

Insektengemeinschaften auf Riesenrosettenpflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) im Páramogürtel der tropisch andinen Hochgebirge

Sturm, Helmut

1. Einführung

Mit dem der spanischen Sprache entnommenen Wort "páramo" (= baumloses Ödland) bezeichnet man heute den Gürtel zwischen der oberen Grenze des tropischen Regenwaldes (ca. 3200 - 3800 m) bis hoch zur unteren Grenze von Dauerschnee und Eis (ca. 4500 m und höher) in den humiden Teilen der inneren Tropen.

Im nördlichen Südamerika (Kolumbien, Venezuela, Ecuador) ist der Páramo am typischsten ausgebildet. Die Espeletien - wegen Ihrer stark wollig behaarten Blätter auch Wollschopfpflanzen genannt - erreichen bis etwa 6 Meter Höhe und bei einigen Arten ein Alter von über 100 Jahren. Von echten Bäumen unterscheiden sie sich u.a. durch die Korbblüten und das voluminöse, stark wasserhaltige Mark des

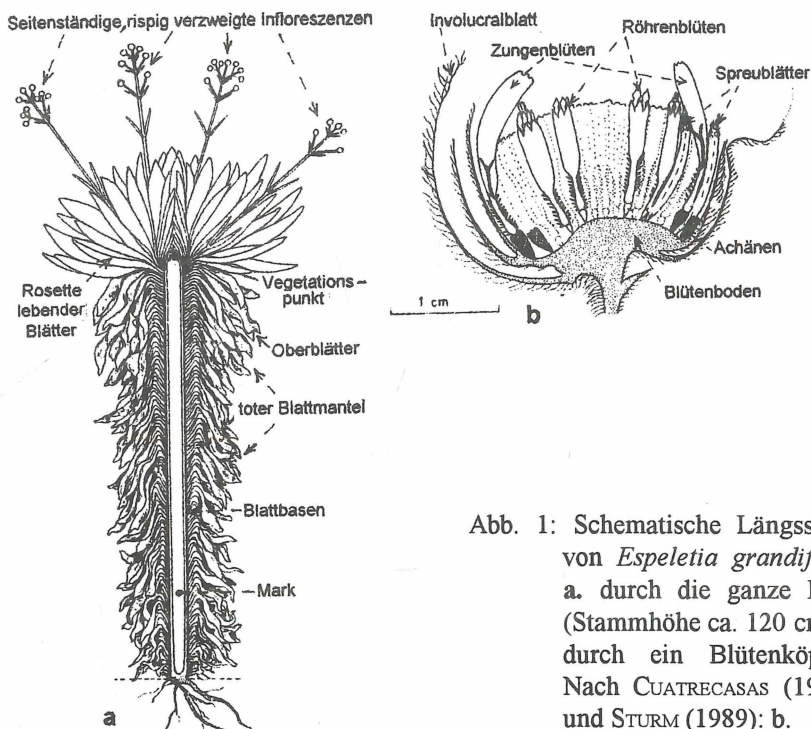


Abb. 1: Schematische Längsschnitte von *Espeletia grandiflora*. - a. durch die ganze Pflanze (Stammhöhe ca. 120 cm); - b. durch ein Blütenköpfchen. Nach CUATRECASAS (1986): a und STURM (1989): b.

Stammes. Neben den Espeletien bestimmen Büschelgräser, Zwergsträucher und an feuchteren Stellen auch Polsterpflanzen das Gesamtbild der Páramo-Vegetation.

Nach CUATRECASAS (1986) umfassen die Espeletiinae - ein Subtribus der Unterfamilie Heliantheae - 8 Gattungen und z.Z. über 140 Arten, die alle auf die südamerikanische Páramo-Zone beschränkt sind. Mit etwa 55 Arten ist *Espeletia* die artenreichste Gattung und heute vom Nordwesten Venezuelas über die kolumbianische Ost- und Zentralkordillere bis nach Zentralecuador verbreitet. Aus erdgeschichtlicher Sicht handelt es sich um eine junge Gruppe, denn zu Beginn des Pliozäns (vor ca. 6 Millionen Jahren) dürften im nordwestlichen Südamerika noch keine Erhebungen über 3000 m existiert haben (VAN DER HAMMEN & CLEEF 1986). Die Gattung *Espeletia* ist wahrscheinlich im Grenzgebiet zwischen den heutigen Staaten Kolumbien und Venezuela entstanden und hat sich von dort ausgebreitet. Auch ganz in der Nähe von Bogotá sind typische Espeletienfluren zu finden. Wollschopfpflanzen von ähnlichem Habitus und ähnlicher Größe kommen in den ostafrikanischen Páramo-Gebieten vor. Es handelt sich um etwa 4 Arten der Gattung *Dendrosenecio*, die zu einer anderen Unterfamilie der Asteraceae - den Senecioneae - gehört.

2. Kleinbiotope innerhalb von *Espeletia grandiflora* H.et B.

2.1. Der Mantel aus abgestorbenen Blättern

Der Mantel aus abgestorbenen Blättern bleibt - wenn er nicht durch das häufig geübte Abbrennen von Páramos geschädigt wurde - in der Regel lange erhalten und reicht dann meist bis zum Boden. Er ist zweigeteilt in einen inneren Ring, der aus den dicht aneinanderliegenden und schräg nach oben zeigenden Blattbasen besteht. Da sie das Regenwasser sammeln, sind sie meist feucht und bleiben beim Abbrennen erhalten. Die artenarme Fauna dieses Merotops besteht überwiegend aus sehr kleinen Tieren, insbesondere Collembolen und Milben. Gelegentlich findet man Bohrgänge, die die toten Unterblätter durchlöchern und sich nach außen oft in die toten Mittelrippen fortsetzen. Die breiteren Gänge waren z.T. von Bockkäferlarven (u.a. der Gattung *Leptostylus*) verursacht, die kleineren von Borkenkäfer-, Rüsselkäfer- und Schmetterlingslarven. Reicher besiedelt ist der nach außen sich anschließende Ring aus abgestorbenen und z.T. leicht verkrümmten Oberblättern. Durch den Kontakt der unteren Blätter mit dem feuchten Boden entsteht meist ein gleitender Übergang zwischen den feuchteren unteren Teilen und den höheren und trockneren. Unten bewirken u.a. die euedaphischen Gruppen (u.a. Asseln, Diplopoden, Collembolen) einen relativ schnellen Abbau der organischen Substanz, während im oberen Teil neben Spinnen (u.a. Anyphaenidae) meist Rüsselkäfer, Borkenkäfer, Schaben, Staubläuse und Schmetterlingsraupen häufig sind. An kleineren Vertretern sind hier Collembola, Oribatei und Pseudococcidae (Gattung *Puto*) zu nennen. Auch Felsenspringer (Archaeognatha: *Meinertellus bogotensis* und *Neomachilellus abouchaari*) haben hier einen Lebensraum gefunden, der für diese Gruppe einmalig ist.

Zwei Beispiele sollen zeigen, wie die Einwanderung in den Páramo abgelaufen sein könnte.

Im Páramo de Monserrate bei Bogotá wurden nicht selten Großfamilien (adulte zusammen mit verschiedenen Larvenformen) der Stabheuschrecke *Autolyca bogotensis* gefunden. Sie hatten in Bodennähe Kavernen in den toten Blattmantel der Oberblätter gefressen, jedoch die äußere Schicht verschont, so dass sie gut geschützt waren. Da dieselbe Art in tieferen Regionen in Steinhaufen vorkommt, ist zu vermuten, dass sie sich den toten Blattmantel der Espeletien als neuen Kleinbiotop erschlossen hat, evtl. begünstigt durch den Umstand, dass in beiden Biotopen Detritus einen Großteil der Nahrung bildete. Ganz ähnlich könnten Felsenspringer (Archaeognatha: z.B. *Meinertellus bogotensis*) die im angrenzenden Wald in Steinansammlungen zu finden sind, in diese ökologische Nische eingewandert sein.

2.2 Lebende Blattrosetten der Espeletien

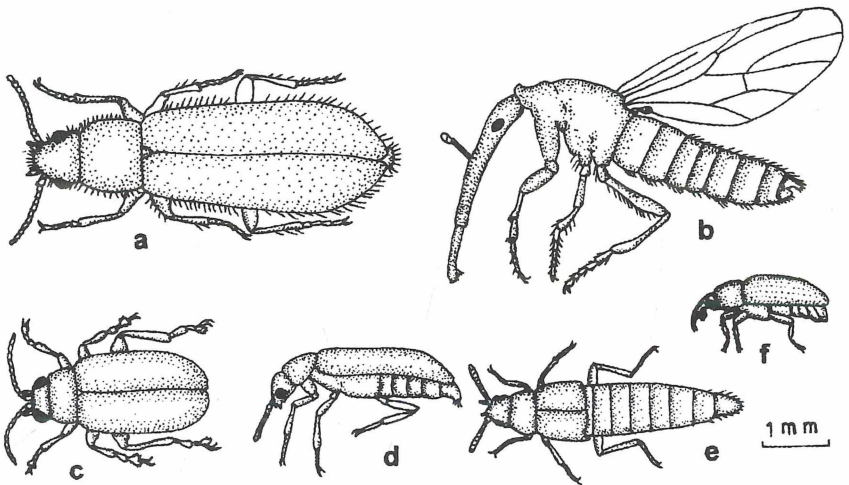


Abb. 2: Beispiele für die "stationäre" Insektenfauna auf den Blütenköpfen von *Espeletia grandiflora*. - a. *Haplomaurus kiesewetteri* (Melyridae), von dorsal. - b. *Dilophus espeletiae* (Bibionidae), von lateral. - c. *Phyllotrupes* n.sp. (Chrysomelidae), von dorsal. - d. *Haplomaurus suturalis* (Melyridae), von lateral. - e. *Polylobus monserrate* (Staphylinidae), von dorsal. - f. *Phyllotrox aristidis* (Curculionidae) von lateral. Nach STURM 1990, leicht verändert.

Eine eigene Fauna präsentiert sich auf den lebenden Blattrosetten der Espeletien, darunter einige größere Arten wie der rot-schwarz längsgestreifte Rüsselkäfer *Plethrus alternans* und ein Schnellkäfer (*Semiotus* sp.) mit gelb-schwarz gestreiften Flügeldecken. Der Rüsselkäfer *Exorides lindigi* kann an den lebenden Espeletienblättern beträchtlichen Schaden anrichten. Halb in die Wolle der Blätter eingeschoben, frisst er sie vom Rande her an. Der hohe Harzgehalt der Blätter stört ihn anscheinend nicht. Schwerer zu entdecken und seltener ist die Buckelzirpe *Penichrophorus luteus* (Familie Membracidae), die die jüngeren Blätter und hier wieder die Blattunterseite neben der Mittelrippe bevorzugt. Eigenartigerweise sind auf den Blattrosetten der Espeletien einige Arthropoden nachtaktiv. In allen fünf Páramos, die daraufhin untersucht wurden und in Höhen bis 4100 m konnte man nachts bei Temperaturen, die wenig über 0°C lagen Gliederfüßerarten von 5 bis etwa 20 mm Körperlänge beobachten (Vertreter von Blattaria, Curculionidae: *Conotrachelus* sp., Carabidae: *Colpodes* sp., Opiliones: Cosmetidae). Sie kamen anscheinend aus dem toten Blattmantel. Die Zusammensetzung nach Arten und Gruppen war von Páramo zu Páramo etwas verschieden. Welche Funktion diese "Ausflüge" hatten (Nahrungsaufnahme, Trinken an Tautropfen, Paarung o.a.) mußte offen bleiben.

2.3. Blütenköpfe der Espeletien

Die größte Konzentration an Kleintieren weisen die Blütenköpfe der Espeletien auf. Während der Hauptblütezeit von *Espeletia grandiflora* wimmelt es dort von Insekten. Die starke Produktion von Nektar und Pollen, das relativ zarte Blütengewebe, die sterilen Fruchtanlagen der Röhrenblüten sowie die in Zersetzung befindlichen Blütenteile bilden eine differenzierte Nahrungsgrundlage. Allerdings kann diese Nahrungsquelle nicht dauernd genutzt werden, da die Hauptblütezeit der Espeletien auf etwa 3 Monate (im Páramo de Monserrate von August bis Oktober) begrenzt ist. Die regelmäßigen Besucherarten müssen sich also an diese Rhythmik anpassen. Die Klärung der Steuerung dieser Rhythmik - sowohl bei den Espeletien als auch bei der stationären Blütenfauna - ist kaum geklärt. Auffällige Dauerbesucher unter den Insekten sind z.B. Vertreter der Gattungen *Phyllotrox* (Curculionidae), *Polylobus* (Staphylinidae, Aleocharinae) und die langrüssligen Weibchen der Bibioniden-Gattung *Dilophus*. Alle genannten Taxa halten sich als stationäre Fauna für längere Zeit in den Blütenköpfen auf. Die kleinen Rüsselkäfer und die Moderkäfer (Latridiidae) machen sogar ihre gesamte Entwicklung in und auf den Blütenköpfen durch.

In diesem Zusammenhang sollen drei Aspekte der stationären Blütenfauna kurz dargestellt werden.:

2.3.1. Das Verhalten der verschiedenen Insektenarten

Auf den geöffneten Blütenköpfen wurde trotz der hohen Individuendichte nie aggressives oder dominantes Verhalten zwischen verschiedenen Arten und Individuen

beobachtet (vgl. KIKUCHI 1963). Bei Störungen verhalten sich die verschiedenen Gruppen sehr charakteristisch. Die Chrysomelidae als voluminöseste Vertreter versuchen dann zwischen die Fahnen der Zungenblüten und weiter zwischen die Hüllkelchblätter oder bis zu den Hochblättern des Blütenstandes zu entkommen. In den Achseln dieser Blätter findet man oft ihre Exkremente aus Pollenresten. Die Bibioniden, die normalerweise langsam auf der Blütenscheibe herumlaufen und ihren Rüssel bis zu den Augen in die Röhrenblüten schieben, fliehen dann ebenfalls zur Peripherie oder lassen sich fallen. Die Staphylinidae ziehen sich meist nur bis zum Kranz der Randblüten zurück und schieben sich zwischen die Fahmenteile. Dagegen sind die kleinen Rüsselkäfer (*Phyllotrox aristidis*) bei den meisten Espeletien-Arten in der Lage, mit dem ganzen Körper und kopfüber in die Röhren einzudringen. Ein Umdrehen in der Röhre ist ihnen jedoch meist nicht möglich. Insgesamt ist das Schutzverhalten der auf der Blütenscheibe offen präsentierten Blütenfauna nur schwach entwickelt. Eine Tarnfärbung ist gerade bei den häufigsten Arten kaum entwickelt. Eine Fluchtreaktion in Form von Fallenlassen, wie sie für Blattbewohner dieser Größe typisch ist, findet sich nur bei den Bibioniden. Wiederholtes Springen kommt nur bei den Springschwänzen und bei den selten anzutreffenden Bohrfliegen (Trypetidae) vor. Ein Wegfliegen bei Störung ist bei den geflügelten Arten fast nie zu beobachten.

2.3.2. Die Nutzung verschiedener Blütenteile und Blütenerzeugnisse durch die Blütenbewohner

Ein großer Teil der Fauna auf der Blütenscheibe ernährt sich von Pollen. Reine Pollenexkremente wurden für die auf *Espeletia grandiflora* vorkommenden Chrysomelidae, Staphylinidae und Curculionidae nachgewiesen. Nektar als Zusatznahrung dürften zumindest die kleinen Rüssel (*Phyllotrox*) und die Bibionidae aufnehmen. Bei letzteren handelt es sich fast ausschließlich um Weibchen mit weit entwickelten Eierstöcken. Sie benötigen diese Nahrung anscheinend für die Eireifung. Den nur selten auf Espeletienblüten anzutreffenden Männchen fehlt u.a. der lange Rüssel. Die Larven von Dipteren und Lepidopteren minieren im Blütenboden, in der Fruchtknotenschicht der sterilen Röhrenblüten und selten auch in der der fertilen Zungenblüten, oder in der Schicht der basalen Röhrenteile.

In abgeblühten Köpfen waren im Durchschnitt mehr Larven und z.T. auch Puppen zu finden als in blühenden. Deshalb wurden isolierte Köpfe im Labor in Abständen von zwei Tagen kontrolliert. Die in den Köpfen lebenden Larven wandelten sich im Laufe von 1 - 5 Wochen in adulte Insekten um. Bei der Moderkäferart wurden während der gesamten Entwicklungszeit auch Larven gefangen. Es gab für diese Art also keine streng abgegrenzte Entwicklungsperiode. Anders bei dem kleinen Rüssel *Phyllotrox aristidis*, für den die Vorkommen von Larven und Adulten zeitlich voneinander getrennt sind. Diese Art legt die Eier an der Innenwand von Röhrenblüten ab. Der Fund von adulten *Phyllotrox* in der Humusschicht des angrenzenden

Bergwaldes könnte auf eine Zwischengeneration in diesem Habitat hindeuten. Von Fliegenlarven erzeugte Gallen, die in den Blütenköpfen anderer Korbblütler nicht selten sind (ZWÖLFER 1980), konnten nur bei *Espeletia boyacensis* gefunden werden. Möglicherweise bedarf die Gallbildung einer längeren evolutiven Anlaufzeit, so dass bei den relativ jungen Espeletiinae nur erste Ansätze in Erscheinung treten.

Tab.1: Schema der Nischenstruktur für die Arthropodenzönose in den Blütenköpfen von *Espeletia grandiflora* (Páramo de Monserrate); I = Imagines, L = Larven; **dunkle Kreisflächen** = vorhanden; + = Blütenröhrendurchmesser größer als Breite bzw. Länge der Tiere; - = Durchmesser kleiner; Ø = Durchmesser; **Entwicklung** = Vorkommen bestimmter Entwicklungsstadien; **Phytophage** = destruktiv fressende Phytophage. Nach STURM (1989).

		THYSANOPTERA	RHYNCHOTA	COLEOPTERA						DIP-TERA		LEPIDOPTERA	HYMENOPTERA	ACARI
ANZAHL DER ARTEN		>2	>2	1	1	1	2	1	1	1	>5	>2	>2	5
ERNÄHRUNG	Pollenfresser			I	I	I				I				
	Nektarsauger				I					I				
	Pflanzen-sauger	●	●											
	Phytophage				L		L				L	L		
	Gallenerzeuger										L			
	Carnivore													●
	Parasitoide												L	
	Detritivore							●	I					●
ENT- WICKL- G	Larven + Imagines	●	●		●		●	●						●
	nur Imagines			●		●			●	●				
	nur Larven										●	●	●	
GRÖ- SSE	Röhren Breite Insekt	+	(-)	+	+	(-)	-	+	+	-	(+)	(+)	(+)	+
	Ø Länge Insekt	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+
VOR- KOMMEN	Stengel + Blütenboden										L	L		
	Fruchtknotenschicht										L	L	L	●
	Röhrenschicht	●	●		●	I	●	●	I		L	L	L	●
	Blütenkopfoberfl.		●	I	I	I	I			I				

2.3.3. Die Konkurrenzsituation zwischen den verschiedenen Konsumentengruppen

Die Konkurrenzsituation zwischen den verschiedenen Konsumentengruppen, die auf dem engen Raum eines Blütenkopfes und z.T. in hoher Abundanz zusammenleben, wird anscheinend durch verschiedene Strategien der Ausnutzung des Nahrungsangebots entschärft. Dazu zählen u.a. (a) Nutzung verschiedener Teile des

Blütenkopfes; (b) bei einigen Arten leben nur die Larven dort, bei anderen nur die Adulten und bei einer dritten Gruppe alle Entwicklungsstadien (Tabelle 1). Der Schwerpunkt des Vorkommens der adulten Tiere liegt in der Blühphase, da viele von ihnen Nektar und Pollen aufnehmen, während die fruchtenden Köpfe überwiegend von Larven besiedelt sind, die meist jeweils verschiedene Gewebe fressen. Dass diese Fülle von Insekten nicht stärker von Insektenfressern genutzt wird, ist erstaunlich. Ansätze einer Nutzung sind bei Kolibris und bei der Páramo-Echse (*Phenacosaurus heterodermus*) zu erkennen. Von anderen seither beschriebenen Insektengemeinschaften, die längere Zeit auf Blüten verweilen, unterscheidet sich die Espeletien-Fauna u.a. durch die Vielzahl der beteiligten Taxa (vgl. Abb. 2), die hohe Individuendichte (z.B. Thysanoptera mit durchschnittlich 20 Exemplaren pro Blütenkopf, die Rüssel-Gattung *Polylobus* mit 5), der hohe Anteil an Käferarten und das Vorkommen von Familien, die relativ selten in dieser Kombination auf Blüten gefunden werden, z.B. Curculionidae, Staphylinidae, Latridiidae und Melyridae. Andererseits ist die Blütenfauna in der Zentralkordillere, wo nur *Espeletia hartwegiana* vorkommt, deutlich verschieden und deutlich ärmer als die der sehr viel früher von Espeletien besiedelten Ostkordillere (CUATRECASAS 1986). Auf diesem Gebiet besteht also noch ein erheblicher Forschungsbedarf. Erschwerend wirkt sich aus, dass eine Bestimmung der Arthropoden bis zum Artniveau in den allermeisten Fällen schwierig ist. Für viele Gruppen fehlen Spezialisten. Da die unscheinbaren Vertreter in der Páramo-Region nur selten gesammelt worden sind, handelt es sich oft um unbeschriebene Arten, deren Neubeschreibung neben guten Spezialisten auch Zeit und Muse erfordert. Aus den Aufsammlungen des Autors wurden seither über 60 neue Arten beschrieben. Für einige der neuen Arten mußten neue Gattungen errichtet werden, für eine Art der Opiliones eine neue Familie (Phissiphalliidae, MARTENS 1988). Insgesamt dürften ca. 80% der unscheinbaren Arthropoden der Páramo-Region neu für die Wissenschaft sein.

3. Literatur

- CUATRECASAS, J. (1986): Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. - In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.): High altitude tropical biogeography, pp. 267-303, New York, Oxford University Press.
- KIKUCHI, T. (1963): Studies on the coaction among insects visiting flowers. III. Dominance relationship among flower-visiting flies, bees and butterflies. - Sci. Rep. Tóhoku Univ. Serv. IV (Biol.) 29: 1-8, Sendai.
- STURM, H. (1989): Beziehungen zwischen den Blüten einiger hochandiner Wollschopfpflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) und Insekten. - Studies on Neotropical Fauna and Environment 21 (3): 137 - 155.
- STURM, H. (1990): Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) y los animales en la region del páramo andino. - Revista de la Academia Colombiana, Ciencias exactas, físicas y naturales XVII (67): 667-685, Bogotá.

- STURM, H. (1998): The ecology of the Páramo region in tropical high mountains. - IV + 286 pp., 58 photos, 32 figs., 30 plates, Franzbecker Press; Hildesheim, Berlin; ISBN 3-88120-205-6.
- VAN DER HAMMEN, TH. & CLEEF, A.M. (1986): Development of the high andean páramo flora and vegetation. - In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.): High altitude tropical biogeography pp. 153-201; New York, Oxford University Press.
- ZWÖLFER, H. (1980): Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew., Entomol. 2: 21-37, Gießen.

Prof. em. Dr. H. Sturm
 Fach Biologie der Universität
 Marienburger Platz 22
 D 31141 Hildesheim

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1999](#)

Autor(en)/Author(s): Sturm Helmut

Artikel/Article: [Insektengemeinschaften au f Riesenrosettenpflanzen \(Espeletiinae, Asteraceae\) im Páramogürtel der tropisch andinen Hochgebirge 15-22](#)