

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften im  
Fachbereich Biologie / Chemie der Universität Osnabrück

---

**Untersuchungen zur Sylvigenesis gestörter  
tropischer Trockenwaldflächen im Nordwesten  
Costa Ricas**

von

Andreas Heinrich

Osnabrück 2007

Hauptberichterstatter: Prof. Dr. Herbert Hurka

Nebenberichterstatter: Prof. Dr. Karl-Georg Bernhardt

Eingereicht am 31.10.2007

## Inhaltsverzeichnis

<b>1. Einleitung.....</b>	<b>1</b>
Die Degradierung der Tropenwälder und die Folgen.....	1
Die regenerationsdynamischen Prozesse.....	2
Der tropische Trockenwald.....	3
Ziel der Untersuchungen.....	4
<b>2. Das Untersuchungsgebiet.....</b>	<b>9</b>
2.1 Geografische Lage.....	9
2.2 Geschichte.....	10
2.3 Klima und Vegetation.....	11
2.4 Geologie und Böden.....	13
<b>3. Material und Methoden.....</b>	<b>14</b>
3.1 Auswahl der Untersuchungsflächen.....	14
3.2 Erfassung der aktuellen Vegetation und der Keimlingsbanken.....	15
3.3 Erfassung der Diasporenbanken.....	16
3.4 Deckungsgrad.....	17
3.5 Temperaturwerte in den Untersuchungsflächen.....	17
<b>4. Ergebnisse.....</b>	<b>18</b>
4.1 Die Standortfaktoren.....	18
4.1.1 Temperaturmessungen in den Flächen.....	18
4.1.2 Deckungsgrad der Pflanzenschichtungen.....	19
4.2 Die aktuelle Vegetation.....	20
4.3 Die potentielle Vegetation.....	29
4.3.1 Die Diasporenbanken.....	29
4.3.2 Auswertung der Gehölzsamen nach dem Ausbreitungsmodus...	34
4.3.3 Die Keimlingsbanken.....	35

## Inhaltsverzeichnis

<b>5. Diskussion.....</b>	<b>39</b>
5.1 Untersuchungen der Standortfaktoren.....	40
5.2 Die aktuelle Vegetation.....	43
5.3 Die potentielle Vegetation.....	46
5.3.1 Die Diasporenbanken.....	47
5.3.2 Die Sämlingsbanken.....	50
5.4 Ausblick und Handlungsempfehlungen.....	51
<b>6. Zusammenfassung.....</b>	<b>54</b>
<b>7. Literaturverzeichnis.....</b>	<b>55</b>
<b>8. Anhang.....</b>	<b>65</b>

## **1. Einleitung**

Wälder, die nicht oder kaum nachweisbar durch Menschen beeinflusst wurden, werden als Urwälder definiert (s.u.a. Schäfer 1992). Es liegt auf der Hand, dass auch solche primären Wälder langfristig natürlichen Veränderungen unterliegen. Großflächig können sie z.B. durch Klimaschwankungen und Kontinentalverschiebungen ausgelöst werden. Primärwälder, wie sie u.a. in den Tropen zu finden sind, bilden eine verhältnismäßig stabile Pflanzengesellschaft wie sie für typische Endstadien stehen.

Trotz alledem finden in primären Wäldern natürliche Umbildungen statt, die beispielsweise durch Stürme oder durch das Absterben von größeren Bäumen initiiert werden (Whitmore 1990). Die entstandenen Lücken werden durch eine sekundäre Folgevegetation, den Sekundärwäldern ersetzt. Der Ablauf der Waldregeneration verläuft nach bestimmten Mustern. Am Anfang einer natürlichen Sylvigenese, also der Wiederbewaldung, stehen überwiegend schnellwüchsige Pionierarten, die nach und nach durch Primärwald- oder Klimaxarten abgelöst werden (u.a. Reading et al. 1995 und Finegan 1996). Dieser Prozess wird auch Sukzession genannt (s.u.a. Begon et al. 1990 und Dylla & Krätzner 1986) und läuft solange ab, bis sich wieder eine mehr oder weniger stabile Waldgesellschaft gebildet hat. Dieser Endzustand wird als Schlusswald oder Klimaxgesellschaft definiert (Lund 2007). Der Sukzessions- oder Regenerationsprozess verläuft relativ schnell oder kann sogar als Element der Weiterentwicklung angesehen werden (Otto 1994).

### **1.1 Die Degradierung der Tropenwälder und die Folgen**

Der globale Waldrückgang zeigt sich zwar im Vergleich zu den 90'er Jahren leicht verringert, ist aber immer noch sehr hoch (FAO 2005). Nach wie vor werden Primärwälder gerodet und in Nutzflächen konvertiert. Waldflächen werden den ökonomischen Bedürfnissen der Menschen angepasst (Mayaux et al. 2005). Das zieht nicht nur einen erheblichen Rückgang der Biodiversität nach sich. Chazdon (2003) nennt diesen Umstand das Vermächtnis der menschlichen und natürlichen Einflüsse, das die Wälder zu tragen haben. Um die Jahrtausendwende wurde das Ausmaß der jährlichen Walddegradierung

allein in den Tropen auf etwa 150.000 km<sup>2</sup> geschätzt (Roper & Roberts 1999). Das entspricht etwa der Hälfte der Fläche der Bundesrepublik Deutschlands.

In Costa Rica werden seit einigen Jahrzehnten Schutzmaßnahmen seitens der Staatsregierung unter mithilfe internationaler Institutionen unternommen, die bestehende Waldflächen schützen und zugleich die Wiederbewaldung fördern. Das Land, das etwa so groß wie Niedersachsen ist, beherbergt eine immens große Artendiversität in seinen 12 tropischen Lebenszonen (Holdrige 1967). Allein die Zahl der Gefäßpflanzen wird derzeit auf 9400 Arten geschätzt (Hammel et al. 2003/04). Eine natürlich ablaufende Wiederbewaldung kommt der Erhaltung der Naturressourcen und der Artenvielfalt besonders entgegen und ist auch aus ökonomischer Sicht kostengünstig (Gomez-Pompa et al. 1991).

## **1.2 Die regenerationsdynamischen Prozesse**

Die Prozesse einer Wiederbewaldung werden u.a. durch das Vorhandensein von Samen und Früchten im oberen Erdreich und auf den Bodenoberflächen in der Laubstreu vorangetrieben. Diese Ausbreitungseinheiten oder auch Diasporen dienen der generativen Fortpflanzung und bilden sogenannte Diasporenbanken (s.u.a. Heinrich 1995). Nach Whitmore (1990) keimen Pionierarten in der Regel aus Samen aus, die entweder neu in die Bestandslücken gelangen oder bereits im Boden vorhanden sind. Solche Ausbreitungseinheiten sind eher klein und können lange Zeit (bis zu mehreren Jahren) in und auf den Böden überdauern (s.a. Urbanska 1992). Diese bilden permanente Diasporenbanken (engl.: *persistent soil seed bank*). Die Ausbreitungseinheiten der Klimaxarten werden transiente Diasporenbanken genannt (s.u.a. Walck et al 2005). Diese sind in der Regel groß, aber dafür nur über einen kurzen Zeitraum keimfähig, und deshalb kein andauernder, sondern ein vorübergehender Bestandteil im Bodenspeicher (Swaine & Whitmore 1988 und Otto 1994). Klimaxarten sind dafür eher in den sogenannten Keimlings- oder Sämlingsbanken zu finden.

Bereits gekeimte Sämlinge bzw. Junggehölze bilden Sämlingsbanken (Augspurger 1984 und Baraloto & Goldberg 2004). Während Pionierarten dort im geringen Maße vertreten

sind, können die schattentoleranten primären Gehölzspezies dort über Jahre hinweg als Keimlinge überdauern. Bildet sich z.B. durch das Umfallen eines großen Baums eine Bestandslücke, wachsen die Sämlinge zügig dem Licht entgegen.

Aufforstungen mit ihren selektiv ausgewählten Nutzholzarten werden in den meisten Fällen von wirtschaftlichen Interessen geprägt. Diese Wirtschaftswälder sind und werden jedoch keine natürlichen Sekundärwälder und auch keine naturnahen Lebensräume für die üppige Flora und Fauna der Tropen. Sie werden aber häufig Naturwäldern gleichgesetzt. Aufgrund dieser Tatsache wird in dieser Arbeit der Begriff Aufforstung nicht benutzt. Ich werde im Folgenden die Terminologie der Sylvigenesis oder der Wiederbewaldung verwenden.

### **1.3 Der tropische Trockenwald**

Eine der 12 Lebenszonen, die nach Holdrige et al. (1971) innerhalb Costa Rica angetroffen werden, ist der tropische Trockenwald. Anders als die immergrünen Tieflandsregenwälder, wie sie z.B. im Amazonasgebiet vorherrschen, werden diese Trockenwaldformationen durch lang anhaltende, jahreszeitlich bedingte Trockenperioden geprägt (Whitmore 1990). Dieser saisonal laubabwerfende Waldtyp gehört nach wie vor zu den bedrohtesten Lebenszonen der Erde (s.u.a. Vieira & Scariot 2006). In ganz Mittelamerika gelten die Primärwälder dieses Waldtyps seit Jahrzehnten als nicht mehr vorhanden (Janzen 1988 a & b). Obwohl die tropischen Trockenwälder eine geringere Artenvielfalt im Vergleich zu Feucht- und Regenwäldern der Tropen aufweisen, verdienen sie aufgrund ihrer hohen Anzahl von endemischen Spezies und ihrer Bedrohung höchste Aufmerksamkeit (Toledo 1988 und Ceballos 1995).

Auch in Costa Rica sind weite Teile des ehemaligen tropischen Trockenwaldes, der einst immerhin mit etwa 5200 km<sup>2</sup> über 10% der gesamten Landesfläche einnahm, in brandgerodete Grassavannen umgewandelt worden (Knapp 1965). Sie dienen als Weideflächen und umgeben übrig gebliebene Einzelbäume, die für die Rinder als Schattenspender fungieren. Selten sind kleinere sekundäre Waldfragmente aufzufinden.

Welche Rolle die verbliebenen Waldreste als Inseln für das Revitalisierungspotential und die Sylvigenese tropischer Wälder spielen, ist nur in geringem Maße erforscht (Harvey & Haber 1998 und Laurance et al. 2006). Der Diasporeneintrag, der von Waldinseln über große Distanzen hinweg in weitläufige Weideflächen ausgeht, ist extrem gering. Die Arbeiten von Cubiña & Aide (2001) in Puerto Rico belegen, dass nur etwa 0,3% der Ausbreitungseinheiten mehr als vier Meter von den Waldrändern entfernt aufzufinden sind. Allerdings ist unklar, ob diese Ergebnisse auf die Trockenwälder Costa Ricas übertragbar sind, da dort andere Bedingungen herrschen. Denn hier erfahren die anemochoren Gehölzdiasporen durch die starken Fallwinde der Nordostpassate während der Trockenzeit (s.u.a. Rockwood 1975 und Heinrich 1995) einen sehr starken Abdrift. Nähere Untersuchungen der Diasporenbanken in unterschiedlichen alten Sekundärwaldflächen dieser Region fehlen jedoch.

Analysen zu Regenerationsmechanismen von tropischen Wäldern konzentrieren sich häufig auf kleinere Bestandslücken wie sie beispielsweise durch das Umstürzen von Bäumen entstehen (s.a. Platt & Strong 1989 und Fraver et al. 1998). Untersuchungen über die Rückführung von weitläufig gestörten Weideflächen in natürliche Sekundärwälder sind jedoch rar (Gould et al. 2002). Das gilt im besonderen für Regionen, in denen sich der Einfluss von mehrfach wiederholten Brandrodungen landschaftsprägend zeigt (Otterstrom et al. 2006).

#### **1.4 Ziel der Untersuchungen**

In den oben genannten Regenerationsprozessen werden natürliche Vorkommnisse der Walddynamik angesprochen, die oft nur kleinflächige oder kurzzeitige Auswirkungen auf den Wald haben. Werden Waldflächen weitläufig durch wiederkehrende Rodung in komplett andere Landschaften umgewandelt, sind die Folgen jedoch langfristig. Diese Arbeit untersucht die regenerationsdynamischen Prozesse einer Wiederbewaldung aus einer Graslandschaft, die durch Menschenhand entstanden ist.

Aus diesem Grund werden im Rahmen dieser Arbeit neben anderen Aspekten folgende Fragen für den tropischen Trockenwald im Nordwesten Costa Ricas analysiert und diskutiert.



Wie verläuft eine natürliche Regeneration, wenn durch land- forstwirtschaftliche Nutzungen über mehrere Jahrzehnte hinweg der eigentliche Primärwald nicht mehr vorhanden ist?

Wie reagieren die Diasporen- und Keimlingsbanken auf die anthropogen gesteuerten Veränderungen, die sie z.B. durch Brandrodung und durch das Einschleppen fremder Gräserarten vorfinden?

Wie setzt sich die aktuelle Vegetation in den verschiedenen Zeitetappen der Regeneration zusammen?

Welche Schwierigkeiten ergeben sich bei einer Revitalisierung in einer tropischen Waldformation mit speziellen Voraussetzungen, wie sie der tropische Trockenwald in Costa Rica darstellt?

Müssen zur natürlich verlaufenden Waldregeneration zusätzliche menschliche Revitalisierungsmaßnahmen eingesetzt werden?

Ziel dieser Arbeit ist es, Antworten auf diese Fragen zu liefern und das Verständnis um die vegetationsdynamischen Prozesse zu erweitern. Damit adäquate Aussagen über die vegetationsdynamischen Prozesse einzelner Waldtypen in unterschiedlichen Regionen getroffen werden können, müssen diese auch umfassend unter verschiedenen Gesichtspunkten untersucht werden. Diese Arbeit ist ein Beitrag, die vorhandenen Lücken im Wissen um das natürliche Revitalisierungspotential der Trockenwälder Costa Ricas zu schließen. Hierzu werden drei der wichtigsten vegetationsökologischen Aspekte der Waldregeneration (Whitmore 1990) analysiert:

### **I. Die vorhandenen Standortfaktoren**

In diesem Teil werden klimatische Einflüsse wie die Temperaturunterschiede im Tages- und Nachtrhythmus der Altersstadien sowie die Deckungsgrade der Vegetationsschichten untersucht.

### **II. Die aktuelle Vegetation**

Hier wird eine Bestandsaufnahme der bereits vorhandenen oberirdischen Vegetation in verschiedenen Altersstufen der Sylvigenese vorgenommen und miteinander verglichen.

### **III. Die potentielle Vegetation**

Die Grundlage für diese Untersuchung bilden die Samen und Früchte in ihrer Funktion als Ausbreitungseinheiten (Diasporen) sowie die Keimlinge und Sämlinge der Gehölzarten. Sowohl die Diasporen, die im und am Boden noch auf ihre Keimung warten, als auch die bereits gekeimten Jungpflanzen können Aufschluss über die mögliche Waldzusammensetzung in der Zukunft liefern. Auch hier wird eine Bestandserfassung und ein Vergleich verschiedener Altersstufen vorgenommen.

### **I. Die vorhandenen Standortfaktoren**

In dieser Arbeit werden einige Standortfaktoren wie der Deckungsgrad der drei vorgefundenen Vegetationsschichten sowie der Temperaturdifferenzen in zwei verschiedenen Höhenstufen der einzelnen Waldstadien analysiert. Diese Parameter spielen u.a. eine erhebliche Rolle für das Überleben der Diasporen und Keimlinge (Guariguata 2000). Sie nehmen unter anderem Einfluss auf das Keimungsverhalten der Diasporen sowie auf die Überlebensrate der Keimlinge (Augspurger 1984 und Pereira de Souza & Válio 2001). So können solche mikroklimatischen Faktoren den Wiederbewaldungsprozess beschleunigen oder aber auch verlangsamen (s.a. Chazdon et al. 2005). Das gilt insbesondere für stark anthropogen gestörte Weideflächen (Holl 1999), wie sie im Nordwesten Costa Ricas vorgefunden werden. Beispielsweise können sie die Verdunstung der Bodenoberflächen reduzieren und damit die Verfügbarkeit des Wassers für die Pflanzen während der Trockenzeit verlängern.

### **II. Die aktuelle Vegetation**

Umfassende Untersuchungen über den Wandel des Artenspektrums aller Gefäßpflanzen und die Veränderung der Lebensformtypen im Verlauf einer Wiederbewaldung auf gestörten Flächen liegen diesem Teil der Arbeit zu Grunde. Die Veränderungen der Vegetationsstruktur und -zusammensetzung in Sekundärwäldern werden hier in verschiedensten Altersstufen über einen Zeitraum von 50 Jahren hinweg untersucht.

Arbeiten, die sich mit der Erfassung der Struktur und der Vegetationszusammensetzung innerhalb von Sekundärwäldern beschäftigen, sind Mangelware (s.u.a. Guariguata et al. 1997 und Redondo Brenes et al. 2001). Gleiches betrifft Untersuchungen verschiedener Altersstufen während der Sylvigenese über einen längeren Zeitraum hinweg. Solche Arbeiten sind beispielsweise im Amazonasgebiet durchgeführt worden (Peña-Claros 2003). Die verschiedenartigen tropischen Waldformationen lassen sich jedoch nur begrenzt vergleichen (Reading et al. 1995).

Vergleichbare Analysen über die aktuelle Vegetation der tropische Trockenwälder wurden unlängst in Kolumbien durchgeführt (Ruiz et al. 2005), wobei nur die Baumarten im Mittelpunkt standen. Weitere wissenschaftliche Arbeiten stützen sich bei ihren Untersuchungen der Sylvigenese in erster Linie auf die Wachstumsraten von bestimmten Baumarten (Lykke & Sambou 1998 und Castro Marín 2005).

Wälder bestehen aber nicht nur aus Bäumen. Das Sprichwort, in dem man den Wald vor lauter Bäumen nicht sieht, trifft hier leider allzu deutlich zu. Die Rolle, die andere botanische Lebensformtypen innerhalb der Gemeinschaft der tropischen Trockenwälder inklusive der in ihr lebenden Fauna einnehmen, wurde bislang bis auf wenige Ausnahmen stiefmütterlich behandelt. Die vielfältige Artengemeinschaft des Trockenwaldes wird jedoch von der Gesamtvegetation gestaltet und zum Großteil auch geprägt. Dieser Abschnitt der vorliegenden Arbeit beschäftigt sich deshalb mit dem gesamten Arten- und Lebensforminventar der Gefäßpflanzen, die in den verschiedensten Altersstufen der natürlichen Wiederbewaldung vorkommt.

### **III. Die potentielle Vegetation**

Die zukünftige Zusammensetzung der Gefäßpflanzen, die der aktuell vorhandenen Vegetation folgt, wird auch innerhalb der sekundären Tropenwälder durch verschiedene Sukzessionsprozesse gestaltet (Swaine & Whitmore 1988). Hierzu ist u.a. der Eintrag und das Vorhandensein von Diasporen sowie die Etablierung der gekeimten Jungpflanzen von Bedeutung. Gerade im Trockenwald Costa Ricas, wo kein Primärwald mehr existiert, stellt eine Untersuchung dieses Revitalisierungspotentials Möglichkeiten einer Prognose über den Werdegang der folgenden Ersatzwälder zur Verfügung. Die bislang veröffentlichten

Analysen der Diasporenbanken werden jedoch allzu häufig nur auf wenige Baumarten beschränkt und andere Gehölze wie Sträucher und Lianen außen vor gelassen (s.u.a. Gerhardt 2001 und Dalling et al. 1998). Um die Sylvigenese von sekundären Trockenwäldern zu begreifen, muss hier auch das gesamte Artenspektrum der Gehölze analysiert werden.

Untersuchungen in den Tropen über das gesamte Artenspektrum der Ausbreitungseinheiten der Gefäßpflanzen wie sie beispielsweise von Butler & Chazdon (1998) durchgeführt wurden, sind rar. Gleiches gilt für Analysen der Keimlingsbanken (Dupuy & Chazdon 2006). Auch liegen wenige Arbeiten vor, die sich intensiv mit der Rolle von verschiedenen Ausbreitungsmechanismen innerhalb der tropischen Sekundärwälder beschäftigen. Dalling et al. (2002) untersuchten beispielsweise nur einige wenige Pionierbaumarten. Untersuchungen der Diasporen- und Keimlingsbanken, die speziell in den tropischen Trockenwäldern durchgeführt wurden, sind noch seltener und werden dann häufig nur vergleichend anderen Tropenwaldformationen gegenübergestellt (Skoglund 1992).

Zusätzlich zur generativen Fortpflanzung zeigen einige Pflanzen die Fähigkeit Ausläufer zu bilden, die ihrerseits neue Wurzeln ausbilden (s.a. Sitte et al. 1991). Nach dem Ablösen von der Hauptpflanze sind sie eigenständige Individuen. Dieser Fortpflanzungsmodus ist rein vegetativ, also erbgleich. Solche Ausläufer werden hauptsächlich von den Wurzeln oder vom Spross gebildet. Sie können im Erdreich, aber auch oberirdisch verlaufen. Da die jugendliche Ausläufer als Individuen nur schwer von den Keimlingen zu unterscheiden sind, aber später zur generativen Fortpflanzung beitragen, werden sie in dieser Arbeit den Keimlingsbanken zugerechnet.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

### 2.1. Geografische Lage

Mit einer Fläche von ca. 51000km<sup>2</sup> ist Costa Rica das zweitkleinste Land in Zentralamerika. Der Staat befindet sich zwischen dem Atlantik auf der östlichen und dem Pazifik auf der westlichen Seite auf der Kontinentalbrücke, die Nord- und Südamerika verbindet. Im Norden grenzt das Land an Nicaragua, im Süden an Panama (Abb. 1).

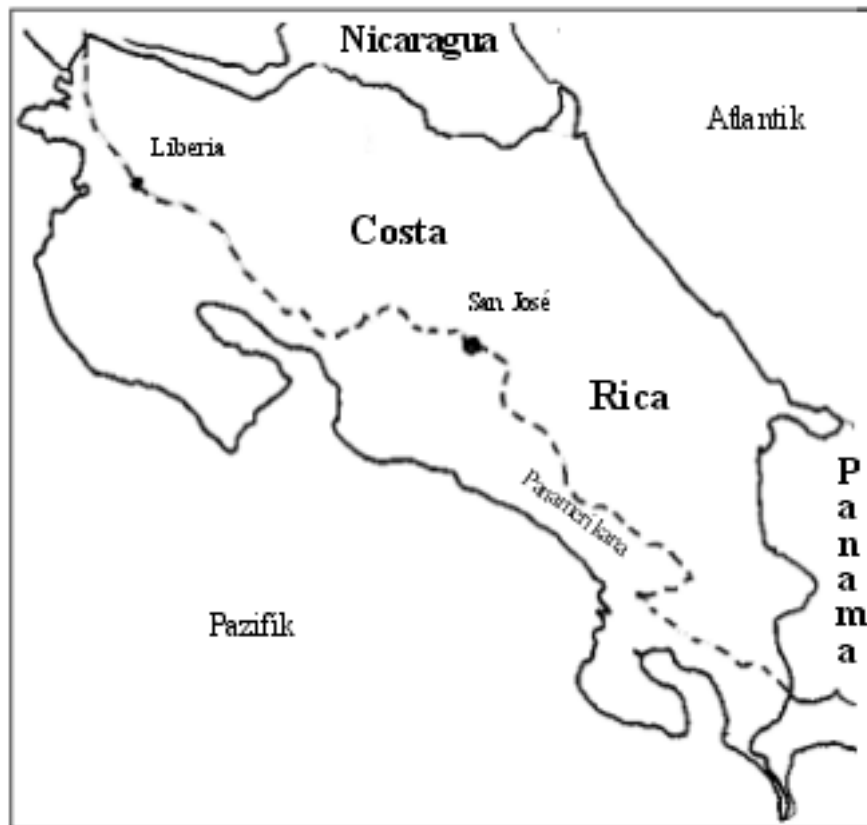


Abb. 1: Übersichtskarte von Costa Rica.

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Naturschutzgebiet Area de Conservación de Guanacaste (ACG) in der Provinz Guanacaste im Nordwesten Costa Ricas (Abb.2). Das geschützte Nationalparkareal der ACG dehnt sich derzeit über eine Fläche von etwa 550.000 ha aus, die sich aus verschiedenen Lebenszonen zusammensetzt (s.u.a. Hartshorn 1991).

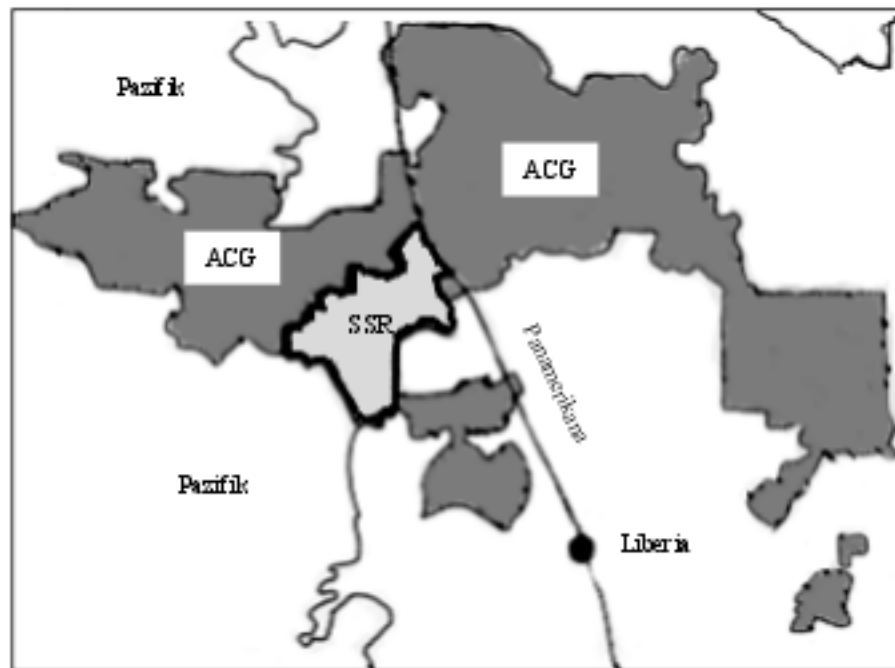


Abb. 2: Übersichtskarte des Nordwestens Costa Rica. Grau unterlegt ist das Schutzgebiet der Area de Conservación Guanacaste (ACG) mit dem Sektor Santa Rosa (SSR).

## 2.2 Geschichte

Die Degradierung der Waldflächen des Sektors Santa Rosa lässt sich bis in die zweite Hälfte des 16. Jahrhunderts zurückverfolgen (Janzen 1986 und 1992). Zu diesem Zeitpunkt wurden die überaus wertvollen Tropenhölzer der Trockenwälder entlang der Pazifikküste Mittelamerikas für den Weltmarkt entdeckt. Besondere Färbungen und Maserungen sowie ihre extreme Härte und Beständigkeit machten Baumarten wie beispielsweise Mahagoni und Rosenholz zu begehrten Nutzhölzern. Wie in der gesamten Provinz Guanacaste begann auch in Santa Rosa ein selektiver Holzabbau, der viele Gehölzarten aussterben ließ oder an den Rand der Extinktion brachte (s.u.a. Jiménez Madrigal 1993).

Ab dem 18. Jahrhundert wurde das Gebiet durch jährliche Brandrodung in Farmland und in Weideflächen für eine extensive Rinderhaltung umgewandelt (Janzen 2002). Seit etwa 1970 wurden nach und nach Flächen seitens der Regierung Costa Ricas unter Schutz

gestellt und sich selbst überlassen. Aus diesem Grund stellt Santa Rosa ein Mosaik aus sekundären Trockenwaldflächen unterschiedlichster Altersstrukturen bereit, die Gegenstand dieser Untersuchungen sind. Die heutige Ausdehnung des geschützten Sekundärwalds dieses Sektors beläuft sich auf etwa 80000 Hektar (Janzen 2001).

Bis vor etwa fünfzehn Jahren war Santa Rosa ein eigenständiger Nationalpark, der seit einigen Jahrzehnten eine der wenigen vollends geschützten tropischen Trockenwaldflächen in ganz Mittelamerika beinhaltet. Im Jahre 1999 wurde ein Großteil der ACG zum Weltnaturerbe der UNESCO erklärt.

### **2.3 Das Klima und Vegetation**

Das Klima dieser Region wird durch zwei stark voneinander abweichenden Jahreszeiten geprägt. Während der Trockenzeit (Dezember bis April) herrschen dort Nordostpassate vor. An der Ostseite Costa Ricas durchzieht ein bis zu etwa 3800 Meter hoch aufragender Kordillerezug das Land. An dieser „Cordillera Vulcanica“ regnen sich die feuchten atlantischen Luftmassen ab, um dann als trockene Fallwinde Richtung Nordwesten weiterzuziehen.

Die Pazifikregion befindet sich folglich während dieser Jahreshälfte mit ausbleibenden Niederschlägen im Regenschatten. Die vorherrschenden Südostpassate werden während der Regenzeit (Mai bis November) durch Corioliskräfte abgelenkt. Diese feuchtigkeitsbeladenen Winde erreichen den Nordwesten des Landes, was zum Teil hohe Niederschlagsmengen nach sich zieht. So wurde allein im Mai 1982 eine Regenmenge von etwa 900 mm in der Messstation des Nationalparks aufgezeichnet.

Die untersuchten Waldflächen werden nach Holdridge et al. (1967) als tropischer Trockenwald eingestuft. Die jährliche Niederschlagsmenge betrug zwischen den Jahren 1980 bis 1997 im Durchschnitt 1503,3 mm. In einzelnen Jahren können diese Werte jedoch starke Abweichungen aufzeigen. In dem erwähnten Zeitraum wurde der Minimumwert mit 880,1 mm (1991) und der Höchstwert mit 2558,5 mm (1988) ermittelt.

Die monatlichen Durchschnittstemperaturen variierten während der Trockenzeit zwischen etwa 31°C und 36°C (Abb. 3). In der Regenzeit lagen diese Werte zwischen 27°C und 33°C. Die Vegetation wird als tropisch regengrüner Trockenwald definiert Knapp 1965

und Hegner 1979). Diese setzt sich aus überwiegend aus Gehölzarten zusammen, die während der Trockenzeit ihr Laub abwerfen. Die Intensität des Laubabwurfs hängt u.a. von der Dauer der Trockenzeit und der Verfügbarkeit des Bodenwassers ab (s.a. Heinrich & Blancke 1995).

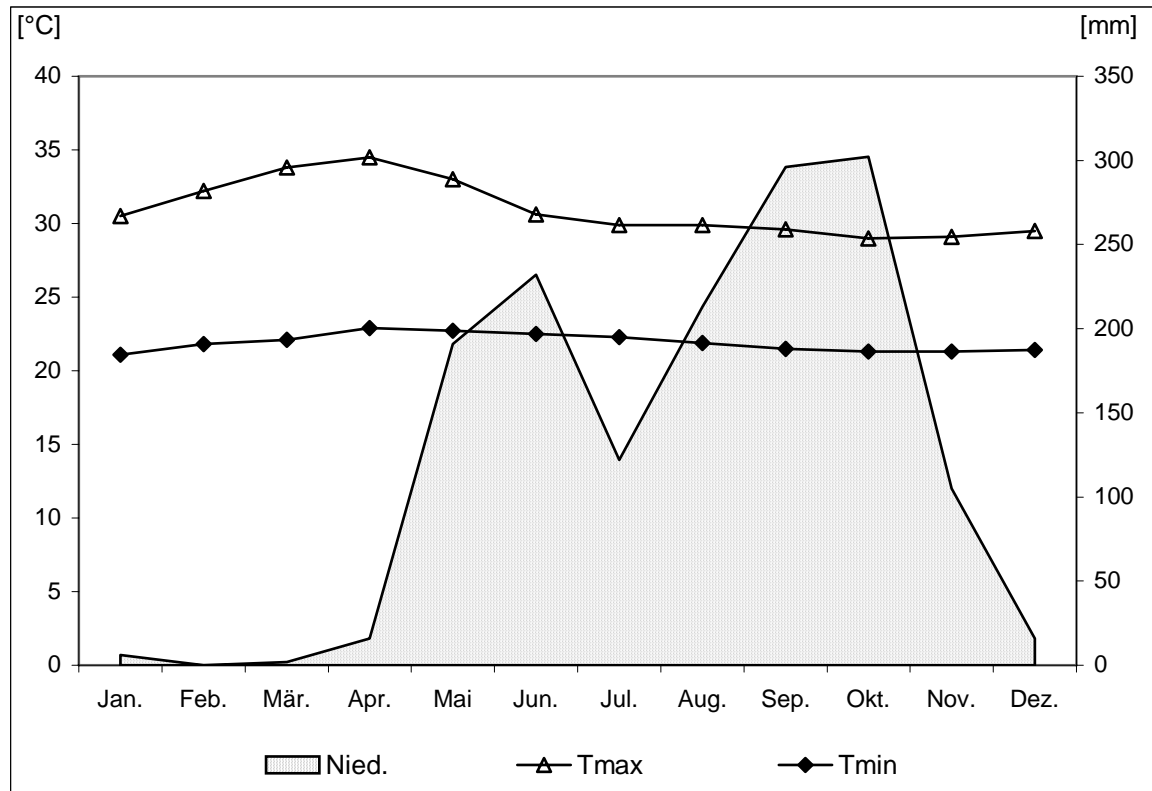


Abb. 3: Klimadiagramm des Untersuchungsgebiets. Dargestellt sind die durchschnittlichen Monats-temperaturen [°C] (Minimum und Maximum) sowie die durchschnittlichen Niederschlagsmengen der einzelnen Monate [mm] der Jahre 1980 bis 1997. Die Wetterdaten wurden von der Wetterstation Sektor Santa Rosa der ACG zur Verfügung gestellt.

Der Verlauf der niederschlagsfreien Jahreszeit ist für den Großteil der Gehölze mit ihrer Reproduktionsphase, d.h. mit der Ausbildung von Blüten und Früchte, gekoppelt. Solche Gehölze bilden ihre Blüten meistens noch vor dem Neuaustrieb des Laubes (Enquist & Sullivan 2001). Einige Arten locken durch ein synchronisiertes Massenblühen, das wie bei der Bignoniaceae *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. nur oft nur wenige Tage andauert, potentielle Bestäuber wie Insekten an (Heinrich & Blancke 1995). Gehölze, deren Diasporen mithilfe des Windes ausgebreitet werden, nutzen überwiegend die trockenen Fallwinde während der Trockenzeit (Enquist & Sullivan 2001).



## **2.4 Geologie und Böden**

In diesem Sektor werden laut Chiesa et al. (1996) und Gerhard (1993) verwitterte, nährstoffarme Böden vulkanischen Ursprungs vorgefunden, deren Alter auf etwa 1,6 Millionen Jahren datiert wurde. Die Bodentiefe der Entisole, Inceptisole und Vertisole variiert zwischen wenigen Zentimetern und einem Meter (Vasquez 1991). Weideflächen, die zum Teil seit mehr als 200 Jahren brandgerodet werden, bilden in der Trockenzeit eine betonharte Bodenoberfläche und eine sumpfige Landschaft während der Regenzeit (Janzen 2002). Die Böden der Weiden und der Waldflächen unterscheiden sich in Bezug auf Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen sowie auf Bodenmineralien nur im geringen Maße (Johnson & Wedin 1997).

### 3. Material und Methoden

#### 3.1 Auswahl der Untersuchungsflächen

Die untersuchten Flächen sind im Sektor Santa Rosa (SSR) angesiedelt (geografische Lage  $10^{\circ}49' - 10^{\circ}53' \text{ N}$  and  $85^{\circ}35' - 85^{\circ}37' \text{ W}$ ), der heute das eigentliche Kernstück des tropischen Trockenwalds der ACG ausmacht (Abb. 4). Für die gesamten Untersuchungen wurden 18 Flächen á  $1000\text{m}^2$  ( $20 \times 50\text{m}$ ) ausgewählt, die jede für sich eine relativ homogene Vegetationsstruktur aufwiesen. Um Abweichungen durch den Randeffekt auszuschließen, wurde zu den Außenkanten der Untersuchungsflächen ein Mindestabstand von 20m zu Waldflächen mit anderer Altersstruktur eingehalten.

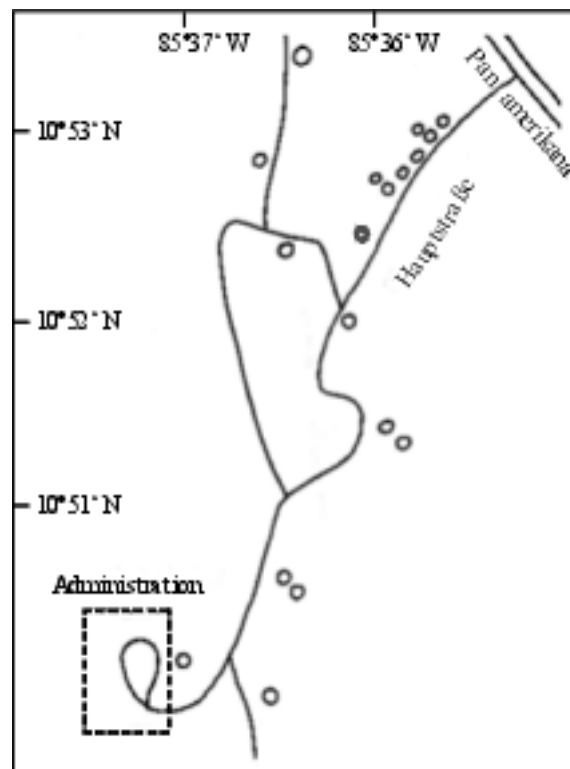


Abb. 4: Lage der 18 einzelnen Untersuchungsflächen im Sektor Santa Rosa.

Es wurden jeweils zwei separate Flächen der neun Sekundärwaldstufen mit dem Alter von 0, 1, 3, 5, 10, 15, 20, 30 und 50 Jahren ausgesucht. Diese Alterseinteilung bezog sich auf die Dauer der Waldregeneration ohne direkte menschliche Störungen bzw.

Einflussnahmen. Konkret bedeutet das, dass die Flächen seit diesem Zeitraum von den Vorbesitzern dem Nationalpark übergeben wurden. Diese Informationen wurden von der Verwaltung der ACG zur Verfügung gestellt. Einige Alterseinstufungen wurden vor Ort mit persönlicher Hilfestellung von D. H. Janzen (University of Pennsylvania) vorgenommen. Er führt seine Forschungen u.a. im Sektor Santa Rosa seit mehreren Jahrzehnten durch und konnte deshalb exakte Aussagen machen, zu welchem Zeitpunkt die einzelnen Waldstücke von den Farmern an den Nationalpark übergeben wurden.

Je zwei Untersuchungsflächen einer Altersstufe wurden analysiert. Die jeweiligen Flächenpaare wurden zusammengefasst und gemittelt. Diese Daten gehen im Folgenden, wenn nicht extra aufgeführt, aber als Einzelwerte pro Altersstufe in die analytischen Erfassungen ein. Dadurch wird eine genauere statistische Absicherung angestrebt.

### **3.2 Erfassung der aktuellen Vegetation und der Keimlingsbanken**

Die 18 Untersuchungsflächen wurden ausgemessen und markiert. Innerhalb dieser Transekte wurde das Arteninventar der Gefäßpflanzen über den gesamten Untersuchungszeitraum (von Dezember 1996 bis April 1999) erfasst. Die Pflanzenspezies wurden bestimmt und nach Anzahl aufgezeichnet. Die Artenbestimmung basierte auf den Schlüsseln von Janzen & Liesner (1980) und Gentry (1993). Einige Arten wurden durch Taxonomen des Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica, identifiziert. Die Bestimmung einiger Gräser aus der Familie der Cyperaceae und der Poaceae wurden von Prof. Dr. K. B. Bernhardt (Wien) vorgenommen. Die Benennung der Spezies erfolgte nach der Nomenklatur des Missouri Botanical Garden (w<sup>3</sup>TROPICOS, <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>).

Die oberflächliche Vegetation wurde in fünf Lebensformkategorien nach Kennard (2002) eingeteilt: Bäume, Lianen, Sträucher, Kräuter und Gräser. Für die Erfassung der Keimlingsbanken wurden alle Junggehölze bis zu einer Höhe von etwa 70 cm aufgezeichnet. Das heißt, dass nicht nur eigentliche Keimlinge in diese Untersuchungen mit einbezogen wurden, sondern auch jüngere Holzpflanzen. Gräser und Kräuter wurden in

dieser Analyse nicht berücksichtigt, da sie für die potentielle Vegetationsentstehung keine unmittelbare Rolle spielen.

### **3.3 Erfassung der Diasporenbanken**

Innerhalb der 18 Untersuchungsareale wurden Ende März 1997 jeweils fünf Flächen von je einem Quadratmeter abgesteckt. Diese Untereinheiten wurden von groben Laub- und anderen Pflanzenresten befreit und nach größeren Ausbreitungseinheiten durchsucht. Anschließend wurden jeweils fünf Bodenproben (à 0,3 Liter Erdvolumen) an unterschiedlichen Punkten der fünf Transekte entnommen. Hierzu wurde das Erdreich bis zu einer Tiefe von 5cm abgetragen. Tiefer gelegene Bodenschichten spielen in tropischen Wäldern eine untergeordnete Rolle (Dalling et al. 1997 und Baider et al. 2001). Um kleinere Diasporen erfassen zu können, wurden die Bodenproben mithilfe von Maschensieben ausgespült (s.u.a. Roberts 1981 und Heinrich 1995). Die kleinste Maschenweite betrug 0,1 mm. Das heißt, dass mit dieser Ausspülmethode keine Diasporen erfasst werden konnten, die kleiner als 0,1 mm waren.

Die Diasporen wurden aus den verbliebenen Fraktionen unter einem Binokular herausgesucht und bestimmt. Die Artenbestimmung erfolgte größtenteils unter Zuhilfenahme einer Diasporensammlung, die als Referenz während der gesamten Untersuchungszeit zusammengestellt wurde. Die Referenzsammlung wird dem Botanischen Garten der Universität zur Verfügung gestellt. Zu den gefundenen Diasporen zählen Ausbreitungseinheiten wie Samen, Früchte und Karyopsen. Sporen wurden nicht entdeckt. Einige Arten wurden durch das Ausstreichungsverfahren nach Young (1987) ermittelt. Hierzu wurden verbleibende Restbodenproben mit sterilem Erdmaterial vermischt und gewässert. Die so zur Keimung gebrachten Arten wurden aufgezogen und bestimmt.

Die Auswertung der Gehölzsamen nach dem Ausbreitungsmodus wurde nach Gentry (1993), Janzen & Liesner (1980) sowie nach Croat (1978) vorgenommen.

### **3.4 Deckungsgrad**

Der Lichteinfall durch die Bestandslücken spielt u.a. für den Erfolg einer Etablierung der Sämlinge und Jungpflanzen eine wichtige Rolle. Auch die Keimungsinduktion einiger sogenannter Lichtkeimer wird durch den Lichteinfall ausgelöst (Whitmore 1990). Um die Lichtverhältnisse in den einzelnen Sukzessionsstadien beurteilen zu können, wurde die Beschattung durch die Vegetation innerhalb der verschiedenen Waldschichten geschätzt. Hierzu wurden die einzelnen Deckungsgrade in drei Kategorien unterteilt. In der Krautschicht wurde die prozentuale Bodenbedeckung durch Schätzung ermittelt. Um die Beschattung der unteren Baumschicht bis in 10 Meter Höhe zu untersuchen, wurden die Bestandslücken der Gehölze geschätzt und von der Gesamtfläche (100%) abgezogen. Mit derselben Methode wurde der Deckungsgrad der oberen Baumschicht oberhalb von 10 m Höhe aufgezeichnet. Diese Erhebungen wurden während der Regenzeit 1998 bei optimaler Belaubung durchgeführt.

### **3.5 Temperaturwerte in den Untersuchungsflächen**

Da sich die Temperaturendaten der Wetterstation der ACG auf einen Messpunkt bezogen, wurden zusätzliche Messungen in den verschiedenen Untersuchungsflächen durchgeführt. In jeweils einer Fläche jeder Altersstufe wurden Temperaturmessungen mithilfe eines Minimum- und Maximumthermometers durchgeführt. Die Thermometer wurden im Schattenbereich zunächst in einer Höhe von einem Meter aufgehängt und nach sieben Tagen abgelesen. Anschließend wurden sie auf Bodenniveau installiert und nach einer Woche ausgewertet. Der gesamte Vorgang wurde wiederholt und die jeweiligen Daten wurden später gemittelt. Diese Arbeiten wurden im März und April 1998, also während der Trockenzeit durchgeführt.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Die Standortfaktoren

#### 4.1.1 Temperaturmessungen in den Flächen

Die Temperaturverteilungen wiesen sowohl am Boden als auch in einem Meter Höhe wesentliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Altersstufen und somit im Sukzessionsverlauf auf (Tab. 1). In den jüngeren Flächen waren die Maximumtemperaturen am Tag deutlich höher bzw. die Minimumwerte in den Nächten wesentlich niedriger als in den älteren Sukzessionsstadien. Lag die Differenz der Tag- und Nachttemperaturen am Boden in allen jüngeren Untersuchungsflächen bei etwa 23 bis 25°C, sank dieser Wert in der 10 Jahre alten Fläche auf 20,5°C. Alle älteren Untersuchungsareale lagen unter der 20°C Marke. Der niedrigste Wert wurde mit 10,5°C Unterschied in dem ältesten Waldstück ermittelt. Die kälteste Temperatur am Boden belief sich auf 16,5°C und wurde in der einjährigen Untersuchungsfläche aufgezeichnet. Die heißeste Temperatur wurde mit 42°C in der fünf Jahre alten Fläche gemessen.

Tab. 1: Minimal- und Maximaltemperaturen sowie die ermittelten Differenzwerte in 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen. Die Temperaturdaten wurden jeweils über einen Zeitraum von sieben Tagen am Boden und in einem Meter Höhe gemessen. Nach anschließender Wiederholung wurden die entsprechenden Daten gemittelt. Die Messungen erfolgten im März und im April 1998.

Alter der Fläche [a]	Messhöhe 0 cm			Messhöhe 100 cm		
	T <sub>min.</sub> [°]	T <sub>max.</sub> [°]	T <sub>dif.</sub> [°]	T <sub>min.</sub> [°]	T <sub>max.</sub> [°]	T <sub>dif.</sub> [°]
0	17	41	24	18	40	22
1	16,5	41,5	25	17,5	41,5	24
3	17,5	41	23,5	19	40,5	21,5
5	18,5	42	23,5	20,5	39,5	19
10	19,5	40	20,5	21,5	37,5	16
15	21,5	39,5	18	22	38	16
20	22	38	16	22	38,5	16,5
30	23,5	39	15,5	21	36	15
50	23	33,5	10,5	22	33	11

Vergleichbare Daten wurden ebenfalls bei den Messungen in einem Meter Höhe ermittelt. Dort belief sich der Höchstwert auf 42°C in der fünf Jahre alten Fläche. Das Temperaturminimum wurde im einjährigen Areal mit 17,5°C ermittelt. Der maximale

Temperaturunterschied war mit 24°C in der ein Jahr alten Fläche zu finden, während das älteste Waldstück nur noch eine Differenz von 11°C aufwies.

#### 4.1.2 Deckungsgrad der Pflanzenschichtungen

Die Untersuchungsflächen zeigten mit zunehmendem Sukzessionsverlauf die Tendenz, den Deckungsgrad in den höheren Schichten zu erhöhen, während sich der Vegetationsanteil in der Krautschicht nach und nach verringerte (Tab. 2). In den jüngsten vier Stadien lag der Anteil der Bodenbedeckung über 90%. Während die untere Baumschicht dieser Flächen jeweils unter 20% lag, waren in den oberen Etagen keine Gehölze vorhanden, die die entsprechende Höhe erreichten. Nach etwa 20 und mehr Jahren ungestörter Wiederbewaldung waren die Vegetationslücken in der oberen Etage auf weniger als 50% gesunken. In der ältesten Regenerationsphase nahm dort der Deckungsgrad etwa 72,5% ein. Die untere Baumschicht wies eine Geschlossenheit von 90% nach 30 Jahren auf und zeigte damit den Maximumwert. Alle Untersuchungsflächen, die 10 Jahre und länger sich selbst überlassen waren, wiesen einen Deckungsgrad in der unteren Baumschicht von mehr als 70% auf. Die Vegetationslücken in den beiden Baumschichten der älteren Flächen ließen einen deutlich geringeren Einfall der photosynthetisch verwertbaren Strahlung auf die Bodenvegetation zu, als das in den jüngeren Beständen der Fall war.

Tab. 2: Prozentualer Deckungsgrad in drei Pflanzenschichten in 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen.

Alter [a]	Krautschicht	Untere Baumschicht	Obere Baumschicht
0	95	10	0
1	97,5	0	0
3	92,5	5	0
5	92,5	17,5	0
10	52,5	70	5
15	47,5	75	35
20	40	80	60
30	45	90	55
50	27,5	80	72,5

## 4.2 Die aktuelle Vegetation

Insgesamt wurden in der aktuellen Vegetation 328 Gefäßpflanzenarten aus 77 Familien und 247 Gattungen identifiziert und in die folgenden fünf Lebensformen eingestuft und zugeordnet: 27 Gräser, 106 Kräuter, 43 Sträucher, 50 Lianen und 102 Bäume (Tab. 3). Nach Untersuchungen des Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) sind das etwa 3,3% des auf 9400 Arten geschätzten Artenspektrums aller Gefäßpflanzen Costa Ricas (Hammel et al. 2003/04). Mit 55 Arten enthielt die Familie der Fabaceae den höchsten Artenanteil, gefolgt von den Bignoniaceae (20) und Asteraceae (19).

Tab. 3: Artenliste der in den Untersuchungsflächen im Sector Santa Rosa angetroffenen Gefäßpflanzen in alphabetischer Reihenfolge (2x = Anwesenheit in beiden Flächen der Altersstufen; x = Anwesenheit in einer der Flächen). Lebensformkategorie: G = Gräser, K = Kräuter, S = Sträucher, L = Lianen und B = Bäume.

Wissenschaftlicher Name	Familie	Lebensform	Altersstufe									
			0	1	3	5	10	15	20	30	50	
<i>Acacia collinsii</i> Saff.	Fabaceae/Mim.	S	X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X
<i>Acacia cornigera</i> L.	Fabaceae/Mim.	S				X						
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Fabaceae/Mim.	B	X		X	X						
<i>Acacia tenuifolia</i> (L.) Willd.	Fabaceae/Mim.	L						2X	2X	X	X	
<i>Acacia villosa</i> (Sw.) Willd.	Fabaceae/Mim.	K	X	X	2X							
<i>Acisanthera c.f. quadrata</i> Pers.	Melastomataceae	K	X	X								
<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	Fabaceae/Pap.	B							X	X	X	
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart. Ex	Arecaceae	B						X	X	X		
<i>Adiantum c.f. deflectens</i> Mart.	Pteridaceae	K							X			
<i>Adiantum concinnum</i> Willd.	Pteridaceae	K							X			2X
<i>Aeschynomene</i> sp.	Fabaceae/Pap.	K	X									
<i>Albizia adinocephala</i> (Donn.Sm.) Britton & Rose	Fabaceae/Mim.	B										X
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich.	Rubiaceae	S				X	2X	2X	X	2X	2X	2X
<i>Allophylus occidentalis</i> (Sw.) Radlk.	Sapindaceae	S					2X	2X	2X	2X	2X	X
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth	Bignoniaceae	L						2X	X	X	2X	
<i>Andropogon bicornis</i> L.	Poaceae	G			X							
<i>Andropogon leucostachyus</i> Kunth	Poaceae	G				X						
<i>Annona purpurea</i> Lmoc. & Sesse ex Dunal	Annonaceae	B										X
<i>Annona reticulata</i> L.	Annonaceae	B						2X	X			
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Tiliaceae	B						X	X	X		2X
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.	Acanthaceae	K						X	X		X	
<i>Archibaccharis schiedeana</i> (Benth.) J.Jacks.	Asteraceae	K			X							
<i>Ardisia compressa</i> Kunth	Myrsinaceae	B							X			
<i>Ardisia revoluta</i> Kunth	Myrsinaceae	B							X	X	2X	2X
<i>Arrabidaea chica</i> (Humb. & Bonpl.) Verl.	Bignoniaceae	L							X			
<i>Arrabidaea conjugata</i> (Verl.) Mart.	Bignoniaceae	L							X			
<i>Arrabidaea molissima</i> (Kunth) Bureau & K.Schum.	Bignoniaceae	L								X		
<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schltdl.) Sandwith	Bignoniaceae	L						X	X	X	2X	





Wissenschaftlicher Name	Familie		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Cipura cf. paludosa</i> Aubl.	Iridaceae	K	X	X	X						
<i>Cissus rhombifolia</i> Vahl	Vitaceae	L	X			X	2X	X			
<i>Cissus sicyoides</i> L.	Vitaceae	L					X	X	X		
<i>Coccoloba guanacastensis</i> W.C.Burger	Polygalaceae	B									X
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Cochlospermaceae	B	2X	2X	2X	2X	2X	2X	X	X	
<i>Combretum farinosum</i> Kunth	Combretaceae	L					X		X		
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	B					2X				
<i>Cordia guanacastensis</i> Standl.	Boraginaceae	S	X			X					
<i>Cordia panamensis</i> Riley	Boraginaceae	B					2X	2X	X	X	X
<i>Cornutia grandifolia</i> (Schltdl. & Cham.) Schauer	Verbenaceae	B									X
<i>Coursetia elliptica</i> M.Sousa & Rudd	Fabaceae/Pap.	K								X	
<i>Crescentia alata</i> Kunth	Bignoniaceae	B	2X	2X	2X	2X					
<i>Crescentia cujete</i> L.	Bignoniaceae	B				X					
<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	Celastraceae	S						X			
<i>Crotalaria sp.</i>	Fabaceae/Pap.	K		X	2X						
<i>Cupania guatemalensis</i> (Turcz.) Radlk.	Sapindaceae	B							X		2X
<i>Curatella americana</i> L.	Dilleniaceae	B		X		2X		X		X	X
<i>Cydista aequinoctialis</i> (L.) Miers	Bignoniaceae	L						2X			
<i>Cydista diversifolia</i> (Kunth) Miers	Bignoniaceae	L					X		2X	2X	2X
<i>Cydista heterophylla</i> Seibert	Bignoniaceae	L					X	2X		2X	
<i>Cyperus cf. rotundus</i> L.	Cyperaceae	G						X			
<i>Cyperus sp.</i>	Cyperaceae	G		X	X						
<i>Dalbergia retusa</i> Hemsl.	Fabaceae/Pap.	B			X	X	X				
<i>Dalea leporina</i> Aiton ex Hemsl.	Fabaceae/Pap.	K		X							
<i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil.	Dilleniaceae	L						X	X	2X	X
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth. & Oerst.	Fabaceae/Pap.	K		2X	2X	X			X		
<i>Desmodium sp.</i>	Fabaceae/Pap.	K			X		X				X
<i>Desmopsis bibracteata</i> (Rob.) Saff.	Annonaceae	B									2X
<i>Dilodendron costaricensis</i> (Radlk.) A.H.Gentry & Steyerm.	Sapindaceae	B									2X
<i>Dioclea megacarpa</i> Rolfe	Fabaceae/Pap.	L						X			
<i>Dioscorea convolvulacea</i> Schltdl. & Cham.	Dioscoreaceae	K					2X	2X	2X	2X	X
<i>Diospyrus nicaraguensis</i> Standl.	Ebenaceae	B						2X	X	2X	
<i>Diphysa humilis</i> Oerst.	Fabaceae/Pap.	B			X						
<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	Sapindaceae	S						X			
<i>Dorstenia contrajerva</i> L.	Moraceae	K							2X		
<i>Dorstenia drakena</i> L.	Moraceae	K					X		X		
<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	Poaceae	G					X	X			
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae/Mim.	B							2X		
<i>Erblichia odorata</i> Seem.	Turneraceae	B									X
<i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G.Don	Fabaceae/Pap.	K			2X	X					
<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.	Erythroxylaceae	S					2X	2X	X	2X	X
<i>Erythroxylum rotundifolia</i> Lunan	Erythroxylaceae	S				X					
<i>Eugenia oerstediana</i> O.Berg	Myrthaceae	S							X	X	2X
<i>Eugenia salamensis</i> Donn. Sm.	Myrthaceae	B					X				
<i>Eupatorium collinum</i> DC.	Asteraceae	K			X	X	X		X		X
<i>Eupatorium quadrangulare</i> DC.	Asteraceae	K	X			2X		X			X
<i>Eupatorium sp.</i>	Asteraceae	K			X						
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Euphorbiaceae	B						X			
<i>Exostema mexicanum</i> A.Gray	Rubiaceae	B					X	X	X	2X	
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	Rubiaceae	S									2X
<i>Fimbristylis sp.</i>	Cyperaceae	G	X	X	X	X					

Wissenschaftlicher Name	Familie		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Fosteronia spicata</i> (Jacq.) G.Mey.	Apocynaceae	L					X	X	2X	2X	
<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	Clusiaceae	S									2X
<i>Genipa americana</i> L.	Rubiaceae	B	X		X	2X	X	2X	2X	2X	2X
<i>Gliricidia sepium</i> Cex	Fabaceae/Pap.	B	2X			X	X	X			
<i>Gonolobus barbatus</i> Kunth	Asclepiaceae	K					X				
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	Rhamnaceae	L							X		X
<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb.	Rhamnaceae	L	2X	2X	2X	2X	X	2X		X	
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Sterculiaceae	B	X		X	2X	2X	2X	2X	2X	X
<i>Guettarda macrosperma</i> Donn.Sm.	Rubiaceae	B						2X	2X	X	2X
<i>Habenaria alata</i> Hook. f.	Orchidaceae	K				X					
<i>Habenaria pauciflora</i> (Lindl.) Rchb. f.	Orchidaceae	K			X						
<i>Habenaria quinqueseta</i> (Michx.) Sw.	Orchidaceae	K	X	X				X			
<i>Habenaria</i> sp.	Orchidaceae	K		X							
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Rubiaceae	S				X					
<i>Heliconia latispatha</i> Benth.	Heliconiaceae	K						X	X		
<i>Helicteres baruensis</i> Jacq.	Sterculiaceae	S						X			
<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth	Sterculiaceae	S		X	2X	2X	X	X			
<i>Heteropterys brachiata</i> (L.) DC	Malpighiaceae	L				X					
<i>Heteropterys cf. obovata</i> (Small) Cuatrec. & Croat	Malpighiaceae	L									X
<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss	Malpighiaceae	L						X			
<i>Hippocratea volubilis</i> L.	Hippocrateaceae	L							X		2X
<i>Hiraea reclinata</i> Jacq.	Malpighiaceae	L						X		X	X
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Chrysobalanaceae	S							X		2X
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Fabaceae/Caes.	B					X	X	2X		2X
<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	Poaceae	G	2X	2X	2X	2X	X	X	X		
<i>Hyptis c.f. verticillata</i> Jacq.	Lamiaceae	K			X	X					
<i>Hyptis capitata</i> Jacq.	Lamiaceae	K		X	2X	X					
<i>Hyptis pectinata</i> Poit.	Lamiaceae	K		2X							
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	Lamiaceae	K	X	2X	2X	2X					
indet. Asteraceae	Asteraceae	K					X				
indet. Poaceae	Poaceae	G					X	X			
<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Fabaceae/Pap.	K		2X	X						
<i>Indigofera suffruticosa</i> Mill.	Fabaceae/Pap.	K				X		X			
<i>Inga vera</i> Willd.	Fabaceae/Mim.	B							X		X
<i>Ipomoea hederifolia</i> L.	Convolvulaceae	K					X				
<i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G.Don	Convolvulaceae	K	2X	X	2X	2X	X	X			
<i>Isocarpha atriplicifolia</i> (L.) R.Br.	Asteraceae	K						X			
<i>Ixora floribunda</i> (A.Rich.) Griseb.	Rubiaceae	B									X
<i>Jacquinia pungens</i> A.Gray	Theophrastaceae	S					2X	2X	X	2X	2X
<i>Jatropha curcas</i> L.	Euphorbiaceae	B							X		
<i>Justicia brunneloides</i> Lam.	Acanthaceae	K					X			X	
<i>Karwinskia calderonii</i> Standl.	Rhamnaceae	B				X					
<i>Laelia rubescens</i> Lindl.	Orchidaceae	K								X	
<i>Lantana camara</i> L.	Verbenaceae	S			X		X				
<i>Lasiacis sorghoidea</i> (Desv.) Hitchc. & Chase	Poaceae	G					X	2X	2X	2X	X
<i>Lasiacis</i> sp.	Poaceae	G							X	2X	X
<i>Lasiantha fruticosa</i> (L.) K.M.Becker	Asteraceae	K	X		2X	2X	X	X		X	
<i>Leptocoryphium lanatum</i> (Kunth) Nees	Poaceae	G			X						
<i>Licania arborea</i> Seem.	Chrysobalanaceae	B							X		2X
<i>Lippia cardiostegia</i> Benth.	Verbenaceae	S				X		X	X		
<i>Lonchocarpus costaricensis</i> (Donn.Sm.) Pittier	Fabaceae/Pap.	B					X	X	X		

Wissenschaftlicher Name	Familie		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i> Donn.Sm.	Fabaceae/Pap.	B					2X		X	X	
<i>Lonchocarpus oliganthus</i> J.F.Herm.	Fabaceae/Pap.	B						X	X		
<i>Lonchocarpus orotinus</i> Pittier	Fabaceae/Pap.	B					X				
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	Fabaceae/Pap.	B					X	X		X	
<i>Ludwigia erecta</i> (L.) H.Hara	Onagraceae	K	X		X						
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	Onagraceae	K	X		X			X			
<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart.	Tiliaceae	B							X		
<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Tiliaceae	B	X		X	X	X	X	X	X	
<i>Lygodium venustum</i> Sw.	Schizaeaceae	K	X		2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X
<i>Lysiloma auritum</i> (Schltdl.) Benth.	Fabaceae/Mim.	B					X				
<i>Lysiloma sp.</i>	Fabaceae/Mim.	B									X
<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H.Gentry	Bignoniaceae	L							X	2X	
<i>Machaerium arboreum</i> (Jacq.) Vogel	Fabaceae/Pap.	B							X		
<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	Fabaceae/Pap.	B					2X	2X	X	2X	
<i>Machaerium kegelii</i> Meisn.	Fabaceae/Pap.	L							X		2X
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Donn.	Moraceae	B					2X	X	2X	2X	X
<i>Malpighia glabra</i> L.	Malpighiaceae	S							X		
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Malvaceae	S				X	2X	2X	X	2X	2X
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen	Sapotaceae	B						X	X	X	2X
<i>Mansoa hymenaea</i> (DC.) A.H.Gentry	Bignoniaceae	L								X	
<i>Maranta arundinacea</i> L.	Marantaceae	K					X		X	X	
<i>Marsdenia trivirgulata</i> F.A.Bartlett	Asclepiadaceae	L							X		
<i>Mascagnia sp.</i>	Malpighiaceae	L									X
<i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A.H.Gentry	Bignoniaceae	L									X
<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urb.	Convolvulaceae	K			X		X	X			
<i>Merremia sp.</i>	Convolvulaceae	K		X							
<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Asteraceae	L					X				
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Fabaceae/Mim.	K				X		X			
<i>Mimosa pudica</i> L.	Fabaceae/Mim.	K	X		2X						
<i>Mimosa skinneri</i> Benth.	Fabaceae/Mim.	K			X						
<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	Melastomataceae	S						X			2X
<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	Fabaceae/Mim.	K	X								
<i>Ocotea veraguensis</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	B									2X
<i>Oncidium cebolleta</i> (Jacq.) Sw.	Orchidaceae	K				X					
<i>Onoseris onoseroides</i> (Kunth) B.L.Rob.	Asteraceae	K						X			2X
<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	Ochnaceae	S									2X
<i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb.	Fabaceae/Pap.	K					X				
<i>Panicum sp.</i>	Poaceae	G					X				
<i>Paspalum botterii</i> (E.Fourn.) Chase	Poaceae	G	X		X						
<i>Paspalum sp.</i>	Poaceae	G	X	X	2X						
<i>Passiflora biflora</i> Lam.	Passifloraceae	K							X	X	
<i>Passiflora pedata</i> L.	Passifloraceae	K	X			X					
<i>Paullinia cururu</i> L.	Sapindaceae	L					2X	2X	2X	2X	X
<i>Paullinia pinnata</i> L.	Sapindaceae	L						X			2X
<i>Pavonia cancellata</i> (L.) Cav	Malvaceae	K	X	X	2X	2X					
<i>Pectis sp.</i>	Asteraceae	K		X							
<i>Petiveria alliacea</i> L.	Phytolaccaceae	K									X
<i>Petrea volubilis</i> L.	Verbenaceae	L							X	X	X
<i>Pharus sp.</i>	Poaceae	G									2X
<i>Phaseolus lunatus</i> L.	Fabaceae/Pap.	K						X			
<i>Phoradendron quadrangulare</i> (Kunth) Krug & Urb.	Loranthaceae	K					X	X			

Wissenschaftlicher Name	Familie		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Picramnia quaternaria</i> Donn.Sm.	Simaroubaceae	B									2X
<i>Piper amalago</i> L.	Piperaceae	S							X		
<i>Piper auritum</i> Kunth	Piperaceae	S						X	X		
<i>Piper jacquemontianum</i> Kunth	Piperaceae	S							X		2X
<i>Piper marginatum</i> Jacq.	Piperaceae	S							X		
<i>Piper pseudo-fuligineum</i> C.DC.	Piperaceae	S						X	X		
<i>Piper</i> sp.	Piperaceae	S									X
<i>Pisonia aculeata</i> L.	Nyctaginaceae	B							X	X	
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H.Gentry	Bignoniaceae	L					X	X		2X	
<i>Pleonotoma variabilis</i> (Jacq.) Miers	Bignoniaceae	L							X		2X
<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt	Polypodiaceae	K						X			
<i>Prestonia acutifolia</i> (Benth.) K.Schum.	Apocynaceae	L						X	X		
<i>Priva lappulacea</i> (L.) Pers.	Verbenaceae	K							X		
<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.	Flacourtiaceae	S							X		
<i>Psidium guineense</i> Sw.	Myrthaceae	S			X						
<i>Psychotria horizontalis</i> Sw.	Rubiaceae	S					X	X	X	X	2X
<i>Psychotria nervosa</i> Sw.	Rubiaceae	S					X	X	X	X	2X
<i>Pterolepis trichotoma</i> (Rottb.) Cogn.	Melastomataceae	K			X						
<i>Quercus oleoides</i> Schltl. & Cham.	Fagaceae/Pap.	B	X		X	X		X			
<i>Randia aculeata</i> L.	Rubiaceae	B					2X	X	2X	2X	
<i>Randia subcordata</i> (Standl.) Standl.	Rubiaceae	B				X	2X	2X	2X	2X	X
<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L.	Apocynaceae	S					X	X	2X		X
<i>Rehdera trinervis</i> (S.F.Blake) Moldenke	Verbenaceae	B	2X	2X	2X	2X	X	X			
<i>Rhynchosia</i> sp.	Fabaceae/Pap.	K						X			
<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl.) Kunth	Cyperaceae	G				X					
<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl.) Boeck.	Cyperaceae	G	X	X	X	2X					
<i>Rhynchospora</i> sp.	Cyperaceae	G			2X	X					
<i>Richardia scabra</i> L.	Rubiaceae	K	X								
<i>Rourea glabra</i> Kunth	Connaraceae	L						2X	2X	2X	X
<i>Ruellia inundata</i> Kunth	Acanthaceae	K			X		X	X			
<i>Russelia sarmentosa</i> Jacq.	Scrophulariaceae	K			X		X				
<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	Fabaceae/Mim.	B					X			X	
<i>Sapranthus palanga</i> R.E.Fr.	Annonaceae	B							X	X	
<i>Sciadodendron excelsum</i> Griseb.	Araliaceae	B									X
<i>Scleria cf interrupta</i> Rich.	Cyperaceae	G						X			
<i>Scleria cf. hirtella</i> Sw.	Cyperaceae	G	X								
<i>Scleria microcarpa</i> Nees & Kunth	Cyperaceae	G						X		X	
<i>Scleria setulosociliata</i> Boeck.	Cyperaceae	G				X					
<i>Scleria</i> sp.	Cyperaceae	G		X	X	X		X			
<i>Sebastiania pavoniana</i> Mull. Arg.	Euphorbiaceae	S						X		X	
<i>Securidaca silvestris</i> Schltl.	Polygalaceae	L					X	X	X	X	
<i>Selaginella horizontalis</i> (C.Presl.) Spring.	Selaginallaceae	K					2X	X	2X	2X	
<i>Semialarium excelsum</i> (Miers) Mennega	Hippocrateaceae	B		X	X	2X	2X	2X	X	2X	
<i>Serjania mexicana</i> (L.) Willd.	Sapindaceae	L					X	X	X	X	2X
<i>Serjania schideana</i> Schltl.	Sapindaceae	L					2X	X	2X	X	X
<i>Sesbania emerus</i> (Aubl.) Urb.	Fabaceae/Pap.	K	X	2X	X						
<i>Seteria geniculata</i> (Willd.) P.Beauv.	Poaceae	G			X						
<i>Seteria</i> sp.	Poaceae	G			X						
<i>Sida rhombifolia</i> L.	Malvaceae	K			X		X				
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	K	X			2X		X			
<i>Sida urens</i> L.	Malvaceae	K			X						

Wissenschaftlicher Name	Familie		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Sideroxylon capiri</i> (A.DC.) Pittier	Sapotaceae	B					X		2X	X	
<i>Simarouba glauca</i> DC.	Simaroubaceae	B				X	2X	X	X		
<i>Sloanea terniflora</i> (Moc. & Sesse ex) DC. Standl.	Elaeocarpaceae	B									X
<i>Smilax spinosa</i> Mill.	Smilacaceae	L					X	2X	2X	2X	X
<i>Solanum accrescens</i> Standl. & C.V.Morton	Solanaceae	S							X		
<i>Solanum hazenii</i> Britton	Solanaceae	S					X				
<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	B					2X	X	X	X	X
<i>Spondias purpurea</i> L.	Anacardiaceae	B					X				
<i>Stachytapheta frantzii</i> Pol.	Verbenaceae	K	X	2X	X						
<i>Stachytapheta jamaicensis</i> (L.) Vahl	Verbenaceae	K	2X	2X	X	X					
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook.&Arn.) K.Schum.	Apocynaceae	B					2X	X	X	X	X
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H.Karst	Sterculiaceae	B									X
<i>Stigmaphyllon ellipticum</i> (Kunth) A.Juss	Malpighiaceae	L						X			X
<i>Swartzia cubensis</i> (Britton & P.Wilson) Standl.	Fabaceae/Pap.	B									2X
<i>Swietenia macrophylla</i> King	Meliaceae	B			X	2X		X			
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex) DC. Standl.	Bignoniaceae	B					X				
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	Bignoniaceae	B			X		2X	X	2X	2X	X
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	Bignoniaceae	B					X		X	X	X
<i>Tectaria</i> sp.	Tectariaceae	K									X
<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	Fabaceae/Pap.	K				X					
<i>Tetracera volubilis</i> L.	Dilleniaceae	L					2X	2X	2X	2X	2X
<i>Thelypteris</i> sp.	Thelypteridaceae	K									X
<i>Thevitia peruviana</i> (Pers.) K.Schum.	Apocynaceae	B				X					
<i>Thouinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	Sapindaceae	B					X			X	
<i>Tournefortia</i> sp.	Boraginaceae	L						X			
<i>Trichilia Americana</i> (Sesse & Moc.) T.D.Penn.	Meliaceae	B								2X	
<i>Trichilia glabra</i> L.	Meliaceae	B						X			
<i>Trichilia trifolia</i> L.	Meliaceae	B							X	X	
<i>Trigonia rugosa</i> Benth.	Trigoniaceae	L		X							
<i>Triumfetta lappula</i> L.	Tiliaceae	K					X	X	X		
<i>Trixis inula</i> Crantz	Asteraceae	K	X		2X		X	X		2X	
<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Moraceae	B									X
<i>Verbesina gigantea</i> Jacq.	Asteraceae	S					2X		X		
<i>Verbesina turbacensis</i> Kunth	Asteraceae	K			X	X			X		
<i>Vernonia argyropappa</i> H.Buek	Asteraceae	K			X	X					
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	Clusiaceae	S			X	X					
<i>Waltheria glomerata</i> C.Presl.	Sterculiaceae	S			X	2X					
<i>Waltheria indica</i> L.	Sterculiaceae	K	2x	X	2X	2X					
<i>Xanthosoma cf. mexicanum</i> Liebm.	Araceae	K					2X	X	X	X	
<i>Xylophragma seemannianum</i> (Kuntze) Sandwith	Bignoniaceae	L					X		X	2X	
<i>Xylosma anisophylla</i> Standl.	Flacourtiaceae	B				X					
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Flacourtiaceae	B						X			
<i>Zanthoxylum setulosum</i> P.Wilson	Rutaceae	B					X	X	X		X
<i>Zornia</i> sp.	Fabaceae/Pap.	K	X								
<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Flacourtiaceae	B							X		2X

Die Artendiversität pro Fläche korreliert nicht linear mit dem Alter der sekundären Waldflächen. Der größte Artenreichtum wurde nach 15 Jahren ermittelt und verringerte sich anschließend auffallend. Der Anteil der Gehölze (unter Miteinbeziehung der Jung-

pflanzen) belief sich auf 97 Taxa nach 20 Jahren, während dieser nach einem Jahr mit 12 Spezies am geringsten war (Tab. 4).

Tab. 4: Artenreichtum der 5 Lebensformen, Gesamtdiversität und prozentualer Anteil der Gehölze innerhalb der 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen.

Alter	Gräser	Kräuter	Gehölze			Gesamt	Anteil der Gehölze [%]
			Sträucher	Lianen	Bäume		
0	8	28	3	4	10	53	32.1
1	8	22	4	2	6	42	28.6
3	14	42	8	3	16	83	32.5
5	10	26	13	4	21	74	50.0
10	6	29	16	21	44	116	69.8
15	9	37	20	30	44	140	67.1
20	3	18	21	26	50	118	82.2
30	3	13	11	23	40	90	82.2
50	3	13	17	21	41	95	83.2

Ähnliche Ergebnisse wurden bei den Baumspezies ermittelt. Mit 50 Arten war die Diversität nach 20 Jahren am höchsten und mit sechs Spezies nach einem Jahr am geringsten. Das Maximum der Lianenarten wurde nach 15 Jahren erreicht, das der

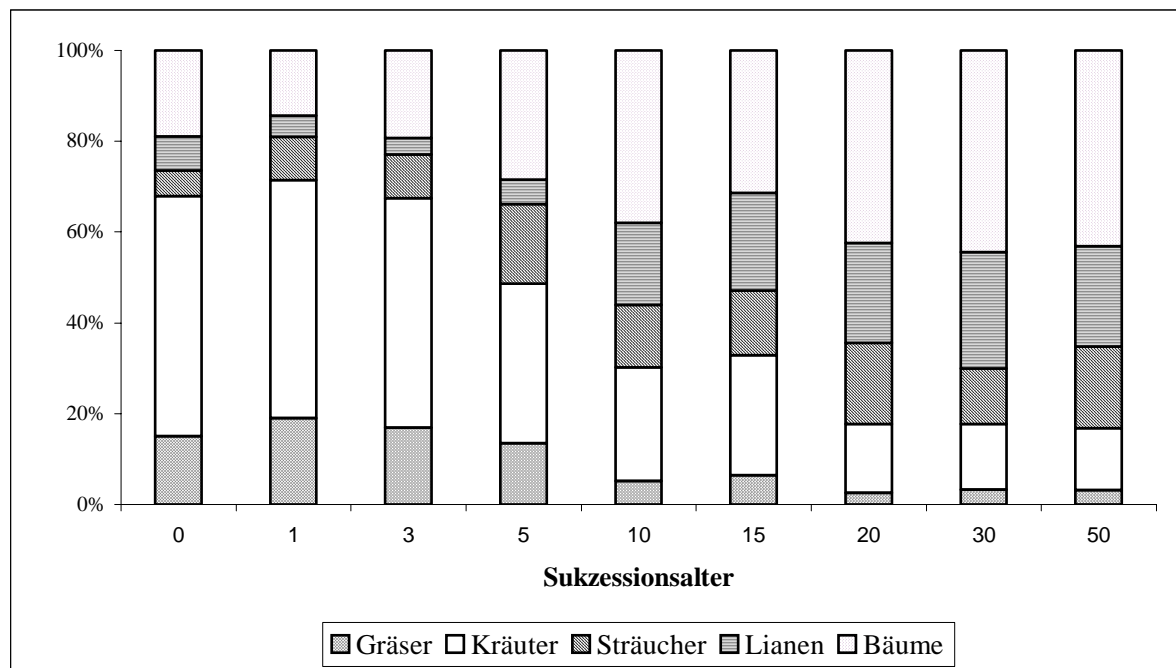


Abb. 5: Prozentuale Verteilung der Gräser, Kräuter, Sträucher, Lianen und Bäume in 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen.

Sträucher nach 20 Jahren. In den einjährigen Flächen war der Prozentsatz der Gehölzarten mit 28.6% am geringsten. Im 50 Jahre alten Waldstück wurde das Maximum mit 83.2% erreicht (Abb. 5). Die Kräuter und Gräser zeigten eine kontinuierliche Abnahme in den Prozentwerten von 71.4% nach einem Jahr bis zu den ältesten Waldstücken mit 16.8%. Auch bei diesen Erhebungen wurden die Jungpflanzen mitgerechnet.

Keine Art kam in allen 18 Untersuchungsflächen vor. Lediglich die Ameisenakazienart *Acacia collinsii* Saff. wurde in 17 Flächen angetroffen. Nur 15 Spezies wurden in 10 oder mehr Flächen aufgezeichnet (Tab. 5). Pionierarten wie *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Cochlospermaceae) und *Rehdera trinervis* (S.F.Blake) Moldenke (Verbenaceae) waren nur in den jüngeren Vegetationsstadien zu finden. Während die erstgenannte Art eine deutliche Abnahme nach 15 Jahren aufzeigte, war die letztere in den Flächen ab 20 Jahren nicht mehr vorhanden. Die Cyperaceae *Bulbostylis tenuifolia* (Rudge) J.F.Macbr. und die C-4 Poaceae *Hyparrhenia rufa* wuchsen in allen Sukzessionsstufen bis 20 Jahren, waren danach aber nicht mehr aufzufinden. Die schattentoleranten Arten der Sträucher *Malvaviscus arboreus* Cav. (Malvaceae) und *Alibertia edulis* (Rich.) A.Rich. (Rubiaceae) wurden in fast allen Flächen mit fünf oder mehr Jahren aufgezeichnet. Die Lianenart *Tetracera volubilis* L. (Dilleniaceae) wurde in allen Flächen, die älter als fünf Jahre waren, registriert.

Tab. 5: Pflanzenarten in alphabetischer Reihenfolge, die in 10 oder mehr der 18 Untersuchungsflächen angetroffen wurden und zu folgenden Lebensformen eingeordnet wurden: G = Gräser, K = Kräuter, S = Sträucher, L = Lianen und B = Bäume (X = in einer Fläche und 2X = in beiden Flächen der Altersstufen vorkommend) sowie die Anzahl des absoluten Vorkommens.

Spezies	Lebens- form	Alter der Flächen									Total	
		0	1	3	5	10	15	20	30	50		
<i>Acacia collinsii</i>	S	X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X	17
<i>Alibertia edulis</i>	S				X	2X	2X	X	2X	2X		10
<i>Banisteriopsis muricata</i>	L	X		X	2X	2X	2X	X	X	X		11
<i>Bulbostylis tenuifolia</i>	G	2X	2X	2X	2X	X	X					10
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B	2X	2X	2X	2X	2X	2X	X	X			14
<i>Genipa americana</i>	B	X		X	2X	X	2X	2X	2X	2X		13
<i>Gouania polygama</i>	L	2X	2X	2X	2X	X	2X		X			12
<i>Guazuma ulmifolia</i>	B	X		X	2X	2X	2X	2X	2X	X		13
<i>Hyparrhenia rufa</i>	G	2X	2X	2X	2X	X	X	X				11
<i>Lygodium venustum</i>	K	X		2X	2X	2X	2X	2X	2X	2X		15
<i>Malvaviscus arboreus</i>	S				X	2X	2X	X	2X	2X		10
<i>Randia subcordata</i>	B				X	2X	2X	2X	2X	X		10
<i>Rehdera trinervis</i>	B	2X	2X	2X	2X	X	X					10
<i>Semialarium excelsum</i>	B		X	X	2X	2X	2X	X	2X			11
<i>Tetracera volubilis</i>	L					2X	2X	2X	2X	2X		10



### 4.3 Die potentielle Vegetation

#### 4.3.1 Die Diasporenbanken

In den neun Untersuchungsflächen wurden zum Ende der Trockenzeit 1997 insgesamt 14567 Ausbreitungseinheiten im Boden und in der Laubstreu gefunden. Die absolute Mehrzahl der Diasporen stammte von Gräsern, die mit 11595 Individuen 79,6% der Gesamtzahl einnahmen (Tab. 6).

Tab. 6: Anzahl der Ausbreitungseinheiten unterteilt in Lianen, Sträucher, Bäume, Gräser und Kräuter sowie die jeweiligen Gesamtzahlen in 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen.

Alter	Diasporenzahl									Gesamt
	0	1	2	5	10	15	20	30	50	
Gräser	2984	3422	1705	3319	12	30	50	61	12	11595
Kräuter	329	279	170	172	19	51	5	2	2	1029
Lianen	140	3	30	33	58	28	90	37	13	432
Sträucher	40	100	40	39	2	52	2	0	2	277
Bäume	123	13	36	34	117	306	179	207	219	1234
Gesamt	3616	3817	1981	3597	208	467	326	307	248	14567

Die Anzahl der Kräuterdiasporen belief sich insgesamt auf 1029, was etwa 7 % der Gesamtzahl entspricht. Unter den Gehölzen waren die Bäume mit 1234 Diasporen (8,47%) am stärksten vertreten, gefolgt von den Lianen mit 432 Ausbreitungseinheiten (2,97%) und den Sträuchern, die mit 277 Individuen nur 1,90% der Gesamtzahl ausmachten. Addiert waren mit 13,34% etwa ein Siebtel (insgesamt 1943 Samen) der gefundenen Individuen Gehölze. Der restliche Anteil der Diasporenbank wurde von den Kräutern und Gräsern eingenommen.

Während die Diasporen der Gräser und Kräuter in erster Linie innerhalb der Bodenproben aufgefunden wurden, zeigte es sich, dass größere Ausbreitungseinheiten der Gehölze wie z.B. die Rubiaceae *Guettarda macrosperma* Donn. Sm. (Samengröße etwa 1,2cm im Durchmesser) häufiger an der Bodenoberfläche entdeckt wurden. Kleinere Gehölzdiasporen wie die Samen der Sterculiaceae *Helicteris guazumifolia* Kunth (Größe ca. 2mm) wurden sowohl an der Oberfläche als auch in den Bodenproben ausgemacht.

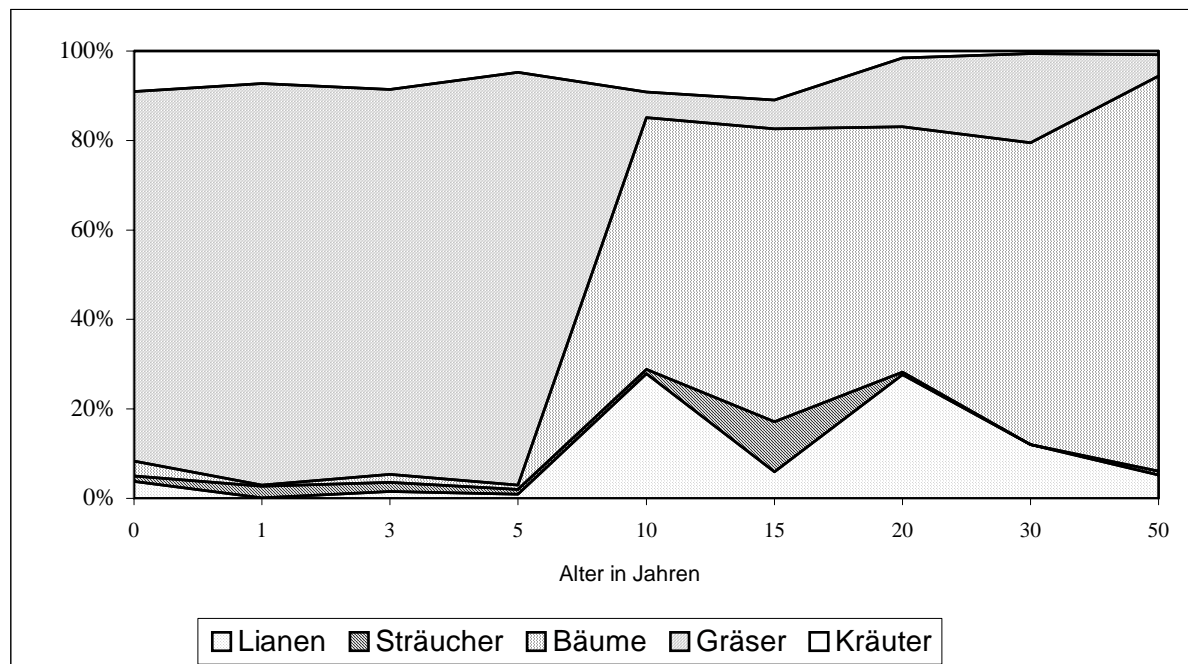


Abb. 6: Prozentuale Verteilung der Ausbreitungseinheiten von Lianen, Sträuchern, Bäumen, Gräsern und Kräutern in 9 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Altersstufen.

Im Verlauf der Sukzession verlagern sich die prozentualen Werte in der Zusammensetzung der Lebensformen jedoch gründlich (Abb. 6). Während in den ersten 5 Jahren die Gräser und Kräuter stark dominierten, waren in den älteren Sukzessionsstadien die Gehölze vorherrschend. Dies traf insbesondere auf den Anteil der Bäume zu. In den ersten 5 Jahren nach einer Komplettrodung bewegte sich der Anteil der Kräuter- und Gräserdiasporen zwischen 91,62% im Jahr der Rodung und 97,43% nach einem Jahr. Der Großteil der entdeckten Diasporenarten stammte aus den Familien der Cyperaceen und Poaceen. Die Gräserausbreitungseinheiten entsprachen dort einem Gesamtanteil, der sich zwischen 82,5% in den frisch gerodeten Flächen und 92,3% in dem fünf Jahre alten Untersuchungsareal bewegte.

Nach Ablauf einer Dekade sank der Anteil der Nichtgehölze schlagartig auf 14,90% ab. Im späteren Sukzessionsverlauf stieg der Anteil der Ausbreitungseinheiten von den unverholzten Arten leicht auf maximal 20,52% nach 30 Jahren und fiel danach auf 5,65% ab. Der Anteil der Baumsamen lag in den ersten fünf Jahren unter 3,4%. Anschließend stieg der Anteil von 56,25% nach 10 Jahren bis auf 88,31% nach 50 Jahren.

Insgesamt wurden in den Untersuchungsflächen Diasporen von 122 Arten angetroffen (Tab.7). Der Anteil der Nichtgehölze und der verholzenden Spezies war in etwa gleich groß. Die Ausbreitungseinheiten der Kräuter waren mit 39 Arten am stärksten vertreten, gefolgt von den Baumsamen mit 37 Spezies.

Tab. 7: Artenliste und Anzahl der in 9 unterschiedlichen Altersstufen vorgefundenen Diasporen unterteilt nach Kräuter (K), Gräser (G), Lianen (L), Sträucher (S) und Bäumen (B).

Art	Lebens- form	Sukzessionsalter								
		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Acacia collinsii</i>	S	2		1						
<i>Acistanthera quadrata</i>	K		2							
<i>Acrocomia vinifera</i>	B						11			
<i>Albizia adinocephala</i>	B						2			
<i>Apeiba tibourbou</i>	B								30	4
<i>Aphelandra scabra</i>	K					4				
<i>Arrabidaea patellifera</i>	L							38	2	
<i>Astronium graveolens</i>	B						1			
<i>Ateleia herbert-smithii</i>	B	1				3		3	1	1
<i>Banisteriopsis muricata</i>	L	8	2		4	11	1			1
<i>Bauhinia unguolata</i>	B					2	1			
<i>Bidens riparia</i>	K						1			
<i>Bulbostylis tenuifolia</i>	G	121	70		17					
<i>Bulbostylis sp.</i>	G				138					
<i>Bursera simarouba</i>	B			1		4	15		7	
<i>Calopogonium mucunoides</i>	K				10	3				
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	B					3		43	31	
<i>Canavalia brasiliensis</i>	K			1						
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	L	1			1					
<i>Cassia biflora</i>	S	34	4	35						
<i>Cassia diphylla</i>	K		12	10						
<i>Cayaponia racemosa</i>	K					2	18			
<i>Cecropia peltata</i>	B									26
<i>Centrosema cf. macrocarpum</i>	K									1
<i>Centrosema cf. plumieri</i>	K					1				
<i>Cissus rhombifolia</i>	L							2		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B	86	2		26	12	33	10	6	
<i>Combretum farinosum</i>	L					13				
<i>Cordia alliodora</i>	B					20		4		
<i>Crotalaria sp.</i>	K			1						
<i>Cupania guatemalensis</i>	B									11
<i>Cydista aequinoctialis</i>	L					3				
<i>Cydista diversifolia</i>	L					3		22	6	
<i>Desmodium barbatum</i>	K	8	73	7	21					

Art		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Desmodium sp.</i>	K					1				1
<i>Desmopsis bibracteata</i>	B									1
<i>Dilodendron costaricense</i>	B									2
<i>Echinochloa pyramidalis</i>	G					5	12			
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	B							27		
<i>Erblichia odorata</i>	B									131
<i>Eriosema diffusum</i>	K				6					
<i>Eupatorium sp.</i>	K	15								
<i>Exostema mexicana</i>	B								3	
<i>Fimbristylus sp. I</i>	G	1819	2734	767	2604		1			
<i>Fimbristylus sp. II</i>	G				20		2			
<i>Forsteronia spicata</i>	L					1			17	
<i>Gliricidia sepium</i>	B	8			4		1			
<i>Gonolobus sp.</i>	K					3				
<i>Gouania lupuloides</i>	L					27		11		7
<i>Gouania polygama</i>	L	131	1	35	29		27	1		
<i>Guazuma ulmifolia</i>	B						204	63	27	
<i>Guettarda macrosperma</i>	B					25	4			
<i>Helicteris baruensis</i>	S					1				
<i>Helicteris guazumifolia</i>	S	3	95	2		16				
<i>Hippocratea volubilis</i>	L								22	
<i>Hyparrhenia rufa</i>	G	797	165	436	24					1
<i>Hyptis capitata</i>	K							1		
<i>Hyptis sp.</i>	K	1		2	2					
<i>Hyptis suaveolens</i>	K	127		11						
Indet. Asteraceae I	K					4				
Indet. Asteraceae II	K								9	
Indet. Cyperaceae I	G	5	3	317	259		1			
Indet. Cyperaceae II	G			2						
Indet. Cyperaceae III	G			1						
Indet. Kräuterdiaspore I	K			4	1					
Indet. Kräuterdiaspore II	K	1			1					
Indet. Kräuterdiaspore III	K			1						
Indet. Fabaceae I	K	42	118	1						
Indet. Fabaceae II	K	1								34
Indet. Poaceae I	G							20		
Indet. Poaceae II	G						1	2		
Indet. Poaceae III	G					2	4	135		
Indet. Rubiaceae I	K						1			
<i>Jacquinia pungens</i>	S						35			
<i>Lasiacis sorghoidea</i>	G								50	5
<i>Lasiacis sp.</i>	G					9				
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	B					64		6	3	
<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	B							1		
<i>Lonchocarpus orotinus</i>	B					6				

Art		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	B					1			3	
<i>Luehea speciosa</i>	B							1		8
<i>Lysiloma sp.</i>	B							3		
<i>Machaerium biovulatum</i>	B									1
<i>Maclura tinctoria</i>	B									9
<i>Malvaviscus arboreus</i>	S	1					4		4	
<i>Manilkara zapota</i>	B						5	3	1	12
<i>Mascagnia sp.</i>	L									12
<i>Mimosa albida</i>	K				2					
<i>Mimosa pigra</i>	K				6					
<i>Mimosa pudica</i>	K	10	50	9	9					
<i>Mimosa xanti</i>	K	13								
<i>Panicum sp.</i>	G						11	28		
<i>Paspalum sp.</i>	G	50	18	38	33					
<i>Pavonia cancellata</i>	K			2						
<i>Pectis sp.</i>	K		125		6		9			
<i>Pharus sp.</i>	G									6
<i>Priva lappulacea</i>	K	38	17	61	18	1				
<i>Psychotria sp.</i>	S						1	1		4
<i>Quercus oleoides</i>	B			2						
<i>Rauvolfia tetraphylla</i>	S							2		2
<i>Rehdera trinervis</i>	B	26		33	3					
<i>Samanea saman</i>	B					1	2			
<i>Scleria microcarpa</i>	G								11	
<i>Scleria sp. I</i>	G	156	515	141	175					
<i>Scleria sp. II</i>	G	40			3					
<i>Securidaca sylvestris</i>	L						2			
<i>Semialarium mexicanum</i>	B	1			1			1	5	1
<i>Serjania mexicana</i>	L							3		
<i>Serjania schiedeana</i>	L							13	7	
<i>Sesbania emerus</i>	G			2						
<i>Sida sp.</i>	K				1					
<i>Solanum hazenii</i>	S					2				
<i>Spondias mombin</i>	B						5	2	1	1
<i>Stachytarpheta sp.</i>	K	115		1	3					
<i>Tabebuia ochracea</i>	B								1	
<i>Thouinidium decandrum</i>	B									3
<i>Trichilia americana</i>	B							23	79	
<i>Triumfetta lappula</i>	K						7			
<i>Trixis inula</i>	K						11		1	
<i>Verbesina cf. turbacensis</i>	K							5		
<i>Waltheria glomerata</i>	S			3	2				2	
<i>Waltheria indica</i>	K	1		55	121					

Die Gesamtartenzahl der Diasporen, die innerhalb der Flächen aufgefunden wurden, zeigte sich stark schwankend (Tab.8). Die geringste Diversität wurde mit 20 Arten nach einem Jahr festgestellt. Nach 30 Jahren wurde eine Vielfalt von 21 Spezies ermittelt. An dritter Position rangierte die 50 Jahre alte Fläche mit 23 Arten. Die maximale Artenzahl belief sich auf 34 Samenspezies nach zwei Jahren, gefolgt von 33 Arten nach 15 Jahren. Waren die Kräuter und Gräser in den ersten fünf Jahren dominant, zeigten sich die Gehölzarten in den älteren Vegetationsstufen als vorherrschend. Hier waren es in erster Linie die Baumdiasporen, die die größte Artenzahl ausmachten.

Tab. 8: Anzahl der Diasporenarten unterteilt in Lianen, Sträucher, Bäume, Gräser und Kräuter, der Gehölze und der Nichtgehölze in 9 unterschiedlichen Altersstufen sowie der jeweiligen Gesamtartenzahl in allen Untersuchungsflächen.

Alter	Diasporenarten									Gesamt
	0	1	3	5	10	15	20	30	50	
Lianen	3	2	1	3	6	3	7	4	2	15
Sträucher	4	3	4	1	1	3	1	0	1	10
Bäume	5	1	3	4	11	12	14	14	15	37
Gräser	8	8	11	10	2	6	5	2	3	21
Kräuter	10	6	15	14	8	9	1	1	2	39
Gehölze	12	6	8	8	18	18	22	18	18	62
Nichtgehölze	18	14	26	24	10	15	6	3	5	60
Gesamt	30	20	34	32	28	33	28	21	23	122

#### 4.3.2 Auswertung der Gehölzsamen nach dem Ausbreitungsmodus

In erster Linie wurden in den Untersuchungsflächen Diasporen entdeckt, die entweder anemo- oder zoochor ausgebreitet werden (Tab. 9). Selbstausbreitende Arten wurden nur in Flächen gefunden, die jünger als 20 Jahre alt waren. Hier waren drei Arten vertreten: die

Tab. 9: Anzahl der Diasporenarten der Gehölze unterteilt nach dem Ausbreitungsmodus in 9 unterschiedlichen Altersstufen.

Modus	Sukzessionsstufe								
	0	1	3	5	10	15	20	30	50
zoochor	3	2	5	1	5	10	8	8	10
autochor	2	1	1	1	0	3	0	0	0
anemochor	7	3	2	6	13	5	14	10	8

Fabaceae *Gliricidia sepium* Cex (Springfrucht) und zwei Sträucherarten der Gattung *Helicteris* aus der Familie der Sterculiaceae mit ihren Schleuderfrüchten. Die durch Wind ausgebreiteten Arten hatten ihr maximales Artenspektrum nach 10 (13 Arten) und nach 20 Jahren (14 Spezies). Nur zwei anemochore Gehölze wurden innerhalb des zwei Jahre alten Areals entdeckt. In den vier ältesten Flächen zeigte die Artenvielfalt unter den zoochor ausgebreiteten Spezies die höchsten Werte.

### 4.3.3 Die Keimlingsbanken

Die Anzahl der Gehölzarten, die als gekeimte Samen oder als Jungpflanzen an der Waldregeneration teilnahmen, zeigte eine deutliche Tendenz in Richtung ältere Waldstadien (Tab. 9). War die Keimlingszahl in den frühen Sukzessionsstadien bis zum Alter von fünf Jahren relativ gering, stieg sie in den älteren Untersuchungsflächen stark an. Die geringste Zahl der etablierten Jungpflanzen war im Rodungsjahr mit nur zwei Gehölzarten zu finden. Nach fünf Jahren waren es schon 14 Arten, die gekeimt waren. Einen deutlichen Anstieg auf etwa das Dreifache wurde in den fünf und zehn Jahre alten Waldflächen verzeichnet. Die größte Anzahl der Gehölze wurde mit 54 Arten nach 30 Jahren registriert, danach sank sie auf 51 in den ältesten Waldstücken.

Tab. 10: Anzahl der Keimlingsarten unterteilt nach Lianen, Sträucher und Bäumen sowie der Gesamtzahl in 9 unterschiedlichen Altersstufen.

Alter	0	1	3	5	10	15	20	30	50
Lianen	1	1	0	1	10	15	18	19	16
Sträucher	0	2	2	2	7	6	6	8	10
Bäume	2	3	1	11	22	17	26	28	25
Gesamt	3	6	3	14	39	37	50	54	51

Ingesamt wurden 131 Keimlingsspezies aufgenommen. Diese verteilten sich auf 21 Strauch-, 37 Lianen- und 73 Baumarten (Tab. 11). Interessant sind die Zahlen der Keimlingsarten, die nur als Jungpflanzen in den Flächen vorhanden waren. Das heißt, dass die Diasporen von außen in die Untersuchungsflächen eingetragen worden sein müssen, da keine adulten Gehölze aus den Flächen selber sie produziert haben können. Die Anzahl der Junggehölze, die neu in die Untersuchungsflächen immigrierten, war im ältesten Waldstück mit 22 Arten am höchsten. In drei der vier jüngsten Flächen sind keine neu immigrierten Gehölzarten als Jungpflanzen vorgefunden worden. In den Altersstufen von

10 bis 30 Jahren wurden jeweils etwa zehn Arten aufgezeichnet, die in die Untersuchungsareale eingewandert sind.

Tab. 11: Gesamtliste der Keimlingsarten in alphabetischer Reihenfolge sowie der Gesamtzahl in 9 verschiedenen Altersstufen unterteilt in Lianen (L), Sträucher (S) und Bäumen (B). Anzahl der Arten, die nur in einer Alterstufe vorkommen, in Fettsatz. In Klammern: Anzahl der neu immigrierten Keimlingsarten.

Art	Lebensformtyp	Altersstufe								
		0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Acacia collinsii</i>	S		2	4	+50	10	50	4	20	1
<i>Acacia tenuifolia</i>	L						10	1	4	
<i>Acosmium panamense</i>	B								2	
<i>Acrocomia aculeata</i>	B					10	1			
<i>Alibertia edulis</i>	S					2	3		10	
<i>Allophylus occidentalis</i>	S					3	20		3	
<i>Amphilophium paniculatum</i>	L					10	10	10	1	
<i>Apeiba tibourbou</i>	B					1				1
<i>Ardisia revoluta</i>	B						4		1	50
<i>Arrabidaea patellifera</i>	L								5	
<i>Astronium graveolens</i>	B							2	5	1
<i>Ateleia herbert-smithii</i>	B								1	
<i>Banisteriopsis cornifolia</i>	L							1		
<i>Banisteriopsis muricata</i>	L				20	5	3			
<i>Bauhinia unguolata</i>	B						3	5		
<i>Brosimum allicastrum</i>	B									4
<i>Bursera simaruba</i>	B					2	3	5	2	1
<i>Bursera tomentosa</i>	B					2				
<i>Byrsonima crassifolia</i>	B	10								
<i>Callichlamys latifolia</i>	L								1	10
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	B								5	
<i>Casearia arguta</i>	B					1			1	
<i>Casearia corymbosa</i>	B								3	
<i>Casearia praecox</i>	B								1	
<i>Casearia sylvestris</i>	B							3	1	
<i>Cassia biflora</i>	S					10				
<i>Castilla elastica</i>	B									5
<i>Cecropia peltata</i>	B							3		
<i>Cedrela odorata</i>	B					2				
<i>Cissus rhombifolia</i>	L					2	1			
<i>Cissus sicyoides</i>	L					2	2	2		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	B	1	2	20	20				1	
<i>Combretum farinosum</i>	L								4	
<i>Cordia alliodora</i>	B					1				
<i>Cordia panamensis</i>	B					10				
<i>Crescentia alata</i>	B				5					
<i>Crescentia cujete</i>	B				3					
<i>Cupania guatemalensis</i>	B							5		20
<i>Curatella americana</i>	B				5					





Art	Lebensform	0	1	3	5	10	15	20	30	50
<i>Ocotea veraguensis</i>	B									5
<i>Ouratea lucens</i>	S									5
<i>Paullinia cururu</i>	L						2	3	3	2
<i>Paullinia pinnata</i>	L									2
<i>Petrea volubilis</i>	L							2	2	
<i>Piper jacquemontianum</i>	S									20
<i>Pisonia aculeata</i>	B									1
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	L					1		2	5	
<i>Pleonotoma variabilis</i>	L									2
<i>Psidium guineense</i>	S			10						
<i>Psychotria horizontalis</i>	S					1	2		1	2
<i>Psychotria nervosa</i>	S							3	1	50
<i>Quercus oleoides</i>	B						50			
<i>Randia aculeata</i>	B						4	1	5	
<i>Randia subcordata</i>	B					1			5	1
<i>Rehdera trinervis</i>	B		1		1					
<i>Rourea glabra</i>	L						5	2		4
<i>Sapranthus palanga</i>	B							1	2	
<i>Sebastiania pavoniana</i>	S								1	
<i>Securidaca silvestris</i>	L								1	
<i>Semialarium excelsum</i>	B		3				10	5	2	
<i>Serjania mexicana</i>	L					20	1	2		10
<i>Serjania schideana</i>	L							10		1
<i>Sideroxylon capiri</i>	B								1	
<i>Simarouba glauca</i>	B				1	3		5		
<i>Sloanea terniflora</i>	B									4
<i>Smilax spinosa</i>	L					4		2	1	1
<i>Stemmadenia obovata</i>	B					1		3		
<i>Sterculia apetala</i>	B									1
<i>Stigmaphyllon ellipticum</i>	L						1			1
<i>Swartzia cubensis</i>	B									4
<i>Swietenia macrophylla</i>	B				5					
<i>Tabebuia ochracea</i>	B				10	4	4	1	10	
<i>Tabebuia rosea</i>	B					1		1		2
<i>Tetracera volubilis</i>	L						2		3	10
<i>Thouinidium decandrum</i>	B								2	
<i>Trichilia Americana</i>	B								2	
<i>Trichilia trifolia</i>	B								2	
<i>Trophis racemosa</i>	B									1
<i>Xylophragma seemannianum</i>	L								5	
<i>Zanthoxylum setulosum</i>	B					1				
<i>Zuelania guidonia</i>	B									1
<b>Arten gesamt</b>		3	6	3	14	39	37	50	54	51
( ) immigrierte Keimlinge		(-)	(1)	(-)	(-)	(12)	(10)	(9)	(9)	(22)

## 5. Diskussion

Da in Mittelamerika keine reinen Primärwaldflächen der tropischen Trockenwälder existieren (s.u.a. Janzen 1990, Heinrich und Hurka 2004 und Arroyo-Mora et al. 2005), ist kein direkter Vergleich zwischen den einstigen Urwäldern und den heute vorhandenen Sekundärwäldern möglich. Das gilt sowohl für die aktuellen Vegetationszusammensetzungen als auch für die Analysen der potentiellen Vegetation. Wie die Urwälder dieses Waldtyps einst ausgesehen haben, ist kaum noch rekonstruierbar, da diese seit Jahrhunderten den stark wirtschaftlich orientierten Interessen ausgesetzt waren und seit mindestens 1961 nicht mehr vorhanden sind (Knapp 1965 und Sader & Joyce 1988). Die Flora Costa Ricas ist zwar spätestens seit den 30-iger Jahren des letzten Jahrhunderts dokumentiert (Standley 1937-38), die Zusammensetzungen einzelner Waldformationen des Landes finden jedoch keine Beachtung. Erst nach dem Verschwinden der primären Wälder der Trockenwälder, wurden die Vegetationsbestände zunächst nur zögerlich und häufig auch nur teilweise (Janzen & Liesner 1980) erfasst.

Wie die sekundären Waldflächen dieser Lebenszone im Endstadium aussehen werden und in welchem Prozentsatz diese den früheren Urwäldern ähneln werden, ist nicht wirklich vorhersehbar. Es werden computergesteuerte Prognosen für die Trockenwälder der Neotropen erstellt (s.u.a. Gillespie 2005), die sich aber hauptsächlich auf Baumarten beziehen. Zudem handelt sich nur um Modelle, die einige vegetationsdynamische Prozesse der Sylvigenese nicht mit einbeziehen. Eine solche natürliche Waldregeneration ist unter anderem davon abhängig, wie stark sich fast ausgerottete Pflanzenarten in ihren Beständen wieder erholen bzw. sich wieder in den geschützten Flächen etablieren können.

Solche Prognosen sind insbesondere für Flächen schwierig, die durch wiederholte Brandrodung stark degradiert wurden (Miller & Kauffman 1997). Die Bestandsentwicklung bzw. die Wiederbesiedlung der Fauna wird ein weiterer Faktor sein, der sich auf die Revitalisierung der Trockenwälder auswirken kann. Tiere übernehmen sowohl als Bestäuber als auch als Verbreiter von Früchten und Samen eine entscheidende Rolle in der Sylvigenese. Viele Tierarten kommen allerdings nur in zusammenhängenden Waldflächen vor (s.a. Fedigan & Jack 2001 und Janzen 2002).

### 5.1 Untersuchungen der Standortfaktoren

Für die Wiederbewaldung ehemals anthropogen gestörter Flächen sind in erster Linie die Diasporenbanken der Böden sowie der Eintrag und die Keimung von neuen Ausbreitungseinheiten von großer Bedeutung. Für den weiteren Verlauf der Sylvigenese spielt ferner das Überleben der Sämlinge und Jungpflanzen der Gehölze eine wichtige Rolle. Diese Voraussetzungen müssen insbesondere für Gehölzspezies gegeben sein, die maßgeblich an der Waldregeneration beteiligt sind bzw. die nachfolgenden Wälder bilden.

Da verschiedene Gehölzarten unterschiedliche Ansprüche an ihren Lebensraum stellen, ist eine Untersuchung der verschiedenen Standortfaktoren, die Einfluss auf die Regenerationsprozesse nehmen, von großer Bedeutung (Engelbrecht et al. 2005). Untersuchungen innerhalb der tropischen Trockenwälder belegen diese Wichtigkeit (Khurana & Singh 2001). So spielen beispielsweise auch die Abweichungen der jährlichen Niederschlagsmengen für die Wiederbewaldung in Trockenwäldern eine erhebliche Rolle (Enquist & Leffler 2001). Die Sylvigenese in gestörten Habitaten kann auch durch weitere abiotische Faktoren wie beispielsweise durch extreme mikroklimatische Abweichungen gebremst werden (Chazdon et al. 2005). Das gilt insbesondere für Flächen, die über Jahrzehnte hinweg Brandrodungen u.a. zur Bereitstellung von Viehweiden ausgesetzt waren (Budowski 1966 und Zahawi & Augspurger 2006). Natürliche Feuer, die z.B. durch Blitzeinschlag während der Regenzeit entstehen könnten, sind nicht belegt und spielen daher auch keine Rolle für die Sylvigenese (Pennington et al. 2000 und Janzen 2002).

Der Deckungsanteil in den verschiedenen Altersstufen nimmt in vielerlei Hinsicht Einfluss auf den Regenerationsprozess der Sekundärwälder. Die Untersuchungen der Deckungsgrade belegen, dass die einzelnen Vegetationsetagen in den verschiedenen Altersstufen unterschiedlich große Bestandsanteile aufwiesen oder teilweise gar nicht vorhanden waren. Durch diese Lücken kann das Sonnenlicht direkt bis zu den unteren Bereichen der Vegetation dringen. Die zunehmenden Laub- und Astbestände der oberen Schichten sorgen für eine ansteigende Beschattung der unteren Pflanzenschichten.

Die Verfügbarkeit von Licht und Wasser spielt für das Überleben und das optimale Gedeihen der Spezies eine bedeutende Rolle in der Sylvigenese der Trockenwälder. Das

gilt insbesondere für die Diasporen- und Sämlingsbanken. Beispielsweise nehmen sowie die Temperaturwerte Einfluss auf das Keimungsverhalten der Samen und auf das Überleben von Diasporen- und Sämlingsbanken (s.u.a. Whitmore 1990, Heinrich & Blancke 1995, McLaren & McDonald 2003 und Marod et al. 2004). Die vorliegenden Ergebnisse werden für die ähnlich strukturierten Feuchtwaldformationen Costa Ricas bestätigt (Dupuy & Chazdon 2006).

Die ermittelten Daten belegen, dass sich die Sekundärwälder mit zunehmendem Sukzessionsablauf nach und nach ein weniger schwankendes abiotisches Mikroklima verschaffen. Das spiegelt sich sowohl im Tages- als auch im Jahresverlauf wider. Für die Trockenwaldflächen zeigte sich während der Untersuchungen, dass die Unterschiede zwischen den Tag- und Nachttemperaturen mit fortschreitender Sylvigenese mehr oder weniger kontinuierlich abnahmen. Die tagesrhythmischen Temperaturschwankungen sanken von anfangs 24°C auf 11°C im ältesten Waldstück ab. Mit fortlaufender Sukzessionsverlauf erhöht sich der Anteil der Deckung in den Baumschichten. Einerseits sinkt dadurch tagsüber die direkte Sonneneinstrahlung auf die unteren Schichten und sorgt dort für geringeres Aufheizen und verlangsamtes Austrocknen der Böden. Auf der anderen Seite wird nachts die Wärme und Feuchtigkeit durch das Laubwerk zum Teil gespeichert. So kann auch während der Trockenzeit ein Waldklima aufrecht erhalten werden, das geringeren Schwankungen ausgesetzt ist..

Durch den direkten Sonneneinfall werden die Böden in den jüngsten Waldstadien tagsüber stärker erwärmt und trocknen deshalb auch wesentlich schneller aus. Die zum Teil kräftigen Fallwinde der Nordostpassate während der Trockenzeit (Rockwood 1975 und Heinrich 1995) verstärken die Verdunstung in den offenen Flächen zusätzlich. In den älteren Flächen wird der Anteil der Austrocknung durch Beschattung und die Schaffung von Wind geschützten Räumen der Baumschichten deutlich abgesenkt. Die Keimlinge werden dort durch eine kürzere wasserlose Zeit im Wachstum weniger eingeschränkt und finden dadurch wesentlich bessere Überlebensbedingungen für das Verbleiben in den Keimlingsbanken. In den Bereichen, die einen tiefgründigen Boden aufweisen, stehen den Pflanzen mit tiefreichenden Wurzeln das ganze Jahr über Wasser zur Verfügung.

Immergrüne Primärwaldarten wie die Fabaceae *Hymenaea courbaril* haben dort eine größere Überlebenschance und eine deutlich höhere Wachstumsrate (Borchert et al. 2002).

Das schnellere Austrocknen der Böden mit geringerer Beschattung sorgt für eine Art Versiegelung, da die Bodenoberflächen sich verfestigen und extrem aushärten können (Janzen 2002). In den stark gestörten Arealen bleibt daher das Wasser während der Regenzeit durch die zum Teil starken Niederschläge stehen. Das führt zur kurzzeitigen Bildung von „Sumpflandschaften“, die während dieser Phase von mir beobachtet wurden (s.a. Janzen 1991). Ein Indiz dafür sind auch die vielen Cyperaceenarten- und individuen, die sowohl in der aktuellen und als auch in der potentiellen Vegetation angetroffen wurden. Einige dieser Gräser finden dort ideale Bedingungen vor. Innerhalb der regenlosen Zeit trocknen diese Flächen jedoch derart schnell aus, dass die Böden aufplatzen und teilweise tiefe Risse aufweisen. In diese Bodenlücken können durch den Wind langlebige Samen von Pioniergehölzen hineingelangen, die so den Diasporenspeicher ergänzen. Dies gilt insbesondere für Jahre mit geringeren Jahresniederschlagsmengen in der vorhergehenden Regensaison.

Diasporen der laubabwerfenden Pioniergehölze wie die Cochlospermaceae *Cochlospermum vitifolium* oder die Fabaceae *Gliricidia sepium* haben auch in extrem trockenen Zeiten sehr gute Überlebenschancen, da sie erst in der folgenden Regenzeit keimen (s.u.a. Whitmore 1990 und Heinrich & Blancke 1995). Diese werden jedoch durch die extrem schnell wachsende Poaceae *Hyparrhenia rufa* reduziert, die selbst in den trockensten Phasen (sogar nach Brandrodung) noch neu austreibt. Sie nimmt negativen Einfluss auf die Keimung der Diasporen und das Wachstum der Keimlinge vieler Gehölzarten bzw. unterdrückt ihr Aufkommen (Heinrich und Hurka 2004).

## 5.2 Die aktuelle Vegetation

In den Trockenwäldern im Nordwesten Costa Ricas ist das komplette Arteninventar der Gefäßpflanzen nur unzureichend dokumentiert. Kräuter, Sträucher und Lianen sind für die Region nur zum Teil erfasst worden. Die Gräserfamilien wurden mitunter während der Arteninventarisierung komplett ausgelassen (s.u.a. Janzen & Liesner 1980). Über die Artenzusammensetzung der Bäume dieser Region liegen die genauesten Untersuchungen vor (Gillespie et al. 2000 und Enquist & Sullivan 2001). Im Sektor Santa Rosa werden demnach etwa 200 Baumarten angetroffen. Ungefähr die Hälfte dieser Arten (102) wurden allein in den insgesamt 1,8 ha umfassenden Arealen dieser Untersuchungen vorgefunden.

Ein Wald setzt sich nicht nur aus Baumarten zusammen. Auch andere Lebensformen der Vegetation spielen für den Prozess der Revitalisierung sekundärer Wälder sowie degradierter Waldflächen eine bedeutende Rolle (Whitmore 1990). Sie können die Sylvigenese zum Beispiel durch Anlocken von potenziellen Bestäubern und Diasporenausbreitern auf „positive“ Art und Weise beschleunigen (Heinrich & Blancke 1995). Gleichzeitig werden Pflanzenarten angetroffen, die die Waldentwicklung durch ihre Anwesenheit verlangsamen können. So gelten Lianen z.T. bei Forstwirten und Waldbauern als Unhölzer, weil es unter ihnen Arten gibt, die jüngere Bäume strangulieren und zum Absterben bringen können. Im Sektor Santa Rosa wird z.B. die Malpighiaceae *Banisteriopsis muricata* (Cav.) Cuatrec. dazu gerechnet. Überhaupt sind die Funktionen, die Lianen in Aufbau und Struktur der Wälder einnehmen, nur teilweise oder nur unzureichend beschrieben worden (Schnitzer & Bongers 2002).

Wer jedoch eine natürliche Wiederbewaldung mit einer hohen Artendiversität insbesondere der einheimischen Spezies dokumentieren will, muss auch das gesamte natürliche Vegetationsspektrum der Sekundärwälder ohne Wertung untersuchen. Während der Erfassung der Vegetationsbestände im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden einige Pflanzenarten für die Trockenwaldformation des ACG erstmalig aufgezeichnet (pers. Komm. R. Espinosa, ACG). Spezies wie die Bignoniaceae *Ceratophytum tetragonolobum* (Jacq.) Sprague & Sandwith wurden bislang nur in anderen Lebenszonen Costa Ricas dokumentiert (Hammel et al. 2003/04). Hier wäre es interessant festzustellen, ob solche

Arten in früheren Arbeiten schlichtweg übersehen wurden oder ob sie durch die Vernetzung verschiedener Waldformationen -wie im ACG geschehen- neu in den Trockenwald immigriert sind.

Solche Aspekte belegen deutlich, dass es im Bereich der Erforschung der Vegetationszusammensetzung innerhalb der Trockenwälder noch reichlich Nachholbedarf gibt (Killeen et al. 1998). Die Charakterisierung der aktuellen Vegetationsstrukturen innerhalb der verschiedenen Sukzessionsstadien zeigt deutlich auf, dass die Vielfalt der Gefäßpflanzenarten nicht direkt mit der zunehmenden Dauer der Sylvigenese korreliert. Im Trockenwald des Sektors Santa Rosa wird das Maximum der Artendiversität mit 140 Spezies nach etwa 15 Jahren der ungestörten Regeneration erreicht, um dann im weiteren Verlauf wieder auf 95 Arten im ältesten Sekundärwaldstück abzusinken. Der Anteil der Gehölzarten lag nach 20 Jahren der Waldgeneration bei etwas mehr als 80% und blieb in den älteren Untersuchungsflächen konstant bei diesem Wert. Das deutet darauf hin, dass sich vermutlich auch im weiteren Verlauf der Sylvigenese an diesen Werten nichts mehr verändern wird, obwohl sich in dieser Hinsicht (aus Mangel an Primärwaldflächen) keine eindeutigen Aussagen über den potentiellen „Endzustand“ treffen lassen.

Entscheidend für den Sukzessionsverlauf ist jedoch nicht die Gesamtzahl der Pflanzenarten, sondern die Anzahl und die Zusammensetzung der Gehölzspezies. Selbst in den jüngeren Untersuchungsflächen, wo die Gehölzdiversität die geringsten Anteile aufzeigte, können einzelne Spezies immens wichtig sein. Vereinzelt Bäume nehmen verschiedene Funktionen in den Flächen der Grassavannen wahr (Guevara et al. 1986 und Harvey & Haber 1998). Unter anderen spenden sie Schatten. Dadurch unterdrücken sie lichtliebende Gräser und sorgen für eine langsamere Verdunstung und geringere Temperaturschwankungen. Außerdem produzieren sie Ausbreitungseinheiten, die den Verlauf der Sylvigenese beschleunigen und stabilisieren (Janzen 1990 und Toh et al. 1999).

Die Gehölzdiversität ist nach 15 Jahren mit 94 Arten bzw. nach 20 Jahren (97 Arten) zwar auch hier am höchsten und fällt später auf unter 80 Spezies ab. Das leichte Absinken der Arten lässt sich auf den natürlichen Regenerationsverdergang zurückführen. Denn dies ist



die Zeitstufe, in der sowohl die kurz- als auch die langlebigen Pioniergehölze zeitgleich mit den ersten Primärwaldarten angetroffen werden. Nach Finegan (1996) handelt es sich hier um die zweite Phase der sekundären Waldregeneration, in der das Maximum der Diversität erreicht wird. Während dieser Epoche werden Kurzzeitpioniere wie *Chochlospermum vitifolium* und *Rehdera trinervis* nach und nach durch Langzeitarten wie *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae) sowie von Primärwaldarten wie *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) ersetzt (Enquist & Sullivan 2001). Letztere ist eine der dominierenden immergrünen Primärgehölzen in den ältesten Untersuchungsflächen (Finegan & Delgado 2000). Solche Klimaxarten machen etwa 30 - 60% der Zusammensetzung innerhalb der Kronenschicht aus (Janzen 2002). Ähnliche Diversitätsdaten wurden, allerdings nur auf Baumarten bezogen, in den Trockenwäldern Boliviens (Kennard 2002) bzw. Kolumbiens (Ruíz et al. 2005) ermittelt

Obwohl unter den 328 angetroffenen Spezies die Kräuter die größte Artenvielfalt darstellten, dominierten sie in keiner der Untersuchungsflächen. Während die Gräser nur 27 Arten ausmachten, charakterisierten sie die Untersuchungsflächen der ersten Dekade der Sylvigenesis zumindest quantitativ. Insbesondere das nach Janzen (2002) etwa 1940 aus Afrika eingebürgerte Elefantengras (*Hyparrhenia rufa*) zeigte sich in diesem Zeitraum als stark dominierend und nahm teilweise 90% und mehr der Bodenbedeckung für sich in Anspruch. Besonders während der Regenzeit waren die bis zu drei Meter hohen Bestände so dicht, dass das Aufkommen vieler anderer Arten stark unterdrückt wurde (s.a. Scholes & Archer 1997 und Stern et al. 2002). Nur den schnellwüchsigsten Pioniergehölzen gelang es nach und nach, aus dieser Schicht herauszuwachsen und nun ihrerseits die lichtliebenden Gräser zu beschatten. Mit Zunahme der Beschattung nach etwa 10 Jahren der Sukzession wurde der prozentuale Deckungsanteil der Gräser immer geringer. Heliophile Gräserarten wurden in den durch immergrüne Arten geprägten Waldstücken nicht mehr aufgefunden.

Der langsam verlaufende Prozess der Sylvigenesis, wie er sich innerhalb des Sektors Santa Rosa darstellt, muss folgerichtig Beachtung finden, wenn eine natürliche und zugleich kostengünstige Rückgewinnung von weitläufig degenerierten Weideflächen in sekundäre Wälder geplant wird (s.a. Murphy & Lugo 1986 und Aide et al. 2000).

### 5.3 Die potentielle Vegetation

Um ein umfassendes Bild von den Regenerationsprozessen der tropischen Waldformationen zu erhalten, reicht es nicht aus, sich nur mit der aktuell sichtbaren Vegetation zu beschäftigen. Untersuchungen der Diasporen- und Sämlingsbanken sind unerlässlich, um Aussagen über das existierende Regenerationspotential zu liefern und richtungsweisende Prognosen über den möglichen Sukzessionsverlauf zu liefern (s.a. Heinrich 1995). Das gilt besonders für die stark gestörten Trockenwälder im Nordwesten Costa Ricas. Da Primärwälder in dieser Region nicht vorhanden sind, müssen die Diasporen und Sämlinge der Gehölzspezies folgerichtig aus Restbeständen der sekundären Vegetation stammen (Young et al. 1987).

Gerade vom Sektor Santa Rosa ist bekannt, dass sekundäre Waldflächen von den ehemaligen Landbesitzern stehen gelassen wurden, um an das wertvolle Holz einiger Nutzarten zu gelangen (Janzen 2000). Dieser selektive Holzeinschlag führte jedoch dazu, dass einige für den Trockenwald typische Arten wie die Zygophyllaceae *Guaiacum sanctum* L. nahezu oder komplett ausgestorben sind und so zumindest in weiten Teilen des potentiellen Ausbreitungsgebietes nicht mehr vorhanden sind. Weitere Restwälder verblieben häufig an Stellen, die für die landwirtschaftliche Nutzung oder die Rinderhaltung nicht geeignet waren. Auch wurden Galeriewälder an den Flussläufen stehen gelassen, damit sie das Austrocknen der Wasserquellen reduzieren (Janzen 1991). Diese sekundären Waldinseln sind folglich als die Ausgangsflächen zu betrachten, von denen die Regeneration des Trockenwalds im Nordwesten Costa Ricas ausgeht (Slocum & Horvitz 2000).

Während sich der vorhergehende Teil der Arbeit mit der aktuellen Zusammensetzung der Vegetation befasst, wird in dieser zweiten Hälfte die Möglichkeit einer Revitalisierung durch die Diasporen, durch Keimlinge sowie bereits vorhandene Jungpflanzen untersucht. Gerade die ersten Wiederbewaldungsphasen nach weitläufigen Komplettrodungen sind weitest gehend unerforscht (Ulft 2004). Der potentielle Verlauf der Sylvigenese ist abhängig vom Diasporeneintrag, von der Keimung und von der Überlebensrate der Keimlinge und Jungpflanzen. Die vegetative Vermehrung scheint zumindest in der

neotropischen Trockenwaldregeneration eine größere Rolle zu spielen, als zunächst angenommen (s.u.a. Kennard 2000). So wurden beispielsweise bei einem Exemplar der Fagaceae *Quercus oleoides* Schl. & Cham. einer Untersuchungsfläche (15 Jahre alt) mehr als 50 unterirdische Ausläufer in Stammnähe entdeckt (s.a. Blancke 1997). Auch wurden in einer der 10-jährigen Flächen oberirdische Sprossausläufer der Liane *Cydista heterifolia* Seibert aus der Familie der Bignoniaceae erfasst, die über eine Distanz von bis zu 20m zum nächst geeigneten Kletterbaum führten. Da diese Form der Ausbreitung zumindest zur vegetativen Vermehrung der Pflanze beitragen kann, wurde sie in dieser Arbeit bei den Analysen der Sämlingsbanken mit einbezogen.

### 5.3.1 Die Diasporenbanken

Anders als in vielen Waldformationen können Diasporen vieler Trockenwaldarten im trockenen Zustand über Jahre hinweg gelagert werden. Sie behalten bei entsprechender Lagerung ihr Keimfähigkeit (Janzen & Vasquez-Yanes 1991). Die Dormanz wird in natürlichen Flächen durch die Regenzeit gebrochen, in der die Überlebensbedingungen für sie optimiert sind (Janzen 2002). Die Samen und Früchte im Untersuchungsgebiet sind folglich nur im geringen Maße in den permanenten Diasporenbanken zu finden. Die annualen Ausbreitungseinheiten überwiegen. Die Diasporen einiger Gehölze sind sogar nur wenige Wochen keimfähig (Hartshorn 1991 und Blancke 1997). Für die Sylvigenese der Trockenwälder sind also vor allem die transienten Diasporenreservoirs entscheidend.

Wie in der aktuellen Vegetationszusammensetzung wird auch der Diasporenspeicher in den jüngeren Sukzessionsstadien eindeutig von den Gräsern und Kräutern geprägt. Das zeigt sich sowohl in den qualitativen als auch quantitativen Auswertungen, die u.a. von den Untersuchungen von Perez & Santiago (2001) in Venezuela oder von Rico-Gray & Garcia-Franco (1992) in Mexiko bestätigt werden. In den 0 bis 5 Jahre alten Flächen liegt der Anteil der Kräuter- und Gräserdiasporen jeweils über 90 %. Die Diasporenzahl der unverholzten Spezies ist dort zwischen 1850 und 3700 Individuen angesiedelt. Dieser Umstand ist in erster Linie auf die hohen Reproduktionsraten der Gräser und Kräuter und die Tendenz zu permanenten Diasporenbanken zurückzuführen (Thompson & Grime 1979).

Auch in den Diasporenspeichern zeigt *H. rufa* seine Dominanz nur in den jüngsten Sukzessionsstadien. In jüngsten vier Sukzessionsstadien wurde eine hohe Individuenzahl dieser Poaceae registriert. Bis auf eine Ausbreitungseinheit in der ältesten Fläche wurden nach etwa 10 Jahren der Sylvigenese keine Diasporen dieser Art mehr vorgefunden. Mit wenigen Ausnahmen zeigte sich die gleiche Tendenz bei anderen Gräser- (sowohl bei den Poaceen als auch bei den Cyperaceen) und Kräuterarten.

Der Diasporeneintrag von Gehölzen aus Wäldern in offenen Grasflächen ist eher gering und nimmt mit dem Abstand zum Waldrand stetig ab (Cubiña & Aide 2001). Untersuchungen in den Trockenwäldern Mexikos belegen, dass nur etwa 10% der Spezies in den Samenspeichern der Weideflächen angetroffen werden können (Martínez-Garza, C. & González-Montagut, R. 1999). Wie in weiten Teilen im Nordwesten Costa Ricas zeigen sich die jüngsten Untersuchungsareale als Grassavannen mit vereinzelt Schattenbaumarten wie z.B. *Crescentia cujete* L. (Bignoniaceae), die in der fünf Jahre alten Fläche angetroffen wurde. Diese Einzelbäume sind aufgrund ihrer großen Distanz zu älteren sekundären Waldflächen isoliert und spielen folglich keine große Rolle für die Sylvigenese (Otero-Arnaiz et al. 1999). Vielmehr nehmen zusammenhängende Sekundärwälder wie sie innerhalb der älteren Flächen angetroffen werden, eine zusätzliche Funktion als Ausgangspunkt für eine Revitalisierung verlassener Graslandschaften ein.

Da die Anzahl der Gehölze innerhalb der jüngsten Untersuchungsflächen eher gering ist und in erster Linie aus Pionierarten besteht, kann man kaum von eigentlichen Waldflächen sprechen. Folgerichtig werden Diasporenbanken, die älteren Waldstadien entsprechen, erst ab einem Alter von 10 Jahren vorgefunden. Die Zusammensetzung der Ausbreitungseinheiten wird hier eindeutig durch die Gehölzsamen dominiert, was sich sowohl in der Artenzahl als auch in der Individuenzahl manifestiert.

Der Anteil von Pioniergehölzen nimmt im Verlauf der Sylvigenese zusehends ab. Hier sind beispielsweise die Baumart *Rehdera trinervis* (S.F.Blake) Moldenke, eine Verbenaceae, die nur in den bis zu 5 Jahre alten Flächen entdeckt wurde oder die Liane *Gouania polygama* (Jacq.) Urb. (Rhamnaceae) zu nennen. Wie in den aktuellen Vegetationszusammensetzungen auch, zeichnet sich mit zunehmendem Alter ein deutlicher

Trend zum Diasporeneintrag durch Baumarten ab, die eher in Primärwäldern zu erwarten sind. Gehölze, die als Klimaxarten gelten, wie die Anacardiaceae *Spondias mombin* L. wurden nur in den vier ältesten Sukzessionsstadien angetroffen. Nicht nur die Erfassung der Arten- und Individuenzahl ist ein wichtiger Bestandteil der vorliegenden Arbeit. Darüber hinaus wird auch der überaus wichtigen Frage nachgegangen, mit welchen Transportmitteln die Diasporen in die Untersuchungsflächen gelangt sein könnten.

Die Untersuchung der Ausbreitungsmechanismen der Diasporen zeigt einen interessanten Wandel im Sukzessionsverlauf. Die anemochoren Gehölzdiasporen zeigen den höchsten Artenanteil nach etwa 10 bis 20 Jahren. Hier dominieren in erster Linie windausgebreitete Pionierarten (Young et al. 1987 und Dalling et al. 2002 ). Die zum Teil extrem starken Fallwinde der Südostpassate können während der Trockenzeit die Waldflächen mit höheren Deckungsanteilen in den oberen Schichten nicht so leicht durchdringen. Deshalb ist es naheliegend, dass Flugsamen von Pioniergehölzen, die sich auf diese Jahreszeit spezialisiert haben, in geringeren Maße in diese Waldflächen eingetragen werden.

In den älteren Flächen stieg der Anteil der zoochor verbreiteten Arten stark an. Die Mehrheit der tropischen Langzeitpioniere und Primärwaldgehölze ist an die Verbreitung durch Tiere angepasst (Howe 1984 und Hallwachs 1986). Untersuchungen über das Verhalten von fruchtfressenden Vögeln und Säugetieren belegen, dass diese kaum die geschlossenen Wälder verlassen und die Ausbreitungseinheiten in offene Graslandschaften einbringen (Cardoso da Silva et al. 1996). Die Anzahl der Diasporen, die durch Tiere verbreitet werden, ist daher auch in den ersten 15 Jahren eher gering. Beispielsweise sind frucht- und samenausbreitende Primaten in den jüngeren Waldflächen seltene Gäste (Fedigan & Jack 2001). Zoochore Gehölzdiasporen zeigen folgerichtig ihr Maximum erst in den Flächen nach 15 Jahren. In diesen Waldgebieten werden viele fruchtfressende Vertebraten angetroffen, die für die Verbreitung vieler Gehölzarten sorgen. Von den Primatenarten im Untersuchungsgebiet ist bekannt, dass sie sich nur in Waldgebieten mit zusammenhängenden Baumkronendach aufhalten (s.u.a. Sorensen & Fedigan 2000 und Wehncke et al. 2004).

Zu den biotischen Faktoren, die eine Waldregeneration begünstigen können, gehören auch die Mykorrhizza (Allen et al. 1999 und Khurana & Singh 2001). Das enge Zusammenleben des Wurzelgewebes von bestimmten höheren Pflanzen und einigen Pilzen ist für den Trockenwald im Nordwesten Costa Ricas beschrieben worden (Johnson & Wedin 1997). In kleineren Bestandslücken konnten keine gravierenden Unterschiede in der Sporendiversität ausgemacht werden. Die Artenzahl der Mykorrhizasporen nimmt wohl in den feuergerodeten Grasflächen geringfügig ab, stellen dort aber nach Johnson & Wedin (1997) keine zwingende Hemmung in der Regenerationsdynamik dar. Da die Sporen der Pilze zu klein sind, konnte diese auch nicht in den Diasporenbanken nachgewiesen werden. Sie sind deshalb auch nicht Bestandteil der vorliegenden Arbeit.

### **5.3.2 Die Sämlingsbanken**

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen einen Zusammenhang zwischen der Artenvielfalt der Sämlinge bzw. der Junggehölze und der Dauer des ungestörten Sukzessionsverlaufs. Obwohl im Trockenwald des Sektors Santa Rosa die größte Diversität nach 30 Jahren mit 54 Spezies erreicht wurde, zeichnet sich ein etwa gleichbleibendes Niveau nach einer Regeneration von circa 20 Jahren ab. Wichtiger für den Regenerationsprozess ist jedoch der Anteil der in die Flächen immigrierten Spezies, also der Jungpflanzen, die sich nicht aus den Diasporen der eigenen aktuellen Vegetationsbestände etabliert haben. Diese Sämlinge müssen also als Diasporen aus anderen sekundären Waldarealen hereingetragen worden sein.

Diese „Neuzugänge“ deuten auf einen deutlichen Umbruch der potentiellen Vegetationsstruktur hin. In dem Zeitraum von 10 bis 30 Jahren der Sylvigenese liegt das Einwanderungsspektrum bei circa 10 Arten. Finegan (1996) bezeichnet diesen Abschnitt als die zweite Phase des sekundären Sukzessionsverlaufs neotropischer Wälder, in der in erster Linie kurzlebige Pioniergehölze anzutreffen sind. Allerdings beschreibt er in seiner Arbeit die aktuelle Vegetationsstruktur der Bäume gemessen in Brusthöhe (1,3m) mit einem Minimum des Stammdurchschnitts von 2,5 cm. Die nachrückenden Baumgenerationen in Form von Sämlingen und Junggehölzen finden dort aber leider keine Erwähnung. Aus Sicht der Finegan'schen Regenerationsdynamik wird hier schon die dritte Phase eingeleitet, in der langlebige Pionierarten die kurzlebigen verdrängen.

Der sprunghafte Anstieg der Junggehölze um etwa das Doppelte auf 22 Arten nach 50 Jahren könnte als die Übergangsphase Richtung potentielltem Klimaxwald betrachtet werden, die ich an dieser Stelle als vierte Phase zu Finegans Arbeit hinzufügen möchte. Der hohe Anteil der Sämlinge, die aus zoochor ausgebreiteten Diasporenarten keimten, deuten darauf hin. Die Ausbreitungseinheiten von Arten wie z.B. *Sloanea ternifolia* (Moc. & Sesse ex) DC. Standl. (Elaeocarpaceae) oder *Trophis racemosa* (L.) Urb. (Moraceae) werden durch Vertebraten zum Teil über große Strecken transportiert (Howe 1984 und Julliot 1997).

#### **5.4 Ausblick und Handlungsempfehlungen**

Der Forschungsbedarf, der fundierte Grundlagen für eine optimierte Wiederbewaldung liefert, ist immens und muss interdisziplinär betrieben werden. Nach Schätzungen von Janzen (1996) beträgt die Artenzahl der Flora und Fauna mehr als 235.000 Arten, die in den verbliebenen Waldresten der ACG im Nordwesten Costa Ricas beheimatet sind. Neuerdings wird über eine Erfassung der pflanzlichen Artenfülle des Landes durch DNA-Barcoding nachgedacht (Kress et al. 2005). Solche Maßnahmen könnten einen Beitrag dazu liefern, die genetische Vielfalt der Tropenwälder Costa Ricas zu erfassen und zu archivieren. Oftmals sind die Distanzen zwischen extrem seltenen Pflanzenspezies, die großflächig nur vereinzelt vorkommen, sehr groß. Potentielle Bestäuber wie z.B. Insekten können deshalb die verschiedenen Individuen der Gehölzarten nicht erreichen. Der intraspezifische Austausch des Erbmaterials ist dadurch häufig blockiert.

Durch anthropogen gesteuerten Austausch von Saatgut und durch gezieltes „enrichment planting“ kann der genetische Pool bedrohter Arten erweitert werden. Solche Maßnahmen stärken nicht nur die floristische Vielfalt sondern trägt auch dazu bei, der Fauna einen adäquaten Lebensraum bereit zu stellen. Naturnahe Sekundärwälder mit ihrer Diversität sind folglich das momentane Optimum, das für die weitere Renaturierung der extrem gestörter Landstriche die Grundlagen liefert. Deshalb bietet die vorliegende Arbeit einen kompletten Vergleich der aktuellen und potentiellen Vegetation der vorhandenen unterschiedlichen Sukzessionsstufen.

Ganz egal wie hoch der prozentuale Diversitätsanteil der Folgewälder im Vergleich zu den einstigen Urwäldern auch sein wird, es werden stabile Klimaxwaldformationen entstehen, deren Zusammensetzungen wir nur ansatzweise prognostizieren können. Auf dem Weg durch die verschiedenen Sukzessionsstadien müssen diese Wälder weiter Gegenstand der Forschungen auf den unterschiedlichsten Fachgebieten sein, um den Erkenntnisstand, der gewonnen werden kann, zu erweitern. Eine natürliche Wiederbewaldung zeigt zumindest im Nordwesten Costa Ricas seine Wirkung, die aber auch mit entsprechendem „know how“ in anderen Tropenregionen seine Anwendung finden kann.

Die vorliegende Arbeit liefert Fakten zum besseren und umfassenderen Verständnis der Regenerationsdynamik während der Sylvigenesis im Nordwesten Costa Ricas. Um eine optimierte Erweiterung von Revitalisierungsmaßnahmen innerhalb der tropischen Trockenwälder, aber auch andere Waldformationen zu gewährleisten, müssen einige wichtige Faktoren berücksichtigt werden.

1. Degradierete Flächen größerer Ausdehnung können aufgrund des Mangels an reproduktionsfähigen Gehölzen und somit frischem Diasporeneintrags kaum oder nur über einen sehr langen Zeitraum regenerieren. Ausbreitungseinheiten und Jungpflanzen vieler Arten müssten in diese Flächen künstlich integriert werden. Dieses sogenannte „enrichment planting“ müsste dort angewandt werden (Heinrich & Blancke 1995 und Martínez-Garza & Howe 2003).
2. Der natürliche Werdegang der Sylvigenesis muss insbesondere beim anthropogen gesteuerten Eintrag von Pflanzenarten berücksichtigt werden, da sonst die Verluste der eingebrachten Diaporen- und der Keimlingsarten zu hoch wären.
3. Vorhandene sekundäre Waldstücke (selbst kleinste Waldfragmente) müssen erhalten bleiben, weil sie einerseits als Diasporenproduzent die Umwandlung von degradierten Weideflächen in Sekundärwälder beschleunigen und andererseits auch das zu schnelle Austrocknen der Böden durch Beschattung reduzieren (s.a. Zahawi und Augspurger 2006).



4. Korridore zwischen den in der Regeneration befindlichen Sekundärwäldern und verbliebenen Waldinseln eines Waldtyps müssen geschaffen werden, damit ein ökologischer und genetischer Austausch stattfinden kann. Tiere, die als potentielle Bestäuber fungieren oder für den Transport von Ausbreitungseinheiten sorgen, müssen diese Inseln auch erreichen können (Janzen 2002).
5. Eine Vernetzung von unterschiedlichen Lebenszonen muss gesichert sein, damit eine Immigration von Flora und Fauna der einzelnen Lebensbereiche in die verschiedensten Kleinsträume gewährleistet werden kann.
6. Maßnahmen müssen getroffen werden, die die Dominanz von eingebürgerten Arten wie *H. rufa* brechen. Hierzu müssten die gelegten Feuer gestoppt werden und schnellwüchsige indigene Pionierarten eingebracht werden. Diese würden auf natürlichen Wege das Savannengras verdrängen und wären dadurch ein wichtiger Beitrag, der die Kosten von Wiederbewaldungsprojekten stark reduzieren würde.
7. Eine wissenschaftlich orientierte Betreuung mit ihren modernen Analysemethoden muss während der Planung und Durchführung von Revitalisierungsmaßnahmen großflächig degradierter Waldflächen gesichert werden.

## 6. Zusammenfassung

Im tropischen Trockenwald im Nordwesten Costa Ricas wurde der Verlauf der Regeneration von Sekundärwäldern untersucht. Neun Sukzessionsstufen, die seit unterschiedlichen Zeiträumen ohne erkennbare anthropogene Störungen wuchsen, waren Bestandteil dieser Untersuchungen. Analysiert wurden folgende Aspekte der natürlichen Sylvigenesis degradierter Trockenwaldareale:

- Die aktuellen Vegetationsbestände umfassten 328 Gefäßpflanzenarten aus 79 Familien und 247 Gattungen in den Flächen angetroffen. Die höchste Artenvielfalt zeigte sich nach 15 Jahren mit 140 Arten. Die Diversität der Gehölzspezies war nach 20 Jahren am Höchsten. Im weiteren Verlauf der Sylvigenesis sanken die Artenzahlen der Lianen, Sträucher und Bäume leicht ab.
- Die potentielle Vegetation wurde anhand der Diasporen- und Keimlingsbanken untersucht. Insgesamt wurden 14567 Ausbreitungseinheiten in allen Flächen angetroffen, wobei die Gräser- und Kräuterdiasporen vor allem in den jüngeren Regenerationsstadien extrem dominierten. Nach etwa 10 Jahren stellte sich im Samenspeicher eine Dominanz der Gehölzarten heraus. 122 Diasporenarten waren insgesamt vertreten. Wurden die jüngeren sekundären Flächen durch Nichtgehölze geprägt, beherrschten Gehölze die älteren Waldflächen. Mit zunehmender Regeneration nahm der Anteil der windverbreiteten Ausbreitungseinheiten ab, während die zoochoren Spezies zunahmen. Die Artenvielfalt der Keimlingsbanken zeigt nach 10 Jahren einen sprunghaften Anstieg, wobei die Diversität sich in den 3 ältesten Flächen auf etwa 50 Gehölzspezies einstellte.
- Vorhandene Standortfaktoren, die Einfluss auf die natürliche Sylvigenesis nehmen, wurden analysiert. Die Pflanzenbedeckung zeigte während des Sukzessionsverlaufs ein prozentuales Absinken im Bodenbereich bei gleichzeitiger Zunahme des Anteils der Baumschichten. Die Temperaturdifferenzen in der Tag- und Nachtrhythmik senkte sich dementsprechend von etwa 24°C in den jüngsten Flächen auf 11°C im ältesten Waldstück.

## 7. Literaturverzeichnis

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for Restoration Ecology. *Restoration Ecology* **8**: 328–338.
- Allen, E.B., Rincón, E., Allen, M.F., Pérez-Jimenez, A. & Munato, P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forests in Mexico. *Biotropica* **30** (2): 261-274.
- Allen, W. 2001. *Green Phoenix: Restoring the Tropical. Forests of Guanacaste, Costa Rica*. Oxford University. Press, New York.
- Arroyo-Mora, J.P., Sanchez.Azofeira, G.A., Rivard, B., Calvo, J.C. & Janzen, D.H. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture Ecosystems & Environment* **106**: 27–39.
- Augspurger, K.C.1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* **65**: 1705-1712.
- Baider, C., Tabarelli, M. & Mantovani, W. 2001. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in Southeast Brasil. *Rev. Bras. Biol.* vol.**61**: 35-44.
- Baraloto, C. & Goldberg, D.E. 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* **141** (4): 701-712.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. *Ecology – Individuals, Populations und Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Blancke, R. 1997. Estudios sobre el Roble Encino (*Quercus oleoides* Schltdl. & Cham.). *Rothschildia* **4** (No. 1): 6-9.
- Borchert, R., Rivera, G. & Hagnauer, W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* **34** (1): 27-39.
- Budowski, G. 1966. Fire in tropical lowland areas. *Proceedings of the Annual tall Timbers Fire Ecology Conference* **5**: 5-22.
- Butler, B. J. & Chazdon, R. L. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* **30**: 214-222.

- Cardoso da Silva, J.M., Uhl, C. Murray, G. 1996. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Cons. Biol.* **10**: 491–503.
- Castro Marín, G., Nygård, R., Gonzales Rivas, B. & Oden, P.C. 2005. Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management, Volume 208*: 63-75.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University, Cambridge, United Kingdom.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 51-71.
- Chazdon, R.L., Redondo Brenes, A. & Vilchez Alvarado, B. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology* **86**: 1808-1815.
- Chiesa, S., Bettoni, M., Confortini, F., Invernici, N., Madesani, R. & Suardi, M. 1996. Breve reseña sobre la geología de los Parques Nacionales Santa Rosa y Guanacaste. *Rothschildia* **3** (1): 10-15.
- Croat, T.B. 1978. *Flora of Barra Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford California.
- Cubiña, A. & Aide, T.M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33** (2): 260–267.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood, N.C. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **13**: 659-680.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood, N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* **79**: 564-578.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. & Hubbell, S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 714–727.

- Dupuy, J. M. & Chazdon R. L. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 65-76.
- Dylla, K. & Krätzner, G. 1986. *Das ökologische Gleichgewicht in der Lebensgemeinschaft Wald*. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A., Tyree, M.T. (2005). Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* **19**: 312-321.
- Enquist, B.J. & Leffler, A.J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 41-60.
- Enquist, B.J. & Sullivan J.J. 2001. Vegetative key and descriptions of tree species of tropical dry forests of upland Sector Santa Rosa, Area de Conservacion Guanacaste, Costa Rica. <http://www.acguanacaste.ac.cr>.
- FAO 2005. Global Forest Resource Assessment 2005 – Main Report. *FAO Forestry Paper* 147, Rome.
- Fedigan, L.M. & Jack, K. 2001. Neotropical primates in a regenerating Costa Rican dry forest: A comparison of howler and capuchin population patterns. *International Journal of Primatology* **22** (5): 689-713.
- Finegan B.J. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* **11** (3): 119-124.
- Finegan, B.J. & Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old costa rican rain forest restored, on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*. **8**: 380-393.
- Fraver, S., Brokaw, N.V.L. & Smith, A. P. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 673-681.
- Gentry, A.H. 1988. Tree species richness of Upper Amazonian forsts. *Proceedings National Academy of Sciences* **85**: 149-156.
- Gentry, A.H. 1993. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Columbia, Ecuador and Peru)*. Conservation International, Washington D.C.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* **4**: 95-102.

- Gerhardt, K. 2001. Tree seedling development in a tropical dry forest in Costa Rica. In: White, P.S., Mucina, L. and Leps, J. (eds.). *Vegetation science in retrospect and perspective*. Opulus Press 243-245, Uppsala.
- Gillespie, T.W., Grijalva, A. & Farris, C.N. 2000. Diversity, composition and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* **147**: 37-47.
- Gillespie, T.W. 2005. Predicting plant species richness in tropical dry forests: A case study from South Florida. *Ecological Applications* **15**: 27-37.
- Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.) 1991. *Rain forest regeneration and management*. Parthenon, Carnforth (U.K.) and UNESCO, Paris (France).
- Gould, K.A., Fredericksen, T.S., Morales, F., Kennard, D., Putz, F.E., Mostacedo, B. & Toldeo, M. 2002. Post-fire tree regeneration in lowland Bolivia: implications for fire management. *Forest Ecology and Management* **185**: 225-234.
- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. & Anderson L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* **132**: 107-120.
- Guariguata, M.R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: management implications. *Ecological Applications* **10**:145–154.
- Guevara, S., Purata, S.E. & Van der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Plant Ecology* **66**: 77-84.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of Guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminose). In: Estrada, A. & Fleming, T. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht.
- Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N., eds. (2003/04). Manual de plantas de Costa Rica Vol 1-3, Mo. Bot. Gard. Press, St. Louis.
- Hartshorn, G.S. 1991. Plantas. In: Janzen, D.H. (ed.). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica 119-353, San José.
- Harvey, C.A. & Haber, W.A. 1998. Remnant trees and conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* **44**: 37-68.
- Hegner, R. 1979. Nicht immergrüne Waldformationen der Tropen. *Kölner geographische Arbeiten* **37**: 410.

- Heinrich, A. 1995. Untersuchungen zur Diversität und zum Revitalisierungspotential tropischer Sekundärwälder und Aufforstungen in Costa Rica. Diplomarbeit, Universität Osnabrück.
- Heinrich, A. & Blancke, R., 1995. Diversität und Revitalisierungspotential tropischer Sekundärwälder und Aufforstungen in Costa Rica. *Ökologie tropischer Waldsysteme*, GTZ, Eschborn.
- Heinrich, A. & Hurka, H., 2004. Species richness and composition during sylvigenesis in a tropical dry forest in northwestern Costa Rica. *Tropical Ecology* **45** (1): 43-57.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. *Tropical Science Centre*, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T. & Tosi, J.A. 1971. *Forest environment in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* **31**(2): 229-242.
- Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Cons.* **30**: 261–281.
- Janzen, D.H. 1986. *Guanacaste National Park: Tropical ecological and cultural restoration*. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Janzen, D.H. 1988a. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystems. Pp. 130-137. In: Wilson, E. O. (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.
- Janzen, D. H. 1988b. Complexity is in the eye of the beholder. In: Almeda, F. and Pringle, C.M. (eds.). *Tropical Rainforests Diversity and Conservation*, California Academy of Science and AAAS, San Francisco, pp. 29-51.
- Janzen, D.H. 1990. An abandoned field is not a tree fall gap. *Vida Silvestre Neotropical* **2** (2): 64-67.
- Janzen, D.H. (ed.)1991. Historia natural de Costa Rica. *Editorial de la Universidad de Costa Rica*, San José.
- Janzen, D.H. 1992. The neotropics. *Restoration and Management Notes* **10**: 8-13.
- Janzen, D.H. 1996. Prioritization of major groups of taxa for the All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) of the Guanacaste Conservation Area in northwestern Costa Rica, a biodiversity projekt. *ASC Newsletter* **26** (4): 49-56.

- Janzen, D.H. 2000. Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste: a long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity* **1** (2):7-20.
- Janzen, D.H. 2001. Good fences make good neighbors. *PARKS* **11** (2): 41-49.
- Janzen, D.H. 2002. Tropical dry forest: Area de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. In: Perrow, M.R. & Davy, A.J (eds.). *Handbook of Ecological Restoration, Volume 2, Restoration in Practice*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 559-583.
- Janzen, D.H. & Liesner, R. 1980. Annotated check-list of plants of lowland Guanacaste province, Costa Rica, exclusive grasses and non-vascular cryptogams. *Brenesia*, **18**: 15-90.
- Janzen, D.H. & Vasquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forest wildlands. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). *Rainforest regeneration and management*, UNICEF, Paris, 137-157.
- Jiménez Madrigal, Q. 1993. *Arboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica*. INCAFO, San José, Costa Rica.
- Johnson, N.C. & Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients and mycorrhizae during conversion of tropical dry forest to grassland. *Ecological Applications* **7**: 171-182.
- Julliot, C. 1997. Impact of Seed Dispersal by Red Howler Monkeys *Alouatta Seniculus* on the Seedling Population in the Understorey of Tropical Rain Forest *The Journal of Ecology* **85** (4): 431-440.
- Kennard, D.K. 2000. Regeneration of commercial tree species following controlled burns in a tropical dry forest in eastern Bolivia. Ph.D Thesis, University of Florida, Gainesville.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 53-66.
- Khurana E. & Singh, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**: 39 – 52.
- Killeen, T.J., Jardim, A., Mamani, F. & Rojas, N. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 803-827.



- Knapp, R. 1965. *Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Kress, W.J., Wurdack, K.J., Zimmer, E.A., Weigt, L.A. & Janzen D.H. 2005. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **23**: 8369-8374.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E. & Capretz, R.L. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* **87** (2): 469-482.
- Lund, H. G. 2007. Definitions of old growth, pristine, climax, ancient forests, degradation, desertification, forest fragmentation, and similar terms. Forest Information Services. Misc. pagination. <http://home.comcast.net/~gyde/pristine.htm>.
- Lykke, A.M. & Sambou, B. 1998. Structure, floristic composition, and vegetation forming factors of three vegetation types in Senegal. *Nordic Journal of Botany* **18**: 129-140.
- Marod, A., Kutinara, U., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. 2004. Effects of drought and fire on seedlings survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* **15**: 691-700.
- Martínez-Garza, C. & Howe, H.F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* **40** (3), 423–429.
- Martínez-Garza, C. & González-Montagut, R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **145**: 255-265.
- Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibig, H-J. & Branthomme, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**: 373–384.
- McLaren, K.P. & McDonald, M.A. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* **183** (1-3): 61-75.
- Miller, P.M. & Kauffman J. B. 1997. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* **103** (2-3): 191-201.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 67-88.

- Otero-Arnaiz, A., Castillo, S., Meave, J. & Ibarra-Manriquez, G. 1999. Isolated pasture trees and vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* **31**(2): 243-254.
- Otterstrom, S.M., Schwartz, M.W. & Velázquez-Rocha, I. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* **38** (5), 592-598.
- Otto, H.-J. 1994. *Waldökologie*. Eugen Ulmer GmbH, Stuttgart.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* **35**:450–461.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27** (2): 261-273.
- Pereira de Souza, R & Válio I. F. M. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* **33**: 447–457.
- Perez, E.M. & Santiago, E.T. 2001. Seasonal dynamics of the soil seed bank in a Savanna on the Central Eastern Plains of Venezuela. *Biotropica* **33** (3): 435-446.
- Platt, W.J. & Strong, D.R. (Eds.) 1989. Special feature- treefall gaps and forest. Dynamics. *Ecology* **70** (3): 535-576.
- Reading, A.J., Thompson, R.D. & Millington, A.D. 1995. *Humid tropical environments*. Blackwell Publisher Ltd., Cambridge, USA.
- Redondo Brenes, A., Vilchez Alvarado, B. & Chazdon, R. L. 2001. Estudio de la dinámica y composición de cuatro bosques secundarios en la región Huetar Norte, Sarapiquí-Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* **36**: 21-26.
- Rico-Gray, V. & Garcia-Franco, J.G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3** (5): 617-624.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soil. *Adv. in Appl. Biology* **6**: 1-55.
- Rockwood, L.L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* **7**: 176-193.
- Roper, J. & Roberts, R.W. 1999. Deforestation: Tropical Forests in Decline. *Forestry Issues Paper* **12**, CIDA Forestry Advisers Network, <http://www.rcfa-cfan.org>.

- Ruíz, J., Fandino M.C. & Chazdon R.L. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* **37**: 520-530.
- Sader, S.A. & Joyce, A.T. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940 - 1983. *Biotropica* **20**: 11-19.
- Schäfer, M. 1992. *Ökologie* (3. Aufl.). Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Schnitzer, S. A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 223–230.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecological Systems* **28**: 517-544.
- Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. 1991. *Lehrbuch der Botanik*, 33. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of tropical dry ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **3** (3): 357-360.
- Slocum, M.G. & Horvitz, C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**: 51-62.
- Sorensen, T.C. & Fedigan, L.M. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation* **92**: 227 – 240.
- Standley, P.C. 1937-38. *Flora of Costa Rica*. Field Museum of National History, Chicago.
- Stern, M., Quesada, M. & Stoner, K.E. 2002. Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent Cattle grazing. *Rev. biol. Trop* **50** (3-4): 1021-1034.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**: 81-86.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* **67**: 893-921.
- Toh, I., Gillespie, M. & Lamb D. (1999). The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* **7** (3), 288–297.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **8**: 7-16.
- Ulft, H.L. van, 2004. Regeneration in natural and logged tropical rain forest: modelling seed dispersal and regeneration. Proefschrift, Universiteit Utrecht.

- Urbanska, K.M. 1992. *Populationsbiologie der Pflanzen: Grundlagen, Probleme, Perspektiven*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Vasquez Morera, A. 1991. Suelos. In: Janzen, D.H. (ed.). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica 63-65, San José.
- Vieira, D.L.M. & Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of Tropical Dry Forests for restoration. *Restoration Ecology* **14** (1): 11-20.
- Walck, J.L., Baskin, J.M., Baskin, C.C. & Hidayati, S.N. 2005. Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Seed Science Research* **15** (3): 189 – 196.
- Wehncke, E.V., Valdez, C.N. & Dominguez, C.A. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 535-543.
- Whitmore, T.C. 1990. *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon Press, Oxford.
- Young, K. E., Ewel, J. J. & Brown, B. J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* **71**: 157–173.
- Zahawi, R.A. & Augspurger, C.K. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* **16** (2): 464–478.

## 7. Anhang

### Auflistung aller aufgeführten Pflanzenarten

#### Acanthaceae

*Aphelandra scabra* (Vahl) Sm.  
*Barleria micans* Nees  
*Justicia brunneloides* Lam.  
*Ruellia inundata* Kunth

#### Anacardiaceae

*Astronium graveolens* Jacq.  
*Spondias mombin* L.  
*Spondias purpurea* L.

#### Annonaceae

*Annona purpurea* Lmoc. & Sesse ex Dunal  
*Annona reticulata* L.  
*Desmopsis bibracteata* (Rob.) Saff.  
*Sapranthus palanga* R.E.Fr.

#### Apocynaceae

*Fosteronia spicata* (Jacq.) G.Mey.  
*Prestonia acutifolia* (Benth.) K.Schum.  
*Rauwolfia tetraphylla* L.  
*Stemmadenia obovata* (Hook.&Arn.) K.Schum.  
*Thevitia peruviana* (Pers.) K.Schum.

#### Araceae

*Xanthosoma cf. mexicanum* Liebm.

#### Araliaceae

*Sciadodendron excelsum* Griseb.

#### Arecaceae

*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. Ex

#### Asclepiadiaceae

*Asclepias curassavica* L.  
*Asclepias woodsoniana* Standl. & Steyerm.  
*Blepharodon mucronatum* (Schltdl.) Decne.  
*Gonolobus barbatus* Kunth  
*Marsdenia trivirgulata* F.A.Bartlett

#### Aspleniaceae

*Asplenium auriculatum* Sw.

#### Asteraceae

*Archibaccharis schiedeana* (Benth.) J.Jacks.  
*Baltimora recta* L.  
*Bidens riparia* Kunth  
*Calea c.f. prunifolia* Kunth  
*Chromolaena odorata* (Lam.) R.M.King & H.Rob.  
*Chromolaena* sp.  
*Eupatorium collinum* DC.  
*Eupatorium quadrangulare* DC.  
*Eupatorium* sp.  
*Isocarpha atriplicifolia* (L.) R.Br.  
*Lasianthaea fruticosa* (L.) K.M.Becker

## Asteraceae

- Mikania micrantha* Kunth  
*Onoseris onoseroides* (Kunth) B.L.Rob.  
*Pectis* sp.  
*Trixis inula* Crantz  
*Verbesina gigantea* Jacq.  
*Verbesina turbacensis* Kunth  
*Vernonia argyropappa* H.Buek

## Bignoniaceae

- Amphilophium paniculatum* (L.) Kunth  
*Arrabidaea chica* (Humb. & Bonpl.) Verl.  
*Arrabidaea conjugata* (Verl.) Mart.  
*Arrabidaea molissima* (Kunth) Bureau & K.Schum.  
*Arrabidaea patellifera* (Schltdl.) Sandwith  
*Callichlamys latifolia* (Rich.) K.Schum.  
*Crescentia alata* Kunth  
*Crescentia cujete* L.  
*Cydista aequinoctialis* (L.) Miers  
*Cydista diversifolia* (Kunth) Miers  
*Cydista heterophylla* Seibert  
*Macfadyena unguis-cati* (L.) A.H.Gentry  
*Mansoa hymenaea* (DC.) A.H.Gentry  
*Melloa quadrivalvis* (Jacq.) A.H.Gentry  
*Pithecoctenium crucigerum* (L.) A.H.Gentry  
*Pleonotoma variabilis* (Jacq.) Miers  
*Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex) DC. Standl.  
*Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl.  
*Tabebuia rosea* (Bertol.) DC.  
*Xylophragma seemannianum* (Kuntze) Sandwith

## Bombacaceae

- Bombacopsis quinatum* (Jacq.) Dugand

## Boraginaceae

- Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken  
*Cordia guanacastensis* Standl.  
*Cordia panamensis* Riley  
*Tournefortia* sp.

## Bromeliaceae

- Bromelia pinguin* L.

## Burseraceae

- Bursera simaruba* (L.) Sarg.  
*Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch.

## Capparidaceae

- Capparis indica* (L.) Fawc. & Rendle

## Cecropiaceae

- Cecropia peltata* L.

## Celastraceae

- Crossopetalum parviflorum* (Hemsl.) Lundell

## Chrysobalanaceae

- Hirtella racemosa* Lam.  
*Licania arborea* Seem.

## Clusiaceae

- Garcinia intermedia* (Pittier) Hammel  
*Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch.

## Cochlospermaceae

- Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng.

## Combretaceae

- Combretum farinosum* Kunth

## Connaraceae

- Rourea glabra* Kunth

## Convolvulaceae

- Ipomoea hederifolia* L.  
*Ipomoea trifida* (Kunth) G. Don  
*Merremia aegyptia* (L.) Urb.  
*Merremia* sp.

## Cucurbitaceae

- Cayaponia racemosa* (Mill.) Cogn.

## Cyperaceae

- Bulbostylis tenuifolia* (Rudge) J.F. Macbr.  
*Cyperus* cf. *rotundus* L.  
*Cyperus* sp.  
*Fimbristylis* sp. I  
*Fimbristylis* sp. II  
*Rhynchospora barbata* (Vahl.) Kunth  
*Rhynchospora nervosa* (Vahl.) Boeck.  
*Rhynchospora* sp.  
*Scleria* cf. *interrupta* Rich.  
*Scleria* cf. *hirtella* Sw.  
*Scleria microcarpa* Nees & Kunth  
*Scleria setulosociliata* Boeck.  
*Scleria* sp. I  
*Scleria* sp. II

## Dilleniaceae

- Curatella americana* L.  
*Davilla kunthii* A. St.-Hil.  
*Tetracera volubilis* L.

## Dioscoreaceae

- Dioscorea convolvulacea* Schlttdl. & Cham.

## Ebenaceae

- Diospyrus nicaraguensis* Standl.

## Elaeocarpaceae

- Sloanea terniflora* (Moc. & Sesse ex) DC. Standl.

## Erythroxylaceae

- Erythroxylum havanense* Jacq.  
*Erythroxylum rotundifolia* Lunan

## Euphorbiaceae

- Chamaesyce* cf. *hypericifolia* (L.) Millsp.  
*Chamaesyce densiflora* (Klotsch & Garcke) Millsp.

## Euphorbiaceae

- Euphorbia schlechtendalii* Boiss.  
*Jatropha curcas* L.  
*Sebastiania pavoniana* Mull. Arg.

## Fabaceae/Caes.

- Bauhinia unguolata* L.  
*Cassia biflora* L.  
*Cassia diphylla* L.  
*Hymenaea courbaril* L.

## Fabaceae/Mim.

- Acacia collinsii* Saff.  
*Acacia cornigera* L.  
*Acacia farnesiana* (L.) Willd.  
*Acacia tenuifolia* (L.) Willd.  
*Acacia villosa* (Sw.) Willd.  
*Albizia adinocephala* (Donn.Sm.) Britton & Rose  
*Calliandra* sp.  
*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.  
*Inga vera* Willd.  
*Lysiloma auritum* (Schltdl.) Benth.  
*Lysiloma* sp.  
*Mimosa albida* Humb. & Bonpl. ex Willd.  
*Mimosa pudica* L.  
*Mimosa skinneri* Benth.  
*Neptunia plena* (L.) Benth.  
*Samanea saman* (Jacq.) Merr.

## Fabaceae/Pap.

- Acosmium panamense* (Benth.) Yakovlev  
*Aeschynomene* sp.  
*Ateleia herbert-smithii* Pittier  
*Calopogonium mucunoides* Desv.  
*Canavalia brasiliensis* Mart. ex Benth.  
*Centrosema cf. plumieri* (Turpin.) Benth.  
*Centrosema macrocarpum* Benth.  
*Centrosema sagittatum* (Kunth) Brandegees ex & L.Riley ex  
*Coursetia elliptica* M.Sousa & Rudd  
*Crotalaria* sp.  
*Dalbergia retusa* Hemsl.  
*Dalea leporina* Aiton ex Hemsl.  
*Desmodium barbatum* (L.) Benth. & Oerst.  
*Desmodium* sp.  
*Dioclea megacarpa* Rolfe  
*Diphysa humilis* Oerst.  
*Eriosema diffusum* (Kunth) G.Don  
*Gliricidia sepium* Cex  
*Indigofera hirsuta* L.  
*Indigofera suffruticosa* Mill.  
*Lonchocarpus costaricensis* (Donn.Sm.) Pittier  
*Lonchocarpus minimiflorus* Donn.Sm.  
*Lonchocarpus oliganthus* J.F.Herm.  
*Lonchocarpus orotinus* Pittier  
*Lonchocarpus rugosus* Benth.  
*Machaerium arboreum* (Jacq.) Vogel  
*Machaerium biovulatum* Micheli  
*Machaerium kegelii* Meisn.  
*Pachyrhizus erosus* (L.) Urb.



## Fabaceae/Pap.

- Phaseolus lunatus* L.  
*Rhynchosia* sp.  
*Sesbania emerus* (Aubl.) Urb.  
*Swartzia cubensis* (Britton & P. Wilson) Standl.  
*Tephrosia nicaraguensis* Oerst.  
*Zornia* sp.

## Fagaceae

- Quercus oleoides* Schltl. & Cham.

## Flacourtiaceae

- Casearia arguta* Kunth  
*Casearia corymbosa* Kunth  
*Casearia praecox* Griseb.  
*Casearia sylvestris* Sw.

## Flacourtiaceae

- Prockia crucis* P. Browne ex L.  
*Xylosma anisophylla* Standl.  
*Xylosma flexuosa* (Kunth) Hemsl.  
*Zuelania guidonia* (Sw.) Britton & Millsp.

## Heliconiaceae

- Heliconia latispatha* Benth.

## Hippocrateaceae

- Hippocratea volubilis* L.  
*Semialarium excelsum* (Miers) Mennega

## Iridaceae

- Cipura* cf. *paludosa* Aubl.

## Lamiaceae

- Hyptis* c.f. *verticillata* Jacq.  
*Hyptis capitata* Jacq.  
*Hyptis pectinata* Poit.  
*Hyptis suaveolens* (L.) Poit.

## Lauraceae

- Ocotea veraguensis* (Meisn.) Mez

## Loranthaceae

- Phoradendron quadrangulare* (Kunth) Krug & Urb.

## Malpighiaceae

- Banisteriopsis cornifolia* (Kunth) B.L. Rob.  
*Banisteriopsis musicata* (Cav.) Cuatrec.  
*Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth  
*Heteropterys brachiata* (L.) DC  
*Heteropterys* cf. *obovata* (Small) Cuatrec. & Croat  
*Heteropterys laurifolia* (L.) A. Juss  
*Hiraea reclinata* Jacq.  
*Malpighia glabra* L.  
*Mascagnia* sp.  
*Stigmaphyllon ellipticum* (Kunth) A. Juss

## Malvaceae

- Briquetia spicata* (Kunth) Fryxell  
*Malvaviscus arboreus* Cav.  
*Pavonia cancellata* (L.) Cav  
*Sida rhombifolia* L.  
*Sida sp.*  
*Sida urens* L.

## Marantaceae

- Maranta arundinacea* L.

## Melastomataceae

- Acisanthera c.f. quadrata* Pers.  
*Mouriri myrtilloides* (Sw.) Poir.  
*Pterolepis trichotoma* (Rottb.) Cogn.

## Meliaceae

- Cedrela odorata* L.  
*Swietenia macrophylla* King  
*Trichilia americana* (Sesse & Moc.) T.D.Penn.  
*Trichilia glabra* L.  
*Trichilia trifolia* L.

## Moraceae

- Brosimum allicastrum* Sw.  
*Castilla elastica* Sesse  
*Dorstenia contrajerva* L.  
*Dorstenia drakena* L.  
*Maclura tinctoria* (L.) Donn.  
*Trophis racemosa* (L.) Urb.

## Myrsinaceae

- Ardisia compressa* Kunth  
*Ardisia revoluta* Kunth

## Myrthaceae

- Eugenia oerstediana* O.Berg  
*Eugenia salamensis* Donn. Sm.  
*Psidium guineense* Sw.

## Nyctaginaceae

- Pisonia aculeata* L.

## Ochnaceae

- Ouratea lucens* (Kunth) Engl.

## Onagraceae

- Ludwigia erecta* (L.) H.Hara  
*Ludwigia octovalvis* (Jacq.) P.H.Raven

## Orchidaceae

- Brassavola nodosa* (L.) Lindl.  
*Habenaria alata* Hook. f.  
*Habenaria pauciflora* (Lindl.) Rchb. f.  
*Habenaria quinqueseta* (Michx.) Sw.  
*Habenaria sp.*  
*Laelia rubescens* Lindl.  
*Oncidium cebolleta* (Jacq.) Sw.

## Passifloraceae

- Passiflora biflora* Lam.  
*Passiflora pedata* L.

## Phytolaccaceae

- Petiveria alliacea* L.

## Piperaceae

- Piper amalago* L.  
*Piper auritum* Kunth  
*Piper jacquemontianum* Kunth  
*Piper marginatum* Jacq.  
*Piper pseudo-fuliginum* C.DC.  
*Piper* sp.

## Poaceae

- Andropogon bicornis* L.  
*Andropogon leucostachyus* Kunth  
*Axonopus* sp.  
*Echinochloa pyramidalis* (Lam.) Hitchc. & Chase  
*Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf  
 indet. Poaceae  
*Lasiacis sorghoidea* (Desv.) Hitchc. & Chase  
*Lasiacis* sp.  
*Leptocoryphium lanatum* (Kunth) Nees  
*Panicum* sp.  
*Paspalum botterii* (E.Fourn.) Chase  
*Paspalum* sp.  
*Pharus* sp.  
*Seteria geniculata* (Willd.) P.Beauv.  
*Seteria* sp.

## Polygalaceae

- Coccoloba guanacastensis* W.C.Burger  
*Securidaca silvestris* Schldtl.

## Polypodiaceae

- Polypodium polypodioides* (L.) Watt

## Pteridaceae

- Adiantum* c.f. *deflectens* Mart.  
*Adiantum concinnum* Willd.

## Rhamnaceae

- Gouania lupuloides* (L.) Urb.  
*Gouania polygama* (Jacq.) Urb.  
*Karwinskia calderonii* Standl.

## Rubiaceae

- Alibertia edulis* (Rich.) A.Rich.  
*Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC.  
*Chomelia spinosa* Jacq.  
*Exostema mexicanum* A.Gray  
*Faramea occidentalis* (L.) A.Rich.  
*Genipa americana* L.  
*Guettarda macrosperma* Donn.Sm.  
*Hamelia patens* Jacq.  
*Ixora floribunda* (A.Rich.) Griseb.  
*Psychotria horizontalis* Sw.

## Rubiaceae

- Psychotria nervosa* Sw.  
*Randia aculeata* L.  
*Randia subcordata* (Standl.) Standl.  
*Richardia scabra* L.

## Rutaceae

- Zanthoxylum setulosum* P.Wilson

## Sapindaceae

- Allophylus occidentalis* (Sw.) Radlk.  
*Cardiospermum halicacabum* L.  
*Cupania guatemalensis* (Turcz.) Radlk.  
*Dilodendron costaricensis* (Radlk.) A.H.Gentry & Steyerm.  
*Dodonaea viscosa* (L.) Jacq.  
*Paullinia cururu* L.  
*Paullinia pinnata* L.  
*Serjania mexicana* (L.) Willd.  
*Serjania schideana* Schltldl.  
*Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk.

## Sapotaceae

- Manilkara zapota* (L.) P.Royen  
*Sideroxylon capiri* (A.DC.) Pittier

## Schizaeaceae

- Lygodium venustum* Sw.

## Scrophulariaceae

- Buchnera pusilla* Kunth  
*Russelia sarmentosa* Jacq.

## Selaginallaceae

- Selaginella horizontalis* (C.Presl.) Spring.

## Simaroubaceae

- Picramnia quaternaria* Donn.Sm.  
*Simarouba glauca* DC.

## Smilacaceae

- Smilax spinosa* Mill.

## Solanaceae

- Solanum accrescens* Standl. & C.V.Morton  
*Solanum hazenii* Britton

## Sterculiaceae

- Ayenia dentata* Brandegee  
*Byttneria aculeata* (Jacq.) Jacq.  
*Guazuma ulmifolia* Lam.  
*Helicteres baruensis* Jacq.  
*Helicteres guazumifolia* Kunth  
*Sterculia apetala* (Jacq.) H.Karst  
*Waltheria glomerata* C.Presl.  
*Waltheria indica* L.

## Tectariaceae

- Tectaria* sp.

## Thelypteridaceae

*Thelypteris* sp.

## Theophrastaceae

*Jacquinia pungens* A.Gray

## Tiliaceae

*Apeiba tibourbou* Aubl.

*Luehea candida* (DC.) Mart.

*Luehea speciosa* Willd.

*Triumfetta lappula* L.

## Trigoniaceae

*Trigonia rugosa* Benth.

## Turneraceae

*Erblichia odorata* Seem.

## Verbenaceae

*Cornutia grandifolia* (Schltdl. & Cham.) Schauer

*Lantana camara* L.

*Lippia cardiostegia* Benth.

*Petrea volubilis* L.

*Priva lappulacea* (L.) Pers.

*Rehdera trinervis* (S.F.Blake) Moldenke

*Stachytapheta frantzii* Pol.

*Stachytapheta jamaicensis* (L.) Vahl

## Vitaceae

*Cissus rhombifolia* Vahl

*Cissus sicyoides* L.

## Zygophyllaceae

*Guaiacum sanctum* L.

## **Danksagung**

Ich möchte mich bei allen Menschen - egal, ob dies- oder jenseits des Atlantiks - bedanken, die mich unterstützt haben, meine Arbeiten ausführen zu können.

Ich bedanke mich bei Herrn Prof. Dr. Herbert Hurka, der sich stets für mich eingesetzt hat und durch seine aufmunternde Unterstützung dazu beigetragen hat, dass ich nicht aufgegeben habe.

Mein Dank gilt auch Prof. Dr. Karl-Georg Bernhardt, der mich durch sein Ziel „jemanden von Null auf Hundert zu bringen“ angespornt hat.

Der Arbeitsgruppe Spez Bot danke ich für die oft sehr tatkräftige Unterstützung.

Besonderen Dank gebührt Melli, die sich durch meine z.T. krausen Gedankenströme gekämpft hat, ohne dabei den Überblick zu verlieren und entscheidend dazu beigetragen hat, dass mich Formalien und Auflagen nicht noch mehr Zeit gekostet haben.

Ich bedanke mich bei meinen Eltern und bei meinen `Schwiegerfreunden`. Besonders Hans-Dieter Möller, der nie aufgegeben hat, sich nach dem `Stand der Dinge` zu erkundigen und diesen voran zu treiben.

Muchissimas gracias por la gente de la ACG, especialmente por Maria M., Daniel, Janzen, "Vagabundo" Alejandro, Roger, "Entre dos Sillas" y Don Lupo. Ihr habt entscheidend dazu beigetragen, dass die `Symbiose` zwischen uns so fruchtbar war und dass -trotz der vielen Arbeit, den sprachlichen Grenzen und den Klimaverhältnissen in Santa Rosa- Spaß und Freude nicht zu kurz kamen. Auch wenn Ihr gespottet habt, dass ein erwachsener Hombre mit `Schlamm spielt` um Diasporen auszusieben (.....und das auch noch sonntags, wo man bei der Hitze doch besser die Hängematte nutzen sollte!!!).

Dank auch an Rolf, mit dem ich viele (z.T. auch nicht ungefährliche) Streifzüge durch die Trockenwälder unternommen habe und der mich vor Ort sehr unterstützt hat.

Last but not least. Rebekka, Karla, Nelly und Felix, die ihr am meisten unter meinen Forschungsreisen mitsamt der Vorbereitungsphasen gelitten und mich trotz der Belastungen unterstützt habt. Euch gebührt mein ganz besonderer Dank.

## **Erklärung über die Eigenständigkeit der erbrachten wissenschaftlichen Leistung**

Ich erkläre hiermit, dass die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quelle gekennzeichnet.

Weitere Personen waren an der inhaltlichen materiellen Erstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich hierfür nicht die entgeltliche Hilfe von Vermittlungs- bzw. Beratungsdiensten (Promotionsberater oder andere Personen) in Anspruch genommen. Niemand hat von mir unmittelbar oder mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Osnabrück, den 31.10.2007