

CIO
333.75
A532a

Analyse der Populationsstruktur und der Verbreitungsstrategie
der Baumarten
Pterocarpus hayesii und *Inga leonis*
im prämontanen Regenwald der 'Reserva Forestal de San Ramón,
Costa Rica'.

Analyse der Populationsstruktur und der Verbreitungsstrategie
der Baumarten
Pterocarpus hayesii und *Inga leonis*
im prämontanen Regenwald der 'Reserva Forestal de San Ramón,
Costa Rica'.

Roemich, B. 1993. Thesis Diplomarbeit.

CIO
333.75
A532a

SIDE DE OCCIDENTE
"BIBLIOTECA"

-- PROYECTOS TECNICOS --

No. Registro 113244
Procedencia Obsequio
Precio € 3.000,-
Fecha Ingreso 1996

BIBLIOTECA OCCIDENTE-UCR

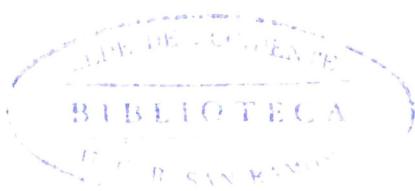


0113244

Analyse der Populationsstruktur und der Verbreitungsstrategie der Baumarten: Ptero



O113244



<u>Inhalt</u>	2
1. Einleitung	7
2. Zielsetzung	8
3. Untersuchungsgebiet	9
4. Material und Methode	15
4.1. Einrichten einer Untersuchungsfläche	15
4.1.1. Auswahl der Untersuchungsfläche	15
4.1.2. Vermessen der Fläche	15
4.2. Abiotische Bedingungen auf der Untersuchungsfläche	16
4.2.1. Exposition	16
4.2.2. Mikroklima	16
4.2.3. Boden	16
4.2.4. Kronendachdichte	17
4.3. Auswahl der Untersuchungsobjekte	17
4.3.1. Vermessen der Bäume mit BHD > 0,10 m	17
4.3.2. Vegetationsaufnahme	17
4.3.3. Auswahlkriterien	18
4.4. Untersuchung ökologischer Charakteristika der Arten <i>Pterocarpus hayesii</i> und <i>Inga leonis</i>	18
4.4.1. Funktionelle Morphologie und Architektur	18
4.4.2. Reproduktion und Verbreitung	21
4.4.3. Altersbestimmung	21
4.4.4. Bestandsaufnahme Jungwuchs	21
5. Auswertung	22

5. Ergebnisse	24
5.1. Ökologische Bedingungen der Untersuchungsfläche	24
5.1.1. Exposition	24
5.1.2. Mikroklima	24
5.1.3. Boden	25
5.1.4. Kronendachdichte	28
5.1.5. Vegetation	30
5.2. <i>Inga leonis</i>	35
5.2.1. Funktionelle Morphologie und Architektur	35
5.2.2. Reproduktion und Verbreitung	43
5.2.3. Analyse der Populationsstruktur	45
5.3. <i>Pterocarpus hayesii</i>	60
5.3.1. Funktionelle Morphologie und Architektur	60
5.3.2. Reproduktion und Verbreitung	67
5.3.3. Analyse der Populationsstruktur	70
5.4. Gegenüberstellung der Untersuchungsarten	86
6. Diskussion	89
Zusammenfassung	
Schlußwort	
Literatur	
Anhang	

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Morphologische Großeinheiten in Costa Rica und Lage der RFSR (P.THOMAS, 1990; leicht verändert)	9
Abb. 2: Höhenlinienkarte des südöstlichen Teils der RFSR mit der Lage der Untersuchungsfläche, EDV- erstellt (OCAD; H. BRECKLE) nach der Karte 1:50.000	10
Abb. 3: Flächenrelief der Untersuchungsfläche in der RFSR	11
Abb. 4: Schematisches Klimadiagramm der Station Rio San Lorencito (konstruiert aus Werten der Nachbarstationen und einzelnen Monatsmeßwerten an der Station. S.-W. BRECKLE, 1992)	13
Abb. 5: mosaikartige Verteilung des Waldes auf einem Berghang gegenüber der Untersuchungsfläche in der RFSR	14
Abb. 6: Einteilung der Kronenformen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979)	20
Abb. 7: Klimatogramm aus den Daten der Untersuchungsfläche	24
Abb. 8: Graphische Darstellung der Analysenergebnisse des Bodenprofils	26
Abb. 9: Prozentuale Anteile an Sand, Lehm und Ton in den Bodenhorizonten	28
Abb.10: Räumliche Verteilung der Kdd-Klassen auf der Untersuchungsfläche	29
Abb.11: Ast mit Epiphytenbewuchs im Bestand der Untersuchungsfläche	30
Abb.13: Anteile der Stammzahlen der verschiedenen Baumgruppen am Gesamtbestand	33
Abb.14: Foto des Herbarbeleges von <i>Inga leonis</i>	35
Abb.15: Stomataverteilung auf der Blattunterseite, Vergrößerung 1:200, <i>In.l</i>	36
Abb.16: Blattquerschnitt, <i>In.l</i>	37
Abb.17: 15 cm hoher Keimling von <i>Inga leonis</i>	38
Abb.18: Habituszeichnungen der Individuen mit BHD > 0,10 m auf der Untersuchungsfläche (<i>In.l</i>)	39
Abb.19: Höhen der Bäume mit BHD > 0,10 m (<i>In.l.</i>)	40
Abb.20: Korrelation der Höhe mit dem BHD (<i>In.l.</i>)	41
Abb.21: Häufigkeit der Kronenformen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979), (<i>In.l.</i>)	42
Abb.22: Korrelation der Höhe mit dem Kronendurchmesser (<i>In.l.</i>)	42
Abb.23: Phänologische Beobachtungen (<i>In.l.</i>)	43
Abb.24: unreife Frucht von <i>Inga leonis</i>	44
Abb.25: Häufigkeitsverteilung der Gesamtpopulation in den verschiedenen Größenklassen (<i>In.l.</i>)	45
Abb.26: Häufigkeit der Bäume mit BHD > 0,10 m in den BHD-Größenklasse (<i>In.l.</i>)	46
Abb.27: Verteilung der Individuen auf dem Untersuchungshektar <i>Inga leonis</i>	47
Abb.28a: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die gesamte Population (<i>In.l.</i>) (Dichte pro ha : 94)	50
Abb.28b: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Altbäume (<i>In.l.</i>) (Dichte pro ha : 13)	51
Abb.28c: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Keimlinge (<i>In.l.</i>) (Dichte pro ha : 19)	51
Abb.28d: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Jungpflanzen (<i>In.l.</i>) (Dichte pro ha : 62)	52
Abb.29a: Dichteverteilung des Jungwuchses (<i>In.l.</i>)	54
Abb.29b: Dichteverteilung Jungpflanzen (<i>In.l.</i>)	56
Abb.29c: Dichteverteilung Keimlinge (<i>In.l.</i>)	57
Abb.30: Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Größenklassen auf die Kronendachdichteklassen auf der Fläche (<i>In.l.</i>)	59
Abb.31: Foto des Herbarbeleges von <i>Pterocarpus hayesii</i> mit Blüten, Früchten und Keimling	60
Abb.32: Verteilung der Stomata auf der Blattunterseite, Vergrößerung 1:200, <i>Pt.h.</i>	61
Abb.33: Blattquerschnitt, <i>Pt.h.</i>	62
Abb.34: Ca. 10 Tage alte Keimpflanze von <i>Pterocarpus hayesii</i>	63
Abb.35: Habitus der Individuen mit BHD > 0,10 m auf der Fläche <i>Pterocarpus hayesii</i>	64
Abb.36: Höhen der Bäume mit BHD < 0,10 m (<i>Pt.h.</i>)	65

Abb.37: Korrelation zwischen der Höhe und dem BHD der Altbäume (<i>Pt.. h.</i>)	65
Abb.38: Häufigkeit der Kronenformklassen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979)	66
Abb.39: Korrelation der Höhe mit dem Kronendurchmesser (<i>Pt.h.</i>)	67
Abb.40: Phänologische Beobachtungen bei <i>Pt.h.</i> (ergänzt nach R. Ortiz V., 1976)	68
Abb.41: Frucht von <i>Pterocarpus hayesii</i>	69
Abb.42: Die Häufigkeit der Individuen der gesamten Population in den Größenklassen (<i>Pt.h.</i>)	70
Abb.43: Häufigkeit der Altbäume mit BHD > 0,10 m in den BHD-Klassen (<i>Pt.h.</i>)	71
Abb.44: Verteilung der Altbäume auf Zuwachsringklassen (<i>Pt.h.</i>)	73
Abb.45: Die räumliche Verteilung der Pflanzen auf dem Untersuchungshektar (<i>Pt.h.</i>)	74
Abb.46a: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die gesamte Population (<i>Pt.h.</i>) (Dichte pro ha : 1038)	76
Abb.46b: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Altbäume (<i>Pt.h.</i>) (Dichte pro ha : 13)	77
Abb.46c: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Keimlinge (<i>Pt.h.</i>) (Dichte pro ha : 939)	78
Abb.46d: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Jungpflanzen (<i>Pt.h.</i>) (Dichte pro ha : 99)	78
Abb.47a: Dichteverteilung des Jungwuchses (<i>Pt.h.</i>)	80
Abb.47b: Dichteverteilung der Keimlinge (<i>Pt.h.</i>)	82
Abb.47c: Dichteverteilung Jungpflanzen (<i>Pt.h.</i>)	83
Abb.48: Verteilung der verschiedenen Größenklassen der Pflanzen auf die Kronendachdichteklassen auf der Fläche (<i>Pt.h.</i>)	85
Abb.48: Gegenüberstellung der Größenklassenverteilung von <i>In.l.</i> & <i>Pt.h.</i>	87

Tabellenverzeichnis

Tab.1:	Definition der Größenklassen	22
Tab.2:	Wichtige Eigenschaften der Bodenhorizonte	27
Tab.3:	Häufigkeit der Kronendachdichtegruppen	28
Tab.4:	Liste der Baumarten der Untersuchungsfläche mit BHD > 0,10 m	31
Tab.5:	Anzahl der Bäume mit BHD > 0,10 m in den BHD-Klassen	32
Tab.6:	Stammkreisflächen der verschiedenen Baumgruppen	33
Tab.7:	Ergebnisse X ² -Test (<i>In.l.</i>)	48
Tab.8:	Ergebnisse K-S-Test (<i>In.l.</i>)	49
Tab.9a:	Dichteverteilung Jungwuchs (<i>In.l.</i>)	55
Tab.9b:	Dichteverteilung Jungpflanzen (<i>In.l.</i>)	56
Tab.9c:	Dichteverteilung Keimlinge (<i>In.l.</i>)	58
Tab.10:	Gegenüberstellung des BHD, der Höhe und der Zuwachsringe (<i>Pt.h.</i>)	72
Tab.11:	Ergebnisse X ² -Test (<i>Pt.h.</i>)	75
Tab.12:	K-S-Werte (<i>Pt.h.</i>)	76
Tab.13a:	Dichteverteilung Jungwuchs (<i>Pt.h.</i>)	81
Tab.13b:	Dichteverteilung Keimlinge (<i>Pt.h.</i>)	83
Tab.13c:	Dichteverteilung Jungpflanzen (<i>Pt.h.</i>)	84
Tab.14:	Gegenüberstellung der funktionellen Morphologie und Architektur der Untersuchungsarten	86
Tab.15:	Gegenüberstellung der Populationsstruktur der Untersuchungsarten	87

Abkürzungen

RFSR	Reserva Forestal de San Ramón
S	Süd
N	Nord
O	Ost
W	West
NS	Niederschlag
Parz.	Parzelle
Ind.	Individuum
<i>Pt.h.</i>	<i>Pterocarpus hayesii</i>
<i>In.l.</i>	<i>Inga leonis</i>
KAK _{eff}	effektive Kationenaustauschkapazität
Kdd	Kronendachdichte
BHD	Stammdurchmesser in 1,30 m Höhe
abs.	absolut
Kdm	Kronendurchmesser
K-S.Test	Kolmogoroff-Smirnoff-Test
Bw	Bodenwasser

EINLEITUNG

Die Wälder der tropischen immerfeuchten Regionen bedecken in den 4 Kontinenten Amerika, Asien, Afrika und Australien eine Fläche von ca. 16 Mill. km². Ihr potentielles Ausbreitungsgebiet erstreckt sich in Äquatornähe um den 10. Breitengrad nördlicher bis südlicher Breite.

Die Gebiete, in denen man noch ungestörte Wälder findet sind in den letzten Jahrzehnten stark zurückgegangen. Pro Jahr werden mehr als 200.000 km² in andere Landnutzungsformen überführt (MYERS, 1988). In Costa Rica sank der Anteil der dicht bewaldeten Gebiete von 80% (1940) auf 20% (1987) (ELLENBERG, 1990).

Charakteristisch für die Urwälder ist eine große Artenvielfalt. Es handelt sich um Ökosysteme, die sich über einen langen Zeitraum unberührt von dem Einfluß einer technisch orientierten Nutzung durch den Menschen entwickelt haben.

Ausgehend von den arktischen Gebieten bis zu den subtropischen Breiten stellt das Klima in verschiedenen Ausprägungen den wichtigsten begrenzenden Faktor für die Ausbildung der Vegetation dar. Je weiter man in den tropischen Breiten zum Äquator vordringt, desto ausgeglichener werden die klimatischen Bedingungen (z.B. die Temperatur), die die Vegetation beeinflussen. In diesen Regionen, in denen die klimatischen Faktoren nicht so begrenzend für das Pflanzenwachstum sind, findet man das artenreichste Ökosystem der Welt. Hier nimmt die Konkurrenz der Arten um Licht und Nährstoffe einen großen Stellenwert in der Ausprägung der Vegetation ein. Interessant ist die große Vielfalt an Möglichkeiten, die die Natur gefunden hat, um das gleiche Ökosystem konkurrenzfähig zu nutzen. In vermenschlichter Ausdrucksweise zeigt sich hier der ausgeprägte "Spieltrieb" der Natur, dessen vielfältige Wechselwirkungen schwierig mit einer quantitativ-analytischen Beurteilung zur Erstellung von Gesetzmäßigkeiten beizukommen ist.

Ein Ausdruck dieser Schwierigkeit sind die zahlreichen uneinheitlichen Definitionen des Begriffs "tropischer Regenwald", was schon früh von RICHARDS (1952) bemerkt wird und sich bis heute noch nicht ausreichend geklärt hat (LAMPRECHT, 1986).

Beschreibende Arbeiten über Waldformationen existieren z.B. von RICHARDS (1952) und HOLDRIIDGE et al. (1971).

In den letzten Jahren beschäftigten sich Ökologen und Forstwirte mit mehr quantitativ-analytischen Ansätzen um die Ausarbeitung von Gesetzmäßigkeiten in tropischen Waldformationen. Einige unter ihnen sind HOLDRIIDGE et al. (1971), LAMPRECHT (1986), DAWKINS (1958), JANZEN (1970), CLARK & CLARK (1983) und KNIGHT (1975).

KÜPPERS (1991), SCHMID (1991) und TSCHARNTKE (1991) versuchen über populationsbiologische Ansätze eine Verbindung zwischen der Ökophysiologie und der Vegetationskunde herzustellen.

Die Untersuchungen der vergangenen Jahre haben gezeigt, daß multidiziplinäre Forschungsansätze auf dem Gebiet der Tropenökologie notwendig sind und unterstützt werden müssen GOLDAMMER (1992).

Es ist wichtig, die einzelnen Bestandteile der Wälder näher kennenzulernen, ihre Stellung im Bestand zu charakterisieren und die Wechselwirkungen untereinander festzuhalten.

Durch wirtschaftliche Interessen der Industriestaaten und die rapide steigenden Bevölkerungszahlen in tropischen Ländern entstehen Existenzprobleme, die dazu führen, daß große Teile der Wälder abgeholtzt und genutzt werden (ARA, 1989). Deshalb ist es notwendig, neben massiven Schutzmaßnahmen und angepaßten entwicklungs politischen Konzepten mit einfachen, schnellen Meßmethoden möglichst viel der noch bestehenden Strukturen zu verstehen. Dieses Wissen ist für einen erfolgreichen Schutz und eine erfolgreiche Wiederaufforstung wichtig.

2. Zielsetzung:

Die vorliegende Diplomarbeit wurde im Rahmen des Schwerpunktprogramms der deutschen Forschungsgemeinschaft (DfG) zur "Erforschung der Mechanismen zur Entstehung und Erhaltung der Artenvielfalt in tropischen Wäldern" durchgeführt.

Fragestellungen:

- 1) Beurteilung des Vegetationstyps auf einer Untersuchungsfläche im prämontanen Regenwald in der Umgebung der Feldstation 'Rio San Laurencito' (Reserva Forestal de San Ramón) an Hand einiger Strukturparameter und der Artenzusammensetzung.
- 2) Analyse der Populationstruktur und Vergleich der Überlebensstrategien der beiden Arten *Inga leonis* (Mimosae) und *Pterocarpus hayesii* (Papilionidae) an Hand verschiedener morphologischer und populationsökologischer Parameter.

3. Untersuchungsgebiet

Geographische Lage

Die 'Reserva Forsetal de San Ramón' (RFSR) ist ein Waldschutzgebiet in der 'Cordillera de Tilarán' in Costa Rica. Das Forstreservat existiert seit 1975 als Schutzgebiet. Es liegt bei $10^{\circ}13'$ nördlicher Breite und $84^{\circ}37'$ westlicher Länge.

Die Höhenstufen im Reservat erstrecken sich von 800 - 1500 m NN. Die Abbildung zeigt die Lage der Station in Costa Rica und die großen morphologischen Grundeinheiten in Costa Rica.



- Reserva Forestal de San Ramón

Abb.1: Morphologische Großeinheiten in Costa Rica und Lage der RFSR (nach P.THOMAS, 1990; leicht verändert)

Geologie

Das Gebiet gehört zu der inneren Gebirgskette des südlichen Zentralamerikas. Die 'Cordilléra de Tilarán' entstand im oberen Miocän bis zum Pliocän durch vulkanische Aktivitäten, die in dem Gebiet bis heute anhalten.

Das Relief des Gebietes wird von zahlreiche Verwerfungen und Flußtäler geprägt. Es ist sehr unruhig mit tiefen Schluchten und steilen Hängen.

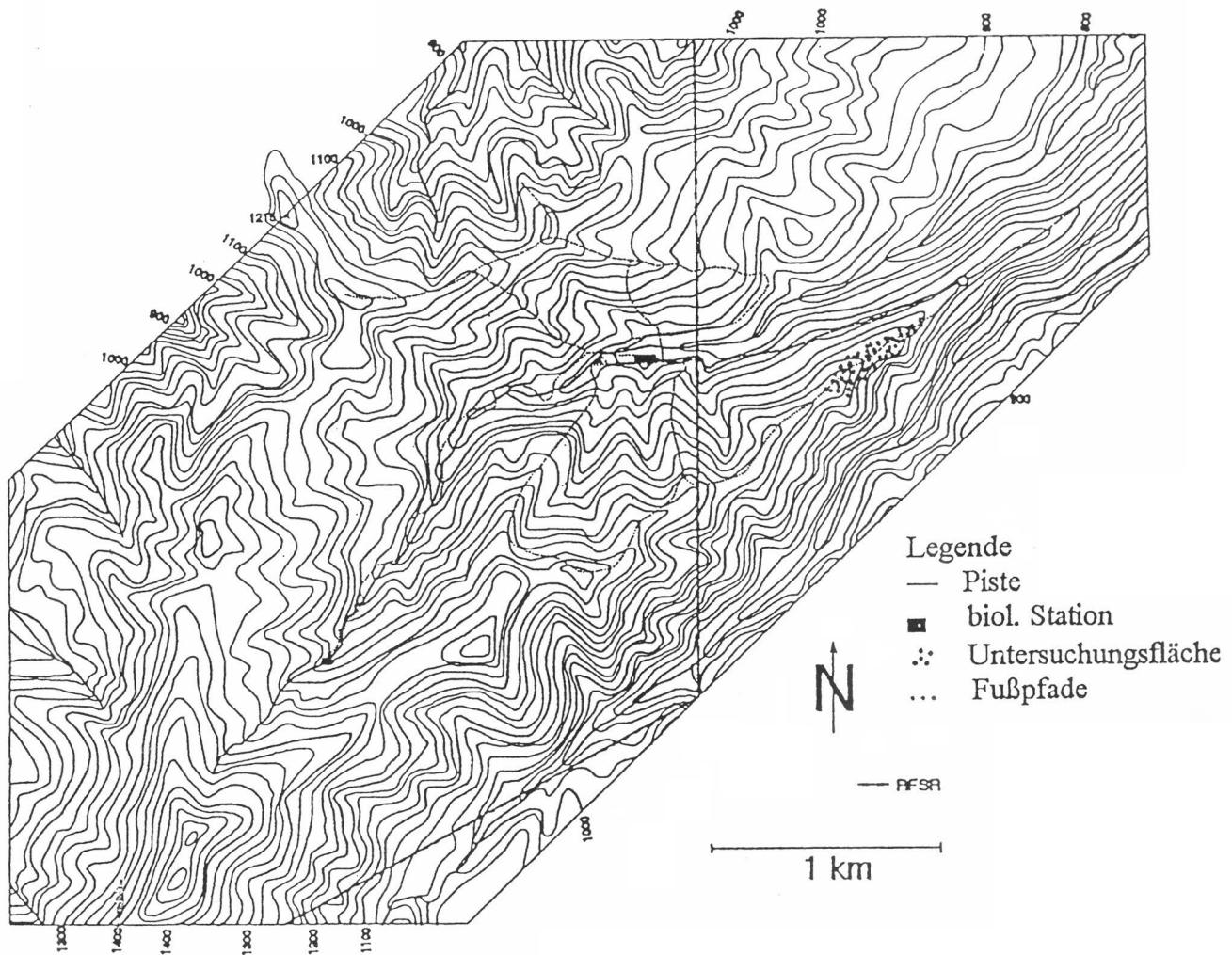


Abb.2: Höhenlinienkarte des südöstlichen Teils der RFSR mit der Lage der Untersuchungsfäche, EDV-erstellt (OCAD; H. BRECKLE, 1992) nach der Karte 1:50.000.

Das anstehende Gestein besteht aus vulkanischen Ergussgesteinen, Tuffstein, Lavagesteinsderivaten und vulkanischen Meeressedimenten (VARGAS, 1991).

Nach der Generalkarte der Bodentypen in Costa Rica von VASQUEZ (1986) gehört der Boden in der RFSR zu den vulkanischen Böden in bergigen Gebieten, hier als Andosol bezeichnet.

Typisch für diesen Bodentyp ist ein relativ hoher Nährstoffgehalt. Er zeigt eine dunkelbraune Färbung mit einem helleren Bereich unter den durchwurzelten Horizonten, der von einem ortstein-ähnlichen feinen Band begrenzt wird.

Der Verlauf der Höhenlinien zeigt das sehr steile, faltenreiche Relief im Bereich des RFSR. Die Untersuchungsfläche liegt außerhalb des Reservates.

Relief der Untersuchungsfläche

Zur Verdeutlichung des Reliefs werden in der Abb.3 die Steigungsverhältnisse auf der Untersuchungsfläche dargestellt. Die Graphik zeigt die Abmessungen der Fläche und die Ausrichtung der Himmelsrichtungen. Entlang der Kammlinie steigt die Fläche von 990 m auf 1020 m an.

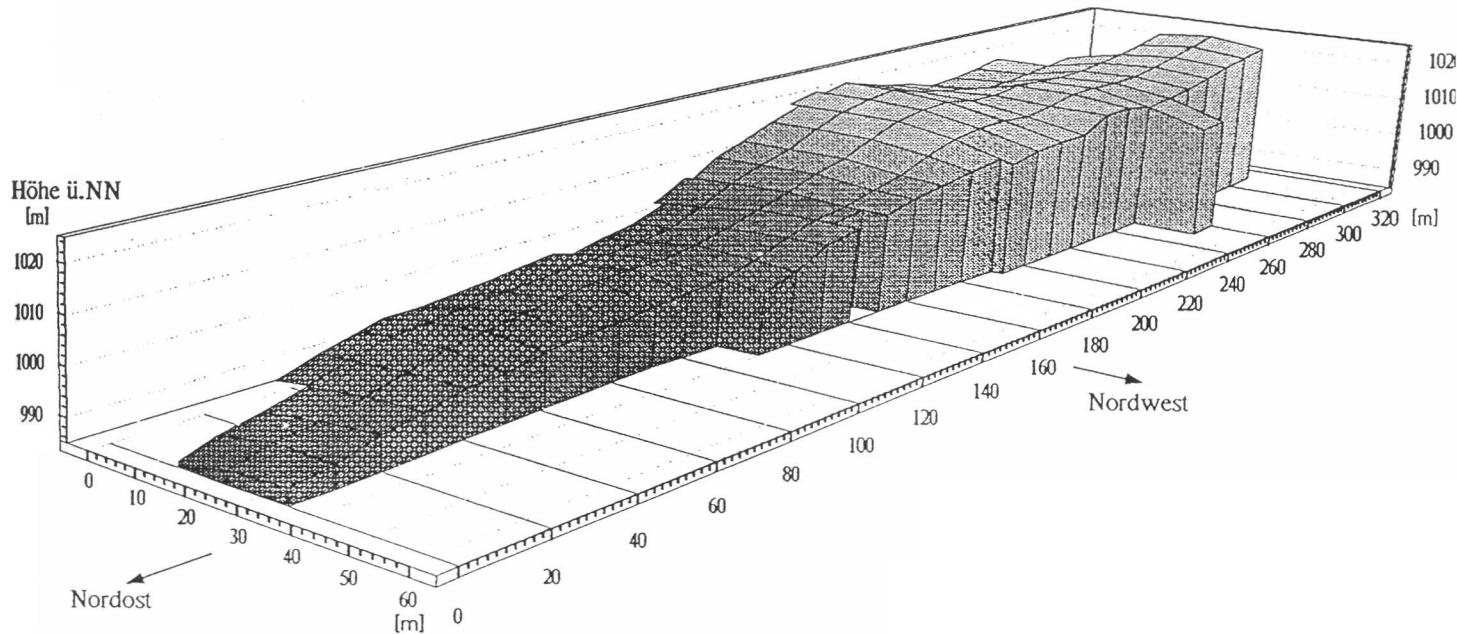


Abb.3: Flächenrelief der Untersuchungsfläche in der RFSR

Klima

Die geographische Lage bewirkt, daß das Gebiet im Sommer der Nordhalbkugel unter dem Einfluß der ITC steht. Im Winter wirkt sich der NO-Passat auf die NS-Verhältnisse aus. Es kommt zu verstärkten Steigungsregen im östlichen Bereich der zentralen Bergkette.

Die Klimadaten wurden an der biologischen Station in der RFSR aufgenommen. Das unter Berücksichtigung der umliegenden Stationen konstruierte Klimadiagramm (BRECKLE, 1992) zeigt eine mittlere Jahresdurchschnittstemperatur von 21°. Die tageszeitlichen Temperaturschwankungen liegen zwischen 35° am Mittag und 14° in der Nacht. Die jahreszeitlichen Schwankungen sind bei dem typischen Tageszeitenklima geringer.

Das Niederschlagsaufkommen in Costa Rica ist geprägt durch die zentralen Bergketten. Man unterscheidet eine Atlantik- und eine Pazifikabdachung. Die Cordillera de Tilaran liegt im Übergangsbereich dieser Großklimabereiche.

HERRERA (1985) gibt als mittlere Jahresniederschlagsmenge in der 'Cordillera de Tilaran' einen Wert von 5000 - 5500 mm an. Nach Osten hin erhöht sich dieser Wert bis auf 7000 mm in den Küstenregionen der Atlantikabdachung. Nach Westen zur Pazifikabdachung verringert sich die Niederschlagsmenge auf 1400 - 2000 mm pro Jahr mit einer ausgeprägten Trockenzeit von Dezember bis Mai.

Die Niederschlagsmenge an der Station beträgt ungefähr 5000 mm im Jahr. Die Verteilung der Niederschläge über das Jahr lässt im Februar, März und April eine regenärmere Zeit mit monatlichen NS unter 100 mm erkennen. Die restlichen Monate haben Werte weit über 100 mm. Eine weitere regenärmere Zeit folgt im September/Oktober. Die Niederschlagsmaxima liegen im August und November mit über 800 mm NS.

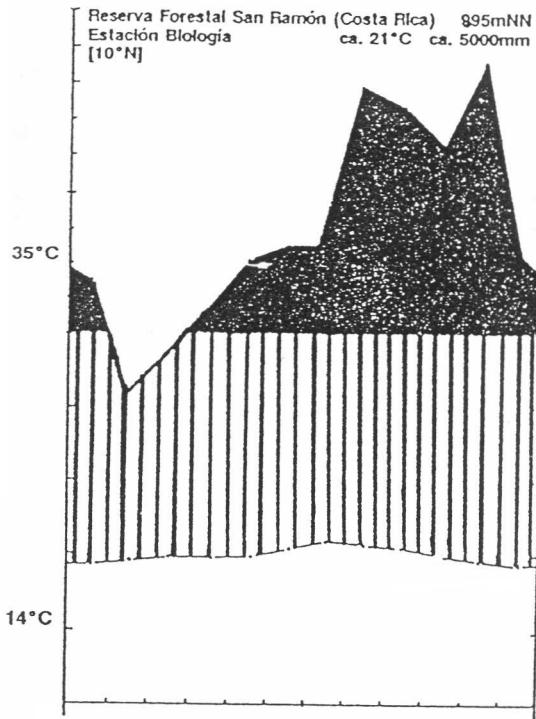


Abb.4: Schematisches Klimadiagramm der Station Rio San Lorencito (konstruiert aus Werten der Nachbarstationen und einzelnen Monatsmeßwerten an der Station, S.-W. BRECKLE, 1992)

Vegetation

Die vorherrschende Vegetationsform ist ein superhumider, prämontaner tropischer Regenwald. Die Artenvielfalt dieses Waldtyps ist sehr groß. Man findet bis zu 100 verschiedene Baumarten pro Hektar (HOLDRIDGE et al., 1971). Es handelt sich um einen Übergangswald zwischen dem Tieflandregenwald und dem Nebelwald der höheren Lagen.

Die Abb.5 zeigt einen Berghang aus der RFSR. Die unterschiedlichen Grüntöne stehen für unterschiedliche Arten. Man erkennt ein kleinräumiges Mosaik mit wenig gleichgestalteten zusammenhängenden Flächen. Auffällig ist auch das Fehlen eines geschlossenen Kronendaches. Die Aufnahme wurde im Mai gemacht. Die Beobachtungen über das Jahr ergaben den Eindruck, daß ein Teil der Bäume des oberen Kronendaches Regengrün ist.



Abb.5: Mosaikartige Verteilung des Waldes auf einem Berghang gegenüber der Untersuchungsfläche in der RFSR

4. Material und Methode

4.1. Einrinnen einer Untersuchungsfläche

.1.1. Auswahl der Untersuchungsfläche

In dem Gebiet der RFSR wurde eine 1 Hektar große Untersuchungsfläche ausgewählt. Die Festlegung der Flächengröße auf einen Hektar entspricht Erfahrungswerten aus anderen, ähnlichen Gebieten (LAMPEECHT, 1986).

Die Fläche erstreckt sich ca. fünf Kilometer nordwestlich der Station 'San Laurencito' entlang eines Bergkammes. Sie liegt außerhalb des Reservates, jedoch direkt angrenzend an das Primärwaldgebiet der RFSR. Ein Kriterium für die Auswahl der Fläche waren eine zusammenhängende Fläche, die relativ gut zugänglich für die Feldarbeiten war.

Ein weiteres Kriterium war das Vorkommen der Baumart *Pterocarpus hayesii*, die man im Umkreis der Station in der Häufigkeit nicht findet.

Die Art *Inga leonis* wurde nach der Vegetationsaufnahme als eine ähnlich häufige Art wie *Pt. h.* in die Untersuchung aufgenommen.

4.1.2. Vermessen der Fläche

Die Vermessung der Fläche wurde mit dem Feldkompass durchgeführt. Hierzu wurden Querlinien über den Bergkamm gezogen. Der Abstand zwischen den Linien betrug 10 m. Es wurde immer die gesamte Breite des Bergkammes ausgenutzt. Die Länge beträgt 310 m. Die Breite der Untersuchungsfläche variiert zwischen 20 m und 50 m. Die einzelnen 10x10 m-Parzellen wurden mit rotem Polyacrylfaden markiert.

4.2. Abiotische Bedingungen auf der Untersuchungsfläche

4.2.1. Exposition

Die Exposition der Parzellen wurde beim Vermessen der Fläche mit dem Feldkompass festgestellt.

4.2.2. Steigung

Um das Relief der Fläche darzustellen wurden mit einem Sunto-Klinometer die Steigungsverhältnisse festgehalten. In der Längsausrichtung wurde die Kammlinie alle 10 m entlang des Weges vermessen. Die Steigung der Querlinie wurde vom südöstlichen Rand ausgehend alle 10 m aufgenommen. Das Relief ist in Abb.3 dargestellt.

4.2.3. Mikroklima

Die Niederschlags- und Temperaturwerte wurden von November bis März an fünf Stellen auf der Untersuchungsfläche gemessen. Das Klimadiagramm zeigt die Mittelwerte dieser Messungen. Die Jahresdurchschnittstemperatur wurde über die Bodentemperatur bestimmt (vergleiche WALTER et al., 1984).

4.2.4. Boden

Zur Bestimmung der Bodenverhältnisse auf der Fläche wurde ein Bodenprofil erstellt. Die aus den verschiedenen Horizonten entnommenen Bodenproben wurden in Costa Rica im 'Centro de Investigaciones Agronómicas' der Fakultät für Landwirtschaft an der 'Universidad de Costa Rica' untersucht.

Die Proben wurden aus 5 Horizonten entnommen:

- P0 aus 0-1 cm Bodentiefe
- P1 aus 2-14 cm Bodentiefe
- P2 aus 14-25 cm Bodentiefe
- P3 aus 25-67 cm Bodentiefe
- P4 aus 67-120 cm Bodentiefe

Folgende Parameter wurden untersucht :

- a) PH-Wert in KCl
- b) Nährstoffgehalt an P, K, Cu, Fe, Mn, Zn mit Olsenextraktionslösung (NaHCO_3)
 - Ca, Mg in KCl
 - B, S mit $\text{CaH}_4(\text{PO}_4)_2$
- c) Textur

Die Bodenproben wurden im April entnommen.

4.2.5. Kronendachdichte (Kdd)

Zur Bestimmung der Lichtverhältnisse auf der Untersuchungsfläche wurde die Kronendachdichte mit einem Densiometer (Sperical Densiometer, Modell A nach LEMMON) aufgenommen. Hierfür wurden die Untersuchungsparzellen in vier Unterparzellen eingeteilt. In diesen Unterparzellen wurden vom Mittelpunkt in 1,30 m Höhe vier Messungen (in die verschiedenen Himmelsrichtungen) durchgeführt.

Der daraus errechnete Mittelwert gilt als Grundlage für die Darstellung in Abb.10.

4.3. Auswahl der Untersuchungsobjekte

4.1.1. Vermessen der Bäume mit Brusthöhendurchmesser (BHD) > 0,10 m

Um einen Überblick über den Baumbestand auf der Fläche zu erhalten, wurden alle Bäume mit BHD > 0,10 m mit Numerierungen versehen. Die Nummer wurde auf Aluminiumband eingraviert und mit Kupferdraht am Baum befestigt. Zu den fortlaufenden Numerierungen wurden der BHD, die Position in der Untersuchungsfläche und, soweit bekannt, die Art protokolliert.

4.3.2. Vegetationsaufnahme

Die Bestimmung der Bäume erfolgte im Gelände an Hand der Rinde (Geruch, Struktur), der Blattform und dem Habitus. Die Individuen, die nicht direkt im Gelände angesprochen werden konnten, wurden herbarisiert und im Herbarium des 'Museo National de Costa Rica' bestimmt.

Als Sammeleinrichtung wurde ein ca. 50 m langes Seil benutzt. In der Mitte der 25 m langen Seilenden war eine beidseitig sägende Motorsägenkette befestigt. Die Kette wurde mit Hilfe einer Handschleuder über die Äste gebracht.

Es wurden jeweils drei Belege pro Art angefertigt. Viele der Arten und auch Familien konnten nicht bestimmt werden, da für die genaue Bestimmung Herbarbelege mit Früchten bzw. Blüten notwendig gewesen wären. Nur wenige der großen Bäume blühten im Untersuchungszeitraum oder trugen Früchte.

Die Herbarbelege sind einzusehen im 'Herbário Nacional de Costa Rica (San José), im Herbar der Forschungsstation (San Ramón) und im Herbar der Universität Bielefeld.

4.3.3. Auswahlkriterien

Untersucht werden sollten zwei Großbaumarten, die relativ häufig auf der Fläche auftreten. Die beiden Arten *Pterocarpus hayesii* und *Inga leonis* erfüllen diese Voraussetzungen. Aus technischen Gründen vorteilhaft war die Tatsache, daß die erwachsenen Individuen sowie der Jungwuchs eindeutig im Gelände angesprochen werden konnten.

4.4. Untersuchung der Arten *Inga leonis* und *Pterocarpus hayesii*

4.4.1. Funktionelle Morphologie und Architektur

Die Blätter wurden unter morphologischen Aspekten näher betrachtet, um Anpassungen an die Lebensweise der Bäume zu erfassen.

1) Stomatadichte

Die mit Klarsichtnagellack hergestellten Abdrücke von der Blattunterseite wurden unter dem Mikroskop (Olympus, Modell BHA) bei der Vergrößerung 1 : 200 ausgewertet. Es wurden fünf verschiedene Blätter und jeweils 10 Stichproben pro Blatt ausgezählt. Da die Proben von getrocknetem Herbarmaterial stammten, mußte die Schrumpfung der Blätter berücksichtigt werden. Für *Inga leonis* wurde ein Wert von 15% und für *Pterocarpus hayesii* 5% Schrumpfung festgesetzt.

Die Fotos wurden bei einer Vergrößerung 1:200 mit einer Olympuskamera, Typ OM-2 aufgenommen.

2) Flächengewicht (trocken)

Mit einer Satorius-Waage /Typ 2002 MP1 wurde das Flächengewicht der getrockneten Herbarblätter bestimmt. Es wurden quadratische Blattstücke von 3 cm Kantenlänge ausgewogen.

3) Blattquerschnitt

Die getrockneten Blätter wurden in Wasser aufgeweicht und nach Präparation mit dem Mikrotom geschnitten.

Präparation:

- 1) Fixieren in Lutaaldehyd [5% in Phosphatpuffer ($\text{KH}_2\text{PO}_4/\text{K HPO}_4$)]
- 2) Auswaschen der Fixierlösung mit Phosphatpuffer
- 3) Entwässern mit Isopropanol, Verdünnungen in %: 20, 40, 60, 80, 95; je 40 min.
- 4) Über Nacht einlegen in Isopropanol/Historesin (50:50)
- 5) Überführen in 100 % Historesin und trocknen bis zum Absinken des Präparates
- 6) Polymerisation durch Zugabe von 2 Tropfen Historesinhärter
- 7) Färbung der Proteine mit 0,01 %iger Paragonlsg. (Fa. Beckmann) in 7 %iger Essigsäure
Färbung der Zellkerne, Zellwände und Chloroplasten mit einer Lösung aus 0,01 % basischem Fuchsin, 0,04 % Safranin, 0,15 % Astrablau und 2 %igem Eisessig (Etzhold's Reagens).

Filmmaterial: AGFACOLOR ULTRA ISO 50

Kamera: Olympus, Typ OM-2

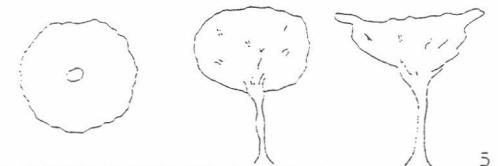
Höhenmessung

Die Bestimmung der Höhe wurde mit dem SUNTO-Klinometer durchgeführt. Es wurde die Gesamthöhe und die Kronentiefe gemessen.

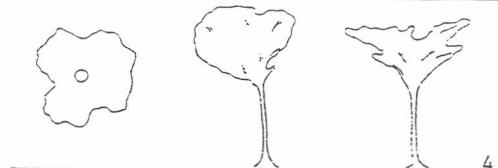
Kronenform

Die Kronenform wurde vom Boden aus durch vier Messpunkte festgelegt. Es wurde vom Stamm aus in die vier Himmelsrichtungen zum Kronenrand gemessen. Die verschiedenen beobachteten Kronenformen wurden nach der Klassifizierung von DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979) beurteilt.

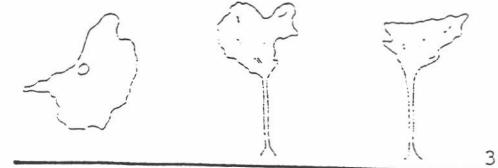
50 rund und geschlossen



40 ± rund und locker



30 ± rund und lückig



20 einseitig und locker



10 einseitig und lückig

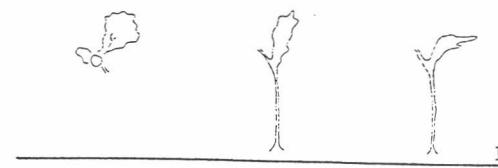


Abb.6: Einteilung der Kronenformen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979)

4.4.2. Reproduktion und Verbreitung

Die phänologischen Beobachtungen wurden immer für markante Änderungen (wie Blühzeit, Fruchtreife) der Untersuchungsindividuen festgehalten. Sie wurden über den gesamten Untersuchungszeitraum von September '91 bis Juli '92 durchgeführt.

4.4.3. Altersbestimmung

Um eine Vorstellung zu bekommen, wie alt die Bäume der untersuchten Arten sind, wurden von *Pterocarpus hayesii* Bohrkerne entnommen. Bei *Inga leonis* war die Entnahme von Proben auf Grund der Konsistenz des Holzes nicht möglich.

Die Bohrkerne wurden im Institut für Waldbau in Göttingen mit dem CATRAS-Programm ausgewertet.

4.4.4. Bestandsaufnahme Jungwuchs

Nach der Einteilung der Fläche in Einheitsparzellen (10 x 10 m), wurden die Positionen der einzelnen Individuen in der Untersuchungsfläche bis auf einen halben Meter genau festgestellt. Die Vermessung erfolgte mit dem 50 m-Maßband. Für die einzelnen Individuen wurden die Position und die Höhe festgehalten.

4.5. Auswertung

Die statistische Auswertung wurde mit dem Programm SPSS/PC+ durchgeführt, bzw. mit einem Programm zur Erfassung der Verteilung der Abstände der Bäume untereinander auf Abstandsklassen (L. GEBEL, 1992).

Für die Auswertung der Verteilungen wird die Gesamtpopulation in verschiedene Größenklassen aufgeteilt. Diese Aufteilung entspricht annähernd einer Altersgruppierung.

Tab.1: Definition der Größenklassen

Größenklassen	Bezeichnung	Definition
Individuen bis 0,10 m Höhe, BHD < 0,10 m	Keimlinge	Keimlinge des letzten Jahres
Individuen > 0,10 m Höhe, BHD < 0,10 m	Jungpflanzen	Jungwuchs älter als ein Jahr
0,11 cm - 1 m		Individuen in der Krautschicht
> 1 m - 2 m		Individuen in der Strauchschicht
> 2 m - 4 m		kleine Bäume, Krone über der Strauchschicht
> 4 m - 9 m		kleine Bäume, Krone aufschließend zu unteren Kronendachrand
Individuen > 0,10 m Höhe, BHD > 0,10 m	Altbäume	erwachsene Bäume mit relativ sicherer Stellung im Bestand
5 m - 15 m		unterer Rand Kronendach
> 15 m - 25 m		Kronendachmittelschicht
> 25 m - 35 m		oberer Kronendachbereich

Da die Stichprobengrößen der einzelnen Größenklassen sehr unterschiedlich sind, wird der Jungwuchs $> 0,10$ m in der weiteren Untersuchung als eine Gruppe (Jungpflanzen) betrachtet. Für differenziertere Aussagen ist die Anzahl der größeren Individuen zu gering.

5. Ergebnisse

5.1. Ökologische Bedingungen der Untersuchungsfläche

5.1.1. Exposition

Die Untersuchungsfläche liegt entlang eines Höhenzuges. Sie erstreckt sich auf dem Kamm von SO nach NW. Durch die Kammlage gibt es keine starke Beschattung durch extreme N-Exposition. Die Hauptwindrichtung von September bis April ist N-NO bedingt durch den NO-Passat. Der Wind weht daher über die entwaldeten Gebiete um das Forstreservat direkt in die Fläche hinein. Die Fläche ist besonders stark windexponiert, was sich in der Zeit mit NO-Passat bemerkbar macht. In dieser Zeit waren häufig Baum- und Astfälle in dem Gebiet zu verzeichnen.

2.1.2. Mikroklima

Die Jahresdurschnittstemperatur beträgt 19,2°C. Die maximale NS-Menge im November betrug 500 mm. Im Januar und Februar liegt ein Minimum mit 45 mm NS. Die täglichen Temperaturschwankungen liegen in der Trockenzeit zwischen 14°C und 36°C, in der Regenzeit zwischen 16 °C und 22°C. Die Niederschlagsmengen im Bestand zeigen Unterschiede zu den Niederschlagsmengen die an der Station außerhalb des geschlossenen Bestandes gemessen wurden. Im November beträgt die Interzeption ungefähr 30% im Vergleich zu den Stationswerten.

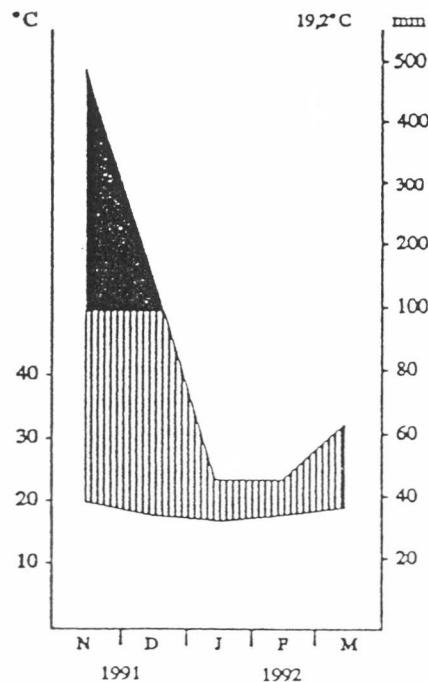


Abb.7: Klimatogramm der Daten der Untersuchungsfläche

5.1.3. Boden

Im Folgende werden die sechs Bodenhorizonte auf der Untersuchungsfläche mit ihren auffälligsten Merkmale und Mächtigkeiten beschrieben.

P0: (**Ah**) ;Rohhumusaufgabe, ca. 1 cm dick (0-1cm)

P1: (**A1**) ;poröse, dunkelbraune Bodenschicht, sehr stark von Feinwurzeln durchsetzt
ca. 14 cm stark (>1-14 cm)

P2: (**Ae**) ;dichter und heller als P1 (Auswaschung), durchwurzelt von Feinwurzeln und
dickeren Wurzeln
ca. 10 cm stark (>14-25 cm)

P3: (**Bs**) ;etwas lockerer als P2, rötlich-braune Färbung (Einwaschung), viele dicke
Wurzeln und weniger Feinwurzeln
ca. 40 cm stark (>25-67 cm)

P4: (**C/B**) ;Färbung ähnlich wie P3, aber stärker durchsetzt mit Steinbrocken des
Ausgangsgesteins
ca. 50 cm (>67-120 cm)

P5: (**C**) ;Ausgangsgestein : vulkanischer Tuffstein

Die durchwurzelte Bodenschicht zeigt eine Mächtigkeit bis ca. 60 cm. Der stärker durchwurzelte Bereich mit einem hohen Anteil an Feinwurzeln reicht von 1 cm - 25 cm Bodentiefe. In P2 und P3 erinnert die Färbung an einen Auswaschungs- und einen Einwaschungshorizont, wie sie von Podsolen bekannt sind.

Abb. a: pH-Werte

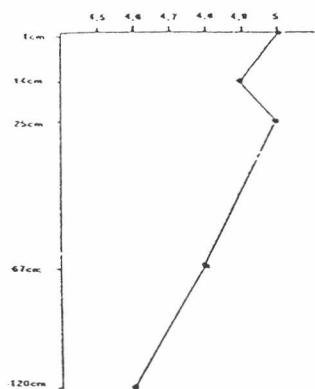


Abb. b: Nährstoffgehalt Fe in mg

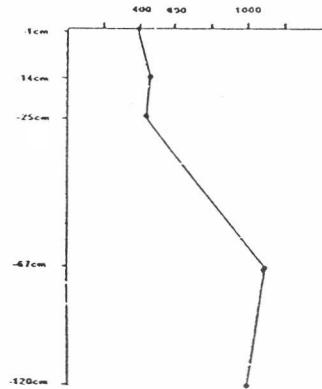


Abb. c: Nährstoffgehalt Ca, Mg, K in mval/100g Boden

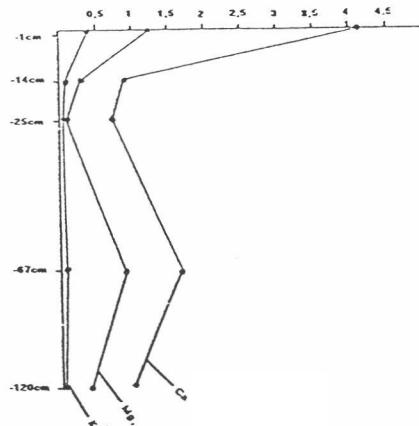


Abb. d: Nährstoffgehalt Mn in mg

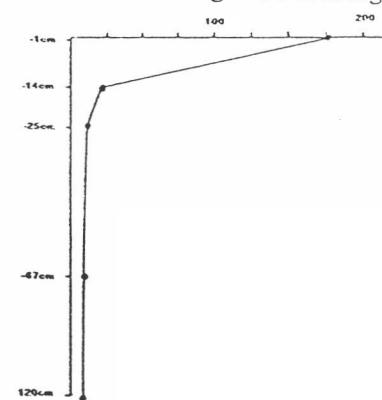


Abb. e: Nährstoffgehalt an P, Cu, Zn in mg

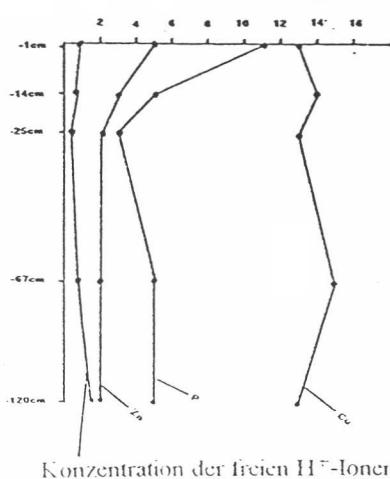
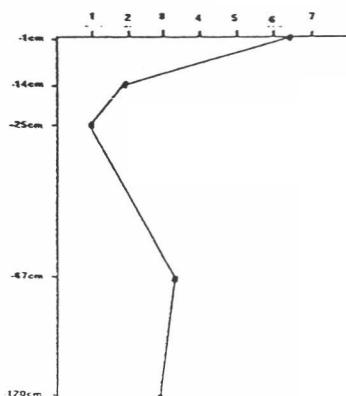


Abb. f: Effektive Kationenaustauschkapazität (KAK_{eff}) in mval/100g Boden |



Konzentration der freien H⁺-Ionen

Abb.8: Graphische Darstellung der Analyseergebnisse des Bodenprofils

Die Abb.8 zeigt die Verteilung und die Konzentrationen der verschiedenen Nährelemente in den Horizonten des Bodenprofils.

In der nachstehenden Tabelle sind die wichtigsten Charakteristika der Bodenschichten aufgeführt.

Tab.2: Wichtige Eigenschaften der Bodenhorizonte

Bodenhorizont	Bezeichnung	Bodentemp.	KAK eff.	PH-Werte	Humusanteil %
P0 : 0-1 cm	Ah	19,7°C	6,51	5,0	9,72
P1 : 1-14 cm	A1	19,3°C	1,88	4,9	16,82
P2 : 14-25 cm	Ae	19,3°C	0,95	5,0	0
P3 : 25-67 cm	Bs	19,2°C	3,36	4,8	0
P4 : 67-120 cm	C/B	19,2°C	2,95	4,6	0

Die Analyse der Nährelemente zeigt einen deutlichen Abfall der Ionenkonzentrationen im Bereich P2. Bei Cu und Zn ist der Abfall der Konzentration geringer. Im Bereich der dunkleren Färbung in P3 findet man wiederum eine etwas höhere Konzentration an Nährelementen¹. Der Gehalt an Eisen im Boden steigt mit zunehmender Bodentiefe an. In der obersten Schicht beträgt der PH-Wert 5,0. In P1 fällt er etwas ab und steigt in P2 wieder auf 5,0. Ein anhaltender Abfall auf 4,8 und 4,6 ist in den Horizonten P3 und P4 zu erkennen.

Die effektive Kationenaustauschkapazität (KAK eff.) beträgt im oberen Horizont 6,51. Sie zeigt eine Abnahme im Bereich von P1-P2 und einen Anstieg im Bereich von P3. Die Bodentemperatur beträgt in der oberen Schicht 19,7. In den folgenden Schichten fällt sie auf 19,3 bis 19,2 ab. Organische Bodenbestandteile findet man in den ersten beiden Horizonten.

In der Abbildung sind die prozentualen Anteile der Substanzen Sand, Lehm und Ton in den verschiedenen Bodenhorizonten des Bodenprofils dargestellt.

¹Dies lässt auf einen Auswaschungs- und einen Einwaschungshorizont schließen.

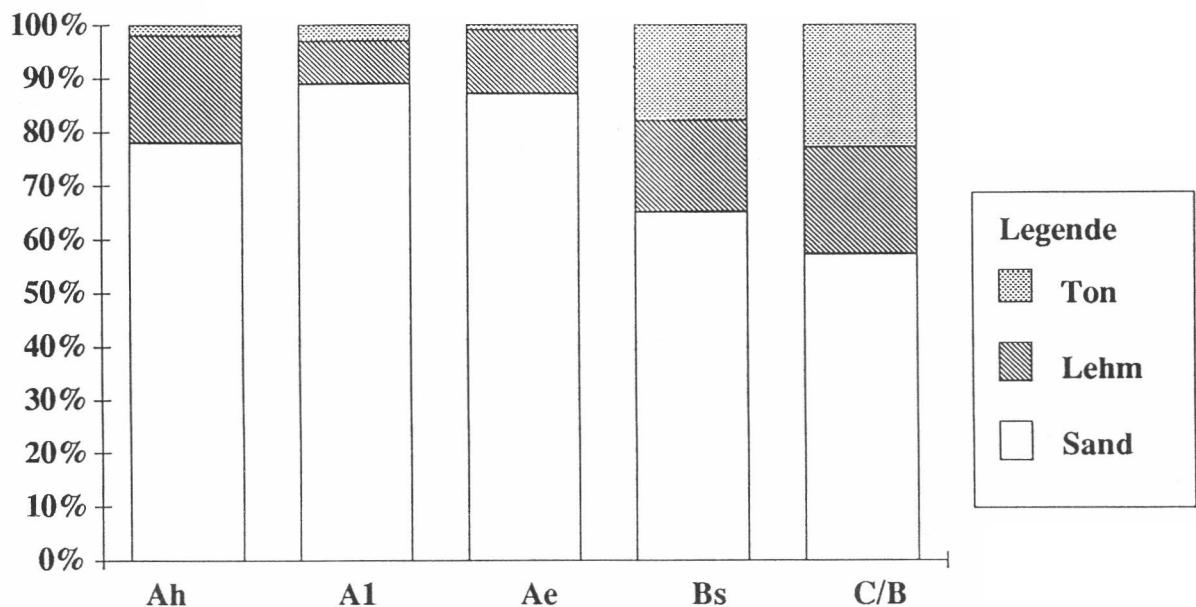


Abb.9: Prozentuale Anteile an Sand, Lehm und Ton in den Bodenhorizonte

Vor allem in den oberen Schichten (0 - 25 cm, P0 - P2) ist der Anteil an Sand hoch. In den unteren Schichten (P3 u. P4) fällt er auf ungefähr 50 % ab. Die oberen Schichten enthalten Sand und Lehm, in den unteren Schichten nimmt der Anteil an Ton stark zu.

5.1.4. Kronendachdichte (Kdd)

Tab.3: Häufigkeit der Kronendachdichtegruppen

Gr.	Kdd in %	Anzahl der Parzellen	Fläche in %
1	72 - 75	3	0,75
2	76 - 79	17	4,25
3	80 - 83	42	10,5
4	84 - 87	111	27,75
5	88 - 91	130	32,5
6	92 - 95	89	22,25
7	96 - 100	8	2,0
	Σ	400	100

Der größte gemessene Wert beträgt 97% Kdd. Der kleinste Wert beträgt 72%. Man findet eine Anhäufung im Bereich von Klasse 4 - 5. Hierunter fallen 59,8% der Fläche. Auf die helleren Klassen 1 - 3 entfallen 15,5%. Die dunkleren Klassen 6 - 7 werden von 24,25% der Fläche repräsentiert.

Die räumliche Verteilung der Kdd über den Untersuchungshektar ist sehr inhomogen. Der untere Teil der Fläche, der stärker geneigt ist, hat eine geringere Kdd, als der obere Teil, der eine ebene Fläche darstellt (siehe auch Abb.3). Im dunkleren Teil erkennt man einige gaps, die von den steile Seitenhängen in die Fläche hineinragen. Im unteren Teil überwiegen Kdd-Werte unter 90%.

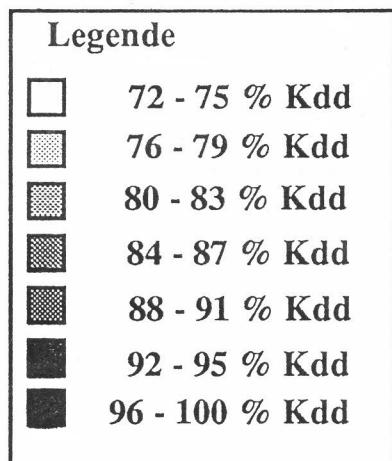
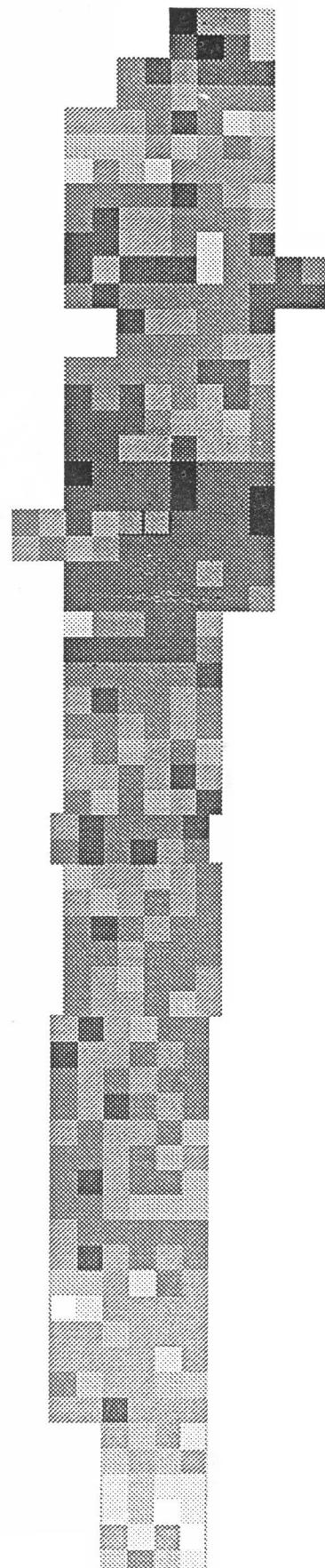


Abb.10: Räumliche Verteilung der Kdd-Klassen auf dem Hektar



5.1.5. Vegetation

Unterwuchs

Der Waldboden ist zum größten Teil dicht bewachsen mit Keimlingen und Unterwuchsarten wie: *Heliconia* sp., *Psycotria* sp., *Neea* sp., verschiedene Farne, Arten der Cyclanthaceae, Zwergpalmen, *Selaginella* sp., Arten der Melastomataceae. Nur im dunkleren Teil (siehe Abb.10) findet man einen spärlichen Unterwuchs.

Epiphyten und Lianen

Die meisten Bäume sind stark mit Epiphyten und Lianen besetzt. Man findet Arten aus verschiedenen Familien wie Bromeliaceae, Orchidaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Araceae (*Philodendron* sp.), Cyclantaceae, Piperaceae, Olacaceae (*Heisteria* sp.), Guttiferae (*Clusia* sp.). Auch Kletterfarne, Hautfarne und zahlreiche Moose und Flechten bilden dicke Pflanzenlagen auf den Stämmen und Ästen der Bäume. Bei den heftigen Regenfällen und starken Winden führen sie oft zum Abknicken von Ästen oder ganzen Stämmen.



Abb.11: Ast mit Epiphytenbewuchs im Bestand der Untersuchungsfläche

Bäume

Die Liste der bestimmten Großbäume (BHD > 0,10 m) des Untersuchungshektars ist in der folgenden Tabelle aufgeführt.

Tab.4: Liste der Baumarten der Untersuchungsfläche mit BHD > 0,10 m

Familie	Anzahl	Art	Anzahl
ANNONACEAE	12	<i>Annona pitieri</i>	1
ARECACEAE	68	<i>Euterpe macrospadix</i>	23
		<i>Iriartea gigantea</i>	45
BOMBACACEAE	1	<i>nn</i>	
CECROPIACEAE	7	<i>Cecropia insignis</i>	7
CLETRACEAE		<i>Cletra sp.</i>	6
ELAEOCARPACEAE	3	<i>Sloanea sp.</i>	3
EUPHORBIACEAE	1	<i>nn</i>	
GUTTIFERAE	3	<i>Sympomia globulifera</i>	3
HIPPOCASTANACEAE	6	<i>Billia columbiana</i>	6
ICACINACEAE	7	<i>Calatola sp.</i>	7
LAURACEAE	21	<i>Ocotea endresiana</i>	1
LEGUMINOSAE	39	<i>Inga leonis</i>	13
		<i>Pterocarpus hayesii</i>	13
		<i>Lonchocarpus sp.</i>	1
MELASTOMATACEAE	7	<i>Ossaea brenesii</i>	
MELIACEAE	6	<i>Ruagea glabra</i>	6
MORACEAE	14	<i>Ficus sp</i>	5
		<i>Helicostylis tovarensis</i>	1
		<i>Saraceca pibivena</i>	1
MYRTACEAE	3	<i>Eugenia austini-smithii</i>	2
RUBIACEAE	23	<i>Elaegia auriculata</i>	5
OLACACEAE		<i>Heisteria sp.</i>	1
SAPOTACEAE	6	<i>Pouteria congestifolia</i>	5
STYRACACEAE	1	<i>Styrax glabra</i>	1
TICODENDRACEAE	6	<i>Ticodendron incognitum</i>	6
Anzahl bestimmte Bäume	211		
Anzahl alle	600		

Der Überblick zeigt daß die beiden Leguminosenarten *Inga leonis* und *Pterocarpus hayesii* mit 2,2 % Stammzahlanteil in diesem artenreichen Bestand zu den relativ häufigen Arten gezählt werden können.

Die Stratosphären sind nicht eindeutig zu bestimmen. Man kann ein oberes Kronendach erkennen, das an vielen Stellen sehr lückenhaft ist (siehe Abb.10). Im Durchschnitt lag die Obergrenze bei 35 m. Der höchste Baum im Bestand erreicht eine Höhe von ca. 45 m.

Strukturparameter im Gesamtbestand

Die nachstehende Tabelle zeigt die Verteilung der Bäume (mit BHD > 0,10 m) auf die verschiedenen Brusthöhendurchmesser.

Tab.5: Anzahl der Bäume mit BHD > 0,10 m in den BHD-Klassen

BHD	Anzahl abs.	Anteil in %
10 - 19 cm	271	50,9
20 - 29 cm	125	23,3
30 - 39 cm	55	10,2
40 - 49 cm	26	5,1
50 - 59 cm	29	5,5
60 - 69 cm	8	1,5
70 - 79 cm	11	2,1
80 - 89 cm	3	0,6
90 - 99 cm	1	0,2
110 - 119 cm	2	0,4
120 cm	1	0,2
Σ	532	100

Die Hälfte der Bäume (50,9%) zählt zu der Größenklasse mit BHD 0,10 - 0,19 m. 33,5% der aufgenommenen Bäume hat BHD-Werte von 0,20-0,39 m. Die restlichen 15,6% verteilen sich auf die Größenklassen zwischen BHD > 0,40-1,20 m.

Der überwiegenden Anteil entfällt auf die dünnen Stämmen. Dies weist auf einen großen Anteil junger Bäume hin. Die großen BHD-Werte (> 1,20 m) fehlen.

Man kann vermuten, daß es sich bei dem Waldtyp um einen stark durch Sekundärwuchs geprägten Bestand handelt. Die Erklärungsmöglichkeiten dafür werden im Diskussionsteil A erörtert.

Abundanzen und Dominanzen der Bäume mit BHD > 0,10 m

Abundanzen

Auf dem Untersuchungshektar wurden 600 Bäume (mit Palmen) mit BHD > 0,10 m gemessen. Die nachstehende Graphik verdeutlicht die Anteile der Stammzahlen am Gesamtbestand.

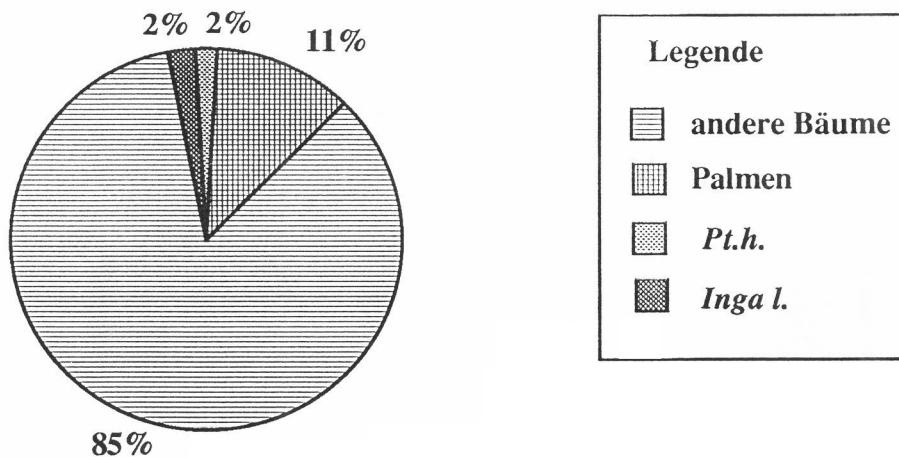


Abb.13: Anteile der Stammzahlen der verschiedenen Baumgruppen am Gesamtbestand

89% der Individuen mit BHD > 0,10 m gehört zu den Bäumen mit echtem sekundärem Dickenwachstum. Die Palmen haben einen Anteil von 11% am Gesamtbestand. Die beiden Untersuchungsarten sind jeweils mit 2,2% vertreten. Die Baumfarne werden nicht in die Untersuchung aufgenommen.

Dominanzen

Die Berechnung der Stammkreisflächen ergibt die Grundlage für die Darstellung der Dominanzen der verschiedenen Baumgruppen im Gesamtbestand.

Tab.6: Stammkreisflächen der verschiedenen Baumgruppen

Gesamt	Palmen	Bäume	Pt. h.	In.l.	
36,7	1,86	34,5	0,27	0,057	Abs.
100	5,1	94,0	0,74	0,16	%

Der Anteil beträgt bei *Pterocarpus hayesii* 0,74% und bei *Inga leonis* 0,16%. *Inga leonis* ist nach dieser Beurteilung weniger dominant als *Pterocarpus hayesii*. Sie erreicht bei der gleichen Abundanz nur ein Fünftel der Stammkreisfläche.

Auch bei den Palmen ist der Anteil der Stammkreisfläche wesentlich niedriger als der Abundanzwert. Diese Diskrepanz erklärt sich aus der Zugehörigkeit der Palmen zu den Bäumen ohne echtes sekundäres Dickenwachstum. Bei den beiden Untersuchungsarten ist dies nicht der Fall. Die geringe Dominanz deutet vor allem für *Inga leonis* auf einen geringen durchschnittlichen BHD-Wert hin (siehe auch 5.2.3. "Altbäume").



5.2. *Inga leonis*

5.2.1. Funktionelle Morphologie und Architektur

Das erste Untersuchungsobjekt, die Art *Inga leonis*, gehört zu der Unterfamilie der Mimosoidae. Diese Gruppe der Leguminosae wird hauptsächlich von tropischen und subtropischen Bäumen gebildet. In Costa Rica findet man zwischen 25 und 30 *Inga*-Arten (Leon, 1966).



Abb.14: Foto des Herbarbeleges von *Inga leonis*

Blätter

Die Blätter sind 30 cm lang und 20 cm breit. Sie sind einfach gefiedert mit einer verbreiterten Rachis. Auf den Verbindungspunkten der Fiedern befinden sich Nektarien, deren Sekret Insekten anzieht. Beim Blattaustrieb hat die *Inga leonis* behaarte Triebe. Die Unterseite der Blätter bleibt behaart und wirkt durch die hervortretenden Blattadern unregelmäßig. Die Oberseite der ausgewachsenen Blätter ist glatt und unbehaart.

Die Blätter sind sehr stabil. Die Verteilung der Stomata auf der Blattunterseite ist dicht und regelmäßig. Die Größe der Stomata ist geringer als bei *Pt.h.*. Die Stomatazahl pro mm² beträgt ungefähr 400.

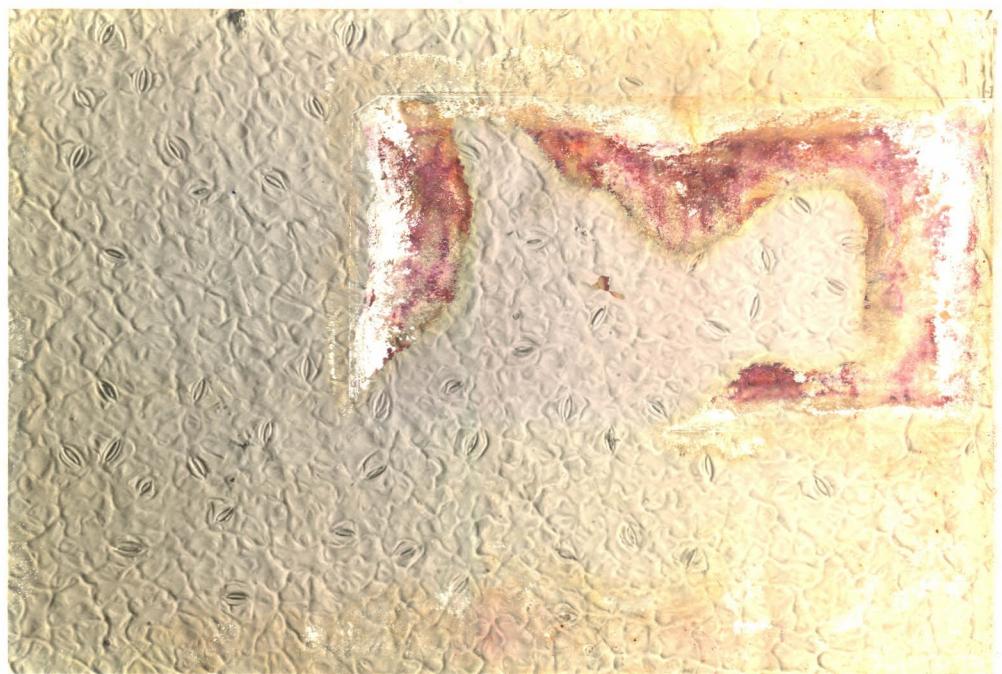


Abb.15: Stomataverteilung auf der Blattunterseite, Vergrößerung 1:200, *In.l.*

Das Flächengewicht des Trockenmaterials liegt mit $1,3 \text{ mg/cm}^2$ wesentlich höher als bei *Pt.h.*. Die Quellfähigkeit des Herbarmaterials war sehr schlecht, wodurch die Querschnitte sehr zerrissen und gequetscht erscheinen.

In den Blattquerschnitten erkennt man ein kompaktes Mesenchym. Die Epidermis der Ober- und Unterseite ist bei *In.l.* verschieden gestaltet. Die Oberseite hat eine glatte Oberfläche und eine dicke Epidermis mit Cuticula. Die Unterseite besitzt eine lockere Behaarung und eine rauhe Struktur, hervorgerufen durch ausgeprägte, verholzte Blattader (Abb.16). Um die Blattnerven und in der Mittelrippe sind große Sklerenchymanteile zu finden. Die untere Epidermis ist dünnwandig mit Cuticula.

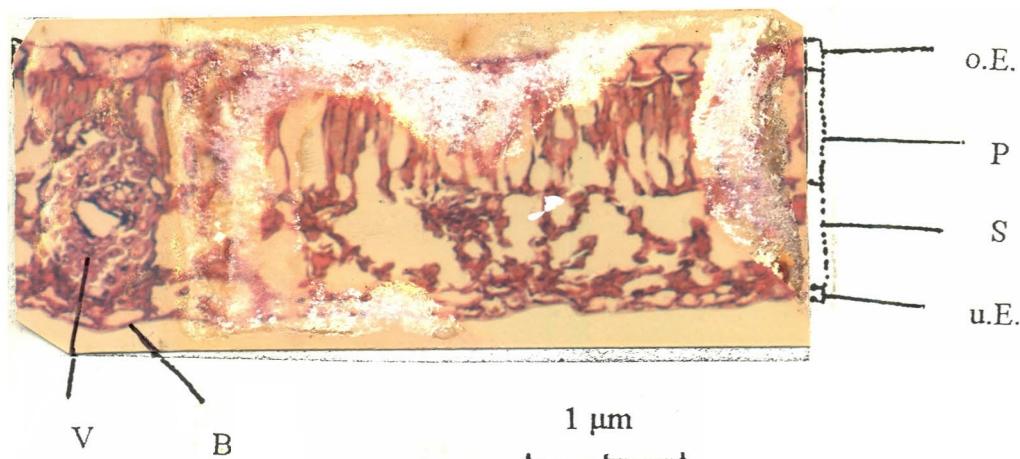


Abb.16: Blattquerschnitt, o.E. obere Epidermis und Cuticula, P einschichtiges Palisadenparenchym, S Schwammparenchym, u.E. untere Epidermis und Cuticula, V Versorgungsgefäße, B vorstehende Blattader; *In.l.*



Abb.17: 15 cm hoher Keimling von *Inga leonis*

Die Blätter der Keimlinge bilden ein fast kreisrundes Schild. Die Stellung der Blätter ist waagerecht zum Lichteinfall.

Holz

Das Holz ist sehr hart, kurzfaserig und spröde. Es hat eine leicht rötliche Färbung. Auf Grund der Konsistenz konnten mit dem Holzbohrer keine Bohrkerne entnommen werden. Da in dem Waldschutzgebiet davon abgesehen werden mußte, Bäume zu fällen, sind keine Angaben über Jahresringe möglich.

Nutzung:

Das Holz vieler *Inga*-Arten wird als Feuerholz genutzt. Häufig findet man hochstämmige *Inga*-Bäume als Schattenbäume auf Kaffeefeldern oder als Unterwuchs in Großbaumplantagen (LAMPRECHT, 1986). Über die Untersuchungsart speziell wurden keine Angaben gemacht.

Habitus

Der Habitus der *Inga leonis* auf der Fläche ist sehr variabel. Man kann keine typische Kronenform erkennen. Freistehende Bäume haben eine umgekehrt pyramidale Krone. Die meisten Individuen wirken, als ob sie mit ihrer Krone direkt in Lichtungen hineinwachsen



Abb.18: Habituszeichnungen der Individuen mit BHD > 0,10 m auf der Untersuchungsfläche (*In.l.*)

Im Folgenden sollen verschiedene Parameter wie Höhe, BHD, Kronenform und Kronendurchmesser betrachtet werden, um den Habitus und die Stellung der Pflanzen im Bestand näher zu beschreiben.

Höhe

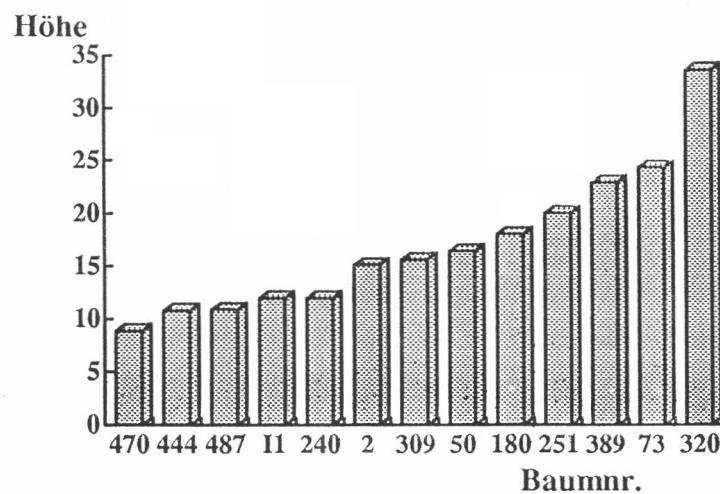


Abb.19: Höhen der Bäume mit BHD > 0,10 m (*In.l.*)

Wenn man sich vergegenwärtigt, daß die obere Grenze des Kronendaches bei 35 m liegt, fällt auf, daß der größte Teil der Bäume im mittleren Bereich und am unteren Rand des Kronendaches (15-25 m) und auch darunter (15-10 m) wächst. Nur ein Individuum in einer großen Lichtung erreicht die obere Grenze des Kronendaches.

Schlankheitsgrad

Die Schlankheitsgrade sind sehr unterschiedlich. Der größte Wert liegt bei 176,6, der niedrigste bei 29.

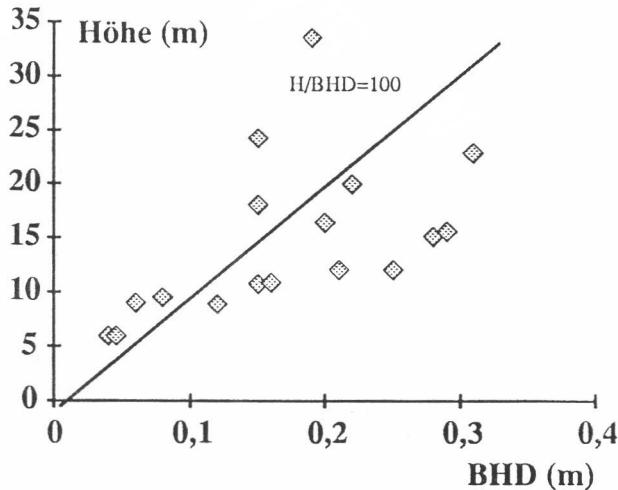


Abb.20: Korrelation der Höhe mit dem BHD (*In.l.*)

Die Werte auf der Gerade entsprechen einem Schlankheitsgrad von 100. Dieser Wert steht für eine gleichmäßige Zunahme des BHD im Verhältnis zum Höhenzuwachs. Vor allem Bäume mit geringem BHD (bis 0,18 m) haben verstärktes Höhenwachstum. Ab einem BHD von 0,2 m tritt das Höhenwachstum hinter dem BHD-Zuwachs zurück. Die Höhen, die in den verschiedenen BHD-Größen erreicht werden, zeigen große Unterschiede. Der größte Baum (33,6 m) stand in einer großen Lichtung.

Kronenform

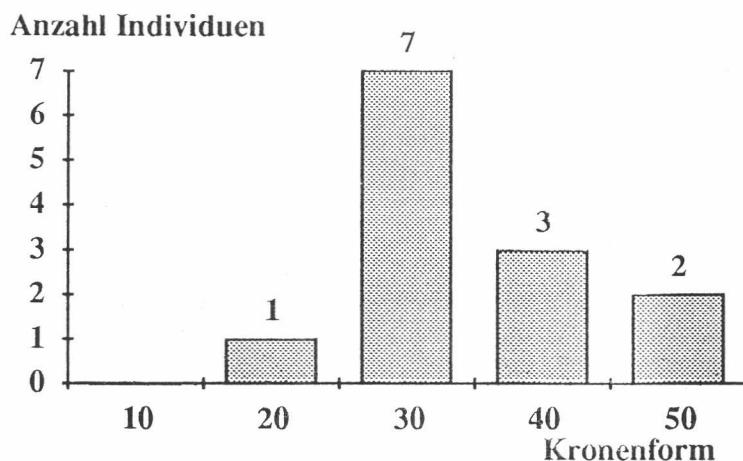


Abb.21: Häufigkeit der Kronenformen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979), (*In.l.*)

Die meisten Bäume haben einseitige oder schwach entwickelte Kronenformen. Eine gut ausgebildete Kronenform ist bei einem Individuum beobachtet worden.

Da die Kronenform die Beeinträchtigung durch die Standortbedingungen anzeigt, kann man annehmen, daß der Baum in diesem Bestand unterdrückt wächst.

Kronendurchmesser

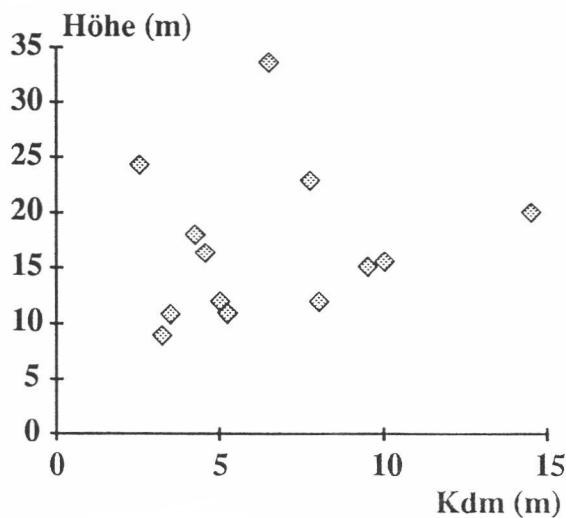


Abb.22: Korrelation der Höhe mit dem Kronendurchmesser (*In.l.*)

Die Korrelation dieser beiden Parameter ist gering. Der Kronendurchmesser ist bei den verschiedenen Höhen sehr unterschiedlich. Die kleine Zahl der Individuen lässt keine sichere Aussage zu.

5.2.2. Reproduktion und Verbreitung

Die *Inga leonis* gehört zu den immergrünen Bäumen. Auch in der regenärmeren Zeit von Januar bis April, behält sie im Bestand in San Ramón ihre Blätter. Ende April kann man einen verstärkten Blattaustrieb beobachten. Gemeinsam mit den Blättern werden verstärkt Blütenknospen ausgetrieben. Die einzelnen Individuen blühen zu verschiedenen Zeiten über einen längeren Zeitraum verteilt.

Zur Hauptfruchtzeit liegt der Boden unter dem Baum voll mit Früchten. Nahezu über den gesamten Beobachtungszeitraum (10 Monate) konnte man an verschiedenen Bäumen Früchte erkennen.

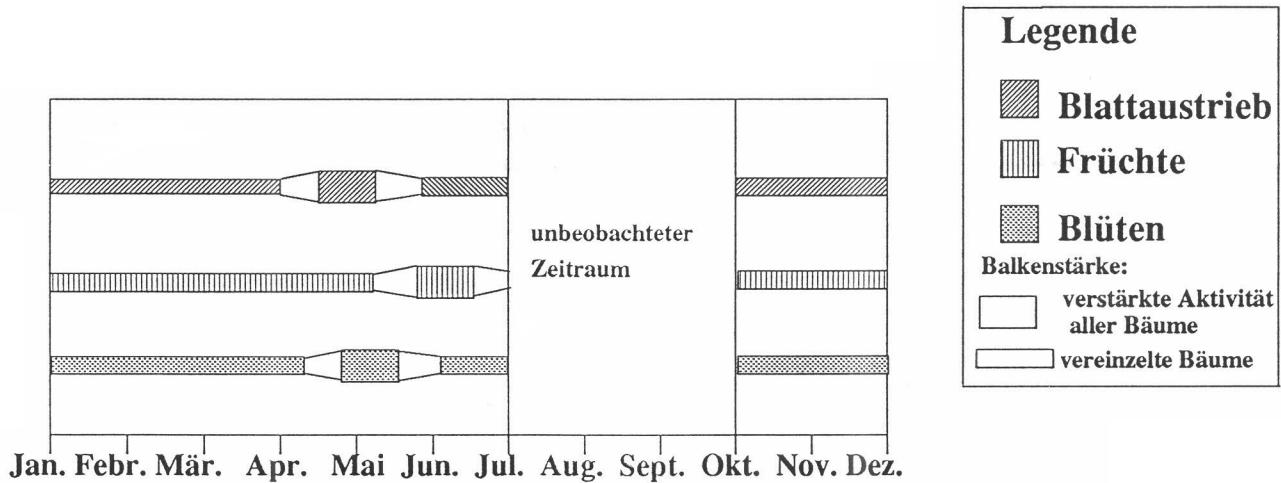


Abb.23: Phänologische Beobachtungen (*In.l.*)

Über den Blattfall konnten keine genauen Beobachtungen gemacht werden.

Früchte

Die Bäume werden vermutlich von Insekten bestäubt. Bei LEON (1966) sind hauptsächlich Käfer als Bestäuber angeführt. Dazu konnten keine Beobachtungen gemacht werden.

Inga leonis bildet große Hülsenfrüchte (Länge ca. 35 cm, Breite ca. 6 cm), deren bis zu 1 cm dickes Fruchtfleisch 8 bis 12 drei Zentimeter große Samen einschließt. Die Früchte sind schwer und fallen in der Nähe der Altbäume auf den Boden. Sie werden von Tiere verbreitet. Beobachtet wurden größere Säugern wie Affen (JANZEN, 1991), Hörnchen und Pekaris (Beobachtung RÖMICH, 1991).

Die Samen werden von den Verteilern mitgefressen aber vermutlich auch verdaut (eiweißhaltige Leguminosensamen, Fraßspuren an den Samen). Deshalb kann eine Verbreitung nur in der näheren Umgebung um den Altbaum erwartet werden. Diese Entfernung ist abhängig von dem Fressverhalten der Konsumenten.



Abb.24: Unreife Frucht von *Inga leonis* (Länge: 26 cm)

5.2.3. Analyse der Populationsstruktur

Die Gesamtzahl der Individuen der *Inga leonis* auf der Untersuchungsfläche beträgt 94 pro Hektar. Wenn man die Gesamtpopulation aufgeteilt auf die verschiedenen Größenklassen betrachtet, ergibt sich folgendes Bild:

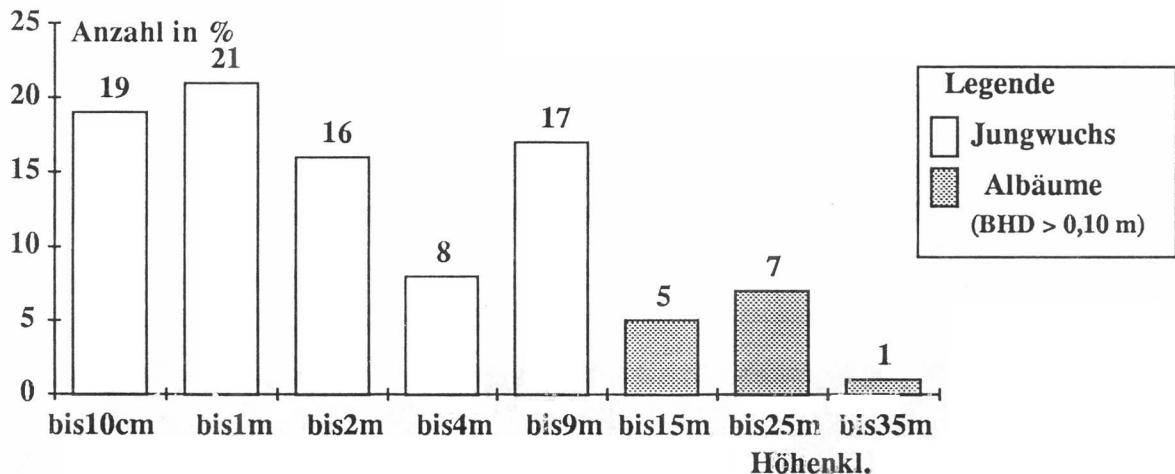


Abb 25: Häufigkeitverteilung der Gesamtpopulation in den verschiedenen Größenklassen (In.l.)

Das Verhältnis der Anzahl des Jungwuchses zu Altbäumen beträgt 1:5. Die Keimlinge haben einen Anteil von 20% an der Gesamtpopulation. Alle Größenklassen sind auf der Untersuchungsfläche vertreten.

Beim Jungwuchs (Bäume bis 9 m, BHD < 0,10 m) erkennt man eine vergleichbare Häufigkeit in den verschiedenen Größenklassen. Der prozentuale Anteil schwankt zwischen 17 % und 21 % an der Gesamtpopulation. Die Jungpflanzen zwischen 2 - 4 m Höhe sind etwas seltener.

Die Altbäume (ab 8 m Höhe, BHD > 0,10 m) schließen sich mit etwas geringeren Anteilen an der Gesamtpopulation an. Sie stellen 13 % der Gesamtpopulation. Zwölf der dreizehn Individuen fallen in die Größenklassen bis 25 m Höhe. Nur ein Baum erreicht eine Höhe von 33 m.

Altbäume

Die Verteilung der BHD-Klassen unter den Bäume mit $BHD > 0,10$ m stellt sich folgendermaßen dar :

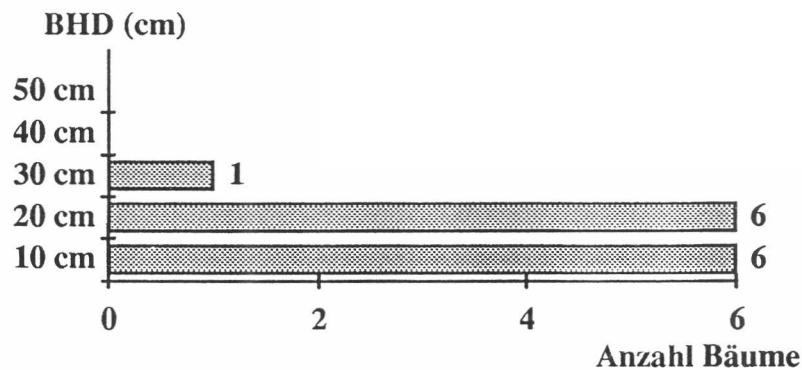
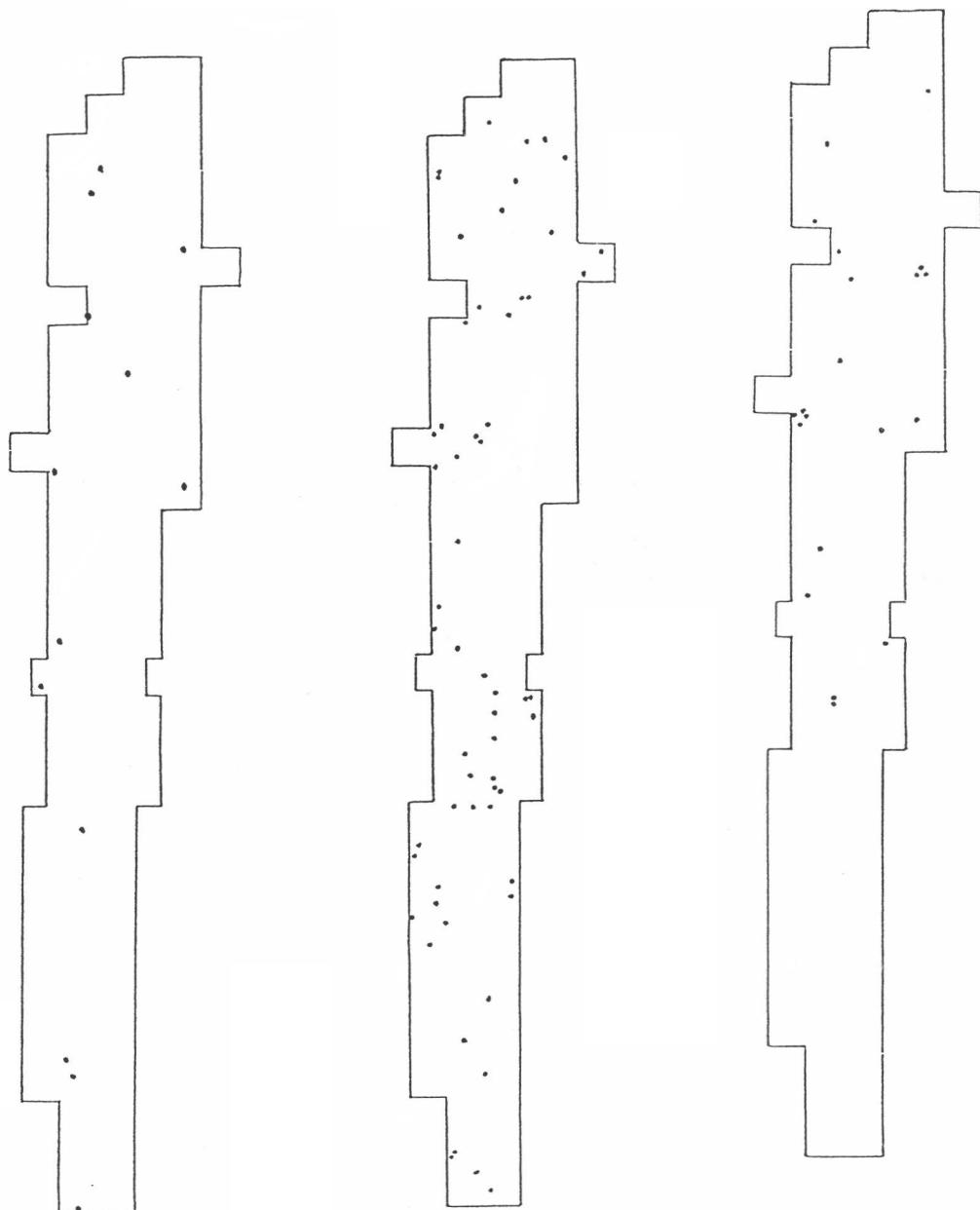


Abb.26: Häufigkeit der Bäume mit $BHD > 0,10$ m in den BHD-Größenklassen (*In.l.*)

85 % der Altbäume hat einen BHD zwischen 0,10 m und 0,29 m. Der größte gemessene Brusthöhendurchmesser beträgt 0,31 m. Auf Grund der geringen BHD-Werte hat die Population einen geringen Dominanzwert (siehe 5.1.6. "Dominanzen").

Räumliche Verteilung

Im Weiteren wird die räumliche Verteilung der Bäume auf dem Untersuchungshektar analysiert. Die Abb.27 zeigt die verschiedenen Verteilungsmuster der Altbäume, der Jungpflanzen und der Keimlinge.



a) Altbäume

b) Jungpflanzen

c) Keimlinge

Abb.27: Verteilung der Individuen auf dem Untersuchungshektar *Inga leonis*

a) In der Größenklasse der Altbäume ($BHD > 0,10$ m) befinden sich 13 Bäume auf der Fläche. Es ist keine Klumpung zu erkennen. Man findet in drei Fällen zwei Bäume nah beieinander. Insgesamt wirkt die Verteilung über die Fläche eher zufällig, vereinzelt und relativ gleichmäßig. Die geringe Zahl der Bäume macht eine Aussage unsicher.

b) Der Jungwuchs $> 0,10$ m Höhe ist mit 62 Individuen vertreten. Ihre Verteilung über die Fläche wirkt an einigen Stellen geklumpt. Man erkennt Bereiche mit mehreren Individuen und Bereiche ohne Jungwuchs. Der Bestand der Pflanzen in den verschiedenen Bereichen mit Jungwuchs ist unterschiedlich dicht.

c) Die Klasse der Keimlinge ist mit 19 Pflanzen vertreten. Die Pflanzen kommen vor allem im oberen Teil der Fläche vor. Man findet sie sowohl in kleinen Gruppen als auch einzeln.

Um objektivere Aussagen über die Verteilung über die Fläche zu machen, wurden verschiedene statistische Tests durchgeführt. Die ersten beiden Tests (X^2 -Test und K-S-Test) beziehen sich auf die Anzahl der Individuen in den 100 Einheitspazellen (10×10 m) der Fläche.

X²-Test:

Bei diesem Test wird die beobachtete Verteilung der Häufigkeiten in den Parzellen gegen die einer vorgegebene Häufigkeitenkurve bei gleichmäßiger Verteilung verglichen. Der Test ermöglicht eine Aussage darüber, ob die Stichprobe aus einer gleichmäßigen Häufigkeitsverteilung stammt oder nicht. Bei einer Wahrscheinlichkeit von 95% betragen die Grenzwerte $0 < X^2 > 124,34$.

Tab.7: Ergebnisse X²-Test (*In.l.*)

	Mittelwert	Min.	Max.	X ²	Ergebnis
Gesamtpopulation	0,94	0	6	110,6	positiv
Keimlinge	0,19	0	4	276,0	negativ
Jungwuchs	0,61	0	4	121,5	positiv
Altbäume (BHD>0,10 m)	0,13	0	1	54,76	positiv

In allen Klassen außer den Keimlingen zeigt sich keine Abweichung von der gleichmäßigen Häufigkeitsverteilung. Dies bedeutet, daß die räumliche Verteilung eher zufällig und vereinzelt ist.

Für die Keimlinge ergibt sich einen Abweichung von der gleichmäßigen Häufigkeitsverteilung. Dieser Test ist jedoch bei kleinen Stichproben unsicher. Auch kann der X²-Wert keine Aussage über die Art der Verteilung geben. Um auch bei den kleinen Stichproben eine Aussage zu erhalten, wurde ein weiterer Test durchgeführt.

K-S-Test

Dieser Test ist eine Abwandlung des X²-Tests, die auch bei kleinen Stichproben noch eine Aussage ermöglicht. Die Grenzwerte für die Annahme der Hypothese sind $0 < D > 0,134$.

Tab.8: Ergebnisse K-S-Test (*In.l.*)

	K-S-Wert	Ergebnis
Gesamtpopulation	1,354	negativ
Keimlinge	0,330	negativ
Jungpflanzen	0,766	negativ
Altbäume (BHD > 0,10 m)	0,081	positiv

Die Verteilung der gesamten Population, der Jungpflanzen und der Keimlinge stammt nicht aus einer gleichmäßigen Häufigkeitsverteilung. Bei der Gruppe Altbäume ist die Verteilung gleichmäßig. Bei dieser Gruppe ist es schwierig eine Aussage zu machen, da nur sehr wenige Individuen auf der Fläche gezählt wurden. Dies macht die statistische Analyse ungenau.

Ein Nachteil dieser Auswertung ist, das die Information der Lage der Parzellen in der Fläche nicht berücksichtigt wird.

Um noch differenziertere Aussagen zu erhalten, wird die in 4.5. beschriebene Abstandsanalyse durchgeführt.

Abstandsanalyse

Den folgenden Graphiken sind die Berechnungen der nächsten Nachbarabstände der Bäume zugrunde gelegt. Die einzelnen Abstände wurden in Abstandsklassen mit 2 m Intervallen zusammengefaßt. Die Analyse wurde durchgeführt für:

- a) die gesamte Population
- b) nur Altbäume
- c) nur Keimlinge
- d) nur Jungpflanzen

- a) die gesamte Population

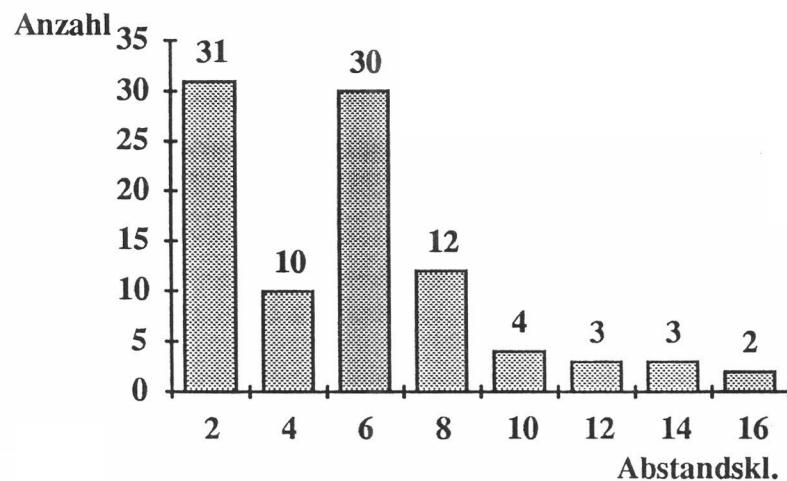


Abb.28a: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die gesamte Population (*In.l.*)
(Dichte pro ha : 94)

Die Abstandsklassen reichen von bis 2 m bis 16 m. Die Klassen bis 8 m enthalten die meisten Abstände. Die größeren Abstände sind mit geringeren Anzahlen auch vertreten. Man erkennt einen Peak bei den Abständen bis 2 m und bei den Abständen bis 6 m.

Ein Drittel der Population tritt in Klumpen mit geringen Abständen auf. Der Rest ist bei größeren Abständen eher zufällig über die Fläche verteilt.

b) nur Altbäume

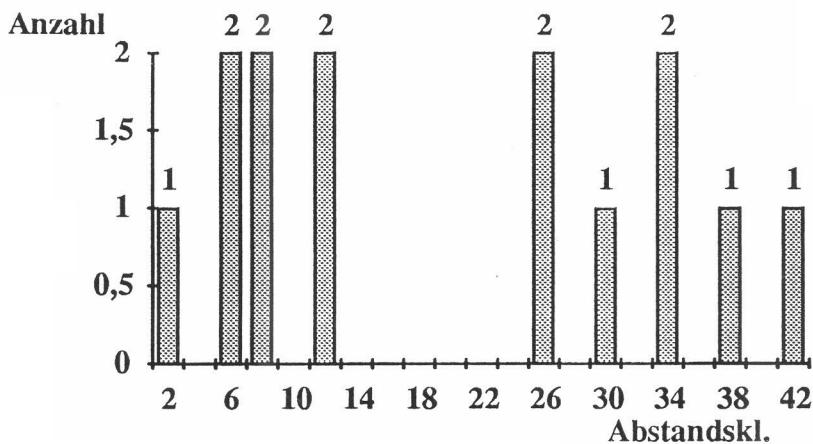


Abb.28b: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Altbäume (*In.l.*)
(Anzahl pro ha : 13)

Die Abstandsklassen reichen von 2 m bis 42 m. Ein Schwerpunkt liegt bei Abständen bis 12 m. Der zweite bei Abständen von 26 m bis 42 m.

Bei der Dichte der Individuen auf der Fläche kann man die erste Gruppe als Ausdruck einer Tendenz zur Klumpung ansehen. Die Abstände der zweiten Gruppe symbolisieren eher eine zufällige, vereinzelte Verteilung.

c) nur Keimlinge

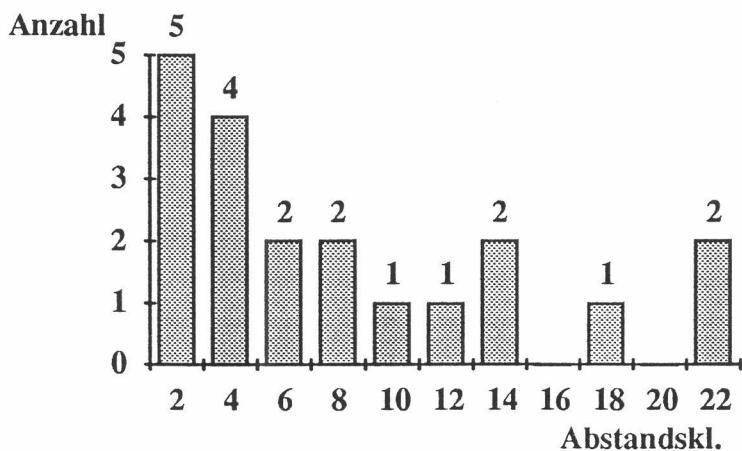


Abb.28c: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Keimlinge (*In.l.*)
(Dichte pro ha : 19)

Abstandsklassen von 2 m bis 22 m treten auf. Man kann wieder zwei Gruppen beobachten. Etwas weniger als die Hälfte der Keimlinge hat geringe Abstände zu ihrem nächsten Nachbar. Der Rest ist eher als zufällig, vereinzelt verteilt zu betrachten.

d) nur Jungpflanzen

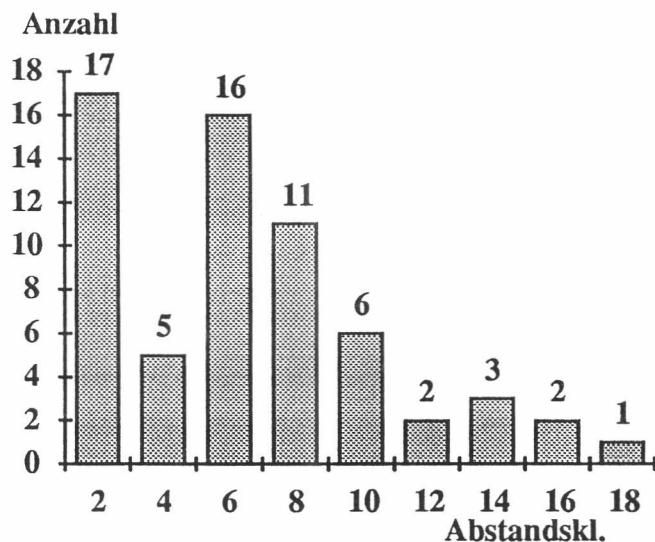


Abb.28d: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für den Jungpflanzen (*In.l.*)
(Dichte pro ha : 62)

Die auftretenden Abstandsklassen reichen von 2 m bis 18 m. Man findet bei den Abständen bis 2 m einen Peak für Klumpung mit geringen Abständen. In diese Klassen fällt ca. ein Viertel der Individuen. Ein weiterer Peak ergibt sich bei den Klassen bis 6 m und bis 8 m. Es könnte sich hierbei um eine Klumpung handeln, bei der die Abstände innerhalb der Klumpen größer sind. Ob es sich tatsächlich um zusammenhängende Flächen handelt soll im nächsten Abschnitt betrachtet werden. Der Rest der Population ist zufällig, vereinzelt verteilt.

Die Richtung der Abstände wird in dieser Analyse nicht mit einbezogen.

Zusammenfassung der Verteilungsanalysen

Die Verteilung der gesamten Population ergibt drei verschiedene Muster:

- 1) Klumpen mit nächsten Nachbarabständen bis 2 m.
- 2) Ansammlungen mit nächsten Nachbarabständen zwischen > 4 m - 8 m.
- 3) zufälliges, vereinzeltes Auftreten von Jungpflanzen.

Bei den Altbäumen sind Formation 1) und 3) vertreten. Bei der Analyse über die χ^2 -Tests wird diese Tendenz nicht deutlich, da die Individuenzahl auf der Fläche zu gering ist.

Die Keimlinge zeigen auch das erste und das letzte Verteilungsmuster. Etwa die Hälfte tritt geklumpt auf. Der Rest ist eher zufällig, vereinzelt verteilt.

Bei den Jungpflanzen findet man alle drei Varianten, wie bei der gesamten Population. Bei der Analyse durch die statistischen Tests werden die drei Effekte zusammengefaßt als eine geklumpte bzw. zufällige Verteilung. Über die Abstandsanalyse kann man differenziertere Aussagen über die Art der Klumpung machen.

Insgesamt ist die Verteilung über die drei Analysenansätze schwer zu fassen. Am besten scheint in diesem Fall die visuelle Auswertung zu sein.

Die beobachteten Verteilungsmuster sollen im folgenden Kapitel näher untersucht werden. Dazu werden die Abstände und Lage der Keimlinge und Jungpflanzen in Bezug auf die Altbäume untersucht. Weiterhin soll die Bedeutung der Kdd-Verhältnisse festgestellt werden.

Faktoren für die Verteilung

1) Abstand vom Altbauum

Für die nachstehende Graphik erfolgt die Definition der Dichte über die Anzahl der Individuen pro Parzelle bei gleichmäßiger Verteilung der Individuen über die Fläche.

Bei der geringen Dichte der Individuen pro ha repräsentieren Parzellen mit kleiner Dichte eher zufällig, vereinzelt verteilte Pflanzen. Man kann die Jungpflanzen auf Grund ihrer Verbreitungsweise nicht eindeutig den Altbäumen zuordnen.

Jungwuchs

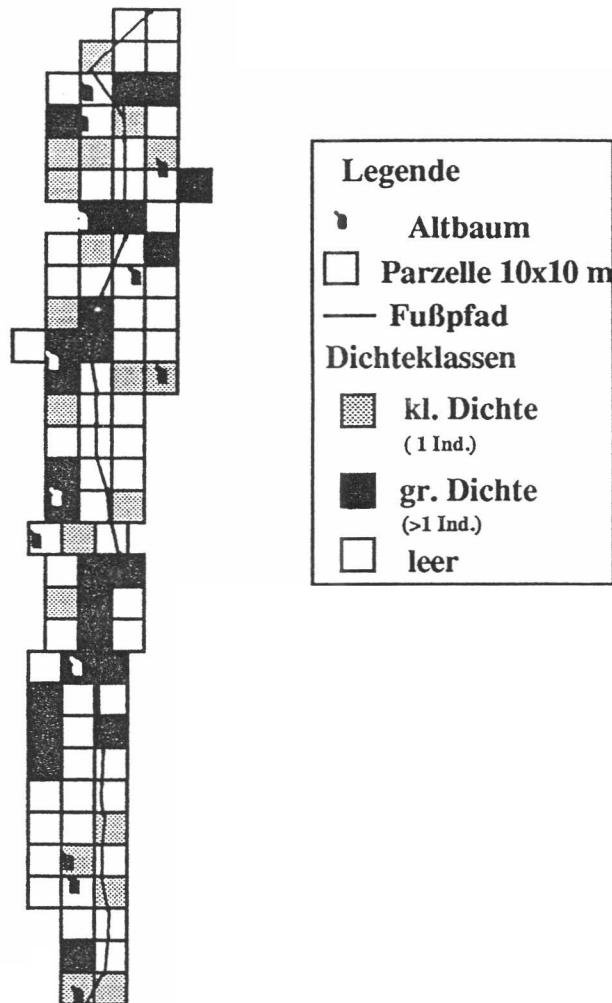


Abb.29a: Dichteverteilung des Jungwuchses (*In.l.*)

Fünf Altbäume stehen in Parzellen ohne Jungwuchs. Vier befinden sich in dichtbesiedelten Parzellen und vier in schwachbesiedelten Parzellen.

Die Verteilung in Bezug auf die Position der Altbäume zeigt sich als sehr heterogen. Man kann Klumpungen um die Altbäume erkennen, aber auch Klumpungen ohne Bezug zu den Altbäumen. Oft tritt Jungwuchs entlang des Fußpfades und auf Lichtungen auf.

Tab.9a: Dichteverteilung Jungwuchs (*In.L*)

Größenkl.	große Dichte		kleine Dichte		leer
	Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	Parz.
Gesamt	24	76,5	19	23,5	57

Drei Viertel des Jungwuchses befinden sich in dichtbesiedelten Parzellen, die eine der beiden besprochenen Klumpungen repräsentieren. Auffällig häufig findet man dichte Parzellen im Bereich des Fußpfades. Der Rest befindet sich mehr vereinzelt und zufällig verteilt auf der Fläche. Dichtbesiedelte Parzellen sind häufiger als schwachbesiedelte. Über die Hälfte der Fläche ist ohne Pflanzen dieser Art. Man erkennt jedoch keine größeren, zusammenhängenden Freiflächen.

Jungpflanzen

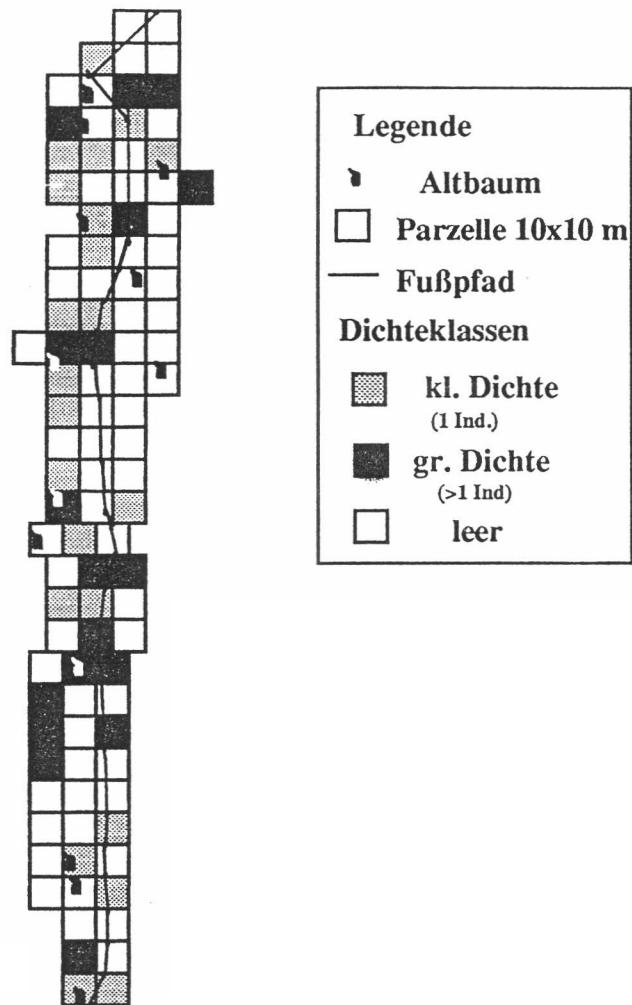


Abb.29b: Dichteverteilung Jungpflanzen (*In.l.*)

Drei Altbäume stehen in dichtbesiedelten Parzellen, vier in schwachbesiedelten Parzellen und sechs in leeren Parzellen. Es gibt keine größeren zusammenhängenden Freiflächen. Die Abstände von nächsten Altbäumen reichen bis 40 m.

Tab.9b: Dichteverteilung Jungpflanzen (*In.l.*)

Größenkl.	große Dichte		kleine Dichte		leer
	Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	
Jungwuchs	18	67,7	20	32,3	62

Bei den Jungpflanzen findet man 67,7% der Pflanzen in dichtbesiedelten Parzellen. Der Rest ist zufällig und eher vereinzelt verteilt. Es gibt etwas weniger dichtbesiedelte Parzellen als schwachbesiedelte. Der Anteil der leeren Parzellen beträgt 62%.

Keimlinge

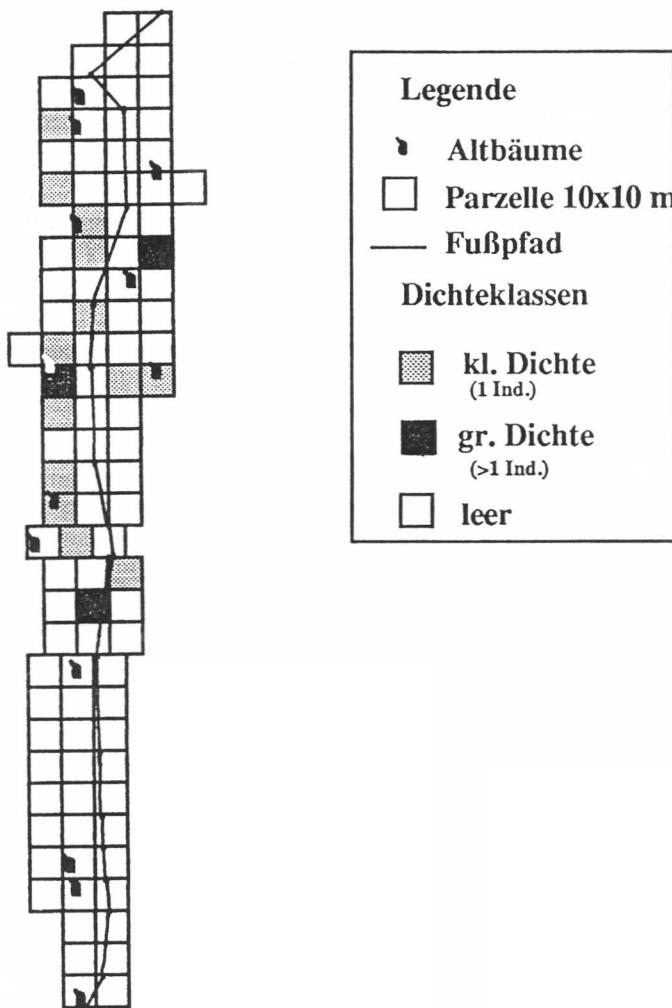


Abb.29c: Dichteverteilung Keimlinge (*In.l.*)

Die Keimlinge haben Abstände bis ungefähr 20 m von den Altbäumen. Es gibt Klumpungen um die Altbäume und weiter entfernt. Die zwei deutlich zu unterscheidenden Bereiche einmal ohne Keimlinge und einmal mit Keimlingen sind schwer zu erklären. Eine Vermutung ist, das die Tiere im obere Teil mit dichterer Vegetation mehr Deckung finden als im unteren Teil.

Da es sich um die Keimlinge des letzten Jahres handelt, ist es möglich, daß unsere Untersuchungsarbeiten die Tiere gestört haben.

Tab.9c: Dichteverteilung Keimlinge (*In.l.*)

Größenkl.	große Dichte		kleine Dichte		leer
	Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	Parz.
Keimlinge	3	47,4	10	52,6	87

Der Anteil zwischen Individuen in dichtbesiedelten Parzellen und in schwachbesiedelten Parzellen ist ähnlich hoch. Die Anzahl der Individuen in den dichtbesiedelten Parzellen ist höher als in den Schwachbesiedelten. Die dichten Parzellen stehen also für eine Klumpung mit geringen Nachbarabständen (siehe "**Abstandsanalyse**").

2) Kronendachdichte

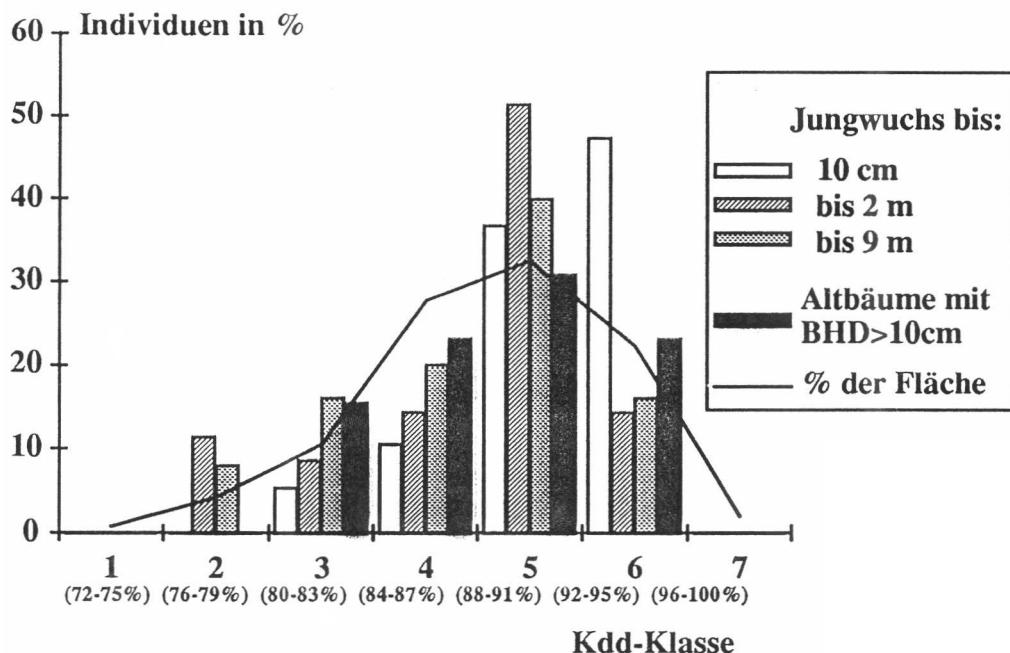


Abb.30: Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Größenklassen auf die Kronendachdichteklassen auf der Fläche (*In.l.*)

Die Keimlinge kommen häufiger in dunkleren Bereichen (92-95% Kdd) vor. Die Pflanzen bis 2 m findet man im hellen Bereich (76-79% Kdd) aber häufig auch im dunklen Bereich (88-91% Kdd). Für die Jungpflanzen bis 9 m ist das Maximum in dunkle Bereiche verschoben (92-95%). Die Altbäume zeigen keine deutlich Bevorzugung einer Lichtklasse.

5.3. *Pterocarpus hayesii*

5.3.1. Funktionelle Morphologie und Architektur

Das zweite Untersuchungsobjekt ist *Pterocarpus hayesii*. Diese Art gehört innerhalb der Leguminosae zu der Gruppe der Papilionidae.

Im Bereich des Forstreservates wurden bis jetzt drei *Pterocarpus*-Arten festgestellt (R. ORTIZ V., 1991).



Abb.31: Foto des Herbarbeleges von *Pterocarpus hayesii* mit Blüten, Früchten und Keimling

Blätter

Die Blätter sind wechselständig und versetzt gefiedert mit 2-3 Fiederpaaren. Die Länge eines Blattes beträgt 20 cm und die Breite 15 cm. Beim Austrieb sind die Fiederblätter weich und von hellgrüner Färbung. Die Auszählung der Stomata pro mm^2 ergibt einen Wert von 80. Die Verteilung der Stomata auf der Blattunterseite ist unregelmäßig. Man findet wenige, große Stomata.



Abb.32: Verteilung der Stomata auf der Blattunterseite, Vergrößerung 1.200, Pt.h.

Das Flächengewicht der getrockneten Blätter beträgt $0,39 \text{ mg/cm}^2$. Sie haben kein ausgeprägtes, verholztes Stützgewebe. Die Quellfähigkeit der Herbarblätter ist sehr gut. Die Struktur der Blattquerschnitte zeigt hygromorphe Anpassungen. Man erkennt ein lockeres Mesenchym mit großen Interzellularräumen im Schwammparenchym. Bei *Pt.h.* sind die Ober- und Unterseite nicht deutlich unterschiedlich. Sie haben eine relativ dicke Epidermis und eine dünne Cuticula. Auffällig sind die zahlreichen Einschlüsse von Öltropfen in den Blättern.

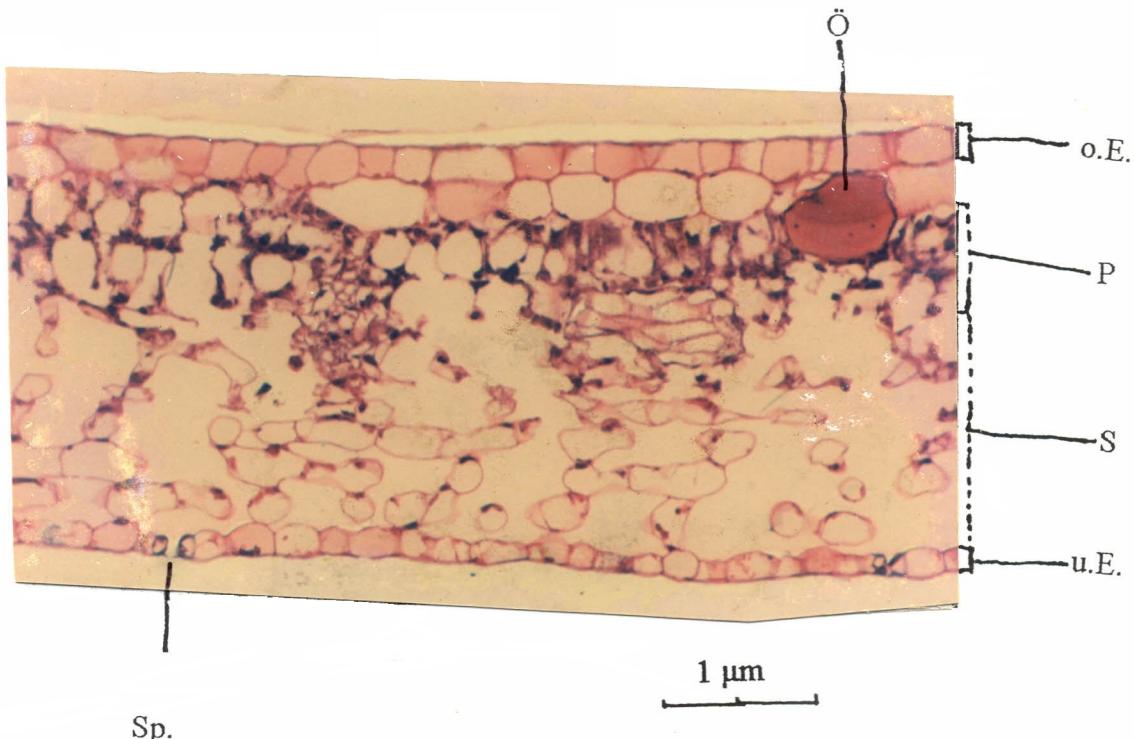


Abb.33: Blattquerschnitt

, o.E. obere Epidermis und Cuticula, Ö

öhlhaltige Einlagerung mit Nachbarzellen, P zweischichtiges Palisadenparenchym, S

Schwammparenchym mit großen Interzellularräumen, u.E. untere Epidermis und Cuticula, Sp.

Spaltöffnung; *Pt.h.*

Bei den 10 Tage alten Keimlingen findet man Tropfen auf der Blattoberfläche, die besonders durch ihre milchige Färbung auffallen. Man erkennt Träufelspitzen an den Blättern. Die ersten Laubblätter hängen nach dem Austrieb senkrecht an der Pflanze herab.

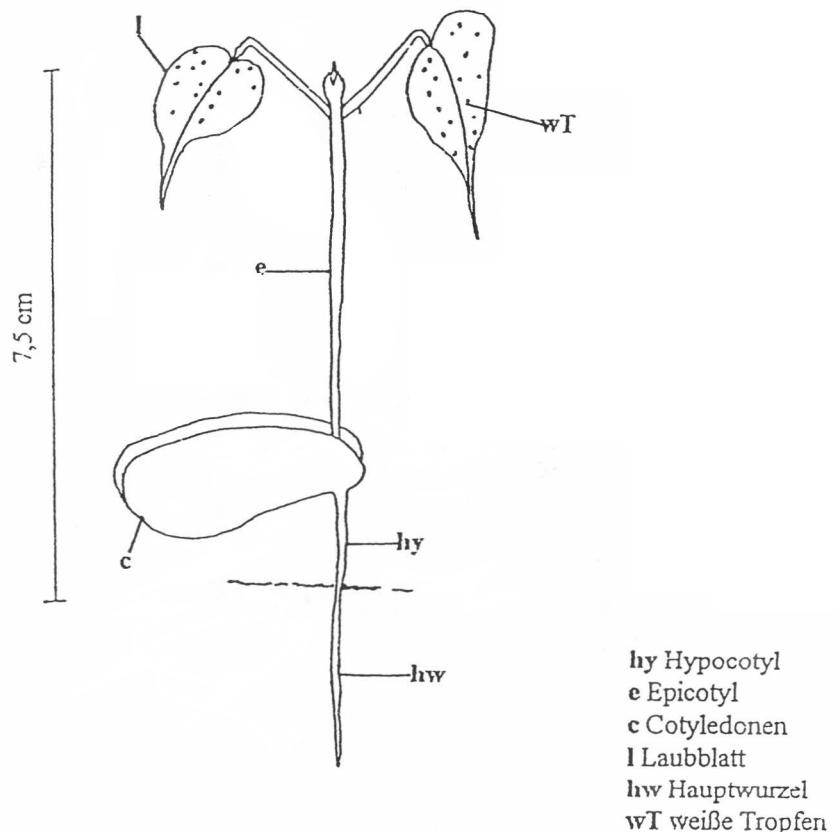


Abb.34: 10 Tage alte Keimpflanze von *Pterocarpus hayesii*

Holz

Die Rinde ist sehr dünn. Typisch ist ein roter Pflanzensaft, der kurz nach dem Anschneiden aus der Rinde austritt. Danach folgt das hellgelbe Holz. Es ist von Adern durchzogen, die ebenfalls nach kurzer Zeit den blutroten Pflanzensaft ausbluten. Das Holz ist sehr biegsam und leicht.

Nutzung:

Auf Grund seiner dekorativen Maserung und seiner außerordentlichen Biegsamkeit wird es für Wandverkleidungen und für den Modellbau genutzt (mündl. G.GOMEZ L., 1992).

Verschiedene Arten der Gattung Pterocarpus werden in Plantagen angebaut (LAMPRECHT, 1986).

Habitus

Der Habitus der Bäume ist recht ähnlich. Sie bilden meistens eine aufstrebende, pyramidale Krone aus. Alle Bäume mit BHD > 0,10 m haben Brettwurzeln. Im Untersuchungsbestand gehört die Hälfte der Individuen mit BHD > 0,10 m und Höhen zwischen 25 m und 31 m, zu den Bäumen des geschlossenen Kronendaches.



Abb.35: Habitus der Individuen mit BHD > 0,10 m auf der Fläche *Pterocarpus hayesii*

Zur Charakterisierung der Wuchsform werden verschiedene Parameter ausgewertet.

Höhe

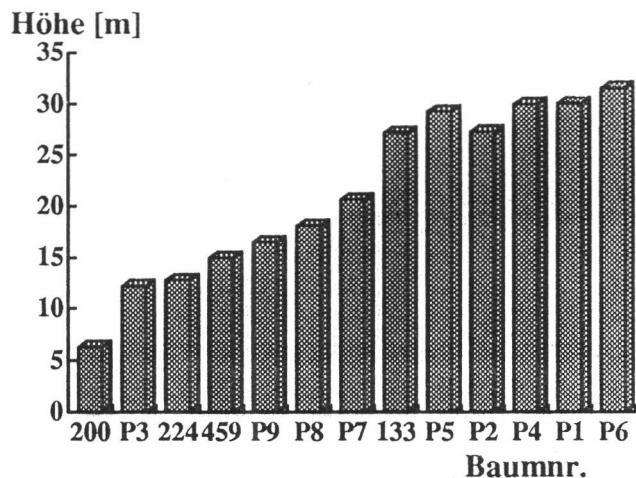


Abb.36: Höhen der Bäume mit BHD < 0,10 m (*Pt.h.*)

Insgesamt fünf Individuen sind Bestandteile des oberen Kronendaches (35-25 m). Vier Individuen finden sich als Bestandteile des mittleren Kronendachbereiches. Der restlichen drei Individuen sind am unteren Rand des Kronendaches zu finden.

Schlankheitsgrad

Das Verhältnis Höhe/BHD beträgt im Durchschnitt 55. Man findet nicht so große Schwankungen wie bei *Inga leonis*. Der größte Wert ist 90,3 und der kleinste 24,3.

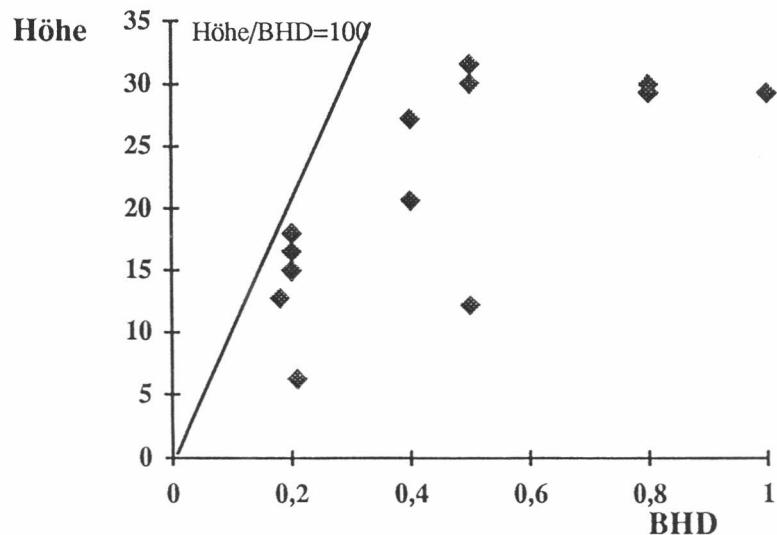


Abb.37: Korrelation zwischen der Höhe und dem BHD der Altbäume (*Pt. h.*)

Alle Bäume bleiben unter der Vergleichsgeraden. Am nächsten an die Gerade heran reichen die Bäume mit geringem BHD. Ab einer Höhe von ca. 25-30 m stagniert das Höhenwachstum und die Bäume wachsen stärker im Stammumfang.

Dafür sprechen auch die unterschiedlichen Höhen der Bäume mit geringen BHD-Werten.

Kronenform

Bei den Kronenformen findet man folgende Häufigkeitsverteilung:

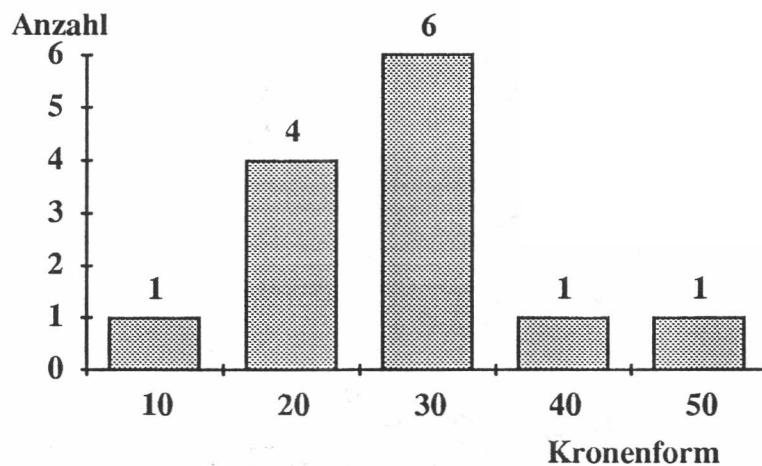


Abb.38: Häufigkeit der Kronenformklassen nach DAWKINS (1958) und SYNNOTT (1979), (Pt.h.)

Elf Bäume haben sehr gute bis tolerierbare Kronenformen. Die meisten Kronen sind radiär ausgebildet. Zwei Individuen gehören in die Gruppen mit schlechten und sehr schlechten Kronenformen. Sie waren durch gefallene Nachbarbäume beschädigt.

Kronendurchmesser

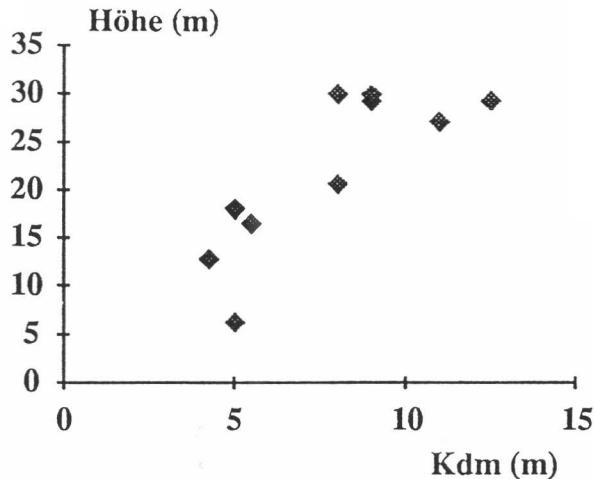


Abb.39: Korrelation der Höhe mit dem Kronendurchmesser (*Pt.h.*)

Die Bäume bis 20 m haben keinen großen Kronenzuwachs. Ab einer Höhe über 20 m nimmt der Kronendurchmesser noch mal um das doppelte zu. Dies spricht dafür, daß der Baum sich erst in der oberen Schicht etablieren muß, um optimales Wachstum zu erreichen.

Alle betrachteten Parameter weisen darauf hin, daß *Pt.h.* als dominanter Baum im Bestand wächst.

5.3.2. Reproduktion und Verbreitung

Phänologische Beobachtungen

Die ausgewachsenen Individuen verlieren in der Zeit von Oktober bis Dezember alle ihr Laub. Sie stehen bis April kahl. Der Jungwuchs warf nur teilweise die Blätter ab und nur für eine kürzere Periode ².

Ende September wurde die gesamte Fläche von *Pterocarpus*-früchten übersät. Ab Mitte April trieben die alten Individuen wieder aus. Die untersuchte Baumpopulation zeigte bis zum Ende des Untersuchungszeitraumes keinen Blütenansatz.

Die Periodizität der phänologischen Erscheinungen war für alle Bäume des Bestandes ähnlich. Durch die Beobachtungen ergab sich der Eindruck eines trockenheitabhängigen, jahreszeitlichen Rhythmus.

² Ein Grund dafür sind wahrscheinlich die relativ stabilen Hydraturverhältnisse im Unterwuchs.

Die trockenheitabhängige Rhythmisik findet man auch in der Struktur des Holzes wieder. Man kann Zuwachsringe erkennen.

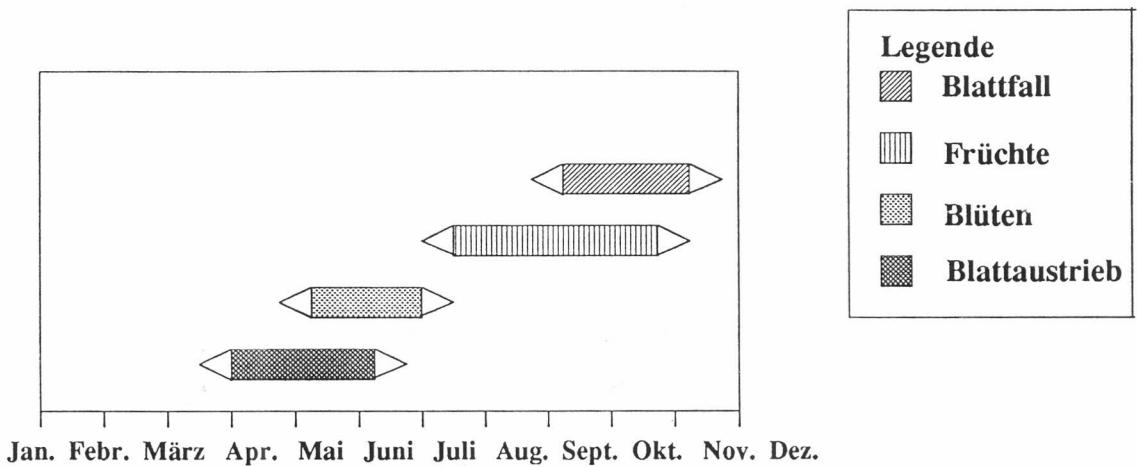


Abb.40: Phänologische Beobachtungen bei *Pt.h.* (ergänzt nach R. Ortiz V., 1976)

Früchte

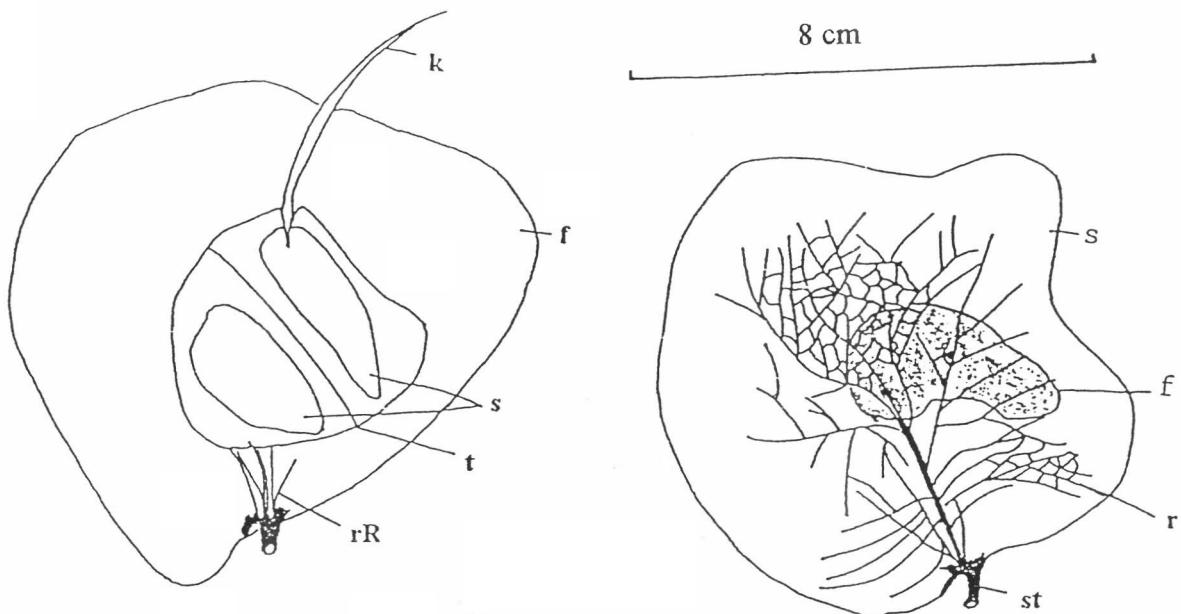
In der Blütezeit sind die Bäume mit sehr zahlreichen, auffällig gelben Blüten übersät. Die Bestäubung von *Pterocarpus hayesii* erfolgt über Insekten.

Die Früchte sind namengebend für die Gattung. Sie sind pterophor ausgebildet. Die papyrusdünne, segelartigen Früchte sind zehn Zentimeter im Durchmesser und leicht oval. Jede Hülse enthält 2-3 Samen von zwei Zentimeter Länge. Das Gewicht ist gering im Vergleich zu anderen Leguminosenfrüchten. Im Vergleich mit anderen pterophoren Diasporen (z.B. Balsa) ist das Gewicht recht groß.

Die Reifezeit der Früchte fällt in die sehr windige Zeit mit NO-Passat (August-September).

Nach den Beobachtungen ist das Hauptagens für die Verbreitung der Wind. Das gut ausgebildete Segel unterstützt die anemochore Verbreitungsweise. Durch diese Verbreitungsweise gelangen die Samen hauptsächlich in lichten Flächen auf den Boden.

Durch das Gewicht ergibt sich jedoch eine Begrenzung der Flugweite der Samen, die bewirkt, dass die Samen immer in der Nähe der Altbäume in 40 m Entfernung auf die Erde gelangen (siehe auch 4.2.8. "Faktoren für die Verbreitung").



- st** Stengel
- k** Keimwurzel
- f** papyrusartiger Flügel
- s** Samen
- r** Reticulum, vernetzte Struktur aus verholztem Material
- rR** Rest des Reticulum
- t** Trennwand zwischen den Samen

Abb.41: Frucht von *Pterocarpus hayesii*

5.3.3. Analyse der Populationsstruktur

Zuerst soll die Anzahl der Untersuchungsindividuen auf der Untersuchungsfläche betrachtet werden.

Das Verhältnis des Jungwuchses zu den Altbäumen beträgt 1/76. 89,2% der Population entfällt auf die Keimlinge. Die Altbäume stellen 1,3% der Population. Die Anteile der verschiedenen Größenklassen sind sehr unterschiedlich.

Das nachstehende Diagramm zeigt die Häufigkeiten in den Größenklassen.

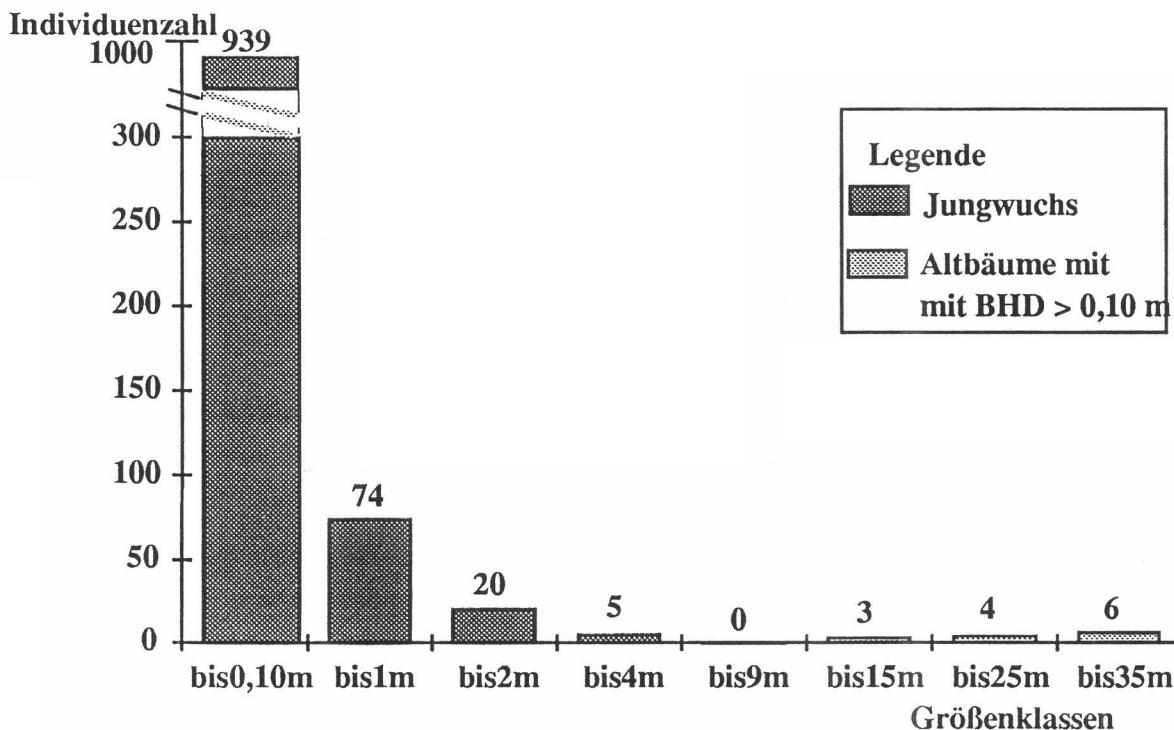


Abb.42: Die Häufigkeit der Individuen der gesamten Population in den Größenklassen (Pt.h.)

Der Anteil der Jungpflanzenklassen an der Gesamtpopulation zeigt eine kontinuierliche Abnahme der Anzahl mit Zunahme der Höhe. Dies lässt vor allem bei den Keimlingen auf eine große Jungwuchssterblichkeit schließen.

Die Keimlinge haben einen Anteil von 89 %. Die Jungpflanzen der Gruppe bis ein Meter Höhe sind durch 74 Pflanzen also 7% der Gesamtpopulation vertreten. Die darauffolgende Gruppe bis 2 m Höhe enthält nur noch 20 Individuen also 1,9%. In der Gruppe bis 4 m Höhe findet man fünf Individuen (0,5%).

An dieser Stelle erkennt man einen Einschnitt in der Population. Die Größenklasse > 4 - 9 m fehlt auf der Fläche.

Die Altbäume mit BHD > 0,10 m nehmen mit insgesamt 13 Individuen einen Anteil von 1,3% an der Gesamtpopulation ein.

Altbäume

In der folgenden Abbildung sind die Individuenzahlen in den verschiedenen BHD-Größenklassen aufgeführt.

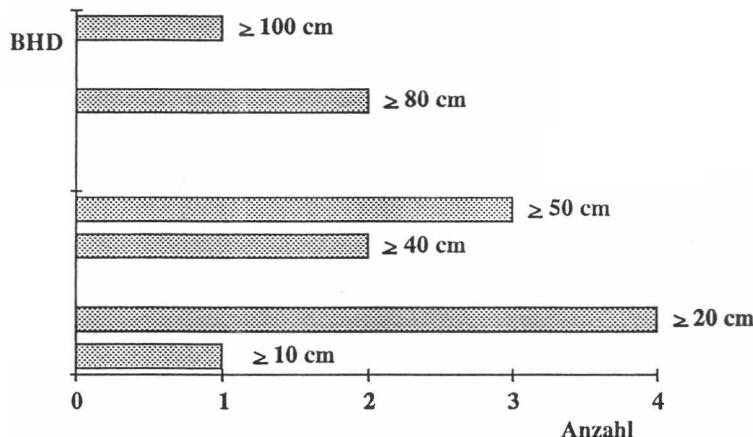


Abb.43: Häufigkeit der Altbäume mit BHD > 0,10 m in den BHD-Klassen (*Pt.h.*)

Die gemessenen BHD-Größen streuen zwischen 0,10 m und einem Meter. In der Gruppe mit BHD 0,20 m findet man die meisten Individuen. Insgesamt können sehr verschiedene Umfänge festgestellt werden. Der Anteil der geringen Umfänge ist etwas weniger als die Hälfte. Dies erklärt den im Teil 5.1.6. bestimmten geringen Dominanzwert. In wieweit diese BHD-Werte Aussagen über die Alterstruktur erlauben, soll im Abschnitt "Altersbestimmung" geprüft werden. In Bezug auf die BHD-Klassen ist *Pt.h.* eine durchgehende Art.

Altersbestimmung

Die Ergebnisse der Auszählung der Zuwachsringe bei den Altbäumen sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Es wird hier der Begriff Zuwachsringe gewählt, da es mit dieser Untersuchung nicht eindeutig geklärt werden konnte, ob es sich um Jahresringe handelt.

Tab.10: Gegenüberstellung des BHD, der Höhe und der Zuwachsringe (*Pt.h.*)

Altbaum	Zuwachs- ringe	BHD [m]	Höhe [m]
P2	99	1,0	29
P6	94	0,5	32
P1	89	0,5	30
P4	88	0,8	30
P5	75	0,8	29
P8	73	0,2	18
133	66	0,4	27
P3	65	0,5	12
P7	62	0,4	21
P9	61	0,2	17
224	57	0,18	13
459	51	0,2	15
200	32	0,2	6,3

Der älteste Baum im Bestand zählt 99 Zuwachseinheiten. Der jüngste 32. Wenn man davon ausgeht, daß vor allem der BHD und auch die Höhe bei älteren Bäumen größere Werte haben als bei jüngeren, müßte man eine Übereinstimmung mit den Zuwachsringen erkennen.

Bei den fünf ältesten Individuen zeigt sich eine gewisse Korrelation der gezählten Zuwachsringe mit den beiden anderen Daten. Bei den jüngeren Individuen ist die Übereinstimmung nicht so eindeutig. Jüngere Bäume haben auch einen geringeren BHD aber sehr unterschiedliche Höhen. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, daß die Bäume erst in die Höhe wachsen und dann an Umfang zulegen.

Wenn man die Zuwachsringe als Maß für das Alter annimmt, ergibt sich folgende Altersstruktur:

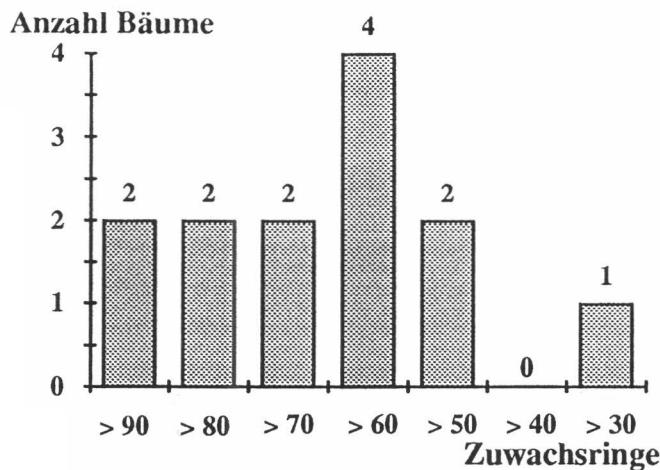


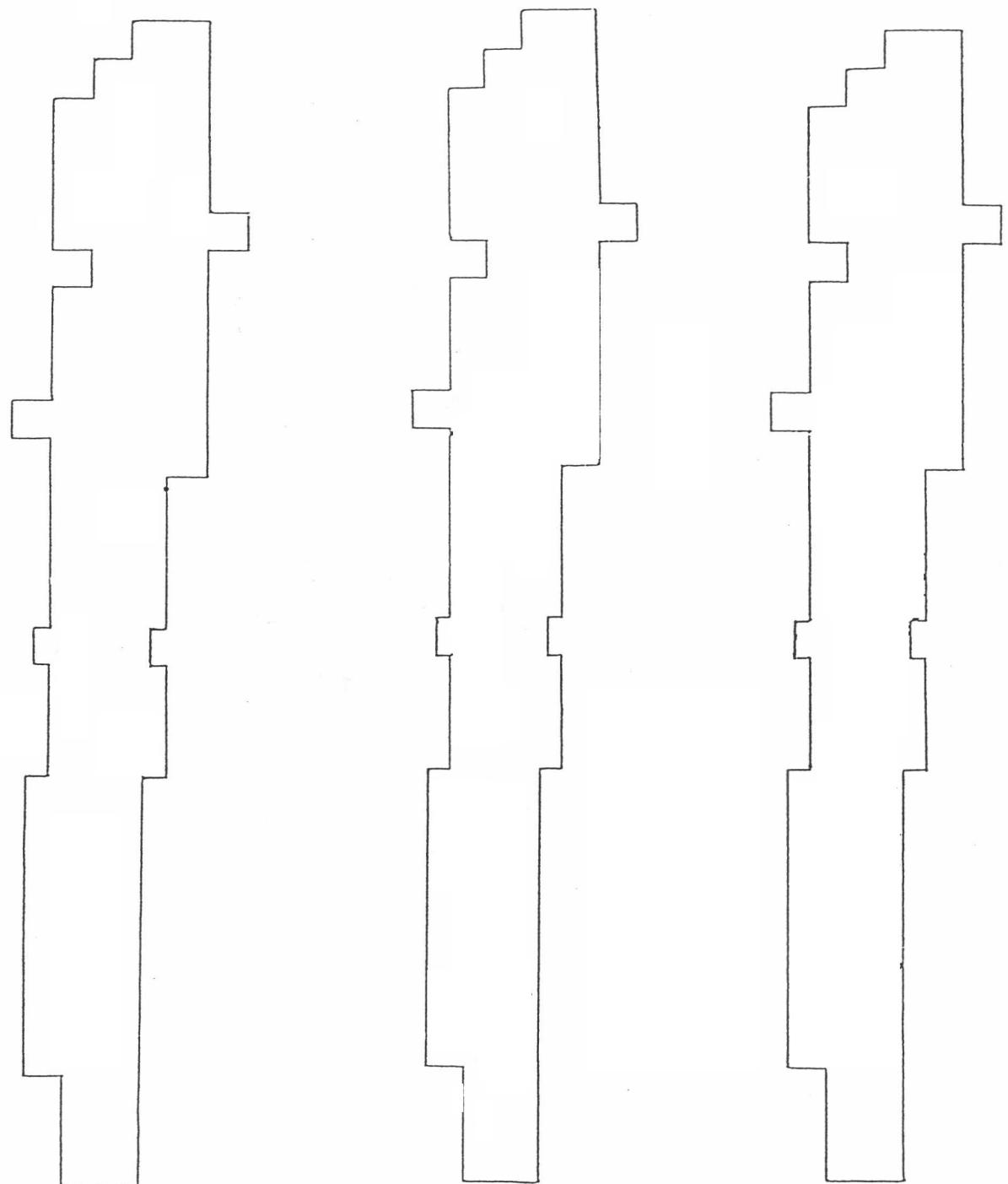
Abb.44: Verteilung der Altbäume auf Zuwachsringklassen (Pt.h.)

Die Altersklassen reichen von 30 bis 90 (99) Zuwachsringen. Ob die Werte als aussagekräftiges Kriterium für das Alter der Bäume gewertet werden können, wird in der Diskussion besprochen.

Auf jeden Fall stellen die Zuwachsringe eine vergleichbare Einheit für das Alter der Bäume auf der Fläche dar. Es gibt einen großen Teil alter, etablierter Bäume (60 - 99 Ringe) und wenige Bäume mit 30 bis 50 Ringen.

Räumliche Verteilung

Die Abb.45 zeigt drei verschiedene Verteilungsmuster. Zuerst soll der optische Eindruck beschrieben werden.



a) Altbäume

b) Jungpflanzen

c) Keimlinge

Abb.45: Die räumliche Verteilung der Pflanzen auf dem Untersuchungshektar (*Pt.h.*)

a) In der Größenklasse mit BHD > 0,10 m findet man 13 Individuen pro Hektar. Die Bäume stehen manchmal einzeln, aber man findet auch zwei bis drei Altbäume mit Abständen bis 10 m nebeneinander.

b) Die Jungpflanzen sind mit 99 Individuen auf dem Untersuchungshektar vertreten. Man erkennt drei Bereiche mit höherer Dichte, die mit der Lage der Keimlingsteppiche in c) übereinstimmen, nur eine geringere Dichte aufweisen. Ein Großteil der Fläche frei von Jungpflanzen.

c) Bei den Keimlingen (939 Individuen pro Hektar) sieht man deutlich abgegrenzte Keimlingsteppiche mit sehr großer Individuendichte. Es ist eine eindeutige Klumpung in bestimmten Regionen zu erkennen.

Obwohl die geklumpte Verteilung hier schon auf den Abbildungen deutlich wird, soll die Analyse der Verteilung analog zu *Inga leonis* durchgeführt werden.

X²-Test

Tab.11: Ergebnisse X²-Test (Pt.h.)

	Mittel	Min.	Max.	X ² -Wert	Ergebnis
Gesamtpopulation	10,5	0	118	388,94	negativ
Keimlinge	9,39	0	118	695,18	negativ
Jungpflanzen	0,99	0	11	306,8	negativ
Altbäume (BHD > 0,10 m)	0,13	0	2	131,42	negativ

Es zeigt sich für alle Größenklassen, sowie für die gesamte Population keine gleichmäßige Verteilung. Auch diese Verteilungen sollen mit dem K-S-Test genauer betrachtet werden.

K-S-Test

Tab.12: K-S-Werte (Pt.h.)

	K-S-Wert	Ergebnis
Gesamtpopulation	5,996	negativ
Keimlinge	6,269	negativ
Jungpflanzen	2,284	negativ
Altbäume (BHD > 0,10 m)	0,081	positiv

Gesamtpopulation, Keimlinge und Jungpflanzen stammen nicht aus einer gleichmäßigen Verteilung. Für die Altbäume kann angenommen werden, dass sie aus einer gleichmäßigen Verteilung stammen. Dieses Ergebnis ist auf Grund der geringen Anzahl der Individuen unsicher.

Abstandsanalyse

Im Folgenden werden nähere Aussagen zu den Abständen der Pflanzen untereinander gemacht (siehe auch *In.l.*).

a) gesamte Population

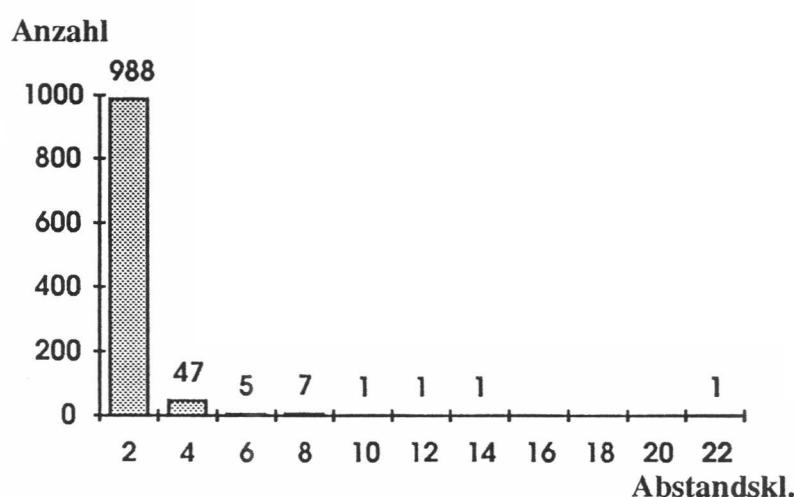


Abb.46a: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die gesamte Population (Pt.h.)
(Dichte pro ha : 1038)

Die Abstandsklassen der nächsten Nachbarstände der gesamten Population reichen von 2 m bis 22 m. Der überwiegende Teil der Abstände liegt in der Gruppe bis 2 m. Die Klasse bis 4 m ist auch noch häufiger vertreten als alle folgenden Klassen, die nur noch vereinzelt auftreten. Die meisten Individuen befinden sich also in geringem Abstand zu den Nächsten ihrer Art.

b) Altbäume

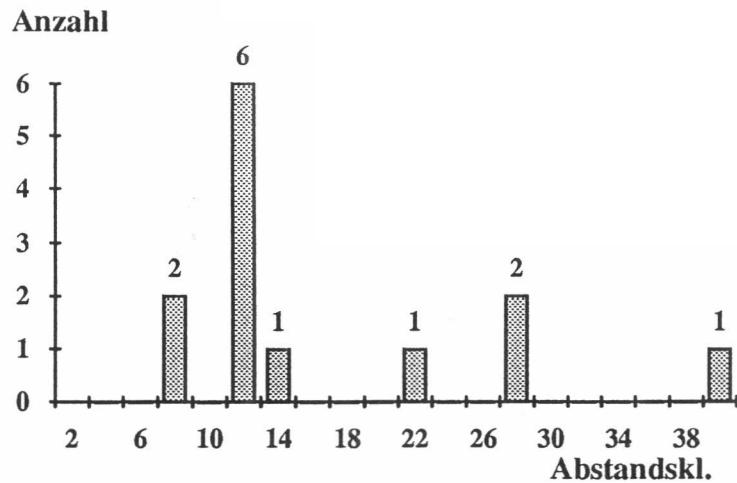


Abb.46b: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Altbäume (Pt.h.)

(Dichte pro ha : 13)

Bei den Altbäumen variieren die Abstandsklassen von bis 8 m - 24 m. Ein deutlicher Peak liegt bei den Abständen bis 12 m. Es ist keine Klumpung mit geringen Abständen zu erkennen. Wenn man jedoch die geringe Dichte der Altbäume auf der Fläche und den Radius mit betrachtet, kann man den Peak bei 8 m schon als Klumpung betrachten. Über die Hälfte der Bäume steht in Gruppen nah beieinander. Der Rest steht vereinzelt.

c) Keimlinge

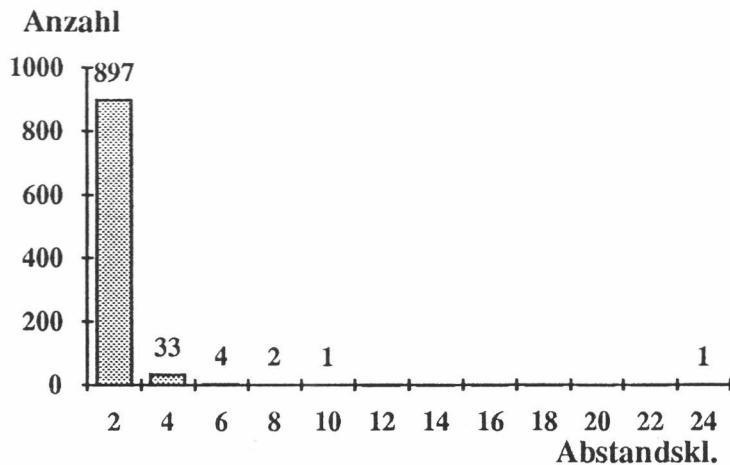


Abb.46c: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für die Keimlinge (*Pt.h.*)
(Dichte pro ha : 939)

Der Bereich der Abstandsklassen erstreckt sich von 2 m bis 24 m. Die Verteilung der Abstände ist noch stärker begrenzt auf die 2 m-Abstandsklasse als bei der gesamten Population. Die Klasse bis 4 m ist noch mit geringem Anteil vertreten. Danach fällt die Häufigkeit auf minimale Werte ab. Dieses Bild deutet auf eine starke Klumpung mit geringen nächsten Nachbarabständen hin.

d) Jungpflanzen

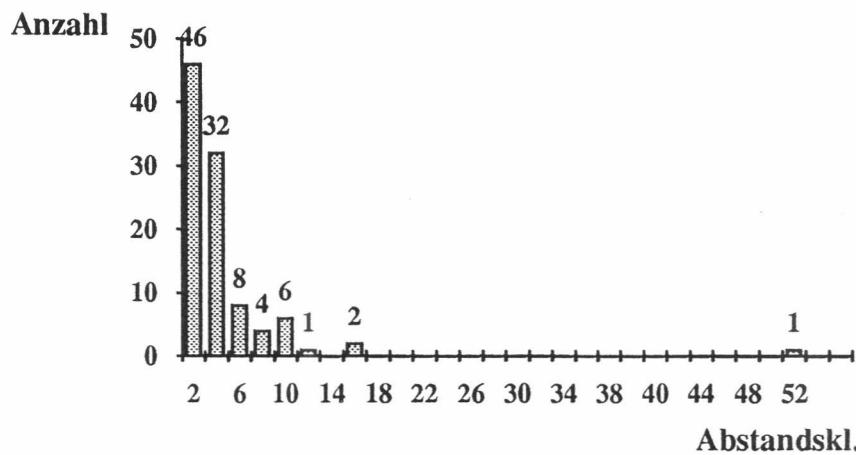


Abb.46d: Häufigkeit der Individuen in den Abstandsklassen für den Jungpflanzen (*Pt.h.*)
(Dichte pro ha : 99)

Der Schwerpunkt der Abstände findet sich in den Klassen von 2-16 m. Man erkennt eine deutliche Häufung in den Klassen bis 2 m und bis 4 m. Die starke Tendenz zur Klumpung mit geringen Abständen überwiegt. Allerdings ist ein Anstieg der Häufigkeiten der größeren Abstände gegenüber den Keimlingen zu erkennen.

Dieses Ergebnis deutet auf eine Ausdünnung der Population im Vergleich zu den Keimlingen hin.

Zusammenfassung der Verteilungsanalysen

Die Verteilung der gesamten Population ist geklumpt mit Nachbarabständen, in den Klumpen bis 2 m. Die gesamte Verteilung wird durch die Verteilung der Keimlinge geprägt.

Die Hälfte der Altbäume steht in Gruppen mit Abständen von 8 und 12 m. Der Rest ist vereinzelt verteilt.

Die Abstände der Keimlinge in den Keimlingsteppichen betragen bis 2 m.

Die Verteilung der Jungpflanzen zeigt hauptsächlich Abstände bis 4 m. Ungefähr 20% haben Abstände bis 14 m.

Welche Größe und Lage die Klumpen haben soll im nächsten Abschnitt betrachtet werden.

Die beobachteten Verteilungsmuster sollen im folgenden Abschnitt näher untersucht werden.

Faktoren für die Verteilung

1) Abstand vom Altbaum

Die folgenden Abbildungen zeigen die Verteilung des Jungwuchses, der Keimlinge bzw. der Jungpflanzen in Bezug zur Position der Altbäume. Die Auswertung in Bezug auf die Position des Jungwuchses zu den Altbäumen soll hier nur qualitativ, beschreibend vorgenommen werden, da die Fehlerquellen (z.B. Randeffekte durch die langestreckte Fläche) für eine quantitative Auswertung zu groß sind.

Jungwuchs

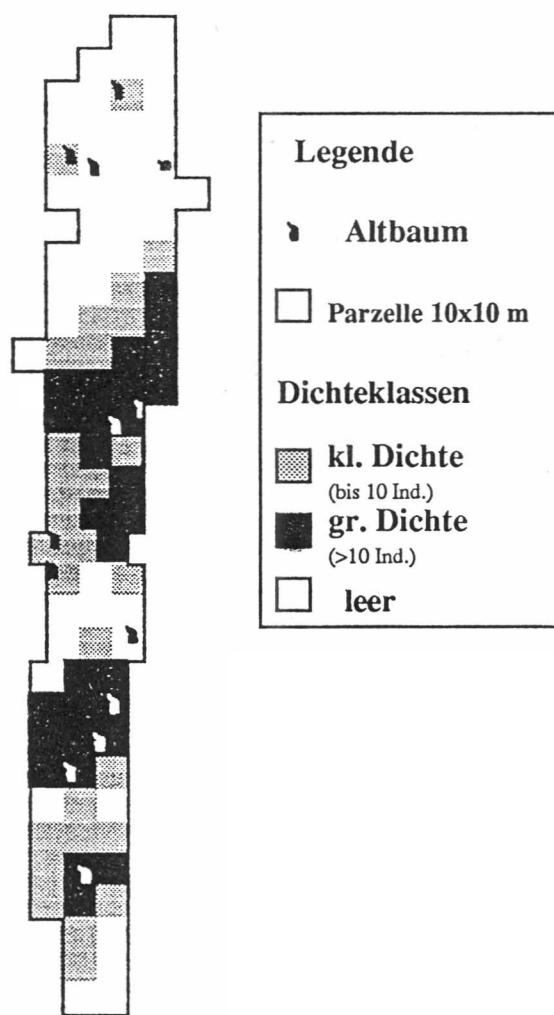


Abb.47a: Dichteverteilung des Jungwuchses (*Pt.h.*)

Es zeigt sich, dass die oben betrachtete Klumpung durch großflächige, zusammenhängende Keimlingsteppiche hervorgerufen wird. Sechs Altbäume stehen in dichtbesiedelten Flächen, vier in schwachbesiedelten und drei in leeren Parzellen.

Tab.13a: DichteVerteilung Jungwuchs (*Pt.h.*)

Größenkl. Altbäume	Anzahl Altbäume	große Dichte		kleine Dichte		leer Parz.
		Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	
Jungwuchs	13	29	89,6	28	10,4	43

Trotz der großen Anzahl Pflanzen auf der Fläche (11 Individuen pro Parzelle bei gleichmäßiger Verteilung) sind 43 % der Fläche frei von Jungwuchs.

Fast ein Drittel der Fläche 29% ist dichtbesiedelt. Auf dieser Fläche befinden sich nahezu 90 % des Jungwuchs. 28 % ist schwachbesiedelt mit 10 % des Jungwuchs. Zehn der Altbäume befinden sich in dicht oder schwach besiedelten Bereichen. Drei stehen in leeren Parzellen.

Keimlinge

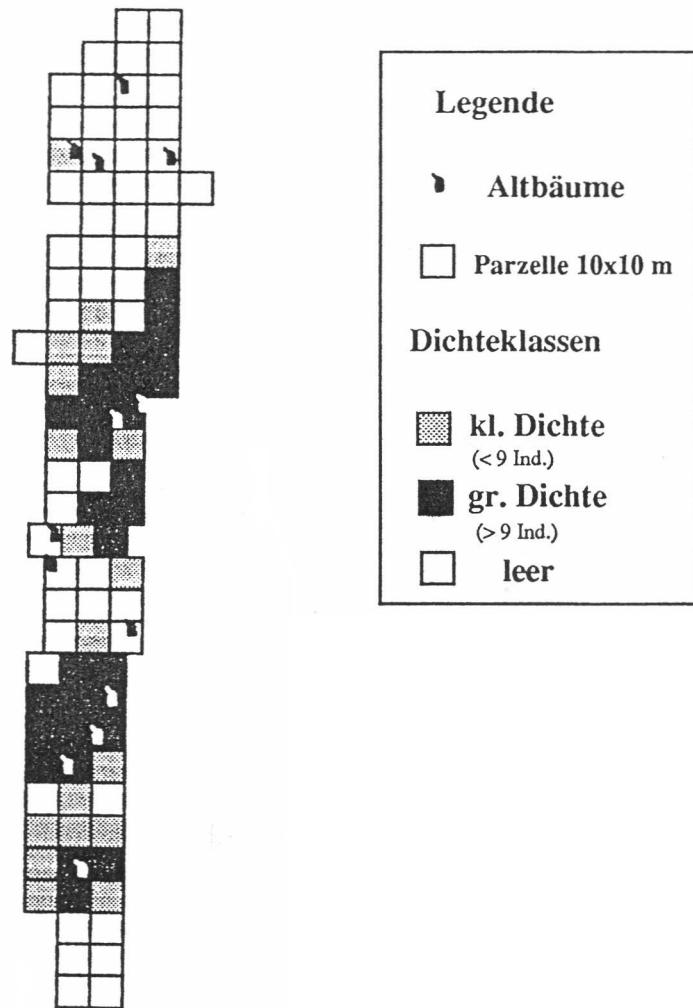


Abb.47b: DichteVerteilung der Keimlinge (*Pt.h.*)

Das Bild ist ähnlich der Verteilung der gesamten Population, da der größte Teil der Population aus Keimlingen besteht. Man findet sechs Altäume in leeren Parzellen, da nicht alle Bäume dieses Jahr gefruchtet haben und in einigen Fällen die Früchte mit dem Wind aus der Fläche getragen wurden. Die meisten Keimlinge befinden sich im Windschatten ihrer Altäume.

Tab.13b: DichteVerteilung Keimlinge (*Pt.h.*)

Größenkl.	große Dichte		kleine Dichte		leer
	Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	Parz.
Keimlinge	28	92,2	19	7,8	53

Über 90 % der Keimlinge finden sich in dichtbesiedelten Parzellen. 53 % der Fläche sind frei von Keimlingen. Die Verteilung der Keimlinge zeigt eine stärkere Konzentration auf den Flächen mit großer Dichte, als die Gesamtpopulation. Nur 7,8 % kommen in schwachbesiedelten Flächen vor.

Jungpflanzen

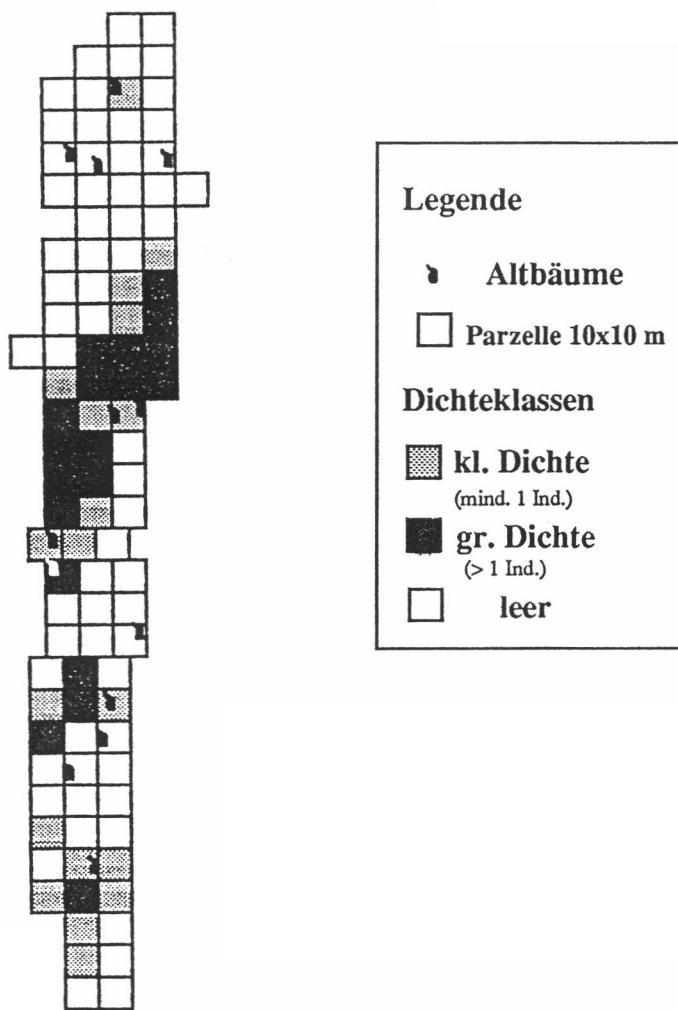


Abb.47c: DichteVerteilung Jungpflanzen (*Pt.h.*)

Die dichtbesiedelten Flächen sind weiter von den Altbäumen entfernt als bei den Keimlingen. Ein Altbaum steht in einer Parzelle mit dichter Besiedlung. Sechs Altbäume stehen in Parzellen mit schwacher Besiedlung und fünf Altbäume in leeren Parzellen.

Tab.13c: DichteVerteilung Jungpflanzen (*Pt.h.*)

Größenkl.	große Dichte		kleine Dichte		leer
	Parz.	Ind. %	Parz.	Ind. %	
Jungpflanzen	19	80,8	19	19,2	62

80,8 % der Jungpflanzen befindet sich in den starkbesetzten Parzellen, 19,2 % in den Schwachbesetzten. Im Ganzen ist immer noch eine deutliche Klumpung zu erkennen. Der Anteil der Individuen in dichtbesiedelten Parzellen hat sich jedoch im Vergleich mit der Population der Keimlinge bzw. der gesamten Population leicht zu Gunsten der schwachbesiedelten Fläche verschoben. Dies spricht für eine Ausdünnung der Keimlinge.

2) Kronendachdichte

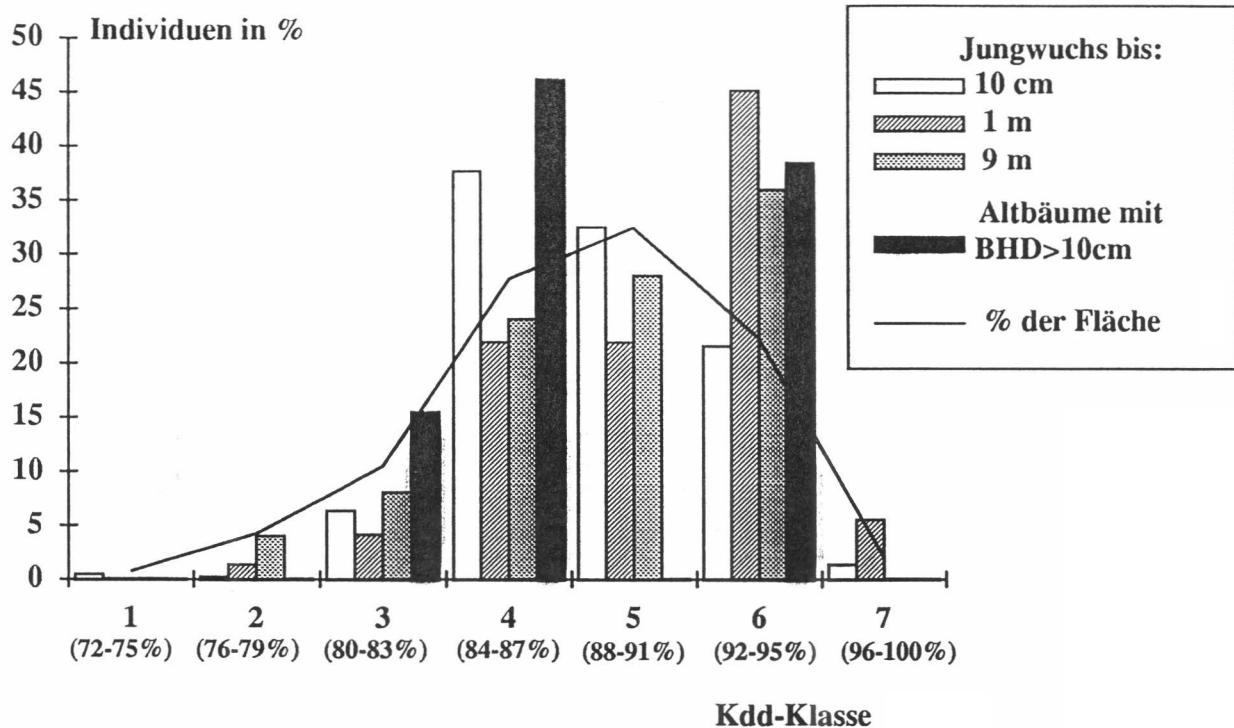


Abb.48: Verteilung der verschiedenen Größenklassen der Pflanzen auf die Kronendachdichteklassen auf der Fläche (*Pt.h.*)

Im Vergleich mit der Häufigkeitsverteilung der Kronendachdichte auf der gesamten Fläche ist das Maximum der Häufigkeitsverteilung der Keimlinge verschoben zu den helleren Bereichen (84-87% Kdd). Die älteren Pflanzen > 0,10 m bis 9 m stehen deutlich häufiger in dunkleren Bereichen (92-95% Kdd).

5.4. Gegenüberstellung der Untersuchungsarten

In diesem Kapitel werden die untersuchten ökologischen Charakteristika der beiden Arten *Pterocarpus hayesii* und *Inga leonis* in tabellarischer Form gegenübergestellt.

Tab.14: Gegenüberstellung der funktionellen Morphologie und Architektur der Untersuchungsarten

Charakteristikum	<i>Inga leonis</i>	<i>Pterocarpus hayesii</i>
1) Blatttyp	xeromorph	hygomorph
a) Stomata	ca. 400 pro mm ² , kleine Stomata	ca. 80 pro mm ² , große Stomata
b) Flächengewicht	0,39 mg/cm ²	1,3 mg/cm ²
c) Oberflächenstruktur	Unterseite behaart mit deutlichen Blattrippen, großer Anteil verholztes Stützgewebe	unbehaart glatt, nur Mittelrippe deutlich ausgebildet, wenig Holzanteil, Träufel spitzen
d) Färbung	dunkelgrün	hellgrün
2) Phänologie	keine trockenzeitliche Rhythmik	trockenzeitliche Rhythmik
a) bes. Ausprägung der Früchte	ca. 0,5 cm dickes Fruchtfleisch	Flugsamen mit zirkulärem papyrusartigem Velum
b) Fruchtproduktion	übers Jahr verteilt, verstärkt zu Beginn der Regenzeit	massenhaft, einmal im Jahr
c) Verbreitung	abhängig von bestimmten Tiergruppen	windverbreitet
4) Habitus		
a) Höhe Ø	17 m	22 m
b) Kronenform	unterschiedlich, oft einseitig	ähnlich, meistens ausgewogen
c) Schlankheitsgrad	84	55
d) H/BHD	1) Höhenzuwachs vorrangig 2) BHD-Zuwachs vorrangig nicht zeitlich korreliert	Höhenzuwachs vorrangig bis ca. 30 m, dann BHD-Zuwachs vorrangig
e) H/Kdm	keine Korrelation	ab 20 m Höhe nimmt der Kdm um das doppelte zu

Tab.15: Gegenüberstellung der Populationsstruktur der Untersuchungsarten

Populationsstruktur	<i>Inga leonis</i>	<i>Pterocarpus hayesii</i>
a) Abundanz (> 10 cm BHD)	2%	2%
b) Dominanz (> 10 cm BHD)	0,16%	0,74%
c) Anzahl/Größenklassen	durchgehend vertreten	nicht durchgehend vertreten, Größe 4 m - 9 m fehlt
d) Verhältnis Altbäume/Jungwuchs	1:5	1:76 89 % Keimlinge
d) Anzahl/BHD	im unteren Bereich, bis 31 cm	durchgehend vertreten, bis 1 m
e) räumliche Verteilung	1) Klumpen mit nächsten Nachbarabständen bis 2 m. 2) Ansammlungen mit nächsten Nachbarabständen zwischen > 4 m - 8 m. 3) zufälliges, vereinzeltes Auftreten von Jungpflanzen.	geklumpt in Keimlingsteppichen

Um die unterschiedliche Populationsstruktur optisch darzustellen, wurde die folgende Darstellung gewählt.

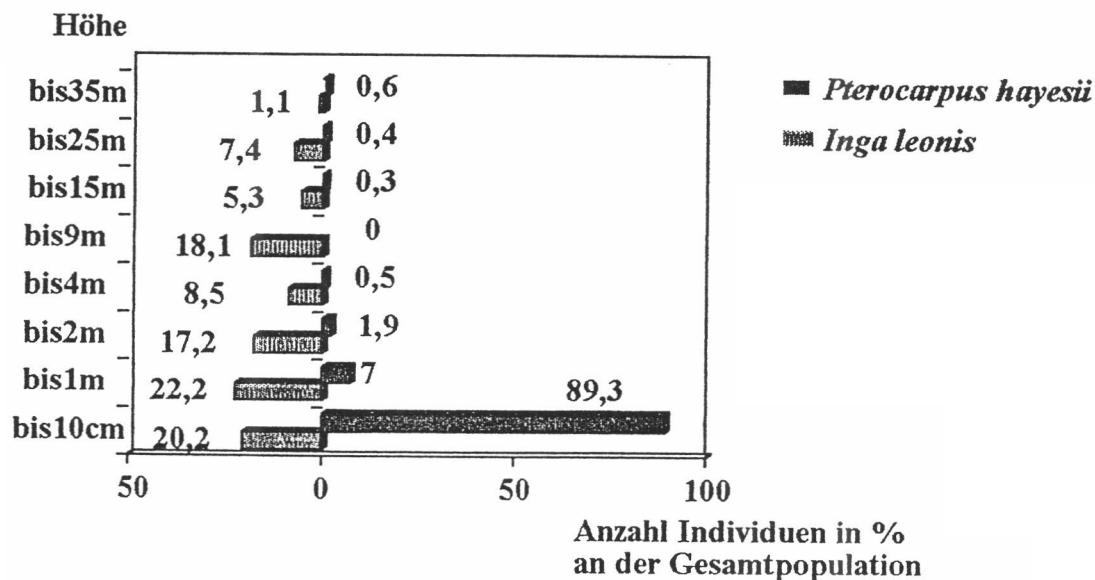


Abb.48: Gegenüberstellung der Größenklassenverteilung von *In.l.* & *Pt.h.*

Inga leonis ist kontinuierlich in den Größenklassen vertreten. Die Bäume 15 Meter sind seltener vertreten. Bei *Pt.h.* findet man eine breite Keimlingsbasis. Die mittleren Größenklassen sind schwach bzw. gar nicht vertreten. Im Vergleich mit der Häufigkeit der Keimlinge vermindert sich der Anteil der Altbäume sehr stark.

6. Diskussion

6.1. Ökologische Parameter des Gesamtbestandes

6.1.1. Klima

Typisch für die klimatischen Verhältnisse in den Tropen ist ein Tageszeitenklima, bei dem die täglichen Temperaturschwankungen größer sind als die jährlichen Schwankungen. Die Jahresniederschlagsmenge ist groß. In Costa Rica liegen die Werte zwischen 1500 mm und 7000 mm (HERRERA, 1985).

Im Untersuchungsgebiet sind die täglichen Temperaturschwankungen in der Trockenzeit höher als in der Regenzeit. Durch die oft fehlende Wolkendecke ist die Sonneneinstrahlung direkter und die Wärmeabstrahlung in der Nacht größer. Die Vegetationsdecke hat eine ausgleichende Wirkung auf die klimatischen Verhältnisse, was sich in der niedrigeren mittleren Temperatur im Bestand mit 19,2°C (Abb.7) gegenüber der Lichtung mit 21°C (Abb.4) ausdrückt.

Das Niederschlagsaufkommen von 5000 mm pro Jahr ist hoch im Vergleich zu Werten aus ähnlichen geographischen Lagen. Bei WALTER und BRECKLE (1984) wird für diese Höhenstufe ein Wert von 2000 - 3000 mm im Jahr angegeben.

Die Verteilung der Niederschläge mit 2 Monaten Trockenzeit bewegt sich am Übergang zum sommertrockenen Feuchtklima. Obwohl in den trockenen Monaten (Januar bis April) die Niederschlagskurve oft noch über der Temperaturkurve liegt (Abb.4), wirkt diese Zeit sich für die Pflanzen als eine Trockenzeit aus (siehe 5.3.2. und SPRENGER, 1992). Das Niederschlagsmaximum liegt im November (880 mm, Abb.4). Dieser Wert wurde außerhalb des geschlossenen Bestandes gemessen. Der im Bestand gemessene Wert liegt ungefähr 30% niedriger (Abb.7). Vergleichbare Interzeptionswerte aus einem epiphytenreichen Wald in Tansania (PÖCS, 1980) betrugen 50%. Werte für natürliche Waldbestände liegen zwischen 15% und 25% (BRUIJNZEEL, 1982). Der hohe Interzeptionswert auf der Untersuchungsfläche ist wahrscheinlich durch die große Zahl an Epiphyten im Bereich des Kronendaches bedingt (siehe auch Abb.11).

Die Klimawerte liegen nach der Einordnung von HOLDRIDGE et al. (1971) im Bereich für prämontane Feuchtwälder der warmen Tropen. Nach der Einteilung von LAUER (1989) liegen die Klimawerte am Übergang vom prämontanen Bereich zum montanen Bereich. Die Niederschlagsverteilung über das Jahr wäre nach dieser Einteilung an der Grenze vom immerfeuchten Klima zum semihumiden Klima.

Durch den starken Einfluß des Reliefs auf das Klima der Untersuchungsregion (besondere, kleinklimatische Bedingungen, VARGAS, 1991) und den in zweifacher Hinsicht gegebenen Übergangscharakter (Übergang vom montanen zum prämontanen und vom semihumiden zum perhumiden Bereich, siehe "Klima" und "Vegetation") müßte die Aufnahme der klimatischen Daten für gefestigte Aussagen über einen wesentlich größeren Zeitraum durchgeführt werden.

6.1.2. Boden

Auf Grund des technischen und zeitlichen Aufwandes konnte im Rahmen der Arbeit keine detaillierte Bodenkartierung auf der Fläche durchgeführt werden. Deshalb soll für die Beurteilung der Bodenverhältnisse nur auf einige typische Charakteristika eingegangen werden.

Die Analyse der Korngrößen des Bodens ergab einen hohen Anteil an grobkörnigem Material in den oberen Bodenschichten. Diese Bedingungen verleihen dem Boden eine gute Entwässerungsfähigkeit. Bei den hohen Niederschlägen in dem Gebiet, ist daß von Vorteil, da keine Staunäße im Boden entsteht und somit eine gute Durchlüftung gegeben ist.

Die Begrenzung des Humusanteils auf die oberen Schichten ist typisch für Andosole (SANCHEZ, 1989). Die klimatischen Bedingungen ermöglichen eine schnelle Umsetzung der organischen Materialien durch Bakterien. Außerdem bestehen bei den meisten tropischen Bäumen Symbiosen mit Mykorrhizapilzen, die daß organische Material der oberen Bodenschicht direkt an die Bäume zurückführen.

Die Verteilung der Nährstoffen in den Bodenhorizonten zeigt an, daß die meisten Nährstoffe sich im Bereich von ca. 1-14 cm befinden. Die Verteilung der Calcium-, Magnesium- und Kaliumionen lässt vermuten, daß sich im Bereich zwischen 14 cm und 47 cm ein Auswaschungs- und ein Einwaschungshorizont befinden. Der Einwaschungshorizont wird von einem ortstein-ähnlichen eisenhaltigen Band durchzogen. Diese Beobachtungen weisen auf eine podsolartige Beschaffenheit dieser Bodenformation hin.

Bestimmend für die Bodenfruchtbarkeit ist die Konzentration der essentiellen Nährelemente wie Stickstoff und pflanzenverfügbares Phosphat. Im Vergleich mit anderen Literaturwerten ist der Stickstoffgehalt des Bodens relativ hoch. Der Gehalt an verfügbarem Phosphat ist eher niedrig (Vergleich mit SANCHEZ, 1989).

Da sich der für die Pflanzen effektive Nährstoffgehalt nach dem Element mit der geringsten Konzentration richtet, ist der Boden eher als mäßig fruchtbar zu beurteilen.

6.1.3. Sukzessionsstadium der Vegetation auf dem Untersuchungshektar

Bei der Auswahl der Untersuchungsfläche ergab sich das Problem, ein im Bezug auf die Vegetation homogenes Gebiet festzulegen. Nach Beobachtung von AUBREVILLE (1938) unterliegen die tropischen Wälder der Mosaik-Zyklus-Theorie. Nach diesem Konzept werden die Lebensräume in Zufallsareale mit unterschiedlichen Sukzessionsstadien unterteilt, die je nach System dieses Lebensraumes von weniger als einem Hektar bis zu vielen Quadratkilometern betragen können (REMMERT, 1989). Da die Artenzusammensetzung und Populationsstruktur abhängig ist vom Sukzessionsstadium des Waldes (Primärwald- & Sekundärwaldarten), soll zuerst der Status der Vegetation auf der Untersuchungsfläche erörtert werden.

Die Beobachtungen der BHD-Verteilung auf dem Untersuchungshektar zeigen, daß es sich um einen Bestand mit großem Anteil an jungen Bäumen handelt. Viele Bäume mit geringem BHD sind Jungwuchs in 'Wartestellung'.

Die Gesamtstammzahl auf dem Hektar (Untersuchungsfläche I, siehe Abb.2) beträgt 600 Bäume mit BHD > 0,10 m. Der Wert, den LAMPRECHT (1986) für südamerikanische Tieflandregenwälder angibt, liegt mit 594 geringfügig niedriger. Der Wert von SPRENGER (1992) auf der Untersuchungsfläche II (Abb.2) in der RFSR liegt mit 541 niedriger als auf der Untersuchungsfläche I. Im Vergleich mit den Werten von SPRENGER (1992) fällt auch auf, daß auf der Untersuchungsfläche I die Bäume mit BHD > 1,20 m fehlen, während sie auf der Untersuchungsfläche II mit einzelnen Individuen vertreten sind. Dies ist ein Hinweis darauf, daß der Bestand auf der Untersuchungsfläche I stärker sekundär beeinflußt ist, da die Bäume höherer Altersklassen fehlen. Da die Untersuchungsfläche II in geschützter Position im Tal lag und die Untersuchungsfläche I einem Bergkamm mit einschloß, ist vermutlich der Einfluß des Windes für diesen Unterschied verantwortlich. Der fehlende Anteil der größeren Bäume im Bestand könnte auch auf einen selektiven Holzeinschlag hinwiesen. Die verschiedenen Möglichkeiten dafür werden im Folgenden betrachtet.

LAMPRECHT (1986) unterscheidet bei seiner Beurteilung der waldbaulichen Ausgangslage in tropischen Wäldern vier Situationen:

- 1) Primärwälder
- 2) Sekundärwälder
 - natürlicher Sekundärwald
 - anthropogen beeinflußter Sekundärwald
- 3) Exploitationswälder mit selektivem Holzeinschlag
- 4) Brandhackbau-Wald-Mosaik

Die letzten beiden Möglichkeiten scheiden auf Grund des steilen Reliefs und der schlechten Erreichbarkeit zur Fläche vermutlich aus. Für ihre Beurteilung wären historische Daten über das Gebiet notwendig, die leider nicht einzusehen waren. Nach Informationen von ORTIZ V. (mündlich, 1992) ist das Gebiet von menschlichem Einfluß unberührt.

Für die erste Möglichkeit spricht das Vorkommen der Primärwaldarten in einem Teil der Fläche. Die große Anzahl verschiedener Arten ist ein weiterer Hinweis, da sich in tropischen Wäldern die Anzahl Arten in der Sukzession bis zu Climaxstadium erhöht (EWUSIE, 1980). Die Lage im Relief der Fläche läßt vermuten, daß dieser Teil mehr windgeschützt ist. Auch sind geringere Inkinationen in diesem Bereich gemessen worden, so das die Bäume weniger durch Windbruch gefährdet wären.

Wenn eine direkte Beeinflussung durch den Menschen ausgeschlossen wird, ist der Sekundärwaldcharakter auf natürliche Einflüsse zurückzuführen. Hierfür kommen der starke Einfluß des Windes auf der Kammfläche und das steile Relief in Frage, die durch ihr Zusammenwirken zu häufigem Baumfall und natürlicher Lichtungsbildung führen.

Es ist nicht auszuschließen, daß es durch die Rodung der umliegenden Wälder zu einer indirekten anthropogenen Beeinflussung kommt. Durch die Entwaldung der umliegenden Gebiete verändert sich die Wasserversorgung der Umgebung. Untersuchungen von KPOS (1989) in isolierten Waldbeständen in Manaus, Brasilien, ergaben ein Austrocknen der Wälder in den Grenzgebieten zur offenen Fläche. Die nach Westen an die RFSR angrenzenden tropischen Trockenwälder trocknen durch die zunehmende Entwaldung immer stärker aus (JANZEN, 1992), was unter Umständen bis zu den Grenzen des Reservates Einfluß nimmt. Das Zusammenwirken dieser Faktoren könnte als Randeffekt die Verhältnisse des Untersuchungsgebietes beeinflussen.

Ein weiterer Randeffekt, der durch die Öffnung der umliegenden Flächen entsteht, gibt windverbreiteten Arten die Möglichkeit in das Gebiet einzuwandern und die Zusammensetzung der Vegetation zu ändern.

Ein großer Teil der Fläche hat eine geringe Kdd. unter 90%, wie sie in gaps beobachtet wird (WITHMORE, 1993). Nur im oberen Bereich der Fläche ist eine durchschnittliche Kdd. über 90% zu beobachten, in die von den steilen Seitenhängen einzelne gaps hineinragen. Im gesamten helleren Bereich ist der Unterwuchs bei den guten Lichtverhältnissen fast flächendeckend, was auf ausreichenden Lichteinfall hinweist. Der Epiphytenbewuchs der meisten Bäume ist auffällig stark und beeinflußt die Kronenform vieler Bäume, wie es für die Nebelwaldstufe typisch ist. Wahrscheinlich ist der starke Epiphytenbewuchs in diesem Fall eher eine Folge des lückigen Bestandes (siehe Abb.10) und des Übergangscharakters des Waldes zum höhergelegenen Nebelwald .

Die Zusammensetzung der Familien der Großbäume ist unterschiedlich. Die Einteilung in Sekundär- und Primärwaldarten wurde nach Informationen über die Familien aus HEYWOOD et al. (1986) vorgenommen. Einerseits gibt es typische Sekundärwaldarten aus den Familien Cecropiaceae, Moraceae und Meliaceae. Andererseits findet man Familien, deren Vertreter eher typisch für Primärwälder sind. Zu ihnen gehören Arten der Lauraceae, Bombacaceae und Sapotaceae. Auffällig ist die räumliche Trennung dieser beiden Sukzessionsstadien auf der Fläche. Die Primärwaldarten fehlen im unteren Bereich der Fläche. Ihr Vorkommen beschränkt sich auf den dunkleren Bereich (Abb.10).

Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Vegetation der Fläche von Primär- und Sekundärwaldanteilen bestimmt wird.

Diese Erwägungen sind wichtig für die Einordnung der Ergebnisse über die beide Untersuchungsarten. Für die Populationsuntersuchung muß man berücksichtigen, ob die Arten sich in einem Grenzbereich ihres natürlichen Verbreitungsareals befinden. Ein Hinweis darauf, daß dies bei *Pterocarpus hayesii* der Fall ist, ist die Beobachtung, daß *Pterocarpus hayesii* auf den gegenüberliegenden Hängen im Innern des Reservates (z.B. Untersuchungsfläche II) nicht gefunden wurde. *Inga leonis* findet sich auch auf der anderen Fläche.

Die geringen Abundanzen der untersuchten Baumarten im Gesamtbestand spiegeln die sehr heterogene Artenzusammensetzung dieser Waldformation wider. In einem Bestand, in dem man im Durchschnitt 80-100 verschiedenen Baumarten pro Hektar (HOLDRIDGE et al., 1971, HEANLY & PROCTOR, 1990) gehören Bäume mit 13 Individuen pro Hektar zu den häufigeren Arten im Bestand.

Die beiden Untersuchungsobjekte *Inga leonis* und *Pterocarpus hayesii* zeigen sehr unterschiedliche morphologische, phänologische und reproduktionsbiologische Ausprägungen. Diese Unterschiede sollen im nächsten Teil der Diskussion verglichen werden.

6.2. Vergleich der Überlebensstrategien von *Inga leonis* und *Pterocarpus hayesii*

6.2.1. Funktionelle Morphologie, Phänologie und Architektur

In Untersuchungen vieler Autoren (RICHARDS, 1952, VARESCHI 1980, VICKERY, 1984) über tropische Wälder wird betont, daß die Blattformen der Bäume sehr ähnlich sind. Sie geben dem Wald ein gleichförmiges Aussehen, obwohl ein Bestand aus vielen unterschiedlichen Arten zusammengesetzt ist. Die zwei Blattformen, die VARESCHI (1980) als typische Blätter in extrem unterschiedlichen tropischen Waldformen definiert, sind :

- 1) das kurzlebige, hygromorphe Blatt in trockenkalten Wäldern
- 2) das xeromorphe Blatt in Passat- und Monsunwäldern mit kurzer Trockenzeit.

Bei WALTER & BRECKLE (1986) wird bemerkt, daß "...die Baumarten der zonalen Vegetation stets den Blatttypus besitzen, der unter den jeweiligen klimatischen Bedingungen die größtmögliche Produktion gewährleistet.".

Im prämontanen Regenwald der RFSR findet man im gleichen Waldtyp diese unterschiedlichen beiden Blattformen nebeneinander. Warum dies der Fall ist wird im Folgenden an Hand verschiedener Charakteristika der Arten erörtert.

Morphologische Untersuchungen geben in einem gewissen Rahmen Auskunft über die physiologischen Eigenschaften von Blättern (NAPP-ZINN, 1984, LARCHER, 1980).

Inga leonis hat zahlreichere, kleinere Stomata, die regelmäßiger über die Blattunterseite verteilt sind, als *Pterocarpus hayesii*. Nach LARCHER (1980) befähigt eine Konstellation, wie sie bei *Inga leonis* auftritt zu schnellerer, effektiverer Wasserregulation. Eine große Zahl kleiner Stomata wird von KAUSMANN & SCHIEWER (1989) und NAPP-ZINN (1984) als Merkmal von xeromorphen Blättern gewertet. In einer Untersuchung von MEDINA (1988) sind Werte von trockenresistenten Pflanzen im Regenwaldgebiet am Rio Negro in Brasilien angegeben. Er findet einen durchschnittlichen Wert von 346 Stomata pro mm². Dies entspricht ungefähr dem Wert bei *Inga leonis*(400 Stomata/mm²).

Bei *Inga leonis* ist der Blattquerschnitt kompakter als bei *Pterocarpus hayesii*. Das Flächengewicht der Blätter von *Pterocarpus hayesii* beträgt ein Viertel des Gewichtes von *Inga leonis*. dieser Unterschied besteht durch den größeren Anteil an Stützgewebe und die kompaktere Struktur des Mesenchyms bei *Inga leonis*

Die Blätter von *Inga leonis* sind härter und stabiler als die von *Pterocarpus hayesii*. Ein kompaktes Mesenchym und ein ausgeprägtes Stützgewebe sind nach NAPP-ZINN (1984) weitere Merkmale für xeromorphe Blätter.

Phänologische Erscheinungen stehen im engen Zusammenhang mit den klimatischen Verhältnissen. In Untersuchungen von FRANKIE et al. (1974), JANZEN (1967) und OPLER et al. (1980) in costaricanischen Feucht- und Trockenwäldern finden sich viele Hinweise auf regelmäßige phänologische Erscheinungen bei Bäumen. Phänologische Untersuchungen geben auch Auskunft über die Reproduktion und Verbreitung, die sich in der räumliche Verteilung und Populationsstruktur der Pflanzen ausdrücken.

Die Untersuchungsarten zeigten beide eine Periodizität in ihren phänologischen Erscheinungen. *Pterocarpus hayesii* blüht und fruchtet nur einmal im Jahr (Abb.40). *Inga leonis* blüht verstärkt nach der Trockenzeit, aber man findet über das ganze Jahr verteilt immer wieder junge Früchte an den Bäumen (Abb.23).

Die phänologischen Beobachtungen zeigen Übereinstimmungen mit der Ausprägung der Blattmorphologie. *Pterocarpus hayesii*, mit hygromorphen Blättern, gehört zu den regengrünen Arten, die in der Trockenzeit ihr Laub abwerfen. *Inga leonis*, mit xeromorphen Blättern, ist ein immergrüner Baum. Beide Bäume zeigen also in unterschiedlicher Weise Anpassungen an Wasserstress. Da sie zu den häufigeren Arten auf der Untersuchungsfläche gehören, scheint diese Anpassung ein Vorteil für die Bäume in diesem Gebiet zu sein.

Die stark saisonalen Erscheinungen bei *Pterocarpus hayesii* sind eindeutig mit der Trockenzeit korreliert. Es handelt sich um einen ökophysiologischen Typ, wie er unter Punkt 1) von VARESCHI (1980) beschrieben wird. Hierbei handelt es sich eindeutig um eine Anpassung an Trockenzeit.

Die Ergebnisse der Analyse der Wuchsformparameter ergibt unterschiedliche Stellungen der Arten im Bestand. *Pterocarpus hayesii* gehört eindeutig zu den dominanten Bäumen im Bestand, die das obere Kronendach bilden. Anders als bei *Inga leonis* ist die Krone der einzelnen Individuen immer ähnlich ausgebildet mit geringen Anpassungen an den Standort.

Wahrscheinlich hat der Baum eine endogen begrenzte Wuchshöhe. Freistehend schließt er vermutlich auf maximale Endhöhe auf (starkes Jugendwachstum) und wächst danach nur noch in die Breite. Ob er auch unter schlechten Lichtbedingungen sozusagen in 'Wartestellung' durchhält, konnte auf Grund der geringen Individuenzahl nicht festgestellt werden.

Das Loch, das sich in der Populationsstruktur durch das Fehlen einer bestimmten Größenklasse ergibt und das durchgehende Auftreten der Altbäume in den verschiedenen BHD-Klassen sind Hinweise auf die Form der Verjüngung. Die Auszählung der Zuwachsringe ergab eine großes Potential an älteren Bäumen (Tab.10), jedoch wenige mittleren Alters. Diese Struktur ist nach Beobachtungen von LAMPRECHT (1986) typisch für langlebige Pionierbaumarten. "Wenn diese Arten einen Sekundärwald besiedeln, finden sie gute Verjüngungsbedingungen vor.

Im Verlauf der Sukzession verändert sich die Zusammensetzung des Waldes, sodass die Verjüngung der Art nur noch selten und zufällig möglich ist. Da die Altbäume in ihrer dominanten Stellung sehr langlebig sind, können sie sich trotzdem noch im Bestand halten" (LAMPRECHT, 1986).

Für *Pterocarpus dalbergoides* wurde in Indonesien auf einer 16jährigen Plantage eine Mittelhöhe von 22 m erreicht und der mittlerer BHD betrug 17 cm (LAMPRECHT, 1986). Diese Werte zeigen eine große Übereinstimmung mit den im Feld gemessenen für *Pterocarpus hayesii* (Abb.10), obwohl die Bäume unter optimierten Plantagenbedingungen sicher schneller wachsen.

Inga leonis zeigt einen unterdrückten Wuchs. Gegenüber *Pterocarpus hayesii* bildet *Inga leonis* geringere Stammumfänge. Entweder werden die Bäume nicht so alt, oder das Stammwachstum tritt früh hinter der Kronenbildung und der Reproduktionsaktivität zurück. Durch das Fehlen der Bohrkerne, kann hierüber keine weitere Aussage getroffen werden.

Für die Stellung von *Inga leonis* im Bestand der Untersuchungsfläche gibt es verschiedene Erklärungsmöglichkeiten:

- 1) Schattbaumart am unteren Rand des Kronendaches
- 2) Pionierbaumart an untypischem Standort, bedingt durch
 - a) sukzessionsabhängige Standortveränderung
 - b) Grenze des natürlichen Verbreitungsareals

In der Literatur findet man Hinweise darauf, daß die meisten Arten der Gattung *Inga* als Pionierbäume der frühen Sukzessionsstadien und entlang von Flussläufen auftreten (LEON, 1966). Auch OLDEMAN (1976) beobachtete *Inga*-Arten neben *Cecropia*-Arten und *Ochroma*-Arten als frühe Pionierart. Wenn diese Annahme auch für die Untersuchungsart gilt, wäre das Habitat der Untersuchungsfläche und ihr Vorkommen am unteren Kronenrand eher untypisch für die Art. Daraus würden sich auch die stark unterschiedlichen Wuchsformen erklären, die man auf der Fläche findet. Es würde die Vermutung nahe legen, daß die Art unter sehr unterschiedlichen Lichtverhältnissen überleben kann und bei guten Lichtverhältnissen ein starkes Höhenwachstum zeigt.

Die Anpassungen der Blätter an Trockenheit lassen vermuten, daß die Art offene Bestände besiedelt, in denen sie extremer Sonneneinstrahlung ausgesetzt ist.

In LAMPRECHT, (1986) findet man einen Hinweis darauf, daß *Inga*-Arten als niedrig bleibende Schattbaumarten vorkommen.

LEIBERMANN et al., (1985) beobachten im Tieflandregenwald von Costa Rica (Station La Selva) *Inga*-Arten als schnellwachsende Baumarten im oberen Kronendach.

Man findet offensichtlich viele verschiedene Anpassungen in der artenreichen Gattung *Inga*. Da über die Untersuchungsart keine Literaturangaben vorliegen, kann man nur vermuten, welche Möglichkeit zutrifft. Die geringe Anzahl der erwachsenen Individuen stellt einen weiteren Unsicherheitsfaktor dar.

Da verschiedene Beobachtungen den späten Sekundärwuchscharakter der Vegetation bestätigt haben, könnte man auf Punkt 2a) schließen.

Nach den Betrachtungen über die Vegetation auf dem Untersuchungshektar und dem Vorkommen der zwei ökologisch sehr unterschiedlichen Baumarten kann man vermuten, daß es sich bei der Vegetation um einen Waldtyp des Zonoökoton I/II (nach WALTER & BRECKLE, 1984) handelt, mit relativ hohen Jahresniederschlägen und einer kurzen Trockenzeit. Wenn man die Lage des Reservates in der großklimatische Aufteilung der Region von der Pazifikseite bis zur Atlantikseite betrachtet, befindet sich das Gebiet auf der Grenze vom immerfeuchten Klima zum wechselseuchten Klima.

Die schrittweise Änderung der Vegetationszusammensetzung in den Übergangsgebieten ist bedingt durch die Änderung der Hydraturverhältnisse in den Stockwerken des Waldes. Eine mäßig ausgeprägte Trockenzeit wirkt sich zuerst in den oberen Schichten des Waldes aus, in denen die Sonneneinstrahlung direkter ist und zu größeren Evaporationsdefiziten führt. Deshalb wandern zuerst im Bereich des oberen Kronendaches regengrüne Arten wie z.B. *Pterocarpus hayesii* ein. In Richtung der semihumiden Gebiete nimmt die Zahl der regengrünen Arten in den Schichten des Waldes von oben nach unten zu.

6.2.2. Verjüngung

Die Verbreitungsökologie von Pflanzen ist ein wichtiges Mittel, um die Struktur und Funktion der komplexen Systeme tropischer Wälder zu verstehen (KUBITZKI, 1984). Die Verjüngung mit der Verbreitung der Samen und der Etablierung der Keimlinge stellt im Lebensrhythmus der Bäume die empfindlichste Stelle dar. Vom Erfolg dieser Phase ist es abhängig, ob der Baum sich im Bestand etablieren und vermehren kann (TERBORGH, 1990). Zunächst beeinflussen abiotische Faktoren wie Licht, Wasser und Bodenqualität die Überlebenschancen des Jungwuchses. Die Auswirkungen der Lichtbedingungen auf das Wachstum der Keimlinge wurden von verschiedenen Autoren untersucht (LOACH, 1967; AUGSPURGER, 1983; LIEBERMANN et al., 1985; HOWE, 1986).

LIEBERMANN et al., (1985) beobachteten drei verschiedene Anpassungsmodi an Lichtverhältnisse:

- 1) Schattbaumarten
- 2) schattentolerante Lichtbaumarten
- 3) schattenintolerante Lichtbaumarten

Nach den Überlegungen in 6.1.1. kann man *Pterocarpus hayesii* zu den langlebigen Pionierbaumarten rechnen. Die Keimlinge finden sich häufiger in hellen Positionen. Durch die Windverbreitung werden die Früchte oft in Lichtungen hineingeweht. Im Verlauf der Zeit wird der Jungwuchs wahrscheinlich von schnellerwachsenden Pionerpflanzen überwuchert, was sich in der Verschiebung der Häufigkeitsverteilung (Abb.48) der älteren Jungpflanzen zu den dunkleren Bereichen zeigt. Da der mittlere Bereich der Größenklassen fehlt kann man vermuten, daß der Baum unter schlechten Lichtverhältnissen nicht überlebt. *Pterocarpus hayesii* wäre nach diesen Ergebnissen als schattenintolerante Lichtbaumart einzurufen, die große Lichtungen für ihre Verjüngung benötigt.

Im Allgemeinen gehören *Inga*-Arten zu den Lichtbaumarten (LEON, 1966; JANZEN, 1991). Für *Inga leonis* erkennt man keine Bevorzugung bestimmter Lichtverhältnisse. Vermutlich handelt es sich um eine schnellwachsende, schattentolerante Pionierbaumart, die unter guten Lichtverhältnissen zum oberen Kronendach aufschließt, sich unter schlechten Lichtverhältnissen aber auch als Opportunist in kleinen Lichtungen und am Rand von großen Lichtungen halten kann.

Die Trockenzeit, die von den Altbäumen (besonders *Pterocarpus hayesii*) im oberen Bereich des Kronendaches gewisse Anpassungen verlangt, scheint für die Keimlinge und den Jungwuchs nicht so eine starke Beeinflussung zu sein. Dies wird durch die Beobachtung gestärkt, daß die Jungpflanzen von *Pterocarpus hayesii* nicht so einen ausgeprägten Blattwurf zeigen wie die Altbäume. Ein Grund dafür könnten die stabileren Hydraturverhältnisse im Unterwuchs des Waldes sein WALTER & BRECKLE (1984).

Über die Abhängigkeit der Keimlingsverteilung von den Bodenverhältnissen kann aus den Ergebnissen dieser Arbeit keine Aussage gemacht werden.

Der Einfluß der biotischen Faktoren wie intra- und interspezifische Konkurrenz, Herbivore und Pathogene steht im engen Zusammenhang mit den abiotischen Bedingungen. Bei den beiden Untersuchungsarten findet man zwei umgekehrte Strategien zur Steigerung der Konkurrenzfähigkeit.

Die Betrachtung der räumlichen Verteilung und der Populationsstruktur haben gezeigt, daß die Keimlinge von *Inga leonis* eher vereinzelt auf der Fläche auftreten und daß die Größenklassen ungefähr ähnlich stark vertreten sind. Letzteres zeigt, daß die Regeneration der Art auf der Fläche gegeben ist, obwohl wenige Keimlinge nachgeliefert werden (vergleiche *Pterocarpus hayesii*). Es ist vorstellbar, daß das vereinzelte Vorkommen des Jungwuchses es für Fressfeinde schwierig macht, die Population nachhaltig zu schädigen, da sie sehr lange nach Pflanzen der gleichen Art suchen müssen. Dazu kommt, daß die Blätter sehr sklerenchymhaltig sind, was eine Anpassung der Herbivoren an diese Verhältnisse erfordert. Das Zusammenwirken dieser Faktoren stellt eine "Vermeidungsstrategie" von Fressfeinden dar.

Die Strategie, die man bei *Pterocarpus hayesii* beobachtet, weist genau auf das Gegenteil hin. Die Keimlinge treten in Teppichen auf, was es für Herbivore ein attraktives Ziel darstellt. Die Größenklassenverteilung zeigt eine breite Keimlingsbasis und eine hohe Jugendsterblichkeit. Im Gegensatz zu *Inga leonis* zeigt sich hier eine Art "Opferstrategie". Diese Strategie funktioniert natürlich nur, wenn einige Individuen überleben. Untersuchungen von an anderen Arten die Keimlingsteppiche bilden (CLARK & CLARK, 1984, 1985; JANZEN, 1975) haben gezeigt, daß die Keimlingspopulation stark reduziert wird. Es bleiben jedoch meistens Keimlinge am Rand der Teppiche stehen. Das saisonale Auftreten der Keimlinge und das Vorkommen von ölhaltigen Substanzen in den Blättern, wie es bei *Pterocarpus hayesii* beobachtet wird, können dem Herbivorenbefall entgegenwirken. Die übrigen Keimlinge haben somit eine größere Chance zu überleben.

Zusammenfassung

In der Untersuchung werden die Populationsstruktur und Verbreitungsstrategien der Leguminosenarten *Inga leonis* und *Pterocarpus hayesii* analysiert und gegenübergestellt. Das Untersuchungsgebiet war eine einen Hektar große Fläche in der 'Reserva Forestal de San Ramón in Costa Rica'.

Die klimatischen Bedingungen in dem Gebiet schließen eine mäßig ausgeprägte Trockenzeit ein.

Bedingt durch die Lage der Fläche auf einem Bergkamm am Rand des geschlossenen Waldbestandes des Reservates entsprach die Vegetation auf der Fläche einem späten Sukzessionsstadium mit Übergängen zum Climaxwald. An Hand der Artenzusammensetzung, besonders dem Vorkommen der beiden Untersuchungsarten auf der Fläche, wird erörtert, in wie fern Grenzeffekte der umliegenden entwaldeten Flächen Einfluß auf das Gebiet nehmen. Die beiden untersuchten Arten stellen zwei ganz unterschiedliche Lebens- und Verbreitungsstrategien dar.

Pterocarpus hayesii ist eine schattenintolerante Lichtbaumart, deren ausgewachsene Individuen zur oberen Kronendachschicht aufschließen und sehr langlebig sein können. Die Keimlinge finden sich bevorzugt in großen Lichtungen, in die sie durch die massenhafte Windverbreitung im November-Dezember hineingeweht werden. Die Verbreitungsweise ist eine 'Opferstrategie', bei der zum Vorteil weniger überlebender Individuen viele Keimlinge sterben.

Inga leonis entspricht in ihrer Wuchsform auf der Fläche einer schattentoleranten Lichtbaumart. Selbst die ausgewachsenen Individuen erreichen keinen großen Umfang. *Inga leonis* kann sowohl als ausgewachsener Baum als auch als Jungpflanzen unter sehr unterschiedlichen Lichtbedingungen bestehen. Durch die zoolochre Verbreitungsweise ist die Plazierung der Samen willkürlich und vereinzelt. Die morphologischen Anpassungen und die räumliche Verteilung stellen eine 'Vermeidungsstrategie' dar, die es dem Baum wahrscheinlich durch eine breites ökophysiologisches Potential ermöglicht, an unterschiedlichen Standorten zu bestehen.

Insgesamt zeigt diese starke Varianz an Überlebensformen aus der selben Pflanzenfamilie auf ein und der selben Untersuchungsfläche, wieviel verschiedene potentielle Nischen man in tropischen Wäldern auf kleinem Raum finden kann.

Schlußwort

Die vergleichende Morphologie kombiniert mit Betrachtungen über die Verbreitungsweise und Populationsstruktur stellen einfache, schnelle Untersuchungsmethoden dar. Mit ihrer Hilfe und der heute existierenden Literatur ist es möglich in relativ kurzer Zeit ein Bild von der Lebensweise einer Art zu bekommen. Durch die vielen Wechselbeziehungen der inter- und intraspezifischen Konkurrenz ist so eine Momentaufnahme jedoch nur mit längerfristigen und zusätzlichen physiologischen Untersuchungen zu festigen und zu vervollständigen.

Literatur

- ARA-Arbeitsgemeinschaft Regenwald und Artenschutz, 1989:
Schutz der tropischen Regenwälder, Stellungnahme der ARA für die Enquête-Kommission des Deutschen Bundestages "Vorsorge zum Schutz der Erdatmosphäre". Selbstverlag, Bielefeld.
- AUBREVILLE, A. 1938:
La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. Ann. Ac. Sci. colon (Paris) 9:1-245.
- AUGSPURGER, C.K. 1983:
Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. Oikos 40: 189-196.
- BERGOING, J.P.& BRENES, L.G.1978:
Mapa Geomorphologico de Costa Rica, 1:1.000.000. Instituto Geographico National, San José, Costa Rica .
- BLISS, C.I. 1967:
Statistics in Biology, Volume I. McGraw-Hill Book Company, New York.
- BORMANN, F.H.& BERLYN, G.1980:
Age and growth rate of tropical trees : New directions of research. School of forestry and environmental studies, Yale University, New Haven. 137 S.. Bulletin No. 94..
- BRUIJNZEEL, L.A. 1982:
Hydrological and biochemical aspects of man-made forests in south-central Java, Indonesia. Amsterdam, Diss.
- CLARK, D.A. & CLARK D.B. 1984:
Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. The American Naturalist 124: 769-788.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1985:
Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. Ecology 66(6): 1884-1892.
- DAWKINS, H.C. 1958:
The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institut, University of Oxford, Paper No. 34.
- ELLENBERG, L. 1990:
Entwicklungsproblem Costa Ricas-Eine Einführung. In ELLENBERG, L. & BERGEMANN A. (eds.): Entwicklungsprobleme Costa Ricas, Fort Lauderdale. Verlag Breitenbach, Saarbrücken.
- EWUSIE, Y.J. 1980:
The development and nature of tropical communities. Heinemann.

- FRANKIE, G.W., et al. 1974:
Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of ecology 62: 881-919.
- GOLDAMMER, J.G. 1992:
Tropical forest in transition, ecology of natural and anthropogenic disturbance processes.
Birkhäuser-Verlag, Basel, Boston, Berlin.
- GOMEZ P., L D.1986:
Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica .
- HEANLY, A. & PROCTOR, J. 1990:
Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology, 6:307-320.
- HERRERA, W.1985:
Clima de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal A Distancia, San Josè, Costa Rica, .
- HEYWOOD, V.H. (ed.)et. al. 1982:
Blütenpflanzen der Welt. Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Stuttgart.
- HOHEISEL, H. 1976:
Strukturanalyse und Waldtypengleiderung im primären Wolkenwald San Eusebio in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Forstliche Fakultät Göttingen, Dissertation.
- HOLDRIDGE, L.R. et. al. 1971:
Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, New York.
- HOWE, H.F. 1986:
Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In MURRAY, D.R. 1986: Seed dispersal.
Academic Press, Sydney.
- JANSSON, B. 1966:
Random Numbers Generators. Viktor Petterssons Bokindustri Aktiebolag, Stockholm.
- JANZEN, D.H. 1970:
Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. 1975:
Ecology of plants in the tropics. Butler & Tanner Ltd., Frome and London.
- JANZEN, D.H. 1978:
Seedling patterns of tropical trees. In THOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. 1978:
Tropical trees as living systems, Cambridge University Press, Cambridge.

- JANZEN, D.H. 1988:
Tropische Trockenwälder-die am stärksten bedrohten Ökosysteme der Tropen. In WILSON, E.O. (ed.) 1992: Ende der biologischen Vielfalt? Spektrum, Akad. Verl., Heidelberg-Berlin-New York.
- JANZEN, D.H. 1991:
Historia natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- KAPOS, V. 1989:
Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brasilian Amazon. Journal of Tropical Ecology, 5:173-185.
- KAUSSMANN, B. & SCHIEWER,U.1989:
Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag Stuttgart-New York
- KNIGHT, D.H. 1975:
An analyses of late secondary succession in species-rich tropical forest. In GOLLEY, F.B. &
- LAUER, W. 1989:
Climate and weather. In LIETH, H. & WERGER, M.J.A. 1989: Ecosystems of the world 14B. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- MEDINA, E. 1975:
Tropical ecological systems-Trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- KÖRNER, CH., SCHEEL, J.A., BAUER, H.1979:
Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. Photosynthetica 13, 45 - 82..
- KUBITZKI, K. 1984:
The dispersal of forest plants. In PRANCE, G.T. & LOVEJOY, T.E. (eds.) 1984: Key environments Amazonia. Pergamon Press, Oxford-New York-Toronto-Sydney-Frankfurt.
- KÜPPERS M. 1991:
Die Bedeutung des Wechselspiels von Photosynthese, Blattpopulation und pflanzlicher Architektur für Wachstum und Konkurrenzkraft. In SCHMID B. &
- LAMPRECHT, H. 1986:
Waldbau in den Tropen. Verlag P. Parey, Hamburg-Berlin.
- LARCHER, W.1980:
Physiological Plant Ecology . 2. Auflage. Springer, Berlin-Heidelberg-New York .
- LEON, J. 1966:
Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). Ann. Missouri Bot. Gard. 53:365-59.

- LIEBERMANN, D. et al. 1985:
Growth rate and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1:97-109.
- LOACH, K. 1967:
Shade tolerance in tree seedlings. *New Phytol.* 66, 607-621, London.
- MADRIGAL, R. & ROJAS. 1980:
Mapa Geomorfológico de Costa Rica, 1:200.000, SEPSA, OFIPLAN, San José.
- MEDINA, E. 1990:
Sclerophyll and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forest of upper Rio Negro Region. *Biotropica* 22(1): 51-64.
- MYERS, N. 1988:
Tropical forest and their species: Going, going...?
- NAPP-ZINN, K. 1984:
Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzeanatomie VIII/2A, Bornträger, Berlin.
- OLDEMAN, R. 1976:
Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In
- ORTIZ V., R. (ed.) 1991:
Memoria de Investigación, Reserva Forestal San Ramón. Serie Catedra Universitaria, Costa Rica.
- PÓCS, T. 1980:
The epiphytic biomass and its effects on the water balance of two rain forest types in the Uluguru mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Bot. Hung.*, 26: 143-167.
- REMMERT, H. 1989:
Ökologie, ein Lehrbuch. 4. Auflage, Springer-Verlag, Berlin.
- RICHARDS, P.W. 1952:
The tropical rain forest-An ecological study. Cambridge University Press, Cambridge-London-New York-Melbourne.
- SACHS, L. 1972:
Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- SANCHEZ, P.A. 1989:
Soils. In LIETH, H. & WERGER, M.J.A. 1989: *Ecosystems of the world 14B*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.

SCHMID, B. 1991:
Konkurrenz bei Pflanzen. In SCHMID B. & STÖCKLIN J. (ed.): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

SPRENGER, A. 1992:
Populationsökologische Untersuchungen von Plinia salticola (Myrtaceae) in prämontanen Regenwald der Cordillera de Tilarán (Costa Rica). Universität Hohenheim, Diplamarbeit.

STÖCKLIN J. (ed.):
Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

SYNNOTT, T.J. 1979:
A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests. Tropical Forestry Papers No. 14, Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institut, University of Oxford.

TERBORGH, J. 1990:
Seed und fruit dispersal-commentary. In BAWA, B.S. & HANDLY, M. (eds.) 1990:
Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and Biosphere Series, Volume 7, The Parthenon Publishing Group.

THOMAS, P. 1990:
Reiseführer Costa Rica mit Landeskunde. Tucan Verlag, Stuttgart-München.

THOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H.:
Tropical trees as living systems, Cambridge University Press, Cambridge.

TSCHARNTKE, T. 1991:
Die Auswirkungen von Herbivorie auf Wachstum und Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen. In SCHMID B. & STÖCKLIN J. (ed.): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

VARESCHI, V. 1980:
Vegetationsökologie der Tropen. Ulmer Verlag, Stuttgart.

VARGAS, G. 1991:
Algunas consideraciones geográficas, geológicas y ecológicas de La Cuenca del Rio San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. In ORTIZ V.: *Memoria de investigaciones Reserva Forestal de San Ramon*.

VICKERY, M. 1984:
Ecology of tropical plants. John Wiley & Sons, Chichester-New York-Brisbane-Toronto-Singapore.

WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. 1984:
Ökologie der Erde, Band II. Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

- WALTER, H. 1984:
Vegetation und Klimazonen. Eugen ulmer Verlag, Stuttgart.
- WEYL, R.1980:
Geology of Central America. Beiträge zur Regionalen Geologie der Erde. 15. Bornträger, Berlin.
- WITHMORE, T.C. 1993:
Tropische Regenwälder. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin-New York.

Anhang I

Tab.. Wuchsformparameter der Bäume mit BHD > 0,10 m, *Inga leonis*

Baum-nr.	BHD [m]	Stammkreis-fläche [m ²]	Höhe [m]	Kronen-tiefe [m]	Schlank-heitsgrad (H/BHD)	Kronen-form	Kronen-durch-messer
2	0,28	0,018	15,1	7,8	62,9	30	9,5
50	0,20	0,003	16,4	2,9	82,0	50	4,55
73	0,15	0,002	24,3	3,0	162,0	50	2,55
180	0,15	0,002	18,0	5,2	120,0	40	4,25
251	0,22	0,004	20,0	9,7	91,0	30	14,5
240	0,21	0,004	12,0	6,0	57,1	40	5
309	0,29	0,007	15,6	8,6	53,8	20	10
320	0,19	0,003	33,6	16,2	176,6	30	6,5
389	0,31	0,008	22,9	18,1	29,0	40	7,75
444	0,15	0,002	10,8	8,1	72,1	30	3,5
470	0,12	0,001	8,9	7,1	74,1	30	3,25
487	0,16	0,002	10,9	6,8	68,3	30	5,25
I 1	0,25	0,005	12,0	6,0	48,0	30	8

Tab.: Wuchsformparameter der Bäume mit BHD > 0,10 m, *Pterocarpus hayesii*

Baum-nr.	BHD	Stammkreis-fläche [m ²]	Höhe [m]	Kronen-tiefe [m]	Schlank-heitsgrad (H/BHD)	Kronen-form	Kronen-durch-messer
P1	0,5	0,02	30,1	9,7	60,1	30	8
133	0,4	0,013	27,2	16,2	68,0	30	11
P2	1,0	0,08	29,3	14,5	29,3	20	12,5
P3	0,5	0,017	12,2	4,2	24,3	30	5
200	0,21	0,004	6,3	2,3	30,0	10	5
224	0,18	0,003	12,8	5,2	70,9	20	4,25
P9	0,2	0,003	16,5	3,6	82,5	30	5,5
P4	0,8	0,05	30,0	4,0	37,5	30	9
P5	0,8	0,05	29,3	10,1	36,6	30	9
P7	0,4	0,012	20,7	10,9	51,7	20	8
P8	0,2	0,003	18,1	12,0	90,3	20	5
459	0,2	0,013	15,0	6,0	75,0	50	liegend
P6	0,5	0,013	31,6	8,0	63,2	40	liegend

Anhang II

Tab.: Daten Jungwuchs *Inga leonis*

X	Y	Höhe	Licht	Steigung
2150	12200	0.10	4	1
2150	12320	0.10	4	1
3500	13880	0.10	5	6
1400	15120	0.10	5	5
1750	16450	0.10	5	1
1080	19950	0.10	6	3
1200	19750	0.10	6	3
1380	19920	0.10	6	3
3370	19550	0.10	6	5
4260	19840	0.10	6	6
3300	20010	0.10	6	3
2250	21400	0.10	6	4
2520	23650	0.10	5	1
4250	23670	0.10	6	5
4380	23880	0.10	6	5
4500	23800	0.10	5	5
2210	24390	0.10	5	1
1600	25200	0.10	3	7
1090	27300	0.10	5	5
1000	7080	0.20	5	7
1100	19920	0.20	6	3
3300	27700	0.20	4	3
3650	28800	0.20	5	3
3650	28800	0.20	5	3
2600	470	0.30	3	2
3400	8999	0.30	3	5
2880	11350	0.30	5	4
1220	21050	0.30	6	2
1520	1350	0.40	2	6
3180	8820	0.40	3	5
2320	24280	0.40	5	1
1250	27820	0.40	2	6
1650	1450	0.45	2	6
2620	5650	0.50	4	6
3550	13780	0.60	5	6
2910	26880	0.60	4	4
500	7860	0.80	5	7
2080	11600	0.80	5	1
1250	27800	0.80	2	6
3600	24550	1.00	5	3
2850	11300	1.10	5	4
550	9650	1.20	5	7
1920	12300	1.20	5	6

4350	20750	1.20	5	4
1870	26160	1.20	6	7
4250	20770	1.30	5	4
2700	12650	1.50	4	2
3780	13200	1.50	5	4
3280	8450	1.60	4	1
650	9900	1.60	5	5
2480	14380	1.60	6	7
2550	21100	1.60	6	4
1150	8700	1.80	5	7
5600	25740	1.80	5	5
2100	11670	2.00	3	1
1700	18020	2.00	6	1
3180	24100	2.20	5	2
2750	13940	2.50	5	6
1180	16310	2.80	4	1
2280	920	3.00	2	6
2420	3660	3.00	3	3
1370	7750	3.00	6	7
5100	25110	3.50	6	6
3450	24500	4.00	5	3
4150	28750	4.50	2	4
2600	10850	5.00	5	4
2750	13400	5.00	3	2
3950	15100	5.00	6	6
3100	20880	5.00	5	2
1100	15700	5.50	4	4
4650	28350	5.50	4	4
1650	29350	5.50	5	1
1900	4500	6.00	4	6
1170	8200	6.00	5	4
2170	10880	6.00	3	7
1600	10850	6.00	4	4
1700	15120	6.00	3	4
3700	20220	6.00	6	5
4250	26280	6.00	5	3
3700	13800	9.00	5	6
2600	10650	9.50	5	4

Anhang III

Tab.: Daten Jungwuchs *Pterocarpus hayesii*

X	Y	Höhe	Licht
1200	3600	0.10	3
1200	3930	0.10	3
1170	3950	0.10	3
1410	3600	0.10	4
1530	3230	0.10	6
1520	3430	0.10	6
1600	3240	0.10	6
2220	4000	0.10	4
1440	3870	0.10	4
1720	3700	0.10	4
2380	3980	0.10	4
2100	3890	0.10	4
2530	3840	0.10	3
700	4700	0.10	4
740	4800	0.10	4
850	4700	0.10	4
1360	4050	0.10	4
1350	4100	0.10	4
1750	4200	0.10	4
1770	4650	0.10	3
1620	4880	0.10	3
1900	4700	0.10	3
1950	4900	0.10	4
2400	4200	0.10	4
2500	4700	0.10	4
3190	4920	0.10	4
3090	4890	0.10	4
2900	4350	0.10	4
2800	4450	0.10	2
2500	4200	0.10	4
520	5200	0.10	1
420	5200	0.10	1
1600	5700	0.10	4
1700	5850	0.10	4
2150	5350	0.10	4
2600	5050	0.10	4
2100	6800	0.10	5
400	7900	0.10	5
500	7850	0.10	5
900	7800	0.10	5
1000	7700	0.10	6
1200	7800	0.10	6
1320	7800	0.10	6

1650	7890	0.10	4
1660	7750	0.10	4
1660	7700	0.10	4
1760	7700	0.10	4
1450	7600	0.10	4
1500	7400	0.10	4
1500	7300	0.10	4
2000	7990	0.10	5
1900	7990	0.10	5
1410	7990	0.10	4
1410	7890	0.10	4
2620	7990	0.10	5
2580	7900	0.10	5
1200	7990	0.10	5
1250	7880	0.10	6
1200	7850	0.10	6
1200	7030	0.10	5
1200	8030	0.10	5
1170	8030	0.10	5
1170	8130	0.10	5
1200	8150	0.10	5
1070	8030	0.10	5
1050	8100	0.10	5
1150	8150	0.10	5
1200	8500	0.10	5
1100	8500	0.10	5
650	8300	0.10	5
1000	8100	0.10	5
530	8080	0.10	5
700	8300	0.10	5
400	8700	0.10	4
420	8900	0.10	4
600	8890	0.10	4
950	8940	0.10	5
1100	8880	0.10	5
1520	8400	0.10	4
1520	8600	0.10	4
1620	8500	0.10	4
1700	8800	0.10	4
1700	8800	0.10	4
1620	8970	0.10	4
1440	8800	0.10	4
2150	8850	0.10	4
2150	8700	0.10	4
2050	8800	0.10	4
2100	8600	0.10	4
2280	8300	0.10	5
2100	8300	0.10	5
2430	8030	0.10	3
2460	8030	0.10	3
2700	8250	0.10	3
2600	8300	0.10	3
2600	8400	0.10	3
2420	8500	0.10	3
2520	8500	0.10	3

2600	8800	0.10	5
2600	8900	0.10	5
3280	8500	0.10	4
3000	8600	0.10	3
1300	9050	0.10	4
1100	9100	0.10	4
900	9100	0.10	4
400	9700	0.10	5
1100	9300	0.10	4
2350	9050	0.10	5
2300	9050	0.10	5
2180	9100	0.10	5
3100	9200	0.10	5
2100	9100	0.10	5
2000	9100	0.10	5
2000	9200	0.10	5
1800	9100	0.10	6
1800	9200	0.10	6
1500	9100	0.10	6
1500	9300	0.10	6
2100	9300	0.10	5
2200	9700	0.10	4
2100	9700	0.10	4
2000	9950	0.10	4
1700	10000	0.10	5
2420	9050	0.10	5
2400	9030	0.10	4
2410	9110	0.10	4
2450	9110	0.10	4
2420	9400	0.10	4
2500	9400	0.10	4
2460	9550	0.10	5
2400	9550	0.10	5
2550	9600	0.10	5
2450	9800	0.10	5
2600	9900	0.10	5
2400	10000	0.10	5
2680	10000	0.10	5
2680	9900	0.10	5
2800	9980	0.10	5
2780	9120	0.10	4
2820	9120	0.10	4
3300	9300	0.10	5
3200	9300	0.10	5
2650	9100	0.10	4
2650	9200	0.10	4
2700	9100	0.10	4
1420	10100	0.10	4
1650	10550	0.10	4
1550	10550	0.10	4
1600	10600	0.10	4
2150	10320	0.10	5
1890	10600	0.10	4
1900	11000	0.10	3
2760	10980	0.10	4

2480	10550	0.10	4
2580	10500	0.10	4
2520	10200	0.10	4
2450	10100	0.10	4
2600	10100	0.10	4
2600	10200	0.10	4
2800	10300	0.10	4
3000	10220	0.10	5
2900	10500	0.10	5
3150	10500	0.10	5
3200	10500	0.10	5
2400	11000	0.10	4
2200	11200	0.10	4
2700	11300	0.10	5
2750	11120	0.10	5
3300	13920	0.10	4
1950	14800	0.10	5
1600	14300	0.10	4
1650	14250	0.10	4
2200	14150	0.10	5
2300	14500	0.10	5
2000	14700	0.10	5
2400	14980	0.10	5
3380	14700	0.10	6
3300	14700	0.10	6
3350	14800	0.10	6
3300	14950	0.10	6
3000	14700	0.10	6
2900	14700	0.10	6
2900	14850	0.10	5
2700	14850	0.10	5
2920	15900	0.10	4
2900	15920	0.10	4
2950	15800	0.10	4
2980	15820	0.10	4
2900	15810	0.10	4
2980	15480	0.10	3
3000	15300	0.10	3
2900	15300	0.10	3
2700	15500	0.10	3
3100	15100	0.10	4
3050	15120	0.10	4
3050	15200	0.10	4
3220	15200	0.10	4
3100	15400	0.10	4
3020	15780	0.10	6
3120	15980	0.10	6
3300	15870	0.10	6
3400	15900	0.10	6
3500	15900	0.10	4
3600	15900	0.10	4
4000	15700	0.10	4
3800	15720	0.10	4
3770	15800	0.10	4
3800	15700	0.10	4

3700	15200	0.10	6
3720	15020	0.10	6
3650	15020	0.10	6
3120	16480	0.10	5
3120	16380	0.10	5
3020	16280	0.10	5
3150	16220	0.10	5
3100	16200	0.10	5
3200	16020	0.10	5
3280	16020	0.10	5
3400	16200	0.10	5
3450	16120	0.10	5
3400	16100	0.10	5
3500	16020	0.10	3
3720	16040	0.10	3
3900	16100	0.10	3
4000	16200	0.10	3
3720	16210	0.10	3
3700	16380	0.10	3
4000	16800	0.10	5
3200	16600	0.10	4
1600	17400	0.10	6
1980	17600	0.10	5
1890	17800	0.10	5
1920	17750	0.10	5
2380	17700	0.10	5
2400	17920	0.10	5
2450	17980	0.10	5
2480	17880	0.10	5
2520	17880	0.10	5
2600	17980	0.10	5
2600	17750	0.10	5
2900	17980	0.10	5
3000	17600	0.10	5
2780	17300	0.10	5
2850	17300	0.10	5
2850	17350	0.10	5
3100	17900	0.10	5
1800	18200	0.10	6
1800	18300	0.10	6
1900	18400	0.10	6
1850	18400	0.10	6
1750	18400	0.10	6
1900	18760	0.10	5
1850	18840	0.10	5
2020	18650	0.10	5
2020	18900	0.10	5
2100	18600	0.10	5
2010	18500	0.10	6
2010	18500	0.10	6
2050	18500	0.10	6
2100	18400	0.10	6
2080	18350	0.10	6
2200	18450	0.10	6
2220	18550	0.10	5

2350	18800	0.10	5
2600	18300	0.10	6
2600	18450	0.10	6
2500	18550	0.10	6
2700	18450	0.10	6
2800	18400	0.10	6
2750	18500	0.10	6
2850	18550	0.10	6
2650	18550	0.10	6
2750	18600	0.10	6
3200	18900	0.10	6
3400	18900	0.10	6
3400	18900	0.10	6
3550	18990	0.10	4
3900	18900	0.10	5
3650	18990	0.10	4
3550	18650	0.10	4
3700	18680	0.10	4
3780	18500	0.10	5
3680	18600	0.10	4
3700	18650	0.10	4
1100	19120	0.10	6
1250	19130	0.10	6
1350	19120	0.10	6
1400	19050	0.10	6
1750	19110	0.10	6
1900	19300	0.10	6
1180	19800	0.10	6
1300	19700	0.10	6
1350	20000	0.10	6
2250	19130	0.10	6
2220	19120	0.10	6
2150	19140	0.10	6
2200	19300	0.10	6
2120	19500	0.10	6
2350	19400	0.10	6
2300	19600	0.10	6
2200	19750	0.10	6
2020	19880	0.10	6
2050	19900	0.10	6
2050	19850	0.10	6
2650	19750	0.10	6
3000	19980	0.10	6
2900	19950	0.10	6
2850	19750	0.10	6
2900	19750	0.10	6
2700	19220	0.10	6
2850	19150	0.10	6
3300	19230	0.10	6
3400	19400	0.10	6
3400	19200	0.10	6
3450	19020	0.10	6
3650	19090	0.10	6
3680	19110	0.10	6
3800	19100	0.10	6

3350	19900	0.10	6
3490	19600	0.10	6
3470	19620	0.10	6
4900	19280	0.10	5
4940	19350	0.10	5
4980	19400	0.10	5
4700	19280	0.10	5
4400	19400	0.10	6
4500	19890	0.10	6
4600	19700	0.10	6
4600	19800	0.10	6
4690	19780	0.10	6
4800	19850	0.10	6
4700	19750	0.10	6
5000	19650	0.10	6
2000	20600	0.10	4
2300	20010	0.10	6
2400	20040	0.10	6
2220	20080	0.10	6
2700	20120	0.10	6
2990	20700	0.10	6
2990	20850	0.10	6
3200	20200	0.10	6
3300	20300	0.10	6
3280	20750	0.10	5
3320	20750	0.10	5
3910	20880	0.10	5
3750	20870	0.10	5
3950	20700	0.10	5
3990	20670	0.10	5
3900	20300	0.10	5
3800	20200	0.10	6
3750	20200	0.10	6
3680	20120	0.10	6
4700	20020	0.10	6
4920	20750	0.10	7
4900	20800	0.10	7
4500	20700	0.10	7
4530	20720	0.10	7
4750	21000	0.10	7
2920	21300	0.10	6
4600	22000	0.10	6
4700	21880	0.10	6
4680	21700	0.10	6
4700	21500	0.10	7
4650	21200	0.10	7
4400	21300	0.10	6
4700	22990	0.10	5
4850	22950	0.10	5
4700	22700	0.10	5
4590	22720	0.10	5
4100	22350	0.10	4
4020	22320	0.10	4
4750	22130	0.10	5
4770	22180	0.10	5

4850	23350	0.10	5
1650	26700	0.10	6
1170	5920	0.15	3
2150	10000	0.15	4
400	3800	0.20	5
2320	4000	0.20	4
1800	3140	0.20	6
2150	4900	0.20	4
2350	17900	0.20	5
3100	18980	0.20	6
2700	19060	0.20	6
3980	19500	0.20	6
4450	19980	0.20	6
4650	18750	0.20	6
4880	19650	0.20	6
4940	19700	0.20	6
3150	20010	0.20	6
3850	20420	0.20	6
5000	20400	0.20	6
4250	20700	0.20	6
4000	20950	0.20	6
3680	21900	0.20	6
4850	21800	0.20	6
4620	21220	0.20	7
1500	10500	0.25	4
4700	20950	0.25	7
4020	20950	0.25	6
2200	9110	0.30	5
2150	10280	0.30	5
3300	16400	0.30	5
3350	16400	0.30	5
2150	19450	0.30	6
3020	19300	0.30	6
3350	19550	0.30	6
3500	19600	0.30	5
4180	19600	0.30	6
4700	19800	0.30	6
4700	19700	0.30	6
4000	20920	0.30	5
3920	20900	0.30	5
4600	23700	0.30	4
2100	3300	0.40	4
1550	16220	0.40	5
2320	17750	0.40	5
4720	20700	0.40	7
4220	21400	0.40	6
4300	22820	0.40	3
1150	13600	0.50	5
1250	13630	0.50	4
1000	14750	0.50	4
1180	15350	0.50	5
1100	16500	0.50	4
1800	17400	0.50	6
1420	19880	0.50	6
2220	19430	0.50	6

3900	19900	0.50	5
3880	19850	0.50	5
2120	20250	0.50	6
1220	13610	0.60	4
4100	19850	0.60	6
4350	21700	0.60	6
4850	22200	0.60	5
2550	9350	0.70	4
2050	18400	0.70	6
1370	2320	0.80	2
1300	16280	0.80	4
1010	16400	0.80	4
1800	18990	0.80	5
2600	19780	0.80	6
2000	3620	0.90	4
1220	13680	0.90	4
2010	16400	0.90	3
1950	17050	0.90	6
1500	18100	0.90	6
4920	20380	0.90	7
2300	17650	1.00	5
680	8820	1.20	4
2050	16410	1.20	3
1350	18020	1.20	6
2220	20250	1.20	6
2080	20450	1.20	6
2530	3940	1.30	3
550	9700	1.30	5
1820	1330	1.40	2
2320	3800	1.40	4
1200	15300	1.40	5
3100	19200	1.40	6
3250	19120	1.40	6
2900	4450	1.50	4
1380	15680	1.60	4
1280	16210	1.60	4
3420	19300	1.60	6
3550	19500	1.60	6
3900	22090	1.80	4
2050	14960	1.90	5
2300	15250	1.90	5
3700	28700	3.00	5
1120	8220	3.50	5
1700	16080	3.50	5
1080	19900	4.00	6
3250	19580	4.00	6

Anahg IV

Tab.: Liste der Bäume mit BHD > 10 cm auf der Untersuchungsfläche

NR	UMFANG	X	Y	PARZ	ART
1	1 33	2 60	7 60	1/-4	
2	1 52	0 85	4 20	1/-4	Inga leonis
3	0 48	6 60	8 40	1/-4	Baumfarn
4	0 66	8 80	9 55	1/-4	Ficus Moraceae Milchs. cafe
5	0 33	8 00	7 40	1/-4	
6	0 40	5 60	8 30	1/-4	Annonaceae
7	0 35	0 20	0 30	2/-4	Melastomataceae
8	0 49	1 30	0 10	2/-4	
9	1 07	2 40	1 20	2/-4	
10	0 60	3 20	2 80	2/-4	Annonaceae
11	0 41	0 50	3 50	2/-4	Leguminosae
12	0 42			2/-4	
13	0 41			2/-4	
14	0 41			2/-4	
15	0 38	0 30	7 80	2/-4	
16	0 40	4 50	7 00	2/-4	Melastomataceae
17	0 36	3 40	1 60	2/-4	Leguminosae
18	0 80	9 50	2 50	2/-4	Moraceae
19	0 36	8 50	6 00	2/-4	
20	0 44	0 30	0 60	2/-4	Annonaceae
21	0 42	4 20	1 40	2/-4	Calatola
22	1 60	2 50	0 00	1/-3	
22	1 40	2 50	0 00	1/-3	
23	0 49	2 60	1 30	1/-3	
24	0 45	2 00	1 50	1/-3	
25	0 43	1 10	5 50	1/-3	Rubiaceae
26	0 40	9 00	5 70	1/-3	Leguminosae
27	0 49	8 80	8 20	1/-3	Moraceae
28	0 40	0 00	3 00	1/-3	
29	0 75	9 90	0 00	2/-3	Lauraceae
30	0 60	7 90	5 80	2/-3	
31	0 71	10 0	8 10	2/-3	Leguminosae
32	0 48	6 00	10 0	2/-3	
33	0 82	3 00	0 80	2/-3	
34	0 52	2 80	2 00	2/-3	
35	0 90	2 00	0 00	2/-3	
36	0 46	8 00	2 50	1/-2	Bombacaceae
37	1 48	7 00	4 00	1/-2	
38	1 05	2 50	4 00	1/-2	Leguminosae
39	1 05	0 50	3 20	1/-2	
40	0 34	0 30	8 50	2/-3	
41	0 95	2 00	6 20	2/-2	
42	0 76	5 00	6 80	2/-2	
43	1 27	5 40	2 50	2/-2	Moraceae
44	0 77	7 70	8 30	2/-2	
45	0 36	0 00	6 00	1/-1	
46	0 52	2 80	6 20	1/-1	Calatola
47	0 65	1 20	8 80	1/-1	
48	0 52	9 00	9 40	1/-1	
49	0 48	6 00	0 00	1/-1	Stelzen bis 1 75
50	0 62	6 80	7 00	2/-1	
51	1 68	3 00	8 90	2/-1	
52	0 58	6 00	4 80	2/-1	
53	0 95	1 20	3 50	2/-1	
54	0 57	7 50	10 0	1/-2	

56	0 95	0 10	1 50	3/-1	
57	0 55	2 50	1 40	3/-1	
58	0 68	2 70	1 60	3/-1	
59	0 40	2 60	1 50	3/-1	
60	0 45	8 00	5 00	3/-1	
61	0 67	7 50	4 80	3/-1	
62	0 65	1 70	9 00	3/-1	
63	0 38	2 10	7 00	3/-1	Rotrinde
64	1 40	3 00	6 50	1/0	
65	0 40	3 00	7 50	1/0	
66	0 40	0 00	6 50	1/0	
67	0 95	9 50	0 50	1/0	Ficus mit Stelzen bis ca. 2m
68	0 68	0 00	6 60	2/0	
69	0 54	0 00	7 60	2/0	
70	0 60	0 80	6 60	2/0	
71	0 33	6 00	4 80	2/0	
72	0 70	6 00	3 80	2/0	
73	0 46	8 60	1 30	2/0	Inga leonis (Mimosaceae)
74	1 20	8 80	1 30	2/0	
75	0 65	7 80	2 00	3/0	Leguminosae
76	0 33	6 70	2 00	3/0	
77	0 63	4 00	3 50	3/0	
78	0 55	4 50	7 10	3/0	Rubiaceae
79	0 35	0 00	4 00	3/0	Melastomataceae
80	1 80	9 50	9 00	3/0	Leguminosae
81	0 98	3 10	5 20	1/1	
82	0 68	6 20	8 70	1/1	Melastomataceae
83	0 32	7 40	6 30	1/1	
84	0 75	9 50	9 50	1/1	Rubiaceae
85	0 67	4 00	0 30	2/1	Moraceae
86	0 58	3 00	0 20	2/1	
87	0 65	1 20	4 50	2/1	Leguminosae
88	1 20	8 80	4 00	2/1	Rubiaceae
89	1 35	7 80	8 90	2/1	Lauraceae
90	0 40	7 80	5 00	2/1	Heisteria (Rubiaceae)
91	0 85	6 50	1 60	3/1	
92	1 90	0 80	0 30	3/1	
93	0 38	0 80	1 40	3/1	
94	1 40	0 60	3 40	3/1	Pouteria congestifolia (Sapotaceae)
95	0 75	1 10	9 50	3/1	Rubiaceae
96	0 45	6 00	5 20	3/1	Calatola costaricense (Icacinaceae)
97	0 38	9 00	6 00	3/1	
98	0 95	10 0	8 00	3/1	Icacinaceae
99	1 00	8 00	9 50	3/1	
100	0 42	6 00	8 40	3/1	
101	0 68	5 50	3 00	1/2	
102	0 42	2 80	6 30	1/2	
103	0 38	3 80	6 20	1/2	Melastomataceae
104	0 34	4 00	5 80	1/2	
105	0 42	5 20	6 20	1/2	
106	1 80	8 70	8 90	1/2	
107	9 00	2 00		1/2	Cecropia sp.
108	0 44	9 50	1 20	1/2	
109	0 32	5 90	0 30	2/2	
110	1 20	8 00	2 20	2/2	
111	0 40	9 00	4 20	2/2	Annonaceae
112	0 36	0 00	8 00	2/2	
113	1 10	5 70	4 00	2/2	Lauraceae
114	0 55	3 00	4 80	2/2	Ficus (Moraceae) Milchs
115	0 33	2 30	9 90	2/2	
116	0 70	8 70	4 20	3/2	
117	1 20	4 20	0 30	3/2	
118	1 10	4 20	9 00	3/2	Ticodendron incognitum (Ticodendracea)
119	0 40	8 00	3 00	3/2	Rubiaceae
120	0 31	5 70	4 00	3/2	Styrax glabrescens (Styracaceae)
121	0 35	1 70	0 10	1/3	
122	2 10	0 00	1 50	1/3	Billia columbiana (Hippocastanaceae)
123	0 37	3 20	0 10	1/3	Ficus Milchs. cafe
124	0 38	9 50	6 80	1/3	
125	0 00	6 70	8 50	1/2	

129	0	62	1	30	0	75	2/3	Rubiaceae
130	1	20	2	30	2	50	2/3	Ticodendron incognitum (Ticodendraceae)
131	0	53	4	10	2	50	2/3	
132	0	34	4	60	4	00	2/3	
133	1	25	7	60	3	70	2/3	Pterocarpus hayesii (Papilionaceae)
134	1	35	9	70	1	50	2/3	
135	0	42	5	00	8	40	2/3	
136	0	90	0	60	6	50	3/3	
137	0	45	0	00	7	70	3/3	
138	0	35	0	15	7	50	3/3	
139	0	48	2	00	9	20	3/3	
140	0	61	4	00	9	20	3/3	Ticodendron incognitum (Ticodendraceae)
141	2	10	6	50	6	10	3/3	
142	0	80	9	20	1	80	1/4	
143	0	30	0	00	1	50	1/4	BHD sieh oben
144	1	60	0	40	0	50	2/4	Pouteria congestifolia
145	1	50	3	00	0	30	2/4	
146	0	70	2	10	3	60	2/4	Lauraceae Rotrinde Holz weich
147	0	40	2	30	3	60	2/4	
148	0	40	0	00	8	90	2/4	
149	0	65	3	50	9	70	2/4	
150	0	62	6	50	7	00	2/4	
151	0	37	9	20	6	00	2/4	
152	0	35	2	20	1	20	3/4	Myrtaceae
153	0	39	3	40	0	90	3/4	
154	0	41	2	60	1	20	3/4	
155	0	90	7	50	6	70	3/4	Ticodendron incognitum (Ticodendraceae)
156	1	15	3	10	1	40	3/4	Ocotea sp. (Lauraceae)
157	1	85	2	00	4	00	1/5	Lauraceae Rotrinde Holz weich
158	0	75	2	60	3	60	1/5	Calatola
159	0	33	8	00	8	40	1/5	Chletra
160	0	78	6	50	9	70	1/5	
161	1	05	6	80	1	30	2/5	Rotrinde
162	0	90	2	20	5	00	2/5	Billia columbiana (Hippocastanceae)
163	0	40	0	00	5	50	2/5	
164	1	00	3	40	7	70	2/5	Lauraceae
165	1	75	7	70	6	00	3/5	
166	1	80	7	70	8	30	3/5	Rubiaceae
167	0	32	9	80	6	50	3/5	Sympmania globulifera (Guttiferae)
168	0	40	2	20	9	20	3/5	
169	0	65	0	70	6	50	3/5	
170	0	32	0	00	5	30	3/5	
171	0	70	6	50	6	70	3/5	
172	0	33	3	50	8	20	3/5	
173	2	20	1	70	6	90	1/6	
174	0	45	7	00	0	80	1/6	
175	0	50	3	60	7	80	1/6	Lauraceae Rotrindr Holz weich
176	1	90	4	00	7	80	1/6	Lauraceae Rotrinde Holz wiech
177	0	60	1	20	2	00	2/6	
178	0	48	5	70	1	80	2/6	
179	0	36	5	00	2	80	2/6	
180	0	47	4	70	3	70	2/6	Inga leonis (Mimosaceae)
181	0	32	8	00	2	30	2/6	
182	0	39	2	90	9	40	2/6	
183	0	60	2	60	8	80	2/6	
184	0	80	2	20	0	50	3/6	
185	0	42	3	40	2	10	3/6	
186	0	42	3	40	5	10	3/6	
187	0	32	3	50	6	10	3/6	
188	0	50	5	00	5	10	3/6	
189	0	58	8	00	4	50	3/6	
190	0	33	3	00	7	00	1/7	
191	0	80	6	00	8	80	1/7	
192	1	10	1	20	0	70	2/7	
193	1	20	1	20	4	60	2/4	Sloanea sp (Eleocarpaceae)
194	3	00	6	60	6	00	2/7	Lauraceae
195	0	45	2	50	8	50	2/7	
196	1	00	9	50	7	20	2/7	
197	1	30	9	80	4	40	2/7	Euphorbiaceae

199	1	30	1	70	1	00	3/7	
200	0	65	1	70	7	50	3/7	Pterocarpus hayesii (Papilionaceae)
201	1	45	2	50	9	60	3/7	Inga leonis (Mimosaceae)
202	1	00	0	60	9	70	3/7	
203	0	48	2	20	0	50	1/8	Rubiaceae
204	0	35	2	20	5	00	1/8	Moraceae
205	0	80	5	00	8	90	1/8	
206	0	45	9	20	9	40	1/8	Rubiaceae
207	1	10	1	10	8	00	1/8	Rubiaceae
208	0	53	0	53	2	00	1/8	Moraceae
209	0	48	4	00	1	10	2/8	
210	0	45	9	70	1	30	2/8	
211	2	20	7	70	4	40	2/8	Eleocarpaceae
212	0	32	5	70	4	40	2/8	
213	0	50	3	80	7	90	2/8	
215	0	38	6	00	9	60	2/8	
216	0	45	2	10	1	50	3/8	
217	0	65	0	00	2	60	3/8	
218	1	10	1	00	6	50	3/8	Lauraceae
219	0	65	8	00	6	50	3/8	Lauraceae
221	0	90	9	60	3	00	3/8	Sloanea
222	0	75	6	00	4	90	1/9	Guarea sp
223	0	85	9	00	9	80	1/9	
224	0	58	7	70	6	00	1/9	Pterocarpus hayesii (Papilionaceae)
225	2	30	8	30	7	90	2/9	Pouteria congestifolia (Sapotaceae)
226	0	34	8	70	0	70	2/9	
227	0	33	2	00	9	00	2/9	
228	2	20	6	60	2	00	3/9	Ticodendron incognitum (Ticodendraceae)
229	0	85	1	70	6	00	3/9	
230	0	39	3	90	7	00	3/9	Eugenia sp ? (Myrtaceae)
231	0	72	4	10	6	00	3/9	Chletra
232	0	48	3	90	5	90	3/9	
233	0	32	7	00	6	00	3/9	
234	0	47	7	00	7	90	3/9	
235	0	63	1	00	1	50	1/10	
237	2	30	1	30	1	50	1/10	
238	1	90	0	60	2	70	1/10	Lauraceae
239	1	20	2	00	9	50	1/10	Ficus
240	0	65	7	50	2	50	1/10	Inga leonis (Mimosaceae)
241	0	32	8	00	1	00	2/10	
242	0	80	0	80	8	50	2/10	
243	0	95	1	80	6	50	2/10	
244	0	35	2	00	5	50	2/10	
245	0	75	3	60	0	50	3/10	Lauraceae
246	1	15	3	10	2	30	3/10	Lauraceae
247	1	20	1	00	1	60	3/10	Cecropia
248	1	00	5	00	9	90	3/10	
249	1	80	8	00	4	00	3/10	Guarea sp
250	0	37	5	00	1	00	1/11	
251	0	70	6	50	1	90	1/11	Inga leonis (Mimosaceae)
252	1	00	2	30	5	00	1/11	Cecropia
253	0	50	9	60	4	00	2/11	Cecropia
254	1	20	2	00	2	50	2/11	Lauraceae
255	0	60	0	30	4	00	2/11	
256	0	40	0	30	3	40	2/11	
257	1	10	2	70	8	90	2/11	
258	0	40	3	00	2	10	3/11	
259	1	20	7	00	2	10	3/11	
260	0	34	8	70	5	00	3/11	tot
261	0	70	8	70	4	00	1/12	Leguminosae
262	0	40	4	50	2	20	1/12	
263	0	52	8	50	8	00	1/12	Annonaceae
264	1	20	8	50	7	80	1/12	Rubiaceae
265	1	58	4	00	2	50	2/12	Cecropia
266	0	38	3	80	2	70	2/12	Chletra
267	0	85	9	20	5	00	2/12	
268	0	80	9	20	5	20	2/12	Rubiaceae
269	0	40	5	20	8	00	2/12	
270	0	45	1	00	9	20	2/12	Guarea sp

272	0 35	6 50	1 40	3/12	
273	0 58	3 00	4 40	3/12	Ticodendron incognitum (Ticodendraceae)
274	0 42	3 20	8 00	3/12	Moraceae
275	0 78	2 20	8 00	3/12	
276	0 80	9 70	6 50	3/12	
277		7 00	3 00	3/12	
278	0 48	9 70	6 80	1/13	
279	0 39	7 00	9 00	1/13	
280	0 52	9 80	9 40	1/13	
281	0 80	2 20	9 80	1/13	
282	0 38	1 80	0 20	2/13	Cecropia
283	1 00	1 80	0 80	2/13	Guarea sp (Melicaceae)
284	0 85	1 80	2 80	2/13	Chlettra
285	0 47	9 20	1 80	2/13	Annonaceae
286	1 04	9 80	3 20	2/13	Lauraceae
287	0 58	9 80	3 40	2/13	Sympmania globulifera (Guttiferae)
288	0 35	7 00	8 00	2/13	Moraceae
289	0 35	2 50	7 50	2/13	
290	0 75	9 40	7 70	3/13	Leguminosae
291	0 50	7 00	6 50	3/13	
292	0 50	3 00	8 30	3/13	Elaeigea auriculata (Rubiaceae)
293	0 54	2 00	2 00	3/13	
294		3 50	9 00	2/13	
295	0 65	7 20	0 20	1/14	
296	2 30	5 50	5 00	1/14	tot
297	0 80	6 50	3 00	2/14	
298	0 50	2 50	2 00	2/14	
299	0 40	5 00	5 00	2/14	
300	0 43	2 00	4 00	3/14	
301	0 38	2 00	7 60	3/14	
302	0 42	2 40	7 60	3/14	
303	0 36	3 40	9 00	3/14	
304	1 00	7 50	9 90	3/14	
305	0 31	0 70	9 70	3/14	
306	0 90	7 50	5 00	1/15	
307	0 36	7 70	5 00	1/15	
306	0 71	8 50	9 60	1/15	
309	0 90	8 20	9 60	1/15	Inga leonis (Mimosaceae)
310	0 45	9 60	9 90	1/15	
311	0 95	0 40	3 00	1/15	
312	0 78	2 50	1 80	2/15	
313	0 50	4 50	2 90	2/15	
314	0 42	8 00	1 00	2/15	Cecropia sp
315	0 38	7 50	2 00	3/15	
316	1 80	1 20	6 50	3/15	
317	0 48	6 00	8 00	3/15	
318	0 56	1 10	9 90	3/15	
319	0 55	0 10	0 60	3/15	
320	0 59	4 50	6 00	4/15	Inga leonis (Mimosaceae)
321	1 00	1 20	8 00	4/15	
322	0 79	4 50	3 20	0/16	Calatola
323	0 65	9 00	0 60	0/16	
324	1 70	6 50	6 00	0/16	
325	0 36	9 40	7 50	0/16	
326	1 00	1 20	8 90	0/16	
327	0 50	6 00	9 50	1/16	
328	0 70	8 00	1 90	2/16	Annona pitieri (Annonaceae)
329	0 90	9 20	3 90	2/16	
330	0 54	7 00	4 40	2/16	
331	0 80	7 70	4 90	2/16	Sorocea pubivena (Moraceae)
332	0 63	3 20	8 50	2/16	
333	1 60	3 00	8 90	2/16	Pouteria sp (Sapotaceae)
334	0 67	3 00	8 10	2/16	
335	0 78	2 20	6 80	2/16	
336	0 55	0 80	6 80	2/16	
337	1 60	8 80	6 80	3/16	
338	0 65	7 80	4 30	3/16	Leguminosae
339	0 33	7 80	2 20	3/16	
340	0 43	9 50	1 00	3/16	

342	0 60	3 50	9 80	3/16
343	0 43	1 80	5 50	4/16
344	0 38	1 60	5 40	4/16
345	0 38	6 00	0 30	4/16
346	0 40	6 60	0 30	4/16
347	0 45	6 70	9 60	1/17
348	2 20	7 00	9 20	1/17
349	0 74	5 50	8 20	1/17
350	1 50	3 50	6 20	1/17
351	1 75	1 00	5 00	1/17
352	0 50	4 60	4 60	Lauraceae
353	1 40	6 60	2 30	1/17
354	0 25	0 10	0 70	2/17
355	0 68	0 50	6 50	2/17
356	0 34	8 50	2 00	2/17
357	0 77	6 50	6 20	2/17
358	0 48	6 10	9 00	2/17
360	0 48	9 70	8 00	3/17
361	1 80	5 00	9 30	Billia (Hippocastanaceae)
362	1 30	1 00	1 00	Billia columbiana (Hippocastanaceae)
363	2 50	4 50	1 30	3/17
364	1 70	4 50	0 50	4/17
365	1 20	2 00	3 50	4/17
366	0 48	7 00	5 00	4/17
367	0 32	7 50	3 00	4/17
368	0 61	1 00	8 20	4/17
369	0 45	2 70	2 50	1/18
370	1 00	8 00	5 00	Chletra
371	0 48	7 20	1 30	1/19
372	0 50	7 20	2 60	1/19
373	0 40	7 30	3 80	Billia (Hippocastanaceae)
374	1 30	9 00	3 00	1/19
375	0 32	9 80	9 80	1/19
376	0 63	4 00	8 20	1/19
377	1 30	0 20	3 00	2/18
378	1 40	6 40	1 70	Sympmania globulifera (Guttiferae)
379	2 20	9 80	3 80	2/18
380	0 75	2 30	4 00	2/18
381	0 68	3 60	1 70	2/19
382	0 60	4 80	1 60	2/19
383	0 58	8 40	3 80	2/19
384	0 54	4 10	7 30	2/19
385	0 48	8 20	7 00	2/19
386	0 78	0 30	0 30	Elaeigia auriculata (Rubiaceae)
387	2 20	0 50	2 40	Lauraceae
388	0 68	1 10	2 50	3/18
389	0 98	9 70	6 00	Inga leonis (Mimosaceae)
390	0 70	8 50	6 80	3/18
391	0 38	2 00	1 10	3/19
392	0 37	8 80	1 80	Annonaceae
393	0 60	8 60	5 30	3/19
394	0 35	7 30	9 10	3/19
395	0 80	4 80	9 20	3/19
396	1 60	1 50	9 20	Chletra
397	0 48	1 70	8 00	3/19
398	0 68	4 70	1 70	Annonaceae
399	0 38	1 40	1 40	4/18
400	0 43	1 40	2 20	4/18
401	0 50	9 00	3 20	4/18
402	0 90	9 20	8 00	4/18
403	0 90	3 30	9 00	4/18
404	0 85	5 00	2 20	4/19
405	0 33	4 20	2 10	4/19
406	0 32	8 90	2 50	Elaeigia auriculata (Rubiaceae)
407	0 65	9 50	4 10	Elaeigia auriculata (Rubiaceae)
408	0 70	8 50	6 00	4/19
409	0 60	9 80	7 80	4/19
410	0 34	8 00	2 00	4/19

412	0	43	3	40	2	50	1/20	Rubiaceae
413	1	20	7	30	0	80	1/20	Moraceae
414	0	70	8	90	0	30	1/20	Rubiaceae
415	0	38	8	50	5	00	1/20	
416	0	53	6	00	8	50	1/20	
417	0	65	4	00	1	50	2/20	Annonaceae
418	1	70	4	20	1	00	2/20	
419	0	80	7	70	8	00	2/20	Annonaceae
420	0	38	6	90	0	10	3/20	Guarea sp. (Melicaceae)
421	0	45	8	90	5	00	3/20	Rubiaceae
422	0	55	8	00	7	90	3/20	
423	0	95	5	90	8	40	3/20	Calatola
424	0	38	3	30	8	90	3/20	
425	0	46	4	00	6	00	3/20	
426	0	48	1	00	4	00	3/20	
427	0	35	2	30	1	20	3/20	Guarea sp. (Melicaceae)
428	2	10	5	00	8	00	1/21	
429	0	96	7	50	4	00	1/21	
430	0	43	7	00	0	80	1/21	
431	0	35	7	52	0	80	1/21	
432	0	37	0	30	5	00	1/21	
433	0	80	8	00	7	70	2/21	
434	0	70	6	50	0	30	2/21	
435	0	50	3	00	0	10	2/21	Annonaceae
436	1	10	3	80	0	40	3/21	
437	1	50	0	50	1	10	3/21	
438	0	90	1	20	3	30	3/21	Leguminosae
439	1	30	6	80	5	00	3/21	
440	3	20	3	80	1	20	3/21	Pterocarpus hayesii (Papillionaceae)
441	0	40	5	80	2	20	4/21	
442	0	31	1	00	1	10	4/21	
443	0	40	2	30	3	40	4/21	Lauraceae
444	0	48	5	20	9	40	4/21	
445	0	80	0	90	7	80	5/21	
446	0	38	6	00	1	40	5/21	
447	1	50	4	50	7	00	5/21	
448	0	41	2	50	4	00	1/22	
449	3	70	2	50	8	80	1/22	
450	0	38	4	00	8	90	1/22	
451	0	38	8	00	2	00	2/22	
452	1	03	8	00	5	00	3/22	
453	1	08	7	50	5	20	3/22	
454	0	80	4	10	2	70	3/22	
455	0	00	8	00	7	50	3/22	
456	0	40	1	00	9	70	3/22	
457	1	70	1	30	8	20	3/22	
458	2	30	1	30	4	00	4/22	
459	0	63	1	50	4	20	4/22	
460	0	50	3	00	5	70	4/22	
461	0	35	4	00	6	00	4/22	
462	0	65	6	00	9	50	4/22	
463	1	20	4	00	4	22		
464	0	50	3	00	1	30	1/23	
465	0	33	3	60	1	50	1/23	
466	0	48	9	00	1	60	1/23	
467	0	38	9	80	1	00	1/23	
476	1	80	9	80	1	30	1/23	
480	1	10	9	80	3	50	2/23	
468	0	63	2	00	3	40	2/23	
469	0	52	2	50	4	00	2/23	
470	0	38	9	90	2	10	3/23	
471	0	33	7	90	7	40	3/23	
472	0	55	6	80	9	00	3/23	
473	0	80	5	50	9	20	3/23	
474	0	40	0	80	4	50	4/23	
475	0	38	0	00	5	00	4/23	
476	0	50	0	40	7	00	4/23	

481	0	45	9	00	3	00	3/12	Sapotaceae
482	0	55	2	00	2	30	1/24	
483	0	34	3	00	5	30	1/24	
484	1	25	6	00	6	00	2/24	
485	1	80	3	10	1	40	2/24	
486	0	87	1	20	3	00	2/24	
487	0	50	6	70	0	20	2/24	
488	0	52	5	20	3	30	3/24	<i>Eleagia auriculata</i>
489	0	50	2	10	3	50	3/24	Melastomataceae
490	0	53	5	80	7	90	3/24	
491	0	46	8	00	9	90	3/24	Rubiaceae
492	0	40	3	20	9	90	3/24	
493	0	48	6	40	2	50	4/24	
494	1	35	2	00	9	70	4/24	
495	1	76	7	60	7	00	4/24	tot
496	0	33	4	00	6	50	4/24	Melastomataceae
497	0	95	1	20	0	20	2/25	
498	0	85	1	00	7	40	2/25	
499	0	78	0	20	8	00	2/25	
500	0	80	3	00	9	70	2/25	
501	0	58	9	00	0	80	2/25	
502	0	62	7	60	3	00	2/25	
503	1	70	4	00	1	20	1/25	
504	0	90	3	50	0	10	1/25	
505	0	35	7	00	0	50	1/25	
506	1	80	5	00	7	70	3/25	
507	1	90	1	00	2	00	1/26	
508	1	60	2	00	1	80	1/26	
509	0	90	2	30	2	50	1/26	
510	0	40	4	30	4	70	1/26	
511	0	42	5	30	8	50	1/26	
512	0	68	3	00	9	80	1/26	
513	0	35	8	30	4	50	1/26	
514	0	85	9	50	5	50	2/26	
515	0	65	6	50	8	00	2/26	
516	0	40	7	00	7	00	2/26	
517	0	70	1	00	6	50	2/26	
518	1	50	0	30	7	00	2/26	
519	2	00	1	50	5	00	2/26	
520	0	42	7	00	8	90	2/22	
521	0	80	0	30	6	80	2/22	
522							1/22	
523			6	30	5	00	2/-2	
524			7	00	2	00	3/13	
525			5	00	1	00	3/13	
526			3	20	9	20	3/12	
527			3	20	8	80	4/24	

Für ihre Unterstützung sei herzlich gedankt....

Prof. Dr. S.-W. BRECKLE für die Betreuung der Arbeit, in Bielefeld so wie in Costa Rica, und für die freundlichen, aufmunternden Gespräche.

P. SANCHEZ, R. ORTIZ V. und allen Mitarbeitern der Feldstation in San Ramón für ihre Bemühungen, mir den Einstieg in die tropische Vegetation und das Leben in Costa Rica zu ermöglichen.

JUAN DIEGO ALFARO F., BRUNO MAURACH und RAFAEL L. RODRIGUEZ S. für ihre Freundschaft und unermüdliche Unterstützung bei technischen Problemen in Costa Rica.

CLAUDIA LEYERS für die Zusammenarbeit in Feld und Wald und das Durchstehen einiger aufregender gemeinsamer Momente.

den Mitstudierenden und - forschenden in der Feldstation RFSR für ihr stetiges Bemühen um eine kollegiale Zusammenarbeit.

den Mitarbeitern der Abteilung Ökologie in Bielefeld für die zahlreichen anregenden Diskussionen.

LYDIA GEBEL, DIRK FLOTTMANN und HELMUT DARLITZ für die unermüdliche Bereitschaft mit mir Stunden am Computer zu verbringen.

Dr. MARTIN WORBES für die Zusammenarbeit bei der Auswertung der Holzproben im forstwissenschaftlichen Institut Göttingen.

meiner Familie für ihre liebevolle Unterstützung, ohne die Vieles nicht gegangen wäre. Besonders meinem Bruder LARS-OLIVER, für den das Zusammenleben mit mir in den letzten Wochen nicht immer ganz einfach war.

