BIO GEO GRA PHICA

VOLUME 14

Zur Ökologie der andinen Paramoregion

H. Sturm

Zur Ökologie der andinen Paramoregion

H. Sturm

DR. W. JUNK B.V., PUBLISHERS, THE HAGUE-BOSTON-LONDON 1978

ISBN 90 6193 215 7

© 1978 by Dr. W. Junk bv, Publishers, The Hague
Cover design Max Velthuijs, The Hague

Zur Ökologie der andinen Paramoregion

BIOGEOGRAPHICA

Editor-in-Chief

J. SCHMITHÜSEN

Editorial Board

L. BRUNDIN, Stockholm; H. ELLENBERG, Göttingen; J. ILLIES, Schlitz; H. J. JUSATZ, Heidelberg; C. KOSSWIG, Istanbul; A. W. KÜCHLER, Lawrence; H. LAMPRECHT, Göttingen; A. MIYAWAKI, Yokohama; W. F. REINIG, Hardt; S. RUFFO, Verona; H. SICK, Rio de Janeiro; H. SIOLI, Plön; V. SOTCHAVA, Irkutsk; V. VARESCHI, Caracas; E. M. YATES, London

Secretary

P. MÜLLER, Saarbrücken

VOLUME XIV

DR. W. JUNK B.V., PUBLISHERS, THE HAGUE-BOSTON-LONDON 1978

此为试读,需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com

ABSTRACT

In a paramo region near Bogotá (Colombia), 3230 m above sealevel investigations were made of climate, soil, vegetation and fauna. The mean temperature was 8.4 degrees C and the annual rainfall 1221.4 mm. Sometimes great variations of relative humidity and of temperature near the soil surface could be registered. The properties of the black coloured paramo soil, which probably is not a uniform type, are discussed. Its micromorphology and fauna were examined for the first time. The fauna is well developed and takes part intensively in mixing the mineral and organic components. The soil type is classified as being between those which KUBIENA (1953) called 'Pechtorf' and 'Moderranker'.

The vegetation has been characterized by the estimation of the 'Artmächtigkeit' (BRAUN-BLANQUET, 1964) of the single species.

The distribution and net production of *Espeletia grandiflora* H. et B., the most specific plant species in this paramo, is discussed.

The quantitative sampling of the fauna, especially of the arthropod fauna, was carried out by means of a combination of different methods to evaluate the density per litre and the density of activity. The mantle consisting of dead leaves of *Espeletia gr.* proved to be a rich and characteristic 'biotope'.

The facts are discussed, partly by comparing them with corresponding facts from a tropical rain forest.

INHALT

1. Einleitung 1

2. Zur Abgrenzung der Pararamoregion 3

3. Untersuchungsgebiet 8

4. Klima 11
4.1. Niederschläge 11
4.2. Relative Luftfeuchtigkeit 15
4.3. Temperatur 17
4.4. Strahlung 24
4.5. Wind 24
4.6. Zusammenfassende Betrachtung 26

5. Boden 28
5.1 Zur Klassifikation der Paramoböden 28
5.2. Eigene Beobachtungen und Untersuchungen 30
5.3. Zur Mikromorphologie eines Bodens aus dem Monserrate-Paramo (mit Beiträgen von E. GEYGER, Göttingen und S. SLAGER, Wageningen) 30
5.4. Diskussion 36

6. Vegetation 42
6.1. Zusammensetzung der Paramovegetation (systematischer Aspekt) 42
6.2. Zum Problem der Waldgrenze 46
6.3. Pflanzengesellschaften 49
6.4. Wuchs- und Lebensformen 54
6.5. Die Gattung Espeletia MUTIS ex H. et B. 60
6.6. Blühperiodizität 65

7. Zur Tierökologie 66
7.1. Problemstellung 66
7.2. Methoden 67
7.3. Die Paramofauna 68
7.3.1. Gesamteindruck 68
7.3.2. Bemerkungen zur Systematik und zum Vorkommen einiger Tiergruppen 71
7.4. Räumliche Verteilung der Wohndichten der Meso- und Makrofauna im Páramo de Monserrate 84

7.5. Die Arthropodenfauna von Espeletia grandiflora H. et B. und anderer Espeletienarten 88
7.6. Die Aktivitätsdichte in Páramo de Monserrate 95
7.6.1. Die Aktivitätsdichte auf der Bodenoberfläche 95
7.6.2. Die Aktivitätsdichte im Luftraum 98
7.7. Diskussion der Ergebnisse 100

8. Kurzfassungen 109
8.1. Zusammenfassung 109
8.2. Summary 111
8.3 Resumen 113

9. Literaturverzeichnis 115

1. EINLEITUNG

Mit dem Namen Paramo bezeichnet man herkömmlicherweise die alpine, zwischen der oberen Wald- und der Schneegrenze gelegene Region der humiden Andenteile des tropischen Amerika. Ihre charakteristischste Ausbildung zeigt sie in Kolumbien, Venezuela und Ecuador. Auf diese Paramos beziehen sich auch die klassischen Schilderungen von v. HUMBOLDT (1807, 1817), GOEBEL (1891), CUATRECASAS (1934) und DIELS (1934). Hier entfalten sich auch die für die Paramos überaus typischen Espeletienfluren, die von Vertretern der stammbildenden und wollig behaarten Kompositengattung *Espeletia* geprägt sind.

Umfassendere, ökologisch ausgerichtete Arbeiten über die Paramoregion gibt es nicht. Relativ viele Angaben finden sich in den verschiedenen Veröffentlichungen von Carl TROLL (u.a. 1941, Neudruck wichtiger Arbeiten in Sammelband 1966), der den Paramo immer wieder unter geographischen und speziell landschaftsökologischen Aspekten in seine Betrachtungen einbezieht. WEBER (1958) bringt in einer umfangreicheren, ganz überwiegend den mittelamerikanischen espeletienfreien Paramoausläufern gewidmeten Arbeit auch einige allgemeine Angaben zu dieser Region. Erst in neuester Zeit wurden von CARDOZO, LOZANO-C., SCHNETTER, M.L. & SCHNETTER, R. (1976) Daten zu Vegetation und Boden eines Paramos bei Bogotá veröffentlicht, die auf länger dauernden Untersuchungsreihen basieren.

Tierökologische Fragestellungen sind für diese Region so gut wie nicht bearbeitet. Auch qualitative Ansätze, wie sie für die Hochgebirgsregionen Asiens, Afrikas und Indonesiens vorliegen, (vgl. DOCTERS V.L. 1933, SALT 1954, MANI 1962), fehlen.

Ziel der eigenen Untersuchung war es deshalb, die vorliegenden spärlichen Angaben zur Ökologie der Paramoregion zu sichten und durch eigene Beiträge zu ergänzen. Der verlockende Vergleich zwischen zwei verschiedenen Paramogebieten konnte aus zeitlichen und arbeitstechnischen Gründen nur ansatzweise durchgeführt werden. Dafür wurde versucht, eine leicht erreichbare und charakteristische Region möglichst regelmäßig und umfassend über mindestens ein Jahr zu untersuchen. Sehr ähnliche Methoden wurden kurzzeitig aus Vergleichsgründen im tropischen Regenwald des Magdalenatales angewandt (STURM/ABOUCHAAR *et al.* 1970). Die Übertragung auf andere Paramos ist geplant.

Die gewählte Art des Vorgehens, nämlich ein Ökosystem zunächst physiognomisch und möglichst vielseitig zu erfassen, bietet sich gerade für weitgehend unbekannte Systeme an, da aufgrund einer solchen Voruntersuchung ein klareres Bild der Beziehungen insgesamt zu erwarten ist, speziellere Folgeuntersuchungen gezielter angesetzt und wegen der großenteils einheitlichen Methoden und Apparaturen miteinander vergleichbare Daten gewonnen werden (vgl. auch KOEPCKE 1961, S. 19, WALTER 1968, S. 5, VAN EMDEN 1973). Für den Paramo kommt noch

hinzu, daß wegen der immer stärkeren Erschließung dieser Region nicht beliebig viel Zeit für ökologische Studien der ursprünglichen Verhältnisse zur Verfügung steht.

Mein Dank für bereitwillig gewährte Unterstützung gilt vor allem den Kollegen an der Universidad Nacional de Colombia in Bogotá, besonders meinem Freund Prof. ABOUCHAAR-L. sowie den Professoren L.E. MORA, R. JARAMILLO, M.T. MURILLO, J. HERNANDEZ, A. FERNANDEZ, P. PINTO, J.M. IDROBO und auch den Wissenschaftlern und Studenten, die mir bei der Beschaffung und Bestimmung des Materials und bei der Durchführung von Exkursionen behilflich waren. Mein Dank gilt auch Frau E. GEYGER (Göttingen) und Herrn S. SLAGER (Wageningen), die entgegenkommenderweise die Bearbeitung der Mikromorphologie der Paramobodenproben übernahmen.

2. ZUR ABGRENZUNG DER PARAMOREGION

Mit dem Wort „páramo" bezeichnet man in Spanien baumfreies Ödland. Die spanischen Kolonisten übertrugen die Bezeichnung auf die baumfreien oder baumarmen besiedlungsfeindlichen Höhenregionen der tropischen Anden. Näheres zum Begriff „páramo" findet sich bei WEBER (1958). In der Literatur wird der Begriff nicht einheitlich gehandhabt. Besonders die untere Grenze wird verschieden definiert. CUATRECASAS (1934 S. 126) möchte den Begriff Paramo lediglich topographisch verstanden wissen und in einer Weise unbestimmt lassen, daß ihm auch die Waldregion nahe der Waldgrenze zugezählt werden kann. WEBER (1958) schließt sich im Prinzip diesem Vorschlag an, betont jedoch, daß er nur das waldfreie Gebiet oberhalb der Baumgrenze zum Paramo zählt. Das Ericaceen- und Chusquea-Gestrüpp schließt er ein, bezeichnet als eigentlichen Paramo jedoch die zumindest teilweise steppenartigen Gebiete und unterteilt diese noch weiter. DIELS (1934) grenzt ähnlich ab und unterscheidet innerhalb der Paramoregion zwei „Hauptassoziationen", den Grasparamo und den Polsterparamo. FOSSBERG (1944) unterscheidet vom Paramo, den er als „predominantly herbaceus belt" charakterisiert, den Subparamo oder Paramillo als „predominantly shrubby belt", vermerkt jedoch, daß der Paramo nicht klar nach oben und unten abgegrenzt werden könne. ESPINAL & MONTENEGRO (1963) führen den Paramo im vorgenannten Sinne nicht als eigene Formation auf. Die zwischen etwa 3000 und 4000 m gelegenen Paramoteile ordnen sie dem Bergwald (bosque montano) zu und gliedern diesen nach den jährlichen Niederschlagsmengen in einen „bosque húmedo montano" (500-1000 mm), einen „bosque muy húmedo montano" (1000-2000 mm) und einen „bosque pluvial montano" (über 2000 mm). Die höchsten schneefreien Regionen, in denen die Vegetation schon spärlich wird, bezeichnen sie als „paramo subalpino", „paramo pluvial subalpino" und „tundra pluvial alpina". Hier wird also der Paramo-Begriff ohne nähere Begründung und im Widerspruch zum eigens zitierten Formationsbegriff von HOLDRIDGE (1947) sehr stark eingeengt und abgewandelt.

Ob ein Superparamo (vgl. Atlas de Colombia 1969) als eigene, in Kolumbien etwa von 4000 m bis zur Schneegrenze reichende Zone besser abgrenzbar ist, muß wegen der wenigen darüber vorliegenden Angaben vorläufig noch offen bleiben. Es ist dies die Zone die CUATRECASAS (1934) als „páramo propiamente dicho" also als Paramo im eigentlichen Sinne bezeichnet. Im Hinblick auf die deutlich spärlichere Bedeckung des Untergrundes durch eine niedrig bleibende Vegetation entspricht sie dem, was WEBER (1958) für die Paramos von Costa Rica den Felsspaltenvegetationstyp nennt. Für die venezolanischen Paramos beschreibt VARESCHI (1956) auf flachgründigen Böden oberhalb von 4200 m eine Grasbüschelvegetation als *Agrostis hankeana*-Stufe. Sie geht noch unterhalb der relativ konstanten Schneegrenze, für Venezuela nach VARESCHI (1970) bei 4850 m, für

此为试读,需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com

Kolumbien bei ca. 4700 m, in eine vegetationslose Kältewüste über.

Andere Schwierigkeiten bei der vertikalen Abgrenzung ergeben sich aus den Veränderungen, die durch den Menschen hervorgerufen worden sind. Besonders das in weiten Paramogebieten Kolumbiens übliche Abbrennen der Vegetation dürfte die natürliche Waldgrenze stellenweise deutlich nach unten verschoben und auch die Zusammensetzung von Teilen der Paramovegetation beeinflußt haben (vgl. Kapittel 6.2.).

Noch uneinheitlicher wird die von der Höhenabgrenzung teilweise abhängige Abgrenzung in der Horizontalen gehandhabt. Nach WEBER (1958) reichen die nördlichsten Ausläufer des amerikanischen Paramogebietes bis Costa Rica, eine stark verarmte Paramoflora sogar bis El Salvador (Monte Cristo-Massiv, Vulkan Santa Ana). Die südliche Grenze wird sehr verschieden gezogen. Nach WEBER-BAUER (1911) reicht die Jalca oder nordperuanische Paramozone auf der West- und Zentralkordillere, mit einer Unterbrechung (?) zwischen dem 5. und 6. Breitengrad bis 7 Grad s.Breite; „dann setzt sie sich als schmaler Streifen auf der Zentralkordillere nach Süden fort, vielleicht durch die ganzen Marañon-Anden; auch am Ostrand der Ucayali-Anden erinnern manche zwischen Schnee- und Gehölzregion liegende Gegenden an die Jalca". C.TROLL (1931/32) läßt einen Perú durchziehenden Paramostreifen nach Süden erst in der Höhe von Arica (etwa

Abb. 1. Paramo mit *Espeletia grandiflora* H. & B. bei der Lagune von Chisacá (3.640 m über NN, ca. 40 km SSW von Bogotá). Die Oberteile der abgestorbenen Blätter sind weitgehend abgebrannt, der Ring aus abgestorbenen Blattbasen um den Stamm ist dagegen noch vollständig erhalten.

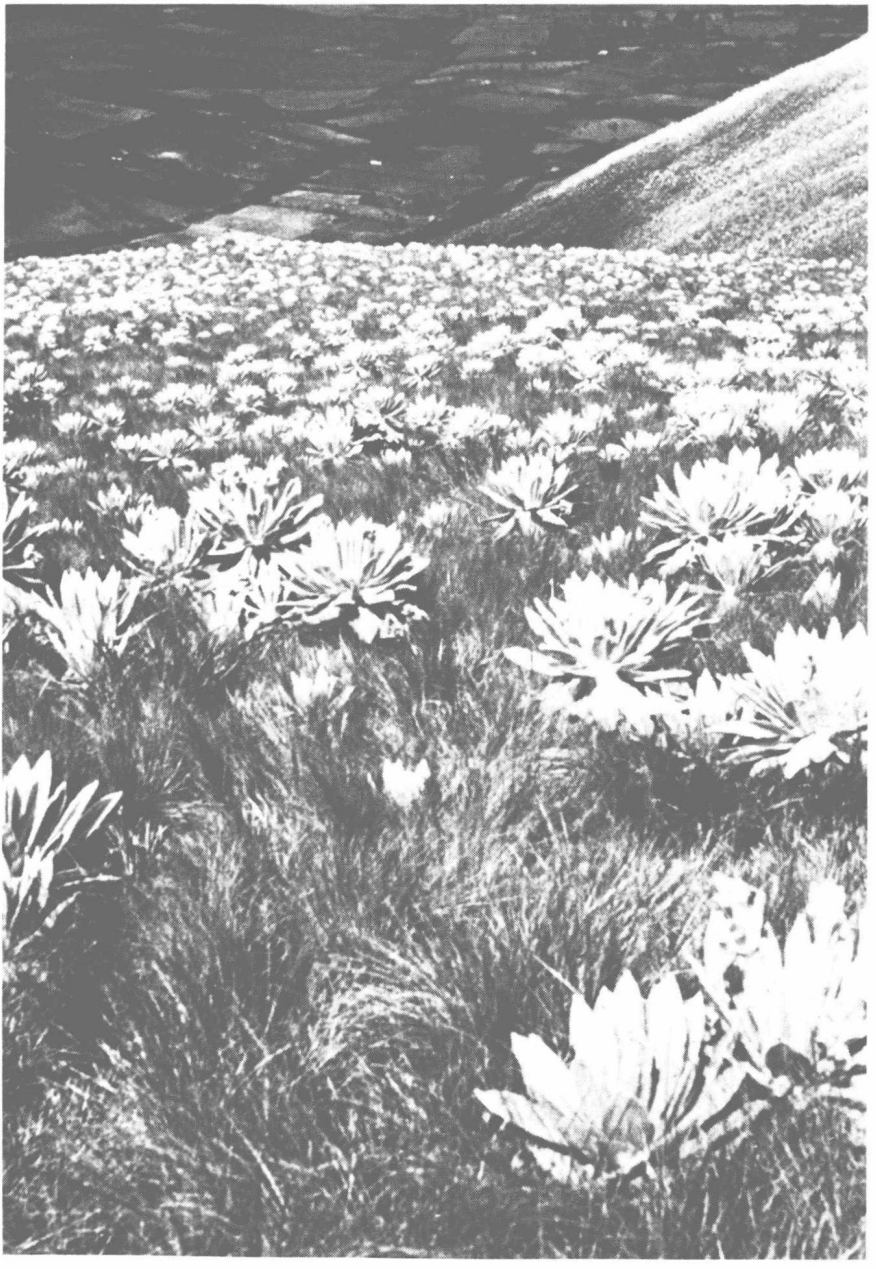

Abb. 2. Espeletienfluren bei Cumbal (ca. 3.500 m über NN, ca. 70 km SW von Pasto). Typischer Grasparamo. Hang rechts im Mittelgrund ähnlich dicht mit Espeletien bedeckt wie der Vordergrund. Die Gebiete im Hintergrund (ca. 3.100 über NN) werden fast lückenlos für Ackerbau genutzt.

18°30′ s.Br.) enden und zeichnet in dessen Verlängerung einen subtropischen Paramogürtel bis fast in die Höhe von Antofagasta (24° s.Br.). LAUER (1952) geht noch weiter und führt auch für die südchilenischen Andenteile mit Einschluß Feuerlands Paramogebiete auf. Sie sind jedoch durch die bei 30° S verlaufende andine Trockenpunazone von den nördlicheren Teilen isoliert. MANN (1968 S. 180/1) stellt dem „Paramus tropicalis" einen „Paramus frigidus" gegenüber und läßt diesen sich von 38-56 Grad s.Br. erstrecken. Die weiteste Fassung des Begriffes vertritt TROLL (1961): „Ein Ausdruck, den man als Gattungsbegriff für Klima, Pflanzenwelt, Bodentyp und Landschaft bei völlig gleicher ökologischer Situation und außerordentlich ähnlichen Lebens- und Vegetationsformen auch auf die Hochgebirgsstufe der afrikanischen und australasiatischen Gebirge übertragen kann."

Die Schwierigkeit einer Abgrenzung der Paramoregion liegt in der Möglichkeit, verschiedene Kriterien zur Definition des Paramobegriffes heranzuziehen und diese Kriterien verschieden zu bewerten und abzustufen. Der vegetationskundliche Aspekt ist sicher wichtig, aber zweifellos nicht ausreichend. Bei dem derzeitigen Stand der Kenntnisse kann eine Abgrenzung der Paramoregion nur vorläufigen Charakter haben. Sie könnte etwa wie folgt umschrieben werden: Eine alpine (subalpine bis subnivale) zwischen oberer Waldgrenze und Schneegrenze gelegene Region mit mindestens 10 (?) humiden Monaten pro Jahr (vgl. LAUER 1952), mit ausgeprägtem Tageszeitenklima und mit einer Vegetation, in der die rosettige, horstförmige oder polsterförmige Anordnung der lebenden Blätter oder der oberirdischen Teile insgesamt vorherrscht.

Für die z.T. (?) relativ trockenen aber typisch ausgebildeten venezolanischen Paramos müßte überprüft werden, ob sich immer 10 humide Monate nachweisen lassen. Ein ausgeprägtes Tageszeitenklima dürfte bei Schwankungen der mittleren Monatstemperaturen bis 3 Grad C gegeben sein (vergl. TROLL 1932). Die fast reinen Strauchgürtel mit einem hohen Anteil von Ericaceen können nach dem oben Gesagten nicht mehr dem Paramo zugezählt werden. Unter Strauchparamo sollen deshalb im folgenden die Paramoteile verstanden werden, in denen die Strauch- und Zwergstrauchvegetation deutlich hervortritt, aber im Durchschnitt 50% Deckungsgrad nicht überschreitet.

Innerhalb des Paramos im oben umrissenen Sinne sollen für die vorliegende Untersuchung noch die Espeletienfluren abgegrenzt werden (vgl. Abb. 1, 2). Sie dürften im Hinblick auf ihre zentrale Lage, die vorherrschenden Wuchsformen, die Mannigfaltigkeit der Arten und die Bodenbeschaffenheit der typischste Teil der amerikanischen Paramoregion sein. Durch das Auftreten von Espeletien lassen sie sich am leichtesten kennzeichnen und auch leicht weiter unterteilen (vgl. CUATRECASAS 1934, VARESCHI 1953, LOZANO-C. & SCHNETTER 1976). In Kolumbien erreicht das Espeletion (nach CUATRECASAS 1934) seine größte Ausdehnung. Bei grober Schätzung dürfte es hier etwa 10.000-15.000 km^2 einnehmen. Die venezolanischen Espeletienfluren konzentrieren sich auf die Cordillera de Mérida, die ecuadorianischen, die sich an die kolumbianischen anschließen, reichen nach

WEBER (1958, S. 189) zumindest bis in die mittleren Landesteile (Páramo de Llanganates).

Das Höhenvorkommen der Espeletienfluren liegt in Kolumbien in der Regel zwischen 3.200 und 4.300 m, an relativ trockenen Hängen steigen sie gelegentlich bis etwa 3.000 m ab (vgl. VAN DER HAMMEN 1968, S. 188). Für die Küstenkordillere Venezuelas (Pico de Naiguatá) gibt VARESCHI (1954/55) sogar eine untere Grenze von 2000-2400 m an. Als obere Grenze nennt derselbe Autor (1970) 4600 m.

3. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Ein von Bogotá aus leicht erreichbares Gebiet mit einheitlicher Paramovegetation wurde im nördlichen Teil des Paramo de Cruz Verde, etwa 3 km vom östlichen Stadtrand entfernt, gefunden. Es wurde wegen seiner Nähe zum bekannten Aussichtsberg Bogotás, dem Cerro de Monserrate als „Páramo de Monserrate" bezeichnet. Die isolierte Lage innerhalb des Schutzgebietes der „Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá D.E.", d.h. des Bogotaner Wasserwerkes, hatte zumindest in den letzten Jahren merkliche menschliche Einflüsse ausgeschlossen. Brandspuren am Stamm älterer Espeletien zeigten, daß das letzte Abbrennen etwa 14 Jahre zurücklag. Innerhalb dieser Region bot sich ein in Richtung NE-SW gestrecktes, nach SE um etwa 10 Grad abfallendes, etwa 3230 m über NN gelegenes Gebiet als Untersuchungsgebiet an (vergl. Abb. 3, 4). Zum Vergleich wurden die Untersuchungen in einigen Fällen auf benachbarte Teile des Strauchparamos und auf zwei kleinere Waldstücke ausgedehnt (vgl. Abb. 3 B,4). Daneben wurden noch folgende Paramos aufgesucht (Entfernungen falls nicht anders angegeben in km Luftlinie vom Observatorio Astronómico Nacional in Bogotá).

Páramo de Chisacá	14.12.1955	bis 3.750 m
35 km SSW (vgl. Abb. 1)	25. 6.1968	3.420 – 3.640 m
Paramos bei Ort und Berg Cumbal ca.		
70 km WSW von Pasto (vgl. Abb. 2)	29.6.-12.7.1956	3.300 – 4.700 m
P. de Cruz Verde (Südteil)	24.11.1955	3.550 m
5 – 10 km SE	14. 3.1969	3.350 m
P. de El Palacio ca. 25 km NE	4. 1.1968	3.300 – 3.500 m
P. de Guasca	4.11.1955	ca. 3.250 m
40 km NE	23. 7.1968	2.950 – 3.100 m
	19. 8.1968	ca. 3.250 m
P. de La Calera	11.11.1967	ca. 3.000 m
12 km NE	20. 4.1969	3.000 – 3.330 m

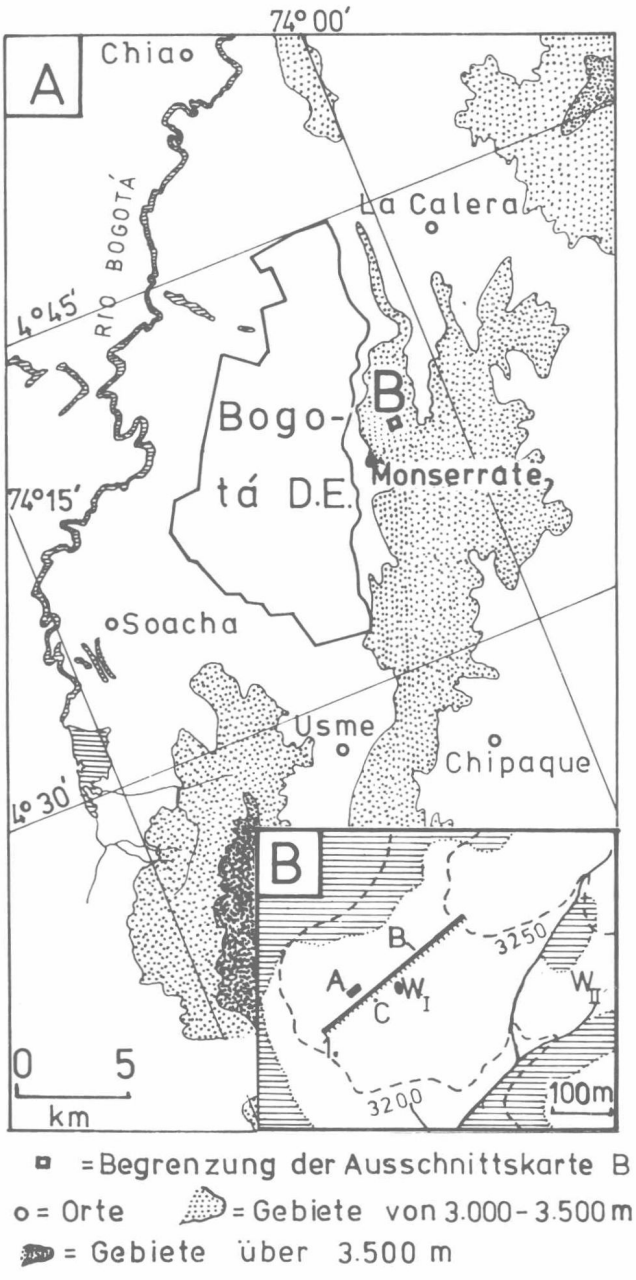

Abb. 3. A. Übersichtskarte der weiteren Umgebung des Untersuchungsgebietes, Kartenausschnitt B besonders gekennzeichnet.
B. Ausschnitt aus A mit Untersuchungsgebiet (aus Karte 228-III-C-3 des Inst. Georgr. A. Codazzi), Waldgebiete waagerecht schraffiert. A = Probefläche von Tab. 13, B = Probeflächen von Tab. 12, C =Wetterhäuschen, W_I = Wald I, W_{II} = Wald II, 1. = Quadrat Nr. 1, Tab. 12.

此为试读,需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com