

Vegetations- und Agrarlandschaftsstrukturen in den Bergwäldern Südecuadors

Die tropischen Bergwälder der nördlichen Anden sind seit der Besiedlung durch den Menschen um 90–95 % in ihrer ehemaligen Ausdehnung zurückgegangen. Dennoch gelten die verbliebenen naturnahen Reste mit allein über 40 000 Blütenpflanzen als artenreichstes Ökosystem der Neotropis. Dabei wurden die restlichen Wälder in ihren Strukturen und ihrer floristischen Zusammensetzung stark verändert und erfüllen für die ursprünglichen Pflanzengemeinschaften und Organismen keineswegs mehr alle Ansprüche, die sie an ihren Lebensraum haben. Zugleich aber können die an Stelle der Wälder entstandenen Agrarlandschaften durchaus einige Funktionen besitzen, die das Überleben von Organismen aus den tropischen Waldökosystemen erlauben.

Seit über drei Jahrzehnten wird in wachsendem Maße auf die zunehmenden Verluste an tropischen Wäldern aufmerksam gemacht. Bei allen alarmierenden Zahlen wird oft übersehen, dass auch die verbleibenden Wälder keinesfalls mehr ungestört sind und ihre Rolle als tropischer Lebensraum nur noch bedingt erfüllen. Darüber hinaus wird selten hinterfragt, ob die entstandenen „Ersatzlebensräume“ (z. B. Sekundärwälder, agrarische Nutzungsflächen) die durch Störungen

verloren gegangenen Funktionen (z. B. spezielles Mikroklima, Nahrungspflanzen, Bodenschutz) ersetzen können. Hier wird ein Forschungsansatz zur Diskussion gestellt, der helfen soll, diese Aspekte zu klären und bei zukünftigen Landnutzungsplanungen zu berücksichtigen.

Untersuchungsgebiet

Die hier vorgestellten und diskutierten Ergebnisse stammen aus Arbeiten, die in den tropischen Bergwaldgebieten der Ostkordillere Südecuadors in einem von der DFG geförderten Projekt durchgeführt wurden (vgl. Karten im Beitrag *Pohle*). Das engere Arbeitsgebiet schließt nördlich und westlich an den Parque Nacional Podocarpus an, das einzige größere Schutzgebiet für tropische Bergwälder im Süden des Landes. Der westliche Teil gehört zur Provinz Loja, der östliche zur Provinz Zamora-Chinchi. Der östliche Zweig der Hauptkordillere, die Cordillera del Consuelo ist hier bis zu ca. 3 500 m hoch, die Kammlagen reichen über die Waldgrenze hinaus.

Die sehr steilen Hänge werden von paläozoischen Gesteinen (überwiegend Metamorphite wie Phyllite, Gneiss, Schiefer), örtlich auch aus Quarziten, Granit und jüngeren Vulkaniten aufgebaut (vgl. *Litherland et al.* 1994). Rutschungen sind selbst unter Waldbedeckung häufig. Nur wenige Hangverflachungen können nach Rodung landwirtschaftlich genutzt werden, wobei auch die kleinräumig stark wechselnden, meist jedoch flachgründigen, stauwasserbeeinflussten, relativ saueren (pH 3–4) und nährstoffarmen Böden mit teilweise mächtigen organischen Auflagen aber niedriger Austauschkapazität ein nur marginales edaphisches Nutzungspotenzial besitzen (vgl.

Schrumpf et al. 2001). Über eine günstigere Ausstattung verfügen nur die innerandinen Beckenlagen mit größeren Verebnungen und nährstoffreicheren Böden über tertiärzeitlichen Sedimenten, z.B. die Becken von Loja oder von Vilcabamba.

Eine Charakterisierung von Klima und Vegetation des Arbeitsgebietes muss differenzierter vorgenommen werden, da hier nicht nur der hypsometrische Wandel wesentlich stärker als bei den Böden sichtbar wird, sondern sich vor allem die westexponierten Hanglagen, die in die Becken von Loja und Vilcabamba hinunterführen, stark von den überwiegend ostexponierten Lagen der zum Amazonasbecken gerichteten Abdachung unterscheiden. Zwar lassen die Jahresdurchschnittstemperaturen mit 9–10° C in den höchsten Lagen und 17–18° C in den tiefsten um Loja, Vilcabamba und Zamora eine solche Differenzierung kaum erkennen, wohl aber die Niederschläge in ihrer Höhe und jahreszeitlichen Verteilung. Praktisch ganzjährige Passat-Einflüsse bringen der Ostabdachung nahezu immerfeuchte Verhältnisse, wobei die Niederschläge im Jahr meist über 2 000 mm, örtlich bis zu 5 000 mm betragen. Auf der Westabdachung führt Föhnneinfluss im Regenschatten schnell zu erheblicher Abnahme der Niederschläge bis auf unter 1 000 mm/a im innerandinen Becken von Vilcabamba. Hier ist bei semihumiden Verhältnissen eine deutliche Trockenzeit (Juni–Oktober) ausgebildet. Auf der Ostabdachung kann in manchen Jahren mit dem veranillo (September/Oktober), eine viel kürzere, trockenere Periode beobachtet werden. Ausgesprochene Niederschlagsanomalien stellen sich bei El Niño-Ereignissen ein.

Die Hänge der Amazonasabdachung waren einst mit tropischen Bergregenwäldern (Nebelwälder eingeschlossen) unterschiedlicher Struktur und floristischer Zusammensetzung bedeckt (vgl. Foto 1), an die sich oberhalb der Waldgrenze eine durch Sträucher dominierte Vegetation, die zwischen Paramo und Puna stehende Yalca-Formation anschloss (vgl. Lauer 1986, Sierra 1999). Auf der pazifischen Seite dagegen herrschten lichtere tropische Trockenwälder vor. Da die hier relativ niedrigen Passlagen zwischen dem Amazonasbecken und dem Pazifik für die Ausbreitung vieler Arten kaum ein Hindernis boten, waren diese Wälder ganz besonders artenreich. Auch gegenwärtig zählen die erhaltenen Reste zu den Hotspots der Biodiversität (vgl. Barthlott et al. 1996, Myers et al. 2000).

Das heutige Waldkleid unterscheidet sich von dem früheren ungestörten erheblich (vgl. Foto 2). Auf der pazifischen Seite sind die Trockenwälder und -gehölze stark degradiert bzw. ganz verschwunden. Sie waren hier leichter zu erreichen und zu roden. Die Zerstörung hält gegenwärtig an, wovon Rauchfahnen in den trockeneren Perioden des Jahres zeugen. Degradierungskorridore reichen aber auch über die niedrigeren Passlagen in die Täler der Amazonasabdachung hinüber. Ein Mosaik von Degradations- und Regenerationsstadien der Wälder sowie unterschiedlich landwirtschaftlich genutzter Flächen ist die Folge. Die Siedlungsgeschichte der Region reicht zwar bis ins Postglazial zurück (vgl. Ellenberg 1979, Ruthsatz 1983, Lauer 1986), doch sind in Südecuador die westliche Andenabdachung und ihre Beckenlagen (Sierra) erst seit der spanischen Kolonisation, die in das Amazonas-tiefland hinab reichenden Hänge und Täler (Oriente) erst seit einigen Jahrzehnten mehr oder weniger spontan besiedelt worden. Somit ist das aktuelle Bild der Vegetation (und

der Landnutzung) Ergebnis sowohl unterschiedlicher geoökologischer Voraussetzungen als auch einer verschiedenen langen Besiedlungsgeschichte.

Struktureller Ansatz zur Kennzeichnung von Vegetationseinheiten

Vegetationsklassifizierungen können nach floristischen oder nach strukturell-physiognomischen Kriterien vorgenommen werden. Bei ersteren müssen die die Vegetationseinheiten zusammensetzenden Arten möglichst lückenlos bekannt sein. Eine resultierende, oft hierarchische Gliederung der Einheiten beruht dann auf ihrer floristischen Verwandtschaft. In der Pflanzensoziologie wird mit einem solchen Ansatz gearbeitet. In tropischen Wäldern ist allerdings wegen der meist hohen Zahl aber geringen Abundanz der Arten ein floristischer Ansatz weder empfehlenswert noch in den meisten Fällen anwendbar, da in vielen tropischen Gebieten nicht einmal die Blütenpflanzen ausreichend taxonomisch bearbeitet sind. In Ecuador beschreibt die Flora of Ecuador (vgl. Harling und Sparre 1973–1986, Harling und Anderson 1986–1994) weniger als 25 % der von Harling (1986) geschätzten 20 000 Pflanzenarten des Landes. Elliasson (1991) schätzt für Ecuador mehr als 2 100 Gattungen vaskulärer Pflanzen.

Unter Struktur wird nach Barkman (1979) allgemein die horizontale und vertikale Anordnung von Pflanzen in Beständen verstanden. Insbesondere im forstlichen Bereich sind oft Parameter wie Wuchshöhe, Brusthöhendurchmesser (BHD), Basalfläche oder Blättflächenindex (LAI) als Merkmale herangezogen worden. Auch pflanzliche Lebensformen und Vegetationsformationen können Grundlage strukturbasierter Klassifikationsansätze sein, wie etwa von Ellenberg und Mueller-



Foto 1: Nebelwaldstufe des Bergregenwaldes in Südecuador auf der Anden-Ostabdachung ca. 2 400 m ü. NN)

Fotos: K. Müller-Hohenstein

Tab. 1: Ausgewählte Strukturmerkmale von Pflanzen, Pflanzenbeständen und Agrarlandschaften auf drei Maßstabsebenen

Maßstab	Strukturmerkmale
– kleinmaßstäbig (ca. 1 : 200 000) Landschaft, Mosaik aus Vegetations- und Landnutzungseinheiten	Größe und Form von Parzellen, Grad der Fragmentierung, Dichte und Länge von Grenzlinien, Ausbildung von Säumen, lineare Strukturen (Hecken, bachbegleitende Gehölze), Art der Nutzung (z. B. Hausgärten), Weiden mit oder ohne Waldreste, Einzelbäume, Totholz; Anbau in einem oder mehreren Stockwerken
– mittelmaßstäbig (ca. 1 : 10 000) Vegetationsmosaik in geschlossenen Beständen	Vegetationsschichtung, Deckung der Schichten, Abstände zwischen Individuen, Besatz mit Epiphyten, Anteile von Lianen, Kronenschluss, mittlere Baumhöhen, mittlere Stammdurchmesser (BHD)
– großmaßstäbig (ca. 1 : 100) pflanzliches Individuum, homogener Bestand	Größe, Form und Lebensdauer der Blätter, Beschaffenheit der Rinde, Art der Verzweigung, Kronenform, Position der Blüten, Verdornung, Sukkulenz, individuelle Höhe und Durchmesser, Position von Epiphyten

Quelle: eigene Zusammenstellung

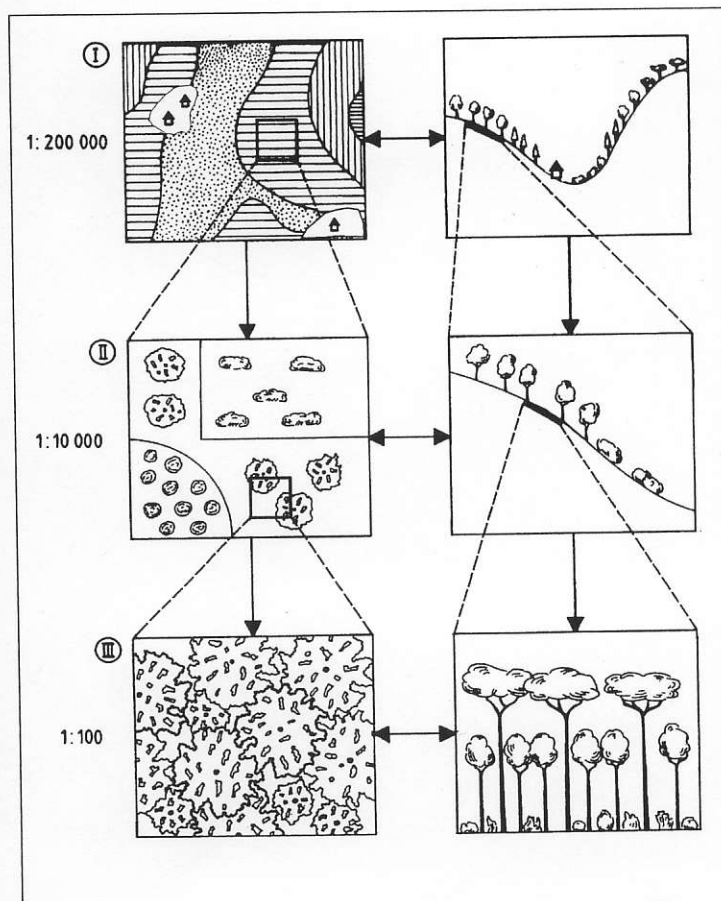


Abb. 1: Maßstabsabhängige Erfassung von Vegetationsstrukturen
I: landschaftliche Ebene, ca. 1 : 200 000
II: Ebene des Bestandesmosaiks in geschlossenen Wäldern, ca. 1 : 10 000
III: Ebene des einzelnen, homogenen Bestandes, ca. 1 : 100

Dombois 1967, Beard 1973, Barkmann 1979 oder Orshan 1986 vorgestellt. Aus wenigstens zwei Gründen ist es allerdings schwierig, einen allgemeingültigen strukturellen Ansatz zu verfolgen. Zum einen können sich in den Biomen die Vegetationsstrukturen ganz erheblich unterscheiden, z.B. in Wüsten im Vergleich zu Wäldern. Zum anderen hängt es ganz entscheidend vom Maßstab ab, mit dem Vegetationseinheiten betrachtet werden (vgl. Abb. 1). Dennoch wurde wiederholt darauf hingewiesen, dass eine solche Klassifizierung und Typisierung der Vegetation gleichberechtigt neben einer floristisch begründeten steht (vgl. Werger und Sprangers 1982, Ewel und Bigelow 1996). Sie ist vor allem aber die geeignetere Basis für die Untersuchung funktionaler Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Für die tropischen Bergwälder Südecuadors wurde zunächst die Eignung bestehender struktureller Klassifikationssysteme untersucht (vgl. Axmacher 1998) und dann ein auf Pflanzen- und Vegetationsstrukturen aufbauendes Klassifizierungssystem für ungestörte und gestörte Bestände erarbeitet (vgl. A. Paulsch 2002). Es ist auf geschlossene Wälder anzuwenden, die aus einem strukturell homogenen Bestand oder mehreren mit unterschiedlicher Struktur bestehen.

Dabei wurden auf 130 Plots (20 mal 20 m) im engeren AG auf der feuchten Ostflanke der Sierra in Höhen zwischen 1800 und 2650 m ü. NN insgesamt 151 Strukturmerkmale zu Einzelpflanzen und zum Gesamtbestand aufgenommen (vgl. Tab. 1). Mit Hilfe statistischer Verfahren wurde der Merkmalskatalog um nicht differenzierende (seltene, fast stets vorhandene und redundante) Merkmale reduziert. Auf dieser Grundlage wurden die Wälder des Untersuchungsgebiets klassifiziert (vgl. A. Paulsch 2002).

Struktureller Ansatz zur Kennzeichnung von Agrarlandschaften

Eine völlig neue Qualität von Strukturen wird auf einer Ebene erreicht, bei der in geschlossenen Beständen Lücken entstehen, solche Bestände durch Korridore getrennt und schließlich in eine unterschiedliche Zahl mehr oder weniger großer Teile gegliedert werden. Diese Prozesse, die sich bei der Landnahme in einst geschlossen bewaldeten Räumen stets vollzogen haben und noch vollziehen und die besonders auf der dritten Maßstabsebene (vgl. Abb. 1) sichtbar werden, hat Forman 1997 mit „perforation“, „dissection“ und „fragmentation“ beschrieben.

Auf dieser Maßstabsebene verlieren die strukturellen Merkmale der einzelnen Pflanze an Bedeutung. Auf wenigen hundert Quadratmetern eines einheitlichen Bestandes sind andere Merkmale wichtiger als in einer Quadratkilometer großen Agrarlandschaft. Die des Bestandes sind weiter von Bedeutung, hinzu kommt jetzt aber ein Bündel neuer Strukturen, die ein neues Klassifizierungssystem erfordern, welches auf Agrarlandschaften angewendet werden kann, die aus Wäldern entstanden sind. Dabei darf das einleitend genannte Ziel einer funktionalen Bewertung solcher Strukturmerkmale in ihrer Bedeutung für die ursprünglich in den ungestörten Wäldern lebenden Gemeinschaften von Pflanzen und Tieren nicht aus den Augen verloren werden.

Von entscheidender Bedeutung ist die Einbeziehung von Grenzen zwischen Wald- und Offenlandseinheiten, welche verschieden lang und unterschiedlich klar – mit oder ohne allmähliche Übergänge – ausgebildet sein können. Die neu ent-

ann 1979
is wenig-
schwierig,
en Ansatz
ich in den
1 ganz er-
vüsten im
n hängt es
b, mit dem
erden (vgl.
olt darauf
sifizierung
ichberech-
leten steht
. Ewel und
1 aber die
hung funk-
anzen und
älder Süd-
ung beste-
nssysteme
und dann
nsstrukt-
system für
erarbeitet
eschlosse-
nem struk-
mehreren
bestehen.
al 20 m) im
a in Höhen
151 Struk-
stand auf-
fahren wur-
le (seltene,
e reduziert.
rsuchungs-

n
einer Ebene
ken entste-
nd schließ-
iger großer
ich bei der
umen stets
sonders auf
werden, hat
„fragmenta-

strukturellen
Auf wenigen
tandes sind
eter großen
von Bedeu-
ukturen, die
as auf Agrar-
Wäldern ent-
e Ziel einer
ale in ihrer
ten Wäldern
en nicht aus

ziehung von
welche ver-
ler ohne all-
Die neu ent-

standenen Strukturen hängen in erster Linie von menschlichen Aktivitäten ab, die wiederum beeinflusst werden von der ursprünglich vorhandenen Vegetation, den Besitzverhältnissen, den Wirtschaftszielen, den agrotechnischen Möglichkeiten und den politischen Rahmenbedingungen (vgl. A. Paulsch et al. 2001, Schneider 2000, Springer 2001, Stadel 1984). Vergleichbare Zusammenhänge hat auch Deil (1997) in anderen Kulturräumen erarbeitet.

Um einen Überblick über die Verteilung von Waldresten und genutzten Bereichen zu gewinnen, wurde in ausgewählten Ausschnitten des Arbeitsgebiets sowohl westlich als auch östlich des Kordillerenhauptkamms die Landnutzung kartiert. Für die innerhalb dieser Kartierung erfassten landwirtschaftlichen Betriebe (*Fincas*) wurde sodann jede abgrenzbare Parzelle mit Strukturmerkmalen charakterisiert, die auf der landschaftlichen Ebene von Bedeutung sind. Mit Hilfe einer Cluster-Analyse konnten sodann die Parzellen zu Einheiten mit übereinstimmenden Strukturmerkmalen gruppiert werden.

Ergebnisse der Strukturanalysen

Eine Zwischenbilanz ergibt, dass eine Klassifizierung der Wälder mit dem gewählten strukturellen Ansatz möglich ist. Neben ungestörten Wäldern können vor allem solche, die anthropogen gestört wurden, unterschieden werden. Störungen betreffen sehr viel häufiger Strukturelemente – z. B. bestimmte Schichten, bestimmte Durchmesserklassen – als einzelne Arten. A. Paulsch (2002) hat so in seinem engeren Arbeitsgebiet auf der feuchten Ostabdachung der Kordillere zwischen ca. 1800 und 2650 m ü. NN sowohl fünf verschiedene Sekundärwälder (eingeschlossen Aufforstungen mit *Pinus patula*) strukturell klar gegeneinander abgrenzen als auch neun Primärwälder deutlich unterscheiden können, wobei bei letzteren die Differenzierung feiner ist als bei den anerkannten Überblicksgliederungen zur Vegetationsstufung der Anden (vgl. z. B. Lauer und Erlenbach 1987, Gradstein und Frahm 1987) und feiner als die Gliederung von Bussmann 2001, der versucht hat, auf floristisch-soziologischer Basis zu arbeiten.

Die resultierenden, statistisch mehrfach abgesicherten Typen (vgl. Tab. 2) lassen sich entweder standörtlich (z. B. durch ihre Lage in bestimmten Reliefpositionen und in einzelnen Höhenstufen) oder unter Berücksichtigung von Störungen (z. B. selektiver Holzeinschlag oder Regeneration nach Rutschung) unproblematisch interpretieren. Als entscheidend für die Untergliederung erweisen sich nicht nur einzelne Strukturmerkmale sondern eine charakteristische Kombination solcher Merkmale pro Waldtyp (vgl. Abb. 2). Aus praktischen Gründen können diese Kombinationen nicht komplett in die Benennung der Waldtypen aufgenommen werden. Die Namen der bei A. Paulsch (2002) näher beschriebenen Typen zeigen auch, dass das hier erarbeitete Klassifizierungssystem noch weiterer Belege aus anderen tropischen Bergwaldgebieten zur endgültigen Absicherung bedarf.

Die Ergebnisse des strukturbasierten Gliederungsversuchs der Vegetation in den an die Waldgebiete angrenzenden Agrarlandschaften sehen anders aus. Hier wird näher auf das feuchtere, erst vor wenigen Jahrzehnten erschlossene „Jungsiedelland“ des Oriente eingegangen. Schneider (2000) wählte von den hier angesiedelten Betrieben 12 mit insgesamt 245 Parzellen unterschiedlicher Nut-

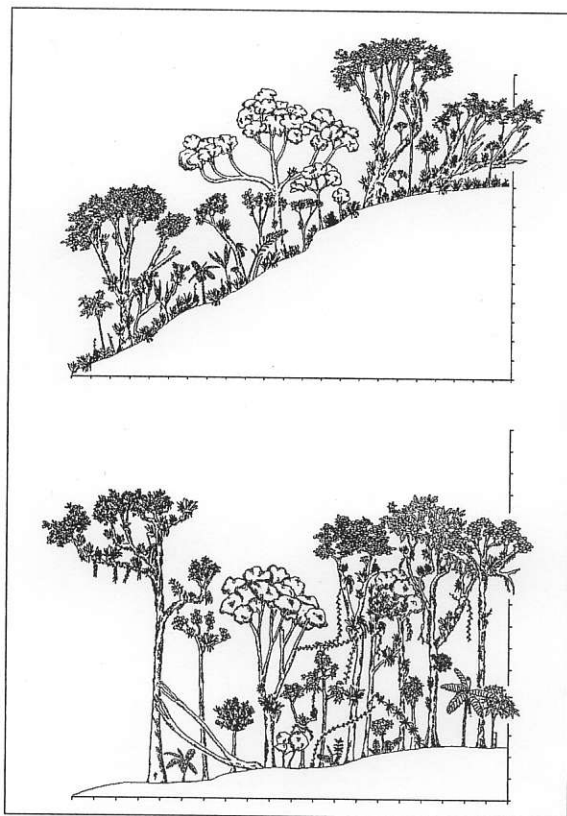


Abb. 2: Strukturbetonende Profile für zwei ungestörte Primärwaldtypen:

- a) Mikrophyller Gratwald und
b) primärer Schluchtwald höherer Lagen

Illustrationen: C. Dziedziuch

Tab. 2: Strukturbasierte Typen ungestörter und gestörter Wälder auf der Ostabdachung der Cordillera del Consuelo zwischen 1800 und 2650 m ü. NN (n, für alle Typen zusammen = 130)

Waldstrukturtyp	Höhe des Hauptvorkommens (m ü. NN)
Sekundärvegetation an Straßenböschungen	1800–2060 m
Sekundärvegetation auf Rutschungen oder Lichtungen	um 2000 m
Aufforstungen mit <i>Pinus patula</i>	1950 m
Primärwald in Cajanuma	2700–3100 m
Natürliche Waldränder	alle tieferen Lagen
Sekundärer Schluchtwald	1820–1870 m
Schluchtwald mit Anzeichen menschlicher Einflussnahme	–1970 m
Primärer Schluchtwald tieferer Lagen	1820–2030 m
Primärer Schluchtwald höherer Lagen	2180–2280 m
Mikrophyller Gratwald	2170–2650 m
Mesophyller Gratwald	2050–2080 m
Makrophyller Gratwald	2000–2190 m
Megaphyller Gratwald	2050–2140 m

Quelle: A. Paulsch 2002

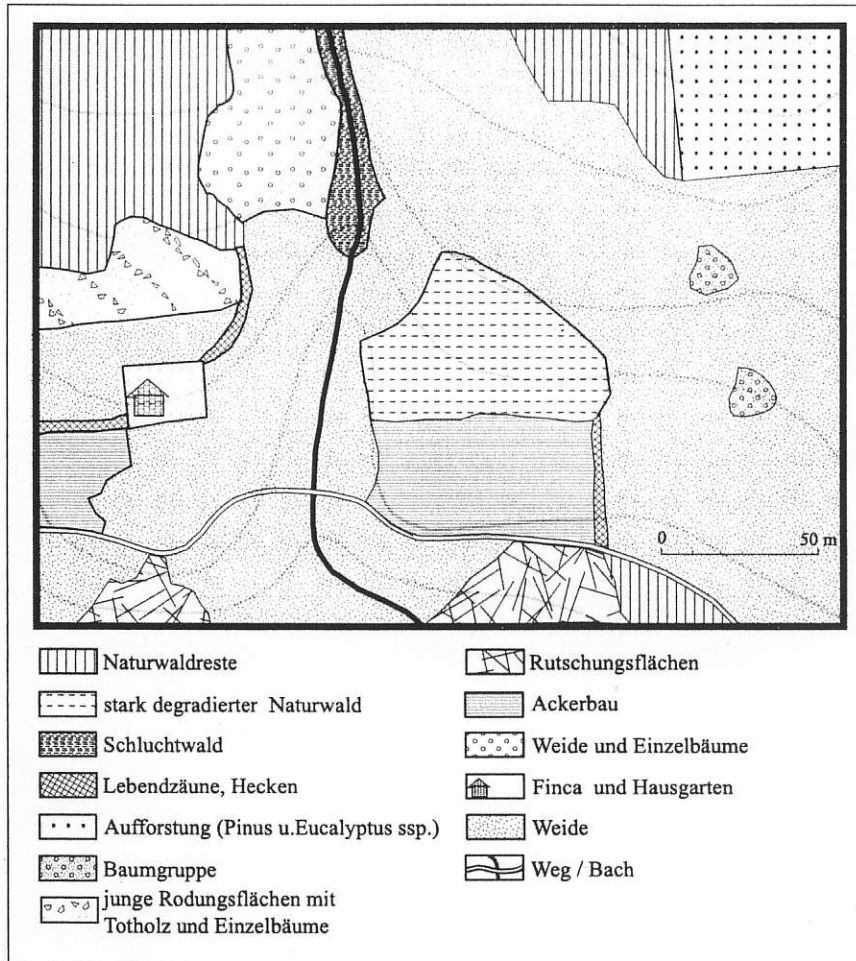


Abb. 3: Schematische Darstellung der agrarlandschaftstypischen Strukturen im Oriente des Arbeitsgebiets (etwa durchschnittliche Größe einer Finca)



Foto 2: Relativ wenig gestörtes Waldgebiet auf der Ostabdachung der Hauptkordillere zwischen ca. 1 800 und 3 100 m ü. NN, teilweise zum Parque Nacional Podocarpus gehörend

zung für detailliertere Untersuchungen aus. Die Parzellen wurden aufgrund struktureller Merkmale zu 12 Struktureinheiten gruppiert.

Abb. 3 zeigt schematisch einen typischen Ausschnitt (durchschnittl. Größe einer Finca) aus der Agrarlandschaft des Oriente im AG mit allen wichtigen Struktureinheiten. Unter den landwirtschaftlich genutzten Flächen überwiegen bei weitem die Weiden, die jedoch nach strukturellen Gesichtspunkten weiter zu differenzieren sind (Weide mit/ohne Einzelbäumen und Totholz). Äcker und junge Rodungen treten flächenmäßig stark zurück. Lineare Elemente wie Lebendzäune und Hecken kommen zwar vor, sind aber selten gradlinig, sondern folgen Geländekanten oder den durch kaum kontrolliertes Abbrennen entstandenen Grenzen von älteren Rodungen. Typisch sind die kleinen, hofnahen und sehr artenreichen Hausgärten, welche die Subsistenz der Bevölkerung sichern helfen (vgl. den Beitrag Pohle in diesem Heft). Von besonderer Bedeutung sind die verschiedenen Typen von Waldresten. Meist grenzen hier die landwirtschaftlich genutzten Parzellen einer Finca noch an mehr oder weniger intakten Primärwald. Baum- und Gebüschgruppen liegen verinselt in der Flur, während Schluchtwaldreste in den wasserführenden Tiefenlinien (Quebradas) die Wälder der höheren Lagen mit den Resten in den tief eingeschnittenen Tallagen verbinden. Aufgrund der zum Teil extremen Hangneigungen und der beinahe perhumiden Niederschlagsverhältnisse sind Rutschungen besonders an Straßenböschungen häufig.

Ein Vergleich der Agrarlandschaft des „Jungsiedellandes“ des Oriente (Minifundos im Tal des Rio Zamora) mit der des „Altsiedellandes“ der Sierra (Minifundos und Hazienden im Becken von Vilcabamba) ergibt nicht nur ein vor allem klimatisch bedingt anderes Kulturpflanzenspektrum, sondern auch andere Strukturen (vgl. Abb. 4): So sind die Landnutzungsflächen im Oriente entlang der Loja und Zamora verbindenden Straße in eine Waldmatrix eingebettet, nur etwa 15 % aller Grenzen der verschiedenen Flächen verlaufen gradlinig und rechtwinklig. Das Becken der Sierra hingegen kann durch eine Acker- und Weidematrix mit wenig Waldresten gekennzeichnet werden. Fast 50 % aller Grenzen sind regelhaft. Da die Wälder fast vollständig gerodet sind, fehlen neue Rodungsflächen (vgl. Springer 2001).

Fraglos ist durch die Landnahme sowohl in der Sierra als auch im Oriente ein Mosaik aus Einheiten entstanden, welches strukturell differenzierter und reicher als das der geschlossenen Wälder ist. Wesentlicher ist, dass sich nun im Vergleich zu den geschlossenen Wäldern ein völlig anderes Bild dadurch ergibt. Jetzt lösen sich mehr oder weniger große und verinselte Waldreste mit Landnutzungsflächen ab, die – abgesehen von den arten- und struktureichen Hausgärten – in aller Regel arten- und strukturarm sind. Es stellt sich nun die Frage, in wieweit dieses abwechslungsreiche Mosaik weiterhin



Foto 3: Landnutzungsmosaik auf der Westabdachung der Hauptkordillere zwischen 2 000 und 2 600 m ü. NN mit unterschiedlich gestörten Wald- und Gebüschresten, Weiden und Lebendzäunen bzw. -grenzen

Lebensraum für Lebensgemeinschaften des ursprünglichen tropischen Bergwaldökosystems sein kann.

Bedeutung von Vegetations- und Agrarlandschaftsstrukturen für die Lebensgemeinschaften

Lebensgemeinschaften sind keine bloße Addition von pflanzlichen und tierischen Lebewesen, sondern vielfach funktional miteinander verknüpfte Lebensgemeinschaften. Diese Verknüpfungen erfolgen z.B. von Pflanze zu Tier über die Ernährung (*Herbivorie*), von Tier zu Pflanze über Bestäubung und Ausbreitung von Diasporen. In vielen Fällen können solche Verknüpfungen auf Arten bezogen werden. Weniger beachtet und doch ebenso wichtig sind Beziehungen auf struktureller Ebene, wo Tiere z.B. bestimmte Pflanzen-, Vegetations- oder Agrarlandschaftsstrukturen benötigen oder bevorzugen. Eine rissige Borke oder ein eingerolltes Blatt bieten Schutz für Insekten oder ihre Eiablagen, ein Einzelbaum auf einer Weide oder ein Emergent (ein einzelner, aus der geschlossenen Vegetation herausragender Ast) im geschlossenen Wald kann Greifvögeln als Jagdsitz dienen, ein Waldrand oder eine Lichtung wird aus klimatischen Gründen oder vielleicht auch als Balzplatz aufgesucht (vgl. Tab. 3).

Eine Voraussetzung für das Studium kompletter Lebensgemeinschaften ist die Kenntnis der gesamten Flora und Fauna eines Raumes. Da diese Kenntnisse nur selten und hier bei weitem nicht vorliegen, müssen solche funktionalen Verknüpfungen (biozönotische Konnekte) auf der Ebene hinreichend bekannter Tiergruppen untersucht werden. Im vorliegenden Fall versucht D. Paulsch (in Vorb. 2003), funktionale Zusammenhänge zwischen den erarbeiteten Vegetations- und Agrarlandschaftsstrukturen und den Vogeleinsparungen (Avizönosen) zu finden. Die Vögel werden dabei mit Hilfe verschiedener Verfahren (Einzelbeobachtung, Gesangsaufnahmen, Transektbegehungen, Netzfänge) in ausgewählten Struktureinheiten – gestörte und ungestörte Waldeinheiten, Einheiten der Agrarlandschaften – erfasst. Viele der über 200 bisher registrierten Vogelarten kommen nur auf einer oder weniger der im Wald bzw. in der Agrarlandschaft erar-

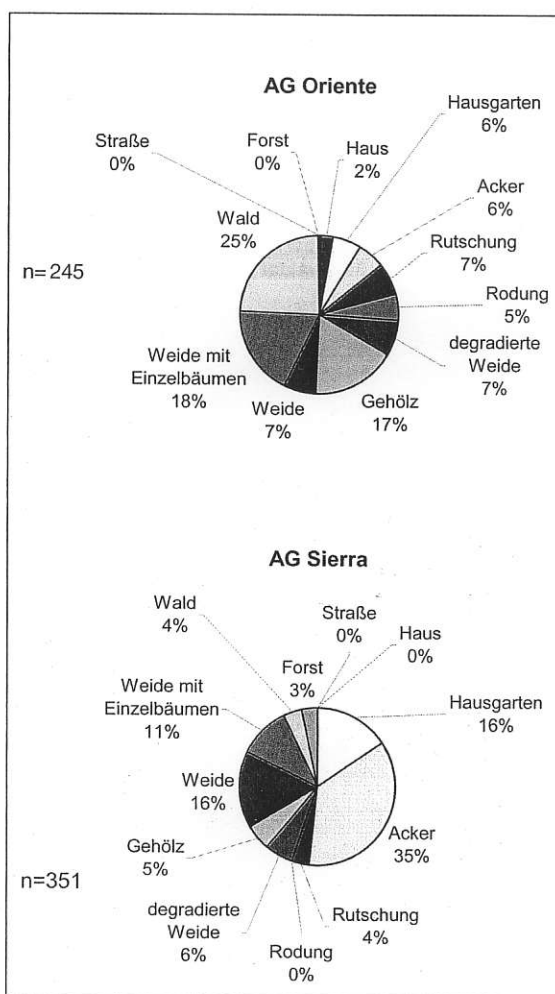


Abb. 4: Vergleich der Anteile von agrarlandschaftstypischen Strukturen im Oriente und der Sierra

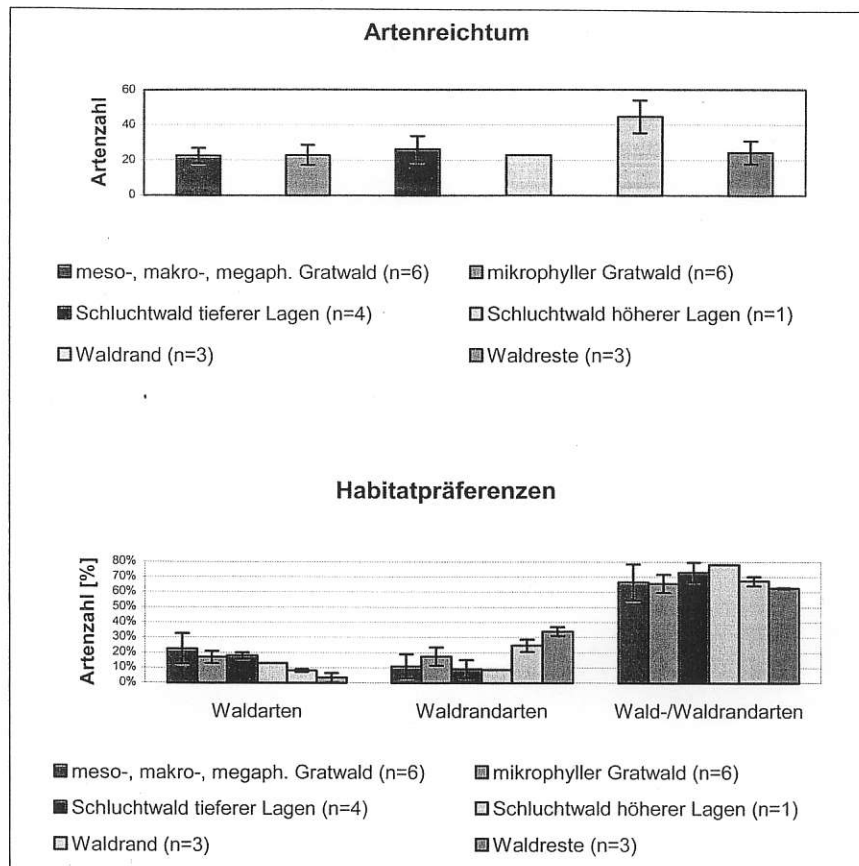


Abb. 5: Artenreichtum und Habitatpräferenzen der Vögel in einzelnen Strukturtypen der Wälder und der Agrarlandschaft

Tab. 3: Funktionen struktureller Merkmale von Einzelpflanzen (1. Ebene), Pflanzenbeständen (2. Ebene) und Agrarlandschaften (3. Ebene) für die Vogelgemeinschaften der tropischen Bergwälder Südecuadors

Ebene	Funktionen struktureller Merkmale
1. Ebene:	- Borkenbeschaffenheit von Bäumen (ev. Eiablage, Schutz vor Fraßfeinden) - Stelzwurzeln mit Hohlräumen (Unterschlupf, z. B. für Fledermäuse) - Emergenten mit waagerechten Ästen (Jagdansitz für Vögel, Singwarte, Platz zum Verzehren von Früchten) - Blattgröße und -stellung (Einfluss auf Stammraumklima für schichtgebundene Vögel) - Totholz- und Altholzanteile (Nistplätze für Höhlenbrüter)
2. Ebene:	- Schichtung des Bestandes (Regelung mikroklimatischer Bedingungen, Bedeutung für Leben im bodennahen Raum bzw. im Kronenraum des Waldes für Vögel selbst und gegebenenfalls für ihre Beute (v.a. Insekten)) - Größe des homogenen Bestandes (Ausbildung eines Reviers)
3. Ebene:	- Waldinseln (Schutz vor Räubern, ebenso vor klimatischer Ungunst im Freiland während wärmster Tageszeit) - Offene Flächen (günstige Jagdgebiete für manche Greifvögel) - Einzelbäume im Offenland (Ansitz für Jagd) - Lineare Schluchtwaldfragmente (geschütztes Wandern über größere Entfernungen)

Quelle: eigene Zusammenstellung

beiteten Struktureinheiten vor. Dziedziuch (2001) konnte zeigen, dass in denselben Wäldern Kolibris, die hier im Hinblick auf ihre Ernährung überwiegend Generalisten sind, in ihrer Verbreitung zu großen Teilen den von A. Paulsch (2002) ausgegliederten Waldstrukturtypen zugewiesen werden können.

In nur wenigen Fällen lassen sich diese Verknüpfungen der Vogelarten mit dem Habitat schon eindeutig funktional erklären. Eine Reihe von Beziehungen ergeben sich fraglos über die von Vegetationsstrukturen stark beeinflussten mikroklimatischen Bedingungen in den Wäldern und im Offenland. So sind Vogelarten auch auf bestimmte Straten in den Wäldern beschränkt. Eine Häufung von Arten und Individuen zeigt sich am Waldrand, der in vielerlei Hinsicht – klimatische Bedingungen, Schutz, Jagd – ein für viele Arten bevorzugter Lebensraum ist. Dies belegt Abb. 5 (vgl. D. Paulsch 2004). Hier wird sichtbar, dass die erfassten Arten relativ gleichmäßig auf die verschiedenen Strukturtypen verteilt sind, mit einer Ausnahme: Am Waldrand sind nahezu doppelt soviel Arten vertreten wie in den übrigen Habitaten. Weiter kann bei den Habitatpräferenzen gezeigt werden (unten), dass die überwiegende Zahl der Arten nach den gängigen Faunen als Wald- und Waldrandarten eingestuft werden und überall etwa gleich häufig sind, Waldrandarten am Waldrand und in den kleinflächigen Waldresten im Offenland dominieren, Waldarten dagegen im Wald. Letztere nehmen stark ab, sobald der Waldrand und das Offenland erreicht wird. Hieraus kann abgeleitet werden, dass Generalisten auch in der Agrarlandschaft leben können, die Waldarten im engeren Sinn aber auf die Wälder angewiesen sind und mit diesen bei fortschreitender Zerstörung und Degradierung aussterben werden.

Fazit

Der Versuch einer strukturell begründeten Klassifizierung tropischer Bergwälder ist weit fortgeschritten. Gleiches gilt für die Agrarlandschaften im gewählten Arbeitsgebiet Südecuadors, wobei – dem Maßstab entsprechend – ein erweiterter Ansatz gewählt werden musste. Es gibt auch erste Erkenntnisse zu den Funktionen von Strukturen für die Vogelgemeinschaften. Das gesamte Vorgehen kann als sektoriell ökosystemar verstanden werden (vgl. Beck und Müller-Hohenstein 2001), doch fehlen noch viele Erkenntnisse zum Verständnis aller Funktionen zwischen den Strukturen von Vegetation und Agrarlandschaft für die Lebensgemeinschaften eines tropischen Bergwaldgebietes. Gerade die zunehmende Degradierung, Perforierung und schließlich Fragmentierung der Wälder wirft Fragen z.B. nach der Bedeutung von Waldresten, Gebüschgruppen, Hecken bis hin zu Einzelbäumen auf, ebenso nach der Größe und Form von Habitaten für faunistische Gruppen. Die alte und immer noch aktuelle

Dziedziuch denselben inblick auf eneralisten ßen Teilen egliederten erden kön-

sich diese t dem Habi- klären. Eine sich fraglos uren stark Bedingun- ind. So sind Straten in äufung von r Waldrand, sche Bedin- viele Arten Dies belegt r wird sicht- lativ gleich- rukturtypen : Am Wald- l Arten ver- ten. Weiter en gezeigt egende Zahl Faunen als tuft werden sind, Wald- den klein- id. Letztere aldrand und ieraus kann sten auch in n, die Wald- die Wälder en bei fort- egredierung

begründeten älder ist weit r die Agrar- arbeitsgebiet stab entspre- gewählt wer- Erkenntnisse uren für die amte Vorge- mar verstan- r-Hohenstein Erkenntnisse en zwischen i und Agrar- neinschaften etes. Gerade Perforierung ; der Wälder deutung von ecken bis hin ch der Größe faunistische noch aktuelle

SLOSS-Diskussion (*single large or several small*) ist auch hier zu führen.

So wie im Naturschutz an Schlüsselarten gedacht wird (*key-stone species*) sollte an Schlüsselstrukturen der Vegetation (*key-stone structures*) gedacht werden. Der in der Ökophysiologie benutzte Begriff der „*plant functional types*“ könnte – inhaltlich modifiziert – für Strukturmerkmale überprüft werden. Vor allem aber zeigen die bisherigen Arbeiten zur Gesamtthematik, dass nur Ansätze, die natur- und sozialwissenschaftliche Aspekte miteinander verknüpfen, helfen können, Prozesse in ungestörten und gestörten Ökosystemen vollständiger zu verstehen und Grundlagen für besser begründete Schutzgebiets- und Landnutzungsplanungen bereit zu stellen. Wir müssen lernen, Ergebnisse verschiedener Disziplinen, die in unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Maßstäben erarbeitet wurden, sinnvoll miteinander zu verbinden. ■

Literatur

- Axmacher, J.: Vergleich verschiedener Ansätze zur physiognomischen Klassifikation eines tropischen Bergregenwaldes. Unveröff. Dipl. Arbeit, Lehrstuhl Biogeographie, Universität Bayreuth 1998
- Barkman, J. J.: The Investigation of Vegetation Texture and Structure. In: M. J. A. Werger (Hrsg.): The Study of Vegetation. Den Haag 1979, S. 125–160
- Barthlott, W., W. Lauer und A. Placke: Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50 (1996), S. 317–327
- Beard, J.: The physiognomic approach. In: R. Whittaker (Hrsg.): Handbook of vegetation science 5. The Hague 1973, S. 357–386
- Beck, E. und K. Müller-Hohenstein: Analysis of undisturbed and disturbed tropical mountain forest ecosystems in Southern Ecuador. *Die Erde* 132 (2001) S. 1–8
- Bussmann, R. W.: The montane forests of Reserva Biológica San Francisco (Zamora-Chinchipe, Ecuador). *Die Erde* 132 (2001), S. 9–25
- Deil, U.: Zur geobotanischen Kennzeichnung von Kulturlandschaften. Vergleichende Untersuchungen in Südspanien und Nordmarokko. Stuttgart 1997
- Dziedziuch, C.: Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot kolibri-besuchter Pflanzen im Bergregenwald Südecuador. Universität Ulm 2001 (Diss. an der Abteilung Systematische Botanik und Ökologie)
- Ellenberg, H.: Man's Influence on Tropical Mountain Ecosystems in South America. *Journal of Ecology* 67 (1979), S. 401–416
- Ellenberg, H. und D. Mueller-Dombois: Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. *Berichte des Geobotanischen Instituts Rübel* 37 (1967), S. 21–55
- Elliasson, U.: Preliminary checklist of genera of vascular plants occurring in Ecuador. Botanical Museum, University of Gothenburg 1991
- Ewel, J. J. und S. W. Bigelow: Plant Life-Forms and Tropical Ecosystem Functioning. In: G. H. Orians, R. Dirzo und J. H. Cushman (Hrsg.): Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests. *Ecol Studies* 122 (1996), S. 101–126
- Forman, R. T. T.: Land mosaics – The ecology of landscapes and regions. Cambridge 1997
- Gradstein, S. R. und J.-P. Frahm: Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des BRYOTROP-Transsektes in NO-Peru. *Beihefte Nove Hedwigia* 88 (1987), S. 105–113
- Harling, G.: Current Scandinavian botanical research in Ecuador. Reports of the botanical institute, university Aarhus 15 (1986), S. 9–10
- Harling, G. und L. Anderson (Hrsg.): Flora of Ecuador. Council for Nordic publications in Botany, Vol. 25–51. Copenhagen 1986–1994
- Harling, G. und B. Sparre (Hrsg.): Flora of Ecuador. Council for Nordic publications in Botany, Vol. 1–24. Copenhagen 1973–1986
- Henderson, A., S. P. Churchill und J. L. Luteyn: Neotropical plant diversity. *Nature* 351 (1991), S. 21–22
- Lauer, W.: Die Vegetationszonierung der Neotropis und ihr Wandel seit der Eiszeit. *Berichte der Deutschen Botanischen Ges.* 99 (1986), S. 211–235
- Litherland, M., J. A. Aspden und R. A. Jemielita: The metamorphic belts of Ecuador. London 1994 (Overseas Mem. of the British Geol. Society No 11)
- Myers, N., R. A. Mittermeier, G. C. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca und J. Kent: Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403 (2000), S. 853–858
- Orshan, G.: Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. di Botanica* XLIV (1986), S. 7–38

Paulsch, A.: Development and application of a classification system for undisturbed and disturbed tropical montane forests based on vegetation structure. Uni Bayreuth 2002 (Diss. am Lehrstuhl Biogeographie)

Paulsch, A., R. Schneider und K. Hartig: Land-use induced vegetation structure in a montane region of Southern Ecuador. *Die Erde* 132 (2001), S. 93–102

Paulsch, D.: Funktionale Zusammenhänge zwischen Vegetationsstrukturen und Avizönosen in Bergregenwäldern Ecuadors. Bayreuth 2004 (Diss. am Lehrstuhl Biogeographie, in Vorb.)

Ruthsatz, B.: Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation semiarider bis arider tropischer Hochgebirge am Beispiel der Hochanden. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 96 (1983), S. 535–576

Schneider, R.: Landschaftsstrukturen anthropogen gestörter potenzieller Waldstandorte in Südecuador. Universität Bayreuth 2000 (unveröff. Diplomarbeit am Lehrstuhl Biogeographie)

Schrumpf, M., G. Guggenberger, C. Valarezo und W. Zech: Tropical montane rain forest soils. Development and nutrient status along an altitudinal gradient in the South Ecuadorian Andes. *Die Erde* 132 (2001), S. 43–59

Sierra, R. (Hrsg.): Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador Continental. Quito 1999 (INEFAN/GEF)

Springer, M.: Anthropogene Entwicklung der Landschaftsstrukturen auf potenziellen Waldstandorten in Südecuador. Universität Münster 2001 (unveröff. Diplomarbeit, Inst. f. Landschaftsökologie)

Stadel, C.: Development and underdevelopment in the rural Andes – A case study from the eastern cordillera of Ecuador. In: T. V. Singh und J. Kaur (Hrsg.): Integrated mountain development. New Delhi 1984, S. 193–207

Werger, M. J. A. und J. T. C. Sprangers: Comparison of floristic and structural classification of vegetation. *Vegetatio* 50 (1982) S. 175–183

Autoren

Professor, Dr. **Klaus Müller-Hohenstein**, geb. 1936
E-Mail: klaus.mueller-hohenstein@uni-bayreuth.de
Arbeitsgebiete, Forschungsschwerpunkte:
Vegetationsgeographie, Ökologie, Trockengebiete, tropische Gebirge

Dr. **Axel Paulsch**, geb. 1966
E-Mail: paulsch@biodiv.de

Detlev Paulsch, geb. 1968
E-Mail: hummel.sa@t-online.de

Rita Schneider, geb. 1976
E-Mail: suparita@web.de

Lehrstuhl Biogeographie, Universität Bayreuth,
Universitätsstraße 30, 95447 Bayreuth

Summary

Studies of Tropical Ecosystems in Montane Forests of Southern Ecuador

by Klaus Müller-Hohenstein, Axel Paulsch, Detlev Paulsch, Rita Schneider

In this study a structural approach tries to investigate how far degraded montane forests in Ecuador and the surrounding area under cultivation still provide the habitat functions for the original forest community. A newly developed classification system based on vegetation structure allowed to distinguish between forest types of different degradation status and human impact from primary forest to succession after clearing. The investigation of landscape structures allowed to describe patterns of land use in areas of different settlement history. Current investigation of bird communities in the different forest types and rural area reveals that the absolute number of bird species is highest in the transition area between forest and open areas. Nevertheless, many bird species are restricted to the inner forest or even to certain primary forest types and loose their habitat by forest degradation.