

Diversität epiphytischer Moose eines westandinen Bergregenwaldes in Ecuador

Ute Müller & Jan-Peter Frahm

Botanisches Institut der Universität Bonn, Meckenheimer Allee 170, D 53115 Bonn

Zusammenfassung: In einem Bergregenwald 110 km SW Quito in etwa 2000 m Höhe wurden die epiphytischen Moose des Stamm- und Kronenbereichs untersucht. Insgesamt wurden an 10 Bäumen 65 Arten (24 Laubmoos-, 41 Lebermoosarten) festgestellt. Die Moosflora der Stammbereiche zeigt bei 14 Arten insgesamt Übereinstimmungen bis zu 80% in der Artenzusammensetzung. Die Moosflora der Äste besteht aus 58 Arten. Bis auf die Äste derselben Bäume weisen die Äste unterschiedlicher Bäume nur eine Übereinstimmung von < 40% auf. Bei den untersuchten Zweigen ist die Übereinstimmung noch geringer. Auf ihnen wurden 24 Arten gefunden. Korrelationsanalysen zwischen Standortfaktoren und der Artenzahl wiesen keine signifikanten Beziehungen zwischen der Artenzahl und der Astdicke, der Astinklination und der Meereshöhe auf. Dagegen besteht eine Korrelation zwischen abnehmender Artenzahl und zunehmendem pH-Wert der Borke. Das durchschnittliche Trockengewicht der epiphytischen Moose beträgt im Stammbereich 80g/m², im Astbereich 1873 g/m² und im Zweigbereich 1230 g/m². Die durchschnittliche Wasserspeicherkapazität epiphytischer Moose beträgt im Stammbereich 0,57 l/m², im Astbereich 19,5 l/m² und im Zweigbereich 4,16 l/m², d.h. im Astbereich das Zehnfache des Trockengewichtes, im Zweigbereich das Dreifache. Ein mittlerer 27 m hoher Baum trägt im Durchschnitt 65,4 kg Trockengewicht epiphytischer Moose, die 669 l Wasser speichern können. Die Phytomasse pro Hektar wird auf 10600 kg geschätzt.

Abstract: The epiphytic bryophytes on tree trunks as well on branches and twigs of the canopy were studied in a montane rain forest in the Andes 110 km SW of Quito at about 2000 m elevation. Ten trees were examined on which 65 species (24 mosses and 41 liverworts) were found. The bryophyte flora of the stems consists of 14 species and is related on a level of up to 80%. The branches are inhabited by 58 species. The composition of species on branches of different trees (except those from the same trees) have a correspondence of less than 40%. The correspondence of the bryophytes on twigs of different trees is even lower. Twigs are inhabited by 24 species. Correlation analysis between species numbers and ecological factors revealed no significant correlation between species number and branch diameter, branch exposition and elevation. However, a correlation was found between increasing pH of the bark and decreasing species numbers. The average dry weight of epiphytic bryophytes was 80g/m² on trunks, 1873 g/m² on branches and 1230 g/m² on twigs. The average water storing capacity of epiphytic bryophytes is 0.57 l/m² on trunks, 19,5l/m² on branches and 4.16 l/m² on twigs and is thus ten times of the dry weight on branches but three times of dry weight on twigs. A representative tree of 27 m height has an average 65,4 kg dry weight of epiphytic bryophytes, which can store 669 liters of water. 10600 kg phytomass per hectare are estimated .

1. EINLEITUNG

Im Rahmen eines dreimonatigen Studienaufenthaltes im Herbst 1996 wurde in einem westandinen Bergregenwald in Ecuador die epiphytische Moosflora erfaßt. Die Untersuchungen sollten Aufschluß über folgende Fragestellungen geben:

- Wieviele und welche Moosarten kommen im Untersuchungsplot und an ausgewählten Trägerbäumen im Untersuchungsgebiet vor?
- Wie ist die räumliche Anordnung der Moose auf den einzelnen Ästen? Lassen sich hieraus möglicherweise gewisse Verteilungsmuster erkennen?
- Gibt es bestimmte Standortfaktoren (Astinklination/Borken-pH etc.) die die Art und/oder Zahl der vorkommenden Moose beeinflussen?
- Welche Phytomasse haben die Moose auf den einzelnen Ästen und wie hoch ist ihre Wasserspeicherkapazität?

Das Untersuchungsgebiet, die Reserva Otonga, befindet sich am Andenwesthang Ecuadors. Etwa 110 km südwestlich von Quito, in der Provinz Cotopaxi gelegen, erstreckt es sich über eine Höhenausdehnung von 1600-2200 m ü. NN und nimmt eine Größe von etwa 500 ha ein. Das sich in privatem Besitz befindliche geschützte Gebiet besteht zu annähernd 100% aus Primärwald.

Seit April 1996 werden in der Reserva mit Hilfe eines Thermohygrographen Temperatur- und Luftfeuchtedaten ermittelt, die das Gebiet durchaus als Nebelwald charakterisieren. Dabei liegt die mittlere Luftfeuchte mit 87-91% sehr hoch. Die durchschnittlichen Temperaturen bewegen sich zwischen 16,4° C und 17,6° C, wobei sich die Tagesschwankungen auf 6-7° C belaufen.

2. METHODIK

Für die Datenerfassung wurde die von Perry (1978) auf Canopy-Untersuchungen übertragene alpine Klettertechnik benutzt. Da dieses Verfahren jedoch keine horizontale Bewegung entlang des Astes ermöglicht, war es notwendig, für die vorliegenden Untersuchungen ein semistrukturelles Verfahren anzuwenden und die zu untersuchenden Äste mittels Teleskop- oder

Handsäge möglichst stammnah abzutrennen. Insgesamt konnten so 10 Bäume mit zusammen 13 Trägerästen in die Untersuchung eingehen. Bei den untersuchten Bäumen handelte es sich um:

- 1, 2. *Ficus cf. americana*
3. *Allophyllus cf. excelsus*
4. *Hieronima cf. macrocarpa*
5. *Myrcia cf. splendens*
6. *Croton cf. dacyoides*
- 7, 8. *Nectandra cf. acutifolia*
- 9, 10. *Myrcianthes cf. rhopaloides*

Die Datenerfassung erfolgte am Boden. Notiert wurden Baumhöhe, Stammumfang in Brusthöhe, Astansatzhöhe, Astlänge, Astumfänge im 2 m Abständen. Astexposition, Astinklination, Borkenstruktur, Deckungsgrad der Moose, Dicke der Humusaufgabe, sowie pH der Mooschicht und der Borke. Der pH-Wert wurde elektrometrisch in einer Suspension von zerkleinerten Borke und Aqua dest. (1:2,5) gemessen.

Zur Ermittlung der Wasserspeicherkapazität wurde jede Probe inklusive anhaftender Humusbestandteile tropfnass befeuchtet und mittels einer geeichten Präzisionswaage gewogen. Nach dreimaligem „Ausschlagen“ der Probe erfolgte eine erneute Wägung, wodurch der Gehalt des Interzeptionswassers festgestellt werden konnte. Anschließend wurde das Material auf einem mittels Gaskartuschen betriebenen Trockners bis zum Erreichen eines konstanten Gewichtes getrocknet. Auf diese Weise erfolgte die Bearbeitung von insgesamt 195 Moosproben.

3. ERGEBNISSE

3.1 Floristische Zusammensetzung

3.1.1 Artenzahl und -zusammensetzung im gesamten Untersuchungsgebiet

Im Untersuchungsgebiet konnten insgesamt 67 epiphytische Moosarten unterschieden werden, wobei es sich um 24 Laubmoos- und 42 Lebermoosarten handelt. Die nachgewiesenen Arten sind in Tabelle 1 und 2 zusammengestellt. Der Laub- Lebermoosindex liegt bei 0.59 und kennzeichnet sehr humide Verhältnisse.

Unter den Laubmoosen dominiert die Familie der Meteoraceae (24%) gefolgt von den Thamno-

Tab.1: Artenliste der in der Reserva Otonga gesammelten Laubmoose.

<i>Lindigia debilis</i>	Meteoriaceae
<i>Meteoridium</i> cf. <i>tenuissimum</i>	Meteoriaceae
<i>Pilotrichella flexilis</i>	Meteoriaceae
<i>Papillaria imponderosa</i>	Meteoriaceae
<i>Squamidium leucotrichum</i>	Meteoriaceae
<i>Squamidium</i> cf. <i>livens</i>	Meteoriaceae
<i>Acroporium pungens</i>	Sematophyllaceae
<i>Aptychella</i> spec.	Sematophyllaceae
<i>Sematophyllum galipense</i>	Sematophyllaceae
<i>Porotrichum</i> cf. <i>lancifrons</i>	Thamnobryaceae
<i>Porotrichum longirostre</i>	Thamnobryaceae
<i>Porotrichum</i> cf. <i>mutabile</i>	Thamnobryaceae
<i>Campylopus asperifolius</i>	Dicranaceae
<i>Holomitrium</i> cf. <i>sinuosum</i>	Dicranaceae
<i>Hemiragis aurea</i>	Callicostaceae
<i>Trachyxiphium</i> spec.	Callicostaceae
<i>Leiomela bartramioides</i>	Bartramiaceae
<i>Eurhynchium</i> cf. <i>remotifolium</i>	Brachytheciaceae
<i>Bryum</i> cf. <i>paradoxum</i>	Bryaceae
<i>Hypopterygium tamariscinum</i>	Hypopterygiaceae
<i>Macromitrium</i> cf. <i>longifolium</i>	Orthotrichaceae
<i>Leptodontium</i> spec.	Pottiaceae
<i>Prionodon densus</i>	Prionodontaceae
<i>Pterobryon densum</i>	Pterobryaceae

Tab. 2: Liste der in der Reserva Otonga aufgenommenen Lebermoose:

<i>Plagiochila</i> spec. I	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. II	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. III	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. IV	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. V	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. VI	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. VII	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. VIII	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. IX	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec.. X	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. XI	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. XII	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. XIII	Plagiochilaceae
<i>Plagiochila</i> spec. XIV	Plagiochilaceae
<i>Frullania convoluta</i>	Frullaniaceae
<i>Frullania</i> spec. I	Frullaniaceae

<i>Frullania</i> spec. II	Frullaniaceae
<i>Frullania</i> spec. III	Frullaniaceae
<i>Frullania</i> spec. IV	Frullaniaceae
<i>Frullanoides</i> spec.	Frullaniaceae
<i>Herbertus</i> spec. I	Herbertaceae
<i>Herbertus</i> spec. II	Herbertaceae
<i>Herbertus</i> spec. III	Herbertaceae
<i>Herbertus</i> spec. IV	Herbertaceae
<i>Herbertus</i> spec. V	Herbertaceae
<i>Herbertus</i> spec. VI	Herbertaceae
<i>Bazzania</i> spec. I	Lepidoziaceae
<i>Bazzania</i> spec. II	Lepidoziaceae
<i>Bazzania</i> spec. III	Lepidoziaceae
<i>Bazzania</i> spec. IV	Lepidoziaceae
<i>Bazzania</i> spec. V	Lepidoziaceae
<i>Bryopteris</i> spec. I	Lejeuneaceae
Holostipe Lejeuneaceae I	Lejeuneaceae
Holostipe Lejeuneaceae II	Lejeuneaceae
Holostipe Lejeuneaceae III	Lejeuneaceae
<i>Radula</i> spec. I	Radulaceae
<i>Radula</i> spec. II	Radulaceae
<i>Trichocolea tomentosa</i>	Trichocoleaceae
<i>Trichocolea</i> spec. I	Trichocoleaceae
<i>Lophocolea</i> spec. I	Lophocoleaceae
<i>Metzgeria</i> spec. I	Metzgeriaceae
unbestimmtes Lebermoos	

bryaceae (12%) und den Sematophyllaceae. Bei den Lebermoosen werden die meisten Vertreten von der Familie der Plagiochilaceae gestellt (34%). Herbertaceae und Frullaniaceae liegen mit jeweils 14% an zweiter und dritter Stelle.

3.1.2 Artenzahl und -zusammensetzung einzelner Äste im Vergleich

3.1.2.1 Vergleich der einzelnen Äste untereinander

Im Hinblick auf die Fragestellung nach eventuell auftretenden Verteilungsmustern wurden neben der Ermittlung des Artbestandes des gesamten Untersuchungsgebietes auch die Arten auf einzelnen Trägerbäumen untersucht. Dabei blieben Parameter wie Standort, Borkenbeschaffenheit, Inklination etc. zunächst unberücksichtigt.

Die Artenzusammensetzung wurden anhand des SØRENSEN-Indexes (Sørensen 1948) verglichen. Der sich hieraus ergebende Wert kann eine Größenordnung von 0-1 einnehmen, wobei eine 100% ige Übereinstimmung bezüglich des untersuchten Merkmals einem SØRENSEN-Index von 1 entspricht. Zur besseren Veranschaulichung wurden die ermittelten Werte in Gruppen zusammengefaßt und in den Abbildungen in unterschiedlichen Graustufen dargestellt.

Die größten Übereinstimmungen gab es zwischen den Ästen 8 und 9 (SØRENSEN-Index 0,42) sowie 11 und 12 (SØRENSEN-Index 0,46), die in der Tatsache begründet liegt, daß sie jeweils von dem selben Trägerbaum stammen (Abb. 1). Neben dem Gesamtartenbestand der Äste wurden die Äste in 2 Bereiche unterteilt: (a) den dicken Astbereich, reichend von der Schnittfläche bis zur ungefähren Daumendicke (15% des Schnittflächenumfangs), und (b) den daran an-

schließenden Feinastbereich.

In Abb. 2 sind die Ähnlichkeiten im Epiphytenbewuchs der dicken Astabschnitte berechnet worden. Insgesamt treten in diesem Bereich 58 unterschiedliche Arten auf. Dominierend ist mit 18,03% die Familie der Plagiochilaceae, gefolgt von der Familie der Herbertaceae mit 13,56%. In diesem Astbereich überschreitet der SØRENSEN-Index in keinem der Fälle den Wert 0,4, jedoch besitzen insgesamt acht Astpaare eine Ähnlichkeit von 31-40%. Die Verteilung dieser Astpaare ist jedoch keinem erkennbaren Muster unterlegen. Die im Gesamtvergleich aufgetretene Sonderstellung der Äste 8 und 9 sowie 11 und 12 ist bei dieser Ähnlichkeitsprüfung nicht zu beobachten. Das Astpaar 8/9 weist im Gegenteil lediglich eine Ähnlichkeit von 26%, das Paar 11/12 sogar nur von 11% auf.

Vergleicht man die Feinastbereiche der jeweiligen Trägeräste untereinander (Abb. 3), so liegt der SØRENSEN-Index des Astpaares 11/12 mit 0,67 weit über dem Durchschnitt. In knapp 80% aller untersuchten Fälle ist keinerlei Übereinstimmung unter den Ästen zu ermitteln. Unter den 24 auftretenden Arten dieses Bereiches dominiert die Familie der Frullaniaceae mit annähernd 38%. Daneben wurde die Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung der einzelnen Stammbereiche untereinander verglichen (Abb.4). In über 50% der untersuchten Fälle liegt keinerlei Übereinstimmung unter den Stammbereichen vor, die größte Ähnlichkeit ist mit 80% zwischen den Phorophyten III und IV festzustellen. Es handelt sich dabei aber weder um Phorophyten der gleichen Art, noch kommen sie auf dem gleichen Standort vor. Insgesamt treten im Stammbereich 14 verschiedene Moosarten auf, wobei die Familie der Plagiochilaceae mit 46,16% dominiert.

3.1.2.2 Korrelationsanalysen mit Standortfaktoren

Eine weitere Fragestellung der Arbeit befaßt sich mit dem möglichen Einfluß unterschiedlicher Standortfaktoren (Meereshöhe, Astinklination; Borken-pH, Astdicke) auf das Epiphytenwachstum. Diese wurde mit Hilfe von Korrelationsrechnungen ermittelt.

Der Korrelationskoeffizient $r(X,Y)$ drückt aus,

wie gut sich der Zusammenhang von X und Y als linearer Zusammenhang beschreiben läßt. Hier gilt $-1 \leq r \leq +1$, wobei $r = 0$ gar keinen, und $r = \pm 1$ einen sehr guten Zusammenhang darstellt. Die Größenordnung von r gibt also das Ausmaß des bestehenden Zusammenhanges beider Faktoren an, liefert jedoch keine Aussage über die jeweilige Signifikanz. Diese wird durch den „p-Wert“ angezeigt. Liegt $p < 0,05$, so sind die untersuchten Faktoren signifikant voneinander abhängig. Ist $p > 0,05$, so kann eine Zufälligkeit der dargestellten Ergebnisse nicht ausgeschlossen werden.

Betrachtet man die auf den Trägerästen vorkommenden Arten im Hinblick auf die entsprechenden Höhenlage des jeweiligen Phorophyten zwischen 1990 und 2160 m (Abb. 5), so weist die in der Graphik ersichtliche Trendlinie einen Korrelationskoeffizienten von $r = -0,3938$ auf. Mit dem Wert $p = 0,183$ ist der relativ mäßig ausgeprägte Trend zwischen abnehmender Artenzahl bei zunehmender Höhe über NN als nicht signifikant einzustufen. Generell geht man von einer Zunahme der Artenzahl mit der Meereshöhe aus.

Auch die Korrelationen zwischen Artenzahl/m² und Astumfang bzw. Astansatzhöhe sind anhand ihrer Koeffizienten von $r = -0,337$ bzw. $r = 0,27$ und den jeweiligen p-Werten von $p = 0,26$ bzw. $p = 0,37$ als unbedeutend anzusehen (Abb. 6 und Abb. 7).

Ähnlich sieht es auch hinsichtlich des Einflusses der Astinklination auf den Artenreichtum aus. Der Korrelationskoeffizient ist mit $r = -0,21$ als niedrig, und somit der Zusammenhang zwischen auftretender Artenzahl und Astneigung als gering einzustufen (Abb. 8). Man beachte allerdings, daß der Wert $p = 0,49$ eine sehr schlechte Signifikanz beschreibt.

Abbildung 9 verdeutlicht den Zusammenhang zwischen Artenzahl pro m² und pH-Wert der Phorophytenborke. Hier wird die Korrelation von abnehmender Artenzahl bei zunehmend basisch werdendem pH-Wert durch einen Koeffizienten von $r = -0,66$ beschrieben. Die Steigung der ermittelten Trendlinie liegt bei $s = -1,18$. Mit $p = 0,013$ ist dieser Zusammenhang als signifikant

	1990 m ü. NN			2050 m ü. NN		2090 m ü. NN			2165 m ü. NN			
	Ast 11	Ast 12	Ast 13	Ast 4	Ast 6	Ast 1	Ast 2	Ast 3	Ast 5	Ast 7	Ast 8	Ast 9
Ast 12	■	■	■									
Ast 13	■	■	■								Sørensen-Index: 0,0 - 0,1	■
Ast 4	■	■	■	■							0,11 - 0,2	■
Ast 6	■	■	■	■	■						0,21 - 0,3	■
Ast 1	■	■	■	■	■	■					0,31 - 0,4	■
Ast 2	■	■	■	■	■	■	■				0,41 - 0,5	■
Ast 3	■	■	■	■	■	■	■	■				
Ast 5	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
Ast 7	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
Ast 8	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Ast 9	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Ast 10	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Abb. 1: Ähnlichkeit der einzelnen Trägeräste untereinander, ausgedrückt anhand des SØRENSEN-Indexes.

	1990 m ü. NN			2050 m ü. NN		2090 m ü. NN			2165 m ü. NN			
	Ast 11/2	Ast 12/2	Ast 13/2	Ast 4/2	Ast 6/2	Ast 1/2	Ast 2/2	Ast 3/2	Ast 5/2	Ast 7/2	Ast 8/2	Ast 9/2
Ast 12/2	■	■	■									
Ast 13/2	■	■	■								Sørensen-Index: 0,0 - 0,1	■
Ast 4/2	■	■	■	■							0,11 - 0,2	■
Ast 6/2	■	■	■	■	■						0,21 - 0,3	■
Ast 1/2	■	■	■	■	■	■					0,31 - 0,4	■
Ast 2/2	■	■	■	■	■	■	■				0,41 - 0,5	■
Ast 3/2	■	■	■	■	■	■	■	■				
Ast 5/2	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
Ast 7/2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
Ast 8/2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Ast 9/2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Ast 10/2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Abb. 2: Ähnlichkeit der einzelnen Trägerastbereiche (Bereich 2) untereinander, ausgedrückt anhand des SØRENSEN-Indexes.

einzustufen, das heißt bezüglich der untersuchten pH-Wert-Spanne von 4-7 besteht eine gesicherte Abhängigkeit zwischen Artenzahl pro m² und pH-Wert der Phorophytenborke.

3.2 Trockengewicht und Wasserspeicherkapazität der Moose

Es wurde sowohl die maximale Wasserspeicherkapazität, der prozentuale Anteil des Interzeptionswassers sowie das eigentliche Trockengewicht aller 195 entnommenen Moosproben bestimmt. Daraus ließ sich für jeden Ast bzw. für

jeden Astbereich der maximale Wassergehalt und die aus der Moosauflage resultierende Gewichtsbelastung errechnen.

In Abb. 10 ist das durchschnittliche Trockengewicht pro m² Die niedrigsten Werte (80g/m²) wurden an den Stämmen gefunden (Bereich 1), gefolgt von den Zweigen (Bereich 3) mit 1230 g/m². Das Maximum mit 1,8 kg Trockengewicht pro m² fand sich auf den Ästen. Der Besatz mit epiphytischen Moosen auf den Ästen ist also 22 mal höher als an den Stämmen.

Abb. 11 zeigt die durchschnittliche, maximale Wasserspeicherkapazität der Moosauflage. Der

	1990 m.ü.NN		2050 m.ü.NN		2090 m.ü.NN				2165 m.ü.NN			
	Ast 11/3	Ast 12/3	Ast 13/3	Ast 4/3	Ast 6/3	Ast 1/3	Ast 2/3	Ast 3/3	Ast 5/3	Ast 7/3	Ast 8/3	Ast 9/3
Ast 12/3	■											
Ast 13/3	■	■									Sørensen-Index: 0,0 - 0,1	
Ast 4/3											0,11 - 0,2	■
Ast 6/3		■									0,21 - 0,3	■
Ast 1/3											0,31 - 0,4	■
Ast 2/3											0,41 - 0,7	■
Ast 3/3												
Ast 5/3												
Ast 7/3	■	■					■					
Ast 8/3												
Ast 9/3												
Ast 10/3	■	■										

Abb. 3: Ähnlichkeit der einzelnen Trägerastbereiche (Bereich 3) untereinander, ausgedrückt anhand des SØRENSEN-Indexes.

	1990 m.ü. NN		2050 m.ü. NN		2090 m.ü. NN				2165 m.ü. NN	
	Phoro. IX	Phoro. X	Phoro. III	Phoro. V	Phoro. I	Phoro. II	Phoro. IV	Phoro. VI	Phoro. VII	
Phoro. X	■									
Phoro. III	■							Sørensen-Index: 0,0 - 0,1		
Phoro. V			■					0,11 - 0,2	■	
Phoro. I								0,21 - 0,3	■	
Phoro. II								0,31 - 0,4	■	
Phoro. IV								0,41 - 0,5	■	
Phoro. VI								0,51 - 0,8	■	
Phoro. VII									■	
Phoro. VIII									■	

Abb. 4: Ähnlichkeit der einzelnen Trägerastbereiche (Bereich 1) untereinander, ausgedrückt anhand des SØRENSEN-Indexes.

Phytomasseverteilung entsprechend liegen die maximalen Werte mit 19,5 Liter/m² im Astbereich, wohingegen im Astbereich 4,16 Liter Wasser/m² gespeichert werden, wohingegen im Stammbereich nur 1,14 Liter Wasser/m² gespeichert werden. Auffällig ist, daß die Werte des Trockengewichtes und der Wasserspeicherkapazität nicht linear korreliert sind: Die Moosaufgabe auf den Ästen speichert etwa das Zehnfache seines Trockengewichtes, die Moose auf Zweigen das Dreifache. Wasserspeicherkapazität von 3x sind auch in anderen Regenwäldern gemessen worden (Frahm 1987, 1990, 1994). Die höheren Werte auf den Ästen sind offenbar der

Humusaufgabe zuzuschreiben, die damit eine wesentliche ökologische Rolle bei der Wasserspeicherung hat.

Werden die ermittelten Phytomasse-Gewichte auf einen exemplarischen, etwa 27 m hohen Baum hochgerechnet, so liegt das Trockengewicht der Phytomasse epiphytischer Moose bei 65,4 kg. Zusammen mit einer errechneten Wasserspeicherkapazität von 669,7 Liter wird so eine mittlere Belastung von 735,1 kg erreicht.

Die in der Moosaufgabe festgehaltene Wassermenge kann in „Haftwasser“ und „Interzeptionswasser“ untergliedert werden. Das Interzeptions-

wasser beschreibt den Wassergehalt, der in Tropfenform zwischen den einzelnen Pflänzchen festgehalten wird und beispielsweise durch Schütteln der Moosprobe entfernt werden kann. Das dann zurückbleibende, festhaftende Wasser wird als Haftwasser bezeichnet.

Abbildung 12 zeigt deutlich, daß über 70% des gespeicherten Wassers in Form von Haftwasser vorliegen. Der Gehalt des Interzeptionswassers macht nur knapp 30% aus. Diese Angaben sind für die Bereiche 1-3 nahezu identisch, bei Bereich 2 verschieben sich die Verhältnisse um etwa 5% zugunsten des Haftwassers.

4. DISKUSSION

4.1 Floristische Zusammensetzung

4.1.1 Artenzahl und -zusammensetzung im gesamten Untersuchungsgebiet

In der Reserva Otonga konnte ein bryologisches Epiphyteninventar von 67 Arten aufgenommen werden. Dieses gliedert sich auf in 25 Laubmoos- und 42 Lebermoosarten. Diese zahlenmäßige Überlegenheit der Lebermoose konnte, in vergleichbaren Höhenlagen, auch von Wolf (1993a, 1993b) in Kolumbien beobachtet werden. Sie wird generell als Ausdruck eines hyperhumiden Klimas gedeutet, weswegen der Regenwaldtyp auch als Nebelwald bezeichnet werden kann. Im Untersuchungsgebiet dominiert zahlenmäßig die Familie der Plagiochilaceae gefolgt von der der Herbertaceae und Frullaniaceae. Diese Familien sind durch gezähnte Blattränder, tief gespaltene Blätter und den Besitz von Wassersäcken gut an die Wasseraufnahme angepaßt. Ähnliches gilt auch für die Meteoriaceae, der dominierenden Familie der Laubmoose. Sie prägen mit ihrer hängenden Wuchsform das Bild der Reserva. Die im Untersuchungsgebiet auftretenden Arten entsprechen im wesentlichen den Angaben, die auch von Wolf (1993b) für ein vergleichbares Gebiet in Kolumbien gemacht wurden, wobei ein genauer Vergleich durch die zum Teil fehlende Artbestimmung der Lebermoose nicht möglich ist.

4.1.2 Artenzahl und -zusammensetzung einzelner Trägeräste im Vergleich

Über die eigentliche Arteninventarisierung hinaus stellt sich die Frage, wieweit sich die Moosvegetation auf den Ästen einzelner Bäume in ihrer Epiphytenzusammensetzung ähneln und ob eventuelle Verteilungsmuster erkennbar sind. Betrachtet man die Abbildungen 1 und 2, so wird ersichtlich, daß der SØRENSEN-Index bei einem Vergleich der kompletten Äste durchschnittlich höher liegt als bei Ähnlichkeitsuntersuchungen einzelner Astbereiche untereinander. Läge dem Auftreten epiphytischer Moose jedoch ein Verteilungsmuster zugrunde, d. h. der Standort der Moose auf dem Phorophyten würde beispielsweise durch mikroklimatische Faktoren (mit-) bestimmt, so sollte sich bei einer Ähnlichkeitsprüfung auf Bereichsebene, bei sich ohnehin schon ähnelnden Astpaaren, ein *erhöhter* SØRENSEN-Index ergeben. Wenn beispielweise das Moos „X“ bevorzugt im Astbereich vorkäme, so müßte bei einem Vergleich dieser Bereiche eine ähnliche Mooszusammensetzung vorliegen, die sich folglich in einem größeren SØRENSEN-Index gegenüber der Gesamtbetrachtung ausdrücken müßte.

Da dies jedoch für die Bereiche 1-3, bis auf eine Ausnahme, nicht zutrifft, ist das Auftreten einzelner Moosarten nicht zwangsläufig an bestimmte Astzonen gebunden, es liegt also kein strenges Verteilungsmuster vor. Lediglich das Astpaar 11/12 weist eine Übereinstimmung im Feinstbereich von 67% auf. Da dieses Astpaar dasselbe ist, welches in der Gesamtastbetrachtung den höchsten SØRENSEN-Index besitzt, könnte sich durch diese Angaben ein mögliches Verteilungsmuster für den Feinstbereich andeuten. Durch den leider nur sehr rudimentär ausgeprägten dritten Bereich des 9ten Trägerastes läßt sich das in der Gesamtastbetrachtung mit 42% ebenfalls sehr ähnliche Astpaar 8/9 nicht als Vergleich heranziehen, was die Einschätzung des oben beschriebenen Ergebnisses erschwert.

Da jedoch, wie in Abbildung 3 erkennbar, in über 80% der untersuchten Fälle keinerlei Übereinstimmung vorliegt, obwohl durchaus weitere Astpaare Ähnlichkeiten mit bis zu 38% aufweisen

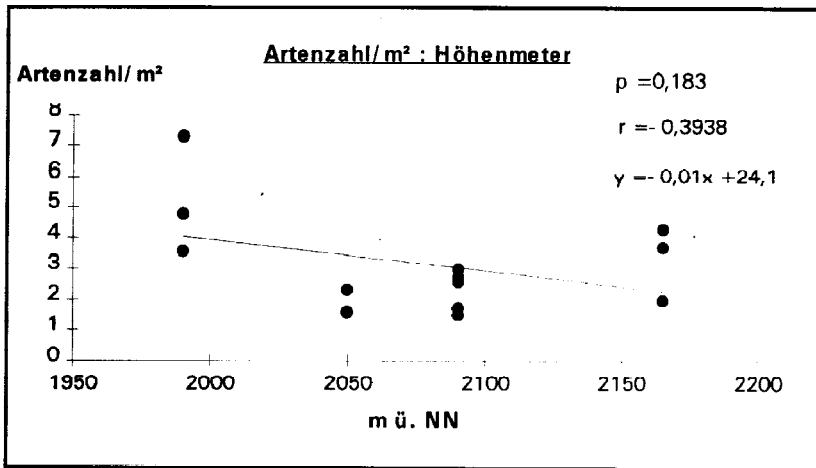


Abb. 5: Artenzahl pro m² in Bezug auf Höhenmeter.

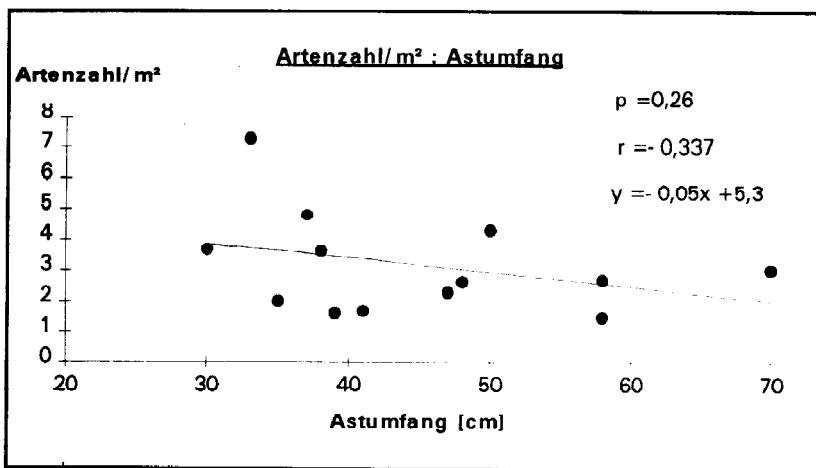


Abb. 6: Durchschnittliche Artenzahl pro m² in Bezug auf den Astumfang.

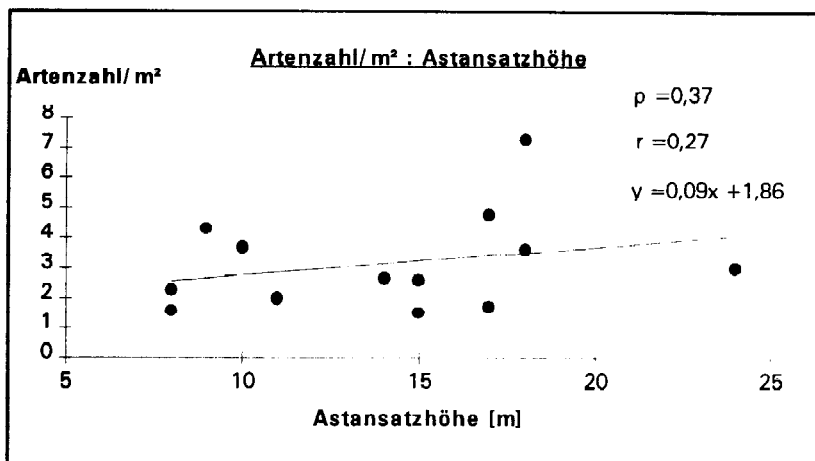


Abb. 7: Durchschnittliche Artenzahl pro m² in Bezug auf die Astansatzhöhe.

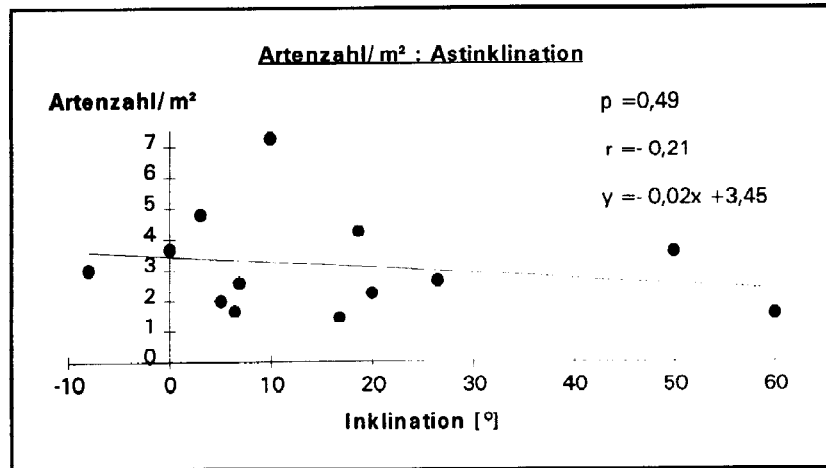


Abb. 8: Durchschnittliche Artenzahl pro m² in Bezug auf die Astinklination.

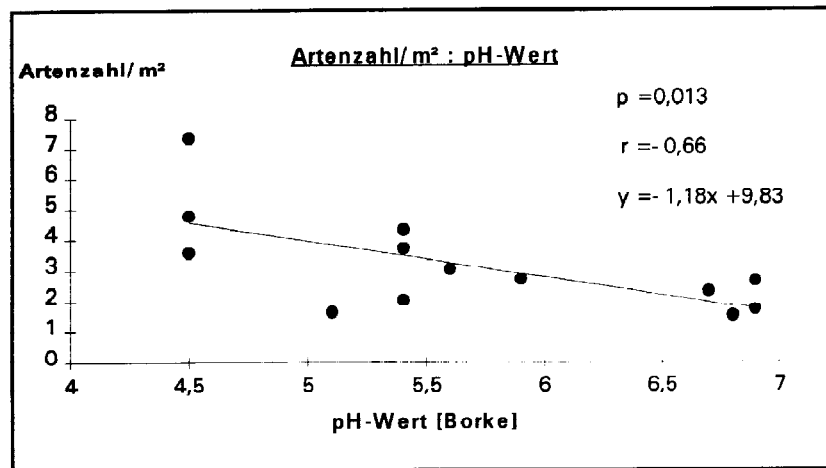


Abb. 9: Durchschnittliche Artenzahl pro m² in Bezug auf den Borken-pH.

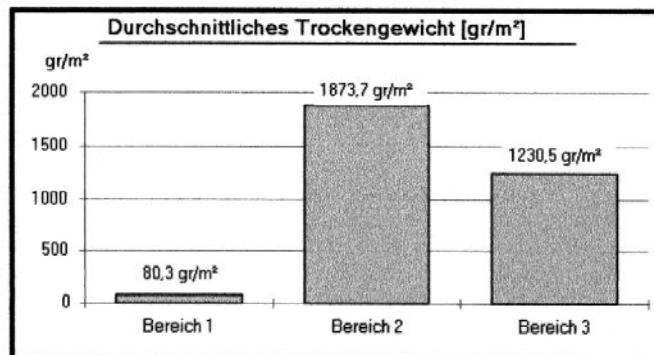


Abb. 10: Durchschnittliches Trockengewicht pro m² und Astbereich

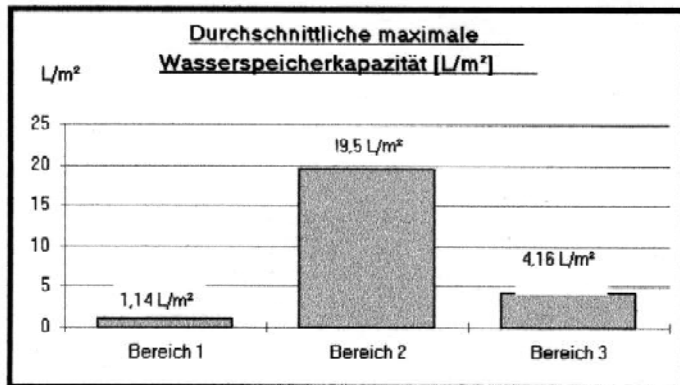


Abb. 11: Durchschnittliche, maximale Wasserspeicherkapazität pro m² und Astbereich

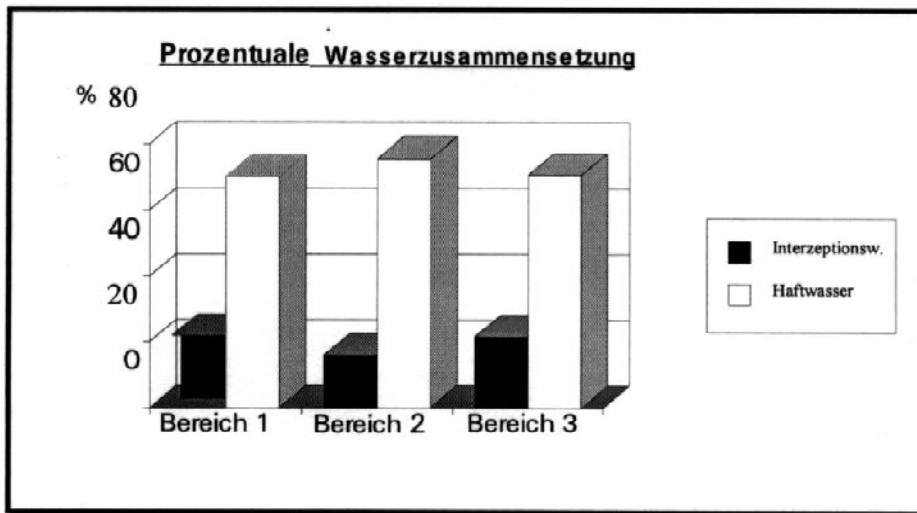


Abb. 12: Prozentuale Zusammensetzung des gespeicherten Wassers.

konnten, scheint auch im Astbereich das Auftreten einzelner Arten weitestgehend vom Zufall bestimmt zu werden.

Die geringe floristische Übereinstimmung der untersuchten Äste bzw. Astbereiche deutet auf eine Zufallsverteilung der Arten. Es kann daraus geschlossen werden, daß unter diesen hyperumiden Standortbedingungen die Feuchte der ausschlaggebende Faktor ist, dem alle anderen Standortfaktoren untergeordnet sind. Der Phorophyt dient also im wesentlichen nur als "Aufhänger" für die epiphytischen Moose. Auch fehlt

weitgehend eine mikroklimatische Differenzierung von Stamm-, Ast- und Zweigbereichen. Mikroklimatische Messungen mit Dataloggern (Tinytalks der Fa. Orion) brachten keine signifikanten Unterschiede dieser Bereiche in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit. Die Werte wurden durch anhaltende Bewölkung nivelliert.

Die Stammbereiche weisen demgegenüber zwar verhältnismäßig hohe SØRENSEN-Indizes auf (Abb. 4), jedoch kann auch hier kein eindeutiges Muster erkannt werden. Die hohen Werte kom-

men vielmehr dadurch zustande, daß sich eine Übereinstimmung einer oder mehrerer Arten so gleich in einem hohen Prozentsatz ausdrückt, bedingt durch die geringe, im Stammbereich auftretende Artenzahl von lediglich 14 Arten.

4.2.3 Abhängigkeitsprüfung bezüglich unterschiedlicher Standortkriterien

Anhand der in der Reserva Otonga ermittelten Daten, welche in einer Höhenlage von 1900 – 2100 m ü. NN liegt, konnte die in Abb. 5 dargestellte Korrelation zwischen Artenzahl pro m² und Höhenmeter erstellt werden.

Hier wird durch den Korrelationskoeffizienten von $r = -0,3938$ ein negativer Zusammenhang deutlich, der den Ergebnissen von Gradstein & Frahm (1987) im Rahmen des BRYOTROP-Projektes entspricht. Andererseits sei darauf hingewiesen, daß die erstellte Korrelation mit $p = 0,183$ als nicht signifikant anzusehen ist. Darüber hinaus wurden pro Höhenstufe nie mehr als 3 Phorophyten untersucht, die zudem zum Teil unterschiedlichen Arten angehörten und deren Standortbedingungen sich zusätzlich noch in weiteren Kriterien unterschieden. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß die vorliegenden Ergebnisse von mehreren Faktoren bestimmt werden und nicht allein auf den differenten Höhenmetern beruhen.

Die Abbildungen 6 und 7 zeigen die Korrelationsgraphiken bezüglich Astumfang und Astansatzhöhe. Der Korrelationskoeffizient beläuft sich zwischen $-0,34$ und $+0,27$. Lediglich die Untersuchung hinsichtlich der Astansatzhöhe weist eine positive Korrelation auf. Für alle Untersuchungen gilt $p > 0,25$, womit eine Zufälligkeit der dargestellten Ergebnisse nicht ausgeschlossen werden kann.

Hier sei darauf hingewiesen, daß es durch ein Zusammenwirken mehrerer Faktoren auf ein Ereignis erheblich erschwert wird, die aus einer eventuellen Abhängigkeit heraus resultierenden Ergebnisse nur einem einflußnehmenden Faktor zuzuschreiben. Bei einer rigoros getrennten Betrachtungsweise der einzelnen Faktoren kann da-

her ein Fehlschluß nicht ausgeschlossen werden. Vielmehr sollen die vorliegenden Korrelationsergebnisse lediglich als Trend verstanden werden, zumal ihre Signifikanz bis auf eine Ausnahme nicht gewährleistet ist.

Unter diesem Vorbehalt soll auch die in Abbildung 8 dargestellte Korrelation hinsichtlich der Astinklination betrachtet werden. Mit einer relativ geringen Abhängigkeit, angezeigt durch einen Korrelationskoeffizienten von $r = -0,21$, sinkt mit zunehmender Astinklination die auftretende Artenzahl pro m². Die höchste durchschnittliche Artenzahl pro m² war mit 3,5 Arten auf horizontal ausgerichteten Ästen anzutreffen.

Der Ast größter Neigung besaß eine Inklination von 60° und einen Epiphytenbesatz von durchschnittlichen 2,4 Arten pro m². Die Vermutung liegt jedoch nahe, daß sich mit zunehmender Steilheit des Trägerastes eine deutlichere Abhängigkeit abzeichnet. Besonders bei recht dicken und schweren Moosaufhängen kann die erschwerte Haftungsbedingung an extrem geneigten Ästen zum limitierenden Faktor werden. Im Vergleich dazu sind die Phorophytenstämme durchschnittlich nur noch mit 1,1 Arten pro m² besiedelt, was u. a. in der großen Neigung begründet liegt.

Für die Untersuchungen bezüglich des Astumfanges gilt Ähnliches. Mit zunehmendem Umfang nimmt die auftretende Artenzahl ab. Dieses, mit einem Korrelationskoeffizienten von $r = -0,337$ beschriebene Ergebnis ist zunächst etwas überraschend, da mit zunehmendem Astumfang auch mehr besiedelbare Fläche vorliegt, die augenscheinlich mehr Platz bietet. Andererseits ist durch die großflächige Unterlage auch die schnelle Ausdehnung erstbesiedelnder Moosarten möglich, die eventuell durch ihre Wuchsform (Polster- oder Deckenwachstum) das Auftreten und Etablieren anderer Arten erschweren bzw. verhindern.

Da dickere Äste in der Regel auch ältere Äste sind, kann es sich hierbei um ein fortgeschrittenes „Entwicklungsstadium“ handeln, bei welchem sich nach anfänglichen Konkurrenzkämpfen einige Moosarten gegenüber anderen durchsetzen und diese verdrängen.

Die einzige signifikante Korrelation mit $p = 0,013$ ist jene zwischen Artenzahl pro m^2 und pH-Wert der Borke. In dem pH-Wert-Bereich von 4-7 besteht eine lineare Abhängigkeit, d. h. mit zunehmend basisch werdenderem pH-Wert nimmt die Artenzahl ab. Ein saures Milieu scheint demzufolge von vielen Moosen bevorzugt zu werden. Sie selber schütten bei zunehmender Feuchte vermehrt H^+ - Ionen aus und bewirken dadurch eine zunehmende Versauerung ihrer Umgebung, die ihrerseits evtl. das Auftreten konkurrierender Arten mindern kann, oder vielleicht einer möglichen Verpilzung entgegenwirkt.

In den tropischen Regionen sind bisher erst wenige Untersuchungen zu dieser Fragestellung unternommen worden. Wolf (1993b) untersuchte auf einer Höhe von 2500 m ü. NN den Einfluß des pH-Wertes der Borke auf die Besiedlung durch Epiphyten. Bedingt durch die Humusakkumulation auf der Astoberfläche schätzt er den direkten Einfluß als gering ein.

4.2 Trockengewicht und Wasserspeicherkapazität der Moose

In Kapitel 3.2 sind die Ergebnisse bezüglich des Trockengewichtes und der Wasserspeicherkapazität der Moose, bzw. der gesamten Moosaufgabe wiedergegeben. Aufgeteilt in die oben näher beschriebenen 3 Zonen, 1 Stamm- und 2 Astbereiche, ist eine deutliche Dominanz des zweiten Bereiches, sowohl den durchschnittlichen Gehalt des Trockengewichtes als auch den der maximalen Wasserspeicherkapazität betreffend, zu beobachten (Abb. 9 und 10). Mit einer Speicherkapazität von durchschnittlichen $19,5 \text{ l/m}^2$ liegt die Wasseraufnahmefähigkeit der zweiten Zone um mehr als das 4,5fache über der des Feinastbereiches. Dieser liegt mit durchschnittlichen $4,16 \text{ l/m}^2$ aber immer noch deutlich über der des Stammbereiches, wo lediglich durchschnittliche $0,57 \text{ l/m}^2$ aufgenommen werden können.

Da nicht nur die einzelnen Moose, sondern die gesamte Probe mit ihren Humusbestandteilen in die Messung mit eingegangen ist, spielt die unterschiedlich stark ausgeprägte Mächtigkeit der Humuslage eine entscheidende Rolle bezüglich

des Wasserspeichervermögens und damit auch hinsichtlich der großen Gewichtsunterschiede zwischen den Bereichen. Der zweite Bereich umfaßt den deutlich dickeren Astabschnitt und ist daher in der Lage, größere Humusmengen zwischenzulagern als der Feinastbereich. Auch der vertikal ausgerichtete Stamm kann nicht annähernd soviel Bestandteile zwischen den Moospflanzen halten.

Betrachtet man im Vergleich dazu die jeweiligen Trockengewichte der einzelnen Bereiche, so ist der Unterschied zwischen Ästen und Zweigen nicht ganz so stark ausgeprägt. Mit $1,87 \text{ kg/m}^2$ gegenüber $1,23 \text{ kg/m}^2$ unterliegen beide Abschnitte einer recht großen Gewichtsbelastung, wohingegen die des Stammbereiches mit $0,08 \text{ kg/m}^2$ relativ gering ausfällt.

Genauere Datenvergleiche zeigen, daß unter der Voraussetzung einer maximalen Wassersättigung der Feinastbereich etwa das 3,4fache, der dickere Astbereich das 10,4fache und der Stammbereich ungefähr das 7fache seines Trockengewichtes an Wasser speichern kann. Das zeigt, daß Schätzungen der Gesamtphytomasse epiphytischer Moose nicht auf eine Wägung von Stammeiphyten allein bezogen werden können, wie es Frahm (1987, 1990) getan hat.

Die Angaben der einzelnen Phorophyten schwanken allerdings nicht unerheblich. So ist die niedrigste Gesamtbelastung mit insgesamt $72,9 \text{ kg}$ dem ungefähr 15 m hohen Phorophyt 5 (*Myrcia splendens*) zuzuschreiben. Mit $145,5 \text{ kg}$ Trockengewicht und einer errechneten Maximalbelastung von $1501,4 \text{ kg}$ weist der etwa 30 m hohe Phorophyt 10 (*Myrcianthes rhopaloides*) die höchsten Werte auf.

Im Laufe der letzten Jahre wurden mehrere Untersuchungen aus anderen Bereichen der Tropen publiziert, die sich mit Trockenmasse und Wasserspeicherkapazität beschäftigen. Entlang eines Höhen transektes vom Tiefland bis zur Waldgrenze am Andenosthang in Peru wurde das Trockengewicht epiphytischer Moose pro m^2 Stammfläche ermittelt (Frahm 1990). Die Werte steigen vom Amazonastiefland in etwa 300 m Höhe bis zur Waldgrenze in 3200 m um das 14-fache an. Auf einer der Reserva Otonga etwa vergleich-

baren Höhe von 2000 m werden ungefähr 60 g/m² ermittelt. Das Frischgewicht wird mit dem 3-5fachen angegeben, ohne jedoch die Kapazität der assoziierten Humusbestandteile mit zu berücksichtigen. Hochgerechnet ergibt dies eine gespeicherte Wassermenge von weniger als 3 Liter unterhalb 1300 m, 800 Liter oberhalb von 2000 m und schließlich knapp 3000 Liter an der Waldgrenze an. Die Angaben ergeben sich allerdings nur durch Hochrechnungen der am Stamm ermittelten Daten, welche aber als niedriger gegenüber denen der Astbereiche einzustufen sind, was nach neueren Schätzungen eine weitaus höhere Wasserspeicherkapazität vermuten läßt.

Veneklaas (1990) bestimmte die Phytomasse von Moosen, organischem Material und poikilohydrischen Farnen auf Ästen von *Weinmannia* sp. und *Axinea* sp. in einem oberen montanen Regenwald in 3370 m in Kolumbien. Die Angaben beziehen sich aber auf unterschiedlich dicke und lange Äste und sind nicht auf m² bezogen, sodaß sie nicht mit den hier vorliegenden Werten verglichen werden können. Die (geschätzten) Angaben für die gesamte Epiphytenmenge eines Baumes variieren zwischen ca. 13 und 45 kg, wohingegen in dieser Untersuchung von einem Durchschnitt von 65 kg ausgegangen wird.

Hofstede et al. (1993) geben für *Weinmannia mariquitae* (von demselben Untersuchungsgebiet?) in ebenfalls 3370 m in Kolumbien eine Menge von 115 kg epiphytischer Biomasse an, wobei ein genauer Vergleich ebenfalls nicht möglich ist, da die Angaben zwischen totem, lebendem nicht-grünen und lebendem-grünen Material differenziert wurden bzw. Flächenangaben auf dm² bezogen wurden. Lebende Moose machten davon 14 kg aus.

Pócs (1982) macht Angaben über Phytomasse und Wasserspeicherkapazität epiphytischer Moose per Hektar aus einer vergleichbaren Höhe von 2120 m in Tanzania. Von dort werden 11023 kg epiphytische Moose (Trockengewicht) per Hektar angegeben und eine Wasserspeicherkapazität (inkl. Interzeptionswasser) von 46772 l/ha.

Die Arbeit von Rhoades (1995) beinhaltet Angaben über die Biomasse der Bryophyten in Ab-

hängigkeit zu Höhenmetern und Breitengrad. Die höchsten Angaben beziehen sich auf Gebiete in Äquatornähe, die auf einer Höhe von etwa 3500 m liegen und belaufen sich auf 30800 kg/ha. Auf ca. 2000 Höhenmetern, etwa dem 7. Breitengrad entsprechend, beträgt die Biomasse 10300 kg/ha. Im Vergleich dazu liegen die in der Otonga ermittelten, durchschnittlichen Werte bei einer Größenordnung von 10600 kg/ha. Insgesamt ergibt dieser Vergleich eine überraschende Übereinstimmung mit gut 10000 kg/ha für Höhen von etwas 2000 m.

Inklusive des maximal speicherbaren Wassers kann so eine Masse von annähernd 100 Tonnen pro Hektar zustande kommen. Diese stellt zwar eine enorme Gewichtsbelastung dar, spielt aber für das Ökosystem eine wichtige Rolle im Hinblick auf die Photosyntheseleistung des Waldes, die Wasser- und Nährstoffgewinnung sowie die Bereitstellung zahlreicher Habitats für die verschiedensten Mikroorganismen, die ihrerseits wieder weitere, wichtige Funktionen im Ökosystem Tropenwald einnehmen.

Literatur:

- Frahm, J.-P. 1987.** Ökologische Studien über die epiphytische Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. In: W. Frey (Hrsg.): Moosflora und -vegetation in Regenwäldern NO-Perus. Nova Hedwigia Beih. 88: 143-58.
- Frahm, J.-P. 1989.** The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Sabah (Malaysia). Nova Hedwigia 51: 121-132.
- Frahm, J.-P. 1994.** The ecology of epiphytic bryophytes in Mt. Kahuzi (Zaire). Tropical Bryology 9: 137-152.
- Frahm, J.-P., Kürschner, H. 1992.** Moose tropischer Regenwälder. Spektrum der Wissenschaft 10: 58-67.
- Gradstein, S. R., Frahm, J.-P. 1987.** Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des BRYOTROP-Transsektes in NO-Peru. In: W. Frey (Hrsg.): Moosflora und -vegetation in Regenwäldern NO-Perus. Nova Hedwigia Beih. 88: 105-113.
- Hofstede, R.G.M., Wolf, J.H.D., Benzing, D.H. 1993.** Epiphytic biomass and nutrient status of a colombian upper montane rain forest. Selbyana 14: 37-45.

- Rhoades, F.M. 1995.** Nonvascular epiphytes in forest canopies: Worldwide distribution, abundance and ecological role. In: M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (Hrsg.): Forest Canopies S. 353-395, Academic Press.
- Pócs, T. 1982.** Tropical Forest Bryophytes. In: A.J.E. Smith (Hrsg.): Bryophyte Ecology S. 59-104, London.
- Sørensen, T. 1948.** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. K. Danske Vidensk. selsk. Biol. Skr. 5: 1-34.
- Veneklaas, E. 1990.** Rainfall interception and aboveground nutrient fluxes in Colombian montane tropical rain forest. Thesis Univ. Utrecht.
- Wolf, J.H.D. 1993a.** Epiphyte communities of tropical montane rainforest in the northern Andes I. Lower montane communities. Phytocoenologia 22: 1-53.
- Wolf, J.H.D. 1993b.** Epiphyte communities of tropical montane rainforest in the northern Andes II. Upper montane communities. Phytocoenologia 22: 53-103.

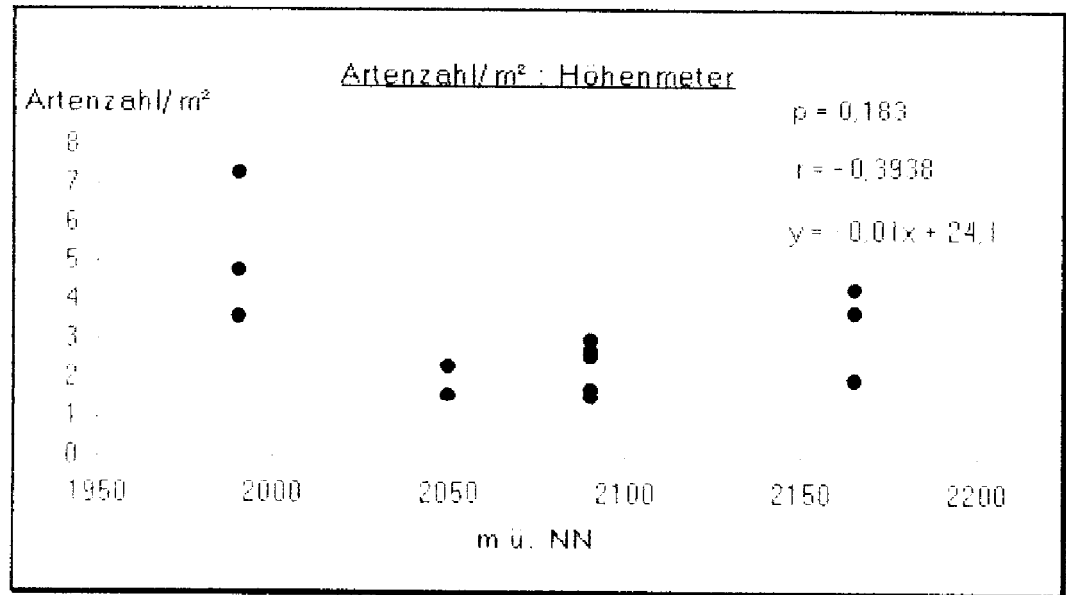


Abb. 5: Artenzahl pro m² in Bezug auf Höhenmeter.