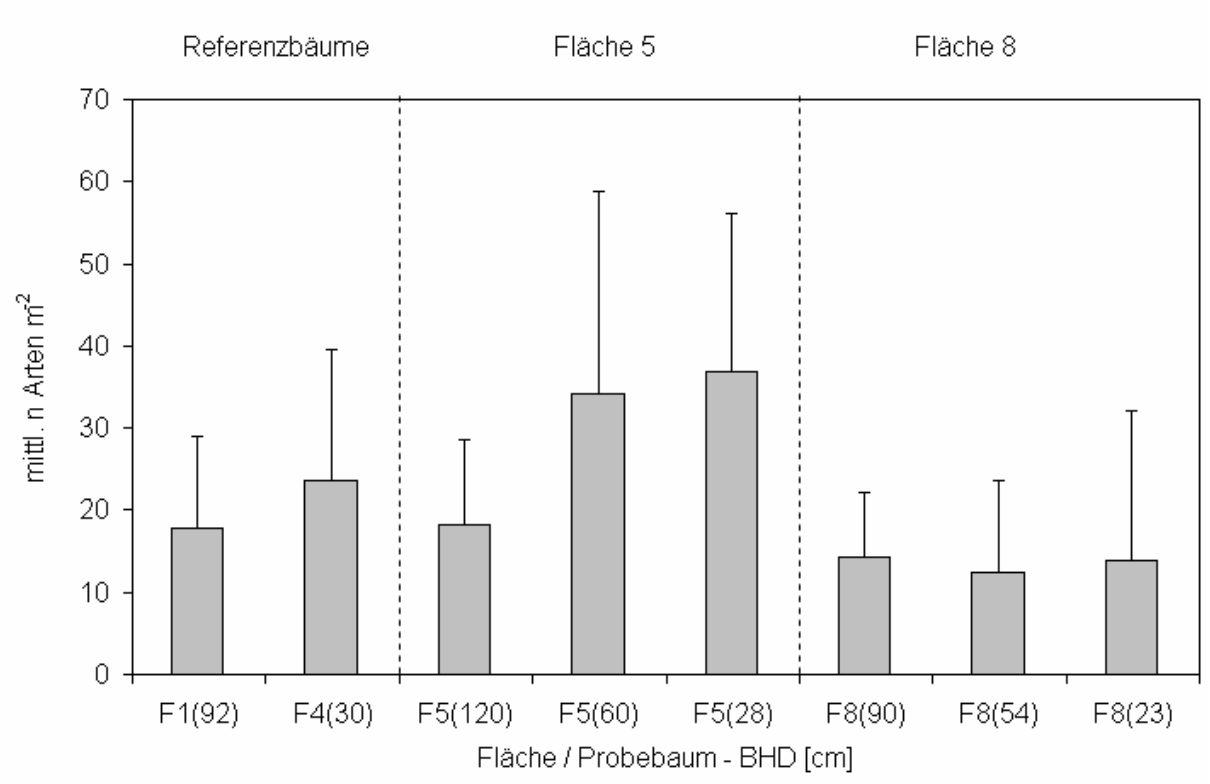


Abb. 61: Verteilung der Artenanzahl vaskulärer Epiphyten, bezogen auf die gesamte beprobte Rindenoberfläche, auf den Probebäumen der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Abb. 62 verdeutlicht die Zusammenhänge zwischen absoluter und flächenbezogener Artenmenge, da die Gesamtartenzahl pro Baum einbezogen wurde. Der Baum mit der maximalen Artendichte (Fläche 5, mittlere Kronenschicht) weist mit 73 unterscheidbaren Arten auch den höchsten absoluten Wert auf. Bei den absoluten Zahlen kehrt sich jedoch das Verhältnis für den höchsten und den kleinsten Baum auf dieser Fläche um. Während der kleinste Baum die höchste flächenbezogene Artenzahl aufwies, liegt die absolute Artenzahl beim Individuum aus der obersten Kronenschicht deutlich höher. Auf diesem Baum waren die holzigen Pflanzen die artenreichste Gruppe. Es konnten 22 Arten unterschieden werden. Wichtige identifizierbare Familien waren dabei Ericaceen, Clusiaceen und Araliaccen. Auf dem

mittelgroßen Probebaum überwog dagegen die Artenzahl der krautigen Epiphyten (34 Arten). Hier traten unter den bestimmbaren Familien besonders häufig Orchidaceen (8 Arten), Bromeliaccen (7 Arten), Araceen, Piperaceen und Gesneriaceen auf.

Das flächenbezogene Minimum der Artenzahlen wurde für die Probebäume der Fläche 8 registriert. Die Dichte liegt für alle drei Bäume fast konstant zwischen 13 und 14 Arten je m^2 (**Tab. 27**). Die absoluten Zahlen nahmen kontinuierlich vom höchsten zum kleinsten Probebaum ab.

Auf den Referenzbäumen der Flächen 1 und 4 lagen die mittleren Artenzahlen bei 18 und 24 je m^2 beprobte Fläche. Auf dem Probebaum in 1200 m NN auf der Atlantikseite waren die Farne die Gruppe mit der höchsten Diversität, es konnten insgesamt 24 Arten unterschieden werden.

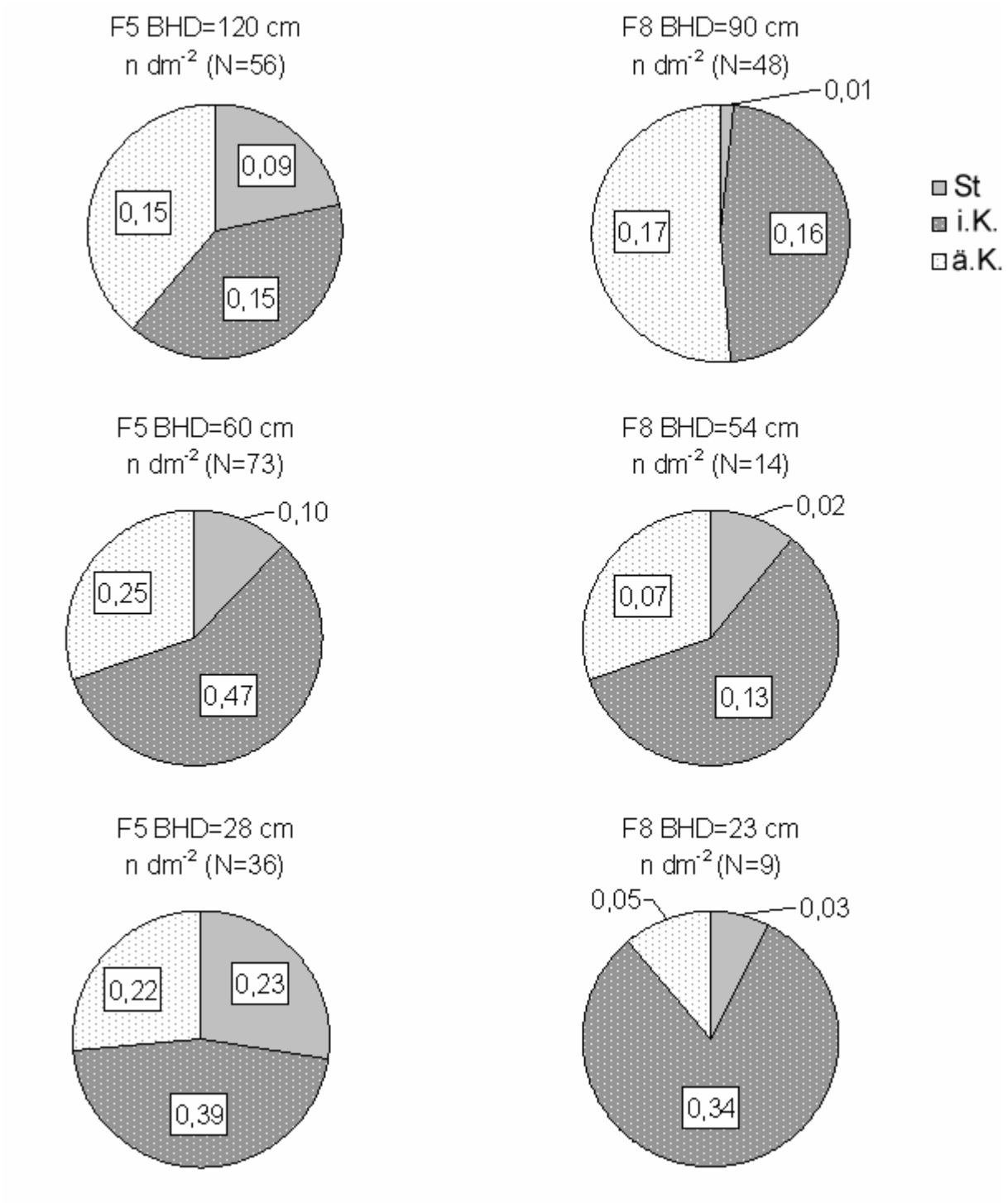


Abb. 62: Verteilung der Artendichte je dm^2 (Gefäßpflanzen) auf den Probebäumen der Flächen 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

(N = Gesamtartenzahl je Probebaum; St = Stamm; i.K. = innere Krone; ä.K. = äußere Krone)

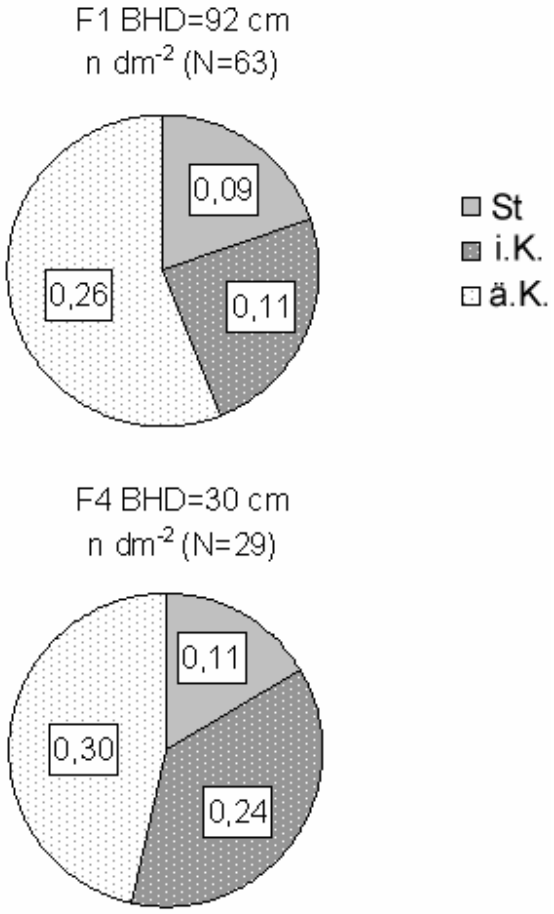


Abb. 63: Verteilung der Artendichte je dm^2 (Gefäßpflanzen) auf den Referenzprobebäumen aus der oberen Kronenschicht der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) und 4 (Kammlage, 1500 m NN)

(N = Gesamtartenzahl je Probebaum; St = Stamm; i.K. = innere Krone; ä.K. = äußere Krone)

Die **Abb. 62** und **63** zeigen auch die Verteilung der Artenvielfalt in den verschiedenen Abschnitten (Stamm, innere und äußere Krone) der Probebäume. Grundsätzlich wurde die geringste Diversität fast immer am Stamm gefunden. Hier sind sicher die Beschattung und die vertikale Ausrichtung des Lebensraums entscheidende begrenzende Faktoren. Ein bedeutender Unterschied zwischen den Flächen 5 und 8 liegt in der Verteilung der Artendiversität über die Probebäume. Analog zur Biomasse konzentriert sich die Diversität auf den Probebäumen der Fläche 8 hauptsächlich auf den Ästen der inneren Krone, auf dem Baum der obersten Kronenschicht ist der Anteil der Diversität zwischen innerer und äußerer Kronen allerdings fast ausgeglichen. Dort finden sich fast 100 % der gesamten

epiphytischen Artenvielfalt dieses Baums, darunter 13 verschiedene Farne, 11 Orchideenarten und 9 Arten von Bromelien. Im Bereich des Gebirgskammes sind die beteiligten Arten gleichmäßiger über die verschiedenen Sektionen der Bäume verteilt.

Auf den vier Bäumen der höchsten Kronenschicht (Flächen 1, 4, 5 und 8) war die Artendichte auf den äußeren Kronenteilen mindestens so hoch wie in der inneren Krone. Auf den Bäumen der mittleren und unteren Bestandesschichten überwog die epiphytische Diversität auf den inneren Ästen der Kronen.

Identifizierbare Familien, die auf allen Probebäumen vorkamen, waren die Orchideen und die Hymenophyllaceen. Zu den hochfrequenten Familien, die höchstens auf einem oder 2 Bäumen fehlten, jedoch auf allen Versuchsflächen vertreten waren, zählten die Ericaceen, Araceen, Piperaceen und Bromeliaceen.

Die Zusammenhänge zwischen Epiphytendiversität und klimatischen Faktoren gingen ansatzweise schon aus der Analyse der Beziehungen zwischen einzelnen Pflanzengruppen und Klimabedingungen im **Kap. 3.3.5.3** hervor. Für die flächenbezogene Artenzahl waren die Menge der horizontalen Niederschläge (r^2 = 0,63*; n = 7) und die mittlere Temperatur (r^2 = 0,52*; n = 8) die wichtigsten erfassten Einflussgrößen.

3.5.5.5 Humuseigenschaften

Zum Vergleich der Nährstoffversorgung der Aufsitzerpflanzen durch den Kronenhumus wurden Mischproben vom Stamm und von der Krone der höchsten Probebäume auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) analysiert. Am Probebaum der Fläche 8 gab es keinen Humus am Stamm. Aufgrund der geringen Stichprobenanzahl (n = 5) konnten die Beziehungen zwischen der Epiphytenflora und den Substrateigenschaften nicht statistisch analysiert werden.

Auf dem Probebaum des feuchteren Waldtyps (Fläche 5), der die höhere epiphytische Biomasse je Hektar aufweist, wurde die höchste effektive Kationenaustauschkapazität (bei gleichzeitig höchster Azidität) im Kronenhumus gemessen (**Abb. 64**). Die Bodenproben von diesem Baum waren am besten mit Calcium, Magnesium, Eisen, Kupfer und Zink versorgt. Außerdem waren dort die

Gehalte von Stickstoff (**Tab. 31**) und Phosphor im Stammbereich am höchsten, im Humus der Baumkrone waren sie dagegen vergleichsweise gering.

Bei den Probenahmen in diesem Waldtyp wurden in den Baumkronen (bis etwa 20 Meter über dem Waldboden) Regenwürmer gefunden. Ameisen waren dagegen in allen drei Waldtypen im Kronenraum sehr häufig und sind durch Nestbau ebenfalls an der Bildung des organischen Substrates beteiligt. Der Vergleich zwischen den Humusmischproben vom Stammbereich und aus der Krone für die beiden höchsten Probebäume der Flächen 1 und 5 zeigt ein deutliches Maximum fast aller Elementkonzentrationen am Stamm.

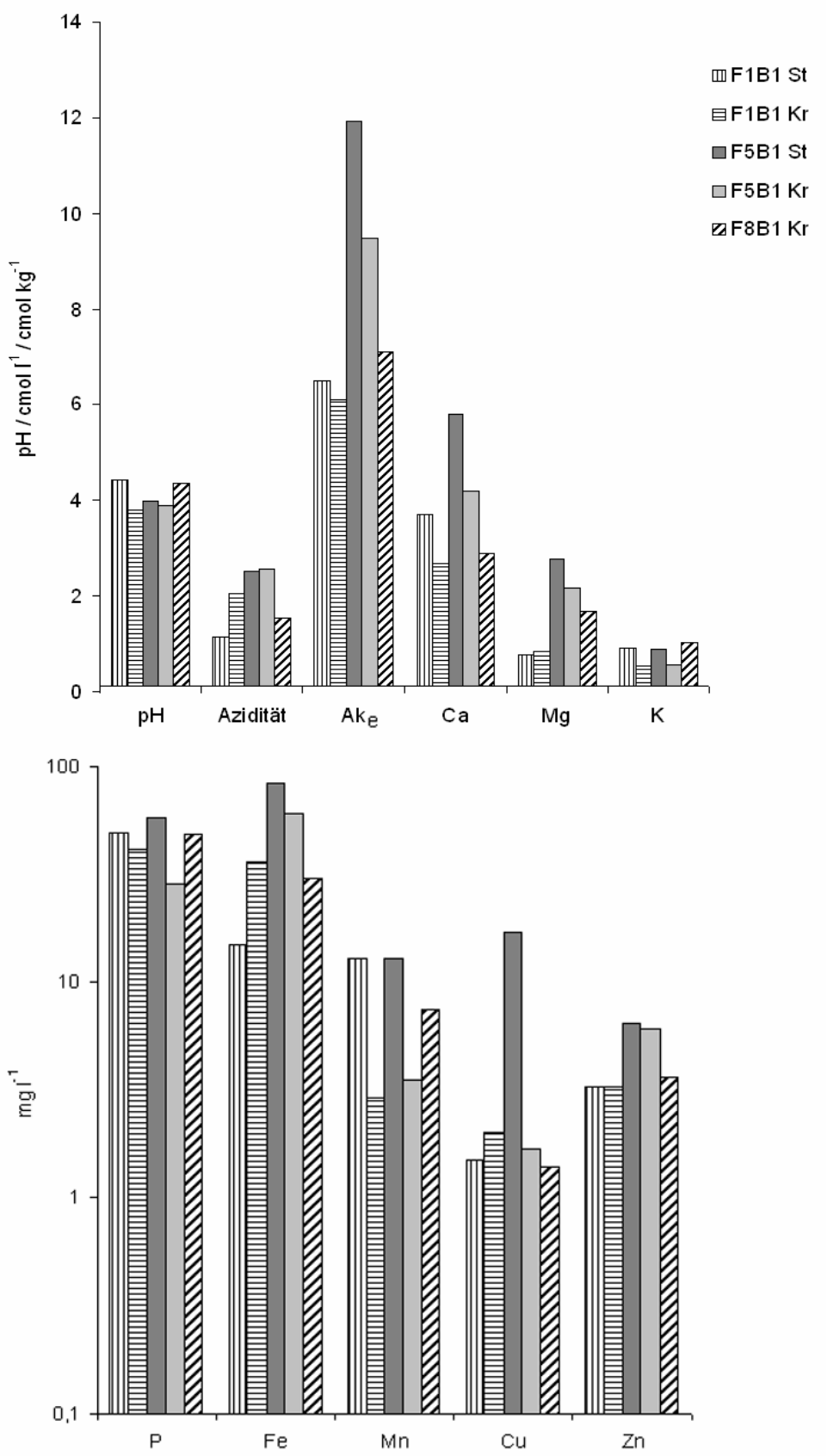


Abb. 64: Chemische Eigenschaften der Humusproben aus dem Stamm- (St) und Kronenbereich (Kr) der Probebäume aus der obersten Kronenschicht auf den Flächen1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Tab. 31: N - Gehalte der Humusproben aus dem Stamm- (St) und Kronenbereich (Kr) der Probebäume aus der obersten Kronenschicht auf den Flächen1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Fläche	Probebaum	Mischprobe	N total [%]
1	1	Stamm	1,85
1		Krone	1,82
5	1	Stamm	2,13
5		Krone	1,72
8	1	Krone	1,65

3.3.5.6 Blattflächen der Epiphyten

Für alle Epiphytenproben wurde im Labor die gesamte Blattfläche mit Digitalfotos bestimmt. Dazu wurden alle vorkommenden Blatt – Typen (Unterscheidung nach Form und Größe) auf einer Bezugsfläche fotografiert und am Rechner vermessen. Für jede vorkommende differenzierbare Pflanzenart wurden die Blätter je Probe abgezählt und mit dem Flächenwert des entsprechenden Blatt – Typs multipliziert (vg. **Kap. 2.4.3.4**).

Für die Flächen 5 und 8, für die jeweils die Ergebnisse von drei Probebäumen (untere, mittlere und höchste Kronenschicht) vorliegen, konnte über die Durchmesserverteilung der Bäume der Blattflächenindex (LAI_E) der Epiphyten für den Bestand hochgerechnet werden. **Tab. 32** zeigt zunächst die absoluten einseitigen Blattoberflächen der Epiphyten auf den 8 Probebäumen, die analog zur Biomasse aus den Werten der einzelnen Proben berechnet wurden.

Tab. 32: Berechnete einseitige Blattoberfläche aller Epiphyten je Probebaum

Fläche Höhe ü. NN	Probe-baum Nr.	BHD [cm]	Blattoberfläche Epiphyten [m^2]
1 **1200 m**	1	92	217,1
4 **1500 m**	1	32	49,8
5 **1450 m**	1	120	96,7
	2	60	41,3
	3	28	8,8
8 **1200 m**	1	90	132,2
	2	54	35,8
	3	23	0,003

Für die Bäume der obersten Kronenschicht der hochwüchsigen Bestände auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) mit Brusthöhendurchmessern von über 90 cm ergaben sich Gesamtblattflächen epiphytischer Pflanzen zwischen 98 und über 217 m^2. Für den deutlich kleineren Baum aus der obersten Bestandesschicht am Gebirgskamm (1500 m NN) wurden rund 50 m^2 epiphytische Blattfläche berechnet. Das Minimum der epiphytischen Blattflächen fand sich, analog zu Biomasse und Artenvielfalt, auf der Leeseite des Transekts in 1200 m NN, in der mittleren und unteren Bestandesschicht. Die große Bedeutung der Epiphyten für hydrologische Prozesse und Nährstoffkreisläufe im Untersuchungsgebiet wird klar, wenn man die LAI – Werte der Aufsitzerpflanzen über die Durchmesserverteilung der Bäume für den gesamten Bestand hochrechnet. Für den stark von horizontalen Niederschlägen beeinflussten Wald der Fläche 5 und für den stärker saisonal geprägten Wald der tiefer gelegenen Pazifikhänge lag der LAI_E gleich hoch bei 1,7 m^2 m^{-2}.

Die Epiphytenblattflächen ließen sich mit den Gesamtbiomassen der einzelnen Proben (einschließlich Humus und Lianen, bzw. Hemiepiphyten, ohne Bryophyten) korrelieren (r^2 = 0,81***; n = 49). Aus der Regressionsanalyse ergibt sich folgender linearer Zusammenhang:

$$\text{Biomasse [g]} = 2135{,}9 \text{ Blattfläche [cm}^2\text{]} - 288{,}24$$

Vor der Entnahme der Proben wurden die entsprechenden Stamm- und Astabschnitte von mehreren Seiten fotografiert. Aus diesen Digitalfotos konnten die Blattoberflächen der einzelnen epiphytischen Gefäßpflanzen – Komponenten (Farne, krautige, holzige Pflanzen) abgeschätzt werden. Im Gegensatz zu den exakten fotografischen Vermessungen im Labor traten dabei als Fehlerquellen Blattüberlagerungen und fotografische Verzerrungen auf. Das führte bei sehr großen Blattflächen zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Werte.

Außerdem wurde im Feld der Deckungsgrad der epiphytischen Moose notiert und die mittlere Mächtigkeit der Moosschicht je Probe bestimmt. Die anschließende Korrelationsanalyse ergab enge, höchst signifikante Beziehungen zwischen den Ergebnissen dieser Schätzverfahren für Blattflächen und Moosvolumen und den tatsächlichen exakt fotografisch vermessenen Blattoberflächen bzw. mit der im Labor bestimmten Bryophytenbiomasse der Proben. Die Ergebnisse für die einzelnen floristischen Komponenten der Aufsitzerpflanzen sind in **Abb. 65** und **66** dargestellt: Die Blattflächen für Farne, krautige Pflanzen und Bromelien werden durch die Ausgleichsfunktion um das 2,3 bis 2,6 – fache unterschätzt. Der Faktor für die Unterschätzung der Blattfläche holziger Epiphyten liegt unter 1,5. Die enge Korrelation zwischen der Blattfläche, die mit Hilfe der Fotos geschätzt wurde und dem im Labor ermittelten Wert weist darauf hin, dass die Methode für diese Pflanzengruppen relativ zuverlässig ist (**Abb. 65**). Die Schätzung der Biomasse der Bryophyten mit Hilfe der Bestimmung von Deckungsgrad und mittlerer Mächtigkeit der Moosschicht ist dagegen deutlich unsicherer, wie die Korrelation mit der tatsächlichen Biomasse zeigt.

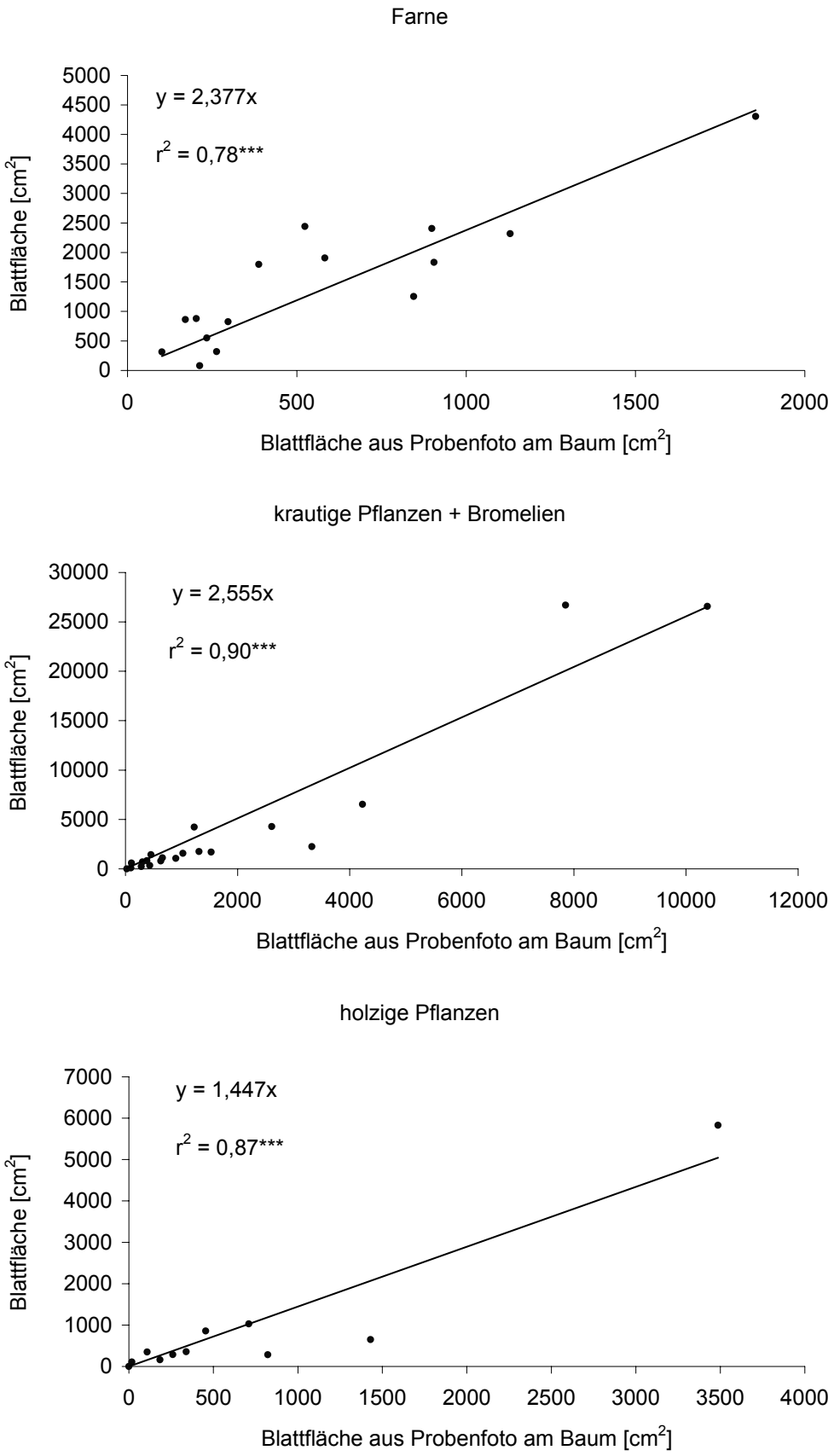


Abb. 65: Beziehungen zwischen den Ergebnissen von Blattflächenermittlung durch Digitalfotos am Baum und den Ergebnissen der exakten fotografischen Vermessung im Labor für verschiedene epiphytische Komponenten (Gefäßpflanzen)

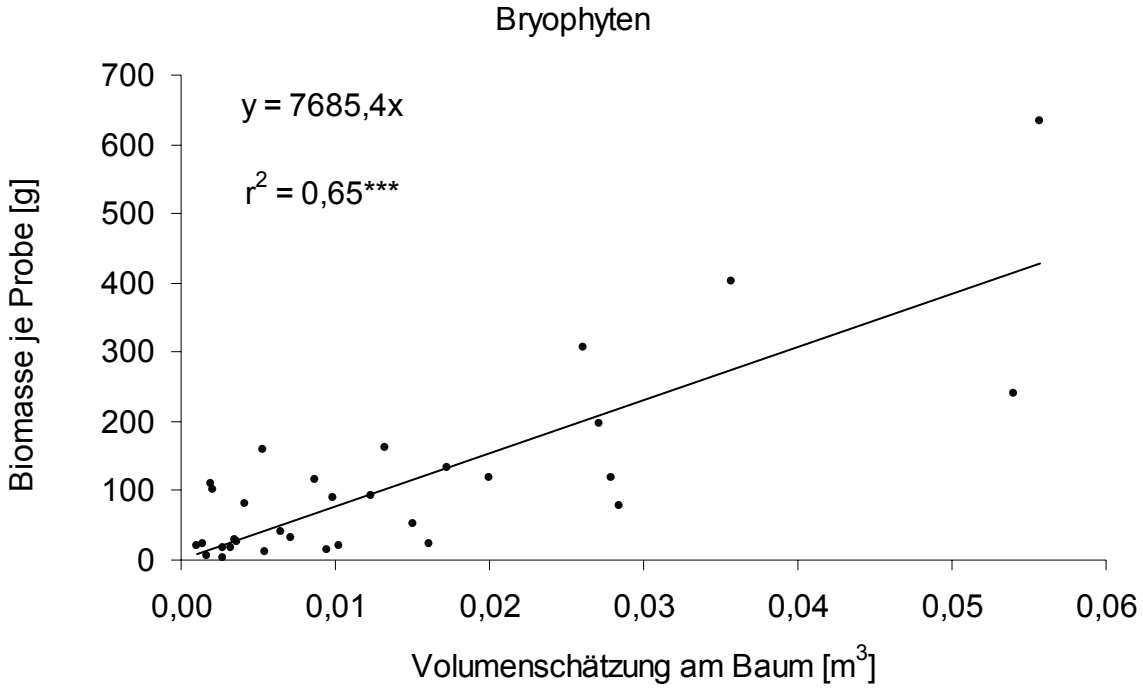


Abb. 66: Beziehung zwischen den Ergebnissen der Volumenschätzung der Bryophyten am Baum und der im Labor ermittelten Biomasse

Demnach lassen sich mit digitalen Aufnahmen im Feld Ergebnisse erzielen, die für Blattflächen- oder Biomasseschätzungen verwendet werden können. Aus der Beobachtung, dass die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen besonders mit der Biomasse und Zusammensetzung der Aufsitzerpflanzen an den Stämmen der Probebäume korreliert sind (**Kap. 3.3.5.3**), ergibt sich damit eine vereinfachte und zuverlässige Methode zur Beurteilung der Epiphytenflora. Mit Hilfe von Maßstabseilen lassen sich die Stammfotos skalieren und entzerren. Auf diese Weise können mit reduziertem Aufwand mehrere Stämme aus verschiedenen Durchmesserbereichen im Bestand erfasst werden. Die Methode wäre sehr gut für die Gewinnung von Informationen für die Klassifizierung verschiedener Waldtypen einsetzbar. Für eine Beurteilung der Artenvielfalt der Epiphyten ist man jedoch auf destruktive Methoden und auf den Zugang zum Kronenraum angewiesen, wo sich der größte Anteil des Artenspektrums befindet (**Kap. 3.3.5.4**; **Abb. 62** und **63**).

3.4 Walddynamik

3.4.1 Störungen und Totholz

Störungen

Auf einem 50 m breiten Streifen entlang des Transekts (Gesamtfläche: 12,5 ha) wurden von März 2003 bis Februar 2004 alle zusammengebrochenen Bäume aus der oberen und mittleren Kronenschicht gezählt. Im Kammbereich und in dem strauchartigen Wald des Steilhanges auf der Atlantikseite zwischen 1400 und 1500 m NN wurden Bäume über 6 m Höhe berücksichtigt, in den übrigen Waldtypen Bäume über 10 m. **Abb. 67** zeigt die räumliche und zeitliche Verteilung der zusammengebrochenen Bäume auf dem Probestreifen. Insgesamt wurden im Untersuchungszeitraum 65 Zusammenbrüche registriert. Für den gesamten Transekt ergibt sich daraus eine Anzahl von 5,2 umgestürzten Bäumen pro Hektar und Jahr.

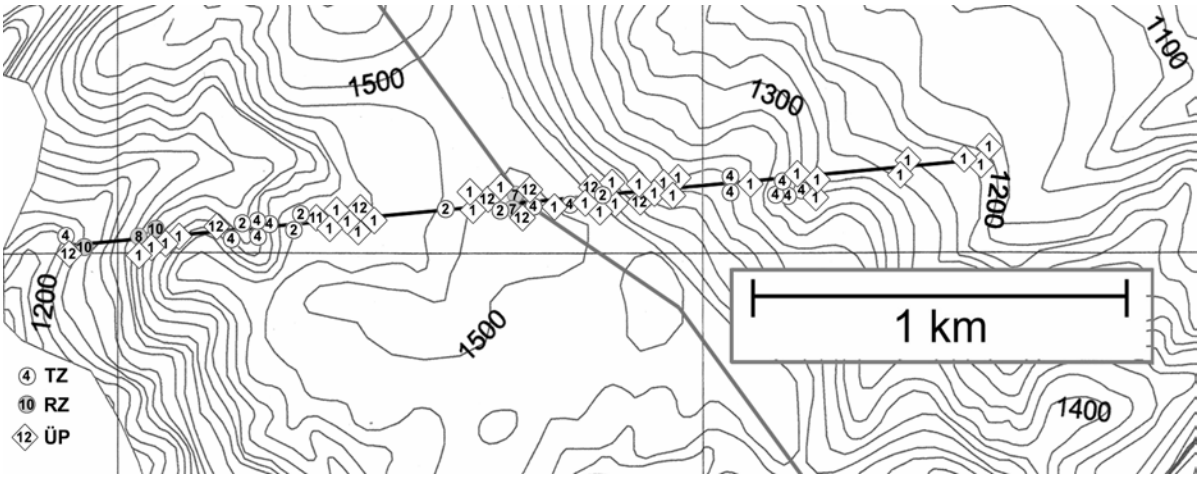


Abb. 67 Kartierung aller zusammengebrochenen Bäume der oberen und mittleren Bestandesschicht auf einem 50 m breiten Streifen entlang des Transekts (März 2003 bis Februar 2004), die Zahlen bezeichnen den Monat des jeweiligen Schadereignisses (TZ = Trockenzeit; RZ = Regenzeit; ÜP = Übergangsperiode)

Knapp 82 % aller Zusammenbrüche (53 Bäume) sind auf nur drei große Störungsereignisse zurückzuführen (April 2003, Dezember 2003, Januar 2004), die jeweils das gesamte Untersuchungsgebiet betrafen. Die größten Schäden fielen in die Übergangsphase von der Regenzeit zur Trockenzeit (Dezember bis Januar), die durch anhaltend starke Passatwinde mit hohen Spitzengeschwindigkeiten gekennzeichnet ist. Dazu kam im Beobachtungszeitraum eine für diese Jahreszeit

extrem überhöhte Regenmenge, die oberhalb der monatlichen Werte der eigentlichen Regenperiode lag (vgl. **Kap. 3.1.1.1**). Dies führte auf dem gesamten Transekt, besonders jedoch im flachen Kammbereich zu einer Destabilisierung der Böden.

In der Regenzeit (Mai bis Oktober) kam es auf dem Probestreifen dagegen nur zu wenigen Schäden, da die Windgeschwindigkeiten in dieser Periode abnehmen (**Kap. 1.3.4.2** und **Kap. 3.1.3**). Von August bis Oktober wurden nur in den Steillagen der Pazifikseite vereinzelte, entwurzelte Bäume erfasst. Es kam in dieser Jahreszeit jedoch sehr häufig zu Erdrutschen in Verbindung mit anhaltenden Regenfällen. Dadurch wurden zum Teil auch größere Waldflächen an Steilhängen auf beiden Seiten des Transekts zerstört (außerhalb des Probestreifens).

Die Räumliche Verteilung der Bestandesschäden war ebenfalls geklumpt. In **Abb. 68** sind die Zusammenbrüche in den einzelnen Höhenstufen des Transekts zur besseren Vergleichbarkeit auf einen Hektar hochgerechnet dargestellt.

Bei einer Einteilung in 100 m – Höhenstufen folgt die Verteilung der zusammengebrochenen Bäume etwa dem Höhen– und Klimagradienten (Niederschläge, Windgeschwindigkeit, vgl. **Kap. 3.1.1** und **3.1.3**) auf dem Transekt. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Höhenlage und Anzahl der Zusammenbrüche je Hektar (r^2 = 0,61*; n = 6). Das Maximum liegt bei 9,4 Bäumen ha^{-1} a^{-1} für den 1,6 ha großen Bereich von 1400 m NN auf der Atlantikseite bis zum Gebirgskamm (1500 m NN), also im Bereich des „Elfin Forest“ nach Lawton und Dryer (1980). Die geringsten Anzahlen zusammengebrochener Bäume fanden sich dagegen an den tiefer gelegenen Endpunkten des Transekts.

Die höhere Auflösung von 50 m – Höhenstufen zeigt dagegen weitere Maxima in den mittleren Höhenlagen des Untersuchungsgebietes (**Abb. 68**). Auf der Atlantikseite handelt es sich dabei um starke, jedoch eher kleinräumige Sturmschäden in Beständen direkt auf oder hinter Kammlagen (**Abb. 67**). Diese Standorte sind besonders intensiv dem Passatwind oder Verwirbelungen ausgesetzt. Dort fanden sich viele abgebrochene Stämme. Auf der Pazifikseite häuften sich vor allem entwurzelte Bäume in den steilsten Abschnitten des Transekts.

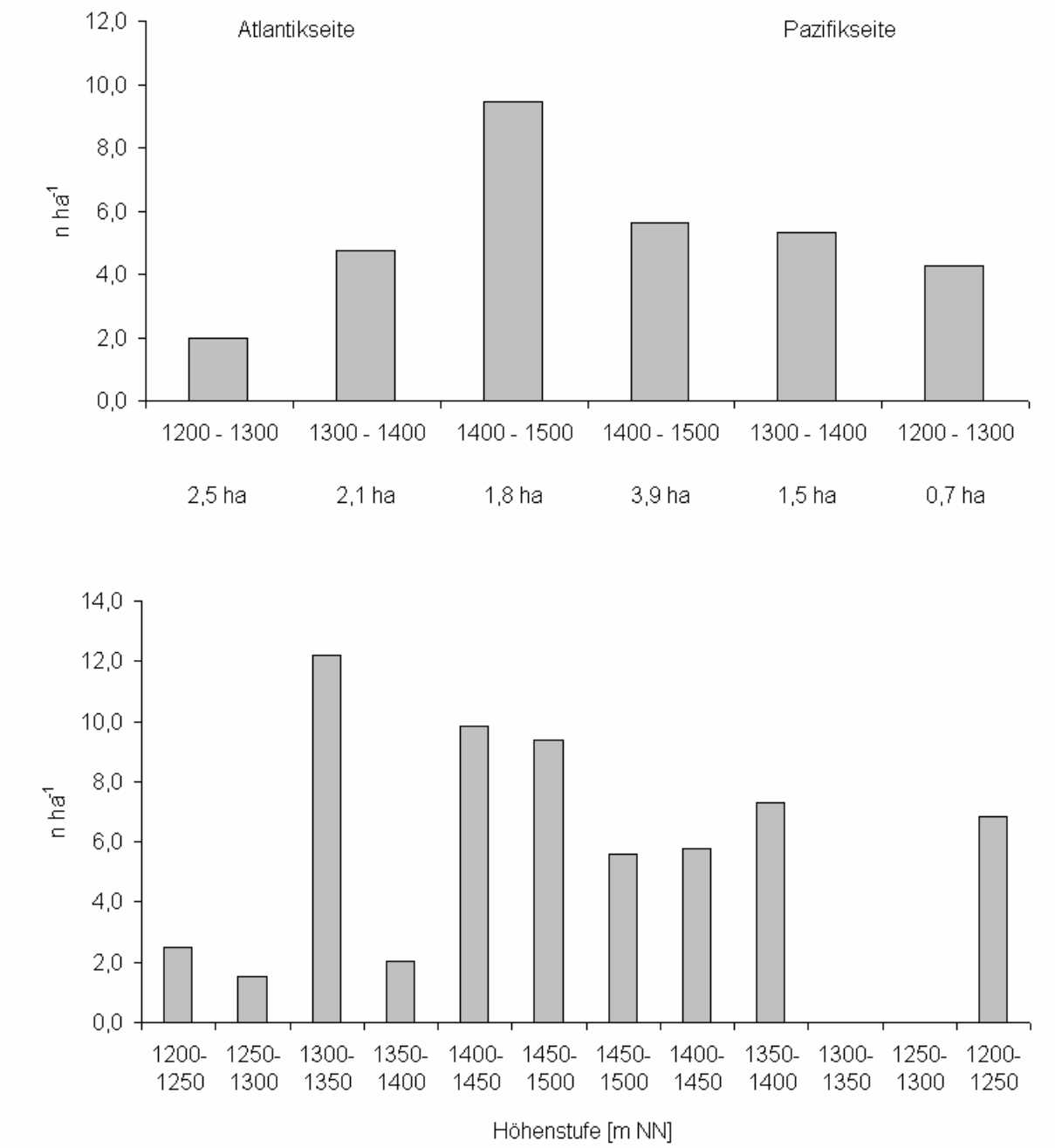


Abb. 68: Anzahl der zusammengebrochenen Bäume (n ha^{-1}) von März 2003 bis Februar 2004 je Höhenstufe entlang des Transekts, oben: Betrachtung von 100 m – Höhenstufen, unten: 50 m Höhenstufen

Die umgestürzten Bäume wurden nicht im Gelände vermessen. Man kann davon ausgehen, dass aufgrund ihres höheren Alters und ihrer Epiphytenmasse überwiegend die höchsten Bäume zusammenbrechen. Demnach kann man das Holzvolumen, das bei Schadereignissen anfällt, dadurch abschätzen, indem man die Oberhöhe nach Weise (1880) für die einzelnen Waldtypen zugrunde legt (vgl. **Kap. 2.5.1**). Dazu wird der mittlere Durchmesser der 20 % stärksten Bäume eines

Bestandes bestimmt. Das Volumen des Oberhöhenbaumes wurde entsprechend der BHD – Höhenregression aus **Kap. 3.3.1.1** berechnet und anschließend mit der Anzahl der zusammengebrochenen Bäume in der entsprechenden topographischen Höhenstufe multipliziert (**Tab. 33**). Zur Klassifizierung und Verbreitung der verschiedenen Waldtypen, zu denen die Versuchsflächen gezählt werden, vergleiche **Kap. 3.3.1.3**. Die Zuordnung der Waldformationen zu den entsprechenden Höhenstufen geht aus der kartographischen Darstellung in **Abb. A5** hervor.

Tab. 33: Volumen der zusammengebrochenen Bäume von März 2003 bis Februar 2004 und dessen Relation zu Gesamtholzvolumen und Zuwachs des verbleibenden Bestandes, bezogen auf die einzelnen Versuchsflächen

Fläche	**1**	**2**	**3***	**4***	**5**	**7**	**8**
Höhe über NN [m]	1200	1320	1440	1500	1450	1260	1200
Exposition	40°	60°	60°	80°	260°	275°	255°
Holzvolumen [m^3 ha^{-1}]	680	450	150	240	770	850	690
Oberhöhe (nach Weise) [m]	19,6	13,6	7,7	9,3	14,7	20,7	20,0
Zuwachs [m^3 ha^{-1} a^{-1}]	11,9			9,5			12,8
Anteil des Holzvolumens der Bäume > 10 m (6m)* am Bestandesvolumen	99%	72%	47%	96%	99%	97%	98%
zusammengebrochene Individuen [n ha^{-1} a^{-1}]	2,5	4,8	6,0	9,4	5,6	4,3	4,3
Volumen des Oberhöhen – Baums [m^3]	1,5	0,9	0,1	0,4	1,7	2,2	1,7
Volumen der zusammengebrochenen Bäume [m^3 ha^{-1} a^{-1}]	3,8	4,3	0,6	3,8	9,5	9,5	7,3
Anteil am Gesamtholzvolumen (lebender Bestand)	0,6%	1,0%	0,4%	1,6%	1,2%	1,1%	1,1%
Anteil am Zuwachs	32%			40%			57%

*** im Bereich der sehr niedrigen Waldformationen zwischen 1400 m NN auf der Atlantikseite und dem Gebirgskamm (Flächen 3 und 4) wurden auf dem Probestreifen zusammengebrochene Individuen bereits ab 6 m Höhe erfasst**

Das größte jährliche Holzvolumen aus Schadereignissen (9,9 m^3 ha^{-1} a^{-1}) fiel demnach im Waldtyp der Fläche 5 an, im windexponierten Wolkenwald nach Lawton und Dryer (1980). Dies entsprach dort 1,3 % des Bestandesvolumens lebender Bäume. Für die Waldtypen der Tieflagen sind nur geringfügig niedrigere Holzmengen aus Schadereignissen anzunehmen. Das durch zusammengebrochene Bäume angefallene Holzvolumen betrug dort um 1 % des Bestandesvolumens. Der geringen Anzahl umgestürzter Bäume für die Höhenstufe der Fläche 1 (Atlantikseite 1200 bis 1250 m NN, 2,5 Bäume ha^{-1} a^{-1}) stehen zahlreiche Schadereignisse in dieser Höhenstufe außerhalb des Probestreifens gegenüber, so dass der tatsächliche Wert für diesen Waldtyp wahrscheinlich über der Angabe in **Tab. 33** liegt. Die geringwüchsigen Wälder auf der Kuppe und am Oberhang der Atlantikseite sind zwar extrem windexponiert, aber die zahlreichen zusammengebrochenen Individuen haben aufgrund der geringen Dimensionen in der Summe niedrige Volumenwerte. Dies gilt besonders für die strauchartige Vegetation auf Fläche 3 (Atlantikseite, 1440 m NN). Auf der Kuppe wurde allerdings der höchste Anteil am lebenden Gesamtholzvolumen des Bestandes (1,6 %) geworfen. Die Variationsbreite des Anteils der in einem Jahr zusammengebrochenen Bäume am Bestandesvolumen der 7 Versuchsflächen war damit insgesamt gering (0,4 bis 1,6 %). Demnach ergeben sich theoretische „Turnover“ – Raten von weniger als 100 Jahren für die Wälder auf dem Gebirgskamm und von weniger als 200 Jahren für die beiden Flächen an den Endpunkten des Transekts. Es ist allerdings problematisch, solche Rückschlüsse aus den Beobachtungen eines einzigen Jahres zu ziehen, besonders wenn man die völlig untypische Wetterlage in den Monaten von Dezember bis Februar berücksichtigt (**Kap. 3.1.1.1**), die in direktem Zusammenhang mit der Anzahl der Schadereignisse stand.

Für den Wald im Kammbereich und an den Endpunkten des Transekts (Flächen 1, 4 und 8) konnten Zuwachswerte für den Zeitraum von Juni 2003 bis Juni 2004 ermittelt werden (**Kap. 3.4.3**). Daraus lässt sich ableiten, dass in den Wäldern des Untersuchungsgebietes zwischen 32 % und 60 % des Holzvolumens, das jährlich zuwächst, bei Störereignissen wieder ausfällt.

Zwischen dem Holzvolumen aus Schadereignissen im Untersuchungszeitraum, das für die verschiedenen Waldtypen hochgerechnet wurde und der Totholzmenge, die auf den entsprechenden Versuchsflächen im Rahmen der Bestandesaufnahmen

ermittelt wurde (alle Zersetzungsgrade), besteht ein hochsignifikanter Zusammenhang (r^2 = 0,71**; n = 7).

Totholz

Die auf den Versuchsflächen ermittelten Totholzvorräte lagen zwischen 26 und 56 m^3 ha^{-1} (**Tab. 34**). Dabei fand sich das Maximum im vorratsreichen und windexponierten Waldtyp in 1450 m NN auf der Pazifikseite, während das geringste absolute Totholzvolumen in der strauchartigen Vegetation am steilen östlichen Oberhang (Luvseite) registriert wurde. Der Anteil an stehendem Totholz war auf den steilsten Flächen 2 (Atlantikseite, 1320 m NN), 3 (Atlantikseite 1440 m NN) und 7 (Pazifikseite 1260 m NN) mit unter 10 % sehr gering. Auf den weniger stark geneigten Flächen (Mittelwert < 25°, vgl. **Kap. 3.3.1.2**; **Abb. 29** bis **Abb. 35**) lag der Anteil von stehendem Totholz am Gesamttotholzvolumen dagegen um 50 %. Zwischen mittlerer Neigung der Versuchsflächen und dem Anteil von stehendem Totholz besteht ein höchst signifikanter, negativer Zusammenhang (r^2 = 0,87***; n = 7).

Tab. 34: Totholzvolumen je ha für die einzelnen Versuchsflächen (stehend: BHD ≥ 5 cm; liegend: Mittendurchmesser ≥ 5 cm)

	Totholzvolumen [m^3 ha^{-1}]				
Fläche:	**liegend**	**%**	**stehend**	**%**	**gesamt**
1	18,6	53	16,2	47	34,8
2	34,0	91	3,4	9	37,4
3	26,0	94	1,8	6	27,8
4	12,8	44	16,2	56	29
5	27,6	49	28,8	51	56,4
7	37,2	91	3,6	9	40,8
8	21,0	55	17,0	45	38

Der prozentuale Anteil der Totholzmenge am Gesamtholzvolumen der Versuchsflächen zeigt eine ähnliche Verteilung wie die Anzahl zusammengebrochener Bäume je Hektar und Jahr, bezogen auf 100 m – Höhenstufen (**Abb. 68**; **Abb. 69**). So besteht auch für den Totholzanteil ein signifikanter Zusammenhang zur topographischen Höhe der Fläche (r^2 = 0,50*; n = 7). Der maximale Totholzanteil findet sich in den flachen, staunassen und windexponierten Abschnitten des Gebirgskammes.

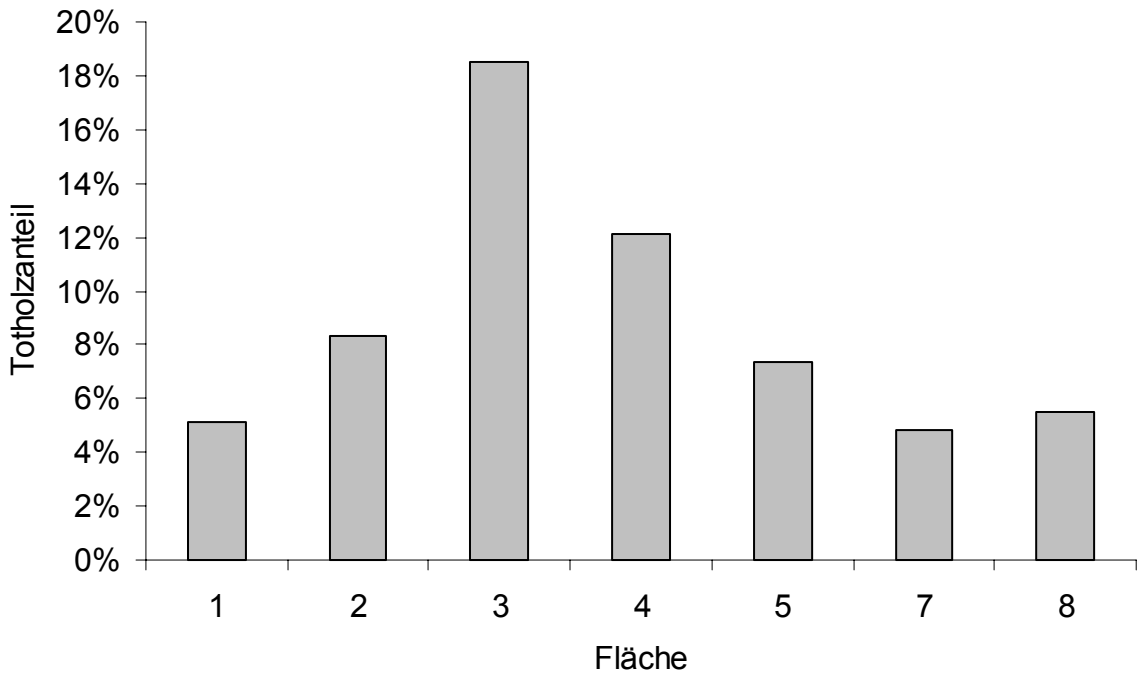


Abb. 69: Anteil von Totholzvolumen (stehend und liegend) am Volumen des verbleibenden Bestandes für die Versuchsflächen

3.4.2 Verjüngungsdynamik

Wachstum und Dichte

Über die Verjüngungsschicht liegen vergleichbare Daten für die Versuchsflächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8 vor (**Tab. 35**). Auf jeder dieser Flächen wurde die Strauchschicht (holzige und krautige Pflanzen, Farne und Lianen zwischen 0,5 und 5 m Höhe) in drei Quadraten (je 4 m^2) aufgenommen. Innerhalb dieser drei Probeflächen wurde die Krautschicht in Probequadraten von 1 m^2 Größe untersucht.

Die Pflanzendichte der Strauchschicht schwankte nur mäßig zwischen den Versuchsflächen, von rund 57000 bis 103000 Stück je Hektar. (Eine Grafik mit der Darstellung der Pflanzendichte für alle untersuchten Unterflächen befindet sich im Anhang (**Abb. A6** bis **Abb. A12**).

Tab. 35: Ergebnisse der Verjüngungsaufnahmen für die Versuchsflächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8

Fläche	**1**	**2**	**4**	**5**	**7**	**8**
Höhe über NN [m]	1200	1320	1500	1450	1260	1200
Exposition	40° (NO)	60° (NO)	80° (O)	260° (W)	275° (W)	255° (SW)
	Strauchschicht (0,5 bis 5 m Höhe)					
Dichte [n ha^{-1}]	78300	57500	59100	103300	65800	56600
Standardabweichung (n = 3)	13800	6300	11500	68000	21800	12830
Pflanzenvolumen [m^3 ha $^{-1}$]	4,3	12,7	10,7	7,7	7,9	7,7
mittlere Höhe Sts. [m]	0,98	1,25	1,13	0,94	0,90	1,06
Standardabweichung	0,52	0,83	0,71	0,49	0,80	0,60
Deckungsgrad [%]	110	170	90	150	120	90
Artenzahl [n m^{-2}]*	2,3	2,3	1,8	2,8	2,6	1,8
	Krautschicht (bis 0,5 m Höhe)					
Dichte [n m^{-2}]	31	23	34	81	16	34
Deckungsgrad [%]	90	110	70	110	90	70
Artenzahl [n m^{-2}]*	10,7	9,7	11	9	6,3	6,7

(Sts. = Strauchschicht)

*** die Anzahl der Arten wurde für Strauch– und Krautschicht getrennt ermittelt, Überschneidungen sind möglich**

Für die Mehrzahl der Bestände lag die mittlere Pflanzendichte der Strauchschicht um 60000 Stück je Hektar. Die höchste Anzahl von über 103000 Pflanzen je Hektar wurde auf Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) registriert. Dort trat gleichzeitig die dichteste Krautschicht auf (n = 81 m^{-2}). Der Wald war in diesem Bereich durch ein sehr lockeres Kronendach charakterisiert, die mittlere Überschirmung lag nur bei 72 % (**Kap. 3.3.1.2**; **Abb. 36**). Das höchste berechnete Pflanzenvolumen für die Strauchschicht wurde auf Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN) registriert und betrug knapp 13 m^3 ha^{-1}. Dort waren die Pflanzen im Mittel auch am höchsten und wiesen den größten Gesamtdeckungsgrad der Strauchschicht auf (170 %). Die Deckungsgrade der Strauch– und der Krautschicht waren auf den Unterflächen überraschenderweise positiv miteinander korreliert. (r^2 = 0,32**; n = 20). Die niedrigsten Deckungsgrade für Strauch– (90 %) und Krautschicht (70 %) fanden sich unter dem lichten Kronendach auf dem Gebirgskamm (mittlere Überschirmung 79 %) und gleichzeitig unter dem dicht geschlossenen Kronendach der Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) bei einer mittleren Überschirmung von 92 %.

Unter den sehr heterogenen standörtlichen Bedingungen und aufgrund der hohen Artenvielfalt (**Tab. 35**) entlang des Transekts war nur ein schwacher negativer Zusammenhang zwischen Pflanzendichte in der Verjüngungsschicht und der Kronenüberschirmung auf den Unterflächen nachweisbar (r^2 = 0,20*; n = 19; **Abb. 70,** für die Korrelation wurde der Überschirmungswert einer Unterfläche auf der Fläche 5 entfernt, dort war wenige Wochen vor der fotografischen Messung ein großer Baum abgebrochen). Die Überschirmung auf den übrigen 19 Unterflächen schwankte zwischen 74 und 97 %. Besonders bei den niedrigen Überschirmungswerten gibt es eine sehr starke Streuung der Pflanzenzahlen in der Strauch– und Krautschicht. Die Abhängigkeit der Verjüngungsdichte von der Öffnung des Kronendaches ist vor allem auf Unterschiede des Lichtangebotes zurückzuführen. Die Kronenstrukturen beeinflussen auch die Niederschlagsmengen im Bestand (vgl. **Kap. 3.3.4**). Es bestand jedoch keine Korrelation zwischen der Pflanzendichte unter dem Baumbestand und den Bestandesniederschlagsmengen. Es wurden auch keine statistischen Zusammenhänge zwischen Gesamtdeckungsgraden der Strauch– und Krautschicht und der Überschirmung, beziehungsweise den Bestandesniederschlägen gefunden.

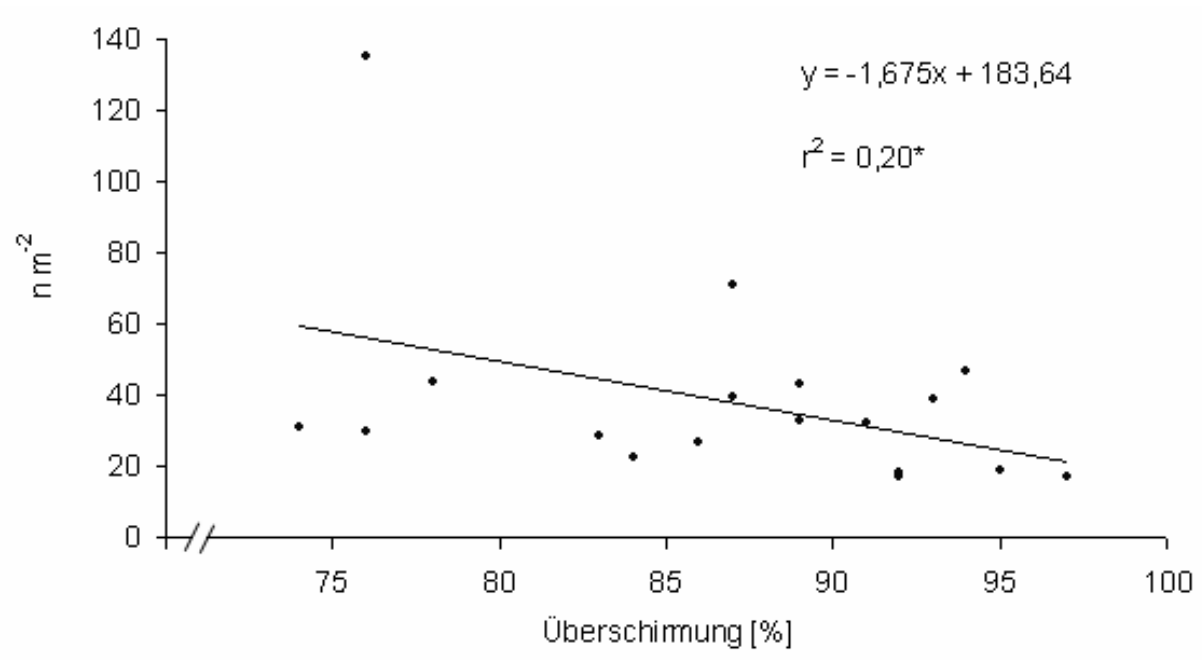


Abb. 70: Zusammenhang zwischen Überschirmung und Pflanzenzahl je m^2 in der Kraut- und Strauchschicht für alle Versuchsflächen / Unterflächen (n = 19)

Auch über den Einfluss von Bodeneigenschaften auf Dichte und Wachstum der Verjüngungsschicht gibt es nur sehr wenige statistisch gesicherte Ergebnisse. Die Mächtigkeit der Humusauflage, die im Untersuchungsgebiet zwischen 0,5 und 2 cm lag, ist offenbar ein wichtiger Faktor für die Anzahl der Keimlinge (r^2 = 0,52*; n = 8; Aufnahmezeitraum der Verjüngungsflächen von Januar bis März 2004). Hohe Eisengehalte stellen vermutlich eher einen negativen Faktor für das Pflanzenwachstum dar (mittlere Höhe der Pflanzen in der Strauchschicht): r^2 = 0,38*; n = 8. Diese schwachen Korrelationen beruhen jedoch auf sehr kleinen Stichproben, gleichzeitig gibt es keine Informationen über die Altersunterschiede in der Verjüngungsschicht der verschiedenen Flächen (Unterflächen). Die Artenvielfalt und unterschiedliche Artenzusammensetzung erschweren den Vergleich noch weiter.

Artenvielfalt und Zusammensetzung

Für die Bestimmung der Pflanzen aus den Verjüngungsaufnahmen stand kein erfahrener Botaniker zur Verfügung. Deshalb ließ sich lediglich die Anzahl der differenzierbaren Arten in der Strauch– und Krautschicht für die untersuchten Flächen erfassen. Die räumliche Verteilung der Artenanzahlen in der Strauchschicht folgte, anders als in der Baumschicht (vgl. **Kap. 3.3.2.1**; **Tab. 20**), keinem klaren Trend (**Tab. 35**). Sie schwankte zwischen 1,8 und 2,8 Arten je m^2. In der Krautschicht wurden auf den Versuchsflächen der Atlantikseite und im Kammbereich zwischen 10 und 11 Arten je m^2 registriert, auf der Leeseite des Transekts lag der Wert unter 10.

Die Zusammensetzung der Strauchschicht (Unterscheidung von holzigen und krautigen Pflanzen, Farnen, Palmen und Lianen) ist für die Flächen 1, 2, 4, 5, 7 und 8 in **Abb. 71** dargestellt. Die prozentualen Anteile dieser Gruppen und die Pflanzendichte werden der mittleren Kronenüberschirmung auf den entsprechenden Versuchsflächen gegenübergestellt.

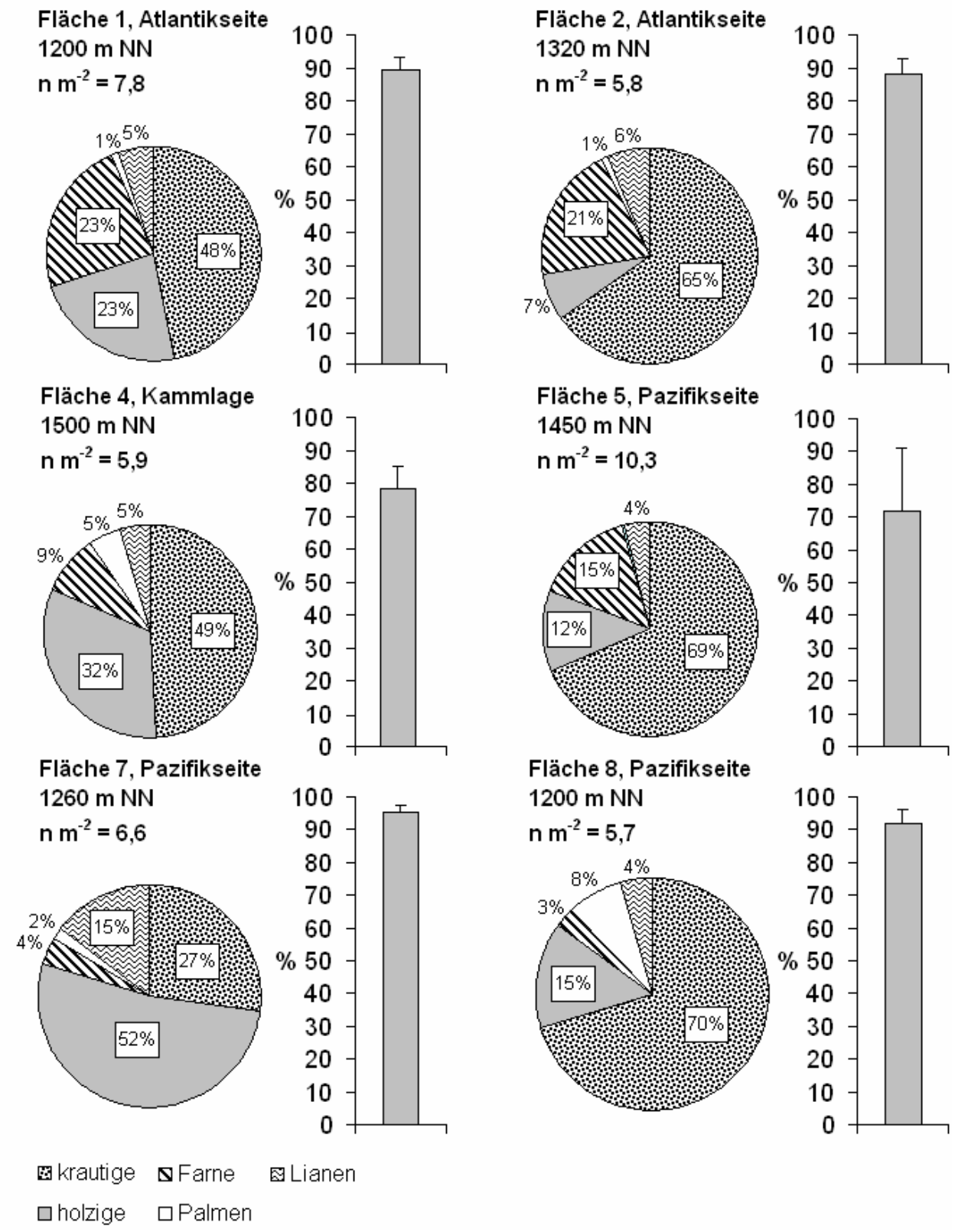


Abb. 71: Zusammensetzung und Pflanzendichte der Strauchschicht (Pflanzen zwischen 0,5 und 5 m Höhe) für sechs Versuchsflächen entlang des Transekts (Anteil an der Gesamtpflanzenzahl, Aufnahmefläche jeweils 12 m^2), daneben ist die mittlere Kronenüberschirmung (mit Standardabweichung, n = 8) der Flächen angegeben

Eine klare Tendenz zeigt sich bei der Verteilung der Farne in der Strauchschicht über die Flächen des Transekts. Es wurde eine Abnahme von Ost nach West festgestellt. Damit folgt ihre Verteilung etwa dem topographischen Gradienten, der für die Regenmengen entlang des Transekts festgestellt wurde.

In **Kap. 3.3.1.2** wurde bereits auf die typischen Vertreter holziger Pflanzen in der Strauchschicht eingegangen (Individuen mit BHD > 5 cm). Da es keine vollständige Artenidentifikation gab, können hier nur einige Ergänzungen zum Artenspektrum genannt werden. Außerdem ließen sich einige dominante Familien der Strauch– und Krautschicht eindeutig bestimmen.

Auf Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN) machten die krautigen Pflanzen in der Strauchschicht etwa die Hälfte der Individuen aus. Hier dominierten vor allem Acanthaceen und Rubiaceen, die stellenweise flächendeckend auftraten und Höhen von über einem Meter erreichen. (Die Acanthaceen zählten zu den häufigsten Vertretern der Strauchschicht im gesamten Untersuchungsgebiet mit Ausnahme der unmittelbaren Kammzone.) Krautige Piperaceen fanden sich dagegen häufig in der Krautschicht der Fläche 1. An diesem Standort wurde mit knapp einem Viertel der höchste Anteil von Farnen an der Gesamtindividuenzahl registriert.

Die Häufigkeit von Störungen nimmt mit zunehmender topographischer Höhe zu (**Kap. 3.4.1**) und die Kronendachdichte nimmt infolgedessen ab. Dementsprechend wurde auf Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN) eine geringere mittlere Überschirmung (88 %) mit einer höheren Standardabweichung festgestellt als im tiefer gelegenen Waldtyp (**Abb. 71**). Unter dem relativ lichten Schirm der höheren Bäume im oberen Abschnitt der Fläche (Unterflächen 4 und 5: Überschirmung 79 bis 87 % fanden sich neben den Acanthaceen vor allem Heliconien, teilweise flächendeckend. Daneben gehörten viele Vertreter der Gattung *Hoffmannia* und *Psychotria* zu den krautigen Pflanzen in der Strauchschicht. Insgesamt machten die krautigen Pflanzen in der Strauchschicht der Fläche 2 einen Anteil an 65 % an der Gesamtindividuenzahl aus. In der Krautschicht kamen dazu noch die im gesamten Untersuchungsgebiet (mit Ausnahme der unmittelbaren Kammzone) sehr abundante *Pilea* sp. (Urticaceen) und vereinzelte Vertreter von Araceen, Bromeliaceen und Orchidaceen, bei denen es sich zum Teil um abgestürzte Epiphyten handelte, die unter günstigen Bedingungen (Licht) teilweise auch am Boden überleben können. Der Anteil der Farne in der Strauchschicht lag mit 21 % der Gesamtindividuenanzahl auch hier verhältnismäßig

hoch. Zu den holzigen Pflanzen zählte außer den bereits in **Kap. 3.3.1.2** erwähnten Arten auch *Psychotria elata*. Als bestimmbare Baumarten traten *Guarea* sp. und zahlreiche Keimlinge von *Pterocarpus rohrii* im Bereich der Versuchsfläche in der Verjüngung auf.

Auf Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN) ist das Kronendach mit einer mittleren Überschirmung von 79 % noch offener (**Abb. 71**). Ein weiterer Standortfaktor für die Bodenvegetation ist hier der starke Stauwassereinfluss im Oberboden, besonders auf der östlichen Hälfte der Fläche. Der Anteil krautiger Pflanzen lag bei 49 %, auch hier waren die Gattungen *Heliconia* und *Psychotria* sehr häufig vertreten. Im Kammbereich des Transekts (Flächen 3 bis 5) ist das Vorkommen von Hautfarnen (*Hymenophyllaceen*) und *Selaginella* sp. in der Krautschicht typisch. In den tieferen Lagen fehlen diese Komponenten.

Außer den bereits in **Kap. 3.3.1.2** erwähnten holzigen Arten konnten in der Strauchschicht noch Ericaceen bestimmt werden. Die Palme *Chamaedorea* sp. trat flächendeckend in sumpfigen Abschnitten auf. Im Kammbereich zwischen 1400 m NN und 1500 m NN ist das Vorkommen der Bambusart *Chusquea* sp. in größeren Bestandeslücken besonders charakteristisch.

Auf Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN) wurde die geringste mittlere Überschirmung (71 %) mit der höchsten Standardabweichung festgestellt (**Abb. 71**). Die gesamte Pflanzendichte, der Anteil der krautigen Pflanzen an der Strauchschicht und die Artenzahl waren in diesem Waldtyp sehr hoch (**Tab. 35**; **Abb. 71**). In den offenen Bereichen war *Heliconia* sp. die dominante Art unter den nicht holzigen Pflanzen. Daneben kamen besonders häufig krautige Acanthaceen, Costaceen sowie die Gattungen *Hoffmannia* und *Psychotria* vor. Der Anteil der Farne lag bei 15 %. In der Krautschicht war *Pilea* sp. sehr abundant. Hier traten auch (wie am Gebirgskamm) Filmfarne und *Selaginella* sp. am Boden auf. Unter den holzigen Pflanzen der Strauchschicht konnten zusätzlich zu den bereits in **Kap. 3.3.1.2** genannten Arten noch *Malvaviscus palmanus*, *Psychotria* sp., sowie die Baumarten *Elaeagia auriculate*, *Guarea* sp. und *Ardisia palmana* identifiziert werden.

Das Kronendach der Flächen 7 und 8 in den tieferen Lagen der Pazifikseite des Transekts war gleichmäßig dicht geschlossen, die mittlere Überschirmung lag in beiden Fällen über 90 % (**Abb. 71**). Die Zusammensetzung der Vegetation in der Strauch- und Krautschicht wies jedoch wichtige Unterschiede auf. Die Bedeutung der

Farne war auf beiden Flächen mit einem Anteil von unter 5 % nur noch gering. Auf Fläche 7 wurde mit über 50 % der höchste Anteil an holzigen Pflanzen in der Strauchschicht festgestellt. Davon konnten vor allem Piperaceen und Verjüngung der Baumart *Trophis mexicana* bestimmt werden. Zu den krautigen Pflanzen über 50 cm Höhe zählten unter anderem Acanthaceen, Costaceen, Cyclanthaceen und die Gattung *Psychotria*. Auf dieser Versuchsfläche wurde mit 15 % der höchste Anteil an Lianen registriert.

Auf Fläche 8 lag der Anteil der krautigen Pflanzen mit 70 % am höchsten. Diese Relation muss im Zusammenhang mit der geringen Pflanzendichte in der Strauchschicht gesehen werden. Unter den größeren krautigen Pflanzen konnte nur die Familie der Costaceen bestimmt werden, die im gesamten Untersuchungsgebiet auftreten Unter den holzigen Pflanzen der Strauchschicht waren die Piperaceen besonders häufig. In der Krautschicht war auch auf dieser Versuchsfläche *Pilea* sp. sehr abundant, außerdem fanden sich zur Aufnahmezeit (Januar bis März) viele Keimlinge der Baumart *Pterocarpus rohrii*.

Die Einflüsse von Umweltfaktoren auf die Artenvielfalt in der Verjüngungsschicht wurden statistisch analysiert. Es ließen sich signifikante Zusammenhänge zwischen den Artenzahlen in der Strauch– und Krautschicht und einzelnen Bodenparametern nachweisen. Hier spielen vor allem die N – und die P – Versorgung des Oberbodens eine wichtige Rolle (**Tab. 36**). Diese sind mit der Humusmächtigkeit korreliert (N: r^2 = 0,21; n. s.; P: r^2 = 0,66**; n = 8). Für die Diversität der Krautschicht besteht außerdem ein signifikanter Zusammenhang zu der Kationenaustauschkapazität in 5 cm Bodentiefe.

Tab. 36: Einfluss von Bodeneigenschaften auf die Diversität der Verjüngungsschicht (n = 8)

	Humus	**N (5 cm)**	**P (5 cm)**	**Ak_e (5 cm)**
	[cm]	**[%]**	**[mg l^{-1}]**	**[cmol l-1]**
n Arten ges.	-	-	r = 0,69*	-
n holzige Arten (Sts.)	r = 0,75*	r = 0,72*	r = 0,81**	-
n Arten (KS)	-	-	-	r = 0,64*

(Sts. = Strauchschicht; KS = Krautschicht)

3.4.3 Zuwachs

Grundfläche- und Volumenzuwachs

Die Zuwachsberechnung für die Bestände erfolgte auf der Grundlage von Daten, die über ein Jahr an jeweils 20 Probebäumen auf den Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) erhoben wurden, vgl. **Tab. 37** bis **39**. Die BHD – Zuwachsmessungen fanden dabei im Abstand von jeweils 3 Monaten (4 Quartale) zwischen Juni 2003 und Juni 2004 statt. Am Ende der Messperiode waren auf den Versuchsflächen zwischen 2 und 4 Probebäume durch Absterben oder Schäden am Dauerumfangmessband ausgefallen.

Abb. 72 zeigt die logarithmischen Ausgleichsfunktionen für die Zusammenhänge von Ausgangs – BHD und jährlichem BHD – Zuwachs der Probebäume auf den drei Flächen.

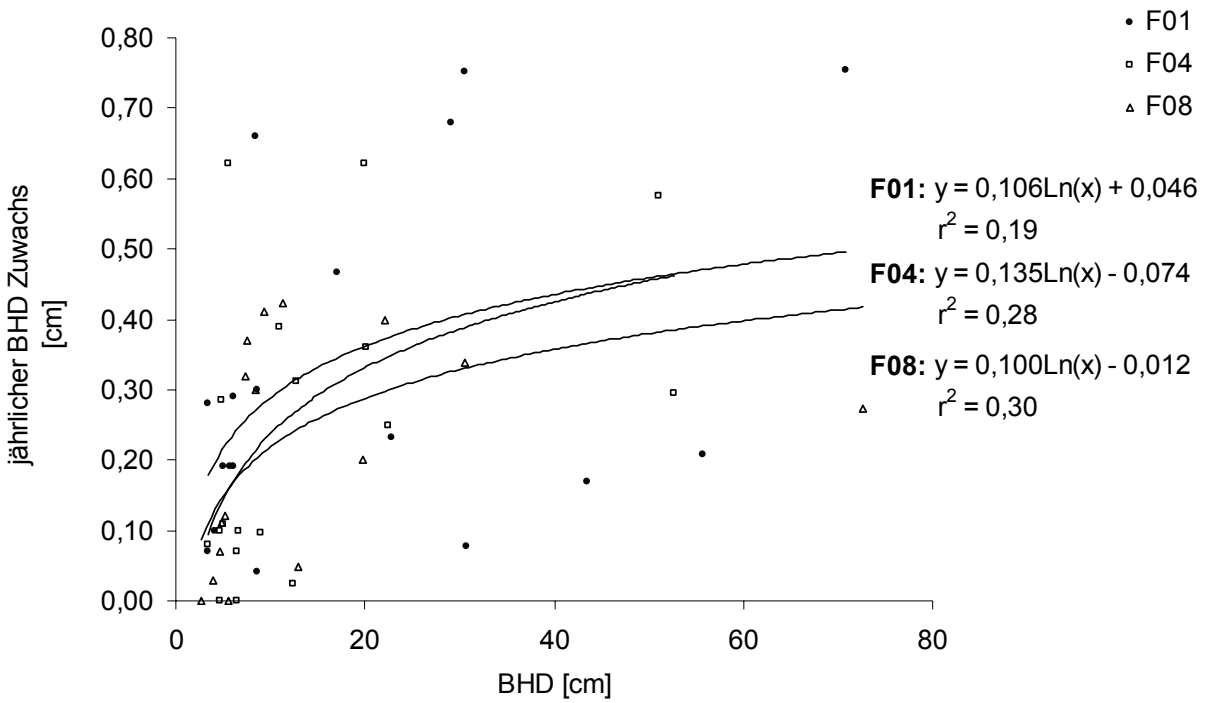


Abb. 72: Regressionsmodelle für den jährlichen BHD – Zuwachs in Abhängigkeit von dem Ausgangsdurchmesser für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN; n = 18), 4 (Kammlage, 1500 m NN; n = 18) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN; n = 16)

Bedingt durch die Artenvielfalt der untersuchten Bestände (**Tab. 37** bis **Tab. 39)** liegt eine hohe Streuung vor, deshalb sind die Korrelationen verhältnismäßig schwach.

Die Ausgleichsfunktion zeigt geringe jährliche Zuwachswerte zwischen knapp 0,1 und 0,2 cm für die geringsten Durchmesser (um 3 cm BHD). Dennoch gibt es bei den Probebäumen mit den kleinsten Durchmessern bereits maximale Zuwachswerte bis über 0,6 cm und damit eine sehr große Streuung. Im geringeren Durchmesserbereich (bis etwa 20 cm) gibt es eine starke Steigerung des jährlichen Dickenwachstums bei steigenden Ausgangsdurchmessern. Ab 20 cm nimmt die Streuung innerhalb den Probebäumen der drei Versuchsflächen ab. Die maximalen jährlichen Zuwachswerte der stärkeren Bäume lagen zwischen 0,7 und 0,8 cm. Die absoluten Minimalwerte stiegen von knapp 0,1 cm bei Ausgangsdurchmessern von rund 30 cm bis zu fast 0,3 cm bei den Probebäumen mit einem Ausgangsdurchmesser um 70 cm.

Die Kurven für die beiden hochwüchsigen Waldformen in den tieferen Lagen des Transekts liegen parallel zueinander, die Kurve der Funktion für die Fläche auf dem Gebirgskamm verläuft dagegen steiler innerhalb eines eingeschränkten Durchmesserspektrums.

Tab. 37: Zuwachsprobebäume der Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN)

Fläche	Art	Bestandes-schicht	Ausgangs BHD [cm]	BHD – Zuwachs [cm a^{-1}]
1	?	-	3,5	0,28
	?	-	3,5	0,07
	Elaeagia auriculata	mittlere	4,1	0,10
	Guarea sp.	obere	5,1	0,19
	Pseudolmedia mollis	mittlere	5,8	0,19
	Casearia tacanensis	mittlere	6,2	0,19
	Psychotria grandistipula	Strauchschicht	6,2	0,29
	Elaeagia auriculata	mittlere	8,5	0,66
	Elaeagia auriculata	mittlere	8,7	0,04
	?	-	8,7	0,30
	Elaeagia auriculata	mittlere	17,1	0,47
	?	-	22,8	0,23
	Ficus sp.	obere	29,1	0,68
	Elaeagia auriculata	mittlere	30,5	0,75
	Elaeagia auriculata	-	30,7	0,08
	?	-	43,5	0,17
	?	-	55,7	0,21
	?	-	70,9	0,75

Tab. 38: Zuwachsprobebäume der Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN)

Fläche	Art	Bestandes-schicht	Ausgangs BHD [cm]	BHD – Zuwachs [cm a^{-1}]
4	?	-	3,5	0,08
	?	-	4,7	0,00
	?	-	4,7	0,10
	?	-	4,8	0,28
	Elaeagia auriculata	obere	5,0	0,11
	Ardisia solomonii	mittlere	5,7	0,62
	Rondeletia monteverden.	mittlere	6,4	0,07
	Myrcianthes rhopaloides	obere	6,5	0,05
	Elaeagia auriculata	obere	6,7	0,10
	Guatteria oliviformis	obere	8,9	0,10
	Dendropanax latilobus	obere	11,0	0,39
	?	-	12,4	0,02
	Dendropanax gonatopod.	mittlere	12,7	0,31
	Clethra pyrogena	obere	19,9	0,62
	?	-	20,1	0,36
	?	-	22,4	0,25
	Clusia "divide"	obere	51,1	0,58
	Schefflera rodrigueza	obere	52,6	0,30

Tab. 39: Zuwachsprobebäume der Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Fläche	Art	Bestandes-schicht	Ausgangs BHD [cm]	BHD – Zuwachs [cm a^{-1}]
8	*Pseudolmedia mollis*	mittlere	2,7	0,00
	Symplocus costaricana	mittlere	3,9	0,03
	Ocotea meziana	obere	4,6	0,07
	Trophis mexicana	mittlere	4,9	0,11
	Pseudolmedia mollis	mittlere	5,2	0,12
	Lonchocarpus oliganthus	obere	5,6	0,00
	Symplocus costaricana	mittlere	7,4	0,32
	?	-	7,5	0,37
	Nectandra smithii	obere	8,5	0,30
	Pseudolmedia mollis	mittlere	9,4	0,41
	Hasseltia floribunda	obere	11,4	0,42
	Elaeagia auriculata	mittlere	12,9	0,05
	?	-	19,7	0,20
	Quararibea costaricensis	obere	22,1	0,40
	Ficus maximus	obere	30,6	0,34
	Ocotea meziana	obere	72,6	0,27

Aus den Regressionsfunktionen und der Durchmesserverteilung für die einzelnen Versuchsflächen ließ sich der Grundflächenzuwachs für die Bestände auf einen Hektar hochrechnen (**Tab. 40**). Demnach wurden die höchsten Werte in dem relativ vorratsarmen Waldtyp auf dem Gebirgskamm erzielt (1,5 m^2 ha^{-1} a^{-1}). Die errechneten Zuwachswerte an den Endpunkten des Transekts waren mit 1,2 m^2 ha^{-1} a^{-1} identisch. Dieses Verhältnis relativiert sich, wenn man den Volumenzuwachs der Bestände betrachtet (Volumenberechnung aus BHD – Regression: **Kap. 3.3.1.1**). Hier blieb der niedrigere Waldtyp in der Kammlage deutlich hinter den hochwüchsigen Beständen der tieferen Lagen zurück. Das Maximum wies Fläche 8 auf der Leeseite der Kordilliere mit 12,8 m^3 ha^{-1} a^{-1} auf.

Tab. 40: Jährliche Zuwachswerte für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) auf der Grundlage der Zuwachsmessungen von Juni 2003 bis Juni 2004

	F01	F04	F08
jährlicher Grundflächenzuwachs [m^2 ha^{-1}]	1,2	1,5	1,2
jährlicher Volumenzuwachs [m^3 ha^{-1}]	11,9	9,5	12,8

Saisonalität

Trotz der ganzjährigen Vegetationsperiode in Monteverde (nur sehr wenige Baumarten werfen in der Trockenzeit Blätter ab, Haber 2000) ist es nahe liegend, dass die kleinräumigen Variationen der Intensität saisonaler Trocken- und extremer Niederschlagsperioden zu einem jährlichen Wachstumsrhythmus der Bäume führen kann. In **Abb. 73** sind für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN) jeweils die mittleren BHD – Zuwachswerte für alle Quartale von Juni 2003 bis Juni 2004 angegeben.

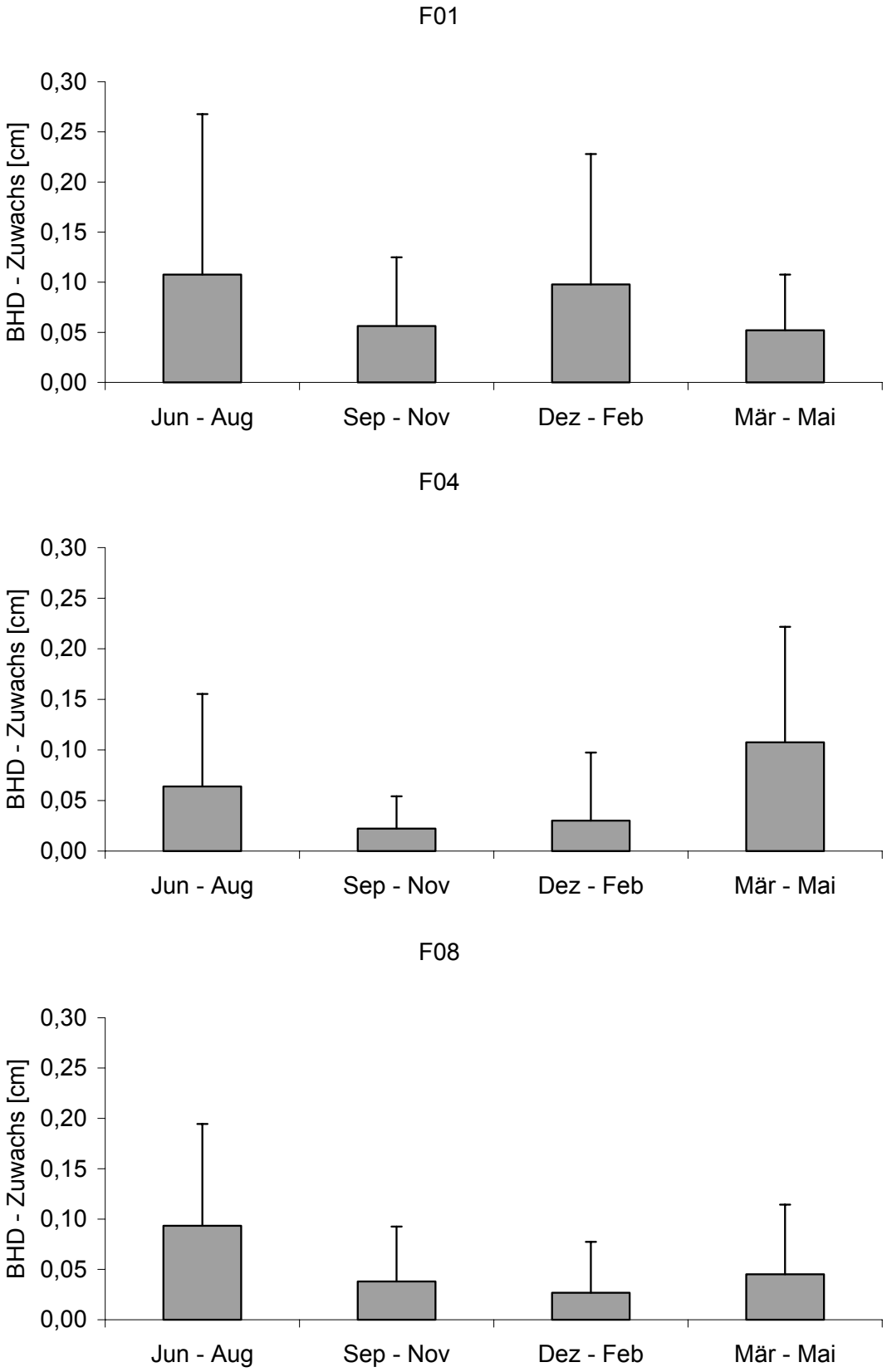


Abb. 73: Mittlerer BHD – Zuwachs und Standardabweichung je Quartal von Juni 2003 bis Juni 2004 für die Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite, 1200 m NN)

Mit einer einfaktoriellen Varianzanalyse wurde nachgeprüft, ob es signifikante Unterschiede der mittleren Zuwachswerte innerhalb der Quartale auf den drei Versuchsflächen gab. Für die Fläche 1 auf der Atlantikseite gab es keine Anzeichen für saisonale Wachstumsperioden. Diese Beobachtung entspricht auch der Verschiebung des Klimas von tropisch saisonal auf der Westseite der Kordilliere zu tropisch immerfeucht auf der östlichen Seite (**Kap. 1.3.4.2**; **Kap. 3.1.1**; **Kap. 3.1.2**).

Für den Bestand auf dem Gebirgskamm wurde im Vergleich zum restlichen Jahr ein signifikant stärkerer mittlerer Zuwachs für das Quartal von März bis Mai 2004, also in der Trockenzeit, festgestellt ($p < 0{,}01$). Insgesamt folgt der mittlere BHD – Zuwachs der Probebäume am wolkenreichen Gebirgskamm in etwa dem Jahresgang der photosynthetisch aktiven Strahlung (**Kap. 3.1.4; Abb. 13**), was dort für einen entscheidenden Einfluss dieses Faktors auf die Saisonalität der Zuwächse spricht.

In den tieferen Lagen der Westhänge, die am stärksten durch saisonales Klima geprägt sind (Fläche 8; **Kap. 3.1.1**; **Kap. 3.1.2**; **Kap. 3.2.4**) wurde ein statistisch signifikanter maximaler Zuwachs von Juni bis August registriert ($p < 0{,}01$). In diesem Fall liegt die stärkste Wachstumsperiode nicht, wie auf dem Gebirgskamm in der besonders strahlungsintensiven Trockenzeit, sondern am Anfang der Regenzeit (Juni bis September).

4. Diskussion

4.1 Die Wälder im Untersuchungsgebiet

4.1.1. Repräsentanz der Flächengröße

Die acht Versuchsflächen waren mit 50 x 10 m relativ klein. Unter den gegebenen Bedingungen im Untersuchungsgebiet war ein vollständiger Vergleich aller Waldformationen auf beiden Seiten der Kordilliere zwischen 1200 m NN und 1500 m NN nur auf Flächen mit einer eingeschränkten Größe möglich. Aus diesem Grund kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Ergebnisse in Form von absoluten Zahlen (maximale Baumhöhen, Grundfläche, etc.) vollständig repräsentativ sind. Dasselbe muss für die Artenzusammensetzung und damit für die berechneten Diversitäts – Indices gelten. Die Arten – Areal – Kurven für die einzelnen Versuchsflächen (500 m^2) steigen bei einer getrennten Aufnahme von 100 m^2 Teilparzellen an, ohne eine Sättigung zu erreichen. (vgl. **Kap. 3.3.2.2**). Nach Angaben von Lieberman et al. (1996) können Versuchsflächen von 1 ha Größe für die Untersuchung von Primärwäldern in Costa Rica in Bezug auf die Bestandesstruktur als repräsentativ angesehen werden. Für eine komplette Erfassung des Artenspektrums einer bestimmten Waldgesellschaft wären jedoch, besonders in Tieflandregenwäldern, noch größere Flächen notwendig.

Lamprecht (1986) gibt als repräsentatives Minimumareal für einen Wolkenwald in den venezolanischen Anden 5000 m^2 an. Nach Lüttge (1997) ist das Minimumareal im La Carbonera Wolkenwald mit 2500 m^2 nur etwa halb so groß, während in einem anderen Wolkenwald (Rancho Grande, beide ebenfalls in Venezuela) selbst bei einer Inventurfläche von 7500 m^2 noch keine Sättigung der Arten – Areal Kurve eintritt.

Die Kurve für alle sieben Versuchsflächen zusammen, für die eine Artenidentifizierung stattfinden konnte (3200 m^2) zeigt ebenfalls keine Sättigung, was in diesem Fall damit zusammenhängt, dass floristisch unterschiedliche Waldformationen einbezogen werden. Dafür sprechen die hohen β – Diversitäts – Indices. So findet vom Gebirgskamm bis zu den tieferen Lagen der Pazifikseite fast ein vollständiger Artenwechsel statt (vgl. **Kap. 3.3.2.1**). Nach Haber (2000) gibt es in der Monteverde – Region oberhalb von 700 m NN bisher 755 bekannte Baumarten.

Die Untersuchung der Walddynamik (Erfassung der zusammengebrochenen Bäume) erfolgte dagegen auf einem 12,5 ha großen Probestreifen entlang des Transekts. Die Daten liefern damit einen guten Eindruck von der räumlichen Variabilität der Dynamik. Die Limitation der Methode lag hier in der Frage, ob der Untersuchungszeitraum als repräsentativ gelten kann. Das Auftreten von untypischen Wetterextremen in der Übergangsperiode 2003 / 2004 und in der Trockenzeit 2004 wird im **Kap. 3.1** erläutert. Lawton und Putz (1988) haben für 3 Jahre auf einer Fläche von 5,2 ha im Bereich der kontinentalen Wasserscheide im Monteverde – Reservat alle neu entstandenen Lichtungen registriert. Die Flächengröße der Lichtungen, die innerhalb eines Jahres entstanden, schwankte dabei um einen Faktor von fast zwei.

Trotz dieser Einschränkungen sind die Unterschiede für die 8 Versuchsflächen in ihrer Struktur (einschließlich der Epiphytenflora), Artenzusammensetzung und Dynamik nach den vorliegenden Ergebnissen deutlich genug ausgeprägt, um verschiedene Waldformationen voneinander abzugrenzen.

4.1.2 Klassifikationssysteme

Für die natürlichen Vegetationsformationen der Tropen gibt es eine unübersichtliche Vielzahl von Klassifikationssystemen auf der Basis von floristischer Komposition, Physiognomie oder Klimafaktoren. Übersichten zu Klassifikationssystemen findet man beispielsweise bei Lamprecht (1986), der gleichzeitig darauf hinweist, dass ein allgemein akzeptiertes Schema fehlt. Hartshorn (2002) stellt diejenigen Systeme zusammen, die am häufigsten verwendet wurden.

Für Mitteleuropa ist die Assoziation nach Braun Blanquet (1964) allgemein als pflanzensoziologische Grundeinheit anerkannt. Demnach tritt unter bestimmten ökologischen Bedingungen ein Vegetationstyp mit charakteristischer Artenkombination auf. Für die Klassifizierung von Vegetationsformationen auf globaler Ebene spricht sich Holdridge (1967) jedoch gegen die Definition einer ökologischen Grundeinheit auf der Basis taxonomischer Kriterien aus. Er argumentiert dabei unter anderem mit der gewaltigen Artenvielfalt in den Tropen, die jeden taxonomischen Ansatz zwangsläufig stark regional begrenzt. Sein Lebenszonensystem (1947) leitet sich daher aus relativ einfachen Klimadaten ab und hat sich vor allem in Lateinamerika durchgesetzt (vgl. **Kap. 1.2.3**). Demnach bedingt

das Zusammenwirken von Niederschlägen, Temperatur und Evapotranspiration (ET) eine spezifische Vegetationsformation (Lebenszone) mit weltweit vergleichbaren strukturellen Eigenschaften, die sich weiter in klimatische, edaphische, atmosphärische und hydrische Assoziationen untergliedern lässt.

4.1.3 Die Lebenszonen nach Holdridge auf dem Versuchsflächentransekt

Eine kartografische Darstellung der Verbreitung der 12 in Costa Rica vorkommenden Lebenszonen stammt von Tosi (1969). Die Verbreitung der Lebenszonen in Mittelamerika wurde von der Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarollo (CCAD, 2004) in einer digitalen Karte für Geographische Informationssysteme detailliert zusammengestellt. Nach diesem Schema lassen sich die Wälder auf dem untersuchten Transekt in 3 Lebenszonen einteilen:

- „Lower Montane Rainforest“ von 1150 bis 1500 m NN auf der Atlantikseite
- „Lower Montane Wet Forest“ von 1500 bis 1250 m NN auf der Pazifikseite
- „Premontane Wet Forest“ unterhalb 1250 m NN auf der Pazifikseite

In Hartshorn (1983) sind Bestandesstruktur, Physiognomie und Lebensformen für die in Costa Rica vorkommenden Lebenszonen beschrieben. Haber (2000) geht detailliert auf die sieben Lebenszonen der Monteverde – Region ein, indem er zusätzlich charakteristische Arten angibt. Demnach werden die drei hier genannten Waldformationen als immergrün bezeichnet, wobei allerdings der Anteil laubabwerfender Arten im „Premontane Wet Forest“ auf der Pazifikseite in den tieferen Lagen zunimmt. Tatsächlich gab es auf dem gesamten Transekt einige wenige Arten (u. a. *Meliosma vernicosa, Cedrela tonduzii*), die während der Trockenzeit ihre Blätter abwerfen. Dabei war in den tieferen Lagen der Pazifikseite im Vergleich zu den Wäldern auf dem Kamm oder auf der Atlantikseite kein verstärkter saisonaler Aspekt der Vegetation feststellbar.

Der Waldtyp in 1200 m NN auf der Atlantikseite (Fläche 1) gehört nach der digitalen Karte der CCAD (2004) zur Lebenszone des „Lower Montane Rain Forest“. Nach Hartshorn (1983) liegt die oberste Kronenschicht in dieser Formation zwischen 25 und 30 m, die Stämme sind kurz, oft verkrümmt und epiphytische Moose bedecken

die gesamten Bäume. Diese Beschreibung erscheint sehr zutreffend für den Waldtyp, der im Bereich des Transekts oberhalb von 1200 m NN beginnt und der ebenfalls als „Lower Montane Rain Forest“ klassifiziert wird, also für die Bestände im Bereich der Fläche 2 (1320 m NN, **Abb. 30**). In diesem Waldtyp liegt die höchste Kronenschicht etwas über 20 m, daneben treten auf geschützten und flacheren Abschnitten einzelne Emergenten von über 25 m Höhe auf. Für die Fläche 1 trifft dagegen eher die Beschreibung der benachbarten, tiefer gelegenen Lebenszone des „Premontane Rain Forest“ zu: Diese Bestände sind zwei– bis dreischichtig, die höchsten Bäume erreichen bis zu 40 m. Stammformen sind schlank, häufig mit kleinen Brettwurzeln, die Kronen setzen meist erst bei über 50 % der Baumhöhe an. Epiphyten sind sehr häufig und Moose bedecken die Bäume. Ein weiteres Merkmal des „Premontane Rainforest“ sind nach Hartshorn (1983) zahlreiche Farne in der Kraut- und Strauchschicht, was für den Wald der Fläche 1 ebenfalls zutrifft (vgl. **Kap. 3.4.2**). Tatsächlich liegt diese Lebenszone auf der CCAD – Karte (2004) weniger als 500 m von der Fläche 1 entfernt ebenfalls in einer Höhenlage von 1200 m NN. Sie steigt in der Nähe des Transekts sogar bis zu einer Höhe von bis zu 1400 m NN an. Wenn man diese Beobachtungen einbezieht, erscheint es plausibel, den Wald im Bereich der Fläche 1 bereits als „Premontane Rain Forest“, beziehungsweise als einen Übergang zwischen „Premontane Rainforest“ und „Lower Montane Rainforest“ zu klassifizieren. Auch die floristische Zusammensetzung spricht dafür, dass es sich bei dem Waldtyp in 1200 m NN um eine Übergangszone zwischen diesen beiden Lebenszonen handelt. Dabei treten auf der Versuchsfläche mehr charakteristische Arten des tiefer gelegenen „Premontane Rain Forest“ (nach Haber, 2000) auf. Dazu zählen *Cecropia obtusifolia*, *Ocotea tonduzii*, *Pterocarpus rohrii*, *Quararibea costaricense*, *Meliosma vernicosa*. Diese Arten fehlen in der Kammzone.

Auf der Atlantikseite Transekts erstreckt sich der „Lower Montane Rainforest“ bis zum Gebirgskamm in 1500 m NN. Jedoch findet ab etwa 1400 m NN, am Unterhang der Steilwand, die das Einzugsgebiet des Peñas Blancas Flusses begrenzt, ein dramatischer Wechsel der Waldstruktur statt (vgl. **Kap. 3.3.1.2**), so dass die Beschreibung dieser Lebenszone nach Hartshorn (1983) nicht mehr zutreffend ist. Diese Bestände sind durch die Flächen 3 und 4 repräsentiert. Am Steilhang selbst bleiben die maximalen Baumhöhen unter 15 m, das Kronendach befindet sich auf einer Höhe von weniger als 10 m. Auf dem flachen Gebirgskamm sind die Bäume in den windexponierten Lagen nur wenig höher, als am Hang. In den sumpfigeren

Bereichen fällt auf, dass sehr viele Bäume Stelzwurzeln ausbilden. Es handelt sich bei dieser Waldformation nach Lawton und Dryer (1980) um eine atmosphärische Assoziation des „Lower Montane Rainforest“, den sogenannten „Elfin Forest“. Es kommt also innerhalb der Lebenszone zu einer azonalen Ausprägung der Vegetation (Holdridge, 1967). Der Begriff geht zurück auf das Klassifikationssystem nach Beard (1944). Die Waldstruktur wird dort durch teilweise extreme Klimaeinflüsse (Wind, Bewölkung und Niederschläge), sowie durch daraus resultierende Bodeneigenschaften (in flachen Bereichen Stauwasser, Versauerung) beeinflusst (vgl. **Kap. 3.3.3.2**; **Kap. 3.3.3.3** und **Kap. 4.2**). Oberhalb von 1400 m NN vollzieht vom Unterhang zum Mittelhang der Steilwand auch ein deutlicher floristischer Wandel von den Waldgesellschaften der Atlantikseite zu den Waldgesellschaften der Kammregion. Die Arten – Areal – Kurve für alle Versuchsflächen weist an dieser Stelle einen Sprung auf (**Abb. 44**). Der Index für die β - Diversität betrug 77 für den paarweisen Vergleich der Artenzusammensetzung zwischen den Flächen am Osthang des Transekts und dem Gebirgskamm. Auf den Versuchsflächen wurden häufig Arten wie *Ardisia solomonii*, *Chrysochlamys allenii*, *Clusia* sp., *Cosmibuena valerii*, *Dendropanax gonatopodus*, *Dendropanax latilobus*, *Graffenrieda micrantha*, *Miconia tonduzii*, *Rondeletia monteverdensis* und *Schefflera rodrigueziana* gefunden, die nach Haber (2000) alle typische Vertreter des „Elfin Forest“ sind.

Der Wald auf der Pazifikseite fällt nach der CCAD (2004) fast auf der gesamten Länge des Transekts bis etwa 1200 m NN unter die etwas weniger niederschlagsreiche Lebenszone des „Lower Montane Wet Forest“. Die Wälder sehen in dieser Lebenszone nach Hartshorn (1983) folgendermaßen aus: zweischichtiger Aufbau, die oberste Bestandesschicht liegt bei 20 bis 25 m. Die Stammformen sind gedrängt, mit relativ tiefen Kronenansätzen. Die Bäume sind mit einer dünnen Moosschicht überzogen. Unter dem relativ offenen Kronendach gibt es eine dichte Strauchschicht und es können sich große Mengen von organischem Material am Waldboden ansammeln. Diese Beschreibung entspricht recht genau dem Waldbild in 1450 m NN auf der Pazifikseite, also im Bereich der Fläche 5. Die epiphytische Moosschicht ist dort jedoch an fast allen Bäumen sehr mächtig, auch die vaskulären Epiphyten sind sehr arten– und biomassereich. Nach Haber (2000) ist in Monteverde die ständige Bewölkung auf der Höhe des Bestandes, die auch während der Trockenzeit andauert, ein entscheidender Faktor für die Vegetation dieser Lebenszone. Lawton und Dryer bezeichnen den Wald in dieser Höhenlage als

„Windward Cloud Forest“, der ebenso wie der „Elfin Forest“ eine atmosphärische Assoziation darstellt. Dies erklärt die Unterschiede zu der allgemeinen Beschreibung der Lebenszonen von Hartshorn (1983).

Auch hier findet innerhalb der Lebenszone ein Wechsel der Waldstruktur entlang des Transekts statt. Dieser ist am Übergang von der Plateaulage in Kammnähe zur Steilwand der Pazifikseite unterhalb von 1450 m NN deutlich ausgeprägt. Die horizontalen Niederschläge gehen im Windschatten der Kordilliere mit abnehmender Höhe stark zurück (vgl. **Kap. 3.1.1.2**). Damit nimmt auch die Bedeckung der Bäume durch Bryophyten stark ab. In den steileren Lagen bleiben die Baumhöhen unterhalb von 20 m. Der Bodenwassergehalt nimmt im Vergleich zur Kammlage deutlich ab. In der Regenzeit sind Erdrutsche und heftige Regenfälle, die ohne Windeinwirkung häufig Bäume entwurzeln, ein wichtiger Bestandteil der Walddynamik. Diese Unterschiede bedingen dort einen Waldtyp, der sich deutlich von den Beständen in Kammnähe, die derselben Lebenszone angehören, unterscheiden. Er kann als edaphische Assoziation angesehen werden.

Die Bestände unterhalb von 1300 m NN auf der Pazifikseite des Transekts (Flächen 7 und 8) gleichen sich sehr stark. Beide lassen sich gut durch die physiognomischen Eigenschaften des „Premontane Wet Forest“ beschreiben: zwei– bis dreischichtiger Bestandesaufbau, maximale Baumhöhen bis zu 40 m, die untere Bestandesschicht liegt bei 12 bis 20 m, Auftreten von Brettwurzeln. Die Epiphyten sind nach Hartshorn (1983) abundant, aber nicht auffällig, und Moose bedecken die Baumstämme. Entgegen dieser Beschreibung gibt es unterhalb von 1300 m NN auf der Pazifikseite höchstens eine dünne Moosschicht an einzelnen unterständigen Bäumen (Bestandesinnenklima), die meisten Stämme sind kahl. Die Baum– und Strauchschicht dieser Wälder ist ausgesprochen divers (**Kap. 3.3.2.1**). Abundante Arten der höheren Lagen, wie *Elaeagia auriculata*, treten hier offensichtlich an ihre Verbreitungsgrenze. Die floristische Zusammensetzung bestätigt nach der Liste der charakteristischen Arten von Haber (2000) einen Übergang vom „Lower Montane Wet Forest“ zum „Premontane Wet Forest“. Demnach wurden als typische Arten der montanen Lebenszone *Conostegia oerstediana*, *Hasseltia floribunda*, *Meliosma vernicosa*, *Ocotea meziana*, *Pouteria fossicola* und *Quararibea costaricensis* gefunden. Charakteristische Vertreter der prämontanen Lebenszone waren dagegen *Cedrela tonduzii*, *Meliosma idiopoda*, *Mortoniodendron costaricense*, *Ocotea floribunda* und *Pouteria exfoliata*. Nach Haber (2000) kommt es auf der Pazifikseite

zu floristischen Überschneidungen, weil sich Arten der trockenen Standorte aus den tieferen Pazifikhängen über die Kammlagen weiter nach oben ausbreiten. Einige Arten der höheren Lagen und der immerfeuchten Atlantikseite sind dagegen in geschützten Schluchten auch in Tieflagen der Pazifikseite anzutreffen. Beispiele dafür sind auf den Versuchsflächen 7 und 8 *Elaeagia auriculata* und *Trophis mexicana*.

Allgemein lassen sich die Beobachtungen im Untersuchungsgebiet gut mit der Klassifizierung durch das Lebenszonensystem nach den ökologischen Karten von Tosi (1969) und der CCAD (2004) in Einklang bringen. Abweichungen zu der charakteristischen Physiognomie der Lebenszonen lassen sich auf dem Transekt durch die Definition von atmosphärischen und edaphischen Assoziationen erklären. Die atmosphärischen Einflüsse (Bewölkung auf der Höhe der Bestände) machen sich auf dem Transekt vor allem durch Abweichungen der Epiphytenflora von den allgemeinen Beschreibungen der Lebenszonen bemerkbar. Besonders die Abundanz der Bryophyten reagiert sehr viel sensibler auf kleinräumige Unterschiede dieser Faktoren als die holzigen Bodenpflanzen.

Häufig findet man in der Natur, im Gegensatz zur kartografischen Darstellung, Übergangsformen an Grenzen zwischen den Lebenszonen. Dies ist an beiden Endpunkten des Transekts der Fall (Fläche 1, Atlantikseite 1200 m NN und Fläche 7, Pazifikseite 1260 m NN), wo die Wälder nach ihrer Struktur bereits in die entsprechenden prämontanen Lebenszonen übergehen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen lassen sich auf dem 2,5 km langen Transekt über 300 Höhenmeter auf beiden Seiten der kontinentalen Wasserscheide vier Lebenszonen unterscheiden. In Costa Rica kommen nach Holdridge (1967) insgesamt 12 Lebenszonen vor, was eine Vorstellung von der ungewöhnlich hohen Diversität des Untersuchungsgebietes vermittelt.

Holdridge (1967) betont, dass die Verteilung der Lebenszonen entlang von Höhengradienten sehr stark von der Exposition, Topographie, Niederschlagsgradienten und Windeinwirkung abhängt. Die CCAD – Karte (2004) verdeutlicht diese Zusammenhänge für das Untersuchungsgebiet. An den Osthängen des oberen Peñas Blancas Tales findet im Gegensatz zur umliegenden Region eine Stauchung der Lebenszonen statt. Durch die nordöstliche Orientierung des Tales, das sich zur karibischen Tiefebene hin öffnet, steigen die Passatwinde wie

durch einen Kanal auf und treffen schließlich am Oberlauf des Flusses auf die Kordilliere. Gleichzeitig reicht der pazifische Klimaeinfluss bis zu den oberen Westhängen hinauf, so dass starke Gradienten von Wind, Bewölkung, Niederschlägen und Temperatur auftreten. Aus diesem Grund findet sich auf dem Transekt eine Vielzahl von verschiedenen Waldformationen auf kleinstem Raum, was sich in einer stark erhöhten β – Diversität im Untersuchungsgebiet ausdrückt. Nordwestlich des Transekts, auf der Pazifikseite der kontinentalen Wasserscheide dehnt sich die Lebenszone des „Premontane Wet Forest“ von etwa 900 bis 1500 m NN aus. Nur wenige Kilometer nördlich des Peñas Blancas Tales, auf der Atlantikseite zwischen San Gerardo und dem Vulkan Arenal, erstreckt sich die Lebenszone des „Premontane Rainforest“ maximal über eine geographische Höhe von etwa 500 bis 1700 m NN. Die unterschiedliche Verbreitung der Lebenszonen in Monteverde und in San Gerardo und die daraus resultierenden Unterschiede in der Waldstruktur nach Hartshorn (1983) stimmen gut mit der Beobachtung überein, dass die Durchmesser – Höhen – Kurven der Baumarten *Elaeagia auriculata*, *Meliosma vernicosa* und *Guarea* sp. in Monteverde flacher verlaufen.

4.2 Einfluss der Umweltbedingungen auf Waldstruktur und –dynamik

Das Zusammenwirken von Klima, Topographie und Bodenbildung auf die Vegetation im Untersuchungsgebiet ist außerordentlich komplex. Einerseits wird die statistische Analyse von ökologischen Einflussfaktoren und Wechselwirkungen zusätzlich durch die große Artenvielfalt im Wolkenwald erschwert. Andererseits lassen sich im Bereich der kontinentalen Wasserscheide in Monteverde klare Umweltgradienten und parallele Änderungen der Vegetation auf relativ engem Raum gut beobachten. Zu den vorherrschenden Umweltgradienten im Untersuchungsgebiet lagen dieser Untersuchung folgende Arbeitshypothesen zugrunde, die nach eigenen Vorarbeiten in Monteverde und nach Auswertung bestehender Arbeiten aufgestellt wurden (vgl. **Kap. 1.4**)

A) Hypothesen zu Klimagradienten

- Der Höhengradient der Temperatur wird durch regelmäßige Bewölkung am Gebirgskamm und durch den Übergang von der Luv– zur Leelage verstärkt, da die Temperaturen in Costa Rica auf der Pazifikseite im Durchschnitt etwa 2 °C über den Temperaturen der wolkenreicheren und windexponierten Atlantikseite liegen (Herrera, 1985; Richards, 1996).

- Auf dem Gebirgskamm herrschen relativ geringe Schwankungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit, die stetig hohe Feuchtesättigung der Luft bewirkt zusammen mit einer verminderten Strahlung eine vergleichsweise geringe Evapotranspiration (Bruijnzeel und Proctor 1995; Richards, 1996; Leigh, 1999; Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Clark et al., 2000).

- Die Wolkendecke liegt meist auf der Höhe der Vegetationsschicht. Dies bewirkt unter dem ganzjährige Einfluss der NO – Passatwinde einen sehr hohen Anteil horizontaler Niederschläge (Wolken– und Nebelauskämmung, horizontaler Regen) am Gesamtniederschlag (Lawton and Dryer, 1980; Clark et al., 2000). Die exponierten Hochlagen des Transekts erhalten so zusätzliche Niederschlagsmengen auch während der Trockenperiode von Januar bis Anfang Mai.

- Auf der westlichen Seite der Kordilliere (Lee) macht sich der Einfluss durch die Trockenperiode in den Monaten Januar bis Mai mit zunehmender Entfernung zum Gebirgskamm immer deutlicher bemerkbar. Mit abnehmender geographischer Höhe treten stärkere Temperaturschwankungen im Tagesgang und niedrigere Gesamtniederschlagsmengen auf. Die mittlere Windgeschwindigkeit nimmt ab. Während der Trockenzeit verstärken sich die klimatischen Unterschiede (Niederschläge, Strahlung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit) zwischen den beiden Seiten der Kordilliere (Haber et al., 1996; Pounds and Crumb 1996, Clark et al. 2000).

Die Temperaturabnahme mit der Höhe verläuft nach den vorliegenden Messungen linear. Dabei bestätigte sich die Annahme, dass die Temperatur auf der Pazifikseite mit der Höhe stärker abnimmt (0,8°C / 100 m) als auf der windexponierten, kühleren Atlantikseite (0,6 °C / 100 m; **Kap. 3.1.2**).

Auf dem Gebirgskamm der kontinentalen Wasserscheide konnte das komplexe Zusammenwirken von Bewölkung auf Bestandesniveau, Windgeschwindigkeit und Temperatur verdeutlicht werden (**Kap. 3.1.3**).

In der Regel werden potentielle Verdunstung und Transpiration durch höhere mittlere Windgeschwindigkeiten verstärkt. Die windexponierten Hochlagen des Transekts sind jedoch dadurch charakterisiert, dass die Wolkendecke über das gesamte Jahr für längere Zeiträume auf der Höhe der Vegetation liegt (Lawton und Dryer, 1980). Die Daten der Klimastation auf dem Gebirgskamm zeigen im Untersuchungszeitraum einen überproportionalen Anstieg der Interzeption horizontaler Niederschläge bei steigenden Windgeschwindigkeiten. Die höchsten Mengen dieser Niederschlagsform (800 mm) wurden im Dezember 2003, während der Übergangsperiode zwischen Regenzeit und Trockenzeit erfasst. In diesem Monat lag auch die mittlere Windgeschwindigkeit am höchsten. Die Übergangsperiode ist durch eine tief liegende Wolkendecke und hohe mittlere Windgeschwindigkeiten gekennzeichnet (Lawton und Dryer, 1980; Clark et al., 2000). Eine hohe mittlere Windgeschwindigkeit bedeutet im Untersuchungsgebiet nicht unbedingt eine erhöhte Evapotranspiration, sondern bewirkt in den exponierten Lagen, die gleichzeitig für den größten Teil des Jahres den Wolken ausgesetzt sind, eine Erhöhung der Wolken– und Nebelauskämmung.

Die monatlichen Regenfälle lagen in der trockensten Zeit des Jahres (März und April 2003) für alle Wetterstationen relativ dicht beieinander (**Kap. 3.1.1.1**) zwischen 40 und 130 mm. Die Differenz der horizontalen Niederschläge erreichte dagegen im April 2003 ein Maximum. Dem sehr hohen Niederschlagswert (450 mm) auf dem Gebirgskamm stand weniger als 1 mm an der Wetterstation am westlichen Ende des Transekts (1200 m NN) gegenüber. Dies hängt damit zusammen, dass sich die advektive Bewölkung des NO – Passates auf der Leeseite der Kordillere in der Trockenzeit unter typischen Bedingungen oberhalb von 1300 m NN auflöst, so dass dort kaum noch Wolken auf der Höhe der Vegetation vorkommen. In der Regenzeit (September, Oktober) tritt auch auf der Leeseite starke konvektive Bewölkung vom Pazifik her auf, die Windgeschwindigkeiten sind in dieser Jahreszeit aber so gering, dass es zu keiner nennenswerten Wolkenauskämmung durch die Vegetation kommt.

Ein Vergleich der mittleren Windgeschwindigkeit zwischen der Kammzone und den Endpunkten des Transekts war nur lückenhaft möglich. Für den Zeitraum von März

bis Juni 2004 lagen die täglichen Windgeschwindigkeiten am Kamm im Mittel 11–mal höher als an der Station in 1200 m NN auf der Luvseite. In 1200 m NN auf der windabgewandten Pazifikseite ist eine noch größere Differenz zu erwarten (**Kap. 3.1.3**).

Aufgrund dieser Unterschiede (mittlere Windgeschwindigkeit sowie Dauer und Häufigkeit der Bewölkung auf Bestandesniveau) zeigten die horizontalen Niederschläge von allen erfassten meteorologischen Größen mit Abstand den stärksten Gradienten entlang des Transekts. Setzt man die 3560 mm, die auf dem Gebirgskamm in einem Jahr (März 2003 bis Februar 2004) als Wolkenniederschlag und horizontaler Regen gemessen wurden gleich 100 %, so wurden in den tieferen Lagen (1200 m NN) auf der Atlantikseite des Transekts nur 10 % dieser Menge registriert. In derselben Höhenlage der Pazifikseite waren es weniger als 1 % (**Kap. 3.1.1.2**).

Zu den Messungen dieser Niederschlagsform muss jedoch erwähnt werden, dass ein Vergleich der Ergebnisse mit anderen Arbeiten nur sehr beschränkt möglich ist, da eine vereinheitlichte, offizielle Messmethode bisher fehlt (Häckel, 1993). Die Messungen über dem Kronendach an den sieben Wetterstationen entlang des Transekts verdeutlichen jedoch die extreme räumliche Variabilität der horizontalen Niederschläge im Untersuchungsgebiet.

Darüber hinaus muss beachtet werden, dass die Messungen noch keine Rückschlüsse auf die absoluten Mengen der horizontalen Niederschläge zulassen. Diese hängen nicht nur von klimatischen Faktoren ab, sondern auch von den sehr heterogenen Strukturen und physikalischen Eigenschaften der Vegetation, an deren Oberfläche sie aufgefangen wird (Bruijnzeel und Proctor, 1995). Die Baumkronen der Wolkenwälder weisen mit ihrer üppigen Epiphytenflora eine extrem raue Oberfläche auf (Nadkarni et al., 2000). Durch diese Oberflächenvergrößerung wird die Wolkenauskämmung einerseits erhöht. Andererseits ist jedoch auch die Speicherfähigkeit, besonders der epiphytischen Bryophten (bis zu 700 % ihres Trockengewichtes, nach Köhler, 2002) oder beispielsweise der Tankbromelien so hoch, dass auch die Interzeptionsverluste im Kronenraum ansteigen. Clark et al. (2000) geben die maximale Speicherfähigkeit der Baumkronen in einem Primärwald auf der Leeseite des Monteverde – Reservates mit 8 mm Niederschlag an. Die daraus resultierenden jährlichen Interzeptionverluste in diesem Bestand schätzen sie

auf 38 % (1200 mm) der gesamten hydrologischen Einträge. In anderen Untersuchungen zur Wasserspeicherkapazität des Kronenraums von Bergregenwäldern in Kolumbien, Costa Rica und Ecuador schwanken die Angaben zwischen 2 und 5 mm (Veneklaas und van Ek, 1990; Köhler, 2002; Fleischbein et al., 2005).

Die Wasserspeicherfähigkeit des hier verwendeten Nebelfängers nach Grunow wurde experimentell ermittelt, sie betrug 0,1 mm. Es war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, die komplexen hydrologischen Vorgänge (Interzeption, Evaporation, Transpiration und teilweise Wassersättigung) zu quantifizieren. Es gibt auch keine Daten zum Stammablauf, dieser wird jedoch in der überwiegenden Zahl der Untersuchungen für tropische Wolkenwälder mit < 1 % der Freilandregenmenge beziffert, was meist mit der hohen Epiphytendichte in Zusammenhang gebracht wird (Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel und Proctor, 1995; Fleischbein et al., 2005).

Trotzdem lassen sich aufgrund der Messungen von Freiland– und Bestandesniederschlag auf den sieben Klimastationen des Transekts klare Aussagen über die räumlichen Unterschiede der Nettoniederschläge machen. Als Nettoniederschlag wird nach Bruijnzeel und Hamilton (2000) die Menge bezeichnet, die am Waldboden ankommt (Bestandesniederschlag + Stammabfluss). Der Untersuchungszeitraum, in dem vollständige Daten für alle Klimastationen vorliegen ist auf August 2003 bis Dezember 2003 beschränkt (**Kap. 3.1.1.3**). Für die beiden Endpunkte des Transekts (Luv– und Leelage in 1200 m NN) und für die Kammlage liegen Daten von April 2003 bis Februar 2004 vor. Mit Hilfe der vollständigen Daten des Freilandniederschlags für ein Jahr (März 2003 bis Februar 2004) lässt sich mit hoher Zuverlässigkeit abschätzen, dass die jährlichen Bestandesniederschläge auf dem Kamm bei 117 % der Freilandregenmenge lagen. Dagegen betrugen die Bestandesniederschläge in den tieferen Lagen des Transekts infolge von Interzeptionsverlusten nur rund 70 % der Regenmenge, die über dem Kronendach registriert wurde. Diese Erhöhung der Bestandesniederschläge läßt sich mit zusätzlichen Einträgen durch horizontale Niederschläge erklären (Bruijnzeel und Proctor, 1995; Bruijnzeel und Hamilton, 2000), vgl. **Kap. 3.1.1.3**; **Kap. 3.3.4**. Dieser Effekt zeigt sich am deutlichsten in den besonders windexponierten Lagen oberhalb 1300 m NN auf der Atlantikseite und am Gebirgskamm. Auf den entsprechenden Versuchsflächen (2, 3 und 4) lagen im Untersuchungszeitraum (von August bis Dezember 2003) die mittleren Bestandesniederschläge über der

Freilandregenmenge. Nach Holdridge (1967), Stadtmüller (1987), Bruijnzeel und Proctor (1995), Leigh (1999), Bruijnzeel und Hamilton (2000), Kappelle und Brown (2001), Bubb et al. (2004), Kappelle (2004) sind zusätzliche hydrologische Einträge durch horizontale Niederschläge charakteristisch für tropische Wolkenwälder. Dabei kann bei einem Niederschlagsereignis die Menge der Nettoniederschläge in besonders exponierten Gebieten die Regenmenge oberhalb des Kronendaches übersteigen, wenn der Wasserspeicher des Kronenraums gesättigt ist.

Der stark ausgeprägte topographische Gradient der horizontalen Niederschläge und die Beobachtung, dass die Bestandesniederschläge in den besonders windexponierten Lagen der Atlantikseite und in der Kammzone höher sind als die Regenmenge im Freiland, während es in den tieferen zu Interzeptionsverlusten im Kronenraum kommt, unterscheidet diese Bestände aus hydrologischer Sicht grundsätzlich voneinander. Nach den klimatischen Daten ließe sich argumentieren, dass die Wälder im Monteverde – Reservat, die sich unterhalb von 1300 m befinden und den Übergang zu den prämontanen Lebenszonen bilden (**Kap. 4.1.3**), nicht mehr als Wolkenwald im engeren Sinne zu definieren sind.

Evapotranspirationswerte (ET) werden nach Bruijnzeel und Proctor (1995) in Wolkenwäldern allgemein gering eingeschätzt, was auf geringe Sättigungsdefizite der Luft, niedrige Temperaturen der Höhenlagen und die geringe Sonneneinstrahlung durch die ständige Bewölkung zurückzuführen ist. Demnach liegen die Werte in tropischen Bergregenwäldern mit einem hohen Anteil horizontaler Niederschläge zwischen 570 bis 695 mm und in Bergregenwäldern, die weniger den Wolken ausgesetzt, sind zwischen 980 bis 1265 mm im Jahr. Nach Cavelier und Vargas (2002) beträgt die ET tropischer Tieflandregenwälder in der Regel zwischen 1310 und 1500 mm im Jahr, sie geben Extremwerte von bis zu 1904 mm an.

Herrera (1985) gibt für die Monteverde – Region eine durchschnittliche potentielle ET von 867 mm für die Jahre 1961 bis 1980 an. Bruijnzeel et al. (unveröffentlicht) haben dagegen mit Hilfe eines hydrologischen Modells für die höheren Lagen in Monteverde eine tatsächliche ET von 912 mm berechnet.

Aufgrund der klimatischen Rahmenbedingungen und der Vegetationsstruktur (geringer LAI) sind in Monteverde die niedrigsten Evapotranspirationsraten am Gebirgskamm der kontinentalen Wasserscheide zu erwarten, die höchsten Werte werden auf der wechselfeuchten Pazifikseite erreicht (Clark et al., 2000).

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Einschätzung, zumindest was die potentielle ET angeht, da auf der Pazifikseite, besonders während der Trockenzeit, die höchsten Wassersättigungsdefizite der Luft auftreten. Die tatsächliche ET liegt jedoch offenbar in den tieferen Lagen der Atlantikseite höher als auf der Leeseite. Die jährlichen Interzeptionsverluste (Evaporation im Kronenraum + Aufnahme und Transpiration durch die Epiphyten) betrugen an beiden Endpunkten des Transekts, in 1200 m NN, rund 30 % der Regenmenge. Diese lag jedoch auf der Pazifikseite von März 2003 bis Februar 2004 um 2700 mm niedriger als auf der Atlantikseite. Konkret ergeben sich daraus Interzeptionsverluste von 1052 mm auf der Pazifikseite, diese stehen einer Menge von 1822 mm auf der Luvseite gegenüber. Diese Zahlen wurden unter der Annahme berechnet, dass der Stammablauf 1 % beträgt. Nach Bruijnzeel et al. (unveröffentlicht) beträgt der Anteil des Stammabflusses in einem Bergregenwald in San Gerardo (etwa 10 km nördlich des Versuchsflächentransekts) weniger als 1 %).

Die Ergebnisse für die Atlantikseite sind zu hoch, wenn man bedenkt, dass noch mehrere Hundert Millimeter Transpiration durch den Wald dazu addiert werden müssen, um die tatsächliche ET zu erhalten. Vermutlich ist ein Versuchsdesign vorteilhafter, bei dem die Bestandesniederschlagskollektoren nach jeder Messung systematisch oder nach dem Zufallsprinzip innerhalb der betreffenden Unterfläche versetzt werden (vgl. **Kap. 2.2.1**).

Trotzdem erscheint es plausibel, in den tieferen Luvlagen eine höhere ET anzunehmen als in der selben Höhenlage auf der Pazifikseite. Dort bleibt die tatsächliche ET in der Trockenzeit aufgrund der niedrigen Bodenwassergehalte (Minimalwerte zwischen 16 % und 20 %; **Kap. 2.3.1**) und Niederschlagsmengen (im Mittel zwischen 50 und 60 mm von Februar bis April, nach Pounds und Crumb, 1993) hinter der potentiellen ET zurück. In 1200 m NN auf der Atlantikseite sind die Verhältnisse über das ganze Jahr günstiger, was sich besonders in der Saisonalität der Bodenfeuchte ausdrückt. Calvo (unveröffentlicht) gibt für das gesamte Einzugsgebiet des Peñas Blancas Flusses (Atlantikseite, 400 bis 1800 m NN) für die Jahre 1995 bis 2003 eine tatsächliche jährliche ET von 1823 mm an.

Weiterhin bestätigte sich die Annahme, dass die täglichen und saisonalen Schwankungen von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit in den tieferen Lagen der wechselfeuchten Pazifikseite am stärksten ausgeprägt sind, während sich die

Verhältnisse am Gebirgskamm sehr ausgeglichen darstellen (**Kap. 3.1.2**; **Abb. A2**; **Abb. A3**). Dort stießen jedoch die Meßinstrumente (Vaysala – Sensor und Testo – Minilogger) für die relative Luftfeuchtigkeit schnell an technische Grenzen, da kondensiertes Wasser auf den Sensoren tagelang nicht verdunstete (Hysterese – Effekt). Die räumlichen Unterschiede von Temperatur und Luftfeuchtigkeit zwischen den beiden Seiten der Kordilliere waren in der Trockenzeit am stärksten ausgeprägt, während in der Regenzeit keine signifikanten Unterschiede mehr im Untersuchungsgebiet feststellbar waren. In dieser Periode gab es ebenfalls erhebliche Probleme mit der Messung der relativen Luftfeuchtigkeit.

Der räumliche Gradient der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) entlang des Transekts, der offenbar ebenfalls in der Trockenzeit am stärksten ausgeprägt ist und damit einen wichtigen Faktor der Saisonalität in Monteverde darstellt, konnte aufgrund der untypischen Wetterlage 2004 nicht quantifiziert werden. Die Messungen von März bis Mitte Mai wiesen in diesem Jahr kaum Unterschiede zwischen beiden Seiten der Kordilliere auf. Zu dieser Zeit war es im gesamten Untersuchungsgebiet extrem bewölkt und regnerisch. Die Ergebnisse der PAR – Messungen am Gebirgskamm von April 2003 bis April 2004 werden in **Kap. 4.2 C)** im Zusammenhang mit der Vegetation diskutiert.

Neben den klimatischen Unterschieden auf beiden Seiten der Kordilliere wurden auch deutliche Gradienten bei den Bodeneigenschaften erwartet.

B) Hypothesen zu Bodeneigenschaften

- Die teilweise plateauartige Topographie der Kammlage begünstigt unter den gegebenen klimatischen Verhältnissen die Entstehung stauwasserbeeinflusster Standorte. Auf montanen tropischen Böden können sich mächtige Humusauflagen bilden, die Nährstoffe wie Nitrat und Phosphor in nicht verfügbarer Form binden. Durch die hohen Niederschläge und Entstehung von organischen Säuren kommt es zu Bodenversauerung und Nährstoffauswaschung aus dem Oberboden und möglicherweise zu Aluminiumtoxizität. (Grubb, 1977; Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel und Proctor, 1995; Richards, 1996; Leigh, 1999; Clark et al.; 2000; Kapelle, 2004).

- Im steilen Gelände des Untersuchungsgebietes bewirken heftige Regenfälle Erosionsvorgänge im Oberboden. An den Ober– und Mittelhängen werden nährstoffreiche Bodenschichten und organisches Material abgetragen, das sich in den Kolluvien der Unterhänge, sowie in Senken und Mulden anreichert. In Steillagen ist unter den vorherrschenden klimatischen Bedingungen die Erdrutschdynamik ein wichtiger Bestandteil des Ökosystems (Clark et al. 2000).

Die Ausgangssubstrate in der östlichen Hälfte des Transekts stammen zum größten Teil aus dem Quartär (Andesit, Basalt, Breccien und Tuff; Clark et al., 2000; vgl. **Kap. 1.3.2**). Auf der Westseite der Kordilliere gibt es auch ältere vulkanische Formationen aus dem Tertiär (ITCR, 2000). Die räumliche Verteilung der Bodenordnungen Andisole, Alfisole oder Inceptisole (USDA, 1999) im Untersuchungsgebiet wird in erster Linie vom Ausgangssubstrat und von der Hangneigung bestimmt. Die topographischen Niederschlagsgradienten stellen den dritten wichtigen Einflussfaktor auf die Bodenbildung dar.

Nach Scheffer et al. (1998) sind Andisole wegen ihrer hohen Wasserkapazität überwiegend günstige Pflanzenstandorte. Alfisole gehören aufgrund der hohen Verfügbarkeit von Wasser und Nährstoffen zu den stark landwirtschaftlich genutzten Böden. Inceptisole treten dagegen meist in Erosionszonen auf und können eine große Bandbreite von Ausgangsgesteinen und Eigenschaften aufweisen (USDA, 1998).

In den extrem windexponierten Lagen des ebenen Gebirgskammes kommen im Jahr mehrere Hundert Millimeter an horizontalen Niederschlägen zusätzlich zu den regulären Regenfällen am Waldboden an. Von März 2003 bis Februar 2004 ergab sich dadurch eine durchschnittliche Gesamtniederschlagsmenge von über 5000 mm. Die tonhaltigen Unterbodenhorizonte wirken im flachen Gelände als Staukörper (**Kap. 3.2.1**). Das Wasser steht in der Regenzeit und in der Übergangsperiode stellenweise über mehrere Wochen an der Bodenoberfläche oder dicht darunter. In weniger sumpfigen Bereichen fanden sich Redox – Zonen im Unterboden, die auf Pseudovergleyung hindeuten. Auf dem Gebirgskamm (1450 bis 1500 m NN) und in flachen Bereichen der Atlantikseite (oberhalb von 1300 m NN) lagen außerdem die volumetrischen Bodenwassergehalte sehr hoch, im Jahresmittel zwischen 70 % und 80 %.

Auf dem kühl – feuchten Gebirgskamm ist die Mineralisierung in der Streuschicht im Vergleich zu den tieferen Lagen offenbar gehemmt. Dort wurden die größten Humusakkumulationen gefunden, sie lagen jedoch nur bei maximal 3 cm, Oh – Lagen traten kaum auf. Außerhalb des Transekts, in 1560 m NN, wurden auch organische Auflagen von bis zu 7 cm beobachtet. Es bestehen enge, signifikante Zusammenhänge zwischen der Mächtigkeit der Humusauflage und der Menge der Bestandesniederschläge. Die Humusakkumulation war negativ mit der mittleren Temperatur im Bestand korreliert. Die bodenchemischen Gradienten, die aufgrund der Bildung von organischen Säuren und Nährstoffauswaschung erwartet wurden, ließen sich entlang des Transekts gut nachvollziehen. Oberhalb von 1300 m NN lagen die pH – Werte im Oberboden um 4,5. Dagegen wurde auf der regenreichen Atlantikseite ein pH von 5,6 gemessen, auf der Pazifikseite lag der Wert im Oberboden bei knapp 6 (beide Werte in 1200 m NN). Entsprechende Gradienten fanden sich auch für die effektive Kationenaustauschkapazität, die (nach Arbeitskreis Standortkartierung, 1996) auf den Versuchsflächen insgesamt nur als sehr gering bis mittel eingestuft werden kann. Die effektive Kationenaustauschkapazität und die Konzentration von Ca^{2+}, Mg^{2+} und K^{+} waren in den Tieflagen der Atlantikseite und oberhalb von 1300 m NN am niedrigsten. Auffälligerweise ist dabei die Konzentration dieser Ionen in den niederschlagsreichsten Abschnitten der Kammzone etwas erhöht (**Kap. 3.2.3**). Nach Nadkarni et al. (2000) werden diese Stoffe im Kronenraum ausgewaschen und gelangen so in den Boden.

Im Vergleich zu anderen tropischen Wolkenwaldstandorten ist die Kaliumversorgung der Oberböden nach Bruijnzeel und Proctor (1995) im Untersuchungsgebiet als gering einzustufen. Die Werte für Calcium befinden sich dagegen im mittleren bis hohen Bereich, Konzentrationen von Magnesium und Mangan liegen im mittleren Bereich. Nach Leigh (1999) ist die Nährstoffversorgung der Böden im Monteverde – Reservat im Vergleich zu anderen Wolkenwäldern günstig.

Umgekehrt zur Tendenz für Austauschkapazität und Basensättigung zeigten die Böden auf dem Gebirgskamm die höchsten Konzentrationen von Stickstoff. Dies ist auf die gehemmte Mineralisierung von organischem Material zurückzuführen. Nach Nadkarni et al. (2000) werden atmosphärische Einträge von Nitrat und Ammonium durch die Epiphytenflora zurückgehalten. Phosphor wird dagegen aus dem Kronenraum ausgewaschen.

Schließlich kam es unter den sauren und eher anaeroben Bedingungen in der Kammzone auch zu beachtlichen Akkumulationen von Eisen (bis 870 mg l^{-1}), Kupfer und Zink. Nach Scheffer et al. (1998) sind die Konzentrationen dieser Elemente, die auf dem Gebirgskamm in der Bodenlösung registriert wurden, bereits toxisch für einige Pflanzenarten und Mikroorganismen. Es wurden keine Analysen der Aluminiumgehalte durchgeführt. Da aber bei den herrschenden pH – Werten in dieser Höhenlage bereits die Zerstörung von Tonmineralen beginnt (Scheffer et al., 1998), ist auch mit einer erhöhten Freisetzung von Aluminium zu rechnen. Die Al^{3+} – Ionen verdrängen schließlich Nährstoffe von den Austauschern, was die Wuchsbedingungen für die Vegetation in der Kammlage weiter verschlechtert.

Der Einfluss der Hangneigung auf Erosionsprozesse und Bodenbildung ließ sich statistisch belegen. Es bestehen signifikante Beziehungen zwischen der Hangneigung, der Mächtigkeit der A – und B – Horizonte, sowie zum volumetrischen Bodenwassergehalt (**Kap. 3.2.1**; **Kap. 3.2.4**). In den steilen Abschnitten des Transekts fanden sich flachgründige Inceptisole. Diese Böden sind teilweise extrem instabil. So ergaben sich für die Böden der Steilwand auf der Atlantikseite im Jahresmittel höhere volumetrische Bodenwassergehalte in 30 cm Tiefe (65 % und 76 %) als in 5 cm Tiefe (60 % und 73 %). Bei einer Hangneigung von über 50° traten in diesem Abschnitt des Transekts zahlreiche Erdrutsche während der Regenzeit und der Übergangsperiode (Oktober bis Dezember 2003) auf. Es ließen sich jedoch keine signifikanten Zusammenhänge zwischen Hangneigung und Nährstoffversorgung der Böden (bis 30 cm Tiefe) nachweisen.

Die Saisonalität der Bodenwassergehalte zeigte unter dem Einfluss der komplexen Klimafaktoren deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Expositionen (**Kap. 3.2.4**). Die größten Abweichungen vom jährlichen Mittelwert der Bodenfeuchte traten in den Tieflagen der Pazifikseite auf. Sie lagen für jeweils drei Monate mehr als 20 % oberhalb, beziehungsweise unterhalb des Mittelwertes. Die Austrocknung des Bodens während der Trockenzeit wird dort durch den hohen Skelettanteil und durch die Neigung verstärkt. In den höheren Lagen des Transekts blieben die Bodenwassergehalte dagegen fast über das ganze Jahr konstant.

C) Hypothesen zum Einfluss der Umweltfaktoren auf die Struktur und Zusammensetzung der Bestände

Ursachen für die unterschiedliche Stoffproduktion:

- Die geringe Höhe der Wälder in exponierten Hochlagen entlang der kontinentalen Wasserscheide ist auf die stetige Einwirkung der Passatwinde zurückzuführen (Lawton, 1980; Lawton, 1982).
- Die geringe Sonneneinstrahlung und gleichzeitig niedrigen Temperaturen können die Photosyntheseleistung der Pflanzen vermindern (Grubb, 1977; Stadtmüller, 1987; Bruijnzeel und Proctor, 1995; Nadkarni et al., 2000) und erfordern ein angepasstes Artenspektrum.
- Odum (1970) vermutete, dass die Mineralaufnahme aus dem Boden durch niedrige Transpirationsraten der Pflanzen in der feuchtegesättigten Luft tropischer Wolkenwälder gehemmt sein könnte.
- Daneben werden das Höhenwachstum und die Produktivität in den höheren Lagen durch komplexe Wechselwirkungen der Umweltfaktoren eingeschränkt. Klimatische Faktoren bedingen in Abhängigkeit von Höhenlage, Exposition und Neigung die oben erwähnten ungünstigen Bodeneigenschaften wie Stauwassereinfluss, gehemmte Mineralisierung, Bodenversauerung (Holdridge, 1967; Grubb, 1977; Bruijnzeel und Proctor, 1995; Richards, 1996; Lieberman et al., 1996; Leigh, 1999; Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Nadkarni et al., 2000).
- Vaskuläre und nicht vaskuläre Epiphyten erreichen die höchste Biomasse und Diversität in tropischen Bergregenwäldern bzw. tropischen Wolkenwäldern. Stetige Luftfeuchtigkeit und der ständige Kontakt der Vegetation mit den Wolken gelten als wichtigste Faktoren für dieses Maximum (Grubb and Whitmore, 1966; Ellenberg, 1975; Sudgen und Robins, 1979; Nadkarni, 1984; Benzing, 1990; Lugo und Scatena, 1992; Hofstede und Wolf, 1993; Wolf 1993; Richards, 1996; Bruijnzeel und Hamilton 2000). Grubb (1977), Benzing (1990) und Krömer et al. (2005) weisen außerdem daraufhin, dass Abundanz und Diversität der vaskulären Epiphyten in den hochmontanen Lagen wieder abnehmen.

Ursachen für unterschiedliche Artenvielfalt:

- Die saisonal stärker schwankenden abiotischen Umweltfaktoren mit zunehmendem pazifischen Einfluss, die teilweise extremen Bedingungen auf dem Gebirgskamm und die tropisch feuchten Klimaverhältnisse auf der Atlantikseite des Reservates bieten auf engem Raum völlig unterschiedliche Möglichkeiten der Einnischung für terrestrische, epiphytische und hemiepiphytische Lebensformen. So nimmt die Diversität der Baumarten mit zunehmender topographischer Höhe ab, während die Epiphytenflora artenreicher wird. (Bruijnzeel und Hamilton, 2000; Kapelle und Brown, 2001).
- Windwurf und Erdrutsch werden durch die instabilen Böden begünstigt. Die Störereignisse haben einen wichtigen Einfluss auf die Artenzusammensetzung im Wolkenwald (Lawton und Putz, 1988).
- Die Biogeographie des Untersuchungsgebietes bedingt einen ungewöhnlichen Artenreichtum, da hier Gattungen des südlichen und des nördlichen Amerika mit einem hohen Anteil endemischer Wolkenwald – Arten zusammentreffen (Haber, 2000)

Die Eigenarten der von Wolken und Nebel beeinflussten Bergwälder in den Tropen wurden zum ersten Mal ausführlich von Schimper (1898) beschrieben. Er diskutiert auch als erster die Frage, warum dort, besonders in den Gipfellagen, geringwüchsige „Krummholzwäldchen“ entstehen und geht auf die günstigen Lebensbedingungen für ihre üppige Epiphytenflora ein.

<u>Wind:</u>

Als wichtigste Ursache für die geringe Wuchshöhe der Bestände entlang der Kammzone der kontinentalen Wasserscheide im Monteverde – Reservat nennt Lawton (1980, 1982) die Adaption der Bäume an die stetige mechanische Windbelastung. Demnach nimmt das Verhältnis von Höhe und Durchmesser, sowie der Schlankheitsgrad der Äste bei der verbreiteten Baumart *Schefflera rodrigueziana* mit zunehmender Exposition zum NO - Passat ab. Lawton (1980) hat darüber hinaus entlang dieses Windgradienten keine deutlichen Unterschiede bei den Standortfaktoren Strahlung, Temperatur und Nährstoffversorgung der Böden gefunden. Die Höhe der obersten Bestandesschicht nimmt dagegen innerhalb

weniger Meter deutlich zu und die mittlere Holzdichte nimmt infolge der unterschiedlichen Artenzusammensetzung ab.

Entlang des hier untersuchten Transekts von der Luv – zur Leeseite der Kordilliere lassen sich außer diesen beiden Waldtypen noch zahlreiche andere Formationen unterschieden, die unter den komplexen Wechselwirkungen sehr variabler Standortfaktoren entstanden sind (**Kap. 3.3.1.2**; **Kap. 3.3.3**).

Da die Windgeschwindigkeit in der vorliegenden Untersuchung nur auf dem Gebirgskamm und an den beiden Endpunkten des Transekts gemessen wurde, konnte der Einfluss dieses Klimafaktors auf die Vegetationsstruktur nicht statistisch analysiert werden. Die Abhängigkeit der mittleren Windgeschwindigkeit von Exposition und Höhenlage ließ sich jedoch darstellen (vgl. **Kap. 3.1.3**). Parallel dazu bestand ein statistischer Zusammenhang zwischen der Exposition und den maximalen Baumhöhen. Die nordöstlich exponierten Bestände oberhalb 1200 m NN sind niedriger als die Waldformationen in derselben Höhenlage auf der Pazifikseite. Demnach lässt sich auch die signifikante Abnahme der Baumhöhen und insbesondere die Abnahme der h/d – Verhältnisse (Quotienten aus Baumhöhe und Durchmesser) mit steigender topographischer Höhe als eine Adaption an die zunehmende Windbelastung interpretieren. Die Stabilität der Bestände gegenüber Sturmereignissen wird durch gedrungene Stammformen erhöht (Mitscherlich, 1973; Leigh, 1999).

Lieberman et al. (1996) untersuchten Primärwaldformationen entlang eines Höhengradienten von rund 2600 Höhenmetern auf der Atlantikseite der Zentralkordilliere in Costa Rica. Sie beschreiben eine stetige Abnahme der Baumhöhen oberhalb von 300 m NN und betonen, dass der Faktor Wind nicht alleine dafür verantwortlich sein kann. Sein Einfluss auf die Vegetationsstruktur verstärkt sich jedoch offenbar im Gipfelbereich. Beard (1944) weist darauf hin, dass sich besonders niedrige Waldformationen („Elfin Woodlands“) innerhalb einer Höhenstufe je nach Windexposition mit höheren Waldtypen abwechseln. Diese Beobachtung lässt sich auch auf dem Versuchstransekt machen. Die niedrigsten Bäume befinden sich in der exponierten Steilwand ab einer Höhe von 1400 m NN und auf dem relativ ebenen Gebirgskamm. Außerdem kommen kleinräumig noch niedrige Waldformationen in den windexponierten Kammlagen der leeseitigen Täler vor

(oberhalb von etwa 1300 m NN). Der Windeinfluss ist dort leicht an der Ausrichtung der Kronenäste zu erkennen.

Man kann von verschiedenen Einwirkungen durch den ständigen NO – Passatwind ausgehen: Die mechanische Belastung ist auf der Luvseite stärker und erreicht ihren Höhepunkt auf dem Kamm der Kordilliere. Dort ist der Wind auch über das Jahr betrachtet für zusätzliche Niederschläge durch Wolkenauskämmung und damit für wassergesättigte Böden mitverantwortlich (vgl. **Kap. 3.1.3**; **Kap. 3.2.4**). Auf der Leeseite lässt die mechanische Windbelastung mit der Entfernung zum Kamm schnell nach. Der Nordostpassat ist jedoch auch dort stetig spürbar. Unterhalb der durchschnittlichen Wolkenhöhe kommt es dadurch an den besonders flachgründigen Kammlagen und an skelettreichen Steilhängen der leeseitigen Täler zeitweise eher zu einer Austrocknung der Böden (vgl. **Kap. 3.2.4**).

Horizontale Niederschläge, relative Luftfeuchtigkeit und Temperatur:

Die Menge der horizontalen Niederschläge, die den Klimafaktor mit der größten Variabilität im Untersuchungsgebiet darstellen, beeinflusst in direkter Weise vor allem die Epiphytenflora (vgl. **Kap. 3.3.5.3**). Dass die geographische Verbreitung dieser „atmosphärischen“ Organismen in erster Linie von der Luftfeuchtigkeit abhängt und dass die Häufigkeit von Nebelbildung eine entscheidende Rolle für die Entwicklung der Epiphyten spielt, wird zum ersten Mal von Schimper (1888, 1898) dargelegt. Seitdem ist in vielen Arbeiten bestätigt worden, dass die Wasser– und Nährstoffversorgung der Epiphyten in hohem Maß durch Einträge von Wolken und Nebel gedeckt werden (Benzing, 1990; Lugo und Scatena, 1992; Lüttge, 1997; Bruijnzeel und Hamilton 2000; Nadkarni et al., 2000; Kapelle und Brown, 2001; Zotz und Andrade, 2002). Dabei gehen viele Autoren auf die besonders starke Abhängigkeit der Bryophten von diesen Klimafaktoren ein (Grubb und Whitmore, 1966; Grubb, 1977; Ellenberg, 1975; Gradstein, 1999). Dies wird unter anderem damit erklärt, dass die Photosyntheserate vieler epiphytischer Bryophyten bei gleicher Strahlungsintensität positiv mit der Luftfeuchte korreliert ist und gleichzeitig durch niedrige Temperaturen kaum eingeschränkt wird (Wolf, 1993). Bei einer Untersuchung der vaskulären Epiphyten im Norden Kolumbiens fanden Sudgen und Robins (1979) die größte Abundanz dieser Pflanzen in einem Bergwald, der für 10

Monate im Jahr seine Niederschläge fast ausschließlich aus Wolken und Nebel bezieht.

Es gibt viele Faktoren, die die epiphytische Biomasse eines Baumes von bestimmter Größe und Exposition beeinflussen können, wie beispielsweise seine Wuchsdynamik (Alter), Rindenbeschaffenheit oder die Kronenarchitektur. Dadurch wird die Biomasseschätzung der Aufsitzerpflanzen erschwert. Beim Vergleich der epiphytischen Biomasse und Zusammensetzung fanden sich jedoch einige deutliche Unterschiede, die mit wechselnden Klimabedingungen entlang des Transekts im Zusammenhang stehen.

Die Menge der horizontalen Niederschläge und die mittlere Temperatur erwiesen sich in der vorliegenden Arbeit als die wichtigsten Klimafaktoren für die Verteilung der Epiphyten in den Wäldern der Tilarán – Kordilliere. Sie zeigten signifikante Zusammenhänge mit der Biomasse von epiphytischen Bryophyten sowie von holzigen und krautigen Aufsitzerpflanzen. Dabei reagierten die Bryophyten am sensibelsten auf abnehmende Niederschlagsmengen und steigende Temperaturen.

Die chemischen Analysen der Niederschläge bestätigten bisherige Untersuchungen, nach denen die horizontalen Niederschläge auch eine wichtige Rolle in der Nährstoffversorgung der Pflanzen im Kronenraum darstellen (Benzing, 1990; Clark et al., 1998). Die stärkere Ionen – Konzentration im Wolkenniederschlag ließ sich vor allen durch die Messungen der elektrischen Leitfähigkeit [µS] nachweisen (**Kap. 3.1.1.4**). Der Mittelwert für alle Proben der horizontalen Niederschläge lag sechs Mal höher als der Wert für die Analysen des Regenwassers und war immer noch doppelt so hoch wie der Wert für die Bestandesniederschläge (Analyse für alle Klimastationen jeweils einmal am Ende der Trockenzeit und einmal in der Regenzeit). Diese Beobachtung spricht für eine hohe Stoffdeposition im Kronenraum durch Wolken und nebelförmige Niederschläge, besonders im Kammbereich des Transekts, wo diese Niederschlagsform einen bedeutenden Anteil an den hydrologischen Einträgen darstellt.

Biomasse und Diversität der Aufsitzerpflanzen waren auf dem gesamten Transekt sehr hoch (**Kap. 3.3.5.1**; **Kap. 3.3.5.4**). Vaskuläre Epiphyten entfalten ihre größte Diversität in den mittleren Höhenlagen. Nach einer Untersuchung von Krömer et al. (2005) in den bolivianischen Anden lag dieses Maximum zwischen 1300 und 1500 m NN. Dabei muss beachtet werden, dass die Umweltbedingungen einer bestimmten

Höhenstufe in den Tropen sehr stark von der Exposition, der geographischen Breite, der Entfernung zum Meer und dem Massenerhebungseffekt abhängen (Kapelle, 2004). Unter dem Massenerhebungseffekt versteht man die Höhenverschiebung von Vegetationszonen im Inneren großer Gebirgsmassive. Diese erwärmen sich offenbar effektiver, als kleinere Gebirgszüge.

Auf dem Versuchsflächentransekt in Monteverde erreichten epiphytische Biomasse (39 t ha^{-1}, einschließlich Hemiepiphyten und Lianen) und Artenvielfalt knapp unterhalb von 1500 m NN auf der Pazifikseite Höchstwerte. Dort befindet sich der „Windward Cloud Forest“ nach Lawton und Dryer (1980). Die Windgeschwindigkeiten sind dort gegenüber der direkten Kammlage bereits abgebremst, so dass mechanische Einwirkungen und Austrocknungsphasen (bei fehlender gleichzeitiger Bewölkung auf Bestandesniveau) abgemildert werden. Gleichzeitig ist die Luftfeuchtigkeit gegenüber den tieferen Lagen des Transekts konstant sehr hoch. Horizontale Niederschläge liegen im Vergleich zur Kammlage niedriger (um 79 % bei 480 mm von März bis Dezember 2003). Sie tragen aber immer noch in bedeutendem Maß zur Wasser – und Nährstoffversorgung der Pflanzen im Kronenraum bei. Die absolute Epiphytenbiomasse ist dagegen in der extrem niederschlagsreichen Kammzone schon durch die geringe Dimension der Bäume beschränkt („Elfin Forest“). Für einen vergleichbaren Waldtyp in Monteverde wurde von Nadkarni (1984) eine epiphytische Biomasse von 4,7 t ha^{-1} berechnet.

Die klimatischen Unterschiede zwischen dem Bereich des Gebirgskammes und den trockeneren Pazifikhängen in 1200 m NN führen nicht nur zu einer Differenzierung der absoluten epiphytischen Biomassen und Artenzahlen, sondern auch zu einer unterschiedlichen Zusammensetzung der Epiphytenflora, die sich durch verschiedene Adaptionsstrategien dieser Pflanzengruppen erklären lässt.

Die Zusammenhänge zwischen der unterschiedlichen Verteilung der epiphytischen Artengruppen auf den Flächen 5 und 8 und den Niederschlags– und Temperaturgradienten, die auf der Pazifikseite der Kordilliere herrschen, lassen sich durch Epiphyten – Klassifikationsschemata von Benzing (1990) anschaulich darstellen.

a) Klassifikation nach der Beziehung zwischen Epiphyt und Wirt

1. Autotrophe Pflanzen

- Zufällige Epiphyten:

Diese finden sich hauptsächlich in der unmittelbaren Kammzone (Fläche 4), wo sich die Lebensbedingungen auf dem Boden und in den niedrigen Baumkronen angleichen.

- Fakultative Epiphyten:

  Darunter versteht man Pflanzen, die sowohl als terrestrische als auch als epiphytische Lebensform existieren können. *Schefflera rodrigueza* (Araliaceen) ist beispielsweise ein sehr häufiger Pionierbaum der exponierten Kammlagen im Monteverde – Reservat (vgl. **Kap. 3.3.1.2** und **Kap. 3.3.2.3** bis **3.3.2.4**). In tieferen Lagen tritt diese Art dagegen eher als Epiphyt auf (Hartshorn, 1983).

- Hemiepiphyten:

  Primäre Hemiepiphyten treten auf beiden Versuchsflächen häufig auf. Sie wurzeln als ausgewachsene Pflanzen im Waldboden.

  Die großen, nicht verholzenden, sekundären Hemiepiphyten der Familien Araceen und Cyclanthaceen sind im „Windward Cloud Forest“ der höheren Lagen sehr häufig. Auf den Flächen 7 und 8 fehlen sie dagegen fast ganz. Sekundäre Hemiepiphyten verlieren im Lauf ihrer Entwicklung den Kontakt zum Waldboden. Sie sind nach Benzing auf feuchte Bedingungen angewiesen und benötigen teilweise Humus auf den Bäumen als Wurzelsubstrat. Die Stämme im trockeneren Waldtyp sind jedoch weitgehend kahl und frei von organischem Material.

- Obligatorische Epiphyten (auf dem gesamten Transekt abundant)

2. Heterotrophe Pflanzen:

   Parasitische Misteln an Waldbäumen wurden nur in den tieferen Lagen der Pazifikseite beobachtet. (Sie kommen in Monteverde auch häufig auf freistehenden Bäumen vor.) Misteln könnten Konkurrenzvorteile erlangen, wenn die Lebensbedingungen für nicht parasitische Epiphyten schwieriger werden.

b) Klassifikation nach dem Wasserhaushalt

1. Poikilohydre Pflanzen:

Bryophyten und Hymenophyllaceen (Hautfarne) nehmen vom Gebirgskamm zu den tieferen Lagen der Pazifikseite deutlich ab (vgl. **Kap. 3.3.5.2**; **Kap. 3.3.5.3**).

2. Homiohydre Pflanzen (Hygrophyten, Mesophyten, Xerophyten, „Impounders“)

Homiohydre Pflanzen weisen eine große Bandbreite von Adaptionen und Strategien auf. Epiphytische Farne können nach Benzing ein breites Spektrum von Habitaten besiedeln und sich an nasse bis moderat trockene Standorte anpassen. Farne traten ebenso wie Orchideen auf dem gesamten Transekt in großer Abundanz und Artenzahl auf. Viele epiphytische Orchideenarten können selbst in trockenen Lebensräumen mit längeren Phasen ohne Niederschläge überdauern.

Die Gruppe der „Impounders“ (to impound: beschlagnahmen) sammelt und speichert organisches Material und Wasser in großen Wurzelballen oder Blattachseln. Hierzu gehören beispielsweise einige Farne oder die Tankbromelien. Bromelien waren ebenfalls auf dem gesamten Transekt sehr zahl– und artenreich. Der Wassertank, den viele epiphytische Bromelien mit ihren rosettenartigen Blättern bilden machen sie unabhängiger von nebelförmigen Niederschlägen. Das gespeicherte Wasser wird über spezielle Organe an den Blättern (Trichome) aufgenommen (Benzing, 1990; Zotz und Andrade, 2002). Tankförmige Bromelien mit der Fähigkeit zu vegetativer Vermehrung waren im Probebaum der obersten Kronenschicht auf der trockeneren Fläche 8 die dominanteste Gruppe.

Der Blattflächenindex (LAI_E) der Epiphyten lag auf beiden Versuchsflächen (5 und 8) bei 1,7 m^2 m^{-2}. Grubb (1977) und Richards (1996) geben für den Gesamt – Blattflächenindex von tropischen Bergregenwäldern („Lower Montane Rainforest“) eine Spannweite von 5,5 bis 7,4 m^2 m^{-2} an. Das ist etwa die Hälfte der maximalen Werte, die für tropische Tieflandregenwälder veröffentlicht wurden (Grubb, 1977; Frey und Lösch, 1998). Die Beobachtung, dass der Blattflächenindex der Epiphyten demnach am Gebirgskamm und auf den trockeneren Pazifikhängen zwischen 20 und

30 % der gesamten LAI ausmacht, verdeutlicht die Bedeutung der Aufsitzerpflanzen als strukturelles Element (Assimilation und Interzeptionsfläche) der Wolkenwälder.

Eine unmittelbare Einwirkung der feuchtegesättigten Luft auf die Bestandesstruktur wird von Holdridge (1967) angezweifelt. Die These der unzureichenden Nährstoffaufnahme aufgrund von gehemmten Transpirationsraten in Wolkenwäldern (Odum, 1970) wird von Grubb (1977) nach der Auswertung ökophysiologischer Experimente verworfen. Nach Lawton (1980) stellt die Transpirationshemmung für den konkreten Fall des „Elfin Forest“ in Monteverde keinen limitierenden Faktor dar. Der direkte Einfluss der horizontalen Niederschläge auf die Struktur der terrestrischen holzigen Vegetation ist wahrscheinlich begrenzt, solange genügend Regen zur Verfügung steht. Auf dem Versuchsflächentransekt ist vor allem die indirekte Wirkung über die Bodenwassergehalte durch erhöhte Bestandesniederschläge entscheidend (vgl. **Kap 3.2.4**; **Kap. 3.3.3.3**).

Photosynthetisch aktive Strahlung und Temperatur:

Bei der großen Bedeutung der Wolkenauskämmung für die Ökologie des Wolkenwaldes stellt sich die Frage nach dem Einfluss der ständigen Bewölkung auf das Wachstum der Bäume. Aufgrund der in **Kap. 3.1.4** dargelegten Schwierigkeiten war ein Vergleich der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) entlang des Transekts nicht möglich. Für die Klimastation auf dem Gebirgskamm liegen jedoch PAR – Aufzeichnungen von April 2003 bis Mitte Mai 2004 vor. Dort ist die geringste Einstrahlung im Untersuchungsgebiet zu erwarten. Der Mittelwert für die tägliche Einstrahlung (6.00 bis 18.00 Uhr) im photsynthetisch aktiven Wellenlängenbereich lag von Juni 2003 bis Mai 2004 bei 320 µmol Photonen m^{-2} s^{-1}. Die monatliche photosynthetisch aktive Strahlung in diesem Zeitraum lag im Mittel bei 50 % der Werte, die Leigh (1999) für einen Tropischen Tieflandregenwald in Panama veröffentlicht hat (Messungen 1988 und 1989).

Der Jahresgang der Strahlung verläuft in der Kammlage des Transekts auffallend parallel zum Durchmesserzuwachs der Bäume, der in den vier Quartalen von Juni 2003 bis Mai 2004 registriert wurde (**Kap. 3.1.4**; **Kap. 3.4.3**). Die Bäume am Kamm weisen das geringste Wachstum in der Regenzeit und während der Übergangsperiode (insgesamt von September bis Februar) auf. In dieser Jahreszeit

verstärken sich zusätzlich noch andere limitierende Faktoren für das Pflanzenwachstum wie Sauerstoffmangel im Wurzelraum durch Stauwassereinfluss und niedrige Temperaturen. Die höchsten Zuwachswerte wurden dagegen in der Trockenzeit beobachtet, wenn die Tagestemperaturen und die Strahlung ihr jährliches Maximum erreichen.

Aus der verminderten Sonneneinstrahlung am Gebirgskamm ergibt sich zusammen mit den kühl – feuchten Bedingungen ein weiterer limitierender Faktor: es herrschen ungünstigere Voraussetzungen für die Photosynthese als in den tieferen Lagen. Auf der Klimastation am Gebirgskamm blieben die Temperaturen von März 2003 bis Februar 2004 an 256 Tagen im Jahr unter 20 °C (Jahresmittelwert 16,2 °C). An den beiden Klimastationen in 1200 m NN traten Tageshöchsttemperaturen unter 20 °C (außer im Dezember und Januar) dagegen nur sehr selten auf. Grubb (1977) beschreibt die Blattmorphologie in tropischen Bergregenwäldern. Typischerweise findet man in den montanen Lagen kleine, einfache Blätter. Diese sind ledrig oder sukkulent und erinnern äußerlich paradoxerweise an mediterrane Arten. Es wird vermutet, dass sich diese Blätter leichter erwärmen, was die Photosynthese und Transpiration begünstigt (Grubb, 1977; Frey und Lösch, 1998). Der sukkulente Bau könnte Transpiration und Photosynthese beschleunigen, um kurze sonnige Phasen optimal auszunutzen (Leigh, 1999).

Regen:

Die Niederschläge sind im gesamten Untersuchungsgebiet sehr hoch (zwischen 3690 und 6390 mm von März 2003 bis Februar 2004). Die Regenmenge über dem Kronendach hatte im Gegensatz zu den Bestandesniederschlägen keinen signifikanten Einfluss auf die Bestandesstrukturen.

Die Niederschlagsmenge ist auf dem Transekt nirgendwo als Mangelfaktor anzusehen. Nur in den skelettreichen Lehmböden der Pazifikhänge (1320 m NN) traten an Steilhängen am Ende der Trockenperiode für einen kurzen Zeitraum (etwa zwei Wochen) Bodenwassergehalte auf, bei denen definitionsgemäß kein pflanzenverfügbares Wasser mehr vorhanden ist (pF – Wert > 4,2: permanenter Welkepunkt nach Scheffer et al., 1998; vgl. **Kap. 3.2.4**).

In den tieferen Lagen der Pazifikseite lag die stärkste Wachstumsperiode der Bäume am Anfang der Regenzeit. Auf dem wechselfeuchteren Standort wird das Wachstum

in der strahlungsreichen Trockenzeit vermutlich durch die kurzfristige Austrocknung des Bodens eingeschränkt.

Einfluss der Bodeneigenschaften auf Bestandesstruktur und Walddynamik

Unterschiedliche Strukturen der Wälder im Untersuchungsgebiet ließen sich im Allgemeinen gut durch die deutlichen Gradienten der physikalischen und chemischen Bodeneigenschaften erklären (**Kap. 3.3.3.3**). Zu den Bodeneigenschaften, die sich mit der Wuchsleistung der Bestände korrelieren ließen, zählen die Bodenazidität, die effektive Kationenaustauschkapazität (Ak_e) und der volumetrische Wassergehalt. Die statistische Beurteilung dieser Zusammenhänge ist aufgrund der hohen Artenvielfalt jedoch problematisch.

Bei der Einwirkung der Bodenazidität zeigte sich die größte Streuung der Bestandeshöhen (maximale Baumhöhen) im Bereich der mittleren Säuregehalte. Die höchsten Bäume traten auf den am wenigsten versauerten Standorten auf. Bei der Analyse der statistischen Zusammenhänge zwischen Wuchsleistung und Ak_e wurde die größte Streuung der Bestandeshöhen dagegen im Bereich der geringsten Austauschkapazitäten beobachtet. Bei sehr geringen Werten > 3 cmol kg $^{-1}$ werden auf der Atlantikseite in 1200 m NN Baumhöhen über 30 m (beispielsweise *Pouteria congestifolia*, *Sapium rigidifolium*, *Dussia* sp.) in der obersten Kronenschicht erreicht. Die P – Versorgung des Oberbodens ist dort ebenfalls am geringsten. Erst ab einer Ak_e von 2 cmol kg $^{-1}$ wurde ein klarer linearer Einfluss dieses Faktors auf die maximalen Baumhöhen gefunden (r^2 = 0,64*; n = 6). Eine Erklärung für hohe Wuchsleistung bei einer schwach nährstoffversorgten Bodenlösung könnten symbiotische Beziehungen der Bäume mit Mykorrhizapilzen, oder im Fall der Fabaceen mit *Rhizobium* sein. Janzen (1983) weist auf die hohe Bedeutung der Mykorrhiza für das Wachstum von Bäumen, besonders in Tieflandregenwäldern hin. Die stellenweise hohe Wassersättigung des Bodens am Kamm könnte die Tätigkeit der aeroben Symbionten möglicherweise einschränken. Die geringsten Baumhöhen (oberste Bestandesschicht < 15 m) fanden sich auf den Inceptisolen der windexponierten Steilhänge und am Kamm. Dort traten die niedrigsten Ak_e – Werte (< 10 cmol kg $^{-1}$) gleichzeitig mit hoher Bodenazidität (0,74 bis 1,77 cmol l^{-1}) auf.

Weiterhin wurde beobachtet, dass eine Zunahme der Ak_e, die Verfügbarkeit von Phosphor und besonders die Calciumversorgung einen positiven Effekt auf die

Feinwurzeldichte (Durchmesser < 2 mm) hatte. Diese Zusammenhänge widersprechen scheinbar bisherigen Arbeiten zum Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Feinwurzelmasse (Cavelier, 1992; Leigh, 1999). Nach Powers et al. (2005) wird im Allgemeinen davon ausgegangen, dass in tropischen Wäldern die Biomasse der Feinwurzeln mit zunehmender Bodenfruchtbarkeit abnimmt. Sie hatten in verschiedenen tropischen Wäldern eine Abnahme der Feinwurzelmasse als Reaktion auf höhere N – und P – Gehalte der Böden festgestellt. Es muss berücksichtigt werden, dass in der vorliegenden Untersuchung keine Biomasseberechnung durchgeführt wurde, sondern lediglich eine Zählung der Feinwurzeln an maximal 2 Profilen je Versuchsfläche (n = 9). Die Erhebung der Wurzeldichte wurde also sehr punktuell durchgeführt. Nach Bengough et al. (1992) sind Profilwandmethoden nicht geeignet, um die Feinwurzelmasse bezogen auf das Bodenvolumen zu ermitteln.

Eine Erklärung könnte darin bestehen, dass die intensiver durchwurzelten, nährstoffreichen Böden der Pazifikseite auch deutlich besser belüftet sind. Es wurde ein signifikanter negativer Zusammenhang zwischen der Mächtigkeit der intensiv durchwurzelten Bodenschicht und dem volumetrischen Wassergehalt in 30 cm Tiefe festgestellt. Der volumetrische Wassergehalt des Oberbodens ist unter den teilweise extremen Bedingungen im Untersuchungsgebiet negativ mit dem Wachstum der Bäume korreliert, was als Beleg für periodischen Sauerstoffmangel im Wurzelraum betrachtet werden kann.

Insgesamt ließen sich keine signifikanten Zusammenhänge zwischen Hangneigung und Wuchsleistung feststellen. Das liegt auch daran, dass bei einer Betrachtung aller Versuchsflächen andere Standortfaktoren die Einwirkung der Neigung überlagern. In den mittleren und höheren Lagen der windexponierten, feuchteren Atlantikseite lässt sich jedoch gut beobachten, dass die Höhe der oberen Kronenschicht auf ebenen Abschnitten oder in geschützten kleinen Tälern sofort zunimmt (**Abb. 30**). Dort sind auch die Stämme deutlich gerader. Nach Kapelle (2001) bewirken stetige Bodenbewegungen (Fließerde) in den Steillagen der Wolkenwälder eine Verkrümmung der Baumstämme. Am windexponierten Steilhang in 1400 m NN trägt auch die Instabilität der Böden dazu bei, dass sich dort keine Vegetationsformation von mehr als 10 Metern Höhe etabliert.

Insgesamt erfordern die suboptimalen Umweltbedingungen in den windexponierten Hochlagen eine ganze Reihe von physiologischen Anpassungen der Vegetation. Die artenärmere und gleichzeitig sehr charakteristische Gehölzflora in dieser Höhenlage (**Kap. 3.3.2.1** bis **Kap. 3.3.2.4**) ist ein Anzeichen für den hohen Grad der Spezialisierung vieler Arten in diesem Lebensraum. Lawton (1982) betont die plastische Reaktion von Baumarten wie *Schefflera rodrigueza* entlang von Umweltgradienten im extremen Bereich. Leigh (1999) beschreibt eingehend die typische Gehölzarchitektur der Wolkenwaldzone: Durch die gedrungenen Stammformen wird im Vergleich zu Tieflandregenwäldern ein größeres Holzvolumen benötigt, um die Blätter in einem niedrigeren Kronenraum zu positionieren.

Es ließen sich noch andere, auffällige Anpassungen in den exponierten Wäldern der Kammzone beobachten, die teilweise schon von anderen Autoren beschrieben wurden (Lawton und Dryer, 1980; Nadkarni et al, 2000):

- Stelzwurzeln, die dicht mit Lentizellen besetzt sind, sichern die Wurzelatmung und sorgen für Halt. *Clusia* sp. investiert in sumpfigen Bereichen große Mengen an Holzmasse in den Aufbau solcher Wurzelsysteme (**Abb. 26**)
- viele Gehölze bilden auch Luftwurzeln ohne Stützfunktion
- einige Arten reagieren mit hoher Ausschlagsfähigkeit auf Sturmschäden (polykorme Stammformen)
- Gehölze wachsen unter Einfluss von Wind oder Bodendynamik (Steilhang) teilweise horizontal
- Wurzelbildung an den Ästen im Kronenraum, um zusätzliche Nährstoffquellen zu erschließen wurde beispielsweise bei Melastomataceen (**Abb. 54**) und *Ficus crassiuscla* festgestellt
- viele Gehölze leben als fakultative Epiphyten im Humus der Baumkronen oder auf geneigten Stämmen

Die Artenzusammensetzung in der Kammzone wird auch von der beschleunigten Dynamik bestimmt.

Dort wurden im Untersuchungszeitraum die meisten zusammengebrochenen Bäume (obere und mittlere Kronenschicht) registriert. Im 2,2 ha großen Teil des Probestreifens von 1400 m NN auf der Atlantikseite bis zum Gebirgskamm in 1500 m NN waren es 10,6 Bäume ha^{-1} a^{-1}. Die Böden sind überwiegend wassergesättigt,

gleichzeitig akkumuliert sich auf den älteren Bäumen eine hohe Epiphytenmasse mit einer hohen Wasserspeicherkapazität. Diese werden dadurch gegenüber den periodisch auftretenden Sturmereignissen anfälliger. Lawton und Dryer (1980), Lawton und Putz (1988) beschreiben diesen Wald als kleinräumiges Mosaik aller Sukzessionsstadien mit einem hohen Anteil schattenintoleranter Arten. Lawton und Putz (1988) haben für den „Elfin Forest“ in Monteverde eine „Turnover – Rate“ von 95 Jahren ermittelt. Dieser Berechnung liegt die Entwicklung der Windwurffläche zugrunde, die in einem 5,2 ha großen Gebiet drei Jahre lang beobachtet wurde. In der vorliegenden Untersuchung wird aufgrund des mittleren Volumens der umgestürzten Bäume aus der oberen und mittleren Bestandesschicht (vgl. **Kap. 3.4.1**) ebenfalls davon ausgegangen, dass sich die Wälder der Kammzone in weniger als 100 Jahren erneuern. In den tieferen Lagen des Transekts wird von einem Zeitraum von weniger als 200 Jahren ausgegangen.

Nach bisherigen Untersuchungen scheinen sich die „Turnover“ – Raten in neotropischen Wäldern jedoch nicht sehr stark voneinander zu unterscheiden. Asquith (2002) vergleicht mehrere Publikationen miteinander, dabei schwanken die Werte zwischen 95 Jahren im „Elfin Forest“ in Monteverde und 118 Jahren in La Selva, einem Regenwald der basalen bis prämontanen Stufe in Costa Rica.

Durch den hohen Spezialisierungsdruck ist die Gehölzflora gegenüber den tieferen Lagen eingeschränkt. Die β – Diversität auf dem Transekt steigt jedoch aufgrund der teilweise extremen Lebensbedingungen in der Kammzone stark an.

4.3 Mögliche Auswirkungen des regionalen und globalen Klimawandels

Nach den vorliegenden Ergebnissen lässt sich der Wechsel der Epiphytenflora entlang des kleinräumigen Feuchte– und Temperaturgradienten im Bereich der kontinentalen Wasserscheide gut nachvollziehen (**Kap. 3.3.5**; **Kap. 4.2**). Sie sind diejenigen Organismen mit den engsten Beziehungen zu globalen und regionalen Wettersystemen, da sie ihren Bedarf an Wasser und Nährstoffen zum größten Teil direkt aus der Atmosphäre decken (Lugo und Scatena, 1992). Benzing (1990) sieht die günstigsten Bedingungen für Epiphytenwachstum in Wolkenwäldern der mittleren Höhenlagen. Die wichtigsten Klimafaktoren sind dabei eine möglichst kurze Trockenperiode und ein geringes Wasserdampfdruckdefizit der Luft. Auf den Kammlagen von Tälern, in denen die Wolken wie durch einen Kanal aufsteigen,

findet man nach Benzing die größten Epiphytenmassen. Diese Bedingungen treffen in der aktuellen Konstellation von Klima und Topographie auf Monteverde (kontinentale Wasserscheide, Peñas Blancas Tal) in besonderer Weise zu. Nach Haber (2000) sind die Epiphyten mit 878 bekannten Vertretern die artenreichste Lebensform im Monteverde – Reservat.

Die im Boden wurzelnden Gehölze weisen im Untersuchungsgebiet ebenfalls eine hohe Diversität und Formenvielfalt auf, die teilweise mit engen Anpassungen an die herrschenden Umweltgradienten zusammenhängt (**Kap. 3.3.2**; **Kap. 3.3.3.4**; **Kap. 4.2**). Die ungewöhnlich hohe Diversität im Untersuchungsgebiet ist zu einem großen Teil die Folge des direkten Kontaktes der Vegetation mit den Wolken. Darin liegt offenbar auch die hohe Empfindlichkeit des Ökosystems gegenüber klimatischen Veränderungen. Bubb et al. (2004) kommen zu dem Schluss, dass Wolkenwälder die am stärksten durch Klimawandel bedrohten tropischen Waldformationen sind.

Nach dem Bericht des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 2001) hat die globale, gemittelte, bodennahe Temperatur im 20. Jahrhundert um 0,6 °C zugenommen. Der starke Anstieg der letzten 50 Jahre lässt sich eindeutig mit dem zunehmenden anthropogenen Ausstoß von Treibhausgasen wie Kohlendioxid, Methan und Stickoxiden in Verbindung bringen. So ist die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre seit der Industrialisierung Ende des 18. Jahrhunderts bis zum Jahr 2000 um rund ein Drittel auf 370 ppm angestiegen. Für die weitere Entwicklung dieser Dynamik hat das IPCC (2001) sechs Szenarien veröffentlicht, nach denen eine gestiegene Kohlendioxidkonzentration zwischen 540 und 970 ppm im Zeitraum von 1990 bis 2100 zu einer mittleren globalen Erwärmung zwischen 1,4 und 5,8 °C führen werden. Diese Szenarien beinhalten verschiedene Perspektiven zur weltweiten sozioökonomischen Entwicklung, zu Bevölkerungswachstum, technischem Fortschritt und Nutzung verschiedener Energiequellen. Eine gezielte politische Einflussnahme auf Treibhausgasemissionen wird nicht berücksichtigt. Die gegenwärtige Temperaturerhöhung ist nach dem Bundesministerium für Umwelt (2004) die stärkste seit 1000 Jahren auf der Nordhalbkugel. Nach Angaben der NASA (2006) war 2005 im globalen Durchschnitt das wärmste Jahr seit Beginn der Aufzeichnungen vor über 100 Jahren.

Still et al. (1999) haben mit Hilfe eines globalen Klimamodells die Auswirkungen simuliert, die eine Verdopplung der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre

(von 345 auf 690 ppm) auf tropische Wolkenwälder in Costa Rica, Kolumbien, Malaysia und Afrika haben würde. (Nach vier der sechs Szenarien des IPCC wird diese Konzentration in der zweiten Hälfte des 21. Jahrhunderts erreicht.) Der Anstieg der mittleren Jahrestemperatur würde nach Still et al. in Monteverde bei 2,1 °C liegen. Die Ergebnisse dieser Berechnungen deuten außerdem darauf hin, dass sich die Wolkendecke in den Monaten Dezember bis Februar (Übergangsperiode und Trockenzeit) im Mittel um rund 200 Meter anheben würde.

Aus den Daten der Klimastationen entlang des Transekts geht hervor, dass die horizontalen Niederschläge durch Wolkenauskämmung besonders in dieser Periode eine existenzielle Bedeutung für das Ökosystem haben. In der Übergangsperiode (Dezember 2003) wurden die höchsten Einträge durch horizontale Niederschläge gemessen (**Kap. 3.1.1.2**). Auf dem Gebirgskamm waren es in diesem Monat 800 mm, was 22 % der Jahresmenge durch diesen Niederschlagstyp darstellte. In der Trockenzeit wurden am Kamm bis zu 450 mm gemessen (April 2003), dieser Wert war dreimal höher als die Regenmenge in diesem Monat.

Abschließend stellen Still et al. (1999) fest, dass die berechnete mittlere Höhenverschiebung der absoluten Luftfeuchtigkeit (für Monteverde +276 m in der Regenzeit und +301 m in der Übergangsperiode und Trockenzeit) zusammen mit der Höhenverschiebung der aktuellen mittleren Temperaturbedingungen (+442 m) ein gutes Maß für die Verschiebung der spezifischen ökologischen Bedingungen darstellen, in denen Wolkenwälder auftreten.

Seit Anfang der neunziger Jahre wird der Einfluss der globalen Erwärmung auf das Wolkenwaldökosystem in Monteverde untersucht. Pounds und Crumb (1993), Pounds et al. (1999) haben festgestellt, dass das Verschwinden von 20 Amphibienarten und starke Rückgänge anderer Amphibien – Populationen in Monteverde mit der zunehmenden Anzahl niederschlagsfreier Tage in der Trockenzeit korreliert ist. Die Temperatur– und Niederschlagsanomalien waren in den El Niño Jahren 1982/1983, 1986/1987 und 1997/1998 am stärksten ausgeprägt. Dieser Trend hält nach Pounds et al. (1999) seit Anfang der achtziger Jahre an und zeigt sich auch deutlich an der abnehmenden Wassermenge in den Flüssen der Monteverde – Region am Ende der Trockenzeit. Der Bericht des IPCC (2001) geht davon aus, dass die globalen Niederschlagsmengen im kommenden Jahrhundert infolge der Klimaerwärmung steigen. Es wird aber auch darauf hingewiesen, dass es

regional starke Abweichungen von dieser Entwicklung geben kann. So wird beispielsweise für Mittelamerika ein bedeutender Rückgang der Regenmengen in den Wintermonaten (Nordhalbkugel) angenommen, also von der Übergangsperiode bis zum Anfang der Trockenzeit in Costa Rica.

Während Klimaveränderungen einige Arten bedrohen, werden andere begünstigt. So beschreiben Pounds et al. (1999) neben dem Rückgang vieler Amphibienarten gleichzeitig die zunehmende Einwanderung von Vögeln, die bisherigen ihren Verbreitungsschwerpunkt im prämontanen Bereich haben.

Der Klimawandel verursacht so eine doppelte Stresseinwirkung auf die Lebensgemeinschaften tropischer Wolkenwälder: einerseits durch veränderte Lebensbedingungen und andererseits durch die Invasion von (teilweise eingeführten) Arten (Still et al., 1999; Bubb et al., 2004). Die vorliegenden Szenarien gehen in jedem Fall von einem weltweiten Schrumpfen der Wolkenwald – Zonen aus. Sie werden infolge der Erwärmung, beziehungsweise eines Anstiegs des Kondensationsniveaus in höhere Lagen der Bergmassive gedrängt, zumindest solange dies möglich ist. Je nach Topographie kann aus dem Rückzug auf die Gipfellagen der Berge auch eine Habitat – Fragmentierung resultieren, was eine weitere Verschärfung der Bedrohung durch den Klimawandel darstellt (Bruijnzeel und Hamilton, 2000).

Lawton et al. (2001) machen schließlich deutlich, dass auch Landnutzungsformen einen direkten Einfluss auf das Klima in der Tilarán – Kordilliere haben. Mit Hilfe von Satellitenaufnahmen und einem regionalen Klimamodell haben sie nachgewiesen, dass die Entwaldung in der karibischen Tiefebene zu einer Verminderung der Evapotranspiration führt. Dadurch lässt die Bildung von konvektiven Kumuluswolken im Einzugsgebiet des NO – Passats nach. Gleichzeitig findet die Wolkenbildung über Weideflächen in größerer Höhe statt. Die Höhenverschiebung des Kondensationsniveaus betrifft demnach auch die advektive Bewölkung. Nach den Berechnungen der Autoren könnte eine großflächige Entwaldung der karibischen Tiefebene im Osten des Tilarángebirges die Wolkendecke in der Trockenzeit tagsüber sogar auf über 1800 m NN anheben, also über die höchsten Gipfel der Kordilliere.

Dadurch wird in Monteverde die von Pounds et al. (1999) und Still et al. (1999) beschriebene Abnahme der Bewölkung auf Höhe der Vegetationsschicht weiter

verstärkt. Eine genaue Abschätzung der Höhenverschiebung von ökologischen Bedingungen ist sicher problematisch, der Trend hin zu niederschlagsärmeren Bedingungen in der kritischen Trockenzeit ist jedoch unstrittig. Was eine Anhebung der Wolkenwaldzone um 200 bzw. um 400 Höhenmeter bedeutet, lässt sich kartografisch leicht darstellen. Dazu muss jedoch zunächst die aktuelle Ausdehnung des Wolkenwaldes in Monteverde definiert werden. Nach Kappelle (2004) sind tropische Wolkenwälder durch ständigen, häufigen oder saisonalen Kontakt mit den Wolken gekennzeichnet. Nach Calvo (2004) sind tropische Wolkenwälder in Costa Rica mit den folgenden Holdridge – Lebenszonen assoziiert: „Lower Montane Rain Forest“, „Lower Montane Wet Forest“, „Montane Rain Forest“ und Montane Wet Forest“. Der tatsächliche Einfluss der Bewölkung lässt sich objektiv beurteilen, indem man den Vergleich zwischen Bestandesniederschlägen und Freilandregen zugrunde legt (vgl. **Kap. 3.1.1**; **Kap. 3.3.4**). Substanzielle hydrologische Einträge durch Wolkenauskämmung, also Bestandesniederschläge, die an mehreren Monaten im Jahr höher waren als die Regenmengen, traten im Untersuchungszeitraum auf der Atlantikseite oberhalb von 1300 m NN auf. Auf der Pazifikseite war dies oberhalb von 1400 m NN der Fall. Unter der Annahme, dass die Bestandesniederschlagsmessungen repräsentativ sind, lässt sich die Wolkenwaldfläche in Monteverde annäherungsweise durch die Verbreitung der montanen Lebenszonen innerhalb dieser wolkenbeeinflussten Höhenstufe darstellen (**Abb. 74**).

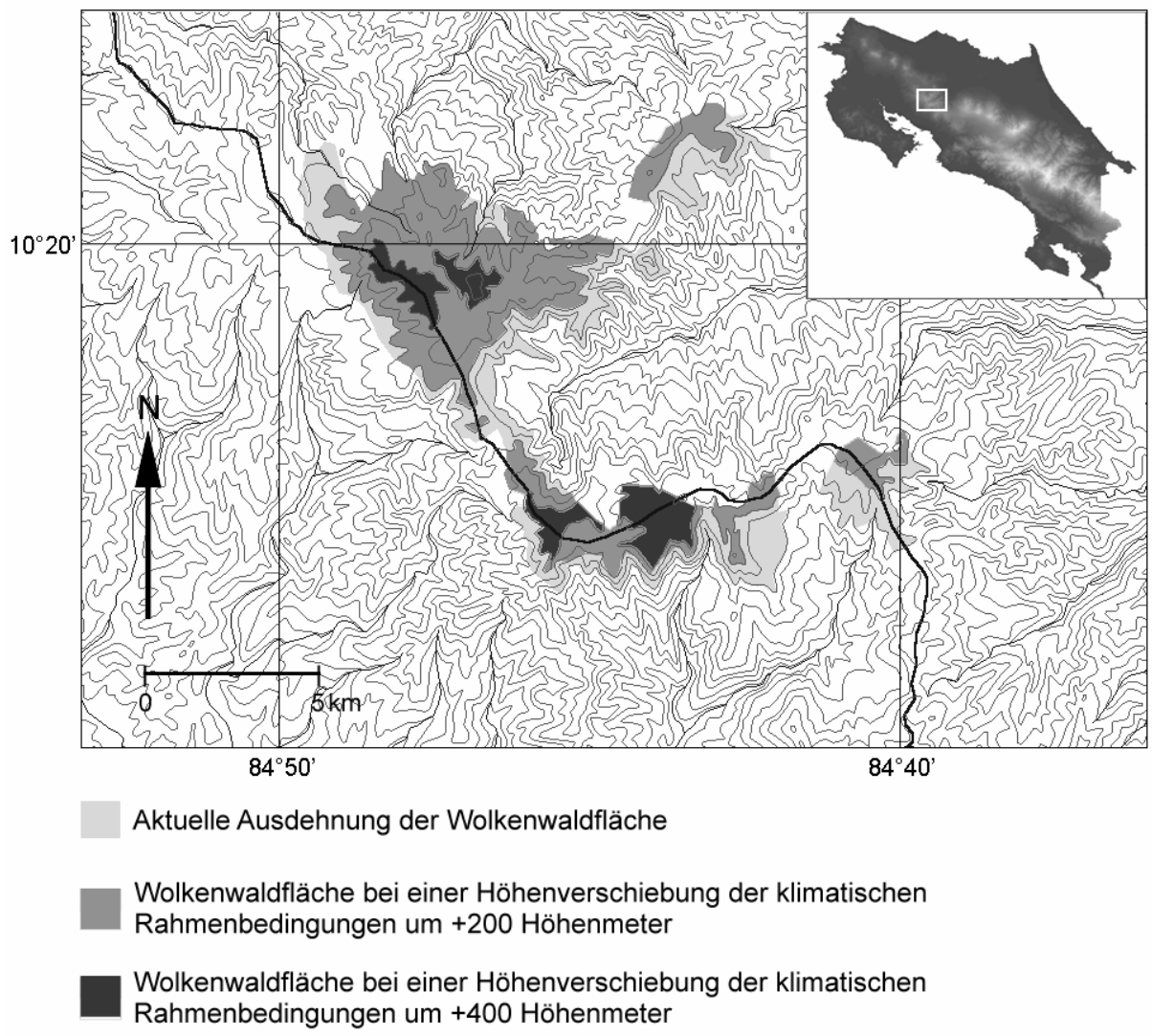


Abb. 74: Veränderung der heutigen Wolkenwaldfläche in Monteverde bei einer Verschiebung der klimatischen Rahmenbedingungen um 200, beziehungsweise um 400 Höhenmeter durch regionalen und globalen Klimawandel

Diese Fläche erstreckt sich über 71 km^2 entlang der kontinentalen Wasserscheide und auf den Gebirgskämmen, die das Peñas Blancas Tal flankieren. Eine Anhebung der Wolkenwaldzone um 200 Höhenmeter hat eine Verringerung der Fläche auf 43 km^2 (61 %) zur Folge. Es kommt zu einer Teilung des zusammenhängenden Wolkenwaldkomplexes in zwei Hälften, die nördlich und südlich des Versuchsflächentransekts liegen. Auf den östlichen Kammlagen oberhalb des Tals führt der Rückzug des Wolkenwaldes zu einer weiteren Fragmentierung. Bei einer Verschiebung der klimatischen Rahmenbedingungen um weitere 200 Höhenmeter ist bereits das Ende der Ausweichmöglichkeiten für die Biozönosen des Wolkenwaldes

erreicht. Die Fläche schrumpft auf 9 km^2 (13 % der aktuellen Bedeckung) und es bleiben nur noch kleine Inseln (1,2 bis 3 km^2) in den Gipfellagen der kontinentalen Wasserscheide übrig.

Die verbleibenden nördlichen Gipfel sind heute nach Lawton und Dryer (1980) von Eichen – dominierten Wäldern („Oak Ridge Forest“) bedeckt. Für die Gipfellagen der verbleibenden südlichen Wolkenwaldinseln gibt es bisher keine Vegetationsbeschreibungen. Es handelt sich auf diesen nach Nordost exponierten Standorten wahrscheinlich um „Elfin Forest“ und „Windward Cloud Forest“ nach Lawton und Dryer (1980), wie er auch in der vorliegenden Arbeit beschrieben wird (**Kap. 3.3.1.2**; **Kap. 4.1.3**). Die aktuelle Wolkenwaldzone umfasst dagegen allein auf dem Versuchsflächentransekt vier verschiedene Waldtypen (vgl. **Kap. 3.3.1.2**). Nördlich des Untersuchungsgebietes kommen nach Lawton und Dryer noch weitere vier Wolkenwaldtypen dazu, die sich alle in ihrer Struktur und Zusammensetzung voneinander unterscheiden und die räumlich miteinander verbunden sind.

Die beschriebenen Klimaänderungen könnten in einer Zeitspanne eintreten, die weniger als eine Waldgeneration beträgt (vgl. **Kap. 3.4.1**). Die Auswirkungen auf die Artengemeinschaften in den betroffenen Gebieten wären schwerwiegend. Im Bereich der höheren Luvlagen und des Gebirgskammes würde die Austrocknung durch den Passatwind zusätzlich verstärkt, wenn die Wolken dauerhaft über die Vegetation hinweg ziehen. Die Anpassungsfähigkeit vieler Epiphyten und spezialisierter, teilweise endemischer Gehölzarten wäre durch die erhöhte Evapotranspiration und fehlende horizontale Niederschläge überfordert, wie die Verteilung dieser Pflanzen entlang dem aktuellen Klimagradienten zeigt. Viele der typischen Wolkenwaldarten würden verschwinden, wenn keine Rückzugsmöglichkeiten aufgrund der geringen Fläche und der Isolation der Gipfellagen mehr gegeben sind. Die geschrumpften Flächen bieten immer weniger Möglichkeiten zur Einnischung. Der Austausch von Arten und genetischen Ressourcen von Populationen, die auf das kühl – feuchte Klima angewiesen sind, würde zwischen den Wolkenwaldrelikten der Gipfellagen immer schwerer.

Wie der Vergleich zwischen dem Gebirgskamm und den tieferen Leelagen gezeigt hat, geht die Abundanz, vor allem aber die Diversität der Epiphyten in den Bereichen deutlich zurück, wo horizontale Niederschläge kaum noch eine Rolle spielen. In 1200 m NN auf der Pazifikseite wurde im Vergleich zu den kühl – feuchten Hochlagen nur

noch etwa die Hälfte der Artenzahl vaskulärer Aufsitzerpflanzen (bezogen auf die Probefläche) registriert. Die Verschiebung der epiphytischen Pflanzengruppen entlang dieses Gradienten wird in den **Kap. 3.3.5.2** bis **Kap. 3.3.5.4** und **Kap. 4.2** beschrieben. Benzing (1990) erläutert die große Bedeutung von Epiphytenflora und Humus in den Baumkronen für die tropische Fauna. Sie bieten Nahrung, Schutz und Brutplätze. Nach Benzing nutzen hunderte von wirbellosen Arten, aber auch Amphibien die Aufsitzerpflanzen als Lebensraum, einige sogar obligatorisch. Auch viele Vogelarten sind in direkter Weise von Epiphyten abhängig.

Die Gehölzflora würde sich in den höheren Lagen nach dem schnellen Verschwinden vieler spezialisierter Wolkenwaldarten langfristig anpassen. Die β – Diversität des Untersuchungsgebietes würde jedoch durch eine Ausweitung der prämontanen Lebenszone und deren Artenspektrum bis zum Kamm der kontinentalen Wasserscheide stark abnehmen.

Die tief greifenden hydrologischen Folgen, die eine Anhebung der Wolkendecke im Untersuchungsgebiet hätte, lassen sich gut veranschaulichen, da die Wolkenwaldfläche über messbare hydrologische Einträge definiert wird. Die Flüsse, die auf beiden Seiten der Kordilliere im Wolkenwald entspringen oder von Zuläufen aus den höheren Lagen gespeist werden wie der Peñas Blancas (**Abb. 74**), wären direkt davon betroffen, wenn 90 % der Waldfläche, die bisher zusätzliche horizontale Niederschläge aufgefangen hat, in Zukunft einen Teil der Regenmenge durch Evapotranspiration verbraucht. Der verminderte Wasserstand der Flüsse hätte auch Auswirkungen auf die tiefer liegenden Ökosysteme und schließlich auf die Wasserversorgung der Bevölkerung. Ein Rückgang der Wolkenwaldfläche in der Tilarán Kordilliere hätte dann auch direkte Auswirkungen auf die regionale Landwirtschaft (Calvo, 2004), auf die Wasserkraftwerke am Arenal – Stausee (rund 160000 kW) und am Peñas Blancas Fluss (rund 40000 kW, Angaben der Leistung nach Instituto Costaricense de Electricidad, 2005).

4.4 Schlussfolgerungen für die Erhaltung und die Bewirtschaftung tropischer Wolkenwälder

Nach Bruijnzeel und Hamilton (2000) ist der Verlust der Biodiversität, der durch das weltweite Verschwinden von Wolkenwäldern entsteht, aufgrund der einzigartigen genetischen Ressourcen, der geringen Größe vieler Gebiete und der langsamen Regeneration der montanen Ökosysteme meist irreversibel.

In **Kap. 3.3.4** wurde dargestellt, dass die Überschirmung durch Baumkronen in der Wolkenwaldzone bis zu einer gewissen Dichte einen positiven Einfluss auf die Niederschlagsmenge hat, die am Boden ankommt. Daraus folgt, dass Bewirtschaftungsformen, die Erhaltung oder Pflanzung von Bäumen ermöglichen, zumindest die hydrologischen Vorteile ausnutzen können, die sich durch die Wolkenauskämmung an der Vegetation unter diesen klimatischen Rahmenbedingungen bieten. Die zusätzlichen Wassermengen sind vor allem in regenärmeren Jahreszeiten und für die tiefer gelegenen Regionen wesentlich. Bruijnzeel und Hamilton (2000) beschreiben auch den Rückgang der Wasserstände in den Flüssen entwaldeter tropischer Bergregionen in Mittelamerika und Indonesien.

Die Bedeutung solcher Maßnahmen wird noch zunehmen, wenn sich der Verlust der verbleibenden natürlichen Wolkenwälder durch globalen und regionalen Klimawandel nicht aufhalten lässt. Nach Bubb et al. (2004) sind Viehweide und Kaffeeanbau die am stärksten verbreiteten Nutzungsformen in den tropischen Wolkenwaldzonen. Beide lassen sich mit Baumbeständen von angepasster Dichte verbinden.

Die Quantifizierung der zusätzlichen Wassermengen, die durch die Wolkenwaldflächen bereitgestellt werden, kann als wissenschaftliche Grundlage für die monetäre Bewertung von Umweltleistungen in den Tropen dienen. In Costa Rica regelt das Forstgesetz von 1996, dass Waldbesitzer eine Bezahlung für diese Leistungen erhalten können („Pago de servicios ambientales“). Die Waldfläche, die in diesem Programm erfasst wurde, ist von 2001 bis 2004 von 28000 ha auf fast 83000 ha gestiegen (Programa Estado de la Nacion, 2005). Etwa 60 % der Waldfläche des Landes befindet sich in Privatbesitz (Bubb et al., 2004). Ein zweiter wichtiger Aspekt ist dabei die Kohlendioxidbindung durch die Vegetation. Das Programms wird finanziert durch eine spezielle Kraftstoffsteuer, durch den staatlichen Energieversorger (Instituto Costaricense de Electricidad) und durch internationale

Abkommen, wie beispielsweise den im Kyoto – Protokoll festgelegten „Clean Development Mechanism“ (Bubb, 2004; Calvo, 2004).

Bei der Quantifizierung von Kohlenstoffspeicherung und –kreisläufen in Wolkenwäldern besteht noch Forschungsbedarf. Die vorliegenden Ergebnisse geben einen guten Einblick in die Zuwachsdynamik, „Turnover“ – Raten lebender Bestände und Totholzvorräte der Wälder in Monteverde. Es lassen sich jedoch keine Zersetzungsgeschwindigkeiten abschätzen. Nadkarni et al. (2000) haben Daten zu Biomasse und Zersetzungsgeschwindigkeit der Streuauflage, sowie zu C/N – Verhältnissen des Waldbodens veröffentlicht (vgl. **Kap. 3.3.2**). Arbeiten zum Umsatz von Totholz in Monteverde gibt es bisher jedoch nicht.

In Südecuador sind Zuwachs (Hohmeier und Breckle, 2004) und Totholzzersetzung (Wilcke et al., 2005) in einem Bergregenwald oberhalb von 1800 m NN untersucht worden. Die Durchmesserzuwachswerte der Bäume mit einem BHD > 10 cm sind demnach abhängig von Standort, Baumart und der topographischen Lage (1800 bis 3200 m NN) und schwanken zwischen 1 und 6 mm pro Jahr. Auf dem Transekt in Monteverde lagen die ermittelten jährliche Zuwächse (Bäume > 10 cm) zwischen 2 und 3,7 mm. Nach Wilcke et al. (2005) ist die mittlere Zersetzungsdauer des Totholzes im Bergregenwald in Südecuador, bedingt durch die geringeren Temperaturen, mit 11,1 Jahren fast doppelt so hoch wie in einem Tieflandregenwald im Amazonas (Chambers, 2000).

Da mittlere „Turnover“ – Raten der Bestände in tropischen Wäldern verschiedener Höhenzonen relativ eng beieinander zu liegen scheinen (vgl. **Kap. 4.2**), sind es die teilweise geringere Produktivität (beispielsweise windexponierte Standorte) und die längere Zersetzungsdauer des organischen Materials, die in tropischen Bergwäldern die Kohlenstoffspeicherkapazität bestimmen. Dabei muss ausdrücklich darauf hingewiesen werden, dass gerade in tropischen montanen Lagen häufig vorratsreiche Wälder mit sehr hohen Grundflächenwerte (> 50 m^2) auftreten (Leigh, 1999; Kapelle, 2004), vgl. **Kap. 3.3.1.2**.

Kapelle und Brown (2001) schlagen einen Aktionsplan für die Erhaltung tropischer Wolkenwälder vor. Dazu gehört auch die Erforschung und Überwachung von Veränderungen des jetzigen Zustandes. In Gebieten, die nicht direkt von Entwaldung durch den Menschen betroffen ist, ergeben sich diese vor allem durch Klimawandel, Habitatfragmentierung oder auch Luftverschmutzung (Bruijnzeel und Hamilton,

2000). Lugo und Scatena (1992) haben auf die große Bedeutung hingewiesen, die den Epiphyten in tropischen Wäldern als Indikatoren für Klimaveränderungen zukommt. Sie haben vorgeschlagen, ein Netzwerk von Untersuchungsgebieten einzurichten, in denen langfristig die Interaktionen von Atmosphäre und Epiphyten erforscht und verglichen werden. Solche Veränderungen ließen sich in Monteverde vermutlich gut an einem Rückgang der Bryophyten nachvollziehen. Nach Benzing (1990) stehen sie am Anfang der Epiphytensukzession. Entlang des untersuchten Transekts nehmen sie unter den trockeneren und wärmeren Bedingungen der tieferen Leelagen deutlich ab. Der aktuelle Zustand (Biomasse und Diversität) der epiphytischen Bryophyten in der Monteverde Region ist inzwischen relativ gut dokumentiert (Nadkarni, 1984; Ingram und Nadkarni, 1993; Gradstein et al., 2000; Köhler et al, 2004) Die Bedeckung der Bäume mit Moosen ist im Feld durch fotografische Methoden relativ leicht abzuschätzen (**Kap. 3.3.5.6**), so dass sich großflächige, wiederholbare Untersuchungen durchführen lassen, die durch punktuelle Arteninventuren vaskulärer und nicht vaskulärer Pflanzen im Kronenraum ergänzt werden können.

Umfassende Darstellungen zu aktuellen Bedrohungen und mögliche nachhaltige Nutzungsformen und Erhaltungsstrategien findet man bei Stadtmüller (1987), Hamilton et al. (1995) Bruijnzeel und Hamilton (2000), Kapelle und Brown (2001) Bubb et al. (2004), Kapelle (2004). Umfangreiche Informationen zur speziellen Situation in Monteverde wurden von Nadkarni et al. (2000) zusammengestellt.

Die besonderen Herausforderungen, die das Verständnis und die zukünftige Erhaltung tropischer Ökosysteme an die Wissenschaft stellen, werden von der Association for Tropical Biology and Conservation (2004) formuliert. Dabei werden vor allem mehr interdisziplinäre Kooperation und Kommunikation, sowie die Stärkung der wissenschaftlichen Institutionen in den tropischen Ländern empfohlen.

5. Zusammenfassung

5.1 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist die Darstellung des Zusammenwirkens von Klima und Topographie auf die Struktur, Zusammensetzung und Dynamik eines tropischen Wolkenwaldes. Tropische Wolkenwälder machen weltweit weniger als 1 % der Waldfläche aus. Sie sind der Lebensraum einer vielfältigen und einzigartigen Pflanzenwelt, die durch einen hohen Anteil endemischer Arten gekennzeichnet ist. Biomasse und Diversität epiphytischer Pflanzen erreichen in tropischen Wolkenwäldern der mittleren Höhenlagen ihr Maximum. Aufgrund der besonders engen Beziehungen zwischen Atmosphäre und Vegetation sind die verbleibenden Wolkenwälder die am stärksten durch Klimawandel bedrohten tropischen Waldformationen. Aus den Ergebnissen dieser Arbeit lassen sich auch Rückschlüsse auf die Entwicklung des Ökosystems unter veränderten Umweltbedingungen ziehen.

Die Untersuchungen fanden in den Jahren 2003 und 2004 im Monteverde – Reservat im Nordwesten Costa Ricas statt. Entlang eines 2,5 km langen Transekts wurden acht Versuchsflächen (je 500 m^2) eingerichtet. Der Transekt erstreckte sich auf beiden Seiten der kontinentalen Wasserscheide des Tilarán – Gebirges von Osten (Atlantikseite, Luv) nach Westen (Pazifikseite, Lee) über eine Höhe von 1200 bis 1500 m NN. Auf sieben der acht Versuchsflächen wurden in übereinstimmenden Höhenlagen beidseitig der Kordilliere Klimastationen zur Messung der folgenden Parameter installiert: Regen und horizontale Niederschläge (Wolken– und Nebelauskämmung, horizontaler Regen) über dem Kronendach, Bestandesniederschlag und Temperatur. Zusätzlich wurden am Gebirgskamm und an den Enden des Transekts noch Windgeschwindigkeit, Temperatur und Luftfeuchtigkeit sowie die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) über dem Kronendach registriert. Auf den Parzellen wurden die volumetrischen Bodenwassergehalte monatlich kontrolliert und ein bis zwei Profile für die Klassifizierung der Böden und für die Entnahme von Proben zur chemischen Analyse angelegt. Die Struktur und Zusammensetzung der Bestände wurde auf den Parzellen untersucht. Im Kammbereich und an den Endpunkten des Transekts erfolgten repräsentative Probenahmen für den Vergleich von Biomasse und Zusammensetzung der Epiphytenflora. Die Analyse der Walddynamik umfasste die

Registrierung zusammengebrochener Bäume auf einem 12,5 ha großen Probestreifen entlang des Transekts im Untersuchungszeitraum (im Abstand von zwei Wochen), Zuwachsmessungen an 60 Bäumen am Gebirgskamm und in den tieferen Lagen, sowie Verjüngungsaufnahmen auf den Versuchsflächen.

Ergebnisse:

1. Die mittlere jährliche Temperatur auf dem Gebirgskamm in 1500 m NN betrug 16,2 °C. Die Temperaturabnahme lag auf der Atlantikseite bei 0,6 °C und auf der wärmeren Pazifikseite bei 0,8 °C pro 100 Höhenmeter.

2. Luftfeuchte und Temperatur sind über das Jahr in der Kammlage relativ ausgeglichen. Die größten Schwankungen im Tagesgang und im Jahresverlauf wurden auf der trockeneren Pazifikseite in 1200 m NN registriert. In der Trockenzeit waren die Unterschiede zwischen den Klimastationen am größten.

3. Die Regenmengen im Untersuchungsgebiet liegen insgesamt hoch. Dabei besteht ein ausgeprägter Niederschlagsgradient von Ost nach West. Die jährliche Regenmenge erreichte 6390 mm in 1200 m NN auf der Atlantikseite, in der Kammlage waren es noch 4310 mm und in 1200 m NN auf der Pazifikseite lag die Regenmenge im gleichen Zeitraum schließlich bei 3690 mm. Das Maximum der horizontalen Niederschläge (Wolken– und Nebelauskämmung, horizontaler Regen) wurde dagegen mit 3560 mm am Kamm gemessen. Am östlichen Endpunkt des Transekts waren es 350 mm und in derselben Höhenlage auf der Pazifikseite spielte diese Niederschlagsform mit 28 mm fast keine Rolle mehr. Die jährlichen Bestandesniederschläge lagen aufgrund dieser zusätzlichen Einträge am Gebirgskamm bei 118 % der Freilandregenmenge. In 1200 m NN waren es auf beiden Seiten der Kordilliere aufgrund von Interzeptionsverlusten nur 70 % der Regenmenge, die über dem Kronendach gemessen wurde.

4. Die Menge der horizontalen Niederschläge steigt auf der Atlantikseite mit zunehmender Höhe und zunehmenden mittleren Windgeschwindigkeiten stark an. Die Osthänge sind fast ganzjährig den Passatwinden ausgesetzt, gleichzeitig befindet sich der Gebirgsrücken oberhalb von 1300 m NN meist innerhalb der Wolkendecke. Auf der Leeseite nimmt die Bedeutung der Niederschläge durch Wolkenauskämmung dagegen unterhalb von 1400 m NN deutlich ab. Innerhalb dieser Höhenzone liegen die Bestandesniederschläge an

mehren Monaten im Jahr höher als die Regenmenge. Die Bestandesniederschläge lassen sich dort gut als Funktion von Regen, horizontalen Niederschlägen und Kronenparametern darstellen. Innerhalb dieser Zone hat eine Zunahme der Überschirmung in der oberen und mittleren Kronenschicht bis zu einer Dichte von etwa 1 m^2 m^{-2} eine Zunahme der Bestandesniederschläge zur Folge.

5. Parallel zu den Klimagradienten gab es entlang des Transekts auch deutliche Unterschiede bei den volumetrischen Wassergehalten der Böden. In den humushaltigen Oberböden des ebenen Gebirgskamms lagen sie fast das gesamte Jahr um 80 %. Es handelte sich hier teilweise um stauwasserbeeinflusste Standorte. Auf der Pazifikseite war der Einfluss der Trockenzeit auf die Bodenfeuchte deutlich messbar, dort schwankten sie zwischen 16 % und 60 %. Auf der Atlantikseite unterlagen sie weniger starken periodischen Schwankungen. Außer den Niederschlägen hatten Hangneigung und Skelettanteil einen Einfluss auf die Wasserversorgung der Böden.

6. Deutliche Gradienten ließen sich auch bei der Nährstoffsituation der Böden entlang des Transekts feststellen. Säuregehalt, pH – Wert, Kationenaustauschkapazität und Basensättigung waren in den tieferen Leelagen am günstigsten. Am kühl – feuchten Gebirgskamm kommt es dagegen zu Humusakkumulationen und Bodenversauerung, außerdem wurden dort unter teilweise anaeroben Bedingungen extreme Eisenkonzentrationen in der Bodenlösung festgestellt.

7. Die Bestandesstrukturen ähneln sich an den Endpunkten des Transekts, die höchste Kronenschicht liegt bei über 30 m und die Bestandesgrundfläche kann 70 m^2 ha^{-1} überschreiten. Auf der Atlantikseite nehmen die Baumhöhen schnell mit zunehmender topographischer Höhe ab und die Bestände werden stammzahlreicher. An den windexponierten Hängen über 1400 m NN und am Gebirgskamm erreicht die obere Bestandesschicht weniger als 15 m. Auf der windgeschützten Pazifikseite nehmen die Baumhöhen unterhalb des Kammes sehr schnell zu. Bereits in 1450 m NN ist das Bestandesvolumen mehr als 5 – mal höher als in derselben Höhenlage auf der Luvseite. Allgemein nehmen die h/d – Verhältnisse in den tieferen Lagen des Transekts zu. Außer dem Windeinfluss bestimmen Unterschiede in der Nährstoffsituation, stellenweise

Sauerstoffmangel im Wurzelraum und extreme Hangneigung die Wuchsleistung der Bestände. Darüber hinaus ist am Gebirgskamm ein negativer Einfluss durch toxische Konzentrationen von Eisen, Kupfer und möglicherweise auch Aluminium denkbar.

8. Auf der wechselfeuchten Pazifikseite wurde die höchste α – Diversität der holzigen Pflanzen gemessen. Am niedrigsten war sie dagegen in der Nähe des Gebirgskammes. Die β – Diversität des Untersuchungsgebietes ist sehr hoch. Vom Gebirgskamm zu den tieferen Pazifikhängen findet innerhalb von nur 300 Höhenmetern fast ein vollständiger Artenwechsel statt.

9. Die Tendenz von Wachstum und Diversität der Epiphyten verläuft umgekehrt zu den holzigen Pflanzen, die im Boden wurzeln. Ihre Biomasse und Artenvielfalt nimmt mit der Höhe zu. Das Maximum wird auf der Pazifikseite, direkt unterhalb des Gebirgskammes erreicht. Dort herrschen relativ geringe Temperaturen, die Luftfeuchtigkeit ist gleichmäßig, die Versorgung mit horizontalen Niederschlägen gut. Gleichzeitig ist die mechanische Belastung durch den Wind gegenüber der noch feuchteren Kammlage geringer und die deutlich größeren Bäume bieten mehr Lebensraum, was vor allem große Gefäßpflanzen begünstigt. Die epiphytische Biomasse (inklusive Humus, Lianen und Hemiepiphyten) erreicht 39 t ha^{-1}. Die meisten Bäume sind vollständig mit Vegetation bedeckt. In den trockeneren Tieflagen der Pazifikseite liegt die Biomasse mit 32 t ha^{-1} ebenfalls sehr hoch. Dort konzentrieren sich die Aufsitzerpflanzen jedoch in den inneren Kronen der obersten Bestandesschicht, während die Baumstämme zum größten Teil kahl sind. Die epiphytischen Bryophyten gehen im Vergleich zu den höheren Versuchsflächen besonders deutlich zurück und die Artenvielfalt der vaskulären Pflanzen bezogen auf die beprobte Fläche nimmt um die Hälfte ab.

10. Die Untersuchungen zur Walddynamik ergaben, dass im Untersuchungsgebiet im Schnitt jährlich 5,2 ha^{-1} Bäume der oberen und mittleren Kronenschicht zusammenbrechen. Das Maximum (9,4 Bäume ha^{-1} a^{-1}) wurde zwischen 1400 m NN auf der Atlantikseite und 1500 m NN auf dem ebenen Gebirgskamm registriert. Dort herrschen die höchsten mittleren Windgeschwindigkeiten. In den ebenen Bereichen sind die Böden häufig wassergesättigt. Auf den Bäumen akkumuliert sich mit zunehmendem Alter eine große Epiphytenmasse, die mit

ihrer hohen Wasserspeicherkapazität eine zusätzliche Belastung darstellt. Die über das Volumen der zusammengebrochenen Bäume berechnete „Turnover“ – Rate dieser Wälder beträgt weniger als 100 Jahre. Für die tieferen Lagen des Transekts wurden weniger als 200 Jahre berechnet. Die Totholzmengen auf den Versuchsflächen schwanken zwischen 28 und 56 m^3 und waren mit dem Volumen der lebenden Bestände positiv korreliert.

11. Der Volumenzuwachs der Wälder entlang des Gebirgskammes lag im Untersuchungszeitraum bei 9,5 m^3 ha^{-1} a^{-1}. An den Endpunkten des Transekts lagen die Werte zwischen 11,9 und 12,8 m^3 ha^{-1} a^{-1}.

Schlussfolgerung:

Im Untersuchungszeitraum wurden auf der Atlantikseite oberhalb von 1300 m NN und auf der Pazifikseite oberhalb von 1400 m NN messbare hydrologische Einträge durch Wolkenauskämmung festgestellt. Dort lagen die Bestandesniederschläge an mehreren Monaten im Jahr höher als die Menge des Freilandregens. Unter der Annahme, dass diese Messungen repräsentativ sind, lässt sich gemäß bestehender Definitionen die aktuelle Wolkenwaldfläche in Monteverde näherungsweise durch die Verbreitung der montanen Lebenszonen innerhalb dieser Höhenstufe darstellen. Auf dieser Datengrundlage lassen sich die Auswirkungen verschiedener Szenarien zum globalen und regionalen Klimawandel auf das Monteverde – Reservat analysieren. Durch eine Höhenverschiebung der ökologischen Rahmenbedingungen (mittlere Höhe der Wolkendecke, Luftfeuchte, Temperatur, potentielle ET) um +200 bis +400 Meter würde die Wolkenwaldfläche um 40 bis 90 % schrumpfen und in zwei getrennte Gebiete um die höheren Gipfellagen des Reservates zerfallen. Dies hätte tief greifende Auswirkungen auf die Flora und Fauna: Viele typische Wolkenwaldarten würden verschwinden, wie deren Verteilung entlang der Umweltgradienten des Transekts zeigt. Die β – Diversität des Untersuchungsgebietes würde mit dem Verschwinden der montanen Lebenszonen aus den mittleren Höhenlagen drastisch zurückgehen. Dazu käme ein deutlicher Rückgang der Wasserstände in den Fließgewässern der Monteverde – Region.

Es besteht weiterhin Bedarf an Forschung und an internationalem und interdisziplinärem Austausch von Informationen zur regionalen Quantifizierung von hydrologischen Eigenschaften tropischer Bergregenwälder und im Bereich der

Kohlenstoffbindung. Wie das Beispiel Costa Ricas zeigt, können diese Daten als wissenschaftliche Grundlage für die Bewertung von Leistungen dienen, die von Ökosystemen erbracht werden. Durch internationale Abkommen und nationale Regelungen können so ökonomische Anreize für die Erhaltung oder nachhaltige Bewirtschaftung öffentlicher und privater Waldflächen geschaffen werden.

Neben regionalen Bewirtschaftungs– und Erhaltungsstrategien, die an den sozioökonomischen und ökologischen Rahmenbedingungen der betreffenden tropischen Bergregionen angepasst werden müssen, könnten konsequente Maßnahmen zum globalen Klimaschutz über die Zukunft der verbleibenden Wolkenwälder entscheiden.

5.2 Summary

The objective of this research project was to investigate the influence of climate and topography on the structure, composition and dynamics of a tropical montane cloud forest. Tropical cloud forests make up less than 1 % of the global forest cover. They are inhabited by a diverse and unique flora, which is characterised by a high portion of endemic species. Biomass and diversity of vascular epiphytes reach their maximum in mid – elevation tropical cloud forests. Because of the tight relationships between the atmosphere and the vegetation, cloud forests are the tropical forest type, which is most threatened by global and regional climate change.

The field research was conducted during 2003 and 2004 in the Monteverde Cloud Forest Reserve in north western Costa Rica. Eight plots (500 m^2 each) were established along a 2.5 km transect across the continental divide in the Tilarán mountains. The transect covered an altitude range from 1200 m asl to 1500 m asl on both, the windward (Atlantic) and the leeward (Pacific) slope. Rainfall, horizontal precipitation (clouds, fog and wind – driven rain), both above the canopy, throughfall and temperature were measured at seven meteorological field stations in corresponding altitudes on both slopes. Additionally wind speed, temperature, relative humidity and PAR were recorded above the canopy on the ridge and at the lowest points of the transect. Volumetric soil water content was observed at monthly intervals at the seven climate stations. Soil classification and chemical properties were determined for each investigation plot. Forest structure and composition was analysed on the plots. Biomass, composition and distribution of epiphytes were

compared on the ridge and at the lowest plots by representative sampling. Forest dynamics were observed by recording collapsed canopy and subcanopy trees on a 12.5 ha strip along the transect in intervals of two weeks. Further, the annual growth of 60 trees was measured on the ridge and at the lowest points of the transect. Forest regeneration was analysed on the plots.

Results:

1. Annual mean temperature on the ridge at 1500 m asl was 16.2 °C. It declined at an average of 0.6 °C/100 m increasing elevation on the windward slope, compared to 0.8 °C/100 m on the side facing west.
2. Temperatures oscillated stronger and minima of relative humidity were more extreme on the leeside at 1200 m asl, than on the cooler, cloudier ridge top and on the Atlantic slope. Differences between the climate stations tended to be greater during the dry season.
3. Rainfall amounts are high in the investigation area; distinctive gradients could be observed from the windward to the leeward slope. Annual rainfall reached 6390 mm at 1200 m asl on the Atlantic slope. The same altitude on the leeward side received 3690 mm, which ranged closer to the amount that was measured at the ridge top (4310 mm). The highest annual input of horizontal precipitation (clouds, fog and wind – driven rain) occurred on the ridge top (3560 mm). On the windward side at 1200 m asl 330 mm were measured, and at the same altitude on the Pacific slope this precipitation form was hardly of any importance (28 mm). Due to the additional precipitation inputs, the annual throughfall amount on the ridge was 118 % in relation to regular rainfall. At the lowest climate stations on both sides of the mountain range, however, throughfall was about 70 % of rainfall, due to less cloud and fog interception and higher interception loss in the canopy.
4. On the Eastern slope the amount of horizontal precipitation increases strongly with altitude and with increasing average wind speeds. The windward side is exposed to the trade winds and is covered with clouds above 1300 m asl for most of the year. On the leeside the importance of cloud precipitation decreases strongly below 1400 m asl. Within this altitudinal zone throughfall exceeded regular rainfall for several months during the year. Throughfall can be described as a function of rain, horizontal precipitation and vegetation parameters. Within

this zone tree crown density in the canopy and subcanopy layer up to a coverage of 1 m^2 m^{-2} is positively correlated with the throughfall amount.

5. The volumetric soil water content changed in consonance with climatic gradients along the transect. In the flat section of the ridge, where the content of organic material in the upper horizons is very high, values ranged close to 80 % for most of the year. Partly ground water was found directly below the surface during the rainy and transitional season months. On the lower Pacific slope the influence of the dry season was clearly measurable, soil water content ranged between 16 % and 60 %. The soils on the Atlantic slope were less affected by seasonal variations. Soil water content was mainly influenced by seasonality of precipitations, inclination and by the portion of rocks and stones.

6. Clear gradients of chemical soil properties could also be observed along the transect. Acidity, pH, cation – exchange – capacity and base saturation were most favourable at the lower lee sites. On the cooler humid ridge top humus accumulation, higher acidity and lower cation – exchange – capacities were observed. Further extremely high Fe – concentrations were measured in the soil solution, where periodic oxygen deficiency occurs.

7. Stand stature is similar at the lower elevations (1200 m asl) on both slopes, the upper canopy layer is above 30 m and basal area can exceed 70 m^2 ha^{-1}. On the Atlantic slope tree heights decrease strongly with elevation while stem density increases. At the wind exposed sites above 1400 m asl the canopy is lower than 15 m. On the leeward slope tree heights increase directly below the ridge. In 1450 m asl stand volume is more than 5 times higher than at the same elevation on the Atlantic side. In general the relation between tree height and diameter increases clearly at the lower elevations of the transect. Wind stress, nutrient supply, soil acidity, partial water logging and the inclination of the terrain determine tree growth in the area. Under the extreme conditions on the ridge toxic concentrations of Fe or also Aluminium might be an additional factor.

8. At 1200 m asl on the leeward side the highest α – diversity of woody plants was measured. It was lowest close to the ridge. β – diversity of the investigation area is very high. There is almost a complete species turnover from the ridge area to the lower leeward plots within an altitude range of only 300 m.

9. Diversity and biomass of the epiphytes show a reversed tendency compared to the woody plants rooted in the ground. Both increase with elevation, the maximum is reached at 1450 m asl on the Pacific slope. Relatively low temperatures, continuous humidity and high inputs of horizontal precipitation provide favourable conditions. Compared to the even wetter ridge top wind stress is reduced and the larger trees offer more surface for the epiphyte vegetation. Calculated epiphytic biomass (including humus and ground rooted lianas and hemiepihytes) reached 39 t ha^{-1}. Most trees are completely covered with bryophytes and vascular plants. At the drier leeward slope epiphytic biomass was also very high (32 t ha^{-1}). Epiphytes are concentrated on the inner branches of the large canopy trees and there are hardly plants on the stems. Especially bryophytes decline clearly at the lower elevations. The number of vascular species related to the sampled tree surface declined about 50 % compared to the plot at 1450 m asl.

10. The recording of collapsed canopy and subcanopy trees along the transect resulted in 5.2 trees ha^{-1} a^{-1}. The maximum (9.4 collapsed trees ha^{-1} a^{-1}) was observed between 1400 m asl on the Atlantic slope and the flat ridge area at 1500 m asl. The highest average wind speeds occur in this altitudinal zone and the flat sections are poorly drained. Trees accumulate epiphyte loads with a high water storage capacity which increases mechanical stress factors. For this forest type turnover rates (calculated from the volume of the collapsed trees) are less than 100 years. For the lower sites of the transect a turnover time of less than 200 years was estimated. Total volumes of dead wood on the investigation plots ranged from 28 to 56 m^3 and were correlated positively with stand volume.

11. The growth of stand volume was 9.5 m^3 ha^{-1} a^{-1} on the ridge top. At 1200 m asl values ranged between 11.9 and 12.8 m^3 ha^{-1} a^{-1}.

Conclusions:

During the investigation period measurable hydrological inputs from cloud stripping were recorded above 1300 m asl on the Atlantic slope and above 1400 m asl on the Pacific slope, where throughfall amounts exceeded regular rainfall for several months during the year. Assuming that these measurements are representative, the

present extension of cloud forest in Monteverde can be approximately described, according to existing definitions, by the area of the montane Life Zones within this altitudinal zone. Based on these data the impact of different scenarios concerning global or regional climate change on the Monteverde Cloud Forest Reserve can be analysed. An altitudinal shift of the ecological conditions (average cloud height, relative humidity, temperature, evapotranspiration) of +200 to +400 meters would result in a reduction of the cloud forest area by 40 % to 90 %. Further the cloud forest complex would be divided in two separate areas around the highest peaks in the Reserve. The distribution of the species along the environmental gradients of the transect suggests that many of the typical cloud forest species would disappear. The β – diversity of the investigation area would decrease considerably due to the disappearance of the montane Life Zones from the mid – elevations. Further the ecosystems and the population below would be affected by the decreased run off from the streams and rivers in the Monteverde region.

There is still a need for further research and for international and interdisciplinary exchange of information on hydrological properties of tropical montane forests an on the field of carbon sequestration. As the situation in Costa Rica demonstrates, these data can be the scientific basis for the evaluation of environmental services which are provided by ecosystems. By including these arguments in international agreements and in regulations on national level, economic incentives for conservation or sustainable management of public and private forests can be created.

Besides management and conservation strategies, which must be adapted to the local socioeconomic and ecological conditions of tropical montane areas, consistent steps towards global climate protection could decide the future of the remaining tropical cloud forests.

5.3 Resumen

El objetivo de este trabajo de investigación fue determinar la influencia del clima y la topografía en la estructura, composición y dinámica de un bosque nuboso tropical montano.

Los bosques tropicales nubosos representan menos que el 1% de la cobertura forestal global. Además son el hábitat de una diversa y única flora, la cuál es

caracterizada por una alta cantidad de especies endémicas. La biomasa y diversidad de plantas epífitas alcanzan su máximo en bosques tropicales nubosos de mediana elevación sobre el nivel del mar. Dada la estrecha relación entre atmósfera y vegetación, los bosques nubosos representan el tipo de bosque tropical más amenazado por el cambio climático regional y global. Como resultado de este trabajo fue posible obtener conclusiones sobre el desarrollo de este ecosistema bajo condiciones ambientales cambiantes.

La investigación de campo se ejecutó durante los años 2003 y 2004 en la Reserva Biológica Bosque Nuboso Monteverde ubicada en el noreste de Costa Rica. Para esto se establecieron 8 parcelas de 500 m^2 cada una dentro de un transecto de 2,5 km de largo, el cuál se extendió a ambos lados de la divisoria continental en la Cordillera de Tilarán. El transecto cubrió un rango de altitud que varió desde los 1200 msnm hasta los 1500 msnm desde el lado barlovento (vertiente Atlántica) hasta el lado sotavento (vertiente Pacífica) pasando por la cima de la Cordillera. En siete de las ocho parcelas – según altitud y en ambas vertientes – fueron instaladas sistematicamente estaciones climáticas. Estas estaciones permitieron la medición de los siguientes parámetros climáticos: lluvia y precipitación horizontal (nubes, neblina, lluvia horizontal) sobre el dosel, flujo del follaje ("throughfall") y temperatura. Adicionalmente fueron registrados – en la cima y en los puntos más bajos del transecto (1200 msnm en ambas vertientes) – velocidad del viento, radiación fotosintética activa (RFA) así como la temperatura y humedad del aire. El contenido volumétrico de agua en el suelo fue controlado mensualmente en estas 7 parcelas. Se efectuó para cada parcela la correspondiente clasificación del suelo y se determinaron las propiedades químicas. La estructura y composición del bosque fue analizado en cada parcela. En la cima y en los puntos más bajos del transecto se tomaron muestras representativas de la flora epifítica para la comparación de biomasa y composición de la misma. El análisis de la dinámica del bosque abarcó el registro de árboles (del dosel y subdosel) caídos cada dos semanas. Esto en una faja de 12,5 ha a lo largo del transecto. En las parcelas de la cima y en los puntos más bajos del transecto se realizaron mediciones de crecimiento en 60 árboles, como también un análisis de regeneración del bosque.

Resultados:

1. La temperatura media anual en la cima a 1500 msnm fue de 16,2 °C. Se calculó una disminución de temperatura promedio de 0,6 °C por cada 100 m de incremento en altitud en la vertiente Atlántica, mientras en la vertiente Pacífica es de 0,8°C/100 m.

2. La humedad relativa y la temperatura son relativamente equilibradas en la cima. Las mayores oscilaciones diarias y anuales fueron registradas en la vertiente Pacífica a 1200 msnm. Las diferencias entre las estaciones climáticas tendieron a ser mayores durante la estación seca.

3. La cantidad de lluvia fue alta en el área de investigación. Se observó un marcado gradiente de precipitación de este a oeste. La cantidad de lluvia anual alcanzó 6390 mm a una altitud de 1200 msnm en el lado Atlántico, mientras para la misma altitud en el lado Pacífico se registraron 3690 mm. En la cima la cantidad de lluvia fue de 4310 mm. Los aportes más altos de precipitación horizontal (nubes, neblina, lluvia horizontal) se midieron en la cima (3560 mm). Mientras que en el punto más bajo del lado barlovento fue de 330 mm, en el lado sotavento se midieron 28 mm. Debido a los aportes adicionales de precipitación, la cantidad anual de flujo del follaje en la cima fue de un 118% en relación a la lluvia sobre el dosel. A 1200 msnm en ambos lados de la cordillera, el flujo del follaje representó un 70% de la lluvia fuera del bosque, esto debido a la menor cantidad de nubes e intercepción de niebla, así como a pérdidas de intercepción en el dosel.

4. En el lado Atlántico la cantidad de precipitación horizontal aumenta considerablemente con la altitud y con el incremento de la velocidad promedio del viento. El lado barlovento de la cordillera esta expuesto a los vientos alisios y esta cubierto con nubes la mayor parte del año, esto sobre los 1300 msnm. En el lado sotavento la importancia de la precipitación de nubes disminuye fuertemente bajo los 1400 msnm. Dentro de esta zona altitudinal en algunos meses del año, el flujo del follaje es más alto que la cantidad de lluvia. El flujo del follaje puede estar descrito en función de la lluvia, precipitación horizontal y propiedades de la vegetación. En esta misma zona altitudinal un incremento de la densidad de copas (hasta una cobertura de 1 m^2 m^{-2} en el dosel y subdosel) resulta en un aumento del flujo de follaje.

5. El gradiente climático a lo largo del transecto es paralelo a las diferencias encontradas en el contenido volumétrico de agua en el suelo. En las superficies planas de la cima, donde el contenido de humus en los horizontes superiores es muy alto, se encontraron valores de 80% en la mayor parte del año. Esto se debe parcialmente a la influencia de los suelos anegados presentes en el sitio. En las partes bajas de la vertiente Pacífica la influencia de la estación seca fue notoriamente medible, ya que el contenido volumétrico de agua en el suelo osciló entre los 16% y 60%. Los suelos en la vertiente Atlántica fueron poco afectados por las variaciones estacionales. El contenido de agua en el suelo fue principalmente influenciado por la estacionalidad de las precipitaciones, la pendiente y la cantidad de piedras y rocas.

6. Claros gradientes en las propiedades químicas del suelo se comprobaron a lo largo del transecto. En las zonas bajas del lado sotavento acidez, pH, capacidad de intercambio catiónico y saturación de bases fueron más favorables para el crecimiento de los árboles. En la cima, donde las condiciones son más frías y húmedas se observó una acumulación de humus, alta acidez y una baja capacidad de intercambio catiónico del suelo. Además se midieron concentraciones de hierro extremamente altas, esto bajo condiciones parcialmente anaeróbicas.

7. La estructura del bosque en ambas vertientes es similar en los 1200 msnm, el estrato superior del dosel se encuentra sobre los 30 metros y el área basal puede exceder los 70 m^2 ha^{-1}. En la vertiente Atlántica, la altura y el área basal del bosque disminuyen con la altitud, mientras que el número de árboles aumenta. En los sitios expuestos al viento sobre los 1400 msnm y en la cima, la altura del dosel alcanza menos de 15 m. En el lado Pacífico la altura de los árboles incrementa directamente bajo la cima. En 1450 msnm el volumen del bosque es cinco veces más alto que el volumen en la misma elevación sobre el nivel del mar en el lado Atlántico. En general, la relación entre altura y diámetro se incrementa en las elevaciones más bajas del transecto. La influencia del viento, pendiente del terreno, así como la disponibilidad de nutrientes, acidez y estancamiento del agua en el suelo determinan el crecimiento de los árboles en el área. Bajo condiciones extremas en la cima, un factor adicional puede ser concentraciones tóxicas de hierro y aluminio.

8. La diversidad α más alta de plantas fue medida a una altitud de 1200 msnm, en el lado Pacífico, mientras la más baja fue medida cerca de la cima. La diversidad β del área evaluada es muy alta. Existe casi un completo cambio de especies desde las parcelas en la cima hasta las pacerlas más bajas del lado sotavento dentro de un rango de altitud de solamente 300 m.

9. La diversidad y biomasa epifítica aumenta al acrecentarse la altura sobre el nivel del mar, caso contrario de lo encontrado con las especies terrestres. El máximo se observó en el lado Pacífico a una altitud de 1450 msnm, donde temperaturas relativamente bajas, humedad del aire continua y altos aportes de precipitación horizontal proveen condiciones favorables para el desarrollo de este estado. El estrés por viento es menor que en la cima (donde la humedad es mas alta) y los árboles mas grandes en 1450 msnm ofrecen una mayor superficie para la vegetación epifítica. La biomasa epífita calculada (incluyendo humus, lianas y hemiepífitas) fue de 39 t ha^{-1}. La mayoría de los árboles están completamente cubiertos con briófitas y plantas vasculares. En las partes mas secas del lado sotavento (1200 msnm) la biomasa epífita encontrada fue tambien alta (32 t ha^{-1}). Sin embargo, las epífitas se concentran en el dosel, sobretodo en las ramas internas de las copas, mientras que en la mayoría de los fustes apenas se encuentra algún tipo de planta. Especialmente las briófitas son menos frecuentes en las altitudes bajas. Para esta misma altitud, el número de especies vasculares encontradas en la superficie muestreada de cada árbol, disminuyó cerca de un 50% en comparación con la cantidad de especies muestreadas a 1450 msnm.

10. En el análisis de la dinámica del bosque se encontró que para el área examinada, la cantidad de árboles (dosel y subdosel) caídos fue de 5,2 árboles ha^{-1} a^{-1}. El máximo (9,4 árboles ha^{-1} a^{-1}) se registró entre 1400 msnm en el lado Atlántico y 1500 msnm en la cima. En estos sitios dominan los promedios de velocidad de viento altos y las secciones llanas estan frecuentemente saturadas con agua. En los árboles se acumula una gran cantidad de epifítas con una alta capacidad de retención de agua, lo que representa una carga adicional. La tasa de recambio ("turnover") calculada del volumen de los árboles caídos es para este tipo de bosque menos de 100 años. En las partes bajas del transecto fueron calculados menos de 200 años. El volumen total de madera muerta registrada en la parcelas osciló desde los 28 m^3 hasta 56 m^3 y

fue positivamente correlacionado con el volumen encontrado de los árboles vivos.

11. El crecimiento en volumen de los árboles en la cima fue de 9,5 m^3 ha^{-1} a^{-1} , mientras que en los árboles de 1200 msnm en la vertiente Atlántica y Pacífica los valores estuvieron entre 11,9 y 12,8 m^3 ha^{-1} a^{-1}.

Conclusión:

Durante el período de investigación fueron comprobados en el lado Atlántico – sobre los 1300 msnm – y en el lado Pacífico – sobre los 1400 msnm – aportes hidrológicos medibles por medio de la intercepción de nubes. En esta zona altitudinal la cantidad de flujo del follaje excedió la lluvia sobre el dosel durante varios meses del año observado. Asumiendo que las mediciones son representativas, la superficie de bosque nuboso en Monteverde puede ser aproximadamente definido – de acuerdo a las clasificaciones ya existentes – como el area donde coinciden las zonas de vida montano con esta zona altitudinal. Con base en estos datos, se puede analizar el impacto que tendrían diferentes escenarios con respecto al cambio climático – tanto regional como global – en la Reserva Biológica Bosque Nuboso Monteverde. Un cambio altitudinal de las condiciones ecológicas (altura promedio de nubes, humedad relativa, temperatura, evapotranspiración) de +200 a +400 metros sobre el nivel del mar, resultaría en una reducción del área de bosque nuboso de un 40% a un 90%. La superficie de bosque nuboso sería dividido en dos áreas separadas alrededor de los picos más altos en la Reserva. La distribución de especies a lo largo de los gradientes ambientales del transecto sugiere que muchas especies típicas del bosque nuboso desaparecerían. La diversidad β del área de investigación disminuiría considerablemente debido a la desaparición de la zona de vida montano en las elevaciones medias. Esto provocaría a su vez una disminución de ríos y quebradas en la región.

Existe todavia la necesidad de continuar con la investigación, asi como de fomentar el intercambio internacional e interdisciplinario de información acerca de las propiedades hidrológicas y de la capacidad de secuestración de carbono que tienen los bosques montanos tropicales. Como la situación de Costa Rica lo demuestra, estos datos pueden ser la base científica para la evaluación de servicios ambientales, que brindan estos ecosistemas. Incluyendo estos argumentos dentro

de acuerdos internacionales y regulaciones al nivel regional, pueden ser creados incentivos económicos para la conservación y el manejo sostenible de bosques publicos o privados.

Según lo anterior, a la par del manejo y estrategias de conservación – adaptadas a las condiciones socieconómicas y ecológicas de las regiones donde se encuentran las zonas montañosas – podrían decidir sobre el futuro de los bosques nubosos pasos congruentes dirigidos a la protección global del clima.

6. Literaturverzeichnis

Allen, L. H. und Lemon, E. R. 1976. Carbon dioxide exchange and turbulence in a Costa Rican tropical rain forest. In: *Vegetation and the Atmosphere.* Monteith, J. L. (ed.) 265 – 308. London, New York, San Francisco: Academic Press.

Arbeitskreis Standortkartierung. 1996. *Forstliche Standortaufnahme.* München: IHW-Verlag. 354 S.

Arias, D. und Dohrenbusch, A. 2001. Die forstlichen Verhältnisse in Mittelamerika – dargestellt am Beispiel Costa Rica. *Forstarchiv* 6: 262-266.

Arias, D. 2002. *Aufforstungen mit heimischen und eingeführten Baumarten auf degradierten Böden im Süden Costa Ricas*. Dissertation. Göttingen: Im Selbstverlag des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen. 180 S.

Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Guariguata, M. R. und Kattan, G. H. (eds.) 377-406. Cartago: Ediciones Libro Universitario Regional.

Association for Tropical Biology and Conservation. 2004. *Beyond paradise. meeting the challenges in tropical biology in the 21 Century*. 12 S.

Beard, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158.

Beard, J. S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36: 89-100.

Bengough, A. G.; Mackenzie, C. J.; Diggle, A. J. 1992. Core-break and profile wall methods: How many roots do you really count? In: *Root Ecology and its Practical Application, 3.ISRR Sypmposium Wien, University of Bodenkultur, Wien Austria*. Kutschera, L.; Hübl, E.; Lichtenegger, E.; Persson, H.; Sobotik, M. (eds.) 743-746. Klagenfurt, Verein für Wurzelforschung A-9020.

Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. UK: Cambridge University Press. 354 S.

BMU. 2004. *Globaler Kilmawandel Klimaschutz 2004*. www.umweltbundesamt.org/fpdf-e/2695.pdf

Braun Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* Wien-New York: Springer-Verlag. 865 S.

Bruijnzeel, L. A. und Proctor, J. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know? In: *Tropical Montane Cloud Forests.* Hamilton, L. S.; Juvik, J. O.; Scatena, F. N. (eds.) 38 – 78. New York, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.

Bruijnzeel, L. A. und Hamilton, L. S. 2000. *Decision time for cloud forests*. IHP – UNESCO / IUCN – NL / WWF International. Paris, Amsterdam. 41 S.

Bubb, P.; May, I.; Miles, L.; Sayer, J. 2004. *Cloud Forest Agenda*. Cambridge, UK: UNEP – WCMC. 32 S.

Calvo, J.; Sánchez, G.A.; Méndez, A. 2004. *Conservation strategies of montane cloud forest in Costa Rica: The case of protected areas, payments for enviromental services and ecotourism.* Posterpräsentation. 2nd International Symposium-TMCF 2004. Mountains in the Mist. Science for conserving and managing tropical montane cloud forest. July 27-August 1. Hawai'i Preparatory Academy Waimea-Kohala, Hawai'i.

Cavelier, J. 1992. Fine-root biomass and soil properties in a semideciduous and a lower montane rain forest in Panama. *Plant and So*il 142: 187-201.

Cavelier, J.; Solis, D.; Jaramillo, M. A. 1996. Fog Interception in Montane Forests across the Central Cordillera of Panama. *Journal of Tropical Ecology* 12: 357 – 369.

Cavelier, J. und Vargas, G. 2002. Procesos hidrológicos. In: *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Guariguata, M. R. und Kattan, G. H. (eds.) 145-165. Cartago: Ediciones Libro Universitario Regional.

Centro Científico Tropical (CCT). 2004. *Historia de la Reserva Biológica Bosque Nuboso Monteverde.* www.cct.or.cr/historia_mtv.htm

Chambers, J. ; Higuchi, N. ; Schimel, J. P. ; Ferreira, L. V. ; Melack, J. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forest of the central Amazon. *Oecología* 122:380-388.

Clark, K. L.; Nadkarni, N. M.; Schaefer, D. ; Gholz, H. L. 1998. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14: 27-45.

Clark, K. L.; Lawton, R. O.; Butler, P. R. 2000. The Physical Environment. In: *Monteverde, ecology and conservation of a tropical montane cloud forest.* Nadkarni, N. M. and Wheelwright, N. T. (eds.) 15 – 38. New York: Oxford University Press.

Coen, E. 1983. Climate. In: *Costa Rican Natural History*. Janzen, D. H. (ed.) 35 – 46. Chicago: The University of Chicago Press.

Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo. 2004. *Base de Datos SIG de Mesoamérica /CCAD-BM*. http://www.ccad.ws/documentos/mapas.html

Curtis, J. T.; McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32:476 – 496.

Dehn, R.; Taube, D.; Sloboda, B. 1985. Schaftvermessung an stehenden Bäumen mit einem eindimensionalen Paßpunktsystem. In: *Allg. Forstzeitschrift* 40: 350-353.

Ellenberg, H. 1975. Vegetationsstufen in perhumiden bis perardinen Bereichen der tropischen Anden. *Phytocoenologia* 2:368-387.

Fleischbein, K.; Wilcke, W.; Goller, R. B. J.; Valarezo, C.; Zech, W.; Knoblich, K. 2004. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: Effects of canopy properties. *Hydrological Processes* 19: 1355 – 1371.

Frey, W. und Lösch, R. 1998. *Lehrbuch der Geobotanik*. *Pflanze und Vegetation und Raum und Zeit*. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm: Gustav Fischer. 463 S.

Gradstein, S. R. 1999. *Zur Artenvielfalt kryptogamischer Epiphyten in tropischen Tiefland- und Bergregenwäldern*. 12. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie. http://www.biologie.uni-ulm.de/gtoe/abstracts/gradste.htm

Gradstein, S. R.; Griffin III, D.; Morales, M. I.; Nadkarni, N. M. Diversity and habitat differentiation of mosses and liverworts in the cloud forest of Monteverde, Costa Rica. *Caldasia* 23(1): 203-212.

Grubb, P. J. und Whitmore, T. C. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador II. The climate and its effect on the distribution and physiognomy of forest. *Journal of Ecology* 54: 303-333.

Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. *Annual review ecology and systematics* 8:38-107.

Haber, W.; Carranza, E. B.; Zuchowski, W. 1996. *An introduction to cloud forest Trees*. Monteverde, Costa Rica. La Nación, San José, Costa Rica. 198 S.

Haber, W. 2000. Plants and vegetation. In: *Monteverde, ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Nadkarni, N. M. und Wheelwright, N. T. (eds.) 39 – 69. New York: Oxford University Press.

Häckel, H. 1993. *Meteorologie*. Stuttgart: Ulmer. 402 S.

Hamilton, L. S.; Juvik, J. O.; Scatena, F. N. (eds.). 1995. *Tropical montane cloud forests*. New York, Berlin, Heidelberg: Springer. 407 S.

Harrison, S.; Ross, S. J.; Lawton, J. H. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology* 61:151-158

Hartshorn, G. S. 1983. Plants. In: *Costa Rican Natural History*. Janzen, D. H. (ed.) 118 – 350. Chicago: The University of Chicago Press.

Hartshorn, G. S. 2002. Biogeografía de los bosques Neotropicales. In: *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Guariguata, M. R. und Kattan, G. H. (eds.) 59-81. Cartago: Ediciones Libro Universitario Regional.

Herrera, W. 1985. *Clima de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Universidad Estatal a Distancia. 118 S.

Hofstede, R.; Wolf, J.; Benzing, D. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14:37-45.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.

Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 S.

Homeier, J. und Breckle, S. 2003. *Wachstum und Phänologie einiger häufiger Baumarten im südecuadorianischen Bergregenwald.* Tagungsband. www.biologie.uni.rostock.de/abt/botanik/Tagungsband_end_nachtrag.pdf

Ingram, S. und Nadkarni, N. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25(4):370-383.

Instituto Costarricense de Electricidad (ICE). 2005. *Plantas hidroeléctricas*. www.grupoice.com/esp/ele/infobase/pla_hid.htm

Instituto Geográfico de Costa Rica. 1966. *Juntas.* Costa Rica 1: 50000 3246 IV: Ministerio de Transportes. San José.

Instituto Tecnológico de Costa Rica. 2000. *Atlas Costa Rica 2000*. Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica. Escuela de Ingeniería Forestal.

Intergovermental Panel on Climate Change (IPCC). 2001. *Climate change synthesis Report*. www.ipcc.ch/pub/un/syreng/spm.pdf

Jaehne, S. und Dohrenbusch, A. 1997. Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 116: 333-345.

Janzen, D. H. (ed.). 1983. *Costa Rican Natural History*. Chicago: The University of Chicago Press. 816 S.

Juvik, J. O. und Nullet, D. 1995. Relationship between rainfall, cloud – water interception and canopy throughfall in a Hawaiian montane forest. In: *Tropical montane cloud forests.* Hamilton, L. S.; Juvik, J. O.; Scatena F. N. (eds.) 165 – 182. New York, Berlin, Heidelberg: Springer.

Kapelle, M. und Brown, A. D. (eds.). 2001. *Bosques Nublados del Neotrópico*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de la Biodiversidad. 698 S.

Kapelle, M. 2004. Tropical forests: Tropical montane forests. In: *Encyclopedia of forest sciences*. Burley, S.; Evans, J.; Youngquist, J. A. (eds.) 1782-1793. Oxford, UK: Elsevier.

Köhler, W.; Schachtel, G.; Voleske, P. 1995. *Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler.* Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 285 S.

Köhler, L. 2002. *Die Bedeutung der Epiphyten im ökosystemarten Wasser-und Nährstoffumsatz verschiedener Alterstadien eines Bergregenwaldes in Costa Rica.* Dissertation. http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2002/koehler/koehler.pdf

Köhler, L.; Hölscher, D.; Tobón, C.; Frumau, A.; Brujinzeel, L.A. 2004. *Biomass and water storage of non-vascular epiphytes in old-growth and secondary montane rain forest stands under contrasting climatic conditions in Costa Rica.* Posterpräsentation. 2nd International Symposium-TMCF 2004. Mountains in the Mist. Science for

conserving and managing tropical montane cloud forest. July 27-August 1.Hawai'i Preparatory Academy Waimea-Kohala, Hawai'i.

Kramer, H. und Akça, A. 1995. *Leitfaden zur Waldmesslehre*. Frankfurt a. M.: J. D. Sauerländer. 266 S.

Krömer, T.; Kessler, M.; Gradstein, S. R.; Acebey, A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevation gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809.

Lamprecht, H. 1986. *Waldbau in den Tropen.* Hamburg und Berlin: Verlag-Paul Parey. 318 S.

Lawton, R. O. 1980. *Wind and the ontogeny of elfin structure in a Costa Rica lower montane rainforest*. Dissertation. Chicago: The University of Chicago. 148 S.

Lawton, R. O. und Dryer, V. 1980. The vegetation of the Monteverde cloud forest preserve. *Brenesia* 18: 101 – 116.

Lawton, R. O. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: An adaptive explanation. *American Journal of Botany* 69: 1224-1240.

Lawton, R. O. und Putz, F. E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69(3): 764-777

Lawton, R. O.; Nair, U. S.; Pielke, S. A.; Welch, R. M. 2001. Climatic impact of tropical lowland deforestation on nearby montane cloud forests. *Science* 294: 584–587.

Leigh, E. G. 1999. *Tropical forest ecology a view from Barro Colorado Island*. New York: Oxford University Press. 245 S.

Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R.; Hartshorn, G. S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.

Lugo, A. E. und Scatena, F. N. 1992. Epiphytes and climate change in the Caribbean: A proposal. *Selbyana* 13: 123 – 130.

Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 384 S.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity.* Malden, Oxford, Carlton: Blackwell Publishing. 256 S.

Mitscherlich, G. 1973. Wald und Wind. *Allgemeine Forst und Jagd Zeitung* 144: 76-81.

Munsell Color Company. 1975. *Munsell soil colors charts*. Baltimore, Maryland: Munsell Color

Nadkarni, N. M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical elfin forest. *Biotropica* 16(4): 249-256

Nadkarni, N. M. und Wheelwright, N.T. (eds.). 2000. Monteverde*, ecology and conservation of a tropical montane cloud forest*. New York: Oxford University Press. 608 S.

NASA. 2005. *Goddard Institute for Space Studies Datasets and Images. GISS surface templative analysis global temperature trends: 2005 summations*. http://data.giss.nada.gov/gistemp/2005/

Odum, H. T und Pidgeon, R. F. 1970. *A tropical rainforest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Oak Ridge: US Atomic Energy Commission, Oak Ridge. 1678 S.

Pounds, J. A. und Crumb, M. L. 1993. Amphibian declines and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8(1)*:* 72 – 85.

Pounds, J. A.; Fodgen M. P. L.; Campbell, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611 – 615.

Powers, J.; Treseder, K.; Lerdau, M. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four Neotropical rain forests: Patterns across large geographic distances. *New Phyotologist* 165: 913-921.

Programa Estado de La Nación 2005. 2005. *Estadísticas ambientales.* www.estadonacion.or.cr/Comprendio/amb_ambiente01_04.htm

Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest an ecological study*. Cambridge: Press Syndicate of the University of Cambridge. 575 S.

Rodríguez, J. 2002. *Octavo Informe sobre el estado de la nacion en desarrollo humano sostenible. Plan nacional de desarollo forestal*. www.estadonacion.or.cr/info2002/nacion8/Po-armonia/Plan%20nacional%20%de%20desarrollo%20forestal.pdf

Scheffer, F. und Schachtschabel, P. 1998. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Stuttgart: Ferdinand Enke. 494 S.

Schimper, A. F. W. 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Jena: G. Fischer. 162 S.

Schimper, A. F. W.1898. *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. Jena: G. Fischer. 876 S.

Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379 – 423.

Stadtmüller, T. 1987. *Los bosques nublados en el trópico húmedo*. CATIE. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba 85 S.

Still, C.; Foster, P.; Schneider, H. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical cloud forest. *Nature* 398: 608-610.

Sugden, A. und Robins, R. J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11(3): 173-188.

Tosi, J. A. 1969. *Reduced Version of Ecological Map of Costa Rica. Employing the World Life Zone-System Ecological Classification of Holdridge,L.R*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

United States Department of Agriculture. 1999. *Soil taxonomy: A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. USDA Handbook 436. Washington: U. S Government Printing Office. 871 S.

Veneklaas, E. J. und van Ek, R. 1990. Rainfall interception in two tropical montane rain forests, Colombia. *Hydrological Processes* 4: 311 – 326.

Von Baratta, M. (Hrsg.) 2003. *Der Fischer Weltalmanach 2004*. Fischer Taschenbuch Verlag. 1407 S.

Wagner, U. E. 1999. *Auswirkungen selektiver Holznutzung auf Artenzusammensetzung und Struktur von Regenwäldern der Zentralkordillere Costa Ricas*. Dissertation. J. Cramer. Berlin, Stuttgart. 179 S.

Wattenberg, I. 1996. *Struktur, Diversität und Verjüngungsdynamik eines prämontanen Regenwaldes in der Cordillera de Tilarán in Costa Rica*. Bielefeld: Beiträge der Abteilung Ökologie zur tropenökologischen Forschung Bielefelder ökologische Beiträge ; 10. 195 S.

Weise, W. 1880. *Ertragstafeln für die Kiefer*. Berlin: Springer-Verlag. 156 S.

Wilcke, W.; Hess, T.; Bengel, C.; Homeier, J.; Valarezo, C.; Zech, W. 2005. Coarse woody debris in a montane forest in Ecuador: mass, C and nutrient stock, and turnover. *Forest Ecology and Management* 205: 139-147.

Wolf, H. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 928-960.

WWF Centroamérica. 2006. *Operaciones certificadas en América Latina.* www.fca.org/php/fsc/fsc06operalat06.php

Zotz, G. und Andrade, J. L. 2002. La ecología y la fisiología de la epífitas y las hemiepífitas. In: *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Guariguata, M. R. und Kattan, G. H. (eds.) 271 – 296. Cartago: Ediciones Libro Universitario Regional.

7. Anhang

Abb. A1: Vermessung von Stammdurchmessern mit einem Passpunktsystem

Abb. A2: Tagesgänge von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit auf den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) jeweils für eine Woche in der Trockenzeit (März 2003) und in der Regenzeit (September 2003)

Abb. A3: Jährlicher Verlauf der Minimum- und Maximumtemperaturen im Bestandesinneren der Flächen 1, 4 und 8 von März 2003 bis Februar 2004

Abb. A4: Tagesgänge der photosynthetisch aktiven Strahlung im Juli 2003 (Fläche 4).

Abb. A5 Kartographische Darstellung der Verbreitung der 7 Waltypen entlang des Transekts.

Tab. A1: Kurzbeschreibung von Waldtyp 1

Tab. A2: Kurzbeschreibung von Waldtyp 2

Tab. A3: Kurzbeschreibung von Waldtyp 3

Tab. A4: Kurzbeschreibung von Waldtyp 4

Tab. A5: Kurzbeschreibung von Waldtyp 5

Tab. A6: Kurzbeschreibung von Waldtyp 6

Tab. A7: Kurzbeschreibung von Waldtyp 7

Tab. A8: Vollstände Liste aller bestimmten Gehölzarten auf den Versuchsflächen

Tab. A9: Vollständige Liste aller Familien der bestimmten Gehölze auf den Versuchsflächen

Abb. A6: Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A7: Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A8: Fläche 3 (Atlantikseite, 1400 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1 und 5

Abb. A9: Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A10: Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A11: Fläche 7 (Pazifikseite, 1260 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A12: Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

Abb. A1: Vermessung von Stammdurchmessern mit einem Passpunktsystem

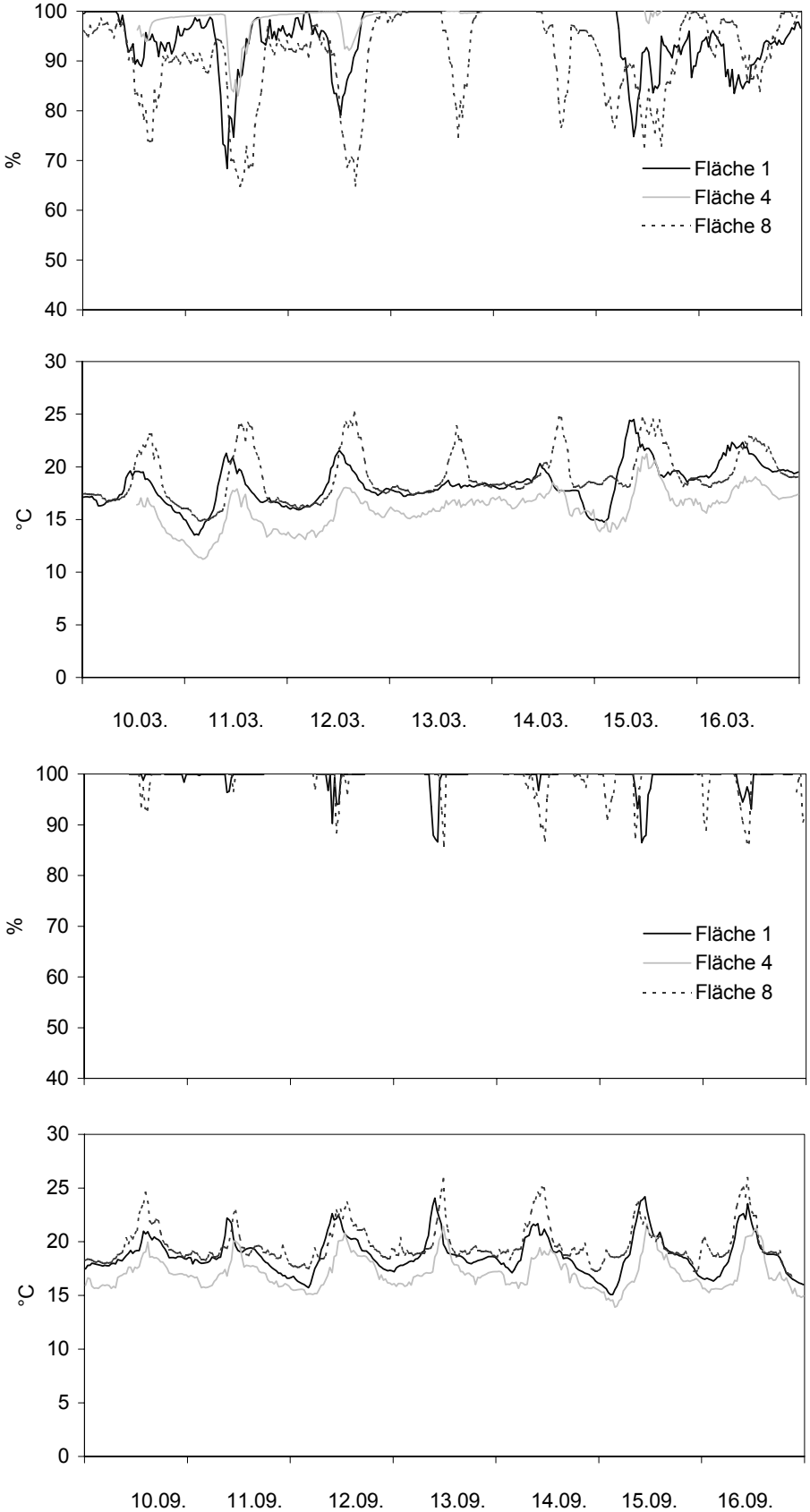


Abb. A2: Tagesgänge von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit auf den Klimastationen der Flächen 1 (Atlantikseite, 1200 m NN), 4 (Kammlage, 1500 m NN) und 8 (Pazifikseite 1200 m NN) jeweils für eine Woche in der Trockenzeit (März 2003) und in der Regenzeit (September 2003)

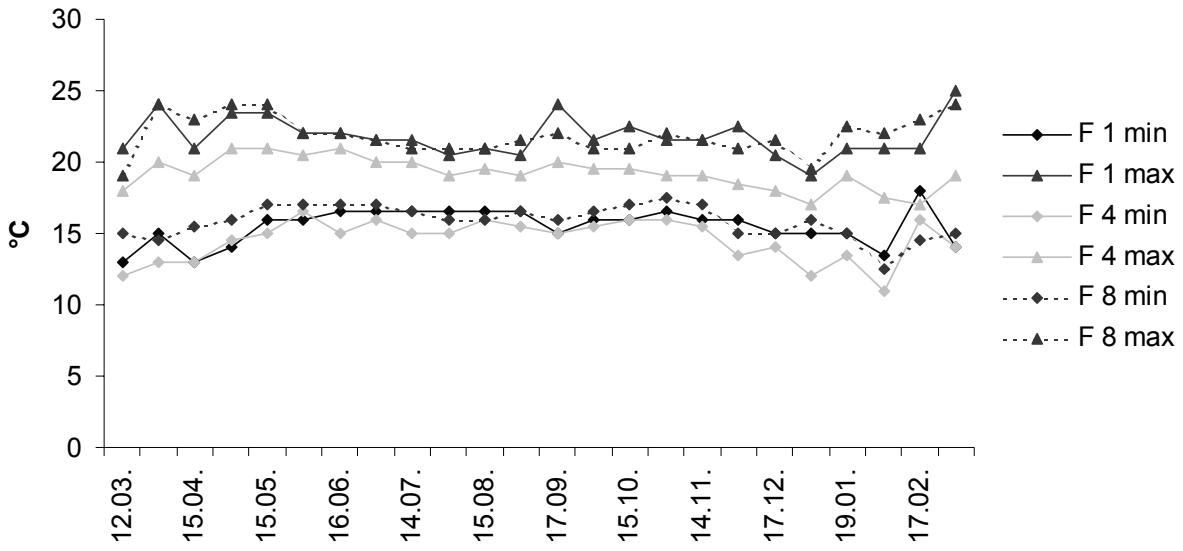


Abb. A3: Jährlicher Verlauf der Minimum- und Maximumtemperaturen im Bestandesinneren der Flächen 1, 4 und 8 von März 2003 bis Februar 2004

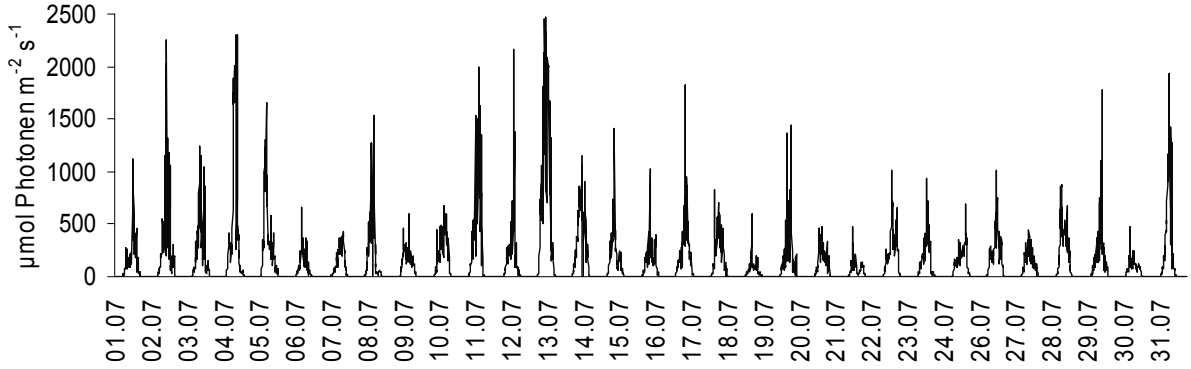


Abb. A4: Tagesgänge der photosynthetisch aktiven Strahlung im Juli 2003 (Fläche 4). In diesem Monat wechselten sehr strahlungsreiche und bewölkte Tage ab.

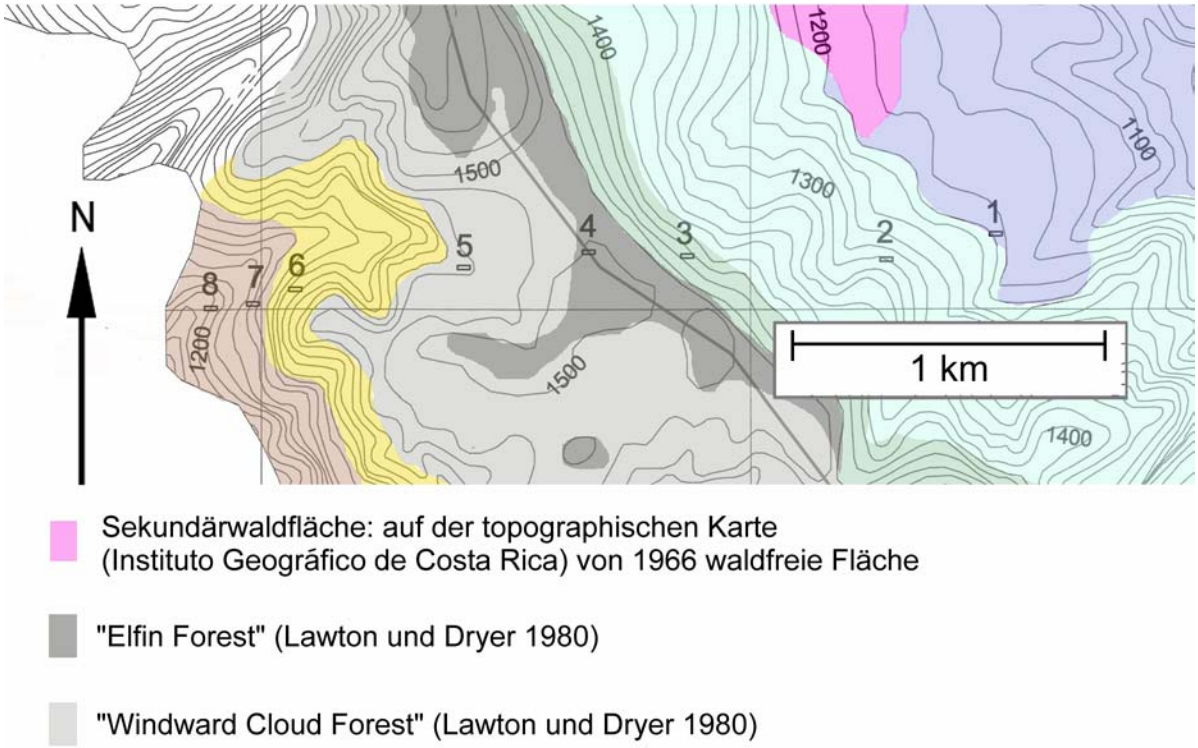


Abb. A5: Kartographische Darstellung der Verbreitung der 7 Waltypen entlang des Transekts. Die Waldtypen werden durch die Versuchsflächen 1 bis 8 beschrieben. Die Verteilung des „Elfin Forest“ und des „Windward Cloud Forest“ nach Lawton und Dryer (1980) sind aus Nadkarni und Wheelwright (2000) übernommen

Tab. A1: Kurzbeschreibung von Waldtyp 1

WALDTYP: 1 (Fläche 1)	**tiefere Lagen der Atlantikseite des Transekts**
Lebenszone (Holdridge)	Premontane / Lower Montane Rain Forest
Höhenstufe	ca. 1100 bis 1200 m NN (1060 bis 1220 m NN)
Exposition	Ost
Neigung	eben bis schwach geneigt
KLIMA	
Regen	> 6000 mm
horizontale Niederschläge	< 500 mm
Bestandesniederschlag	ca. 80 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	18,7 °C (Minimum: 12 °C; Maximum 25°C)
BODEN	
USDA – Klassifikation	Udands
organische Auflage	1 cm
Bodenart / Horizont	A: Lu; B: Us / Ls4; C: Ls4
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,67 cm^3 cm^{-3} (s_x = 0,03)
pH (in 5 cm)	5,6
Ak_e (in 5 cm)	1 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	88 %
Besonderheiten:	
WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	> 40 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1200 ha^{-1}
Grundfläche	60 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	70
mittlere Überschirmung	89 % (82 – 95%)
Epiphyten:	• hohe Biomasse und Abundanz (Probebaum der obersten Kronenschicht: rund 300 kg) • Brypophyten bedecken teilweise die Stämme der Bäume • im Durchschnitt ca. 20 Gefäßpflanzenarten pro m^2 beprobte Rindenoberfläche (Probebaum der obersten Kronenschicht)

DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	3,0
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Fabaceae, Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae, Lauraceae, Moraceae, Cecropiaceae
- Strauchschicht	Rubiaceae, Cyathaceae, Solanaceae, Melastomataceae, Piperaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	3 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	5 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	< 200 Jahre
Totholzvorräte	35 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	12 m^3 a^{-1} (keine Saisonalität beim Zuwachs feststellbar)
Verjüngungsdichte	45000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A2: Kurzbeschreibung von Waldtyp 2

WALDTYP: 2 (Fläche 2)	**untere Hanglagen auf der Atlantikseite des Transekts**
Lebenszone (Holdridge)	Lower Montane Rainforest
Höhenstufe	ca. 1200 bis 1400 m NN
Exposition	Ost, Nordost
Neigung	stark geneigt, einige kleinere relativ flache Bereiche
KLIMA	
Regen	< 5000 mm
horizontale Niederschläge	um 1000 mm, in der Trockenzeit können horizontale Niederschläge die Regenmenge übertreffen
Bestandesniederschlag	> 120 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	ca. 18 °C (Minimum: 13 °C; Maximum 25°C)
BODEN	
USDA – Klassifikation	flache Bereiche: Udands
	steile Bereiche: Udepts
organische Auflage	1-1,5 cm
Bodenart / Horizont	flache Bereiche A: Us; B: Ts4
Bodenart / Horizont	steile Bereiche A: Ts4; B: Ls2; C: Ls2 / Su4
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	flache Bereiche: 0,78 $cm^3\ cm^{-3}$ (s_x = 0,07)
	steile Bereiche: 0,71 $cm^3\ cm^{-3}$ (s_x = 0,02)
pH (in 5 cm)	4,4 bis 4,9
Ak_e (in 5 cm)	2 bis 10 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	49 bis 87 %
Besonderheiten:	Fließerden
WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	< 20 m, in flachen Bereichen, Mulden etc. < 30 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1600 ha^{-1}
Grundfläche	50 $m^2\ ha^{-1}$
mittleres h/d – Verhältnis	60
mittlere Überschirmung	88 % (79 – 95%)
Epiphyten:	• hohe Epiphytendichte und Abundanz, auch an den Stämmen und kleinen Bäumen • Bryophyten bedecken fast alle freien Oberflächen vollständig

DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	3,2
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Rubiaceae, Myrsinaceae, Araliaceae, Lauraceae, Flacourtiaceae, Meliaceae, Sabiaceae
- Strauchschicht	Asteraceae, Melastomataceae, Malvaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	5 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	8 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	um 100 Jahre
Totholzvorräte	knapp 40 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	(keine Daten)
Verjüngungsdichte	18000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A3: Kurzbeschreibung von Waldtyp 3

WALDTYP: 3 (Fläche 3)	**obere Steilhänge der Atlantikseite**
Lebenszone (Holdridge)	Lower Montane Rainforest
Höhenstufe	ca. 1400 bis 1500 m NN (1440 bis 1480 m NN)
Exposition	Ost, Nordost
Neigung	extrem geneigt, teilweise senkrecht
KLIMA	
Regen	< 4500 mm
horizontale Niederschläge	> 1000 mm, in der Trockenzeit können horizontale Niederschläge die Regenmenge übertreffen
Bestandesniederschlag	ca. 120 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	um 17 °C (Minimum: 12 °C; Maximum 22°C)
BODEN	
USDA – Klassifikation	Udepts
organische Auflage	1 cm
Bodenart / Horizont	A: Lu; B: Ls3 / Us; C: Ls 4
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,67 cm^3 cm^{-3} (s_x = 0,10)
pH (in 5 cm)	4,7
Ak_e (in 5 cm)	2 bis 3 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	58 %
Besonderheiten:	der volumetrische Wassergehalt in 30 cm Bodentiefe liegt oft höher als der Wassergehalt in 5 cm Bodentiefe, häufig Erdrutsche
WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	<15 m
Dichte (BHD > 5 cm)	3300 ha^{-1}
Grundfläche	30 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	70
mittlere Überschirmung	82 % (63 – 89 %)
Epiphyten:	• Biomasse geringer als im Waldtyp 4 (Baumdimensionen) • Epiphyten bestehen zu einem großen Teil aus Bryophten, die fast alle freien Oberflächen bedecken

DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	nicht vergleichbar wegen verkleinerter Flächengröße
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Melastomataceae, Rubiaceae, Fabaceae, Clusiaceae, Araliaceae, Flacourtiaceae
- Strauchschicht	Cyathaceae, Dicksoniaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	6 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	1,1 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	< 100 Jahre, (Sturm und Erdrutsch)
Totholzvorräte	30 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	(keine Daten)
Verjüngungsdichte	33000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A4: Kurzbeschreibung von Waldtyp 4

WALDTYP: 4 (Fläche 4)	**Plateaulage auf dem Gebirgskamm**
	Elfin Forest nach Lawton and Dryer (1980)
Lebenszone (Holdridge)	Lower Montane Rain Forest
Höhenstufe	ca. 1480 bis > 1500 m NN
Exposition	Ost, Nordost, Kammlage
Neigung	eben bis schwach geneigt
KLIMA	
Regen	< 4500 mm
horizontale Niederschläge	> 3500 mm, in der Trockenzeit können horizontale Niederschläge die Regenmenge übertreffen
Bestandesniederschlag	> 100 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	< 17 °C (Minimum: 11 °C; Maximum 21°C)
BODEN	
USDA - Klassifikation	staunasse Standorte: Aquands
	sonstige Standorte: Udands
organische Auflage	1-3 cm
Bodenart / Horizonte	staunasse Standorte A: Ls3; B: Ts 4 / Su 4
Bodenart / Horizonte	sonstige Standorte A: Ls3; B: Su4; C: Ts3
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,74 cm^3 cm^{-3},staunasse Standorte: 0,80 cm^3 cm^{-3} (s_x = 0,08)
pH (in 5 cm)	4,4 bis 4,6
Ak_e (in 5 cm)	2 bis 5 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	56 bis 65 %
Besonderheiten:	teilweise staunasse Standorte, relativ mächtige A – und O – Horizonte, Redoxreaktionen

WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	15 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1900 ha^{-1}
Grundfläche	40 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	60
mittlere Überschirmung	79 % (69 – 91 %)
Epiphyten:	• Biomasse nach Nadkarni (1984): 4,7 t ha^{-1} • Epiphyten bestehen zu einem großen Teil aus Bryophten, die fast alle freien Oberflächen bedecken (der Anteil an vaskulären Pflanzen ist jedoch höher, als in Waldtyp 3) • Epiphyten bedecken auch Baumstämme und kleine Bäume • mittlere Artenzahl / Baum bis zu 24 Gefäßpflanzenarten pro m^2 beprobte Rindenoberfläche
DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	3,1
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Clusiaceae, Myrsinaceae, Araliaceae, Rubiaceae
- Strauchschicht	Rubiaceae, Arecaceae, Malvaceae, Poaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	10 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	2 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	< 100 Jahre, (kleinräumige mosaikartige Struktur von Sukzessionsstadien, Lawton und Dryer, 1980)
Totholzvorräte	30 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	10 m^3 a^{-1} minimaler Zuwachs am Ende der Regenzeit, maximaler Zuwachs in der Trockenzeit
Verjüngungsdichte	48000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A5: Kurzbeschreibung von Waldtyp 5

WALDTYP: 5 (Fläche 5)	**obere Hanglage auf der Pazifikseite des Transekts** Windward Cloud Forest nach Lawton and Dryer (1980)
Lebenszone (Holdridge)	Lower Montane Wet Forest
Höhenstufe	ca. 1450 bis 1500 m NN (1350 bis 1550 m NN)
Exposition	West, Südwest
Neigung	eben bis schwach geneigt (zum Teil auch steilere Bereiche)
KLIMA	
Regen	< 4500 mm
horizontale Niederschläge	> 1000 mm, in der Trockenzeit können horizontale Niederschläge die Regenmenge übertreffen
Bestandesniederschlag	ca. 90 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	17 °C (Minimum: 12 °C; Maximum 22°C)
BODEN	
USDA – Klassifikation	Udalfs
organische Auflage	2 cm
Bodenart / Horizont	A: Ut 3; B: Ls 4 / Su 4; C: Tu 4
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,78 $cm^3\ cm^{-3}$ (s_x = 0,05)
pH (in 5 cm)	4,5
Ak_e (in 5 cm)	2 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	50 %
Besonderheiten:	teilweise Oh – Lage > 1 cm

WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	<30 m, in stark geneigten Bereichen < 20 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1300 ha^{-1}
Grundfläche	70 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	60
mittlere Überschirmung	72 % (53 – 91 %)
Epiphyten:	• Biomasse: 32 t ha^{-1} (ohne Lianen und Hemiepiphyten) • nach Lawton und Dryer (1980) in Monteverde der Waldtyp mit der üppigsten Epiphytenflora • Bryophyten bedecken fast alle freien Oberflächen • Epiphyten bedecken auch die Stämme und kleine Bäume • mittlere Artenzahl/Baum bis zu 36 Gefäßpflanzenarten pro m^2 beprobte Rindenoberfläche
DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	2,7
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Rubiaceae, Moraceae, Fabaceae, Araliaceae, Meliaceae, Sabiaceae, Melastomataceae, Cunoniaceae
- Strauchschicht	Rubiaceae, Melastomataceae, Cyathaceae, Arecaceae, Malvaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	6 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	10 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	um 100 Jahre
Totholzvorräte	56 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	(keine Daten)
Verjüngungsdichte	29000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A6: Kurzbeschreibung von Waldtyp 6

WALDTYP: 6 (Fläche 6)	**Steilhänge in den mittleren Lagen der Pazifikseite des Transekts**
Lebenszone (Holdridge)	Lower Montane Wet Forest
Höhenstufe	ca. 1300 bis 1450 m NN
Exposition	West, Nordwest, Südwest
Neigung	stark bis extrem geneigt
KLIMA	
Regen	um 4500 mm
horizontale Niederschläge	> 500 mm
Bestandesniederschlag	ca. 70 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	um 17,5 °C (Minimum: 12 °C; Maximum 21°C)
BODEN	
USDA - Klassifikation	Udepts
organische Auflage	(keine Daten)
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,40 cm^3 cm^{-3} (s_x = 0,09)
pH (in 5 cm)	(keine Daten)
Ak_e (in 5 cm)	(keine Daten)
Basensättigung (in 5 cm)	(keine Daten)
Besonderheiten:	sehr hoher Skelettanteil
WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	<30 m, in Steilhängen < 20 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1600 ha^{-1}
Grundfläche	70 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	70
mittlere Überschirmung	(keine Daten)
Epiphyten:	• Dichte und Abundanz zwischen Waldtyp 5 und 7, Biomasse geringer (Baumdimensionen) • deutliche Konzentration der Epiphyten in den Kronen der Bäume in der oberen Bestandesschicht • Bryophten stark reduziert

DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	(keine Daten)
wichtige Familien (nach I V I):	(keine Daten)
- obere Bestandesschichten	
- Strauchschicht	
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	5 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	9 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	um 100 Jahre (Sturm, Erdrutsch und saisonale starke Regenfälle)
Totholzvorräte	40 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	(keine Daten)
Verjüngungsdichte	(keine Daten)

Tab. A7: Kurzbeschreibung von Waldtyp 7

WALDTYP: 7 (Flächen 7 und 8)	**untere Hänge auf der Pazifikseite des Transekts**
Lebenszone (Holdridge)	Premontane / Lower Montane Rainforest
Höhenstufe	< 1300 m NN
Exposition	West
Neigung	überwiegend stark geneigt
KLIMA	
Regen	< 4000 mm
horizontale Niederschläge	< 30 mm, in der Trockenzeit praktisch keine horizontale Niederschläge
Bestandesniederschlag	ca. 70 % des Freilandniederschlages (August 2003 bis Dezember 2003)
mittlere Temperatur im Bestand	19 °C (Minimum: 13 °C; Maximum 24°C)
BODEN	
USDA – Klassifikation	Udepts
organische Auflage	1 cm
Bodenart / Horizont	A: Ls 2 / Uu; B: Ls 2 / Us / Ut 2; C: Ls 3
mittlerer Wassergehalt (in 5 cm)	0,35 cm^3 cm^{-3} (s_x = 0,05)
pH (in 5 cm)	5,3 bis 5,9
Ak_e (in 5 cm)	13 bis 30 cmol kg^{-1}
Basensättigung (in 5 cm)	98 %
Besonderheiten:	am Ende der Trockenzeit ist auf steilen, skelettreichen Standorten ein Erreichen des permanenten Welkepunktes möglich

WALDSTRUKTUR	
maximale Höhe	<40 m
Dichte (BHD > 5 cm)	1300 ha^{-1}
Grundfläche	70 m^2 ha^{-1}
mittleres h/d – Verhältnis	60
mittlere Überschirmung	94 % (84 – 98 %)
Epiphyten:	• Biomasse: 26 t ha^{-1} (ohne Lianen und Hemiepiphyten) • starke Konzentration der epiphytischen Biomasse in den Kronen der Bäume aus der obersten Kronenschicht, Baumstämme oft ohne Bewuchs • deutliche Reduzierung der Bryophyten im Vergleich zu den anderen Waldtypen • mittlere Artenzahl / Baum bis zu 14 Gefäßpflanzen pro m^2 beprobte Rindenoberfläche
DIVERSITÄT (holzige Pflanzen)	
Shannon Index	3,3
wichtige Familien (nach I V I):	
- obere Bestandesschichten	Moraceae, Lauraceae, Fabaceae, Rubiaceae, Sabiaceae, Meliaceae, Sapotaceae, Tiliaceae
- Strauchschicht	Asteraceae, Urticaceae, Piperaceae, Arecaceae
DYNAMIK	
zusammengebrochene Bäume:	
- Anzahl	4 ha^{-1} a^{-1}
- Volumen	8 m^3 ha^{-1} a^{-1}
geschätzte "Turnover" - Zeit	< 200 Jahre
Totholzvorräte	40 m^3 ha^{-1}
Zuwachs	13 m^3 ha^{-1} a^{-1} (minimaler Zuwachs am Ende der Trockenzeit, maximaler Zuwachs in der Regenzeit)
Verjüngungsdichte	37000 ha^{-1} (holzige Pflanzen in der Strauchschicht)

Tab. A8: Vollstände Liste aller bestimmten Gehölzarten auf den Versuchsflächen

	Fläche	1			2			3		4			5			7			8			Σ	Σ	relat.
FAM	**SPEC.**	n	abs. Fr*.	KP**	n	abs. Fr.	KP	n	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	**n**	**KP**	**Dom. [%]**
RUB	*Elaeagia auriculata*	2	40	99	7	80	127	1	17				11	80	190				1	20	9	22	442	4,9
MYRS	*Ardisia palmana*				5	80	235	2	7				2	40	40							9	283	3,1
SAB	*Meliosma vernicosa*	1	20	87	2	40	86	1	5				1	20	14	2	40	57				7	248	2,8
CLU	*Chrysochlam. allenii*	1	20	1	1	20	11	3	27	11	80	158	1	20	47							17	243	2,7
CYA	*Alsophila sp.*	11	20	104									3	20	43				3	20	29	17	176	2,0
ARA	*Dendropanax "large leaf"*				7	60	89	1	10				1	20	24							9	123	1,4
MEL	*Conostegia rufescens*				1	20	1						6	40	203							7	204	2,3
MEL	*Miconia brenesii*				1	20	11						1	20	9							2	20	0,2
MELI	*Guarea kunthiana*				1	20	4						1	20	9							2	13	0,1
FAB	*Dussia "monteverde"*	1	20	355									1	20	9							2	363	4,0
LAU	*Ocotea tonduzii*	4	40	105	6	40	120									1	20	9	1	20	30	12	264	2,9
MOR	*Pseudolmedia mollis*	1	20	6												5	40	114	4	60	43	10	163	1,8
AST	*Koanophyllon pittieri*	1	20	18	5	60	28									4	60	34	4	60	38	14	119	1,3
BOM	*Quararibea costaricensis*	1	20	60												2	20	13	2	40	40	5	112	1,2
MOR	*Sorocea trophoides*	1	20	10												1	20	38	5	40	56	7	104	1,2
FLA	*Hasseltia floribunda*	1	20	11	3	40	49												1	20	23	5	83	0,9
MAL	*Bunchosia veluticarpa*				1	20	32									1	20	43				2	75	0,8
CLU	*Chrysochlam. glauca*				1	20	18												4	40	37	5	55	0,6
CEC	*Cecropia polyphlebia*	2	40	27	2	20	38															4	65	0,7
FLA	*Casearia tacanensis*	1	20	8	1	20	15															2	23	0,3
ELA	*Sloanea fagifolia*	4	60	83																		4	83	0,9
MON	*Mollinedia pinchotiana*	1	20	6						2	20	10										3	16	0,2
RUB	*Guettarda poasana*				1	20	41	1	1													2	42	0,5
MEL	*Graffenrieda micrantha*							13	103													13	103	1,1
MYRS	*Ardisia solomonii*									12	100	63										12	63	0,7
MYRS	*Ardisia sp. near compressa*									8	40	67										8	67	0,7
CLU	*Clusia sp. "divide"*									6	60	210										6	210	2,3
MYRT	*Myrcianthes rhopaloides*									5	80	43										5	43	0,5
RUB	*Rondeletia buddleioides*									4	60	45										4	45	0,5
RUB	*Faramea ovalis*									4	20	27										4	27	0,3
CLE	*Clethra pyrogena*									4	40	13										4	13	0,1
ARA	*Schefflera rodrigueziana*									3	40	205										3	205	2,3
ARA	*Dendropanax latilobus*									3	40	54										3	54	0,6
ARA	*Dendropanax gonatopodus*												3	60	84							3	84	0,9
FAB	*Inga longispica*							4	46	1	20	10	5	60	161							10	217	2,4
RUB	*Rondeletia monteverden.*							10	96	4	60	25										14	121	1,3
CAPR	*Viburnum venustum*							1	0	2	40	80										3	80	0,9
MYRT	*Calyptranthes pittieri*				1	20	24			5	80	42										6	66	0,7
MELI	*Guarea tonduzii*				2	40	50			1	20	2	2	40	6							5	59	0,7
MEL	*Miconia tonduzii*							5	54	1	20	4										6	58	0,6
RUB	*Cosmibuena valerii*							3	6	5	60	43										8	50	0,6
EUP	*Hyeronima oblonga*							1	6	3	60	42										4	47	0,5
LAU	*Ocotea viridiflora*									2	20	14	1	20	69							3	83	0,9
LAU	*Ocotea "small leaf"*							1	1				2	40	42							3	43	0,5

Tab. A8 Fortsetzung: **Vollstände Liste aller bestimmten Gehölzarten auf den Versuchsflächen**

	Fläche	1			2			3		4			5			7			8			Σ	Σ	relat.
FAM	**SPEC.**	n	abs. Fr*.	KP**	n	abs. Fr.	KP	n	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	**n**	**KP**	**Dom. [%]**
ARE	*Geonoma interrupta*									2	40	3	2	20	11							4	14	0,2
CYA	*Cyathea sp.*												8	100	75							8	75	0,8
ANN	*Guatteria oliviformis*												1	20	89				4	20	92	5	181	2,0
MELI	*Cedrela tonduzii*															1	20	38	1	20	215	2	253	2,8
FAB	*Pterocarpus rohrii*															1	20	4	5	80	167	6	171	1,9
MELI	*Guarea rhopalocarpa*															1	20	93	1	20	62	2	155	1,7
SAB	*Meliosma idiopoda*															2	40	23	1	20	41	3	64	0,7
MOR	*Trophis mexicana*															5	60	38	1	20	11	6	49	0,5
FLA	*Casearia sylvestris*															1	20	13	1	20	20	2	33	0,4
RUB	*Psychotria eurycarpa*															4	40	15	1	20	12	5	27	0,3
APO	*Tabernaemon. longipes*															3	60	13	1	20	3	4	16	0,2
URT	*Myriocarpa longipes*															8	40	39				8	39	0,4
SAP	*Pouteria congestifolia*	2	40	172																		2	172	1,9
RUB	*Psychotria grandistipula*	2	40	29																		2	29	0,3
FAB	*Inga hentonii*	2	40	26																		2	26	0,3
SOL	*Solanum rovirosanum*	2	40	11																		2	11	0,1
ELA	*Sloanea brenesii*	1	20	102																		1	102	1,1
CEC	*Cecropia obtusifolia*	1	20	66																		1	66	0,7
MOR	*Ficus sp.*	1	20	54																		1	54	0,6
SAP	*Pouteria ostenia.*	1	20	52																		1	52	0,6
LAU	*Ocotea haberi*	1	20	37																		1	37	0,4
RUB	*Rondeletia torresii*	1	20	28																		1	28	0,3
MEL	*Ossaea micrantha*	1	20	22																		1	22	0,2
PIP	*Piper sp.*	1	20	21																		1	21	0,2
MYRS	*Ardisia "aleman"*	1	20	15																		1	15	0,2
EBE	*Diospyros hartmanniana*	1	20	13																		1	13	0,1
MELI	*Guarea "big leaf"*	1	20	13																		1	13	0,1
RUB	*Coussarea caroliana*	1	20	11																		1	11	0,1
MYRT		1	20	8																		1	8	0,1
MELI	*Guarea "veinous"*	1	20	7																		1	7	0,1
MEL	*Conostegia sp.*	1	20	2																		1	2	0,0
MEL	*Conostegia "petiole glands"*				2	20	10															2	10	0,1
LAU	*Ocotea praetermissa*				1	20	46															1	46	0,5
MALV	*Wercklea insignis*				1	20	37															1	37	0,4
ARA	*Oreopanax xalapensis*				1	20	34															1	34	0,4
ACTI	*Saurauia montana*				1	20	17															1	17	0,2
MYRT	*Eugenia valerii*				1	20	10															1	10	0,1
TILI	*Heliocarpus americanus*				1	20	9															1	9	0,1
ARA	*Dendropanax querceti*				1	20	8															1	8	0,1
MEL	*Conostegia vulcanicola*				1	20	7															1	7	0,1
LAU	*Ocotea floribunda*				1	20	4															1	4	0,0
FLA	*Lozania mutisiana*							3	26													3	26	0,3
MEL	*Conostegia rhodopetala*							2	18													2	18	0,2
MEL	*Meriania phlomoides*							1	4													1	4	0,0

Tab. A8 Fortsetzung: **Vollstände Liste aller bestimmten Gehölzarten auf den Versuchsflächen**

	Fläche	1			2			3		4			5			7			8			Σ	Σ	relat.
FAM	**SPEC.**	n	abs. Fr*.	KP**	n	abs. Fr.	KP	n	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	n	abs. Fr.	KP	**n**	**KP**	**Dom. [%]**
MYRT	*Eugenia austin-smithii*									3	20	37										3	37	0,4
ACTI	*Saurauia sp. "pendant"*									3	40	8										3	8	0,1
THE	*Symplococarpon purpusii*									2	20	19										2	19	0,2
RUT	*Zanthoxylum melanostictum*									2	40	18										2	18	0,2
MEL	*Conostegia pittieri*									2	20	12										2	12	0,1
SYM	*Symplocos tribracteolata*									2	20	9										2	9	0,1
BOR	*Cordia croatii*									1	20	18										1	18	0,2
ACTI	*Saurauia sp. "divide"*									1	20	11										1	11	0,1
ARA	*Oreopanax nubigeus*									1	20	10										1	10	0,1
CUN	*Weinmannia wercklei*									1	20	9										1	9	0,1
MOR	*Ficus crassiuscula*												2	40	413							2	413	4,6
MALV	*Hampea appendiculata*												1	20	61							1	61	0,7
LAU	*Pleurothyrium palmanum*															2	20	51				2	51	0,6
CEL	*Euonymus costaricensis*															2	20	5				2	5	0,1
SAP	*Pouteria fossicola*															1	20	172				1	172	1,9
TILI	*Mortoniodend. costaricense*															1	20	105				1	105	1,2
SAP	*Allophylus occidentalis*															1	20	56				1	56	0,6
CLU	*Symphonia globulifera*															1	20	30				1	30	0,3
RUB	*Randia sylvicola*															1	20	30				1	30	0,3
RUB	*Randia "bullpen"*															1	20	15				1	15	0,2
MALP	*Malpighia albiflora*															1	20	12				1	12	0,1
TILI	*Mortoniodend. guatemalense*															1	20	5				1	5	0,1
MALP	*Bunchosia macrophylla*															1	20	2				1	2	0,0
RUB	*Palicourea padifolia*															1	20	2				1	2	0,0
RUT	*Zanthoxylum juniperinum*															1	20	1				1	1	0,0
LAU	*Nectandra smithii*																		3	60	222	3	222	2,5
MOR	*Ficus hartwegii*																		3	40	52	3	52	0,6
BOR	*Cordia lucidula*																		3	60	34	3	34	0,4
LAUR	*Ocotea "tajo"*																		3	60	26	3	26	0,3
LAU	*Ocotea meziana*																		2	40	140	2	140	1,6
SYM	*Symplocos costaricana*																		2	20	24	2	24	0,3
SAP	*Pouteria exfoliata*																		1	20	138	1	138	1,5
STY	*Styrax argenteus*																		1	20	53	1	53	0,6
EUP	*Alchornea latifolia*																		1	20	36	1	36	0,4
CAPP	*Capparis discolor*																		1	20	36	1	36	0,4
MEL	*Conostegia oerstediana*																		1	20	28	1	28	0,3
MOR	*Ficus maxima*																		1	20	18	1	18	0,2
RUB	*Chione sylvicola*																		1	20	13	1	13	0,1
FAB	*Lonchocarpus oliganthus*																		1	20	12	1	12	0,1
APO	*Rauvolfia aphlebia*																		1	20	4	1	4	0,0

*** abs.Fr.= absolute Frequenz [%] je Versuchsfläche**

**** KP = Kronenprojektion [m^2], absolute Dominanz bezogen auf die jeweilige Versuchsfläche**

Tab. A9 Vollständige Liste aller Familien der bestimmten Gehölze auf den Versuchsflächen

ACTI	Actinidiaceae
ANN	Annonaceae
APO	Apocynaceae
ARA	Araliaceae
ARE	Arecaceae
AST	Asteraceae
BOM	Bombacaceae
BOR	Boraginaceae
CAPP	Capparidaceae
CAPR	Caprifoliaceae
CEC	Cecropiaceae
CEL	Celastraceae
CLE	Clethraceae
CLU	Clusiaceae
CUN	Cunoniaceae
CYA	Cyathaceae
EBE	Ebenaceae
ELA	Elaeocarpaceae
EUP	Euphorbiaceae
FAB	Fabaceae
FLA	Flacourtiaceae
LAU	Lauraceae
MALP	Malpighiaceae
MALV	Malvaceae
MEL	Melastomataceae
MELI	Meliaceae
MON	Monimiaceae
MOR	Moraceae
MYRS	Myrsinaceae
MYRT	Myrtaceae
PIP	Piperaceae
RUB	Rubiaceae
RUT	Rutaceae
SAB	Sabiaceae
SAP	Sapotaceae
SOL	Solanaceae
STY	Styracaceae
SYM	Symplocaceae
THE	Theaceae
TILI	Tiliaceae
URT	Urticaceae

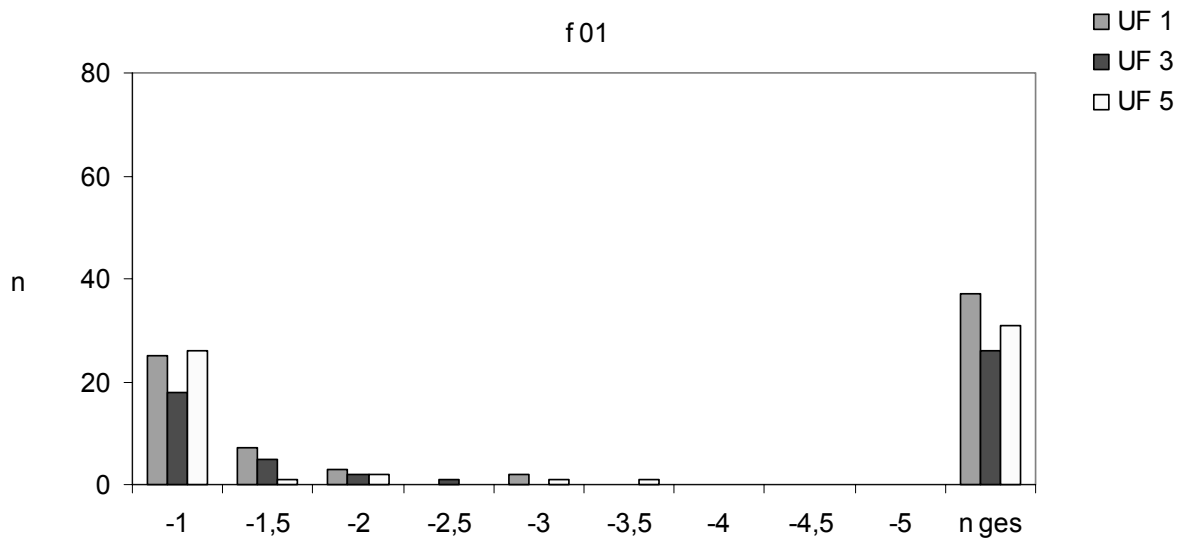


Abb. A6: Fläche 1 (Atlantikseite, 1200 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

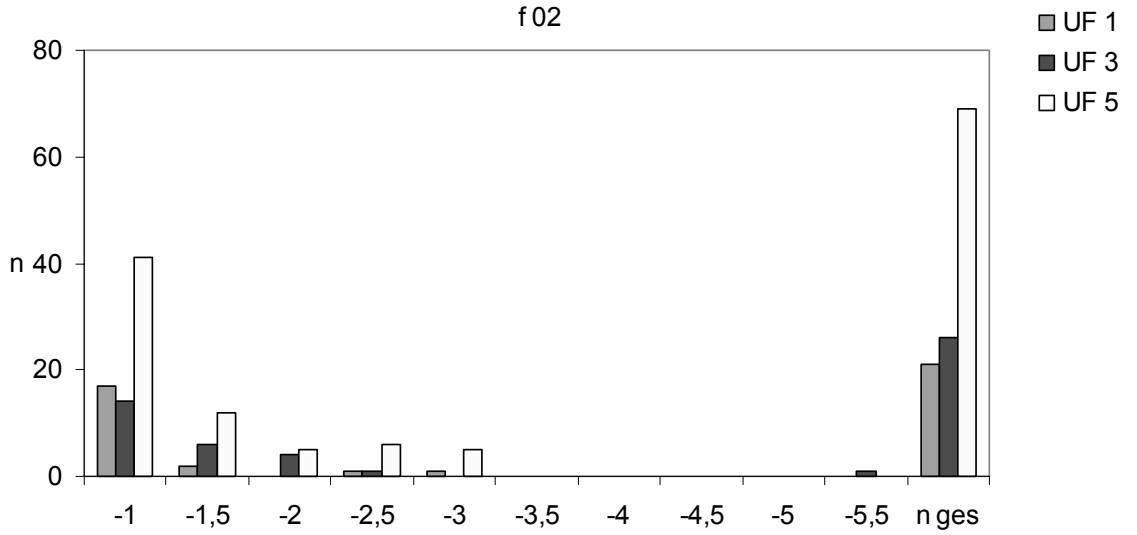


Abb. A7: Fläche 2 (Atlantikseite, 1320 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

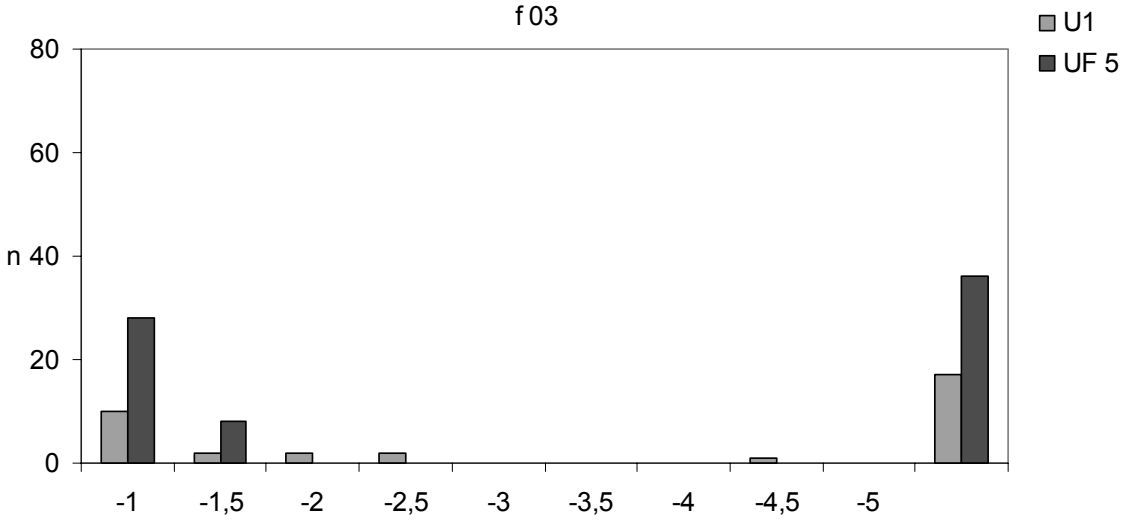


Abb. A8: Fläche 3 (Atlantikseite, 1400 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1 und 5

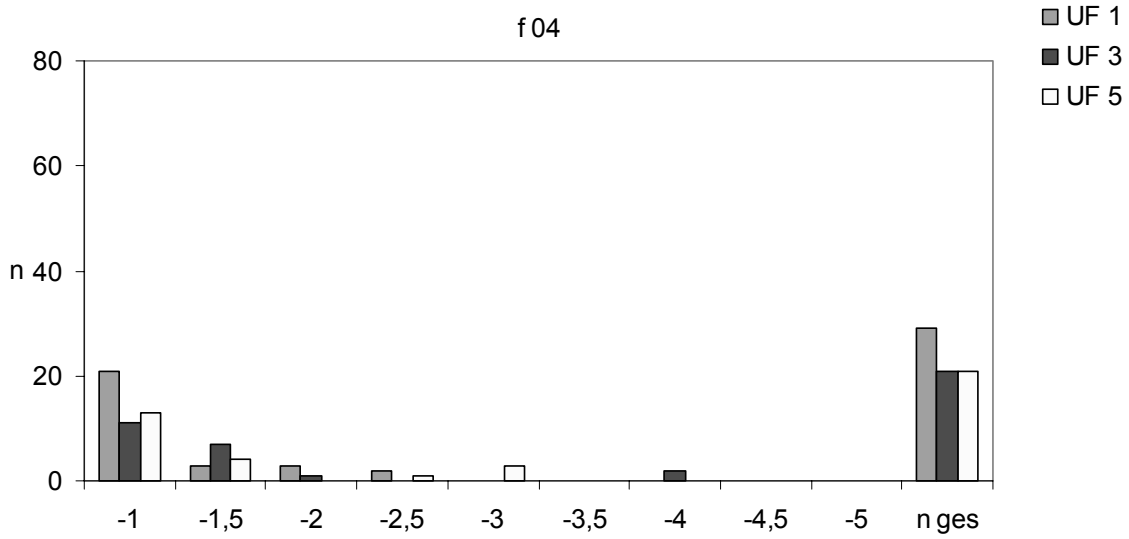


Abb. A9: Fläche 4 (Kammlage, 1500 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

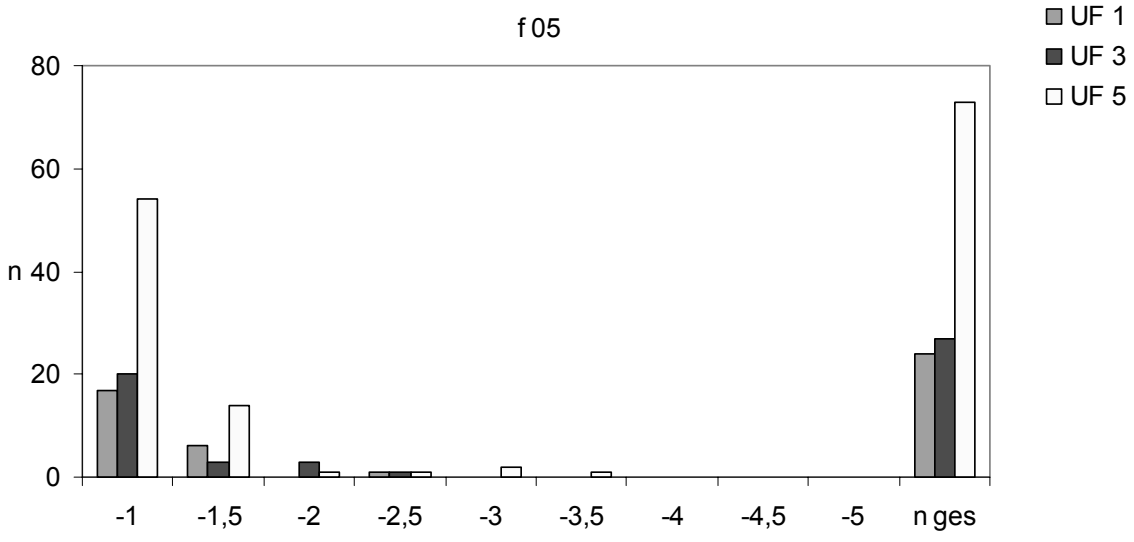


Abb. A10: Fläche 5 (Pazifikseite, 1450 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

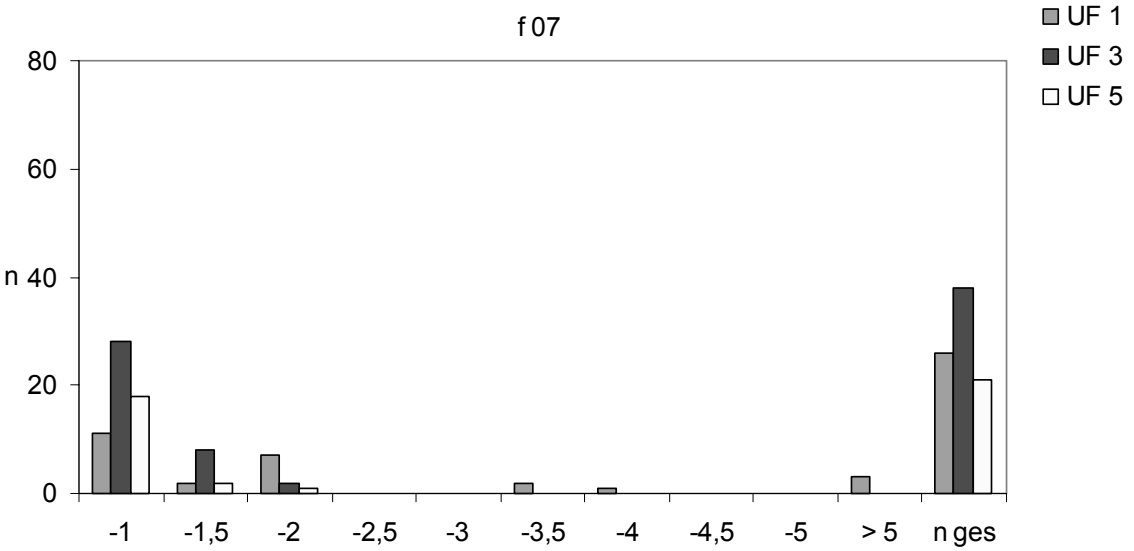


Abb. A11: Fläche 7 (Pazifikseite, 1260 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

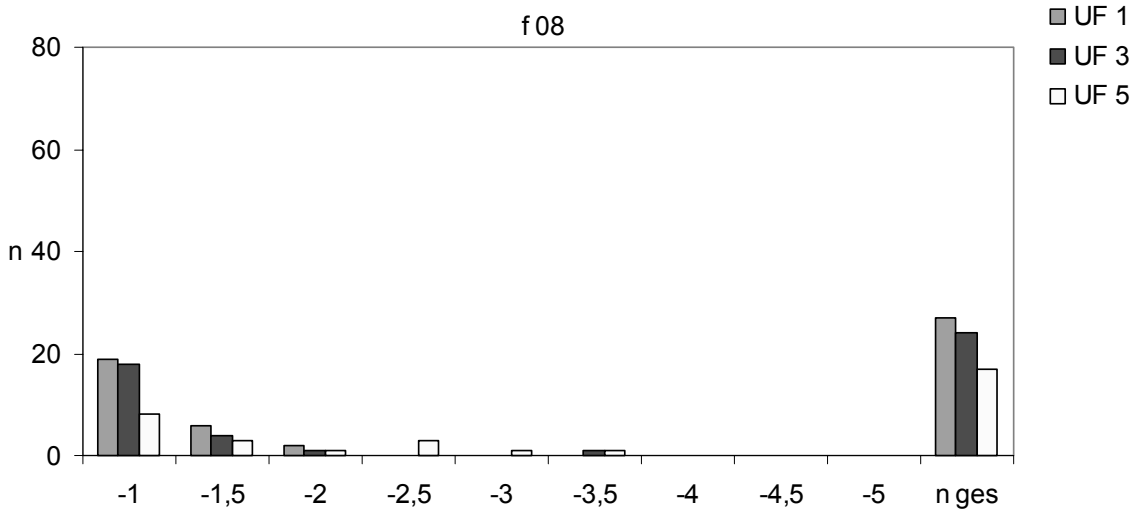


Abb. A12: Fläche 8 (Pazifikseite, 1200 m NN); Darstellung der Pflanzendichte in der Strauchschicht (50 cm-Höhenklassen) für die Unterflächen 1, 3 und 5

LEBENSLAUF

Persönliche Daten:

Name:	Achim Häger
Anschrift:	Hauptstr. 2
	56291 Lingerhahn
Telefon / Fax:	06746 – 800952
E – Mail:	a.haeger@gmail.com
Anschrift in Costa Rica:	Zapote, Las Luisas, casa # 56 San José Costa Rica

Geburtsdatum:	07.03.1973
Geburtsort:	Traben – Trarbach
Familienstand:	Verheiratet

Studium:

1995 – 2001	Studium der Forstwissenschaften an der Georg – August Universität in Göttingen Schwerpunkt im Hauptstudium: Biologie – Ökologie Diplomarbeit: Einfluss von Klima und Topografie auf die Struktur und Zusammensetzung eines tropischen Wolkenwaldes in Monteverde, Costa Rica

Berufspraxis:

2001 – 2002	Leiter des „Conservationist Store“ für das Tropical Science Center (TSC) im Nationalpark Vulkan Poás, Costa Rica
2002 – 2005	Wissenschaftlicher Angestellter am Institut für Waldbau der Georg – August Universität im Projekt: Einfluss von Klima und Topografie auf die Struktur und Zusammensetzung eines tropischen Wolkenwaldes (Förderung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft) o Forschungsaufenthalt im Naturreservat Monteverde: Felduntersuchungen zu Waldstruktur und –dynamik, biologischer Diversität, Hydrologie und Bodeneigenschaften o Datenauswertung im Institut o Durchführung von Waldbau – Übungen (5. Semester)
April 2006	Rigorosum
März bis April 2006	Lehrauftrag für das Fach Waldbau – Grundlagen an der Fakultät für Ressourcenmanagement, Hochschule für angewandte Wissenschaft und Kunst Hildesheim / Holzminden / Göttingen
seit Mai 2006	Kursleiter „Fundamentals of Tropical Biology“ für die Organization of Tropical Studies (OTS) in San José, Costa Rica

Veröffentlichungen:

1. Häger A., Dohrenbusch A. (erscheint 2006). Structure and Dynamics of a Tropical Cloud Forest under different ecological conditions. In: Juvik, J. and Bruijnzeel, L. A. (eds.) *Mountains in the Mist, Science for Conservation and Management of Tropical Montane Cloud Forests*. University of Hawaii Press. Honululu, Hawaii.

2. Häger A., Dohrenbusch A. 2005. Impact of Cloud Precipitation on the Water Budget in Tropical Cloud Forest Ecosystems. In: Stietenroth, D. et al. (eds.) *Proceedings International Symposium. The Stability of Tropical Rain Forest Margins*: Linking Ecological, Economic and Social Constraints of Land Use and Conservation. Universitätsdrucke Göttingen.

3. Dohrenbusch A., Häger A. (2005). Wälder im Nebel. *forschung – Das Magazin der Deutschen Forschungsgemeinschaft*. WILEY – VCH Verlag. Weinheim.

Sprachen:

Sehr gute Kenntnisse in Englisch und Spanisch, gute Französischkenntnisse, Grundkenntnisse in Portugiesisch