

## Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda

### 5. Höhengliederung epiphytischer Moose im östlichen Kongo-becken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda).

Harald Kürschner

Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin  
Altensteinstr. 6, D-14195 Berlin, Deutschland.

**Abstract:** By mean of a line-taxation (ordination), the floristic discontinuities of epiphytic bryophytes were shown within an altitudinal gradient from the eastern Congo basin to the mountains of the Rift-valley (Mt. Kahuzi) (BRYOTROP III-transect). By this ordination, the epiphytic vegetation can be grouped into four ecological groups, indicating the climatic factors. They show a strong correlation to the known altitudinal zonation, the different forest zones, and the plantsociological classification. These groups consist of taxa of different relationships which grow and evolve under similar environmental conditions.

**Zusammenfassung:** Mit Hilfe von gewichteten Reihentabellen (Ordination) werden die floristischen Diskontinuitäten entlang des Höhengradienten vom östlichen Kongobecken zum zentralafrikanischen Schwellenrand (Mt. Kahuzi) (BRYOTROP III-Transekt) aufgezeigt. Durch diese Ordination läßt sich die epiphytische Moosvegetation (Stammepiphyten) in vier ökologische Gruppen gliedern, deren vertikale Ausdehnung klimaökologische Faktoren zugrunde liegen. Sie zeigen eine auffallende Korrelation mit der bekannten Höhenstufung, der Ausdehnung der verschiedenen Waldgesellschaften und der pflanzensoziologischen Gliederung und bestehen aus Sippen der unterschiedlichsten Verwandtschaftskreise, deren Selektion ähnliche Umweltfaktoren zugrunde liegen.

### Einleitung und Arbeitstechnik

Tropische Gebirgssysteme sind Lebensräume hoher Diversität, die sich aus vegetationskundlicher Sicht vordergründig in der Ausbildung verschiedener Waldökosysteme, ihrer Epiphytengesellschaften, sowie deren unterschiedliche Artenzusammensetzung und Verteilung entlang von Höhengradienten widerspiegelt. Je ausgeprägter dabei die vertikale Heraushebung der Gebirgsmassive ist, desto deutlicher sind auch die auftretenden floristischen Diskontinuitäten entlang höhen- und klimaökologischer Gradienten, unabhängig davon, ob Phanero- oder Kryptogamengesellschaften untersucht werden. Diese floristischen Diskontinuitäten bilden die Grundlage für die ökologische oder vegetationskundliche Gliederung und Abgrenzung tropischer Höhenstufen, wobei es bis heute kein einheitliches, weltweit anwendbares und allgemein gültiges Konzept gibt. In der Regel basieren die vorliegenden Vorschläge auf der Analyse von Phanerogamen bzw. Phanerogamengesellschaften. In letzter Zeit stehen aber zunehmend Gliederungskonzepte auf der Grundlage von Bryophyten im Mittelpunkt des Interesses (vgl. Frahm & Gradstein 1991), da sich diese poikilohydrischen Organismen als sehr viel empfindlichere und aussagekräftigere Bioindikatoren für wechselnde Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse erwiesen haben. Gerade epiphytische Bryophyten lassen mit Hilfe von Reihentabellen (Ordination) (Ramensky 1930, Whittaker 1967) solche floristischen Diskontinuitäten entlang von Höhengradienten deutlich zu Tage treten. Aus ihnen werden Artenkomplexe oder ökologische Gruppen mit ähnlichen Präadaptionen und Ansprüchen an die Standortbedingungen ersichtlich, die die selektive Wirkung der höhenabhängigen Standortfaktoren auf die einzelnen Taxa aus den unterschiedlichsten Verwandtschaftskreisen aufzeigen. Beispiele für solche Zonierungen und Analysen epigäischer, epilithischer oder epiphytischer Bryophyten liegen aus Südamerika (Kolumbien: van Reenen & Gradstein 1983; Peru: Gradstein & Frahm 1987), Südostasien (Borneo: Frahm 1990, Kürschner 1990; New Guinea: Enroth 1990) und Afrika (Zaire: Frahm 1994; Tansania: Pócs 1991) vor. Sie verdeutlichen, daß gerade mit Hilfe von Bryophyten eine vertikale Gliederung tropischer Hochgebirgssysteme möglich ist.

Entlang eines Höhengradienten am Ostrand des Kongobeckens (Irangi, 900 m) bis zur Waldgrenze an der zentralafrikanischen Schwelle (Mt. Kahuzi, 3300 m; Vergleichsuntersuchungen am Mt. Biega und östlich des Grabenbruchs in Rwanda/Forêt de Nyungwe) wurden im Abstand von 200 m-Isohypsenintervallen insgesamt 22 Aufnahmepunkte ausgewählt und die epiphytische Moosvegetation (Stammepiphyten, "shade epiphyte synusia" i.S. von Richards 1952) pflanzensoziologisch erfaßt (zur Syntaxonomie und Synhierarchie der auftretenden Epiphytengesellschaften vgl. Kürschner 1995). Innerhalb dieses Gradienten, der die obere tropische Tieflandstufe (Caesalpiniaceen-Tieflandregenwälder, forêt ombrophile, Prioul & Sirven 1981), die untere und obere tropisch-montane Stufe (Bergregenwälder, forêt ombrophile de montagne und Bergbambuswälder), die tropisch-subalpine Stufe (Heidebuschwälder, étage des bruyères) und die tropisch-alpine Stufe (*Dendrosenecio*-Subparamo) umfaßt, wurden die Arten nach ihrem ersten Auftreten in den Gesellschaften und entsprechend ihrer Höhenlage geordnet. Als weiterer Parameter, der die Dominanz und die Konkurrenzkraft der einzelnen Sippen verdeutlicht, wurden quantitative Daten (mittlere Deckung) herangezogen. Grundlage dieser quantitativen Daten sind die Bedeckungswertschätzungen der pflanzensoziologischen Untersuchung (Kürschner 1995). Mit Hilfe des Quotienten Summe der mittleren Deckungsprozente einer Art pro Höhenstufe, dividiert durch die Summe der mittleren Deckungswerte aller Arten pro Höhenstufe  $\times 100$  wurde die mittlere Deckung für jede Sippe ermittelt. Damit es möglich, das Auftreten und die Konkurrenzkraft der jeweiligen Sippe entlang des Höhengradienten stärker zu gewichten und tatsächliche Verbreitungsschwerpunkte und Zonen, in denen sich die jeweiligen Sippen eingemischt haben, aufzuzeigen (Kürschner 1990).

### Ergebnisse und Diskussion

Die Ordination der Stammepiphyten im Höhen transekt am Ostrand des Kongobeckens und den Gebirgsmassiven der zentralafrikanischen Schwelle (Abb. 1-5) zeigt eine deutlich unterschiedliche Verteilung der jeweiligen Sippen und Verwandtschaftskreise entlang des klimaökologischen Gradienten. In Abhängigkeit der unteren

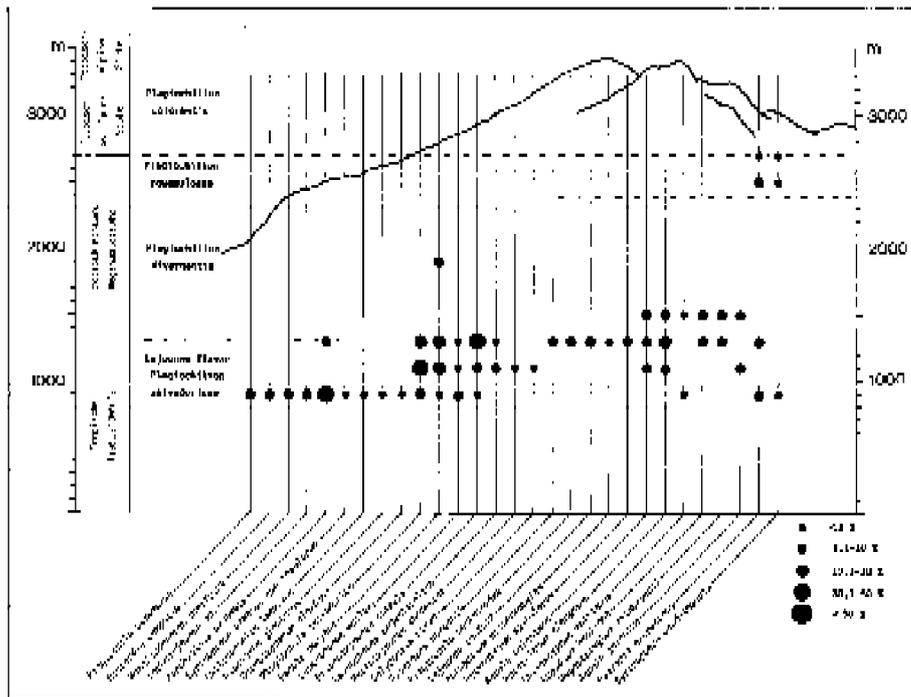


Abb. 1. Ökologische Gruppe der tropischen Tieflandstufe.

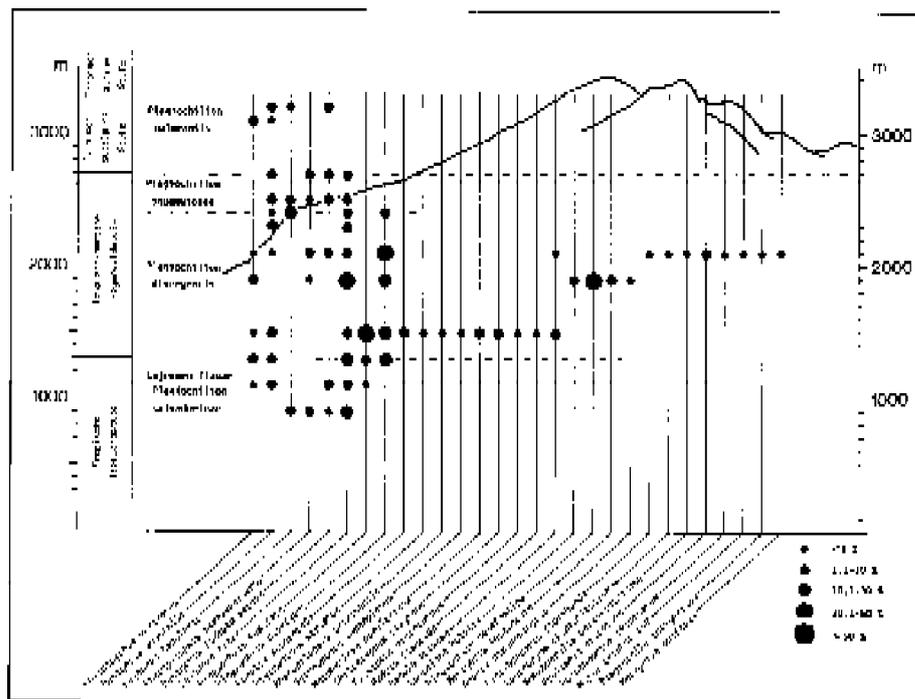


Abb. 2. Ökologische Gruppe der tropisch-montanen Regenwaldstufe.

und oberen Verbreitungsgrenze der einzelnen Sippen lassen sich vier Gruppen erkennen, die gut mit der ökologischen Höhenstufung Zentralafrikas (Hedberg 1951, Klötzli 1958, Prioul & Sirven 1981) und der Verbreitung der pflanzensoziologischen Verbände (Kürschner 1995) korrespondieren (Abb. 7). Diese vier Gruppen sind:

- eine ökologische Gruppe der tropischen Tieflandstufe (Caesalpiniaceen-Tieflandregenwälder) (Abb. 1),
- eine ökologische Gruppe der tropisch-montanen Regenwaldstufe (Abb. 2,3),
- eine ökologische Gruppe der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (Abb. 4),
- und eine ökologische Gruppe der tropisch-subalpinen und der tropisch-alpinen Stufe (Abb. 5).

Dabei zeigen nur 10 Sippen (*Bazzania decrescens*, *Chiloscyphus muricatus*, *Drepanolejeunea physaeifolia*, *Lejeunea flava*, *L. isophylla*, *L. tabularis*, *Metzgeria australis*, *M. limbato-setosa*, *Rhacopilopsis transvaaliensis* und *Syrrhopodon gaudichaudii*) eine ausgedehnte vertikale Erstreckung und treten, allerdings mit unterschiedlichen Anteilen, in fast allen Höhenstufen des Transektes auf. Alle anderen Sippen haben deutlich engere Verbreitungsschwerpunkte.

Die ökologische Gruppe der tropischen Tieflandstufe umfaßt 27 Arten (Abb. 1) aus den Verwandtschaftskreisen Hookeriaceae, Leucophanaceae und Neckeraceae (Musci), Lejeuneaceae, Plagiochilaceae und Radulaceae (Hepaticae). Charakteristische Laubmoose dieser oberen Tieflandstufe sind *Leucophanes angustifolium*, *L. mollerii*, *Lopidium hemiloma* und *Porotrichum elgongatum*, kennzeichnende Lebermoose *Marchesinia excavata*, *Plagiochila salvadorica*, *Prionolejeunea serrula*, *Radula boryana*, *R. holstiana* und *R. javanica*.

Diese Gruppe wird ab etwa 1300 m von einer tropisch-montanen Gruppe abgelöst (Abb. 2,3) die ihren Schwerpunkt in den unteren und mittleren Bergregenwäldern besitzt. Sie besteht aus 37 Sippen und wird durch Lejeuneaceae, Frullaniaceae, Metzgeriaceae, Plagiochilaceae und Radulaceae geprägt, die auch das Erscheinungsbild dieser Bergregenwälder bestimmen. Laubmoose treten zwar vereinzelt auf, erreichen aber keine höheren Anteile in dieser Höhenstufe und Gruppe.

Ab etwa 2400 m schließt sich eine Gruppe aus 39

Sippen an, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe hat. Die Vielfältigkeit der verschiedenen Waldformationen in dieser Höhenstufe (Bergbambuswälder, offene, sekundäre Bergwälder mit *Agauria salicifolia* und *Hagenia abyssinica*, die bereits zu den Offenwäldern Ost-Afrikas vermitteln, *Podocarpus-Syzygium*-Sumpfwälder auf permanent nassen Böden, vgl. Kürschner 1995) spiegelt sich auch im Bryophytenspektrum wider. In dieser Höhenstufe treten auffallend viele Laubmoose auf (*Brachymenium rigidum*, *Hylocomiopsis cylindricarpa*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *Leptodontium viticulosoides*, *Mittenothamnium reptans*, *Porotrichum molliculum*, *Zygodon intermedius* und *Z. roccatii*), die der unteren und mittleren Bergwaldstufe fehlen. Sie kennzeichnen v.a. die meist offeneren, sekundären Bergwälder. Innerhalb der primären Waldformationen dominieren zwar weiterhin Lebermoose aus den Verwandtschaftskreisen Frullaniaceae, Lejeuneaceae und Plagiochilaceae, werden hier aber zunehmend durch montane Arten abgelöst. Deutlich zurück geht der Anteil der Metzgeriaceae und Radulaceae, und nur wenige Sippen (*Chiloscyphus difformis*, *Microlejeunea africana*, *Neckera platyantha*, *Pilotrichella profusicaulis* und *Plagiochila divergens*) zeigen eine weitere vertikale Amplitude und kommen in der gesamten tropisch-montanen Regenwaldstufe vor.

Die ökologische Gruppe der tropisch-subalpinen und der tropisch-alpinen Stufe schließt sich ab etwa 2700 (2900) m an. Sie siedelt in einem, von der Einstrahlung geprägten Frostwechselklima mit heftigen Winden und nässenden, aus der feuchten montanen Regenwaldstufe aufsteigenden Treibnebeln, und umfaßt 35 Sippen (Abb. 5). Charakteristisch sind neben Lejeuneaceae und Plagiochilaceae, afroalpine und afroalpiner Vertreter der Adelanthaceae, Herbertaceae, Jungermanniaceae und Lepidoziaceae, die nur in dieser Stufe vorkommen. Unter den Laubmoosen fällt der hohe Anteil der Dicranaceae (*Bryohumbertia flavicoma*, *Campylopus hildebrandtii*, *C. nivalis*), Hypnaceae und Sematophyllaceae auf, deren goldgelb oder gelbbraun leuchtenden Polster, Filze und Decken zu den auffallenden Erscheinungen in dieser Höhenstufe gehören. Acht Sippen innerhalb der Stammeiphyten (*Adelanthus*

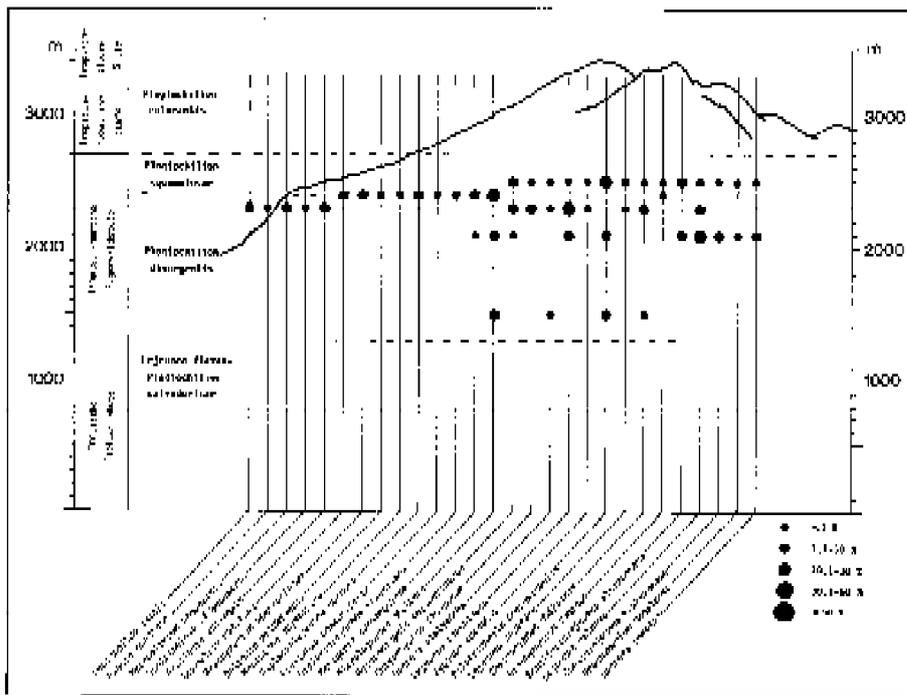


Abb. 3. Ökologische Gruppe der tropisch-montanen Regenwaldstufe.

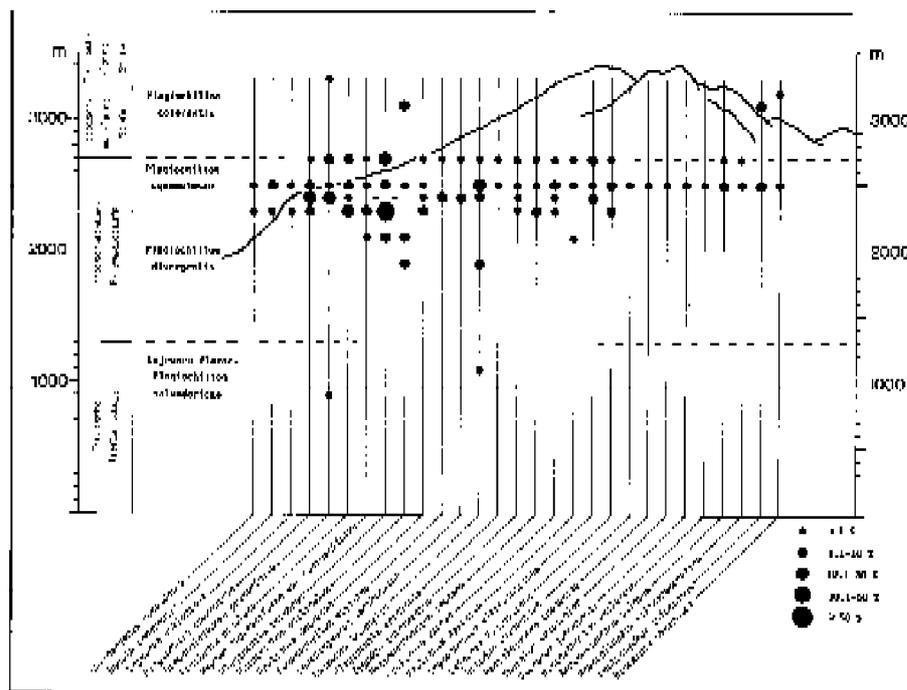


Abb. 4. Ökologische Gruppe der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe.

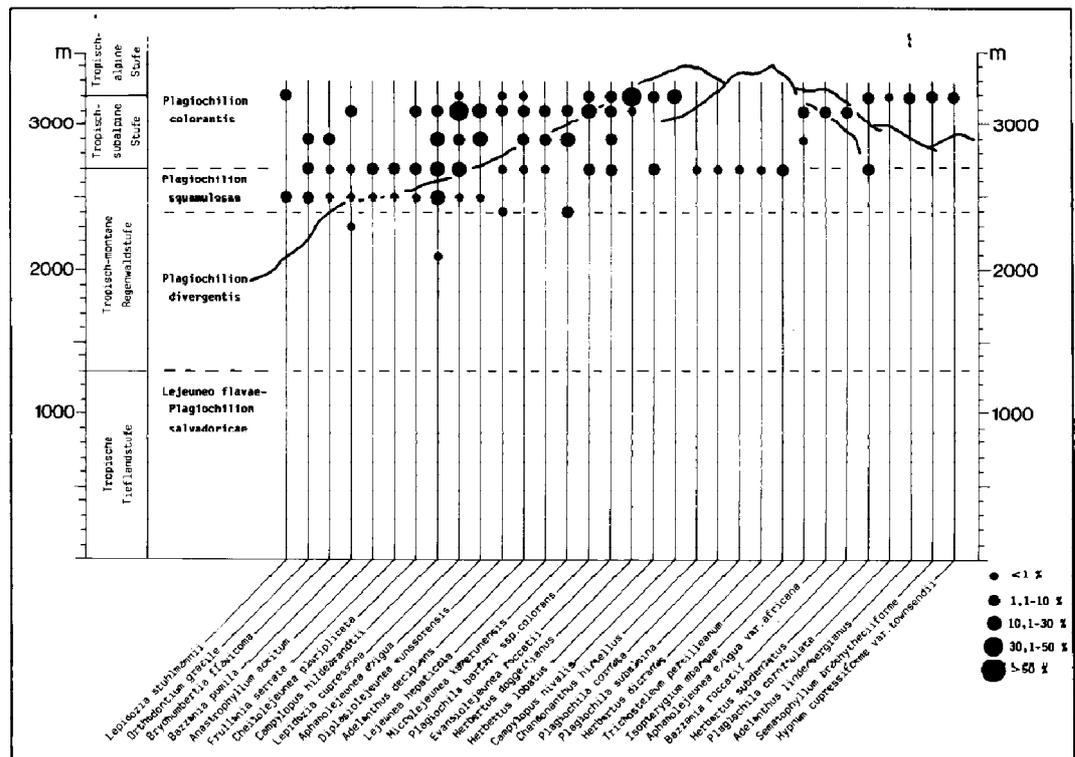


Abb. 5. Ökologische Gruppe der tropisch-subalpinen (Heidebuschwälder) und der tropisch-alpinen Stufe (*Dendrosenecio*-Subpáramo).

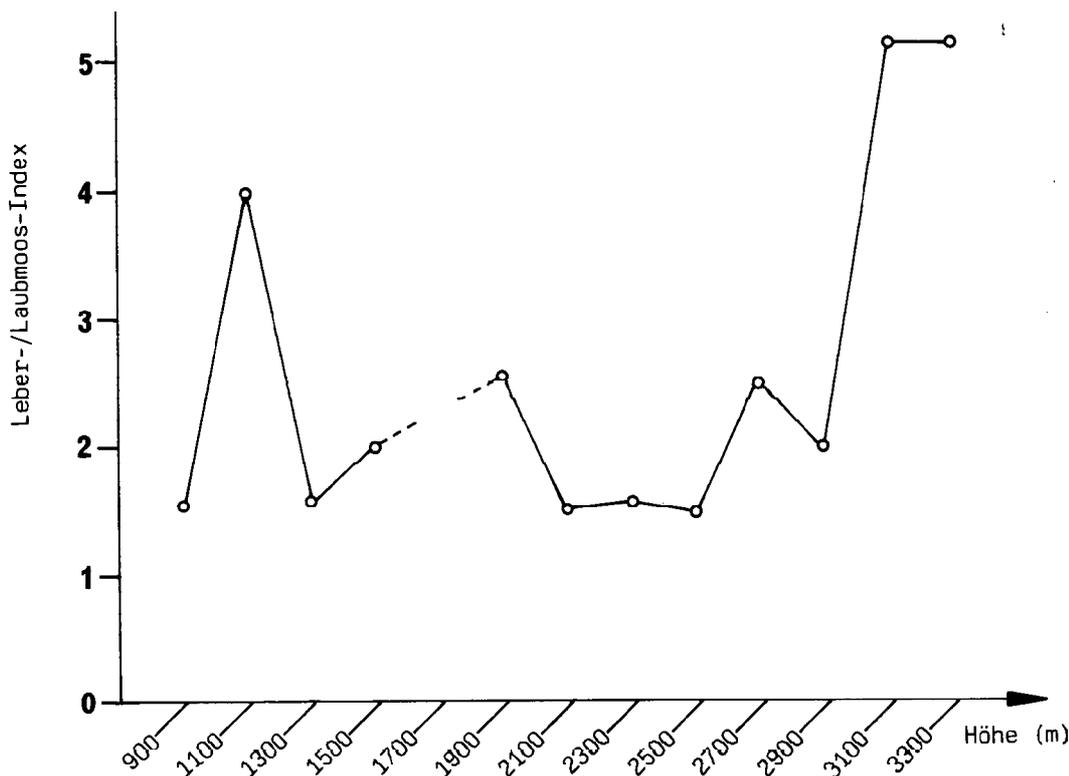
*lindenbergianus*, *Aphanolejeunea exigua* var. *africana*, *Bazzania roccatii*, *Campylopus nivalis*, *Herbertus doggeltianus*, *Hypnum cupressiforme* var. *townsendii*, *Plagiochila corniculata* und *Sematophyllum brachytheciiforme*) beschränken sich dabei in ihrer Verbreitung ausschließlich auf die tropisch-alpine Stufe.

Größere floristische Diskontinuitäten lassen sich bei dieser Ordination der Stammepiphyten bei 1300 m, 2400 m, 2700 m und, weniger stark ausgeprägt, bei 3200 m erkennen (Abb. 1-5). Dies korrespondiert weitgehend mit Angaben von Frahm (1994) und Pócs (1991). Pócs hat am Kilimandscharo solche auffallenden Änderungen im Artenspektrum in 1800 m, 2500 m und 2800 m Höhe festgestellt, und Frahm (1994) kommt bei seiner Analyse des BRYOTROP III-Transsektes, die allerdings nicht ausschließlich auf den epiphytischen Arten beruht, zu auffälligen Diskontinuitäten bei 2000 m, 2500 m und 3200 m. Dies verdeutlicht die selektive Wirkung klimaökologischer Faktoren auf das Vorkommen und die Verbreitung der Sippen in den

verschiedenen Höhenstufen.

Betrachtet man das Verhältnis von Leber- zu Laubmoosen (Leber-/Laubmoos-Index, Abb. 6) das allgemein als ein Maß für die Ozeanität bzw. Feuchtigkeit eines Untersuchungsraumes gilt (Frahm 1987, 1994, van Reenen & Gradstein 1983), liegt dieses im Höhen transekt am Ostrand des Kongobeckens und des Schwellenrandes zwischen 1,5 und 2,6 (Abb. 6). Zwei Bereiche fallen aber durch deutlich höhere Werte auf: die Region um Irangi (Mt. Ilimo), die einen Übergangsbereich zwischen der oberen tropischen Tieflandstufe und der unteren tropisch-montanen Bergwaldstufe darstellt, und der Übergangsbereich von der tropisch-subalpinen zur tropisch-alpinen Stufe am zentralafrikanischen Schwellenrand.

Bei Irangi (Mt. Ilimo) ist das Verhältnis in 1100 m Höhe deutlich in Richtung Lebermoose verschoben (Index 4,0). Diese Dominanz von Lebermoosen im Epiphytenspektrum ist auf die Lage dieses Aufnahmepunktes im Masisi-Niederschlagszentrum zurückzuführen, das mit 2650 m Jahresniederschlag an 243 Regentagen eine der



**Abb. 6.** Leber-/Laubmoos-Index der Stammepiphyten im Höhen transekt am Ostrand des Kongobeckens und den angrenzenden Gebirgsstöcken.

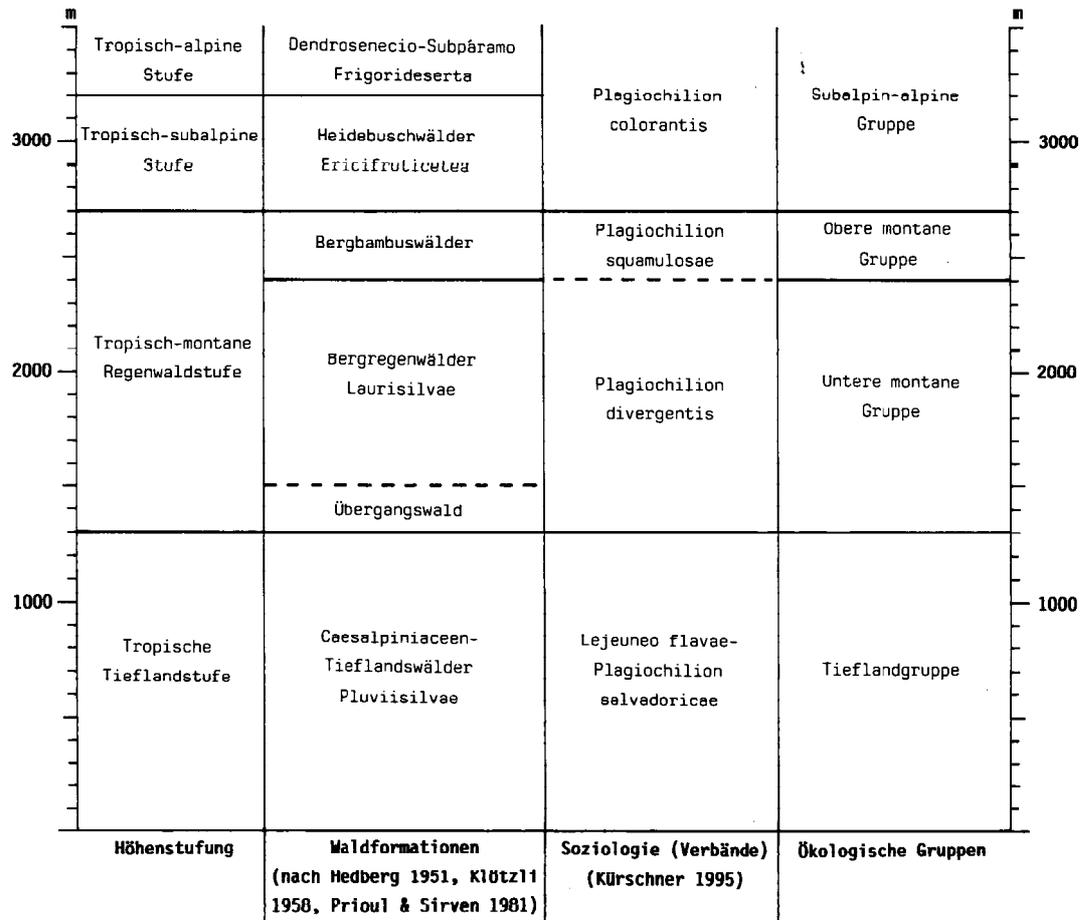
regenreichsten (feuchtesten) Regionen im östlichen Kongobecken ist (Dieterlen 1978). Im Übergangsbereich von der tropisch-subalpinen zur tropisch-alpinen Stufe erreicht der Leber-/Laubmoos-Index 5,3 (Abb. 6). Hier trifft die feuchte, äquatoriale Westdrift auf den hoch aufragenden Schwellenrand (Mt. Kahuzi). Infolge dieses Staueffekts bildet sich am Grabenrand ein Kondensationsniveau mit ausgiebigen Steigungsregen der sich adiabatisch abkühlenden Luftmassen. Das Abfließen dieser feuchten Wolken wird aufgrund des Reliefs und durch eine Gegenströmung (SO-Passat Ost-Afrikas) verhindert und bedingt den Lebermoosreichtum dieser Höhenstufe, in der es zur Ausbildung kompakter, bis 60 cm im Durchmesser erreichende "Moosbälle" kommt (Kürschner 1995).

Damit wird ein, in tropischen Gebirgen und Regenwäldern allgemein zu beobachtender Trend, die Dominanz von Lebermoosen, deren Anteil mit zunehmender Höhe steigt, bestätigt (Frahm 1987,

Kürschner 1990, van Reenen & Gradstein 1983). Diese floristische Höhengliederung (Ordination) der Stammepiphyten im Höhen transekt am Ostrand des Kongobeckens zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit der bekannten ökologischen Stufenfolge, der Zonierung der verschiedenen Waldformationen und der vertikalen Ausdehnung der epiphytischen Moosverbände (Abb. 7). Durch sie lassen sich Sippen der unterschiedlichsten Verwandtschaftskreise in ökologischen Gruppen zusammenfassen, deren Ausdehnung durch klimaökologische Faktoren begrenzt wird. Vielfach zeigen sie gleiche oder ähnliche funktionell-adaptive Anpassungsmechanismen, denen eine wichtige Rolle bei der Einnischung zukommt.

#### Danksagung

Die Untersuchung wurde im Rahmen des BRYOTROP III-Projektes in Zaire und Rwanda durchgeführt. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle



**Abb. 7.** Höhenstufung und floristische Höhengliederung am Ostrand des Kongobeckens und den angrenzenden Gebirgsstöcken.

Unterstützung. Mein besonderer Dank geht an Herrn H. Hinkel (Mainz, Kigali) für die Gastfreundschaft in Kigali (Rwanda) und seine Unterstützung der Geländearbeiten, sowie an Mankota Ma Oyisenzo (Bukavu), Directeur General de l'Institut Zarois pour la Recherche en Sciences Naturelles, B. Steinhauer-Burkart (Bukavu), Directeur Régional de l'Institut Zarois pour la Conservation de la Nature (IZCN/GTZ), Bakinahe Nt Stanislas (Bukavu), Conservateur Principal IZCN Parc National de Kahuzi-Biega, Ndumbo Kilundu und Ndumbo Bonny (Station Irangi). Für die Identifizierung der zahlreichen Belege bin ich den folgenden Kollegen und Kolleginnen zu besonderem Dank verpflichtet: H. Ando, W.R. Buck, M.A. Bruggeman-Nannenga, J. Enroth, E. Fischer, J.-P. Frahm, S.R. Gradstein, R. Grolle, S. Orban, T. Pócs, P. Sollman, D.

Touw, J. Vána und K. Yamada. Ganz besonders dank ich meinen Reisebegleitern J.-P. Frahm, E. Fischer, W. Frey, R. Löscher und T. Pócs für die Unterstützung während der Geländearbeiten.

#### Literaturverzeichnis

**Dieterlen, F. 1978:** Zur Phänologie des äquatorialen Regenwaldes im Ost-Zaire (Kivu). Dissertationes

- Botanicae 47: 1-111
- Enroth, J. 1990:** Altitudinal zonation of Bryophytes on the Huon Peninsula, Papua New Guinea. *Tropical Bryology* 2: 61-90.
- Frahm, J.-P. 1987:** Struktur und Zusammensetzung der epiphytischen Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. Beihefte zur Nova Hedwigia 88: 115-141.
- Frahm, J.-P. 1990:** The altitudinal zonation of bryophytes on Mt. Kinabalu. *Nova Hedwigia* 51: 133-149.
- Frahm, J.-P. 1994:** Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 2. The altitudinal zonation of the bryophytes on Mt.Kahuzi, Zaire. *Tropical Bryology* 9: 153-167.
- Frahm, J.-P. & S.R. Gradstein 1991:** An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- Gradstein, S.R. & J.-P. Frahm 1987:** Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des Bryotrop-Transektes in NO-Peru. Beihefte zur Nova Hedwigia 88: 105-114.
- Hedberg, O. 1951:** Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk Botanisk Tidskrift* 45: 140-202.
- Klötzli, F. 1958:** Zur Pflanzensoziologie des Südhanges der alpinen Stufe des Kilimandscharo. *Berichte des Geobotanischen Forschungsinstituts Rübel in Zürich* 1957: 33-59.
- Kürschner, H. 1990:** Höhengliederung (Ordination) von epiphytischen Laub- und Lebermoosen in Nord-Borneo (Mt. Kinabalu). *Nova Hedwigia* 51: 77-86.
- Kürschner, H. 1995:** Epiphytische Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). *Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda* Nr. 4. *Nova Hedwigia* 61 (im Druck).
- Pócs, T. 1991:** The altitudinal distribution of Kilimanjaro bryophytes. Abstract, AEFTAT Conference, Malawi.
- Prioul, C. & P. Sirven 1981:** Atlas du Ruanda, 23 tabl. Kigali, Paris, Nantes.
- Ramensky, L.G. 1930:** Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 18: 269-304.
- Reenen, G.B.A. van & S.R. Gradstein 1983:** Studies on Colombian Cryptogams XX. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 163-175.
- Richards, P.W. 1952:** The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge.
- Whittaker, R.H. 1967:** Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42: 207-264.