

CIO
333.75
F862p

**Phänomorphologie
epiphytischer
Gesneriaceen
in Costa Rica
unter besonderer
Berücksichtigung
des Mikroklimas**

Martin Freiberg



Columnnea verecunda

Estimado Rodolfo Ortiz:

muchas gracias para su apoyo
y la posibilidad de realizar este
trabajo

con saludos muy cordiales

Paul Krich



Abteilung Spezielle Botanik
der Universität Ulm
Leiter: Prof. Dr. Gerhard Gottsberger

**Phänomorphologie epiphytischer Gesneriaceen
in Costa Rica
unter besonderer Berücksichtigung
des Mikroklimas**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat.
der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm

Martin Freiberg
aus Dortmund
Ulm 1994

Amtierender Dekan:

Prof. Dr. W. Witschel

1. Gutachter:

Prof. Dr. F. Weberling

2. Gutachter:

Prof. Dr. G. Gottsberger

Tag der Promotion: 7.12.94

"Diese Wirkung der Natur ist zugleich mit einer andern verbunden, mit der Versammlung verschiedener Organe um ein Zentrum nach gewissen Zahlen und Maßen, welche jedoch bei manchen Blumen oft unter gewissen Umständen weit überschritten und vielfach verändert werden."

(§116 in Johann Wolfgang von Goethes "Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären", Weimar 1790, in: M.L. KAHLER & G. MAUL 1991)

Für Elke

INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung	1
1.1.	Aufgabenstellung	1
1.2.	Theoretischer Hintergrund	2
2.	Material und Methoden	6
2.1.	Untersuchungsgebiet	6
2.1.1.	Geographie	6
2.1.2.	Klima	9
2.1.3.	Vegetation	10
2.2.	Phorophyten	12
2.2.1.	Auswahl der Phorophyten	12
2.2.2.	Daten der Phorophyten	13
2.2.3.	Klettertechnik	14
2.3.	Epiphyten	15
2.3.1.	Gesneriaceenflora im Untersuchungsgebiet	15
2.3.2.	Analyse der Phänomorphologie der Epiphyten	17
2.3.2.1.	Bearbeitung des Herbarmaterials	17
2.3.2.2.	Digitalisierung der Wuchsformenschemata	19
2.4.	Mikroklima eines Phorophyten	22
2.4.1.	Umwandlung der Klimawerte in Analogsignale	22
2.4.1.1.	Lufttemperatur	22
2.4.1.2.	Relative Luftfeuchtigkeit	22
2.4.1.3.	Beleuchtungsstärke	23
2.4.1.4.	Windgeschwindigkeit	23
2.4.1.5.	Sättigungsdefizit und spezifische Luftfeuchtigkeit	25
2.4.1.6.	Niederschlag	26
2.4.2.	Installation der Sensoren	27
2.4.3.	Aufarbeitung und Speicherung der digitalisierten Klimadaten	28
2.4.4.	Erfahrungen im Geländeeinsatz	29
2.4.5.	Hemisphärenphotographie	30
2.5.	Statistische Analyse	32

3. Ergebnisse	33
3.1. Phänologie eines ausgewählten Phorophyten	33
3.2. Mikroklima eines ausgewählten Phorophyten	34
3.2.1. Schwankungen im Jahresmittel	42
3.2.2. Schwankungen im Monatsmittel	52
3.2.3. Schwankungen im Tagesverlauf	
3.2.4. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat	64
3.2.5. Niederschlagsintensität	67
3.3. Beschreibung der einzelnen Epiphytenarten	70
3.3.1. <i>Columnnea oerstediana</i>	71
3.3.2. <i>Columnnea microphylla</i>	74
3.3.3. <i>Columnnea verecunda</i>	76
3.3.4. <i>Columnnea lepidocaula</i>	79
3.3.5. Blütennarbenmorphologie und Internodienlängenperiodizität	82
3.4. Häufigkeitsverteilung der Gesneriaceen	85
3.4.1. In verschiedenen Meereshöhen	85
3.4.2. In verschiedenen Höhen über dem Erdboden	88
3.5. Phänomorphologie und Mikroklima	89
3.5.1. Bewurzelung und Substratanheftung	94
3.5.2. Größe der Epiphyten	95
3.5.3. Apikalmeristeme der Sprosse	96
3.5.3.1. Abschnittslänge	97
3.5.3.2. Lebensdauer der Apikalmeristeme	99
3.5.3.3. Verzweigungsgrad	101
3.5.3.4. Vollständigkeit der Apikalmeristeme	103
3.5.4. Pflanzenalter und Vitalität	106
3.5.5. Wuchsgeschwindigkeit und Internodien	113
3.5.6. Blätter	116
3.5.7. Früchte	

4.	Diskussion	118
4.1.	Das Mikroklima des Phorophyten	118
4.2.	Phänomorphologie und Mikroklima	122
4.2.1.	Bewurzelung und Substratanheftung	122
4.2.2.	Größe der Epiphyten	124
4.2.3.	Apikalmeristeme und Internodien	125
4.2.4.	Blätter	129
4.2.5.	Früchte	129
4.3.	Schlußfolgerungen	132
5.	Zusammenfassung	134
6.	Resumen	136
7.	Literatur	138
8.	Danksagung	146
9.	Lebenslauf	147

1. Einleitung

1.1. Aufgabenstellung

Die Bedeutung des Ökosystems tropischer Baumkronen wird erst seit jüngster Zeit durch den Einsatz neuer Technologien für das Arbeiten vor Ort in das Bewußtsein der Wissenschaftler gerückt. Einzelne Baumkronen sind räumlich gut definiert und können als Teilmodell Ansätze für ein Verständnis des tropischen Regenwaldes bieten. Im Vordergrund stehen dabei zunächst die Einflußgrößen auf das System, die entweder zufällig sind oder kausale Beziehungen erwarten lassen. Die Untersuchung der Reaktion des Systems auf extreme Klimabedingungen, z.B. starke Niederschläge und Stürme, Trockenheit oder niedrige Temperaturen, liefern dabei wertvolle Hinweise auf gerichtete Vegetationsentwicklungen. Das durchschnittliche Klima der Standorte muß jedoch zunächst charakterisiert werden, da extreme Abweichungen anders nicht erkannt werden können. Wegen des unüberschaubaren Formen- und Artenreichtum tropischer Wälder kann die Reaktion des gesamten Systemes nicht gemessen werden. Es wäre daher sinnvoll, Objekte zu finden, die deutlich auf Extrembedingungen reagieren und das Ökosystem tropischer Baumkronen repräsentieren.

Die folgenden Untersuchungen sollen Grundlagen zum Verständnis dieses Ökosystems erarbeiten, wobei insbesondere Methoden der Phänomorphologie und der Mikroklimatologie herangezogen werden. Der Begriff "Phänomorphologie" wird dabei als Beschreibung der durch äußere Einflüsse bedingten modifikatorischen Abweichungen einer Art von ihrem Durchschnittstypus (Bewurzelung, Wuchsweise, Verzweigung, Internodienlängen, Reproduktion) verstanden und lehnt sich an den Begriff der Phänometrie, die sich mit Wachstumsmessungen beschäftigt. Als äußere Einflüsse sollen die klimatischen Faktoren besonders berücksichtigt werden. Der Formenreichtum einzelner epiphytischer Arten soll als Vorteil genutzt werden, da durch ihn eine Verbindung zwischen der Lebensgeschichte einer Pflanze und den meßbaren Eigenschaften ihrer Umwelt hergestellt werden kann.

1.2. Theoretischer Hintergrund

Die Bäume tropischer Regionen bieten Aufsitzerpflanzen (Epiphyten) unterschiedliche Kleinstandorte. SCHIMPER (1888) untergliederte die Trägerpflanzen (Phorophyten) bereits in drei Abschnitte: den Stamm, die Äste und die äußeren Zweige. JOHANSSON (1974) teilte die Bäume tropischer Tieflandregenwälder in fünf geometrische Zonen auf (Abb. 1) und charakterisierte sie u.a. durch deren

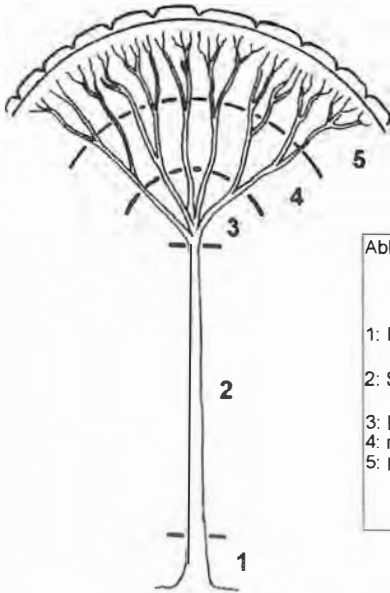


Abb. 1: Gliederung eines Phorophyten in fünf Zonen (nach Johansson 1975, verändert).

- 1: Fuß des Stammes bis 3 m Höhe
- 2: Stamm bis zu den ersten Hauptverzweigungen
- 3: Basisdrittel der Krone
- 4: mittleres Drittel der Krone
- 5: Peripheriedrittel der Krone (äußere Zweige)

mikroklimatische Gegebenheiten, insbesondere hinsichtlich Luftfeuchtigkeit und Beleuchtungsqualität. In trockenen, saisonal beeinflussten Wäldern ist diese Zonierung praktisch nicht vorhanden (YEATON & GLADSTONE 1982). Obwohl JOHANSSON (1974) nur begrenzt Messungen durchführen konnte, zeigte er mit seiner Arbeit in Westafrika signifikante Abhängigkeiten zwischen Artendiversität und Lichtintensität auf. Diese Grobgliederung tropischer Baumkronen wird von anderen Autoren (WENT 1940; PÓCS 1980; GRIFFITHS et al. 1985; CORNELISSEN & TER STEEGE 1986; TER STEEGE & CORNELISSEN 1989) und durch eigene Untersuchungen im tropischen Regenwald Französisch-Guianas bestätigt (M.FREIBERG 1989, 1994). Auf der einen Seite können

trockene, exponierte und auf der anderen Seite dunkle, feuchte Epiphyten-Habitate unterschieden werden, wobei alle Übergänge zwischen diesen extremen Wuchsorten in einem Baum vorkommen können. Die Wuchsorte der Epiphyten können mit Nährstoffen periodisch ("pulse-supplied") oder kontinuierlich ("continuously-supplied") versorgt werden (BENZING 1986, 1989). Die Bedeutung einzelner Nährstoffe für die Epiphyten, welche im Extremfall allein mit im Regenwasser gelösten Mineralien auskommen müssen, wird unterschiedlich diskutiert (JANZEN 1974; BENZING 1981 a, b, 1987; BENZING & FRIEDMAN 1981; LESICA & ANTIBUS 1990; VANCE & NADKARNI 1990; NADKARNI & MATELSON 1992; HOFSTEDE et al. 1993). Die mineralische Ernährung der Epiphyten ist wahrscheinlich weniger limitierend, als oft angenommen wurde, insbesondere in eutrophen Regionen wie Costa Rica (JORDAN & HERRERA 1981). Es wird sogar vermutet, daß Epiphyten und Humusansammlungen tropischer Bergregenwälder Nährstoffe in der Trockenzeit effektiv speichern und in der Regenzeit an ihre Umwelt weitergeben (NADKARNI 1986). Auch Ameisen spielen für die Humuszusammensetzung und die Nährstoffkreisläufe in tropischen Bäumen eine wichtige Rolle (ULE 1901; MADISON 1979; LONGINO 1986). Das Wissen über die mikroklimatischen Gegebenheiten tropischer Baumkronen hingegen ist noch sehr begrenzt, insbesondere weil Messungen in den Baumkronen bisher nur über kurze Zeitspannen durchgeführt worden sind (ALLEN et al. 1972; SINCLAIR 1984; GRIFFITHS et al. 1985; OBERBAUER et al. 1988, 1989; SMITH et al. 1992; WOLF 1993 a). Die Anfälligkeit der Instrumente für hohe Luftfeuchtigkeit und Regen und die Unzugänglichkeit der Baumkronen setzten der Durchführbarkeit mikroklimatischer Messungen zeitliche und räumliche Grenzen. Die Wechselwirkungen zwischen Mikroklima und Epiphyten entziehen sich somit bisher weitreichender Interpretationen.

Die komplexen Wechselwirkungen zwischen Phorophyten und Epiphyten hingegen wurden bereits in Ansätzen untersucht. Das Alter, die Größe und die Spezies der Phorophyten sind für die Besiedelung mit Epiphyten von Bedeutung. Sie beeinflussen die Epiphytendiversität (BENNETT 1986; CATLING et al. 1986; CATLING & LEFKOVITCH 1989), die Biomasse der Epiphyten eines Baumes (NADKARNI 1984, 1986; INGRAM & NADKARNI 1993) und den Bedeckungsgrad einzelner Epiphytenarten (JOHANSSON 1974, 1975; M.FREIBERG 1994). Direkte Auswirkungen verschiedener Phorophytenspezies auf den Habitus der Epiphyten sind nicht auszuschließen. So können beispielsweise sekundäre Stoffwechselprodukte der Borke oder ihre Oberflächenstruktur die Epiphytenflora beeinflussen (BOVEY & DIAZ-COLON 1969; BENZING 1981 b; CHASE 1987). Die Auswirkungen dieser Faktoren sind im großen und ganzen nur wenig

erforscht. Weiterhin muß berücksichtigt werden, daß die Produktion sekundärer Stoffwechselprodukte vom Wuchsort des Phorophyten abhängen kann. Aber auch die Phorophyten können von den Epiphyten beeinflusst werden, z.B. direkt durch parasitische Mykorrhizapilze (RUINEN 1953) oder indirekt durch Lichtparasitismus (BENZING & SEEMANN 1978). Es gibt sogar Hypothesen, nach denen die hohe Artendiversität tropischer Wälder auf den Einfluß der Epiphyten zurückzuführen ist, indem die Epiphyten die Lebenserwartung der Bäume herabsetzen und so zur mosaikartigen Verbreitung von Phorophyten beitragen (STRONG 1977)

Auf verschiedene Sukzessionsstadien und die individuelle Größenverteilung epiphytischer Arten innerhalb einer Baumkrone wurde ebenfalls hingewiesen (DUDGEON 1923; BENZING 1980, 1990; CATLING & LEFKOVITCH 1989). Bei den angewandten Methoden wurden die Epiphyten entweder in ihrer Gesamtheit als Biomasse, als Flächenbedecker auf den Phorophyten, als Summe von Individuen (SANFORD 1968, VALDIVIA 1977; KELLY 1985, ZIMMERMAN & OLMSTED 1992) oder als pflanzensoziologische Einheit (WOLF 1993 a, b) betrachtet. Taxonomische Arbeiten berücksichtigten zwar das Vorkommen einzelner Arten, jedoch nicht ihre Abundanz oder die morphologische Variationsbreite.

Die Modifikationen eines Organismus, bzw. die phänotypische Veränderung desselben, stehen in direktem Zusammenhang mit den Umwelt- und Entwicklungsbedingungen am Wuchsort. Entsprechend werden Photo-, Hygro-, Xero- und Thermomorphosen unterschieden (SCHAEFER & TISCHLER 1983). Umgekehrt lassen deshalb die im Habitus der Pflanzen erkennbaren Modifikationen Rückschlüsse über das Ökosystem Baumkrone zu.

Für Standorte außerhalb der Tropen werden schon seit längerem Veränderungen in Ökosystemen mit Hilfe der Phänometrie analysiert. Beispielsweise kann die Zuwachsrate von Jahresringen bestimmt und damit fördernde und hemmende Umweltfaktoren ermittelt werden. In den Tropen sind Jahresringe weniger deutlich ausgeprägt als in temperierten Zonen (BAAS & VETTER 1989). Die Phänomorphologie tropischer Pflanzen und deren Anwendbarkeit zur Analyse der Umweltbedingungen am Wuchsort sind nur wenig untersucht. Ein ideales Untersuchungsobjekt dazu wäre eine Art, deren Wuchsrhythmik saisonal beeinflusst wird, bei der absterbende Sproßteile an der Pflanze verbleiben und die sich durch einen einfachen Infloreszenzaufbau mit verbleibenden Blüten- und Fruchtnarben auszeichnet. Diese Voraussetzungen sind bei Orchideen, Araceen und Piperaceen nicht zu finden. Die strauchförmigen Epiphyten der Araliaceen, Clusiaceen und Rubiaceen können infolge ihrer Größe nur mit hohem Aufwand vollständig erfaßt werden, da sie im Extremfall über die Hälfte des Volumens des

Phorophyten ausmachen (eigene Beobachtung). Epiphytische Ericaceen und Gesneriaceen sind in Bezug auf ihre Größe und ihre oft stark reduzierten Blütenstände geeignete Objekte. Über ihre Wuchsrhythmik konnte im voraus keine Aussage getroffen werden. Vor Ort zeigte sich, daß von beiden Familien nur die Gesneriaceen mit genügender Abundanz zu finden waren, weshalb sich die folgende Untersuchung auf diese Familie bzw. einzelne Arten der Gattung *Columnnea* beschränkt.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet

2.1.1. Geographie

Die vorliegenden Untersuchungen wurden von Januar 1991 bis Juni 1992 nahe der biologischen Station der Reserva Forestal de San Ramon (RFSR, seit 1994 Reserva Biológica Alberto Brenes), Provinz Alajuela, Costa Rica, Zentralamerika, durchgeführt (Abb. 2).

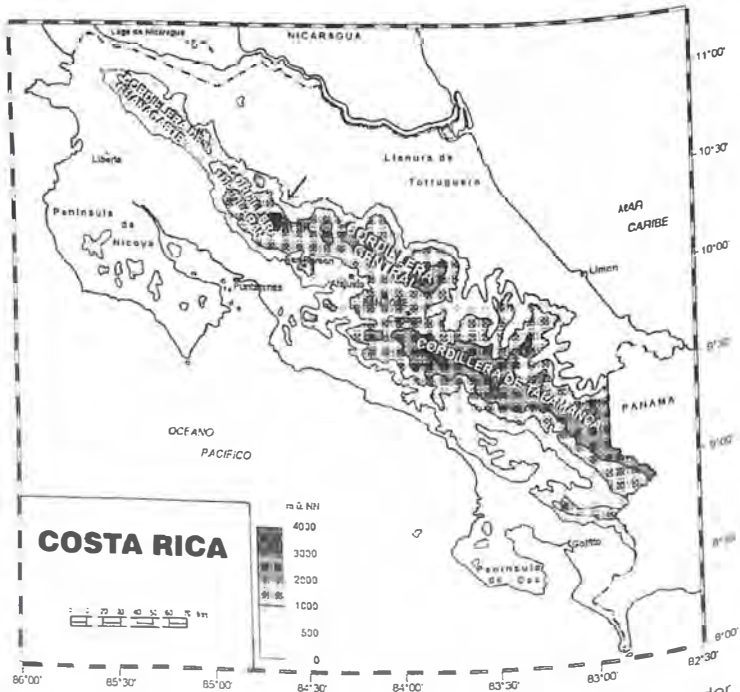


Abb. 2: Lage der Reserva Forestal de San Ramon (Pfeil), Costa Rica, in der Cordillera de Tilarán.

Die Station liegt auf 84° 35' 50" westlicher Länge und 10° 13' 15" nördlicher Breite, im schmalen, von Westen nach Osten ausgerichteten Tal des Rio San Lorencito (Abb. 3).

Das Oberflächenrelief der Reserva besteht aus stark zerklüfteten Tälern mit steilen Hängen und nährstoffreichen Böden auf vulkanischem Grundgestein. Nach barometrischen Höhenmessungen und Vergleichen mit dem Luftbild der Reserva vom Januar 1992 (Instituto Nacional de Geografía, San José), auf dem das Dach der Station sichtbar ist, liegt diese auf 875 m üNN. Die Lage der Station diente als Eichpunkt für die Höhenmessungen der Phorophyten. Abbildung 3 zeigt die ungefähren Höhenlinien eines vergrößerten Ausschnittes der topographischen Karte "San Lorenzo" 1:50.000, Blatt 3246 I 1966 (Instituto Nacional de Geografía, San José). Der Ausschnitt wurde, um die Lage der Station und einen Teil des vor Ort vermessenen und nachträglich proportional übertragenen Wegesystems, ergänzt und verändert. Die Wuchsorte der untersuchten Phorophyten sind mit F1 bis F12 markiert und in Tabelle 1 (Seite 13) aufgelistet.

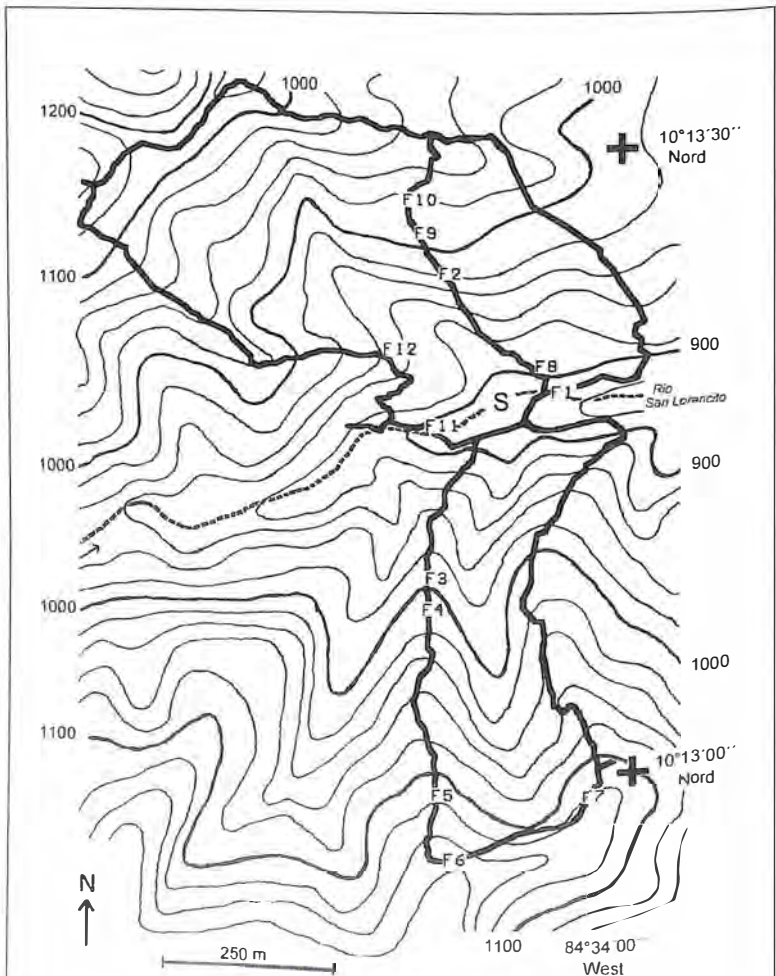


Abb. 3 Vergrößerter Ausschnitt der topographischen Karte "San Lorenzo" (1:50 000, Blatt 3246 I, 1966) mit primärem Wegesystem und Lage der untersuchten Phorophyten (F1 - F12). Die Station ist mit einem 'S' gekennzeichnet. Die Längen- und Breitenkoordinaten beziehen sich auf die eingezeichneten Kreuze.

2.1.2. Klima

Die hier dargestellten Daten wurden innerhalb des Untersuchungszeitraumes zwischen April 1991 und Juni 1992 gesammelt. Vor dieser Zeit wurden keine meteorologischen Daten der biologischen Station der RFSR erhoben. Von April bis Dezember lagen perhumide und in den übrigen Monaten humide Verhältnisse vor (Abb. 4). Die über das Jahr 1991/92 berechnete Jahresniederschlagsmenge von 4360 mm wurde im darauffolgenden Jahr mit 3660 mm nicht erreicht (T.DOMBECK, Universität Ulm, pers. Mitteilung). Da Nebel nicht mit berücksichtigt werden konnte, liegt die effektive Niederschlagsmenge, insbesondere in der "Trockenzeit", über diesen Werten.

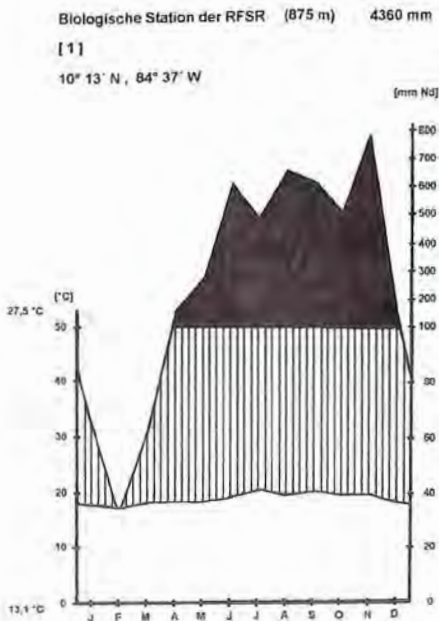


Abb. 4: Klimadiagramm der biologischen Station der RFSR, erstellt nach WALTER (1973). Datenerhebung April 1991 bis Juni 1992.

Das Minimum der Lufttemperatur im Untersuchungszeitraum wurde am 13.5.1992 mit 14,1°C gemessen, das Maximum mit 23,7°C am 29.10.1991. Die monatlichen Temperaturwerte schwankten zwischen 18,0 °C und 20,8°C (Abb. 5, siehe auch Kap. 2.4. und 3.2.).

Die minimale Luftfeuchtigkeit wurde am 21.2.1992 mit 68 % erreicht (standardmeteorologisch ermittelt). An 90 % aller Tage im Jahr überstieg die relative Luftfeuchtigkeit Werte von 95%. Nachts betrug die Feuchtigkeit praktisch immer 99 bis 100% und oft wurde der Taupunkt erreicht. Die durchschnittliche Luftfeuchtigkeit 1,5 m über dem Boden betrug 98% (25257 Messungen).

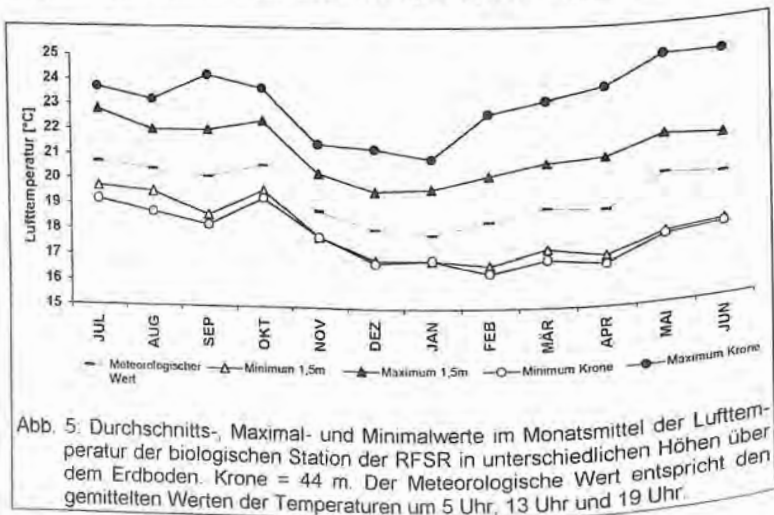


Abb. 5: Durchschnitts-, Maximal- und Minimalwerte im Monatsmittel der Lufttemperatur der biologischen Station der RFSR in unterschiedlichen Höhen über dem Erdboden. Krone = 44 m. Der Meteorologische Wert entspricht den gemittelten Werten der Temperaturen um 5 Uhr, 13 Uhr und 19 Uhr.

2.1.3. Vegetation

Von wenigen Ausnahmen abgesehen (z.B. *Iriarte gigantea* H.A. WENDL = *I. deltoidea* RUIZ & PAV., Arecaceae) kommen im Untersuchungsgebiet keine dominanten Phanerophyten vor (Prof. BRECKLE und I. WATTENBERG, Universität Bielefeld, pers. Mitteilung, eigene Beobachtung). Die auffälligsten Bäume in der sehr artenreichen Vegetation sind Vertreter der Rubiaceen (*Eleagea*), Moraceen (*Ficus*), Elaeocarpaceen und Lauraceen (GOMEZ & ORTIZ 1991). Die durchschnittliche Kronenhöhe liegt zwischen 20 m und 35 m. Überständerbäume können im Tal 40 m und mehr erreichen. Auf den Bergrücken liegt die durchschnittliche Höhe bei 20 bis 25 m (eigene Messungen).

Die 2 bis 5 (-8) m hohe Strauchschicht wird vorwiegend von Vertretern der Acanthaceen, Rubiaceen, Malvaceen (*Malvaviscus*), Piperaceen (*Piper*), Melastomataceen (*Miconia*, *Blakea*), Urticaceen (*Urera*) und Arecaceen gebildet. Durch regelmäßige Niederschläge, hohe Luftfeuchtigkeit und konstant hohe Temperaturen gedeiht auf den Blättern (Phyllosphäre) der Strauchschicht eine Vielzahl von Organismen wie Bakterien, Blaualgen (Cyanobakterien), Pilze, Grünalgen, Moose und Flechten (E.FREIBERG 1994). In einzelnen Fällen können sich auf sehr langlebigen Blättern sogar höhere Pflanzen (Bromelien, Orchideen) ansiedeln. Die Phanerogamen sind generell von dichten Epiphytenpolstern bewachsen, wobei ein Großteil der Biomasse aus Laub- und Lebermoosen besteht (A.LÜCKING, Universität Ulm, pers. Mitteilung). Als besonders häufige Vertreter der vaskulären Epiphyten sind die Orchideen (*Maxillaria*, *Stelis*, *Pleurothallis*), Bromelien (*Vriesea*, *Guzmania*, *Tillandsia*), Araceen (*Anthurium*, *Philodendron*) Piperaceen (*Peperomia*), Ericaceen (*Cavendishia*, *Psammisia*, *Satyria*) und Gesneriaceen (*Columnea*, *Dalbergaria*, *Pentadenia*, *Ortholoma*, *Drymonia*, *Paradrymonia*) zu nennen. Zu den verbreiteten Epiphyten gehören weiterhin *Clusia* (Clusiaceae), *Hillia* (Rubiaceae), *Ardisia* (Myrsinaceae), *Neomirandea* (Asteraceae), *Burmeistera* (Campanulaceae), *Schlegelia* (Bignoniaceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae) und *Smilax* (Smilacaceae).

2.2. Phorophyten

2.2.1. Auswahl der Phorophyten

Um unterschiedliche Beeinflussungen verschiedener Phorophytenarten auf die Epiphyten zu vermeiden, sollten nur Epiphyten einer einzigen Phorophyten-Art oder zumindest einer Gattung miteinander verglichen werden. Durch die hohe Artendiversität in der RFSR existierten jedoch wenige Phorophyten, die diese Kriterien erfüllten. Mehr als 1 bis 2 Individuen pro Hektar waren meistens nicht zu finden, abgesehen von der etwas häufigeren Palme *Inatea deltoidea*. Zur Auswahl standen demgemäß nur die zwei folgenden Gattungen.

- *Eleagea* (Rubiaceae)

Die Bäume erreichten Höhen zwischen 30 m und 40 m. Die Krone entwickelte bei allen observierten Exemplaren, im Gegensatz zum mächtigen Stamm (Durchmesser zwischen 2 m und 3 m), nur geringe Ausmaße und wenige dünne und kaum biegsame Seitenäste.

- *Ficus* (Moraceae)

Die meisten Exemplare dieser Bäume erreichten vergleichbare Höhen wie *Eleagea* und zeichneten sich zusätzlich durch mächtige Kronen mit bis zu 25 m Durchmesser aus. Ihr Holzkörper war sehr elastisch, und durch das Gewicht des menschlichen Körper belastbar, wie Kletterversuche ergaben.

Die milchsaftführende Borke von *Ficus* kann sich in ihrer chemischen Zusammensetzung (HEGNAUER 1964) negativ auf die Epiphytendiversität auswirken, wie eigene Beobachtungen in Französisch-Guyana zeigten. Im Untersuchungsgebiet waren alle Exemplare, auch die milchsaftführenden, reichlich mit Epiphyten bewachsen. Daher wird vermutet, daß die chemischen Einflüsse der milchsaftführenden Borke von *Ficus* im Untersuchungsgebiet eine untergeordnete Rolle für die Besiedelung mit Epiphyten spielt.

Die Größe der Phorophyten und ihre Höhenlage ÜNN wird in Tabelle 1 dargestellt. Die genauen Wuchsorte sind der Karte in Abbildung 3 unter dem Feldnamen der Phorophyten zu entnehmen. Die Arten wurden durch Vergleiche mit Herbarbelegen des Herbario Nacional de Costa Rica und nach BURGER (1977) bestimmt und in Costa Rica (CR) und Ulm (ULM) hinterlegt.

Phorophyt	Feldnummer	Höhe über NN [m]	Gesamthöhe Baum [m]	Kronenbeginn [m]	Stammdurchmesser [m]	Kronenradius [m]
<i>Ficus jimenezii</i> STANDL.	F1	870	44	21	2,3	13,7
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F2	970	35	22	1,9	9,0
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F3	990	28	21	0,9	8,9
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F4	1030	24	19	1,4	9,1
<i>Ficus cervantesiana</i> STANDL. & WILLIAMS	F5	1120	30	18	1,5	8,7
<i>Ficus cervantesiana</i> STANDL. & WILLIAMS	F6	1180	23	18	1,2	7,6
<i>Ficus colubrinae</i> STANDL.	F7	1140	25	14	2,1	6,1
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F8	910	35	28	1,3	7,9
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F9	1000	33	23	1,7	9,1
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F10	1010	30	22	1,0	7,7
<i>Ficus crassinervosa</i> BURGER	F11	920	40	30	1,5	8,6
<i>Ficus colubrinae</i> STANDL.	F12	960	26	17	1,6	6,8

Tab. 1: Größe und Höhenlage der untersuchten Phorophyten. Kronenradius und Kronenbeginn sind gemittelte Werte aus 8 Messungen in 8 Himmelsrichtungen.

2.2.2. Daten der Phorophyten

Zur Abschätzung des Laubfalles und des Laubaustriebes eines Exemplars von *Ficus jimenezii* (F1) wurden an sechs verschiedenen Stellen unterhalb des Kronenbereiches auf dem Erdboden 1 m × 1 m große Flächen abgesteckt. In periodischen Abständen wurden diese Flächen gründlich von Laub und anderem organischen Material gereinigt und dabei die Anzahl der seit der letzten Säuberung gefallenen Laubblattspreiten- und Nebenblätter bestimmt. Bei *Ficus* sind die Nebenblätter zu 2 großen Hüllblättern umgestaltet, die bei *Ficus jimenezii* unmittelbar nach dem Laubaustrieb abfallen.

Die Höhe der Phorophyten sowie die Entfernungen der Epiphyten vom Erdboden und zum Zentrum der Phorophytenkrone wurden mit Maßband und Zollstock ausgemessen.

Folgende Positionsdaten der Epiphyten wurden erhoben:

- Durchmesser des Phorophytenastes
- Steigung des Phorophytenastes
- Position des Epiphyten am Ast (seitlich, oben, unten)
- Himmelsrichtung des Phorophytenastes, vom Kronenzentrum aus betrachtet
- Entfernung des Hypokotyls zum Erdboden
- Entfernung des Hypokotyls zum Kronenzentrum

2.2.3. Klettertechnik

Die Epiphyten wurden mit Hilfe alpiner Kletterseiltechniken direkt an ihrem Wuchsort untersucht (PERRY 1978; PERRY & WILLIAMS 1981). Dazu wurde eine 0,1 mm dicke Angelschnur mittels Pfeil und Bogen über einen tragfähigen Ast geschossen. Die Schnur wurde durch eine 3 mm dicke Nylonkordel und diese wiederum durch ein 11 mm dickes Spelioseil (Höhlenkletterseil mit geringer Dehnung) ersetzt. Zwei Aufsteigerklemmen (Yumas), eine mit Brust- und Beckengeschirr, die andere mit Fußschlaufen verbunden, stellten die Verbindung zum Spelioseil her, an dem spannerrauenartig durch abwechselndes Belasten der einen oder anderen Yuma senkrecht aufgestiegen wurde. Weiter vom Stamm entfernte Positionen konnten durch waagerecht gespannte Seile oder durch Kriechen auf wenig geneigten Ästen erfaßt werden. Die Tragfähigkeit der Äste setzte der Erreichbarkeit der Wuchsorte im Kronendach Grenzen. Bei *Ficus* waren dies Äste mit einem Durchmesser unter 10 cm bis 15 cm. Daraus resultieren drei verschiedene Aufnahmekategorien:

- direkt erreichbare Epiphyten
- mit einem Greifstock von 2,5 m Länge erreichbare Epiphyten - die dabei u.U. nicht vollständig gesammelt werden konnten, da Teile der Pflanzen abreißen oder verloren gingen
- nur mit einem Fernglas lokalisierbare Epiphyten der Kronenperipherie

2.3. Epiphyten

2.3.1. Gesneriaceenflora im Untersuchungsgebiet

Tabelle 2 gibt eine Übersicht der im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten. Die Verbreitungsangaben beziehen sich ausschließlich auf den Bereich des Kartenausschnittes (Abb. 3), an anderen Orten in Costa Rica zeigte sich eine andere Höhenzonierung der Gesneriaceen.

Die Gesneriaceen wurden mit den Bestimmungsschlüsseln der Gesneriaceen in den Floren von Costa Rica, Panama und Guatemala (MORTON 1938; SKOG 1978; GIBSON 1974), Literatur zu den Erstbeschreibungen (MARTIUS 1829; REGEL 1848; DECAISNE 1849; OERSTED 1861; HANSTEIN 1865; BENTHAM 1867; HEMSLEY 1882; SPRAGUE 1911; DONNELL SMITH 1912, 1916; FRITSCH 1914; MORTON 1938, 1942, 1944; LEEUWENBERG 1959; SKOG 1974; WIEHLER 1975 a, b, c, d) sowie durch Vergleich mit Belegen des Herbario Nacional de Costa Rica in San José bestimmt. Einige Arten werden im Botanischen Garten der Universität Ulm kultiviert. Herbarexemplare wurden bereits in Costa Rica (CR) deponiert. Weitere Belege werden nach abgeschlossener Untersuchung in Ulm (ULM), Berlin (B) und München (M) hinterlegt.

Gesneriaceen der RFSR	Habitus	Verbreitung
<i>Campanea grandiflora</i> DECNE.	terrestrisch, kletternd	generell
<i>Columnnea gloriosa</i> SPRAGUE	epiphytisch, herabsteigend	unter 850 m
<i>Columnnea lepidocaula</i> HANST.	epiphytisch	über 1000m
<i>Columnnea microcalyx</i> HANST.	epiphytisch, kletternd	über 1000m
<i>Columnnea microphylla</i> (KLOTZSCH) HANST. ex OERST.	epiphytisch, kletternd	über 800m
<i>Columnnea oerstediana</i> KLOTZSCH ex OERST.	epiphytisch	unter 1000m
<i>Columnnea verecunda</i> MORTON	epiphytisch	600-1000m
<i>Columnnea spec 1</i>	epiphytisch	über 1200m
<i>Columnnea spec 2</i>	epiphytisch	über 1200m
<i>Dalbergaria aureonitens</i> (HOOK.) WIEHLER	terrestrisch, aufsteigend	unter 900m
<i>Dalbergaria consanguinea</i> (HANST.) WIEHLER	terrestrisch, aufsteigend	generell
<i>Drymonia conchocalyx</i> HANST.	terrestrisch, aufsteigend	ab 900m
<i>Drymonia multiflora</i> (OERST.) WIEHLER	terrestrisch, windend	generell
<i>Drymonia rubra</i> MORTON	terrestrisch, aufsteigend	ab 1000m
<i>Drymonia tumalvae</i> HANST.	terrestrisch	generell
<i>Drymonia warszewicziana</i> HANST.	terrestrisch	generell
<i>Gasteranthus acropodus</i> (DONN SMITH) WIEHLER	terrestrisch	unter 1000m
<i>Kohleria spicata</i> (HBK) OERST.	terrestrisch	generell
<i>Monopyle macrocarpa</i> BENTH.	terrestrisch	über 1100m
<i>Monopyle spec.</i>	terrestrisch	generell
<i>Neomortonia rosea</i> WIEHLER	terrestrisch	900m-1100m
<i>Ortholoma sanguinolentum</i> (KLOTZSCH ex OERST.) WIEHLER	epiphytisch	unter 1000m
<i>Paradrymonia lineata</i> (MORTON) WIEHLER	terrestrisch, aufsteigend	generell
<i>Phinaea albiflora</i> RUSBY	terrestrisch, epiphytisch	generell
<i>Rufodorsia major</i> WIEHLER	terrestrisch	900-1100m
<i>Rufodorsia cf. minor</i> WIEHLER	epiphytisch	generell
	epiphytisch	900m-1100m

Tab. 2: Liste der in der RFSR im Kartenausschnitt (Abb. 3) gefundenen Gesneriaceen. Die Höhenangaben beziehen sich ausschließlich auf dieses Gebiet.

2.3.2. Analyse der Phänomorphologie der Epiphyten

Die häufig bis stetig vorkommenden epiphytischen Arten (*Columnnea oerstediana*, *C. microphylla*, *C. verecunda*, *C. lepidocaula*) wurden auf insgesamt 12 Ficusbäumen (Tab. 1) gesammelt und herbarisiert. 30 Exemplare dieser Arten wurden auf Ficus 1 markiert und in einer Zeitspanne von 14 Monaten beobachtet. In regelmäßigen Abständen wurden am Wuchsort Wuchsformenschemata angefertigt und die phänologischen Ereignisse notiert.

2.3.2.1. Bearbeitung des Herbarmaterials

Die herbarisierten Gesneriaceen wurden an der Universität Ulm weiter bearbeitet. Die Arten der Gattung *Columnnea* stellten sich als die am besten geeigneten Objekte heraus. Ihre Sproßabschnitte verbleiben auch im abgestorbenen Zustand noch lange Zeit an der Pflanze und konnten somit nahezu vollständig analysiert werden. Bei beiden Arten der Gattung *Rufodorsia* hingegen fielen abgestorbene Abschnitte frühzeitig ab. Außerdem stellte sich die Blühphänologie von *Rufodorsia* als Nachteil heraus, da an der gesamten Pflanze latente Blütenmeristeme verbleiben, welche zu späteren Zeitpunkten aktiviert werden können. Im Gegensatz zu allen Arten der vorgefundenen *Columnneen* ist es daher bei den cymösen Partialinfloreszenzen von *Rufodorsia* (WIEHLER 1975 c) nicht möglich, die Anzahl der ehemals vorhandenen Blüten pro Nodium zu bestimmen. Als weiterer Vorteil der *Columnneen* erwies sich die Morphologie der auf wenige Blüten reduzierten Cymen (WEBER 1982). So können bei *Columnnea verecunda* zwar noch mehr als eine, in seltenen Fällen bis zu vier bis fünf Blüten pro Blattachsel ausgebildet werden. Die übrigen *Columnneen* (*C. oerstediana*, *C. microphylla* und *C. lepidocaula*) tragen maximal eine Blüte pro Blattachsel. Bei anderen Gesneriaceen und einigen *Columnneen* mit weniger reduzierten Cymen fallen diese nach längerer Zeit vollständig ab. Zurück bleibt die Narbe des gesamten Blütenstandes. Bei diesen Arten kann nicht auf das ehemalige Vorhandensein oder Fehlen einer Frucht oder Blüte, und damit dem Reproduktionserfolg vergangener Jahre, zurückgeschlossen werden.

Aufgrund dieser Erkenntnisse wurde insbesondere die Gattung *Columnnea* zu weiteren Analysen herangezogen und Wuchsformenschemata von allen Herbar-exemplaren der Arten *Columnnea verecunda*, *C. oerstediana*, *C. lepidocaula* und *C. microphylla* angefertigt. Die Symbolik der phänomorphologischen Schemata lehnt sich an die Arbeiten von ORSHAN (1989) an. Dazu wurden die Pflanzen

allein die Bestimmung des Gesamtalters der Pflanze und der einzelnen Sproßabschnitte von Bedeutung. Diese Parameter wurden mit Hilfe der Internodienlängenperiodizität und der vor Ort gewonnenen, phänologischen Daten bestimmt. Eine genauere Beschreibung wird im Ergebnisteil gegeben.

2.3.2.2. Digitalisierung der Wuchsformenschemata

Die in den Wuchsformenschemata zusammengefaßten Daten wurden mit eigens hierfür in TURBO PASCAL geschriebenen Programmen digitalisiert. Somit standen sie für statistische Analysen wie die Korrelation der phänomorphologischen Daten untereinander und mit den mikroklimatischen Werten bereit (Kap. 2.5.). Die Daten eines jeden Nodiums wurden dabei so kodiert, daß eine spätere Identifizierung jedes einzelnen Internodiums möglich war. Ein vereinfachtes Beispiel für die Numerierung ist Abbildung 7 zu entnehmen. Im folgenden wird eine Übersicht der Numerierungsregeln gegeben. Die Zahlen in Klammern beziehen sich auf die entsprechenden Nodiennummern in Abbildung 7 und Tabelle 4.

- a) Die Nodien werden, mit dem Hypokotyl (0) beginnend, gegen den Uhrzeigersinn konsekutiv durchnummeriert.
- b) Ein Jahresabschnitt wird vollständig durchnummeriert (0 bis 7), danach wird die Zählung am nächst tieferen Verzweigungsgrad (4) gegen den Uhrzeigersinn so lange fortgesetzt, bis wieder das Ende des Jahresabschnittes erreicht wird (12).
- c) Wird das Apikalmeristem am Ende des Jahresabschnittes fortgesetzt, so wird in diese Richtung weitergezählt (12 bis 14), ansonsten mit dem nächsten Seitenzweig (nach 14 mit 15).
- d) Jedes Internodium erhält die Nummer des darauffolgenden Nodiums.
- e) Jedes Nodium erhält eine Vorgänger- und eine Nachfolgernummer.
- f) Vorgänger und Nachfolger eines Nodiums erhalten ein negatives Vorzeichen, wenn ein neuer Seitenzweig beginnt (-4 als Vorgänger von Nodium 8, -15 als Vorgänger von 19 etc.). Dies gilt ebenso für den Verweis auf ein neues Zweigsystem, wenn ein Seitenast abgeschlossen wurde (-15 als Nachfolger von 14, 7 als Vorgänger von -15).

Um Fehler bei der Dateneingabe aufzuspüren und zu korrigieren, wurde mit Hilfe eines weiteren Programmes ermöglicht, die Daten sekundär in Wuchs-

formenschemata zurückzuverwandeln. Die in den Ergebnissen präsentierten phänomorphologischen Schemata wurden auf diese Weise erstellt.

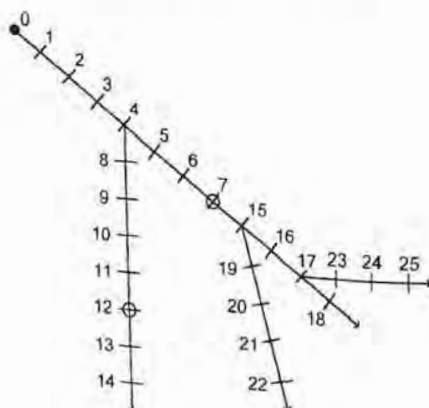


Abb. 7. Vereinfachtes Wuchsformenschema zur Demonstration des Numerierungs-codes (Tab. 4) bei Digitalisierung der Wuchsformenschemata. Der Übersicht halber wurde auf maßstabgetreue Darstellung der Internodien-längen, der Bewurzelung und der Seitenorgane verzichtet. Zahlen: Nodien-nummer; ausgefüllter Kreis: Hypokotyl; eingekreiste Nodien: neuer Jahresabschnitt innerhalb eines Abschnittes, dessen Internodien auf ein Apikalmeristem zurückgehen; Pfeile: Position des Apikalmeristems.

Nodien- nummer	Vorgänger	Nachfolger	Länge [mm]	Jahr	Status
1	0	2	1	1985	l
2	1	3	2	1985	l
3	2	4	4	1985	l
4	3	5	8	1985	l
5	4	6	8	1985	l
6	5	7	8	1985	l
7	6	-15	8	1985	l
8	-4	9	2	1986	l
9	8	10	3	1986	l
10	9	11	6	1986	l
11	10	12	8	1986	l
12	11	13	8	1987	l
13	12	14	8	1987	l
14	13	-15	9	1987	l
15	7	16	8	1986	l
16	15	17	8	1986	l
17	16	18	8	1986	l
18	17	-19	8	1986	l
19	-15	20	2	1987	l
20	19	21	4	1987	l
21	20	22	7	1987	l
22	21	-23	8	1987	l
23	-17	24	1	1987	t
24	23	25	5	1987	t
25	24	Ende	8	1987	t

Tab. 4: Numerierungscode des vereinfachten Wuchformenschemas aus Abbildung 7 (Spalte 1) und Hilfsbezeichnungen (Spalte 2 und 3) zur eindeutigen Identifizierung der Lage jedes Nodiums. Wurzeln, Blätter und Seitenorgane der Nodien sind nicht gezeigt. (Länge = Länge des vorangehenden Internodiums; Jahr = Entstehungsjahr; Status = totes (t) oder lebendes (l) Internodium.

2.4. Mikroklima eines Phorophyten

An 14 verschiedenen Stellen eines *Ficus jimenezii* - Baumes (F1 in Abb. 3) wurden stationär mikroklimatische Messungen durchgeführt. Die Datenerfassung der Lufttemperatur, relativen Luftfeuchtigkeit, Beleuchtungsstärke und Windgeschwindigkeit wurde mit Hilfe einer automatischen Meßeinrichtung, unter Berücksichtigung der Hinweise von LUDLOW (1982), vorgenommen. Die dazu entwickelten Sensoren zur Meßwertaufnahme und der Signalweg der analogen und digitalisierten Daten bis zur Speicherung wird im folgenden kurz beschrieben.

2.4.1. Umwandlung der Klimawerte in Analogsignale

2.4.1.1. Lufttemperatur

Es gibt viele Möglichkeiten, die Temperatur elektronisch zu messen. Der AD 592 von Analog Device (München) ist ein bereits vom Hersteller abgeglicher, integrierter Schaltkreis mit guter Linearität. Die absolute Genauigkeit von $\pm 0,3^\circ\text{C}$ ist nur noch von der einzuspeisenden Referenzspannung abhängig. Um zu verhindern, daß das schwarze Plastikgehäuse direkt vom Sonnenlicht beschienen wird, und dann die absorbierte Infrarotstrahlung und nicht die Energie der Moleküle in der Luft gemessen wird, wurde der Temperaturfühler mittels zweier konzentrisch angeordneter Messingrohre abgeschirmt.

2.4.1.2. Relative Luftfeuchtigkeit

Der Wassergehalt der Luft kann mit verschiedenen Parametern angegeben werden (absolute und relative Feuchtigkeit, Wasserdampfdruck, Taupunkt etc.). für die entsprechende Meßmethoden existieren. Die Genauigkeit elektronischer Sensoren unter tropischen Bedingungen hängt insbesondere von der Linearität des Fühlers nahe des Dampfsättigungsgrades der Luft ab. Die Toleranzen des Humicap-H Sensors (Vaisala, Hamburg), der hier eingesetzt wurde, werden bis 90% relativer Luftfeuchtigkeit mit 1% und zwischen 90% und 100% mit 2% absoluter Genauigkeit angegeben. Das Meßprinzip beruht auf der Eigenschaft einer Membran, deren Kapazität sich proportional mit der relativen Luftfeuchtigkeit ändert (0,1 pF pro 1% relativer Luftfeuchtigkeit). Nach einem Temperaturausgleich von mindestens 6 Stunden des über gesättigten Lithium- bzw. Kalium-

salzlösungen befindlichen Sensors wurde die Elektronik gegen die relative Luftfeuchtigkeit der Gasphase über den Salzlösungen geeicht.

2.4.1.3. Beleuchtungsstärke

Da keine direkten Einflüsse auf die Physiologie der Pflanzen gemessen werden sollten (Photosynthese, Blattemperatur, CO_2 Stoffwechsel, Säuregehalt), diente die Silikonphotodiode S1133 (Hamamatsu Electronics, München) als Meßfühler. Die spektrale Empfindlichkeit dieser Diode liegt im Bereich von 320 nm bis 730 nm mit maximaler Absorption bei 560nm. Der Strom wächst proportional um 0,5 mA pro 100 Lux. Ein Gummipfropfen fixierte die Dioden mit ihren Anschlüssen in einem mit Silikonkautschuk wasserdicht versiegelten Röhrchen. Als Referenzpunkte deckten drei Dioden mit unterschiedlicher Empfindlichkeit des Verstärkers oberhalb der Baumkrone einen Bereich von 10 Lux bis 120.000 Lux ab. Der relative Lichtgenuß gibt an, wieviel Prozent des Lichtes, das am Referenzpunkt oberhalb des Bestandes (Abb. 10) gemessen wird, die jeweiligen Meßpunkte erreicht.

2.4.1.4. Windgeschwindigkeit

Flügelradanemometer sind für die Messung von Windgeschwindigkeiten über 5 m / sec gut geeignet, geben aber im Bereich darunter aufgrund ihrer mechanischen Lagerung nur ungenaue Werte. Hitzdrahtanemometer (SCHLEDDE 1980) arbeiten in Bereichen unterhalb von 1 m / sec sehr genau, erfordern allerdings einen hohen Schaltungsaufwand. Hier liefert der Einsatz von Miniaturwiderständen, sogenannten NTC-Thermistoren (GB 531 von Fenwal Electronics, über Delta Regeltechnik, München) gute Ergebnisse (GRACE 1989). Ein regulierter Strom heizt die Widerstandssperle auf 95°C. Windströmungen leiten die Wärme ab, so daß nachgeheizt werden muß. Der dazu benötigte Strom ist in einer logarithmischen Abhängigkeit proportional zur Windgeschwindigkeit (Abb. 9). Als Referenz für den Nullpunktgleich dient ein vom Wind abgeschirmter Thermistor, der freien Zugang zur Außentemperatur hat. Der genaue Meßaufbau kann Abbildung 8 entnommen werden.

Die Empfindlichkeit des Sensors nimmt mit zunehmender Windgeschwindigkeit ab und ist wegen der logarithmischen Abhängigkeit in den Bereichen unterhalb von 3 bis 4 km / h besonders genau. Die Eichung des Sensors geschah im unteren Bereich anhand des Datenblattes des Herstellers. Oberhalb von

5 km / h wurde der Sensor in einem Luftdruckwindkanal gegen ein Flügelradanemometer geeicht (Abb. 9).

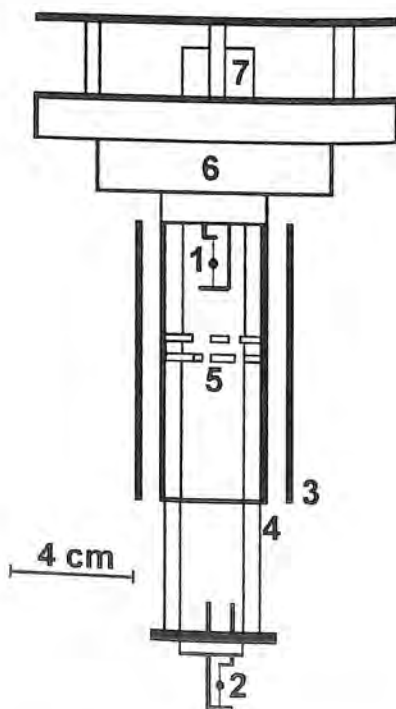


Abb. 8: Schematischer Aufbau des Anemometers im Transversalschnitt.

- 1: Von Luftzug abgeschirmter, der Außentemperatur zugänglicher Vergleichsthermistor
- 2: Meßthermistor, allen Luftströmungen ausgesetzt
- 3: Äußere Messingabschirmung
- 4: Innere Messingabschirmung
- 5: Siebplatten für freien Luftaustausch ohne Verwirbelungen
- 6: eingelötete Elektronik zur Erzeugung des Analogsignals
- 7: Anschlußkontakte (Stromzuleitungen, Signalleitungen)

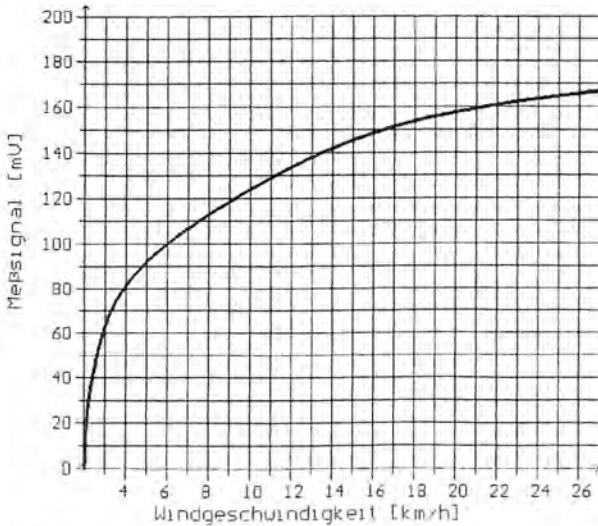


Abb. 9: Eichkurve des Anemometers. Abszisse: Geschwindigkeit der Luftströmung; Ordinate: analoges Ausgangssignal der Sensorschaltung in mV.

2.4.1.5. Sättigungsdefizit und spezifische Luftfeuchtigkeit

Mit Hilfe der gleichzeitig gemessenen Lufttemperatur und relativen Luftfeuchtigkeit lassen sich sekundäre, klimatische Parameter berechnen (DEUTSCHER WETTERDIENST 1976). Die wichtigsten hierbei sind das Sättigungsdefizit in mbar als Maß für das Bestreben von Wasser zu verdunsten und die spezifische Luftfeuchtigkeit in $\text{g H}_2\text{O} / \text{kg Luft}$, die angibt, wieviel Wasser in der Luft vorhanden ist.

Das Sättigungsdefizit wird aus der Differenz des maximal über Wasser möglichen Partialdruckes (Sättigungsdampfdruck=SVP) und dem aktuellen Dampfdruck (VP) gebildet. Zur Berechnung des Sättigungsdampfdruckes werden Konstanten angegeben (DEUTSCHER WETTERDIENST 1976).

In Abhängigkeit von der Lufttemperatur (TT) ergibt sich folgende Gleichung:

$$SVP = C_1 \times \exp \left(\frac{C_2 \times TT}{C_3 + TT} \right)$$

$$C_1 = 6,10780 \text{ mbar}$$

$$C_2 = 17,08085$$

$$C_3 = 234,175^\circ\text{C}$$

EXP=Exponentialfunktion zur Basis e (2.718282...)

Der aktuelle Dampfdruck (VP) ergibt sich direkt aus der relativen Luftfeuchtigkeit (RH) nach:

$$VP = 1 - 0,01 \times RH$$

Für eine Temperatur von 19°C und einer Luftfeuchtigkeit von 90% ergibt sich somit ein Sättigungsdefizit von 2,06 mbar.

Die spezifische Feuchtigkeit (g H₂O pro kg Luft, SH) wird als Verhältnis des Mischungsverhältnisses (MH) von Wasser wie folgt angegeben:

$$SH = 1000 \times MH / (1000 + MH)$$

Das Mischungsverhältnis ergibt sich aus dem Produkt der Quotienten aus der Gaskonstanten für Luft (R_{DRY}) mit der Gaskonstanten für Wasserdampf (R_{VAP}) und dem Quotienten aus aktuellem Dampfdruck VP (siehe oben) und der Differenz aus Luftdruck (SP) und aktuellem Dampfdruck:

$$MH = 1000 (R_{\text{DRY}}/R_{\text{VAP}}) \times VP / (SP-VP)$$

Für die Berechnung wurde ein Normalluftdruck (SP) von 1024 mbar angenommen.

2.4.1.6. Niederschlag

Von Mitte Oktober 1991 bis Juni 1992 konnte zusätzlich zur allgemeinen Niederschlagsmessung ein Regentropfenzähler in Betrieb genommen werden. Dieser befand sich in 45 m Höhe, etwa einen Meter oberhalb der obersten Kronenäste von F1 (Abb. 10). Mittels eines 60°-steilen Trichters von 25 cm Durchmesser wurde der Regen aufgefangen und durch ein Störlicht- und Schmutzabsorptionssystem zu einer feinen Nadel geleitet. Die Nadel befand sich 1 cm senkrecht oberhalb zwischen einer LED-betriebenen Lichtschranke, welche die herabfallenden Tropfen als Signal erkannte und zu einem Zähler weiterleitete. Der im Rhythmus der Abtastfrequenz zurückgesetzt wurde. Eine Volumeneichung ergab, daß 12,4 Tropfen Regenwasser einem Milliliter entsprachen.

2.4.2. Installation der Sensoren

An 14 Stellen auf F1 wurden in verschiedenen Höhen über dem Erdboden und Entfernungen zum Stamm (Abb. 10) jeweils vier Meßsensoren (Lufttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit, Beleuchtungsstärke, Windgeschwindigkeit) installiert. Der Tropfenzähler wurde zusätzlich am höchsten Punkt oberhalb der Baumkrone befestigt.

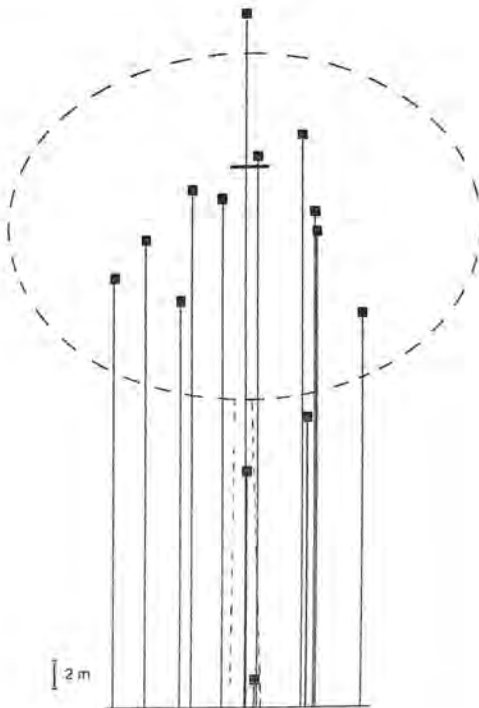


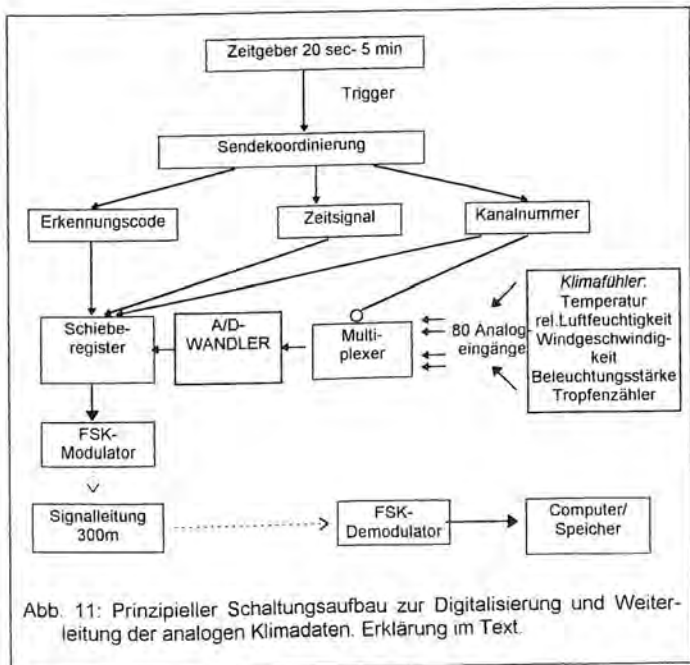
Abb. 10: Schematische Darstellung der Position der Sensoren (schwarze Quadrate) und der Plattform (Balken in 36 m Höhe) auf F1 (gestrichelte Linie). Sicht aus Süd-Ost. Frontalprojektion.

Die Wahl der Sensorpositionen hing zum einen von ihrer Erreichbarkeit ab, um Reparaturen schnell ausführen bzw. die Lichtsensoren regelmäßig säubern zu können. Zum anderen galt dem Klimagefüge in der Krone besondere Aufmerksamkeit, so daß in diesem Bereich die Meßpunkte besonders dicht gewählt wurden. Die Krone des Meßphorophyten F1 war in keiner Himmelsrichtung frei von Nachbarbäumen. Die obersten 10 m des Baumes ragten jedoch über das durchschnittliche Kronendach des umgebenden Waldes hinaus.

2.4.3. Aufarbeitung und Speicherung der Klimadaten

Die den Klimawerten proportionalen, analogen Ausgangsspannungen wurden direkt an den Meßstellen erzeugt. Die Elektronik hierzu befand sich in kleinen mit Silikonkautschuk und Dichtungsringen hermetisch versiegelten PVC-Gehäusen. Unterwassererprobte Stecker und Buchsen stellten den Kontakt zu 1 mm dicken Litzenkabeln her, die das Meßsignal zum Analog-Digital-Wandler führten. Dieser befand sich auf einer regengeschützten Plattform (Balken in Abb. 10 in 36 m Höhe). Bis auf den Referenzpunkt in Bodennähe mußte kein Signal weiter als 20 m geleitet werden. Die Analogdaten führten über einen 80-kanaligen Multiplexer an einen 8-Bit A/D Wandler (ADC 0803, Genauigkeit $\frac{1}{2}$ Bit). Die digitalisierten Daten wurden seriell ausgelesen, mit Referenzzeittakt und Erkennungscode versehen und FSK ("Frequency Shift Keying") moduliert (Abb. 11).

Das Gehäuse mit der in CMOS-Technik konstruierten Elektronik wurde in einem weiteren PVC-Gehäuse mit Silikagel trocken gehalten. Die Daten konnten wahlweise per Funk oder per Kabel an den in der Station befindlichen Laptop-Computer (Sharp 4201) übertragen werden. Alle Meßstellen wurden in Abständen von 10 Sekunden automatisch abgefragt, die Werte zwischengespeichert und Mittelwerte in 5-Minuten-Intervallen auf Diskette gespeichert. Bei Licht und Wind wurden zusätzlich die absoluten Maxima und Minima gesichert. Alle angegebenen Uhrzeiten beziehen sich auf die mittlere Sonnenzeit.



2.4.4. Erfahrungen im Geländeeinsatz

Die Sensoren arbeiteten, von kleinen Unterbrechungen abgesehen, kontinuierlich vom 5.6.1991 bis zum 23.6.1992. Es wurden insgesamt 245 Mio. Einzelmessungen durchgeführt. Meßlücken waren v.a. auf mangelnde Stromzufuhr zurückzuführen, da das kleine 4 kW Wasserkraftwerk der Station mit Unterbrechungen arbeitete. Die symmetrisch ausgelegte Gesamtschaltung benötigte 0,8 A bei +12 V und 0,2 A bei -12 V.

Die Makrofauna der Baumkronen in der RFSR (Weißkopffaffen, Nasenbären) störten die Messungen nicht. Probleme gab es mit Spinnen und kleinen Insekten wie Ameisen und Wespen, die Nester in die kleinen Messingröhren bauten, so daß manchmal die Wind- oder Luftfeuchtigkeitsmessungen ungewöhnliche Werte ergaben. Durch kontinuierliche Datenüberprüfung, graphischer und schriftlicher

Art, konnten unzuverlässig arbeitende Sensoren schnell identifiziert und repariert werden.

In Folge von leichtem Pilzbewuchs mußte der Feuchtefühler, je nach Exposition, mindestens einmal im Monat mit Ethylalkohol gereinigt werden. Die Lichtdiodenkapsel war monatlich von einem störenden Bakterienrasen und Schmutzpartikeln zu reinigen. Außerdem wurden die Eichungen einmal im Monat wiederholt und alle Dichtungen so oft wie möglich überprüft. Der Temperatursensor arbeitete wartungsfrei. Die Anemometer (Abb. 8) zeigten zunächst bei waagrecht einfallendem Regen hohe Ausfälle, da die Thermistorperlenaufhängung abriß. Dieses Problem konnte durch den Einbau eines weiten Schutzringes auf ein Minimum reduziert werden (in Abb. 8 nicht gezeigt).

2.4.5. Hemisphärenphotographie

Die Arbeiten von JOHANSSON (1974) zeigen die Bedeutung des Lichtgenusses für die Epiphytenzusammensetzung der verschiedenen Kronenbereiche. Da die kontinuierliche Lichtmessung an den Wuchsorten der Epiphyten entfernt von den Meßsensoren auf F1 bzw. auf anderen *Ficus*-Bäumen nicht möglich war und viele Epiphytenpositionen nur einmal aufgesucht werden konnten, mußte der relative Lichtgenuß (Prozentsatz des Lichtes, der in den Bestand eindringt) zusätzlich zu der in Kapitel 2.4.1.3. beschriebenen Methode auf anderem Wege gemessen werden.

Dazu bietet sich der Einsatz sogenannter Hemisphärenphotographien an (ANDERSON 1964; PEARCY 1989; RICH 1989; SMITH et al. 1992). Mit Hilfe von Objektiven mit Brennweiten unter 8 mm kann photographisches Bildmaterial aus einem entsprechenden Blickwinkel von nahezu 180° bei Kleinbildkameras belichtet werden (Abb. 12).



Abb. 12: 180° Hemisphärenphotographie aus einer Höhe von 20 m senkrecht nach oben. Kleinbildkamera mit Objektiv von 8 mm Brennweite.

Der Prozentsatz der nicht geschwärzten Partien des Bildes ist an bewölkten Tagen signifikant positiv mit dem relativen Lichtgenuß am Wuchsort, der elektronisch mit Beleuchtungsstärkemessern ermittelt wurde, korreliert (E.FREIBERG 1994).

Von den Wuchsorten der später zu analysierenden Epiphyten wurden daher Hemisphärenphotographien angefertigt. Dazu wurde die Kamera in eine Position über dem Zentrum des Epiphyten gebracht und darauf geachtet, daß sich keine unmittelbar benachbarten Blätter in Linsenweite befanden. Die Filmebene wurde mit Hilfe einer kleinen Wasserwaage horizontal und vertikal ausgerichtet, um die Vergleichbarkeit unterschiedlicher Wuchsorte zu gewährleisten. Für optimale Analysen der Photographien mußte jeweils eine Filmachse in eine bestimmte Himmelsrichtung orientiert werden. In dieser Untersuchung reichten die technischen Möglichkeiten dazu jedoch nicht aus, zumal die Kamera oft mit waage-

recht ausgestrecktem Arm in Position gebracht werden mußte. Auf einige potentielle Auswertungsmöglichkeiten, etwa der Tagesgang der Sonne durch das Bild und entsprechende Lichtlücken, mußte daher verzichtet werden.

Von den entwickelten Farbdiafilmen wurden kontrastreiche Schwarzweiß-Abzüge im Format 17 cm × 24 cm hergestellt. Mit einem Scanner (Auflösung 300 dpi × 300 dpi) wurden die Bilder eingelesen, digitalisiert und als PCX-Datei ("ZSoft-Painbrush File Format") im Schwarzweiß-Modus abgespeichert.

Die digitalisierten Bilder wurden mit einem in TURBO-PASCAL geschriebenen Programm bearbeitet und die prozentuale Schwärzung der Hemispärenphotographien bestimmt.

2.5. Statistische Analyse

Die Korrelation der phänomorphologischen Daten untereinander, mit den Aspekten der Phorophyten und mit dem Mikroklima wurde mit Hilfe des Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten als lineares Abhängigkeitsmaß durchgeführt (SOKAL & ROHLF 1981, SACHS 1992). Mit dieser Methode wird berechnet, inwieweit zwischen zwei Parametern ein linearer Zusammenhang besteht. Dazu wird die mittlere Abweichung von der Regressionsgeraden beider Parameter ermittelt. Die Prüfung des Korrelationskoeffizienten r auf Signifikanz gegen Null wurde mit Hilfe des F-Testes durchgeführt (SACHS 1992).

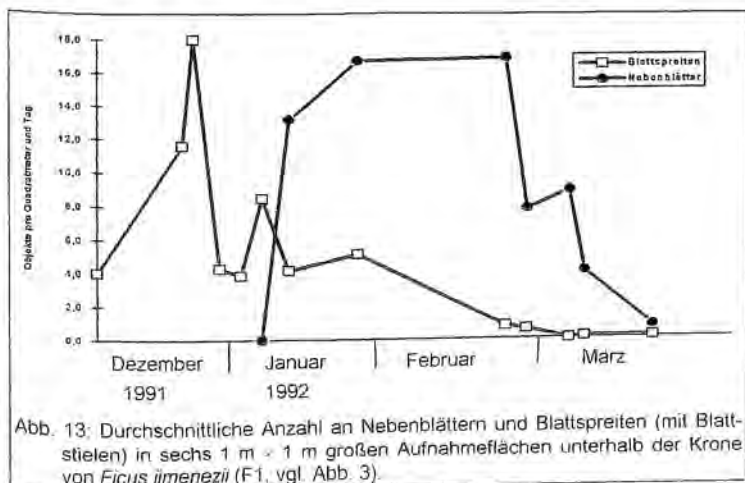
Als Voraussetzung muß eine standardnormalverteilte Datenmenge vorliegen. Zu Beginn der Berechnung wurden die Daten daraufhin überprüft. War keine Normalverteilung vorhanden, so konnten die Korrelationskoeffizienten r nach R.A.Fischer (SACHS 1992) transformiert und getestet werden.

Wie die Anordnung der Sensoren auf F1 (Abb. 10) verdeutlicht, war es notwendig, das Mikroklima zwischen den Sensoren aus den vorhandenen Daten zu interpolieren, um eine homogene Darstellung zu ermöglichen. Dies geschah numerisch mittels Spline-Funktionen (LOCHER 1992).

3. Ergebnisse

3.1. Phänologie eines ausgewählten Phorophyten

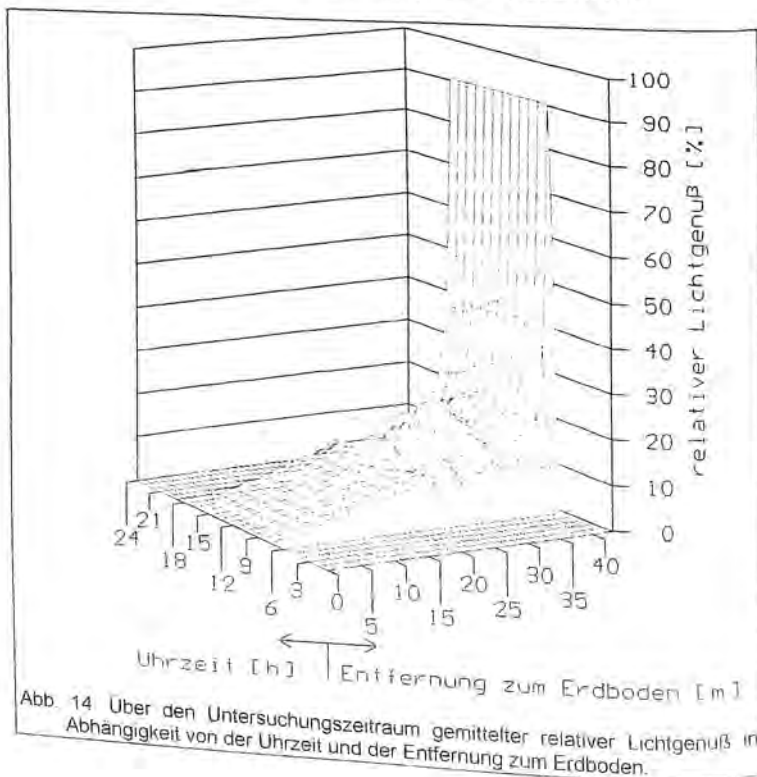
Mitte Dezember 1990 erreichte der Laubabwurf von *Ficus jimenezii* (F1) ein Maximum mit 18 Blättern pro Quadratmeter und Tag (Abb. 13). Zu dieser Zeit war der Baum laubfrei. Mitte bis Ende Januar 1991 begann der Austrieb der neuen Blattgeneration, sichtbar am vermehrten Abwurf von Nebenblättern. Ende Januar erreichte die Neuproduktion von Blättern ein Maximum. Danach verringerte sich der Neuzuwachs kontinuierlich und Mitte Februar war der Baum wieder voll belaubt und begann zu blühen. Die Feigen erreichten die Fruchtreife Ende April bis Anfang Mai. Durch Auszählen der auf den Boden gefallenen Früchte konnte die Fruchtproduktion in der untersuchten Saison auf 500 bis 1.200 pro Quadratmeter Boden geschätzt werden. Fehler bei dieser Abschätzung entstehen dadurch, daß diejenigen Früchte nicht berücksichtigt werden konnten, welche von Tieren bereits gefressen worden waren. Dabei beobachtet wurden Nasenbären (*Nasua narica*), Weißkopffaffen (*Cebus capucinus*) sowie die Vögel "Umbrellabird" (*Cephalopterus glabricollis*), "Emerald Tucanet" (*Aulacorhynchus prasinus*) und "Red-headed Barbet" (*Eubucca bourcierii*) (STILES & SKUTCH 1989; E.FREIBERG, pers. Mitteilung).



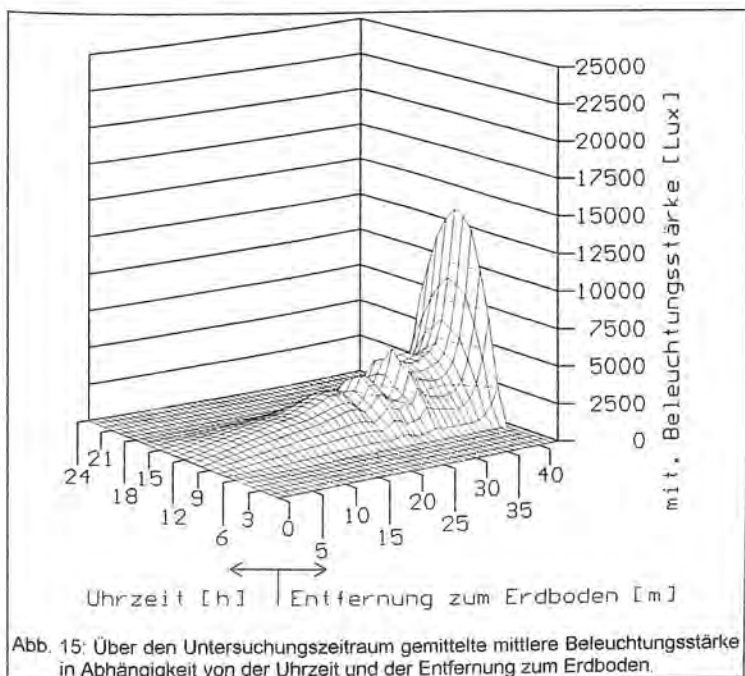
3.2. Mikroklima eines ausgewählten Phorophyten

3.2.1. Schwankungen im Jahresmittel

Der über das Jahr gemittelte relative Lichtgenuß nahm kontinuierlich von der Strauchschicht (3%) bis zum Kronenbeginn zwischen 25 m und 27 m über dem Erdboden (10%) zu (Abb. 14). Innerhalb der Krone ergaben sich je nach Meßstelle Schwankungen im Bereich zwischen 10% und 15%. Im äußeren Kronendrittel nahm der relative Lichtgenuß exponentiell mit geringer werdendem Abstand zum Freiraum zu. Während des Tagesverlaufes schwankten die Werte unterhalb der Krone um 1% und innerhalb unter 5% vom Mittelwert der entsprechenden Höhe, wobei die Schwankungen um die Mittagszeit am größten waren.

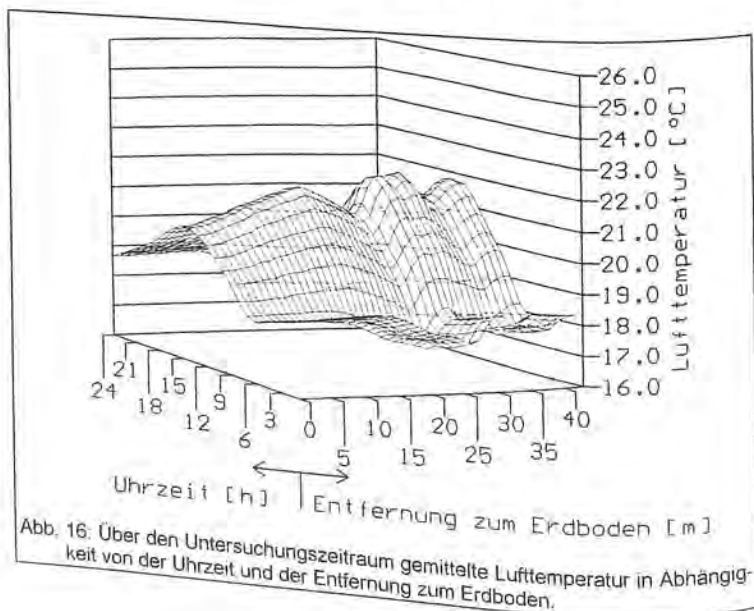


Die Jahresmittelwerte der mittleren Beleuchtungsstärke in Lux (Abb. 15) zeigen, daß die Beleuchtungsstärke im Tagesverlauf stetig bis zum höchsten Sonnenstand um 12 Uhr anstieg und ebenso bis zum Sonnenuntergang wieder sank. In 20 m Höhe betrug die Mittelwerte maximal 2.000 Lux und kurz unterhalb des Kronenbeginns lagen die maximalen Mittelwerte bei 10.000 Lux bis 13.000 Lux. Sowohl die absolute Lichtmenge als auch der relative Lichtgenuß wurde in den obersten Metern der Krone am stärksten abgeschwächt. Mindestens einmal im Jahr wurden im gesamten Kronenbereich des Phorophyten Beleuchtungsstärken von 25.000 Lux erreicht.



Die standardmeteorologischen Monatsmittelwerte der Lufttemperatur in 1,5 m Höhe über dem Waldboden lagen zwischen 18°C im Januar und 21°C im Juli (Abb. 5, Kap. 2.1.2.).

Die höchsten Durchschnittstemperaturen (22°C) wurden um 14 Uhr in 33 m Höhe und die niedrigsten (17°C) in 26 m Höhe gemessen (Abb. 16). Nach Sonnenuntergang um 18 Uhr nahm die Lufttemperatur im Jahresdurchschnitt erst langsam bis Mitternacht ab. In den ersten drei Stunden betrug diese Abnahme weniger als 1°C. Der mittlere Temperaturunterschied zwischen Erdboden und Freiraum lag um 14 Uhr bei weniger als 2°C, während der frühen Morgenstunden bei etwa 0,5°C. Die Temperatur nahm kontinuierlich mit der Höhe zu, jedoch zeigten sich im Kronenbereich lokale Minima und Maxima (Abb. 16). Ein Maximum lag bei 17 m und ein weiteres innerhalb der Krone bei 29 m bis 33 m. Die Minima lagen im unteren Bereich der Krone bei 26 m und oberhalb der Kronenmitte bei 36 m.



Die relative Luftfeuchtigkeit sank sowohl zeitlich als auch räumlich gesehen im Jahresmittel nicht unter 85% (Abb. 17). Nachts lag die durchschnittliche relative Luftfeuchtigkeit ständig über 95%. Ein leichter Anstieg mit der Entfernung zum Erdboden war tagsüber ausgeprägter als nachts. Neben diesem räumlichen Gradienten war eine zeitliche Komponente festzustellen. Sowohl die Dauer als auch die Geschwindigkeit der täglichen Absenkung der relativen Luftfeuchtigkeit nahm vom Erdboden zum Kronendach hin zu (Abb. 17).

Analog zum Temperaturverlauf ergaben sich auch hinsichtlich der relativen Luftfeuchtigkeit lokale Minima und Maxima. Das Minimum der Feuchtigkeit (Abb. 17) wurde zur gleichen Zeit wie das Temperaturmaximum (Abb. 16) gegen 14 Uhr erreicht.

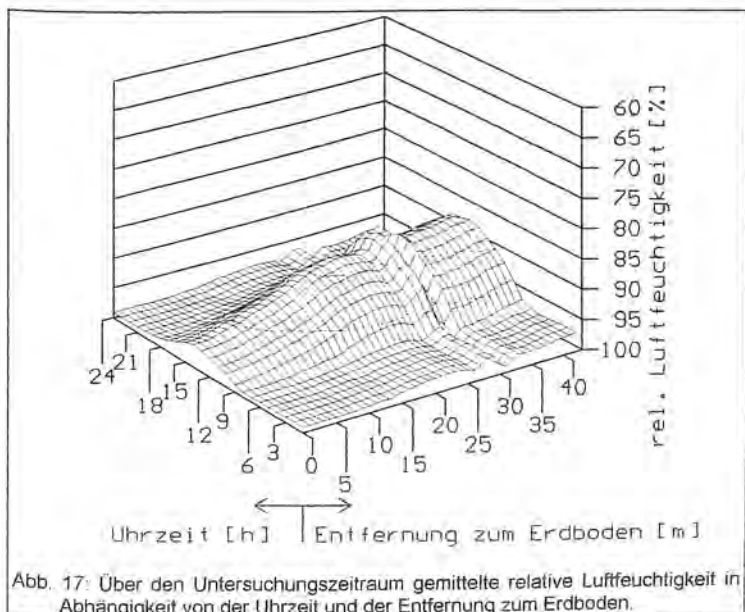


Abb. 17: Über den Untersuchungszeitraum gemittelte relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Das aus Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit errechnete Sättigungsdefizit (Kap. 2.4.1.5.) zeigte einen nahezu identischen Verlauf wie die relative Luftfeuchtigkeit (Abb. 17, 18).

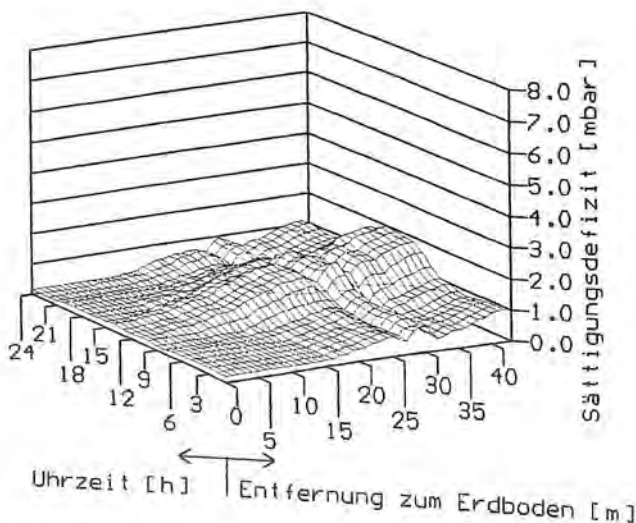
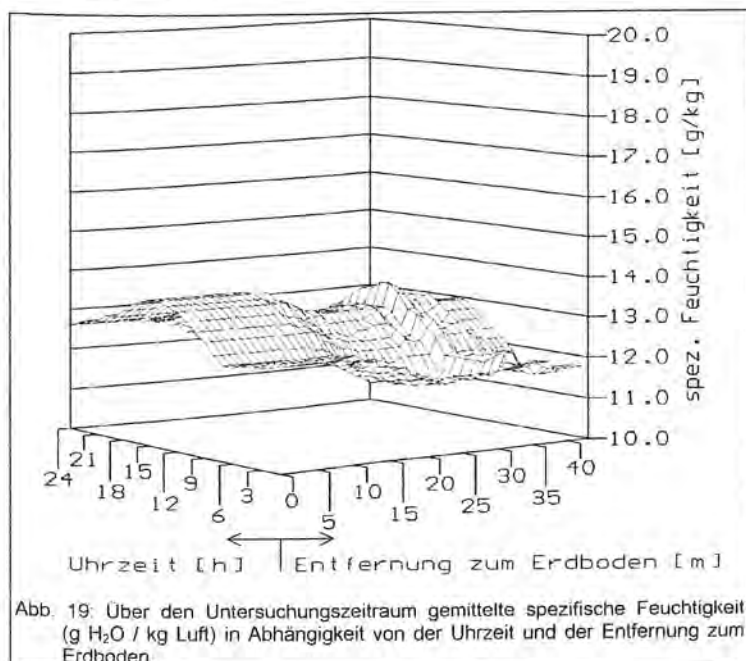


Abb. 18: Über den Untersuchungszeitraum gemittelt Sättigungsdefizit in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Einen entsprechend umgekehrten Verlauf zeigte der absolute Wassergehalt der Luft (Spezifische Feuchtigkeit, Abb. 19). Der Wassergehalt war in der Nähe des Erdbodens sehr viel größer als im freien Luftraum unterhalb der Hauptäste des Phorophyten, während die Werte nahe der Hauptäste mit denen am Waldboden vergleichbar waren.



Die mittlere Windgeschwindigkeit (Abb. 20) nahm vom Erdboden zum Freiraum kontinuierlich zu und wurde nur im Bereich der Hauptäste etwas abgeschwächt. Auffallend stark war die Abhängigkeit von der Tageszeit. Von 18 Uhr bis 4 Uhr herrschte in der Krone praktisch Windstille. Die maximale Windgeschwindigkeit (Abb. 21) zeigte, von insgesamt höheren Werten abgesehen, einen ähnlichen Kurvenverlauf.

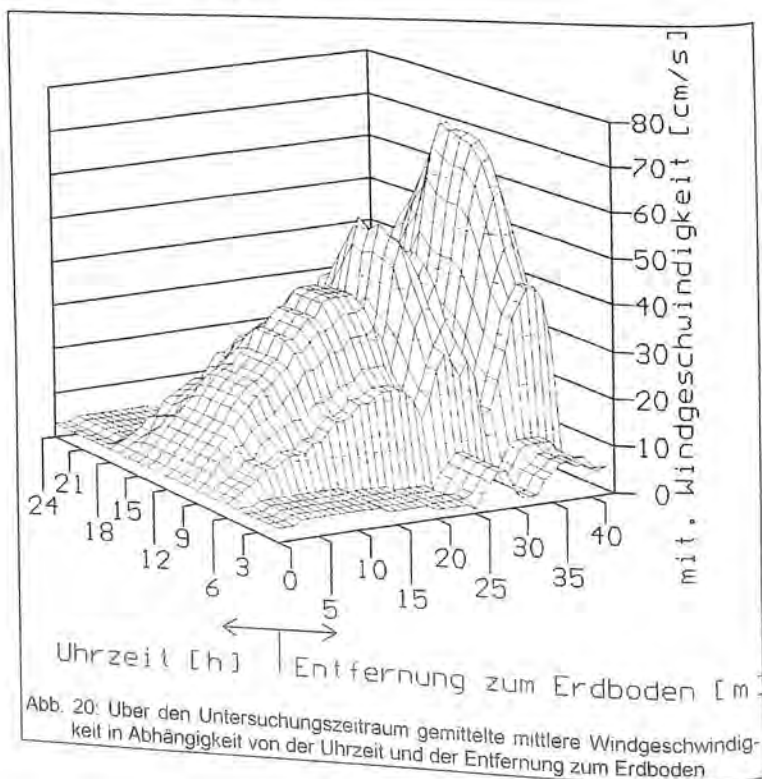
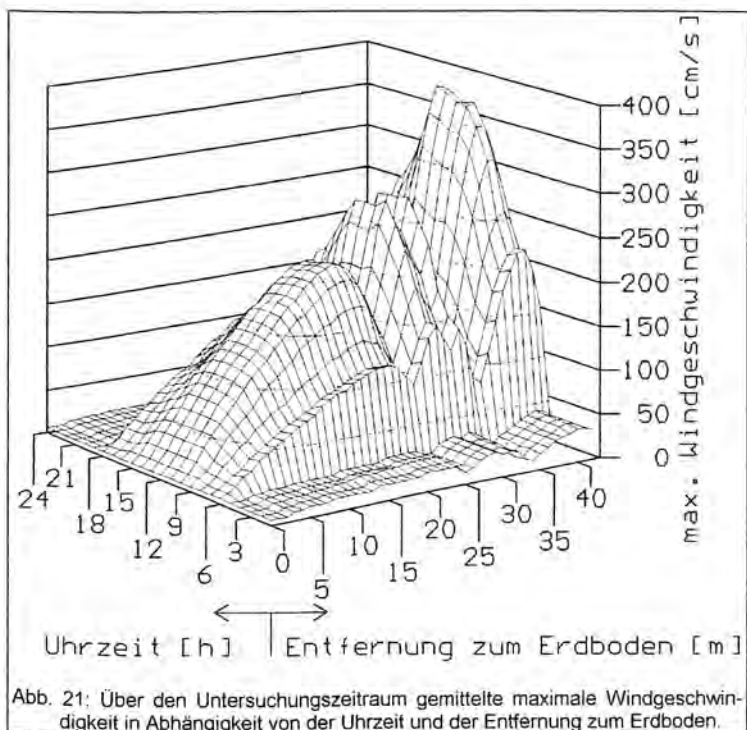


Abb. 20: Über den Untersuchungszeitraum gemittelte mittlere Windgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden



3.2.2. Schwankungen im Monatsmittel

Das Lichtklima innerhalb von *Ficus jimenezii* wurde durch die Deklination der Sonne und den Laubabwurf beeinflusst.

Der mittlere relative Lichtgenuß entsprach, mit Ausnahme des Dezembers (Abb. 22), in den meisten Monaten (z.B. im Mai, Abb. 23) ungefähr dem Jahresdurchschnitt (Abb. 14). Im Dezember stieg der relative Lichtgenuß, bedingt durch den Laubabwurf (Abb. 13) bis zum Kronenbeginn bei 20 m, sehr viel steiler an als in den übrigen Monaten. Innerhalb der Krone wurden Werte zwischen 20% und 30% erreicht, während der Jahresdurchschnitt bei 10% lag.

Im Gegensatz dazu war die mittlere Beleuchtungsstärke im Dezember (Abb. 24) kaum höher als in den übrigen Monaten (z.B. im Mai, Abb. 25).

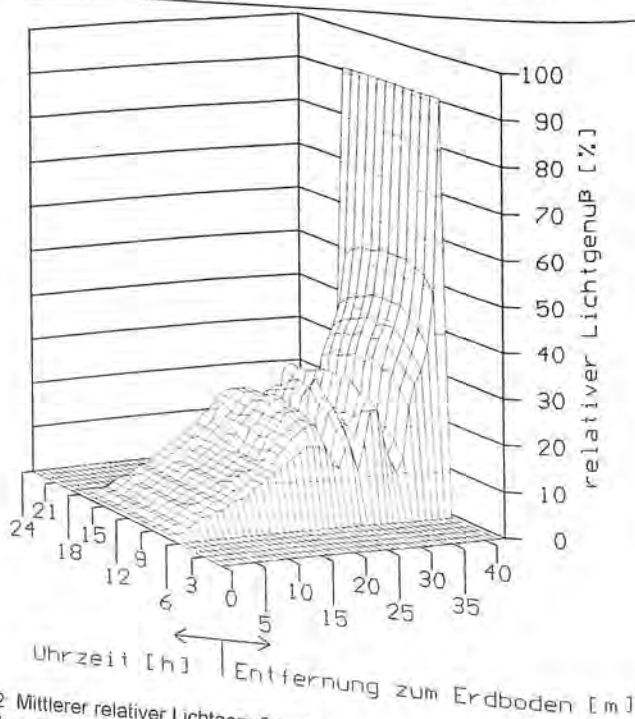


Abb. 22 Mittlerer relativer Lichtgenuß im Dezember 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

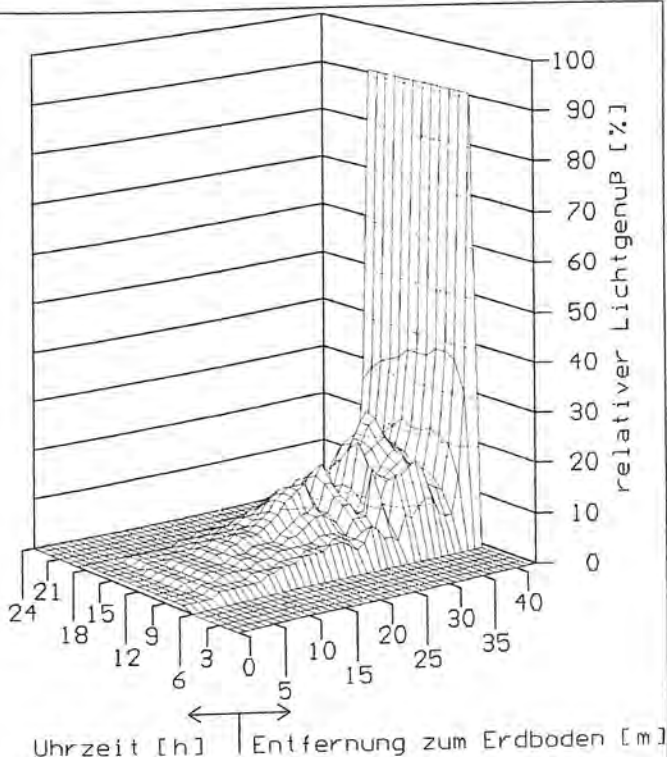


Abb. 23: Mittlerer relativer Lichtgenuß im Mai 1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Dasselbe gilt für die maximal an den Meßstellen auftretenden Beleuchtungsstärken der beiden Vergleichsmonate Dezember und Mai (Abb. 26 bzw. 27). Oberhalb von 25 m über dem Erdboden kann die maximale Lichtintensität des Freiraumes über der Krone erreicht werden, darunter nicht.

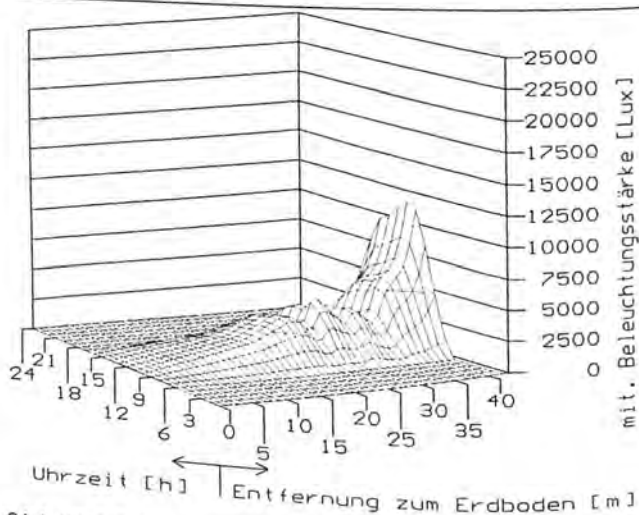


Abb. 24: Mittlere Beleuchtungsstärke im Dezember 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

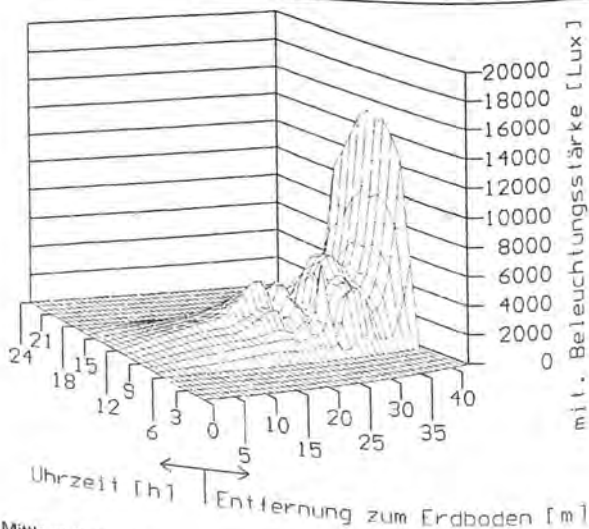


Abb. 25: Mittlere Beleuchtungsstärke im Mai 1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

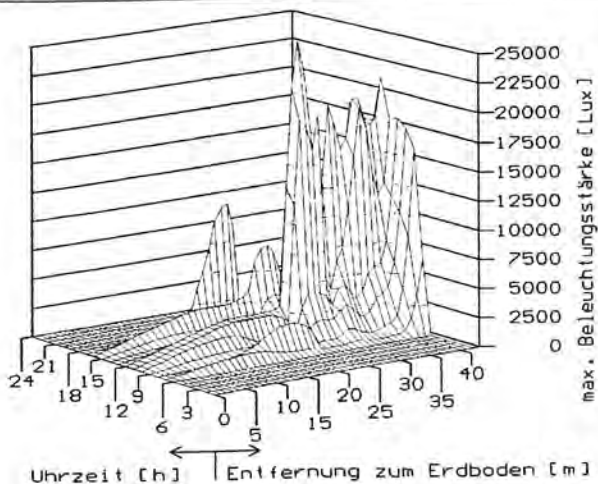


Abb. 26: Maximale Beleuchtungsstärke im Dezember 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

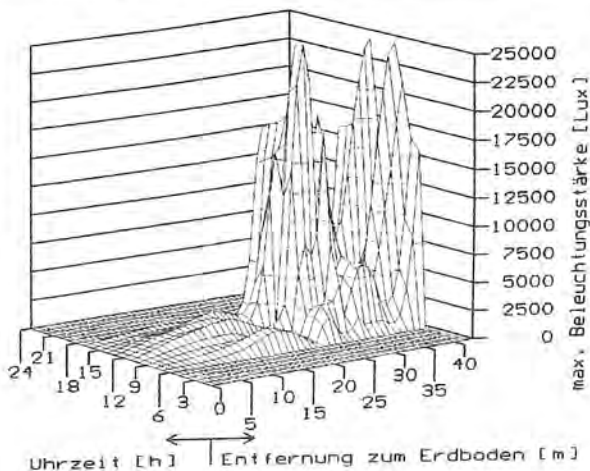
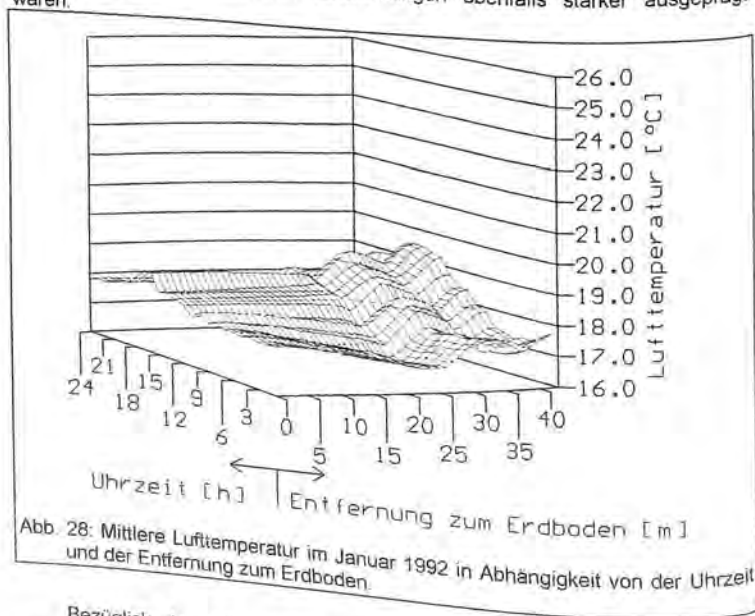


Abb. 27: Maximale Beleuchtungsstärke im Mai 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Die Lufttemperatur und die relative Luftfeuchtigkeit waren jahreszeitlichen Schwankungen stärker unterworfen als das Licht. In der kälteren Jahreszeit, etwa von November bis Februar, erreichte die mittlere Lufttemperatur kaum 20°C (Abb. 5, 28). Die tageszeitlichen und räumlichen Schwankungen lagen zu dieser Zeit etwa bei 2°C (Abb. 28).

Im Zeitraum von Mai bis Oktober lagen die mittleren Temperaturen circa 2°C bis 4°C höher und die tageszeitlichen Schwankungen waren mit etwa 5°C stärker ausgeprägt (Abb. 29). Im oberen Kronenbereich wurden um die Mittagszeit beispielsweise im Mai durchschnittlich mehr als 23°C gemessen.

Zu jeder Jahreszeit bestanden innerhalb der Baumkrone in den Bereichen starker Äste lokale Temperaturminima, welche in der wärmeren Periode mit insgesamt größeren Temperaturschwankungen ebenfalls stärker ausgeprägt waren.



Bezüglich der relativen Luftfeuchtigkeit sind die Monate September bis Januar die feuchtesten des Jahres. Während dieser Monate bleibt die Feuchtigkeit durchschnittlich im gesamten Baum im Tagesverlauf zwischen 100% und 90% (z.B. Oktober 1991, Abb. 30).

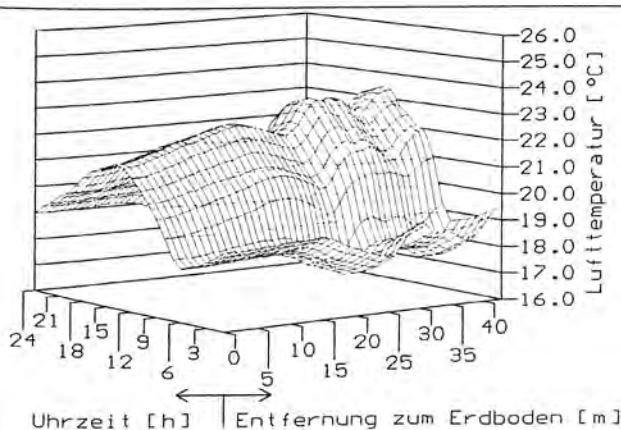


Abb. 29: Mittlere Lufttemperatur im Mai 1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

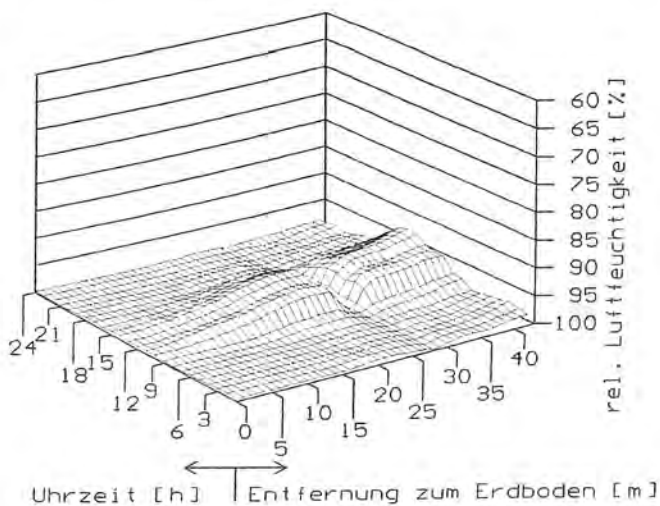
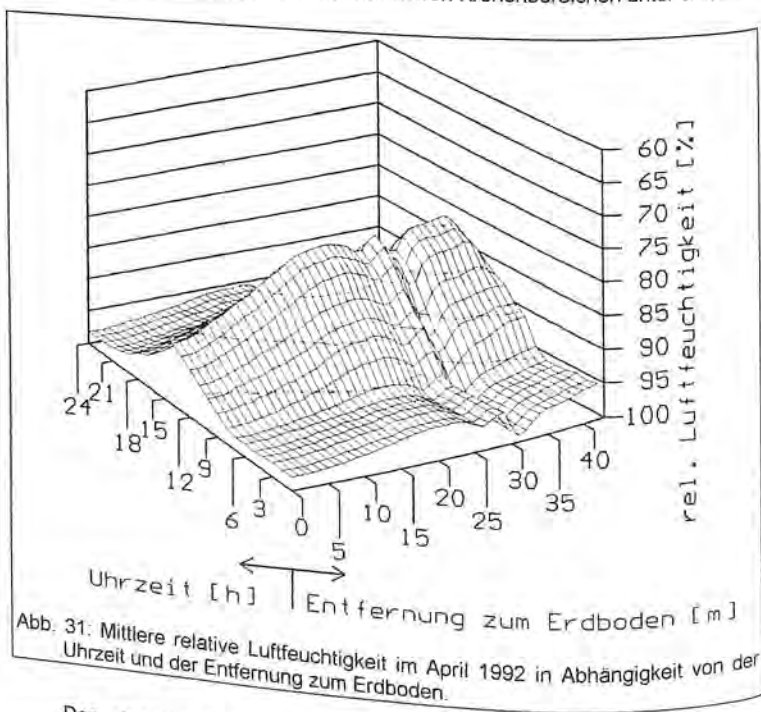


Abb. 30: Mittlere relative Luftfeuchtigkeit Oktober 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Im Februar wurde es allmählich trockener und kurz unterhalb des Freiraumes konnte die Feuchtigkeit auf unter 90% sinken. Am Boden blieb die Feuchtigkeit weiterhin nahe dem Sättigungspunkt der Luft. Die trockensten Monate waren April (Abb. 31) und Mai. Während dieser Zeit sank die Feuchtigkeit auch in Bodennähe unter 95% und in den oberen Kronenbereichen unter 80%.



Den niedrigen Temperaturen und hohen Luftfeuchtigkeiten entsprechend war in den feuchtkalten Monaten von November bis Januar das Sättigungsdefizit am geringsten (Abb. 32). Auch bei höchster Sonneneinstrahlung um die Mittagszeit stieg das Sättigungsdefizit an keiner Stelle im Baum über 2 mbar. Im Bereich der großen Seitenäste zwischen 25 m und 30 m entsprach das Sättigungsdefizit den Werten am Erdboden (Abb. 32). Diese Feuchtigkeitssenke war in den trockensten Monaten ebenso meßbar, jedoch wesentlich schwächer (Abb. 33). Zu dieser Zeit erreichte das Sättigungsdefizit auch in Bodennähe durchschnittlich Werte bis zu 2 mbar (Abb. 33).

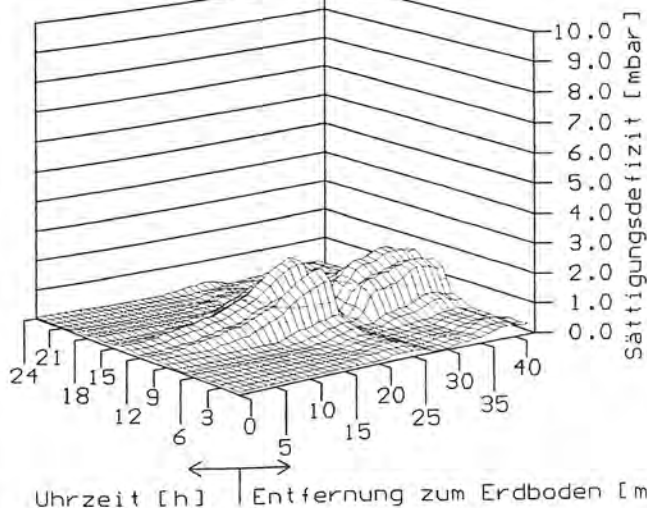


Abb. 32: Durchschnittliches Sättigungsdefizit im November 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

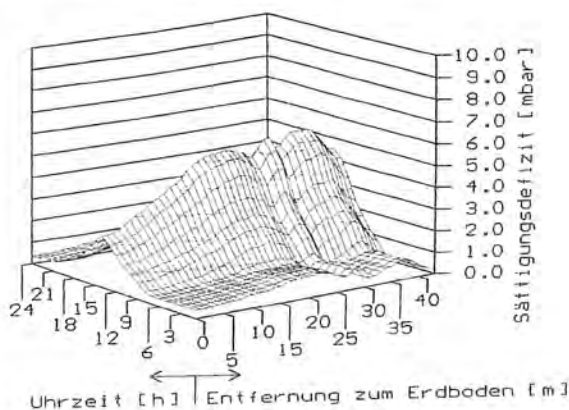


Abb. 33: Mittleres Sättigungsdefizit im Mai 1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Die absolute Wassermenge der Luft (spezifische Feuchte) schwankte zwischen 13-15 g / kg in feuchten (Abb. 34) und 12-14 g / kg in trockenen Monaten (Abb. 35) und lag somit im Bereich des Jahresdurchschnittes (Abb. 19). Auch der relative Kurvenverlauf ist qualitativ dem des Jahresdurchschnittes sehr ähnlich. Die besondere, räumliche Stellung des Kronenbereiches, insbesondere das Absinken der Feuchte im Bereich der großen Äste in 25 m Höhe, wird hierbei zusätzlich verdeutlicht.

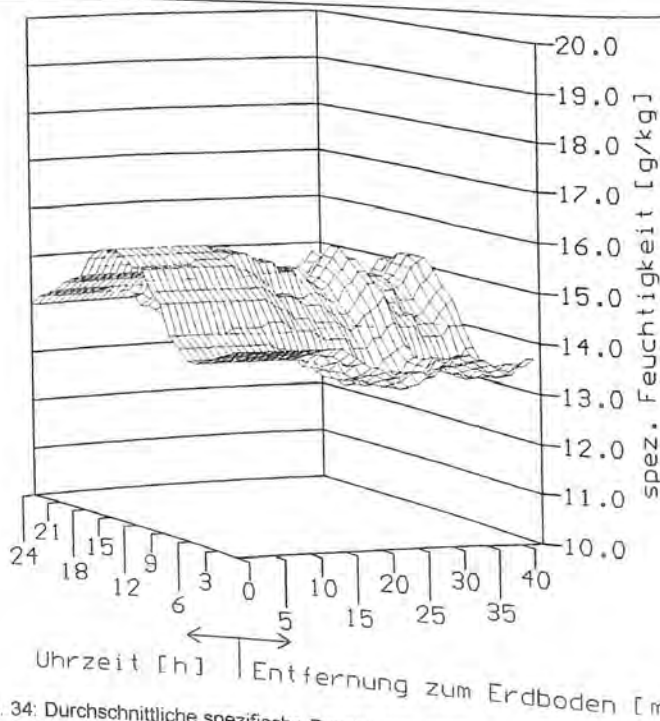


Abb. 34: Durchschnittliche spezifische Feuchtigkeit im Oktober 1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

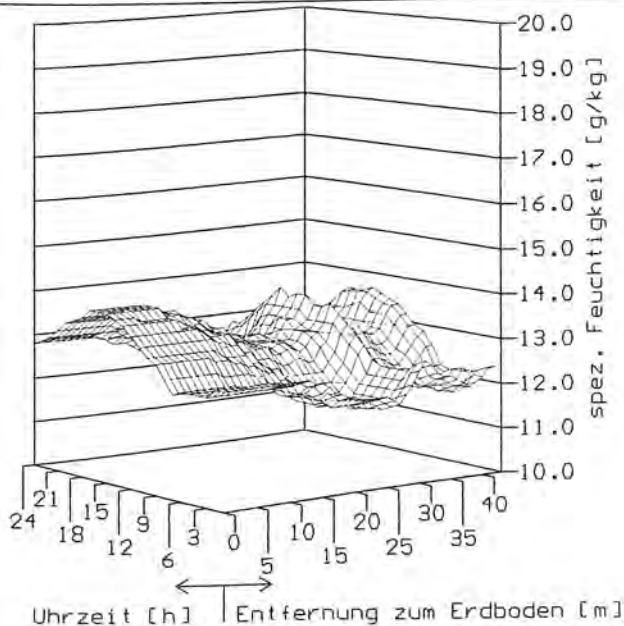
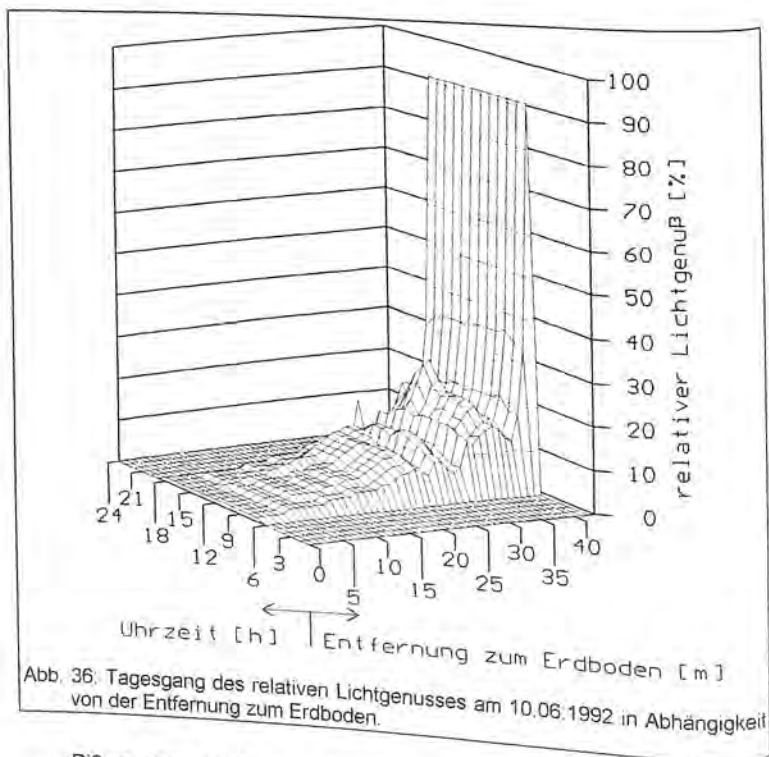


Abb. 35: Durchschnittliche spezifische Feuchtigkeit im Mai 1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

3.2.3. Schwankungen im Tagesverlauf

Der Einfluß der Bewölkung auf den relativen Lichtgenuß und die absoluten Lichtwerte wird durch Vergleich verschiedener Tagesgänge deutlich. An bewölkten Tagen mit vorwiegend Streulicht änderte sich der relative Lichtgenuß im Verlaufe der Lichtphase kaum und entsprach damit dem des jeweiligen Monats (Abb. 36, 10.06.1992).



Riß an einem an sich stark bewölkten Tag die Wolkendecke für kurze Zeit auf, so stieg der relative Lichtgenuß innerhalb der Krone sprunghaft an (Abb. 37, 12.04.1992). Am späten Nachmittag konnten die Lichtstrahlen direkt seitlich in innere der Krone vordringen (Abb. 38, 16.09.1991), wodurch sich der relative Lichtgenuß stark erhöhte.

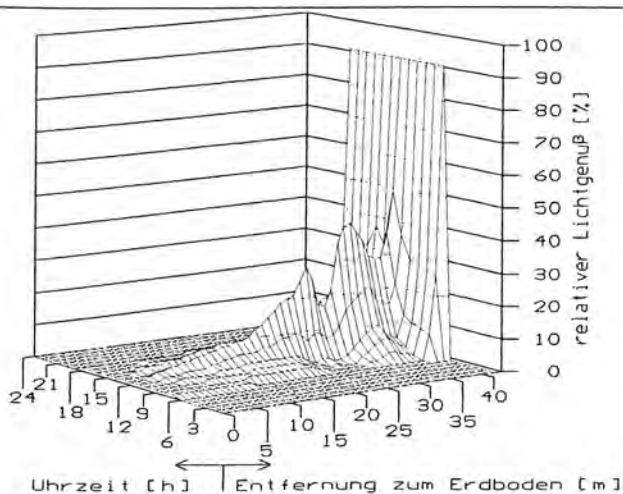


Abb. 37: Tagesgang des relativen Lichtgenusses am 12.04.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

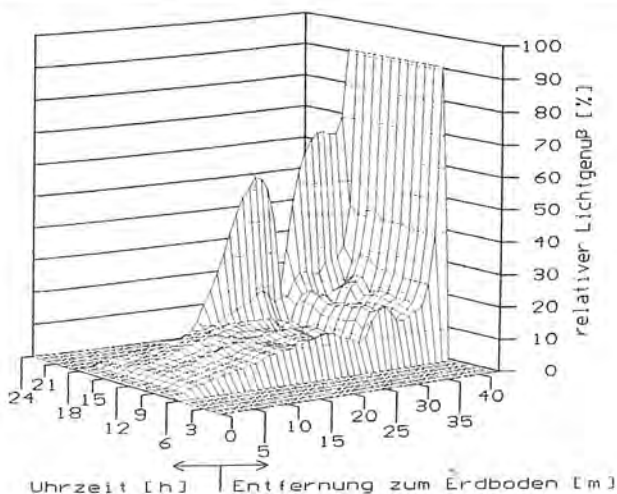


Abb. 38: Tagesgang des relativen Lichtgenusses am 16.09.1991 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

Während im Jahresmittel die durchschnittliche Beleuchtungsstärke oberhalb der Krone stets unter 15.000 Lux und innerhalb der Krone bei etwa 4.000 Lux lag (Abb. 15, 24, 25), wurden an einzelnen Tagen Werte von 30.000 bis 35.000 Lux oberhalb bzw. 5.000 bis 10.000 Lux innerhalb der Krone gemessen (Abb. 39). In der obersten Kronenregion betrug die höchste Beleuchtungsstärke am hellsten Tag 45.000 Lux (Abb. 40, 28.05.1992). Die Anzahl der Tage mit solch hohen Intensitäten lag im Meßzeitraum zwischen Juni 1991 und Juni 1992 unter 10. In Bereichen unterhalb der Krone, bis zu 23 m über dem Waldboden, wurden auch an den hellsten Tagen keine Beleuchtungsstärken über 3.000 Lux gemessen (Abb. 40).

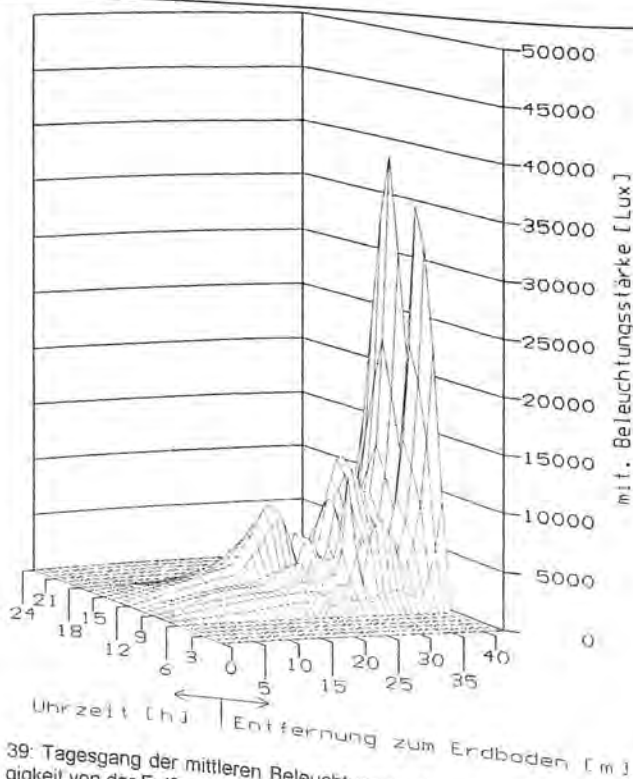


Abb. 39: Tagesgang der mittleren Beleuchtungsstärke am 28.05.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

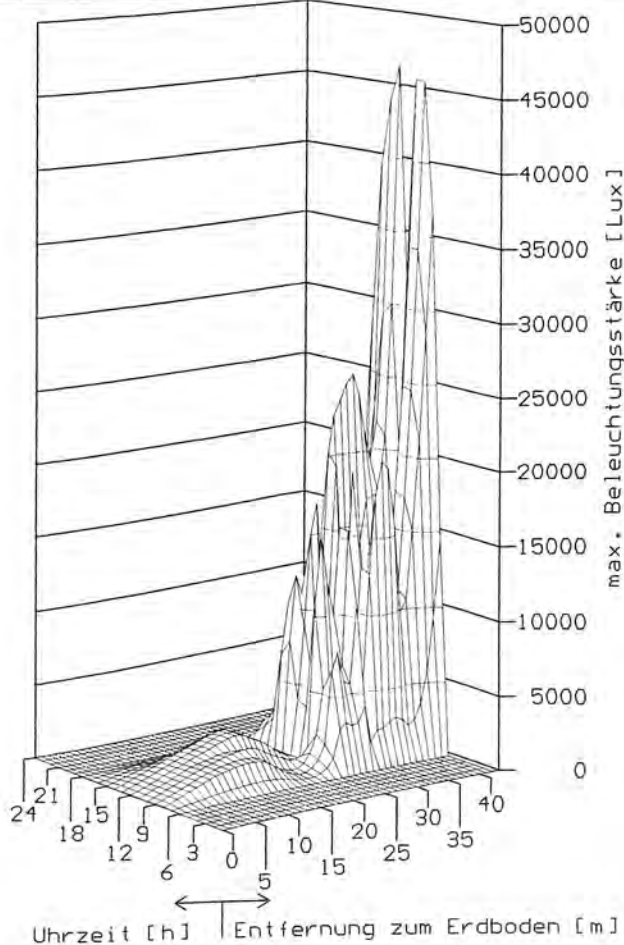


Abb. 40: Tagesgang der maximalen Beleuchtungsstärke am 28.05.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

Abgesehen von lokalen Schwankungen im Kronenbereich nahm die Lufttemperatur im Zeitraum von März bis Juli mit der Entfernung zum Erdboden stetig zu. Im Tagesverlauf stieg die Temperatur am Boden nur langsam an und erreichte um die Mittagszeit ein kurzes Maximum, während im oberen Kronenbereich der Anstieg schneller vorstatten ging und länger beim Maximalwert verblieb. Der größte Temperaturgradient zwischen Erdboden (20°C) und Kronendach (26°C) wurde mit 6°C um 8 Uhr am 28.05.1992 gemessen (Abb. 41). Um 14 Uhr hatte sich an diesem Tag die Temperatur am Erdboden auf $21,5^{\circ}\text{C}$ erhöht, während sie am Kronendach mit $26,3^{\circ}\text{C}$ nahezu konstant geblieben war.

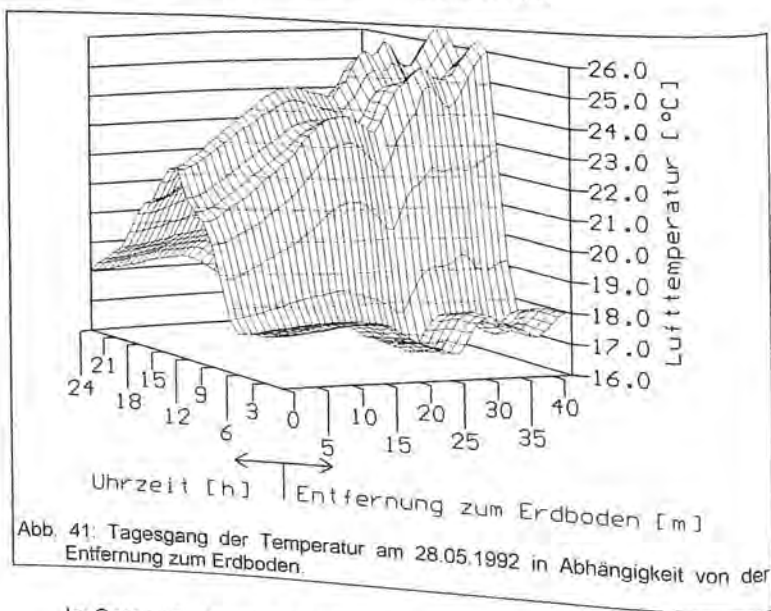


Abb. 41: Tagesgang der Temperatur am 28.05.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

Im Gegensatz dazu war in der kühlen Jahreszeit von November bis Anfang März die Lufttemperatur in Erdnähe ungefähr so hoch wie im Kronendach und im Zentrum der Krone zum Teil deutlich niedriger als am Erdboden (Abb. 42 und 43). An über 60% der Tage in diesem Zeitraum gab es allerdings sowohl zeitlich als auch räumlich nur geringe Temperaturunterschiede.

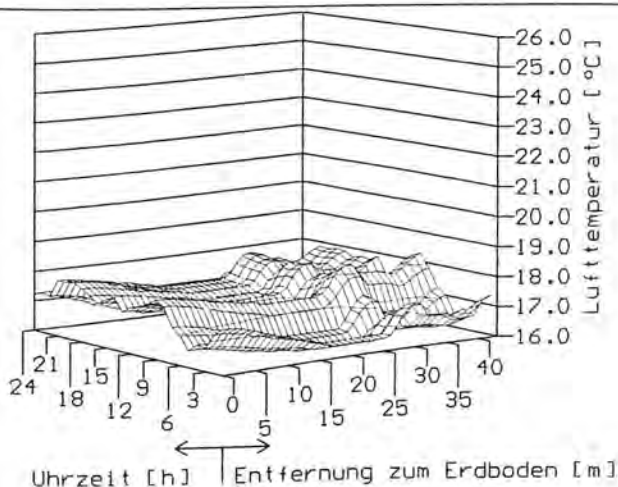


Abb. 42: Tagesgang der Temperatur am 17.12.1991 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

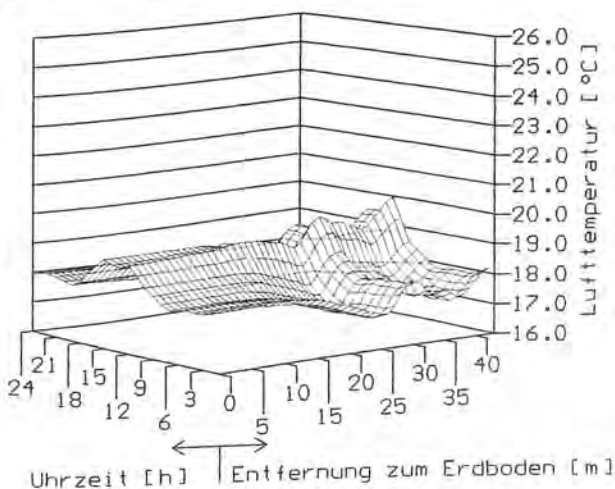
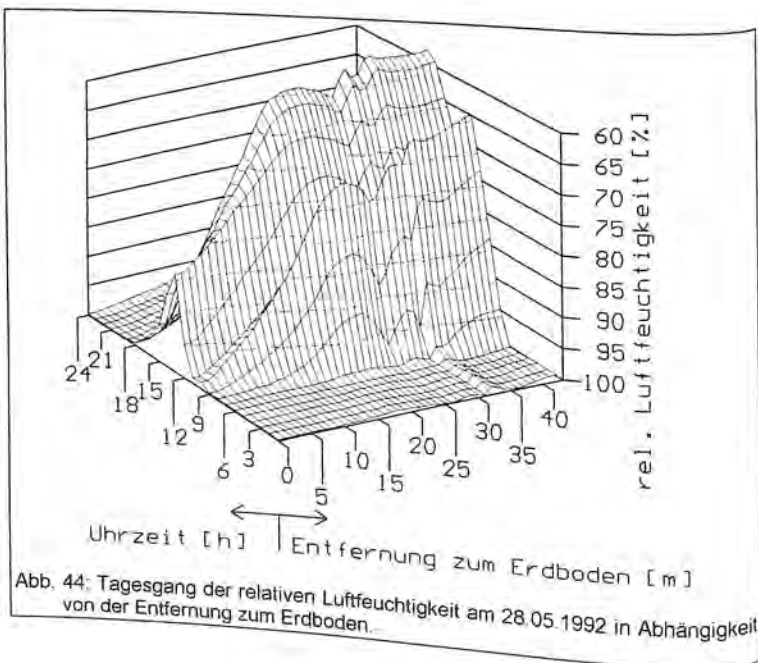


Abb. 43: Tagesgang der Temperatur am 02.03.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

Die niedrigste relative Luftfeuchtigkeit (57%) im Untersuchungszeitraum wurde am 28.05.1992 um 14 Uhr im obersten Kronendrittel gemessen (Abb. 44). Dieser Tag wurde bereits als der hellste und wärmste Tag beschrieben (Abb. 40, 41). Das Sättigungsdefizit erreichte um die Mittagszeit das Jahresmaximum von 12 mbar (Abb. 45). Selbst die Pflanzen in der Strauchschicht litten sichtbar unter Trockenstreß.



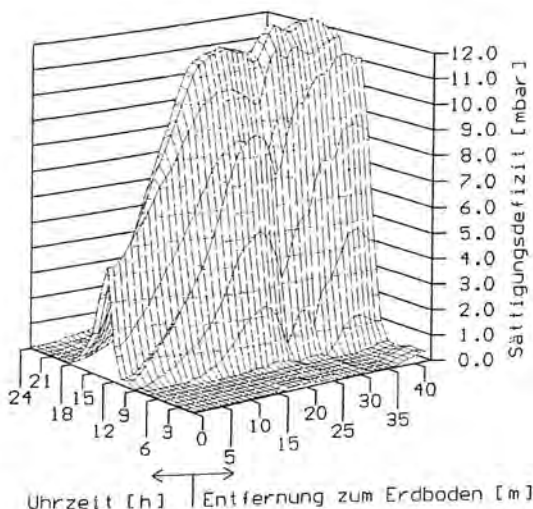


Abb. 45: Tagesgang des Sättigungsdefizites am 28.05.1992 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

In der feuchten Jahreszeit konnte die relative Luftfeuchtigkeit mehrere Tage lang in allen Bereichen des Baumes konstant bei nahezu 100% liegen (Abb. 46). Es war eine Sonnenscheindauer von mindestens drei Stunden nötig, damit sich am Erdboden eine Verminderung der relativen Luftfeuchtigkeit bemerkbar machte (Abb. 47).

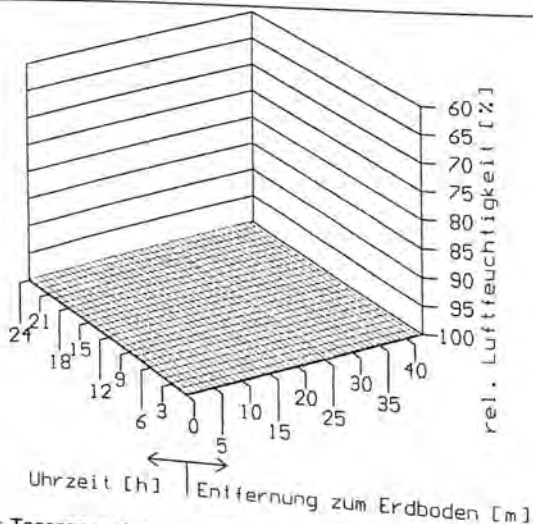


Abb. 46: Tagesgang der relativen Luftfeuchtigkeit am 18.10.1991 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

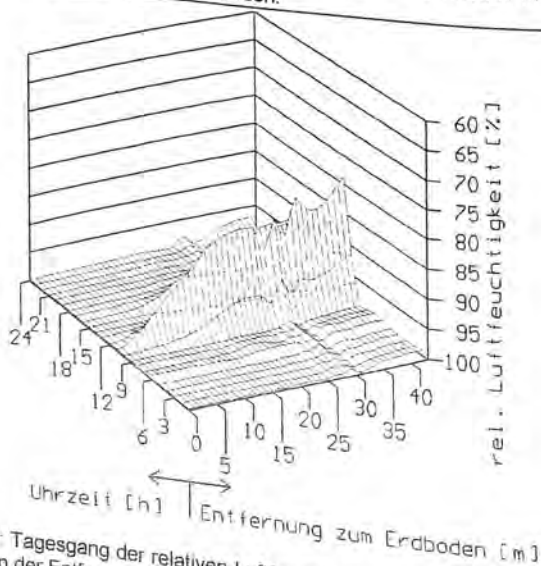


Abb. 47: Tagesgang der relativen Luftfeuchtigkeit am 01.12.1991 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Erdboden.

An allen Tagen zeigte sich ein starker Anstieg der Windgeschwindigkeit nach Sonnenaufgang um 6 Uhr und eine Reduzierung nach Sonnenuntergang um 18 Uhr. Die Windgeschwindigkeit nahm bis zum Kronendach stetig zu, wobei im Bereich der großen Äste eine Abnahme der Geschwindigkeit zu beobachten war (Abb. 48). Windstille Tage wurden nicht verzeichnet. Die stärksten Winde wurden am 23.11.1991 und 01.03.1992 (Abb. 49) registriert. Windspitzen in der obersten Kronenregion betrugen dann 10 m / sec, das entspricht 36 km / h. Große Windgeschwindigkeiten waren nicht mit starken Niederschlagsmengen verbunden. Die Windgeschwindigkeiten in der Trockenzeit waren teilweise höher als im Jahresdurchschnitt (Abb. 22 und 21).

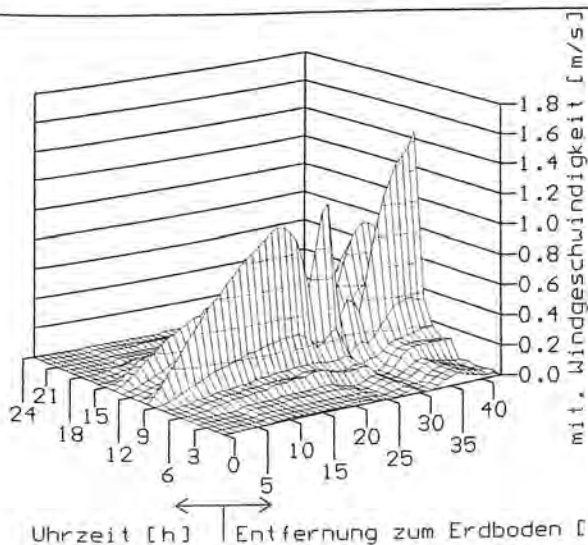


Abb. 48: Durchschnittliche Windgeschwindigkeit am 20.09.1991 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

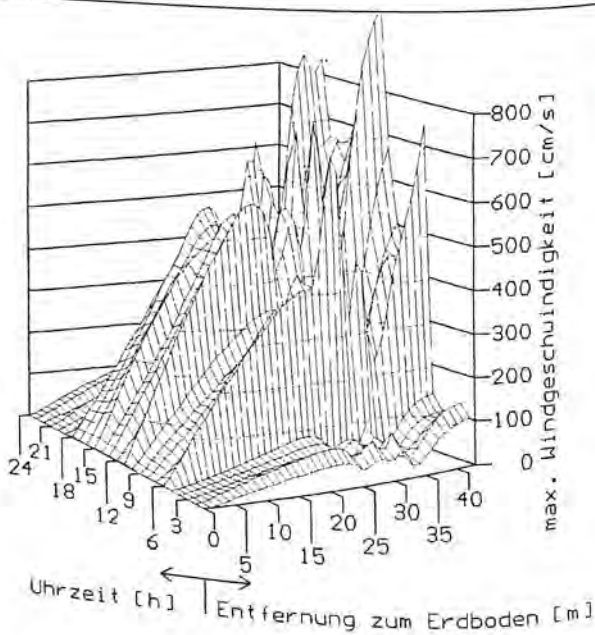


Abb. 49: Maximale Windgeschwindigkeit am 01.03.1992 in Abhängigkeit von der Uhrzeit und der Entfernung zum Erdboden.

Die in Abbildung 50 dargestellten Rohdaten verdeutlichen den zeitlich parallelen Tagesverlauf der einzelnen Klimafaktoren.

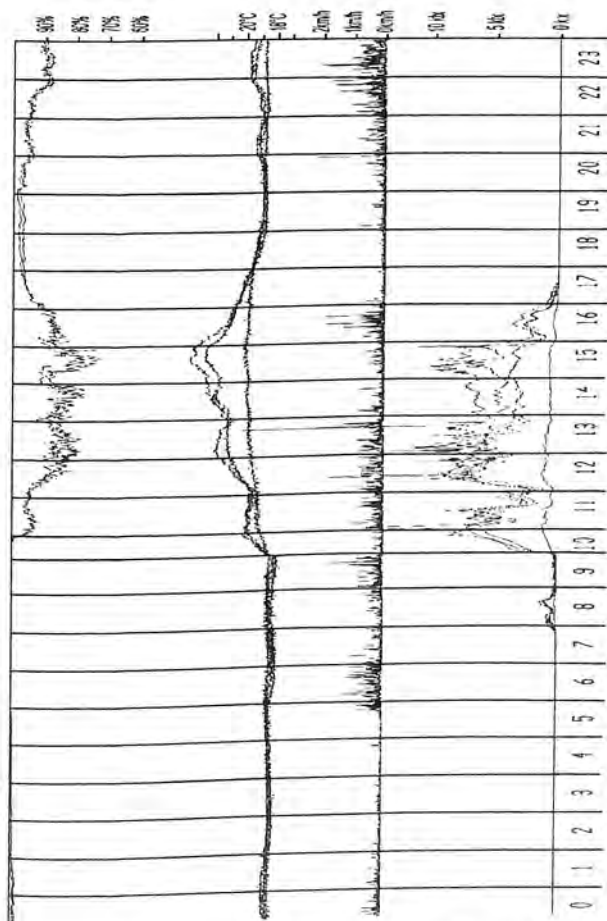


Abb. 50: Ungemittelte Rohdaten verschiedener Sensoren mit einer Auflösung von 20 Sekunden am 22.05.1992. Ordinatenaufteilung: 4 Sensoren Beleuchtungsstärke (in klx, ganz unten); 2 Sensoren Windgeschwindigkeit (in km / h, zweite von unten); 3 Sensoren Lufttemperatur (in °C, 2. von oben); 3 Sensoren relative Luftfeuchtigkeit (in %, ganz oben). Die Daten zwischen 9 Uhr 58 und 10 Uhr 18 fehlen.

3.2.4. Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat

Im Falle der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit konnte mit Hilfe von jeweils 5 Sensoren, welche alle in einer Höhe zwischen 28 m und 33 m und in Abständen zwischen 2 m und 6 m vom Stamm entfernt installiert waren, eine Interpolation vorgenommen werden. Die dafür genutzten Sensoren befanden sich in Abständen zwischen 5 cm und 100 cm vom Substrat. Während sich im Jahresmittel nur geringe Unterschiede der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen freiem Luftraum und Substrat ergaben, sind diese auf monatlicher Ebene bereits gut erkennbar (Abb. 51). An einzelnen Tagen bildete sich um die Äste ein Feuchtgradient von bis zu 20% aus (Abb. 52).

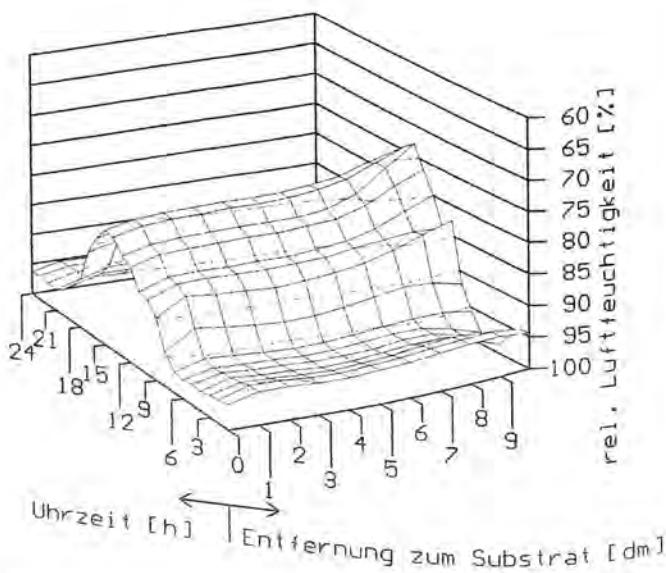


Abb. 51: Durchschnitt der relativen Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat im Februar 1992

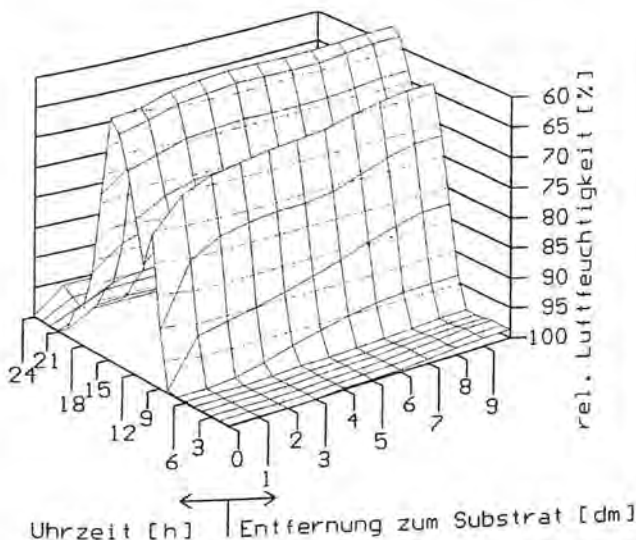


Abb. 52: Relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat am 28.05.1992.

Hinsichtlich der Temperatur traten die gleichen Effekte auf wie bei der relativen Luftfeuchtigkeit (Abb. 53, 54). An einem Extremtag (28.05.1992) entstand zwischen Substrat und freiem Luftraum ein Gradient von bis zu $3,5^{\circ}\text{C}$ (Abb. 54). Zur gleichen Zeit bestand zwischen der Strauchschicht und dem Kronendach ein Temperaturgradient von 6°C (Abb. 41). Der größte Gradient trat innerhalb des ersten Dezimeters vom Substrat auf. Im Bereich zwischen 3 und 6 Dezimeter war der Gradient wenig ausgeprägt und stieg danach bis zum freien Luftraum, der hier als 1 m Entfernung vom Substrat betrachtet wird, noch einmal an.

Aufgrund der geringen Anzahl an Wind- und Lichtsensoren war eine Interpolation dieser Werte für die Zwischenräume innerhalb der Krone nicht möglich.

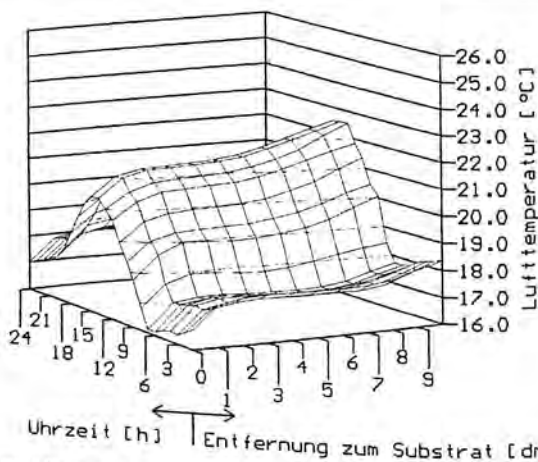


Abb. 53: Durchschnitt der Lufttemperatur in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat im Februar 1992.

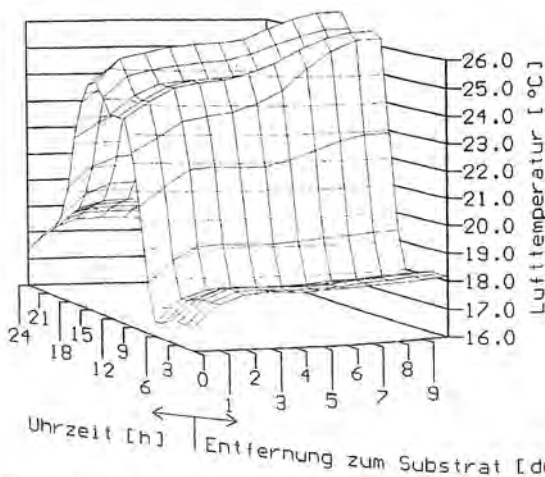


Abb. 54: Lufttemperatur in Abhängigkeit von der Entfernung zum Substrat am 28.05.1992.

3.2.5. Niederschlagsintensität

Die tägliche Verteilung des Niederschlages unterschied sich von Jahreszeit zu Jahreszeit erheblich (Abb. 55, 56). Der Niederschlag von August bis November war fast ausschließlich auf kräftige Gewitter zwischen 14 Uhr und 16 Uhr zurückzuführen. Mit 124 Liter / m² innerhalb von 1 Stunde war ein Gewitter am 16. September 1992 am ergiebigsten. In der darauffolgenden, kühlen Jahreszeit bis Anfang Januar verteilte sich der Niederschlag gleichmäßig über den Tag und wurde durch nicht gemessenen Nebel ergänzt. In der Trockenzeit kamen Perioden mit bis zu 10 Tagen ohne Niederschlag vor, wobei der Niederschlag dann als kurzer Schauer herabregnete.

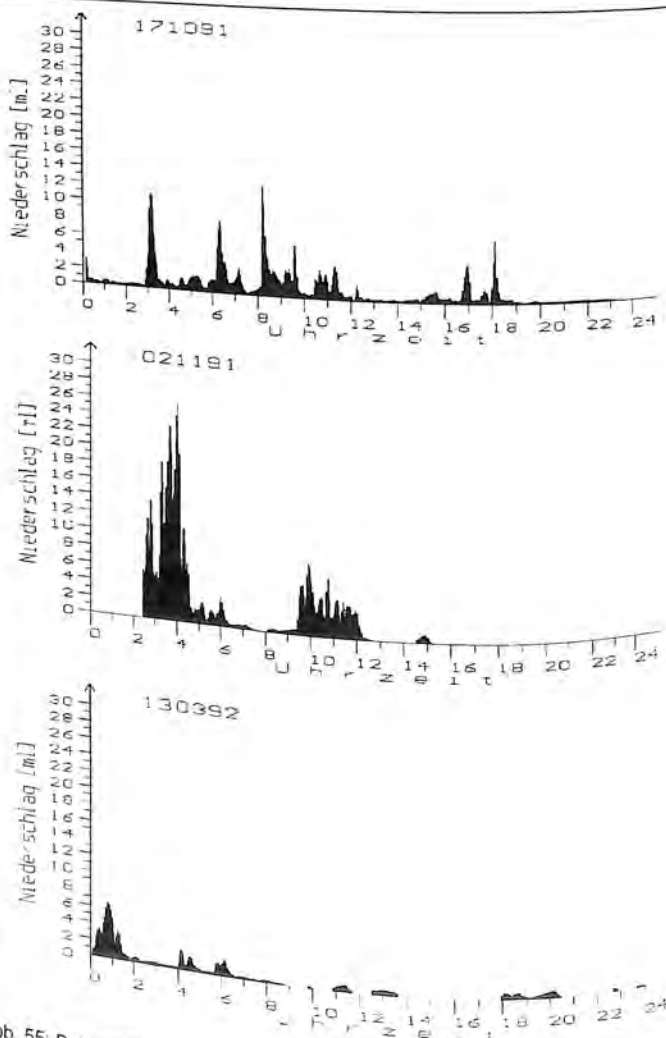


Abb. 55: Beispiel für unterschiedliche Niederschlagsverteilungen in der Regenzeit (17.10.1991, 02.11.1991) und in der Trockenzeit (13.03.1992). Die Ordinate gibt nur eine ungefähre Angabe über den tatsächlichen Niederschlag wieder.

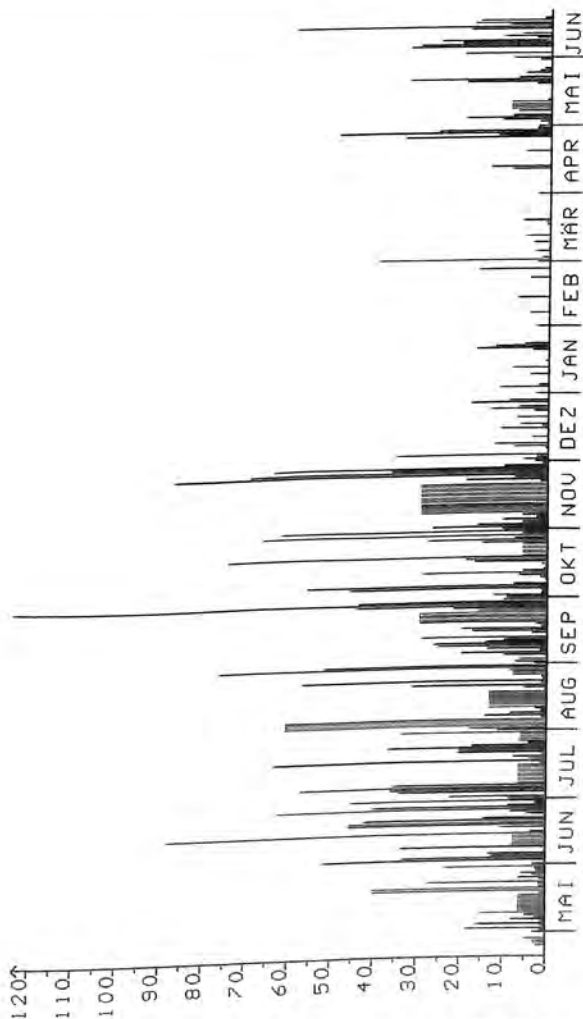


Abb. 56: Tägliche Niederschlagsmenge (Ordinate in mm) in der Untersuchungszeitspanne 1991/92. Graue Linien entsprechen über mehrere Tage gemittelte Werte.

3.3. Beschreibung der einzelnen Epiphytenarten

Die pantropische Familie der Gesneriaceen ist nach den Orchideen (≈ 20.000 Arten epiphytisch, sicher bekannt: 13.951 (KRESS 1986)), Bromeliaceen (1.144), Araceen (1.100), Polypodiaceen (1.023), Piperaceen (710), und Melastomataceen (647) die siebt artenreichste Familie mit epiphytischen Vertretern (598 von ca. 3.000) (KRESS 1986; GENTRY & DODSON 1987).

Die Gattung *Columnnea* L. der Familie Gesneriaceae wurde nach Fabius Columna (1567-1640) benannt, der 1592 das erste Botanikbuch mit Kupferstichillustrationen veröffentlichte (SKOG 1978). Die 75 epiphytischen Arten der Gattung kommen von Mexiko über Zentralamerika bis Bolivien und Peru vor, wobei ein deutlicher Diversitätsschwerpunkt in Costa Rica und Panama zu finden ist (WIEHLER 1973; MADISON 1977). Die Halbsträucher oder Sträucher dieser Gattung sind teilweise sukkulent, meistens epiphytisch und bilden oft sproßbürtige Wurzeln aus. Die Blätter sind gegenständig, wobei alle Übergänge von reiner Gegenständigkeit bis zu ausgeprägter Anisophyllie und scheinbarer Wechselständigkeit vorkommen kann, wie es beispielsweise für *C. verecunda* charakteristisch ist. Die achselständigen Teilblütenstände der proliferierenden Thyrsen stellen eine paarblütige Cyme dar, die bei einigen Arten (z.B. *C. microphylla* und *C. oerstediana*) bis zur Einblütigkeit reduziert sein kann (WEBER 1982). Die Blüten sind unterschiedlich lang gestielt und die Tragblätter oft hinfällig. Die fünf Sepalen sind mehr oder weniger gleichgestaltet, fast bis zum Grund frei, ganzrandig oder gezähnt und teilweise behaart. Die fünf streng zygomorphen Petalen sind zu einer nicht-bauchigen Röhre verwachsen. Vier der fünf Petalen bilden die Oberlippe und eine Petale die schmale, zurückgebogene Unterlippe (WEBERLING 1981). Die vier Staubblätter von *Columnnea* sind an der Basis mit der Kronenröhre verwachsen. Der oberständige, einfächerige Fruchtknoten hat zwei parietale Plazenten und entwickelt sich zu einer Beere, die häufig von Vögeln verbreitet wird (eigene Beobachtung).

Die ursprünglich eigenständigen, nah verwandten Gattungen *Ortholoma* (BENTH.) HANST. (70 Arten), *Dalbergaria* TUSSAC. (65 Arten, alle epiphytisch) und *Pentadenia* (PLANCH.) HANST. (24 Arten, davon 23 epiphytisch) wurden von HANSTEIN (1853) in der Gattung *Columnnea* zusammengefaßt und entsprechen den Sektionen der Gattung untergeordnet (HANSTEIN 1853, 1865). Nach neuester Auffassung (WIEHLER 1973) erhalten diese Sektionen ihren Gattungstatus zurück. Die aus der Sektion "*Eucolumnnea*" hervorgegangene Gattung

Columnnea enthält den Typus *Columnnea scandens* L., welcher auf den Westindischen Inseln beheimatet ist.

Ortholoma zeichnet sich, im Gegensatz zu *Columnnea*, durch weniger stark zygomorphe Kronen und eine teilweise bauchige Blütenröhre aus. Die Gattung *Dalbergaria* unterscheidet sich von *Columnnea* und *Ortholoma* hauptsächlich durch den "fern-frond-shaped" Habitus (WIEHLER 1973). Dieser Habitus bezeichnet im wesentlichen bogig aufsteigende, unverzweigte Sprosse, die in ihrem Umriß (Gestalt) einem klassischen Farnwedel ähnlich sehen. Einzelne Sprosse von *C. verecunda* (Abb. 61) entsprechen diesem Habitus, doch fehlen dieser Art die für *Dalbergaria* charakteristischen roten, bei direktem Sonnenlicht durchscheinenden Flecken auf den Blattspreiten, die als extraflorale, optische Attraktion für Bestäuber interpretiert werden. Die Gattung *Pentadenia* wird von den bereits erwähnten Gattungen durch die an der Basis der Petalen befindlichen Nektardrüsen unterschieden. Bei *Pentadenia* sind fünf getrennte, bei den drei anderen zwei dorsal verwachsene Drüsen vorhanden.

Während bei einigen Columnneen teilweise bereits vesikuläre-arbuskuläre Mykorrhizen nachgewiesen wurden, liegen über Mykorrhiza-Assoziationen der untersuchten Arten keine Daten vor (LESICA & ANTIBUS 1990).

3.3.1. *Columnnea oerstediana*

Laut Literaturangaben (OERSTED 1861, MORTON 1938) kommt *Columnnea oerstediana* KLOTZSCH ex OERST. (Abb. 57) in mittleren Höhenlagen zwischen 1200 m und 1500 m vor. Im Untersuchungsgebiet wurde diese Art ausschließlich unterhalb von 1000 m gefunden. Diese Art bildet obligat epiphytische Sträucher, die meist an den Ästen der Phorophyten herabhängen. Die Pflanzen bilden während des gesamten Lebens viele Bereicherungssprosse aus (Mesotonie) (Abb. 58).

Die größte Pflanze auf den Untersuchungsbäumen war 3 m lang und hatte einen Durchmesser von 1 m, während auf anderen Bäumen bis zu 4 m lange Exemplare beobachtet wurden. Einjährige Sprosse hatten einen Durchmesser von 2 mm, 6 bis 7 Jahre alte von 4 bis 5 mm. Die Verholzung begann mit 4 bis 5 Jahren, lebende Sproßabschnitte blieben immer biegsam. Abgebrochene Aststücke vermochten sich innerhalb der Baumkrone unter geeigneten Bedingungen langsam neu zu bewurzeln. So konnte beispielsweise beobachtet werden, daß ein Strauch mit 1,5 m Durchmesser etwa 30 cm vom Hypokotyl entfernt abbrach und 5 m tiefer an einer Liane wieder anwurzelte. Der zurückgebliebene Stumpf trieb

neu aus, entwickelte aber in den nachfolgenden drei Jahren keine Blüten, wie mit Hilfe der Internodienlängenperiodizität (Kap. 3.3.5.) festgestellt werden konnte.

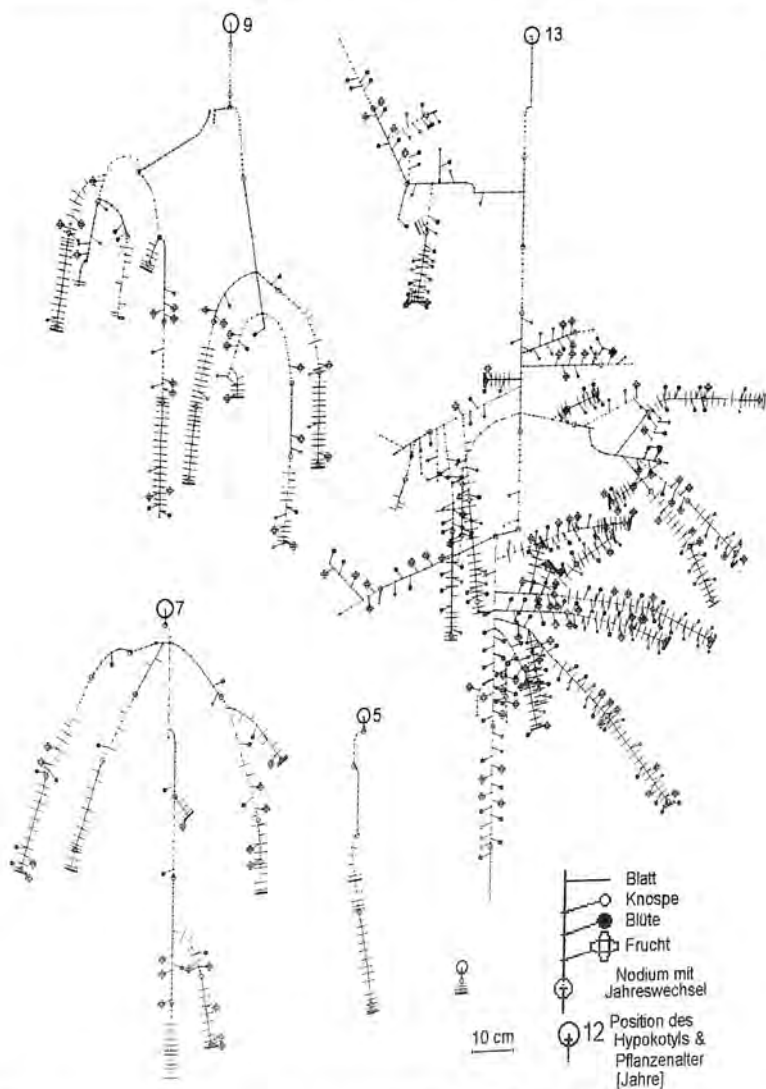


Die gegenständigen, leicht herzförmigen, wenig behaarten, andeutungsweise gekerbten Blätter waren gleich groß, 2 bis 3 mm dick und 2 bis 3 cm im Durchmesser. In der Trockenzeit wurden viele Blätter abgeworfen, die meist nicht älter als zwei Jahre alt wurden. Mit der feuchten Jahreszeit im Mai begann ein Wachstumsschub der Meristeme, während am Ende der Regenzeit und in der Trockenzeit nur ein geringes Wachstum stattfand.

Die 6 bis 8 cm langen, dunkelrot gefärbten, ornithophilen Blüten entwickelten sich fast ausschließlich einzeln in den Blattachseln (Abb. 57). Die Hauptblütezeit lag im April.

Im Gegensatz zu *Columnnea verecunda* erreichte die Primärwurzel von *C. oerstediana* vergleichbare Längen wie der Sproß, jedoch nicht die entsprechende Dicke.

Abb. 57. Teil eines Sprosses von *C. oerstediana*, nach OERSTED (1861) verändert.

Abb. 58: Phanormophologische Diagramme von *Columnnea oerstediana*.

3.3.2. *Columnnea microphylla*

Columnnea microphylla (KLOTZSCH) HANST. ex OERST. (Abb. 59) ist eng mit *Columnnea microcalyx* HANST. und *Columnnea oerstediana* verwandt. *C. microphylla* ist unverholzt und der 1 bis 3 mm dicke Sproß verdickt sich sekundär nur unwesentlich. An waagerechten Ästen kriecht oft ein oberer Teil des Sprosses an den Ästen entlang und verankert sich mit den zahlreichen sproßbürtigen Wurzeln. Ein unterer Teil, welcher über die Hälfte des Pflanzenmaterials ausmachen kann, ragt dann senkrecht in den Luftraum unterhalb des Astes (Abb. 60). Dieser Teil erscheint auf den ersten Blick unverzweigt. Nach 2 bis 3 Jahren sterben die einzelnen Apikalmeristeme jedoch ab und wenige Millimeter zuvor treiben Seitenmeristeme aus. Somit kommt es nicht zu Bereicherungsverzweigungen. Diese Sprosse können an geschützten Stellen mehrere Meter lang werden (im Botanischen Garten Ulm z.Z. 3 m), reißen an weniger geschützten Stellen jedoch

leicht ab. Die Bruchstücke wachsen an ihrer neuen Position leicht an, da bereits an frei hängenden Ästen zahlreiche sproßbürtige Wurzeln austreiben. An den Ästen entlangkriechende Sprosse verlieren durch mechanische Belastung, Fäulnis oder Insektenfraß ebenfalls leicht den Kontakt zur Mutterpflanze und tragen auf diese Weise zur vegetativen Vermehrung bei.

Die runden, gegenständigen, gleich großen, ganzrandigen Blätter sind stark behaart und haben einen Durchmesser von 5 mm bis 10 mm. Sie erreichen ein Alter von bis zu 4 Jahren. Die Apikalmeristeme gliedern nahezu kontinuierlich neue Nodien und Blätter ab, nur während der Trockenzeit etwas langsamer. In dieser Zeit werden die Internodien statt konstanter 10 mm nur 7 mm bis 8 mm lang. Die Hauptblütezeit



Abb. 59. Teil eines Sprosses von *C. microphylla*, nach OERSTED (1861), verändert.

beginnt 1 bis 2 Wochen unmittelbar nach der von *Columnnea oerstediana*. Beide Arten werden von denselben Kolibris besucht. Pro Nodium wird nie mehr als eine Blüte ausgebildet (Abb. 59).

Das Hauptwurzelsystem entwickelt sich nur wenig und erreicht nur einen Bruchteil der oberhalb der Moosepiphyten wachsenden Sproßlänge.

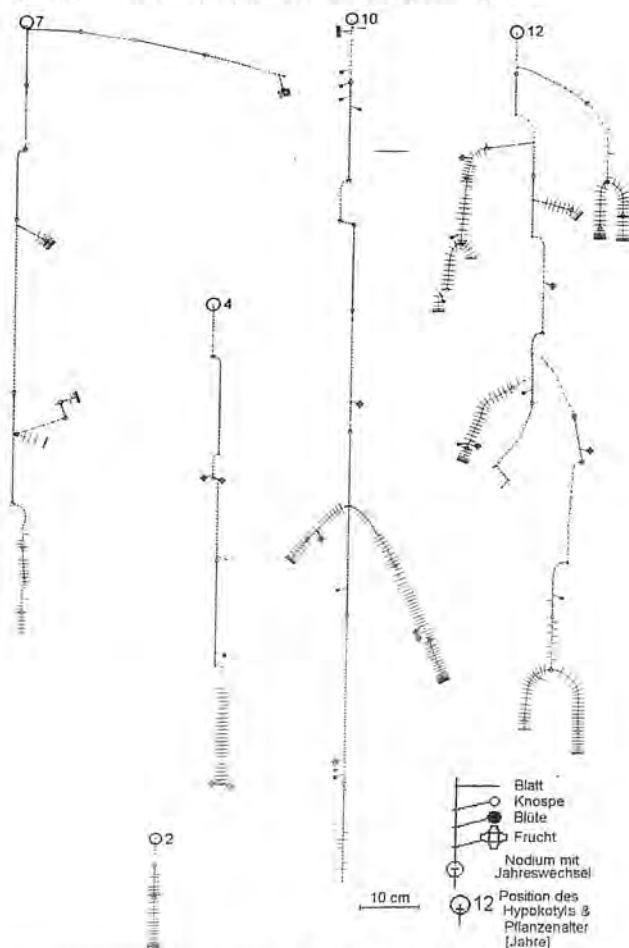


Abb. 60. Phänomorphologische Diagramme von *Columnnea microphylla*.

3.3.3. *Columnnea verecunda*

Columnnea verecunda MORTON (Abb. 61) bildete kräftige, aufrechte, epiphytische Sträucher aus. Einzelne Individuen konnten mehrere Meter im Durchmesser erreichen. Die von MORTON (1938) zitierten Fundorte beziehen sich alle auf Höhen über 1300 m. In diesen Höhen kam die Pflanze zwar in Wäldern epiphytisch vor, besiedelte aber vor allem hemiepiphytisch (mit Kontakt zum Erdboden) die Zaunstümpfe der Viehweiden in der Sekundärvegetation. Im primären Regenwald des Untersuchungsgebietes kam diese Art nicht über 1000 m vor und siedelte in Bodennähe nur an stark exponierten Stellen oder Lichtungen. Ihr Hauptverbreitungsgebiet waren die oberen Kronenregionen. Nach *Paradrymonia lineata* war sie die häufigste Gesneriacee im Untersuchungsgebiet.

Basitonie trat bereits nach dem ersten Jahr auf (Abb. 62) und setzte sich während der Entwicklung weiter fort. Hinzu kam eine reiche, mesotone Verzweigung, die, im Gegensatz zu *Columnnea lepidocaula*, auch ohne Absterben des Apikalmeristems des entsprechenden Hauptsprosses stattfand. Der Primärsproß starb in der Regel nach wenigen Jahren ab.

Die Internodienlänge variierte zwischen 5 und 60 Millimetern. Die Pflanzen wuchsen relativ kontinuierlich, wobei die Internodien während der Trockenzeit bzw. Blütezeit kürzer als in der Regenzeit angelegt wurden. Außerdem reduzierte sich die Internodienlänge mit zunehmendem Alter des Sprosses und intensiver werdender, generativen Phase.

Die Blätter sind oval, ganzrandig, leicht asymmetrisch, unterseits drüsig behaart und dunkelrot mit einer stark hervortretende Aderung, oberseits glatt und dunkelgrün (Abb. 61). Die Blätter waren im Jugendstadium bis zum fünften Internodium gleichgestaltet und denen von *Columnnea lepidocaula* sehr ähnlich. Danach wurden die Blätter nahezu wechselständig, wobei das kleinere Blatt noch 5 mm bis 10 mm lang sein konnte, das größere bis zu 7 cm. Die Entwicklung der Blätter benötigte mehrere Wochen, so daß die Triebspitzen ein in einer Ebene befindliches, nahezu gleichseitiges Dreieck bildeten. Die reduzierte Cyme entwickelte 2 bis 3 (4), gelbe, 3 cm bis 4 cm lange Blüten (Abb. 61). Die Blütenstiele waren zunächst 3 mm bis 4 mm, bei der Fruchtreife bis zu 15 mm lang. Der reichste Blütenansatz wurde zwischen Mai und Juli beobachtet, vereinzelt Blüten waren das ganze Jahr über zu finden. Die Samenkeimungsraten waren die höchsten der hier beschriebenen Arten (nicht quantifizierte Beobachtung).

Vegetative Vermehrung durch Abschnürung von Sproßteilen wurde in Natur nicht beobachtet, obgleich Sprosse unter den Moosen kriechend vorgefunden wurden. Diese Sprosse etablierten sich bei Verlust des Kontaktes zur Mutter-

pflanze relativ schnell. Das Wurzelsystem war kräftig ausgebildet und verankerte die Pflanzen erfolgreich an ihren Wuchsort.

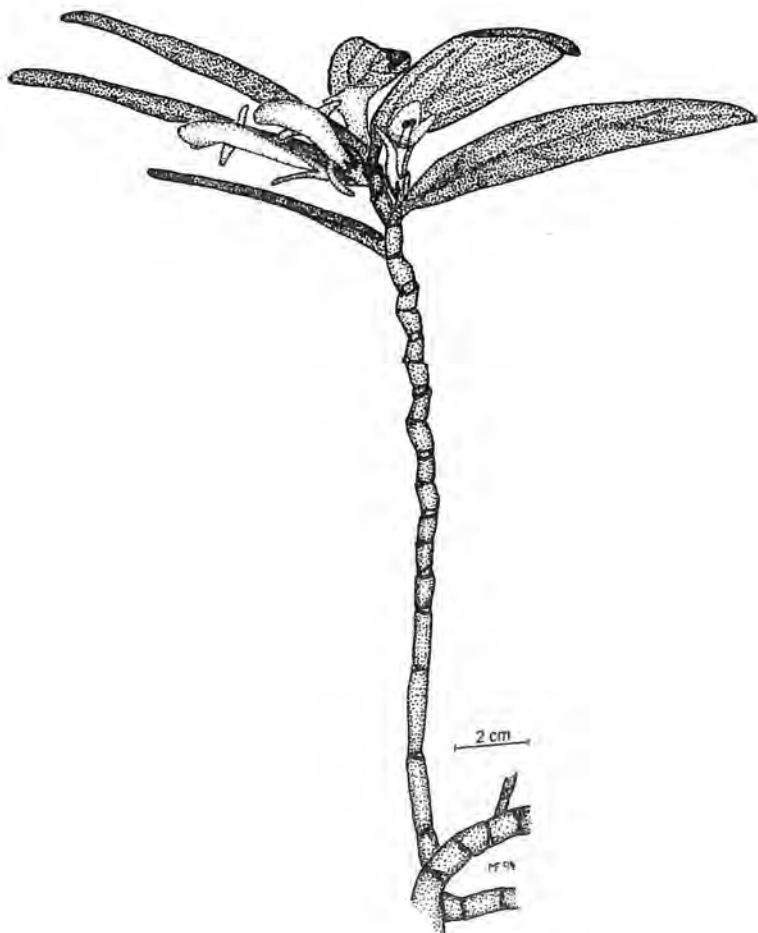


Abb. 61: Habitus von *C. verecunda*.

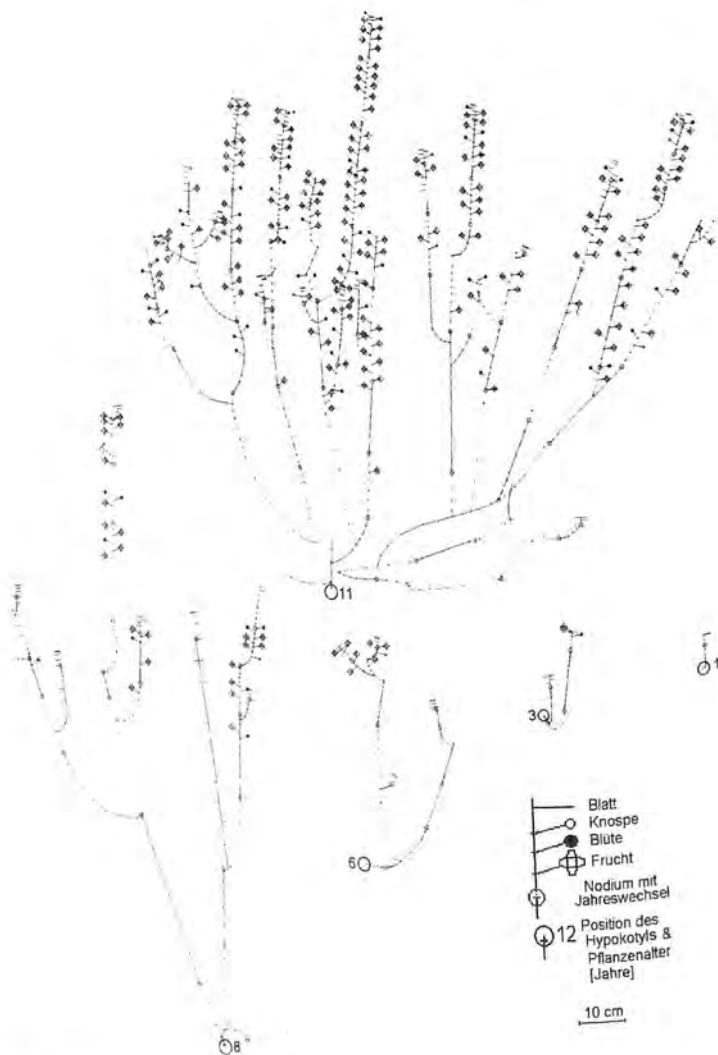


Abb. 62: Phanormophologische Diagramme von *Columnnea verecunda*.

3.3.4. *Columnnea lepidocaula*

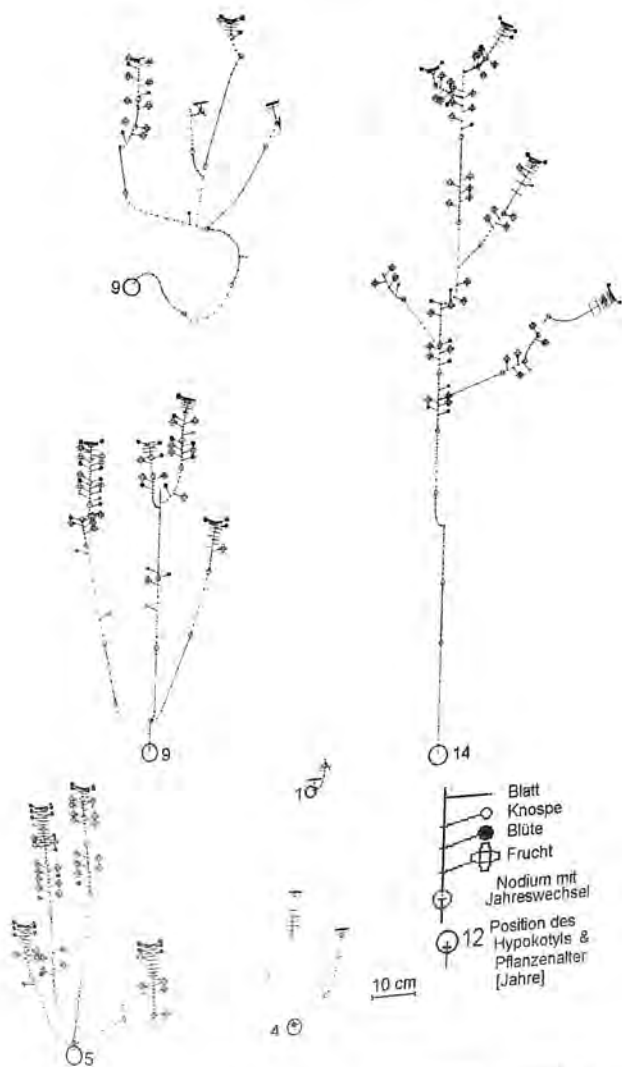
Columnnea lepidocaula HANST. (Abb. 63) ist *Columnnea verecunda* morphologisch sehr ähnlich. Die asymmetrischen Blätter waren deutlich gegenständig. Die Nodien waren weniger deutlich eingeschnürt und variierten in der Länge nicht so stark wie bei *C. verecunda*. Die Pflanze waren stark behaart, vor allem die Blüten. Die Infloreszenz war nahezu vollständig auf eine Einzelblüte pro Blattachsel reduziert. Die Blüten waren ebenfalls gelb, aber mit 7 bis 8 cm deutlich größer als bei *C. verecunda*. Die Hauptblütezeit lag im Januar.

Die Pflanzen verzweigten sich bereits nach zwei bis drei Jahren basiton (Abb. 64). Verzweigungen in den Triebspitzen (Acrotonie) waren der Zahl nach selten, aber häufiger als Verzweigungen im mittleren Bereich der Sprosse (Mesotonie), die nur auftrat, wenn das vorige Apikalmeristem abgestorben war.

An sechs der 34 untersuchten Pflanzen dieser Art wurden leicht abbrechende, 4 cm bis 5 cm lange Sproßabschnitte mit starker Bewurzelung gefunden. Diese Abschnitte ähnelten Jungpflanzen an benachbarten Wuchsorten und werden als Möglichkeit dieser Art, sich vegetativ fortzupflanzen, interpretiert.



Abb. 63: Habitus von *C. lepidocaula*. Ein Großteil der Blüten ist noch nicht voll entfaltet.

Abb. 64: Phanormophologische Diagramme von *Columnnea lepidocaula*.

3.3.5. Blütennarbenmorphologie und Internodienlängenperiodizität

Die Narben der Seitenorgane in den Blattachseln der untersuchten Columneen waren auch an den ältesten Trieben noch deutlich zu erkennen und es war möglich, die Narben den Kategorien Knospe, Blüte, Frucht zuzuordnen (Abb. 65), obgleich die Fehlinterpretationsrate mit dem Alter der Triebe zunahm. Da die Blütezeit der Columneen sich auf einige wenige Wochen des Jahres beschränkte, bildeten sich entlang eines Sprosses mit der Jahreszeit gekoppelte Bereiche mit Anhäufung von Blütennarben aus. Parallel dazu entwickelten sich die Längen der Internodien, die während der regenärmeren Zeit etwas kürzer als in der regenreichen Zeit waren (Internodienlängenperiodizität, TROLL 1935). Mit Hilfe dieser beiden Synchronisationshilfen, die in der Morphologie der Pflanzen fixiert sind, ließ sich das Alter der Internodien auf ± 1 Jahr bestimmen (Abb. 66).

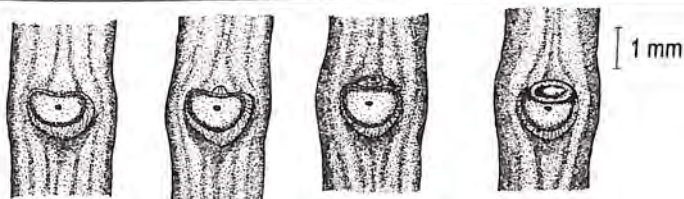
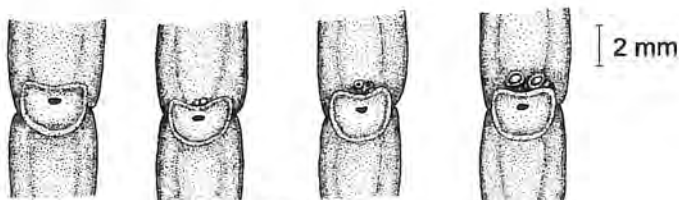
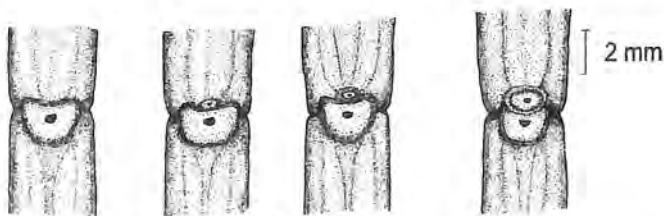
**Columnnea oerstediana****Columnnea microphylla****Columnnea verecunda****Columnnea lepidocaula**

Abb. 65: Gegenüberstellung der Narbenmorphologie der Seitenorgane in den Blattachseln vier Jahre alter Zweigabschnitte der untersuchten Columnneen. Zentrale Narbe = Blattnarbe. 1. Spalte: Blattnarbe ohne Seitenorgane; 2. Spalte: Knospe; 3. Spalte: Blüte; 4. Spalte: Frucht. 5. Spalte bei *C. microphylla*: seitliche Ansicht der Blatt- bzw. Fruchtnarbe.

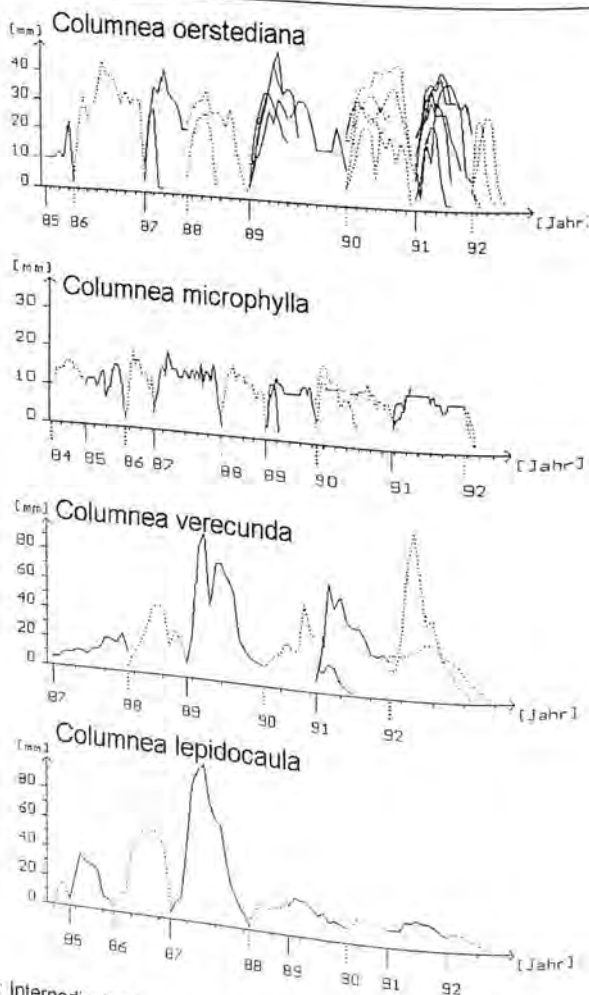


Abb. 66: Internodienlängenperiodizität der vier *Columnnea*-Arten. Ordinate: Länge eines Internodiums in mm, Abszisse: konsequente Internodiennummer nach Hypokotyl, jeder Teilstrich entspricht 10 Internodien. Unmittelbar aufeinanderfolgende Internodienlängen wurden miteinander verbunden (TROLL 1935).

3.4. Häufigkeitsverteilung der Gesneriaceen

3.4.1. In verschiedenen Meereshöhen

Die untersuchten Phorophyten befanden sich in verschiedenen Höhen zwischen 850 m und 1200 m üNN (Abb. 3, Seite 8). *Columnnea verecunda* war zahlenmäßig die häufigste Art der untersuchten Gesneriaceen (Abb. 67), trat aber oberhalb von 1050 m nicht mehr auf. In dieser Höhe befand sich ein Florenschnitt. Oberhalb von 1050 m wurden *Columnnea lepidocaula*, *Columnnea microcalyx* und eine noch nicht bestimmte *Columnnea* gefunden, die unterhalb dieser Grenze nicht vorkamen. *Rufodorsia* überschritt die Grenze, war in tieferen Lagen jedoch deutlich häufiger. Das obere Verbreitungslimit für *Columnnea oerstediana* lag unter 1000 m. Innerhalb der Grenzen ihrer Verbreitung variierten die Individuenzahlen pro Phorophyt sehr stark. *Columnnea microphylla* war überall verbreitet, kam jedoch in höheren Lagen häufiger vor.

Die Anzahl der Arten pro *Ficus* sank entlang des Höhengradienten von 5 auf 1 bis 2 in 1050 m und stieg danach wieder an.

3.4.2. In verschiedenen Höhen über dem Erdboden

Um das Vorkommen der Epiphyten in verschiedenen Höhen auf den Phorophyten vergleichen zu können, wurde die relative Höhe der jeweiligen Epiphyten ermittelt (Abb. 68, Gesamthöhe des Baumes = 100 %). Im unteren Drittel der Bäume, wo sich keine Seitenäste mehr befanden, kamen auch keine Gesneriaceen vor (Abb. 68). Mit Ausnahme des obersten Zehntels der Kronen war *C. oerstediana* ebenso wie *Columnnea microphylla* in allen Bereichen anzutreffen, mit einem Verbreitungsmaximum zwischen 50 % und 60 % über dem Erdboden. Auch *Columnnea verecunda* war in allen Höhenzonen zu finden, nahm aber in den Bereichen oberhalb von 70% eine dominante Rolle ein. Ihr Spektrum war mit dem von *Columnnea lepidocaula* vergleichbar. *Rufodorsia major* und *Rufodorsia* c.f. *minor* bevorzugten ebenfalls mittlere Höhenlagen, während die seltenen *Columnnea microcalyx* und *Columnnea spec.* nur in den oberen Kronenbereichen zu finden waren.

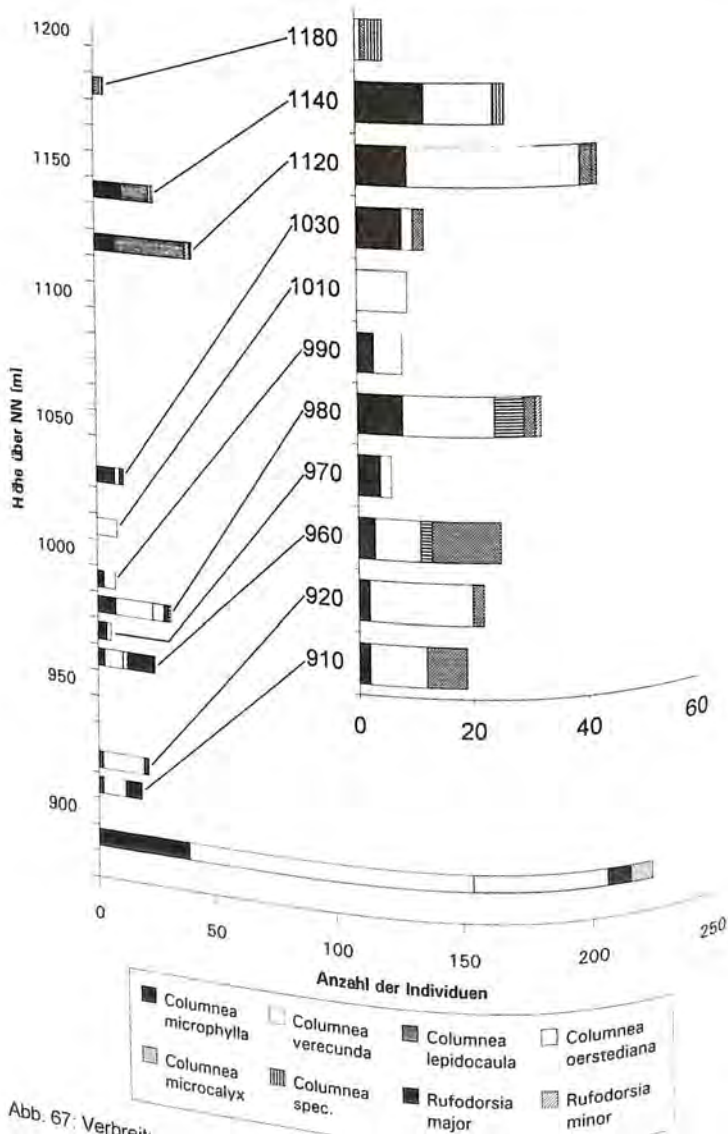


Abb. 67: Verbreitung einiger Gesneriaceen in verschiedenen Meereshöhen.

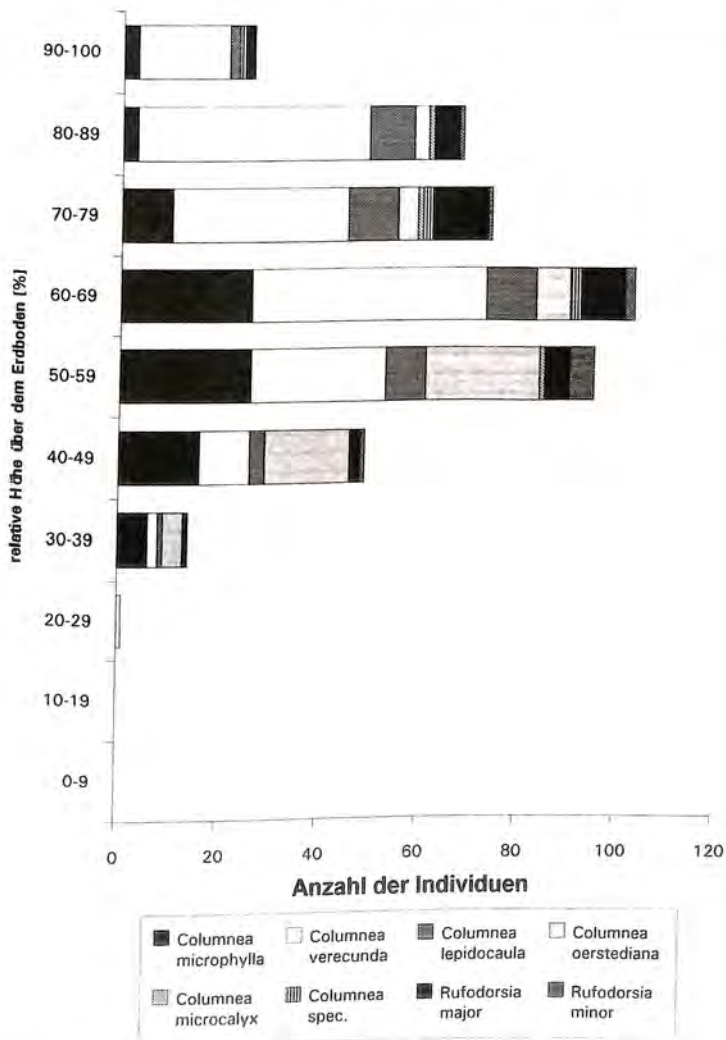


Abb. 68: Häufigkeitsverteilung der Columnneen in verschiedenen Höhen über dem Erdboden.

3.5. Phänomorphologie und Mikroklima

Die phänomorphologischen Daten der 316 untersuchten Columneen wurden untereinander sowie mit dem Mikroklima und weiteren Charakteristika ihres Wuchsortes in Beziehung gesetzt und mit dem Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten geprüft. Signifikante Korrelationen mit dem Mikroklima ergaben sich in vielen Fällen mit den sogenannten "Ereignistagen" (Kap. 3.2.3) und seltener mit den Jahresdurchschnittswerten.

Da nicht an allen Wuchsorten kontinuierlich mikroklimatische Daten erhoben werden konnten, wurde die Phänomorphologie mit den interpolierten mikroklimatischen Werten (Kap. 2.5.) der entsprechenden Höhe über dem Erdboden in Relation gesetzt. *Columna lepidocaula* konnte, weil sie auf dem Baum mit der mikroklimatischen Meßanlage (F1) nicht vorkam, nicht mit diesen Parametern in Beziehung gesetzt werden.

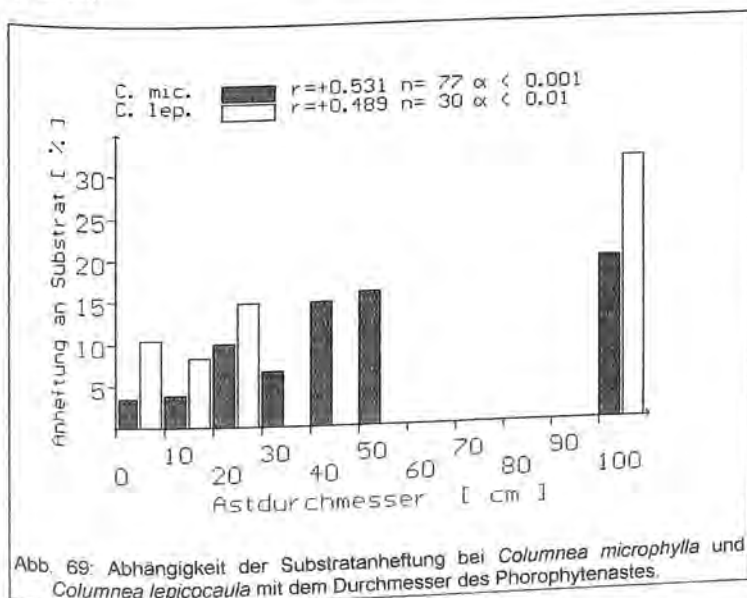
Die auf die Pflanzen einwirkenden Faktoren wurden in zwei Gruppen zusammengefaßt:

- klimatische Faktoren (Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit als Höhengradient und vom Substrat aus gemessen, die von diesen beiden berechneten Faktoren Sättigungsdefizit und absolute Feuchtigkeit, Windgeschwindigkeit (Mittelwerte und Maxima), relativer Lichtgenuß aufgrund der Beleuchtungsstärkemessungen, relativer Lichtgenuß aufgrund der Kronendachphotographien).
- geometrische Abmessungen des Wuchsortes (relative Entfernung vom Erdboden und vom Stamm, Entfernung zum Kronendach, Neigung bzw. Steigung des Astes, Durchmesser des Astes).

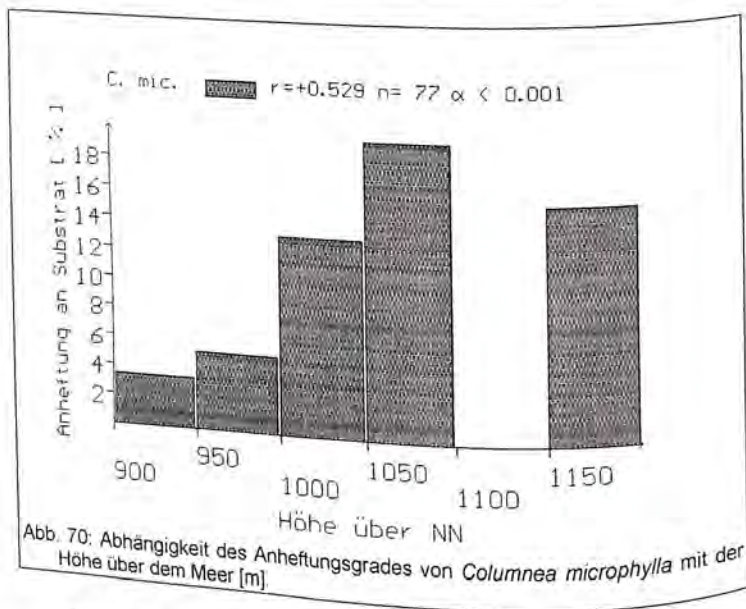
Fehlende Balken in den folgenden Abbildungen beziehen sich in den meisten Fällen auf nicht vorhandene Daten, da in den entsprechenden Klassen keine Pflanzen vorkamen.

3.5.1. Bewurzelung und Substratanheftung

Der Anheftungsgrad einer Pflanze, kurz Anheftung genannt, gibt an, wieviel Prozent der vorhandenen Internodien sproßbürtige Wurzeln aufweisen. Wieviele dieser Wurzeln tatsächlich in Kontakt mit dem Substrat waren, konnte nachträglich nicht ermittelt werden. *C. verecunda* und *C. oerstediana* hefteten sich nur im Jugendstadium zusätzlich zur Primärwurzel mit sproßbürtigen Wurzeln an das Substrat. Im Gegensatz dazu bildeten *C. microphylla* und *C. lepidocaula* in ihrer gesamten Entwicklung sproßbürtige Wurzeln aus. Bei diesen beiden Arten war der Anheftungsgrad positiv mit dem Durchmesser des Phorophytenastes korreliert (Abb. 69).



Die Höhe über dem Erdboden zeigte bei keiner *Columnnea* eine signifikante Korrelation zur Anheftung. Bei *C. microphylla* war eine deutliche Beziehung zur Höhe über dem Meer festzustellen. Während in der Tallage des Rio San Lorenzo die Anheftung maximal 10% erreichte, stieg diese an den Berghängen bis auf 60% (Abb. 70).



C. microphylla zeigte eine signifikante Abhängigkeit ($\alpha < 0,001$) der Anheftung von der Aststeigung. Auch bei der allgemein wenig bewurzelten *C. oerstediana* war eine positive Korrelation zu bemerken ($\alpha < 0,05$), während sie bei *C. lepidocaula* und *C. verecunda* nicht vorhanden war.

An Wuchsorten, an denen das Sättigungsdefizit an den sogenannten "Ereignistagen" besonders anstieg, war die Anheftung von *C. microphylla* deutlich schwächer als an feuchteren Wuchsorten (Abb. 71).

Der anhand der Hemisphärenphotographie ermittelte relative Lichtgenuß war negativ mit der Anheftung der Columnneen korreliert. Je kleiner die Lichtlücken waren, bzw. je schattiger der Wuchsort, desto mehr Wurzeln wurden ausgebildet. Im Gegensatz dazu ergab sich keine signifikante Korrelation mit dem aus den Sensormessungen ermittelten relativen Lichtgenuß.

Die Anheftung von *Columnnea microphylla* zeigte das ganze Jahr über eine signifikante ($\alpha < 0,001$) Korrelation mit der maximalen Windgeschwindigkeit (Abb. 72). Für die vier- bis fünffach niedrigeren Werten der mittleren Windgeschwindigkeit traf diese Abhängigkeit nicht zu.

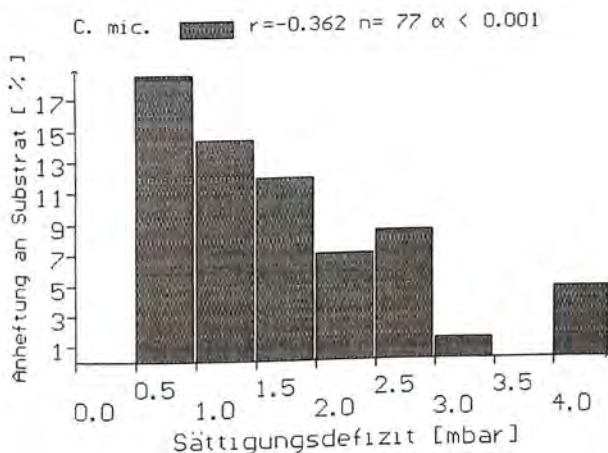


Abb. 71: Abhängigkeit des Anheftungsgrades bei *C. microphylla* vom Sättigungsdefizit, 28.05.1992.

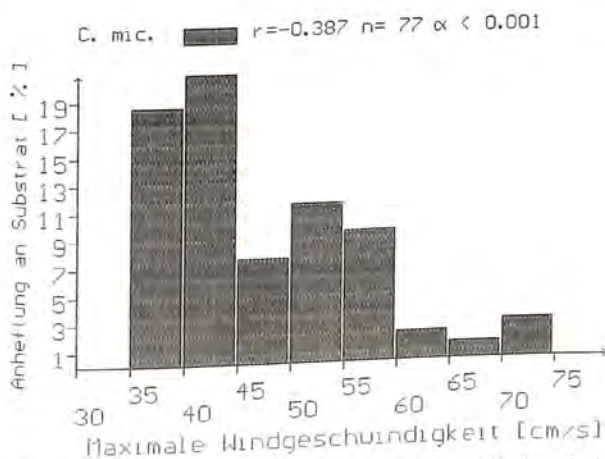


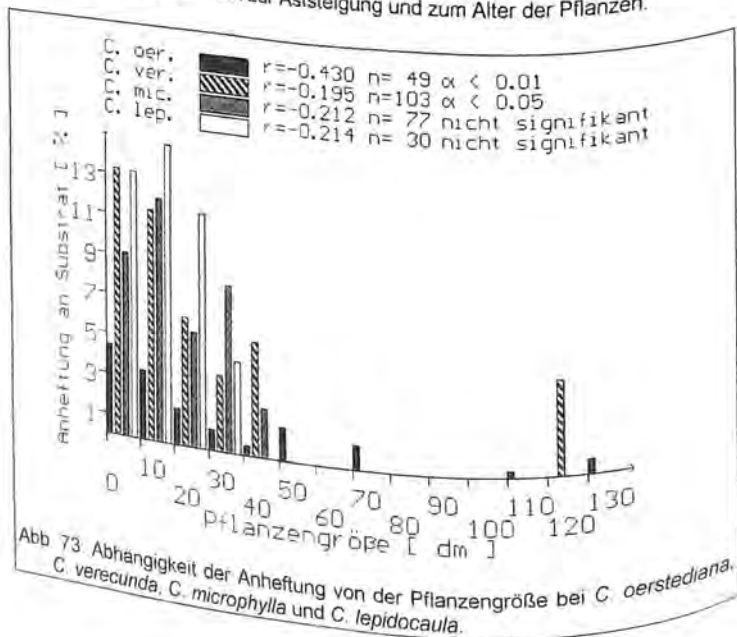
Abb. 72: Abhängigkeit der Anheftung von der maximalen Windgeschwindigkeit bei *C. microphylla* (August 1991, jeweils 13 Uhr).

Bei allen Columnneen sank die Anheftung mit dem Alter und der Pflanzengröße. Beide Parameter waren jedoch nur bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* signifikant negativ miteinander korreliert (Abb. 73).

Im Jugendstadium lag die Anheftung bei *C. oerstediana* nie über 10%. Die größten Pflanzen dieser Art hatten eine Anheftung von nahezu Null, z.B. eine Primärwurzel bei 20.000 Internodien (Abb. 73).

Der Wurzelabstand einer Pflanze gibt die über alle Internodien gemittelte Entfernung des Internodiums zur nächsten Wurzel an. Dabei gilt der kürzeste Abstand, d.h. es spielt keine Rolle, ob sich die Wurzel im absteigenden oder aufsteigenden Teil des Sprosses befindet. Pflanzen, die nur die Primärwurzel ausbilden, haben den maximal erreichbaren Wurzelabstand.

Während die Höhe über dem Meer nicht mit dem Wurzelabstand korrelierte, zeigten die mit der Anheftung korrelierten Parameter ähnliche Signifikanzniveaus für den Wurzelabstand. Dies galt insbesondere für die Korrelation zum Astdurchmesser (Abb. 74), aber auch zur Aststeigung und zum Alter der Pflanzen.



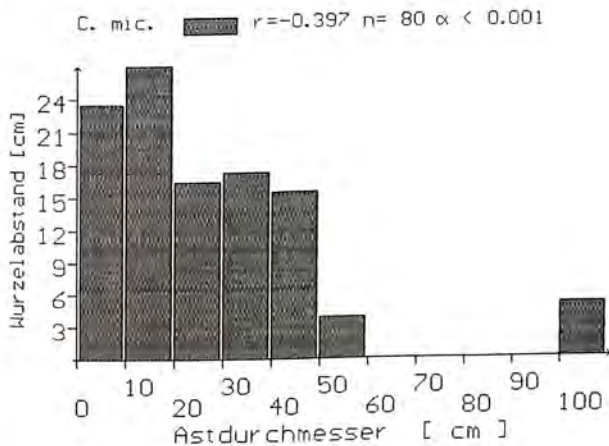


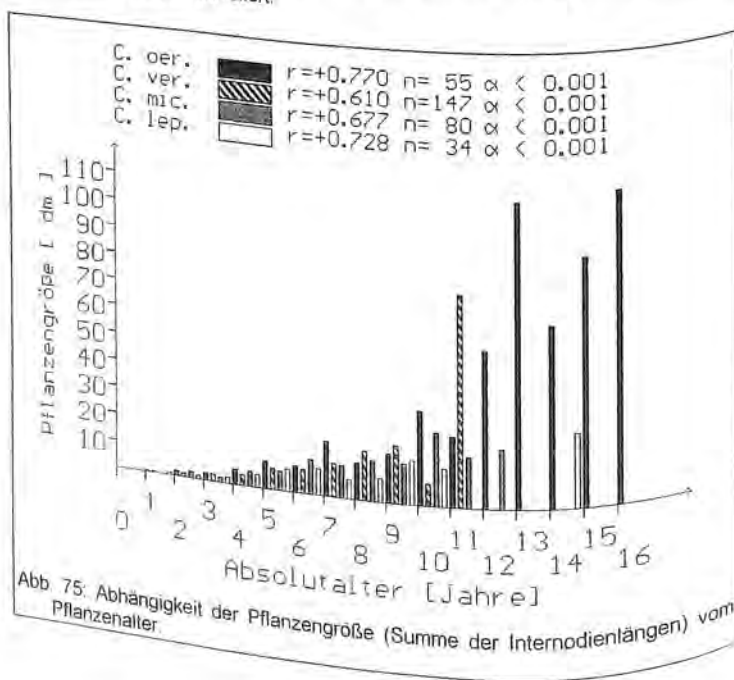
Abb. 74: Abhängigkeit des Wurzelabstandes vom Astdurchmessers bei *Columnnea microphylla*.

3.5.2. Größe der Epiphyten

Die Summe der Längen aller Internodien wird im folgenden als Maß für die Größe der Pflanzen verwendet. Sie war bei jeder *Columnnea* positiv mit dem Alter des Individuums korreliert (Abb. 75). Für *C. oerstediana* und *C. microphylla* lag die maximale Größe zwischen 13 und 16 bzw. bei 10 Jahren. Für *C. verecunda* und *C. lepidocaula* konnte aufgrund der geringen Anzahl an alten Pflanzen darüber keine Aussage getroffen werden.

Eine positive Korrelation der Pflanzengröße war weiterhin bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* mit der Höhe über dem Erdboden festzustellen.

Bei allen *Columnneen* war die Größe der Pflanze nicht signifikant mit den klimatischen Faktoren korreliert.



3.5.3. Apikalmeristeme der Sprosse

Die Summe der Apikalmeristeme war bei allen vier Columnneen direkt proportional zum Alter und der Größe der Pflanze und lieferte qualitativ vergleichbare Ergebnisse (s.o.).

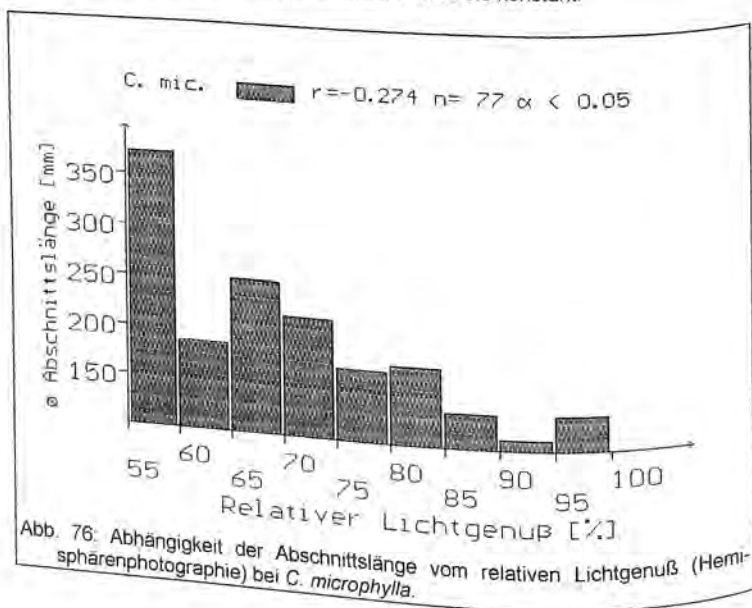
Der Habitus der untersuchten Columnneen stellte ein sympodiales Verzweigungssystem dar. Die sympodiale Natur der Verzweigung wurde äußerlich nur selten direkt sichtbar, z.B. wenn das Apikalmeristem durch äußere Einflüsse abstarb und ein ruhendes Seitenmeristem die Verlängerung des Sprosses übernahm. Die sympodiale Verzweigung zum Jahreszeitenwechsel wurde durch eine Verkürzung der Internodienlänge sichtbar. Dieser Effekt konnte zur Altersbestimmung der Pflanzen und ihrer Internodien benutzt werden (Kap. 3.3.5., Seite 82). Die durchschnittliche Lebensdauer der Apikalmeristeme einer Pflanze bezeichnet im folgenden die Zeitspanne zwischen dem Austrieb des Meristems als Seitenzweig und der konsekutiven Internodienfolge bis zum Endzustand des Apikalmeristems. Der Endzustand kann dabei einige Jahre in der Vergangenheit liegen, wenn das Apikalmeristem bereits abgestorben war.

Die addierten Längen aller Internodien, die aus einem Apikalmeristem entstanden sind, wird im folgenden als Abschnittslänge bezeichnet. Bei der Berechnung wurden nur vollständige Abschnitte einbezogen. Der Verzweigungsgrad einer Pflanze wurde als prozentuales Verhältnis der Gesamtsumme aller potentiellen Verzweigungspunkte zur Summe der tatsächlichen Verzweigungspunkte ermittelt. Der Ursprung eines jeden Seitenzweiges gilt als tatsächlicher Verzweigungspunkt. So hat eine Pflanze mit drei Apikalmeristemen, die jeweils ohne Unterbrechung vier Jahre lang gewachsen sind, einen Verzweigungsgrad von $3 \times 100\% / 12 = 25\%$ (Summe der Apikalmeristeme $\times 100\% /$ Summe der potentiellen Verzweigungspunkte (3 Apikalmeristeme $\times 4$ Jahre = 12)). Voraussetzung für diese Synchronisierung ist ein einjähriger Wachstumsschub, der bei Feldbeobachtungen der vier Arten festgestellt worden war (Kap.3.3.5.). Ein zweiter Austrieb im Jahr konnte durch Insektenbefall oder Verletzungen hervorgerufen werden, machte jedoch weniger als ein Prozent der seitlichen Verzweigungen aus.

Nach sehr kurzer Zeit abgestorbene Seitentriebe wurden nicht in die Berechnungen einbezogen.

3.5.3.1. Abschnittslänge

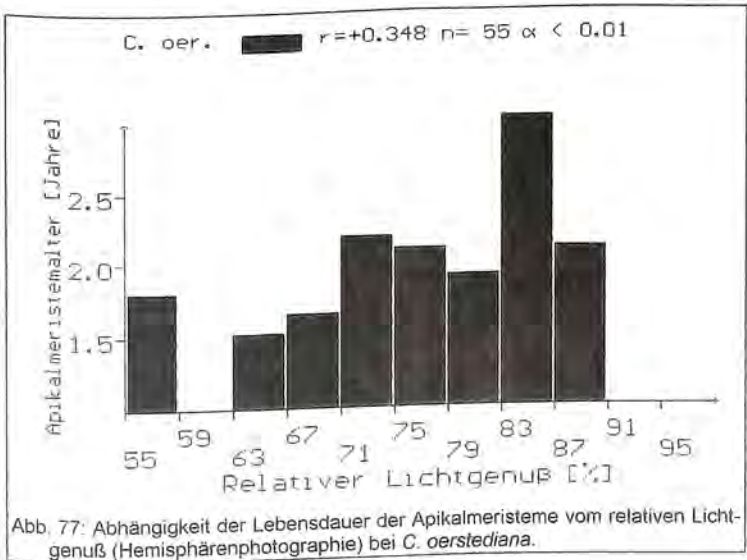
Die Abschnittslänge war von fast allen geometrischen und klimatischen Faktoren unabhängig, wurde jedoch bei *C. microphylla* und *C. lepidocaula* mit zunehmendem Abstand zum Stamm größer, bei *C. oerstediana* kleiner. Die Ergebnisse der Hemisphärenphotographie zeigten, daß *C. microphylla* an dunkleren Wuchsorten längere Sproßabschnitte bildete (Abb. 76). Die durchschnittliche Abschnittslänge wuchs bei *C. microphylla* und *C. lepidocaula* mit der Größe der Pflanze, bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* blieb sie konstant.

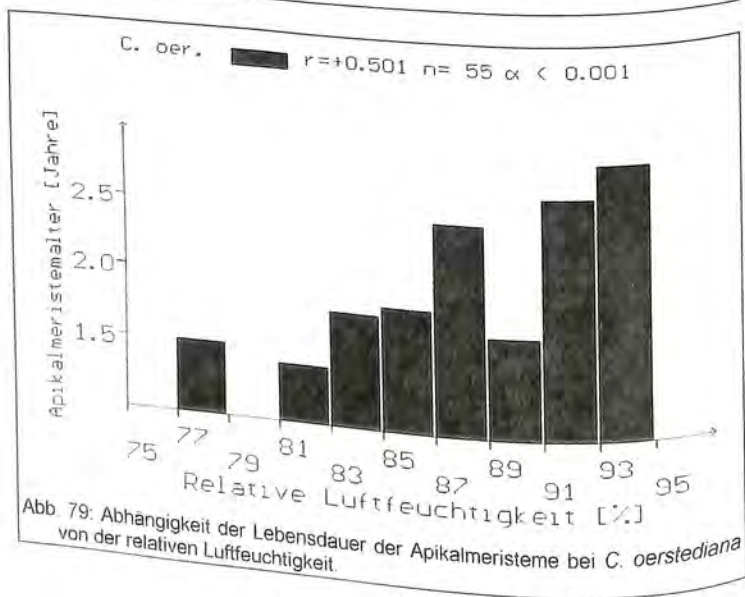
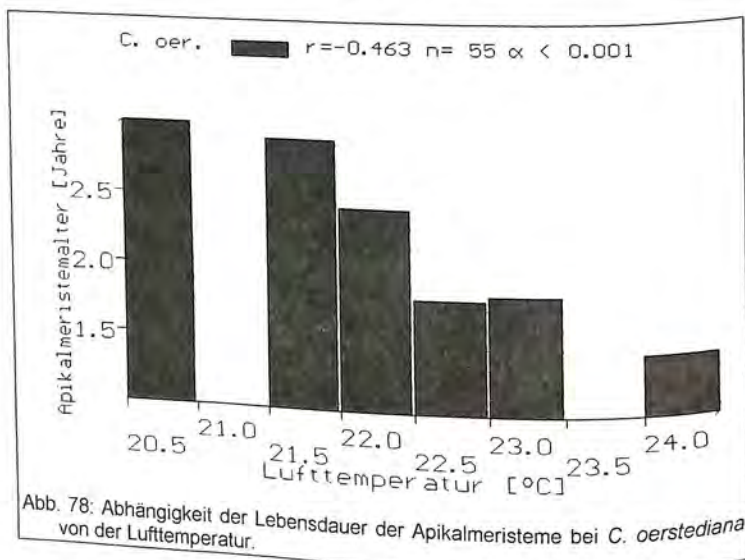


3.5.3.2. Lebensdauer der Apikalmeristeme

Für alle Gesneriaceen war von den geometrischen Faktoren nur die Steigung der Äste (waagrecht = 0° , senkrecht = 90°) von Bedeutung für die Lebensdauer der Apikalmeristeme. An steilen Ästen hatten die Apikalmeristeme von *C. oerstediana* eine höhere und die von *C. verecunda* eine niedrigere Lebensdauer. Die Korrelation mit den Hemisphärenphotographien zeigte, daß die Apikalmeristeme an dunkleren Standorten bei *C. oerstediana* älter wurden als an hellen (Abb. 77), obwohl der relative Lichtgenuß (Sensormessungen) keine Beziehungen zum Abschnittsalter aufwies. Diese Beziehung galt ausschließlich bei *C. oerstediana*. Die Apikalmeristeme von *C. oerstediana* an Wuchsorten, welche sich an Ereignistagen durch besonders hohe Lufttemperaturen und geringe relative Luftfeuchtigkeit auszeichneten, waren deutlich kurzlebiger (Abb. 78, 79). Für die anderen drei Columnneen war diese Beziehung nicht nachweisbar.

Die Lebenserwartung der Apikalmeristeme war vom Alter aller Columnneen unabhängig.

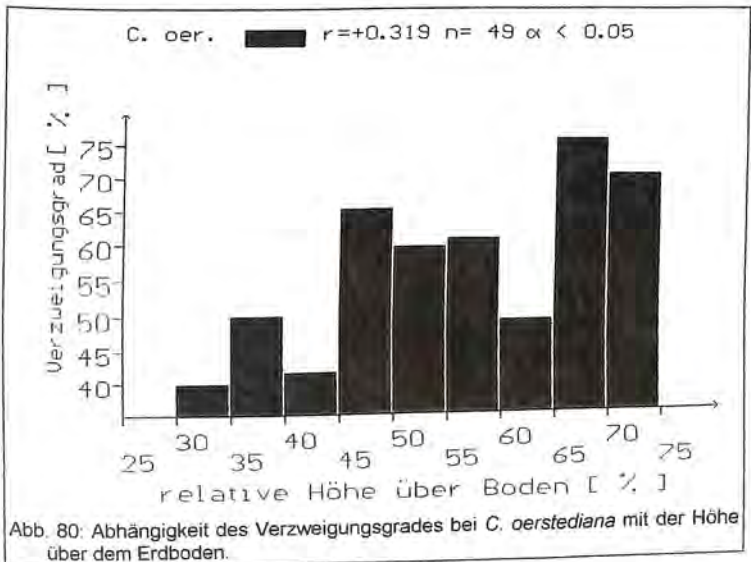




3.5.3.3. Verzweigungsgrad

Die durchschnittliche Lebensdauer der Apikalmeristeme und der Verzweigungsgrad der Columnneen waren mit $\alpha < 0,001$ signifikant negativ miteinander korreliert.

Die meisten geometrischen Aspekte des Phorophyten zeigten keine Korrelation zum Verzweigungsgrad. Nur bei *C. oerstediana* war dieser mit der Höhe über dem Erdboden korreliert (Abb. 80). Außerdem war der Verzweigungsgrad vom Alter und der Größe der Epiphyten unabhängig.



Bei den mikroklimatischen Beziehungen zeigte sich für die weit in den Luftraum hineinragende *C. oerstediana* eine deutliche Abhängigkeit. Der Verzweigungsgrad nahm mit steigender Temperatur zu (Abb. 81). Mit steigender relativer Luftfeuchtigkeit bzw. geringerem Sättigungsdefizit des Wuchsortes nahm der Verzweigungsgrad ab (Abb. 82). Dies galt im wesentlichen für die Ereignistage.

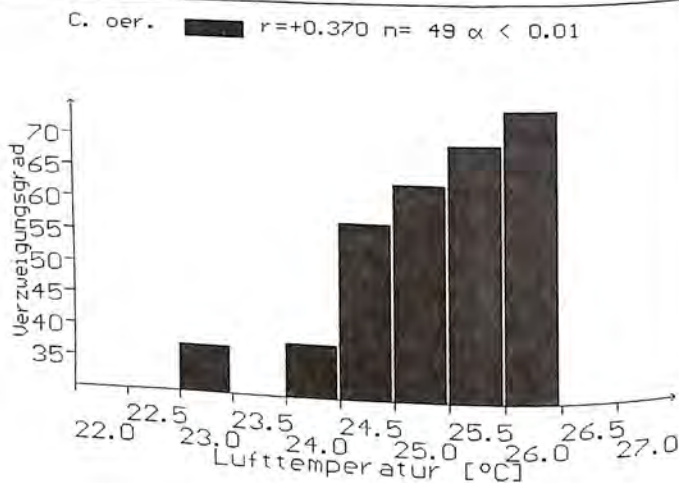


Abb. 81: Abhängigkeit des Verzweigungsgrades bei *C. oerstediana* von der Lufttemperatur.

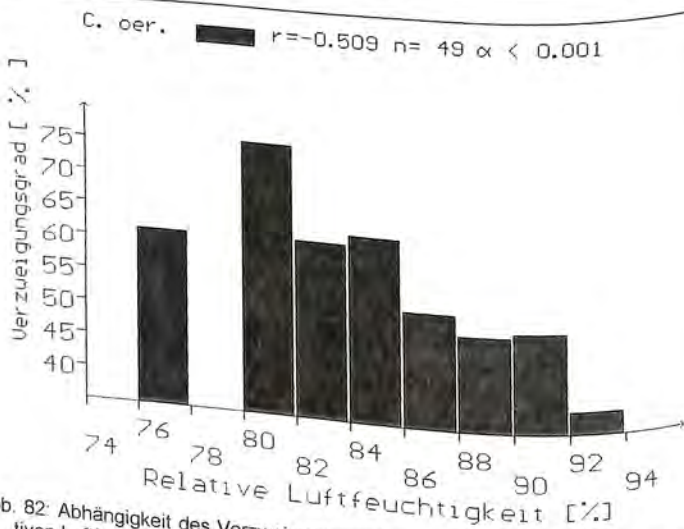


Abb. 82: Abhängigkeit des Verzweigungsgrades bei *C. oerstediana* von der relativen Luftfeuchtigkeit.

Eine Abhängigkeit des Verzweigungsgrades bei *C. microphylla* vom Mikroklima war nicht feststellbar, während tendenziell (statistisch nicht signifikant) bei *C. verecunda* und *C. lepidocaula* der Verzweigungsgrad an trockeneren Wuchsorten zunahm.

Die Daten des relativen Lichtgenusses von Mitte November 1991 bis Mitte Januar 1992 waren positiv mit dem Verzweigungsgrad von *C. oerstediana* korreliert.

3.5.3.4. Vollständigkeit der Apikalmeristeme


Die Vollständigkeit der Apikalmeristeme gibt an, wieviel Prozent der potentiell bei einer Pflanze vorhandenen Apikalmeristeme bereits abgebrochen sind. Voraussetzung für die Aussagekraft dieses Parameters ist, daß nur wenige Jahre alte Partien einer Pflanze abgeworfen werden. Einen Hinweis darauf gab die Tatsache, daß die Bruchstellen abgebrochener Seitenzweige in ihrem Durchmesser stets nur ein bis zwei Jahre alte Sproßteile repräsentierten.

Die Vollständigkeit der Apikalmeristeme war in erster Linie mit pflanzenspezifischen Merkmalen korreliert. Bei allen Columneen, mit Ausnahme von *C. lepidocaula*, nahm die Vollständigkeit der Apikalmeristeme mit wachsendem Alter und der Größe der Pflanzen ab ($\alpha < 0,001$)

Die geometrischen Eigenschaften der Phorophyten spielten nur eine untergeordnete Rolle. Die mikroklimatischen Parameter waren v.a. für *C. oerstediana* hinsichtlich des Trockenheitsgrades eines Wuchsortes bedeutsam. Die Vollständigkeit von *C. oerstediana* war an wärmeren und trockeneren Wuchsorten geringer als an feuchteren und kühleren (Abb. 83).

Außerdem zeigt sich bei *C. oerstediana*, daß hohe Windgeschwindigkeiten die Vollständigkeit der Pflanzen herabsetzen können (Abb. 84). Hierbei sind v.a. Spitzenwindgeschwindigkeiten von Bedeutung, während die erheblich geringeren, durchschnittlichen Windgeschwindigkeiten keinen Einfluß hatten.



C. oer.  $r = -0.577$ $n = 55$ $\alpha < 0.001$

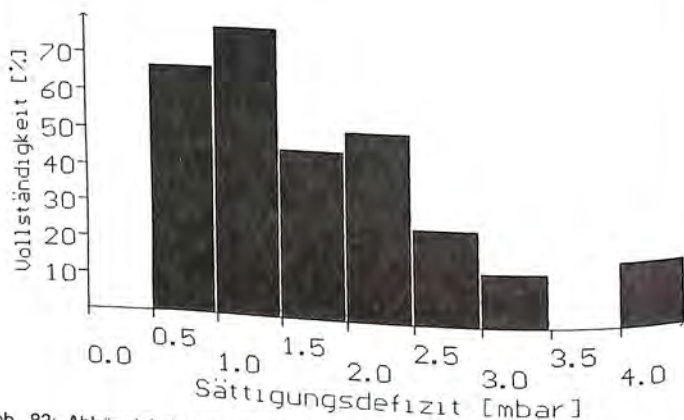



Abb. 83: Abhängigkeit der Vollständigkeit bei *C. oerstediana* vom Sättigungsdefizit.

C. oer.  $r = -0.581$ $n = 55$ $\alpha < 0.001$

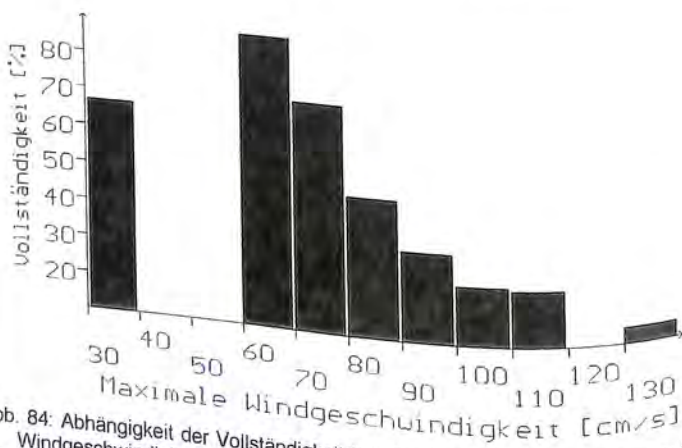
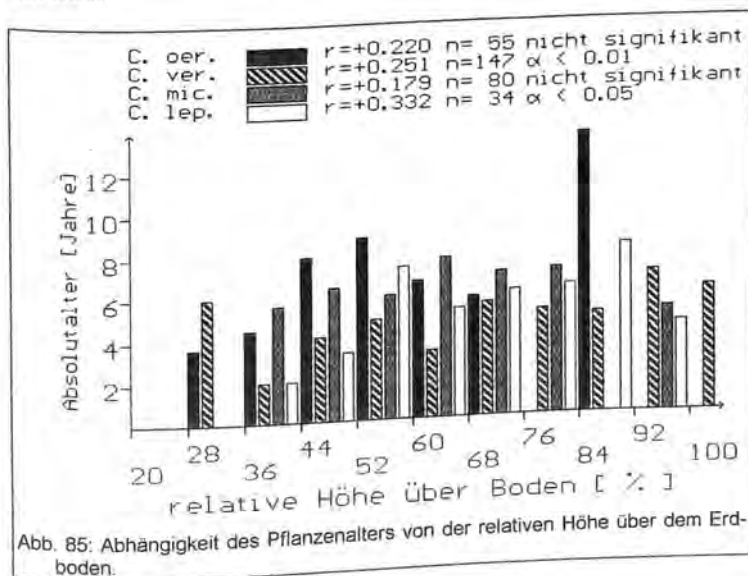


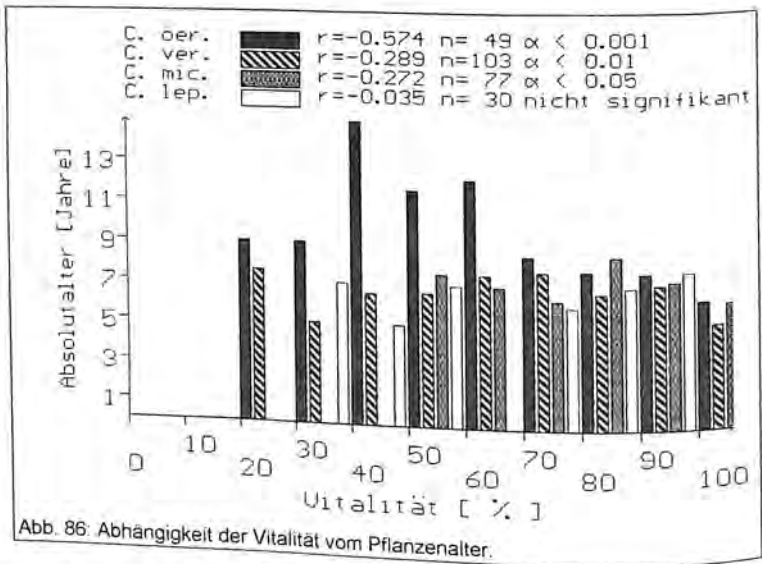
Abb. 84: Abhängigkeit der Vollständigkeit bei *C. oerstediana* von der maximalen Windgeschwindigkeit. (01.03.1992).

3.5.4. Pflanzenalter und Vitalität

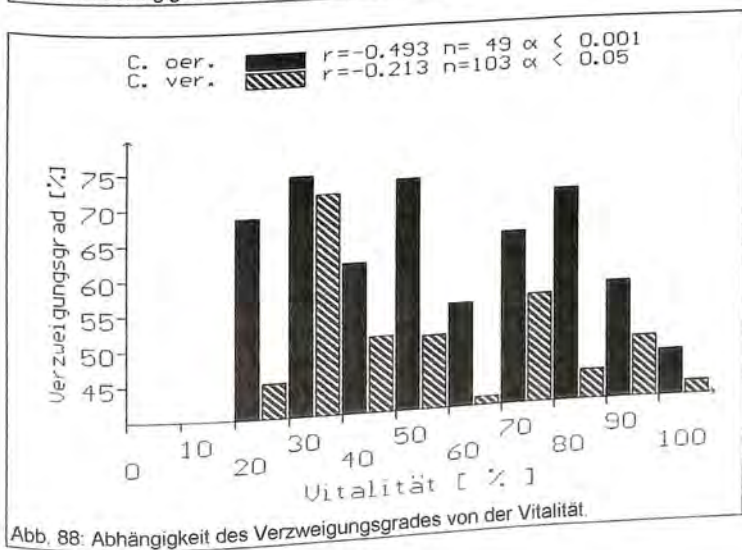
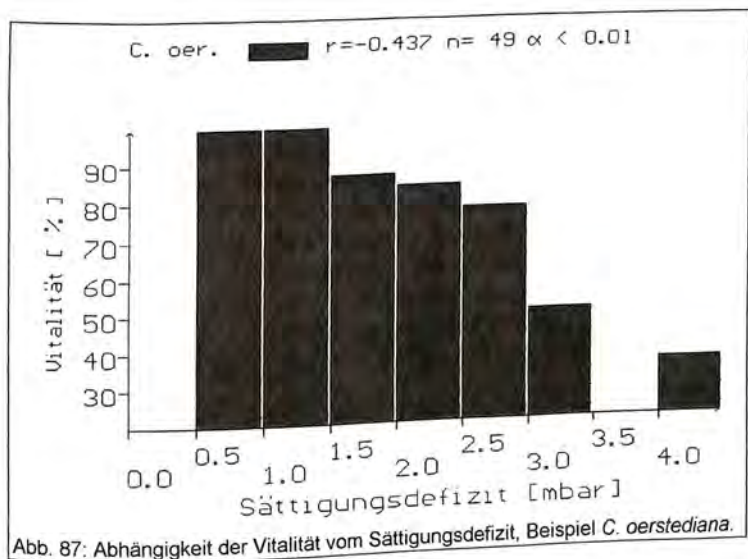
Die Lebenserwartung der gesamten Pflanze stieg bei *C. verecunda* und *C. lepidocaula* signifikant mit der Höhe im Baum (Abb. 85). Darüber hinaus war die Lebenserwartung nicht mit geometrischen Aspekten des Phorophyten in Beziehung zu setzen. Ebenso zeigten die verschiedenen klimatischen Aspekte keine Korrelation zur Lebenserwartung der Pflanze. Dies galt in noch stärkerem Maße für das Alter des Primärsprosses, das weder mit dem Alter oder der Größe der Pflanze noch mit geometrischen oder klimatischen Eigenschaften des Wuchsortes korrelierte.



Die Vitalität einer Pflanze wurde als prozentuales Verhältnis aller Internodien zu den bereits abgestorbenen Internodien angegeben. Außer bei *C. lepidocaula* sank in allen Fällen die Vitalität signifikant mit dem Alter (Abb. 86).



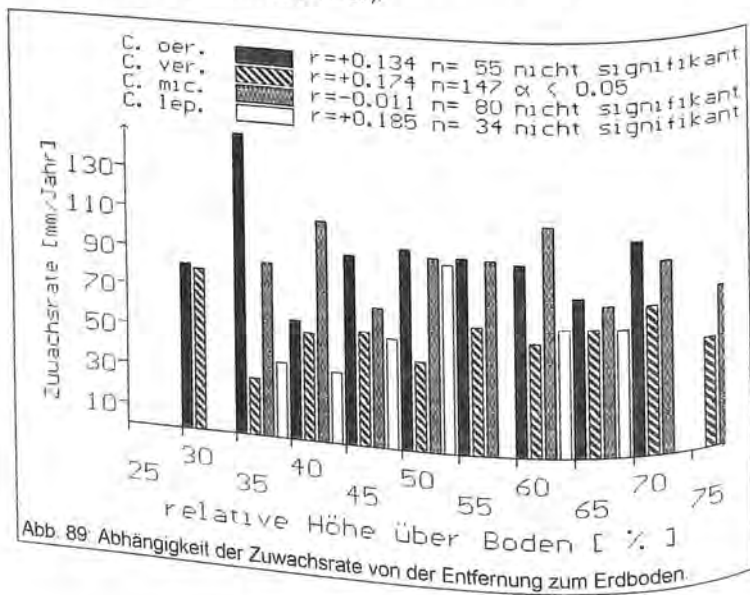
Die Vitalität war nicht mit den geometrischen Verhältnisse der Wuchsorte korreliert. Sehr wichtig für die allgemeine Vitalität war die Lufttemperatur, die relative Luftfeuchtigkeit bzw. das Sättigungsdefizit an extremen Tagen. An Wuchsorten mit größerem Wasserstreß war die Vitalität der Pflanzen geringer als an feuchteren Wuchsorten (Abb. 87). Im Gegensatz zum relativen Lichtgenuß, der keinerlei Beziehungen zur Vitalität der Pflanze zeigte, konnte teilweise eine negative Korrelation mit der maximalen Windgeschwindigkeit registriert werden. Die Vitalität bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* nahm mit zunehmendem Verzweigungsgrad ab (Abb. 88).



3.5.5. Wuchsgeschwindigkeit und Internodien

Die Wuchsgeschwindigkeit kann auf verschiedene Weise angegeben werden. Auf die jährliche Abschnittslänge wurde bereits in Kapitel 3.5.3.2. hingewiesen. Weitere Möglichkeiten, die Wuchsgeschwindigkeit einer gesamten Pflanze anzugeben, bieten der Durchschnitt der Jahresmittelwerte der Internodienlängen sowie die effektive Zuwachsrate einer Pflanze in Millimetern. Der effektive Zuwachs gibt dabei die gemittelten Jahreszuwächse geteilt durch die Anzahl der pro Jahr vorhandenen Apikalmeristeme wieder, ist also mathematisch nicht von der Größe der Pflanze abhängig.

Die Zuwachsrate war bei keiner Columnee, mit Ausnahme von *C. verecunda*, signifikant mit der Höhe über dem Erdboden korreliert. Bei *C. verecunda* zeigte sich eine leichte Tendenz zu schnellerem Wachstum an höheren Wuchsorten (Abb. 89). Obwohl die Zuwachsrate unabhängig von der Pflanzengröße ermittelt worden war, nahm sie bei allen Columneen signifikant mit der Pflanzengröße und dem Alter zu (Abb. 90).



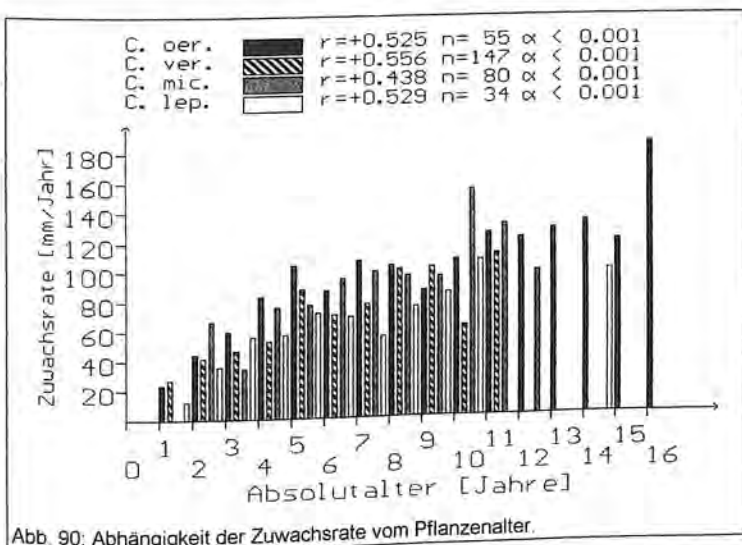
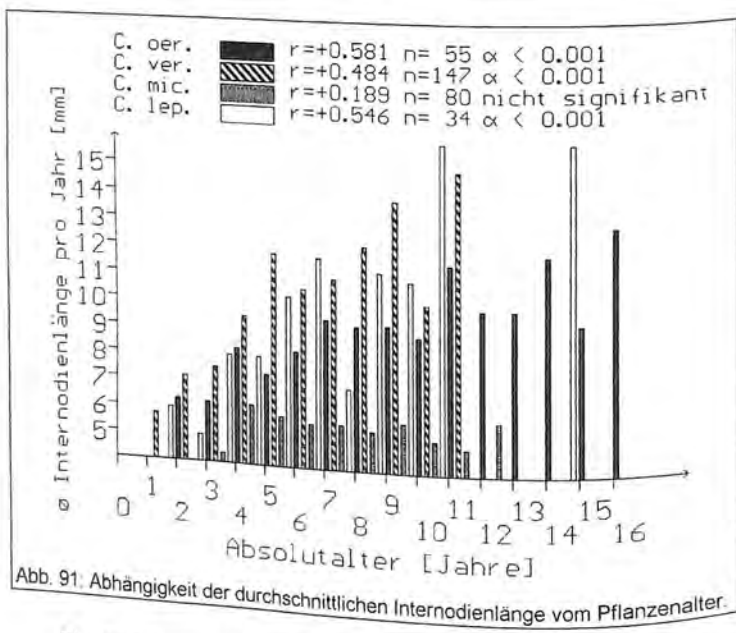


Abb. 90: Abhängigkeit der Zuwachsrates vom Pflanzenalter.

Für Feuchtigkeit, Temperatur und Höhe über dem Erdboden wurden keine Korrelationen mit der Wachstumsgeschwindigkeit festgestellt. Die Wachstumsrate sank bei *C. verecunda* jedoch mit der Entfernung zum Kronendach. Der relative Lichtgenuß wirkte sich nicht generell aus, obwohl bei *C. oerstediana* an manchen Tagen eine positive Korrelation des Lichtgenusses mit der Zuwachsrates festzustellen war.

Mit Ausnahme von *C. microphylla*, bei der die Internodienlänge das ganze Leben über konstant blieb, nahm die Internodienlänge bei den anderen drei Arten signifikant mit dem Alter zu (Abb. 91). Die geometrischen Faktoren waren bei *C. verecunda*, *C. oerstediana* und *C. lepidocaula* nicht mit der Internodienlänge korreliert. Bei *C. microphylla* war eine Zunahme der Internodienlänge mit dem Astdurchmesser und im Bereich von 950 m bis 1150 m üNN mit der Höhe über dem Meeresspiegel festzustellen. Die klimatischen Faktoren deuteten nur bei *C. microphylla* auf eine Internodienverlängerung an kühleren, feuchteren Wuchsorten hin.



Die Häufigkeitsverteilung der Internodienlängen innerhalb der einzelnen Arten wies große Unterschiede auf (Abb. 92).

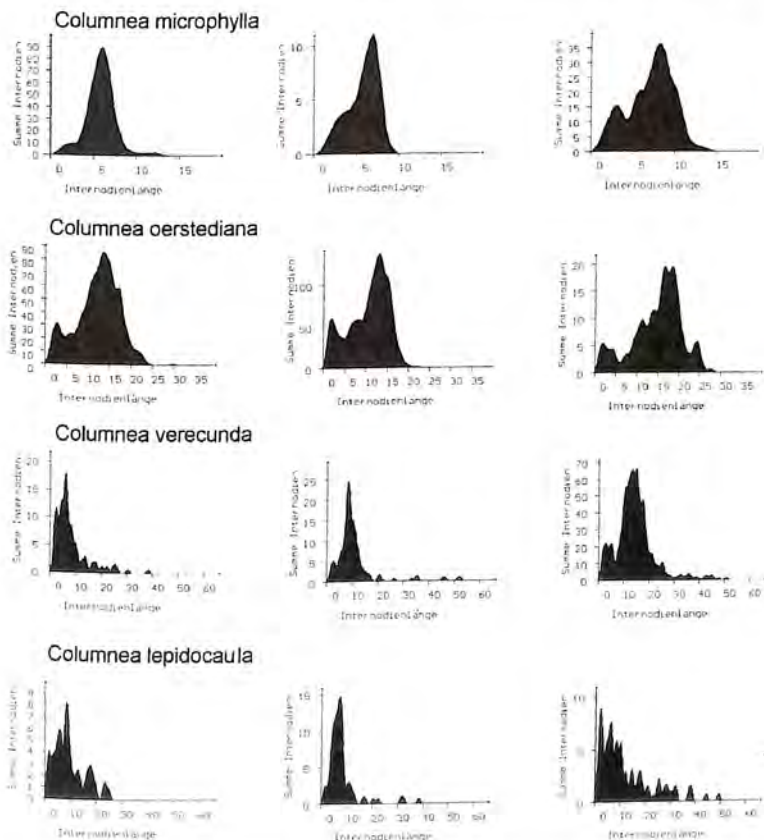
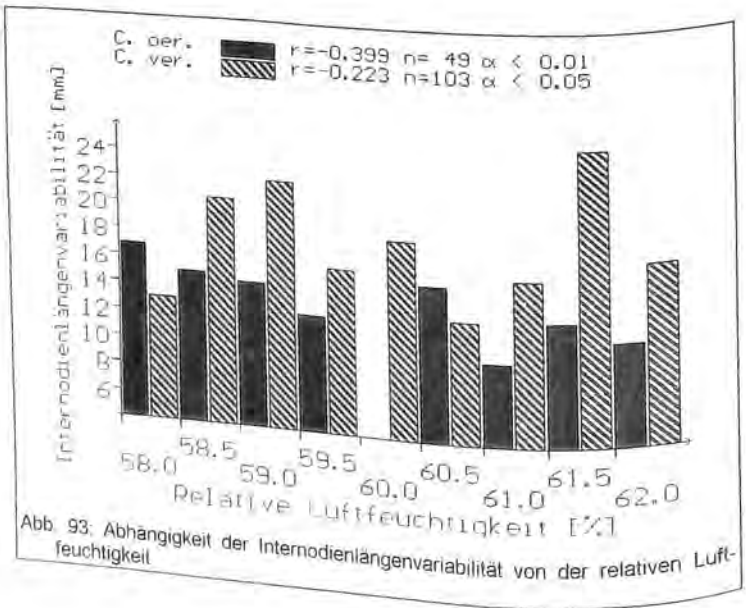


Abb. 92: Beispiele für Häufigkeitsverteilungsmuster der Internodienlängen bei jeweils drei Individuen der vier untersuchten *Columnnea*-Arten. Die Längendifferenz, in der 90% aller Internodien zu finden sind, wird als Längenvariabilität bezeichnet.

Die Häufigkeitsverteilung der einzelnen Internodienlängen (Abb. 92) entsprach bei *C. microphylla* nahezu einer Normalverteilung. Die maximalen und minimalen Abweichungen von der durchschnittlichen Internodienlänge waren vergleichsweise gering. Die Häufigkeitsverteilung von *C. oerstediana* wies große Ähnlichkeiten zu der von *C. microphylla* auf, jedoch zeigten sich zusätzlich lokale Maxima. Bei *C. lepidocaula* und *C. verecunda*, mit ihren durchschnittlich viel längeren Internodien, wiesen zudem extreme Abweichungen von der mittleren Internodienlänge auf.

Die Breite des 90% - Quantils, also die Differenz zwischen der oberen und der unteren Schranke der Internodienlänge, in der 90% aller Internodien zu finden waren, wird hier als Internodienvariabilität bezeichnet (Abb. 92). Diese Variabilität war sowohl von der Höhe im Baum, als auch von der Entfernung zum Kronendach, der Aststeigung und dem relativen Lichtgenuß unabhängig. Im Gegensatz dazu zeigte sich tendenziell eine Steigerung der Variabilität mit steigender Temperatur und sinkender relativer Luftfeuchtigkeit, insbesondere bei *C. oerstediana* (Abb. 93).



Bei *C. verecunda* stieg die Variabilität außerdem mit der Entfernung zum Stamm und zunehmendem Astdurchmesser. Bei *C. microphylla* sank die Variabilität mit der Entfernung zum Stamm und stieg mit dem Astdurchmesser, während mit diesen Aspekten *C. oerstediana* und *C. lepidocaula* keine Korrelation zeigten. Bei den beiden holzigen Arten *C. verecunda* und *C. lepidocaula* stieg die Variabilität signifikant mit der Pflanzengröße, wobei darauf hinzuweisen ist, daß die Variabilität bei mittelgroßen Pflanzen am größten war (Abb. 94), so daß die lineare Korrelation insbesondere für Pflanzen mit Größen unter 15 dm galt. Pflanzentalter und Internodienvariabilität waren nicht miteinander korreliert.

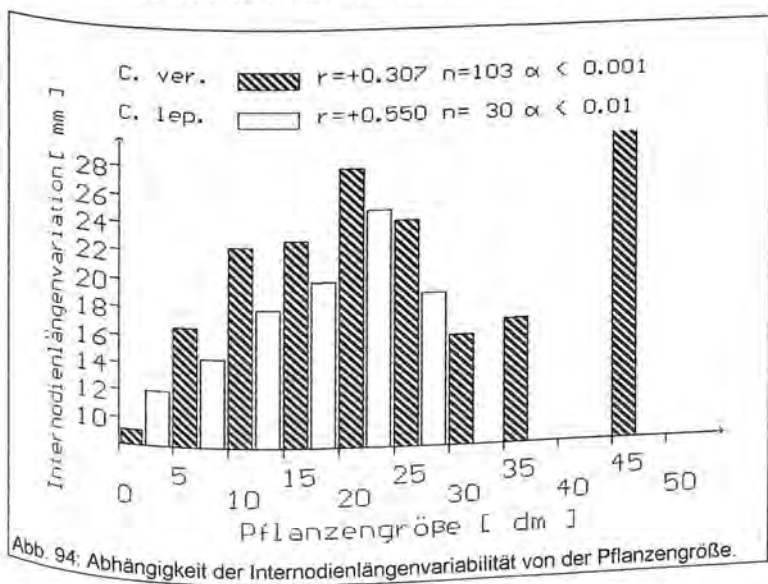
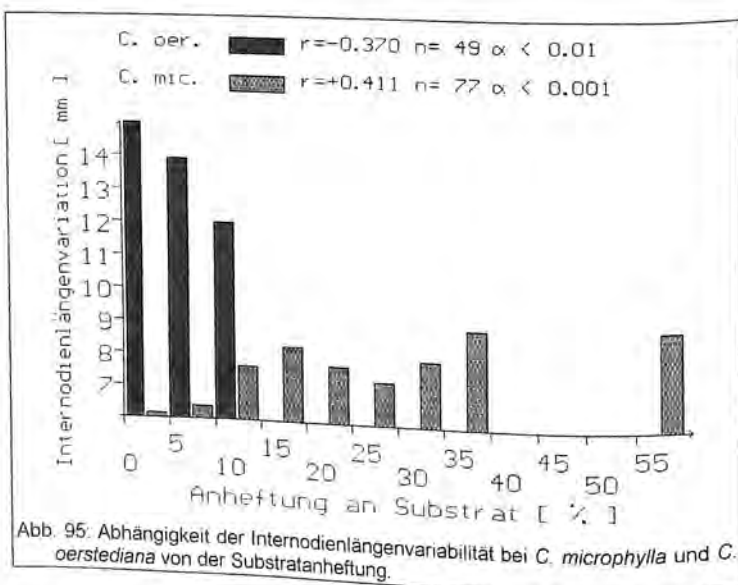
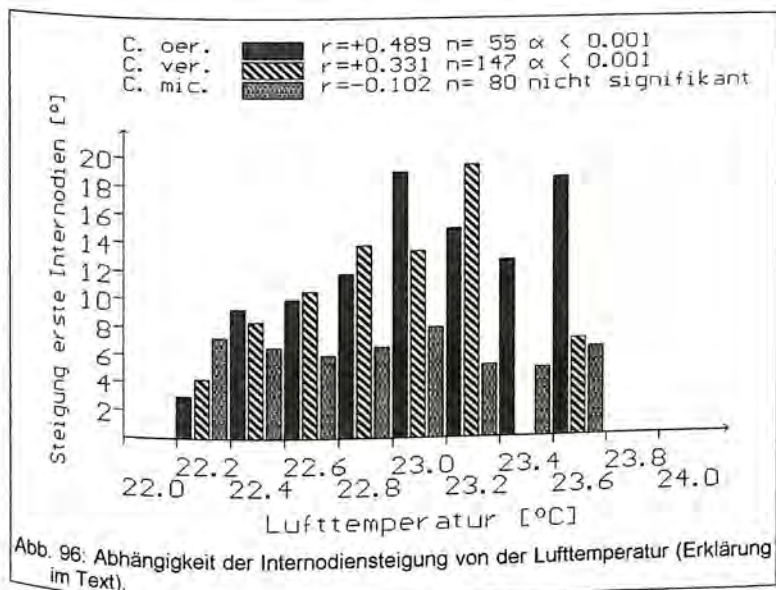


Abb. 94: Abhängigkeit der Internodienlängenvariabilität von der Pflanzengröße.

Die Variabilität war bei *C. microphylla* signifikant positiv mit der Höhe über dem Meer korreliert. Bei dieser Art und bei *C. oerstediana* war außerdem die Substratanheftung mit der Internodienvariabilität korreliert. Auf der einen Seite nahm die Variabilität bei *C. microphylla* mit der Anheftung zu, auf der anderen Seite bei *C. oerstediana* mit der Anheftung ab (Abb. 95).



Die Internodiensteigung ist ebenfalls ein Maß für die Wuchsgeschwindigkeit. Sie gibt im Durchschnitt über die ersten vier Internodien der jeweiligen Sproßabschnitte einer Pflanze an, wie schnell sich die von einem neu austreibenden Meristem abgegliederte Internodien strecken. Eine Verdoppelung der Internodienlänge (z.B. von 1 mm Länge auf 2 mm, dann 4 mm und dann 8 mm) entspricht einer Internodiensteigung von 45°. Diese Steigung zeigte bei keinem geometrischen Parameter der Phorophyten eine signifikante Abhängigkeit. Die klimatischen Faktoren zeigten eine Zunahme der Internodiensteigung mit größerer Trockenheit des Wuchsortes bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* (Temperatur, Sättigungsdefizit oder relative Luftfeuchtigkeit, Abb 96). Während bei *C. microphylla* diese Abhängigkeit nicht festzustellen war, zeigte sich diese bei *C. oerstediana* und *C. verecunda* nicht nur an den Ereignistagen, sondern auch an Gradienten.



3.5.6. Blätter

Weil die Anzahl der Blätter signifikant mit dem Alter der Pflanzen zunahm, wurde ausschließlich die Blattdichte mit den klimatischen und geometrischen Faktoren in Beziehung gesetzt. Dabei wurde die Anzahl der Blätter eines Individuums auf 100 lebende Internodien bezogen.

Die geometrischen Eigenschaften des Phorophyten zeigten keine Korrelationen mit der Blattdichte der Columneen.

Sowohl die monatlichen Durchschnittswerte des relativen Lichtgenusses als auch die Einzeltage in der Untersuchungszeitspanne (Ausnahme Juli bis September 1991) korrelierten bei *C. microphylla* und *C. verecunda* signifikant negativ mit der Blattdichte. Für den Jahresdurchschnitt ergaben sich ebenso signifikante Korrelationen (Abb. 97). Für *C. oerstediana* hatte der relative Lichtgenuß keine Bedeutung. Bei allen Columneen nahm die Blattdichte signifikant mit steigender Temperatur und sinkender Feuchtigkeit ab. Diese Abhängigkeit zeigte sich an Ereignistagen bei allen Columneen (Abb. 98), während darüber hinaus bei *C. oerstediana* diese Beziehung auch an Tagen mit weniger starken Klimagradienten im Phorophyten festzustellen war.

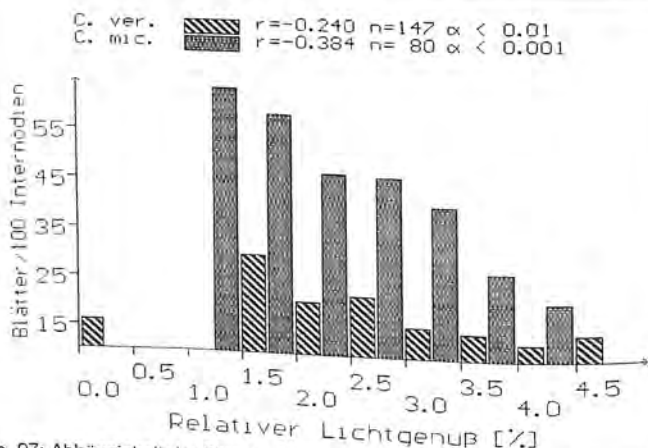


Abb. 97: Abhängigkeit der Blattdichte vom relativen Lichtgenuß bei *C. microphylla* und *C. verucunda* (Jahresmittelwerte der Sensormessungen 1991/92).

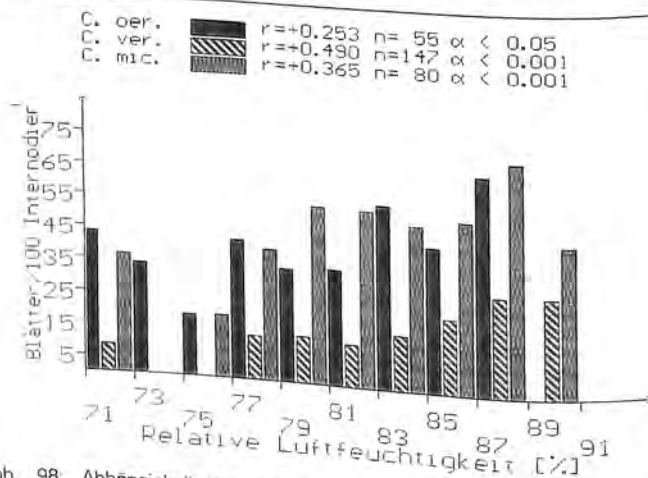


Abb. 98: Abhängigkeit der Blattdichte von der relativen Luftfeuchtigkeit (28.05.1992)

Die durchschnittliche Lebenserwartung eines Blattes, kurz Blattalter genannt, variierte zwischen den vier Arten sehr stark. Bei *C. verecunda* fiel der Großteil der Blätter schon nach einem Jahr ab, während das Blattalter mancher Individuen von *C. microphylla* über 4 Jahre erreichen konnte (Durchschnittlich 1,5 bis 3 Jahre). Die Blätter von *C. oerstediana* wurden zwei, die von *C. lepidocaula* 1,5 bis 2 Jahre alt.

Das Blattalter korrelierte bei *C. verecunda* und *C. lepidocaula* positiv mit der Höhe über dem Erdboden, negativ mit der Entfernung zum Kronendach. Darüber hinaus war das Blattalter mit den geometrischen Aspekten des Phorophyten nicht korreliert.

An trockenen Wuchsorten wurden die Blätter durchschnittlich älter als an feuchten (Abb. 99). Außerdem hatten Pflanzen von *C. microphylla* und *C. verecunda* in höheren Lagen über dem Meer ältere Blätter als Pflanzen im Tal. Bei allen Columnneen war das Blattalter positiv mit dem Pflanzenalter korreliert.

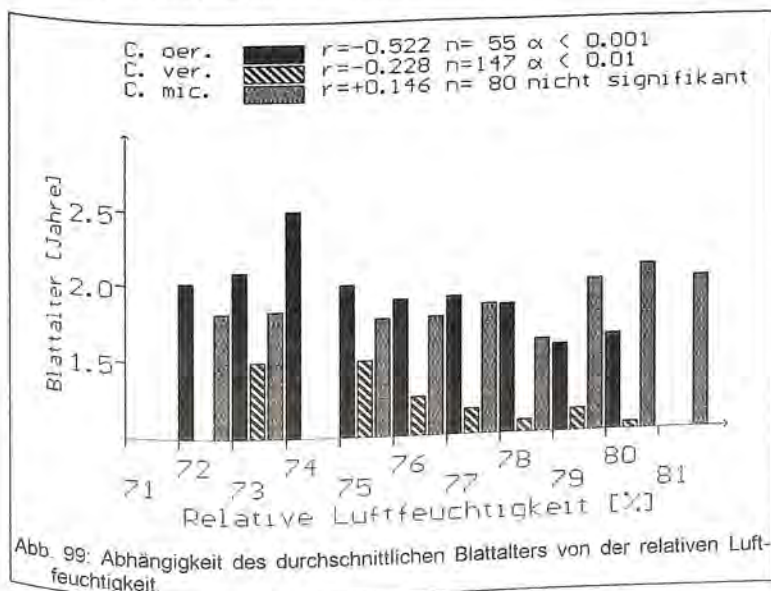


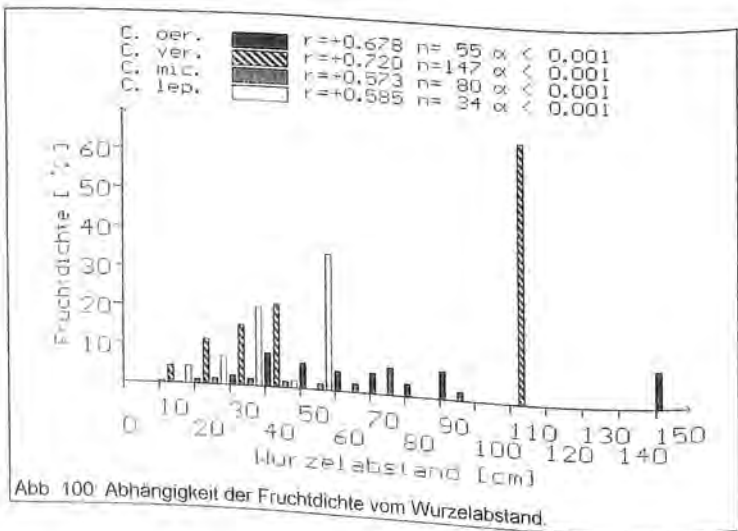
Abb. 99: Abhängigkeit des durchschnittlichen Blattalters von der relativen Luftfeuchtigkeit.

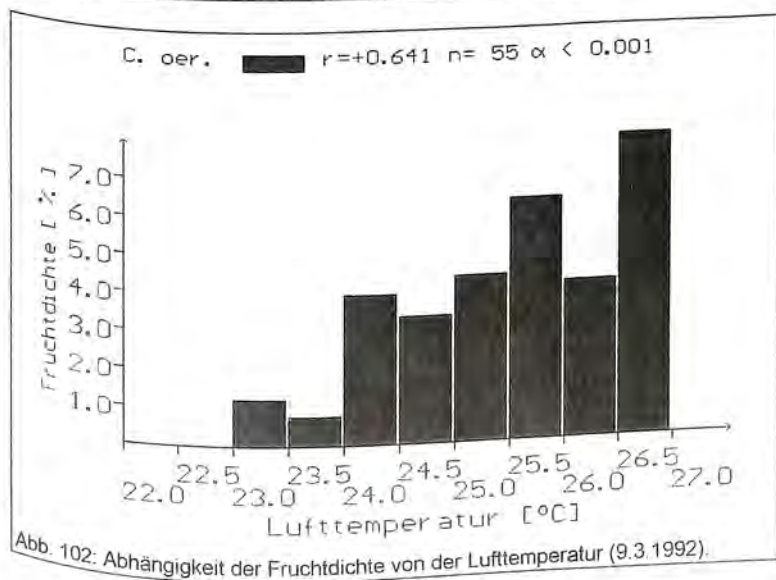
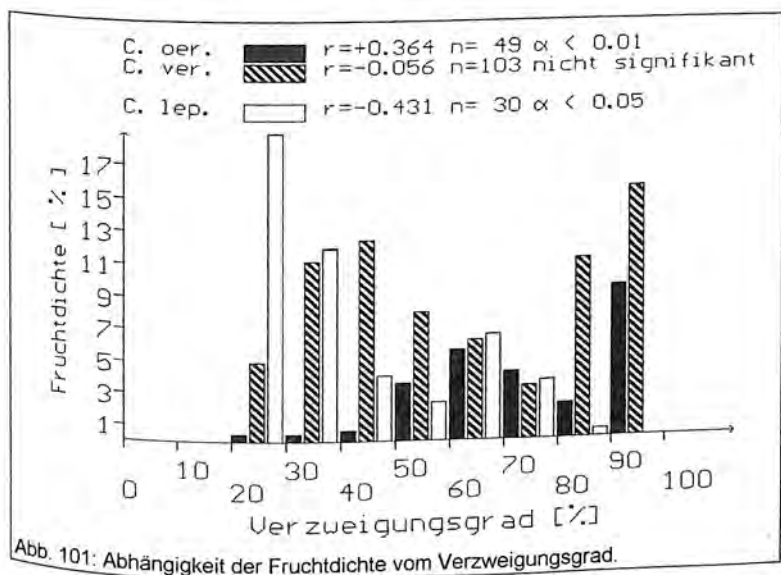
3.5.7. Früchte

Bei allen Columnneen nahm die Fruchtichte (Zahl der Früchte pro 100 Internodien) signifikant mit dem Alter und der Größe der Pflanzen zu. Mit Ausnahme von *C. lepidocaula* nahm außerdem die Fruchtichte signifikant mit dem Wurzelabstand zu. Dies bedeutet, daß diejenigen Sprosse, die besonders weit in den Luftraum hineinragten, eine höhere Fruchtichte aufwiesen, als diejenigen, die näher am Substrat blieben (Abb. 100).

Während bei *C. oerstediana* die Fruchtichte signifikant positiv mit dem Verzweigungsgrad korreliert war, war die Fruchtichte bei *C. lepidocaula* signifikant negativ mit dem Verzweigungsgrad korreliert (Abb. 101). Für *C. microphylla* und *C. verecunda* war keine signifikante Korrelation mit dem Verzweigungsgrad festzustellen.

Bei allen Monats- und Tageswerten von Januar bis Mai 1992 zeigte sich eine positive Korrelation der Fruchtichte mit sinkender Luftfeuchtigkeit bzw. steigender Lufttemperatur (Abb. 102). Die weiteren geometrischen Faktoren der Phorophyten waren nicht mit der Fruchtichte korreliert. Für die weiteren Korrelation oder Beziehungen zu Charakteristika der Pflanzen selbst gefunden werden.





4. Diskussion

4.1. Das Mikroklima des Phorophyten

Vom Erdboden bis zum Kronendach bildete sich ganzjährig ein Klimagradient aus. Seine Kontinuität wurde von den Hauptstäben des Phorophyten mit großer Humusaufgabe unterbrochen, um die sich wiederum ein eigener Gradient bildete. Neben den zwei räumlichen Aspekten existierte eine weitere, zeitliche Dimension, wobei jahres- und tageszeitliche Schwankungen unterschieden werden mußten. Dies galt mehr oder weniger für alle hier untersuchten mikroklimatischen Parameter. Das durchschnittliche Klima des Baumes mit relativ hohen Luftfeuchtigkeiten und niedrigen Temperaturen stuft diesen Wald eher als typischen Bergregenwald ein (WOLF 1993 a) und weniger als Tieflandsregenwald (DIETRICH et al. 1983).

Insbesondere die Lufttemperatur, die relative Luftfeuchtigkeit und die Beleuchtungsstärke waren jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, während der relative Lichtgenuß die geringsten jahreszeitlichen Unterschiede zeigte. Eine Erhöhung des relativen Lichtgenusses, welche durch den Laubabwurf im Dezember und Januar hervorgerufen wurde, hatte vermutlich für die Epiphytenflora keine direkten Auswirkungen, da die absolute Lichtmenge zu dieser Zeit infolge nebliger und trüber Tage nicht höher war, als in den restlichen Monaten des Jahres. Die Abschwächung des Lichtes bis in die Strauchschicht betrug im belaubten Zustand des Phorophyten 95 bis 98 Prozent und im unbelaubten 80 bis 90 Prozent. Diese Werte stimmen mit denen in der Literatur für andere Gebiete angegebenen Daten gut überein (DIRMHIRN 1961; GRUBB & WHITMORE 1967; JOHANSSON 1974; CHAZDON & FETCHER 1984 a, b; OBERBAUER et al. 1988; 1989; LÜCKING 1994). An bewölkten Tagen war der relative Lichtgenuß während der gesamten Lichtphase konstant, zeigte an unbewölkten Tagen jedoch enorme Schwankungen.

Das Licht innerhalb der Kronen konnte über geringe Distanzen stark variieren. Diese Kleinräumigkeit brachten die Sensormessungen nur teilweise zum Ausdruck, denn die Anordnung der Sensoren innerhalb des Phorophyten war so gewählt worden, daß ein generelles Bild des Baumes aufgezeigt werden konnte. Ein detaillierter Vergleich der Wuchsorte untereinander konnte mit Hilfe der Hemisphärenphotographien durchgeführt werden (ANDERSON 1964; PEARCY 1989; RICH 1989; SMITH et al. 1992). Die Bedeutung der Sensorlichtmessungen lag insbesondere darin, daß zeitlich sehr begrenzte Phänomene erkannt werden

konnten. Dazu gehörte die Erfassung der Maximalwerte innerhalb der Baumkrone mit einer Auflösung von 20 Sekunden (Abb. 50, Seite 63). Sie bringen zum Ausdruck, daß auch die schattigen Zonen der Kronen durch Lichtflecken kurzfristig den Absolutwert des Lichtes außerhalb des Bestandes erreichten.

Der zwischen Erdboden und Kronendach tropischer Wälder bestehende Temperaturgradient ist schon seit längerem bekannt und wurde bereits in anderen Wäldern gemessen (ALLEN et al. 1972; JOHANSSON 1974; WOLF 1993 a, b; Abb. 103). Im Untersuchungsgebiet betrug er im Jahresdurchschnitt 2°C und an einzelnen Tagen bis zu 6°C .

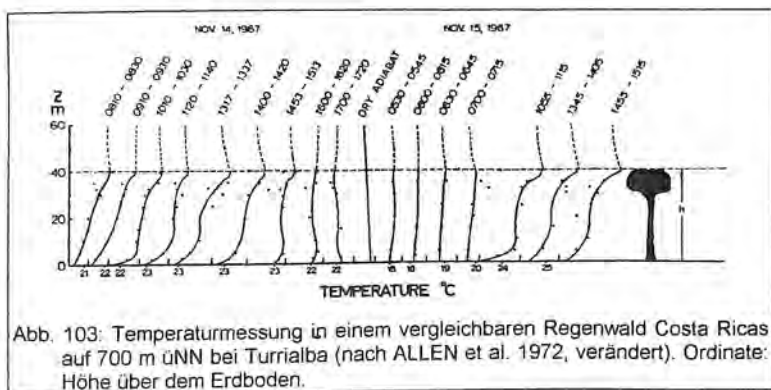


Abb. 103: Temperaturmessung in einem vergleichbaren Regenwald Costa Ricas auf 700 m üNN bei Turrialba (nach ALLEN et al. 1972, verändert). Ordinate: Höhe über dem Erdboden.

Im Gegensatz zur warmen Jahreszeit baute sich in der kühlen ein negativer Temperaturgradient zwischen Erdboden und Krone auf, wobei die Differenz bei 1°C bis 2°C lag.

Die Ergebnisse der zitierten Autoren, sowie die in der vorliegenden Arbeit dargestellten, verdeutlichen, daß die standardisierten, meteorologischen Messungen eines Ortes keinerlei Aussagen über das Klima in den Baumkronen zulassen. Das Klima in 1,5 m bzw. 2,0 m Höhe war erheblich ausgeglichener als das im oberen Kronenbereich. Außerdem waren die Klimaschwankungen innerhalb der Krone sowohl im Tagesverlauf als auch im Jahresdurchschnitt geringer als im Freiraum. Auf die erhebliche Ansammlung von Biomasse vaskulärer und nicht-vaskulärer Epiphyten in den Kronen tropischer Bäume, v.a. in der Nebelwaldregion, wurde bereits mehrfach hingewiesen (KLINGE 1966; PÓCS 1982; NADKARNI 1984, 1986). Es wurde geschätzt, daß die Rückhaltekapazität für Regen allein der epiphytischen Moose die des Laubes des Phorophyten über-

steigt (PÓCS 1982). Vermutlich waren die beobachteten Klimagradienten innerhalb der Krone auf diese Humus- und Epiphytenansammlung zurückzuführen. Um jeden Abschnitt eines Astes baute sich somit ein bestimmter Klimagradient auf, abhängig davon, welchen Durchmesser dieser Ast hatte, wie stark sich der Ast neigte, wieviel Humus sich ansammelte oder welche Epiphyten sich auf diesem Ast befanden (z.B. wasserspeichernde Tankbromelien). Eine besondere Bedeutung kommt hierbei den epiphytischen Moosen zu, die ein Vielfaches ihres Trockengewichtes an Wasser speichern können (PÓCS 1982; FRAHM & KÜRSCHNER 1989). Wichtig wurde dieser mildernde Einfluß in der Trockenzeit, als im freien Luftraum innerhalb der Kronen sehr hohe Sättigungsdefizite erreicht wurden. In Astnähe blieb jedoch die relative Luftfeuchtigkeit vergleichsweise hoch.

Als Klimamodell eines tropischen Baumes muß man sich also einen zeitlich und räumlich stark gegliederten Raum vorstellen. Isotherme und isohygre Linien laufen dabei konzentrisch um die Äste. Die Gradienten auf der Oberseite der Äste sind vermutlich steiler als auf der Unterseite, wobei die spezifische Ausprägung der Gradienten vom Wind und der Sonneneinstrahlung beeinflusst wird. Beispielsweise heizt sich die Oberseite der Äste bei direkter Sonneneinstrahlung, insbesondere im oberen Kronenbereich, innerhalb kurzer Zeit schnell auf. An windgeschützten Stellen kann es dadurch wärmer und somit trockener werden als oberhalb der Krone, da die aufgeheizte Luft nicht durch Luftströmungen abtransportiert werden kann. Hier nicht dargestellte Einzelmessungen der Substrattemperatur in 2 cm Tiefe an den obersten humusreichen Ästen ergaben Differenzen bis zu 5°C zur Lufttemperatur. Für eine exakte Darstellung dieser Phänomene reichte die Sensorendichte allerdings nicht aus.

Neben den Klimagradienten innerhalb der Krone, kommt auch den an einem Ort auftretenden, absoluten Extremwerte sowie der Dauer ihrer Einwirkung eine besondere Bedeutung zu. Extremwerte, wie hohe Temperaturen, niedrige relative Luftfeuchtigkeiten und damit verbunden große Sättigungsdefizite, traten insbesondere in der niederschlagsarmen Zeit von Januar bis Mai auf. Lokale Lichtlückung und Windschneisen konnten die Extremwerte für die Pflanzen durch Erhöhung der Temperatur und der Verdunstungsraten zusätzlich verstärken.

Eine Klimaveränderung außerhalb des Bestandes machte sich am Waldboden erst mit einer gewissen zeitlichen Verzögerung bemerkbar. Mit der hier vorgestellten Untersuchung kann für die relative Luftfeuchtigkeit bei einer Distanz von 40 m die zeitliche Verzögerung mit 3 Stunden beziffert werden. Dies stimmt mit anderen Beobachtungen (WOLF 1993 a) überein. Wenn die Sonne in den oberen Bereichen der Kronen also bereits drei Stunden lang ihre austrocknende

Wirkung entfalten konnte, machte sich am Boden erst eine leichte Feuchtigkeitserniedrigung bemerkbar. Die Erhöhung der Temperatur trat weniger zeitverzögert auf, da die Wärmeenergie in Form von Strahlung schneller nach unten durch die Krone transportiert werden kann. Für eine Absenkung der relativen Luftfeuchtigkeit hingegen muß die Luft erst aufgeheizt werden.

Aufgrund dieser zeitlichen Verzögerung werden klimatische Extremwerte in Bodennähe, im Gegensatz zur Krone, nur selten erreicht. Wegen der Pufferung durch die Epiphyten- und Humusmassen in den Baumkronen waren schätzungsweise 7 bis 8 niederschlags- und wolkenfreie Tage nötig, damit sich auch am Waldboden extreme klimatische Bedingungen bemerkbar machten. Ende März 1992 konnte dies im Untersuchungsgebiet beobachtet werden.

Diese Ergebnisse zeigen, daß zur Erfassung solcher Extremtage ("Ereignistage") kontinuierliche Messungen des Mikroklimas unbedingt erforderlich sind, stichprobenartige Messungen dagegen nicht ausreichen. Korrelationen des Mikroklimas mit der Phänomorphologie der Epiphyten zeigten sich in vielen Fällen nur an diesen Ereignistagen, jedoch nicht für die über längere Zeitperioden gemittelten Werte. Extremwerte sind, abgesehen von einer größeren Wahrscheinlichkeit des Auftretens in der Trockenzeit, nicht vorhersehbar. So liegt der trockenste Tag des Untersuchungszeitraumes (28.5.1992) in der Regenzeit bei ansonsten perhumiden Verhältnissen. Bereits leichte Bewölkung oder geringe Niederschlagsmengen können dazu führen, daß kaum noch Abweichungen der Tageswerte von den Monatsmittelwerten erkennbar sind. Die Bedeutung von Ereignistagen für die Vegetation tropischer Bergregenwälder wurde bereits in Malaysia erkannt (BUCKLEY et al. 1980), ist aber insbesondere aus den temperierten Zonen bekannt. Beispielsweise fällt die östliche Verbreitungsgrenze von *Ulex* und *Ilex* in Mitteleuropa mit der Klimalinie einer Maximumtemperatur über 0°C an mindestens 345 Tagen zusammen. Spontane Verbreitungen nach Osten, über diese Linie hinaus, werden durch seltene Extremtemperaturen begrenzt, wie der froststarke Winter 1928/29 (WALTER & STRAKA 1970) und 1978/79 bewies. Weitere Beispiele sind in der tropischen Vegetation Südfloridas zu finden. Vertreter der phanerophytischen Flora breiten sich immer wieder nach Norden aus, werden jedoch durch seltene, aber periodisch auftretende, kalte Winter wieder nach Süden zurückgedrängt (LONG & LAKELA 1971; TOMLINSON 1986).

4.2. Phänomorphologie und Mikroklima

4.2.1. Bewurzelung und Substratanheftung

Die Anzahl der Wurzeln pro Individuum war bei *C. microphylla* unter allen untersuchten Columnneen mit Abstand am größten. *C. lepidocaula* neigte ebenfalls zu einer intensiven Sproßbewurzelung, die jedoch mit dem Alter stark nachließ. Beide Arten entwickelten auch ohne Kontakt zum Substrat sproßbürtige Wurzeln. *C. verecunda* und *C. oerstediana* bildeten meistens nur wenige dominante Sproßwurzeln im Bereich des Hypokotyls aus und weitere sproßbürtige Wurzeln vorwiegend im Jugendstadium, so daß bei diesen Arten der Anheftungsgrad signifikant mit dem Alter sank. Auch bei *C. microphylla* war die Anheftung positiv mit dem Alter, nicht jedoch mit der Pflanzengröße, korreliert. Im Gegensatz dazu hing bei *C. microphylla* der Grad der Anheftung von den Eigenschaften des Wuchsortes ab. Günstige Wuchsorte boten dabei Astabschnitte in Stammnähe, Äste im unteren Teil der Krone sowie steile und dicke Äste. Große Substratoberflächen, welche vom Wuchsort vorgegeben sind, waren damit für hohe Anheftungsgrade günstig. Das Mikroklima an den Wuchsorten dieser Art konnte diesen förderlichen Eigenschaften entgegenwirken oder sie weiter verstärken. So führten starke Trockenheit und hohe Temperaturen im Freiraum zwischen den Ästen zu einem raschen Absterben von sproßbürtigen Wurzeln und starker Wind konnte diese bei *C. microphylla*, auch wenn sie sich bereits an das Substrat geheftet hatten, abreißen. Diese Effekte führten zu einer Reduzierung des Anheftungsgrades, wie die negative Korrelation mit dem Sättigungsdefizit belegt (Abb. 74). Einige Individuen sprechen dafür, daß *C. microphylla*, im Vergleich zu den drei anderen Columnneen, feuchte Wuchsorte bevorzugte. Ein großer Anteil der Sprosse wuchs eng an das Substrat anliegend, wo das Mikroklima ausgeglichen war und das Sättigungsdefizit nur an "Ereignistagen" kritische Werte erreichte (Kap. 3.2.4). Ein weiterer Hinweis für die Bevorzugung feuchter Wuchsorte bei *C. microphylla* ist ihre geringe Blattsukkulenz, im Gegensatz zu den Individuen von *C. oerstediana*, welche im stärkeren Maße im freien Luftraum vorkam. Die "Ereignistage" mit ausgeprägter Trockenheit und hohen Temperaturen beeinflussten die Bewurzelung zudem die positive Korrelation der Anheftung mit der Höhe über dem Meer, die mit einer Erhöhung der Luftfeuchtigkeit einhergeht (WALTER 1973, SUGDEN 1981, T. DOMBECK, pers. Mitteilung). In der Nebelwaldregion der RFSR, oberhalb von 1000 m, sind die klimatischen Extreme an den Ereignistagen vermutlich sehr viel schwächer ausgeprägt als im Tal. Längerfristige klimatische Messungen

in verschiedenen Höhenlagen des Gebietes wären nötig, um diese Annahme zu prüfen. Sie könnten Aufschluß darüber geben, inwieweit die im Tal des Rio San Lorencito ermittelten, extremen Klimaereignisse in der Höhe über dem Meer begrenzt sind.

Während die Anheftung einer Pflanze eine prozentuale Aussage über die Anzahl der Internodien mit sproßbürtigen Wurzeln liefert, beschreibt der durchschnittliche Wurzelabstand zusätzlich die räumliche Verteilung der Wurzeln an der Pflanze. Eine Pflanze mit 10 Wurzeln und 100 genau 1 cm langen Internodien hat eine Anheftung von 10%. Sind die Wurzeln auf die ersten 10 Internodien beschränkt, so beträgt der durchschnittliche Wurzelabstand ca. 40 cm. Bei Gleichverteilung entlang der Pflanze, was bei der kriechenden *C. microphylla* häufig vorkam, liegt der Wurzelabstand bei 5 cm. Der Anheftungsgrad und der Wurzelabstand lieferten bei Korrelation mit den geometrischen und klimatischen Faktoren qualitativ dieselben Ergebnisse, wobei das Signifikanzniveau für den Wurzelabstand höher lag. Dies zeigt, daß die räumliche Verteilung der sproßbürtigen Wurzeln an den Pflanzen der Gattung *Columnnea* für die Besiedelung der Wuchsorte von Bedeutung ist und ein sinnvolles Maß für die Epiphyten gibt, inwieweit die Pflanzen durchschnittlich ihre Sprosse vom Substrat entfernen.

Interessant ist ein Vergleich zwischen *C. oerstediana* und *C. microphylla*, die sich morphologisch und systematisch sehr nahe stehen. *C. oerstediana* bevorzugte in stärkerem Maße als *C. microphylla* den Freiraum der Baumkrone. Wurde *C. oerstediana* auf steile Äste ausgebreitet, so fand sie leichter Kontakt zu geeigneten Oberflächen und bildete gehäuft sproßbürtige Wurzeln aus, wie die positive Korrelation der Anheftung mit der Aststeigung belegte. Dicht am Substrat angewurzelte Sprosse von *C. oerstediana* bildeten deutlich weniger Blüten und Früchte als weit herabhängende Zweige. Auf diesen Aspekt wird im Unterkapitel "Früchte" (4.2.5.) näher eingegangen.

Ein Vergleich zwischen *C. oerstediana* und *C. microphylla* läßt vermuten, daß die Eroberung des Freiraumes zwischen den Ästen von Arten mit kriechenden Wuchsformen ausgehen könnte. Dies kann eine Reduktion der vegetativen Organe durch Neotenie nach sich ziehen, wie für epiphytische Bromelien und Orchideen angenommen wird (BENZING 1980; BENZING & OTT 1981). Die geotropischen Reaktionen dieser beider Arten unterscheiden sich grundsätzlich von denjenigen Epiphyten, die den Ästen aufsitzen. Die Sprosse der aufsitzenden Epiphyten wachsen negativ geotropisch, die in den Freiraum unterhalb der Äste hängenden positiv geotropisch. Dasselbe Verhalten zeigten im Untersuchungsgebiet neben den Gesneriaceen auch Vertreter der Gattungen *Rhipsalis*

(Cactaceae), *Macleania* und *Cavendishia* (Ericaceae) sowie *Burmeistera* (Campanulaceae).

Innerhalb der Eucolumneen läßt sich eine nahezu lückenlose Formen-Reihe von stark substratabhängigen (*C. microphylla*, *C. microcalyx*), über wenig substratabhängige (*C. allenii*) und vorwiegend herabhängenden (*C. gloriosa*) bis zu weit in den freien Luftraum hineinragenden Columneen (*C. oerstediana*) darstellen. Die nichtkriechenden Columneen *C. verecunda* und *C. lepidocaula* müssen sich den Raum oberhalb der Äste mit den zahlreichen anderen Epiphyten teilen. Sie werden also in stärkerem Maße durch Konkurrenz beeinflusst, während für *C. microphylla* und *C. oerstediana* die abiotischen Faktoren, insbesondere der Trockenstreß im Freiraum der Baumkronen an Ereignistagen, eine wichtige Rolle spielt.

4.2.2. Größe der Epiphyten

Im allgemeinen konnte kein Einfluß für die Summe der Internodienlängen (= absolute Größe) der Epiphyten durch klimatische oder geometrische Parameter quantifiziert werden. Dies galt auch für *C. verecunda* und *C. oerstediana*, die jedoch mit der Höhe über dem Erdboden bzw. der Nähe zum Kronendach eine signifikante Größenzunahme zeigten. Diese Parameter korrelierten wiederum signifikant positiv mit dem zur Verfügung stehenden Licht. Die Größe der Columneen scheint damit in erster Linie in ihrem Genotyp fixiert zu sein und von den hier gemessenen Umweltparametern nicht meßbar beeinflusst zu werden.

Eine Zuwachssättigung wurde nur bei wenigen Individuen von *C. oerstediana* und *C. verecunda* festgestellt. Bei allen Arten waren Individuen mit einer Vitalität (siehe Kap. 3.5.4.) unter 50% sehr selten. Hingegen waren von allen Arten Keimlinge und Jungpflanzen zahlreich vorhanden. Dies sind Hinweise darauf, daß die "Epiphytengesellschaften" aller 12 hier untersuchten Bäume möglicherweise noch kein stabiles Endstadium erreicht haben. Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, daß die Phorophyten die untersten Seitenäste bereits abgeworfen hatten. Es könnte sogar sein, daß der Phorophyt zum Astabwurf prädisponierte Abszisionsgewebe ausbildet (WINKLER 1994), weil großflächige Verletzungen an Narben abgeworfener Äste nicht lokalisiert werden konnten. Außerdem hatten einige Äste bereits Teile der Epiphyten verloren. (Schätzungsweise 10% bis 20% der untersuchten Astoberfläche). Auf diesen Ästen könnten natürlich sehr viel größere und ältere Exemplare vorhanden gewesen sein. Dies könnte bedeuten, daß ein Klimaxstadium in der Krone

tropischer Bäume niemals erreicht wird, worauf bereits andere Arbeiten hinwiesen (BENNETT 1986; CATLING & LEFKOVITCH 1989; M.FREIBERG 1994). Längerfristige Analysen des Epiphytenbewuchses eines Baumes, in seiner zeitlichen Folge bis zum Abwurf des Astes, wären für eine Klärung dieser Fragestellung wünschenswert.

4.2.3. Apikalmeristeme und Internodien

Die Anzahl der Apikalmeristeme lieferte qualitativ ähnliche Ergebnisse bei Korrelation mit geometrischen bzw. klimatischen Faktoren wie die Größe der Pflanzen. Sie ist erheblich leichter zu bestimmen als die Summe der Internodien und kann daher für eine Abschätzung der Pflanzengröße der vorliegenden Arten eine sinnvolle Arbeitsbeschleunigung bedeuten.

Die durchschnittliche Länge der Internodien, die von einem Apikalmeristem abgegliedert wurde, war vom Wuchsort der Pflanze unabhängig und in den Symmetrieverhältnissen der Pflanze verankert (TROLL 1935). Dieser Parameter lieferte somit keine Hinweise auf klimatische oder sonstige Wechselwirkungen mit der Umwelt. Im Gegensatz dazu standen der Verzweigungsgrad und die durchschnittliche Lebensdauer der Apikalmeristeme, die aufgrund der Internodienlängenperiodizität der Pflanzen bestimmt werden konnten. Beide Parameter waren hoch signifikant miteinander korreliert ($\alpha < 0,001$). Hierbei zeigte sich für *C. oerstediana*, daß die Lebensdauer der Apikalmeristeme an dunkleren, feuchteren bzw. kühleren Wuchsorten höher und der Verzweigungsgrad niedriger war, als an helleren, trockeneren bzw. wärmeren Wuchsorten. Für die stärker an das Substrat geheftete *C. microphylla*, aber auch für die von den Ästen senkrecht nach oben hinausragenden *C. lepidocaula* und *C. verecunda*, galt dieser Zusammenhang nicht. Das Fehlen einer Korrelation des Verzweigungsgrades bei *C. microphylla* mit den mikroklimatischen Parametern Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit läßt sich auf die puffernde Wirkung des Substrates zurückführen. Der potentielle Verzweigungsgrad ist zwar in den Symmetrieverhältnissen einer Art fixiert, wird jedoch durch Außenfaktoren mehr oder weniger stark modifiziert. Die Schwankungsbreite der Außenfaktoren wird infolge der Einwirkung von Humus- und wasserspeichernden Epiphyten (Bromelien, Moose) herabgesetzt, wie die mikroklimatischen Daten des Phorophyten belegen.

Für die frei in den Luftraum herabhängende *C. oerstediana* hatte die beschriebenen Pufferungsmöglichkeiten der Astauflage (Humus, Moose, andere Epiphyten) keine Wirkung, weshalb bei dieser Art die Modifizierung des Verzwei-

ungsgrades durch mikroklimatische Faktoren so deutlich hervortraten. Dabei waren die innerhalb eines Jahres auftretenden Tage mit extremen Klimawerten von besonderer Bedeutung. Diese "Ereignistage" verursachten eine stärkere Verzweigung bzw. ein Einstellen des Wachstums der Apikalmeristeme, wodurch die Ausbildung von seitlichen Sprossen initiiert wurde. Es müßte jedoch noch detaillierter untersucht werden, ob die Apikalmeristeme bedingt durch direkten Schaden ihr Wachstum einstellten, oder zuerst das Wachstum ruhender Seitenmeristeme induziert wurde und die Apikalmeristeme erst nachträglich abstarben. Es wurde darauf hingewiesen, daß in Bergregenwäldern selbst für xerophytische Pflanzen bereits relativ geringe Sättigungsdefizite Streßsituationen darstellen (BUCKLEY et al. 1980), während epiphytische Moose relativ unempfindlich gegen Austrocknung sind (BIEBL 1964). Einen weiteren Hinweis gibt möglicherweise *C. verecunda*, deren Verzweigungsgrad nicht mit Trockenheit oder Wärme stieg. Während die Apikalmeristeme von *C. oerstediana* nicht von Knospenschuppen geschützt sind, bilden die winzigen ersten, stark behaarten Blättchen von *C. verecunda* vermutlich einen gewissen Schutz gegen Austrocknung. Außerdem wuchs *C. verecunda* kontinuierlich das ganze Jahr über, so daß immer kleine Blättchen vorhanden waren. *C. oerstediana* reduzierte das Austreiben auf wenige Tage am Ende der Trockenzeit, so daß eine Laubschütte mit Rotfärbung der Sprosse und Blätter beobachtet werden konnte. Wichtig für das Wachstum der Apikalmeristeme dieser Art sind daher insbesondere die Bedingungen zum Zeitpunkt des Austriebes. Fiel in diese Zeit einer der geschilderten Ereignistage, so waren die frisch ausgetriebenen Sprosse bei *C. oerstediana* dem Trockenstreß schutzlos ausgeliefert.

Der positiven Korrelation des relativen Lichtgenusses mit dem Verzweigungsgrad von November bis Januar kommt nur eine untergeordnete Rolle zu. Die Steigerung des relativen Lichtgenusses (Kap. 2.4.1.3., Seite 23) ergab sich aus der fehlenden Belaubung des Phorophyten. Wichtig für die Pflanzen sind aber die absoluten Lichtwerte, und gerade die sind in dieser Zeit durch starke Dunst- und Nebelbildung keineswegs höher als in der übrigen Zeit des Jahres (Abb. 24, Seite 44). Es bleibt zu prüfen, ob die qualitative Lichtänderung in diesem Zeitraum einen stimulierenden Einfluß auf die Epiphyten haben könnte (die lichtfilternde Wirkung des Laubes fehlt, der Grünanteil des Lichtes sinkt und der Blauanteil steigt).

Man hätte erwarten können, daß starke Winde für die besondere Ausprägung phänomorphologischer Merkmale verantwortlich wären. Der Wind erreichte jedoch in der untersuchten Baumkrone nur selten Geschwindigkeiten über 10 m / sec (36 km / h), die vermutlich für destruktive Einflüsse auf lebende

Sprosse (im Gegensatz zu den sproßbütigen Wurzeln bei *C. microphylla*) nicht ausreichen. Eine direkte Auswirkung des Windes auf die Vollständigkeit der Apikalmeristeme (Kap. 3.5.3.4.) war nur bei *C. oerstediana* festzustellen. Dies kann zum Teil darauf zurückgeführt werden, daß die Pflanzen von *C. oerstediana* unter allen Columnneen im Freiraum der Äste den Luftströmungen am intensivsten ausgesetzt war. Die anderen Columnneen waren in Substratnähe besser geschützt oder boten dem Wind durch stärkere Verholzung besseren Widerstand. Außerdem zeigte sich, daß nur die maximalen Windbewegungen von Bedeutung waren und signifikante Korrelationen mit der Vollständigkeit der Apikalmeristeme zeigten. Die positive Korrelation der Vollständigkeit mit Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit deutet darauf hin, daß die Sprosse der Pflanzen an jenen Wuchsorten durch längere Trocknungsperioden brüchiger geworden waren, als an feuchteren, so daß bereits geringe Windgeschwindigkeiten zum Abbruch der Äste führen konnte. Die Lage von Strömungsschneisen im Wald konnte nicht analysiert werden, doch ist darauf hinzuweisen, daß solche Schneisen einen Tunneleffekt haben können und lokal die Windgeschwindigkeit weiter verstärken, so daß selbst tiefergelegene Regionen der Krone durch den Wind beeinflusst werden könnten. Darüber hinaus darf nicht außer acht gelassen werden, daß die Vollständigkeit der Pflanzen positiv mit ihrem Alter korrelierte. Es kann daher nicht entschieden werden, ob der Wind die Brüchigkeit bzw. Elastizität der Sprosse bei *C. oerstediana* steigerte und damit die Vollständigkeit indirekt beeinflusst, oder starke Winde direkt auf die Sprosse einwirkten.

Die Ergebnisse der "Vitalität" (Prozentualer Anteil der toten Internodien an der gesamten Pflanze, Seite 103) entsprachen denen der Vollständigkeit der Apikalmeristeme. Obwohl die Vitalität den "Gesundheitszustand" der Pflanze genauer beschreibt, als die Vollständigkeit, welche von vielen zufälligen Ereignissen abhängt, muß bei der Interpretation der Korrelation der Vitalität mit den mikroklimatischen Eigenschaften des Wuchsortes sehr vorsichtig umgegangen werden. Die Vitalität war nämlich positiv mit dem Alter der Pflanzen korreliert. Wenn die geringe Vitalität der Pflanzen an trockenen Wuchsorten untersucht wird, muß daher das Alter mitberücksichtigt werden. Als logische Konsequenz kann mit den vorliegenden Ergebnissen daher noch nicht darüber entschieden werden, ob Pflanzen von *C. oerstediana* gleichen Alters an trockenen Wuchsorte weniger vital sind, als Pflanzen an feuchten Wuchsorten.

Eine weitere Funktion des Alters waren die Internodienlänge und die Wachstumsgeschwindigkeit. Die durchschnittliche Internodienlänge einer Pflanze nahm bei allen Columnneen, mit Ausnahme von *C. microphylla*, mit dem Alter kontinuierlich zu. Bei *C. microphylla* korrelierte die Internodienlänge in erster Linie mit

der Anheftung und der Höhe über dem Meer. Der Grund dafür lag in der kriechenden Wuchsweise dieser Pflanze, da einige Sprosse teilweise innerhalb von Moospolstern wachsen können und dort vergeilen. Dabei ist noch ungeklärt, ob die Sprosse von *C. microphylla* aktiv in die Moospolster eindringen oder von Moosen überwuchert wurden.

Die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit mit dem Alter war nicht zu erwarten, da die Geschwindigkeit auf ein einzelnes Apikalmeristem bezogen wurde und vom Alter und der Größe der Pflanze statistisch unabhängig war. Ein mögliche Erklärung liegt in der Konkurrenz zu anderen Arten. Nachdem die Pflanzen der Lichtkonkurrenz im Keimlingsstadium entwachsen sind, was nach 3 bis 5 Jahren der Fall war, vermögen sie sich ungehindert zu entwickeln und die Internodien strecken sich stärker. An ihrem Wuchsort etablierte Columnneen, die dieses Alter überschritten haben, können sich im Freiraum ungehindert entfalten.

Die Variabilität der Internodienlängen (Seite 84 ff.) nahm zwar bei den holzigen Columnneen (*C. verecunda* und *C. lepidocaula*) mit der Größe zu, war aber bei allen Arten vom Alter unabhängig. Allgemein zeigte sich eine Tendenz, daß die Variabilität mit der Exposition der Wuchsorte zunahm (Abb. 93, Seite 110-120). Die Variabilität bei *C. microphylla* war vor allem auf die verlängerten Internodien innerhalb der Moospolster zurückzuführen. Dies erklärt auch die Zunahme der Internodienlängenvariabilität mit der Höhe über dem Meer, mit der, wie bereits erwähnt, eine verstärkte Anheftung einherging.

Ein weiterer Parameter im Zusammenhang mit der Internodienlänge war die sogenannte Internodiensteigung (Kap. 3.5.5., Seite 112). Sie gibt ein Maß für die Verlängerung der ersten Internodien eines Seitensprosses an. Die Ergebnisse zeigten, daß die Streckung um so schneller vonstatten ging, je trockener der Wuchsort war. Außerdem waren bei allen Columnneen die Internodienlängenvariation und die Internodiensteigung positiv miteinander korreliert. Weitere, langfristige, mikroklimatischen Messungen müßten durchgeführt werden, um die Beeinflussung der Internodienstreckung besser verstehen zu können. Es wäre jedoch denkbar, daß die Internodiensteigung einzelner Jahrgänge einer Pflanze als phänometrisches Maß in den Tropen benutzt werden kann, insbesondere wenn durch wenig ausgeprägte Jahresringe der Holzpflanzen Methoden der Dendrochronologie nur begrenzt eingesetzt werden können. Außerdem bietet sich ein Schnittpunkt zur Anatomie an, denn an Phorophyten konnte bereits eine Veränderung der Leitbündeldichte mit der Höhe der untersuchten Sprosse über dem Erdboden festgestellt werden (HÖGERMANN 1990).

4.2.4. Blätter

Bei allen *Columnnea*-Pflanzen zeigten die Extremlagen an trockenen und warmen Wuchsorten im Gegensatz zu feuchten, kühlen Wuchsorten, einen negativen Einfluß auf die Blattdichte (Anzahl der Blätter pro 100 lebender Internodien). Außerdem konnte sowohl anhand der Einzelwerte als auch der Jahresmittelwerte gezeigt werden, daß die Blattdichte an dunkleren Wuchsorten höher war als an helleren. Der Trockenstreß an Ereignistagen trug dazu bei, daß die Pflanzen ihre Blätter schneller abwarfen und so die Blattdichte der Pflanzen herabgesetzt wurde. Im Gegensatz dazu war das durchschnittliche Blattalter bei *C. verecunda* und *C. oerstediana* an trockenen Wuchsorten höher als an feuchten. Dieser Widerspruch wird durch den Umstand aufgehoben, daß diejenigen Pflanzen dieser Arten, die weiter in den Luftraum hineinragten, älter waren, als Pflanzen, die nahe am Substrat wuchsen. In dieser Untersuchung kann daher das Blattalter nicht mit den klimatischen Aspekten der Wuchsorte in Beziehung gesetzt werden.

Der deutlich Anstieg der Beblätterung an Wuchsorten mit niedrigerem Lichtgenuß kann auf eine Kompensation der geringeren Photosyntheseraten hindeuten, sollte jedoch im einzelnen noch überprüft werden.

Die Höhe der Wuchsorte im Phorophyten spielte für das Blattalter von *C. oerstediana* und *C. microphylla* keine Rolle. Für *C. lepidocaula*, die auf F1 nicht vorkam und die damit auch nicht mit den Lichtgenußwerten korreliert werden konnte, war das Licht wahrscheinlich ein limitierender Faktor. Ab 1000 m üNN sinkt infolge häufiger Nebelbildungen die absolute Beleuchtungsstärke außerhalb des Bestandes, so daß die optimalen Bedingungen für *C. lepidocaula* nur in den obersten Kronenregionen zu finden sind. Das geringe durchschnittliche Blattalter von *C. lepidocaula* und *C. verecunda* reflektiert die Umweltbedingungen wahrscheinlich weniger als das von *C. oerstediana* und *C. microphylla*, beziehungsweise Abweichungen vom durchschnittlichen Blattalter dieser Arten dürften stärker durch den Genotyp beschränkt werden.

4.2.5. Früchte

Während die fertilen *Columnnea*-Pflanzen in nahezu jeder Blattachsel Blütenknospen ansetzten, kam nur ein kleiner Teil davon zur Blüten- und Fruchtentwicklung. Die Fruchtichte und die durchschnittliche Fruchtentfernung vom Substrat (Seite 116) waren bei allen untersuchten *Columnnea*-Pflanzen positiv mit ihrem Alter und ihrer Größe korreliert. Die Steigerung der Fruchtichte war bei *C. verecunda* besonders stark ausgeprägt, während sie bei *C. microphylla* und *C. oerstediana*

zwar kontinuierlich, jedoch langsamer mit dem Alter stieg. Außerdem zeigte sich, daß die Anzahl der Blüten eines Jahrestriebes bei *C. oerstediana* konstant blieb, daß heißt, längere Triebe entwickelten nicht mehr Blüten als kürzere.

Eine Interpretation der Ergebnisse der Reproduktionsbiologie ist sehr schwierig und nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung mehrerer Parameter möglich. Im Falle der Fruchtichte bei *C. oerstediana* fiel auf, daß diese mit einer ganzen Reihe Faktoren korrelierte, welche untereinander wiederum in enger Beziehung standen, jedoch weitgehend unabhängig von Pflanzenalter- und Größe waren.

Diejenigen Phänomene, die, statistisch nachgewiesen, zu einer erhöhten Fruchtichte führten, waren gleichzeitig charakteristisch für den freien Luftraum in größeren Abständen zu den Ästen. Hierzu zählten insbesondere höhere Lufttemperaturen, niedrigere relative Luftfeuchtigkeiten und der Wurzelabstand der Pflanzen. Der in diesen Bereichen an Ereignistagen auftretende Trockenstreß führte, wie bereits erläutert, zu einer stärkeren Verzweigung von *C. oerstediana*. Der Verzweigungsgrad war ebenfalls positiv mit der Fruchtichte korreliert. Diese Erkenntnisse legen die Schlußfolgerung nahe, daß der Reproduktionserfolg von *C. oerstediana* im freien Luftraum unterhalb der Äste größer ist als in der näheren Umgebung der Äste, also an den Wuchsorten, an denen der Verzweigungsgrad ebenso höher ist.

Beobachtungen in den Baumkronen des untersuchten Waldes geben für den Zusammenhang zwischen Fruchtichte und Verzweigungsgrad weitere Hinweise: Die Gestalt einer stark verzweigten, in den freien Luftraum herabhängenden *C. oerstediana* offeriert während der Blütezeit ein weithin sichtbares, leuchtend rot gefärbtes Objekt. Die hohe Konzentration an Blüten stellt für die bestäubenden Kolibris eine besondere Attraktion dar (STILES & FREEMAN 1993). Die auffallenden Sträucher könnten häufiger und länger angeflogen werden und somit eine höhere Reproduktionsrate aufweisen, als weniger stark verzweigte Pflanzen. Interessant in diesem Zusammenhang wäre die Frage, ob die bestäubenden Kolibris ein abgegrenztes Revier verteidigen oder nur gelegentliche Besucher sind. Weil standorttreue Kolibris ihr Revier gut kennen (STILES & SKUTCH 1989; STILES, pers. Mitteilung) wäre eine große Attraktion nicht nötig. In höheren, feuchteren Lagen ab 1000 m üNN und den dort wachsenden, wenig verzweigten Columneen (und damit niedrigeren Blütendichten) wären standorttreue Bestäuber zu erwarten, im Tal hingegen wandernde Kolibris mit großem Revier.

Neben dem Einfluß hoher Lufttemperaturen auf die Fruchtichte, könnte ein direkter Einfluß der Lufttemperatur auf die Pflanzen als Blühinduktor existieren. So wird im Gartenbau schon seit längerer Zeit eine Temperaturabsenkung dazu

benutzt, eine vermehrte Induktion von Blüten, u.a. bei Gesneriaceen, hervorzurufen. Genau diese Temperaturabsenkung fand im Untersuchungsgebiet im Januar und Februar statt und war insbesondere im freien Luftraum meßbar (Abb. 28, Seite 46). Die größere Wärme zur Blütezeit könnte dann die Blütenentwicklung zusätzlich unterstützen.

Auch für *C. microphylla* wird eine Zunahme der Fruchtdichte mit der Entfernung zum Substrat angenommen, konnte jedoch statistisch nicht nachgewiesen werden. Denn gerade bei *C. microphylla* wurde beobachtet, daß sich ausschließlich an lang in den Luftraum herabhängende Sprosse Blüten und Früchte entwickelten. Dieses Phänomen war jedoch nicht vom Alter der Pflanzen zu trennen, da die Fruchtdichte ebenso mit dem Alter korrelierte.

C. verecunda verzweigt sich von Natur aus sehr viel weniger als *C. oerstediana* und eine Korrelation zwischen Verzweigung und Fruchtdichte konnte folglich nicht nachgewiesen werden. Tatsächlich kann diese Art ihre Bestäuber auch nicht mit einer kräftig roten Blütenfärbung anlocken. Ihre mehr oder weniger stark behaarten Blüten sind blaßgelb und für das menschliche Auge von weitem kaum sichtbar. Im Vergleich zu *Dalbergaria aureonitens*, *D. consanguinea* und *Ortholoma sanguinolentum*, deren Blattunterseite rote, gegen Sonnenlicht durchscheinende Flecken aufweisen, sind die Blattunterseiten von *C. verecunda* dunkelrot und weniger auffällig. Bei diesen Arten sind die Blüten mit 2 cm bis 3 cm sehr viel kleiner. Bei *C. verecunda* liegen die 3 cm bis 5 cm langen Blütenröhren nahe vor dem kontrastreichen Hintergrund der Blattunterseite und könnten so ein attraktives Schauorgan präsentieren.

C. lepidocaula hat wiederum sehr große, weithin sichtbare, gelbe Blüten, die den roten Kontrast der Blattunterseite nicht benötigen, der diesen Pflanzen auch fast vollständig fehlt. Bei dieser Art war eine negative Korrelation der Fruchtdichte mit dem Verzweigungsgrad festzustellen, d.h. wenig verzweigte Sprosse trugen reicher Früchte als stark verzweigte. Die Höhenverbreitung dieser Art über 1000 m üNN in der Nebelwaldregion läßt vermuten, daß für diese Art die Wahrscheinlichkeit für verzweigungssteigernde Einflüsse durch Trockenstreß geringer als für *C. oerstediana* ist.

4.3. Schlußfolgerungen

Das Mikroklima des untersuchten tropischen Phorophyten zeichnet sich durch eine große räumliche und zeitliche Vielschichtigkeit aus. Hinsichtlich der relativen Luftfeuchtigkeit, der Lufttemperatur, der Windgeschwindigkeit und des relativen Lichtgenusses muß zwischen verschiedenen Gradienten unterschieden werden. Ein allgemeiner Gradient bildet sich im freien Luftraum zwischen dem Erdboden und dem Kronendach aus. Kleinräumige Gradienten existieren zwischen Ästen. Die Größe der Gradienten hängt von der Humusaufgabe, dem Bewuchs, dem Durchmesser und der Steigung des jeweiligen Astabschnittes ab. Je nach Gradient kommen die verschiedensten Klimabedingungen innerhalb der Krone zustande, die im Extremfall einerseits dem Freiraum oberhalb der Krone und andererseits dem Erdboden entsprechen können. Die Existenz dieser Gradienten konnte nur mit einer großen Sensordichte und kontinuierlicher Messung der Klimaparameter festgestellt werden. Außerdem ist es unbedingt erforderlich, die Messungen langfristig durchzuführen, da nur so die seltenen, unvorhersehbaren, extremen Klimaereignisse ermittelt werden können.

Die zu Beginn dieser Arbeit dargestellte Gliederung eines Phorophyten (Abb. 1, Seite 2) kann aufgrund der Ergebnisse und der vielschichtigen Abhängigkeiten erheblich verfeinert werden. Es ist zu erwarten, daß sich je nach Phorophytenart und sogar von Individuum zu Individuum ganz eigene klimatische Verhältnisse ausbilden.

Weiterhin zeigen die vorliegenden Ergebnisse, daß selbst in den nahezu ganzjährig perhumiden Bergregenwäldern hinsichtlich der relativen Luftfeuchtigkeit klimatische Extremwerte auftreten. Es konnte dargestellt werden, daß viele der untersuchten phänomorphologischen Modifikationen der Epiphyten (Verzweigungsgrad, Lebensdauer der Apikalmeristeme und Anheftung an das Substrat) auf diese Ereignisse zurückzuführen sind, wobei die multifaktorielle Abhängigkeit der Parameter untereinander berücksichtigt werden muß. Beispiele, wie die höhere Blattdichte an Wuchsorten mit geringerem relativen Lichtgenuß verdeutlichen, daß in jedem Fall auch die durchschnittlichen Klimawerte die Form der Epiphyten beeinflussen. Im Gegensatz dazu hatte das Mikroklima keine Auswirkung auf die Größe, das Alter, die Summe der Apikalmeristeme und die Wachstumsgeschwindigkeit der untersuchten Epiphyten.

Mit Hilfe der digitalisierten Auswertung der Informationen aus den Wachstumsformenschemata einzelner Individuen war es möglich, statistisch auswertbare Ergebnisse zu erhalten, welche die Beziehungen zwischen den Pflanzen und ihrer abiotischen Umwelt erkennbar machten, obwohl die untersuchten Pflanzen

in einem Klima wuchsen, das während einer langen Zeitperiode des Jahres homogen ist.

Andere Faktoren, wie Nährstoffverhältnisse, Konkurrenz und Interaktionen mit Tieren (z.B. Phytophagie, Bestäubung, Verbreitung) könnten sich im Rahmen der genetische Variabilität innerhalb der Population ebenfalls auf die Phänomorphologie auswirken. Obwohl die Konkurrenz im einzelnen nicht untersucht werden konnte, so zeigte sich doch eine Tendenz, die darauf hindeutet, daß die juvenilen Pflanzen stärker von Konkurrenz beeinflußt werden als die fertilen. Umgekehrt werden die fertilen Pflanzen stärker von abiotischen Faktoren beeinflußt als die juvenilen. Die Besiedelung des Luftraumes zwischen den Ästen kann als Konkurrenzvermeidung verstanden werden. Damit einher geht die Phylogenie der Columneen von rein terrestrischen Pflanzen zu obligaten Epiphyten, die nur noch wenig Kontakt zum Substrat benötigen. Diese Betrachtungsweise bringt neue Ansatzpunkte für das Verständnis der von HOSOKAWA (1943) beschriebenen "life-forms" der Epiphyten und sollte in dieser Hinsicht weiter verwendet werden (CURTIS 1952).

5. Zusammenfassung

Die Phänomorphologie von vier epiphytischen Columnneen (Gesneriaceae: *C. oerstediana*, *C. microphylla*, *C. verecunda*, *C. lepidocaula*) wurde auf 12 Bäumen der Gattung *Ficus* (Moraceae) in einem nahezu ganzjährig perhumiden, prämontanem Regenwald nahe der biologischen Station der Reserva Forestal de San Ramon, Provinz Alajuela, Costa Rica, Zentralamerika über die Zeitspanne von Februar 1991 bis Juni 1992 analysiert.

Die Wuchsorte der Gesneriaceen wurden exemplarisch innerhalb eines Phorophyten (*Ficus jimenezii*) auf 870 m üNN mit Hilfe einer automatischen Meßeinrichtung klimatologisch charakterisiert. Die Anlage sammelte an 14 verschiedenen Stellen des Baumes kontinuierlich Daten über die Lufttemperatur, die relative Luftfeuchtigkeit, die Beleuchtungsstärke und die Windgeschwindigkeit. Es wurden Gradienten aller Faktoren zwischen Erdboden und Kronendach und zwischen Astnähe und freiem Luftraum zwischen den Ästen festgestellt. Die Größe der Gradienten hing von der Auflage, dem Bewuchs, dem Durchmesser und der Steigung der jeweiligen Astabschnitte ab. Lichtlücken und Windschneisen wirkten sich lokal zusätzlich aus. Im allgemeinen nahmen die Lufttemperatur, die Windgeschwindigkeit, die Beleuchtungsstärke sowie der relative Lichtgenuß vom Erdboden bis zum Kronendach zu, während die relative Luftfeuchtigkeit abnahm. Die Humus- und Epiphytenansammlungen innerhalb der Baumkrone sorgten für eine Pufferung der Klimaschwankungen, so daß das Klima in manchen Bereichen innerhalb der Baumkronen dem Klima in Erdbodennähe sehr ähnlich sein konnte. Die Temperatur nahm mit dem Abstand zum Substrat zu, die relative Luftfeuchtigkeit entsprechend ab.

Im Jahresdurchschnitt betrugen die Temperaturschwankungen im Kronenbereich weniger als 2°C und die relative Luftfeuchtigkeit blieb im Tagesverlauf stets über 85%. In der warmen und trockenen Jahreszeit von Januar bis April kamen Extremklimaereignisse vor, die bis in die feuchte Jahreszeit Ende Mai hineinreichten. An solchen Tagen sank die relative Luftfeuchtigkeit bis in die Strauchschicht auf 85% und bis 10 m unterhalb des Kronendaches auf 55% ab.

Im Untersuchungszeitraum wurden in regelmäßigen Zeitabschnitten Wuchsformenschemata von 30 Exemplaren der Columnneen angefertigt. Es wurde festgestellt, daß sich die Länge der Internodien in der Trockenzeit verkürzt und die Columnneen nur zu Beginn der Regenzeit neue Seitenzweige ausbilden. Somit konnte aufgrund der Internodienlängenperiodizität und der charakteristischen Narbenmorphologie der Columnneen auch nachträglich das Alter jedes

Internodiums bestimmt werden. Zudem ließ sich feststellen, wann und in welchem Ausmaß die Pflanzen geblüht und gefruchtet hatten.

Der modifizierende Einfluß des Klimas auf die Phänomorphologie der Untersuchungsobjekte ging insbesondere von Tagen mit extremen Temperaturen und extremen relativen Luftfeuchtigkeiten aus. Durch Trockenheit und hohe Temperaturen wurde die Lebensdauer der Apikalmeristeme verringert, der Verzweigungsgrad erhöht und damit die Gestalt der gesamten Pflanze beeinflusst.

Der Jahreszuwachs der Columneen war proportional, die Blattdichte umgekehrt proportional zum relativen Lichtgenuß des Wuchsortes. Der Einfluß des Windes konnte aufgrund der multifaktoriellen Verknüpfungen der Parameter nicht präzise erfaßt werden. Es wird vermutet, daß die Bedeutung des Wind insbesondere in einer Steigerung der Evaporation liegt.

Der Reproduktionserfolg, besonders bei *C. oerstediana*, war von vielen Faktoren der Pflanze selber, aber auch vom Mikroklima der Wuchsorte abhängig. Hohe Temperaturen und geringe relative Luftfeuchtigkeit wirkten sich sowohl auf den Verzweigungsgrad als auch auf die Reproduktionsrate steigernd aus. Wegen der Beeinflussung der Gestalt der Halbsträucher wird vermutet, daß damit die Attraktivität der vogelbestäubten Pflanzen ebenso beeinflusst wird.

6. Resumen

Se estudió la fenomorfología de cuatro especies epífitas del género *Columnnea* (Gesneriaceae: *C. oerstediana*, *C. microphylla*, *C. verecunda*, *C. lepidocaula*) en 12 árboles del género *Ficus* (Moraceae) en un bosque tropical premontano cerca de la estación biológica de la Reserva Forestal de San Ramon, provincia Alajuela, Costa Rica.

Uno de los forófitos, de la especie *Ficus jimenezii* STANDL., fue escogido para caracterizar el microclima dentro de un árbol desde el estrato arbustivo hasta la periferia de la copa, para detectar posibles correlaciones entre la fenomorfología de las especies de *Columnnea* estudiadas y el microclima de sus sitios de crecimiento.

La registración del microclima fue efectuado mediante un equipo climatológico automático que colectó datos desde febrero de 1991 hasta junio de 1992 continuos de 14 sitios diferentes de la copa del forófito. Fueron medidos la temperatura del aire, la humedad relativa, la intensidad luminosa y la velocidad del viento.

Para todos los factores climatológicos, fueron verificados gradientes entre el estrato arbustivo y la periferia de la copa, y también entre la superficie de las ramas mayores y el espacio libre dentro de la copa. La extensión de estos gradientes depende de la cobertura (humus y epífitas), del diámetro y del ángulo de elevación de las ramas. Claros en la copa y pasillos del viento afectan al microclima además.

Por lo general, la temperatura, la velocidad del viento y la intensidad luminosa aumentan desde el suelo hasta la copa, mientras que la humedad relativa descende. El promedio anual de la variación de la temperatura en la copa es menos que 2°C. El medio de la humedad relativa se quedó arriba de 85%.

Como consecuencia de la acumulación de humus y epífitas, que causa una atenuación de la variabilidad del microclima, ciertos sitios dentro de la copa se parecen en su microclima al estrato arbustivo. Cerca de las ramas la humedad relativa es mas alta y la temperatura es menor que la del espacio libre de la copa.

Durante la estación seca - desde enero hasta abril y aun mayo - ocurren eventos climaticos extremos. En estos casos la humedad relativa puede llegar a 85% en el estrato arbustivo y a 55% en la periferia de la copa.

Durante el período de investigación, fueron elaboradas periódicamente esquemas fenomorfológicas de las cuatro especies de *Columnnea* investigadas.

Se encontró que los internodios son mas cortos en la estación seca y las Columneas producen retoños laterales nuevos solamente al principio de la estación lluviosa. Por lo tanto, fue posible determinar posteriormente la edad de cada internodio a base de la "Internodienlängeperiodizität" (periodicidad de la longitud de los internodios) y la morfología característica de los nodios, y además el numero de flores y frutos de cada año.

La influencia del microclima sobre la fenomorfología de las epifitas investigadas se atribuye especialmente a días con temperaturas extremas y sequedad extrema. La longevidad de los meristemas apicales descende drásticamente por efecto de sequía y temperaturas altas. Como consecuencia, el grado de ramificación aumenta y el aspecto de las plantas cambia.

La tasa de incremento anual de las Columneas es directamente proporcional a la luminosidad relativa. En contrario, la densidad del follaje es mas grande en sitios mas sombreados. Se supone que la significación del viento sea especialmente el aumento de la evaporación.

El éxito de la reproducción, especialmente de *C. oerstediana*, depende de algunos factores de la planta y, además, del microclima. Temperaturas altas y poca humedad relativa aumentan el grado de ramificación y la tasa de reproducción.

7. Literaturverzeichnis

- ALLEN, L.H. & E. LEMON & L. MÜLLER (1972): Environment of a Costa Rican Forest. *Ecology* 53 (1): 102-111.
- ANDERSON, M.C. (1964): Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.* 52: 27-41.
- BAAS, P. & R.E. VETTER (eds.) (1989): Growth rings in tropical trees. Proceedings of the joint session of IUFRO P.5.05 Tree ring analysis and IAWA on age and growth rate determination in tropical trees, 18.05.1988. Sao Paulo, Brazil, 174 S.
- BENNETT, B.C. (1986): Patchiness, diversity and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9 (1): 70-75.
- BENTHAM, G. (1867): *Monopyle macrocarpa* - Hooker's Icones Plantarum, London, 11: 85-88.
- BENZING, D.H. (1980): The biology of the Bromeliads. Mad River Press, Eureka, California, USA, 305 S.
- BENZING, D.H. (1981 a): Mineral Nutrition of epiphytes: an appraisal of adaptive features. *Selbyana* 5 (3.4): 219-223.
- BENZING, D.H. (1981 b): Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among Angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana* 5: 248-255.
- BENZING, D.H. (1986): The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9 (1): 23-43.
- BENZING, D.H. (1987): Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard* 74 (2): 183-204.
- BENZING, D.H. (1989): The evolution of epiphytism. In LÜTTGE, U. (ed.): *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin, 270 S.
- BENZING, D.H. (1990): *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge, 354 S.
- BENZING, D.H. & W.E. FRIEDMAN (1981): Mycotrophy: its occurrence and possible significance among epiphytic Orchidaceae. *Selbyana* 5 (3.4): 243-247.
- BENZING, D.H. & D.W. OTT (1981): Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae und Orchidaceae: its origin and significance. *Biotropica* 13 (2): 131-140.
- BENZING, D.H. & J. SEEMANN (1978): Nutritional piracy and host decline: A new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana* 2 (2,3): 133-148.
- BIEBL, R. (1964): Austrocknungsresistenz tropischer Urwaldmoose auf Puerto Rico. *Protoplasma* 59: 277-297.
- BOVEY, R.W. & J.D. DIAZ-COLON (1969): Occurrence of plant growth inhibitors in tropical and subtropical vegetation. *Physiol. Plant* 22: 253-259.

- BUCKLEY, R.C. & R.T. CORLETT & P.J. GRUBB (1980): Are the xeromorphic trees of tropical upper montane rain forests drought-resistant? *Biotropica* 12 (2): 124-136.
- BURGER, W. (1977): Moraceae. In: BURGER, W.(ed.): *Flora of Costa Rica*. Fieldiana Botany 40: 94-215.
- CATLING, P.M., V.R. BROWNELL & L.P. LEFKOVITCH (1986): Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization and association. *Lindleyana* 1 (3): 194-202.
- CATLING, P.M. & L.P. LEFKOVITCH (1989): Association of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21 (1): 35-40.
- CHASE, M. W. (1987): Obligate twig epiphytism in the Oncidiinae and other neotropical orchids. *Selbyana* 10 (1): 24-30.
- HAZDON, R.L. & N. FETTER (1984 b): Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553-564.
- HAZDON, R.L. & N. FETTER (1984 a): Light environments of tropical forests. In: MEDINA, E., H.A. MOONEY & C. VÁZQUEZ-YÁNES (eds.): *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 27-36.
- CORNELISSEN, H. & H. TER STEEGE (1986): Vertical distribution of epiphytes in a rainforest of Guiana, *Flora of the Guianas Newsletter* No. 3, Special Workshop Issue: 17-19.
- CURTIS, J.T. (1952): Outline for ecological life history studies of vascular epiphytic plants. *Ecology* 33 (4): 550-558.
- DECAISNE, J. (1849): *Campana grandiflora*. *Revue Horticole Paris* 13: 141-244.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1976): Aspirations-Psychrometer-Tafeln. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 238 S.
- DIETRICH, W.E., D.M. WINDSOR & T. DUNNE (1983): Geology, climate, and hydrology of Barro Colorado Island. In: LEIGH, E.G., A.S. RAND & D.M. WINDSOR (eds.): *The ecology of a tropical rain forest, seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Inst. Press, Washington, 468 S.
- DIRMHIRN, I. (1961): Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest, Uganda. III. Light intensity at different levels. *Trans. Royal Entomol. Soc. London* 113: 270-274.
- DONNELL SMITH, J. (1912): Undescribed plants from Guatemala and other Central American Republics 35. *Botanical Gazette, Crawfordsville* 54: 238-241.
- DONNELL SMITH, J. (1916): Undescribed plants from Guatemala and other Central American Republics 39. *Botanical Gazette, Crawfordsville* 61: 377-386.
- DUDGEON, W. (1923): Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, Western Himalayas. Preliminary note. *Indian Bot. Society, Bangalore*, 3 (9,10): 270-272.

- FRAHM, J.P. & H. KÜRSCHNER (1989): Was Moose auf die Bäume treibt. *Forschung, Mitteilungen der DFG* 4: 18-22.
- FREIBERG, E. (1994): Stickstofffixierung in der Phyllosphäre tropischer Regenwaldpflanzen in Costa Rica. Dissertation, Abteilung Spezielle Botanik, Universität Ulm.
- FREIBERG, M. (1989): Standortpräferenzen von vaskulären Epiphyten in einem Tropischen Regenwald von Französisch-Gayana. Diplomarbeit, Institut für Systematische Botanik und Geobotanik, Freie Universität Berlin.
- FREIBERG, M. (1994): Spatial Distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* (in press).
- FRITSCH, K. (1914): Beitrag zur Kenntnis der Gesnerioideae. *Bot. Jahrb. Syst.* 50: 392-439.
- GENTRY, A.H. & C.H. DODSON (1987): Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- GIBSON, D.N. (1974): Gesneriaceae. In: STANDLEY, P.C., L.O. WILLIAMS & D.N. GIBSON (eds.): *Flora of Guatemala*. Fieldiana Botany, Field Museum of Natural History, USA 24(10): 240-313.
- GOMEZ LAURITO, J. & R. ORTIZ VARGAS (1991): Lista preliminar de plantas de la Reserva Forestal de San Ramon. In: ORTIZ VARGAS, R. (ed.): *Memoria de investigación Reserva Forestal de San Ramon*, Universidad de Costa Rica, Sede de Occidente. Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica, 23-36.
- GRACE, J. (1989): Measurement of wind speed near vegetation. In: PEARCY, R.W., J. EHRLINGER, H.A. MOONEY & P.W. RUNDEL (eds.): *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, New York, 57-73.
- GRIFFITHS, H., J.A.C. SMITH, M.E. BASSETT & N.M. GRIFFITHS (1985): Ecophysiology and habitat preference of Trinidadian epiphytic bromeliads. In: *Tropical Rainforest: The Leeds Symposium*, pp. 117-122.
- GRUBB, P.J. & T.C. WHITMORE (1967): A comparison of montane and lowland forest in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *J. Ecol.* 55: 33-57.
- HANSTEIN, J. (1853): Die Gesneraceen des Königlichen Herbariums und der Gärten zu Berlin. Vorbemerkung. *Linnaea* 26: 145-216.
- HANSTEIN, J. (1865): Die Gesneraceen des Königlichen Herbariums und der Gärten zu Berlin. II. Abschnitt: Gattungen und Arten, 3. Stück: Die Eugesnerien. Rhytidophyllen und Beslerien. *Linnaea* 34: 225-462.
- HEGNAUER, R. (1964): *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel und Stuttgart, 3 Vols.
- HEMSLEY, W.B. (1882): *Biologia centrali-americana* 2: 472-485.

- HOFSTEDE, R.G.M., J.H.D. WOLF & D.H. BENZING (1993): Epiphytic biomass and nutrient status of a colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14: 37-45.
- HÖGERMANN, C. (1990): Untersuchungen zur Korrelation zwischen Leitbündeldichte an tropischen Vertretern von 79 Species aus dem Regenwald von Venezolanisch-Guayana. *Flora* 184: 1-14.
- HOSOKAWA, T. (1943): Studies on the life-forms of vascular epiphytes and the Flora of Ponape, Micronesia. *Trans. Nat. Hist. Soc. Taiwan* 33 (234-236): 36-139.
- INGRAM, S.W. & N.M. NADKARNI (1993): Composition and Distribution of Epiphytic Organic Matter in a Neotropical Cloud Forest, Costa Rica. *Biotropica* 25 (4): 370-381.
- JANZEN, D.H. (1974): Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak: Mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6 (4): 237-259.
- JOHANSSON, D.R. (1974): Ecology of vascular epiphytes in West African rainforest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-129.
- JOHANSSON, D.R. (1975): Ecology of epiphytic orchids in West African rain forest. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 44: 125-136.
- JORDAN, C.F. & R. HERRERA (1981): Tropical rain forests: Are nutrients really critical? *The American Naturalist* 117 (2): 167-180.
- KAHLER, M.L. & G. MAUL (1991): Alle Gestalten sind ähnlich, Goethes Metamorphose der Pflanzen. *Klassikerstätten zu Weimar*, 104 S.
- KELLY, D.L. (1985): Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *J. of Biogeography* 12: 223-241.
- KLINGE, H. (1966): Humus im Kronenraum tropischer Wälder. *Umschau Wiss. Techn.* 66 (4): 123-126.
- KRESS, W.J. (1986): The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9 (1): 2-22.
- LEEUWENBERG, A.J.M. (1959): Notes on American Gesneriaceae. *Acta Bot. Neerl.* 8: 43-53.
- LESICA, P. & R.K. ANTIBUS (1990): The Occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican rain forests. *Biotropica* 22 (3): 250-258.
- LOCHER, F. (1992): *Numerische Mathematik*. Springer Verlag, Berlin, 401 S.
- LONG, R.W. & O. LAKELA (1971): *A flora of tropical Florida*. Univ. of Miami Press, Coral Gables, Fla., 962 S.
- LONGINO, J.T. (1986): Ants provide substrate for epiphytes. *Selbyana* 9 (1): 100-103.
- LÜCKING, R. (1994): *Foliikole Flechten und ihre Mikrohabitatpräferenzen in einem tropischen Regenwald in Costa Rica*. Dissertation, Abteilung Spezielle Botanik, Universität Ulm.

- LUDLOW, M.M. (1982): Measurement of solar radiation, temperature and humidity. In: COOMBS, J. & D.O. HALL (eds.): *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford, 5-57.
- MADISON, M. (1977): Vascular Epiphytes: Their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 1 (2): 1-13.
- MADISON, M. (1979): Additional observations on ant-gardens in Amazonia. *Selbyana* 5 (2): 107-115.
- MARTIUS, C.F.P v. (1829): *Nova genera et species plantarum*, 53-59.
- MORTON, C.V. (1938): Gesneriaceae. In: STANDLEY, P.C. (ed.): *Flora of Costa Rica*. Field Museum of Natural History, Chicago 18: 1137-1187.
- MORTON, C.V. (1942): New Gesneriaceae from Panama. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 29 (1): 35-58.
- MORTON, C.V. (1944): Las especies sudamericanas del genero *Monopyle*. *Revista Universitaria de la Universidad Nacional del Cuzco, Peru* 23 (87): 98-116.
- NADKARNI, N.M. (1984): Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16 (4): 249-256.
- NADKARNI, N.M. (1986): The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to the alteration of precipitation chemistry. *Selbyana* 9 (1): 44-51.
- NADKARNI, N.M. & T.J. MATELSON (1992): Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24 (1): 24-30.
- OBERBAUER, S.F., D.A. CLARK, D.B. CLARK & M. QUESADA (1989): Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiology* 5: 13-23.
- OBERBAUER, S.F., D.B. CLARK, D.A. CLARK & M. QUESADA (1988): Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75: 207-212.
- OERSTED, A.S. (1861): *Centralamericas Gesneraceer, et systematisk, plantegeographisk Bidrag til Centralamerikas Flora*. Vidensk. Selskabs Skrifter, Naturvidenskabelig og Mathematisk afdeling 5 (5): 75-152.
- ORSHAN, G. (ed.) (1989): *Plant Pheno-morphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, 404 S.
- PEARCY, R.W. (1989): Radiation and light measurement. In: PEARCY, R.W., J. EHRLINGER, H.A. MOONEY & P.W. RUNDEL (eds.): *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, New York, 97-116.
- PERRY, D.R. (1978): A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10 (2): 155-157.
- PERRY, D.R. & J. WILLIAMS (1981): The tropical rain forest canopy: a method providing total access. *Biotropica* 13 (4): 283-285.

- PÓCS, T. (1980): The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26 (1-2): 143-167.
- PÓCS, T. (1982): Tropical Forest Bryophytes. In: SMITH, A.E.J. (ed.): *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, 511 S.
- REGEL, E. (1848): Über die Gattungen der Gesnereen. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*, Regensburg 15: 241-252.
- RICH, P.M. (1989): A manual for analysis of hemispherical canopy photography, Los Alamos National Laboratory, New Mexico, 66 S.
- RUINEN, J. (1953): Epiphytosis. *Ann. Bogor.* 1 (2): 101-157.
- SACHS, L. (1992): *Angewandte Statistik*. Springer Verlag, Berlin, 846 S.
- SANFORD, W.W. (1968): Distribution of epiphytic orchids in semi deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *J. Ecol.* 56: 697-705.
- SCHAEFER, M. & W. TISCHLER (1983): *Wörterbücher der Biologie: Ökologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 354 S.
- SCHIMPER, A.F.W. (1888): Die epiphytische Vegetation Amerikas. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*, Heft 2, Jena.
- SCHLEDDE, R. (1980): Konstant-Temperatur-Anemometer. *Messen + Prüfen*, Oktober 1980: 679-683.
- SINCLAIR, R. (1984): Water Relations of tropical Epiphytes. III. Evidence for crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 35 (150): 1-7.
- SKOG, L.E. (1974): New Peruvian Gesneriaceae. *Phytologia* 28 (3): 233-240.
- SKOG, L.E. (1978): Gesneriaceae. In: WOODSON, R.E. & W. SCHERY (eds.): *Flora of Panama*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65 (3): 783-998.
- SMITH, A.P., K.P. HOGAN & J.R. IDOL (1992): Spatial and Temporal Patterns of Light and Canopy Structure in a Lowland Tropical Moist Forest. *Biotropica* 24 (4): 503-511.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981): *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W. Freeman & Co., New York, 859 S.
- SPRAGUE, T.A. (1911): *Columna gloriosa*. *Curtis's Botanical Magazine*, London 7.
- STILES, F.G. & A.F. SKUTCH (1989): *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, New York, 511 S.
- STILES, F.G. & C.E. FREEMAN (1993): Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25 (2): 191-205.
- STRONG, D.R.Jr. (1977): Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *J. Biogeography* 4: 215-218.

- SUGDEN, A.M. (1981): Aspects of vascular epiphytes in two colombian cloud forests. II. Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serrania de Macuira. *Selbyana* 5 (3,4): 264-273.
- TER STEEGE, H. & H. CORNELISSEN (1989): Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21 (4): 331-339.
- TOMLINSON B.P. (1986): The biology of trees native to tropical Florida. Harvard University Printing Office, Allston, Mass., USA, 482 S.
- TROLL, W. (1935): Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Band 1, Teil 1: Vegetationsorgane. Berlin, 955 S.
- ULE, E. (1901): Ameisengärten im Amazonasgebiet. *Bot. Jahrb. Syst.* 30: 45-52.
- VALDIVIA, P.E.Q. (1977): Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz, No.4: Las epifitas. *Biotica* 2 (1): 55-81.
- VANCE, E.D. & N.M. NADKARNI (1990): Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest. *Soil. Biol. Biochem.* 22 (5): 677-684.
- WALTER, H. (1973): Die Vegetation der Erde. Band I. Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- WALTER, H. & H. STRAKA (1970): Einführung in die Phytologie, Band 3, Grundlagen der Pflanzenverbreitung, 2. Teil: Arealkunde (Floristisch-historische Geobotanik). Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 478 S.
- WEBER, A. (1982): Evolution and radiation of the pair-flowered cyme in Gesneriaceae. *Australian Systematic Botany Society Newsletter* 30: 23-41.
- WEBERLING, F. (1981): Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 391 S.
- WENT, F.W. (1940): Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 50: 1-98.
- WIEHLER, H. (1973): One hundred transfers from *Alloplectus* and *Columnea*. *Phytologia* 27 (5): 309-329.
- WIEHLER, H. (1975 a): *Neomortonia*, a New Genus in the Gesneriaceae. *Selbyana* 1 (1): 16-21.
- WIEHLER, H. (1975 b): The Reestablishment of *Moussonia* REGEL (Gesneriaceae). *Selbyana* 1 (1): 22-31.
- WIEHLER, H. (1975 c): *Rufodorsia*, a new Central-American Genus in the Gesneriaceae. *Selbyana* 1 (2): 138-149.
- WIEHLER, H. (1975 d): *Besleria* L. and the Reestablishment of *Gasteranthus* BENTH. (Gesneriaceae). *Selbyana* 1 (2): 150-156.
- WIEHLER, H. (1977): New genera and species of Gesneriaceae from the Neotropics. *Selbyana* 2 (1): 67-132.

- WINKLER, J. (1994): Zum Zweigabwurf von *Castilla elastica* Sessé in *Cerv. ssp. costaricana* (Liebm.) C.C.Berg - Abscission und Pseudoabscission - Dissertation, Abteilung Spezielle Botanik, Universität Ulm.
- WOLF, J.D.H. (1993 a): Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes. I. Lower montane communities. *Phytocoenologia* 22 (1): 1-52.
- WOLF, J.D.H. (1993 b): Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes. II. Upper montane communities. *Phytocoenologia* 22 (1): 53-103.
- YEATON, R.I. & D.E. GLADSTONE (1982): The pattern of colonisation of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica* 14 (2): 137-140.
- ZIMMERMAN, J.K. & I.C. OLMSTED (1992): Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24 (2): 402-407.

8. Danksagung

Es ist mir eine Ehre, an erster Stelle mich bei meinem Doktorvater, Herren Prof. Dr. F. Weberling, für die Betreuung der Arbeit und die anregenden Diskussionen zu danken. Herrn Prof. Dr. G. Gottsberger danke ich für das wachsende Interesse an meiner Arbeit.

Den Mitarbeitern der Abteilung Spezielle Botanik, die mir mit Rat und Tat beiseite standen, und denen des Botanischen Gartens der Universität Ulm, die die Epiphyten in Kultur nahmen, möchte ich mich herzlich bedanken.

Den Mitarbeitern der Elektronikabteilung der Universität Ulm gebührt mein besonderer Dank für die gute und hilfreiche Zusammenarbeit bei der Entwicklung und dem Bau der elektronischen Meßtechnik. Ohne ihren Einsatz wäre das Mikroklimaprojekt unter tropischen Bedingungen kaum durchführbar gewesen.

Während der Feldarbeit in Costa Rica fand ich bei den Mitarbeitern des Sede Occidente der Universidad de Costa Rica, die die Station in der Reserva Forestal de San Ramon leiten, liebe Gastfreundschaft. Der Direktor der Station, Rodolfo Ortiz, fand immer ein offenes Ohr für Anregungen und bewies immer wieder sein Organisationstalent. Bei Victor Mora bedanke ich mich für die freundschaftliche Hilfe an der Station.

Mit Andrea und Robert Lücking verband mich der Teamgeist des Tropenökologen. Beiden danke ich herzlich für konstruktive Kritik.

Meine Frau Elke motivierte mich stets aufs Neue und sorgte für nie versiegende Quellen der Inspiration. Durch meine alte und meine erweiterte Familie wurde mir eine fortdauernde, ideelle Unterstützung zu Teil. Außerdem wäre ohne sie der transatlantische Ersatzteilverkehr nicht möglich gewesen. Bei meinem Bruder Torsten, bei Susanne Schweiger und bei Matthias Schlierkamp möchte ich mich für die Feldassistenz und ihre Hilfe beim Erstellen der Wegekarte der RFSR bedanken.

Finanziell und ideell wurde ich von der Studienstiftung des deutschen Volkes unterstützt.

9. Lebenslauf

- Name: Martin Freiberg
- Anschrift: Kapellengasse 20, 89077 Ulm
- Geburtstag und -ort: 19.11.1963, Dortmund
- Staatsangehörigkeit: deutsch
- Familienstand: verheiratet seit dem 11. Juni 1993
- Schulbildung:
- 1970-1974: Eichendorff-Grundschule in Lünen-Horstmar (Westfalen)
 - 1975-1983: Freiherr-v.-Stein-Gymnasium Lünen, Abitur im Juni 1983
- Berufsausbildung:
- Sommer 1983 bis Frühjahr 1984: Praktikum beim Garten- und Friedhofsamt sowie dem Hochbauamt der Stadt Lünen
 - SS 1984-WS 1987/88: Biologiestudium an der FU-Berlin (P.D. Dr. Lack, Prof. Dr. Frey, Prof. Dr. Wachmann); Förderung durch die Studienstiftung des Deutschen Volkes
 - Juni-August 1987: Forschungstätigkeit in Saül, Französisch-Guyana für Diplomarbeit "Standortpräferenzen von vaskulären Epiphyten in Französisch-Guyana"
 - Januar-Dezember 1988: Biologiestudium an der University of Miami, (Florida, USA) Schwerpunkt Tropenbiologie (Prof. Dr. McKey, Prof. Dr. Janos, Prof. Dr. Savage); gefördert von der Fulbright-Kommission.
 - Abschluß Dezember 1988 mit "Master of Science"
 - August 1989: Diplom an der FU-Berlin
 - 1990-1994: Doktorarbeit an der Universität Ulm bei Prof. Weberling, gefördert von der Studienstiftung des Deutschen Volkes
 - Januar 1991 - Juli 1992: Freilandarbeit für Dissertation in der Reserva Forestal de San Ramon, Costa Rica, Zentralamerika
- Veröffentlichungen:
- Poster für GTÖ-Tagung Berlin im Februar 1993: "Eine Methode zur dreidimensionalen Mikroklimaerfassung in tropischen Bäumen"
 - "Spatial-distribution of vascular epiphytes in French-Guyana", Biotropica, in press
- Sprachkenntnisse:
- Englisch und Spanisch, Grundkenntnisse in Französisch, Großes Latein
 - Programmiersprache Turbo Pascal
- Außerberufliche Interessen: Makrophotographie, Tanz, Wandern, Epiphytenkultur

