

Heimo Rainer

Die Palmen des Siragebirges und angrenzenden Tieflandes im östlichen Perú

OÖLM LINZ



+XOM4136500

herausgegeben von
Wilfried Morawetz & Hans Winkler



Österreichische Akademie der Wissenschaften

Wien 1995

Photographie am Titelblatt von Wilfried Morawetz. - Heimo Rainer (Mitte), seine Frau Claudia und Christian Listabarth nach der erfolgreichen 1-tägigen Ernte von zwei Blütenstandsknospen von *Oenocarpus bataua*. Der einen wurde bereits die Spatha entfernt, die andere ist noch geschlossen. Das Bild wurde im Inneren der Hütte des Sira-Hauptlagers aufgenommen.

Der vorliegende Band ist eine Diplomarbeit an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien. Betreut wurde die Arbeit durch Prof. Dr. Wilfried Morawetz.

Heimo RAINER: The Palms of the Sira mountains and adjacent lowlands of eastern Perú

ISBN 3-7001-2172-5, Biosystematics and Ecology Series No 8, Austrian Academy of Sciences Press; edited by Wilfried Morawetz, Institute of Botany, University of Leipzig, D-04103 Leipzig, Johannisallee 21-23, Germany, & Hans Winkler, Research Centre for Biosystematics and Ecology, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Austria

Heimo RAINER: Die Palmen des Siragebirges und angrenzenden Tieflandes im östlichen Perú

ISBN 3-7001-2172-5, Biosystematics and Ecology Series No 8, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; herausgegeben von Wilfried Morawetz, Institut für Botanik der Universität Leipzig, D-04103 Leipzig, Johannisallee 21-23, Deutschland, & Hans Winkler, Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie, A-1030 Wien, Kegelgasse 27/2, Österreich

Anschrift des Verfassers: Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich.

© 1995 Austrian Academy of Sciences

I 93125/8

Printed in Austria by A. Riegelnik

Nov. Nr. - 954 | 1996

Palmen sind in jeder Hinsicht ein schwieriges Terrain. Die kleinen sind schwer zu finden, die großen schwer zu herbarisieren und die stacheligen im Feld kaum zu bewältigen. Dementsprechend gibt es wenig Vergleichsmaterial in den Herbarien, woraus wiederum eine nur sehr vorläufige Systematik der Gattungen und Arten resultiert. Über Ökologie und Wuchsformen wurde auch erst in Anfängen berichtet. Lediglich die gärtnerisch interessanten Zierformen sind vielfach in Kultur.

Der insgesamt doch recht geringe Kenntnisstand ist umso erstaunlicher, als Palmen eines der wichtigsten Floren- und Strukturelemente der tropischen und subtropischen Wälder darstellen. Mehr Wissen über sie würde mehr Wissen über grundsätzliche evolutionäre und ökologische Vorgänge im Regenwald bedeuten. Neben dem biologischen Interesse an Palmen steigt auch ihre wirtschaftliche Bedeutung ständig. Damit sind nicht nur traditionell verwendete Palmen gemeint. Besonders die noch wenig bekannten wilden Arten bergen ein enormes Potential für zukünftige Nutzung in sich, das jedoch erst nach und nach entdeckt werden muß.

Im Lichte dieser Umstände erscheint es besonders bemerkenswert, daß in der vorliegenden Arbeit alle Palmen vom Tiefland bis in die paramo-ähnlichen Höhenregionen des weitgehend unerforschten Sira-Gebirges erfaßt, dokumentiert und gesammelt wurden. Die Ergebnisse werden im internationalen Kontext verglichen und kompetent interpretiert. Damit wird zum ersten Mal eine solche umfassende, gebietsgeschlossene ökologisch-systematische Bearbeitung einer lokalen Palmenflora in den Neotropen vorgestellt. Ohne dem Leser vorgreifen zu wollen, zeigt sich in allen Bereichen eine liebevolle, detaillierte Behandlung des Themas, der zwei lange, ereignisreiche Peruaufenthalte vorausgingen. Viele der Beobachtungen geben zusätzlichen Stoff für Taxonomen, Ökologen und Vegetationskundler.

Die vorliegende Studie wurde im Rahmen des peruanisch-österreichischen Sira-Projekts begonnen, das durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich großzügig finanziert (Nr. P6399-BIO; zusätzlich auch durch P8297-BIO und P09664-BIO) und durch Prof. Friedrich Schaller umsichtig betreut wurde. Fortgeführt wurde die Studie am Institut für Botanik der Universität Wien und an der Forschungsstelle für Biosystematik und Ökologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften. Ihnen wird hier für die logistische und finanzielle Unterstützung gedankt. Auch vielen Kollegen, unter ihnen Dr. Manfred Aichinger, Dr. Martin Henzl, Dr. Christian Listabarth, Dr. Bruno Wallnöfer und dem Museo de Historia Natural "Javier Prado" von der Universidad Nacional de San Marcos in Lima/Peru gebührt ganz besonderer Dank für die Hilfe beim Zustandekommen dieses schwierigen Projekts. Jedoch wäre die Unternehmung nie gelungen, hätte nicht die biologische Station "Panguana" zur Verfügung gestanden und die Familie "Modena" vor Ort Unterstützung gewährt. Weiters gilt der Dank Dr. Andrew Henderson (NY Botanical Garden) und Dr. John Dransfield (Royal Botanic Gardens Kew) für die Mithilfe bei der Bestimmung der Palmen. Dr. Martin Röser hat bei der Redaktion des Textes ganz wesentliche Hilfe geleistet.

Dem Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften sei für die großzügige Ausstattung des Buches gedankt.

Einleitung und Zielsetzung	1
1 Das Untersuchungsgebiet	3
1.1 Geographische Lage	3
1.2 Relief	4
1.3 Bodenzusammensetzung und -beschaffenheit	5
1.4 Geologie	6
1.5 Klima	9
1.6 Der Transekt	10
1.7 Vegetation	14
1.7.1 Vegetation Südamerikas	14
1.7.2 Vegetationsbeschreibungen für Perú	14
1.7.3 Vegetation des Untersuchungsgebietes	16
1.7.3.1 Tieflandregenwald	19
1.7.3.2 Submontaner Regenwald	26
1.7.3.3 Montaner Regenwald	32
1.7.3.4 Elfenwald	36
2 Systematik und Klassifikation der Palmen	38
2.1 Großgruppierung der Monokotylen	38
2.2 Systematik und Klassifikation der Familie	38
3 Material und Methoden	41
3.1 Daten über das Untersuchungsgebiet	41
3.2 Daten über die Palmenflora	42
3.2.1 Material	42
3.2.2 Methoden	42
4 Ergebnisse und Diskussion	45
4.1 Beschreibung der Palmengattungen/-arten	45
4.1.1 <i>Aiphanes</i>	45
4.1.2 <i>Astrocaryum</i>	49
4.1.3 <i>Attalea</i>	52
4.1.4 <i>Bactris</i>	56
4.1.5 <i>Chamaedorea</i>	64
4.1.6 <i>Chelyocarpus</i>	66
4.1.7 <i>Desmoncus</i>	67
4.1.8 <i>Dictyocaryum</i>	72
4.1.9 <i>Elaeis</i>	73
4.1.10 <i>Euterpe</i>	75
4.1.11 <i>Geonoma</i>	77

4.1.12	<i>Hyospathe</i>	92
4.1.13	<i>Iriartea</i>	94
4.1.14	<i>Mauritia</i>	96
4.1.15	<i>Oenocarpus</i>	98
4.1.16	<i>Pholidostachys</i>	103
4.1.17	<i>Phytelephas</i>	105
4.1.18	<i>Socratea</i>	108
4.1.19	<i>Syagrus</i>	110
4.1.20	<i>Welfia</i>	111
4.1.21	<i>Wendlandiella</i>	112
4.1.22	<i>Wettinia</i>	114
4.2	Vertikalverteilung der Palmen	143
4.2.1	Verteilungsmuster der Arten	143
4.2.2	Verteilungsmuster der Gattungen	146
4.2.3	Höhendifferenzierung der Palmenflora	147
4.2.3.1	Vertikalverbreitung der Palmen	147
4.2.3.2	Floristische und phytogeographische Merkmale der Vegetationsstufen	150
4.3	Wuchsformen der Palmen	154
4.3.1	Sproß	154
4.3.2	Wurzeln	160
4.3.3	Blätter und Blattkronen	160
4.3.4	Wuchsformtypen	164
4.3.5	Wuchsformen der Palmen und ihre Verteilung im Untersuchungsgebiet	165
4.3.5.1	Einstämmig wachsende Palmen	166
4.3.5.2	Mehrstämmig wachsende Palmen	168
4.3.5.3	Höhenverteilung der verschiedenen Wuchsformen	170
4.3.5.4	HD-Werte der Palmen	174
4.4	Vegetationsaufnahmen	177
4.4.1	Plot 1	177
4.4.2	Plot 2	183
4.4.3	Häufigkeit und Verteilung der Palmen in den Plots	189
4.4.4	Schichtung des Waldes in den Plots	189
4.4.5	Standortsfaktoren	190
4.4.6	Altersstruktur und Bestandesdichte der Palmen in den Vegetationsaufnahmen	191
4.4.7	Verteilung der Wuchsformen der Palmen in den Plots	193
4.4.8	Quantitativer Anteil von Palmen aus den Großgruppen der Familie	194
4.5	Bedeutung der Palmen in der Vegetation des Untersuchungsgebietes	195
4.5.1	Tierra firme-Wälder des Tieflandes	195
4.5.2	Wälder der oberen Höhenlagen	197
4.5.2.1	Wälder in Hanglagen	197
4.5.2.2	Wälder auf Verebnungen im submontanen Regenwald	201
4.5.2.3	Lichte Waldränder	201
4.5.3	Palmen in offenen Vegetationsformen	202
4.5.4	Übergangszonen zwischen überschwemmten und tierra firme-Standorten	202
4.5.5	Palmen der Wasseransammlungen	202
4.5.5.1	Kleinflächige Wasseransammlungen im tierra firme-Wald	204
4.5.5.2	Permanent und temporär überschwemmte Bereiche	204

4.5.5.3 Bach- bzw. flußbegleitende Palmenarten.....	205
4.5.6 Palmen sekundär beeinflusster bzw. gestörter Standorte.....	206
4.5.6.1 Flußufersukzessionen.....	206
4.5.6.2 Windwürfe.....	206
4.5.7 Ökologisches Verhalten und Einnischung der Palmen im Untersuchungsgebiet	207
4.5.8 Anteil der Palmen am strukturellen Aufbau der Wälder	209
4.5.9 Aufteilung der Habitats durch einstämmig und mehrstämmig wachsende Arten.	209
5 Zusammenfassung.....	211
6 Summary	216
7 Literatur	220
8 Anhänge	233
8.1 Anhang 1. Feldschlüssel für die Palmenarten des Siragebirges.....	235
8.2 Anhang 2: Pflanzenliste der Vegetationsbeschreibung	241
8.3 Anhang 3: Artenliste der Palmen.....	244
8.4 Anhang 4: Liste der Herbarbelege.....	246

Quellenverzeichnis

Einleitung

In den Jahren 1987-1988 wurde von Zoologen und Botanikern der Universität Wien ein interdisziplinäres Projekt unter der Leitung von Prof. Dr. SCHALLER (Inst. f. Zoologie) und Prof. Dr. MORAWETZ (Inst. f. Botanik) zur biologischen Erforschung eines weitgehend isolierten Vorgebirges der Anden im östlichen Perú, des Siragebirges, durchgeführt. Im Rahmen dieses Projektes wurden Themenkreise aus der Ökologie, Systematik und Biogeographie verschiedener Gruppen der Fauna und Flora dieses Gebirgsstockes behandelt: z. B. die Reptilienfauna des Siragebirges (HENZL 1991) und die Bromelienphytotelmen mit ihrer Fauna (KRÜGEL 1990, 1993). Eine Florula des Gebietes ist in Vorbereitung.

Weitere biologische Arbeiten über die Flora des Tieflandregenwaldes im Untersuchungsgebiet beschäftigten sich mit der Blütenbiologie von Unterwuchspalmen (LISTABARTH 1992) und der Ökologie ausgewählter Baumarten (JOHANN 1992).

Zielsetzung

Das Ziel der vorliegenden Diplomarbeit war es, die Palmenarten entlang eines Transekts vom Tiefland, in der näheren Umgebung der Feldstation Panguana, bis in die oberen Regionen des Siragebirges zu erfassen, deren Vertikalverteilung, Differenzierung in verschiedene Wuchsformtypen, ökologische Ansprüche und Einnischung in der primären Vegetation herauszuarbeiten.

Warum wurden Palmen als Untersuchungsobjekte gewählt?

Palmen sind im Feld schon habituell leicht zu erkennen und deshalb auch für nicht versierte Tropenbotaniker und "Einsteiger" als Untersuchungsobjekte gut geeignet. Es bestehen nahezu keine Möglichkeiten zur Verwechslung mit anderen Pflanzenfamilien. Allein einige Vertreter der *Cyclanthaceae*, besonders *Carludovica*-Arten und stammbildende *Asphondia*-Arten bzw. *Cyclanthus bipartitus*, könnten auf den ersten Blick mit Palmen verwechselt werden (vgl. Abb. 10 b). Die übrigen monokotylen Familien sind durch andersartige Blätter und nicht verholzende Sprosse, vor allem aber durch anders gestaltete Blüten bzw. Blütenstände und Früchte leicht zu unterscheiden. Zudem werden Palmen durch ihre häufig großen Dimensionen und die aufwendige Prozedur beim Zerlegen und Anfertigen von Herbarbelegen von Botanikern üblicherweise nicht gesammelt, weshalb in den meisten Herbarien nur spärliche Sammlungen vorliegen.

Die Bearbeitung der Palmen in der Flora von Perú (MACBRIDE 1960) ist derzeit die einzig verfügbare Gesamtzusammenstellung aller Arten mit morphologischen Beschreibungen der Arten für das Gebiet. Durch Neufunde (z.B. KAHN & MEJIA 1986, GENTRY 1986b), Neubeschreibungen von Arten (KAHN 1988, 1990; KAHN & MILLÁN 1992), tiefgreifende Neugruppierungen der systematischen Einheiten innerhalb der Familie (MOORE 1973a, UHL & DRANSFIELD 1987) und neuere monographische Bearbeitungen einzelner Gruppen (BALICK 1986, HENDERSON 1990, BARFOD 1991, BORCHSENIUS & BERNAL-GONZALEZ 1991, KAHN & MILLÁN 1992), ist diese Flora aber über weite Strecken bereits veraltet. MOUSSA et al. (1992) haben ein erstes Inventar der Palmenarten veröffentlicht, das sich an den Einzugsgebieten der größeren Flüsse in Perú orientiert. Die Auflistung gründet sich dabei auf die Auswertung einer Datenbank, die aufgrund der Sammlungen in peruanischen (AMAZ, CUZ, MOL, USM) und den wichtigsten internationalen Herbarien (AAU, B, BH, CAY, F, K, M, MO, NY, P, US) durch KAHN et al. (1992) erstellt worden ist. Erst kürzlich wurde eine Auflistung aller in Perú gesammelten Palmenarten publiziert (KAHN & MOUSSA 1994a), der allerdings eine Beschreibung der relevanten morphologischen Charakteristika der darin aufgeführten Palmen fehlt. Regionale Palmenfloren neueren Datums, wie sie für manche Gebiete Amazoniens bereits vorliegen (z. B. GALEANO & BERNAL 1987, GALEANO 1991), sind für Perú in vergleichbarer Weise nicht vorhanden. Bearbeitungen lokaler Palmengesellschaften hingegen wurden in einigen Gebieten des peruanischen Amazonastieflandes bereits durchgeführt (KAHN 1990, KAHN & MEJIA 1990, 1991). Die Vertikalverteilung der Palmen ausgehend vom Tiefland bis in höhere Regionen ist für Perú bisher noch nicht untersucht worden.

1 Das Untersuchungsgebiet

1.1 Geographische Lage

Das Untersuchungsgebiet liegt im östlichen Perú (Abb. 1). Es umfaßt Bereiche des Tieflandes in der Umgebung der Feldstation Panguana, und Teile des östlich daran anschließenden Siragebirges (Serranía, Cerro oder Cordillera de Sira).

Die Tieflandsbereiche und deren Wälder sind mit dem westlichen Amazonastiefland verbunden, das entlang des Río Pachitéa taschenförmig in die östlichen Vorgebirge der Anden hineinzieht.

Das Siragebirge ist den Anden östlich vorgelagert, wobei der Hauptkamm annähernd parallel zur Cordillera Oriental von Süden nach Norden verläuft. Es erstreckt sich ca. von 9° 45' bis 8° 45' S bzw. 74° 25' bis 74° 55' W. Der Hauptkamm wird von drei Gipfeln gebildet, wobei der südlichste Gipfel die größte Erhebung des Gebirgsstockes darstellt und knapp 2500 m Höhe erreicht. Über einen Sattel im Süden, der 500 m nicht überschreitet, wird das Siragebirge mit der Cordillera Oriental der Anden verbunden. Am nordwestlichen Rand trennt der Río Pachitéa bei Aguas Calientes, kurz vor der Mündung in den Río Ucayali, einen kleinen Bergstock ab, ansonsten bildet das Siragebirge eine zusammenhängende und weitgehend isolierte Erhebung.

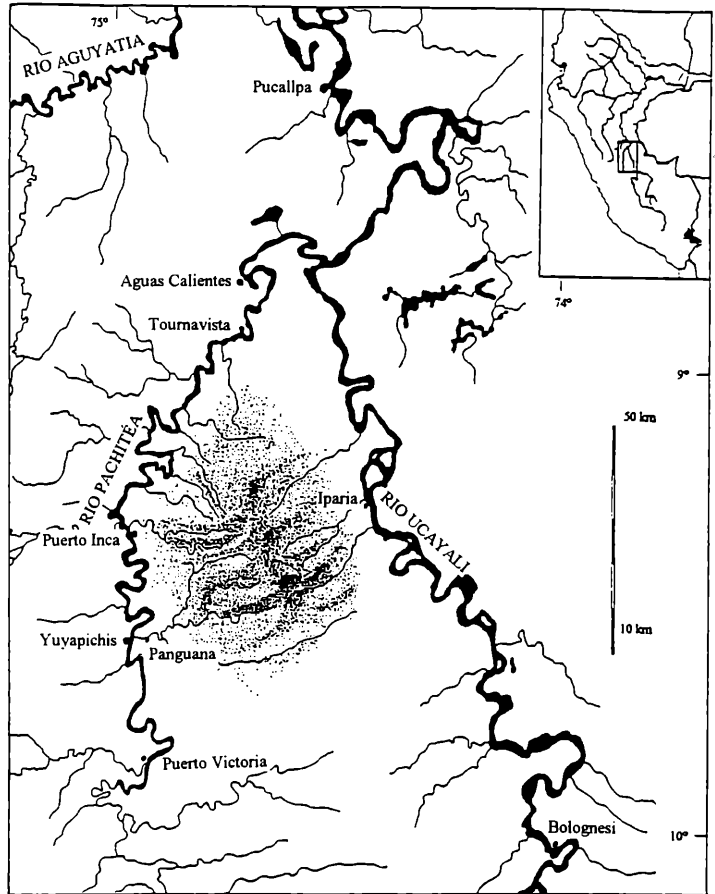


Abb. 1: Geographische Lage des Untersuchungsgebietes.
Fig. 1: Geographic location of the investigation area.

Das Siragebirge ist den Anden östlich vorgelagert, wobei der Hauptkamm annähernd parallel zur Cordillera Oriental von Süden nach Norden verläuft. Es erstreckt sich ca. von 9° 45' bis 8° 45' S bzw. 74° 25' bis 74° 55' W. Der Hauptkamm wird von drei Gipfeln gebildet, wobei der südlichste Gipfel die größte Erhebung des Gebirgsstockes darstellt und knapp 2500 m Höhe erreicht. Über einen Sattel im Süden, der 500 m nicht überschreitet, wird das Siragebirge mit der Cordillera Oriental der Anden verbunden. Am nordwestlichen Rand trennt der Río Pachitéa bei Aguas Calientes, kurz vor der Mündung in den Río Ucayali, einen kleinen Bergstock ab, ansonsten bildet das Siragebirge eine zusammenhängende und weitgehend isolierte Erhebung.

Entwässert wird das Gebirge hauptsächlich von Flüssen, die in Ost-West- bzw. West-Ost-Richtung verlaufen, und bildet somit die Wasserscheide zwischen dem Río Pachitéa im Westen und dem Río Ucayali im Osten. Der Río Yuyapichis durchzieht das Untersuchungsgebiet von Osten nach Westen, und er entspringt am westlichen Abhang des Siragebirges, unterhalb des mittleren der drei Gipfel. Im Mündungsgebiet des Río Yuyapichis in den Río Pachitéa werden bei Hochwasser immer wieder flachere Geländepartien überschwemmt, vor kurzem hat der Fluß dort auch seinen Lauf geändert.

1.2 Relief

Im Tiefland ist die Bodenoberfläche von der Umgebung der Feldstation Panguana bis zur Einmündung des Río Yuyapichis in den Río Pachitéa nur schwach wellig. Die formgebenden Faktoren sind hier aufgrund ihrer Abtragungs- und Aufschüttungstätigkeit vor allem Bäche und Flüsse. Die zahlreichen Altarme, Sandbänke und Verlandungen geben dem Tiefland seinen eigenen Charakter. Das Flußbett des Río Yuyapichis ist in seinen unteren Abschnitten stellenweise tief eingeschnitten, sodaß die Uferkante bei Panguana bis zu 9 m oberhalb des Flußgrundes liegt. Am Oberlauf wird das Bett des Río Yuyapichis \pm flach und oft direkt von steilen Bergflanken begrenzt. Im Bereich des Campamento Oro (vgl. Tab. 1) werden dadurch bei Niedrigwasser breite, ebene Bänke aus Kalkgestein freigegeben. Die Flußdynamik hat in den flacheren Bereichen des Tieflandes, vor allem im Einflußbereich der größeren Flüsse, als waldzerstörender Faktor große Bedeutung (vgl. u.a. SALO et al. 1986, KALLIOLA et al. 1987, SALO & RÄSÄNEN 1989).

Abseits vom Río Yuyapichis werden die vielen kleineren Erhebungen (letzte Ausläufer des Siragebirges) in der Umgebung der Feldstation Panguana auch während der alljährlichen 'Regenzeit' nicht überschwemmt, weshalb weite Teile des Tieflandes von tierra firme-Wald bewachsen sind. Das Siragebirge steigt in Richtung Osten anfänglich flach an, die Hänge werden mit zunehmender Entfernung vom Río Pachitéa aber rasch steiler. Kleinere Bäche sind dabei oftmals tief eingeschnitten und bilden steilwandige Täler ('Quebradas'), mit gelegentlich größeren offenen Felspartien. In höhergelegenen Bereichen führt die Steilheit des Geländes zu häufigen Hangrutschungen und Bergstürzen. Dadurch werden teilweise große Lücken in die Vegetation gerissen und ein rascher Umbruch der Pflanzendecke bewirkt (vgl. Kap. 1.7, Vegetation des Untersuchungsgebietes).

1.3 Bodenzusammensetzung und -beschaffenheit

Die Bodentypen des Tieflandes wurden durch JOHANN (1992) ausführlich dargestellt. Es herrschen hier Ablagerungen des Río Yuyapichis vor. Sie bilden ein Mosaik aus rezenten bis subrezentem Flußterrassen, die je nach ihrer Höhe, Neigung und Nähe zum Fluß bei Hochwasser bzw. starken Regengüssen mehr oder weniger lang anhaltend überschwemmt werden. Im Uferbereich des Río Yuyapichis und der zeitweise austrocknenden, kleineren Bäche treten durch ständiges Aufschütten von feinem Sand und Schotter hauptsächlich alluviale, nährstoffreiche Schwemmböden auf, die eine ausgeprägte Sekundärvegetation tragen. Flächen, die nicht überschwemmt werden, weisen braune bis rote, teils verdichtete Latosole auf. Dem Boden liegt zusätzlich eine meist wenige Zentimeter dicke Streuschicht auf, die von Feinwurzeln durchsetzt wird. Die Wurzeln dringen nicht sehr tief in den Boden ein, sondern beschränken sich auf die obersten Schichten.

Im Tiefland stellt die Wassersättigung des Bodens einen sehr wichtigen Standortfaktor für die Ausbildung verschiedener Waldtypen dar. In Mulden und bei stark verdichteten Böden läuft das Wasser auch während der 'Trockenzeit' nicht zur Gänze ab, und es bilden sich permanente Tümpel und sumpfige Standorte. Hinzu kommen temporär überschwemmte Bereiche, die vor allem während der Regenzeit unter Wasser stehen.

In höheren Regionen werden sandige Ablagerungen immer spärlicher und sind nur mehr in schmalen Streifen entlang der Flüsse vorhanden. An manchen Stellen, besonders in der Umgebung des Sira-Lagers (800 m) kommen sandige Böden, durch tektonische Vorgänge verfrachtet, auch in Kuppenlagen vor. Am häufigsten sind aber braune Latosole, die mit einer Schicht Laubstreu wechselnder Dicke überzogen sind.

In den oberen Höhenlagen des Siragebirges (ab etwa 1500 m) findet bei geeigneten Bedingungen auch eine nennenswerte Humusbildung statt, die stellenweise mehrere Dezimeter Mächtigkeit erreicht. An anderen Stellen, besonders im oberen montanen Regenwald und im Elfenwald, wird die Bodenoberfläche von umgestürzten Baumstämmen und einem dichten Gewirr aus freiliegenden Wurzeln bedeckt. Auf diese Weise entstehen dicke Schichten von vermoderndem Pflanzenmaterial und Wurzeln, die eine dichte, zwar begehbare, aber dennoch sehr instabile Auflage schaffen. Die festen Bodenschichten liegen manchmal bis über einen Meter tiefer.

1.4 Geologie

Als Grundlage für den folgenden geologischen Abriß diente eine Karte des Untersuchungsgebietes (vgl. Abb. 2), die vom Instituto Geografico Nacional (Lima, Perú) erhoben und von Ing. Figuora (Mitarbeiter des IGN) interpretierte wurde.

Das Siragebirge gehört geologisch der Subandinen Kette (F a j a S u b a n d i n a) an, die der Anden-Ostkette (C o r d i l l e r a O r i e n t a l) östlich vorgelagert ist und damit zum Amazonastiefland hin vermittelt. Die wichtigsten Deformationen, die zur Abgliederung der Subandinen Kette und damit zur Entstehung des Siragebirges führten, fanden während des Miozän-Pliozäns (Phase Quechua 3 des andinen Zyklus) vor 25-13 Millionen Jahren statt. Die beiden Gebirgszüge, Cordillera Oriental und Faja Subandina sind durch eine Verwerfung getrennt, wobei die kretazischen Sandsteine des Sira von den älteren jurassischen Einheiten der Cordillera Oriental überlagert werden (vgl. Abb. 2).

Die Schichtenfolge im Sira-Gebiet zeigt einige Besonderheiten: sowohl im Untersuchungsgebiet wie im gesamten Pachitéa-Tal sind quartäre Süßwasserablagerungen (Qpl-c, Q-c), die ansonsten große Flächen des Amazonastieflandes bedecken, recht selten. An diese Schichten schließen im Großraum des Siragebirges bunte Siltite aus dem jüngeren Tertiär (Ts-c) an, die jedoch im Untersuchungsgebiet selbst nicht vertreten sind.

Im Tiefland um Panguana treten zuerst rote, klastische Sedimente (Konglomerat, Arenit und Siltit) kontinentalen Ursprungs auf, die aus der Unterkreide und dem oberen Tertiär stammen (KTi-c). In weiterer Folge gelangen Schichten aus der frühen Unterkreide (Ks-c) an die Oberfläche, die hauptsächlich aus Quarzsandstein bestehen, und Einschübe von Konglomeraten und roten Lutiten aufweisen.

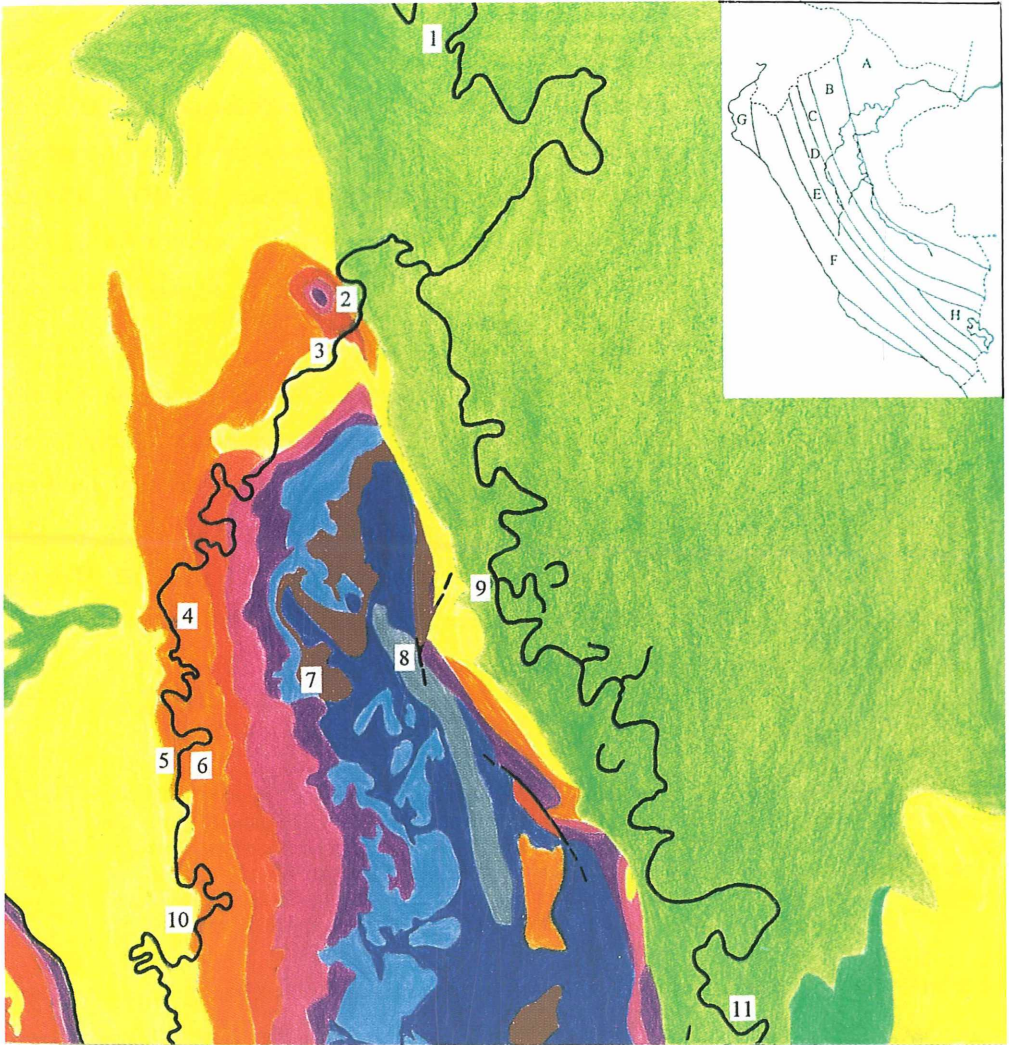
gegenüberliegende Seite / opposite page

Abb. 2: Geologische Karte des Untersuchungsgebietes, nach einer Vorlage des Instituto Geographico Nacional (Lima, Perú). Für die Signaturen der einzelnen geologischen Einheiten vgl. Text.

Fig. 2: Geological map of the investigation area, modified after the geological map of Perú from the Instituto Geografico Nacional (Lima, Perú). For the abbreviations of the geological units see text.

Übersichtskarte (main map): 1 - Pucallpa; 2 - Aguas Calientes; 3 - Tournavista; 4 - Puerto Inca; 5 - Yuyapichis; 6 - Panguana; 7 - Sira-Lager; 8 - Hauptgipfel des Siragebirges (summit of the Sira mountains); 9 - Iparia; 10 - Puerto Victoria; 11 - Bolognesi.

Nebenkarte (insert): Gesamtkarte der geologischen Großeinheiten von Perú (overview of the main geological units in Perú): **A** - Llano Amazonico; **B** - Faja Subandina; **C** - Cordillera Oriental; **D** - Zona Interandina; **E** - Cordillera Occidental; **F** - Zona Parandina; **G** - Cordillera de la Costa; **H** - Cuenca del Titicaca.



Paläozoikum		Mesozoikum				Känozoikum				
Pali		Karbon/ Perm	Trias	Jura	Kreide		Tertiär	Quartär		
	CP	TR-Jim	Jms-c	Ki	Kms	Ks-c	KTi-c	Ts-c	Qpl-c	Q-c

Das Untersuchungsgebiet

Durch eine Meeresstransgression, die im Barrème (vor etwa 120 Mill. J.) einsetzte, entstanden marine Ablagerungen, bestehend aus basischem und saurem Sandstein, Dolomit, Konglomeraten und Siltiten (Kms).

Durch zwei winkelige Störungen werden geologisch ältere Schichten überdeckt: eine Schichtenfolge stammt aus der unteren Kreide (Ki), ist hauptsächlich marinen Ursprungs und besteht aus Orthoquarzit, Lutiten, Mergeln, Kalkstein und Sandstein; die zweite Überlagerung wird von molassischen Sedimenten des oberen Jura (Jms-c) gebildet, die aus Kalken und Mergeln bestehen und deren Entstehung mit der Auffaltung der Anden verknüpft sind. Marine Sedimente aus dem Trias und der oberen Jura (TR-Jim) nehmen nach Osten hin ab, wo hauptsächlich evaporitische Gesteine vorherrschen.

In den oberen Regionen des Siragebirges gelangen Schichten an die Oberfläche, die aus dem Karbon und Perm stammen (CP). Sie bestehen vorwiegend aus molassischen Sedimenten sowohl marinen als auch kontinentalen Ursprungs, die von Kalkstein, untermischt von Lutit und Mergel, überlagert werden. An den höchsten Erhebungen des Sira treten die geologisch ältesten Gesteine zutage, die aus dem jüngeren Paläozoikum stammen (Pali), wobei ein Alter von 1000-600 Millionen Jahren angegeben wird. Diese Schichten werden von Schiefer, Phyllit, granitischen bis ultrabasischen Plutoniten und Migmatit aufgebaut.

1.5 Klima

Das Untersuchungsgebiet liegt im Übergangsbereich der äquatorialen Zone zur tropischen Sommerregenzone (WALTER & BRECKLE 1991). Es herrscht ein ausgeprägtes 'Tageszeitenklima', in dem die tägliche Temperaturschwankung größer ist als die Differenz der monatlichen Temperaturmittel. Um das lokale Klima des Untersuchungsgebietes mit anderen Regionen des Kontinents vergleichen zu können, werden die Klimadaten in Abb. 3 nach dem Schema von WALTER (1973) dargestellt (zur Erhebung der Daten siehe Kap. 3.1, Material und Methoden).

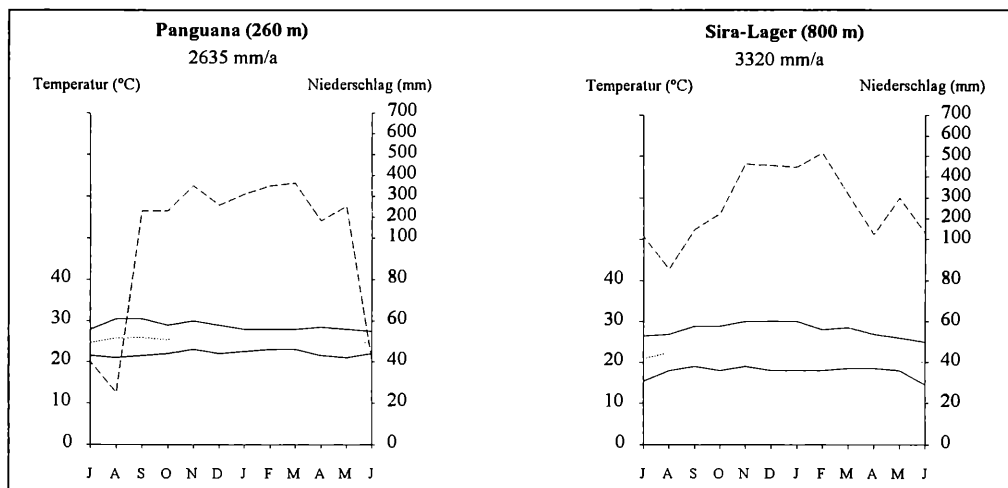


Abb. 3: Klimadiagramme der Stationen Panguana im Tiefland und des Sira-Lagers in der submontanen Vegetationsstufe. Durchgezogene Linien: (gemittelte) minimale bzw. maximale Tagestemperatur; gepunktete Linien: mittlere Tagestemperatur; strichlierte Linien: Niederschlagswerte.

Fig. 3: Climatic diagrams of Panguana in the lowlands and of the Sira-camp in the submontane vegetation zone. lines: average of minimum and maximum daily temperature respectively; dotted lines: average daily temperature; broken lines: absolute precipitation.

Im Untersuchungsgebiet vollzieht sich mit zunehmender Höhe eine charakteristische Änderung des Klimas. Die alljährliche Trockenzeit, die im Tiefland deutlich ausgeprägt ist, verliert in größeren Höhenlagen an Bedeutung und fällt ab etwa 1000 m nahezu gänzlich aus. Hier befindet sich auch die Grenze zwischen dem submontanen und montanen Regenwald.

Im Tiefland können zwei deutlich getrennte Perioden unterschieden werden: eine 'Trockenzeit' (Verano) in den Monaten Juli bis September und eine 'Regenzeit' (Invierno) von Dezember bis Februar. In manchen Jahren wird die Regenzeit im Oktober von einer zweiten Schönwetterperiode (Veranito) mit wenig Niederschlag unterbrochen. Im Juni fallen während der Trockenzeit häufig kalte Südwinde (friados) ein.

Die monatlichen Niederschläge sind im Tiefland ungleichmäßig verteilt, wobei auch der Lage des Untersuchungsgebietes im Windschatten des Siragebirges (vgl. Abb. 1) Bedeutung zukommt. In drei Monaten des Jahres liegen die Niederschlagsmengen unter 100 mm (Juni bis August), mit dem geringsten Niederschlag im August (25 mm im August 1982). Die höchsten Werte liegen bei etwa 350-360 mm in den Monaten November, Februar und März (362 mm im März 1982). Im Sira-Lager fallen die Werte während des ganzen Jahres nur im August unter 100 mm (85 mm im April 1988); im Februar erreichen sie Spitzenwerte von über 500 mm (515 mm im Februar 1988). Nach oben hin nehmen die Niederschläge weiter zu, sind aber nur unzureichend bekannt. Die höchsten gemessenen Werte liegen im Bereich des Pato Rojo (1050 m) bei etwa 600 mm, im Bereich des Laguna-Lagers (1560 m) bei über 700 mm pro Monat. Die geringsten Niederschlagsmengen überschreiten in diesen Höhenlagen aber immer 100 mm pro Monat.

Die tiefsten Temperaturen liegen auf der Höhe des Sira-Lagers deutlich unter denen des Tieflandes (14,5°C gegenüber 21°C), während die höchsten Temperaturen ähnliche Werte erreichen (30°C bzw. 30,5°C). Im Elfenwald (oberhalb von 1800 m) sinkt die Temperatur während der Nacht gelegentlich auf 0°C oder tiefer. Die täglichen Temperaturschwankungen werden mit zunehmender Höhe größer, sind im Bereich des Sira-Lagers noch annähernd gleich wie im Tiefland (8°C bzw. 7°C), erreichen im Gipfelbereich aber bis zu 20°C. In höheren Lagen bewirken die tieferen Temperaturen, gekoppelt mit den größeren Niederschlägen zudem häufige Nebel- und Wolkenbildungen. So ist die Gipfelregion des Siragebirges fast täglich ab 10 Uhr von einer dichten Wolkendecke eingehüllt.

1.6 Der Transekt

Der Transekt (Abb. 4), entlang dessen die Vertikalverteilung der Palmen untersucht wurde, verläuft in einem insgesamt ca. 40 km langen Weg von der Feldstation Panguana im Tiefland (260 m) bis zum Campamento Peligroso (ca. 1560 m). Darüber hinaus führt der Weg an einem weiteren Lager (Oberstes Lager, 1790 m) vorbei bis zum mittleren Gipfel des Siragebirges in etwa 2240 m Höhe.

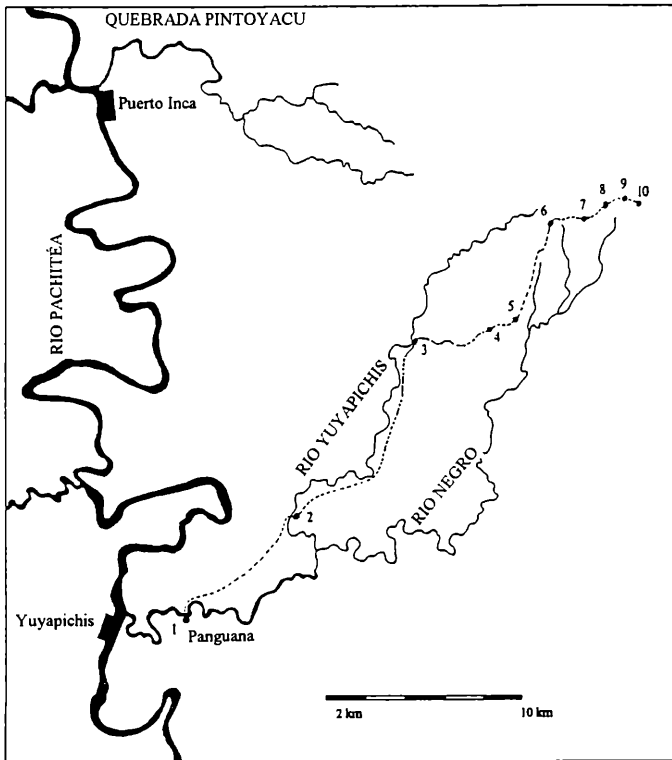


Abb. 4: Verlauf des Transekts von Panguana bis zum mittleren Gipfel des Siragebirges.

Fig. 4: Course of the transect from Panguana to the middle peak of the Sira mountains.

- 1 - Panguana; 2 - Casa Don Victor; 3 - Campamento Oro; 4 - Casa Campa; 5 - Sira-Lager; 6 - Pato Rojo; 7 - Laguna-Lager; 8 - Campamento Peligroso; 9 - Oberstes Lager (last camp); 10 - mittlerer Gipfel (middle peak).

Tab. 1: Geographische Lage und Höhenangaben zu den Lagern entlang des Transekts.

Tab. 1: Geographical position and elevation data for the camps along the transect.

Stationen	geographische Koordinaten	Höhenlage (m.ü.M.)
Feldstation Panguana (1)	9° 27' S, 74° 46' W	260
Casa Don Victor (2)	9° 34' S, 74° 53' W	300
Campamento Oro (3)	9° 29' S, 74° 50' W	360
Casa Campa (4)	9° 29' S, 74° 48' W	670
Sira-Lager (5)	9° 28' S, 74° 47' W	800
Pato Rojo (6)	9° 27' S, 74° 46' W	1080
Laguna-Lager (7)	9° 26' S, 74° 45' W	1380
Campamento Peligroso (8)	9° 25' S, 74° 44' W	1560
Oberstes Lager (9)	9° 25' S, 74° 44' W	1790
mittlerer Gipfel des Siragebirges (10)	9° 25' S, 74° 43' W	2240

Ausgehend von P a n g u a n a, dem Hauptstützpunkt für die Untersuchungen am Tieflandregenwald, verläuft der Weg entlang des Río Yuyapichis flussaufwärts in Richtung Nordosten, zur C a s a D o n V i c t o r. Das Relief zwischen Panguana und der Casa Don Victor ist stark gegliedert. Der Weg quert mehrere, zum Teil permanent wasserführende Bäche ('Quebradas'), zwischendurch sind einige langgezogene, stetig ansteigende Partien eingestreut.

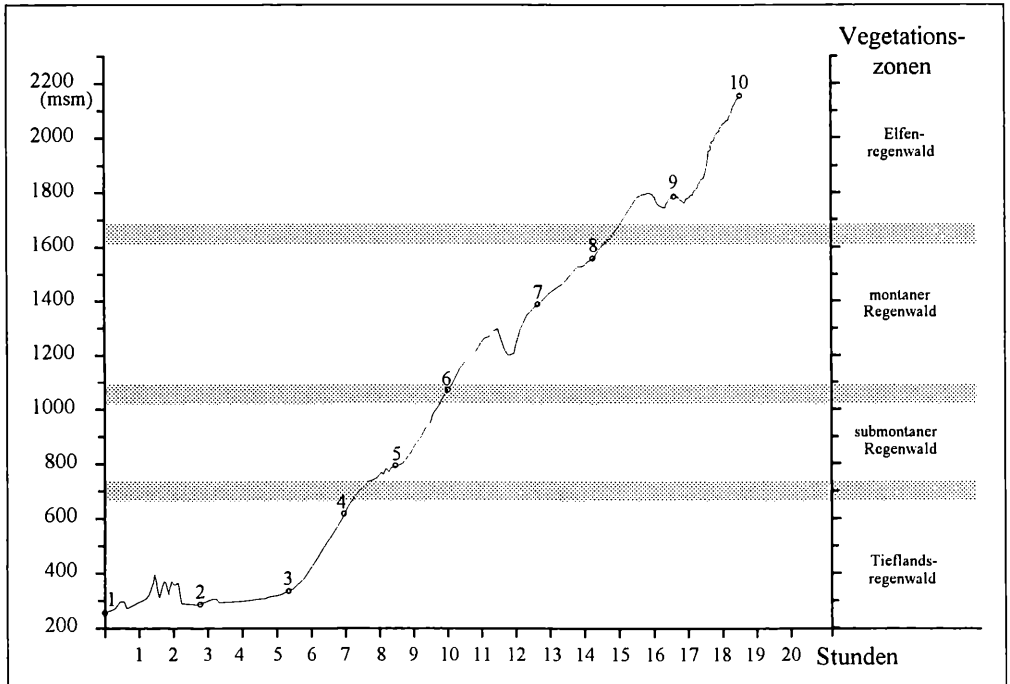


Abb. 5: Verlauf des Transekts in den einzelnen Vegetationszonen (aus HENZL 1991). Die Übergangsbereiche zwischen den einzelnen Vegetationszonen sind gepunktet dargestellt.

Fig. 5: Course of the transect within the four vegetation zones (from HENZL 1991). Transitional zones between the vegetation zones marked by dotted bands.

1 - Panguana; 2 - Casa Don Victor; 3 - Campamento Oro; 4 - Casa Campa; 5 - Sira-Lager; 6 - Pato Rojo; 7 - Laguna-Lager; 8 - Campamento Peligroso; 9 - Oberstes Lager; 10 - mittlerer Gipfel.

Von der Casa Don Victor aus führt der Weg mehr oder weniger parallel zum linksseitigen Ufer des Río Yuyapichis bis zum C a m p a m e n t o O r o, einem nur sporadisch benutzten Goldgräber-Camp. Das Gelände entlang des Río Yuyapichis ist meist flach, wird mit zunehmender Entfernung vom Bach steiler und von Einmündungen mehrerer kleiner Zuflüsse unterbrochen. Vom Campamento Oro an verläßt der Weg den Fluß und führt nach Osten, einen Bergkamm hinauf, über die C a s a C a m p a, einer aufgelassenen Chacra (= Pflanzung der Campa-Indianer), zum S i r a - L a g e r. Dabei passiert man zwischen 600 und 800 msm den Über-

gangsbereich zwischen Tiefland- und submontanen Regenwald. Das Sira-Lager war auf einer kleinen Hügelkuppe angelegt und diente während der gesamten Feldarbeit als Hauptstützpunkt. Im Westen und Osten wird diese Kuppe von zwei kleinen, permanent Wasser führenden Bächen gesäumt. Nach Süden hin begrenzt eine steil abstürzende Felswand den Hügel. Vom Sira-Lager führt der Weg durch dichten montanen Regenwald, mit häufig eingestreuten Umbruchslücken, zum P a t o R o j o; ungefähr in dieser Höhe vollzieht sich auch der Wechsel vom submontanen zum montanen Regenwald (vgl. Abb. 5). Weiter aufwärts gelangt man durch teilweise sehr niederwüchsigen Wald zu einer Kuppe auf etwa 1330 m, die von einer verbuschten, xeromorphen Vegetation ('Colorado'; vgl. Kap. 1.7.3.3, Vegetationsbeschreibung) bestanden ist. Anschließend an diese kleine Erhebung führt der Weg steil abwärts in eine Senke (ca. 1220 m), die von einem kleinen Bach durchzogen wird, der in Richtung Río Negro entwässert. Nach einem neuerlich steilen Anstieg erreicht man schließlich das L a g u n a - L a g e r, das neben einem permanenten Tümpel, am Rand eines großflächigen Windbruches errichtet worden war. Oberhalb des C a m p a m e n t o P e l i g r o s o, vorbei am O b e r - s t e n L a g e r gelangt man durch niederwüchsigen Elfenwald bis auf den mittleren der drei Gipfel des Siragebirges. Die zwei höchstgelegenen Punkte des Transekts, das Oberste Lager und der Gipfel, konnten allerdings nicht mehr erreicht werden.

1 7 Vegetation

1.7.1 Vegetation Südamerikas

Eine erste umfassende Darstellung der Vegetationsverhältnisse von Südamerika wurde von HUECK (1966) präsentiert. Die Wälder des Untersuchungsgebietes würden in dieser Klassifikation in die beiden Kategorien 'andennahe Hylää' (Tieflandregenwald) und 'peruanische Wälder der Anden-Osthänge', mit oberer und unterer Montaña und den Ceja-Gehölzen, fallen. Die zwei derzeit vorliegenden Vegetationskarten, die den ganzen Kontinent umfassen (UNESCO 1980, 1981, HUECK & SEIBERT 1981), bieten für das Untersuchungsgebiet, wegen ihres großen Maßstabes, eine nur grobe Darstellung der Vegetationsverhältnisse.

Die Karte von HUECK & SEIBERT (1981) gliedert die Vegetation des Untersuchungsgebietes in drei Bereiche: (i) das Tiefland, als zur westlichen bzw. andennahen Hylää gehörend, (ii) die unteren bis mittleren Höhenlagen des Siragebirges, als Wälder der mittleren Anden-Osthänge und (iii) die am höchsten gelegenen Gebiete des Sira, als Ausläufer der 'andinen Hochgebirgsvegetation ohne nähere Gliederung'

Die Karte der UNESCO (1980) wurde anhand abiotischer Faktoren erstellt (mittlere Temperatur im kältesten Monat, Höhe über dem Meer und jährliche Niederschläge). Das Untersuchungsgebiet fällt demnach in die Bereiche (i) des tropischen Tieflandregenwaldes, mit konstant warmem Klima ('tropical ombrophilous lowland forest'; Niederschläge zwischen 2000 und 3000 mm/a) und (ii) des submontanen tropischen Regenwaldes, dessen Klima sich durch eine deutliche Kälteperiode im Jahresverlauf auszeichnet ('tropical ombrophilous submontane forest'; Niederschläge > 3000 mm/a).

1.7.2 Vegetationsbeschreibungen für Perú (vgl. Tab. 2)

WEBERBAUER (1911) liefert eine hervorragende Vegetationsbeschreibung für Perú, beschränkt sich dabei allerdings fast ausschließlich auf die Anden und behandelt das angrenzende Tiefland nur randlich. ELLENBERG (1959) gibt eine grobe Übersicht über die verschiedenen primären Vegetationstypen von Perú, die nach klimatischen Bedingungen, wechselnden Bodenverhältnissen bzw. der Bodendynamik und nach der Höhenlage in verschiedene Gruppen zusammengefaßt werden. Für das Tiefland unterscheidet er zwischen zonalen Wäldern auf flachem und seit längeren Zeiträumen stabilem Untergrund, und wasserbeeinflusster Vegetation, die auen-, moor- oder feuchtwaldartigen Charakter aufweisen kann. Die zonale Vegetation wird in azy-

klische immergrüne Regenwälder, saisonal trockene Wälder, Trockenformationen und Wüsten unterteilt. Weiters wird eine Höhenzonierung vorgenommen, die vom Tieflandregenwald über montane Regenwälder, Nebelwälder und Hartlaubgebüsche bis zu den Polsterpflanzengesellschaften der höchsten Anden führt, wobei wiederum die Beschaffenheit und Zusammensetzung des Bodens als wichtige Voraussetzungen für die Zusammensetzung der darauf vorkommenden Pflanzengesellschaften hervorgehoben werden.

In einer Abhandlung von TOSI (1960) wird die Vegetation des gesamten Landes detaillierter behandelt. Alle Vegetationstypen von Perú sind auf der Grundlage des 'Life Zone System' von HOLDRIDGE (1947) zusammengefaßt und beschrieben. In der beigelegten 'ökologischen' Karte ('Mapa Ecológico del Peru') werden für das Siragebirge jedoch nur zwei 'Lebenszonen' ausgewiesen: der 'bosque humedo tropical' in niederen Lagen (bis 700 m) und der 'bosque muy humedo subtropical' in höheren Lagen. Im Siragebirge sind allerdings bereits Waldtypen vorhanden, die in den Zentralanden erst in größerer Höhe auftreten, wie der 'bosque muy humedo montano bajo' und der 'bosque pluvial subtropical'. TOSI (1960) merkt in der Beschreibung zum 'bosque muy humedo montano bajo' an, daß dieser Waldtyp eine Eigenheit der den Anden vorgelagerten Höhenzüge sei. Dieses Phänomen kann durch den Massenerhebungseffekt erklärt werden (z.B. GRUBB 1971, TERBORGH & WESKE 1975). Er bewirkt bei geeigneten orographischen Bedingungen eine Absenkung der Höhengrenzen der einzelnen Vegetationstypen. GRUBB & WHITMORE (1966) erwähnen dabei als wichtigsten Faktor die Häufigkeit von Nebel- bzw. Wolkenbildungen ab bestimmten Höhenlagen, die für jedes Gebirge bzw. jeden Gebirgsstock charakteristisch ist. Die Nebel- bzw. Wolkendecke wirkt dabei als Gleichrichter der täglichen Temperaturschwankungen: in der Nacht wird die thermische Abstrahlung vermindert und die Temperaturen bleiben höher als bei klarem Wetter, über den Tag steigen die Temperaturen nicht so hoch an wie es bei direkter Sonneneinstrahlung geschehen würde. Die zweite wichtige Bedeutung der Nebel- bzw. Wolkendecke ist durch das gleichbleibend hohe Wasserangebot gegeben. Die Pflanzen können das Wasser direkt aus der Atmosphäre 'auskämmen' und sind nicht ausschließlich auf die Wasserversorgung aus dem Boden angewiesen.

Die Wälder des amazonischen Tieflandes von Perú sind u.a. durch ENCARNACIÓN (1985), MALLEUX (1971, 1982) und rezent durch KALLIOLA et al. (1993) bearbeitet worden. Zur Unterscheidung der Vegetationstypen werden dabei neben den klassischen Ansätzen zur Charakterisierung der Vegetation (Vegetationsaufnahmen) auch Luftbilder und Satellitenaufnahmen (MALLEUX 1971, KALLIOLA et al. 1993) verwendet. Die Farbabstufungen dieser Bilder wurden an ausgewählten Stellen mit den tatsächlichen Vegetationsverhältnissen am Boden verglichen.

Die dabei festgestellten Korrelationen wurden extrapoliert und als Grundlage für eine groß-räumige Verteilung der Vegetation im gesamten peruanischen Amazonastiefland verwendet.

1.7.3 Vegetation des Untersuchungsgebietes

Die Darstellung der Vegetation erfolgt anhand floristischer und struktureller Merkmale und unter besonderer Berücksichtigung der untersuchten Palmenarten. Die vier Vegetationsstufen, die der Transekt am Westabhang des Siragebirges (vgl. Kap. 1.6) umfaßt, weisen die bereits durch TERBORGH & WESKE (1975) geschilderte Zonierung auf (vgl. Tab. 2). Zwei Waldtypen werden abweichend vom Schema TERBORGHs anders benannt ('submontaner Regenwald' und 'montaner Regenwald' gegenüber 'montane rain forest' und 'cloud forest'), weil die Bezeichnungen bereits für Wälder in anderen Regionen Südamerikas in uneinheitlicher Bedeutung verwendet wurden (vgl. u. a. HUBER 1986; VARESCHI 1980, 1986).

Tab. 2: Bezeichnungen der einzelnen Waldtypen in Verbindung mit den Höhenstufen im Siragebirge.

Tab. 2: Designation of the forest types in relation to the elevation in the Sira mountains.

¹ Im Untersuchungsgebiet ab 260 m (in the investigation area above 260 m).

² In der 'Mapa Ecológico del Peru' sind diese zwei Waldtypen für das Untersuchungsgebiet nicht ausgewiesen, werden aber von TOSI (1960) für die Cordillera Oriental angenommen (vegetation types which are listed in the 'Mapa Ecológico del Peru' but not designated for the Sira mountains by TOSI).

³ P = jährliche Niederschlagsmenge (annual precipitation).

Höhenstufe	eigene Einteilung [= TERBORGH & WESKE (1975)]	TOSI (1960)	HUECK (1966) und HUECK & SEIBERT (1981)	UNESCO 1980, 1981
2500 m	Elfenwald	bosque pluvial subtropical ²	andine Hochgebirgs- vegetation	tropical ombrophilous submontane forest (P > 3000 mm) ³
2000 m		----- 2400 m ----- bosque muy humedo montano bajo ²		
1500 m	----- 1750 m ----- montaner Regenwald	----- 1600 m ----- bosque muy humedo subtropical	mittlere Andenosthänge (Yungaswald)	
1000 m	----- 1050 m ----- submontaner Regenwald	----- 700 m ----- bosque humedo tropical	----- 400 m ----- andennahe Hyläa	
500 m	Tiefland- regenwald			tropical ombrophilous lowland forest (P > 2000 mm) ³
Tiefland ¹				

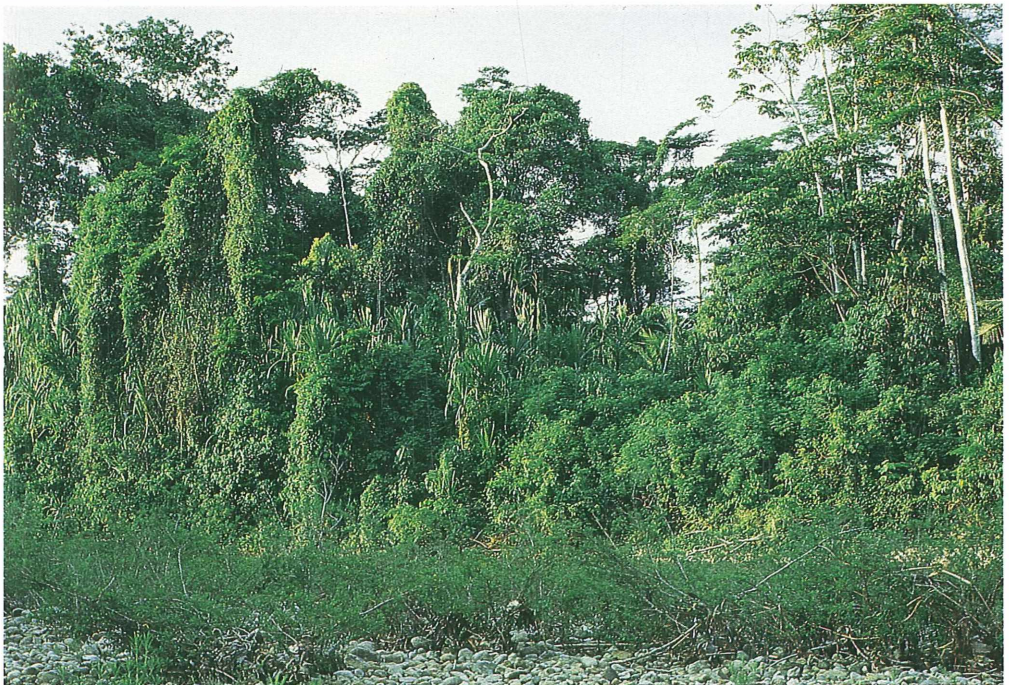


Abb. 6: a - Baumkronen im Tieflandregenwald aus der Region des Río Pachitúa (~ 200 m); b - Ufervegetation und flussbegleitender Wald entlang des Río Yuyapichis nahe seiner Mündung in den Río Pachitúa (260 m).

Fig. 6: a - Treecrowns of the tierra firme-forest in the lowlands of the Río Yuyapichis area (~ 200 m); b - vegetation along the Río Yuyapichis near the confluence with the Río Pachitúa (260 m).



Abb. 7: **a** - 'Stangenwald' (sekundär gestörte oder edaphisch bedingte Sonderform) nahe der Übergangszone vom Tiefland- in den submontanen Regenwald (~ 600 m); **b** - Charakteristisch ausgebildeter submontaner Regenwald in der Nähe des Sira-Lagers (800 m).

Fig. 7: **a** - 'pole forest' (secondary or edaphically originated type of forest) near the transitional zone between lowland and submontane rain forest (~ 600 m); **b** - Characteristic submontane rain forest near the Sira-camp (800 m).

In Anlehnung an eine frühere Arbeit (TERBORGH 1971) aus der Cordillera Vilcabamba¹, werden durch TERBORGH & WESKE (1975) vier Waldtypen unterschieden, die durch ihre unterschiedliche Struktur und floristische Zusammensetzung leicht erkennbar sind. Die Höhengrenzen des montanen Regenwaldes (= 'cloud forest') und des Elfenwaldes (= 'elfin forest') sind dabei im Sira um 300 bzw. 800 Höhenmeter gegenüber der Cordillera Vilcabamba nach unten verschoben. Die Übergangszone zwischen Tieflandregenwald (= 'lowland rain forest') und dem submontanen Regenwald (= 'montane rain forest') liegt im Sira hingegen, orographisch bedingt (Regenschatten auf der westlichen Seite des Siragebirges), um 150 m höher als in der Cordillera Vilcabamba.

1.7.3.1 Tieflandregenwald (lowland forest, 'bosque humedo tropical'; 260-700 m)

Das Tiefland am westlichen Fuß des Siragebirges ist, abgesehen von den vielen Rodungsflächen aus jüngerer Zeit, noch weitgehend von primären, tropischen, immergrünen Regenwäldern bestanden. Er ist allerdings durch eine alljährliche Trockenperiode von Mai bis September charakterisiert (vgl. u. a. HENZL 1991, LISTABARTH 1992). In der Auffassung von ELLENBERG (1959) bzw. ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967) ist er damit als tropischer, immergrüner Tiefland-Saisonwald anzusprechen. Nach ONERN (1983) und SABOGAL (1987) stellt dieser Waldtypus eine Übergangsform zwischen tropischem Regenwald ('bosque humedo tropical') und tropischem Trockenwald ('bosque seco tropical') dar, der durch das Lokalklima zustande kommt. Es sind Pflanzenarten beider Waldformationen in ihm vertreten (JOHANN 1992).

Struktur und Zusammensetzung

Im Untersuchungsgebiet ist eine strukturelle Unterteilung des Tieflandwaldes in verschiedene Schichten (Kraut-, Strauch-, Kronenschicht, Übersteher) nicht durchweg erkennbar, meist ist ein fließender Übergang vorhanden. Aufgrund ähnlicher Verhältnisse haben etwa ELLENBERG (1959) oder GRUBB et al. (1963) die Auffassung vertreten, daß der Regenwald nicht 'geschichtet' sei, während andere Autoren (RICHARDS 1952; WHITMORE 1984; KAHN 1986, 1987; OLDEMAN 1990) bis zu fünf Schichten unterschieden.

Die Stammdurchmesser von Bäumen erreichen im Tiefland zwei Meter und mehr, an der Basis können durch verschiedenartig gestaltete Brettwurzeln noch viel mächtigere Stämme zustande kommen. Die Rinde ist oft glatt, kann aber auch dicht mit epiphytischen Flechten besetzt sein.

¹ 300 km SSE des Siragebirges in der Cordillera Oriental mit Anschluß an die Zentralanden von Perú.

Ältere Blätter sind von Epiphyllen besiedelt, was besonders gut auf den langlebigen Blättern verschiedener Unterwuchspflanzen zu beobachten ist (z. B. bei *Geonoma macrostachys*). Eine auffällige Eigenheit sind die großen Stelzwurzeln hochwüchsiger Palmen (z. B. *Iriartea deltoidea* und *Socratea exorrhiza*). Die Funktion dieser Wurzeln ist noch nicht geklärt, es ist nur zu beobachten, daß Pflanzen mit solchen Stelzwurzeln vorzugsweise auf abschüssigem und in sumpfigem Gelände wachsen (HENDERSON 1990). Einige andere Palmenarten, zum Beispiel *Bactris gasipaes* und *Euterpe precatoria*, bilden an der Stammbasis einen Polster von dicht gedrängten Adventivwurzeln aus.

Der Tieflandregenwald enthält auch Trockenheitszeiger, die als Relikte aus Galeriewäldern oder Waldinseln einer früher vorherrschenden (pleistozänen) Savannenvegetation gedeutet werden können (SIMPSON 1972; EITEN 1982; PRANCE 1982a, 1982b; GOTTSBERGER & MORAWETZ 1986). Oft werden Bodenerhebungen und bezeichnenderweise Stellen mit sandigem Untergrund und guter Drainage von solchen Arten besiedelt. Die Individuen stehen zudem weniger dicht als in anderen Beständen (vgl. Kap. 4.4.1, Plot 1). Im Gebiet kommen mehrere Baumarten vor, die auf das Einsetzen der jährlichen Trockenperiode (vgl. Abb. 3) mit dem Abwerfen des Laubes reagieren. Als Beispiele solcher laubwerfender Baumarten seien etwa *Chorisia* sp. (*Bombacaceae*) und *Casearia* sp. (*Flacourtiaceae*) genannt. *Tabebuia incana*, *Jacaranda copaia* und andere hochwüchsige *Bignoniaceae* blühen zudem erst im laublosen Zustand. Ein stark entwickeltes Indument aus Haaren, Schuppen oder epicuticularen Wachsauflagerungen wie es bei vielen Gruppen vorkommt, bietet offenbar weitere Möglichkeiten dem Wasserdefizit zu entkommen (z. B. *Oenocarpus bataua*, *O. mapora*, *Bignoniaceae*: vgl. GENTRY 1992). Als zusätzliche Trockenheitszeiger können Baumarten mit stachelartigen Bildungen entlang des Stammes aufgefaßt werden (z. B. *Jacaratia* sp., *Caricaceae*; *Byttneria* sp., *Sterculiaceae*; *Chorisia* sp., *Bombacaceae*). Einzelne Vertreter aus der Familie der *Bombacaceae* (z.B. *Cavanillesia* sp.) bilden im Gebiet auch 'Flaschenbäume' aus, die große Wassermengen in den aufgetriebenen, meist glattrindigen Stämmen speichern können.

Die bodennahe Vegetation der Tieflagenwälder ist wegen der ungünstigen Lichtverhältnisse gewöhnlich artenarm. Es sind hauptsächlich Keimlinge und nur wenige Krautige wie *Justicia*- und *Ruellia*-Arten (*Acanthaceae*) oder *Oxalis leptopodes* (*Oxalidaceae*) in der Krautschicht vorhanden. Mehrere Palmenarten (*Wendlandiella gracilis*, *Geonoma acaulis*) und eine stammlose *Zamia* sp. (*Zamiaceae*) sind gleichfalls an diese Verhältnisse angepaßt. Eine Besonderheit in dieser Schicht stellt eine *Malmee*-Art (*Annonaceae*) dar, die einen ausgeprägten baumförmigen Habitus bei einer Wuchshöhe von weniger als einem Meter aufweist.

Einige saprophytische Gefäßpflanzen, zum Beispiel *Ombrophytum peruvianum* (*Balanophoraceae*) stehen lückig verteilt in diesem Stratum. Von den Farnen kommen z. B. *Adiantum petiolatum* und *Adiantum latifolium* hier vor (vgl. SEIDENSCHWARZ 1986). Moose fehlen fast vollkommen, allerdings werden sie entlang des Transekts mit zunehmender Höhe immer häufiger und zeigen somit eine Verteilung wie sie von GRADSTEIN et al. (1989) in einem vergleichbaren Transekt in Kolumbien angetroffen wurde.

Der höhere U n t e r w u c h s (bis etwa 5 m) besteht vorwiegend aus Jungwuchs von holzigen Pflanzen der Waldkrone, die sich noch in Warteposition befinden, und aus Zwergbäumen. Zu den häufigen Pflanzen dieser Schicht gehören *Malmea* cf. *raimondii*, *Rollinia schunkei* und *R. hispida* (*Annonaceae*), *Bonafousia obliqua* und *B. sananho* (*Apocynaceae*), verschiedene *Psychotria*-Arten (*Rubiaceae*), *Hirtella racemosa* (*Chrysobalanaceae*), *Trichilia micrantha* (*Meliaceae*), *Neea* sp. (*Nyctaginaceae*), *Sarcaulus brasiliensis* (*Sapotaceae*) und *Rinorea pubiflora* (*Violaceae*). Echte Sträucher mit basitoner Verzweigung sind selten. Vertreter der Monokotylen sind verschiedene *Anthurium*-Arten, *Monstera dubia* (*Araceae*), *Poaceae*, mehrere *Costus*-Arten (*Costaceae*), *Heliconia*-Arten (*Heliconiaceae*), *Carludovica palmata* (*Cyclanthaceae*) und die terrestrische *Aechmaea* cf. *fernandae* (*Bromeliaceae*) mit über drei Meter langen, randlich stark bestachelten Blättern. Im Unterwuchs kommen Palmen in großer Artenvielfalt und zudem auch hoher Individuendichte vor, was auch für andere Gebiete in Amazonien typisch ist (vgl. u.a. KAHN & MEJIA 1990, 1991). Beispiele sind etwa mehrere *Bactris*-, *Desmoncus*- und *Geonoma*-Arten sowie *Chamaedorea pinnatifrons*. Wegen ihres gehäuften Auftretens werden die oftmals großblättrigen Palmen und andere Monokotyle (*Heliconien*, *Araceae*) als starke Konkurrenten des Verjüngungswuchses von baumförmigen Pflanzenarten in diesem Stratum angesehen (vgl. u.a. DENSLow et al. 1991).

Die m i t t l e r e S c h i c h t (5-15 m), setzt sich aus jungen, aber noch sterilen, und mittelhohen adulten Bäumen zusammen. Arten dieses Stratums sind *Annona* sp. nov., *Gutteria megalophylla*, *Duguetia quitarensis* und *Trigynaea* sp. (*Annonaceae*), *Protium unifoliolatum* (*Burseraceae*), verschiedene *Erythroxylum*-Arten (*Erythroxylaceae*), zahlreiche *Rubiaceae*, *Aspidosperma* sp. (*Apocynaceae*), *Eschweilera andina*, *Grias peruviana* und *Couropita guianensis* (*Lecythidaceae*), *Swartzia arborescens* und *Zygia macrophylla* (*Leguminosae*), *Pseudolmedia laevis* (*Moraceae*), *Astrocaryum macrocalyx* und *Oenocarpus mapora* (*Arecaceae*).

Waldabschnitte mit offenbar hohem Alter sind durch eine zusätzliche Schicht von Bäumen mit Wuchshöhen zwischen 20-25 m gekennzeichnet, etwa *Oxandra xylopioides* und *Porcelia pon-*

derosa (Annonaceae), *Lonchocarpus* cf. *spiciflorus* (Leguminosae) und *Pouteria torta* (Sapotaceae).

Bäume der obersten Kronenschicht erreichen Wuchshöhen von 30-40 m. Die Kronenformen sind äußerst uneinheitlich und unregelmäßig. Typische Arten der Kronenschicht sind zum Beispiel *Tetrameranthus umbellatus* (Annonaceae), *Lecythis hians* (Lecythidaceae), *Nectandra purpurea* (Lauraceae), *Aspidosperma tambopatense* und *Rauvolfia praecox* (Apocynaceae), *Clarisia racemosa* (Moraceae), *Virola surinamensis* (Myristicaceae) und *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae).

Überstehrer mit einer gesamten Höhe von bis zu 50 m und bis zu 2,5 m, manchmal sogar größerem DBH, überragen die umliegende Vegetation beträchtlich und stehen in großen Abständen zueinander. Typische Vertreter sind *Terminalia amazonica* (Combretaceae), *Ceiba pentandra* und *Chorisia* sp. (Bombacaceae).

Auffällige Lebensformen

Kletterpflanzen und Lianen bilden im Tiefland stellenweise ein sehr dichtes Flechtwerk. Krautige Lianen oder nur schwach verholzende Vertreter sind *Passiflora coccinea* (Passifloraceae), *Aristolochia* sp. (Aristolochiaceae) und *Gurania spinulosa* (Cucurbitaceae). Holzige Lianen können in diesen Wäldern bis zu 40 cm im Durchmesser erreichen und gehören meist zu den Dikotylen. Beispiele sind *Dalbergia frutescens* s.l. und *Dioclea* cf. *ucayalina* (Leguminosae), verschiedene Arten aus den Gattungen *Serjania* und *Paullinia* (Sapindaceae), *Odontadenia cognata* und *Forsteronia affinis* (Apocynaceae), verschiedene *Menispermaceae*, *Mascagnia dissimilis* (Malpighiaceae), *Combretum assimile* (Combretaceae), *Sparattanthelium* sp. (Hernandiaceae) und *Tanaecium nocturnum* (Bignoniaceae).

Innerhalb der Monokotylen zeichnen sich *Desmoncus*-Arten, die einzigen Kletterpalmen der Neuen Welt, durch besondere Organbildungen aus, indem die endständigen Blattfiedern in Hakenorgane (Acanthophylle) umgewandelt werden, mit deren Hilfe sich die Pflanzen im umgebenden Geäst verankern und bis in die obersten Kronenschichten klettern können.

Haftwurzeltletterer, deren Wurzeln entweder den Stamm nicht allzu dicker Bäume umschlingen oder sich, ähnlich dem Efeu, mit Hilfe kurzer Wurzeln an den Stämmen anheften, sind verschiedene *Anthurium*- (Araceae) und *Asplundia*-Arten (Cyclanthaceae) und *Marcgravia* sp. (Marcgraviaceae).

Im Tieflandwald des Untersuchungsgebietes besiedeln E p i p h y t e n fast ausnahmslos die oberen Schichten. Neben verschiedenen *Gesneriaceae*, *Orchidaceae* und *Peperomia*-Arten (*Piperaceae*), treten dabei vor allem *Bromeliaceae* mit *Billbergia oxysepala* und *Vriesea amazonica* in Erscheinung. Letztere leben in oder knapp unterhalb der Kronenschicht hochwüchsiger Bäume und bilden in deren Astgabeln große Trichtersysteme (Phytotelmen). Daneben ist *Selenicereus* sp. (*Cactaceae*) eine weitere auffällige Pflanze mit dieser Lebensform.

W ü r g e r, meist *Ficus*-Arten, die ihr Leben als Epiphyten beginnen, sind mit ihren lückigen und hohlen 'Wurzelstämmen' auffällige Elemente des Tieflandregenwaldes, werden aber hauptsächlich an Sekundärstandorten angetroffen.

Permanente Überschwemmungsgebiete

Manche Bodenvertiefungen und Einebnungen stehen im Tieflandregenwald teilweise permanent unter Wasser und zeichnen sich durch einen charakteristischen Artbestand aus. Diese Standorte besitzen mehr oder weniger offene Bereiche, die nur von wenigen Pflanzen besiedelt werden können. Typische Arten sind vor allem zwei Palmen, *Mauritia flexuosa* (= 'Aguaje') und *Elaeis oleifera*, die besonders am westlichen Rand des Amazonastieflandes miteinander vergesellschaftet sind (KAHN & GRANVILLE 1992). Bei geeigneten Bedingungen kommt es zur Ausbildung von Reinbeständen der *Mauritia flexuosa* ('Aguajales'), die im Amazonastiefland außerhalb des Untersuchungsgebietes riesige Flächen (viele Quadratkilometer groß) einnehmen können. Am Rand solcher Sümpfe ist eine Übergangszone zum tierra firme-Wald vorhanden, die wiederum von Palmen, zum Beispiel *Euterpe precatória*, *Geonoma gracilis* und *G. macrostachys* und der mehrstämmig wachsenden *Bactris monticola* besiedelt werden. *Oxandra riedeliana* (*Annonaceae*), *Hura crepitans* (*Euphorbiaceae*) und *Terminalia amazonica* (*Combretaceae*) kommen auch häufig in der Nähe solcher Wasseransammlungen vor.

Zeitweilig überschwemmte Bereiche

Im Untersuchungsgebiet sind immer wieder Flächen eingestreut, die bei Hochwasser überschwemmt werden und aus denen das Wasser nur langsam wieder abrinnt. Solche flachen Geländeportien sind oft durch einen dichten Bestand von *Phytelephas macrocarpa* (= 'Yarina') charakterisiert und werden deshalb auch 'Yarinal' genannt (vgl. ENCARNACIÓN 1985). Auch in alten, verlandeten Flußschlingen tritt diese Pflanzenformation häufig auf. Durch ihre offenen und relativ artenarmen Bestände, mit wenigen, aber dicken Bäumen (oft *Ficus*-Arten) erinnern sie an zentralamazonische Überschwemmungswälder.

Flußbegleitende Vegetation

Als gesonderte, von periodisch Hochwasser führenden Flüssen geprägte Gesellschaften sind die Uferbereiche der Bäche und Flüsse, Sandbänke, Schotterfluren, Verlandungen und Altarme der größeren Flüsse zu nennen. Die flußbegleitende Vegetation wird besonders vom Wassertyp geprägt. Es spielen dabei der Anteil an mitgeführten Sedimenten und der damit in Zusammenhang stehende pH-Wert bzw. Nährstoffgehalt des Wassers eine entscheidende Rolle (vgl. u.a. PRANCE 1979, SIOLI 1965). Die Gewässer werden nach ihrem Schwebstoffgehalt und ihrer Azidität in drei verschiedene Typen eingeteilt (Klar-, Weiß- und Schwarzwasser; SIOLI 1965). Die Wasserläufe des Untersuchungsgebietes (Río Negro, Río Yuyapichis) sind in ihren Quellgebieten und den oberen Abschnitten noch mehr oder weniger klar und leicht alkalisch, nehmen flußabwärts aber sukzessive Schwebstoffe auf und werden erst in den unteren Abschnitten trüb. Der Río Pachitéa (außerhalb des Untersuchungsgebietes gelegen) ist schon ein reiner Weißwasserfluß, mit hohem Sediment- und Nährstoffgehalt.

Verschiedene Autoren haben auf die Ähnlichkeit von tropischen flußbegleitenden Wäldern und den Auwäldern in temperaten Regionen hingewiesen (ELLENBERG 1959, 1982; SEIDENSCHWARZ 1986; KALLIOLA et al. 1987). Interessanterweise ist die Vegetationzonierung in den Uferbereichen unterschiedlich. Im Gegensatz zur mitteleuropäischen Flußufervegetation kommt im amazonischen Südamerika bei geeigneten Bedingungen (flache Ufer) zwischen Pionierpflanzengürtel und 'Weichholzau' ein niederwüchsiges Ufergebüsch und erst daran anschließend ein Röhricht vor, das vorwiegend von *Gynerium sagittatum* gebildet wird (KALLIOLA et al. 1988).

Verlandungen und von groben Geschieben bedeckte Uferbereiche sind am Unterlauf des Río Yuyapichis dicht mit verschiedenen 1-1,5 m hohen Gräsern und *Cyperaceae* bestanden. Weitere auffällige Pflanzen der Randbereiche von Sandbänken sind eine niederwüchsige *Cassia*-Art (*Leguminosae*) und vor allem der adventive *Ricinus communis* (*Euphorbiaceae*; Heimat: östliches Afrika). Die direkte und langanhaltende Sonneneinstrahlung während der Trockenzeit bewirkt hohe Temperaturen auf den Sandbänken und damit xerische Bedingungen bei gleichzeitigem Grundwasseranschluß. Solche, während der Regenzeit immer wieder überflutete und umgestaltete Abschnitte, sind mit einer konstanten Artengarnitur bestanden (SEIDENSCHWARZ 1986).

An diesen 'Pionierpflanzengürtel' schließt eine Strauchgesellschaft an. Typisch sind *Salix humboldtiana* (*Salicaceae*), *Baccharis salicifolia*, *Tessaria integrifolia* (*Asteraceae*), *Adenaria floribunda* (*Lythraceae*), *Warszewiczia coccinea* (*Rubiaceae*) und *Calliandra angustifolia*

(*Leguminosae*); vgl. SEIDENSCHWARZ (1986). *Calliandra* erscheint dabei durch sehr flexible, horizontal ausgerichtete Sproßsysteme, die bei Hochwasser wenig Angriffsfläche bieten, hervorragend an diesen speziellen Standort angepaßt.

Auf den Gebüschgürtel folgt ein Röhricht bestehend aus *Gynerium sagittatum*-Beständen ('Caña brava', *Poaceae*). Dieses Gras kann 10 m Höhe erreichen und bildet durch basale Verzweigungen dichte Bestände (KALLIOLA et al. 1988).

Auf den höhergelegenen Terrassen, besonders an den Oberkanten der Uferböschungen, sind schnellwüchsige und großblättrige *Cecropia*-Arten (z.B. *Cecropia polystachya*; *Cecropiaceae*) und *Aiphanes aculeata* (*Arecaceae*) anzutreffen. Weitere Bäume entlang der Flüsse sind z. B. *Guazuma ulmifolia* (*Sterculiaceae*), *Triplaris americana* (*Polygonaceae*), *Croton* sp. aff. *lechleri* (*Euphorbiaceae*), *Aspidosperma* sp. (*Apocynaceae*), *Erythrina* sp. (*Leguminosae*) und *Ochroma pyramidale* (*Bombacaceae*).

L i a n e n sind auch im Uferbereich der Flüsse häufig zu finden, wo sie von den Bäumen weit herabhängen und auf diese Weise dichte Vorhänge bilden. *Mucuna rostrata* (*Leguminosae*), *Mesechites trifida* (*Apocynaceae*), *Arabidaea nicotianiflora* (*Bignoniaceae*), *Combretum asimile* (*Combretaceae*) und *Gnetum* cf. *schwackeanum* (*Gnetaceae*) sind typische Vertreter.

Natürliche Sekundärvegetation

Natürlicher Sekundärwald kommt in Lücken auf, die durch das Umstürzen von überalterten Bäumen, durch Windwürfe oder durch Trockenfallen von ursprünglich vernässten Böden entstehen. Sie werden vor allem von einem dichten Bestand aus schnellwüchsigen Bäumen (Cecropien) und Lianen (einige *Cucurbitaceae*, verschiedene *Desmoncus*-Arten) gekennzeichnet.

Zwischen 500 und 700 m ist ein Waldtyp mit eigenartiger Physiognomie zu beobachten. Es kommt zu einer Anhäufung von dünnstämmigen Bäumen mit annähernd gleichem Stammdurchmesser, die einen sehr charakteristischen Anblick bieten ('S t a n g e n w a l d'). Es ist nicht klar, ob es sich bei diesen Abschnitten um sekundäre Bildungen oder Anpassungen an spezielle Bodenverhältnisse handelt. Strukturell ähnliche Waldtypen wurden in Regenwäldern Australiens gefunden und als 'p o l e f o r e s t' bezeichnet (TRACEY 1982). Nach der Klassifizierung von WEBB (1978) ist es ein 's i m p l e n o t o p h y l l v i n e f o r e s t' der in Australien hauptsächlich auf granitischem Untergrund und auf davon abgeleiteten Böden wächst.

Anthropogene Sekundärvegetation

In unmittelbarer Nachbarschaft des Untersuchungsgebietes sind im Bereich der Feldstation Panguana und dem umliegenden Tiefland entlang der Flüsse und Straßen ausgedehnte Flächen durch Landwirtschaft und Holzgewinnung zerstört worden. Die Rodungsflächen vergrößern sich laufend, was einen zunehmenden Einfluß auf das lokale Klima und damit auf die angrenzenden Wälder hat. Die Trockenperioden treten offenbar stärker in Erscheinung und werden durch den fehlenden Pflanzenbestand nicht mehr abgepuffert. Weiter flußaufwärts und vor allem in den höheren Lagen des Siragebirges verliert sich der Einfluß durch den Menschen wegen der Unzugänglichkeit des Geländes und der Unfruchtbarkeit des Bodens.

Die Kulturflächen und Viehweiden werden von vielen, oft pantropisch verbreiteten Unkräutern bzw. Kulturfolgern (verschiedene *Senna*-, *Desmodium*- und *Crotalaria*-Arten) besiedelt (SEIDENSCHWARZ 1986). Anthropogene Sekundärbildungen sind zudem oft an verwilderten Kulturpflanzen (*Carica papaya*, *Musa*-Arten, *Psidium guajava*) zu erkennen. Auch einige Palmen, zu Beispiel *Attalea maripa* und *Mauritia flexuosa*, werden als Zeigerpflanzen für menschlichen Einfluß auf die Vegetation angenommen (KAHN & GRANVILLE 1992).

1.7.3.2 Submontaner Regenwald (submontane rain forests, 'bosque muy humedo subtropical'; 700-1050 m)

Oberhalb von 700 m kommt es zu einer allmählichen Umstrukturierung des Waldes, die Veränderungen im Waldgefüge stehen vor allem im Zusammenhang mit klimatischen Faktoren (vgl. Abb. 3).

Struktur und Zusammensetzung

Der Wald ist weniger hochwüchsig als im Tiefland, die Kronenschicht liegt bei etwa 20-25 m, etwas höher an weniger steilen Stellen, in Gräben und an Bachläufen. Gegenüber dem Tieflandwald sind die Stämme großteils nicht mehr glattrindig, sondern haben häufig eine rissige oder anders strukturierte Borke, und die Kronenformen sind einheitlicher und rundlich. Die Menge an Epiphyten nimmt zu. Vereinzelt sind Epiphyten schon auf den unteren Stammabschnitten (1-2 m über dem Boden) der Bäume zu finden. Lianen treten stark in den Hintergrund. Die Struktur des Waldes läßt allenfalls drei Strata erkennen.

Der *U n t e r w u c h s* ist artenreicher und dichter als im Tieflandwald. Bei den Krautigen treten Dikotyle gegenüber Monokotylen stark in den Hintergrund. Holzige Unterwuchspflanzen



Abb. 8: Seitenansicht auf einen Flecken submontanen Regenwaldes in der Nähe des Sira-Lagers (800 m). Es ist hier keine deutliche Schichtung erkennbar (Kronenhöhe des Waldes ca. 20 m)

Fig. 8: Profile of a patch of submontane rain forest near the Sira-camp (800 m). There is no distinct stratification of the forest evident (crown height ca. 20 m).

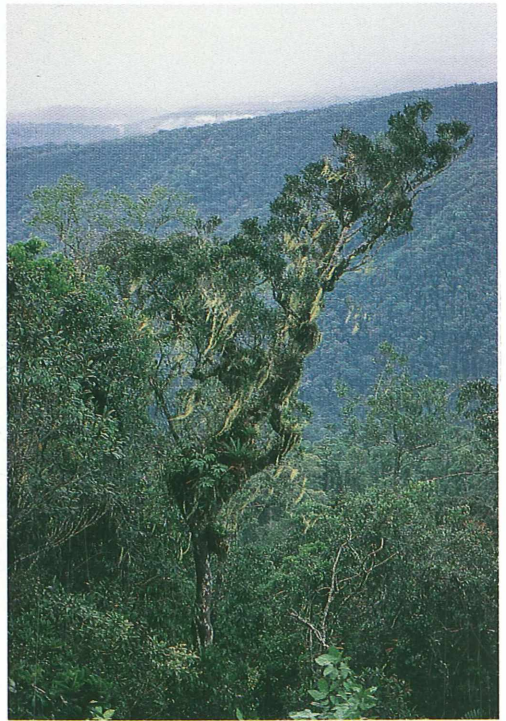
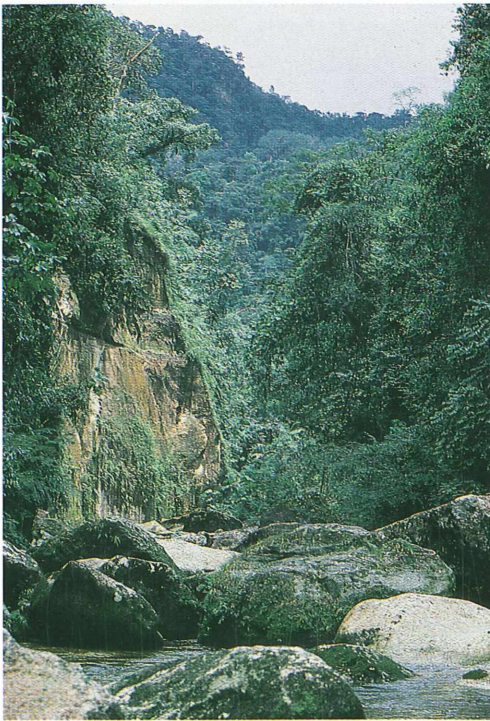


Abb. 9: **a** - Westabhänge des Siragebirges mit deutlich erkennbaren tektonischen Bruchlinien, in deren Tälern Bäche (Río Negro) verlaufen. **b** - Oberlauf des Río Negro, der von steil abfallenden Felsen flankiert wird. **c** - Freistehender, flechtenbehängener Baum im montanen Regenwald (~ 1300 m).

Fig. 9: **a** - Westfacing slopes of the Sira-mountains, that show remarkable tectonic faults, functioning as drainage channels (Río Negro). **b** - Upper course of the Río Negro, often bordered by steep cliffs. **c** - Free standing tree from the montane rain forest, densely covered by lichens (~ 1300 m).

sind durch die Familien der *Rubiaceae* und vor allem der *Melastomataceae* (*Ossaea bolivien-sis*, *Maieta poeppigii*, *Miconia*- und *Blakea*-Arten) repräsentiert. An helleren Stellen wird der Unterwuchs von kleinwüchsigen Palmen, z. B. *Geonoma juruana*, *G. leptospadix*, *G. pycnostachys*, *Bactris simplicifrons* u.a. dominiert. Viele davon wachsen mehrstämmig und treten in Gruppen auf. Saprophyten wie *Voyria* sp. und *Voyriella* sp. (*Gentianaceae*) und verschiedene *Triuridaceae* sind während ihrer Blütezeit besonders auffällig und häufig anzutreffen.

Eine mittlere Schicht (Kronenhöhen von 10-15 m) ist nur mehr an begünstigten Standorten mit einem hohen Wald ausgebildet. *Siparuna decipiens* (*Monimiaceae*) gehört in diesem Stratum den unteren Bereichen an, *Pouteria durlandii* (*Sapotaceae*) und *Discophora guianensis* (*Icacinaceae*) sind auffällige Bäume.

Typische Arten der Kronenschicht (20-25 m) sind *Osteophloeum platyspermum* (*Myristicaceae*), *Virola sebifera* (*Myristicaceae*), *Licania caudata* und *L. bullata* (*Chryso-balanaceae*), *Vochysia* sp. (*Vochysiaceae*), *Caryocar* sp. (*Caryocaraceae*), *Byrsonima* aff. *putumayensis* und *B. schunkei* (*Malpighiaceae*), *Chrysophyllum sanguinolentum* (*Sapotaceae*), sowie einige *Burseraceae*.

Ü b e r s t e h e r treten im submontanen Regenwald des Sira eher selten auf, sind auf flachere Geländeabschnitte beschränkt und oft auch auf die Nähe von Bächen angewiesen. *Podocarpus* sp. (*Podocarpaceae*), *Protium altsonii* (*Burseraceae*), *Eschweilera laevicarpa* und *Couratari* sp. (*Lecythidaceae*) können noch Wuchshöhen von über 30 m und einen Stammdurchmesser von mehr als 1 m erreichen.

Auffällige Lebensformen

L i a n e n treten deutlich zurück und haben dünnere Sprosse als die Arten des Tieflandes. Einige Arten sind *Cayaponia* sp. (*Cucurbitaceae*), *Mandevilla hirsuta* (*Apocynaceae*), verschiedene *Smilax*-Arten (*Smilacaceae*), *Lophopteris inpana* (*Malpighiaceae*), eine neue *Desmoncus*-Art (*Arecaceae*) und auffälligerweise auch *Gnetum* cf. *nodiflorum* (*Gnetaceae*), eine Gymnosperme. Unter den K l e t t e r p f l a n z e n verlieren die *Cyclanthaceae* auffallend an Bedeutung. Jedoch kommen noch verschiedene *Anthurium*-Arten (*Araceae*) und *Marcgravia* sp. (*Marcgraviaceae*) vor. Sie zeigen eine stark ausgeprägte und auffällige Abwandlung der Blätter (Jugend- und Altersformen; ökologisch bedingte Abwandlung der Blattform bei günstigen bzw. ungünstigen Wachstumsbedingungen). Bei *Araceae* dienen die nahezu ungestielten Jugendblätter zusätzlich zu den Wurzeln der Anheftung an Baumstämmen. Bei geeigneten Bedingungen (höhere Lichtintensität) vergrößern sich die Blätter sukzessive und werden lang

gestielt, wobei die Blattfläche vom Substrat weit abgespreizt wird. Bei ungünstigen Bedingungen werden die Blätter wieder reduziert (vgl. MADISON 1977). Bei *Marcgravia*-Arten sind die juvenilen Blätter, ähnlich wie bei den *Araceae*, dem Stamm dicht angepreßt. Erhöhtes Lichtangebot bewirkt aber nicht nur eine Abwandlung der Blätter (Jugendform: breit eiförmig und am Grund cordat; Altersform: schmal lanzettlich mit ausgezogener Spitze und am Grund keilförmig), sondern des gesamten Sproßes, der sich vom Substrat löst und verzweigt, wodurch ein epiphytischer Strauch entsteht.

Unter den *E p i p h y t e n* nehmen Orchideen und Bromelien stark zu. In dieser Höhenlage sind vor allem verschiedene *Maxillaria*- und *Oncidium*-Arten (*Orchidaceae*), *Guzmania strobilantha*, *Vriesea incurva*, mehrere *Tillandsia*- und *Aechmaea*-Arten (*Bromeliaceae*; vgl. KRÜGEL 1993) und als Hemiparasit *Psittacanthus zonatus* (*Loranthaceae*) vertreten.

Hangwälder und Felsabhänge

Die steileren Flanken der Hügelketten und Bergkämme des Siragebirges sind mit einem maximal 10-15 m hohen Wald bestanden. Als Grund für die Reduktion der Wuchshöhen an solchen Standorten kann man eine starke mechanische Beanspruchung durch den Wind und die Instabilität des Substrates annehmen (vgl. u.a. KAHN 1986, KAHN & GRANVILLE 1992). In den Hangwäldern wird der Unterwuchs häufig von Palmen dominiert. Mehrere Arten der Gattungen *Bactris* und *Geonoma*, verschieden von denen im Tiefland (vgl. Abb. 34), *Wettinia augusta*, *Pholidostachys synanthera* und *Desmoncus* sp. nov. sind typisch für diese Höhenlage. Am oberen Rand von steil abfallenden Felsflanken wächst *Sterigmapetalum obovatum* (*Rhizophoraceae*). Diese Art stellt eine Besonderheit innerhalb der Familie dar, denn gewöhnlich werden *Rhizophoraceae* mit der Mangrove und nicht mit Wäldern im Landesinneren in Verbindung gebracht. Eine Charakterpflanze der offenen, abschüssigen Standorte und steil abfallenden Felsflanken ist *Tibouchina ochrypetala* (*Melastomataceae*), dichte Bestände bilden *Lycopodium cernuum* und diverse Farne.

Bachläufe und Quellgebiete

Die Bachläufe werden wie im Tiefland von einer eigenen Vegetation begleitet. Dabei ist der Kronenschluß über ihnen mitbestimmend für die Artengarnitur.

Waldbedeckte Bachläufe

Die Vegetation an Bächen, die von der Kronenschicht des Waldes überdeckt wird, setzt sich aus großblättrigen *Heliconia*-Arten (*Heliconiaceae*), mit meist hängenden und auffällig kontrastreich gefärbten Blütenständen, *Mollinedia caudata* (*Monimiaceae*), verschiedenen *Columnnea*- und *Besleria*-Arten (*Gesneriaceae*) und auch vereinzelt noch Lianen, etwa *Mandevilla hirsuta* (*Apocynaceae*), *Mikania aquaria* (*Asteraceae*) und *Mendoncia* sp. (*Acanthaceae*) zusammen. Weiters sind Baumfarne, meist *Cyathea*-Arten (*Cyatheaceae*), *Hedyosmum* sp. (*Chloranthaceae*) und vor allem hochwüchsige Palmen wie *Iriartea deltoidea* und *Socratea exorrhiza* gehäuft anzutreffen. Sie bilden mit schlanken, 8-10(-15) m hohen Stämmen und wenigblättrigen, schopfförmigen Kronen charakteristische Bestände entlang der Wasserläufe. Steile Flanken in unmittelbarer Bachnähe werden von der lückig verteilten *Geonoma interrupta* bewachsen. Direkt an Bachrändern ist eine weitere *Geonoma*-Art (*Geonoma* sp.) zu finden, die manchmal direkt im Wasser steht.

Offene Bachläufe

Breitere Bäche, über denen die Kronenschicht nicht geschlossen ist, fallen bereits von weitem durch Bestände der Palme *Oenocarpus batana* auf, die mit 20 bis 25 m hohen Stämmen und ihren 1,5-2,5 m langen, 'pferdeschweifartigen' Blütenständen zu den größten und auffälligsten Palmen des Gebietes zählt. Strukturell ist die bachbegleitende Vegetation der submontanen Stufe von den Flußuferwäldern im Tiefland stark verschieden. Es fehlt das *Gynerium*-Röhricht und der Wald reicht bis direkt an das Ufer heran. Dies hängt vermutlich mit den in diesen Höhenlagen geringeren Pegelschwankungen zwischen Hoch- und Niedrigwasser zusammen und entspricht den ökologischen Bedingungen an Waldrändern. Die Uferböschungen und etwas entferntere Bereiche sind aber auch dicht mit niederwüchsigen Sträuchern und kleinen Bäumen bewachsen. *Calliandra* sp. (*Leguminosae*), *Schefflera* sp. (*Araliaceae*), verschiedene *Heliconia*-Arten (*Heliconiaceae*) sind häufig an größeren Bachläufen (Rio Negro) zu finden. *Phragmipedium* cf. *pearcei* (*Orchidaceae*), *Spathiphyllum* sp. (*Araceae*), verschiedene *Cyperaceae* und *Poaceae* sind Elemente des Unterwuchses der bachbegleitenden Wälder. *Cuphea bombonasa* (*Lythraceae*) kommt auf bemoosten Felsblöcken und im Spritzwasserbereich von Bachläufen vor und ist auf die Bäche der höheren Regionen (= Bachoberläufe) beschränkt.

Sekundärstandorte

Im Bereich von Windwürfen oder anderen gestörten Standorten dominieren *Cecropia distachya* (*Cecropiaceae*), die großblättrige *Ischnosiphon lasiocoleus* (*Marantaceae*), verschiedene *Poaceae* und wieder einige hochstämmige Palmen, wie *Iriartea deltoidea*, *Socratea rostrata* und *Wettinia augusta*.

Besonders auffallend sind kleine Inseln im primären Wald, die von Reinbeständen der niederwüchsigen *Tococa occidentalis* (*Melastomataceae*) besiedelt werden. Diese Populationen sind auf die Tätigkeit von Ameisen zurückzuführen, die in paarigen Domatien am Grund der Blattspreiten von *Tococa occidentalis* leben (SVOMA & MORAWETZ 1992). Die Vegetation der Umgebung wird durch gezielte Attacken der Ameisen auf die Blätter der Pflanzen beseitigt und läßt somit Reinkulturen dieser *Melastomataceae* entstehen (MORAWETZ et al. 1992)

1.7.3.3 Montaner Regenwald (montane rain forests, 'bosque muy humedo montano bajo'; 1050-1650 m)

Der montane Regenwald wird von hohen Niederschlägen und dem stark strukturierten Relief mit tief eingeschnittenen Tälern und den parallel dazu verlaufenden Höhenzügen geprägt. Die Häufigkeit der Nebelbildungen nimmt gegenüber den tieferen Lagen weiter zu. Auch dadurch kommt es ab etwa 1050 m zu einem abrupten und tiefgreifenden Wechsel in der Vegetation. Was den Boden betrifft, ist die Ausbildung von dicken Humusdecken besonders auffällig. Die obere Grenze dieses Waldtyps ist besonders stark von den lokalen Bedingungen abhängig. Durch die topographischen Gegebenheiten kommt es zwischen 1400 und 1600 m im Gebiet zu einer engen Verzahnung des montanem Regenwaldes mit dem Elfenwald.

gegenüberliegende Seite / opposite page

Abb. 10: a - Großflächiger Windwurf im Bereich des oberen montanen Regenwaldes (~ 1600 m). Auffällige Pflanzen dieser Standorte sind die Palmen *Dictyocaryum lamarckianum* (Blattfiedern räumlich ausgebreitet), *Wettinia maynensis* (Blätter ± horizontal, Blattfiedern schmal dreieckig und bogig nach unten hängend) und *Welfia* sp. (Blätter schräg aufrecht, Blattfiedern in einer Ebene angeordnet). b - Unterwuchs im Elfenwald mit zahlreichen bodenbewohnenden Bromelien, *Cyclanthaceae* und Orchideen.

Fig. 10: a - Windthrow of large extension in the upper montane rain forest (~ 1600 m). Distinctive plants of this disturbed habitats are the palms *Dictyocaryum lamarckianum* (pinnae threedimensional spreading), *Wettinia maynensis* (leaves ± horizontally arranged, pinnae narrow triangular), and *Welfia* sp. (crown with a 'feather duster'-like appearance, pinnae oriented in one plane). b - Understory in the elfinforest with numerous terrestrial bromeliads, cyclanths and orchids (~ 1800 m).



Struktur und Zusammensetzung

Die Bäume sind niederwüchsig (15-20 m) und nur mehr an ebenen Stellen und Senken sowie an den Rändern von Bachläufen kann ein höherer Wald (bis 25 m) aufkommen. Übersteher fehlen und dickere Stammbildungen über 40 cm DBH sind sehr selten. Die Bäume verzweigen sich frühzeitig, bilden oft knorrige und sparrig verzweigte Systeme und nicht jene schlanken Stämme, die für das Tiefland typisch sind. Die Blätter sind meist kleiner, derber und oft sukku- lent. Der montane Regenwald zeichnet sich besonders durch einen immensen Reichtum an Epi- phyten und Kryptogamen aus. Die Stämme sind bis weit hinauf dicht mit Flechten und Moos- polstern überzogen. In Höhlungen größerer Bäume oder Astgabeln kann es, meist in Verbin- dung mit Lianenbewuchs, zu Humusbildungen auch größeren Ausmaßes (einige Kubikmeter) kommen. In den Humusnestern und Moospolstern können sogar Bäume 'epiphytisch' keimen. Im Waldgefüge sind nur mehr Unterwuchs und Baumschicht unterscheidbar.

Palmen sind im U n t e r w u c h s des montanen Regenwaldes nur mehr sehr selten (*Geonoma dicranospadix*, *G. lindeniana*, *Hyospathe elegans*) und beschränken sich auf lückige Bestände in unmittelbarer Umgebung von Wasserläufen. Bodenbewohnende Bromelien kommen häufi- ger vor als in tieferen Lagen. *Guzmania weberbaueri* kann an geeigneten Stellen dichte Be- stände bilden. Ihre Trichtersysteme (Phytotelmen) enthalten eine eigenständige Fauna, die durch KRÜGEL (1990) untersucht wurde.

In der B a u m s c h i c h t sind *Guatteria* sp. aff. *terminalis* (*Annonaceae*), *Aspidosperma schultesii* (*Apocynaceae*), *Perissocarpa* sp. (*Ochnaceae*), *Elaeagia pastoensis* (*Rubiaceae*), *Schefflera minutiflora* (*Araliaceae*), *Dendrobangia boliviana* (*Icacinaceae*), *Hyptidendron arboreum* (*Lamiaceae*) und *Persea trollii* (*Lauraceae*) vertreten. Charakteristisch sind vor al- lem die lang herabhängenden 'Bartflechten', ähnlich den *Usnea*-Arten in feuchten Nadelwäl- dern temperater Regionen. *Cavendishia sirensis* (*Ericaceae*), *Norantea* sp. (*Marcgraviaceae*), mehrere Arten aus den Gattungen *Guzmania*, *Aechmaea* und *Tillandsia* (*Bromeliaceae*), *Epi- dendrum*-, *Maxillaria*- und *Pleurothallis*-Arten (*Orchidaceae*) und viele *Piper*- und *Pepero- mia*-Arten (*Piperaceae*) sind Vertreter der epiphytischen Gefäßpflanzen.

Auffällige Lebensformen

L i a n e n wie etwa *Banisteriopsis polygama* (*Malpighiaceae*) sind selten. Unter den semipa- rasitischen *Loranthaceae* ist *Gaiadendron punctatum* bemerkenswert. Innerhalb der Familie nimmt er, was die Wuchsform betrifft, eine Sonderstellung ein: er wächst nicht epiphytisch sondern terrestrisch und schmarotzt auf Wurzeln anderer Pflanzen.

Sekundärvegetation

Von großer Bedeutung für die Zusammensetzung des Waldes in höheren Lagen ist die direkte und ungebrochene Einwirkung des Windes. Es kommt dabei vermehrt zu *Windwürfen*, die je nach Zustand und Alter des Waldes oft große Ausmaße (bis zu mehreren Hektaren) erreichen. Manche der umgestürzten Bäume können wieder austreiben und weiterwachsen (z. B. *Weinmannia*-Arten, *Cunoniaceae*). Auffällig ist, daß großgewachsene Palmen (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe longevaginata*, *Wettinia maynensis* und *Welfia* sp.) oftmals aus den Umbruchslücken aufragen (vgl. Abb. 10 a). Sie können mit ihrem speziellen Stammbau den Einwirkungen des Windes offenbar besser widerstehen als andere holzige Pflanzen. Entscheidend ist dabei der anatomische Aufbau der Stämme (vgl Kap. 4.3, Wuchsformen). Außerdem wird ein Bewuchs durch Lianen und Epiphyten bei manchen Palmenarten (z.B. *Welfia georgii*, *Iriartea deltoidea*) durch das Abfallen alter Blattscheiden limitiert (RICH et al. 1987).

Die Erosionswirkung des Wassers hat in Verbindung mit der Steilheit des Geländes und den immer wieder auftretenden Erdbeben ebenfalls einen starken Einfluß auf die Zusammensetzung der Hochlagenwälder. Das Zusammenwirken dieser beiden Faktoren hat oft *Bergstürze* und *Hangrutschungen* zur Folge, die z.T. recht große Lücken in die Vegetation reißen. Es besteht allerdings ein wesentlicher Unterschied zwischen Windwürfen und Hangrutschungen: die Rutschungen tragen die gesamte Vegetation und zusätzlich die oberen Bodenschichten ab, wodurch eine Neubesiedelung erschwert wird und nur durch spezialisierte Pflanzen erfolgen kann. Die Schließung solcher Bestandeslücken erfordert daher weit mehr Zeit als bei Windwürfen. Die umgestürzten Stämme besitzen häufig die Fähigkeit wieder neu auszutreiben und das abgestorbene Pflanzenmaterial bleibt als Substrat an Ort und Stelle erhalten.

Tälchen und Muldenlagen

Tälchen und Mulden werden von einer eigenen Flora begleitet. Baumfarne, zum Beispiel *Cyathea* spp. (*Cyatheaceae*), terrestrische *Anthurium*-Arten (*Araceae*) und viele *Bromeliaceae* sind charakteristische Pflanzen dieser Standorte. In den permanent feuchten, aber nicht zu schattigen Bereichen bilden verschiedene Moose, darunter einige *Sphagnum*-Arten, dichte Teppiche.

Wasserführende Stellen

Steilere Ränder von Tümpeln werden von Farnen mit großen, herbabhängenden Wedeln bewachsen. *Araceae* sowie einige höherwüchsige Palmen, wie *Wettinia maynensis*, *Dictyocaryum lamarckianum* und *Euterpe longevaginata*, säumen die flacheren Partien.

Colorado

Ein Vegetationstyp von Gehölzen auf exponierten und bodentrockenen Gratlagen und Gipfeln, der von den Einheimischen wegen der bei Trockenheit bunt gefärbten Blätter als **C o l o r a d o** bezeichnet wird, ist sehr charakteristisch für diese Höhenstufe. Es handelt sich hier um Vorposten der Vegetation höher gelegener Bereiche der Anden (= Übergangsformen zur Paramo-Vegetation), welche die Trockenheit länger andauernder Schönwetterperioden erträgt.

Die Pflanzen werden nicht höher als 2-3 Meter, haben einen oft sparrig-strauchförmigen Wuchs und kleine, derb-ledrige Blätter. Die **B o d e n s c h i c h t** wird von einer dichten Decke bestehend aus Moosen und Farnen, z.B. *Elaphoglossum metallicum* und verschiedene *Hymenophyllaceae*, überzogen. In der **S t r a u c h s c h i c h t** sind vor allem viele *Rubiaceae*, *Chusiaceae* und einige *Ericaceae* vorhanden.

1.7.3.4 Elfen- oder Nebelwald (elfin forest, 'bosque pluvial montano bajo'; 1650-2250 m)

In größeren Höhen ändert sich die Physiognomie des Waldes ein weiteres Mal, aber nicht derart drastisch wie beim Wechsel vom submontanen Regenwald zum montanen Regenwald. Das Klima wird von hohen Niederschlägen und tieferen Temperaturen geprägt, gelegentlich treten Fröste auf. Die Blätter sind vermehrt dickledrig und teilweise sukkulent. Viele Arten dieser Höhenlagen weisen verwandtschaftliche Beziehungen zur andinen Flora auf.

Struktur und Zusammensetzung

Die Vegetation ist nur mehr wenige Meter hoch. Bäume, zum Beispiel *Bejaria aestuans* (*Ericaceae*), kommen nur vereinzelt auf. Der Boden wird von einer dicken Moosdecke überzogen. An offenen, vegetationsarmen Stellen treten verschiedene *Sphagnum*-Arten auf. *Chusquaea*-Arten (*Poaceae*), die für die höheren Lagen vieler neotropischer Gebirge typisch sind, und zahlreiche Farne kommen hier erstmals vor. Die Palmen sind nur mehr durch *Geonoma heinrichsiae* vertreten. Sie zeichnet sich durch einen robusten Wuchs, sparrig abstehende

Blätter und aufrechte Blütenstände aus. Ein solcher Habitus ist auch von anderen *Geonoma*-Arten bekannt, die ähnliche Standorte besiedeln (*G. appuniana*, *G. trigona*; WESSELS BOER 1968, GENTRY 1986b). *Lianen* kommen im Elfenwald gelegentlich auch noch vor, mehrere *Baccharis*-Arten (*Asteraceae*) und *Mandevilla sandemanii* (*Apocynaceae*). Vor allem viele *Orchidaceae*, einige Farne und *Bromeliaceae* bilden *Epiphyten*. Bemerkenswert ist die semiparasitische, strauchartig wachsende *Antidaphne viscoidea* (*Eremolepidaceae*).

2 Systematik und Klassifikation der Familie der Palmen

2.1 Großgruppierung der Monokotylen

Die Palmen werden innerhalb der Monokotylen als einzige Familie der Ordnung *Arecales* geführt (DAHLGREN et al. 1985, CRONQUIST 1988, EHRENDORFER 1991, THORNE 1992). Durch DAHLGREN & CLIFFORD (1982) u.a. werden die *Arecales* mit den *Cyclanthales* und *Pandanales* zur Überordnung der *Areciflorae* (= *Arecanae*) zusammengefaßt. Einige Autoren (TAKH-TAJAN 1973, CRONQUIST 1988, EHRENDORFER 1991) stellen die *Arales* mit den *Araceae* und *Lemnaceae* in die Nähe der *Arecales* und fassen diese vier Ordnungen in die Unterklasse der *Arecidae* zusammen. Von DAHLGREN et al. (1985) und anderen Autoren wird als Reaktion auf neuere Forschungsergebnisse (BARTHLOTT & FRÖLICH 1983, FRÖLICH & BARTHLOTT 1988, HARRIS & HARTLEY 1980) eine Einteilung der Monokotylen in derartige Unterklassen nicht mehr vorgenommen. Die *Pandanaceae*, *Arecaceae* und *Cyclanthaceae* werden demnach in eigene Überordnungen gestellt, die *Araceae* überhaupt aus dem Verband mit diesen drei Familien herausgenommen und in der Nähe der *Alismatiflorae* eingereiht.

2.2 Systematik und Klassifikation der Familie der Palmen

Die Taxonomie der Palmen hat eine lange Tradition, die bis in die Zeit vor Linné zurückreicht (z.B. RUMPHIUS 1741-55, MARTIUS 1823-50, DRUDE 1887, MOORE 1973a, POTZTAL 1964, MOORE & UHL 1982). Nach UHL & DRANSFIELD (1987) werden die Palmen zur Zeit in 6 Unterfamilien eingeteilt:

Die *Coryphoideae* (39/400)* besitzen palmate bis costapalmate, selten pinnate (*Phoenix*) und meist induplikat gefaltete Blätter. Die Blüten sind an den Rachillen einzeln inseriert oder zu Gruppen zusammengefaßt, bilden aber niemals Triaden, wie sie für die *Arecoidae* charakteristisch sind (s.u.). Bei manchen Taxa kommen Blütenverhältnisse vor, die innerhalb der gesamten Palmen als ursprünglich angesehen werden: drei Sepalen und drei Petalen, sechs freie Stamina und drei einsamige, apocarpe Fruchtblätter. Diese Unterfamilie wird demnach als die basale Gruppe betrachtet.

Die *Calamoideae* (22/650) sind besonders durch die Schuppenbildungen an der Oberfläche des Ovars und in weiterer Folge an der Frucht charakterisiert. Die Blüten stehen einzeln

* Anzahl der Gattungen/Arten.

oder paarig (sehr selten in Triaden) oder in Cincinni (= Verzweigungen des Blütenstandes, die durch Bildung neuer Blüten in den Achseln der Brakteen älterer Blüten entstehen). Bemerkenswert sind die (in der Paläotropis) häufig vorkommenden Lianen, die mit Hilfe von widerhakig bestachelten Abschnitten der Blattspindel (Cirrho) und manchmal zusätzlich dazu mit umgewandelten Blütenständen (Flagelli) klettern können.

Palmen aus der Unterfamilie der *Ceroxyloideae* (11/153) haben einzeln oder in Acervuli (= Reihen) angeordnete Blüten, die meist eingeschlechtlich, selten zwittrig sind. Diözie ist in dieser Gruppe weit verbreitet. Der Blütenstandsstiel trägt viele Brakteen (1 bei *Wendlandiella*). Die Blätter sind immer gefiedert und reduplikat gefaltet.

Die *Arecoideae* (124/1456) sind die formenreichste und am stärksten differenzierte Unterfamilie. Vertreter dieser Gruppe können anhand der obligat eingeschlechtlichen Blüten, die in Triaden angeordnet sind (eine mittlere weibliche und zwei seitliche männliche), oder davon abgeleiteten Blütenpaaren oder Einzelblüten, von den übrigen Unterfamilien unterschieden werden. Die Blätter sind gefiedert und mit wenigen Ausnahmen (*Caryoteae*) reduplikat gefaltet.

Die Unterfamilie *Nypoideae* (1/1) ist monotypisch (*N. fruticans* Wurm), und nimmt innerhalb der Familie eine isolierte Stellung ein. Im vegetativen Bereich fällt besonders die dichotome Verzweigung der niederliegenden Sprosse auf. Einzigartig in der Familie ist aber vor allem der eigenartige Aufbau des Blütenstandes. Er besteht aus einem endständigen Abschnitt von kopfig angeordneten weiblichen Blüten und an der Blütenstandsachse seitlich angebrachten, kolbigen, männlichen Blütenstandsästen. Die Fruchtblätter sind wie bei manchen *Coryphoideae* apocarp.

Die *Phytelphantoideae* (3/7) bestehen aus drei diözischen Gattungen (BARFOD 1991). Das Eophyll (= erstes Laubblatt) ist bereits gefiedert, wenn auch die Anzahl der Fiedern gegenüber adulten Blättern noch gering ist. Im Blütenstandsbereich zeichnet sich diese Unterfamilie durch einen stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus aus. Die weiblichen Blütenstände sind kopfig und bestehen aus vielen dicht gedrängten Blüten, mit stark verlängerten Tepalen und Griffel. Die Karpelle sind frei und besitzen 3-10 Samenanlagen. Die Früchte besitzen eine stark verholzende Fruchtwand, die zudem an den tangentialen Wänden auffällige, stark verholzte, warzenartige Erhebungen aufweist. Die männlichen Blütenstände sind 'kätzchenartig' ausgebildet, wobei die Blüten in Gruppen zu vier auf einem verbreiterten, flachen und gewöhnlich ungestielten Rezeptakulum stehen. Die Blütenhülle ist stark reduziert und eine Blüte besitzt zahlreiche Stamina (bis zu 1200 in *Ammandra dasyneura*: BARFOD 1991).

Jüngere karyologische Untersuchungen (RÖSER 1993, 1994) erbrachten Befunde, die durch die gegenwärtige Klassifizierung der Familie zum Teil nicht erklärbar sind. Unter anderem wird die Stellung von *Nypa* nicht in der Nähe der *Coryphoideae* angenommen, sondern, ähnlich wie die der *Phytelephantoideae*, als isoliert innerhalb der Familie angesehen. In gleicher Weise stellten sich die Gattungen *Bismarckia* und besonders *Phoenix* als isoliert innerhalb der *Coryphoideae* heraus.

Das Untersuchungsgebiet wurde im Jahr 1988 während zweier Aufenthalte besucht: das erste Mal vom 6. Jänner bis zum 25. Februar, das zweite Mal vom 26. Juli bis zum 4. Oktober.

Die Palmenflora wurde hauptsächlich in der Umgebung der Feldstation von Panguana und des Sira-Lagers untersucht (vgl. Kap. 1.6, Beschreibung des Untersuchungsgebietes). Ausgehend von diesen beiden Fixpunkten sind zahlreiche Exkursionen in die umliegenden Bereiche durchgeführt worden. Es fanden im speziellen zwei mehrtägige Exkursionen in die höhergelegenen Regionen des Siragebirges (Laguna-Lager, Campamento Peligroso) und eine eintägige Exkursion zum Rio Negro statt, der westlich des Sira-Lagers, etwa 300 Höhenmeter tiefer liegt.

3 1 Daten über das Untersuchungsgebiet

Zur Darstellung der geographischen Lage des Untersuchungsgebietes wurden für die Übersicht (Abb. 1) eine ONC-Karte (Operational Navigation Chart, Blatt M26) und für die Darstellung des Verlaufes des Transekts (Abb. 4) zwei Luftbildkarten der Fuerza Aérea Peruana (Blätter 365.83.A 169 und 365.83.A 220) verwendet.

Die Höhenangaben wurden mit einem barometrischen Höhenmesser (Thommen 6000 m) ermittelt. Weil die Meßergebnisse bei dieser Methode bedingt durch wechselnde Witterungsverhältnisse großen Schwankungen unterliegen und Vergleichsmessungen nicht durchgeführt werden konnten, erfolgen die Höhenangaben nur auf 100 m genau. Einzig für die Stationen, die permanent genutzt (Panguana, Sira-Lager) oder oft besucht (Pato Rojo, Campamento Peligroso, Gipfel) sind die Höhen auf 10 m genau angegeben

Die Klimadaten wurden während der Sira-Expedition (Angaben über das Sira-Lager) bzw. bei früheren Aufenthalten einzelner Mitarbeiter (Angaben über Panguana) erhoben (vgl. HENZL 1991). Die Temperatur ist an Minimum/Maximum-Thermometern (Firma Amarell) abgelesen worden. Es wurden die Minimal- bzw. Maximalwerte aufgezeichnet, weshalb im Abschnitt über das Klima des Untersuchungsgebietes nur vereinfachte Diagramme, allerdings ähnlich gestaltet wie durch WALTER (1973) vorgeschlagen, erstellt wurden.

Die Beschreibung der Vegetation des Untersuchungsgebietes erfolgte nach Feldaufzeichnungen und durch Auswerten von Photographien. W MORAWETZ und B. WALLNÖFER haben die Pflanzen, die in der Vegetationsbeschreibung genannt werden, gesammelt und mir diese Daten in dankenswerter Weise überlassen. Die Nomenklatur und systematische Zuteilung der Pflanzen-

arten bzw. -gattungen zu Familien folgt MABBERLEY (1993), in besonderen Fällen MAAS & WESTRA (1993); die Reihung der Arten und die Artbezeichnungen folgen denen von BRAKO & ZARUCCHI (1993)

3.2 Daten über die Palmenflora

3.2.1 Material

Die Palmen wurden herbarisiert, fotografiert und es wurden Blüten, Früchte und Blütenstände bzw. Teile davon für morphologische Untersuchungen fixiert. Einige wenige Pflanzen (*Geonoma interrupta*, *Wendlandiella gracilis*) wurden lebend nach Wien gebracht und werden im Botanischen Garten des Instituts für Botanik der Universität Wien (HBV) kultiviert.

Bei der Anfertigung von Herbarmaterial wurde spezieller Wert darauf gelegt, nur Pflanzen zu sammeln, die in fertilem Zustand waren. Von den meisten Palmen wurden pro Aufsammlung 5-6 Duplikate angefertigt, bei sehr kleinwüchsigen Arten waren es in manchen Fällen nur ein bis zwei.

Die Bestimmungen wurden durch eingehendes Studium von Literatur zur Systematik der Palmen und durch Herbarvergleiche in den Herbarien WU (Botanisches Institut der Universität Wien) und W (Naturhistorisches Museum Wien), vorwiegend aber während mehrerer Aufenthalte in den Herbarien des New York Botanical Garden, USA, von Kew Gardens (K), England, und Århus (AAU), Dänemark in Zusammenarbeit mit Dr. Andrew HENDERSON (NY), Dr. John DRANSFIELD (Kew) und Dr. Henrik BALSLEV (Århus) durchgeführt.

Herbarbelege sind in AAU, NY, USM und WU deponiert (vgl. Liste in Anhang 4).

Die morphologischen Präparate wurden in FAA, einem Gemisch aus Formol, Eisessig, Ethanol (70%) und Wasser im Verhältnis 1.1:3:9, fixiert.

3.2.2 Methoden

Die Beschreibung der Palmen erfolgt nach einem gleichbleibenden Schema, das alle relevanten morphologischen Merkmale und Größenverhältnisse berücksichtigt. Bei einigen Palmenarten ist allerdings keine vollständige Beschreibung möglich, da während der Untersuchung Blüten bzw. Blütenstände und/oder Früchte fehlten.

Als Höhe der Palmen wird die Länge des Stammes vom Erdboden bis unterhalb der Blattkrone bzw. unterhalb des Kronschafes angegeben.

Der Stammdurchmesser gibt, wenn nicht anders bezeichnet, die Dicke des Stammes ohne die Blattscheiden an. Er wurde bei großwüchsigen Palmen auf Brusthöhe (DBH = diameter at breast height, ca. 1,3 m oberhalb des Erdbodens), bei kleineren Palmen oder liegenden Stämmen an einer repräsentativen Stelle gemessen.

Die Gesamtlänge der Blätter ergibt sich aus der Länge von der Blattansatzstelle, also dem Scheidengrund, bis zur Spitze der meist gabelig geöffneten Endfieder.

Die Längenangaben der Blattscheiden und -stiele stammen von den äußeren, noch voll intakten Blättern.

Die Länge der Fiedern wird von der Rachis bis zur Spitze der Fieder oder zum Blattrand (bei bogigem Verlauf der Fiederränder) und ihre Breite an der breitesten Stelle in einem rechten Winkel auf den Blattrand angegeben.

Alle morphologischen Termini folgen der Verwendung durch UHL & DRANSFIELD (1987).

Die Analyse der Wuchsformen erfolgte durch Auswertung von vor Ort angefertigten Skizzen und Photographien. Die HD-Werte wurden nach dem Verhältnis der Höhe (bzw. Länge) des Stammes zu seinem Durchmesser berechnet.

Die Angaben über die Vertikalverteilung der Palmen des Untersuchungsgebietes erfolgen auf 100 m genau. Angaben über die Verteilung oberhalb der obersten von mir selbst besuchten Bereiche hinaus wurden nur mehr für großwüchsige Palmen, mit Hilfe von Feldstechern, erhoben. Die Höhenlage wurde durch Vergleichen mit Fixpunkten bekannter Höhe auf den zur Verfügung stehenden Karten und Luftbildern des Untersuchungsgebietes geschätzt. Zusätzliche Angaben stammen von B. WALLNÖFER, der die oberen Bereiche des Siragebirges mehrmals besucht und besammelt hat. Die Höhenverteilung der Palmenarten im Untersuchungsgebiet wird nur aufgrund des speziellen Verlaufes des Transekts dargestellt (vgl. Kap. 1.6, Beschreibung des Untersuchungsgebietes / Transekt).

In zwei kleineren Untersuchungsflächen wurde die Palmenflora quantitativ bearbeitet. Dazu wurden alle Palmen und Bäume (≥ 10 cm DBH) innerhalb einer Fläche von 400 m² (20 x 20 m) aufgenommen. Die Grundfläche der Plots wurde mit einem Kompaß ausgerichtet und mit Schnüren abgesteckt; zur leichteren Orientierung wurden alle 2 m Markierungen angebracht. Der Abstand der Pflanzen wurde von diesen beiden Achsen auf 10 cm genau abgemessen und

Material und Methoden

in ein Koordinatensystem eingetragen. Für beide Plots wurden zusätzlich noch folgende Informationen erhoben: Waldtyp, Höhenlage, Ausrichtung des Plots, Exposition, Hangneigung bzw. Oberflächenprofil, Bodenbeschaffenheit, sowie Abstand, Lage und Fließrichtung der nächstgelegenen Wasserstelle.

Bei den *Palm*en wurde zwischen Keimlingen, Jungpflanzen (noch stammlos oder schon mit ausgebildetem Stamm aber noch nicht fortpflanzungsfähig) und adulten Individuen unterschieden. Diese drei Entwicklungsstadien sind in den Rastern durch unterschiedliche Signaturen dargestellt. Es wurden überdies die Stammlängen, Anzahl der Stämme pro Individuum bei mehrstämmig wachsenden Palmenarten und Anzahl der Individuen bei Keimlingsschwärmen notiert.

Die Verteilung der Pflanzen in den Plots wurde in eine veränderte Version des Computerprogramms CHOROL (MORAWETZ & EBSTER 1989) übernommen. Im Programm CHOROL wurde zum Eintragen der einzelnen Pflanzen das Koordinatennetz entzerrt.

4. Ergebnisse & Diskussion

4.1 Beschreibung der Palmengattungen und -arten

4.1.1. *Aiphanes* Willdenow in Mém. Acad. Roy. Sci. Berlin 1804: 32. 1807

(*Arecoideae, Coccoae, Bactridinae*)

Aiphanes ist eine einhäusige Palmengattung, die ein- oder mehrstämmige Arten enthält. Der Stamm wird maximal 20 m hoch (BORCHSENIUS & BERNAL-GONZALEZ 1991), kann aber auch 'fehlen' (z.B. *A. tessmannii*). Die Blätter sind gefiedert oder seltener ungeteilt und dann nur an der Spitze zweispaltig. Die Seitenfiedern sind am Grund keilförmig verschmälert, an der Spitze unregelmäßig abgeschnitten (ähnlich gestaltete Fiedern hat in der Subtribus *Bactridinae* sonst nur *Bactris caryotifolia* Martius) und in regelmäßigen Abständen angeordnet oder in Gruppen zusammengefaßt, die dann meist durch unterschiedlich lange unbeblätterte Abschnitte der Blattspindel voneinander getrennt sind. Die Endfieder besitzt mehrere Hauptnerven und ist dadurch im Verhältnis zu den Seitenfiedern stark verbreitert.

Die Blütenstände stehen aufrecht und innerhalb der Blattkrone, sind protandrisch, einfach verzweigt, manchmal unverzweigt, und meist lang gestielt. Das Vorblatt ist zweikiebig, scheidig, außen abwischbar behaart und manchmal spärlich bestachelt. Das erste Tragblatt ist verlängert (Spatha), röhrig und außen meist bestachelt. Es reißt in der Blütezeit der Länge nach auf, wobei die Ränder häufig nach außen umgebogen werden. Die Blütenstände (Rachillen) stehen während der Blütezeit aufrecht oder horizontal von der Blütenstandsspindel ab oder hängen bogig über. Die unteren Blütenstandsäste sind bei manchen Arten länger als die oberen, sodaß Blüten- und Fruchtsände an der Spitze wie abgeschnitten erscheinen. Die Blüten sind im unteren Abschnitt der Blütenstandsäste in Triaden angeordnet, die aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten bestehen, wie es für die gesamte Unterfamilie der *Arecoideae* typisch ist. Der obere Abschnitt der Blütenstandsäste trägt meist nur mehr männliche Blüten, die paarig oder einzeln stehen. Die weiblichen Blüten haben einen sechszähligen Staminodialring, der an der Innenseite der Kronblätter angewachsen ist und in der Blütezeit zwischen diesen sichtbar wird.

Die kugeligen bis eiförmigen Stenfrüchte haben an der Spitze einen kleinen Narbenrest, sind bestachelt, behaart oder kahl, zur Reifezeit rot, seltener weiß, orange oder purpur. Das Mesokarp ist fleischig-faserig, das Endokarp stark verholzt und schwarz. Ein Netz von dünnen, schwach eingesenkten Gefäßbündelsträngen überzieht die Oberfläche des Endo-

karps. Sie führen vom Grund des Endokarps zu den Keimporen und laufen an diesen sternförmig zusammen.

Bemerkenswert ist die *B e s t a c h e l u n g* vieler Organe, wie es für alle Gattungen der Subtribus *Bactridinae* innerhalb der *Cocoeae* typisch ist. Die Internodien sind ring- oder bandförmig mit schwarzen, hohlen, abgeflachten und abspreizenden Stacheln besetzt, die am Grund meist ein Gelenk aufweisen. Die Blattscheide, der -stiel und die Hauptnerven der Fiedern, sowie die Blütenstands-/Fruchtstandsachse und die Früchte tragen ebenfalls häufig Stacheln und zudem nadelförmige, aufrechte bis halb anliegende Borsten und meist ein Indument aus aufrechten, weichen Haaren.

Aiphanes-Arten besiedeln vorwiegend den Unterwuchs neotropischer Regenwälder vom Tiefland bis in größere Höhen (3000 m). Sie kommen oft in Hangwäldern und an sekundär beeinflussten Standorten vor und treten auch an Uferböschungen von Flüssen auf. Das Verbreitungsgebiet von *Aiphanes* reicht von Panama, entlang der Anden bis nach Bolivien im Süden (BALSLEV & MORAES 1989). Eine Art kommt auch auf den Antillen vor. Die meisten Arten sind in Kolumbien und Ecuador beheimatet (GALEANO & BERNAL 1987, WESSELS BOER 1988, BORCHSENIUS & BERNAL-GONZALEZ 1991). Die Gattung enthält 22 Arten, von denen im Untersuchungsgebiet zwei Arten, *A. aculeata* Willdenow und *A. tessmannii* Burret, vertreten sind.

4.1.1.1. *Aiphanes aculeata* Willdenow in Mém. Acad. Roy. Sci. Berlin 1804: 32. 1807

Habitus und Wuchsform: *Aiphanes aculeata* wächst einstämmig und öfter in Gruppen von einigen wenigen Individuen zusammen. Der Stamm wird 5-7 (-11) m hoch und 5-6 cm dick (HD-Wert = 100-115). Die Internodien sind (1-) 7-10 cm lang, und dicht bandförmig bestachelt. Die 7-10 Blätter werden etwa 2 m lang und bilden eine schirmförmige Krone. Die Blattscheide ist 40-50 cm, der Blattstiel \pm 20 cm und die Blattspindel \pm 140 cm lang. Die Scheide und der Stiel sind dicht mit 1,5-7 cm langen, flachgedrückten, schwarzen Stacheln besetzt, die am Grund mit einem verdickten Gelenk ansetzen. Die Blätter besitzen 20-25 Fiedern beiderseits der Blattspindel, die in Gruppen aus 2-5 Fiedern zusammengefaßt sind. Jede Fieder weist einen Haupt- und zahlreiche Nebenerven auf, die durch zahlreiche, schwach hervortretende Quernerven miteinander verbunden sind. Der gelbliche Hauptnerv tritt auf der Blattoberseite nur schwach, auf der Blattunterseite stark hervor. Die untersten Fiedern sind 17-20 cm lang und 1,5-6 cm breit, die mittleren 33-39 cm und 11,5-14 cm, die oberen 14,5-23 cm und 4,5-8 cm. Der obere Rand der Fiedern ist in eine ausgezogene Spitze verlängert, die Spitze der

Fiederspreite ist am Hauptnerv gegenüber den Rändern vorgezogen und dadurch dreieckig. Die Endfieder ist fast bis zum Grund zweigeteilt, die beiden Hälften sind 15-16,5 cm lang, 12-15 cm breit und besitzen jeweils 3-4 Hauptnerven. Diese tragen manchmal an den der Fiederunterseite vereinzelte Stacheln. Die Fiederränder weisen hingegen regelmäßig bis 5 mm lange, dünne, nach vorne gerichtete Stacheln auf. Die gesamte Blattoberfläche ist mit locker verteilten, 1-1,5 mm langen, aufrechten, braunen Haaren besetzt.

Die Blütenstände sind bis 1,5 m lang. Der Blütenstandsstiel ist 45-100 cm lang, am Grund bestachelt und zusätzlich anliegend braun behaart. Er trägt ein ca. 40 cm langes, scheidiges Vorblatt, das sich nach der Entfaltung des Blütenstandes rasch faserig auflöst, und eine etwa 80-100 cm lange, röhrlige Spatha, die außen mit einem abwischbaren, schmierigen Indument und kurzen schwarzen Borsten besetzt ist. Die etwa 50 cm lange Blütenstandsachse trägt 60-80 Äste, wobei die unteren \pm 30 cm lang und 3 mm dick, die oberen etwa 4,5 cm lang und 0,5 mm dick sind. Die weiblichen Blüten haben drei häutige, breit eiförmige, kurz zugespitzte, dachige Kelchblätter, die am Grund kurz-röhrlig miteinander verwachsen sind. Die drei Kronblätter sind becherartig verwachsen. Die männlichen Blüten besitzen drei gelbe, lanzettliche, am Grund nur sehr kurz verwachsene Kelchblätter und drei eiförmige Kronblätter. Die sechs Staubblätter sind am Grund röhrlig miteinander verwachsen und umhüllen das kleine, dreizipfelige Rudiment des Fruchtknotens.

Die Früchte sind kugelig, ca. 1 cm im Durchmesser, glatt, unreif grün, färben sich zur Reifezeit rot.

Ökologie: *Aiphanes aculeata* ist ein Vertreter der fließbegleitenden Wälder und kommt in geringerem Maß auch in sekundär gestörten Bereichen des Waldes vor. Sie dringt nur selten weiter in den angrenzenden tierra firme-Wald vor und benötigt wasserzügige, sandige Böden mit gutem Nährstoffangebot.

Innerhalb der Blattscheiden und zwischen den Stacheln werden Fallaub, Tierexkremate und anderer Detritus aufgefangen; es wurden auch wiederholt Ameisennester zwischen den Stacheln des Stammes, vor allem aber zwischen den Blattscheiden älterer Blätter gefunden.

Höhenverbreitung: Tiefland bis zur Grenze des submontanen Regenwaldes; 260-700 m.

4.1.1.2. *Aiphanes tessmannii* Burret in Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem **11**. 564. 1932.

Habitus und Wuchsform: *Aiphanes tessmannii* ist sehr kurzstämmig ('stammlos') und wächst einstämmig, das Stämmchen wird 2-3 cm lang und 1 cm dick (HD-Wert = 2-3). Die 4-8 Blätter sind 60-80 cm lang und weit trichterförmig auseinandergebogen. Die Blattscheide ist 6-10 cm lang und mit 2-4 cm langen, drehrunden Stacheln besetzt. Der Stiel ist 10-15 cm lang und mit kurzen, braunen Borsten sowie vereinzelt, dünnen, schwarzen, 3-5 cm langen Stacheln versehen. Die Blattspindel ist 30-50 cm lang und weist das gleiche Indument wie der Stiel auf, ist aber unbestachelt. Die 10-13 Fiederpaare besitzen einen Hauptnerv und zahlreiche Nebennerven. Sie laufen gegen den Grund hin gleichmäßig und schmal keilförmig zusammen. Die Spitze der Fiederspreiten ist schräg abgeschnitten und unregelmäßig gezähnt. Auf der Blattunterseite sind die Fiedern dicht und halb anliegend behaart. Der Fiederrand ist mit etwa 1 mm langen, dunkelbraunen und nach vorne gerichteten Stacheln besetzt. Die untersten Fiedern sind 6-7,5 cm lang bzw. 1-1,5 cm breit, die mittleren 9,5-10,5 cm und 2,5-3,5 cm, die obersten 9-11 cm und 1-2,5 cm. Die Endfieder ist bis zur Blattspindel geteilt, besitzt 3-4 Hauptnerven und ist 11-15 cm lang und 3,5-4,5 cm breit.

Die Blütenstände stehen aufrecht zwischen den Blättern (interfoliar). Das Vorblatt ist etwa 20 cm lang und am Grund mit bis zu 15 mm langen, hellbraunen Stacheln besetzt. Nach oben hin werden die Stacheln immer kürzer und sind am oberen Rand des Vorblattes nur mehr 3 mm lang. Die Spatha ist \pm 50 cm lang, innen völlig kahl und sandfarben, außen mit feinen, 2-3 mm langen, hellbraunen Borsten besetzt. Die Spatha und das Vorblatt lösen sich mit zunehmendem Alter faserig auf. Der Blütenstandsstiel ist etwa 25-30 cm lang, am Grund mit 3-5 mm langen, feineren, hellbraunen Borsten besetzt, knapp unterhalb der Blütenstandsachse vollkommen kahl. An der etwa 5 cm langen Blütenstandsachse sind 13-15 Blütenstandsäste angebracht, wobei die unteren 15 cm Länge und 2 mm im Durchmesser, die oberen 4 cm Länge und 1 mm im Durchmesser aufweisen. Die Kronblätter der weiblichen Blüten sind zur Blütezeit nach außen gebogen und wie der Staminodialring rötlichbraun gefärbt. Die Kronblätter der männlichen Blüten sind am Grund verwachsen und in Anthese flach ausgebreitet. Die 6 Staubblätter stehen auf dem scheibenförmig verbreiterten Blütenboden.

Ökologie: *Aiphanes tessmannii* ist eine seltene Palme im Unterwuchs von Hangwäldern der submontanen Vegetationszone. Am einzig bekannten Standort ist eine kleine Gruppe bestehend aus wenigen Individuen über gelblichem Latosol gefunden worden (B. WALLNÖFER 114-8488).

Höhenverbreitung: 700 m (nur einmal gefunden).

Zusätzliche Bemerkung: Die Art ist nach dem Schlüssel in der Flora von Perú (MACBRIDE 1960) als *Aiphanes tessmannii* Burret zu bezeichnen und stimmt auch nach den morphologischen Merkmalen mit der Beschreibung von BURRET (1932) für *A. tessmannii* überein. In der neuen Monographie der Gattung (BORCHSENIUS & BERNAL-GONZALEZ 1991) wurde diese Art allerdings als Synonym zu *A. weberbaueri* Burret gestellt, aber angemerkt, daß *A. weberbaueri* s.l. in den Anden wenig variabel sei, sich im amazonischen Tiefland allerdings in zwei gut unterscheidbare Formen aufspalte.

Tab. 3: Zusammenstellung der Merkmale und Vertikalverbreitung der drei Formen von *A. weberbaueri* s.l.

Tab. 3: Combination of morphological features and altitudinal distribution of the three forms of *A. weberbaueri* s.l.

<i>Aiphanes weberbaueri</i> Burret s.l.			
	Andenosthänge	Amazonastiefland	
Rachillenzahl	13-30	5-10	~ 30
Ausbildung	verdickt	verdickt	dünn
Anordnung der Blattfiedern	gruppiert (2-3) / regelmäßig	gruppiert (2-3)	regelmäßig
Form	schmal keilförmig / linealisch	breit keilförmig	schmal keilförmig /linealisch
Höhenlage (msm)	?-1950	~100-?	~ 100-980 (-1850)

Die Populationen der höheren Lagen der Andenosthänge scheinen die morphologischen Merkmale jener beiden Sippen zu kombinieren, die von BORCHSENIUS als im Amazonastiefland gut unterscheidbar bezeichnet werden. Die schmalblättrige Tieflandsform mit dünnen Blütenstandsästen (= *A. tessmannii*) kann zudem in manchen Gebieten auch etwas höher steigen: 980 msm in der Cerro de Escalero, San Martin, Perú (Moore 8527; USM); 1850 msm in Morona Santiago, Ecuador (Borchsenius & Pedersen 91427; AAU). Die Sippen der Andenosthänge könnten somit hybridogenen Ursprungs sein, wenn man *A. tessmannii* als eigenständige Art ansieht.

4.1.2. *Astrocaryum* G.F.W. Meyer in Primit. Fl. Esseq., 265. 1818.

(*Arecoideae, Cocoeae, Bactridinae*)

Astrocaryum ist eine einhäusige Palmengattung mit ein- oder mehrstämmig wachsenden Arten, die aufrechte, hochwüchsige oder unterirdische und nur selten sehr kurze Stämme besitzen. Die Blätter sind gefiedert, mit regelmäßig oder versetzt angeordneten und in einer (subgen. *Monogynanthus*) oder mehreren Ebenen (subgen. *Pleio gynanthus*) des Raumes ausgebreiteten Fiedern, bei einigen Arten sind die Fiedern in Gruppen von 2-5 zusammengefaßt. In Arten der Sect. *Ayri* sind die Blattfiedern auf der Unterseite silbrig behaart. Diese Eigenschaft ist in Kombination mit dem verlängert eiförmigen Umriß der Blätter sehr charakteristisch und macht diese Palmen schon aus größerer Entfernung erkennbar.

Die Bl ü t e n s t ä n d e stehen aufrecht in der Blattkrone, einzeln an den Nodien und sind einfach verzweigt. Das V o r b l a t t ist zweikielig, stark verholzt und wird gewöhnlich von der Scheide des Tragblattes eingehüllt. Die S p a t h a ist stark verlängert, derb ledrig bis schwach verholzt, an der Spitze oft gabelig geteilt und außen dicht bestachelt. Die Äste des Blütenstandes haben einen charakteristischen Aufbau: sie tragen im unteren Abschnitt eine (subgen. *Monogynanthus*) bis mehrere (subgen. *Pleiogynanthus*), im Vergleich zu den männlichen Blüten stark vergrößerte, weibliche Blüten, die als Reduktion aus der ursprünglich angelegten Triade hervorgegangen ist. Manchmal können die weiblichen Blüten zusätzlich von einer oder zwei ebenso vergrößerten, männlichen Blüten flankiert sein. Darauf folgt ein \pm langer, steriler Abschnitt, der den oberen, rein männlichen Teil jedes Blütenstandsastes vom basalen weiblichen Anteil trennt. Meist ist der Teil der Rachilla, der die männlichen Blüten trägt, kolbig verdickt. Die Blüten sind paarig oder einzeln angeordnet und in Gruben eingesenkt (besonders deutlich beim subgen. *Monogynanthus*).

Die S t e i n f r ü c h t e sind kugelig bis spindelförmig, oft seitlich zusammengedrückt und dann im Querschnitt polygonal. Der Narben- bzw. Griffelrest sitzt an der Spitze der Frucht. Am Grund des Griffelrudiments ist das Exokarp kahl, die restliche Oberfläche ist mehr oder weniger stark behaart bzw. kurz bestachelt. Normalerweise öffnen sich die Früchte zur Reifezeit nicht, bei einigen Arten (Subgenus *Monogynanthus* — Sect. *Mumbaca*) springt das P e r i k a r p allerdings unregelmäßig auf und exponiert das fleischige, meist rötlich-orangefarbene Mesokarp. Das E n d o k a r p ist stark verholzt, schwarz und durch weißliche Mesokarppfasern überzogen, die sternförmig zu den drei an der Spitze liegenden Keimporen verlaufen (vgl. Gattungsname).

Wie schon bei *Aiphanes* und *Bactris* sind auch bei *Astrocaryum* nahezu alle Teile der Pflanzen stark bestachelt. Besonders auffällig sind die schwarzen, bis über 20 cm langen, abgeflachten und innen hohlen Stacheln der Blattscheiden, aber auch der Blattstiel und die Fiedern sind bestachelt. Die Interodien des Stammes sind nur bei Arten des subgen. *Pleiogynanthus* ausnahmslos bandförmig bestachelt. Im subgen. *Monogynanthus* kommen meist unbestachelte Palmen vor, bei einigen wenigen Arten sind spärliche, in Gruppen angeordnete Stacheln an den Internodien vorhanden (KAHN & MILLÁN 1992).

Die Gattung *Astrocaryum* ist von Mexiko (*Astrocaryum mexicanum*) bis Südbrasilien und Bolivien verbreitet (BURRET 1934a).

Astrocaryum-Arten besiedeln primäre und sekundäre Standorte, sowohl in tierra firme- (*A. paramaca*, *A. sociale*; KAHN & CASTRO 1985) als auch in Überschwemmungswäldern (*A. acaule*;

MORAWETZ verb., KAHN & CASTRO 1985) und sind oft auffällige Pflanzen der Uferbänke größerer Flüsse (*A. jauari*). Manche Arten sind Elemente des Unterwuchses, können aber auch bis in die Kronenschicht vordringen. Häufig findet man große Ansammlungen von Keimlingen, die auf den reichen Fruchtansatz bei relativ geringem Schädlingsbefall zurückzuführen sind.

Im Untersuchungsgebiet kommt von den etwa 24 Arten des Amazonastieflandes (KAHN & MILLÁN 1992) nur *Astrocaryum macrocalyx* Burret vor.

4.1.2.1. *Astrocaryum macrocalyx* Burret in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. **35**: 150. 1934.

Habitus und Wuchsform: *Astrocaryum macrocalyx* wächst einstämmig, wird 10-15 m hoch und erreicht etwa 20 cm DBH (HD-Wert = 50-75). Die Internodien sind 20-30 cm lang und unbestachelt. Die 10-15 Blätter sind (3-) 5-7 m lang, die Scheide ist 1-2 m, der Stiel 1-1,3 m und die Blattspindel 2-4 m lang. Die Blattscheide, der -stiel und die -spindel sind dicht mit schwarzen, abgeflachten und innen hohlen Stacheln besetzt, die an der Scheide bis 20 cm lang werden können. Die Zahl der Blattfiedern beträgt ca. 100 beiderseits der Blattspindel. Sie sind regelmäßig angeordnet, linealisch und besitzen einen Hauptnerv. In der Mitte der Blattspindel sind sie 90-95 cm lang und 5-6 cm breit. Die oberen Fiedern sind ein- bis dreinervig, 50-55 cm lang und 3-4,5 cm breit. Die Fiedern sind oberseits kahl, dunkelgrün und unterseits sehr dicht silbrig behaart und glänzend. Die Fiederränder tragen kurze, spitz-kegelige und nach vorne gerichtete Stacheln. Abgestorbene Blätter fallen gewöhnlich ab und hinterlassen regelmäßig angeordnete Narben auf der Stammoberfläche. Bei jungen Individuen und Pflanzen, die an offenen, trockenen Standorten ('Chacras') wachsen, kann der Stamm jedoch zur Gänze von vertrockneten aber persistierenden Blattscheiden eingehüllt bleiben.

Die Blütenstände sind bis 2 m lang und stehen bis in die Reifezeit aufrecht zwischen den Blättern. Der Blütenstandsstiel ist 1-1,5 m lang und im Querschnitt elliptisch. Er trägt ein etwa 1 m langes Vorblatt und eine bis 1,2 m lange Spatha. Sie ist innen hellgelb und glatt, außen stark bestachelt, an der Spitze kapuzenförmig und meist kurz-gabelig geteilt. Die Blütenstandsachse ist etwa 60 cm lang und trägt zahlreiche Blütenstandsäste. Die Triade am Grund jeder Rachilla ist noch vollständig vorhanden und besteht aus einer, sehr selten zwei großen, mittleren und weiblichen sowie zwei seitlichen männlichen Blüten, die manchmal auch fehlen können. Oberhalb eines kurzen, dünnen, sterilen Abschnittes sind die Blütenstandsäste kolbig verdickt und tragen einzeln stehende männliche Blüten, die in die Rachilla eingesenkt sind.

Die Früchte sind bis zu 12 cm lang, schmal verkehrt-tropfenförmig und mit nach oben hin dichter angeordneten, schwarzen und welligen Borsten besetzt. Das Perikarp springt bei

Fruchtreife nicht auf, das Mesokarp ist fleischig-faserig und orange gefärbt. Das spindelförmige Endokarp läuft am Grunde spitz zu, ist oben abgerundet und nur kurz zugespitzt, 8-10 cm lang, an der breitesten Stelle bis zu 1,5 cm im Durchmesser und 1-2 mm dick.

Ökologie: *Astrocaryum macrocalyx* ist ein Vertreter des Primärwaldes, wo es an gut wasser-versorgten und hellen Stellen häufig vorkommt. Zwischen den zum Teil über 20 cm langen Stacheln konnten unter anderem das Nest einer 'Vogelspinne', Wespen-, Termiten- und Ameisennester beobachtet werden.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Huicungo.

Verwendung: Das Palmherz (d.s. der Sproßkegel mit den jüngsten Blattanlagen; span. 'Chonta', 'Palmito') ist essbar. Bei der Konstruktion von Hütten werden die Stämme als Eckpfeiler verwendet, weil sie sehr widerstandsfähig sind. Die Haltbarkeit liegt nach Auskunft von Einheimischen bei etwa 10 Jahren.

Zusätzliche Bemerkung: Die Population aus dem Untersuchungsgebiet kann ohne Probleme bis zur Sektion *Ayri* bestimmt werden, läßt sich allerdings keiner der bei KAHN & MILLÁN (1992) aufgeführten Arten bzw. Artengruppen zweifelsfrei zuordnen. In verschiedenen Merkmalsbereichen (Fruchstiel fehlt, Behaarung des Exokarps dicht, Kelch bedeutend kürzer als die Krone, Krone an ihrem oberen Rand nicht zusammengezogen, Staminodialring sehr kurz und spitz dreizählig, Stamm gänzlich unbestachelt) weicht die Population des Untersuchungsgebietes von *A. gratum* Kahn & Millán (von F.KAHN nach Photos als solches bestimmt) ab, weshalb diese Sippe hier als zu *Astrocaryum macrocalyx* Burret gehörig behandelt wird.

4.1.3. *Attalea* Kunth in H.B.K. in Nov. Gen. Spec. Pl. 1. 309. 1816.

(*Arecoideae*, *Cocoeae*, *Attaleinae*)

Die Systematik des Subtribus *Attaleinae* ist unklar. Das beginnt bei der Gattungsabgrenzung, die als wichtigstes Merkmal zur Unterscheidung der vier Gattungen (*Attalea*, *Maximiliana*, *Orbignya* und *Scheelea*) die Ausbildung der männlichen Blüten heranzieht.

Ohne männliche Blüten ist offenkundig eine Bestimmung auf die Gattung nicht möglich und auch diese Merkmale sind nicht konsistent für alle Arten, denn es kommen auch Pflanzen vor, die eine Zwischenstellung zwischen den verschiedenen Gattungen einnehmen (*Parascheelea*: DUGAND 1940; *Attalea crassispatha*: HENDERSON & AUBRY 1989). Die zahlreichen inter- und infragenerischen Hybridisierungen (etwa *Orbignya phalerata* x *Orbignya eichleri*; *Orbignya speciosa* x *Maximiliana maripa*; *Orbignya phalerata* x *Maximiliana maripa*; *Orbignya oleife-*

ra x Attalea compta; vgl. UHL & DRANSFIELD 1987, ANDERSON & BALICK 1988) deuten auf engste Beziehungen der *Attaleinae*-Gattungen untereinander hin (vgl. z.B. TOMLINSON 1961a, WESSELS BOER 1965). Auch von anderer Seite (z.B. WESSELS BOER 1965) sind diese Palmarten bereits in der Gattung *Attalea* Kunth (Priorität) zusammengefaßt worden.

Tab. 4: Zusammenstellung der Merkmale, die im Tribus der *Attaleinae* zur Unterscheidung der Gattungen verwendet werden (nach DUGAND 1940, HENDERSON & AUBRY 1989, UHL & DRANSFIELD 1987):

Tab. 4: Morphological characters, which are used to distinguish the genera within the tribe *Attaleinae* (after DUGAND 1940, HENDERSON & AUBRY 1989, UHL & DRANSFIELD 1987):

	<i>Orbignya</i>	<i>Maximiliana</i>	<i>Scheelea</i>	<i>Attalea</i>	<i>Attalea crassispatha</i>	<i>Parascheelea</i>
Antherenform	gedreht	gerade	gerade	gerade	gedreht	gedreht
Staubblattzahl	6-30	6(-8)	6	3-75	?	?
Staminallänge vs. Petalenlänge	kürzer	länger	kürzer	kürzer	kürzer	kürzer
Petalenform	eiförmig spatelförmig	eiförmig	zylindrisch gerade	eiförmig spatelförmig	zylindrisch, gerade	zylindrisch, hakig gebogen
Fächer pro Ovar	3-7	3	3-∞	3-∞	?	?

Die Gattung *Attalea* umfaßt ausschließlich monözische Arten, die sich zumeist durch einen sehr robusten Habitus auszeichnen. Der Stamm ist massig und oft hochwüchsig, kann aber auch unterirdisch angelegt sein oder 'fehlen'. Der Blattschopf wird von zahlreichen, großen Blättern gebildet und zeigt eine charakteristische Form: die Blätter stehen steif aufrecht und neigen sich erst knapp unterhalb der Spitze in einem mehr oder weniger weiten Bogen nach unten (vgl. Kap. 4.3.3, Wuchsformen). Die Blattscheiden sind massiv, verholzt und bleiben bei manchen Arten einige Zeit lang am Stamm erhalten. Sie hinterlassen nach dem Abfallen glatte, meist nicht hervortretende und oft schief wellig um den Stamm herumlaufende Narben. Der Blattstiel ist oft nur sehr kurz und der Übergang von der Scheide in die Blattspindel erfolgt dann ± abrupt. Manche Arten (*A. maripa*) zeichnen sich aber durch einen langen und adaxial tief rinnigen Blattstiel aus. Die Blattspindel trägt zahlreiche, linealische Blättfiedern, die entweder regelmäßig angeordnet oder in Gruppen zusammengefaßt sind und manchmal in mehreren Ebenen des Raumes ausgebreitet sind.

Die Blütenstände stehen innerhalb der Blattkrone (interfoliar), wobei die meist cremefarbenen bis gelben Spathen und Blüten färblich mit den aufrecht stehenden, grünen Blättern kontrastieren. Die Blütenstände stehen einzeln am Nodium und sind einfach verzweigt. Sie sind entweder rein männlich oder weiblich, oder es sind auf einem funktionell weiblichen Blütenstand noch reduzierte männliche Blütenstandsäste vorhanden (vgl. UHL & DRANSFIELD 1987). Es gibt Hinweise darauf, daß im Verlauf der reproduktiven Phase eines Individuums zu-

erst männliche Blütenstände ausgebildet werden, bevor die weiblichen Blütenstände angelegt werden (MORAES, verb.). Im Knospenzustand und z.T. auch noch während der Blütezeit stehen die Blütenstände aufrecht, erst später und vor allem durch das Gewicht der schweren und zahlreichen Früchte biegen sie sich nach unten und hängen dann aus der Blattkrone heraus. Der Blütenstandsstiel ist dorsiventral abgeflacht und trägt ein schwach verholztes, zweikieliges Vorblatt und eine stark verholzte Spatha, die meist aufrecht über dem entfalteten Blütenstand steht. An der Spitze ist die Spatha kapuzenförmig zusammengezogen und in einen geraden und sich verjüngenden Schnabel verlängert. Die männlichen Blüten sind vielgestaltig: es variiert die Form der Petalen von breit eiförmig bis schmal zylindrisch, die Stamina können länger oder kürzer als die Petalen sein und die Antheren sind entweder aufrecht und gerade oder spiralg eingedreht. Die weiblichen Blüten sind im Vergleich zu den männlichen stark vergrößert, der Fruchtknoten besteht aus 3 bis mehreren, einsamigen, verwachsenen Karpellen, die Narben sind ungestielt. Sepalen und Petalen sind nicht oder nur selten verwachsen.

Die Früchte sind als Steinfrüchte ausgebildet, oftmals geschnäbelt oder erscheinen an der Spitze wie abgeschnitten. Das Exokarp ist oft derbhäutig und an der Oberfläche rauh, das Mesokarp ist faserig, wobei dessen Dicke ein systematisches Merkmal zur Artabgrenzung bietet. Das Endokarp ist stark verholzt, mehrere Millimeter dick und weist drei bis mehrere, stark eingesenkte Keimporen auf.

Attalea-Arten sind in primären Tieflagenwäldern und in offenen Savannenformationen häufig anzutreffen, und kommen oft in der Nähe menschlicher Siedlungen vor, da sie von Einheimischen in vielfältiger Weise genutzt werden (vgl. u.a. BALÉE 1988, KAHN & GRANVILLE 1992).

Die Verbreitung von *Attalea* s.l. reicht von Mexiko über Mittelamerika einschließlich der karibischen Inseln, das nördliche Südamerika, bis Bolivien und Südbrasilien; eine Art ist auf Haiti endemisch. In einigen Regionen Nordostbrasilien (Piauí, Maranhão) bildet *Orbignya phalerata* großflächige Bestände, nach denen durch HUECK (1966) bzw. HUECK & SEIBERT (1981) verschiedene Groseinheiten der Vegetationsgliederung Südamerikas benannt wurden. *Attalea*-Arten (bras. Babaçú) sind, vor allem wegen der ölhältigen Samen, wirtschaftlich besonders wichtige Palmen (vgl. u.a. BALÉE 1988, ANDERSON & BALICK 1988).

4.1.3.1. *Attalea maripa* Correa in Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 8: 75, 158, tab. 10 fig. 2, tab. 34 fig. 2. 1806.

Habitus und Wuchsform: *Attalea maripa* wächst einstämmig, wird bis 20 m hoch und erreicht 25-30 DBH (HD-Wert: 65-80). Auffällig sind die lang gestielten Blätter. Die Spatha ist breit kapuzenförmig, etwa 1 m lang, holzig und tief längsgerillt. Die Fruchtsände hängen in weitem Bogen aus der Blattkrone nach unten. Die Früchte sind ellipsoid und weisen eine lang ausgezogene Spitze auf. Das Endokarp ist sehr dickwandig, zugespitzt und enthält drei Samen.

Ökologie: Meist auf sekundären Flächen, entlang von Flüssen und oft in der Nähe menschlicher Siedlungen.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern.: Inayuca.

4.1.3.2. *Attalea* sp. 1

Habitus und Wuchsform: *Attalea* sp. 1 wächst einstämmig und fruchtet bereits ab einer Stammhöhe von nur 1 m. Die Stammdicke erreicht dabei ohne die Blattscheiden 40-50 cm (HD-Wert = 2-2,5). Jedes Individuum besitzt etwa 30 lebende Blätter, die 7-8 m lang sind. Die Scheide ist etwa 1 m lang und geht ohne deutlichen Stiel in die etwa 6-7 m lange Blattspindel über. Ca. 200 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind in Zweier- bis Dreier-Gruppen angebracht. Die Fiedern sind hellgrün, linealisch, beiderseits kahl, etwa 110 cm lang und 7 cm breit, und hängen bei älteren Blättern bogig nach unten.

Die Blütenstände stehen einzeln innerhalb der Blattkrone, sind aufrecht, eingeschlechtlich und erscheinen durch stark verkürzte Blütenstandsäste kolbenförmig. Es sind ein verholztes Vorblatt und eine stark verholzte Spatha vorhanden, die etwa 110 cm lang, tief längsgefurcht und 'bootförmig' ausgebildet ist und in einem ca. 20 cm langen, spitz zulaufenden und drehrunden Schnabel endet. Am Blütenstandsstiel befinden sich zudem zahlreiche, in eine gewellten Spitze auslaufende Brakteen, die dicht unterhalb der Blütenstandsachse in spiraliger Anordnung stehen. Das Gesamtgewicht eines Fruchtstandes beträgt etwa 40 kg. Die Früchte stehen dicht gedrängt, sind polygonal zusammengedrückt, $\pm 6,5$ cm lang, ± 4 cm im Durchmesser und gelblichgrün gefärbt. An der Spitze sind sie abgeflacht und, vom Narbenrest ausgehend, unregelmäßig sternförmig aufgerissen.

Ökologie: *Attalea* sp. 1 kommt im Untersuchungsgebiet nicht sehr häufig vor und wurde nur auf der Viehweide, die an die Feldstation Panguana angrenzt, untersucht. Nahezu alle Früchte, die unter den Bäumen lagen waren durch Käferlarven parasitiert. Wahrscheinlich handelt es sich dabei ebenso um Vertreter der *Bruchidae* wie sie von JANZEN (1971) für *Scheelea rostrata* und von BALÉE (1988) für *Orbignya phalerata* angegeben wurden.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Shapaja.

Verwendung: Die Blätter werden zum Dachdecken verwendet, sind aber wegen der gruppierten Fiedern nicht so gut geeignet wie die Blätter von *Phytelephas macrocarpa* oder *Attalea* sp. 2 (Shebon).

4.1.3.3. *Attalea* sp. 2

Habitus und Wuchsform: *Attalea* sp. 2 wächst einstämmig und hat einen bis 15 m hohen und 30-35 cm dicken Stamm (HD-Wert: 40-50). Die Blattfiedern sind einzeln und in regelmäßigem Abstand zueinander angeordnet. Die Blütenstände stehen zur Blütezeit noch aufrecht in der Blattkrone und neigen sich erst zur Fruchtreife herab.

Ökologie: *Attalea* sp. 2 ist im Untersuchungsgebiet ziemlich unregelmäßig verteilt. Sie tritt häufig an Sekundärstandorten auf, wurde aber auch mehrmals in fließbegleitenden Wäldern angetroffen. In der Nähe von menschlichen Siedlungen ist sie häufig und wird bei Waldrodungen stehengelassen.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern.: Shebon.

Verwendung: Die Blätter werden zum Decken von Hütten verwendet.

4.1.4. *Bactris* Jacquin ex Scopoli in Intr.. 70. 1777

(*Arecoideae, Cocoeae, Bactridinae*)

Bactris ist eine monözische Palmengattung mit zumeist mehrstämmig, selten einstämmig wachsenden Vertretern. Fast alle Arten sind mehr oder weniger stark bestachelt, ausnahmsweise kommen auch unbestachelte Formen vor (z.B. *Bactris simplicifrons*, *B. bifida*). Die Dimensio-

nen der einzelnen S t ä m m e reichen von etwa 0,5 cm Durchmesser und wenigen Dezimetern Höhe bis zu 20 cm im Durchmesser und 20 (-30) m Höhe. Auf der Stammoberfläche treten die Blattnarben gewöhnlich stark hervor und die Blattscheiden fallen meist zur Gänze ab. Bei manchen Arten können abgestorbene Blattscheiden aber auch einige Zeit lang am Stamm verbleiben. Bei *B. simplicifrons* wird sogar der gesamte Stamm von den alten Blattscheiden umhüllt. Die B l ä t t e r sind meist gefiedert, können jedoch auch, abgesehen von einem zweispaltigen Endabschnitt, ungeteilt sein. Die B l a t t s c h e i d e n sind anfänglich verwachsen und in eine auffällige O c h r e a verlängert. Mit zunehmendem Alter löst sich die Scheide an der Verwachsungsnaht und mit ihr die Ochrea in ein verfilztes Fasergeflecht auf. Der B l a t t s t i e l ist zylindrisch, aber nach oben hin auf der Außenseite zunehmend deutlich gekielt. Die F i e d e r n sind linealisch, rhombisch bis sigmoid. Bei nur einer Art (*B. caryotifolia* Martius) sind sie am Grund keilförmig verschmälert und an der Spitze unregelmäßig abgeschnitten und ähneln darin Arten der Gattung *Aiphanes*. Der obere Rand der Fiedern ist bei manchen Arten in eine lange Spitze ausgezogen. Die Fiedern sind an der Blattspindel entweder einzeln und in regelmäßigen Abständen angeordnet oder in Gruppen zusammengefaßt und in einer oder mehreren Ebenen des Raumes ausgebreitet.

Die B l ü t e n s t ä n d e stehen meist innerhalb, selten unterhalb der Blattkrone, sind einfach verzweigt, bei manchen Arten unverzweigt, und protandrisch. Die Blütenstände sind in Knospe aufrecht, der Blütenstandsstiel biegt sich dann später nach unten, wobei die Blütenstandsäste nach dem Öffnen des Tragblattes frei herabhängen. Der Blütenstandsstiel ist dorsiventral abgeflacht, mehr oder weniger dicht abwischbar behaart und manchmal bestachelt. Sein oberer Abschnitt, der nicht von der Scheide des Tragblattes eingefaßt wird, ist oft um 90° um die Längsachse gedreht. Am Blütenstandsstiel ist ein zweikieliges, meist unbestacheltes und manchmal an der Spitze gabelig geöffnetes V o r b l a t t angebracht. Das vergrößerte Tragblatt (*Spatha*) ist meist aufgeblasen und an der Spitze geschnäbelt, bei den meisten Arten an der Außenseite bestachelt, an der Innenseite aber unbestachelt, glatt und oft weiß bis hellgelb gefärbt. Die B l ü t e n sind getrenntgeschlechtlich und entweder in Triaden aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlich darüber stehenden männlichen Blüten oder in paarigen bzw. einzelnen männlichen Blüten angeordnet. Bei vielen Arten sind die Triaden nur im unteren Abschnitt der Blütenstandsäste anzutreffen (z.B. *B. monticola*, *B. macroacantha*) bei anderen aber mehr oder weniger regelmäßig über den gesamten Blütenstand verteilt (z.B. *B. bifida*, *B. simplicifrons*). Die w e i b l i c h e n B l ü t e n besitzen am Grund ringförmig verwachsene Kelchblätter und röhrig verwachsene Kronblätter. Die Staubblätter sind als S t a m i n o d i e n erhalten, frei und fingerförmig ausgebildet oder ringförmig verwachsen, bei manchen Arten fehlen sie. Das

Gynözeum besteht aus einem verwachsenen, dreifächrigen Fruchtknoten, mit jeweils einer Samenanlage pro Fach, wovon zwei in der Frucht hinfällig werden. Die Narben sind kurz dreilappig und meist sitzend. Die männlichen Blüten besitzen einen am Grund verwachsenen Kelch, mit mehr oder weniger langen freien Zipfeln, und ebenso nur basal verwachsene Kronblätter. Die Staubblätter sind an den Kronblättern angewachsen, mit einem kurzen Filament und dorsifixen Antheren versehen. Zwischen den Staubblättern ist meist ein Rudiment des Fruchtknotens vorhanden.

In dieser Gattung treten ausschließlich Steinf Früchte auf, die kugelig, eiförmig bis breit spindelförmig ausgebildet und an der Spitze oft eingedrückt sind. Narbe und Griffel bleiben an der Spitze der Frucht erhalten, sind manchmal in einen drehrunden Schnabel verlängert, können aber mitunter auf einen schwarzen Punkt reduziert sein. Kelch und Krone bleiben bis zur Fruchtzeit bestehen, vergrößern sich während der Fruchtentwicklung, sind meist grün und an der Spitze unregelmäßig eingerissen. Das Exokarp ist häutig, grünlichgelb, orange bis dunkelpurpur oder fast schwarz gefärbt, glatt und glänzend oder mit dünnen und kurzen bis verbreiterten Stacheln besetzt. Das Mesokarp ist fleischig und weist an der Grenze zum Endokarp abgeflachte oder im Querschnitt kreisrunde Fasern auf, die selten frei, meist am Endokarp angewachsen sind. Die Form des Endokarps entspricht weitgehend jener der Frucht, es ist verholzt, schwarz und besitzt drei Keimporen, an denen die Gefäßbündelstränge zusammenlaufen. Die Keimporen stehen entweder in gleichem Abstand zueinander in einem gleichseitigen Dreieck oder zwei Poren sind einander genähert. Das Endosperm ist homogen und weiß.

Wie schon bei *Aiphanes* und *Astrocaryum* erwähnt, können auch bei der Gattung *Bactris* alle Organe mehr oder weniger stark bestachelt sein. Auffällig sind vor allem nach vorne gerichtete, dünne Stacheln an den Rändern der Blattfiedern und die manchmal entlang der Hauptnerven ober- wie unterseits vorkommenden Stacheln. Einige wenige Arten aus der Gruppe um *Bactris simplicifrons* Martius bilden eine Ausnahme, indem sie gänzlich unbestachelte Formen hervorbringen können. Interessant ist auch das Auftreten zweier unterschiedlicher Typen von Stacheln innerhalb der Gattung: neben den häufig vorkommenden, mehr oder weniger stark abgeflachten Stacheln, treten bei einigen Arten zusätzlich auch drehrunde Stacheln auf (z.B. bei *B. bifida*), die zudem doppelt so lang wie die abgeflachten Stacheln werden können. Dieses Vorhandensein oder Fehlen von drehrunden Stacheln scheint ein systematisch verwertbares Merkmal darzustellen.

Die Gattung *Bactris* ist von Mexiko über Mittelamerika und den Andenbogen nach Süden bis Bolivien verbreitet (BURRET 1933/34). Im Nordosten erreicht sie das Mündungsgebiet des Amazonas.

Bactris bringt vor allem Unterwuchsarten hervor, die gehäuft in Tieflandregenwäldern und manchmal bis in mittlere Höhenlagen vorkommen. Mehrere Arten sind auf vernässten Böden (z.B. *B. monticola*) anzutreffen, daneben gibt es auch typische Arten der tierra firme-Standorte (z.B. *B. elegans*) und Hanglagen (z.B. *B. simplicifrons*).

Mit etwa 239 beschriebenen Arten (UHL & DRANSFIELD 1987) ist *Bactris* die artenreichste Palmengattung der Neotropen. Neuere systematische Bearbeitungen fehlen, aber es wird angenommen daß nicht mehr als 50 (KAHN & MILLÁN 1992) bis 80 (HENDERSON 1990) Arten vorliegen. Im Untersuchungsgebiet sind sechs Arten vertreten: *Bactris bifida* Martius, *B. macroacantha*, *B. monticola* Barbosa Rodrigues, *B. simplicifrons* Martius, *B. sp.* und die im Tiefland kultivierte und halb verwilderte *B. gasipaes* Kunth.

4.1.4.1 *Bactris bifida* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 105, tab. 73 C, fig. 3. 1826.

Habitus und Wuchsform: *Bactris bifida* ist eine mehrstämmig wachsende Art mit (1-) 3-5 (-10) Sprossen pro Individuum. Die einzelnen Stämme werden 1,5-2,5 (-4) m hoch und etwa 1,5-2 cm dick (HD-Wert = 75-125). Die Internodien sind etwa 6-10 cm lang und unbestachelt, manchmal bleiben Reste der vertrockneten Blattbasen in den oberen Stammabschnitten mehr oder weniger lang erhalten. Jeder Sproß trägt etwa 5-8 meist bifide Blätter, die 60-100 (-200) cm Gesamtlänge aufweisen. Die beiden Segmente besitzen 15-18, spitzwinkelig von der Rachis ausgehende Hauptnerven, sind 55-70 cm lang und \pm 20 cm breit. Die Scheide ist etwa 20 cm lang, ledrig und am oberen Ende, gegenüber dem Blattstiel, in grobe, netzartig verwobene Fasern aufgelöst. Der Stiel ist 50-70 (-100) cm und die Blattspindel 50-70 cm lang. Die Blattscheide und die Unterseite der Blattspindel sind gewöhnlich mit vereinzelt, rechtwinklig abstehenden, bis zu 8 cm langen und strohfarbenen Stacheln besetzt.

Die Blütenstände stehen einzeln pro Nodium, in Knospe aufrecht, werden aber schon zur Blütezeit nach außen gebogen, sind gegabelt, selten unverzweigt. Sie werden ursprünglich interfoliar angelegt, werden aber unterhalb der Blattstiele und außerhalb der Blattkrone präsentiert. Der Blütenstandsstiel ist etwa 15 cm lang, trägt ein 9-15 cm langes, kurz zweikieliges Vorblatt und eine 20-30 cm lange und 4-5 cm breite, hoch aufgewölbte Spatha. Der kolbig verdickte

Abschnitt des Blütenstandes ist 15-20 cm lang. Die weiblichen Blüten sind unregelmäßig über den ganzen Blütenstand verteilt.

Die Früchte sind dunkelviolett gefärbt, unbestachelt, spindelförmig und 22 x 12 mm groß.

Ökologie: Diese Palme kommt im Primärwald auf sandig humosem Boden vor. Sie tritt gehäuft an nicht zu feuchten und offenen Stellen auf.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Palmiche.

Zusätzliche Bemerkung: Die Art ist sehr variabel, was die Fiederung und Bestachelung betrifft. Im Untersuchungsgebiet wurden neben der 'normalen' Form mit bifiden und bestachelten Blättern auch Exemplare gefunden, die gefiederte Blätter zeigten und nahezu unbestachelt waren. Im Bereich des Blütenstandes und der Blüten wie auch in den ökologischen Ansprüchen waren aber alle Pflanzen weitgehend einheitlich, sodaß es sich wohl nur um eine Art handelt. Bemerkenswert ist eine rosablütige Variante, die im Untersuchungsgebiet durch C. LISTABARTH während seiner blütenbiologischen Untersuchungen an Palmen gefunden wurde.

4.1.4.2. *Bactris gasipaes* Kunth in H.B.K. in Nov Gen. Spec. Pl. 1. 302. 1863.

Habitus und Wuchsform: *Bactris gasipaes* ist eine mehrstämmig wachsende Palme, die 10-15(-20) m hoch und 15-25 cm DBH erreicht (HD-Wert = 70-80). Die Stammoberfläche ist mit Ausnahme der Blattnarben dicht mit bis zu 15 cm langen, dunkelbraunen bis schwarzen Stacheln besetzt. Die Fiedern sind in vielen Ebenen des Raumes ausgebreitet. Die Blütenstände stehen einzeln am Nodium, aber es sind meist mehrere Blütenstände in allerdings unterschiedlichem Entwicklungszustand auf einem Sproß zu beobachten. Die Spatha ist hoch über den nach unten hängenden blütentragenden Abschnitten des Blütenstandes aufgewölbt, innen weißlich-gelb und unbestachelt, außen dicht mit schwarzen Stacheln besetzt. Früchte wurden während des Aufenthaltes nicht beobachtet.

Ökologie: Diese Art ist in Amazonien weit (anthropogen) verbreitet und meist in der Nähe menschlicher Siedlungen zu finden. Ihre ursprünglichen Standortsansprüche sind unklar.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Pejibayo (sprich: "pifajo").

Verwendung: Es werden das Palmherz und die jungen Adventivsprosse, hauptsächlich aber die Früchte genutzt, die reich an Öl, Fett, Proteinen und an Vitaminen (Vorstufen verschiedener Komponenten des Vit-B-Komplexes und Vit-C; vgl. BLANCO METZLER et al. 1992) sind.

Die Verwendung dieser Palme durch Einheimische reicht weit zurück und ist in ganz Südamerika verbreitet (vgl. u.a. CLEMENT 1988, BALÉE 1988, PATIÑO 1992). Diese Palmenart ist nahezu ausschließlich aus der Kultur bekannt, die Ursprungssippe ist bis dato noch nicht geklärt. (vgl. CLEMENT et al. 1989).

4.1.4.3. *Bactris macroacantha* Martius, Hist. Nat. Palm. 2: 95, tab. 73. 1826.

Habitus und Wuchsform*: *Bactris macroacantha* ist eine mehrstämmig wachsende Palme mit ca. 6 Sprossen, die etwa 3-4 m hoch und 2-2,5 cm dick werden (HD-Wert = 150-160). Die Internodien sind etwa 2-4 cm lang und nicht bestachelt. Die Blätter sind etwa 1,5-2,6 m lang. Die Scheide ist etwa 30 cm, der Stiel 50-60 cm und die Blattspindel etwa 1,3 m lang. Die Fiedern sind breit rhombisch, 25 cm lang und 5 cm breit, in Gruppen von 2-4 zusammengefaßt und weisen am Rand nach vorne gerichtete bräunliche Borsten auf.

Die Blütenstände stehen innerhalb der Blattkrone und sind einfach verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist \pm 20 cm lang und trägt ein etwa 20 cm langes, unbestacheltes Vorblatt und eine etwa 40 cm lange, außen mit bis 1 cm langen braunen Stacheln besetzte Spatha, die zusätzlich dazu ein Indument aus weißlichen Haaren aufweist. Die Blütenstandsachse ist etwa 4,5 cm lang und trägt \pm 10 Äste, die 8,5-14 cm lang sind. Die Früchte sind hellgrün (unreif), 2,5 cm im Durchmesser und tragen einen stark hervortretenden Narbenrest an der Spitze.

Ökologie: Diese Palme steht in flachem Gelände, das während der Regenzeit nicht überschwemmt wird.

Höhenverbreitung: Von dieser Palmenart wurde nur ein einziges Individuum gefunden (C.LISTABARTH 11-3689), daher kann man annehmen, daß *B. macroacantha* im Untersuchungsgebiet wahrscheinlich nur im Tiefland vorkommt und sehr selten ist.

4.1.4.4. *Bactris monticola* Barbosa Rodrigues, Enum. Palm. Nov 34. 1875.

Habitus und Wuchsform: *Bactris monticola* wächst mehrstämmig mit 1-4 Sprossen, wobei sich die älteren oft etwas überneigen. Die Sprosse erreichen Wuchshöhen von 3-4 (-6) m und etwa 3-4 cm im Durchmesser (HD-Wert = 100-150). Die Internodien sind 4-13 cm lang und knapp unterhalb der Blattnarben mit zahlreichen 2,5-7 cm langen, schwarzen, abgeflachten Stacheln besetzt, die in mehrere Richtungen vom Stamm abstehen. Pro Sproß sind etwa 5-8

* Nach Aufzeichnungen von C. LISTABARTH.

Blätter vorhanden, die eine mehr oder weniger rundliche, offene Krone bilden; die Länge der Blätter beträgt etwa 3 m. Die Blattscheiden, der -stiel und die -rachis sind dicht mit zweifarbigem (am Grund und an der Spitze schwarzen, in der Mitte braunen) abstehenden Stacheln besetzt. Die jungen Blattscheiden weisen an der Außenseite ein hellrosa- bis cremefarbenes, abwischbares Indument auf. Die Scheide ist 35-55 cm, der Stiel 20-70 cm lang, rund mit etwa 1,5 cm Durchmesser, die Blattspindel ist 1,2-1,8 m lang. Auf jeder Seite der Blattspindel sind 20-27 Fiedern angebracht, die an der Spitze und am Grund einzeln stehen, in den mittleren Abschnitten der Rachis aber in Gruppen bestehend aus 2-3 Fiedern zusammengefaßt sind. Sie weisen eine sigmoide Form auf, sind 33-52 cm lang und 4-7 cm breit und laufen in eine bis zu 6 cm lange und nur 1 mm breite Spitze aus. Die Fiedern sind oberseits dunkelgrün, unterseits hellgrün gefärbt; die Mittelrippe ist auf beiden Seiten der Blattoberfläche spärlich behaart. Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, biegen sich aber an der Stelle, an der sich die Blattscheide des Tragblattes öffnet, nach außen und unten um, wobei der Blütenstandsstiel 90° um die Längsachse gedreht ist. Der Blütenstandsstiel ist ± 25 cm lang und trägt ein 20-25 cm langes Vorblatt. Die Spatha ist etwa 50 cm lang, außen mit anliegenden Stacheln besetzt oder manchmal fast unbestachelt. Die Blütenstandsrachis ist etwa 2-4 cm lang und trägt 5-20 Äste, die 10-20 cm lang sind. Die Früchte sind im reifen Zustand violett, unbestachelt, an der Spitze eingedrückt und 1-1,5 x 0,5-1 cm groß.

Ökologie: *Bactris monticola* besitzt eine breite ökologische Amplitude. Im Tiefland ist diese Palmenart häufig an den Rändern permanenter Wasseransammlungen zu finden, kommt aber auch in gestörten Standorten nicht selten vor, die sich durch dichten Lianenbewuchs und zahlreiche niederwüchsige und lichtliebende Pflanzenarten auszeichnen. Mit zunehmender Höhenlage verdeutlicht sich die Abhängigkeit dieser Palmenart von ausreichendem Wasserangebot, da sich ihr Auftreten dort in die unmittelbare Nähe von kleineren Bächen verlagert.

Höhenverbreitung: Tiefland bis submontaner Regenwald; 260-800 m.

Nom. vern.: Ñejilla.

Verwendung: Die Früchte sind eßbar

4.1.4.5. *Bactris simplicifrons* Martius, Hist. Nat. Palm. 2: 103. 1826.

Habitus und Wuchsform: *Bactris simplicifrons* ist eine vielstämmig wachsende Palme mit bis zu 15 Stämmchen pro Individuum, die 0,8-1,3 m hoch und 5-6 mm dick sind (HD-Wert = 160-220). Die Internodien sind unbestachelt und 3,5-4,5 cm lang. Die 5-6 Laubblätter pro Spröß

stehen nicht schopfartig sondern locker übereinander und sind 30-50 cm lang. Sie sind bifid oder haben zusätzlich bis zu 3 Fiedern an jeder Seite der Blattspindel. Die Scheide ist 7-12 cm, der Stiel 11-13 cm und die Blattspindel 6-18 cm lang. Die Endfiedern besitzen 5-6 Hauptnerven, sind 15-20 cm lang und 4,5-5,5 cm breit. Die Seitenfiedern sind schmal sigmoid, besitzen 1-3 Hauptnerven und sind 20-25 cm lang bzw. 1,5-3,5 cm breit. Die Blattscheide ist oberhalb des Stielansatzes in eine 1,5-2 cm lange, röhrenförmige Ochrea verlängert. Vereinzelt sind auf der Scheide und im untersten Abschnitt des Stieles kurze und leicht abbrechende Stacheln vorhanden.

Die Blütenstände stehen einzeln am Nodium und sind unverzweigt. Sie werden innerhalb der Blattkrone angelegt, brechen aber erst spät durch die persistierenden Blattscheiden bereits abgefallener Blätter und erscheinen somit funktionell infrafoliar. Sie tragen ein 2-2,4 cm langes, zweikieliges und zugespitztes Vorblatt. Die Spatha ist derb ledrig-faserig, kurz geschnäbelt, 6,5-7 cm lang und 2 cm breit, aufgeblasen, grünlich-weiß und völlig kahl. Die Blütenstandsra-
chis ist etwa 2,5 cm lang und unverzweigt. Sowohl die weiblichen als auch die männlichen Blüten sind weiß. Die Blütenstände sind meist aus ihrer ursprünglichen Lage gedreht und stehen in einem schiefen Winkel vom Stämmchen ab (vgl. Abb. 16 a).

Die Früchte sind kugelig, jung grünlich, in voller Reife leuchtend rot, 6-7 mm im Durchmesser und weisen einen kurzen, spitzen apikalen Narbenrest auf.

Ökologie: *Bactris simplicifrons* wächst vornehmlich in leicht geneigten Hangwäldern, auf humosem und gut wasserzügigem Boden. Diese Palmenart weist eine große Variabilität sowohl in der Sproßanzahl pro Individuum als auch in der Ausbildung der Blätter auf. Beide Merkmale hängen vom Lichtangebot ab: Individuen, die stark beschattet werden, bilden zahlreiche, sehr dünne Sprosse und zudem ungeteilte (bifide) Blätter, während direktem Licht ausgesetzte Pflanzen oft wenigstämmig wachsen, manchmal sind nur 2, selten nur ein Stämmchen ausgebildet und die Blätter weisen bis zu vier Fiederpaare auf.

Höhenverbreitung: Nur im submontanen Regenwald; 600-900 m.

4.1.4.6. *Bactris* sp.

Habitus und Wuchsform: *Bactris* sp. wächst mehrstämmig, mit durchschnittlich 5 Stämmchen, die etwa 2-3 m hoch und bis 3 cm Durchmesser erreichen (HD-Wert = 75-100). Die Internodien sind etwa 4 cm lang und die Stammoberfläche ist stark und abstehend bestachelt. Die 6 Blätter pro Sproß erreichen eine Länge von etwa 3 m. Die Scheide ist \pm 40 cm, der Stiel

± 30 cm und die Blattspindel etwa 2,5 cm lang. Die ca. 25 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind 40-50 cm lang und etwa 5-6 cm breit, papierartig dünn, sigmoid und bis zu 6 cm lang, laufen spitz zu und sind in Zweier-Gruppen angeordnet.

Ökologie: Diese Art ist an permanent gute Wasserversorgung gebunden. Sie wurde in Senken und an den Rändern von meist wasserführenden Tümpeln beobachtet und steht auf ziemlich stark verdichtetem, bräunlichem Latosol.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald; um 800 m.

4.1.5. *Chamaedorea* Willdenow in Sp. Pl. ed. 4, vol. 2: 638. 1806.

(*Ceroxyloideae*, *Hyophorbeae*)

Die Gattung *Chamaedorea* ist diözisch und weist ein- oder mehrstämmige, in der Regel kleinwüchsige Arten auf. Meist ist der Stamm oberirdisch und aufrecht angelegt, manchmal liegt er der Bodenoberfläche auf, nur im Fall von *C. elatior* vermag er lianenartig zu klettern. Gelegentlich ist ein Rhizom vorhanden, das sich bei einer Art (*C. cataractarum*) dichotom verzweigt (FISHER 1974). Die Sprosse weisen deutliche Narben der abgefallenen Blätter auf, sind glatt und meist dunkelgrün. Die Blattkrone ist gewöhnlich in die Länge gezogen, da die Blätter nicht in einem endständigen Schopf stehen, sondern durch die gestreckten Internodien auseinandergerückt werden. Die Blätter sind gefiedert oder ungeteilt und dann an der Spitze breit-gabelig. Die Seitenfiedern sind sigmoid bis linealisch, meist in einer Ebene, bisweilen in mehreren Ebenen angeordnet und von weicher Konsistenz. Die Blattscheide ist röhrig verwachsen und nur gegenüber dem Blattstiel schräg geöffnet, an ihrer Außenseite treten die Gefäßbündelstränge stark hervor.

Die Blütenstände stehen einzeln oder in Gruppen an den Nodien, sind einfach, selten doppelt verzweigt, bei manchen Arten (*C. pauciflora*, *C. tenella*) unverzweigt. Am Blütenstandsstiel sind ein röhriges Vorblatt und gewöhnlich 5, selten 2 röhrige, zur Spitze hin schwach aufgetriebene Tragblätter angebracht. Die Äste der männlichen Blütenstände sind meist hängend und beweglich, die der weiblichen stehen bei vielen Arten steif aufrecht, werden seitlich abgespreizt oder hängen ebenfalls. Die weiblichen Blüten sind einzeln oder paarig inseriert, ungestielt und manchmal in die Blütenstandsäste eingesenkt. Staminodien fehlen oder sind sehr kurz und zähnenartig ausgebildet. Die männlichen Blüten sind einzeln, selten in Reihen von mehreren, dicht hintereinander stehenden Blüten (Acervuli) angebracht. Bei manchen Arten (Subgen. *Chamaedorea*: HODEL 1992) öffnen sich

die Blütenknospen zur Blütezeit nur durch einen schmalen Schlitz am Grund der Kronblätter und bleiben an der Spitze miteinander verwachsen.

Die *F r ü c h t e* sind beerenartig und kugelig bis eiförmig. Das *E x o k a r p* ist dünnhäutig, glatt, glänzend, und wechselt während der Fruchtentwicklung die Farbe von grün über orange nach purpur-schwarz. Das *Mesokarp* ist meist fleischig-saftig, das *E n d o k a r p* dünnhäutig. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste sind in Frucht meist orange bis rot gefärbt (Vogelverbreitung?).

Chamaedorea-Arten besiedeln den Unterwuchs gut drainierte Standorte im primären Regenwald (v.a. Kalkberge in Mittelamerika) vom Tiefland bis in Höhen von 3000 m.

Sie kommen von Mexiko bis ins nördliche Bolivien im Süden und Venezuela im Osten vor. Das Entfaltungszentrum liegt in Mittelamerika (HODEL 1992).

Chamaedorea ist eine Gattung mit etwa 100 Arten. Im Untersuchungsgebiet kommt nur *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacquin) Oersted vor.

4.1.5.1. *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacquin) Oersted in Naturhist. Foren. Vidensk. Meddel. 1858: 14. 1858.

Basionym: *Borassus pinnatifrons* Jacquin, Hort. Schoenbr. 2: 65, t. 247-248. 1797

Habitus und Wuchsform: *Chamaedorea pinnatifrons* ist eine einstämmige Palme, die 2-3 m hoch wird und ± 2 cm im Durchmesser erreicht (HD-Wert: 100-150). Die Internodien sind 5-10 cm lang, die Stammoberfläche ist bis auf die ringförmigen Blattnarben glatt, kahl und grün. Die 4-6 Blätter sind 80-120 cm lang. Die Scheide ist 20-30 cm, der Stiel 30-50 cm und die Blattspindel 20-50 cm lang. Die Blattfläche ist in einen breiten Endabschnitt und 2-4 schmälere, versetzt angeordneten Seitenfiedern beiderseits der Blattspindel zerteilt (selten kommen auch bifide Blätter vor). Die Blattfiedern sind sigmoid und weich papierartig. Die unteren Fiedern haben einen mittleren und zwei randliche Hauptnerven und sind 16-24 cm lang und 3-5 cm breit. Die folgenden Seitenfiedern haben 2-3 mittlere und zwei randliche Hauptnerven und sind 25-31 cm lang und 8-13 cm breit. Der Endabschnitt setzt auf einer Breite von ca. 15-17 cm an der Blattspindel an, hat 5-9 Hauptnerven, ist etwa 20-32 cm lang und in der Mitte 10-15 cm breit.

Die Blütenstände stehen einzeln, innerhalb (selten außerhalb) der Blattkrone und sind einfach verzweigt, die untersten Blütenstandsäste sind manchmal gegabelt. Der Blütenstandsstiel ist

20-30 cm lang und trägt 5 (-6), scheidige Brakteen, die 3-10 cm lang sind, wobei die Länge der Tragblätter am Blütenstand von unten nach oben zunimmt.

Die männlichen Blütenstände besitzen 8-10 hängende, 20-25 cm lange Blütenstandsäste. Die Blüten öffnen sich zur Blütezeit nur mit einem kleinen Schlitz an der Basis zwischen den Kronblättern.

Die weiblichen Blütenstände haben 10-14 Blütenstandsäste, die zur Blütezeit abgespreizt werden und 9-20 cm lang sind. Die Blüten sind nur schwach in die Blütenstandsäste eingesenkt und von den dachigen, schuppenförmigen Kronblättern so weit bedeckt, daß nur die Narben exponiert werden. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste verfärben sich in Fruchtreife von grün nach orange.

Die Früchte sind blauschwarz, glänzend, kugelig bis eiförmig, etwa 8-11 x 7-8 mm im Durchmesser.

Ökologie: *Chamaedorea pinnatifrons* kommt lückig verteilt im Unterwuchs primärer Wälder vor. Sie steht an ebenen, nicht zu feuchten Stellen auf sandigen Latosolen.

Höhenverbreitung: Tiefland, in der weiteren Umgebung der Feldstation Panguana.

Zusätzliche Bemerkung: *Chamaedorea pinnatifrons* soll nach HODEL (1992) eine Höhenverbreitung vom Meeresniveau bis ca. 2500 m haben. Im Gebiet des Siragebirges ist sie allerdings nicht außerhalb des Tieflandregenwaldes gefunden worden.

4.1.6. *Chelyocarpus* Dammer, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 395. 1920.

Arten der Gattung *Chelyocarpus* wachsen einstämmig und aufrecht, eine Art (*C. repens*: KAHN 1988) weist einen prostraten Stamm auf. Die Blütenstände stehen in der Blattkrone und hängen bogig nach unten. Die Früchte sind kugelig und hellbraun, erreichen 3-4 cm im Durchmesser und haben eine unregelmäßig eingerissenes, korkiges Exokarp.

Chelyocarpus-Arten sind vor allem im Unterwuchs von primären Wäldern und auch in Überschwemmungsgebieten vertreten und auf ± ebenes Gelände beschränkt.

Eine Art dieser Gattung (vermutlich *Chelyocarpus ulei* Dammer in Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 395. 1920) ist zweimal gesehen worden, und zwar jeweils beim Aufstieg von Panguana ins Sira-Lager. Die Umstände erlaubten es allerdings nicht Belege zu sammeln. Der Nachweis dieser Palmenart für das Untersuchungsgebiet wäre deshalb interessant, weil einerseits die geographische Verbreitung der Gattung mit den Refugien übereinstimmt, die von

PRANCE (1982a, 1982b) für das andennahe Amazonastiefland angegeben wurden, und andererseits *Chelyocarpus* zur primitivsten Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Palmen gerechnet wird (MOORE 1972, UHL & DRANSFIELD 1987). Die Lage des Untersuchungsgebietes fällt überdies in eine angenommene Verbreitungslücke der Gattung bzw. würde das Areal von *C. ulei* nach Süden hin erweitert. Die Höhenverbreitung liegt im Untersuchungsgebiet in den mittleren Bereichen des Tieflandregenwaldes (300-500 m).

4.1.7 *Desmoncus* Martius, Palm. Fam. 20. 1824.

(*Arecoideae, Coccoae, Bactridinae*)

Desmoncus ist eine Gattung, die bis auf eine nichtkletternde Art (*D. stans*: GRAYUM & DE NEVERS 1988) ausschließlich lianenförmige, clusternde Vertreter aufweist und damit ein Pendant zu den paläotropischen Rattanpalmen (*Calamus, Daemonorops* etc.) darstellt. Die Sprosse der verschiedenen Arten sind von 4 bis über 20 m lang und schon bei jungen Pflanzen gewunden und gebogen. Die Internodien der ältesten Sprosse eines Clusters sind relativ kurz, bei den jüngeren Sprossen oft stark verlängert (vgl. u.a. PUTZ 1983). Die Blätter stehen nicht schopfartig am Sproßende gehäuft, sondern hintereinander am Stamm und bleiben lange erhalten. Die Blattscheide ist oberhalb der Ansatzstelle des Blattstieles in eine röhrlige, an der Spitze vertrocknende Ochrea verlängert. Die Blätter dienen nicht nur der Assimilation, sondern auch zum Klettern, indem die Blattspindel funktionell in einen unteren fiedertragenden und einen oberen hakentragenden Abschnitt unterteilt ist. Die normal ausgebildeten Fiedern sind elliptisch bis schmal lanzettlich, die Haupt- und Seitennerven werden durch mehr oder weniger deutlich sichtbare Quernerven verbunden. Die Ansatzstelle der Blattfiedern ist häufig verdickt, gelenkig an der Blattspindel inseriert und in charakteristischer Weise bestachelt. Die hakenartig umgebildeten Seitenfiedern (= Acanthophylle) des oberen Blattabschnittes stellen reduzierte Fiederblättchen dar, die keine verbreiterte Spreite mehr aufweisen, sondern auf einen verdickten, spitz zulaufenden und nach hinten gerichteten Mittelnerv reduziert sind. Am Grund besitzen diese Haken ein verdicktes, in unterschiedlicher Weise bestacheltes Gelenk. Der Übergang von den 'normalen' Seitenfiedern zu den Haken (Acanthophylle) vollzieht sich entweder abrupt (*D. leptospadix*) oder fließend (*D. polyacanthos*), wobei die Länge der Haken zur Blattspitze hin abnimmt. Die Fiedern werden dabei schrittweise umgebaut, indem zuerst normale Fiedern rückwärts gerichtet sind, die Spreite der darauffolgenden Fiedern dann zunehmend schmaler wird, bis schließlich nur mehr der Mittelnerv übrigbleibt.

Die Bl ü t e n s t ä n d e sind lang gestielt, proterogyn und einfach bis doppelt verzweigt, selten unverzweigt (*D. stans*). Sie werden zu einem großen Teil von der Scheide des Tragblattes eingehüllt und hängen pendelnd nach unten. Am Bl ü t e n s t a n d s s t i e l sind ein röhriges V o r b l a t t und eine verlängerte, an der Spitze verbreiterte S p a t h a vorhanden, die sich zur Blütezeit bei einigen Arten nach außen umrollt. Die Bl ü t e n sind im unteren Abschnitt der Blütenstandsäste in Triaden angeordnet, die aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männliche bestehen. Die m ä n n l i c h e n Bl ü t e n haben am Grund verwachsene Kelchblätter und lanzettliche, zugespitzte und am Grund an ihrer Innenseite verwachsene und verdickte Kronblätter. Die Staubblätter stehen auf der Verdickung der Kronblätter. Die w e i b l i c h e n Bl ü t e n besitzen ebenso verwachsene Kelch- und Kronblätter, die Staubblätter sind zähnenartig zurückgebildet. Die Narbe ist dreilappig und ungestielt.

Die S t e i n f r ü c h t e sind kugelig bis eiförmig, in Reife meist rot und haben einen apikalen Narbenrest. Das E x o k a r p ist häutig, das M e s o k a r p ist fleischig und rötlich. Das E n d o k a r p ist stark verholzt, schwarz, von einem Netz aus dünnen, weißen, teilweise mit dem Endokarp verwachsenen Mesokarpfasern bedeckt und besitzt drei Keimporen.

Desmoncus-Arten besiedeln häufig offene oder gestörte Bereiche, nur wenige Arten aus der Verwandtschaft um *D. mitis* bzw. *D. polyacanthos* (*D. leptospadix*, *D. vacivus* bzw. *D. prunifer*) sind im Unterwuchs primärer tierra firme-Wälder vertreten. Im Regenwald klettern die Pflanzen meistens bis in die Kronenregion (z.B. *D. polyacanthos*).

Wuchshöhen, Anzahl der Sprosse eines Individuums und Bestachelung unterliegen in Abhängigkeit von den Standortsbedingungen einer großen Variabilität (vgl. u.a. WESSELS BOER 1965). Die meisten Arten sind stark bestachelt, wobei die Sprosse selbst allerdings immer unbestachelt bleiben. Einige *Desmoncus*-Arten (z. B. *D. mitis*) können, abgesehen von kleinen hakenförmigen Stacheln entlang des Blattstieles und der -rachis, gänzlich unbewehrt sein.

Desmoncus-Arten sind von Mittelamerika bis in die Guyanas im Osten Südamerikas und über Kolumbien und Perú bis Bolivien und Brasilien (Mato Grosso) im Süden verbreitet (vgl. a. BURRET 1934b).

Die Gattung besteht nach A.HENDERSON (verb.) aus nur etwa 7 Arten mit mehreren lokalen Varietäten und Formen. Im Untersuchungsgebiet allein kommen allerdings schon 3 Arten vor (*D. leptospadix* Martius, *D. polyacanthos* Martius und *D. sp. nov.*), weshalb diese Zahl als zu gering erscheint. Davon sind die ersten beiden Arten auf den Tieflandregenwald beschränkt, die dritte Art wurde nur im submontanen Regenwald gefunden.

4.1.7.1. *Desmoncus leptospadix* Martius in Palm. Orbign. 52. 1847

Habitus und Wuchsform: *Desmoncus leptospadix* ist eine mehrstämmig wachsende Palme mit maximal 10, meist jedoch nur 3-5 Stämmchen, die etwa 2-4 m lang und 3 mm dick werden (HD-Wert = 700-1300). Die Internodien sind etwa 10-13 cm lang. Die Anzahl der Blätter hängt von der Länge des Sprosses ab und beträgt bei 3 m langen Sprossen 10-15. Die Gesamtlänge der Blätter liegt bei etwa 50-70 cm, wobei die Scheide 13-16 cm, die Ochrea 4-5,5 cm, der Stiel etwa 3,5 cm und die Blattspindel 30-40 cm lang sind. Die 5-6 Fiederpaare sind \pm regelmäßig angeordnet, dünn papierartig, am Grund und an der Spitze gleichmäßig spitz zulau fend, elliptisch, 8-16 cm lang und 1,7-2,5 cm breit. Sie inserieren an der Blattspindel mit einem verbreiterten, kurz bestachelten Gelenk. Der haken tragende Abschnitt der Blattspindel ist 10-14 cm lang und trägt 4-6 Acanthophylle auf jeder Seite der Rachis. Zwischen den Blatt nerven sind unregelmäßig angeordnete, gewellte Quernerven vorhanden, die auf beiden Blattseiten deutlich sichtbar sind. Nur die Unterseite des Blattstieles und der -spindel tragen vereinzelte, rückwärts gerichtete Haken.

Die Blütenstände sind einfach verzweigt, wobei sich die Äste zum Grund hin verschmälern. Der Blütenstandsstiel ist 30-40 cm lang, 2 mm breit und dorsiventral abgeflacht. Das Vorblatt steht etwa 20 cm oberhalb der Ansatzstelle des Blütenstandsstieles. Es ist etwa 35 cm lang und röhrig. Die Spatha inseriert etwa 8 cm oberhalb des Vorblattes und ist 25-30 cm lang. Die Blütenstands rachis ist fädig dünn, etwa 15 cm lang und trägt 5-7 Blütenstandsäste. Diese sind ca. 5 mm lang gestielt, unverzweigt, 5-7 cm lang und 0,5-1 mm dick. Die Blüten stehen am Grund der Rachilla in Triaden, an der Spitze sind nur mehr paarige oder einzeln stehende männlichen Blüten vorhanden. Die Petalen der weiblichen Blüten sind etwa 2 mm lang und weiß. Die männlichen Blüten sind weißlich-gelb bis sandfarben. Die Kronblätter sind am Grund verwachsen und an der Innenseite verdickt. Die Staubblätter sind an den Kronblättern ange wachsen.

Die Früchte sind unbestachelt, eiförmig, 12 x 8 mm groß und ändern ihre Farbe von grün nach orange und karminrot in der Reife.

Ökologie: *Desmoncus leptospadix* ist eine Art des Unterwuchses primärer Wälder, und ist im Gebiet unregelmäßig verteilt. An spezielle Bodenverhältnisse scheint sie nicht gebunden zu sein.

Höhenverbreitung: Tiefland.

4.1.7.2. *Desmoncus polyacanthos* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 85. 1824.

Habitus und Wuchsform: *Desmoncus polyacanthos* wächst mehrstämmig, mit 3-10 Stämmen pro Individuum, die (3-) 5-20 (-30) m hoch klettern und (5-) 10-20 mm dick werden (HD-Wert = 1000-2000). Die Internodien sind 18-25 cm lang, unbestachelt und werden zur Gänze von den Blattscheiden verdeckt. Die Blätter sind 80-160 cm lang, wobei die Scheide 18-35 cm, die Ochrea 6-25 cm, der Stiel 3-4 cm und die Blattspindel 60-130 cm lang sind. Die Blätter haben 5-10 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel, die regelmäßig bis versetzt angeordnet sind. Sie laufen an der Spitze und am Grund spitz zu, sind schmal lanzettlich, papierartig, 22-25 cm lang und 3-5 cm breit. Der obere Abschnitt der Blattspindel trägt ± 7 Acanthophylle, die nicht regelmäßig gepaart, sondern leicht gegeneinander verschoben sind und sich von unten nach oben von 6 auf 1 cm verkürzen.

Im blühenden Zustand befinden sich auf einem Individuum bis zu drei Blütenstände gleichzeitig, die aus den Blättern herabhängen. Der Blütenstandsstiel ist 35-60 cm lang und trägt ein ± 30 cm langes Vorblatt, das etwa 30 cm oberhalb der Ansatzstelle des Blütenstandes inseriert. Die Spatha ist ± 50 cm lang, an der Außenseite mehr oder weniger stark bestachelt und etwa 20 cm oberhalb des Vorblattes angebracht. Die Blütenstandsachse ist 9-20 cm lang, manchmal spärlich bestachelt und trägt 8-12 Blütenstandsäste, die 3,5-12 cm lang sind. Die weiblichen Blüten sind weiß, die männlichen Blüten weißlich-gelb bis sandfarben.

Die Früchte sind eiförmig, unbestachelt, in Reife rot und 13 x 9 mm groß.

Ökologie: *D. polyacanthos* kommt vom Unterwuchs bis in die Kronenschicht des primären Waldes auf nicht oder nur sehr selten überschwemmten Böden vor. Die Art ist aber auch auf sekundären Flächen anzutreffen.

Höhenverbreitung: Tiefland bis submontaner Regenwald; 260-700 m

Zusätzliche Bemerkung: Die unterschiedlichen Formen, die diese Art auch im Untersuchungsgebiet ausbildet, werden durch Ähnlichkeiten im Bereich der Blütenstände zusammengehalten: (i) die Blütenstandsäste sind am Grund verdickt und stehen in Frucht mehr oder weniger rechtwinklig von der Blütenstandsachse ab und (ii) die Spatha ist außen mit nach rückwärts gerichteten Stacheln besetzt, die allerdings in ihrer Länge und vor allem der Dichte sehr stark variieren.

4.1.7.3. *Desmoncus* sp. nov.

Habitus und Wuchsform* *Desmoncus* sp. nov. ist eine mehrstämmig wachsende Art. Die zwei Stämmchen sind 1,5 bzw. 0,9 m hoch und etwa 8 mm im Durchmesser. Die Internodien sind \pm 12 cm lang und kahl. Pro Sproß sind 9 Blätter vorhanden, die insgesamt 1-1,4 m Länge aufweisen, wobei auf die Scheide 30 cm, die Ochrea 2,5-4 cm lang, der Stiel 20-25 cm und die Blattspindel 80-95 cm entfallen. Die Scheide und vor allem der Blattstiel sind mit 2,5-4 cm langen, dünnen und drehrunden, schwarzen Stacheln bewehrt. Die 4 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind annähernd regelmäßig paarig angeordnet, derb papierartig, breit eiförmig, 20-30 cm lang und 6,5-10 cm breit. Am Grund sitzen die Blattfiedern der Blattspindel ohne Gelenk an, was innerhalb der Gattung nicht sehr häufig vorkommt. Die Seitennerven sind durch deutlich hervortretende Quernerven miteinander verbunden. Der Übergang von den normalen Fiedern zu den Acanthophyllen erfolgt in dieser Art kontinuierlich, alle Acanthophylle weisen am Grund eine gelenkige, stark verdickte Ansatzstelle auf und sind von proximal nach distal 6-2 cm lang.

Ökologie: *Desmoncus* sp. nov. wurde im Unterwuchs des primären Waldes, in Bachnähe auf vernäßtem, lateritischem Boden gesammelt.

Höhenverbreitung: Im submontanen Regenwald, aber vielleicht auch noch in die Tieflandwälder hinabsteigend; 800 m.

Zusätzliche Bemerkung: Obwohl nur eine Pflanze in einem sehr jungen Entwicklungsstadium gefunden wurde, konnte anhand von Vergleichsmaterial in NY zweifelsfrei die Zugehörigkeit zu einer Art nachvollzogen werden, die entlang der Anden-Osthänge von Ecuador und Perú bis ins daran angrenzenden Tiefland weiter verbreitet ist. Diese Sippe wird durch A.HENDERSON als neu für die Gattung angesehen und soll in naher Zukunft beschrieben werden.

* Von dieser Art wurde nur ein juveniles Exemplar gefunden und sämtliche Angaben betreffen infolgedessen nur die Merkmalsausbildung im Jugendstadium; Angaben über die Blütenstände/Früchte fehlen deshalb.

4.1.8. *Dictyocaryum* H.Wendland in Bonplandia 8: 106. 1860.

(*Arecoideae, Iriarteeae, Iriarteinae*)

Dictyocaryum bildet einstämmige, selten am Grund sprossende, hochwüchsige Pflanzen mit oft sehr massigen Stämmen, die in den mittleren Abschnitten aufgetrieben sein können. An der Basis des Stammes sind zahlreiche Stelzwurzeln ausgebildet. Jedes Individuum besitzt nur wenige Blätter, die \pm horizontal ausgebreitet sind. Die Blattscheiden bilden einen deutlichen Kronschafft aus, der Blattstiel ist nur sehr kurz, die Blattspindel lang und steif. Auf ihr stehen zahlreiche Fiedern, die breit keilförmig angelegt werden, aber bei der Entfaltung schon frühzeitig der Länge nach aufreißen und deren Segmente dann in verschiedenen Ebenen des Raumes von der Blattspindel abstehen. Die Unterseite ist weißlich-grau bewachst.

Die Blütenstände werden noch im Knospenzustand durch das Abfallen der Tragblätter frei und stehen dann unterhalb des Kronschaffes. Sie sind aufrecht (*D. lamarckianum*) oder bogig nach unten eingedreht (*D. fuscum*: A.HENDERSON 1990), protandrisch und einfach verzweigt. Der Blütenstandsstiel trägt 7-10 röhrlige, verlängerte Tragblätter, die bereits vor der Anthese abfallen. Die Blüten sind in Triaden aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten angeordnet. Die männlichen Blüten bestehen aus drei höckerigen Kelchblättern und drei verlängerten, zur Blütezeit sternförmig abstehenden Kronblättern; in der Mitte ist noch ein kleines Rudiment des Fruchtknotens vorhanden. Die weiblichen Blüten besitzen drei höckerige Kelchblätter und drei eiförmige, schalenförmige Kronblätter, an deren Innenseite sechs Staminodien angewachsen sind. Der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Karpellen die jeweils eine Samenanlage besitzen.

Die Früchte sind kugelig bis ellipsoid, in Reife gelblich bis schwarz und einsamig. Das Narbenrudiment sitzt seitlich oder oberhalb der Mitte der Frucht. Das Exokarp ist glatt oder rau und dünn, das Mesokarp granulär-fleischig, das Endokarp häutig. Der Same ist ellipsoid und die Samenoberfläche von einem dichten Netz aus Gefäßbündeln überzogen.

Die Gattung ist von Panama über Venezuela bis zum Guyana-Hochland und entlang der Anden bis nach Bolivien verbreitet (HENDERSON 1990). Meist werden Hochlagen und steile Standorte besiedelt. *Dictyocaryum ptariense* weist auch einige Fundpunkte im amazonischen Tiefland von Perú, Kolumbien und dem südöstlichen Brasilien auf (HENDERSON 1990, KAHN & MOUSSA 1994b).

Von den drei Arten der Gattung *Dictyocaryum* kommt im Untersuchungsgebiet nur *D. lamarckianum* (Martius) H. Wendland vor.

4.1.8.1. *Dictyocaryum lamarckianum* (Martius) H. Wendland in Bot. Zeit. Berlin **21**: 131. 1863.

Basionym: *Iriarteia? lamarckianum* Martius, Hist. Nat. Palm. **3**: 190. 1838.

Habitus und Wuchsform: *Dictyocaryum lamarckianum* wächst einstämmig und ist eine großwüchsige Palme mit massivem Stamm, der bis 30 m hoch und ca. 20-30 cm dick werden kann. Die Stelzwurzeln reichen nur 0,5-1 m den Stamm hinauf. Jedes Individuum trägt etwa 3-6 Blätter. Die Blütenstände stehen aufrecht. Die männlichen Blüten haben schmal längliche, oben zusammenneigende Kronblätter, das Konnektiv der Staubblätter ist in eine kurze, aufgesetzte Spitze verlängert.

Ökologie: *Dictyocaryum lamarckianum* fällt vor allem dadurch auf, daß sie in der montanen Regenwaldstufe hoch aus Windbrüchen in meist steilem Gelände hervorragt.

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald; manchmal bis in die oberen Bereiche des submontanen Regenwaldes und in die untere Region des Elfenwaldes ausstrahlend; 1000-1600 m.

Zusätzliche Bemerkung: Wegen der schwierigen Gcländebedingungen konnte diese Art nicht gesammelt werden. Die Palmen wurde aber in zahlreichen Photographien dokumentiert und frisch abgefallene männliche Blüten fixiert. Die Pflanzen haben ausnahmslos aufrechte Blütenstandsknospen und Blütenstände. Die Blüten stimmen gut mit den Abbildungen von UHL & DRANSFIELD (1987) und HENDERSON (1990) überein; die Bestimmung wurde überdies durch A.HENDERSON bestätigt.

4.1.9. *Elaeis* N.J. Jacquin in Select. Stirp. Amer. Hist. **280**. 1763.

(*Arecoideae*, *Cocoeae*, *Elaeidinae*)

Die Gattung ist monözisch, und zeichnet sich durch Arten mit massiven, aufrechten und hochwüchsigen (*E. guineensis*) bzw. niederliegenden und 'kriechenden' (*E. oleifera*) Stämmen aus. Die Blätter sind gefiedert, wobei an den seitlichen Rändern des Blattstieles zahnartige Bildungen vorhanden sind, die, ähnlich jenen von *Chamaerops* und anderen *Coryphoideae*, als reduzierte Blattfiedern gedeutet werden (vgl. UHL & DRANSFIELD 1987). Die Blattscheiden persistieren nach dem Abfallen der Spreite am Stamm.

Die Bl ü t e n s t ä n d e stehen aufrecht in der Blattrone, sind einfach verzweigt und eingeschlechtlich. Pro Nodium wird ein Blütenstand angelegt. Ähnlich den Verhältnissen bei den

Attaleinae, ändert sich das Geschlecht der hervorgebrachten Blütenstände mit dem Alter des Individuums. Junge Pflanzen bilden männliche, ältere weibliche Blütenstände aus. Auf den männlichen Blütenständen sind die Blüten einzelstehend angebracht und in Gruben der verdickten Blütenstandsäste eingesenkt. Die weiblichen Blüten sind in ähnlicher Weise auf den verdickten Blütenstandsästen inseriert. Die drei Narbenlappen sind massiv und wenig ausgebreitet.

Die Früchte sind eiförmig, das Endokarp ist stark verholzt und trägt an der Spitze drei Keimporen.

Die beiden Arten der Gattung *Elaeis* besiedeln grundsätzlich verschiedene Vegetationstypen: *E. oleifera* ist in den sumpfigen Wäldern und zum Teil auch in Mangroveformationen beheimatet, *Elaeis guineensis* kommt oft an Waldrändern und entlang von Wasserläufen vor.

Die Verbreitung von *Elaeis oleifera* reicht vom östlichen Mittelamerika, Costa Rica und Panama, bis an den westlichen Rand des Amazonasbeckens in Perú. *Elaeis guineensis* ist im tropischen Afrika bis Madagaskar heimisch; allerdings ist ihre ursprüngliche Verbreitung durch die Kultivierung und Nutzung der ölhaltige Früchte stark verändert worden. *Elaeis* ist eine der beiden Palmengattungen, die sowohl in der Alten als auch der Neuen Welt vertreten sind.

Aus den Früchten von *Elaeis guineensis* gewinnt man das wegen seiner Zusammensetzung wertvolle 'Palmöl', die Art wird zu diesem Zweck bereits weltweit kultiviert.

4.1.9.1. *Elaeis oleifera* (Kunth in H.B.K.) Cortés, Flora Colomb. 1. 203. 1897

Basionym: *Alfonsia oleifera* Kunth in H.B.K., Nov. Gen. Spec. Pl. 1: 245. 1816.

Habitus und Wuchsform: *Elaeis oleifera* wächst einstämmig, wobei ältere Exemplare einen bis zu 2 m langen, dem Boden aufliegenden Stammabschnitt aufweisen. Die Gesamtlänge des Stammes beträgt etwa 3-4 m, d.h. nur die letzten 1-2 m des Stammes sind aufgerichtet, der DBH beträgt 25-30 cm (HD-Wert = 12-14). Die etwa 30 Blätter stehen sehr dicht und bilden eine im Umriß nahezu kugelförmige Krone. Sie sind 6-7 m lang, die Scheide ist \pm 70 cm, der Stiel \pm 160 cm und die Blattspindel 4-5 m lang. Auf jeder Seite der Blattspindel sind etwa 70, regelmäßig paarig angeordnete Fiedern inseriert. Ihre Form ist schmal länglich, sie sind einripig, steif papierartig, 60 cm lang und etwa 4 cm breit. Am Stiel stehen in regelmäßiger Anordnung kurze, nach oben gebogene, 5-8 mm lange und am Grund 4,5 mm breite Zähne.

Die Blütenstände sind etwa 1 m lang und bleiben auch zur Blütezeit oft stark mit Detritus und Fallaub bedeckt, der sich in den zahlreichen Blattstielen und -achseln anreichert, sodaß sie fast

zur Gänze darunter verborgen bleiben können. Der Blütenstandsstiel trägt ein Vorblatt und eine stark verholzte, ± 60 cm lange Spatha. Die männlichen Blütenstände weisen etwa 50 Blütenstandsäste auf, die am Grund mit einem Gelenk versehen sind und in einer 1,5-2,5 cm langen, sterilen Spitze enden.

Ökologie: *Elaeis oleifera* ist ein charakteristischer Vertreter der sumpfigen Standorte, die während der Regenzeit bis zu 1 m unter Wasser stehen. Eine spezielle Anpassung an diesen Habitat stellen die niederliegenden Stammabschnitte dar, die sich zudem noch einkrümmen und manchmal fast kreisförmig eingerollt sein können. Die einzelnen Individuen stehen, bedingt durch die ausladende Blattkrone, relativ weit voneinander entfernt: bei einer durchschnittlichen Blattlänge von etwa 7 m, beträgt die Bodenfläche, die von der Blattkrone eines Individuums bedeckt wird, annähernd 40 m²

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Palma aceitera americana.

Zusätzliche Bemerkung: Der Verbreitungsschwerpunkt von *Elaeis oleifera* liegt in Mittelamerika und im nordwestlichen Südamerika (UHL & DRANSFIELD 1987). Bis vor kurzem war diese Art aus Perú nicht bekannt und wurde erst 1984 durch A. VASQUEZ in der Nähe von Iquitos gesammelt (KAHN & MEJIA 1986). 1985 wurde eine weitere Population in der Nähe des Arboretums "Genaro Herrera" etwa 200 km südlich von Iquitos durch F. KAHN & K. MEJIA gefunden. Die Population des Untersuchungsgebiet dürfte somit den bis jetzt südlichsten Fundpunkt von *E. oleifera* darstellen.

4.1.10. *Euterpe* Martius, Hist. Nat. Palm. 2: 28. 1823.

(*Arecoideae, Areceae, Euterpeinae*)

Euterpe ist eine monözische Palmengattung, deren Vertreter ein- (*E. precatória*, *E. longevaginata*) oder mehrstämmig (*E. oleracea*) wachsen. Der Stamm ist meist sehr schlank und am Grund durch Adventivwurzelbildungen, die manchmal eine charakteristische Rotfärbung aufweisen, oft stark verbreitert. Nach oben zu verjüngt sich der Stammdurchmesser sukzessive. Die Blätter werden mehr oder weniger horizontal ausgebreitet, die Blattscheiden bilden einen Kronschaft aus, die Fiedern sind schmal linealisch und hängen bei vielen Arten senkrecht nach unten. Diese Eigenschaften verleihen allen Vertretern der Gattung einen sehr charakteristisches Aussehen. An der Scheide, dem Blattstiel, der Blattspindel und der Unterseite der Fiedern (speziell an ihrer Ansatzstelle) ist ein charakteristisches Indument aus schuppigen

Haaren vorhanden. Manche Arten, z.B. *E. caatinga* Wallace, zeichnen sich durch streifenförmige, wachsartige Absonderungen an der Blattscheide aus.

Die **Blütenstände** sind proterogyn, stehen unterhalb der Blattkrone und werden meist rechtwinklig vom Stamm abgespreizt. Sie sind einfach verzweigt, die basalen Blütenstandsäste können manchmal gegabelt sein. Der **Blütenstandsstiel** ist meist kurz und trägt ein zweikieliges **Vorbblatt** und eine **Spatha**, die gewöhnlich bereits vor der Blütezeit abfallen. Die **Blüten** sind in Triaden angeordnet. Die Blütenstandsäste sind oft mit einem abwischbaren Indument versehen, das bei den einzelnen Arten eine charakteristische Färbung aufweist.

Die **Früchte** sind kugelig und haben den Narbenrest schräg unterhalb der Spitze. Die **Samen** sind ebenfalls kugelig und weisen eine vertiefte Grube entlang der Raphe auf. Das **Endosperm** ist in dieser Gattung nicht einheitlich ausgebildet: es gibt sowohl Arten mit homogenem als auch ruminierendem Endosperm.

Euterpe-Arten kommen in Tieflandregenwäldern oft an sumpfigen Stellen oder entlang von Wasserläufen vor. Andere Arten sind aber auch in Bergregenwäldern anzutreffen und steigen in den Anden bis in Höhen von annähernd 3000 m empor (BURRET 1929).

Manche Arten haben wirtschaftliche Bedeutung: z.B. *E. edulis* oder *E. oleracea* werden für die Erzeugung von Palmherzen verwendet, was im Fall der *E. edulis* schon zur Gefährdung der Art geführt hat (POR 1992).

Die Gattung *Euterpe* besitzt etwa 28 Arten, die über Mittelamerika und die Antillen südwärts bis Bolivien und die Küstenregenwälder Brasiliens verbreitet sind. Im Untersuchungsgebiet sind die zwei Arten *E. longevaginata* Martius und *E. precatória* Martius vertreten.

4.1.10.1. *Euterpe longevaginata* Martius in Palm. Orbign.. 11, tab. 15 fig. 1, tab. 17 C. 1847

Habitus und Wuchsform: *Euterpe longevaginata* wächst einstämmig, aber meist in Gruppen von mehreren Individuen. Der Stamm kann 6-7 m hoch werden und ist direkt unterhalb der Blattkrone 7-9 cm dick. Die Nodien stehen dabei sehr dicht und die Blattnarben treten deutlich hervor, nach unten hin wird die Ringelung des Stammes aber immer undeutlicher. Die Blattscheiden sind innen hellgelb, außen blaugrün, glatt und abwischbar behaart. Der Blattstiel und die Blattspindel sind auf der abaxialen Seite rostrot behaart. Die Blütenstandsäste sind etwa 25-35 cm lang und ebenfalls rostrot gefärbt. Die Früchte sind kugelig, grün (unreif) und ca.

1 cm im Durchmesser. Sie tragen einen seitlich unterhalb der Mitte gelegenen Narbenrest, das Endosperm ist homogen.

Ökologie: An sumpfigen Stellen und an Waldrändern, seltener auch in Windwürfen.

Höhenverbreitung: Von der obersten Grenze des submontanen Regenwaldes bis zur unteren Grenze des Elfenwaldes; ca. 1000 m bis 1500 m.

4.1.10.2. *Euterpe precatoria* Martius, Palm. Orbign. 10, tab. 8, 18A, fig. 2. 1847

Habitus und Wuchsform* *Euterpe precatoria* ist eine einstämmig wachsende Palme, die etwa 10-15 m hoch wird und 10-20 cm DBH erreicht (HD-Wert: 75-100). Der Stamm kann an der Basis bis etwa 35 cm verdickt sein und einen Wurzelpolster von über 70 cm im Durchmesser aufweisen. Die Blütenstandsäste sind gelblich abwischar behaart.

Ökologie: *Euterpe precatoria* ist häufig an Rändern von temporären und permanenten Tümpeln und auch kommt auch entlang kleinerer Bäche und Flüsse vor.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Assai.

4.1.11. *Geonoma* Willdenow in Sp. Pl. ed. 4, vol. 1. 174, 593. 1805.

(*Arecoideae, Geonomeae*)

Geonoma ist eine monözische Gattung und umfaßt kleine bis mittelgroße Palmen. Neben einstämmigen treten auch vielstämmige Arten auf, die zum Teil dichte Gruppen von mehr als hundert Sprossen bilden können. Der S t a m m ist aufrecht bis überneigend, manchmal ist ein Rhizom ausgebildet. An der Stammoberfläche sind die Narben abgefallener Blätter meist deutlich zu erkennen, der Stamm ist dabei grün bis gelblich-braun gefärbt und glatt.

Die B l ä t t e r sind meist unregelmäßig fiedrig geteilt und dann mit mehr- oder manchmal einnervigen Segmenten, bei einigen Arten aber ganzrandig und an der Spitze zweispaltig (*G. leptospadix*, *G. pycnostachys*), nur sehr selten regelmäßig gefiedert mit durchgehend einnervigen Segmenten (*G. lindeniana*). Die Fiedern setzen an der Blattspindel meist breit, in spitzem bis stumpfem Winkel an und laufen in eine verlängerte Spitze aus und sind reduplikat gefaltet. Bei

* Diese Palmenart wurde nicht gesammelt, aber photographisch dokumentiert.

einigen Arten sind die Fiedern am Grund zusammengezogen (sigmoid). Die Primärnerven treten auf beiden Seiten des Blattes hervor und sind kahl. Die Seitennerven erster Ordnung sind dagegen auf der Blattunterseite mehr oder weniger stark, abwischbar behaart. Bei einigen Arten ist auf der Unterseite der Fiedern auch zwischen den Nerven eine mehr oder minder starke Behaarung vorhanden.

Die Bl ü t e n s t ä n d e sind protandrisch, ein- bis dreifach verzweigt oder unverzweigt und stehen innerhalb oder unterhalb der Blattkrone. Der Bl ü t e n s t a n d s s t i e l ist kurz oder verlängert und meist dorsiventral abgeflacht. Er trägt ein V o r b l a t t und meist eine, selten zwei vergrößerte sterile T r a g b l ä t t e r, die manchmal auch fehlen können (*G. pycnostachys*). Diese Brakteen sind nicht spatha-artig aufgetrieben sondern immer dorsiventral zusammengedrückt und verbreitert. Am Rand weisen sie zwei Kiele auf, die ein meist arttypisches Indument tragen. Bei der Entfaltung des Blütenstandes reißen die Brakteen normalerweise entlang der Ränder auf. Die Bl ü t e n s t a n d s ä s t e sind schwach (*G. interrupta*) bis stark (*G. dicranospadix*) verdickt, kahl oder behaart, während der Blütezeit meist grün, in Frucht meist orange gefärbt. Der Endabschnitt der Blütenstandsäste ist oft in eine sterile, z. T. ausgezogene Spitze verlängert. Die Bl ü t e n sind in Triaden angeordnet, selten kommen Zweier-Gruppen oder einzelne Blüten vor. Diese Triaden sind ihrerseits in kleine Gruben der Blütenstandsäste eingesenkt. Die Blütengruben selbst sind spiralig, wirtelig oder dekussiert angeordnet und können locker oder dicht gepackt sein und werden gewöhnlich von zwei Lippen bedeckt. Die Unterlippe ist dabei meist vergrößert und ganzrandig oder zweispaltig, die Oberlippe ist meist kleiner und ganzrandig, kann aber auch fehlen. Bei manchen Arten befinden sich die Blütengruben in kleinen Aufwölbungen der Blütenstandsäste (*G. leptospadix*). M ä n n l i c h e Bl ü t e n besitzen schmal lanzettliche, an der Basis kurz verwachsene Kelchblätter, breit oder schmal ovale bis spatelförmige, in ihrem unteren Drittel verwachsene und gefaltete Kronblätter. Die Filamente der Staubblätter sind verdickt, bis zur Hälfte röhrenförmig verwachsen, wobei die freien Abschnitte der Filamente in der Blütezeit nach außen abspitzen. Das Konnektiv ist oft geteilt, manchmal ungeteilt und trägt zwei freie Theken. Zwischen der Staubblattröhre ist ein kurz dreizipfeliges Rudiment des Fruchtknotens vorhanden. Die Kelchblätter und Kronblätter der w e i b l i c h e n Bl ü t e n sind annähernd gleichgestaltet wie die der männlichen Blüten. Darüber hinaus besitzen sie aber einen Staminodialring, der an der Spitze abgeschnitten, kurz gezähnt oder fingerförmig gelappt sein kann. Das G y n ö z e u m besteht aus einem vergrößerten, Fruchtblatt mit einer Samenanlage und zwei rudimentären, seitlichen Fruchtblättern. Der Griffel setzt seitlich an und trägt an der Spitze eine dreilappige Narbe.

Die *F r ü c h t e* sind beerenartig und kugelig bis eiförmig. Das *E x o k a r p* ist dünnhäutig, glatt, manchmal höckerig und zur Reifezeit meist purpur-schwarz, manchmal rot oder blau gefärbt. Das *M e s o k a r p* ist fleischig, das *E n d o k a r p* krustig bis dünnhäutig. Die *S a m e n* sind kugelig bis eiförmig, hell- bis dunkelbraun gefärbt, mit einer glatten Oberfläche und weisen eine eingetiefte, median verlaufende, unverzweigte *R a p h e* auf.

Geonoma ist eine der vielgestaltigsten und systematisch schwierigsten Gattungen der neuweltlichen Palmen. Es kommen etwa 70 Arten von Mexiko über Mittelamerika nach Südamerika bis Bolivien und die atlantischen Küstenregenwälder Ostbrasilens vor. Eine Art, *G. brevispatha*, erreicht sogar Paraguay. Zwei Arten, *G. undata* und *G. pimatifrons*, sind auf den kleinen Antillen heimisch (WESSELS BOER 1968).

Die Arten dieser Gattung besiedeln eine Vielfalt von Standorten, vom Tiefland bis in die höhergelegenen Regionen der Anden (vgl. u.a. GENTRY 1986b). Im Unterwuchs von tierra firme-Wäldern (*G. acaulis*, *G. cuneata*) sind sie ebenso zu finden wie in Überschwemmungsgebieten (*G. baculifera*), in der Flußufervegetation (*G. laxiflora*) oder in paramo-artiger Vegetation der östlichen Anden (*G. heinrichsiae*). In den Trockengebieten Zentralbrasilens kommt die Gattung nur entlang der Galeriewälder vor (WESSELS BOER 1968).

Bemerkungen zur Systematik und Taxonomie in dieser Gattung:

Bisher wurden viele Bearbeitungen und Artbeschreibungen auf der Grundlage von Herbarmaterial durchgeführt. Ein Problem bei der Bestimmung und Beurteilung der relevanten Merkmale besteht dabei oft in einer Unvollständigkeit des Beleges und fehlenden Angaben zur Ökologie, zum Habitus und bestimmten Eigenschaften (z.B. Farbe des Blütenstandes) die im getrockneten Zustand verloren gehen. Aus diesen Gründen ist in manchen Gruppen die Artabgrenzung nicht immer einfach. Als schwierig haben sich kleinwüchsige *Geonoma*-Arten aus den Gruppen um *G. cuneata* und *G. acaulis*-*G. macrostachys* erwiesen. Zum einen zeigen diese Arten eine hohe Variabilität bestimmter Merkmale (z. B. Anzahl und Größe der Blattfiedern bzw. Ausbildung der Blütenstände), zum anderen konnten in der letzten monographischen Bearbeitung der Gattung (WESSELS BOER 1968) wichtige Feldbeobachtungen nicht berücksichtigt werden. Als konstant, im getrockneten Zustand allerdings nicht immer nachvollziehbare Eigenschaften lassen sich (i) die Form der Fiedern (sigmoid vs. breit rhombisch), (ii) die Farbe der 'Kolben' (grün vs. rötlichbraun), (iii) die Dichte der Blüten am Kolben (mehr oder weniger als 100 pro 2 cm Kolben) und (iv) Form der sterilen Kolbenspitze (relativ kurz und abgerundet vs. lang ausgezogen und zugespitzt) recht gut zur Unterscheidung verwenden.

4.1.11.1. *Geonoma acaulis* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 18, t. 4, 19. 1823.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma acaulis* ist eine einstämmige Rhizompalme. Das Rhizom ist allerdings selbst bei adulten Pflanzen recht kurz. Es wurde ein Individuum mit einem 1 cm langen und 2 cm dicken, unterirdischen Stämmchen (\Rightarrow HD-Wert = 0,5) und ein zweites mit einem 10 cm langen und 4 cm dicken Rhizom (\Rightarrow HD-Wert = 2,5) gefunden. Die ca. 10 Blätter sind insgesamt etwa 50-80 cm lang, wobei die Scheide 1,5-2 cm, der Stiel 40-60 cm und die Blattspindel 10-15 cm lang einnehmen. Neben der Endfieder sind meist nur noch zwei Paare von Seitenfiedern vorhanden, selten mehr. Alle Fiedern sind breit sigmoid und papierartig dünn. Die Endfieder ist 6-9-rippig, 15-17 cm lang und 5-6 cm breit; die Seitenfiedern sind an den 4-6 Nerven schwach gefaltet, 11-15 cm lang und 2,5-4 cm breit. Die Blütenstände stehen innerhalb der Blattkrone. Der Blütenstandsstiel ist etwa 25-35 cm lang, die Blütenstandsachse ist kolbig verdickt, etwa 5-10 cm lang, grün gefärbt und läuft in eine sterile Spitze von etwa 4 mm Länge aus. Am Blütenstandsstiel inserieren ein 5 cm langes, scheidiges Vorblatt, ein 16 cm langes, ebenfalls scheidiges Tragblatt inseriert und knapp unterhalb des kolbigen Abschnittes 3-5 weitere schuppenförmige Brakteen. Die Staminodien der weiblichen Blüten sind in der unteren Hälfte röhrig verwachsen, in der oberen Hälfte frei und fingerförmig. Während der Blütezeit breiten sich die Lappen sternförmig aus oder biegen sich ein wenig nach hinten. In den männlichen Blüten werden die Filamente zur Blütezeit abgespreizt und kommen so in eine Ebene mit der jeweiligen Konnektivhälfte zu liegen. Der Blütenstandsstiel und der kolbige Abschnitt sind in der Blütezeit noch grün, färben sich in Fruchtreife nach orange um.

Die Früchte sind schwarz-purpurfarben, kugelig und 6-7 mm im Durchmesser

Ökologie: Diese Rhizompalme ist im Unterwuchs des primären Tieflandregenwaldes lückig verteilt und auf flache Geländeabschnitte beschränkt, die auch während der Regenzeit nicht oder nur wenig überschwemmt werden.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Zusätzliche Bemerkung: Die Systematik der Artengruppe um *G. acaulis* und *G. macrostachys* ist noch nicht vollständig geklärt. Im Untersuchungsgebiet kommen zwei Sippen vor, die im Feld als solche immer gut zu erkennen waren. Die eine Sippe (*G. acaulis*) zeigt eine konstant bleibende Kombination von Merkmalen: kleine Blätter (50-80 cm Gesamtlänge); sigmoide Blattfiedern; ein Rhizom, das parallel zur Oberfläche verläuft und Blütenstände mit einem 25-35 cm langen Stiel und 5-10 cm langem, kolbig verdicktem Abschnitt. Die zweite Sippe (*G. macrostachys*, s. u.) ist gegenüber der ersten sehr robust: die Blätter sind groß (120-180 cm Gesamtlänge), ihre Segmente breit rhombisch; das Rhizom, wenn vorhanden, wächst vertikal im Erdboden; der Blütenstandsstiel ist 50-80 cm und der fertile Kolbenabschnitt 10-25 cm lang. Die verwendeten Artnamen könnten

sich bei einer gründlichen Revision der Gattung als nicht zutreffend erweisen, da es in der letzten monographischen Bearbeitung (WESSELS BOER 1968) nach einer Überprüfung der zitierten Belege große Unstimmigkeiten gibt. Zum Beispiel wurden unter *G. acaulis* von WESSELS BOER auch Belege geführt, die nach meiner Ansicht zu *G. macrostachys* gehören. Diese mißliche Situation entstand nicht zuletzt durch verschiedene Verwechslungen, u. a. lagen der Beschreibung der beiden Arten durch MARTIUS (1823) wahrscheinlich bereits Mischbelege zugrunde.

4.1.11.2. *Geonoma arundinacea* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 17, tab. 18. 1823.

Kurzbeschreibung* Es handelt sich um eine mehrstämmig wachsende Art, die etwa manns-hoch wird. Der Stamm weist eine starke Ringelung durch die Blattnarben auf und ist cremefarben. Die Fiederung ist charakteristisch: der Endabschnitt ist sehr breit und ähnlich ausgebildet wie bei *G. pycnostachys*, aber zusätzlich ist am Grund ein von der übrigen Spreite abgesetztes Paar von schmal sigmoiden Fiedern vorhanden. Diese Art der Fiederung wird bei allen adulten Blättern beibehalten und bleibt bei allen Sprossen konstant. Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone, sind unverzweigt oder gegabelt, die Blütengruben sind zweizeilig angeordnet.

Die Bestimmung ist mit großer Wahrscheinlichkeit zutreffend, da die ungewöhnliche Form der Blätter, das Indument auf den Blütenständen und die Wuchsform sehr gut mit der Beschreibung von WESSELS BOER (1968) übereinstimmt und die Photographie des Typus (Martius 3127) genau dieselben Merkmale zeigt (vgl. DAHLGREN 1959).

4.1.11.3. *Geonoma dicranospadix* Burret in Bot. Jahrb. Syst. 63: 169. 1930.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma dicranospadix* ist eine einstämmig wachsende Palme mit Stammhöhen von 2-2,5 m und einem DBH von 1,8-2 cm (HD-Wert = 110-125). Die Internodien sind 0,2-1 cm lang, die Stammoberfläche ist dicht mit Blattnarben besetzt und gelblich bis ockerfarben. Auf einem Individuum befinden sich 7-10 Blätter, die horizontal ausgebreitet und 80-90 cm lang sind. Die Scheide ist 16-21 cm, der Stiel (6-) 13-24 cm und die Blattspindel 35-50 cm lang. Die 2-3 Seitenfiedern sind versetzt angeordnet, papierartig, kurz spitz zulau-fend, (2-) 6-10-rippig, 30-36 cm lang und 1,5-7 cm breit. Die Endfieder ist 10-12-rippig, 24-36 cm lang und 6-7,5 cm breit. Die Blattscheide besitzt stark hervortretende, strohfarbene Gefäßbündel und ist, wie der Blattstiel, die -spindel sowie die Sekundärnerven der Blattunterseite, rötlichbraun und abwischbar behaart aber bald verkahlend.

* Diese *Geonoma*-Art wurde nur einmal und zwar im Tiefland, am südlichen Rand des Gebietes von Panguana, gefunden und fotografiert.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone. Der Blütenstandsstiel ist 20-40 cm lang und 15 mm breit, dorsiventral stark abgeflacht, dicht rostrot und abwischbar behaart. Er trägt ein verholztes Vorblatt von 23-30 cm Länge und 1,5-2 cm Breite, eine 20-22 cm lange und 13 mm breite, verlängerte Braktee, die 12 cm oberhalb des Vorblattes inseriert ist. Drei weitere, schuppenförmige Brakteen stehen direkt unterhalb der Blütenstandsachse. Ein Blütenstand weist 3-5 Blütenstandsäste auf, die 13-20 cm lang, 4-5 mm dick und 1-1,5 cm lang gestielt sind. Die Blütengruben stehen dekussiert, weisen zwei Lippen auf und treten leicht aus der Rachilla hervor. Die Staminodialröhre ist an ihrer Spitze krönchenförmig und an den Zähnen in schon sehr jungen Stadien dunkel gefärbt. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste sind zur Blütezeit grün, in Frucht rötlichbraun.

Die Früchte sind schwarz, kugelig, an der Spitze zugespitzt und 5-7 mm groß.

Ökologie: *Geonoma dicranospadix* bevorzugt nicht zu schattige Stellen im Primärwald, kommt vor allem aber in Umbruchslücken vor. Sie ist in der montanen Stufe recht häufig und steht zumeist in Gruppen aus mehreren Individuen beisammen auf lockerem, moosigem, zuweilen humosem Boden.

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald bis unterer Elfenwald. 1200-1600 m.

4.1.11.4. *Geonoma gracilis* H.Wendland ex Spruce in J. Linn. Soc. **11**. 105. 1869.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma gracilis* ist eine einstämmig wachsende Palme mit einem 30-40 cm langen und 2-3 cm dicken Stamm (HD-Wert = 10-13). Der Stamm älterer Individuen neigt sich oft auf den Boden nieder, bewurzelt sich im unteren Abschnitt und wächst dann kriechend weiter. Die Nodien folgen sehr dicht aufeinander, wodurch die Stammoberfläche stark strukturiert ist. Die etwa 8-11 Blätter sind 70-110 cm lang. Die Scheide ist 5-13 cm lang, der Stiel ist 25-40 cm und die Blattspindel 30-50 cm lang. Die Blätter besitzen 4-7 papierartig dünne Fiedern beiderseits der Blattspindel, die breit ansetzen und unregelmäßig angeordnet sind, und eine wenig verbreiterte, gabelige Endfieder. Die Seitenfiedern weisen jeweils 3-8 Hauptnerven auf, sind 20-25 cm lang und 2-5 cm breit. Die Endfieder ist 8-12-rippig, 20-25 cm lang und 4-7,5 cm breit. Die Sekundärnerven sind auf der Blattunterseite wie die Blattscheide schmutzigbraun, abwischbar behaart, die Hauptnerven sind strohfarben und kahl.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone und sind unverzweigt. Der Blütenstandsstiel ist ca. 25-30 cm lang und am Grund abwischbar behaart. Er trägt ein 12-13 cm langes und 5 mm breites Vorblatt, sowie ein 1 cm oberhalb davon ansetzendes, scheidiges, 16-18 cm langes und

5 mm breites Tragblatt. Eine schmal lanzettliche, 4 mm lange Braktee ist ungefähr auf halber Höhe des Blütenstandsstieles angebracht, zwei bis drei weitere stehen direkt unter dem blütentragenden, kolbig verdickten Abschnitt. Dieser ist 18-25 cm lang, 3-4 mm dick und in eine 1-2 cm lange und sterile Spitze verlängert. Die Blütengruben sind spiralig angeordnet und relativ locker verteilt. Bereits zur Blütezeit weisen der Blütenstandsstiel und der Kolben eine rötlich-braune Färbung auf. Die Staubblätter, Staminodien und die Narben sind weiß, das Perianth ist braun bis rötlichbraun.

Die Früchte sind kugelig, 6-7 mm im Durchmesser und in Reife schwarz-purpurfarben.

Ökologie: *Geonoma gracilis* kommt im Unterwuchs des Tieflandregenwaldes, sowohl in \pm flachen, zeitweise überschwemmten Bereichen als auch auf Kuppenlagen über sandigem Latosol vor.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Zusätzliche Bemerkung: *Geonoma gracilis* gehört zur Artengruppe um *G. cuneata*, die vor allem westlich des Andenhauptkammes vorkommt. Ein überneigender Stamm, der sich bei älteren Individuen auf den Boden legen und in der unteren Hälfte bewurzeln kann, ist innerhalb der Gruppe nach WESSELS BOER (1968) nur bei *G. procumbens* und *G. gracilis* anzutreffen. Die Formen östlich des Andenhauptkammes sind in der Sammelart von *Geonoma brongniartii* zusammengefaßt, bei der sich aber entgegen den Verhältnissen der Art des Untersuchungsgebietes die Insertionsstelle der ersten Braktee 4-5,5 cm oberhalb der des Vorblattes befinden soll. Ein großwüchsiges Individuum von *G. gracilis* (1,5 Stammhöhe) wurde im Tiefland gefunden (G.Gottsberger & J.Döring G112-26888). Es zeichnet sich zudem durch einen gegenüber der 'normalen' Ausbildung stark verdickten und verlängerten Kolben und einer höheren Anzahl von Segmenten pro Blatt aus.

4.1 11.5. *Geonoma cf. heinrichsiae* Burret in Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 12: 43. 1934.

Habitus und Wuchsform* *Geonoma cf. heinrichsiae* wächst einstämmig, wird 2 m hoch mit einem Stammdurchmesser von etwa 3 cm (HD-Wert: 70). Die 4-6 Blätter stehen steif bogig ab und weisen eine Gesamtlänge von etwa 200 cm auf. Der Blattstiel ist \pm 33 cm, die Scheide 30-50 cm und die Blattspindel 100-120 cm lang. Auf jeder Seite der Blattspindel befinden sich 6-7 Seitenfiedern, die 2-6-rippig, 20-27 cm lang und 1,5-6 cm breit sind. Die Endfieder ist 5-10-rippig, ca. 20 cm lang und 5-6 cm breit. Der untere Teil der Blattscheiden, der von älteren überdeckt wird, ist weiß und mit einem dünnen, lilafarbenen bis braunen Indument versehen;

* Nach Aufzeichnungen von B. WALLNÖFER.

alte Blattscheiden besitzen nur an der Basis einen lilafarbenen Ring. Die jüngsten Scheiden sind im unteren Abschnitt leuchtend karminrot gefärbt.

Der Fruchtstand steht aufrecht, ist 60-110 cm lang und weit ausladend (bis zu 120 cm im Umriß). Das Vorblatt und das erste Tragblatt sind stark verholzt und tief längsgefurcht. Das Vorblatt ist 19-37 cm lang und 3,5-4 cm breit, das erste Tragblatt 17,5-29 cm lang, 3 cm breit und steht 4,5-10,5 cm oberhalb des Vorblattes. Die zweite Braktee ist 7,5 cm lang und 1,5 cm breit und 10,5-19 cm oberhalb der ersten Braktee inseriert, kann aber auch schuppenförmig klein sein. Der Blütenstandsstiel ist rötlichbraun gefärbt und trägt zahlreiche Blütenstandsäste. Die Blütengruben stehen dekussiert und sind bilabiät, die Unterlippe ist gespalten.

Die Früchte sind in Reife schwarz, eiförmig, 5 x 7 mm groß. Das dünne, fleischige Mesokarp zeigt eine purpurschwarze Färbung.

Ökologie: *Geonoma cf. heinrichsiae* ist nur einmal gefunden worden (B. WALLNÖFER 17-17688) und ein Element des niederwüchsigen Waldes und der offenen Stellen in größeren Höhenlagen. Sie ist die einzige Palme des Untersuchungsgebietes, die in der Gipfelregion des Si-ragebirges vorkommt. Als Anpassung an die klimatischen Bedingungen weist sie einen robusten Habitus auf und bietet mit ihren sparrig abstehenden Blattfiedern und aufrecht stehenden Blütenständen ein ungewöhnliches Erscheinungsbild.

Höhenverbreitung: Elfenwald (2240 m).

4.1.11.6. *Geonoma interrupta* (Ruiz & Pavón) Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 8, t. 7 1823.

Basionym: *Martinezia interrupta* Ruiz & Pavón, Syst. veg. 296. 1798.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma interrupta* gehört zu den höherwüchsigen *Geonoma*-Arten des Gebietes. Sie wächst einstämmig, wird 3-4 m hoch und 4 cm dick (HD-Wert = 75-100). Die Internodien sind 1 cm lang, die Stammoberfläche ist von hervortretenden Blattnarben deckt und gelblich-braun. Die 10-15 Blätter erreichen eine Länge von 2-2,5 m. Die Scheide ist dabei 20-30 cm, der Stiel 40-50 cm und die Blattspindel ca. 1,5 m lang. Die Fiederung ist unregelmäßig, mit etwa 11 Seitenfiedern auf jeder Seite der Blattspindel, die 1-7-rippig sind. Die einzelnen Segmente sind papierartig dünn, breit rhombisch, an der Spitze lang spitz zulaufend, ca. 60 cm lang und 1-10 cm breit. Auf der Unterseite der Fieder sind die Nerven rötlichbraun behaart. Die Endfieder ist 14-21-rippig, 45-70 cm lang und 11-20 cm breit. Die Blattscheide, der Stiel, der untere Abschnitt der Blattspindel und die Hauptnerven sind auf der Blattuntersei-

te mit einem abwischbaren, rötlich-braunen Indument versehen. Der Blattstiel und die Blattspindel sind tief gefurcht.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone und sind bis zur 3. Ordnung verzweigt. Die Rachillen spreizen zu Beginn der Blütezeit steif von der Blütenstandsspindel ab, später hängen sie nach unten. Der Blütenstandsstiel ist 9-25 cm lang und trägt ein ledriges, verlängert elliptisches, 10-25 cm langes und 6 cm breites Vorblatt. Das erste Tragblatt ist ähnlich gestaltet, etwa 22 cm lang, 5 cm breit und wird vom Vorblatt vollständig eingehüllt. Die Blüten sind weiß. Die weiblichen Blüten haben eine kurze, sechszählige Staminodialröhre, deren oberer Teil sich schon zur Blütezeit verhärtet. Die Antheren sind zur Blütezeit zurückgeschlagen, das Filament ist oberhalb des Gelenks kurz gegabelt. Die Blütenstandsäste sind etwa 4 mm dick und schon während der Anthese rötlichbraun gefärbt.

Die Früchte sind kugelig, oben zugespitzt, 5 mm im Durchmesser, unreif grün, im reifen Zustand schwarz.

Ökologie: *Geonoma interrupta* besiedelt die steileren Geländepartien des Tiefland- und submontanen Regenwaldes mit einer geringen Individuendichte. Sie bevorzugt schattige Standorte auf gut drainierten, sandig-latosoligen Böden.

Höhenverbreitung: Tiefland und submontaner Regenwald; 260-800 m.

Nom. vern.: Palmiche.

4.1.11.7 *Geonoma juruana* Dammer in Verh. Bot. Ver. Prov. Brand. **48**: 119. 1907

Habitus und Wuchsform: *Geonoma juruana* ist eine mehrstämmig wachsende Palme mit bis zu 23 Sprossen pro Individuum. Die einzelnen Sprosse sind 3-5 m hoch und 2,5-3 cm DBH (HD-Wert = 130-170). Die Internodien sind bei Erstlingssprossen 2-4 cm, bei Folgesprossen bis 12 cm lang, die Stammoberfläche ist grünlich-braun gefärbt und von den hervortretenden Blattnarben geringelt. Die 7-10 Blätter pro Sproß haben eine Länge von 100-130 cm. Die Scheide ist 10-30 cm, der Stiel 20-30 cm und die Blattspindel 25-45 cm lang. Die Anzahl und Breite der Seitenfiedern variiert stark, es sind meist 2-4 Seitenfiedern auf jeder Seite der Blattspindel vorhanden. Sie sind unregelmäßig angeordnet, steif papierartig, setzen breit an der Blattspindel an und sind in eine ausgezogene Spitze verlängert. Die Segmente sind 1-12-rippig, 30-65 cm lang und 6-10 cm breit. Die Endfieder ist 14-15-rippig, 50-60 cm lang und 9 cm breit. Bei jungen Blättern sind die Blattscheide, der Stiel und die Sekundärnerven auf der Blattunterseite braun und abwischbar behaart, ältere Blätter verkahlen.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone und sind bis zur 2. Ordnung verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist etwa 12-15 cm lang, 1,1-1,3 cm dick, dorsiventral abgeflacht und trägt ein breit ovales, 13,5 cm langes und 5,5 cm breites, verholztes Vorblatt. Das erste Tragblatt ist 6,5-12 cm lang und 4,5 cm breit ist und wird vom Vorblatt eingehüllt. Drei weitere Brakteen, die 9, 4 und 3 mm lang sind, stehen direkt unterhalb der Blütenstandsäste. Ein Blütenstand wird aus ca. 30 Blütenstandsästen aufgebaut, die 11-20 cm lang, 3-4 mm dick und etwa 1,5 cm lang gestielt sind und in eine 5-7 mm lange, sterile Spitze auslaufen. Die Blütenstandsäste werden in der Blütezeit sparrig abgespreizt. Die Blütengruben sind spiralig gestellt und 3-4 mm voneinander entfernt. Die weiblichen Blüten haben eine fingerförmig gelappte Staminodialröhre, die Narbenlappen und die Staminodialröhre sind weiß, die Filamente sind sehr kurz. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste sind zur Blütezeit grün und färben sich in Frucht nach gelblich-orange um.

Die Früchte sind breit eiförmig, blauschwarz und 12-14 x 10-12 mm groß.

Ökologie: *Geonoma juruana* ist in der Höhenlage um 800 m sehr häufig. Sie kommt vor allem auf trockeneren Standorten (Hügelkuppen, nicht zu steile Hanglagen) mit sandigem Untergrund vor.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald bis zum Übergangsbereich submontaner-montaner Regenwald; 700-1000 m.

4.1.11.8. *Geonoma leptospadix* Trail in J. Bot. 14: 327, t. 183, f. 2. 1876.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma leptospadix* ist eine einstämmig wachsende Palme mit einem 80-90 cm hohen und 7 mm dünnen Stämmchen (HD-Wert = 120-150). Die Internodien sind 8-12 mm lang, die Stammoberfläche ist glatt, gelblich-sandfarben und von den Blattnarben geringelt. Die \pm 12 bifiden Blätter mit einer Gesamtlänge von 50-60 cm und einer Breite von 12-14 cm bilden eine schirmförmige Krone. Die Scheide ist 7-9 cm, der Stiel 7-11 cm und die Blattspindel 22-23 cm lang. Die Blattbreite besitzt eine dünn papierartige Konsistenz, die Blattscheide, der Stiel und die Sekundärnerven der Blattunterseite tragen ein sandfarbenes Indument. Die Hauptnerven und die Blattspindel sind kahl und strohfarben.

Die Blütenstände stehen aufrecht innerhalb der Blattkrone und sind dreiästig. Der Blütenstandsstiel ist 9-13 cm lang und dicht mit gelblich-braunen Büschelhaaren besetzt. Er trägt ein 6-7 cm langes und 1 cm breites Vorblatt, ein 5,5-6 cm langes, 8 mm breites, vergrößertes Tragblatt, das etwa 1 cm oberhalb des Vorblattes inseriert, sowie zwei bis drei weitere, schup-

penförmige Brakteen. Das Vorblatt ist ledrig, das erste vergrößerte Tragblatt ist häutig, beide fallen bereits vor der Anthese ab. Die drei Blütenstandsäste sind 10-11 cm lang und 2 mm dick. Die Blütengruben treten wegen der dünnen Blütenstandsäste höckerartig hervor, sind spiralig angeordnet und etwa 5 mm voneinander entfernt.

Die Früchte sind kugelig, in unreifem Zustand grünlich und ca. 6 mm im Durchmesser.

Ökologie: *Geonoma leptospadix* ist eine Unterwuchspalme der ebenen bis leicht geneigten Bereiche. Sie ist lückig verteilt, kommt aber oft in kleineren Gruppen aus 3-5 beisammen stehenden Individuen vor.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald; 600-900 m.

4.1.11.10. *Geonoma lindeniana* H. Wendland in *Linnaea* 28: 337 1857

Habitus und Wuchsform: *Geonoma lindeniana* ist eine mehrstämmig wachsende Palme mit bis zu 5 Sprossen, die oft bogig aufsteigen, selten kommen einstämmige Exemplare vor. Die Sprosse werden 2-2,5 m hoch und etwa 1 cm dick (HD-Wert = 200-250). Der Stamm ist glatt, geringelt und gelblich-hellbraun, die Internodien sind 2-5 cm lang. An der Stammbasis (bis 30-40 cm hinaufreichend) sind oft einige Stelzwurzeln mit stacheligen Höckern ausgebildet. Eine auffällige Eigenschaft dieser Art ist die Ausbildung von Aufsitzern mit bifiden (Jugend-)Blättern, die entlang des Stammes besonders häufig an stark bemoosten Abschnitten. Jeder Sproß trägt 7-10 Blätter mit einer Länge von etwa 90-125 cm. Die Scheide ist 12-22 cm, der Stiel 18-52 cm und die Blattspindel 28-48 cm lang. Die 15-20 Seitenfiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind nahezu regelmäßig paarig angeordnet, 1(-3)-rippig, schmal länglich, dünn papierartig, 15-30 cm lang und 0,8-1,8 cm breit. Die unteren Seitenfiedern können bis zu 6-rippig und 4 cm breit sein, sind sigmoid und laufen lang und spitz zu. Die Endfieder besitzt 2-4 (-7) Hauptnerven, ist 14-17 cm lang und 0,9-2,5 cm breit. Blattscheide, -stiel und -spindel sowie die Sekundärnerven sind rötlichbraun, abwischbar behaart und verkahlen rasch.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone, sind aufrecht und einfach verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist (6-) 10-20 cm lang und etwa 4 mm dick, bereits zur Blütezeit intensiv karminrot gefärbt und behaart. Er trägt ein 4,5-14 cm langes und 7 mm breites, häutiges Vorblatt, eine 6-11 cm lange und 5 mm breite verlängerte Braktee und drei weitere, schuppenförmige Brakteen. Das erste Tragblatt setzt etwa 1 cm oberhalb des Vorblattes an. Der Blütenstand trägt (2-) 3-7 Blütenstandsäste, die (4,5-) 6-12 cm lang werden, etwa 1 cm lang gestielt sind und in einer 1 cm langen, kegeligen, sterilen Spitze endigen. Die Blütengruben sind spira-

lig gestellt und etwa 5 mm voneinander entfernt. Die Staminodialröhre ist krönchenförmig ausgebildet, die Zähnen sind sklerotisiert und dunkelrot gefärbt. Die Antheren stehen rechtwinklig vom Filament ab, welches oberhalb des Gelenkes gegabelt ist.

Die Früchte sind kugelig, schwarz, kurz zugespitzt und 5-6 mm im Durchmesser.

Ökologie: *Geonoma lindeniana* bevorzugt freie, offene Stellen, aber auch der Rand von höheren Beständen und der Unterwuchs des primären Waldes werden besiedelt. Die Art wächst auf moosbedecktem, teilweise humosem Boden. *G. lindeniana* stellt den einzigen Vertreter der Familie im Unterwuchs des montanen Regenwaldes dar (vgl. Kap. 1.7.3.3, Vegetation des Untersuchungsgebietes).

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald, von der oberen Stufe des submontanen Regenwaldes bis in den unteren Elfenwald; 1000-1600 m.

4.1.11.11. *Geonoma macrostachys* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 19, t. 20. 1823.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma macrostachys* wächst einstämmig, vereinzelt kommen aber auch basale Seitensprossbildungen vor. Das Stämmchen ist nur 10-15 cm lang und bis 5 cm dick (HD-Wert = 2-3) und besitzt etwa 7 Blätter mit einer Länge von 1,2-1,8 m. Die Scheide ist dabei 8 cm, der Stiel 50 cm und die Blattspindel etwa 50-60 cm lang. Die Zahl der Fiedern beträgt meist drei auf jeder Seite der Blattspindel (selten kommen Blätter mit 5-7 Seitenfiedern vor), die breit ansetzen und lang und spitz zulaufen. Die Seitenfiedern sind 7-13-rippig, 40-45 cm lang, 8-13 cm breit; die Endfieder ist 12-15-rippig, etwa gleich lang wie die Seitenfiedern und 13-18 cm breit.

Die Blütenstände stehen aufrecht in der Blattkrone und sind unverzweigt. Der Blütenstandsstiel ist 50-80 cm lang, \pm 5 mm im Durchmesser, schwach dorsiventral abgeflacht und grün. Er trägt ein 10-15 cm langes und 1 cm breites, schwach verholztes und scheidiges Vorblatt sowie eine vergrößerte, scheidige Braktee, die 20-26 cm lang, 8 mm breit und 0,5 cm oberhalb des Vorblattes angebracht ist. Der kolbig verdickte Blütenstandsabschnitt ist 9-25 cm lang und ca. 6 mm im Durchmesser. Die Staminodialröhre ist am Grund verwachsen, fingerförmig gelappt und weiß. Die Filamente sind oberhalb des Gelenkes nicht geteilt. Der Blütenstandsstiel und der kolbige Abschnitt sind in der Blütezeit grün, färben sich in Frucht nach orange um.

Die Früchte sind schwarz, kugelig und etwa 5-7 mm im Durchmesser.

Ökologie: *Geonoma macrostachys* kommt im Unterwuchs des primären Waldes recht häufig vor. Im Tiefland ist sie in Mulden und an Rändern von versumpften Stellen zu finden, in höheren Lagen tritt sie dann gehäuft in unmittelbarer Nähe von Bachläufen und Quellen auf.

Höhenverbreitung: Tiefland bis untere Bereiche des montanen Regenwaldes; 260-1220 m.

4.1.11.12. *Geonoma pycnostachys* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 16. 1823.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma pycnostachys* ist eine mehrstämmig wachsende Palmenart mit bis zu 5 Stämmen, die 2-2,5 m hoch und 0,9-1,2 cm dick werden können (HD-Wert = 210-220). Die Internodien sind 6,5-8 cm lang, die Stammoberfläche ist gelblich-braun, und von den Blattnarben geringelt. Pro Sproß sind etwa 12 Blätter vorhanden, die bifid, 60-75 cm lang und 17-22 cm breit sind. Die Scheide ist 10-18 cm, der Stiel 15-25 cm und die Blattspindel 25-40 cm lang. Die Blattscheiden, der -stiel und Sekundärnerven der Blattunterseite sind schwach cremefarben behaart, aber rasch verkahlend.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, sind aufrecht und unverzweigt. Der Blütenstandsstiel ist 5-9 cm lang, 12 mm dick und sehr dicht mit welligen Büschelhaaren besetzt. Er trägt ein zweikieliges, randlich schwach gezähntes, verholzendes, 4-6,5 cm langes und 1,5 cm breites Vorblatt und eine 10 mm lange, dreieckige Braktee; zwei weitere schuppenförmige Brakteen stehen direkt unterhalb des kolbigen Abschnittes. Dieser ist 10-12 cm lang, 1,5-1,8 cm dick und endet in einer kurzen, sterilen Spitze, die mit 5-8 mm langen Haaren besetzt ist. Die Blütengruben stehen sehr dicht, treten zur Blütezeit stark hervor und werden von einer kreisförmigen, ungeteilten und randlich stark behaarten Unterlippe bedeckt. Die Antheren stehen zur Blütezeit rechtwinkelig vom Filament ab, das Konnektiv ist rötlich-violett gefärbt. Die Staminodialröhre ist krönchenförmig und wie die Narben stark pigmentiert. Die Blütenblätter beider Kreise (sowohl der männlichen als auch der weiblichen Blüten) sind randlich und am Rücken behaart.

Die Früchte sind grün (unreif), schmal eiförmig und 11 x 8 mm groß.

Ökologie: Diese *Geonoma*-Art kommt auf leicht bis stark geneigten Hängen und häufig auch an den Rändern von Umbruchsücken auf gut drainiertem, lehmig-latosoligem Boden vor.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald; 600-900 m.

4.1.11.13. *Geonoma* sp.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma* sp. ist eine einstämmig wachsende Palme, deren Stamm 15-20 cm lang wird und 3-4 cm im Durchmesser erreicht (HD-Wert = 4-6). Die \pm 8 Blätter sind 120-150 cm lang und weit ausladend, trichterförmig angeordnet. Die Scheide ist 15-35 cm, der Stiel 55-75 cm und die Blattspindel 30-50 cm lang. Die 13-17 Seitenfiedern auf beiden Seiten der Blattspindel setzen breit an, laufen spitz zu, sind versetzt angeordnet, 2-6-rippig, 40-45 cm lang und 1,6-13 cm breit. Die Endfieder ist 10-13-rippig, 35-40 cm lang und 9,5-11,5 cm breit. Die Blattscheiden sind außen rötlichbraun und abwischbar behaart.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, aufrecht oder leicht gebogen und sind unverzweigt. Der Blütenstandsstiel ist 25-50 cm lang, 4-5 mm dick, am Grund dorsiventral abgeflacht, im oberen Abschnitt im Querschnitt kreisförmig. Er trägt ein 15-23 cm langes, ledriges Vorblatt und eine 15-30 cm lange, verlängerte, ledrige Braktee, die 4-6,5 cm oberhalb des Vorblattes ansetzt. Der kolbenförmige Abschnitt ist 18-30 cm lang, 5-7 mm dick und endigt in einer 1-1,5 cm langen, sterilen Spitze. Die Blütengruben sind mehr oder weniger gleichmäßig in Orthostichen angeordnet, ca. 5 mm voneinander entfernt und bilabiät, wobei die untere Lippe tief gespalten ist. Die Filamente fehlen oberhalb des Gelenkes, das auffällig dunkel pigmentiert ist. Die Staminodialröhre ist krönchenförmig ausgebildet. Der Blütenstandsstiel und der kolbige Abschnitt sind bereits zur Blütezeit rötlichbraun gefärbt.

Früchte unbekannt.

Ökologie: Diese Palme wurde in nur einem Exemplar an einem Bach gefunden, wo sie direkt im Randbereich des fließenden Wassers stand.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald; 800 m.

4.1.11.14. *Geonoma* sp. nov.

Habitus und Wuchsform: *Geonoma* sp. nov. ist eine mehrstämmig wachsende, selten einstämmige Palme. Die Sprosse werden bis zu 2,5 m hoch und 7-8 mm dick (HD-Wert = 225-320). Die Internodien sind 1-2,5 cm lang, die Stammoberfläche ist sandfarben bis hellbraun und von den Blattnarben geringelt. Die 6-10 Blätter sind etwa 40-50 cm lang. Die Scheide ist 7-9 cm, der Stiel 7-10 cm und die Blattspindel 17-20 cm lang. Es sind meist 3 Fiederpaare vorhanden, die breit sigmoid, papierartig, 6-7-rippig, 12-15 cm lang und 3,5-5 cm breit sind. Die

Endfieder ist 8-9-rippig, 11-13 cm lang und 4,5-6,5 cm breit. Die Hauptnerven sind auf der Blattunterseite hellbraun, abwischbar behaart.

Die Blütenstände stehen meist unterhalb, manchmal aber auch in der Blattkrone und sind unverzweigt oder gabelig verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist 2-3,5 cm lang und 1-1,5 cm dick. Er trägt ein 6,5-7 cm langes und 1 cm breites Vorblatt, das das erste Tragblatt vollständig einhüllt. Direkt unterhalb der verdickten Blütenstandsäste inserieren drei weitere, breit lanzettliche und 6, 5 bzw. 2 mm lange Brakteen. Die Blütenstandsäste sind 10-11 cm lang und 4-5 mm dick, ihre Oberfläche ist dicht mit warzigen Erhebungen bedeckt, an deren Spitze rötlichbraune Büschelhaare angebracht sind. Zur Fruchtreife fallen die Haare ab und es bleiben nur mehr die kahlen Warzen zurück. Die Blütengruben sind spiralig angeordnet und nicht vollständig in die Blütenstandsäste eingesenkt, sondern etwa 2 mm hoch aufgewölbt. Die weiblichen Blüten besitzen eine krönchenartig eingeschnittene Staminodialröhre. Die Filamente sind am Grund verwachsen, an der Spitze frei. Das Konnektiv ist oberhalb des Gelenkes gegabelt. Die Staminodialröhre und die Filamente sind zur Blütezeit rot gefärbt.

Die Früchte sind grün (unreif), eiförmig und 8-9 x 5-6 mm groß.

Ökologie: *Geonoma* sp. nov. wächst im Unterwuchs des primären Regenwaldes, an flachen bis schwach geneigten Stellen, über lateritigem, mit einer Schicht Laubstreu bedecktem Boden.

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald, aber auch in den Übergangsbereichen vom Tiefland- zum submontanen und vom submontanen zum montanen Regenwald; 600-1000 m.

Zusätzliche Bemerkung: Die Art hat sich bei Herbarvergleichen in NY als neu herausgestellt und gehört in die Verwandtschaftsgruppe der nur spärlich gesammelten *Geonoma arundinacea* Martius. Sie fällt durch drei Merkmale auf, wodurch sie sich von der nahverwandten *G. arundinacea* Martius unterscheidet: (i) die Blütenstandsäste sind in Knospenzustand aufrecht (zusammengefaltet bei *G. arundinacea*), (ii) die Oberfläche des gesamten Blütenstandes ist von einem rötlichen Indument überzogen und (iii) die Blätter weisen drei sigmoide, regelmäßig angeordnete Fiederpaare auf.

4.1.12. *Hyospathe* Martius in Nat. Hist. Palm. 2: 1. 1823.

(*Arecoideae, Areceae, Euterpeinae*)

Hyospathe ist eine kleine Gattung mit zwei monözischen Arten, die zumeist mehrstämmig, seltener einstämmig wachsen. An der Oberfläche des Stammes treten die Blattnarben sehr deutlich hervor. Die Blätter sind ganzrandig und an der Spitze zweispaltig oder unregelmäßig bis regelmäßig gefiedert (vgl. *Geonoma*). Die Blattscheiden bleiben weitgehend geschlossen und können nach Abfallen der Spreite am Stamm verbleiben. Junge Blätter sind an der Unterseite mit schülfern-artigen Haaren besetzt, die allerdings rasch abfallen.

Die Blütenstände stehen entweder aufrecht in der Blattkrone (*H. macrorhachis*) oder unterhalb der Blattkrone (*H. elegans*) und spreizen dann \pm rechtwinkelig vom Stamm ab. Der Blütenstandsstiel trägt ein zweikeiliges, zugespitztes Vorblatt und ein vergrößertes, röhriges, an der Spitze geschnäbeltes Tragblatt. Beide fallen entweder bereits vor der Blütezeit ab (*H. elegans*) oder verbleiben längere Zeit am Stiel (*H. macrorhachis*). Die Blütenstandsäste stehen in der Blütezeit steif von der Rachis ab. Sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten können ungestielt oder kurz gestielt sein. Die männlichen Blüten zeichnen sich durch eine Besonderheit aus, die innerhalb der gesamten Familie nur bei dieser Gattung anzutreffen ist: die sechs Staubblätter sind in zwei Kreisen angeordnet, wobei die Filamente des inneren Kreises verlängert und an das Rudiment des Fruchtknotens angewachsen sind. Die weiblichen Blüten besitzen kleine, zahnartige Staminodien.

Die Früchte sind spindelförmig bis eiförmig, das Narbenrudiment sitzt am Grund der Frucht. Das Exokarp ist häutig und glatt, meist schwarz, das Mesokarp fleischig, das Endokarp stark verholzt und von oberflächlichen Gefäßbündeln überzogen.

Die neueste Revision der Gattung *Hyospathe* (SKOV & BALSLEV 1989) unterscheidet statt zuvor zwölf nur mehr die zwei Arten *H. elegans* und *H. macrorhachis*. Sie stellt sämtliche beschriebenen Arten mit aufrechtem Wuchs, Internodien von 4-10 cm Länge, 2,5-15 cm langen Blütenstandsstielen, 1-6 cm langen Blütenstandsachsen und vor der Blütezeit abfallendem Tragblatt zu *H. elegans*. Die vielen lokalen Formen seien nach den beiden Autoren lediglich auf die außerordentliche Variabilität der Art zurückzuführen.

Im Untersuchungsgebiet kommen zwei Sippen von *Hyospathe* vor, die sich durch einen jeweils charakteristischen Merkmalsbestand und durch das Auftreten in unterschiedlichen Höhenstufen voneinander abgrenzen lassen und sollen hier gesondert aufgeführt werden.

4.1.12.1. *Hyospathe elegans* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 1, t. 2. 1823; **Form 1.**

Habitus und Wuchsform: Die Anzahl der Sprosse beträgt bei dieser Sippe (1-) 2-5, die 2-3 m hoch werden und 1,5-2,5 cm DBH erreichen (HD-Wert = 120-130). Die Internodien sind 4,5-6 cm lang, die Stammoberfläche ist grün und zeigt deutliche Blattnarben. Die 9 Blätter pro Individuum sind 1,2-1,5 m lang. Die Blattscheide ist 20-26 cm, der Blattstiel 15-25 cm und die Blattspindel 60-70 cm lang. Es sind 2-3 (-5) Seitenfiedern beiderseits der Blattspindel vorhanden, die (1-) 8-10-rippig, 45-50 cm lang und (1,5-) 9-10 cm breit sind. Die Endfieder ist 10-11-rippig, 36-50 cm lang und 11-13 cm breit. Die Blattscheide ist in den unteren zwei Dritteln, wo sie von älteren Scheiden eingehüllt wird, häufig dunkelrosa, im freien oberen Drittel grün gefärbt.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone, sind einfach verzweigt und protandrisch. Der Blütenstandsstiel ist 5-8 cm lang, oberhalb des Vorblattes etwa 1 cm dick und trägt ein 10-21 cm langes, zweikieliges und an der Spitze gabelig geöffnetes Vorblatt, sowie eine röhrige, geschnäbelte, 33-50 cm lange Spatha. Die Blütenstandsachse ist 8-9 cm lang und trägt 13-20 Blütenstandsäste. Diese sind 40-50 cm lang, über ein Gelenk an der Achse inseriert und werden zur Blütezeit steif abgespreizt. Die Blüten sind in Triaden von einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten angeordnet, die obersten Abschnitte der Blütenstandsäste sind rein männlich. Die männlichen Blüten sind 1-2,5 mm lang gestielt, die weiblichen Blüten sind entweder nicht oder nur bis 0,5 mm lang gestielt. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste sind zur Fruchtzeit leuchtend rot gefärbt.

Die Früchte sind spindelförmig, 12 x 6 mm groß, das Exokarp ist glatt, häutig und glänzend schwarz, das Mesokarp fleischig und ebenfalls schwarz.

Ökologie: Diese Sippe tritt vorwiegend im Unterwuchs von sekundär beeinflussten Wäldern auf. Sie ist sehr variabel was die Anzahl der Sprosse pro Individuum betrifft, die Blätter besitzen allerdings meist drei Fiedern pro Seite der Blattspindel und weisen rhombische Segmente auf.

Höhenverbreitung: Tiefland bis untere Stufe des submontanen Regenwaldes, 260-600.

Nom. vern.: Palmiche.

Verwendung: Die Stämme werden als stabile Wanderstöcke geschätzt.

4.1.12.2. *Hyospathe elegans* Martius; **Form 2.**

Habitus und Wuchsform: Die zweite Sippe von *H. elegans* wächst meist mehrstämmig, mit (1-) 2-5 Sprossen, die 1,8-3,5 m hoch und 1-1,5 cm dick werden (HD-Wert = 180-230). Die Internodien sind 2-8,5 cm lang, die Stammoberfläche weist stark hervortretende Blattnarben auf. Die 6-10 Blätter pro Sproß sind 50-90 cm lang. Die Scheide ist 11-25 cm, der Stiel 8-14 cm und die Blattspindel 25-40 cm lang. Die Anzahl der Seitenfiedern beträgt etwa (3-) 7-11 auf jeder Seite der Rachis. Sie sind versetzt angeordnet, dünn bis derb papierartig, länglich bis schmal lanzettlich, mit bogigen Rändern, lang spitz zulaufend, 1-6-rippig, 20-30 cm lang und 1,7-4 cm breit. Die Endfieder ist 5-6-rippig, 18-19 cm lang und 3-5 cm breit. Die Hauptnerven sind auf der Blattunterseite rotbraun behaart.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone und sind einfach verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist 2,5-5 cm lang und 0,7-1,5 cm im Durchmesser. Er trägt ein \pm 16 cm langes und 2 cm breites, an der Spitze gabelig aufgespaltenes Vorblatt und ein röhriges, kurz geschnäbeltes, \pm 27 cm langes und 1,7 cm breites, röhriges Tragblatt. Die weiblichen Blüten sind ungestielt, die männlichen sind nicht oder bis maximal 0,5 mm gestielt. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsachse sind zur Blütezeit grün, in Frucht rot bis violett.

Ökologie: Diese Sippe kommt vorwiegend entlang von kleineren Bächen vor.

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald bis zum unteren Elfenwald; 800-1600 m.

4.1.13. *Iriartea* Ruiz & Pavón in Fl. Peruv. Chil. Prodr.: 149. 1794.

(*Arecoideae*, *Iriarteeae*, *Iriarteinae*)

Die Gattung ist monotypisch. Ihre Verbreitung reicht vom östlichen Mittelamerika, Costa Rica und Panama, über den Andenbogen bis ins amazonische Bolivien im Süden und bis in die westliche Hälfte des Amazonasbeckens (HENDERSON 1990).

4.1.13.1. *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pavón, Syst. Veg. Fl. Peruv. Chil. 1: 298. 1798.

Habitus und Wuchsform: *Iriartea deltoidea* ist eine einstämmig wachsende Palmenart mit 10-25 m Stammhöhe und 10-30 cm DBH (HD-Wert = 90-110). Die Internodien sind 10-30 cm lang, die Stammoberfläche ist glatt, Blattnarben treten nur schwach hervor. An der Stammbasis sind 30-70 Stelzwurzeln ausgebildet, die einen dichten Konus bilden. Sie sind bis 1,5 m lang und 4-5 cm im Durchmesser. Die Oberfläche ist bei jungen Wurzeln glatt, bei älteren kommt es

zur Ausbildung von kleinen, warzigen bis stacheligen Seitenwurzeln. Die Farbe der Wurzelrinde ist hell- bis mittelbraun bei jüngeren, schwarz bei älteren Wurzeln. Jede Pflanze trägt 4-7 Blätter mit einer Länge von 4-5 m. Die Blattscheiden bilden einen deutlichen Kronschaft aus, sind 85-100 cm lang, außen blau bis dunkelviolett gefärbt und kurz rotbraun behaart, innen hellgelb und kahl. Der Blattstiel ist 10-30 cm lang, 4 cm dick, im Querschnitt am Grund rinnig (als Fortsetzung der Blattscheide), in der Mitte kreisförmig, kurz unterhalb der Ansatzstelle der Blattspindel adaxial gekielt. Die Blattrachis ist 2-3,5 m lang und adaxial gekielt. Es sind 12-20 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel vorhanden. Sie sind ledrig, am Grund cuneat, breit keilförmig bis dreieckig, an der Spitze unregelmäßig gelappt (= praemors), die untersten 20-25 cm lang und 1-4 cm breit, die mittleren 100-110 cm lang und 45-50 cm breit. Die einzelnen Fiedern sind bei jungen Individuen ungeteilt, später in viele Segmente aufgespalten, wobei jeweils das oberste Segment aufgerichtet ist, während die übrigen nach unten hängen und die Segmente so in zwei Reihen angeordnet sind. Die Endfieder ist ungeteilt oder zweispaltig, 45-50 cm lang und 22-25 cm bzw. 2 x 12-15 cm breit. Die Blattspindel und der -stiel sind mit braunen, abfallenden, kurzen und steif borstigen Haaren versehen. Die Fiedern sind nur nahe der Ansatzstelle unterseits behaart, ansonsten kahl, die Nerven treten auf Ober- und Unterseite des Blattes stark hervor und sind strohgelb.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone, sind proterogyn und einfach verzweigt, die untersten Blütenstandsäste manchmal gegabelt. Die Blütenstandsknospen sind in einem weiten Bogen nach unten gebogen. Der Blütenstandsstiel steht rechtwinkelig vom Stamm ab, ist 20-25 cm lang und 4-5 cm dick, hellgrün und vor allem am Grund dicht dunkelbraun behaart. Er trägt 10-12 röhrlige, verlängerte Tragblätter, die von unten nach oben 5-100 cm lang werden und außen dicht mit schwarzen borstigen Haaren besetzt sind. Die Brakteen fallen vor der Anthese ab und hinterlassen am Blütenstandsstiel typische, ringartige Narben. Die ± 18 Blütenstandsäste sind 80-90 cm lang, etwa 7 mm dick, ± 4 cm lang gestielt, die gabeligen Blütenstandsäste stehen auf einem flächig verbreiterten und verdickten sterilen Abschnitt. Zum Teil sind die Blütenstandsäste rein männlich, mit paarig angeordneten Blüten. Gewöhnlich tragen die Blütenstandsäste am Grund und an der Spitze paarig oder einzeln stehende männlichen Blüten, am mittleren Abschnitt sind Triaden aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten vorhanden. Die männlichen Blüten haben ± 15 Staubblätter. Die weiblichen Blüten weisen am Grund 7-10 unverwachsene, fingerförmige Staminodien auf.

Die Früchte sind kugelig, zur Reifezeit schwarz und ca. 25 mm im Durchmesser. Das Exokarp ist derb häutig und an der Oberfläche rau, das Mesokarp granulär-fleischig, das Endokarp

dünn krustig. Die Samenoberfläche läßt eine typische Musterung durch flache Gefäßbündelstränge erkennen.

Ökologie: *Iriartea deltoidea* ist im Tiefland relativ spärlich vertreten, wird aber mit zunehmender Höhenlage häufiger. Sie kommt vor allem als Element der Kronenschicht bachbegleitender Wälder vor, die gewöhnlich hochwüchsig sind und durch eine dichte Bestandesstruktur charakterisiert werden. In den tieferen Lagen ist diese Palme in steilen Bachtälern und Gräben anzutreffen, in flachen Geländepartien fehlt sie fast vollständig.

Höhenverbreitung: Tiefland bis submontaner Regenwald; 260-900 m.

Nom. vern. Pona.

Verwendung: Die gespleißten Stämme werden wegen ihrer guten Haltbarkeit vor allem zur Anfertigung von Fußböden genutzt, überdies werden die halbierten und ausgehöhlten Stämme als Wasserleitungen verwendet. Das Palmherz ist essbar und in der Qualität dem von *Bactris gasipaes* und *Euterpe precatoria* vergleichbar.

4.1.14. *Mauritia* L. f. in Suppl. Pl. 70. 1781.

(*Calamoideae, Lepidocaryeae*)

Mauritia ist eine diözische Palmengattung mit sehr robustem Habitus, der massive Stamm kann bis zu 30 m Höhe und 50 cm DBH erreichen. Die Oberfläche des Stammes ist glatt und die Narben abgefallener Blätter sind kaum erkennbar. Die Blätter sind costapalmat, d.h. der Blattstiel endet nicht abrupt in der Mitte eines fächerförmigen Blattes, sondern ist in eine kurze Spindel verlängert. Die Blattscheiden von älteren Blättern sind ganzrandig und nur bei einer Art (*M. carana*: UHL & DRANSFIELD 1987) faserig aufgelöst, die beiden Hälften des Blattes sind zudem im adulten Zustand nicht flach ausgebreitet, sondern entlang der nach außen gebogenen Blattspindel gefaltet.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone. Der Blütenstandsstiel ist kurz und trägt ein zweikieliges Vorblatt und zahlreiche zweizeilig gestellte Tragblätter. In den Achseln dieser Tragblätter erfolgt die weitere Verzweigung sympodial mit jeweils zwei Blüten als Grundeinheit und bildet sogenannte Cincinni. Die männlichen Blüten sind in kompliziert gebauten, kopfigen und seitlich von den Blütenstandsästen abstehenden Aggregaten zusammengefaßt. Sie besitzen becherförmig verwachsene Kelchblätter und nur am Grund verwachsene Kronblätter, wobei die freien Kronzipfel schmal lanzettlich sind. Die Stamina sind an

der Innenseite der Kronblätter angewachsen. In den weiblichen Blüten sind Kelch- und Kronblätter ähnlich ausgebildet, der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Fruchtblättern mit nur einer großen Samenanlage, die den halben Fruchtknoten ausfüllt. An der Oberfläche des Fruchtknotens sind die für die Unterfamilie typischen dachigen Schuppen vorhanden, die bis an die Narbenlappen heranreichen.

Die Früchte sind ellipsoid bis eiförmig und mit braunen, ledrigen und dachziegelartig angeordneten Schuppen bedeckt. Das Mesokarp ist nur wenige Millimeter dick, fleischig und in Reife gelb, ein Endokarp fehlt. Der Same ist groß und rundlich bis eiförmig.

Für die lokalen Märkte ganz Amazoniens sind besonders die Früchte wichtig, aus denen Saft gepreßt werden kann.

Die Gattung *Mauritia* besteht vermutlich aus drei Arten (vgl. BURRET 1935, BALICK 1981), die gehäuft an wasserführenden Stellen aufkommen. Auf staunassen und auf zeitweilig überschwemmten Böden nehmen Reinbestände dieser Palmen zum Teil riesige Flächen ein. Nach der Bezeichnung 'Aguaje' für *Mauritia flexuosa* werden sie in Perú 'Aguajales' genannt.

Im Untersuchungsgebiet kommt nur *Mauritia flexuosa* L. f. vor.

4.1.14.1. *Mauritia flexuosa* L. f. in Suppl. Pl. 454. 1781.

Habitus und Wuchsform: *Mauritia flexuosa* ist eine hochwüchsige, einstämmig wachsende Palmenart, mit Stammhöhen bis 25 m und 30-40 cm DBH (HD-Wert = 75-100). Die Internodien sind ± 30 cm lang, die Stammoberfläche ist von Blattnarben nur schwach gerillt. Die 10-15 Blätter sind costapalmat, etwa 4 m im Durchmesser und in viele, einrippige Segmente zerteilt. Die unteren Segmente sind 1,9 m, die mittleren 2,1 m und die obersten 1,1 m lang. Die Scheide ist 80 cm breit, der Stiel 2-3 m und die Blattspindel etwa 1 m lang.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone und werden seitlich abgespreizt. Der Blütenstandsstiel ist $\pm 2,2$ m lang, am Grund 3,5 x 4 cm und an der Spitze 2 x 1,5 cm im Durchmesser und trägt 11 Tragblätter. Auf einem Blütenstand sind etwa 35-40 Cincinni vorhanden, die 1-0,5 m lang sind (proximal nach distal). Die männlichen Blüten sind zur Blütezeit orangerot. Die weiblichen Blüten sind in Zweiergruppen an der 'Seite' (= terminal) des Cincinnus angeordnet, die weiteren Blüten eines 'Seitenastes' sind stark reduziert, apikal ist eine sterile Spitze vorhanden. In den weiblichen Blüten sind die Staminodien verhältnismäßig groß und noch in Anthere und Filament gegliedert.

Die Früchte sind eiförmig, kurz zugespitzt, 5-5,5 x 3-3,5 cm groß und von einem persistierenden Perianth umgeben. Das Exokarp ist dicht mit nach unten gerichteten, imbrikaten, rötlich-braunen Schuppen bedeckt. Das Mesokarp ist fleischig und gelb bis hellorange.

Ökologie: *Mauritia flexuosa* ist charakteristisch für sumpfige oder permanent überschwemmte Standorte. Sie erreicht etwa die Höhe der Kronenschicht des umgebenden terra firme-Waldes und bildet als spezielle Anpassung an den hohen Wasserstand negativ geotrop wachsende Atemwurzeln aus, die über den Wasserspiegel aufragen und somit eine bessere Sauerstoffversorgung gewährleisten (vgl. TOMLINSON 1990, KAHN & GRANVILLE 1992).

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Aguaje.

Verwendung: Durch das Aufkochen der Früchte in Wasser und anschließendem Süßen wird ein schmackhafter Saft zubereitet. Es werden allerdings nicht nur die Früchte genutzt, sondern die ganze Pflanze kann in unterschiedlicher Weise verwertet werden (vgl. PADOCH 1988, GRAGSON 1992).

4.1.15. *Oenocarpus* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 21-22. 1823.

(*Arecoideae, Areceae, Euterpeinae*)

Oenocarpus ist eine monözische Palmengattung mit ein- und mehrstämmig wachsenden Vertretern. Der Stamm ist bei einigen Arten (*O. bacaba*, *O. tarampabo*) dick und hochwüchsig, bei anderen nur schlank und mittelhoch (*O. mapora*, *O. minor*). Die Blattscheiden lösen sich gegenüber dem Blattstiel in ein dichtes Geflecht von starken Fasern auf, die meist mit den Blättern abfallen, bei *O. circumtextus* allerdings persistieren und den gesamten Stamm einhüllen (BERNAL et al. 1991). Die Blätter sind gefiedert, wobei die Fiedern entweder regelmäßig oder versetzt angeordnet sind. Bei einigen Arten sind sie in Gruppen zusammengefaßt. Meistens sind sie in einer Ebene ausgebreitet oder hängen bogig nach unten, nur bei *O. balickii* (KAHN 1990) sind sie in mehreren Ebenen ausgebreitet. Manchmal sind am Grund der Blattspindel auf einer Seite ein bis zwei Fiedern mehr vorhanden als auf der gegenüberliegenden Seite. Die Form der Fiedern reicht von linealisch bis schmal lanzettlich, an der Spitze sind sie kapuzenförmig zusammengezogen und oft in eine haarartige Spitze verlängert. Ihre Unterseite wird von einem charakteristischen Indument bedeckt: bei fast allen Arten überzieht eine bläuliche Wachsschicht die gesamte Fläche, es können aber zusätzlich noch einfache bis sichelförmige Haare vorhanden sein.

Die **B l ü t e n s t ä n d e** stehen unterhalb der Blattkrone, sind einfach verzweigt und protandrisch. Sie haben eine charakteristische Form: die Blütenstandsachse ist stark verkürzt und trägt ausschließlich auf der abaxialen Seite Blütenstandsäste. Der Blütenstand steht schräg aufwärts vom Stamm ab und seine geraden Äste hängen nach unten, wodurch der gesamte Blütenstand ein pferdeschweifähnliches Aussehen erhält. Der **B l ü t e n s t a n d s s t i e l** ist kurz und konisch, trägt ein zweikieliges, an der Spitze gabelig aufreißendes, verholztes **V o r b l a t t** und eine vergrößerte **S p a t h a**, die in einer massiven, drehrunden und sich verjüngenden Spitze endet. Gewöhnlich fallen Vorblatt und Spatha bereits vor der Blütezeit ab. Die **B l ü t e n s t a n d s r a c h i s** ist ebenfalls konisch und trägt an der adaxialen Seite zahlreiche sterile Brakteen. Die **B l ü t e n s t a n d s ä s t e** sind mehr oder weniger lang gestielt. Die Blüten sind in der unteren Hälfte der Blütenstandsäste in Triaden, bestehend aus einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten, angeordnet. In der oberen Hälfte der Äste sind nur mehr paarig oder einzeln stehende männliche Blüten vorhanden. Die **m ä n n l i c h e n B l ü t e n** besitzen drei freie Kelch- und Kronblätter und in der Mitte ein kleines Rudiment des Fruchtknotens. Neben der charakteristischen Form stellt die rostrote Farbe der Blütenstände ein weiteres Kennzeichen der Gattung dar. Die **w e i b l i c h e n B l ü t e n** sind kugelig, besitzen drei freie, höckerige Kelchblätter und drei ebenfalls freie, eiförmige, schalenförmig gekrümmte Kronblätter. Der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Fruchtblättern mit einer großen, zentralen Samenanlage, die bei *O. bataua* fast den gesamte Fruchtknoten ausfüllt.

Die **F r ü c h t e** sind ellipsoid, bläulich-schwarz und meist glänzend. Das **E x o k a r p** ist häufig, glatt, das **M e s o k a r p** fleischig-faserig, wobei die Fasern am Samen angewachsen sind.

Die Verbreitung der Gattung umfaßt hauptsächlich das Amazonasbecken mit Ausläufern nach Costa Rica im Nordwesten, und Bolivien (Beni) im Süden. Im Osten erreicht die Gattung die Amazonasmündung. Besiedelt werden feuchte bis sumpfige, aber auch trockenere Stellen auf sandigem Untergrund in primären Wäldern vom Tiefland bis in die obere montane Stufe.

Die Gattung besteht aus 11 Arten (KAHN 1990, BERNAL et al. 1991), von denen zwei im Untersuchungsgebiet vorkommen: *Oenocarpus mapora* Karsten und *Oenocarpus bataua* Martius.

4.1.15.1. *Oenocarpus bataua* Martius in Hist. Nat. Palm. 2: 23, t. 24, 25. 1823.

Habitus und Wuchsform: *Oenocarpus bataua* ist eine einstämmig wachsende Palme, bis zu 20 m hoch und mit 25-30 cm DBH (HD-Wert = 70-80). Die 10-20 Blätter sind 10-12 m lang. Die Scheide ist 1,4-1,6 m, der Stiel 30-50 cm und die Blattspindel 8-9 m lang. Die \pm 104 Fiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind regelmäßig angeordnet, derb papierartig und breit länglich. In der Mitte der Blattspindel sind die Fiedern 140-160 cm und 8-10 cm, an der Spitze etwa 60 cm lang und 1,5 cm breit. Die Scheiden älterer Blätter sind gegenüber dem Blattstiel in ein dichtes, wolliges Fasergeflecht aufgelöst und von bis zu halbmeterlangen, dunkelbraunen, stark holzigen, stricknadelförmigen Gefäßbündelsträngen durchsetzt. Die Blattfiedern sind mehrrippig und gefaltet und besitzen auf der Unterseite ein dichtes Indument aus sichelförmigen Haaren.

Auf einem Individuum können bis zu drei Blütenstände unterschiedlichen Alters vorhanden sein. Der Blütenstandsstiel trägt ein stark verholztes, zweikieliges, an der Spitze gegabeltes Vorblatt, das etwa 1 m lang und 30 cm breit ist. Auf das Vorblatt folgt eine keulig aufgeblasene Spatha, die bis zu 2,3 m lang wird, im geschlossenen Zustand 25 cm im Durchmesser erreicht und in einer 20 cm langen Spitze endet. Die Blütenstandsachse ist breit kegelig, 60 cm lang, am Grund 20 cm dick und adaxial bis zur Spitze mit schuppenförmigen Brakteen besetzt. Auf dem Blütenstand befinden sich etwa 220 Blütenstandsäste, die 1,1-1,2 m lang und 6-8 mm dick sind. Sie sind 13-16 cm lang gestielt und laufen in eine 5-8,5 cm lange, sterile Spitze aus. Die Blüten sind in den unteren zwei Dritteln der Blütenstandsäste in Triaden von einer mittleren weiblichen und zwei seitlichen männlichen Blüten angeordnet, die obere Hälfte hat nur mehr paarige männliche Blüten. Das Perianth ist verholzt und gelblich weiß. Die männlichen Blüten besitzen etwa 10-14 Staubblätter.

Die Früchte sind verlängert ellipsoid, 2-2,5 x 2-5 cm groß. Das Exokarp ist häutig, das Mesokarp fleischig und innen faserig, das Endokarp ist mit der Samenschale verwachsen. Die Samen sind eiförmig, 3 x 2,2 cm groß, haben eine stark verholzte Samenschale und ruminierendes Endosperm.

Ökologie: *Oenocarpus bataua* kommt im Tiefland in der Nähe von überschwemmten Gebieten vor, meist aber nicht direkt an deren Rand, sondern in den etwas entfernten, flachen Bereichen, wo das Wasser nach starken Überschwemmungen gut ablaufen kann. Ebenso tritt diese Palmartenart entlang von Fließgewässern und offeneren Stellen des primären Waldes in Erscheinung und wächst bis in die Kronenschicht empor. Besonders in den offeneren Tälchen des

submontanen Regenwaldes bildet diese Palmenart dichte Bestände mit hoher Verjüngungsrate; die noch stammlosen Jungpflanzen mit ihren riesigen Blättern sind dabei besonders auffällig. In den wollig aufgelösten Blattscheiden wurden Nester von mehreren Ameisenarten gefunden. Die männlichen Blüten werden bereits vor Anthese von Käferlarven parasitiert, die die Antheren anfressen.

Höhenverbreitung: Vom Tiefland bis in die untere Bergregenwaldzone; 260-1500 m.

Nom. vern.: Ungurahui.

Zusätzliche Bemerkung: Diese Art wurde erstmals von MARTIUS beschrieben und in die Gattung *Oenocarpus* eingereiht. Später ist sie von BURRET (1927) in eine eigene Gattung gestellt worden (*Jessenia* Burret), die auch noch in der letzten monographischen Bearbeitung des Artenkomplexes von *Oenocarpus-Jessenia* (BALICK 1986) beibehalten wurde. Die beiden 'Gattungen' können nur anhand des ruminierten Endosperms und der Behaarung auf der Blattunterseite, sowie sehr diffizilen Unterschieden im Antherenbau unterschieden werden. Vor kurzem ist allerdings eine weitere Art beschrieben worden, die ebenso ruminiertes Endosperm aufweist (*O. makeru*: BERNAL et al. 1991). Deshalb wird an dieser Stelle die oben genannte Palmenart als *O. bataua* geführt.

4.1.15.2. *Oenocarpus mapora* Karsten in *Linnaea* **28**: 274. 1857

Habitus und Wuchsform: *Oenocarpus mapora* ist eine mehrstämmig wachsende Palme mit bis zu 24 Sprossen pro Individuum, die 8 m Stammhöhe und 5-8 cm DBH erreichen (HD-Wert = 100-130). Die Internodien sind 5-18 cm lang (die Länge der Internodien bei Erstlingssprossen ist dabei geringer als die der Folgesprosse), die Stammoberfläche ist längsgerillt und von den breit bandförmigen Blattnarben gezeichnet. Auffällig ist dabei die enorme Verlängerung der Internodien an jungen Folgesprossen im Vergleich zu den Erstlingssprossen (ähnlich wie bei *Desmoncus*-Arten, s.o.). Jeder Sproß trägt 7-10 Blätter, die eine Gesamtlänge von 3,8-4,5 m aufweisen und \pm horizontal ausgebreitet sind. Die Scheide ist 50-60 cm, der Stiel 25-30 cm und die Blattspindel 3-3,6 m lang. Die Fiedern sind schmal länglich, in eine lange, fadenförmige Spitze ausgezogen, dünn papierartig und entlang der Seitennerven mehrfach gefaltet. Die oberen Fiedern sind 25-30 cm lang, 1,5-2,5 cm breit und an der Spitze oft gabelig geteilt; die der Blattmitte sind 70-75 cm lang, 4,5-5 cm breit und meist mit einer ungeteilten Spitze versehen. Auf der Unterseite sind die Fiedern mit einer dicken, bläulichen Wachsschicht überzogen und mit \pm regelmäßig verteilten, einfachen, hyalinen Haaren besetzt. Die Blattscheide ist an der Verwachsungsstelle derbfaserig zerrissen und außen dunkel rotbraun behaart.

Es erscheinen oft mehrere Blütenstände zur selben Zeit am Stamm, wobei auch rein männliche Blütenstände vorkommen. Der Blütenstandsstiel ist schmal kegelförmig, 8-9 cm lang, an der Basis 2,5-3 cm dick und rotbraun behaart. Er trägt ein zweikieliges, am Rand unregelmäßig gezähntes und an der Spitze gegabeltes, 25 cm langes und 4-5 cm breites Vorblatt sowie eine geschnäbelte, 40-50 cm lange Spatha. Das Vorblatt und die Spatha fallen bereits vor der Anthese ab. Der Blütenstand hat etwa 50 Blütenstandsäste, die etwa 50 cm lang, 4-5 mm dick und 6-8,5 cm lang gestielt sind.

Die Früchte sind verlängert eiförmig, besitzen einen apikalen Narbenrest, sind 1,5-3 cm lang und 1,5-2 cm im Durchmesser. Die Samen haben ein homogenes Endosperm.

Ökologie: *Oenocarpus mapora* ist eine auffällige Palmenart der flachen, nicht zu stark überschwemmten bis bodentrockenen Standorte im Tiefland des Untersuchungsgebietes. Wenn sich ein Individuum am Standort etablieren konnte, besetzt es diesen Raum durch den mehrstämmigen Wuchs über längere Zeit und kann sich, indem es immer neue Seitensprosse ausbildet, in recht effizienter Weise behaupten (vgl. Kap. 4.3 Wuchsformen). Besonders hilfreich ist dabei die Fähigkeit die Internodien bei Jungsprossen durch Streckungswachstum gegenüber denen bei älteren Sprossen zu verlängern.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern.: Cinamillo.

Verwendung: Die Sprosse werden als Verstrebungen oder Eckpfeiler beim Bau kleinerer Hütten verwendet.

4.1.15.3. *Oenocarpus bataua* x *Oenocarpus mapora*

Im Untersuchungsgebiet kommen in Hangwäldern und anderen, etwas aufgelichteten Wäldern der mittleren Höhenlagen (700-900 m) Palmen vor, die hinsichtlich ihrer morphologischen Merkmale zwischen *Oenocarpus mapora* und *Oenocarpus bataua* stehen. Dabei ähneln die vegetativen Merkmale wie der einstämmige, hochwüchsige Habitus, die breiten, steifen und graugrünen Blattfiedern, die auf der Unterseite einige spärliche sichelförmige Haare besitzen, jenen von *O. bataua*. Im generativen Bereich sind die Ähnlichkeiten mit *O. mapora* größer (Form der Blütenstände mit dünner Blütenstandsstiel und wenigen Blütenstandsäste, Form und Größe der Früchte, fehlende oder nur sehr undeutlich ausgebildete Rumination des Endosperms). Zudem überlappt die Höhenverbreitung dieser beiden Sippen im Untersuchungsgebiet (vgl. Abb. 34). Es konnte nach eingehendem Studium von Vergleichsmaterial kein anderer

Schluß gezogen werden, als daß es sich bei diesen Palmen um Hybriden zwischen *O. bataua* und *O. mapora* handelt.

4.1.16. *Pholidostachys* H.Wendland ex Hooker f. in Gen. Pl. 3: 915. 1883

(*Arecoideae, Geonomeae*)

Pholidostachys ist eine monözische Palmengattung mit mittelhohen Arten. Die Stammoberfläche ist glatt und meist dunkelbraun, mit hellbraunen Blattnarben. Die Blattscheiden sind gegenüber dem Stiel in ein Fasergeflecht aufgelöst, der Stiel ist rotbraun gefärbt und nahezu dreieckig im Querschnitt. Die Blätter sind unregelmäßig angeordnet, mehrrippig und in der Mitte gewölbt. Die mittleren Fiedern sind die längsten, wodurch die Blätter im Umriß eiförmig erscheinen.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, sind unverzweigt bis doppelt verzweigt, zur Blütezeit aufrecht und protandrisch. Der Blütenstandsstiel trägt ein scheidiges, zweikieliges, derb ledriges bis schwach verholztes Vorblatt und ein gleichgestaltetes, vom Vorblatt eingehülltes Tragblatt. Die Größe der folgenden sterilen Tragblätter nimmt sukzessive ab und die direkt unterhalb der Blütenstandsspindel stehenden Tragblätter sind nur mehr schuppenförmig ausgebildet. Die Blütenstandsachse ist wie der Stiel mit einem weißen, abwischbaren Indument versehen. Die Blütenstände bzw. der kolbige Abschnitt (*P. dactyloides*) sind verdickt und stehen zur Blütezeit in charakteristischer Weise steif von der Rachis ab. Die Blüten sind in Gruben eingesenkt, die von einer Braktee bedeckt werden, welche sich im trockenen Zustand nach außen rollt. Die männlichen Blüten besitzen sechs am Grund röhrig verwachsene, fleischige Staubblätter und ein kleines Fruchtknotenrudiment. Die weiblichen Blüten haben bis zur Hälfte verwachsene Kronblätter, 6-8 Staminodien und einen dreifächrigen Fruchtknoten.

Die Früchte sind eiförmig, im reifen Zustand blauschwarz gefärbt und nach dem Austrocknen durch die auffällig dick hervortretenden Gefäßbündelstränge des Mesokarp gekennzeichnet.

Das Verbreitungsgebiet von *Pholidostachys* reicht von Costa Rica entlang der Anden bis Perú im Süden und schließt nur die westlichsten Teile des Amazonastieflandes mit ein. Besiedelt wird der Unterwuchs der Tieflagenwälder auf nicht zu feuchtem Substrat.

Die Gattung *Pholidostachys* besteht aus drei Arten, von denen im Untersuchungsgebiet nur *Pholidostachys synanthera* (Martius) H.E.Moore vorkommt.

4.1.16.1. *Pholidostachys synanthera* (Martius) H.E.Moore in J. Arn. Arb. **48**: 147 1967

Basionym: *Geonoma synanthera* Martius, Hist. Nat. Palm. **2**: 13, t. 13. 1823.

Habitus und Wuchsform: *Pholidostachys synanthera* ist eine einstämmig wachsende Palme mit aufrechtem Stamm, der 5-7 m hoch und 5-6 cm dick wird (HD-Wert = 100-115). Die Internodien sind 0,5-1,5 cm lang, oft stoßen die Blattnarben auch aneinander, die Stammoberflä-

che ist braun, die Blattnarben sind gelblich-braun bis hellbraun gefärbt. Es sind auf einem Individuum etwa 10-15 Blätter mit 1,5-2 m Gesamtlänge vorhanden. Die Scheide ist 30-40 cm lang und außen gelblich-dunkelbraun, abwischbar behaart, gegenüber dem Blattstiel löst sie sich in ein derbfaseriges Geflecht auf. Der Stiel ist 50-60 cm lang, adaxial tief rinnig und mit demselben Indument wie die Scheide ausgestattet, seine Grundfarbe ist dunkel rotbraun. Die Blattspindel ist 80-90 cm lang und gleich gefärbt und ebenso behaart wie der Stiel. Die 8-10 Seitenfiedern auf jeder Seite der Blattspindel sind 4-8-rippig, derb papierartig und lang spitz zulaufend. Die unteren Fiedern sind 40-50 cm lang und 3-4 cm breit, die mittleren Fiedern 48-53 cm und 5,5-7 cm. Die Endfieder ist 6-9-rippig, 37-45 cm lang und 3,5-5,5 cm breit. Blattstiel, -spindel und Sekundärnerven der Blattunterseite sind rötlichbraun behaart, ältere Blätter verkahlen.

Der Blütenstandsstiel ist \pm 50 cm lang, unten 4, oben 1,5 cm im Durchmesser, dorsiventral abgeflacht, rötlichbraun gefärbt und weißlich, abwischbar behaart. Er trägt ein 40-50 cm langes und 5 cm breites, verholztes, längliches Vorblatt und eine verlängerte 30-40 cm lange und 3,5 cm breite Braktee, die 7-8 cm oberhalb des Vorblattes inseriert. Eine zweite vergrößerte Braktee steht 13 cm oberhalb der ersten, ist schmal lanzettlich, 16 cm lang und 1,5 cm breit, weiter oben sind noch zwei weitere, schuppenförmige Brakteen vorhanden. Der Blütenstand wird von 15-20 kolbigen Blütenstandsästen aufgebaut, die 22-28 cm lang und 0,5-1 cm lang gestielt sind. Der Blütenstandsstiel und die Blütenstandsäste sind dicht mit kurzen, hellgrauen Haaren bedeckt, bald verkahlend und dann dunkel-rotbraun. Die männlichen Blüten sind weiß, das Konnektiv ist dunkelbraun gefärbt. Die Staminodialröhre ist fingerförmig gelappt und an den Spitzen schwarz gefärbt.

Die Früchte sind schwarz, schmal eiförmig und 12 x 7 mm groß. In trockenem Zustand treten die Fasern des Mesokarps stark hervor.

Ökologie: *Pholidostachys synanthera* ist eine häufige Pflanze der ebenen Partien im submontanen Regenwald. Bezüglich der Bodenverhältnisse ist sie tolerant und kommt auf sandig-lehmigen bis lateritischen Böden vor.

Höhenverbreitung: Bereits ab der obersten Tieflandzone, aber hauptsächlich im submontanen Regenwald verbreitet; 600-900 m.

4.1.17. *Phytelephas* Ruiz & Pavón in Syst. Veg. 299.1798.

(*Phytelephantoideae*)

Phytelephas ist eine diözische Palmengattung. Die Stämme sind verzweigt oder unverzweigt, aufrecht oder liegen dem Boden auf und bei einigen Arten sehr robust. Die Blätter stehen in einem endständigen Schopf. Die Blattstiele lösen sich in eine dichte faserige Masse auf, in der bei niederwüchsigen Arten und in den Jugendstadien viel Detritus aufgefangen wird. Der Blattstiel ist meist relativ kurz, die Blattspindel sehr lang (bis über 8 m) und trägt zahlreiche einnervige und lang spitz zulaufende Fiedern.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, auf einem Individuum sind meist mehrere Blütenstände gleichzeitig vorhanden. Am Blütenstandsstiel sind nur ein Vorblatt und eine vergrößerte Braktee vorhanden, die scheidig ausgebildet und apikal nur schwach verbreitert sind, weiter oben folgen weitere, zunehmend kleiner werdende Brakteen. Die männlichen Blütenstände werden weit aus den Blattbasen vorgestreckt und sind kätzchenförmig. Die Blüten sind in Vierergruppen angeordnet, die manchmal gestielt sind (*P. aequatorialis*: BARFOD 1991), und spiralig auf der Blütenstandsachse stehen. Die weiblichen Blütenstände bleiben bis auf die obersten Abschnitte der Kron- und Kelchblätter sowie der Griffel und Narben von den Scheiden der Laubblätter eingehüllt. In niederwüchsigen Arten können sie durch den zwischen den Blattbasen angesammelten Detritus nahezu vollständig verdeckt sein. Die Blüten sind kopfig auf einem verbreiterten Rezeptakulum angeordnet. Die Blüten besitzen vier manchmal mehr, bis über 20 cm lange und nur wenige Millimeter breite, annähernd gleichgestaltete Kelch- und Kronblätter. Daran anschließend folgen zahlreiche ebenso stark verlängerte Staminodien, die noch in Filament und (sterile) Antheren differenziert sind. Der Fruchtknoten besteht aus 4-10 Samenanlagen, die einen langen Griffel und stark verlängerte und unterschiedlich zerteilte Narbenlappen aufweisen, die zur Blütezeit etwa gleich lang wie die verlängerten Kronblätter sind.

Die Fruchtstände sind kopfige Aggregate von Einzelfrüchten, die in unreifen Stadien fest zusammenschließen, bei vollständiger Reife dann zerfallen. Die tangentialen Wände sind von mehr oder weniger stark verholzten Warzen bedeckt, die übrigen Seitenwände sind rau bis würfelig gerillt.

Das Verbreitungsgebiet von *Phytelephas* zerfällt in zwei Teilareale westlich bzw. östlich der Anden. Das eine Areal reicht westlich der Anden von Panama bis in die pazifischen Regionen von Kolumbien und Ecuador (*P. seemannii*). Östlich der Anden gibt es Vorkommen am westlichen Rand des Amazonasbeckens in Ecuador, Perú und dem angrenzenden Brasilien (Acre). Es werden vor allem sumpfige Standorte besiedelt, die in Perú nach der Bezeichnung 'Yarina' für *P. macrocarpa* als Yarinal bezeichnet werden. Andere Arten (bzw. Unterarten) besiedeln den Unterwuchs von tierra firme-Wäldern (z.B. *P. macrocarpa* subsp. *temi-caulis*)

Im Untersuchungsgebiet kommt nur *Phytelephas macrocarpa* Ruiz & Pavón vor.

4.1.17.1. *Phytelephas macrocarpa* Ruiz & Pavón subsp. *macrocarpa* in Syst. Veg. Fl. Peruv. Chil.: 299-302. 1798 (non Kunth in H.B.K., non Hooker, non H. Wendland).

Habitus und Wuchsform: *Phytelephas macrocarpa* wächst im Untersuchungsgebiet einstämmig, wobei ältere Individuen immer einen prostraten Stamm aufweisen, der bis 1,8 m lang, und 25-35 cm DBH erreicht (HD-Wert = 5-7). Nur der oberste Abschnitt wird bis etwa 50 cm hoch aufgerichtet, der untere Abschnitt liegt dem Boden auf. Es sind 20-25 Blätter vorhanden, die eine Gesamtlänge von 5-9 m erreichen und deren Spitze sich bei den äußeren Blättern bis auf den Boden hinunterbiegen kann. Die Blattscheide ist 0,7-1 m, der Stiel 0,4-0,6 m und die Blattspindel 3,5-7,2 m lang. Auf jeder Seite der Blattspindel stehen 85-95 Fiedern, die regelmäßig angeordnet, schmal länglich, derb papierartig und in einer Ebene ausgerichtet sind. Die unteren Fiedern sind 17-25 cm lang und 1-2,4 cm breit, in der Mitte der Blattspindel sind sie 60-80 cm lang und 6-6,5 cm breit, die oberen Fiedern verkürzen sich auf 8 cm Länge.

Am selben Individuum finden sich oft alle Entwicklungsstadien von Blütenständen (Knospen bis reife Infruktessenzen bzw. alte männliche Blütenstände), und meist sind sowohl bei männlichen wie weiblichen Pflanzen mehrere Blütenstände gleichzeitig in Anthese. Die männlichen Blütenstände sind kätzchenartig, in Knospe aufrecht, zur Blütezeit zum Teil bis auf den Boden überhängend. Die Blüten stehen dicht gedrängt, sind in ungestielten Vierergruppen angeordnet und haben ca. 150 beigefarbene Staubblätter. Der Blütenstandsstiel trägt ein Vorblatt und eine verlängerte 30 cm lange Braktee. In den weiblichen Blütenständen befinden sich zahlreiche,

lang zugespitzte und spiralg gestellte kleinere Brakteen direkt unterhalb des 'kopfförmigen Rezeptakulums' Die Kronblätter der weiblichen Blüten sind ca. 10-15 cm lang und weiß. Der Griffel ist \pm 15 cm lang, die 5-6 Narbenlappen sind 4-5 cm lang und besitzen eine offene und drüsige Ventralnaht. An der Basis des Fruchtknotens sind etwa 50, 1,5-2 cm lange Staminodien vorhanden, die bis zur Ansatzstelle des Griffels hinaufreichen.

Die Früchte sind zu einem kopfigen Aggregat mit einem Durchmesser von ca. 50 cm zusammengefaßt. Sie haben auf ihrer Oberfläche breit kegelförmige, stark verholzte warzenartige Erhebungen und enthalten bis zu vier Samen pro Frucht.

Ökologie: *Phytelephas macrocarpa* wächst auf sandigem Untergrund vorwiegend an ebenen Standorten und in Eintiefungen, die bei Hochwasser noch überschwemmt werden können. Im Untersuchungsgebiet ist sie an flachen, offenen Stellen, in unmittelbarer Nähe zum Fluß (aber nicht direkt im Uferbereich, sondern erst auf den stabileren Oberkanten der Uferböschungen) ebenso vertreten wie in alten, ausgetrockneten Flußschlingen, die bereits von Wald mit einer geschlossener Kronenschicht überwachsen sein können. Populationen, die in alten Flußbetten wachsen, bleiben weitgehend unbehelligt von den alljährlichen bzw. spontanen Überschwemmungen und profitieren fast ausschließlich vom hohen Grundwasserspiegel. Als Reaktion auf die unterschiedlichen Lichtbedingungen an offenen bzw. vom Wald bereits überdeckten Standorten zeigt diese Palmenart eine auffallende Variabilität, vor allem hinsichtlich der Größenverhältnisse der einzelnen Individuen. Diese *Phytelephas*-Art tritt meist in Gruppen bestehend aus mehreren bis zahlreichen Individuen beider Geschlechter auf, die in geringer Entfernung voneinander wachsen.

Höhenverbreitung: Tiefland; 260-400 m.

Nom. vern. Yarina.

Verwendung: Die Verwendung dieser Palmenart durch die Einheimischen ist vielfältig (vgl. u.a. BARFOD 1991): Blätter werden vorzugsweise zum Dachdecken von Hütten verwendet; aus dem Endosperm können kleine Schmuckgegenstände oder Knöpfe geschnitzt werden ('vegetabilisches Elfenbein'); die Milch unreifer Samen kann ähnlich wie Kokosmilch getrunken werden.

4.1.18. *Socratea* Karsten in *Linnaea* 28: 263. 1857

(Arecoideae, Iriarteae, Iriarteinae)

Socratea ist eine monözische Palmengattung, die einstämmige und durchweg hochwüchsige Arten umfaßt. Der Stamm ist glatt, Blattnarben treten nur schwach hervor, und zeichnet sich durch Stelzwurzeln an seiner Basis aus, die im Vergleich zu *Iriartea deltoidea* weniger zahlreich und lückig angeordnet sind. Es sind nur wenige Laubblätter zur gleichen Zeit vorhanden. Die Blattscheiden sind außen dicht mit steifen, aber leicht abbrechenden Haaren besetzt und bilden einen charakteristischen Kronschaft aus. Der Blattstiel ist adaxial meist kurz gekielt, die ebenfalls gekielte Blattspindel trägt zahlreiche Seitenfiedern und eine bei Jugendformen ungeteilte, bei adulten Blättern gespaltene Endfieder. Die Blattfiedern sind breit keilförmig bis dreieckig im Umriß und an der Spitze unregelmäßig 'abgeschnitten'. Die Nerven strahlen radiär von der Ansatzstelle der Fiedern aus und treten an der Oberfläche auf jeder Seite stark hervor. Die Blattfiedern sind der Länge nach in viele Segmente zerteilt, die in mehrere Ebenen aufgefächert werden, bei einer Art (*S. salazarii*) bleiben die Fiedern ungeteilt.

Die Blütenstände stehen unterhalb der Blattkrone, sind in Knospe aufrecht, stehen zur Blütezeit aber seitlich ab, wobei die Blütenstandsäste nach unten hängen. Sie sind proterogyn, einfach verzweigt, die Blütenstandsäste sind an der Basis manchmal gabelig verzweigt. Die Blüten stehen in Triaden (eine mittlere weibliche und zwei seitliche männliche Blüten). Die männlichen Blüten bestehen aus drei höckerigen Kelchblättern, drei schief zusammengedrückten, unregelmäßig geformten Kronblättern und besitzen zahlreiche Staubblätter, die frei auf einem verdickter Polster angebracht sind. Zwischen den Stamina ist ein kleines, kurz dreizipfeliges Rudiment des Fruchtknotens vorhanden. Die weiblichen Blüten besitzen bucklige, verdickte Kelchblätter und eiförmige Kronblätter, Stamina sind fehlen. Der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen Fruchtblättern mit je einer Samenanlage, aus denen sich eine einsamige Frucht entwickelt.

Die Früchte sind eiförmig oder ellipsoid, an der Spitze abgerundet oder mit einer aufgesetzten Spitze versehen, die artspezifisch ausgebildet ist. Das Exokarp ist häutig und glatt, das Mesokarp granulär-faserig, das Endokarp häutig. Der Samen ist kugelig bis ellipsoid, und weist auf der Oberfläche verbreiterte Gefäßbündelstränge auf.

Die Gattung ist von Nicaragua ostwärts nach Südamerika, über die Anden bis Bolivien im Süden und über das gesamte Amazonasbecken bis an die Amazonasöffnung verbreitet.

Socratea umfaßt fünf Arten, von denen zwei, *Socratea exorrhiza* (Martius) H.Wendland und *Socratea* aff. *rostrata* Burret, im Untersuchungsgebiet vorkommen.

4.1.18.1. *Socratea exorrhiza* (Martius) H.Wendland, *Bonplandia* 8: 103. 1860.

Basionym: *Iriarteia exorrhiza* Martius, *Hist. Nat. Palm.* 2: 36. 1824.

Habitus und Wuchsform: *Socratea exorrhiza* ist eine einstämmig wachsende Palme mit Stammhöhen von 15-20 m und 15-20 cm DBH (HD-Wert = 100-120). Die Internodien sind etwa 10-15 cm lang, die Stammoberfläche ist glatt, die Blattnarben treten nur wenig hervor. An der Stammbasis ist ein lockerer Stelzwurzelkonus ausgebildet, der aus etwa 30-50 Wurzeln besteht, die am Stamm bis auf etwa 1,8 m hinaufreichen. Pflanzen, die verletzt wurden oder umgefallen sind, können allerdings auch weiter oben am Stamm Stelzwurzeln ausbilden (in einem Fall wurde ein Kranz von neu austreibenden Stelzwurzeln in 5 m Höhe über dem Boden beobachtet). Pro Pflanze sind etwa 5-7 Blätter vorhanden, die eine Länge von ca. 3 m aufweisen. Die Scheide ist 1-1,5 m, der Blattstiel ist 15-40 cm lang und abaxial kurz borstig behaart. Die Blattspindel ist 1,5-3 m lang, adaxial gekielt, abaxial gerundet und in gleicher Weise wie der Stiel behaart. Die 15-25 Fiedern sind breit keilförmig, unregelmäßig angeordnet, 50-75 cm lang und an der breitesten Stelle 20 cm breit. Die einzelnen Fiedern sind in 4-8 Segmente aufgespalten, wobei die einzelnen Segmente in mehreren Ebenen angeordnet und abaxial behaart sind. Die apikalen Segmente der zerteilten Blattfiedern stehen auf mehr als drei Viertel ihrer Länge aufrecht von der Blattspindel ab und biegen sich erst knapp unterhalb ihrer Spitze nach unten. Die Nerven treten auf beiden Seiten der Blattoberfläche hervor und sind strohgelb.

Die Blütenstände werden als Knospen innerhalb der Blattkrone angelegt, stehen zur Blütezeit unterhalb der Blattkrone. Die Blütenstandsknospen sind, wenn sie durch das Abfallen alter Blätter frei werden, aufrecht und von meist 4 röhriegen, früh abfallenden Brakteen eingehüllt. Die 6-17 Blütenstandsäste eines Blütenstandes sind ± 35 cm lang und ± 4 mm dick. Der gesamte Blütenstand weist eine goldgelbe Behaarung auf. Die Blüten sind über die gesamte Länge der Blütenstandsäste in Triaden angeordnet. Die Kelchblätter der weiblichen Blüten sind außen stark behaart, die Kronblätter nur mit vereinzelt Haaren versehen. Die Kelch- und Kronblätter der männlichen Blüten sind nur spärlich behaart. Die Blüten besitzen ca. 40 Staubblätter.

Die Früchte sind ellipsoid, unreif grün, reif bräunlich, 2 x 1,2 cm groß.

Ökologie: *Socratea exorrhiza* besiedelt fast immer Standorte in seichten Muldenlagen mit schlechter Drainage, was in einem auffällige Gegensatz zu den Standortsansprüchen der mei-

sten übrigen Arten aus der Tribus *Iriarteinae* steht (vgl. u.a. HENDERSON 1990). *Socratea exorrhiza* ist durch eine spezielle Form des Längen- bzw. Dickenwachstums (vgl. Kap. 4.3, Wuchsformen) offensichtlich in der Lage, schnell in die obersten Schichten des Waldes emporzuwachsen und kann dann die günstigeren Lichtverhältnisse auszunützen. Diese Palme besitzt wie viele andere Arten der Familie die Fähigkeit, nachdem sie von umstürzenden Bäumen mit zu Boden gerissen wurden, an oberen Abschnitten des Stammes Adventivwurzeln auszubilden und den Stamm wieder aufzurichten. *S. exorrhiza* wächst vornehmlich auf lateritischem Boden, der an manchen Stellen teilweise mit Sand untermischt sein kann.

Höhenverbreitung: Tiefland.

Nom. vern. Pona.

Verwendung: wie *Iriarteia deltoidea* (s.o.).

4.1.18.2. *Socratea* cf. *rostrata* Burret in Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 15: 31. 1940.

Von dieser Art wurden nur alte Früchte gefunden und zwar in der unmittelbaren Umgebung des Sira-Lagers (800 m). Im Herbar von NY wurden diese Früchte mit Belegen verglichen. Die beste Übereinstimmung zeigte sich mit solchen des Beleges von BALSLEV & BRAKO 4279, der als *Socratea rostrata* bestimmt war (vgl. HENDERSON 1990). Dies wäre der erste Fund für die Art in Perú.

4.1.19. *Syagrus* Martius in Palm. Fam. 18. 1824.

(*Arecoideae, Cocoeae*)

In Perú kommen nach KAHN & MOUSSA (1994a, 1994b) die zwei Arten *S. sancona* Karsten und *S. smithii* (H.E. Moore) Glassman vor. In der letzten Monographie der Palmengattung *Syagrus* und verwandter Taxa (GLASSMAN 1987) wurde *S. smithii* allerdings wieder eine eigene Gattung *Chrysallidosperma* H.E. Moore gestellt.

4.1.19.1. *Syagrus sancona* Karsten in Linnaea 28: 247 1847

Von dieser Palmenart wurden, wie im Fall der *Socratea* cf. *rostrata* (s.o.), nur alte, bereits vertrocknete Früchte gefunden. Es ist allerdings möglich anhand der Form und Ausbildung des Endokarps die Gattung *Syagrus* sicher zu identifizieren (vgl. UHL & DRANSFIELD 1987). Auf-

grund der Verbreitungsgebiete der einzelnen *Syagrus*-Arten dürfte es sich bei der im Untersuchungsgebiet vorliegenden Sippe um *Syagrus sancona* handeln (A.HENDERSON verb.). Diese Palme ist auf das Tiefland und meist auf die Nähe von menschlichen Siedlungen beschränkt, tritt im Untersuchungsgebiet aber nur sporadisch auf.

4.1.20. *Welfia* H.Wendland in Regels Gartenflora **18**: 242. 1869.

(*Arecoideae*, *Geonomeae*)

Die Gattung *Welfia* ist eine monözische Gattung mit baumförmigen Wuchs, der innerhalb des Tribus *Geonomeae* nicht häufig anzutreffen ist (WESSELS BOER 1968). Der S t a m m wird von schräg ringförmig umlaufenden Blattnarben überzogen und im oberen Abschnitt zumeist von alten, persistierenden Blattscheiden eingehüllt. Die B l ä t t e r sind groß und regelmäßig gefiedert. Die B l a t t s c h e i d e n zeigen eine starke Verholzung, die F i e d e r n sind linealisch, einnervig und oben zugespitzt.

Die B l ü t e n s t ä n d e stehen unterhalb der Blattrone, sind einfach verzweigt und protandrisch. Der B l ü t e n s t a n d s s t i e l kann verlängert (*W. georgii*), aber auch kurz und verdickt sein (*Welfia*-Art des Untersuchungsgebietes). Er trägt ein zweikieliges, holziges Vorblatt und ein vergrößertes Tragblatt, beide fallen bereits vor der Blütezeit ab. Die Blütenstandsäste sind stark verdickt, im Querschnitt achteckig und hängen zur Blütezeit bogig nach unten. Die B l ü t e n sind in Triaden angeordnet, in Gruben eingesenkt und werden von einem darunter stehenden Tragblatt verdeckt, das sich bei alten Blüten-/Fruchtständen zurückrollt. Die Kelchblätter der Blüten beiderlei Geschlechts sind frei und schmal eiförmig, die Kronblätter bis zur Hälfte oder bis zu zwei Dritteln verwachsen. Die m ä n n l i c h e n B l ü t e n besitzen zahlreiche Staubblätter, die untereinander und mit den Kronblättern verwachsen sind. Die w e i b l i c h e n B l ü t e n besitzen zahlreiche Staminodien, die an der Kronblattröhre angewachsen sind.

Die F r ü c h t e sind ellipsoid und an der Spitze gekielt (*W. georgii*) oder kugelig und ungekielt (*Welfia*-Art des Untersuchungsgebietes) und braun. Das E x o k a r p ist häutig, das M e s o k a r p faserig-fleischig, das E n d o k a r p dünn, hart aber spröde.

Die Gattung *Welfia* ist von Mittelamerika, Honduras, Costa Rica und Panama bis nach Kolumbien und Perú verbreitet. Sie besiedelt zwei grundsätzlich verschiedene Vegetationstypen: *W. georgii* ist in den küstennahen Wäldern Mittelamerikas bis ins nordwestliche Kolumbien (Chocó) weit verbreitet und bildet dort in tierra firme-Wäldern zum Teil größere Bestände. Die

Populationen aus den andinen Regionen Perus und Kolumbiens treten in Bergregenwäldern auf und sind erst in größeren Höhenlagen zu finden. Nach der letzten Monographie (WESSELS BOER 1968) soll die Gattung *Welfia* zwei Arten besitzen, wobei der Status von *Welfia regia* sehr unsicher ist. Im Untersuchungsgebiet kommt eine Art vor, die mit den Beschreibungen, die für *W. georgii* und *W. regia* vorliegen, nicht übereinstimmt.

4.1.20.1. *Welfia* sp.

Habitus und Wuchsform: *Welfia* sp. ist eine einstämmig wachsende Palme mit 8-12 m Stammhöhe und ca. 20 cm DBH (HD-Wert = 40-60). Die Internodien sind etwa 10-15 cm lang, die Stammoberfläche ist durch die schrägen, bandartig ausgebildeten Blattnarben auffällig strukturiert. Die Blattscheiden fallen nicht mit den Blättern ab, sondern können längere Zeit als lockere Umhüllung am Stamm erhalten bleiben. Erst durch mechanische Einwirkungen wie Wind oder das Gewicht von Epiphyten lösen sie sich schließlich ab und fallen zu Boden. Die Blattspreiten sind regelmäßig gefiedert.

Der Fruchtstand besitzt 8-10 Blütenstandsäste, die 50-60 cm lang und 4-6 cm dick sind. Die Blütengruben werden von 1,5-2 x 2 cm großen Brakteen bedeckt. Die Früchte sind kugelig, braun, mit einem glatten, aber rissigen Exokarp und etwa 3-4,5 cm im Durchmesser.

Ökologie: *Welfia* sp. kommt an Waldrändern und auf offenen Flächen (Windbrüchen) in höheren Lagen recht häufig vor.

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald, ab der Übergangszone vom submontanen zum montanen Regenwald bis zur untersten Region des Elfenwaldes; 1000-1500 m.

Verwendung: Das Palmito (Palmenherz) und die Äste junger Blütenstände sind essbar und wohlschmeckend.

4.1.21. *Wendlandiella* Dammer in Bot. Jahrb. Syst. **36**, Beibl. **80**: 31. 1905.

(*Ceroxyloideae*, *Hyophorbeae*)

Wendlandiella ist eine diözische Palmengattung mit zwergwüchsigen Arten. Die Sprosse sind sympodial verzweigt und wachsen manchmal rasenartig dicht beisammen. Die Internodien sind gestreckt und die Blattnarben treten an der Stammoberfläche deutlich hervor. Die Blätter sind ganzrandig und nur an der Spitze zweispaltig oder gefiedert und nicht schopfförmig angeordnet sondern stehen in weiterem Abstand voneinander. Die Blatt-

scheiden sind nahezu geschlossen, der Blattstiel ist dünn und adaxial gekielt. Bei gefiederten Blättern sind die Blattfiedern gegeneinander versetzt angeordnet, wobei die beiden unteren Fiedern in einem größeren Abstand von den oberen getrennt sind. Die Fiedern sind schmal sigmoid, lang zugespitzt und besitzen eine Mittelrippe und zwei submarginale Nerven.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone und sind einfach verzweigt, selten sind die basalen Blütenstandsäste gabelig verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist dünn, dorsoventral zusammengedrückt und trägt ein scheidiges Vorblatt und eine scheidige Braktee, die oben leicht aufgetrieben ist. Die Blüten sind in Reihen angeordnet (Acervuli) oder stehen einzeln. Männliche Blüten besitzen drei unverwachsene, schuppenförmige Kelchblätter und drei freie, breit eiförmige Kronblätter, die zur Blütezeit flach ausgebreitet werden. Die sechs Staubblätter sind an dem großen, sterilen Rudiment des Fruchtknotens angewachsen. Weibliche Blüten sind meist einzeln an den Blütenstandsästen angebracht. Die Kelch- und Kronblätter sind annähernd gleichgestaltet und umschließen den Fruchtknoten. Jede Blüte besitzt sechs sehr kleine Staminodien, der Fruchtknoten besteht aus drei verwachsenen, einsamigen Fruchtblättern.

Die Früchte sind kugelig bis ellipsoid und grünlichgelb, mit dem Narbenrest an der Basis. Das Exokarp ist häutig und glatt, das Mesokarp fleischig, das Endokarp dünnhäutig. Der Samen ist ellipsoid und schwach von den eingesenkten Gefäßbündeln gezeichnet.

Die Gattung kommt mit drei Arten ausschließlich in den Tieflandregenwäldern von Peru vor (vgl. MACBRIDE 1960). Sie sind durch ihre geringe Wuchshöhe auf den bodennahen Unterwuchs beschränkt und wachsen zumeist auf mehr oder weniger trockenem Substrat. Im Untersuchungsgebiet kommt *Wendlandiella gracilis* Dammer vor.

4.1.21.1. *Wendlandiella gracilis* Dammer in Bot. Jahrb. Syst. **36**, Beibl. **80**: 32. 1905.

Habitus und Wuchsform: *Wendlandiella gracilis* ist eine kleinwüchsige Palme mit 6-8 Sprossen pro Individuum, die Sprosse sind etwa 40-60 (-80) cm lang und 4-7 mm dick (HD-Wert = 90-200) sind. Die Internodien sind 2-5,2 cm lang, die Stammoberfläche ist gelblich- bis dunkelgrün gefärbt, die Blattnarben treten an der Stammoberfläche deutlich hervor. Die 6-9 Blätter pro Sproß sind 40-45 cm lang. Die Scheide ist 5-6 cm, der Stiel 8-10,5 und die Blattspindel 9-17 cm lang. Die 4-5 Seitenfiedern auf jeder Seite der Blattspindel haben eine schmal sigmoide Form, besitzen einen mittleren und zwei randliche Hauptnerven und laufen lang und spitz zu. Die unteren Fiedern sind 8-13 cm und 0,7-1,5 cm, die mittleren 17-20 cm lang und

1,2-1,7 cm breit. Die Endfieder ist 13,5-18 cm lang und 1,7-2,7 cm breit. Bei gut entwickelten Blättern sind die 3 unteren Fiederpaare 3-6 cm vom folgenden Fiederpaar abgerückt. Die Hauptnerven der Fiedern treten auf jeder Seite der Blattoberfläche schwach hervor und sind gelblichgrün.

Die Blütenstände stehen in der Blattkrone, sind aufrecht bis leicht nach außen gebogen und einfach verzweigt, wobei die Äste rechtwinkelig von der Blütenstandsachse abgehen. Auf einem Individuum sind oft zwei bis drei Blütenstände zur selben Zeit in Anthese. Bei den männlichen Blütenständen ist der Blütenstandsstiel 12-21 cm lang und dorsiventral stark abgeflacht. Er trägt ein 3-3,5 cm langes, röhriges und dünnhäutiges Vorblatt und eine ebenfalls röhrige und dünnhäutige, 10-11 cm lange Spatha. Es sind etwa 5-8 Äste auf einem Blütenstand vorhanden, die 2,5-6,5 cm lang und 0,5 mm dünn sind. Die Blüten sind in Acervuli angeordnet, die von 4-8 Blüten gebildet werden. Der Stiel der weiblichen Blütenstände ist \pm 11 cm lang, die Blütenstandsachse ist \pm 0,9 cm lang. Das Vorblatt und die Braktee sind annähernd gleichgestaltet und gleich groß wie bei den männlichen Blütenständen, aber es sind weniger (5-6) Äste vorhanden, die 2-4,5 cm lang und 0,5-1 mm dick sind. Die weiblichen Blüten sind einzeln an den Blütenstandsästen angeordnet. Kelch- und Kronblätter sind in beiden Geschlechtern schwarz berandet.

Die Früchte sind schmal eiförmig, grün (unreif), 7,5-8 x 4-4,5 mm groß.

Ökologie: *Wendlandiella gracilis* ist eine Unterwuchspalme des primären Regenwaldes und kommt gewöhnlich in größeren Gruppen, bestehend aus Pflanzen beider Geschlechter, vor. Es werden hauptsächlich Standorte besiedelt, die nicht zu schattig sind und nicht zu stark vernässen. In den höheren Lagen des Tieflandregenwaldes ist die Art auch auf schwach geneigten Hängen mit aufgelichteter Kronenschicht zu finden.

Höhenverbreitung: Tiefland bis untere Grenze des submontanen Regenwaldes; 260-700 m.

4.1.22. *Wettinia* Poeppig ex Endlicher in Gen. Pl. 243. 1837

(*Arecoideae, Iriarteeae, Wettiniinae*)

Wettinia ist eine monözische Gattung mit ein- oder mehrstämmig wachsenden, mittelhohen bis hochwüchsigen Arten. Der Stamm ist schlank und weist deutlich hervortretende Blattnarben auf. Die Blätter werden bald nach ihrer Entfaltung horizontal abgespreizt und sind dann in einer Ebene ausgebreitet. Die Blattschneiden bleiben geschlossen und bilden einen deut-

lichen Kronschaft aus. An der Basis sind die Scheiden durch die im Inneren stehenden Blütenstandsknospen oft mehr oder weniger stark aufgetrieben. Der **Blatts tiel** ist kurz und im oberen Teil adaxial gekielt, die **Blatts pi nd el** ist adaxial gekielt und trägt in regelmäßigen Abständen angeordnete, aber meist gegeneinander versetzte Fiedern. Die **Blattfi ede r n** sind am Grund breit bis schmal keilförmig und an der Spitze unregelmäßig ‘abgeschnitten’ bzw. ‘abgerissen’, die Nerven strahlen radiär von der Ansatzstelle aus, sind gelblich-braun und treten auf jeder Seite der Blattoberfläche stark hervor.

Die **Blü t e n s t ä n d e** stehen unterhalb der Blattkrone und sind in Knospe aufrecht. In der Blütezeit wird der blütentragende Abschnitt aus den Tragblättern geschoben und biegt sich nach unten. An jedem Nodium sind ein oder mehrere (3-9) Blütenstände vorhanden, wobei der mittlere meist weiblich und die seitlichen männlich sind. Die Blütenstandsäste sind einfach verzweigt oder unverzweigt und mehr oder weniger stark kolbig verdickt, wobei die Anlage (gerade vs. gedrehte Blütenstandsäste der männlichen Knospen) und Ausbildung der Blütenstände (eine vs. mehrere Blütenstandsäste) systematische Bedeutung hat (vgl. MOORE & DRANSFIELD 1978). Der Blütenstandsstiel besitzt mehrere röhrige Tragblätter, die von unten nach oben zunehmend länger werden, einige Brakteen werden spatha-artig vergrößert. Die Blütenstandsäste der **m ä n n l i c h e n Blü t e n s t ä n d e** können in der Knospe eingedreht oder gerade angelegt sein. Die **m ä n n l i c h e n Blü t e n** besitzen unverwachsene Kelch- und Kronblätter, die sehr klein und höckerig bzw. schmal lanzettlich sind, zahlreiche Stamina und ein sehr kleines zentrales Ovarrudiment. Das Konnektiv der Staubblätter kann oberhalb der Antheren in eine Spitze verlängert sein (*W. augusta*). Die **w e i b l i c h e n Blü t e n s t ä n d e** erscheinen aufgrund der stark verkürzten oder fehlenden Seitenverzweigungen kolbenförmig. Die **w e i b l i c h e n Blü t e n** stehen dicht gedrängt auf der Blütenstandsachse bzw. den Ästen. Sie besitzen drei kleine, dreieckige Kelchblätter und drei schmale, spitz lanzettliche Kronblätter. An der Innenseite der Kronblätter sind 3-6 nahezu hinfallige Staminodien vorhanden. Pro Blüte sind ein vergrößertes, fertiles und zwei sehr kleine, sterile Fruchtblätter vorhanden, die aber an der Basis des Griffels noch erkennbar sind. Das fertile Fruchtblatt ist bereits zur Blütezeit an der Oberfläche behaart. Durch die gedrängte Anordnung der Blüten werden die Fruchtblätter seitlich zusammengedrückt und erhalten dadurch eine \pm polygonale Form. Der Griffel setzt am Grund des Fruchtblattes seitlich an (ähnlich wie bei *Geonoma*, s.o.), die dreilappigen Narben werden zwischen den vergrößerten Ovarien exponiert.

Die **Fruchts t ä n d e** sind kolbig verdickt, die **E i n z e l f r ü c h t e** würfelig bis polygonal geformt und an der ganzen Oberfläche stark behaart, bei manchen Arten (z.B. *W. castanea*:

MOORE & DRANSFIELD 1978) sind verholzende Borsten vorhanden. Das E x o k a r p ist mehr oder weniger stark verholzt, das M e s o k a r p faserig, das E n d o k a r p dünnhäutig. Oft ist der vertrocknete Griffel auch noch in Frucht vorhanden. Die S a m e n sind ellipsoid bis rundlich und haben weiße, an der Samenschale angewachsene Gefäßbündelstränge und zeichnen sich durch eine breite Raphe aus.

Die Gattung *Wettinia* gehört zu den westamazonisch verbreiteten Palmen (vgl. KAHN & GRANVILLE 1992), besitzt allerdings auch Vertreter westlich des Andenhauptkammes. Sie kommt im Unterwuchs von primären Wäldern, oft auf Standorten mit stark geneigter Bodenoberfläche vom Tiefland bis in größere Höhenlagen vor.

Wettinia umfaßt 9 Arten (MOORE & DRANSFIELD 1978, GENTRY 1986b), von denen im Untersuchungsgebiet zwei Arten vorkommen: *Wettinia augusta* Poeppig & Endlicher und *Wettinia maynensis* Spruce.

4.1.22.1. *Wettinia augusta* Poeppig & Endlicher in Nov. Gen. Sp. 2: 39, pl. 153-154. 1838.

Habitus und Wuchsform: *Wettinia augusta* ist eine mehrstämmig wachsende Palme, mit bis zu 12 Sprossen pro Individuum. Sie erreicht Stammhöhen von 5-9 m und 5-7 cm DBH (HD-Wert = 100-130). Der Durchmesser eines Clusters (auf 1 m Höhe; d.h. nur die unteren Abschnitte der Sprosse werden berücksichtigt) kann dabei 1,2 x 1,2 m ($\approx 1,5 \text{ m}^2$) erreichen. Die Internodien sind 4-6 cm lang, die Blattnarben treten auf der Stammoberfläche nur schwach hervor. In den unteren Stammabschnitten werden zahlreiche Stelzwurzeln ausgebildet, die am Stamm bis etwa 1 m hinaufreichen. Es sind 5-7 Blätter pro Sproß vorhanden, die 2,5-3 m lang sind. Die Scheiden sind 60-70 cm lang, blaugrün und besitzen ein adaxiales Indument aus rötlich-braunen und anliegende Haaren. Der Stiel ist 20-30 cm lang, 2,5-3 cm dick und adaxial gekielt. Die Blattspindel ist 1,5-2 m lang und trägt 25-30, \pm regelmäßig gepaarte Fiedern. Sie sind steif papierartig, 40-60 cm lang, 7-8 cm breit und laufen gegen den Grund hin schmal keilförmig zu. Auf jeder Seite der Blattfläche treten die Nerven deutlich hervor, auf der Blattunterseite sind die Nerven anliegend behaart.

Pro Nodium werden 5-9 Blütenstände angelegt. Der Blütenstandsstiel ist 8-10 cm lang und trägt drei 3-6 cm lange und röhrige Brakteen. Darauf folgen 2 spatha-artig vergrößerte Tragblätter, die stark verholzt, außen anliegend behaart, innen kahl und glänzend, 10-15 cm lang und 6-9 cm breit sind. Der männliche Blütenstand ist kätzchenartig, in Knospe gerade, 12-

20 cm lang und 4-5 cm dick. Die weiblichen Blütenstände sind kolbig, 10-12 cm lang und 4-6 cm im Durchmesser. Die Fruchtblätter besitzen ein dichtes Indument aus goldfarbenen Haaren.

Die Früchte sind polygonal, 4 x 3 cm groß, einsamig und auf der ganzen Oberfläche dicht borstig und fahlgelb behaart.

Ökologie: *Wettinia augusta* wächst in flachen bis stark geneigten Bereichen des submontanen Regenwaldes und kommt vor allem auf lehmig-lateritischen Böden vor. Sie ist in dieser Höhenstufe ein dominierender Vertreter der unteren Kronenschichten. Zwischen den Stelzwurzeln und den unteren Stammabschnitten sammelt sich viel Fallaub und anderer Detritus an, was eine Verbesserung der Nährstoffversorgung zur Folge hat. Stellenweise bildet diese Art individuenreiche Bestände aus, wobei der Abstand der einzelnen Pflanzen voneinander oft nur wenige Meter beträgt. Keimlinge treten zwar gehäuft in der näheren Umgebung der Elternpflanzen auf, können sich offensichtlich aber erst ab einer gewissen Distanz zu adulten Exemplaren wirklich erfolgreich etablieren (vgl. Kap. 4.4, Vegetationsaufnahmen).

Höhenverbreitung: Submontaner Regenwald, aber schon im obersten Abschnitt des Tieflandregenwaldes vorkommend; 500-1000 m.

Verwendung: Wie *Iriartea deltoidea* (s.o.).

4.1.22.2. *Wettinia maynensis* Spruce in J. Linn. Soc., Bot. 3: 194. 1859.

Habitus und Wuchsform: *Wettinia maynensis* ist eine einstämmig wachsende Palmenart, mit Stammhöhen von 4-15 m und 6,5-10 cm DBH (HD-Wert = 65-150). Pro Individuum sind durchschnittlich 5-6 Blätter vorhanden, die 3-4 m lang sind. Die Scheide ist 70-90 cm lang, blaugrün und außen dicht anliegend, gelblich-braun behaart. Der Stiel ist 10-15 cm lang und 2-4 cm dick. Die Blattspindel ist 2-3 m lang und trägt 25-30 Fiedern. Diese sind breit keilförmig, an der Spitze ± abgeschnitten und von steif papierartiger Konsistenz. Die Nerven treten auf beiden Seiten des Blattes deutlich hervor und sind gelblich-braun. Die unteren Fiedern sind 35-45 cm lang und 3,5-5 cm breit, die mittleren Fiedern 60-70 cm lang und 8-10 cm breit. Die Endfieder ist gabelig aufgespalten, 30-35 cm lang und 10-15 cm breit. Der Blattstiel und die Blattspindel älterer Blätter sind kahl.

Pro Nodium werden 5-7 Blütenstände angelegt. Die Blütenstandsknospen stehen aufrecht, der Blütenstandsstiel biegt sich zur Blütezeit nach unten und die Blütenstandsäste bzw. der 'Kolben' hängen dann nach unten. Der weibliche Blütenstand ist gabelig verzweigt oder

dreiästig, selten unverzweigt. Der Blütenstandsstiel trägt drei röhrlige, zweikeilige Tragblätter die 5-10 cm lang sind und drei weitere, stark verlängerte und aufgeblasene Tragblätter, die 28-30 cm lang sind und deren Ränder sich nach innen umbiegen. Alle Tragblätter sind außen gelblich-braun behaart. Die Blütenstandsäste sind kolbig verdickt, ± 20 cm lang und $\pm 5,5-6$ cm im Durchmesser.

Die Früchte sind polygonal, außen stark und kurz-borstig behaart. Die Kronblätter sind bei jungen Fruchtständen noch auf der Oberfläche zwischen den vergrößerten Ovarien bzw. Einzelfrüchten sichtbar.

Ökologie: *Wettinia maynensis* tritt in der montanen Vegetationsstufe gehäuft in der Nähe von permanenten Wasseransammlungen auf und verhält sich damit ähnlich wie *E. longevaginata* (vgl. Kap. 4.2.1 und 4.5.5.2). Sie wächst im Gegensatz zu *W. augusta* einstämmig und ist im Untersuchungsgebiet recht lückig verteilt. Wie *Dictyocaryum lamarckianum* und *Welfia* sp. bleibt sie häufig in Windbrüchen stehen und stellt mit den schlanken hochwüchsigen Stämmen ein auffallendes Element dieser gestörten Vegetation dar (vgl. Abb. 10 a).

Höhenverbreitung: Montaner Regenwald, aber sowohl in den oberen submontanen als auch den unteren Elfenwald ausstrahlend; 1000-1600 m.



Abb. 11: *Astrocaryum macrocalyx*: a - Habitus eines freistehenden Individuums; b - Fruchtstand mit reifen Früchten; c - Detail der Früchte, mit Resten der vertrockneten männlichen Rachillenabschnitte.

Fig. 11: *Astrocaryum macrocalyx*: a - habit of an individual growing in an open pasture; b - infructescence with mature fruit; c - detail of the fruit with remains of the dry male portion of the rachillae.



Abb. 13: *Bactris gasipaes*: oberer Stammabschnitt mit mehreren Blütenständen/-knospen.
Fig. 13: *Bactris gasipaes*: upper part of a stem with numerous inflorescences/-buds.



Abb. 12: *Attalea* sp. 2: Habitus eines freistehenden Individuums; **Insert:** männlicher Blütenstand zur Blütezeit.

Fig. 12: *Attalea* sp. 2: habit of an individual growing in an open pasture; **insert** - male inflorescence at full anthesis.



Abb. 15: *Bactris monticola*: Wuchsform eines Individuums in gestörter Vegetation.
Fig. 15: *Bactris monticola*: habit of an individual growing in secondary vegetation.



Abb. 14: *Bactris gasipaes*: a - Bestachelung des Stammes, nur die Blattnarben sind unbestachelt; b - Adventivwurzeln an der Stammbasis.
Fig. 14: *Bactris gasipaes*: a - armature along the stem, only leafscars without spines; b - aerial roots at the base of the stem.



Abb. 17: *Bactris simplicifrons*: **a** - vielstämmige Form mit ungeteilten (bifiden) Blättern im Unterwuchs eines Hangwaldes, an den Stämmchen zwei Fruchtsände mit reifen Früchten; **b** - Blütenstand, der durch die alten Blattscheiden hervorbricht.

Bactris sp.: **c** - Adventivwurzeln an der Stammbasis; **d** - Fruchtsand mit noch unreifen Früchten, Blätter mit den charakteristischen drehrunden schwarzen Stacheln am Stiel und den schmal sigmoiden Blattfiedern.

Fig. 17: *Bactris simplicifrons*: **a** - multistemmed individual with bifid leaves growing in the understory of a slopeforest, two infructescences with mature fruit; **b** - inflorescence, breaking through old leaf sheaths.

Bactris sp.: **c** - aerial roots at the base of the stem; **d** - infructescence with immature fruit, leaves with the characteristic thin black, needlelike spines on the petiole and the narrow sigmoid leaves.



Abb. 16: *Bactris monticola*: a - Fruchtstand mit noch unreifen Früchten; b - oberer Stammabschnitt mit anliegenden Stacheln; c - unterer Stammabschnitt mit abgespreizten Stacheln.

Fig. 16: *Bactris monticola*: a - infructescence with immature fruit; b - upper part of stem with already free but appressed spines below the leafscars; c - lower part of stem with spreading spines.



Abb. 19: *Dictyocaryum lamarckianum*: **a** - Individuum mit nur zwei Laubblättern, Blütenstand in voller Anthese; **b** - die Blütenstandsknospen stehen bei dieser Art steif aufrecht; **c** - die Adventivwurzeln sind nur schwach entwickelt und etwa halbmeterlang.

Fig. 19: *Dictyocaryum lamarckianum*: **a** - individual bearing only two leaves, inflorescence at full anthesis; **b** - inflorescencebuds are erect in this species; **c** - aerial roots are weakly developed and 0.5 m long.



Abb. 18: *Chamaedorea pinnatifrons*: a - Habitus eines Individuums (männliche Pflanze) im schattigen Unterwuchs eines primären tierra firme-Wald; b - männlicher Blütenstand mit locker herabhängenden Rachillen; c - Fruchtstand mit unreifen orangefarbenen und reifen schwarzen Früchten auf orangefarbenen steifen Rachillen.

Fig. 18: *Chamaedorea pinnatifrons*: a - habit of an individual growing in a primary, heavily shaded tierra firme-forest; b - male inflorescence showing the pendulous rachillae; c - infructescence with immature orange and mature black fruit on orange colored stout rachillae.



Abb. 21: *Elaeis oleifera*: a - männlicher Blütenstand, besucht von stachellosen Bienen; b - weiblicher Blütenstand, bei dem die Rachillen durch die zahlreichen Brakteen nahezu verdeckt werden; c - Fruchtstand mit noch unreifen Früchten.

Fig. 21: *Elaeis oleifera*: a - male inflorescence visited by stingless bees; b - female inflorescence, rachillae nearly hidden in the numerous bracts; c - infructescence with immature fruit.



Abb. 20: *Elaeis oleifera*: **a** - adultes Individuum in einem offenen, sumpfigen Habitat; **b** - der untere Stammabschnitt liegt dem Boden flach auf und kann sich bei älteren Pflanzen manchmal krümmen.

Fig. 20: *Elaeis oleifera*: **a** - adult plant in an open and swampy habitat; **b** - lower parts of the stem are prostrate and can be bent in older individuals.



Abb. 23: *Geonoma juruana*: a - eine vielstämmige Palme wächst vornehmlich an hellen Stellen im submontanen Regenwald (800 m); b - adulter Sproß mit einem Fruchtstand (Früchte bereits abgefallen) und den auf charakteristische Weise steif abgespreizten, leuchtend orange gefärbten Rachillen; c - Blütenstand nach der männlichen Anthese (die Rachillen sind hier noch grün).

Fig. 23: *Geonoma juruana*: a - multistemmed palm of relatively open habitats within the submontane rain forest (800 m); b - adult shoot with one infructescence (fruit already dropped) with the characteristically spreading bright orange rachillae; c - inflorescence after male anthesis (rachillae still green).



Abb. 22: *Geonoma acaulis*: a - adultes Exemplar (Blütenstand, Rhizom) im Unterwuchs eines aufgelichteten terra firme-Waldes (260 m); b - Blütenstand in männlicher Anthese; c - Fruchtstand mit wenigen unreifen Früchten.

Fig. 22: *Geonoma acaulis*: a - adult individual (inflorescence, rhizome) in the understory of a terra firme forest with open canopy layer; b - inflorescence showing male anthesis; c - infructescence with immature fruit.



Abb. 25: *Geonoma lindeniana*: a - adulte Pflanze im Unterwuchs eines offenen Hangwaldes, der Sproß ist stark bemoost und trägt einen Aufsitzer (Übergangszone zwischen montanem Regenwald und Elfenwald, 1500 m); b - Rachilla kurz vor der vollständigen Entfaltung der männlichen Blüten, eine bereits offene Blüte zeigt die basal verwachsenen Staubblätter mit flach ausgebreiteten Antheren, gebogenen Konnektiven und freien Theken; c - Sproß mit Aufsitzer und Fruchtstand; d - Stelzwurzeln an der Stammbasis und ein Adventivsproß.

Fig. 25: *Geonoma lindeniana*: a - adult plant in the understory of an open slope forest, stem with a dense cover of mosses and one vegetative shoot (transitional zone between montane rain forest and elfin forest, 1500 m); b - rachilla with nearly open male flowerbuds, one open flower showing basally fused staminal tube, flat spreading anthers, forked connective, and free thecae; c - vegetative shoot and infructescence on one stem; d - stilt roots at the base of the stem and one adventitious shoot.



Abb. 24: *Geonoma leptospadix* im Unterwuchs eines Waldes mit geschlossener Kronenschicht auf ebenem Gelände (submontaner Regenwald, 800 m).

Fig. 24: *Geonoma leptospadix* growing in the understory on flat terrain in a forest with a closed canopy layer (submontane rain forest, 800 m).



Abb. 27: *Oenocarpus bataua*: a - Pflanze am Rand eines kleinen Baches mit reifem Blütenstand (montaner Regenwald, 900 m); b - Blütenstandsknospe; c - junge Blütenstandsknospen eines Individuums; d - geöffnete Blütenstandsknospe mit junger Blütenstandsanlage, die auf der adaxialen Seite der Blütenstandsachse nur schuppenförmige Brakteen und keine Rachillen trägt.

Fig. 27: *Oenocarpus bataua*: a - plant with a mature inflorescence, growing in a riverine forest that borders a streamlet (900 m); b - inflorescence bud; c - young inflorescence buds from one individual; d - young inflorescence bud with prophyll and spathe removed, adaxial part of the rachis having scalelike bracts but without rachillae.

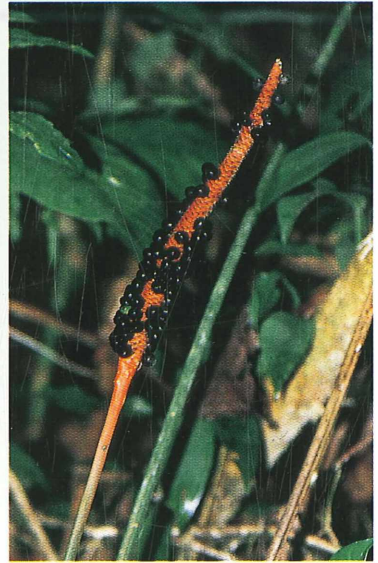
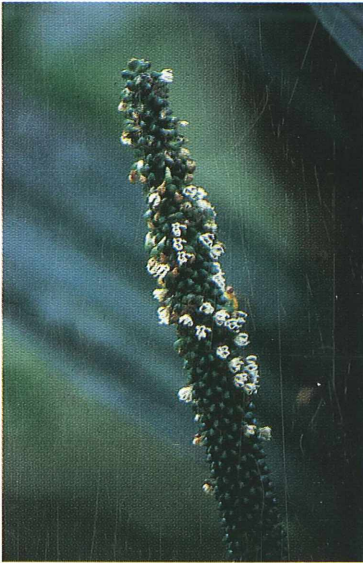


Abb. 26: *Geonoma macrostachys*: **a** - Pflanze im Unterwuchs eines tierra firme-Waldes mit aufgelichteter Kronenschicht (260 m); **b** - kolbig verdickter, grün gefärbter Blütenstand zur männlichen Blütezeit; **c** - Blütenstand zur weiblichen Blütezeit; **d** - Fruchtstand mit reifen Früchten und orange gefärbtem 'Kolben' und Stiel.

Fig. 26: *Geonoma macrostachys*: **a** - plant growing in the understory of a tierra firme-forest with an open canopy layer (260 m); **b** - inflorescence with green colored spadix showing male anthesis; **c** - inflorescence showing female anthesis; **d** - infructescence with mature black fruit and orange colored spadix and peduncle.



Abb. 29: *Phytelphas macrocarpa*: **a** - eine Population in einem alten, bereits verlandeten Arm des Río Yuyapichis, der vom umstehenden Wald vollständig überdacht wird; **b** - kätzchenförmiger männlicher Blütenstand, besucht von stachellosen Bienen; **c** - von den weiblichen Blütenständen ragen nur die obersten Abschnitte der Brakteen, Blütenblätter und die Narbenlappen aus den Scheiden der Laubblätter hervor.

Fig. 29: *Phytelphas macrocarpa*: **a** - a population from an abandoned branch of the Río Yuyapichis, that is sheltered by the surrounding forest; **b** - catkin-like male inflorescence visited by stingless bees; **c** - female inflorescences only expose the distal portions of bracts, petals, and stigmas, lower parts of the inflorescence are completely hidden by leafsheaths.



Abb. 28: Adultes Individuum von *Pholidostachys synanthera* mit drei Blütenständen, die Rachillen sind verdickt und werden steif abgespreizt (linker Blst. in weiblicher Anthese; rechter Blst. knapp vor der Anthese).

Fig. 28: Adult *Pholidostachys synanthera* with three inflorescences bearing thick and stiffly spreading rachillae (left infl. showing female anthesis; right infl. preanthetic).

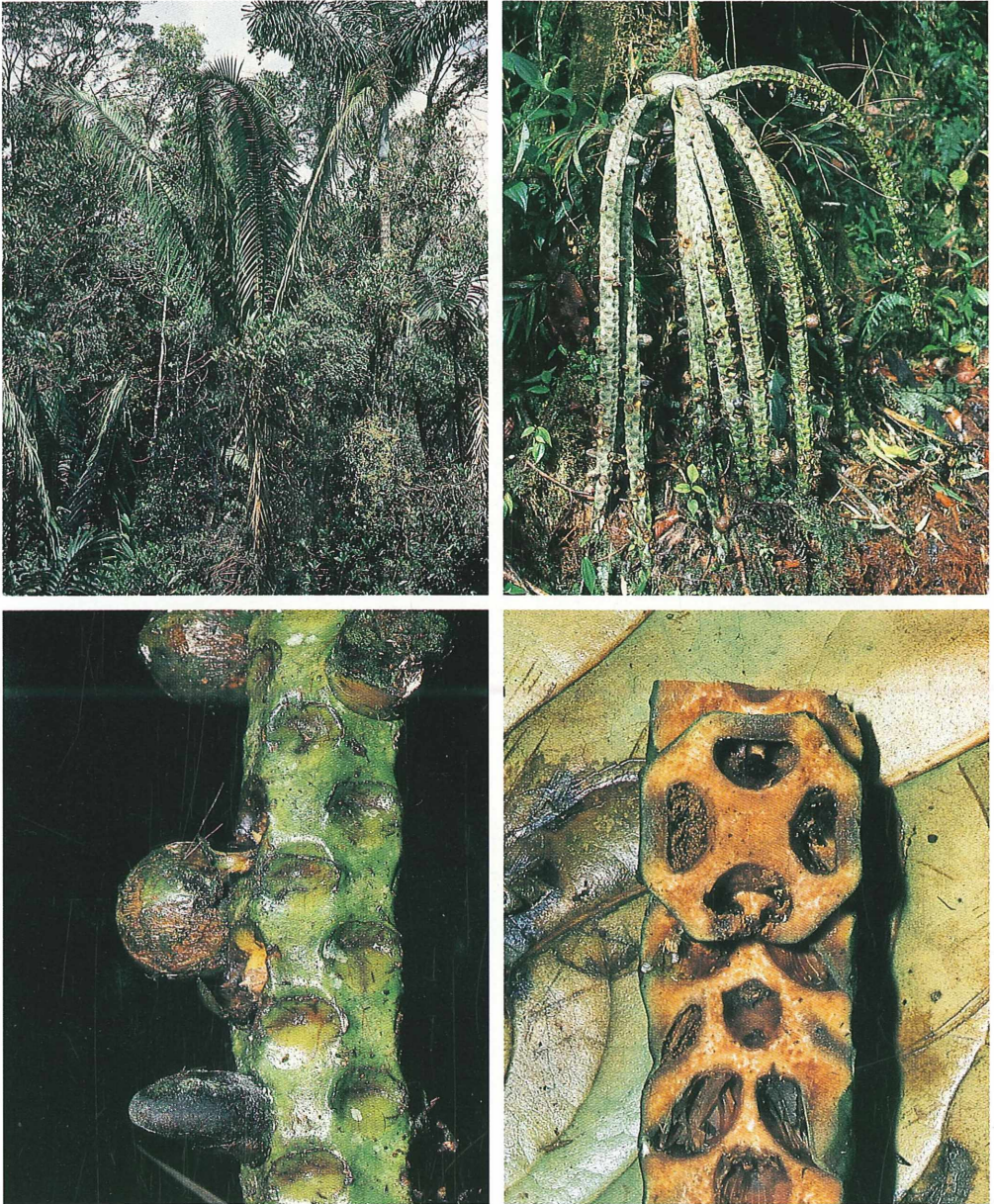


Abb. 31: *Welfia* sp.: **a** - adulte Pflanze in Windwurf (montaner Regenwald, 1600 m); **b** - alter Fruchtstand mit kurzem, verdicktem Stiel und den verlängerten, hängenden Rachillen; **c** - Rachilla mit einer abortierten und einer noch unreifen kugeligen Frucht, infertile Gruben durch große kreisrunde Brakteen verdeckt; **d** - Quer- und Längsschnitt durch eine Rachilla mit dem ungewöhnlichen achteckigen Querschnitt und den tief ausgehöhlten Gruben, in denen die Blüten angelegt werden (alle Blüten dieser Rachilla sind abortiert oder durch Insekten befallen).

Fig. 31: *Welfia* sp.: **a** - adult palm in windthrow (montane rain forest, 1600 m); **b** - old infructescence with short and thickened peduncle and elongate pendent rachillae; **c** - rachilla with one aborted and one immature globose fruit; note the large circular bracts that cover infertile flowerpits; **d** - cross and longitudinal section through rachilla, note the unusual octangular cross section and the deep excavations in which originally the flowers are borne (all flowers of this rachilla aborted or attacked by insects).

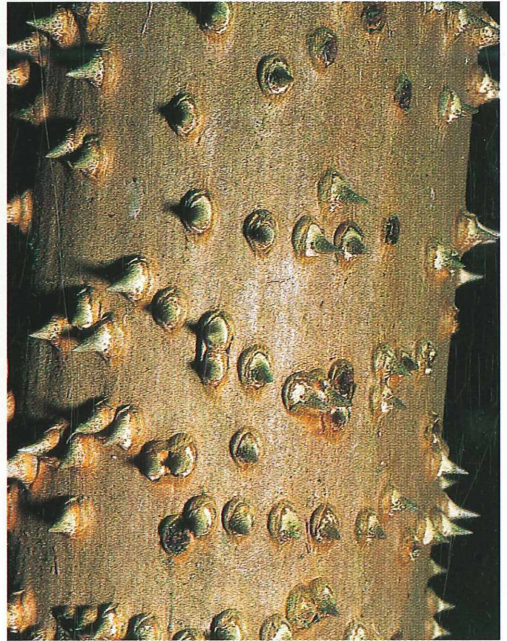


Abb. 30: *Socratea exorrhiza*: **a** - Keimlinge und Jungpflanze mit bifiden Laubblättern; **b** - bereits Jungpflanzen bilden Stelzwurzel aus; **c** - Stelzwurzelkonus einer adulten Pflanze; **d** - warzenartige Stacheln (rudimentäre Sekundärwurzeln) an den Stelzwurzeln.

Fig. 30: *Socratea exorrhiza*: **a** - seedlings and juvenile plant with bifid leaves; **b** - plants develop stilt roots in very young stages during their growth; **c** - adult individual with an open cone of stilt roots on the base of the stem; **d** - warty protuberances (rudimentary secondary roots) on the stilt roots.



Abb. 33: *Wettinia augusta*: **a** - ein kätzchenförmiger männlicher Blütenstand in Blüte, die Aufblühfolge der Knospen verläuft von innen nach außen; **b** - weiblicher Blütenstand mit kolbig verdickter Achse, die Oberfläche wird durch die stark behaarten, vergrößerten polygonalen Ovarien gebildet, zwischen denen die Blütenblätter und Narbenlappen exponiert werden; **c** - zwei Fruchtsstände mit unterschiedlichem Reifegrad.

Fig. 33: *Wettinia augusta*: **a** - one catkin-like male inflorescence at anthesis, the inflorescencebuds showing zentrifugal development; **b** - female inflorescence with thickenned rachis, the surface is covered by numerous hairy and enlarged polygonal ovaries, only the tips of the petal and stigmatic lobes are exposed between the ovaries; **c** - two infructescences at different stages of maturity.



Abb. 32: *Wettinia augusta*, eine vielstämmige Palmenart mit manchmal stark aufgelockerter Blattkrone (submontaner Regenwald, 800 m).

Fig. 32: *Wettinia augusta*, a multistemmed palm with sometimes open leafcrown (submontane rain forest, 800 m).

4.2 Vertikalverteilung der Palmen zwischen dem Tiefland (260 m) und der Gipfelregion des Siragebirges (2240 m)

Für die Unterscheidung der vier Vegetationsstufen im Untersuchungsgebiet läßt sich neben strukturellen Merkmalen (Wuchshöhen, Stammdicken, Kronenformen) vor allem die floristische Zusammensetzung der Wälder heranziehen. Dabei spielen auch die Palmen eine wichtige Rolle.

4.2.1 Arten

Bei den Arten der Palmen sind zwei grundsätzlich verschiedene Verteilungsmuster erkennbar: (i) Knapp drei Viertel (38 von 50) der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Palmenarten treten ausschließlich in einer bestimmten Vegetationszone auf. (ii) Die übrigen Arten erstrecken sich in ihrem Vorkommen über zwei, manchmal drei Vegetationszonen.

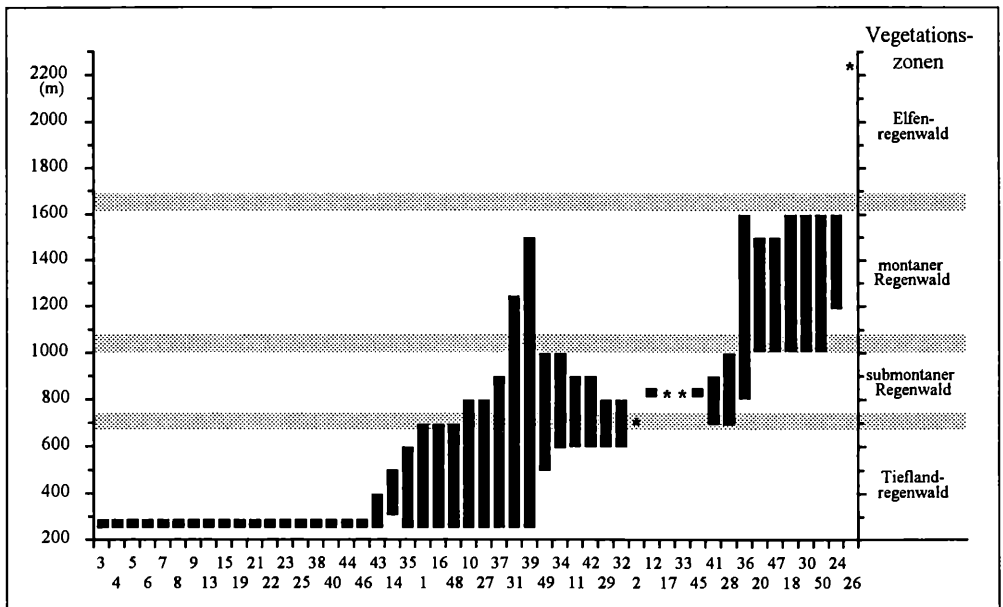


Abb. 34: Vertikalverbreitung der Palmenarten entlang des Transekts. Die Gattungen bzw. Arten sind in der folgenden Liste mit den jeweils ersten drei Buchstaben wiedergegeben (vgl. Anhang 3). * nur einmal gefunden (vgl. Kap. 4.1).

Fig. 34: Altitudinal distribution of the palm species along the transect. Entries are listed with the first three letters of the genus and species respectively (cf. appendix 3). * only once found (cf. chapter 4.1).

1 - *Aip acu*; 2 - *Aip tes*; 3 - *Ast mac*; 4 - *Att mar*; 5 - *Att sp. 1*; 6 - *Att sp. 2*; 7 - *Bac bif*; 8 - *Bac gas*; 9 - *Bac mac*; 10 - *Bac mon*; 11 - *Bac sim*; 12 - *Bac sp.*; 13 - *Cha pin*; 14 - *Che ule*; 15 - *Des lep*; 16 - *Des pol*; 17 - *Des sp. nov.*; 18 - *Dic lam*; 19 - *Ela ole*; 20 - *Eut lon*; 21 - *Eut pre*; 22 - *Geo aca*; 23 - *Geo aru*; 24 - *Geo dic*; 25 - *Geo gra*; 26 - *Geo hei*; 27 - *Geo int*; 28 - *Geo jur*; 29 - *Geo lep*; 30 - *Geo lin*; 31 - *Geo mac*; 32 - *Geo pyc*; 33 - *Geo sp.*; 34 - *Geo sp.nov.*; 35 - *Hyo ele(1)*; 36 - *Hyo ele(2)*; 37 - *Iri del*; 38 - *Mau fle*; 39 - *Oen bat*; 40 - *Oen map*; 41 - *Oen bat x Oen map*; 42 - *Pho syn*; 43 - *Phy mac*; 44 - *Soc exo*; 45 - *Soc ros*; 46 - *Sya san*; 47 - *Wel sp.*; 48 - *Wen gra*; 49 - *Wet aug*; 50 - *Wet may*.

Der **W e c h s e l** vom submontanen zum montanen Regenwald vollzieht sich nicht allmählich, sondern mehr oder weniger abrupt in einer Höhe von etwa 1050 m (vgl. Kap. 1.7.3, Vegetation des Untersuchungsgebiets). Auch bei den Palmen ist dieser rasche Wandel in der Flora deutlich erkennbar, da die Grenze zwischen diesen beiden Höhenstufen für zahlreiche Palmenarten die obere bzw. untere Verbreitungsgrenze darstellt (Abb. 34). *Geonoma juruana*, *G. sp. nov.* und *Wettinia augusta* erstrecken sich, vom submontanen Regenwald aufsteigend, bis zur unteren Grenze des montanen Regenwaldes. Fünf montan verbreitete Arten, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe longevaginata*, *Geonoma lindeniana*, *Welfia sp.* und *Wettinia maynensis*, setzen erst an der obersten Grenze des submontanen Regenwaldes ein. Lediglich drei Arten, *Geonoma macrostachys*, *Hyospathe elegans* (Sippe 2) und *Oenocarpus bataua*, sind in den beiden mittleren Vegetationszonen vertreten.

Im **m o n t a n e n R e g e n w a l d** sind insgesamt nur mehr 9 Arten aus 7 Gattungen vertreten, von denen *Dictyocaryum lamarckianum*, *Geonoma dicranospadix*, *G. lindeniana*, *Euterpe longevaginata*, *Welfia sp.* und *Wettinia maynensis* ausnahmslos in dieser Vegetationszone vorkommen. Die Verbreitung der beiden Arten mit der weitesten Höhenamplitude im Untersuchungsgebiet, *Oenocarpus bataua* und *Geonoma macrostachys*, findet im montanen Regenwald ihre Obergrenze.

Die Palmenflora verarmt in der **Ü b e r g a n g s z o n e** zwischen montanem und Elfenwald sehr rasch. Bei etwa 1600 m haben die Palmenarten des montanen Regenwaldes ihre obere Verbreitungsgrenze. Dieses recht abrupte Aussetzen der Palmen hat höchstwahrscheinlich klimatische Ursachen (tiefe Durchschnittstemperaturen; vgl. Kap. 1.5, Klima des Untersuchungsgebietes).

Im **E l f e n w a l d** ist schließlich nur mehr *Geonoma heinrichsiae* vertreten, die bis in die Gipfelregion hinauf vorkommt. *Geonoma heinrichsiae* ist die einzig wirklich kalteadaptierte Art des Untersuchungsgebietes und verhält sich offenbar extrem stenök (vgl. Kap. 4.5.3, Ökologie der Palmen).

Von den Palmen, deren Verteilung sich über zwei, oder drei Vegetationsstufen erstreckt, kommen elf Arten sowohl im Tiefland- als auch im submontanen Regenwald vor. Hinsichtlich ihrer Verbreitungsschwerpunkte verhalten sich diese Arten aber keineswegs einheitlich. Bei *Bactris monticola* liegt das Hauptverbreitungsgebiet im Tieflandregenwald, *Geonoma interrupta* und *Iriartea deltoidea* treten nur in den oberen Bereichen des Tieflandregenwaldes gehäuft auf. *Bactris simplicifrons*, *Geonoma sp. nov.*, *Pholidostachys synanthera* und *Wettinia*

Vertikalverteilung der Palmen

Das T i e f l a n d ist die an Palmen bei weitem reichste Vegetationseinheit. Etwas mehr als die Hälfte aller im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten sind im Tieflandregenwald bereits in unmittelbarer Umgebung der Feldstation Panguana vertreten. In den oberen Bereichen des Tieflandregenwaldes kommen ab 400 m noch weitere Arten hinzu (*Chelyocarpus ulei*, *Geonoma leptospadix*, *G. pycnostachys*, *Pholidostachys synanthera* und *Wettinia augusta*), sodaß im gesamten Tieflandwald fast drei Viertel sämtlicher im Untersuchungsgebiet vorkommender Arten auftreten (vgl. Abb. 34). Eine Reihe der auffälligsten und größten Palmen dieser Höhenstufe, wie *Astrocaryum macrocalyx*, *Attalea*-Arten, *Elaeis oleifera*, *Mauritia flexuosa*, *Phytelphas macrocarpa* und *Syagrus sancona*, sind in ihren Gesamtarealen ausnahmslos auf Tieflandregenwäldern beschränkt (vgl. UHL & DRANSFIELD 1987, GLASSMAN 1987, BARFOD 1991, KAHN & MILLÁN 1992, KAHN & GRANVILLE 1992, KAHN & MOUSSA 1994b).

Der Ü b e r g a n g s b e r e i c h zwischen Tiefland- und submontanem Regenwald wird von Palmenarten beider Vegetationszonen besiedelt. *Aiphanes aculeata* und *Wendlandiella gracilis* reichen vom Tiefland bis hier hinauf. *Geonoma juruana*, *G. leptospadix* und *Oenocarpus bataua* x *O. mapora* erstrecken sich vom submontanen Regenwald bis in diese Übergangszone herab. *Aiphanes tessmannii* ist möglicherweise charakteristisch für diesen Übergangsbereich, allerdings erlaubt das äußerst spärliche Auftreten dieser Art keine weitreichenden Folgerungen (vgl. Kap. 4.1, Beschreibung der Arten). Die Arten *Bactris simplicifrons*, *Geonoma leptospadix*, *G. pycnostachys*, *G. sp.nov.* und *Pholidostachys synanthera*, strahlen vom submontanen Regenwald sogar noch in die oberen Bereiche des Tieflandregenwaldes aus. *Wettinia augusta* besitzt, ebenso wie *Pholidostachys synanthera*, den Verbreitungsschwerpunkt im submontanen Regenwald (Abb. 34), besiedelt aber an geeigneten Standorten (lichte Hangwälder) auch noch die oberen ca. 200 Höhenmeter des Tieflandregenwaldes.

Beginnend mit der s u b m o n t a n e n V e g e t a t i o n s z o n e kommt es zu einer stufenweisen Abnahme der Artenzahl (Abb. 34). In dieser Höhenstufe treten zwar noch 18 Palmenarten auf, aber lediglich 6 davon sind charakteristisch für diese Vegetationszone. Alle anderen Arten sind in zwei oder drei Vegetationsstufen vertreten. An der Palmenflora der submontanen Stufe haben Arten des Tribus *Geonomeae* einen weitaus höheren Anteil als im Tiefland (7 von 18 = ~ 39% gegenüber 8 von 35 = ~ 22%), da die Gattung *Geonoma* noch immer in annähernd gleicher Artenzahl vertreten ist (7 Arten statt 8 im Tiefland). Dabei fallen 3 Arten aus, *G. acaulis*, *G. arundinacea* und *G. gracilis*, während 2 Arten, *G. juruana* und *G. sp.*, neu hinzutreten. Eine weitere charakteristische Art der submontanen Vegetationsstufe, *Pholidostachys synanthera*, gehört ebenfalls zur Tribus *Geonomeae*.

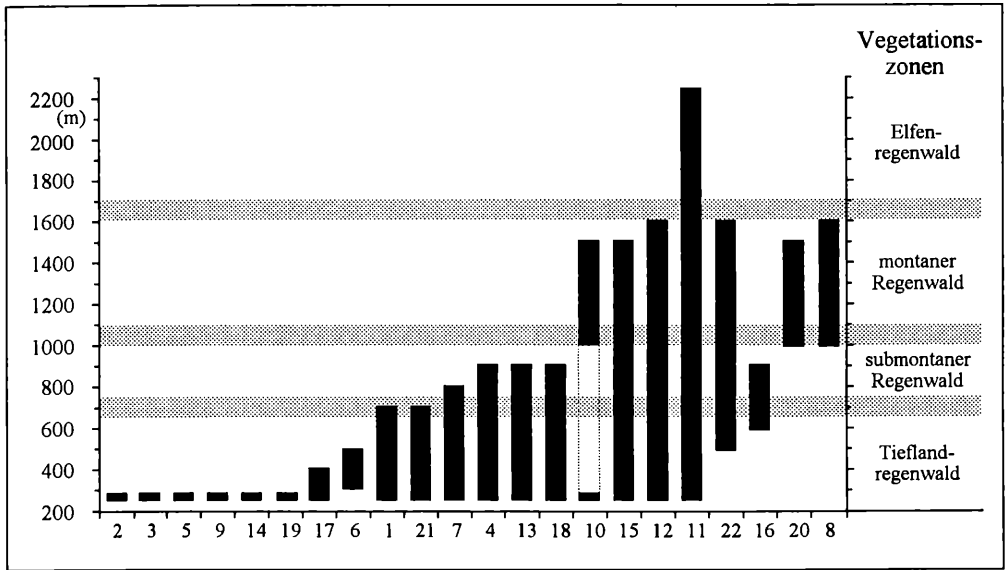


Abb. 35: Höhenverbreitung der Palmengattungen entlang des Transekts.

Fig. 35: Altitudinal distribution of the palm genera along the transect.

1 - *Aiphanes*; 2 - *Astrocaryum*; 3 - *Attalea*; 4 - *Bactris*; 5 - *Chamaedorea*; 6 - *Chelyocarpus*; 7 - *Desmoncus*; 8 - *Dictyocaryum*; 9 - *Elaeis*; 10 - *Euterpe*; 11 - *Geonoma*; 12 - *Hyospathe*; 13 - *Iriartea*; 14 - *Mauritia*; 15 - *Oenocarpus*; 16 - *Pholidostachys*; 17 - *Phytelephas*; 18 - *Socratea*; 19 - *Syagrus*; 20 - *Welfia*; 21 - *Wendlandiella*; 22 - *Wettinia*.

Als einzige Gattung ist *Geonoma* vom Tiefland bis in den Elfenwald verbreitet, mit annähernd 2000 m Höhendifferenz zwischen dem untersten und obersten Fundpunkt. Eine ähnlich weite Höhenverteilung von *Geonoma*-Arten findet sich im gesamten Verbreitungsgebiet der Gattung (WESSELS BOER 1968). Die Gattungen mit den nächstgroßen Verbreitungsamplituden sind *Hyospathe* (1340 m), *Euterpe* und *Oenocarpus* (1240 m) und *Wettinia* (1100 m).

4.2.3 Die Höhendifferenzierung der Palmenflora

4.2.3.1 Vertikalverbreitung der Palmen

Die Höhenverteilungen der Palmenarten des Untersuchungsgebietes sind sehr uneinheitlich. Nur wenige Arten zeichnen sich durch eine ausgedehnte Vertikalverbreitung aus (Abb. 34). Unter ihnen besitzt *Oenocarpus bataua* die weiteste Höhenverbreitung (1240 m; von 260-1500 m), gefolgt von *Geonoma macrostachys* (960 m; von 260-1220 m), *Hyospathe elegans* (Sippe 2) (800m; von 800-1600 m) und *Iriartea deltoidea* (640 m; von 260-900 m).

augusta kommen hauptsächlich im submontanen Regenwald vor und reichen nur wenig weit in den Tieflandregenwald hinunter.

Hyospathe elegans (Sippe 2) ist in den beiden mittleren Vegetationszonen anzutreffen und weist hier eine nahezu gleichmäßige Verteilung auf.

Die beiden Palmenarten mit der weitesten Vertikalverbreitung sind *Oenocarpus bataua* und *Geonoma macrostachys*. Sie reichen vom Tieflandregenwald (260 m) bis weit in den montanen Regenwald hinauf, *Oenocarpus bataua* bis 1500 m, *Geonoma macrostachys* bis 1220 m. Mit dieser Verteilung ist gleichzeitig eine Besiedelung unterschiedlicher Biotope verbunden: in den tieferen Lagen sind diese beiden Palmen oft am Rand von sumpfigen Stellen anzutreffen, während sie in den oberen Regionen vorzugsweise Bachränder und gut drainierte Standorte besiedeln.

4.2.2 Gattungen

Bei den Palmengattungen ist die Abnahme der Anzahl vom Tieflandregenwald in die höhergelegenen Vegetationszonen noch deutlicher ausgeprägt als bei den Arten. Von den 22 im Untersuchungsgebiet vorkommenden Gattungen sind 20 im Tiefland, 9 im submontanen Regenwald, 7 im montanen und nur mehr eine im Elfenwald verbreitet (Abb. 35). Bereits die Hälfte der Gattungen (10 von 22) stellt ausgesprochene Tieflandspezialisten dar, z.B. *Attalea*, *Astrocaryum*, *Chelyocarpus*, *Elaeis*, *Mauritia*, *Phytelephas* und *Syagrus*, deren Auftreten sich im Untersuchungsgebiet ebenso wie im Gesamtareal auf die tiefsten Lagen beschränkt (vgl. WESSELS BOER 1965, UHL & DRANSFIELD 1987, BARFOD 1991, KAHN & MILLÁN 1992).

Auf die mittleren Bereiche des Untersuchungsgebietes (oberer Tieflandregenwald und untere Hälfte des submontanen Regenwaldes) ist die Gattung *Pholidostachys* eingeschränkt, die im westlichen Amazonasbecken, zum Beispiel bei Iquitos, jedoch auch im Tiefland vorkommen kann (WESSELS BOER 1968, KAHN 1990).

Als typische Gattungen der Hochlagen sind *Dictyocaryum*, *Welfia* und *Wettinia* zu nennen. *Wettinia* setzt dabei entlang des Transekts schon im oberen Bereich des Tieflandregenwaldes ein, während *Dictyocaryum* und *Welfia* erst in der Übergangszone zwischen submontanem und montanem Regenwald auftreten. In anderen Regionen Südamerikas sind diese Gattungen aber auch im Tieflandregenwald vertreten, allerdings gewöhnlich durch andere Arten (WESSELS BOER 1968, MOORE & DRANSFIELD 1978, HENDERSON 1990).

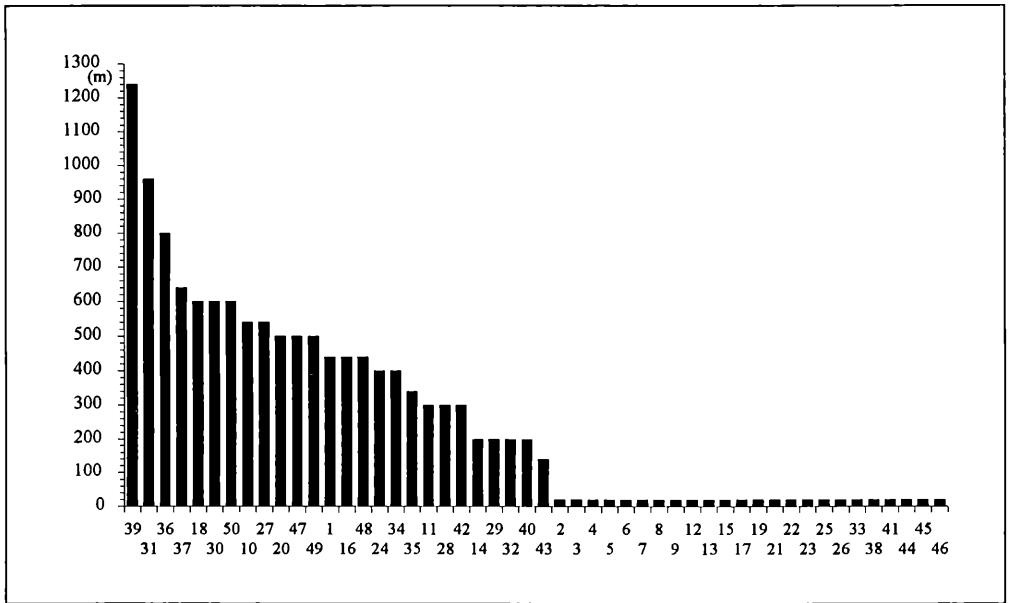


Abb. 36: Amplituden der Höhenverteilung der Palmenarten. Die Gattungen bzw. Arten sind in der folgenden Liste mit den jeweils ersten drei Buchstaben wiedergegeben (vgl. Anhang 3).

Fig. 36: Amplitudes of the vertical distribution of the palm species. Entries are listed with the first three letters of the genus and species respectively (cf. appendix 3).

- 1 - *Aip acu*; 2 - *Aip tes*; 3 - *Ast mac*; 4 - *Att mar*; 5 - *Att sp. 1*; 6 - *Att sp. 2*; 7 - *Bac bif*; 8 - *Bac gas*; 9 - *Bac mac*; 10 - *Bac mon*; 11 - *Bac sim*; 12 - *Bac sp.*; 13 - *Cha pin*; 14 - *Che ule*; 15 - *Des lep*; 16 - *Des pol*; 17 - *Des sp.nov.*; 18 - *Dic lam*; 19 - *Ela ole*; 20 - *Eut lon*; 21 - *Eut pre*; 22 - *Geo aca*; 23 - *Geo aru*; 24 - *Geo dic*; 25 - *Geo gra*; 26 - *Geo hei*; 27 - *Geo int*; 28 - *Geo jur*; 29 - *Geo lep*; 30 - *Geo lin*; 31 - *Geo mac*; 32 - *Geo pyc*; 33 - *Geo sp.*; 34 - *Geo sp.nov.*; 35 - *Hyo ele(1)*; 36 - *Hyo ele(2)*; 37 - *Iri del*; 38 - *Mau fle*; 39 - *Oen bat*; 40 - *Oen map*; 41 - *Oen bat x Oen map*; 42 - *Pho syn*; 43 - *Phy mac*; 44 - *Soc exo*; 45 - *Soc ros*; 46 - *Sya san*; 47 - *Wel sp.*; 48 - *Wen gra*; 49 - *Wet aug*; 50 - *Wet may*.

Demgegenüber verfügen viele Tieflandarten über eine nur geringe Amplitude (Vorkommen unterhalb von 400 m bei *Astrocaryum macrocalyx*, *Attalea maripa*, *A. sp. 1*, *A. sp. 2*, *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa* und *Phytelephas macrocarpa*). Einige Arten verhalten sich intermediär und weisen eine Verteilung über 400-600 Höhenmeter auf, die sich aber zumeist auf nur eine Vegetationszone beschränkt.

Ähnlich sieht die Verteilung bei den Gattungen aus. Während sich die Verbreitung der Gattungen *Geonoma*, *Hyospatha*, *Oenocarpus* und *Euterpe*, über größere Höhen erstreckt, weisen die Tieflandgattungen *Astrocaryum*, *Attalea*, *Chamaedorea*, *Elaeis*, *Mauritia* und *Syagrus* eine wiederum nur eng limitierte Vertikalverbreitung auf (Abb. 35).

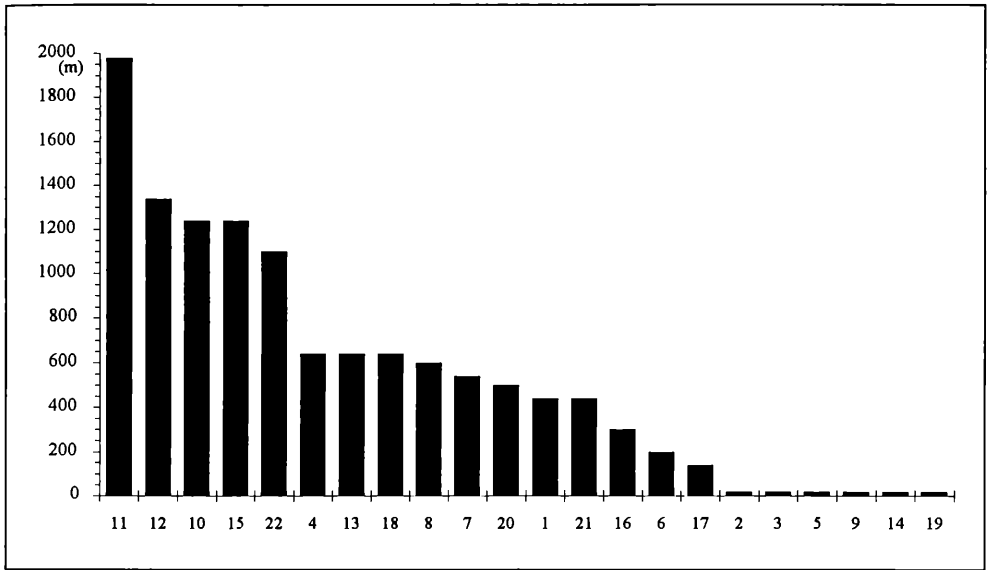


Abb. 37: Amplituden der Höhenverteilung der Palmengattungen.

Fig. 37: Amplitudes in the vertical distribution of the palm genera.

1 - *Aiphanes*; 2 - *Astrocaryum*; 3 - *Attalea*; 4 - *Bactris*; 5 - *Chamaedorea*; 6 - *Chelyocarpus*; 7 - *Desmoncus*; 8 - *Dictyocaryum*; 9 - *Elaeis*; 10 - *Euterpe*; 11 - *Geonoma*; 12 - *Hyospathe*; 13 - *Iriartea*; 14 - *Mauritia*; 15 - *Oenocarpus*; 16 - *Pholidostachys*; 17 - *Phytelephas*; 18 - *Socratea*; 19 - *Syagrus*; 20 - *Welfia*; 21 - *Wendlandiella*; 22 - *Wettinia*.

Zwei Höhenstufen übergreifen die Gattungen *Bactris*, *Desmoncus*, *Iriartea* und *Socratea*. Die Schwerpunkte dieser Gattungen liegen mit Ausnahme von *Iriartea*, die ihre Verbreitungsschwerpunkt im oberen Tiefland und unteren submontanen Regenwald hat, im Tieflandregenwald.

Die Gattung *Bactris* ist mit *B. bifida*, *B. gasipaes*, *B. macroacantha*, *B. monticola* und *B. simplicifrons* im Tiefland durch fünf, im submontanen Regenwald nur mehr mit zwei Arten vertreten (*B. simplicifrons* und *B. sp.*). Oberhalb dieser Zone kommt die Gattung nicht mehr vor. Ähnliche Verteilungsmuster zeigen auch die Gattungen *Desmoncus* und *Socratea* (vgl. Abb. 35).

Einen Sonderfall bildet wiederum die Gattung *Geonoma*, deren weite Vertikalverbreitung vom Tiefland bis zum Gipfel reicht (vgl. Abb. 35). Im Vergleich mit der Gattung *Bactris* zeigt *Geonoma* allerdings eine stark abweichende Verteilung der Arten. Bei *Geonoma* bleibt die Artenzahl vom Tiefland bis in etwa 1000 m annähernd konstant, erst im Übergang zum montanen Regenwald kommt es zu einer auffälligen Verringerung der Artenzahl. Im Tiefland kommen 8 Arten vor (*G. acaulis*, *G. arundinacea*, *G. gracilis*, *G. interrupta*, *G. leptospadix*, *G. macrostachys*, *G. pycnostachys* und *G. sp. nov.*). Im submontanen Regenwald sind mit *Geonoma in-*

errupta, *G. juruana*, *G. leptospadix*, *G. macrostachys*, *G. pycnostachys*, *G. sp.* und *G. sp. nov.* 7 Arten vertreten, im montanen Regenwald nur noch *G. dicranospadix*, *G. lindeniana* und *Geonoma macrostachys* vorhanden, während sich *G. heinrichsiae* auf den Elfenwald und die Gipfelregion beschränkt. Bei der Gattung *Bactris* ist die Mehrzahl der Arten auf den Tieflandregenwald beschränkt und die Zahl der Arten nimmt dann nach oben hin gleichmäßig ab.

Die Gattungen *Wettinia*, *Hyospathe* und *Oenocarpus* sind über drei Vegetationszonen verbreitet. Dabei sind die Gattungen *Hyospathe* und *Oenocarpus* gleichmäßig vom Tiefland bis in die montane Stufe verbreitet, während bei *Wettinia* der Schwerpunkt in den höhergelegenen Bereiche des submontanen bzw. montanen Regenwaldes liegt.

In den Hochlagen des Untersuchungsgebietes kommt neben den Gattungen *Dictyocaryum* und *Wettinia*, charakteristischen Bergpalmen Südamerikas (MOORE & DRANSFIELD 1978, GALEANO & BERNAL 1987, HENDERSON 1990), erstaunlicherweise auch die Gattung *Welfia* vor. Die Höhenverbreitung innerhalb der Gattung ist äußerst uneinheitlich: westlich der Anden ist *Welfia georgii* von Tieflagenwäldern auf Meeresniveau bis in eine Höhe von etwa 500 m verbreitet (WESSELS BOER 1968), während die übrigen Sippen der Gattung sind auf die höhergelegenen Regionen der zentralen und östlichen Anden, vor allem in Regenwäldern mit hohen Niederschlägen vertreten sind (in Kolumbien oberhalb von 600 m, westlich des Andenhauptkammes in Perú bis etwa 1900 m; GALEANO & BERNAL 1987, GENTRY 1986b).

4.2.3.2 Floristische und phytogeographische Merkmale der Vegetationsstufen

Im Untersuchungsgebiet nimmt die Anzahl der vorkommenden Arten von Palmen mit zunehmender Höhe beständig ab (vgl. S. 145 ff., Abb. 34). Ein entsprechendes Maximum an Arten in Tieflandwäldern wurde auch für andere Regionen Südamerikas, aber auch paläotropische Regionen nachgewiesen (vgl. u. a. DRANSFIELD 1978; GENTRY 1986a, 1993; UHL & DRANSFIELD 1987; KAHN et al. 1988) und scheint für die Familie der Palmen charakteristisch zu sein. Die Tieflandzentrierung zeigt sich noch deutlicher bei der Verteilung der Palmengattungen im Gebiet. Von den insgesamt 22 Gattungen kommen mit Ausnahme von *Dictyocaryum* und *Welfia* sämtliche im Tiefland vor (vgl. S. 148ff., Abb. 35). Das heißt etwa 90% der Gattungen sind mit zumindest einer Art im Tieflandregenwald vertreten. Keine Gattung ist auf den submontanen Regenwald beschränkt. In dieser Vegetationszone fallen die typischen 'Tieflandgattungen' aus, übrig bleibt eine verarmte Flora, die, bis auf *Pholidostachys*, ausschließlich aus weiter verbreiteten Gattungen besteht. Die Gattung *Euterpe* weist im submontanen Regenwald eine auffällige Vorkommenslücke auf und kehrt erst im montanen Regenwald wieder.

Beim Vergleich zwischen dem Arten- und dem Gattungsinventar der vier Vegetationszonen zeigen sich große Übereinstimmungen zwischen Tieflandwald und submontanem Regenwald. Die oberen Vegetationsstufen, montaner Regenwald und Elfenwald, sind von den tiefer gelegenen Bereichen sehr deutlich abgesetzt (vgl. Abb. 34). Haben der Tiefland- und der submontane Regenwald noch 11 Arten gemeinsam, so sinkt die Anzahl gemeinsamer Arten zwischen dem Tiefland- und dem montanen Regenwald auf 2. Im submontanen und montanen Regenwald kommen nur 3 gemeinsame Arten in beiden Vegetationszonen vor (Abb. 34). Auf Gattungsniveau verläuft die Abnahme der Ähnlichkeit dagegen gleichmäßiger. Tieflandregenwald und submontaner Regenwald haben 9 gemeinsame Gattungen, zwischen Tiefland- und montanem Regenwald sind es noch 5, mit dem Elfenwald ist nur noch eine Gattung gemeinsam (Abb. 35).

Auffällig unterschiedlich ist die Anzahl gemeinsamer Gattungen bzw. Arten von submontanem und montanem Regenwald. Von den insgesamt 18 Arten bzw. 9 Gattungen des submontanen Regenwaldes und den 9 Arten bzw. 7 Gattungen des montanen Regenwaldes sind nur 3 Arten, jedoch 4 Gattungen in beiden Vegetationszonen vertreten. Der Hauptunterschied zwischen diesen beiden Vegetationszonen besteht somit in einem unterschiedlichen Arteninventar, während die Gattungen weitgehend gleich bleiben (*Geonoma*, *Hyospathe*, *Oenocarpus* und *Wettinia*).

Die Palmenflora von Tiefland- und submontanem Regenwald des Untersuchungsgebietes weist enge Beziehungen zu Tieflagenwäldern in anderen Regionen von Perú auf. Im Vergleich mit Aufnahmen in der Nähe des Schutzgebietes "Genaro Herrera", am Río Ucayali südlich von Iquitos in Perú (vgl. KAHN 1990, KAHN & MEJIA 1990), ergeben sich sowohl Parallelitäten als auch erstaunliche Abweichungen in der floristischen Zusammensetzung. Charakteristisch für die Tieflandwälder beider Gebiete ist das Vorkommen von *Bactris bifida*, *B. monticola*, *Desmoncus polyacanthos*, *Geonoma acaulis*, *G. macrostachys*, *Oenocarpus bataua*, *O. mapora*, *Socratea exorrhiza*. Für die Tieflandwälder von Iquitos ist allerdings auch eine Reihe von Arten angegeben, die im Siragebirge gewöhnlich erst oberhalb von 500 m vorkommen (z.B. *Bactris simplicifrons*, *Geonoma leptospadix*, *Pholidostachys synanthera* und *Wettinia augusta*). Die Verschiebung der Höhengrenzen genannter Arten im Gebiet steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit klimatischen Unterschieden, möglicherweise den gegenüber Iquitos geringeren Niederschlägen, vor allem der ausgeprägteren Trockenperiode im Tiefland (Iquitos ca. 2900 mm/a; KAHN & MEJIA 1991; Panguana ca. 2600 mm/a).

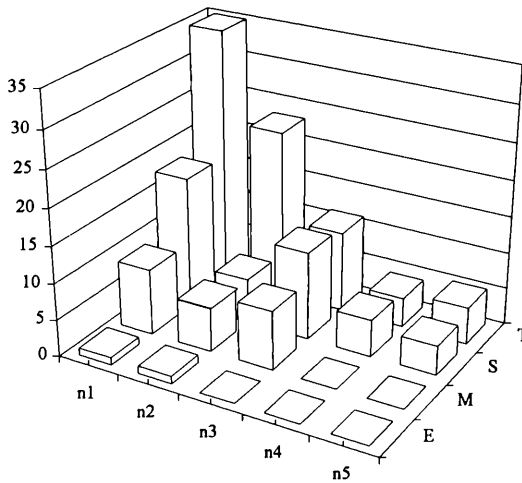


Abb. 38: Anzahl der Palmenarten in den einzelnen Vegetationszonen im Vergleich.

Fig. 38: Number of palm species within the four vegetation zones.

T = Tieflandregenwald (lowland rain forest); **S** = submontaner Regenwald (submontane rain forest); **M** = montaner Regenwald (montane rain forest); **E** = Elfenwald (elfin forest).

n₁: alle Arten einer Zone (number of species in this zone); **n₂**: Anzahl der Arten, die ausschließlich auf diese Zone beschränkt sind (number of species restricted to this zone); **n₃**: Anzahl der Arten, die zumindest in zwei Zonen verbreitet sind (number of species distributed in at least two zones); **n₄**: Anzahl der Arten, mit Schwerpunkt in dieser Zone (number of species with a distribution center in this zone); **n₅**: Anzahl der Arten, mit Verbreitungsschwerpunkt in anderen Zonen (number of species with a distribution center in other zones).

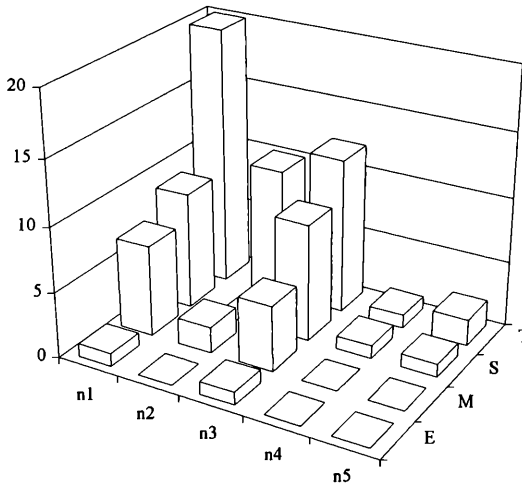


Abb. 39: Anzahl der Palmengattungen in den einzelnen Vegetationszonen im Vergleich.

Fig. 39: Number of palm genera within the four vegetation zones.

T = Tieflandregenwald (lowland rain forest); **S** = submontaner Regenwald (submontane rain forest); **M** = montaner Regenwald (montane rain forest); **E** = Elfenwald (elfin forest).

n₁: alle Gattungen einer Zone (number of genera in this zone); **n₂**: Anzahl der Gattungen, die ausschließlich auf diese Zone beschränkt sind (number of genera restricted to this zone); **n₃**: Anzahl der Gattungen, die zumindest in zwei Zonen verbreitet sind (number of genera distributed in at least two zones); **n₄**: Anzahl der Gattungen, mit Schwerpunkt in dieser Zone (number of genera with a distribution center in this zone); **n₅**: Anzahl der Gattungen, mit Verbreitungsschwerpunkt in anderen Zonen (number of genera with a distribution center in other zones).

Die Verteilungsmuster mehrerer Arten, z. B. *Aiphanes aculeata*, *Desmoncus polyacanthos*, *Geonoma interrupta* und *Wendlandiella gracilis*, weisen darauf hin, daß ausgehend vom Tiefland eine Einwanderung in höhergelegene Regionen erfolgt sein dürfte. Hingegen sind die Vorstöße von Arten aus höhergelegenen Bereichen in tiefere sehr selten, denn im Untersuchungsgebiet strahlt nur *Wettinia augusta* vom submontanen Regenwald weiter nach unten aus. Der Tieflandregenwald ist somit wahrscheinlich der wichtigste Ausgangspunkt für die Besiedelung der Anden durch Palmen gewesen und enthält auch gegenwärtig das Potential für die Besiedelung neuer Bereiche und die damit zusammenhängende Sippenbildung, wie dies auch für andere Pflanzenfamilien nachgewiesen wurde (vgl. u.a. TRYON & TRYON 1982, LUTEYN 1989, TODZIA 1988, PRANCE 1972, MAAS & WESTRA 1992).

4.3 Wuchsformen der Palmen

Palmen bilden ausschließlich holzige Vertreter, was innerhalb der meist krautigen Monokotyledonen nur noch bei wenigen anderen Familien wie *Agavaceae* (*Dracaena*) und *Pandanaceae* vorkommt (DAHLGREN et al. 1985). Es wird dabei von mehreren Autoren auf die großen Unterschiede hinsichtlich der Dimensionen hingewiesen (vgl. u. a. DRUDE 1887, UHL & DRANSFIELD 1987). Neben Pflanzen mit riesenhaftem Wuchs, die mehr als 40 m Höhe und 50 cm DBH erreichen (z.B. *Ceroxylon* sp., BARFOD verb.), manchmal sogar bis über einen Meter dick sind (*Jubaea* spp., *Borassus* spp., UHL & DRANSFIELD 1987), sind auch zwergwüchsige Formen nicht selten. Einigen Palmenarten fehlt ein oberirdischer Stamm (z.B. *Aiphanes tessmannii*, *Geonoma acaulis*; *Pinanga* spp., DRANSFIELD 1980) oder sie haben 'Stammhöhen' von nur wenigen Dezimetern bei einem Durchmesser von einigen Millimetern (z.B. *Bactris simplicifrons*, *Reinhardtia koschnyana*; GALEANO & BERNAL 1987). Unter den Palmen befinden sich auch die Pflanzenarten mit den längsten Stämmen, möglicherweise sogar der gesamten Angiospermen: für *Calamus manan*, einer Kletterpalme der malaiischen Tropenwälder, werden Sproßlängen von mehr als 180 m angegeben (BURKILL 1935).

4.3.1 Sproß

Die Möglichkeiten der Sproßbildung sind bei Palmen aber stark eingeschränkt, wie es auch für die meisten Monokotylen zutrifft. Die limitierenden Faktoren sind dabei vor allem (i) das primäre Dickenwachstum und (ii) die meist fehlende Teilungsfähigkeit des Spitzenmeristems (vgl. TOMLINSON 1990: 52 ff., 111 ff.).

Die Sproßachse der Palmen zeigt ein ausgeprägtes primäres Dickenwachstum. Der kegelförmige Sproßscheitel wird durch starkes zentripetales Auswachsen des Meristemmantels verbreitert und ist bei älteren Individuen schließlich am Rand überhöht und tellerförmig (vgl. TOMLINSON 1990). Erst bei Erreichen des adulten Durchmessers setzt das Längenwachstum mit meist gleichbleibender Dicke des Stammes ein.

Manche Palmen, besonders Vertreter aus der Tribus der *Iriarteinae*, besitzen eine abgeleitete Form des Erstarkungswachstums. Es erfolgt schon in den jüngsten Entwicklungsstadien gleichzeitig mit dem Dickenwachstum eine starke Streckung der Internodien. Dieses Längenwachstum geht so rasch vonstatten, daß die Stämme junger Pflanzen nicht allein in der Lage sind, das Eigengewicht zu tragen und es werden zusätzliche sproßbürtige Stützwurzeln ausgebildet (vgl. Abb. 30 b). Die spezielle Form des Wachstums macht es diesen Palmen möglich,

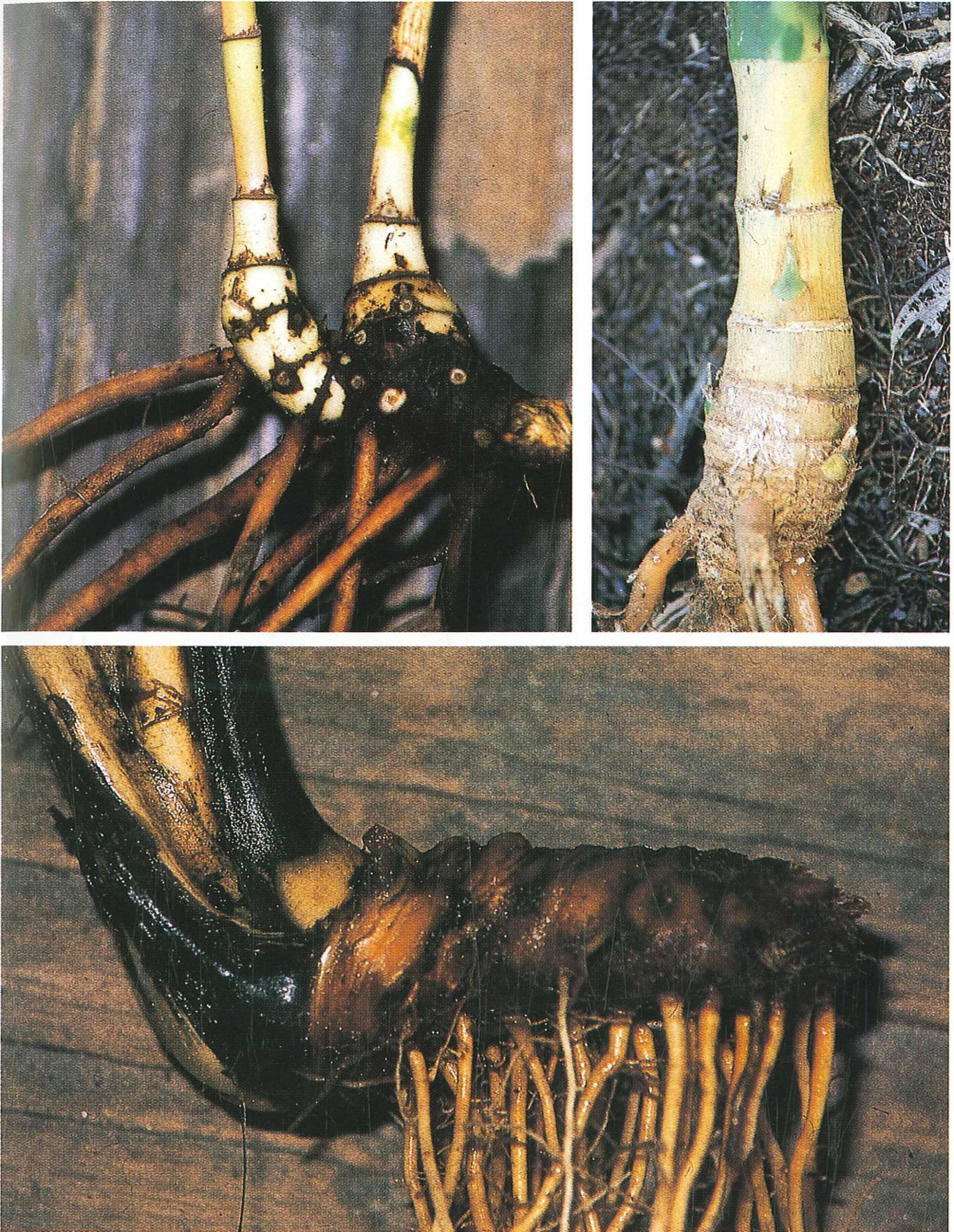


Abb. 40: Anlage vegetativer Knospen und Sonderformen des Palmenstammes: **a** - axilläre Knospen in den untersten Stammabschnitten bei *Wendlandiella gracilis*; **b** - internodiale Stellung der vegetativen Knospen bei *Geonoma pycnostachys*; **c** - kurzes und horizontal im Boden verlaufendes Rhizom von *Geonoma acaulis*.

Fig. 40: Development of vegetative buds and aberrant stems in palms: **a** - axillary buds on basal parts of the stem in *Wendlandiella gracilis*; **b** - internodal placement of vegetative buds in *Geonoma pycnostachys*; **c** - short and horizontally growing rhizome of *Geonoma acaulis*.



Abb. 41: Unterschiedliche Ausbildung der Blattscheiden von Palmen: **a** - gewöhnlich lösen sich die Blattscheiden an der dem Blattstiel gegenüberliegenden Seite, in ein faseriges Geflecht auf (*Geonoma interrupta*); **b** - bei manchen Palmen bleiben die Blattscheiden auch der älteren Blätter röhrig geschlossen (*Hyospathe elegans*); **c** - bei vielen Palmenarten ist die Blattscheide in eine Ochrea verlängert, die sich mit zunehmendem Alter der Blätter aber auflösen kann (*Oenocarpus mapora*).

Fig. 41: Differences in the morphology of leafsheaths in palms: **a** - usually the leafsheaths disintegrate into a mass of fibres at the side opposite the petiole (*Geonoma interrupta*); **b** - in some palms leafsheaths remain closed and tubular (*Hyospathe elegans*); **c** - at early stages many palms develop a distal prolongation (ochrea) of their leafsheath, that may also disintegrate in older leaves (*Oenocarpus mapora*).

rasch bis in die Kronenschicht empor zu wachsen (vgl. YEATON 1979, HOGAN 1986, RICH 1986, SCHATZ et al. 1985, TOMLINSON 1990).

Neben dem primären Dickenwachstum besitzen viele Palmen auch die Fähigkeit zur sekundären Stammverdickung. Diese beruht aber nicht auf der Tätigkeit eines Meristemantels, wie es bei dikotylen Gehölzen die Regel ist, sondern wird ihrer ungeordneten und unterschiedlichen Entstehung wegen als diffuses Dickenwachstum bezeichnet (vgl. SCHOUTE 1912, TOMLINSON 1990). Die oft zahlreichen Adventivwurzeln an der Stammbasis können auch beträchtliche Verdickungen bewirken (z. B. *Euterpe precatoria*). Manche Palmenarten (z. B. *Dictyocaryum*-Arten, *Iriartea deltoidea*, HENDERSON 1990; *Colpothrinax wrightii*, *Gastrococos crispera*, UHL & DRANSFIELD 1987) sind in mittleren Stammabschnitten manchmal auffällig verdickt (ventrikose Stämme). Bei *Socratea exorrhiza* wird dies von Markzellen hervorgerufen, die sich mit zunehmendem Alter verlängern und auseinanderweichen, wodurch die Interzellularräume vergrößert werden (TOMLINSON 1990: 169, Abb. 77). Weitere Ursachen können etwa die Größenzunahme undifferenzierter, parenchymatischer Zellen, Verdicken der Zellwände und Vergrößern des Durchmessers der Gefäße sein (SCHOUTE 1912, RICH 1987). Neben diesen anatomischen Verdickungen kommt aber noch eine andere Form der Dickenzunahme des Palmensprosses vor, die vor allem bei mehrstämmigen Palmenarten auftritt. Hier sind die ersten Sprosse, die nach der Keimung gebildet werden, oft noch relativ schwach mit kurzen Internodien und geringem Durchmesser, die Folgesprosse werden dann zunehmend dicker und die Internodien stärker gestreckt, bis schließlich eine adulte Form erreicht wird (z. B. bei *Desmoncus isthmus*: PUTZ 1983).

Palmen zeigen, wie nahezu alle Monokotyledonen, eine mehr oder weniger unregelmäßige Verteilung der Gefäßbündel im Stammquerschnitt (Atactostele), wobei die Dichte der Bündel von innen nach außen zunimmt (TOMLINSON 1990). Die stark sklerifizierte Gefäßbündelscheiden verleihen dabei dem Palmestamm eine besonders hohe mechanische Festigkeit (SCHATZ et al. 1985, RICH 1986, TOMLINSON 1990).

Die Grundform des Palmestammes ist auf vielfältige Weise differenziert. Schon in der älteren Literatur (z.B. DRUDE 1887) sind Bezeichnungen zu finden, die die Form und Ausbildung charakterisieren: *Caudex arundinaceus* bezeichnet einen rohrartigen Stamm, der verlängerte Internodien bei geringem Stammdurchmesser aufweist und zudem ein sehr schwach verholztes Mark besitzt (z.B. viele *Geonoma*- und *Chamaedorea*-Arten, vgl. Abb. 23, 24, 25); *Columnaris* kann für Palmen mit raschem Wachstum und säulenförmigem Stamm verwendet werden (z.B. *Bactris gasipaes*, vgl. Abb. 13); *Cicatricosus* (blattnarbi-

ger Stamm) bezeichnet Palmen mit sehr langsamem Wachstum und dicht hintereinander stehenden Blättern (z.B. *Attalea*-Arten, vgl. Abb. 12); *Calamosus* schließlich ist für die Stämme der lianenartig wachsenden Palmen aus der Verwandtschaft um die Gattung *Calamus* geprägt worden, die sich durch lang gestreckte Internodien bei relativ geringem Durchmesser und windende Sprosse auszeichnen. Dieser Ausdruck kann in derselben Weise auch auf die Arten der neotropischen Gattung *Desmoncus* angewendet werden.

Eine bei Palmen weit verbreitete Art der Verzweigung ist die Bildung von Erneuerungssprossen meist knapp über dem Substrat (= clusternde Palmen), die auch bei vielen anderen Monokotylen (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*) vorkommt. Die Bildung der Seitensprosse erfolgt dabei aus vegetativen Knospen, die entweder axillär stehen (Abb. 40 a) oder an den Internodien etwas nach oben verschoben sind (Abb. 40 b). Bei Palmen fallen die Blattscheiden bereits vor der Knospenbildung ab, d.h. es fehlt die bei Süß- und Sauergräsern häufig auftretenden 'intravaginalen Innovationssprosse' (vgl. HACKEL 1882), die dort sogar von systematischem Wert sind. Bei manchen Palmen (*Calamus*- und *Daemonorops*-Arten) wachsen vegetative Knospen, die ursprünglich axillär angelegt wurden, bereits in sehr jungen Stadien am Primordium des nächstfolgenden Laubblattes an und stehen dann direkt unterhalb desselben (FISHER & DRANSFIELD 1979). In Ausnahmefällen kommt es auch entlang des Stammes zur Ausbildung von vegetativen Verjüngungssprossen (vgl. Abb. 25; FISHER 1973, RENUKA & NAMBIAR 1985), die bei *Geonoma lindeniana* nicht nur ausnahmsweise, sondern regelmäßig vorkommen, schon bald abfallen und somit der vegetativen Verbreitung dienen (vgl. Kap. 4.5.2.1, Wälder in Hanglagen).

Die Sproßsysteme verzweigter Palmenarten (clusternde Palmen) sind dabei keine Sympodien im herkömmlichen Sinn, bei denen eine endständige Blüte bzw. ein endständiger Blütenstand (bzw. -knospen) von mindestens einem Seitentrieb übergipfelt wird und so die Vegetationsachse fortsetzt. Es kommt vielmehr nach dem Absterben überalterter Sprosse, zu einer Übernahme der Blüh- und Fruchttätigkeit durch jüngere Seitensprosse, die von der Stammbasis ausgehen. Es sind aber auch Übergänge zwischen ein- und mehrstämmigem Wuchs, sowohl innerhalb einer Art als auch einer Gattung, vorhanden. Im Untersuchungsgebiet wurden bei *Geonoma* sp. nov. und *Hyospathe elegans* jeweils innerhalb einer Population sowohl einstämmig wachsende, bereits fertile Individuen, als auch verzweigte, wenn auch wenigstämmige, Cluster gefunden. Auch bei phylogenetisch weitgehend ursprünglichen Sippen wie *Chamaerops humilis* sind neben vielfach verzweigten und kleinwüchsigen Pflanzen auch einstämmige und hochwüchsige Formen bekannt (RIKLI 1934: Tafel 19). Zumeist ist dieser unterschiedliche Wuchs in den ökologischen Standortverhältnissen und auch anthropogenen Einflüssen be-

gründet (vgl. FREITAG 1971. 197-200). Ähnliches gilt für nordamerikanische *Sabal*-Arten, allerdings in umgekehrter Weise: an ungestörten Standorten bleiben die Individuen kleinwüchsig, erst nach Bränden sollen sich hochstämmige Formen entwickeln (QUERO 1992).

Bei Palmengattungen aus den unterschiedlichsten Gruppen (z. B. bei *Astrocaryum*: KAHN & MILLÁN 1992; *Geonoma*: WESSELS BOER 1968; *Phoenix*: TOMLINSON 1990) gibt es neben clusternden Arten auch solche mit einstämmigem Wuchs. Am Beispiel der im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Geonoma*-Arten kann diese Veränderung gut beobachtet werden. Mit *Geonoma dicranospadix*, *G. heinrichsiae*, *G. interrupta* und *G. leptospadix* kommen vier Arten vor, die ausschließlich einstämmig wachsen. Eine Art (*G. sp.nov.*) wächst sowohl ein- als auch mehrstämmig, die übrigen 7 Arten (vgl. Abb. 43) sind immer verzweigt. Die Anzahl der Sprosse pro Individuum schwankt bei den clusternden *Geonoma*-Arten allerdings erheblich, von 3 bei *G. pycnostachys* bis über 20 bei *G. juruana*.

Manche Palmen verzweigen sich dichotom. Die bekanntesten Beispiele hierfür stellen *Nypa fruticans* (vgl. TOMLINSON 1971) und Vertreter der Gattung *Hyphaene* (vgl. BECCARI 1924) dar, aber auch bei *Chamaedorea cataractarum* kommt diese Art der Stammverzweigung vor (FISHER 1974). Die Ausbildung der Sproßsysteme erfolgt bei diesen Palmen auf unterschiedliche Weise. Während *Nypa fruticans* und *Chamaedorea cataractarum* kriechend wachsen und sich die Verzweigungen nur in der horizontalen Ebene vollziehen, wachsen *Hyphaene*-Arten aufrecht.

Nach der Art der Stammverzweigung (mono- vs. sympodial), der Stellung des Blütenstandes (endständig vs. seitenständig = hapaxanth vs. pollakanth), der Art des Wachstums (rhythmisch vs. kontinuierlich) und der räumlichen Ausrichtung der vegetativen Triebe (plagiotrop vs. orthotrop) haben HALLÉ et al. (1978) baumförmige Pflanzen 23 theoretischen Architekturmodellen zugeteilt. Auf die Palmen können vier dieser Architekturmodelle angewendet werden: (i) H o l t t u m s Modell: monopodial wachsende, einstämmige Palmen mit endständigen Blütenständen (z. B. *Metroxylon*-Arten, *Corypha umbraculifera*: UHL & DRANSFIELD 1987; im Untersuchungsgebiet ohne Vertreter). (ii) C o r n e r ' s Modell: monopodial wachsende Palmen mit seitenständigen Blütenständen (pleonanthe Pflanzen; z. B. *Attalea*-Arten, *Euterpe precatoria*, *Geonoma interrupta*, *Mauritia flexuosa*, *Wettinia maynensis*; vgl. Abb. 12). (iii) T o m l i n s o n s Modell: mehrstämmige Palmen mit seitenständigen (oder endständigen) Blütenständen (zum Beispiel *Desmoncus*- und *Geonoma*-Arten, *Oenocarpus mapora*, *Wettinia augusta*, vgl. Abb. 23 a). (iv) S c h o u t e s Modell: Dichotom verzweigte

Pflanzen mit seitenständigen Blütenständen (z.B. *Chamaedorea cataractarum*, *Hyphaene*-Arten, *Nypa fruticans*; im Untersuchungsgebiet ohne Vertreter).

4.3.2 Wurzeln

A d v e n t i v w u r z e l n kommen bei vielen Palmenarten vor und werden häufig auch oberhalb der Bodenfläche angelegt. Die Art und Weise wie diese Wurzelsysteme ausgebildet werden sind häufig für die Art charakteristisch. Bemerkenswert ist dabei, daß die Wurzeln bereits mit ihrem endgültigen Durchmesser den Stamm durchbrechen müssen, der häufig mehrere Zentimeter beträgt (vgl. Abb. 30 d), weil auch hier ein sekundäres Dickenwachstum fehlt. Einige Palmen bilden an der Stammbasis einen dichten Wurzelpolster, z.B. *Euterpe precatoria* und *Bactris gasipaes* (vgl. Abb. 14 b). Eine Sonderform der Adventivwurzeln stellen Stelzwurzeln dar, wie sie vor allem für Vertreter der Tribus *Iriarteinae* charakteristisch sind, daneben aber auch bei einigen anderen Palmenarten vorkommen können, z. B. *Geonoma lindeniana* (vgl. Abb. 25 a) oder *Eugeissonia minor* (HOL-BROOK et al. 1985). Diese Wurzeln sind häufig bei Pflanzenarten sumpfiger Standorte und der Wälder auf steileren Standorten vorhanden (vgl. Kap. 4.5.2.1, Hangwälder).

4.3.3 Blätter und Blattkronen

Für Palmen ist neben dem jeweiligen Sproßaufbau auch die Ausbildung, Zahl und räumliche Orientierung der **B l ä t t e r**, unter anderem als Ausdruck bestimmter Standortverhältnisse, von großer Bedeutung. Palmenblätter sind durch ihre oft außerordentliche Größe besonders auffällig. Die größten Blätter bei Angiospermen sind von Arten der Palmengattung *Raphia* bekannt, die eine Länge von 25 m Länge erreichen können (HALLÉ 1977, HALLÉ et al. 1978: 104). Im Untersuchungsgebiet ist *Oenocarpus bataua* die Palmenart mit den längsten Blättern (~ 12 m). Zumeist sind die Blätter dicht gedrängt an der Sproßspitze angeordnet, vor allem bei Unterwuchsarten aber entlang des Stammes verteilt. Oftmals besteht die Krone nur aus wenigen Blättern (3-6 bei *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea exorrhiza*, etc.), bei robusten Palmen (z.B. *Attaleinae*, *Phytelephas macrocarpa*) sind zahlreiche Blätter pro Individuum vorhanden (bei *Phoenix canariensis* wurden bis zu 200 gezählt: CORNER 1966).

Die Wuchsform des **S c h o p f b a u m e s** gilt seit jeher als bezeichnendes, wenn auch keineswegs durchgängiges Merkmal der Palmen. Bei den Dikotylen sind Schopfbäume relativ selten. *Cecropia*- und *Pourouma*-Arten sowie verschiedene andere dikotyle Pflanzenfamilien wie z. B. *Araliaceae*, *Caricaceae*, *Myrsinaceae*, *Ochnaceae* oder *Theophrastaceae* können diese Wuchsform annehmen (RICHARDS 1952, HALLÉ et al. 1978). Auffälligerweise kommen Pflanzenarten mit diesem Wuchsformentypus in sekundäre gestörten Vegetationsformen recht häu-

fig auf, weil sie hier offenbar einen Wettbewerbsvorteil bietet (große Blätter, rasches Höhenwachstum, Vorteile bei der Konkurrenz um Licht; vgl. u.a. RICHARDS 1952, POPMA et al. 1988).

Die meisten Palmen besitzen fiedrig geteilte Blätter. Gewöhnlich sind die Fiedern in einer Ebene des Raumes ausgerichtet und hängen mehr oder weniger bogig nach unten. Manche Palmenarten (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*) besitzen etwas abgewandelte Blätter, bei denen die einzelnen Fiedern der Länge nach geteilt sind und, wenn die einzelnen Segmente in mehreren Ebenen von der Blattspindel abstehen, dem Blatt zusätzlich eine räumliche Ausdehnung verleihen (vgl. Abb. 19 a). Durch die Anordnung und Ausbildung der Blätter bekommt die Krone der Palmen die Form eines nach außen gebogenen und 'gefüllten Konus' bzw. ein springbrunnenartiges Aussehen. Je nach dem Alter der Blätter erreichen und der Streckung der Internodien werden Abwandlungen von dieser Grundform ausgebildet (s. u.). Die Form der Blattkrone ist manchmal ein charakteristisches Merkmal von Palmenarten und kann deshalb auch bei systematischen Bearbeitungen verwendet werden (vgl. WESSELS BOER 1968: 124).

Eine grobe Einteilung der Kronenformen ergibt fünf leicht unterscheidbare Typen (vgl. Abb. 42): (i) s c h i r m f ö r m i g e Blattkronen: Die Blätter werden nach der Entfaltung rasch und mehr oder weniger horizontal ausgebreitet (z. B. bei *Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Dictyocaryum*-Arten, *Socratea*-Arten, *Geonoma leptospadix*, *G. sp. nov.* und *Oenocarpus mapora*). (ii) t r i c h t e r f ö r m i g e Blattkronen ('feather-duster crown' nach TOMLINSON 1990): Besonders häufig ist diese Kronenform bei kleinwüchsigen und stammlosen Palmenarten (z. B. *Aiphanes tessmannii* und *Geonoma macrostachys*; hochstämmigen Palmenarten sind z. B. *Attalea*-Arten, *Oenocarpus bataua* und *Welfia sp.*). (iii) k u g e l f ö r m i g e Blattkronen: Vor allem Palmen mit langlebigen Blättern weisen diese Kronenform auf (am deutlichsten ausgebildet ist diese Kronenform bei den verschiedenen *Phoenix*-Arten; Beispiele aus dem Untersuchungsgebiet sind etwa *Bactris gasipaes*, *Geonoma juruana* und *Mauritia flexuosa*). (iv) v e r l ä n g e r t e Blattkronen: Stehen die Blätter am Stamm nicht in einem endständigen Schopf, sondern versetzt hintereinander, so erscheint die Krone in die Länge gezogen (z. B. bei *Bactris simplicifrons*, während *Chamaedorea pinnatifrons* und *Wendlandiella gracilis* diese Form nur ansatzweise zeigen). (v) f l ä c h i g e Blattkronen: *Desmoncus*-Arten bilden eine besondere Form der Blattkronen aus: die zweizeilige Stellung der Blätter verleiht ihren Blattkronen eine mehr oder weniger 'flächige' Gestalt.

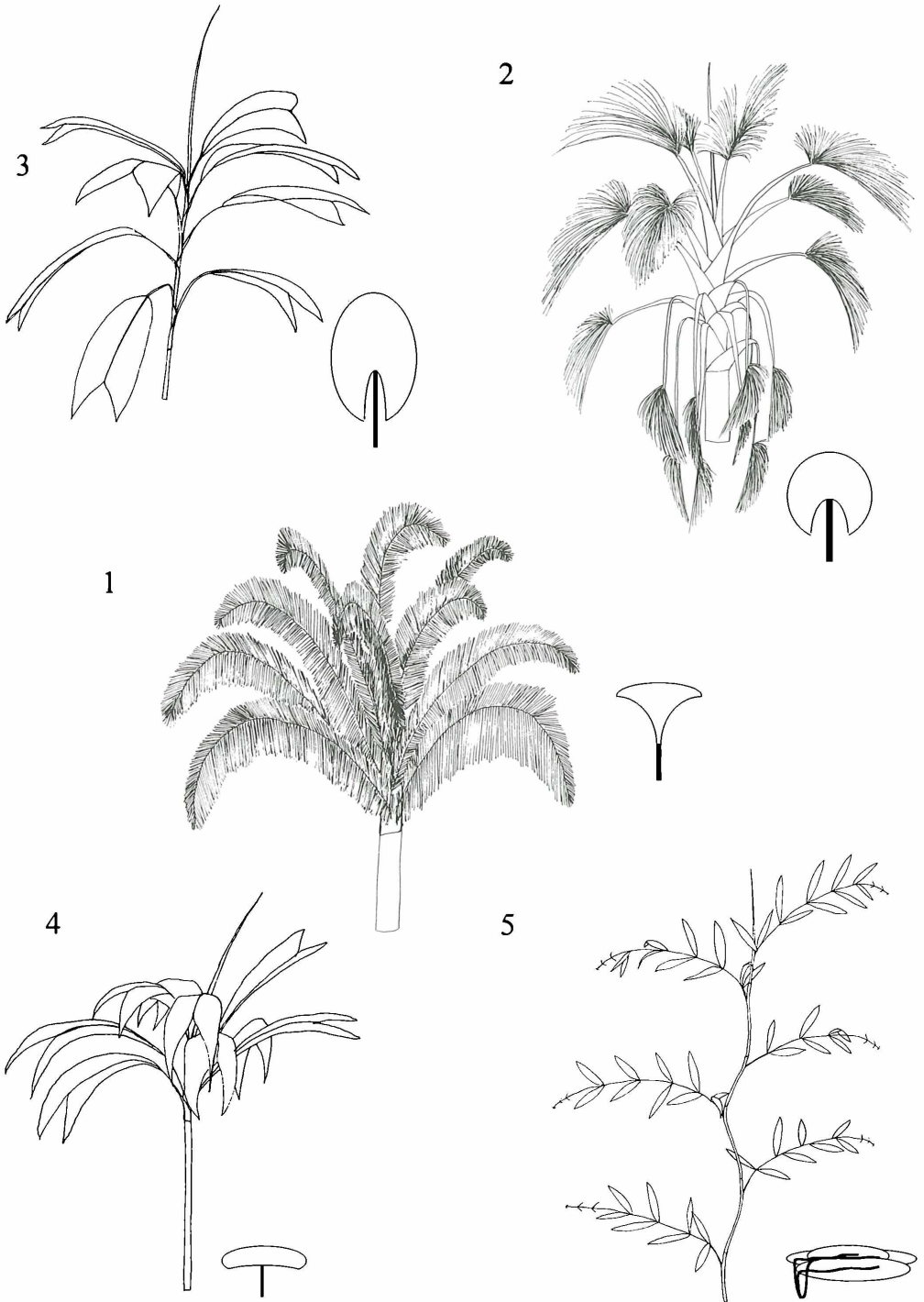


Abb. 42: Kronenformen bei Palmenarten aus dem Untersuchungsgebiet.

Fig. 42: Different crown shapes of palm species from the investigation area.

1 - trichterig ('feather duster' crown; *Attalea* sp. 2); 2 - kugelig (globose; *Mauritia flexuosa*); 3 - verlängert rundlich (elongate rounded; *Geonoma pycnostachys*); 4 - schirmförmig (umbrella shaped; *Geonoma leptospadix*); 5 - flächig ausgebreitet (flattenned; *Desmoncus leptospadix*).

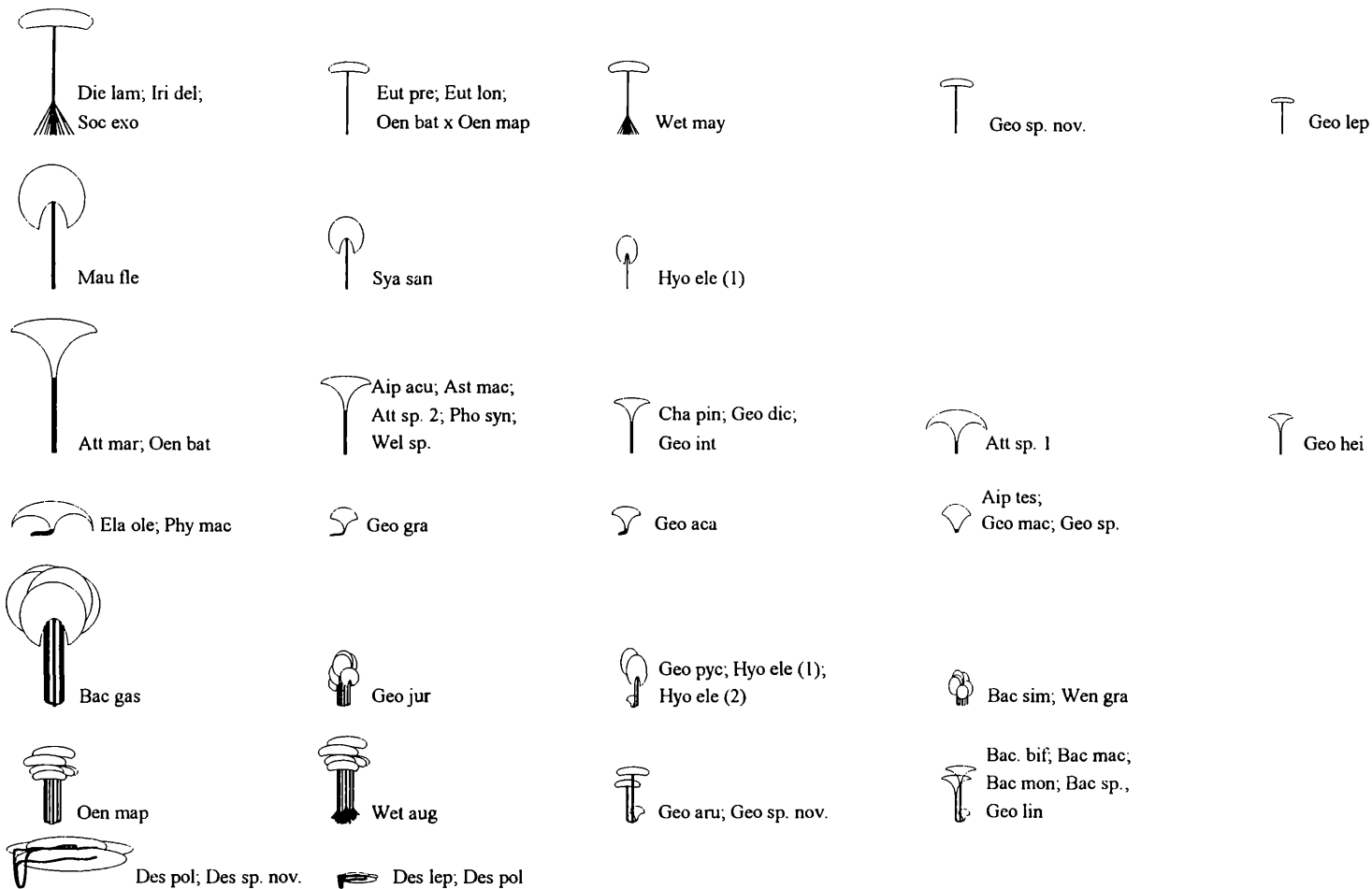


Abb. 43: Wuchsformtypen der Palmenarten aus dem Untersuchungsgebiet. Die Gattungen bzw. Arten sind in der folgenden Liste mit den jeweils ersten drei Buchstaben wiedergegeben (vgl. Anhang 3). Näheres zu den einzelnen Wuchsformen im Text.

Fig. 43: Types of growthforms of palms from the investigation area. Entries are listed with the first three letters of the genus and species respectively (cf. appendix 3). For details on the growthforms see text.

4.3.4 Wuchsformentypen

DRANSFIELD (1978) unterscheidet bei Palmen vier Wuchsformentypen: (i) b a u m f ö r m i g e, (ii) s t r a u c h i g e, (iii) s t a m m l o s e und (iv) k l e t t e r n d e Pflanzen. In dieser Auflistung fehlt allerdings eine auffällige Wuchsform, nämlich die der Palmenarten mit (v) k r i e c h e n d e n bzw. dem Boden a u f l i e g e n d e n Stämmen. Hier kommt es zum Auflegen älterer Stammabschnitte auf die Bodenoberfläche, während die Sproßspitze kurvig aufwärts gerichtet ist (vgl. Abb. 20 b, 29 a). Bei der Zuordnung der Palmen zu einem der vier Wuchsformentypen ergeben sich häufig Schwierigkeiten, wie bereits durch DRANSFIELD selbst angemerkt.

Außer Frage stehen in dieser Klassifikation die einstämmig wachsenden Palmenarten mit säulenförmigem Stamm und terminalem Blattschopf, die üblicherweise als B a u m bezeichnet werden (im Fall der Palmen als 'Schopfbaum', 'Rosettenträger', 'tuft trees'; vgl. HALLÉ et al. 1978: 100). In dieselbe Kategorie würden auch mehrere zwergwüchsige Palmenarten des Untersuchungsgebietes fallen (z. B. *Geonoma leptospadix*).

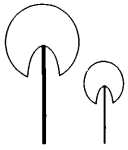
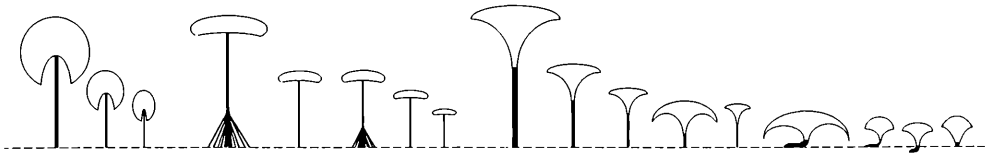
Schwieriger ist die Situation bei mehrstämmig wachsenden Palmen. Der Ausdruck s t r a u c h i g (shrublike sensu DRANSFIELD 1978) bezieht sich dabei auf die mehrstämmig wachsenden und niederwüchsigen Palmenarten (z. B. *Bactris simplicifrons*, *Geonoma arundinacea*). Die Vegetationskörper dikotyler Sträucher, mit denen die Bezeichnung Strauch gewöhnlich in Verbindung gebracht wird, sind gänzlich anders aufgebaut (vgl. RAUNKIAER 1934, HALLÉ et al. 1978). Wenige dikotyle Pflanzen zeigen vergleichbare Verzweigungsmuster mit vom Grund aufsteigenden, gleichmäßig dicken Trieben, und solche Dikotyle bilden weiter oben am Sproß Seitenzweige (z.B. *Salix*-Arten). Neben kleinwüchsigen kommen auch viele großwüchsige Palmenarten vor, die sich auf die oben genannte Weise verzweigen. Somit liegt bei diesen Palmen weder die Wuchsform eines Strauches noch die eines Baumes vor. Aus den geschilderten Schwierigkeiten bei der Zuordnung der Palmen zu bestimmten Wuchsformen mit gebräuchlichen Bezeichnungen (Strauch, Baum) scheint es zweckmäßig zu sein, Palmen entweder als ein- bzw. mehrstämmig wachsend zu bezeichnen und innerhalb dieser beiden Typen noch die Wuchshöhe (zwergwüchsig, niederwüchsig, mittelhoch und hochwüchsig) miteinzubeziehen.

Palmen mit k r i e c h e n d e n Stämmen sind relativ selten. Im Untersuchungsgebiet zeigen drei Arten, *Elaeis oleifera*, *Geonoma gracilis* und *Phytelephas macrocarpa*, diese Wuchsform an speziellen Standorten (staunasse und Überschwemmungsböden).

Eine besondere Lebensform innerhalb der Palmen stellen die *L i a n e n* dar. Dieser Habitus ist dabei in zwei nicht näher miteinander verwandten Gruppen entstanden: in der Tribus *Calami-nae* der Unterfamilie *Calamoideae* (z. B. bei den Gattungen *Calamus*, *Daemonorops*, *Plecto-comia*, etc.) und in der Tribus *Cocoeae* der Unterfamilie *Arecoideae* (*Desmoncus*). Die Möglichkeit zum Klettern gewährleisten dabei hakenartig umgebildete Blattfiedern, die an einer verlängerten Blattspindel (*Cirrhus*) angebracht sind. Die ostasiatischen Vertreter der Rattanpalmen bilden zudem häufig bestachelte, blattgegenständige 'Flagellen' aus, die als Reste von Blütenständen angesehen werden (BECCARI 1908, DRANSFIELD 1978, TOMLINSON 1990). In den Neotropen sind lianenförmige Palmen relativ selten und vor allem durch die Gattung *Desmoncus* vertreten. Auch eine *Chamaedorea*-Art, *C. elatior*, kann mit Hilfe von nach rückwärts gerichteten Blattfiedern klettern (SCHENK 1892 als *C. desmoncooides*), zeigt ansonsten allerdings keine zusätzlichen morphologischen Abwandlungen. *Desmoncus* ist von einigen Autoren (u.a. SCHENK 1892, VARESCHI 1980), als Spreizklimmer bezeichnet worden. Sowohl die Blätter als auch die Stämme sind aber sehr flexibel und biegsam und nicht steif und abspreizend wie es für Spreizklimmer typisch wäre. Die Pflanzen hängen sich zudem mit Hilfe von Widerhaken und Stacheln in der umgebenden Vegetation ein. Deshalb erscheint der Begriff des 'Blatthakenkletterers' ('grapnel-climber' nach TOMLINSON 1990: 109) als Sonderform des Spreizklimmers geeigneter, um diese besondere Art des Kletterns zu beschreiben.

4.3.5 Wuchsformen der Palmen und ihre Verteilung im Untersuchungsgebiet

Die im Untersuchungsgebiet vorgefundenen Wuchsformen sind nach der Höhe (bzw. Länge) und dem Durchmesser des Stammes, der Anzahl der Sprosse pro Individuum und der Kronenform unterschieden worden. Auf diese Weise kann man bei den **Stammhöhen** (i) > 15 m, (ii) 5-15 m, (iii) 2-5 m, (iv) < 2 m (aber mit deutlich ausgebildetem Stamm) und (v) 'stammlose' Palmen unterscheiden; bei der **Anzahl der Sprosse** pro Individuum (i) viel- (mehr als 10), (ii) wenig- (max. fünf) bzw. (iii) einstämmig; je nach **Stammdurchmesser** (i) dick- (über 15 cm Ø), (ii) dünnstämmig (weniger als 10 cm Ø) bzw. (iii) rohrartig (Durchmesser nur wenige mm) und schließlich bei der **Kronenform** in (i) schirmförmig, (ii) trichterig, (iii) kugelförmig, (iv) verlängert und (v) flächig unterscheiden. Im Untersuchungsgebiet werden die Palmen demnach in 27 unterschiedliche Wuchsformen unterteilt (vgl. Abb. 43).



Mauritia flexuosa und *Syagrus sancona* wachsen einstämmig und bilden kugelige Kronenformen aus. Die kugelige Form der Blattkrone scheint sich auf Palmen zu beschränken, die in stabilen Habitaten ungestört wachsen, wodurch die Sonderstellung dieses Typus innerhalb der Palmen unterstrichen wird.

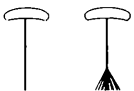


Hyospathe elegans zeigt als einzige Palme des Untersuchungsgebietes diese Wuchsform mit verlängerter Blattkrone, die durch gestreckte Internodien zustande kommt.

Die folgende Gruppe zeichnet sich durch schirmförmig ausgebreitete Blattkronen aus. Palmenarten mit dieser Kronenform sind sehr charakteristische Elemente offener und gestörter Bereiche bzw. des Unterwuchses dichter Primärwälder. Neben den einstämmig wachsenden Palmenarten mit trichterigen Blattkronen sind solche mit schirmförmigen im Untersuchungsgebiet am zweithäufigsten. Diese Kronenform zeichnet sich besonders durch den geringen Grad an gegenseitiger Überlappung der einzelnen Blätter untereinander aus.



Die großwüchsigen Palmen mit mächtigen Stämmen und Blättern, wie *Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* und *S. rostrata*, besitzen an der Stammbasis zudem kräftige Stelzwurzeln, die bis in eine Höhe von (0,5-) 2 (-4) m am Stamm gebildet werden können.



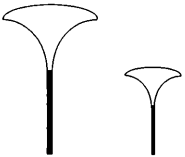
Palmenarten mit dieser Wuchsform, die maximal bis 15 m hoch werden, sind *Euterpe longevaginata*, *E. precatoria*, der Hybrid zwischen *Oenocarpus bataua* x *O. mapora*

und *Wettinia maynensis*. Bei dieser Gruppe fallen die geringen Stammdurchmesser auf. *Wettinia maynensis* besitzt, wie die oben genannten Arten der Tribus *Iriarteinae*, Stelzwurzeln an der Stammbasis und bevorzugt gleichfalls offene Vegetationstypen auf steileren Geländepartien.



Die beiden kleinwüchsigen Vertreter dieser Wuchsform, *Geonoma leptospadix* und *G. sp. nov.*, besiedeln den Unterwuchs des submontanen Regenwaldes an Stellen mit dichtem Kronenschluß und aufgelockertem Unterwuchs.

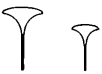
Bei einstämmig wachsenden Palmenarten ist die trichterige Form der Blattkronen der am weitesten verbreitete Typus:



Großwüchsige Arten, wie *Oenocarpus bataua* und *Attalea maripa* sind neben *Astrocaryum macrocalyx*, *Attalea sp.2* und *Welfia sp.* mit Stammhöhen von über 10 Metern recht häufig. Alle Arten besitzen Stämme mit großem Durchmesser (über 15 cm) und Blattkronen, die aus zahlreichen Blättern aufgebaut sind



Eine seltene Wuchsform betrifft Palmen mit geringer Wuchshöhe und großem Stammdurchmesser bzw. großen Blättern. Im Untersuchungsgebiet ist dies nur bei *Attalea sp. 1* der Fall, die in ihrer Höhenverbreitung auf das Tiefland beschränkt ist.



Auch niederwüchsige Palmenarten, die weniger als 3 m hohe und zudem nur sehr dünne Stämmchen ausbilden, zeigen häufig diese Wuchsform, z. B. *Chamaedorea pinna-tifrons*, *Geonoma dicranospadix* und *G. heinrichsiae*.

Besonderheiten in der Gruppe der einstämmig wachsenden Palmen sind Arten mit liegenden oder kurzen ('fehlenden') Stämmen.



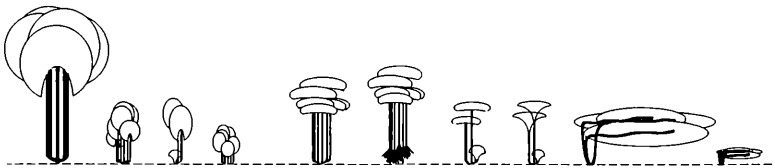
Palmenarten mit dieser Wuchsform sind *Elaeis oleifera* und *Phytelephas macrocarpa* (erstes Symbol) bzw. *Geonoma gracilis* (zweites Symbol). *Geonoma gracilis* zeigt die charakteristische Wuchsform erst in älteren Entwicklungsstadien und ist einer der wenigen Vertreter aus der Artengruppe um *Geonoma cuneata*, für welche dieser Habitus be-

kannt ist (WESSELS BOER 1968). *Elaeis oleifera* und *Phytelephas macrocarpa* sind hingegen sehr robuste Palmenarten mit dicken Stämmen und riesigen Blattkronen aus überhängenden Blättern, die sich bei ungestörtem Wachstum bis auf den Boden herabneigen (vgl. Abb. 20 a). In der Gattung *Phytelephas* ist dieser Habitus mit kriechenden bzw. am Boden liegenden Stämmen auch bei weiteren Arten anzutreffen (vgl. BARFOD 1991).



Stammlose Palmen treten in südamerikanischen Tieflandregenwäldern nicht selten auf und sind aus verschiedenen systematischen Gruppen bekannt (vgl. u.a. KAHN & GRANVILLE 1992). Großwüchsige, stammlose Palmenarten wie *Astrocaryum sociale* oder *Orbignya spectabilis* kommen im zentralen Amazonasbecken in teilweise überschwemmten Varzeawäldern recht häufig vor (vgl. KAHN & MILLÁN 1992). Im Untersuchungsgebiet sind diese Formen nicht vorhanden. Es kommen hingegen mehrere kleinwüchsige Palmenarten vor (*Aiphanes tessmannii*, *Geonoma acaulis*, *G. macrostachys* und *G. sp.*), die diese spezielle Wuchsform angenommen haben. Als einzige Palme des Untersuchungsgebietes besitzt *Geonoma acaulis* die Fähigkeit, ein Rhizom auszubilden, das etwa 10 cm lang werden kann.

4.35.2 Verzweigte Palmenarten (clusterbildende Palmen):



Die Anzahl der Sprosse ist bei mehrstämmig wachsenden Palmenarten sehr variabel. Sie schwankt zwischen 2-3 bei *Geonoma pycnostachys*, *G. sp. nov.* sowie *Hyospathe elegans* und mehr als 20 bei *Bactris simplicifrons* und *Geonoma juruana*. Dabei ist nicht immer klar, ob die Cluster von einem oder mehreren Keimlingen gebildet werden. In anderen Fällen können ganze Populationen aus Klonen einer Mutterpflanze durch Proliferation und anschließende Fragmentation der Sprosse entstehen, was durch KAHN & GRANVILLE (1992: 34) bei *Geonoma baculifera* gezeigt wurde.



Mehr oder weniger kugelige Blattkronen kommen bei mehrstämmig wachsenden Palmen sowohl bei hoch- als auch bei niederwüchsigen Arten vor. Die einzige hochwüchsige

Art des Untersuchungsgebietes mit dieser Wuchsform ist *Bactris gasipaes*, die häufig kultiviert wird bzw. aus der Kultur verwildert und durch menschlichen Einfluß im Aufkommen gefördert wird.



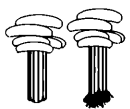
Eine zweite Palmenart, die eine ähnliche Wuchsform mit vielen Sprossen pro Cluster und annähernd kugeliger Blattkrone zeigt ist *Geonoma juruana*. Sie erreicht allerdings nur mehr Stammhöhen bis maximal 5 m und besiedelt den Unterwuchs in lichten, primären Wäldern und zudem manchmal auch gestörte Bereiche. Auffällig bei dieser Palmenart sind die zahlreichen Sprosse, die in einem Cluster zusammenstehen (es wurden z.T. mehr als 20 Sprosse gezählt).



Geonoma pycnostachys und beiden Sippen der *Hyospathe elegans* zeigen die wenigstämmige und niederwüchsige Wuchsform. Sie sind durch Blattkronen gekennzeichnet, die durch gestreckte Internodien verlängert werden. Alle drei Palmenarten sind Unterwuchsarten mit Stammhöhen von weniger als 3 m.



Wendlandiella gracilis und *Bactris simplicifrons* gehören zu den kleinsten Palmenarten des Untersuchungsgebietes. Die Wuchsform dieser beiden Palmen ist wiederum durch die etwas verlängerten Blattkronen und vor allem auch durch die sehr dünnen Sprosse geprägt. *Bactris simplicifrons* erscheint dabei aufgrund ihrer vielen Stämmchen eher als 'grasartige' Pflanze denn als Palme.



Mehrstämmig wachsende Palmenarten mit schirmförmigen Kronen sind nicht hochwüchsig, sondern erreichen allenfalls mittlere Höhe (z.B. *Oenocarpus mapora* und *Wettinia augusta*). *Wettinia augusta* besitzt im Unterschied zu *O. mapora* an der Stammbasis Stelzwurzeln.



Geonoma arundinacea bzw. *G. sp. nov.* werden nicht mehr als 2 m hoch und sind Elemente der untersten Schicht von primären Wäldern.



Für diese Wuchsform sind wenige Sprosse pro Cluster und trichterige Blattkronen charakteristisch. Allen Palmenarten, die diesem Typus folgen, sind aufgelichtet wirkende Blattkronen gemeinsam, die nur aus wenigen Blättern bestehen. Der verzweigte Wuchs mit trichteriger

Blattkronen sind besonders für *Geonoma lindeniana* charakteristisch. Diese Palmenart kommt in größeren Höhen des montanen Regenwaldes vor und besiedelt dort offene, instabile und oft gestörte Habitate in flachen bis steilen Lagen. Andere Palmenarten mit derselben Wuchsform, die sich aber durch einen robusteren Habitus von *Geonoma lindeniana* absetzen, sind *Bactris bifida*, *B. macroacanthos*, *B. monticola* und *B. sp.*



Die Lianen des Untersuchungsgebietes sind charakteristisch für die Tieflandwälder und durch *Desmoncus leptospadix*, *D. polyacanthos* und *D. sp. nov.* vertreten. Die Stammlängen sind in dieser Gruppe sehr unterschiedlich. Während *D. leptospadix* ausschließlich in den untersten Schichten des Unterwuchses vorkommt, gibt es bei *D. polyacanthos* sowohl Formen, die ebenfalls in diesen Schichten wachsen als auch solche, die bis in die Kronenregion vorstoßen. Für *D. sp. nov.* können die adulten Größenverhältnisse nicht angegeben werden, aber nach den Dimensionen, die schon junge Individuen zeigten, darf man annehmen, daß diese Art in submontanen Wäldern ebenfalls bis in die Kronenregion hinauf wächst.

4.3.5.3 Höhenverteilung der verschiedenen Wuchsformen

Ähnlich der Vertikalverteilung der Palmenarten zeigen auch die Wuchsformen entlang des Transekts (vgl. Abb. 34, S. 145) eine charakteristische Verteilung. Arten, die einstämmig wachsen und trichterige oder schirmförmige Blattkronen besitzen, zeigen eine besonders gleichmäßige Verteilung entlang des Transekts. Eine begrenzte Höhenverbreitung bestimmter Wuchsformen ist eher selten. Besonders bemerkenswert ist das abrupte Abnehmen der Anzahl von Arten mit clusterndem Habitus oberhalb des submontanen Regenwaldes (vgl. Tab. 5, Abb. 44 und 45).

Es verwundert nicht, daß im Tieflandregenwald neben der größten Artenvielfalt auch die mannigfaltigsten Wuchsformen auftreten (vgl. Tab. 5 und Abb. 44). Der Anteil von einstämmig wachsenden Palmenarten beträgt etwa 2/3 (63%), jener der verzweigten Palmenarten demnach etwa ein Drittel (37%). Den Hauptanteil bilden Arten mit Stammhöhen bzw. -längen von 2-5 m, also kleinwüchsigen Formen ($u_3 = 20\%$, $v_3 = 19\%$). Palmenarten, die weniger als 5 m hoch werden, machen zusammen einen Anteil von 60% der Wuchsformen im Tieflandregenwald aus. Besonders hervorzuheben sind im Tieflandregenwald aber auch die hochwüchsigen, dickstämmigen Palmenarten mit Stammhöhen über 15 m (z. B. *Attalea maripa*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua* und *Socratea exorrhiza*). Außerdem sind einige typische Wuchsformen bemerkenswert, wie die kurz- und dickstämmige *Attalea sp. 1* und Palmen mit

prostraten Stämmen (*Elaeis oleifera*, *Phytelephas macrocarpa* und *Geonoma gracilis*). Lianenförmig wachsende Palmen sind ebenfalls fast nur in den Tieflandwäldern vertreten, nur *Desmoncus* sp. nov. kommt noch in den unteren Bereichen des submontanen Regenwaldes vor.

Tab. 5: Verteilung der einstämmigen bzw. mehrstämmigen Palmen in den vier Vegetationszonen.

Tab. 5: Distribution of singlestemmed and clustered palm species within the four vegetation zones.

X = Stammhöhe bzw. -länge (height/length of the stem); **T** = Tieflandregenwald (lowland rain forest), **S** = submontaner Regenwald (submontane rain forest), **M** = montaner Regenwald (montane rain forest), **E** = Elfenwald (elfinforest), **Σ** = Anzahl der Arten mit dieser Wuchsform im gesamten Untersuchungsgebiet (number of species with this growth form in the whole investigation area).

X	einstämmige Palmen					mehrstämmige Palmen			
	> 15 m	5 - 15 m	2 - 5 m	< 2 m	stammlos	> 15 m	5 - 15 m	2 - 5 m	< 2 m
T	5	7	7	4	2	2	3	7	5
S	4	2	2	1	3	1	2	6	3
M	2	4	1	1	1			2	2
E				1					
Σ	7	11	8	6	4	3	3	11	7

Im submontanen Regenwald werden trotz einer deutlich geringeren Artenzahl (vgl. Kap. 4.2.3.1) noch alle wichtigen Wuchsformen vorgefunden, lediglich Palmen mit prostraten Stämmen fallen in dieser Vegetationsstufe aus. Die Anteile der ein- bzw. mehrstämmig wachsende Palmenarten sind im submontanen Regenwald wiederum ähnlich verteilt wie im Tiefland, wobei eine Zunahme von mehrstämmig und kleinwüchsigen Palmenarten auffällt. Der prozentuale Anteil von einstämmigen gegenüber mehrstämmigen Palmenarten ist in dieser Vegetationszone annähernd gleich ($u = 52\%$, $v = 48\%$). Mehrstämmige Palmenarten von 2-5 m Stammlänge sind mit 28% Anteil am häufigsten vertreten. Insgesamt nehmen die kleinwüchsigen Palmenarten (mit Stammhöhen < 5 m) ähnlich wie im Tieflandregenwald nahezu zwei Drittel (62%) ein.

Im montanen Regenwald können, allein aufgrund der geringen Artenzahl, nur mehr beschränkt viele Wuchsformen ausgebildet werden. Das Verhältnis von ein zu mehrstämmigen Arten ist deutlich zugunsten der einstämmigen Palmen verschoben ($u = 80\%$, $v = 20\%$). In dieser Vegetationsstufe treten großwüchsige und einstämmige Palmenarten, mit Stammhöhen von mehr als 5 m in den Vordergrund und machen zusammen etwa zwei Drittel (60%) aller Wuchsformen aus. Weiters ist der starke Rückgang der vielstämmig wachsenden Palmen oberhalb des submontanen Regenwaldes bemerkenswert, es kommen hier nur mehr zwei Arten mit dieser Wuchsform vor.

Wuchsformen der Palmen

Die einzige Palme des E l f e n w a l d e s ist einstämmig und kleinwüchsig.

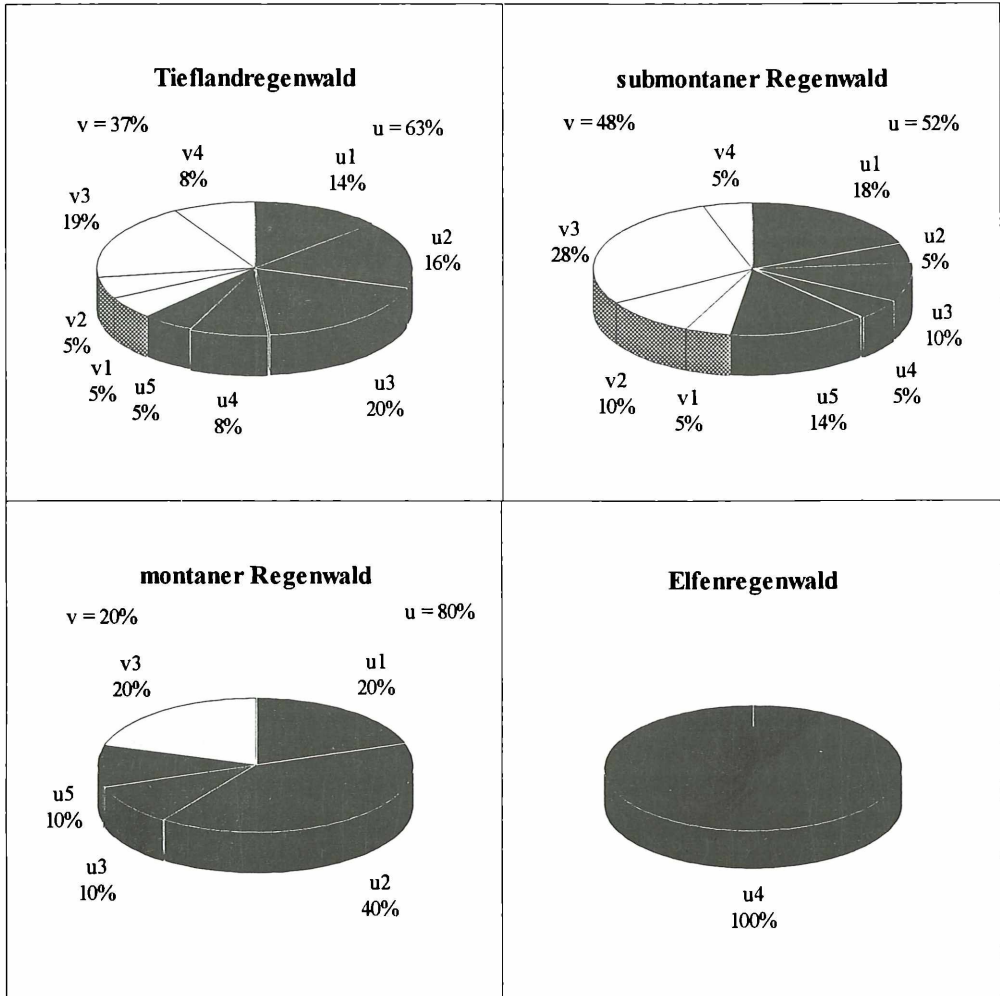


Abb. 44: Relative Verteilung der Wuchsformtypen in den vier Vegetationszonen.

Fig. 44: Proportion of the growth forms of palms within the four vegetation zones.

u = einstämmig wachsende Palmen (singlestemmed palms), v: mehrstämmig wachsende Palmen (clustered palms); die Ziffern 1-5 beziehen sich dabei auf die Stammhöhen (numbers 1 to 5 stand for stem height);

1: > 15 m, 2: 5 - 15 m, 3: 2 - 5 m, 4: < 2 m, 5: Stamm fehlt oder unterirdisch (stem absent or subterraneous).

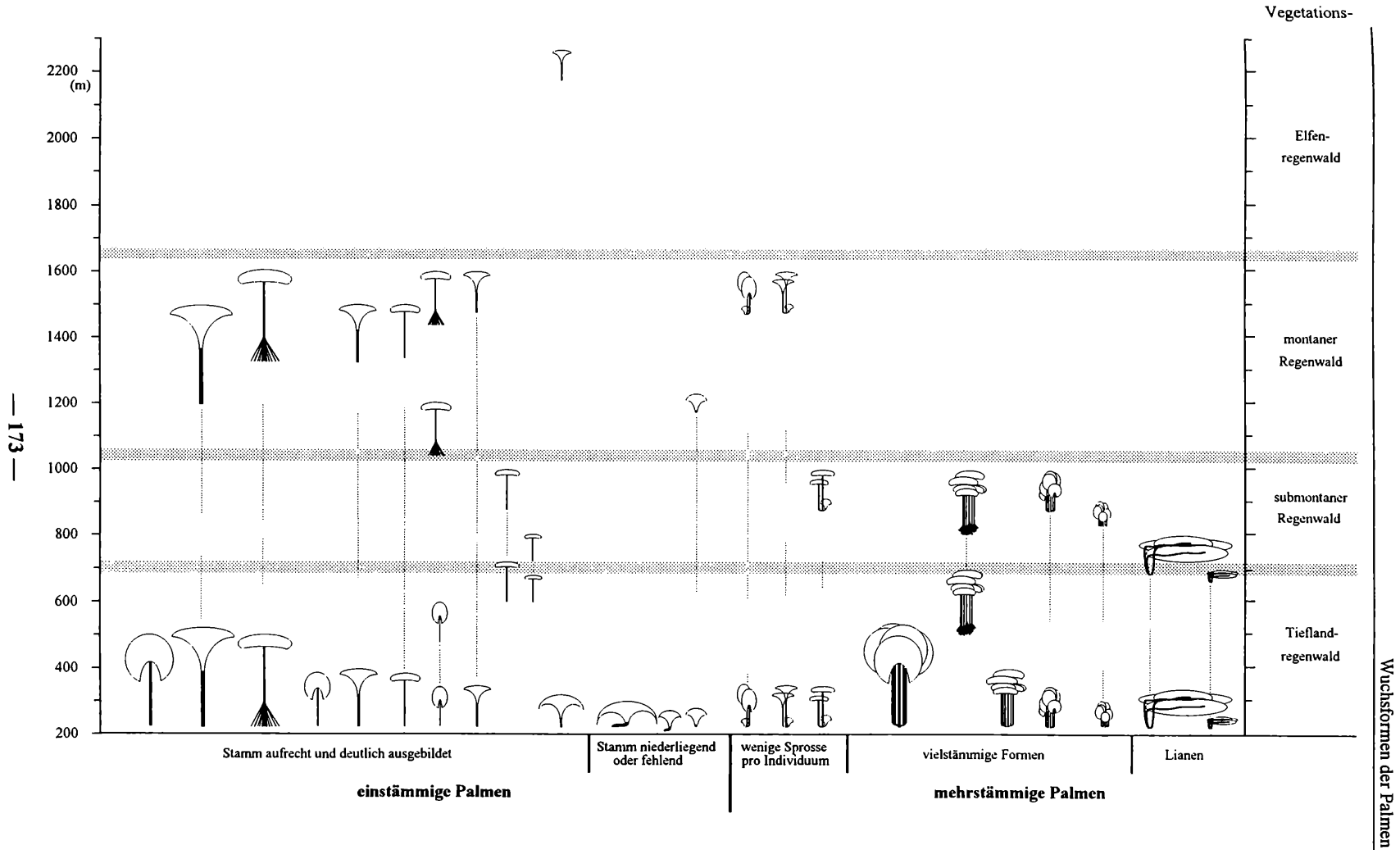


Abb. 45: Vertikalverteilung der Wuchsfornentypen der Palmen im Untersuchungsgebiet. Näheres zu den einzelnen graphischen Darstellungen der Palmen im Text.
Fig. 45: Vertical distribution of the growth forms of the palms. For details on the graphic symbols of the growth forms see text.

Besondere Aspekte in der Höhenverteilung der Wuchsformen

Eine spezielle Wuchsform stellen die Palmenarten mit Stelzwurzeln an der Stammbasis dar. Sie treten vom Tiefland (*Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia augusta*) bis in den montanen Regenwald auf (*Dictyocaryum lamarckianum*, *W. maynensis*). Hinsichtlich der Kronenformen ist die größte Variationsbreite wiederum im Tieflandregenwald anzutreffen. Es sind alle Formen (kugelig, verlängert rundlich, trichterig, schirmförmig, flächig) vorhanden. Am eindrucksvollsten sind die weit ausladenden Kronen von *Attalea*-Arten und *Phytelephas macrocarpa* mit einem Durchmesser von bis zu 20 m. Ein erstaunliches Ergebnis ist, was die Kronenformen der Palmen betrifft, daß im montanen Regenwald vor allem Arten mit trichterigen und schirmförmigen Kronen auftreten, während die dikotylen Bäume dieser Vegetationsstufe sich durch beinahe einheitliche, kugelige Kronenformen auszeichnen (vgl. Kap. 1.7.3.3, Vegetation des Untersuchungsgebietes). Vermutlich können Palmen wegen der besonderen Konstruktion der Blätter (vgl. TOMLINSON 1990) der mechanischen Beanspruchung durch den Wind besser widerstehen als Dikotyle.

4.3.5.5 HD-Werte (Verhältnis Stammlänge zu -durchmesser) der Palmenarten

Die Verteilung der HD-Werte ist dadurch gekennzeichnet, daß die Palmenstämme wegen des Fehlens eines sekundären Dickenwachstums mit zunehmender Länge nicht an Durchmesser gewinnen und sich somit die HD-Werte während des Höhenwachstums rasch verkleinern. Das wirkt sich auf die mechanischen Eigenschaften insofern aus, daß junge Individuen großwüchsiger Palmenarten mechanisch "überproportioniert" sind, mit zunehmender Stammlänge aber immer instabiler werden (vgl. u.a. TOMLINSON 1990: 164).

Die HD-Werte der Palmenarten aus dem Untersuchungsgebiet sind in Abb. 46 dargestellt. Es lassen sich dabei drei Hauptgruppen von Arten deutlich unterscheiden. Die Mehrzahl der Arten (HD-Wert: 40-320) wird durch zwei Zäsuren von den abgeleiteten Formen getrennt. Der erste Einschnitt liegt bei HD-Werten zwischen 15 und 40 und trennt die 'stammlosen' bzw. kurzstämmigen Palmen von den übrigen Wuchsformen ab. Diese erste Gruppe umfaßt Palmenarten mit Werten zwischen 0,5 und 15, wobei der absolute Stammdurchmesser keine große Rolle bei den HD-Werten spielt. Die robusteren Palmen haben allerdings zumeist höhere HD-Werte: *Elaeis oleifera* und *Phytelephas macrocarpa*, beide mit einem Durchmesser von etwa 30 cm, besitzen HD-Werte von 12-14 bzw. 5-7. Die kleineren Palmen (z.B. *Aiphanes tessmannii*, *Geonoma acaulis*), mit einem Durchmesser der großteils unterirdischen Sprosse von 1 bzw. 5 cm und den daraus resultierenden HD-Werten von 2-3 bzw. 0,5-2,5 liegen darunter. Die

Hauptmenge der Palmen (HD-Werte: 50-300) verteilen sich annähernd gleichmäßig. Dabei liegen Arten mit robustem Habitus (dickstämmige Formen, z.B. *Attalea maripa*, *A. sp.1*, *A. sp.2*, *Bactris gasipaes*, *Oenocarpus bataua* und *Welfia sp.*, im unteren Bereich [HD-Werte: (40-) 65-80]. Im weiteren Verlauf (HD-Werte: 100-170) kommen dann sowohl hoch- als auch niederwüchsige Palmenarten hinzu. In der Verteilung etwas abgesetzt sind Palmen mit HD-Werten oberhalb von 200 (z.B. *Bactris simplicifrons*, *Geonoma lindeniana*, *G. pycnostachys* und *G. sp. nov.*), die vor allem Palmen aus der Unterwuchsschicht der Wälder umfaßt.

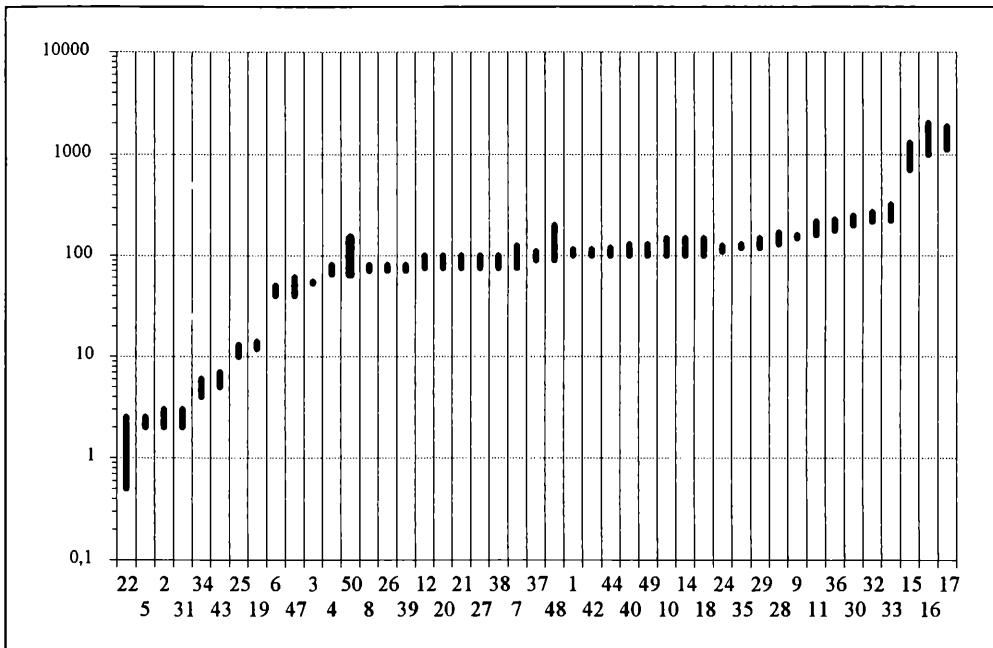


Abb. 46: HD-Werte der Palmenarten (Ordinate ist logarithmisch unterteilt). Die Gattungen bzw. Arten sind in der folgenden Liste mit den jeweils ersten drei Buchstaben wiedergegeben (vgl. Anhang 3).

Fig. 46: HD-figures of the palm species (ordinate at logarithmic scale). Entries are listed with the first three letters of the genus and species respectively (cf. appendix 3).

1 - *Aip acu*; 2 - *Aip tes*; 3 - *Ast mac*; 4 - *Att mar*; 5 - *Att sp. 1*; 6 - *Att sp. 2*; 7 - *Bac bif*; 8 - *Bac gas*; 9 - *Bac mac*; 10 - *Bac mon*; 11 - *Bac sim*; 12 - *Bac sp.*; 13 - *Cha pin*; 14 - *Che ule*; 15 - *Des lep*; 16 - *Des pol*; 17 - *Des sp. nov.*; 18 - *Dic lam*; 19 - *Ela ole*; 20 - *Eut lon*; 21 - *Eut pre*; 22 - *Geo aca*; 23 - *Geo arv*; 24 - *Geo dic*; 25 - *Geo gra*; 26 - *Geo hei*; 27 - *Geo int*; 28 - *Geo jur*; 29 - *Geo lep*; 30 - *Geo lin*; 31 - *Geo mac*; 32 - *Geo pyc*; 33 - *Geo sp.*; 34 - *Geo sp.nov.*; 35 - *Hyo ele(1)*; 36 - *Hyo ele(2)*; 37 - *Iri del*; 38 - *Mau fle*; 39 - *Oen bat*; 40 - *Oen map*; 41 - *Oen bat x Oen map*; 42 - *Pho syn*; 43 - *Phy mac*; 44 - *Soc exo*; 45 - *Soc ros*; 46 - *Sya san*; 47 - *Wel sp.*; 48 - *Wen gra*; 49 - *Wet aug*; 50 - *Wet may*.

Der zweite Einschnitt im Diagramm liegt zwischen HD-Werten von 350-700. Hier erfolgt der Wechsel von Palmenarten mit selbsttragenden Stämmen zu lianenartigen Vertretern (*Desmoncus leptospadix*, *D. polyacanthos* und *D. sp. nov.*, HD-Werte: 700-2000).

Wuchsformen der Palmen

Die HD-Werte trennen somit die bereits habituell gut unterscheidbaren 'Lebensformen' innerhalb der Palmen gegeneinander ab. Auffälligerweise liefert die Verteilung der HD-Werte eine ähnliche, wenn auch nicht ganz deckungsgleiche Gruppierung der Palmen, wie sie durch DRUDE (1887) mit der Bezeichnung der verschiedenen Stammtypen vorgenommen wurde.

4.4 Vegetationsaufnahmen

Es wurden zwei Vegetationsaufnahmen palmenreicher Bestände in unterschiedlicher Höhenlage durchgeführt, um sowohl die Unterschiede in der Artengarnitur und den Wuchsformen der Palmen als auch die Beteiligung von Bäumen am Aufbau der Waldstruktur in gleich großen Untersuchungsflächen darzustellen. Die beiden Flächen wurden ausgewählt, weil sie eine große Zahl unterschiedlicher Arten von Palmen, einen hohen Individuenreichtum, unterschiedliche Altersklassen von Palmen und verschiedenste Wuchsformen enthielten.

4.4.1 PLOT 1 (Abb. 47, 48 und 49-52)

Die erste Vegetationsaufnahme wurde etwa 700 m SSE der biologischen Station Panguana neben einem Weg erhoben. Sie liegt im Tieflandregenwald auf 280 m Seehöhe. Die Kronenschicht des Waldes erreicht eine Höhe von etwa 40 m und ist etwa 10 m dick. Das Kronendach ist geschlossen, direkte Sonneneinstrahlung trifft nur an wenigen Stellen auf den Boden (Lichtflecken). Der Unterwuchs ist innerhalb dieser Untersuchungsfläche nur spärlich ausgebildet und artenarm.

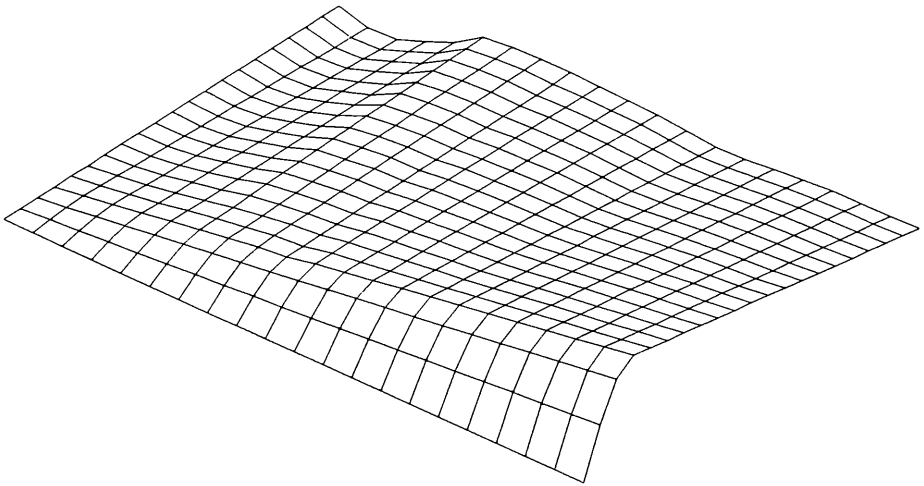


Abb. 47: Oberflächengestalt der Vegetationsaufnahme 1; Rastergröße 1 x 1 m.

Fig. 47: Relief of vegetation plot 1; gridnet 1 x 1 m.

Der Boden besteht aus braunem Latosol, an manchen Stellen sind kleinflächig sandige Ablagerungen eingestreut. Die Bodenoberfläche ist schwach wellig und fällt nach SE gleichmäßig in Richtung eines kleinen Baches hin ab. Der maximale Höhenunterschied beträgt nur etwa 1,2 m, das größte Gefälle beträgt etwa 30 cm auf 1 m.

Vegetationsaufnahmen

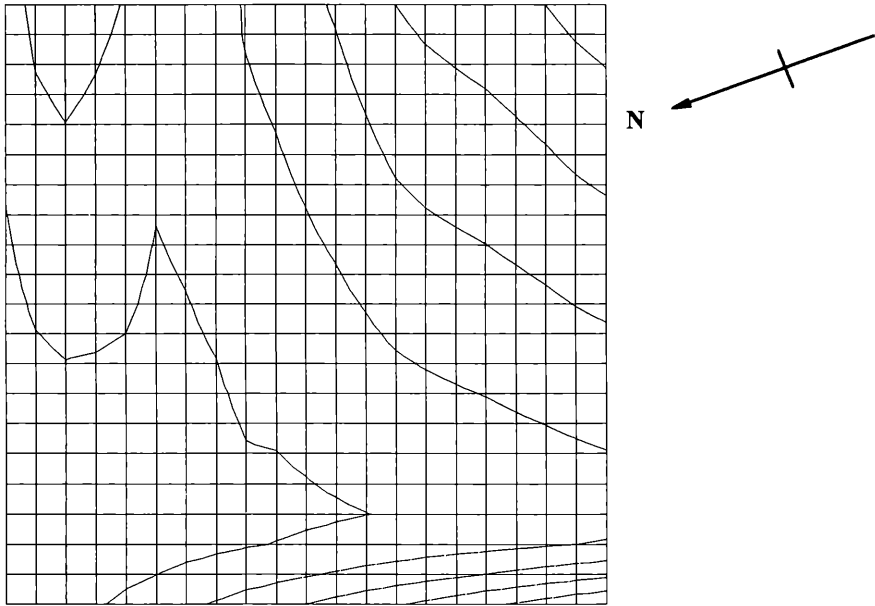


Abb. 48: Aufsicht auf Plot 1 und seine geographische Ausrichtung; Höhengichtlinien im Abstand von 20 cm.

Fig. 48: Horizontal projection of plot 1 and geographic orientation; contour lines: 20 cm.

Die nächstgelegene Wasserstelle befindet sich in etwa östlicher Richtung und einem Abstand von etwa 30 m unterhalb des Plots in Form eines kleinen Rinnsales in einem seichten Tälchen. Zur Zeit der Aufnahme (August 1988) war es allerdings trockengefallen. Der Río Yuyapichis liegt etwa 700 m Luftlinie in NNW Richtung.

In Plot 1 kamen 7 Palmenarten vor: *Astrocaryum macrocalyx*, *Geonoma gracilis*, *Euterpe precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus bataua*, *O. mapora* und *Socratea exorrhiza*. Die Anzahl der Keimlinge betrug 38, die von 5 Arten (*E. precatoria*, *G. gracilis*, *I. deltoidea*, *O. bataua*, *O. mapora*) stammten. Von 6 Arten (*A. macrocalyx*, *E. precatoria*, *G. gracilis*, *I. deltoidea*, *O. mapora*, *S. exorrhiza*) wurden insgesamt 27 Jungpflanzen gefunden, die geringste Zahl erreichten die adulten Palmen: insgesamt 10 Individuen von *E. precatoria*, *G. gracilis* und *O. mapora*. Die Anzahl der dikotylen Bäume mit einem DBH ≥ 10 cm betrug 25 (2 Bäume standen direkt nebeneinander und sind in Abb. 49 durch nur ein Kästchen repräsentiert).

Verteilung aller aufgenommenen Pflanzen in Plot 1 (Abb. 49)

Die Verteilung aller aufgenommenen Pflanzen (alle Palmen und Bäume über 10 cm DBH) ist in Plot 1 annähernd gleichmäßig. Betrachtet man nur die Verteilung der Bäume im Diagramm (Abb. 49), so fällt auf, daß sich ein 'baumloser' Streifen vom zweiten Feld am linken vorderen Rand nach rechts oben durch die Aufnahmefläche zieht. Diese Lücke deckt sich mit einer seichten Senke und wird von Palmen, besonders juvenilen Pflanzen (Abb. 51) und von Keimlingen genutzt. Palmenkeimlinge sind nahezu gleichmäßig über die gesamte Untersuchungsfläche verteilt (vgl. Abb. 50), sie fehlen allerdings in drei Feldern vollständig und sind in zwei weiteren Feldern nur durch jeweils ein Individuum vertreten. In den meisten Fällen sind Keimlinge nicht in unmittelbarer Umgebung von adulten Individuen derselben Art zu finden sondern wachsen in einiger Distanz, vielfach sind aber mehrere Keimlinge einer Art zusammen anzutreffen ('clumped distribution').

Verteilung der einzelnen Palmenarten in Plot 1 (Abb. 49-52)

Geonoma gracilis bildet eine annähernd gleichmäßig über die gesamte Untersuchungsfläche verteilte Population (vgl. Abb. 49) und stellt neben *Oenocarpus mapora* die häufigste Palmenart dieses Vegetationsplots dar. 4 adulten stehen 11 juvenile Individuen und 9 Keimlinge gegenüber. In einem Grundfeld (im rechten oberen Viertel) wachsen direkt neben einem adulten Individuum zwei juvenile Pflanzen, ansonsten sind die einzelnen Pflanzen durch Abstände zwischen 0,5 und 4 m voneinander getrennt, die vier adulten Exemplare stehen mindestens 3 m voneinander entfernt. Keimlinge und juvenile Pflanzen treten nicht lokal gehäuft auf, sondern verteilen sich nahezu regelmäßig in der Untersuchungsfläche.

Oenocarpus mapora ist in diesem Plot in der 'subcanopy'-Schicht die vorherrschende Palme. Adulte Exemplare stehen in einer nahezu geraden Linie entlang des niederen Rückens im SE der oben genannten Senke, der annähernd in Ost-West Richtung verläuft (vgl. Abb. 48) und durch gute Drainage auf mit Sand untermischten Untergrund gekennzeichnet wird. Die meisten Keimlinge und Jungpflanzen treten in der näheren Umgebung der 'Eltern' auf und sind in der unteren Hälfte des Plots deutlich angehäuft. 4 adulte Individuen stehen 2 Juvenilen und 11 Keimlingen gegenüber. Die Überlebensrate der Keimlinge und somit die Verjüngung ist wahrscheinlich gering.

Euterpe precatoria gehört neben *Oenocarpus mapora* ebenfalls der unteren Kronenschicht an. Diese *Euterpe*-Art ist ähnlich häufig wie *O. mapora*, wächst aber im Gegensatz zu ihr in den

Vegetationsaufnahmen

etwas feuchteren Stellen des Plots (vgl. Abb. 48). Die Alterszusammensetzung zeigt 2 Adulte, 6 Juvenile und 7 Keimlinge, wobei letztere um die Elternpflanzen gehäuft auftreten.

Iriartea deltoidea zeigt eine ähnliche Verteilung wie *Euterpe precatoria*, kommt allerdings an den helleren Stellen häufiger auf und verdrängt anscheinend durch die großflächigen, deltoiden Blattfiedern den aufkommenden Unterwuchs. Im Plot ist diese Art durch 10 Keimlinge und 2 juvenile Pflanzen vertreten.

Astrocaryum macrocalyx (2 Juvenile), *Socratea exorrhiza* (4 Juvenile) und *Oenocarpus bataua* (ein Keimling) sind in Plot 1 selten. Auffällig ist dabei, daß *Astrocaryum macrocalyx* und *Socratea exorrhiza* in der bereits oben erwähnten kleinen Senke vorkommen, was eine gewisse Abhängigkeit von genügender Bodenfeuchtigkeit vermuten läßt.

Palmen der verschiedenen Schichten des Waldes in Plot 1

An U n t e r w u c h s p a l m e n ist in Plot 1 nur *Geonoma gracilis* vorhanden. Die adulten Individuen dieser Art verteilen sich über die gesamte Aufnahmefläche und die Population zeigt eine gute Verjüngung, mit einer guten Durchmischung von Adulten, Juvenilen und Keimlingen. Ein Vergleich der Bestände von Unterwuchspalmen mit solchen der unteren Kronenschicht ('subcanopy'), vor allem *Oenocarpus mapora*, zeigt, daß sich besonders unter den schirmförmig ausgebreiteten Blättern der adulten Individuen von *O. mapora* und *E. precatoria* kaum Unterwuchs bildet und die Population von *Geonoma gracilis* auf Lücke mit ihnen stehen. Es fällt auf, daß Palmenarten, die bis in die Kronenschicht des Waldes vordringen könnten, nur durch juvenile Individuen bzw. Keimlinge vertreten sind. Es erscheint daher denkbar, daß sie in starker Konkurrenz zum Verjüngungswuchs der 'subcanopy'- und Unterwuchspalmen stehen, die diesen Plot dominieren.

Abb. 49: Verteilung aller Palmen (Keimlinge, juvenile und adulte Pflanzen) und Bäume (DBH ≥ 10 cm) in Plot 1.

Fig. 49: Allotment of all palms (seedlings, juveniles and adults) and trees (DBH ≥ 10 cm) in plot 1.

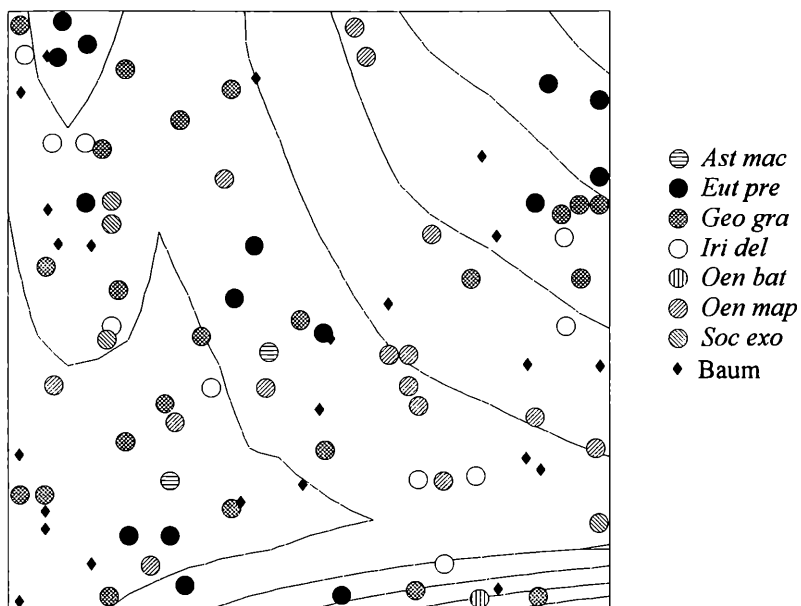


Abb. 50: Verteilung der Palmenkeimlinge in Plot 1.

Fig. 50: Allotment of the palmseedlings in plot 1.

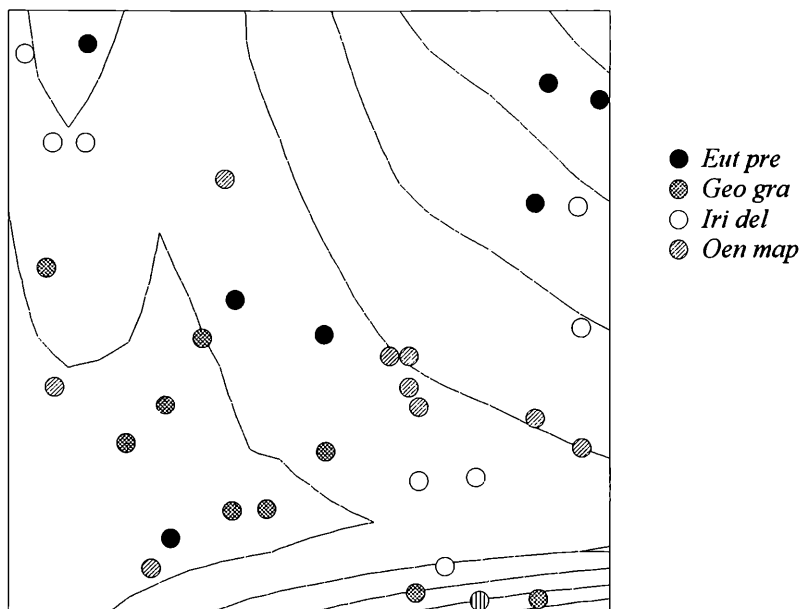


Fig. 51: Allotment of the juvenile palms in plot 1.

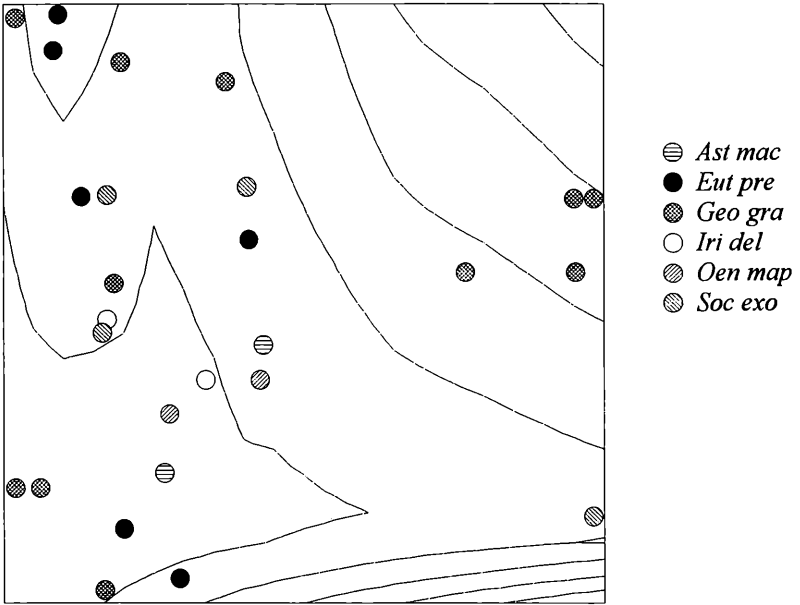
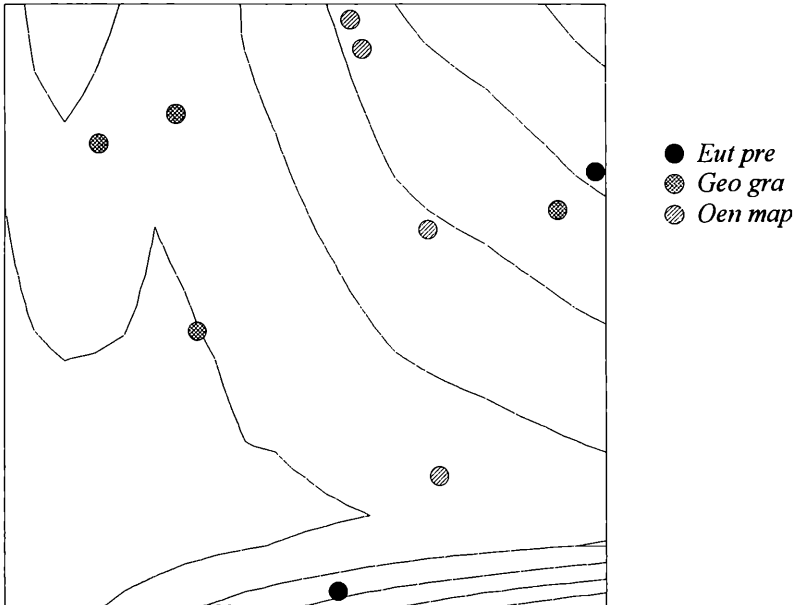


Abb. 52: Verteilung der adulten Palmen in Plot 1.

Fig. 52: Allotment of the adult palms in plot 1.



4.4.2 PLOT 2 (Abb. 53, 54 und 55-58)

Der zweite Plot wurde knapp unterhalb des Sira-Lagers aufgenommen und liegt neben dem Aufstiegsweg zum Camp. Die Untersuchungsfläche befindet sich schon im Bereich des submontanen Regenwaldes in einer Höhe von 790 m. Die Kronenschicht beginnt ab etwa 15-20 m, ist 10-15 m dick und recht lückig, sodaß immer wieder kleinere Flecken des Bodens direkte Sonnenbestrahlung erhalten. Der Unterwuchs ist mehr oder weniger dicht und setzt sich aus auffällig vielen Keimlingen und Jungpflanzen zusammen.

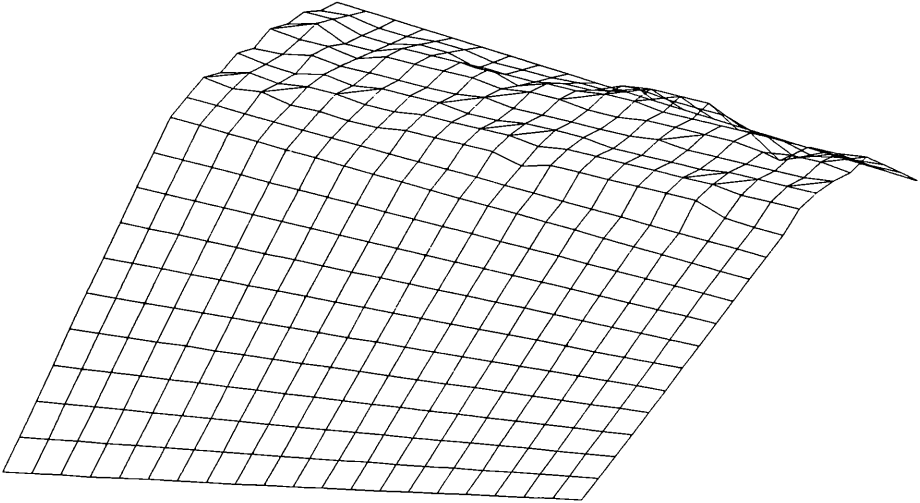


Abb. 53: Oberflächengestalt von Plot 2, Rastergröße 1 x 1 m.

Fig. 53: Relief of vegetation plot 2; gridnet 1 x 1 m.

Der Boden besteht aus hellem, gelblich-braunem Latosol, dem eine Schicht alter, teilweise humos verwitterter Laubstreu aufliegt. Die Bodenoberfläche fällt sowohl nach NW als auch nach NE recht stark ab, der Höhenunterschied beträgt bis zu 3,3 m, mit einer maximalen Neigung von 50 cm auf 1 m.

Die nächstgelegenen, permanent wasserführenden Bäche befinden sich in ONO Richtung in einer Entfernung von ca. 150 m von der Aufnahmefläche und verlaufen in Richtung SW und O (der Weg, an dem der Plot liegt, verläuft auf einem kleinen Rücken, der eine Wasserscheide zwischen den beiden Bächen bildet).

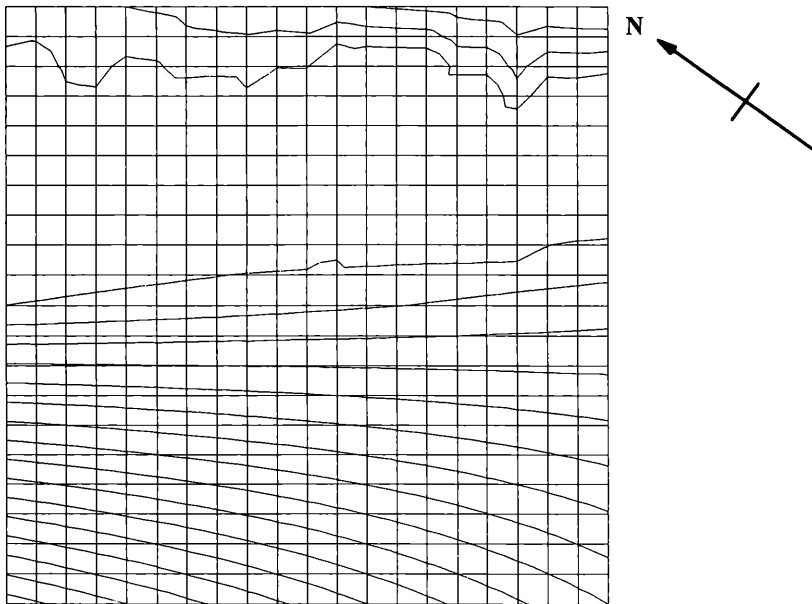


Abb. 54: Aufsicht auf Plot 2 und seine geographische Ausrichtung; Höhengichtlinien im Abstand von 20 cm.

Fig. 54: Horizontal projection of plot 2 and geographic orientation; contour lines: 20 cm.

In Plot 2 wurden 8 Palmenarten gefunden: *Bactris simplicifrons*, *B. sp.*, *Geonoma interrupta*, *G. juruana*, *Oenocarpus bataua*, *Pholidostachys synanthera*, *Socratea rostrata* und *Wettinia augusta*. Davon waren 5 Arten (*G. interrupta*, *G. juruana*, *P. synanthera*, *S. rostrata*, *W. augusta*) durch zusammen 90 Keimlinge repräsentiert (vgl. Abb. 56). Die 36 in das Raster eingetragenen Kästchen repräsentieren in den meisten Fällen mehrere Keimlinge einer Art. Von *Geonoma* spp. und *P. synanthera* sind insgesamt 36, von *S. rostrata* 5 und von *W. augusta* 49 Pflänzchen innerhalb der Untersuchungsfläche gezählt worden. Die Keimlinge der nächstverwandten Gattungen *Geonoma* und *Pholidostachys* können wegen der Ähnlichkeit ihrer Eophylle im Feld nicht unterschieden werden. Sie sind deshalb gemeinsam aufgenommen worden und in den Abbildungen 56 und 57 mit einem eigenen Symbol versehen worden. Die Gesamtzahl von 55 Jungpflanzen gehörte zu allen 8 in der Vegetationsaufnahme vertretenen Palmenarten (*B. simplicifrons*, *B. sp.*, *G. interrupta*, *G. juruana*, *O. bataua*, *P. synanthera*, *S. rostrata*, *W. augusta*). Im Plot waren insgesamt 18 adulte Palmen aus 5 Arten vorhanden (*B. simplicifrons*, *B. sp.*, *G. interrupta*, *G. juruana*, *W. augusta*). Die Anzahl der dikotylen Bäume mit DBH ≥ 10 cm betrug 39.

Verteilung aller aufgenommenen Pflanzen in Plot 2 (Abb. 55)

Die Verteilung aller Pflanzen aus Plot 2 ist ähnlich gleichmäßig wie in Plot 1, aber die Individuenzahl ist doppelt so groß. Wiederum ist ein Streifen von fast baumloser Vegetation vorhanden, diesmal nicht in einer Senke sondern auf einem etwa 5 m breiten, flachen Rücken, in der oberen Hälfte der graphischen Darstellung (vgl. Abb. 54 bzw 55). Ansonsten verteilen sich die Bäume über die gesamte Aufnahmefläche, wobei gelegentlich mehrere Bäume direkt nebeneinander stehen. Mit einer Ausnahme, bei der jeglicher Palmenbewuchs fehlt, sind alle Grundfelder annähernd gleichmäßig mit Palmen besetzt. Dieser Plot wird vor allem von *Wettinia augusta* dominiert, die etwa die Hälfte aller im Plot wachsenden Palmen-Individuen stellt.

Verteilung der einzelnen Palmenarten in Plot 2 (Abb. 55-58)

Bactris simplicifrons ist die kleinste Palme des Plots. Sie erreicht Wuchshöhen von nur etwa 1,3 m und zählt somit zur bodennahen Unterwuchsschicht. Diese Palmenart ist im Plot eher lückig verteilt, aber durch 5 adulte Individuen gegenüber 3 Jungpflanzen vertreten. Erstaunlicherweise wurden von dieser und der zweiten *Bactris*-Art im Plot keine Keimlinge gefunden (die an der Bestachelung der Blattscheiden bzw. Fiederränder, welche bereits an den Eophylle vorhanden ist, leicht zu erkennen wären). Der Fruchtansatz ist meist sehr gering, wie es auch bei anderen außerhalb des Plots gefundenen Individuen zu beobachten war, und die ährigen Blütenstände tragen überdies nur etwa 10 weibliche Blüten.

Bactris sp. kommt ausschließlich in der westlichen Hälfte des Plots (rechte Hälfte der Abb. 55) vor und ist durch 3 adulte und 11 juvenile Individuen vertreten, deren Vorkommen sich weitgehend auf den oberen, ebenen Rand des Plots beschränkt.

Geonoma interrupta ist eine der einstämmig wachsenden Palmenarten des Plots. Sie erreicht nur geringe Wuchshöhen (bis 5 m) und gehört damit dem Unterwuchs an. Von dieser Art befinden sich 1 adultes und 7 juvenile Individuen im Plot. Die Verteilung ist locker, in den rechten unteren Grundfeldern aber etwas dichter.

Geonoma juruana besitzt mit 7 juvenilen und einem adulten, mehrstämmig wachsenden Individuum dieselbe Anzahl von Pflanzen innerhalb der Untersuchungsfläche wie *G. interrupta*. Fast alle Individuen stehen im Kreis um 4 adulte Cluster von *Wettinia augusta* im Zentrum des Plots (vgl. Abb. 55, 56 und 58). Außerhalb des Plots wurde diese *Geonoma*-Art gehäuft an geeigneten Stellen mit leicht sandigem Untergrund gefunden. Im Plot wird sie von vergleichbar gut drainierten Stellen durch *Wettinia augusta* weitgehend verdrängt.

Vegetationsaufnahmen

Pholidostachys synanthera ist ausschließlich durch Jungpflanzen vertreten, die in der gesamten Untersuchungsfläche vorkommen, aber den flachen Abschnitt im unteren Drittel des Plots meiden.

Die bei weitem häufigste Palmenart in Plot 2 ist *Wettinia augusta*, die auch außerhalb der Vegetationsaufnahme stellenweise dominieren kann (vgl. Kap. 1.7.3.2, Vegetation des Untersuchungsgebietes). Sie weist einen ähnlichen Habitus wie *O. mapora* auf und gehört ebenfalls der unteren Kronenschicht an (vgl. Kap. 4.3, Wuchsformen der Palmen). In der Fläche von 400 m² wurden 49 Keimlinge, 12 juvenile und 8 adulte Pflanzen aufgenommen. Viele Keimlinge kommen in unmittelbarer Nähe zur Elternpflanze auf und sind häufig in kleineren Keimlingschwärmen (bis zu 7 Pflänzchen) anzutreffen. Jungpflanzen haben hingegen gewöhnlich einen größeren Abstand zu adulten (vgl. Abb. 55).

Socratea rostrata gehört mit *Oenocarpus bataua* zu den seltenen Palmen des Plots. Beide sind nur durch 2 juvenile und 5 Keimlinge bzw. 2 juvenile Pflanzen im Plot vertreten.

Abb. 55: Verteilung aller Palmen (Keimlinge, juvenile und adulte Pflanzen) und Bäume (DBH ≥ 10 cm) in Plot 2.

Fig. 55: Allotment of all palms (seedlings, juveniles and adults) and trees (DBH ≥ 10 cm) in plot 2.

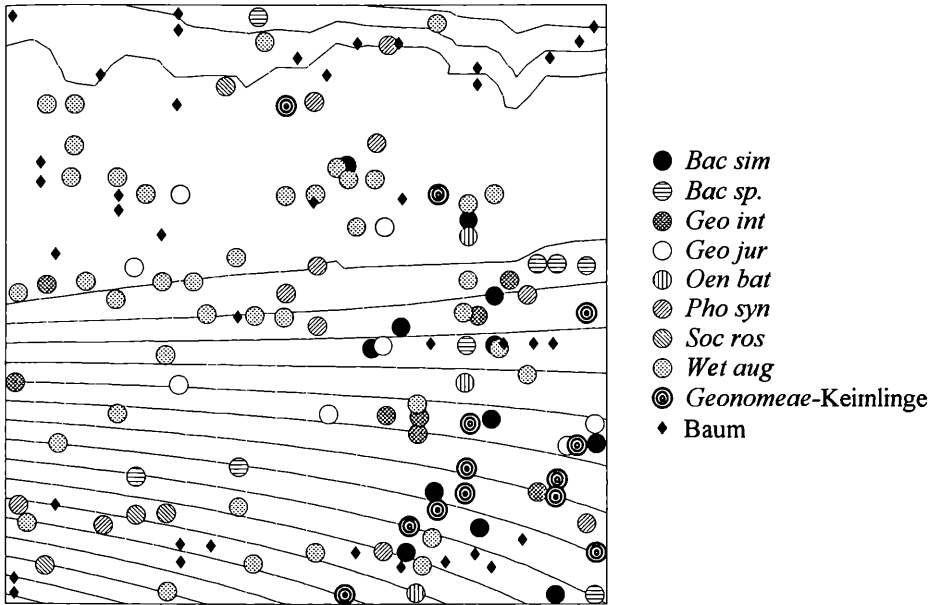


Abb. 56: Verteilung der Palmenkeimlinge in Plot 2.

Fig. 56: Allotment of the palmseedlings in plot 2.

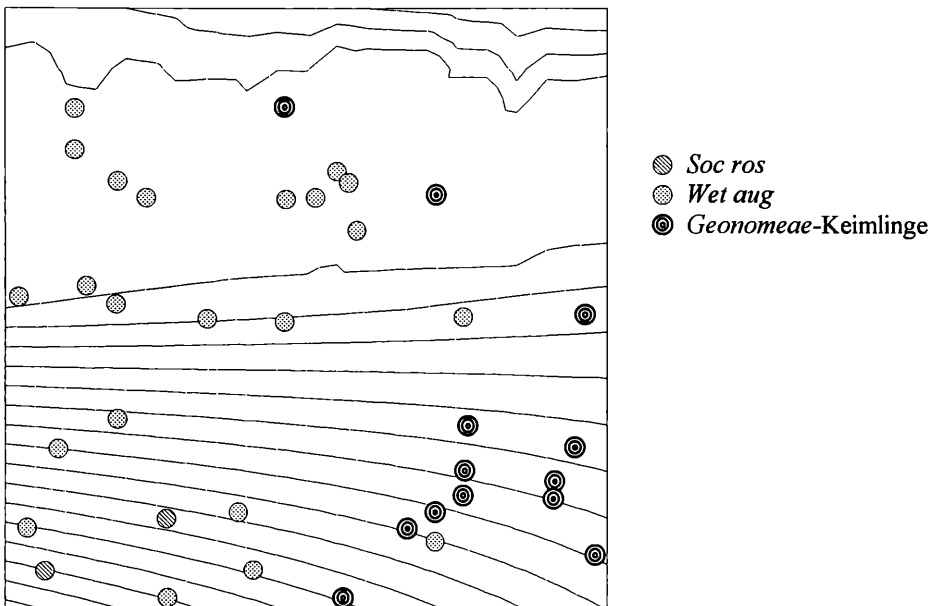


Fig. 57: Allotment of the juvenile palms in plot 2.

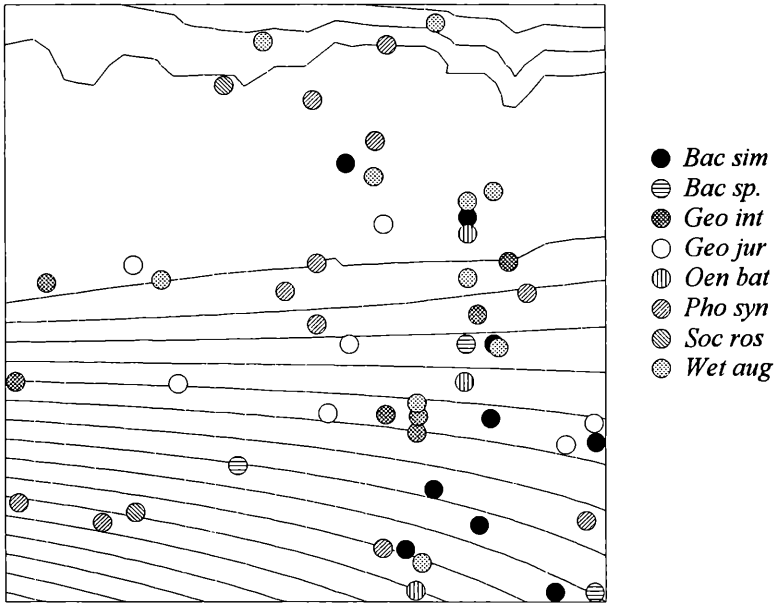
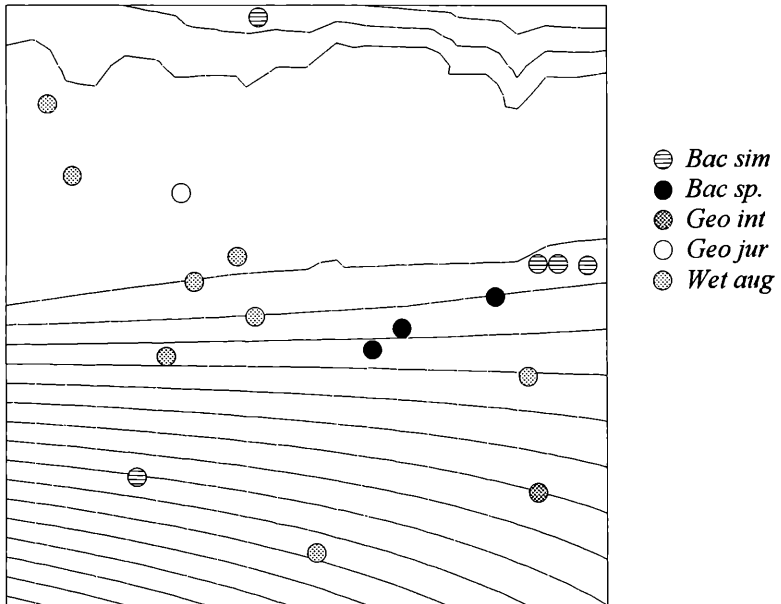


Abb. 58: Verteilung der adulten Palmen in Plot 2.

Fig. 58: Allotment of the adult palms in plot 2.



4.4.3 Häufigkeit und Verteilung der Palmen in den Plots

Auffällige Merkmale der Plots sind die große Anzahl unterschiedlicher Palmenarten innerhalb einer kleinen Fläche (7 in Plot 1 bzw. 8 in Plot 2) und der Individuenreichtum (75 in Plot 1 bzw. 164 in Plot 2). Überdies ist die Artenzusammensetzung der beiden Plots grundlegend verschieden, nur *Oenocarpus bataua* ist sowohl in Plot 1 als auch Plot 2 vertreten. Hinsichtlich der Bestandesstruktur zeigen sich allerdings eine Reihe von Übereinstimmungen. Unter Vernachlässigung des Jungwuchses der Palmen ergibt ein Vergleich der Anzahl adulter Palmen mit der Anzahl von Bäumen (DBH ≥ 10 cm) in Plot 1 ein Zahlenverhältnis von 9 : 25, in Plot 2 das ähnliche Verhältnis von 20 : 39. In beiden Plots überschreitet dabei jeweils nur eine Palmenart einen DBH von 10 cm, die in vergleichbaren Untersuchungen an neotropischen Waldgesellschaften als minimale Dicke zum Erfassen von Bäumen angesehen wird (u.a. GENTRY 1986a, 1988, 1990; HAMMEL 1990; KAHN 1990). Beide Palmenarten sind sehr hochwüchsig: *Socratea rostrata* mit einem DBH von 10,5 cm (Plot 2) erreicht die Kronenschicht, *Euterpe precatorea* mit 18 cm Stammdurchmesser wächst bis in die untere Kronenschicht (Plot 1). Die übrigen adulten Palmen von Plot 1, je 4 Exemplare von *Geonoma gracilis* und *Oenocarpus mapora* sind dünnstämmiger, beschränken sich auf den bodennahen Unterwuchs (*G. gracilis*) oder erreichen allenfalls die subcanopy (*O. mapora*).

4.4.4 Schichtung des Waldes in den beiden Vegetationsplots und die Rolle der Palmen

Die Palmen sind innerhalb der beiden Plots durch verschiedene Vertreter vom bodennahen Unterwuchs bis hinauf in die Kronenschicht vertreten. Als knapp meterhohe, grasähnlich und mehrstämmig wachsende Pflanze gehört *Bactris simplicifrons* im Plot 2 der bodennahen Unterwuchsschicht an. Was die Wuchshöhe betrifft, nimmt *Geonoma gracilis* diese Nische im Tiefland ein. Allerdings wächst *G. gracilis* einstämmig und erreicht nur ausnahmsweise Stammhöhen bis über 1 m, da sich die Stämme älterer Individuen gewöhnlich zu neigen beginnen, bis sie schließlich dem Boden aufliegen und sich an der Unterseite des Stammes bewurzeln. *Bactris* sp. und *Geonoma juruana* sind in Plot 2 in der Strauchschicht bis 3 m vorhanden. *Wettinia augusta* (Plot 2) sowie *Oenocarpus mapora* (Plot 1) treten durch ihre Abundanz und durch ihre Wuchsform als clusternde Pflanzen in den Untersuchungsflächen als bestandsbildende Pflanzenarten deutlich hervor. In beiden Plots ist Jungwuchs von Arten vertreten, der potentiell bis in die Kronenschicht wachsen könnte, falls er am jeweiligen Standort überlebt (*Oenocarpus bataua* und *Socratea rostrata* in Plot 2 bzw. *Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus*

bataua und *Socratea exorrhiza* in Plot 1). Adulte Individuen dieser Arten fehlen allerdings in den Plots.

Im Tieflandplot ist die Schichtung des Waldes in der Palmenflora, mit *Geonoma gracilis* im bodennahen Unterwuchs, *Astrocaryum macrocalyx*, *Euterpe precatoria* und *Oenocarpus mapora*, in der unteren Kronenschicht und schließlich *Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus bataua* und *Socratea exorrhiza* in der Kronenschicht, deutlich ausgeprägt. Eine ähnlich klare Stratifikation ist in der submontanen Vegetation des Plot 2 kaum erkennbar. Die Gliederung des Plots in Arten unterschiedlicher Wuchshöhen ist undeutlich, wobei bereits die verschiedenen Altersstadien der *Wettinia augusta* durch ihr dominierendes Auftreten große Flächen einnehmen und die übrigen vorkommenden Palmenarten auf den nur mehr spärlich verbleibenden Raum angewiesen sind. Der Vitalität von *Wettinia augusta* und ihrer offenbaren Konkurrenzkraft dürfte es zuzuschreiben sein, daß sowohl *Geonoma interrupta* als auch *Bactris simplicifrons* im Plot auf die ebenen, schlecht drainierten Flächen beschränkt sind, während beide Arten sonst die gut drainierten und durchlüfteten Geländepartien von Hangwäldern bevorzugen und sich dort am besten entwickeln.

4.4.5 Standortfaktoren

Artengarnitur und Verteilung der Palmen in Plot 1 lassen auf einen bedeutenden Einfluß der bereits kleinräumig stark variierenden Bodenfeuchtigkeit schließen. Die Wachsüberzüge bzw. Sternhaare auf den Unterseiten der Blattfiedern von *Oenocarpus bataua* und *O. mapora* sind als Einrichtungen gegen zu starke Verdunstung auffällig. Gleichzeitig stehen die beiden Arten im Plot auf den erhabenen, gut drainierten Standorten, an denen das Wasser rasch abfließt. *Euterpe precatoria* ist hingegen eine Zeigerpflanze für höheren Wasserstand (vgl. Kap. 4.1.10, Beschreibung der Arten), und tritt in Plot 1 erst an der sich zum Bach hinneigenden Seite und der kleinen Senke (Staunässe) gehäuft auf. *Geonoma gracilis* verhält sich intermediär und wächst auf den ebenen, allerdings nicht staunassen Standorten.

Die Kuppenlage des Plot 2 zeichnet sich durch ein andersartiges Mosaik von Kleinststandorten aus. *Wettinia augusta*, die beherrschende Palme des Plots, kommt in großer Zahl und allen Entwicklungsstadien vor. Sie bevorzugt dabei Standorte mit guter Bodenfeuchtigkeit und einer leichten Neigung der Bodenoberfläche. *Bactris* sp. und *Pholidostachys synanthera* treten an jenen Verebnungen auf, die nicht länger andauernden Überflutungen ausgesetzt sind. *Oenocarpus bataua* zeigt sich in dieser Höhenlage an Standorte mit hoher und andauernder Bodenfeuchtigkeit gebunden. Außerhalb der Untersuchungsfläche tritt sie gehäuft in zeitweise wasserführenden Gräben, permanent fließenden kleinen Bächen oder an den Rändern von

Tümpeln auf. Im Plot selbst ist sie nur mit Jungpflanzen vertreten. *Geonoma juruana* ist durch ihre starke sympodiale Sproßverzweigung und der daraus sich ergebenden aggressiven Lebensweise eine Palme der helleren und leicht gestörten Standorte.

4.4.6 Altersstruktur und Bestandesdichte der Palmenpopulationen in den Vegetationsaufnahmen

Für die Altersklassen einer Population kann gewöhnlich angenommen werden, daß die Anzahl von Keimlingen zunächst sehr hoch ist, durch Schädlingsbefall und widrige Standortverhältnisse eine geringere Zahl von juvenilen Pflanzen übrigbleibt, von denen schließlich nur wenige das adulte Stadium erreichen. Dieses vereinfachende Schema spiegelt sich deutlich in den Altersklassen der Palmen beider Vegetationsaufnahmen wider (vgl. Abb. 59, 60).

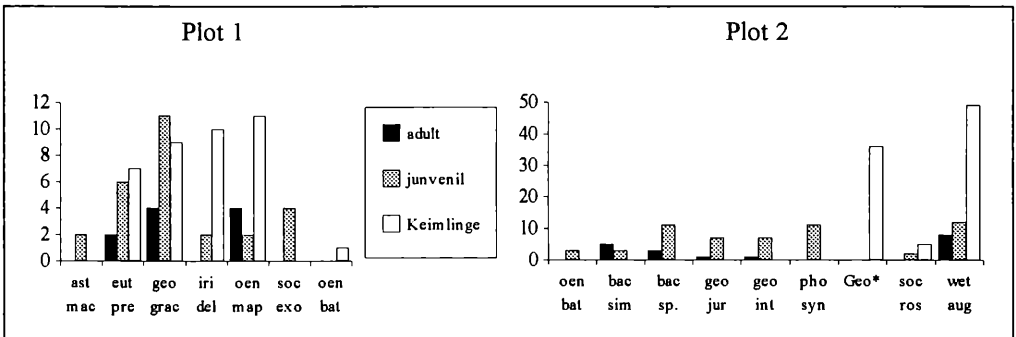


Abb. 59: Anteil an adulten und juvenilen Pflanzen bzw. Keimlingen der einzelnen Palmenarten aus den beiden Vegetationsaufnahmen.

Fig. 59: Proportion of adults, juveniles and seedlings of the palm species represented in the two vegetation plots.

ast mac - *Astrocaryum macrocalyx*, bac sim - *Bactris simplicifrons*, bac sp. - *Bactris* sp., eut pre - *Euterpe precatoria*, geo gra - *Geonoma gracilis*, geo int - *G. interrupta*, geo jur - *G. juruana*, Geo* - Keimlinge aller *Geonomeae* (*Geonoma* spp. & *Pholidostachys synanthera*), iri del - *Iriartea deltoidea*, oen bat - *Oenocarpus bataua*, oen map - *O. mapora*, pho syn - *Pholidostachys synanthera*, soc exo - *Socratea exorrhiza*, soc ros - *S. rostrata*, wet aug - *Wettinia augusta*.

Das Verhältnis der drei Entwicklungsstufen (adult, juvenil, Keimling) aller Palmen ist in beiden Plots annähernd gleich und folgt der oben angenommenen Verteilung. Allerdings stellt sich bei einigen der untersuchten Palmenarten die Situation im Detail anders dar. *Geonoma gracilis* und *Oenocarpus mapora* in Plot 1, aber auch *Bactris simplicifrons* in Plot 2 weisen einen sehr geringen Anteil von Keimlingen bzw. juvenilen Pflanzen auf (vgl. Abb. 59). Für diese ungewöhnliche Altersverteilungen kommen unterschiedliche Ursachen in Frage: bei *Oenocarpus mapora* kommt es während einzelner Fruchtperioden zu einem starken Schädlingsbefall durch Käferlarven aus der Familie der *Bruchidae* (vgl. u.a. BALICK 1986, JANZEN 1971), auf dem

möglicherweise die geringe Präsenz juveniler Pflanzen dieser Art in Plot 1 beruht. Bei *Geonoma gracilis*, die in Plot 1 mit wesentlich mehr Jungpflanzen als Keimlingen vertreten ist, dürften hingegen der momentan schlechte Fruchtsatz (trockene Perioden im August; vgl. Kap. 1.5, Klima des Untersuchungsgebietes) oder aber ein überdurchschnittliche gutes Fortkommen der Keimlinge früherer Fruchtperioden maßgeblich sein.

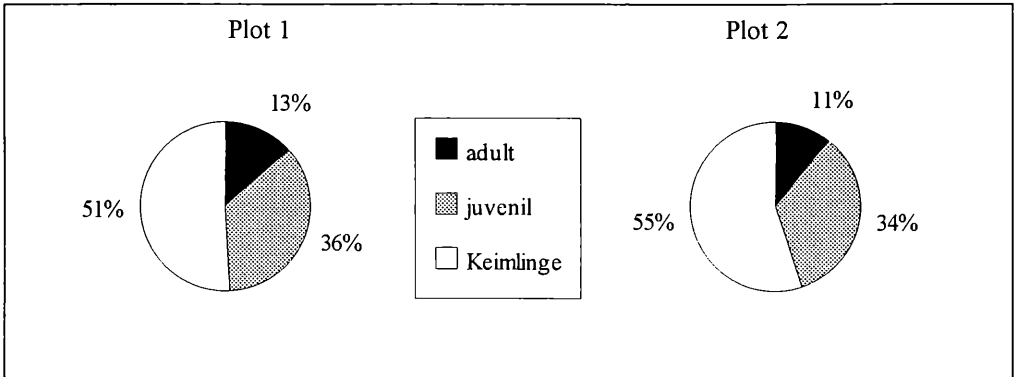


Abb. 60: Relative Häufigkeit der drei Entwicklungsstadien der Palmen in den beiden Vegetationsplots.
Fig. 60: Relative frequency of the three developmental stages of palms within the two vegetation plots.

Ein auffälliger Unterschied zwischen den beiden Vegetationsaufnahmen gleicher Größe aber unterschiedlicher Höhenlage ergibt sich aus der Häufigkeit von Individuen der Palmen (vgl. Abb. 49, 55 bzw. 60). Die Gesamtzahlen aller Exemplare betragen 75 in Plot 1, aber 164 in Plot 2 und sie ergeben ein Verhältnis von $\approx 1 : 2,2$. Die somit etwa doppelt so hohe Individuendichte in Plot 2 gegenüber Plot 1 läßt sich auch in den einzelnen Altersklassen der Palmen erkennen. Bei den Keimlingen ($38/90 \approx 1 : 2,4$), den juvenilen ($27/56 \approx 1:2,1$), und schließlich auch den Adulten ($10/18 \approx 1.1,8$). Dieses durchgängige Verhältnis von $\approx 1 : 2,2$ betrifft somit nicht nur die Gesamtpopulation, sondern setzt sich auch in den einzelnen Altersstadien fort. Vergleichende frühere Vegetationsuntersuchungen über die Rolle der Palmen im Aufbau des tropischen Waldes verzichteten auf die Erfassung von Keimlingen und juvenilen Pflanzen, bewerteten hingegen die einzelnen Sprosse mehrstämmig wachsender Palmen als eigene Individuen (vgl. KAHN & DE CASTRO 1985). Wird dieses grobe Verfahren auf die Palmen der Plots 1 und 2 angewandt, so ergibt sich wiederum ein Verhältnis von $\approx 1 : 2,2$. 110 Sprosse mehrstämmig wachsender Palmen aus Plot 1 stehen 239 Sprossen in Plot 2 gegenüber. Das wiederholt vorgefundenen Verhältnis von ca. $1 : 2,2$ zwischen den untersuchten Palmenpopulationen (Plots) des Tieflandes und submontanen Regenwaldes ist sicherlich nicht zufällig, da es sich sowohl in der übereinstimmenden Altersstruktur der beiden Palmenpopulationen (Abb.

61), wie auch den Details der Verteilung in Altersklassen ausdrückt (Abb. 59 und 60). Die Ursachen für diese Korrelation sind unklar.

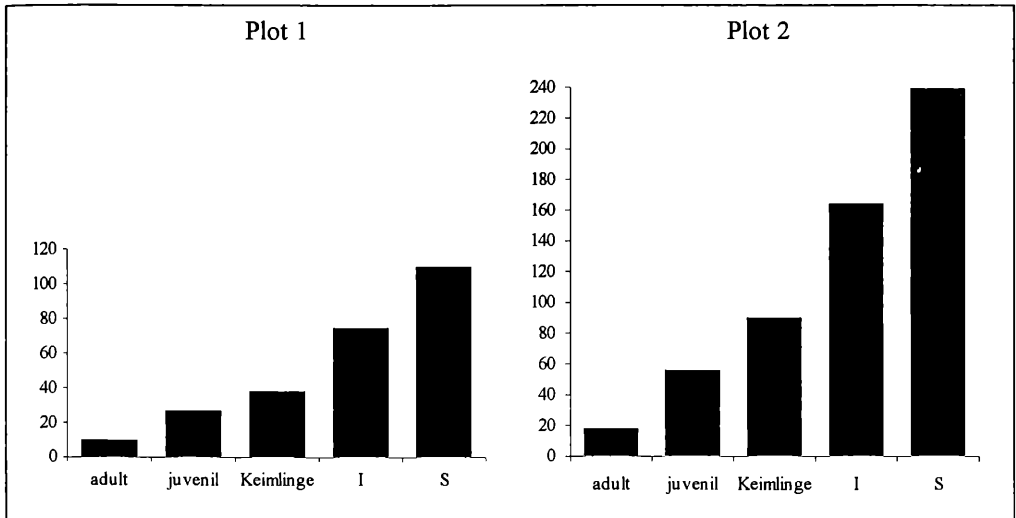


Abb. 61: Vergleich der Gesamtzahl von adulten und juvenilen Palmen bzw. Keimlingen in beiden Plots. Zusätzlich sind die Anzahl der gesamten Individuen pro Plot (I) und die Gesamtanzahl der Sprosse pro Plot (S) dargestellt.

Fig. 61: Total number of adults, juveniles and seedlings in the two vegetation plots. Additionally figures of the total number of individuals per plot (I) and total number of shoots per plot (S) are given.

4.4.7 Verteilung der Wuchsformen der Palmen in den Plots

Der Anteil an einstämmig vs. mehrstämmig wachsenden Palmenarten verschiebt sich von Plot 1, in dem die einstämmige Wuchsform (6 von 7 Palmenarten wachsen einstämmig) dominiert, drastisch zu Gunsten der mehrstämmigen Wuchsform (4 von 8) in Plot 2. Diese Wuchsform ist zwar nur bei der Hälfte der Arten ausgeprägt, aber rückt durch die dominierende Rolle der clusternden *Wettinia augusta* im Plot 2 stark in den Vordergrund. Weiters erfolgt eine Verlagerung der Wuchshöhen beim einstämmigen Wuchs: in Plot 1 sind 3 Arten (*Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus bataua* und *Socratea exorrhiza*) potentielle 'canopy'-Pflanzen, und weitere 2 Palmen (*Astrocaryum macrocalyx* und *Euterpe precatoria*) 'subcanopy'-Arten, während nur *Geonoma gracilis* auf die bodennahen Schichten des Waldes beschränkt bleibt. In Plot 2 sind nur noch 2 Arten (*Oenocarpus bataua* und *Socratea rostrata*) als Palmen der Kronenschicht zu bezeichnen, Vertreter der subcanopy-Schicht fehlen, *Pholidostachys synanthera* und *Geonoma interrupta* erreichen nur mehr Wuchshöhen von maximal 7 m.

Vegetationsaufnahmen

4.4.8 Quantitativer Anteil von Palmenarten aus Großgruppen (Triben) der Familie in den unterschiedlichen Höhenlagen

In Abb. 62 wird der Anteil der Palmenarten aus den Triben der *Areceae*, *Cococae*, *Iriarteae* und *Geonomeae*, alle aus der Unterfamilie der *Arecoideae*, beider Vegetationsaufnahmen miteinander verglichen. Ähnlich dem qualitativen Ergebnis (vgl. Kap. 4.2.3, Vertikalverteilung der Palmen) bilden die *Areceae* vor allem typische Tieflandsformen aus, während die *Geonomeae* und *Iriarteae* besonders in Plot 2 hervortreten. Vertreter der *Cococae* sind im Plot 2 entgegen den Verhältnissen der Vertikalverteilung der Palmenarten/-gattungen stärker vertreten als im Tiefland.

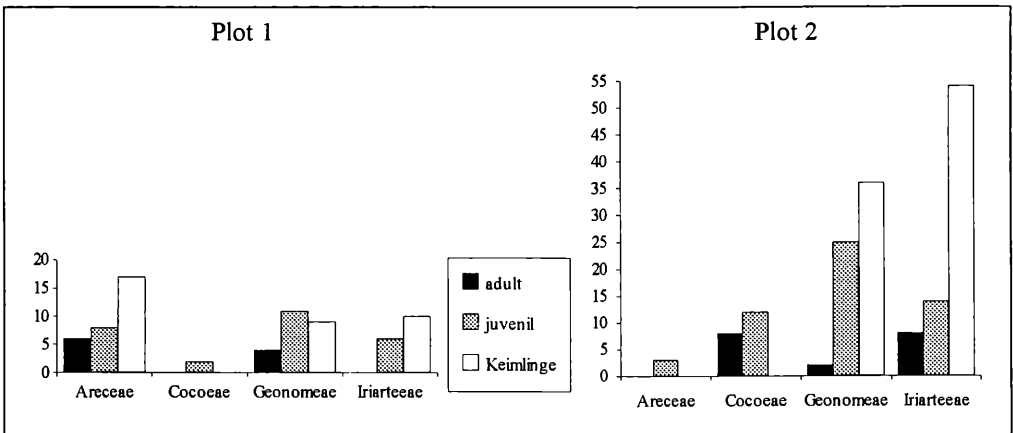


Abb. 62: Anzahl von Palmenarten aus den, in den beiden Vegetationsaufnahmen vertretenen Triben im Vergleich.

Fig. 62: Number of palmspecies within the two plots, that represent different tribes of the family.

4.5 Die Bedeutung der Palmen in der Vegetation des Untersuchungsgebietes

In den tropischen Regionen sind Palmen auffällige Pflanzen der wasserbeeinflussten Habitats (Sümpfe, Flußufer, Verlandungen, Überschwemmungswälder; vgl. u.a. MOORE 1973b, UHL & DRANSFIELD 1987, MYERS 1990, RAMIREZ & BRITO 1990, ZONA 1990, KALLIOLA et al. 1991, KAHN & GRANVILLE 1992). Aber auch in primären Regenwäldern (PRANCE et al. 1976, KAHN 1987, KAHN & MEJIA 1991, PERES 1994) und den Vegetationsformen der trockenen Zonen (edaphisch und klimatisch bedingten Savannen, Halbwüsten und Wüsten) ist die Familie mit zahlreichen Arten vertreten (vgl. u.a. BLYDENSTEIN 1962, WESSELS BOER 1965, HUECK 1966, HUBER 1982, MEDEIROS-COSTA & PANIZZA 1983, GENTRY 1993). Manche Arten von Palmen können dabei für bestimmte Vegetationsformen charakteristisch sein und bestandsbildend auftreten (*Acrocomia totai*, *Copernicia cerifera*, *Euterpe oleracea*, *Mauritia flexuosa*, *Orbignya martiana*, *Syagrus romanzoffianum*; vgl. u.a. HUECK 1966, KAHN et al. 1993). Andere Palmen sind charakteristische Zeigerpflanzen für sekundäre oder gestörte Vegetationstypen (z.B. *Bactris* spp., *Desmoncus* spp., vgl. u.a. GRANVILLE 1984, 1992).

Der Verbreitungsschwerpunkt der Familie liegt aber im Tiefland, vergleichsweise wenige Palmen besiedeln höhergelegene Standorte. In Südamerika sind das vor allem *Ceroxylon*-Arten (UHL & DRANSFIELD 1987), aber auch einige *Geonoma*-, *Euterpe*-(& *Prestoea*-) und *Chamaedorea*-Arten kommen noch oberhalb von 2000 m Seehöhe vor (BURRET 1929, GENTRY 1986b, YOUNG & LEÓN 1990, YOUNG 1991, HODEL 1992). Diese Verhältnisse spiegeln sich auch in der Verteilung der Palmen des Untersuchungsgebietes wider: Individuendichte und Artenvielfalt nehmen vom Tiefland zur Elfenwaldstufe hin dramatisch ab (vgl. Kap. 4.2.3, Höhenverteilung der Palmen).

4.5.1 Tierra firme-Wälder des Tieflandes

Das wellige Relief läßt im Untersuchungsgebiet nur wenige und dann meist nur recht kleinflächige Wasseransammlungen während der regenreichen Perioden des Jahres zu. Die Vegetation wird deshalb weitgehend von tierra firme-Wald gebildet, der, abhängig von den Bodenverhältnissen, der Exposition, Hangneigung und Höhenlage, in unterschiedlicher Ausbildung auftritt (vgl. Kap. 1.7.3, Vegetationsbeschreibung; GRUBB et al. 1963, HUECK 1966, OLDEMAN 1990, DUIVENVOORDEN & LIPS 1993).

Im Tieflandwald sind drei Arten der Gattung *Geonoma* (*G. acaulis*, *G. macrostachys* und *G. gracilis*) und *Wendlandiella gracilis* im bodennahen Unterwuchs der tierra firme-Standorte vertreten. Diese vier Palmenarten besiedeln ähnliche Standorte, wobei *G. gracilis* die größte

Toleranz gegenüber Bodentrockenheit zeigt (vgl. Kap. 4.4, Vegetationsaufnahmen). Unterschiede treten aber hinsichtlich der Wuchsformen und morphologischen Anpassungen im Sproß- und Blattbereich auf: *Wendlandiella gracilis* ist die einzig mehrstämmig wachsende Palme dieser Gruppe. Stellenweise kommen individuenreiche Bestände auf, die durch die Bildung zahlreicher Innovationssprosse an der Stammbasis einzelner Individuen für eine rasenartige Ausbreitung sorgen. Die drei *Geonoma*-Arten wachsen jeweils einstämmig. *G. acaulis* und *G. macrostachys* bleiben kurzstämmig, ältere Individuen können gelegentlich ein kurzes Rhizom ausbilden, das bei *G. acaulis* parallel zur Bodenoberfläche, bei *G. macrostachys* aufrecht im Boden wächst. *G. acaulis* zeichnet sich durch sehr kleine Blätter mit sigmoiden Fiedern aus, siedelt häufig an kleinen Lichtflecken im ansonsten stark beschatteten Wald und tritt im Untersuchungsgebiet nur sporadisch auf. *G. macrostachys* weist einen robusteren Habitus mit breit rhombischen Blattfiedern auf. Sie bevorzugt hellere Stellen im Wald mit lichtdurchlässiger Kronenschicht und ist vom Tiefland bis in den montanen Regenwald recht häufig. *G. gracilis* bildet einen, wenngleich schwachen, Stamm aus, der sich bei älteren Individuen auf den Boden neigen und in Folge auf seiner Unterseite bewurzeln kann. Diese Art besitzt offenbar eine relativ weite ökologische Amplitude, da sie im tierra firme-Wald sowohl auf bodentrockenen Standorten als auch in zeitweise überschwemmten Bereichen aufkommt. Gehäuft wächst sie allerdings an den Rändern von kleinerflächigen Wasseransammlungen in seichten Mulden und an Bachläufen.

Die zweite Artengruppe im Unterwuchs der tierra firme-Wälder umfaßt Palmen mit maximal 3-4 m Stammhöhe. *Chamaedorea pinnatifrons* und *Bactris macroacanthos* sind mit *Desmoncus leptospadix* die einzigen kleinwüchsigen Palmen dieser Standorte. *B. macroacanthos* wurde nur einmal gefunden und ist wahrscheinlich im gesamten Untersuchungsgebiet sehr selten. Die diözische *C. pinnatifrons* wächst einstämmig, tritt im Wald nur sporadisch, an flachen, meist stark beschatteten Stellen, manchmal auch in schwach gestörten Habitaten auf. Eine besondere Wuchs- und Lebensform repräsentiert *Desmoncus leptospadix*, den man als 'Unterwuchsliane' bezeichnen kann. Er kommt wie *C. pinnatifrons* hauptsächlich an ebenen Stellen mit lockerem Unterwuchs vor, verhält sich aber was die Besiedlungsstrategie betrifft vollkommen anders: in den ersten Lebensphasen wächst der Sproß aufrecht und beginnt ab einer Höhe von etwa 1 m zu winden; die Sproßlänge beträgt gewöhnlich 5-7 m, wobei die Sprosse nicht weiter in die Höhe wachsen, sondern sich unterhalb von 4 m in der umgebenden Vegetation ausbreiten; zudem werden kontinuierlich neue, schnell wachsende Adventivsprosse produziert.

In der unteren Kronenschicht sind die Palmen nur durch wenige Arten vertreten. *Astrocaryum macrocalyx* und *Oenocarpus mapora* siedeln im Tieflandwald, *Wettinia augusta* und der ver-

meintliche Hybrid zwischen *Oenocarpus bataua* x *Oenocarpus mapora* in den unteren Höhenlagen des submontanen Regenwaldes. *Astrocaryum macrocalyx* und *O. mapora* sind relativ tolerant gegenüber wechselnder Bodenfeuchtigkeit, bevorzugen aber eher bodentrockene Standorte. Beide Arten sind an helle Standorte gebunden, die aber in unterschiedlicher Weise genutzt werden: *Oenocarpus mapora* erschließt sich diese Nische durch zahlreiche, dünnstämmige Sprosse und eine schirmförmige Blattkrone, während *A. macrocalyx* einstämmige, robuste Individuen ausbildet, die eine trichterige Blattkrone aufweisen. Anpassungen an die alljährlich auftretende Trockenperiode sind auffällig: die Blatffiedern beider Arten sind unterseits stark behaart, vor allem bei älteren Individuen deutlich versteift (*A. macrocalyx*) und mit einer zusätzlichen Wachsschicht überzogen (*O. mapora*).

4.5.2 Wälder der oberen Höhenlagen

4.5.2.1 Wälder in Hanglagen (submontaner Regenwald bis Elfenwald)

Hanglagen bieten Standorte, die wegen der relativ instabilen Bodenaufgabe und dem raschen Abfluß von Oberflächenwasser im Vergleich zu den ebenen Standorten derselben Höhenlage eine niederwüchsiger Vegetationsdecke tragen (vgl. Kap. 1.7.3, Vegetation des Untersuchungsgebietes). Einen Vorteil bieten diese Standorte gegenüber den lichtarmen Tieflandwäldern: die Lichteinstrahlung gelangt relativ gleichmäßig verteilt bis auf den Boden. Einige Palmenarten sind charakteristisch für Hangwälder: *Aiphanes tessmannii*, *Bactris simplicifrons*, *Geonoma interrupta*, *G. lindeniana*, *G. pycnostachys*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea* cf. *rostrata*, *Wendlandiella gracilis* und *Wettinia augusta*; manchmal kommt auch *Geonoma macrostachys* in steilerem Gelände vor.

Die untersten Schichten der Hangwälder werden vor allem von drei mehrstämmig wachsenden (*Bactris simplicifrons*, *Geonoma lindeniana*, *Wendlandiella gracilis*) und zwei 'stammlosen' Palmenarten (*Aiphanes tessmannii*, *Geonoma macrostachys*) besiedelt. Besonders *Bactris simplicifrons* und *Wendlandiella gracilis* bestimmen kleinräumig den Charakter der jeweiligen Vegetationsform. Eine Eigenheit vieler kleinwüchsiger Palmen der Hangwälder sind ihre in die Länge gezogenen Blattkronen. Diese Form verbessert die Ausnützung des Lichtes und kommt durch Streckung der Internodien und längere Lebensdauer der Blätter zustande. Ebenso läßt sich ein durchgehender Trend zur Reduktion bzw. zum Verschmelzen der Einzelfiedern feststellen (vom regelmäßig gefiederten zum bifiden Blatt). Diese Reduktion ist bei *Geonoma leptospadix* vollständig verwirklicht, die nur mehr bifide Blätter ausbildet, *G. pycnostachys* besitzt

gewöhnlich bifide Blätter, Individuen, die an hellen Standorten wachsen, weisen gelegentlich unterbrochene Blattflächen, aber keine zwischengeschalteten, schmalen Fiedern auf. *Bactris simplicifrons* ist in dieser Hinsicht die variabelste Art im Untersuchungsgebiet: Pflanzen der schattigen Habitate besitzen bifide Blätter mit breit rhombischen Blatthälften, solche, die direktem Licht ausgesetzt sind, gefiederte Blätter mit bis zu vier sigmoiden Fiederpaaren. Diese Palmenarten haben aber unterschiedliche Strategien zur Besiedelung ähnlicher Habitate entwickelt: *Bactris simplicifrons* und *Wendlandiella gracilis* wachsen mehrstämmig, bilden zahlreiche Seitensprosse und stellenweise dichte Bestände. *Geonoma lindeniana* wächst auch mehrstämmig, besitzt aber nur wenige (-5) Sprosse, und die Blätter sind in sehr schmale, einnervige Fiedern zerteilt. Überdies zeichnet sich diese Art durch eine Besonderheit innerhalb der Palmen des Untersuchungsgebietes aus: bei fast allen Individuen sind entlang der adulten Sprosse Aufsitzer gefunden worden, die sich noch am Muttersproß bewurzeln und bereits bei leichten Berührungen abfallen. Daneben funktioniert die sexuelle Fortpflanzung aber ganz normal, wobei sich an einem Stämmchen gleichzeitig in den oberen Abschnitten Blüten- und Fruchstände und in den mittleren und unteren Abschnitten Aufsitzer befinden können (vgl. Abb. 25).

Wettinia augusta ist nicht streng an Hangwälder gebunden, aber in der submontanen Vegetationsstufe häufig an solchen Standorten zu beobachten, wo sie mit ihren vielstämmigen Clustern die Vegetation stellenweise dominiert (vgl. Kap. 4.4.2, Vegetationsaufnahmen). Ebenso wie andere Arten aus der Tribus *Iriarteae* besitzt sie Stelzwurzeln, die allerdings vergleichsweise schwach ausgebildet sind. In Verbindung mit den zahlreichen Adventivsprossen bewirken sie eine Anhäufung von Detritus und Fallaub und dienen also nicht nur der Verankerung des Stammes in Gelände mit starkem Gefälle (vgl. *Iriartea deltoidea*, *Socratea rostrata*) sondern zusätzlich auch der Nährstoffakkumulation.

Die großwüchsigen Palmen *Iriartea deltoidea* und *Socratea cf. rostrata*, welche der Kronenschicht des Waldes (canopy) darstellen, sind gleichfalls weitgehend auf Hangwälder beschränkt. Beide Arten fallen durch ihre massiven und bei *S. rostrata* mitunter weit (bis zu 2 m; bei Verletzung der alten Wurzeln sogar noch höher) den Stamm hinaufreichenden Stelzwurzeln auf, die zur Stabilisierung des schlanken und hochwüchsigen Stammes in abschüssigem Gelände beitragen.



Abb. 63: Palmen in vier unterschiedlichen Habitaten: **a** - Sumpf bzw. \pm permanent unter Wasser stehende Standorte werden typischerweise von *Mauritia flexuosa* besiedelt; **b** - an den Rändern der permanenten Wasserstellen sind häufig *Euterpe precatoria* und *Bactris monticola* miteinander vergesellschaftet; **c** - Oberkante des Río Yuyapichis mit *Phytelephas macrocarpa*, die auf diesen offenen Standorten kleinwüchsig bleibt; **d** - *Geonoma pycnostachys* am Waldrand in einer Hanglage wachsend.

Fig. 63: Palms in four disturbed habitats: **a** - swamps and \pm permanently flooded patches are typically inhabited by *Mauritia flexuosa*; **b** - *Euterpe precatoria* and *Bactris simplicifrons* grow often together along the margin of flooded patches; **c** - upper bank of the Río Yuyapichis with *Phytelephas macrocarpa*, which does not reach a large size in such open habitats; **d** - *Geonoma pycnostachys* growing at the margin of a chablis.



Abb. 64: *Iriartea deltoidea*, eine Palmenart die vorwiegend an steilen Stellen des submontanen und oberen Tieflandregenwaldes aufkommt (600 m).
Fig. 64: *Iriartea deltoidea*, a distinct species of forests on slopes in submontane and upper lowland rain forest (600 m).

4.5.2.2 Wälder auf Verebnungen im submontanen Regenwald

Kleinwüchsige Palmenarten an ebenen Standorten des submontanen Regenwaldes sind *Bactris* sp., *Geonoma leptospadix* und *G. sp. nov.*, die spezielle Anpassungen an das geringe Lichtangebot aufweisen. *Bactris* sp. wächst mehrstämmig und ist wie die zwei anderen Arten nicht sehr häufig. Die Blattfiedern sind bei dieser Art zu Gruppen zusammengefaßt, was die Beschattung durch eigene Blätter verringert. Die beiden *Geonoma*-Arten haben die gleiche Wuchsform entwickelt: sie besitzen eine schirmförmig ausgebreitete Blattkrone und dünne, rohrartige Stämmchen. Unterschiede bestehen hinsichtlich der Ausbildung der Blätter und Verzweigung der Sprosse: *Geonoma leptospadix* wächst immer einstämmig und hat ungeteilte, bifide Blätter, wohingegen *G. sp. nov.* regelmäßig dreiteilige Blätter mit sigmoiden Fiedern besitzt und sich in einem Zwischenstadium zwischen ein- und mehrstämmigem Wuchs befindet (vgl. Kap. 4.3, Wuchsformen der Palmen).

Etwas höherwüchsige Palmenarten mit Stammhöhen bis 7 m sind *Geonoma juruana* und *Pholidostachys synanthera*. Diese Palmen teilen sich im submontanen Regenwald etwa dieselben Standorte auf flachen Kuppenlagen, manchmal über sandigem Untergrund und sind bei geeigneten Standortverhältnissen häufig. Wiederum unterscheiden sich diese zwei Arten durch das Wuchsverhalten: *G. juruana* bildet durch zahlreiche Seitensprosse größere Cluster, *P. synanthera* wächst einstämmig. Die Teilung der Blätter ist unterschiedlich: bei *G. juruana* ist die Blattspreite unregelmäßig in mehrere, mehrnervige und rhombische Fiedern mit zusätzlich wenigen einnervigen Segmenten geteilt, bei *P. synanthera* ist die Blattspreite regelmäßig gefiedert, wobei die einzelnen Fiedern in der Mitte aufgewölbt sind.

Mit zunehmender Seehöhe wird die Artenzahl der Palmen geringer (vgl. Kap. 4.2.3, Höhenverteilung der Palmen). Dennoch können Palmen an geeigneten Stellen im Wald, bei guter Wasserversorgung, stärkerer Hangneigung und entsprechend guten Lichtverhältnissen dominieren. In Kuppenlagen mit gut drainierten Böden treten Palmen gegenüber holzigen Arten aus anderen Pflanzenfamilien stark in den Hintergrund. An Sonderstandorten, vor allem bei großer Trockenheit (z.B. 'Colorados', vgl. Kap. 1.7.3.3, Vegetation des Untersuchungsgebietes), werden die Palmen zurückgedrängt und fehlen schließlich ganz. Die jährlich wiederkehrende Austrocknung in diesen Bereichen dürfte zu stark sein.

4.5.2.3 Lichte Waldränder

Abgesehen von der Flußufervegetation finden sich in den ungestörten Bereichen des Untersuchungsgebietes wenige Habitate mit seitlich einfallendem Licht. Nur an gestörten Stellen, wie

Windbrüchen, Umbruchslücken im primären Wald oder Felsabbrüchen, sind solche Waldränder vorhanden, in denen die Konkurrenz um Licht besonders groß ist. Gewöhnlich behaupten sich an solchen Standorten nur wenige Palmenarten gegenüber anderen Monokotylen (*Ischnosiphon* spp., verschiedene *Poaceae* und *Cyperaceae*) und Dikotylen. Eine charakteristische Art ist *Geonoma pycnostachys*, die besonders an Waldrändern in steilerem Gelände auftritt (vgl. Abb. 63 d). Aber auch andere Arten wie *Pholidostachys synanthera*, *Euterpe longevaginata* und *Welfia* sp. sind oftmals an solchen Standorten zu finden.

4.5.3 Palmen in offenen Vegetationsformen

Natürlich bedingte, offene Vegetationsformen (felsige Partien, Gipfellagen mit niederwüchsiger Vegetation) treten im Untersuchungsgebiet erst in größeren Höhen auf. Lediglich eine Palmenart, *Geonoma heinrichsiae*, kommt in den obersten Höhenlagen vor und wurde außerhalb der Elfenwaldstufe nicht gefunden. Ihre habituellen Anpassungen (derbe, aufrecht abstehende Blätter; gedrungener Wuchs) scheinen eine strenge Bindung an die spezielle klimatische Situation (vgl. Kap. 1.5, Klima des Untersuchungsgebietes) dieser Höhenzonen auszudrücken.

4.5.4 Übergangszonen zwischen überschwemmten und tierra firme-Standorten im Tiefland

Ein markanter Wechsel der Vegetation läßt sich beim Übergang von überschwemmten Bereichen zum tierra firme-Wald mit überwiegend trockenen bzw. gut drainierten Böden beobachten. In den Übergangszonen selbst siedeln neben wenigen Dikotylen und einigen Monokotylen (*Heliconia* spp., diverse *Araceae*) vor allem mehrere Palmenarten wie *Bactris monticola*, *Euterpe longevaginata*, *E. precatorea*, *Geonoma gracilis*, *G. macrostachys*, *Oenocarpus bataua* und *O. mapora*.

4.5.5 Palmenarten der Wasseransammlungen

In überschwemmten, sumpfigen Gebieten und in verschiedenen Stadien der Verlandungssukzessionen stellen Palmen nicht nur in Perú, sondern weltweit in den Tropen oftmals dominierende Pflanzen dar (vgl. u. a. MYERS 1990, KAHN & MEJIA 1990, KALLIOLA et al. 1991). Die Zusammensetzung der Palmengesellschaften auf den verschiedenen Standorten und ebenso die Rolle der einzelnen Palmenarten in den Habitaten sind dabei unterschiedlich (vgl. u. a. KAHN & GRANVILLE 1992).

Tab. 6: Ökologische Einnischung der Palmen.

Tab. 6: Ecological diversification of the palms.

T - Tieflandwald (lowland rain forest), **S** - submontaner Regenwald (submontane rain forest), **M** - montaner Regenwald (montane rain forest), **E** - Elfenwald (elfin forest); **fb** - flussbegleitender Wald (riverine forest), **fs** - feuchte Stellen (swampy habitats), **gl** - Gipfellagen (summit region), **hw** - Hangwald (slope forest), **o** - offene Bereiche (open vegetation), **s** - sekundäre Stellen (secondary forest), **tf** - tierra firme, **wb** Windbrüche (windthrows); **b** - bodennaher Unterwuchs (understory ≤ 1,5 m), **m** - untere Kronenschicht (subcanopy), **k** - Kronenschicht (canopy), **u** - Unterwuchs (understory ≥ 1,5 m); **e** - einstämmiger Wuchs (single stemmed palms), **v** - mehrstämmiger Wuchs (clustering palms); **c** - kultiviert (cultivated), **h** - häufig (abundant), **l** - lückig verteilt (scarcely distributed), **r** - selten (rare).

	Vegetationstyp	Wuchshöhe	Wuchsform	Vegetationszone	Häufigkeit
<i>Geonoma acaulis</i>	tf	b	e	T	l
<i>Wendlandiella gracilis</i>	tf	b	v	T	l
<i>Bactris macroacanthos</i>	tf	u	v	T	r
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	tf	u	e	T	l
<i>Desmoncus leptospadix</i>	tf	u	v	T	l
<i>Astrocaryum macrocalyx</i>	tf	m	e	T	h
<i>Oenocarpus mapora</i>	tf	m	v	T	h
<i>Desmoncus polyacanthos</i>	tf	k	v	T	l
<i>Geonoma leptospadix</i>	tf	b	e	S	l
<i>Geonoma</i> sp. nov.	tf	u	e, v	S	l
<i>Geonoma juruana</i>	tf	u	v	S	h
<i>Bactris</i> sp.	tf	u	v	S	h
<i>Pholidostachys synanthera</i>	tf	u	e	S	h
<i>Oenocarpus bataua</i> x <i>O. mapora</i>	tf	m	e	S	r
<i>Desmoncus</i> sp. nov.	tf	k	v	S	r
<i>Aiphanes tessmannii</i>	hw	b	e	S	r
<i>Bactris simplicifrons</i>	hw	u	v	S	h
<i>Geonoma pycnostachys</i>	hw o	u	v	S	l
<i>Geonoma interrupta</i>	hw	u	e	T S	l
<i>Geonoma lindeniana</i>	hw o	u	v	S M	h
<i>Geonoma dicranospadix</i>	hw s	u	e	M	r
<i>Wettinia augusta</i>	hw	m	v	S	h
<i>Welfia</i> sp.	hw o	m	e	M	l
<i>Wettinia maynensis</i>	hw o	m	e	M	l
<i>Iriartea deltoidea</i>	hw o	k	e	T S	h
<i>Socratea rostrata</i>	hw	k	e	S	h
<i>Attalea</i> sp. 1	s	m	e	T	l
<i>Attalea maripa</i>	s	k	e	T	l
<i>Bactris gasipaes</i>	s	k	v	T	c
<i>Geonoma heinrichsiae</i>	gl o	b	e	E	r
<i>Geonoma</i> sp.	fb fs	b	e	S	r
<i>Hyospathe elegans</i> (2)	fb o	u	v	S M	h
<i>Aiphanes aculeata</i>	fb s	m	e	T	l
<i>Attalea</i> sp. 2	fb s	k	e	T	l
<i>Geonoma gracilis</i>	fs tf	b	e	T	h
<i>Bactris monticola</i>	fs	u	v	T S	h
<i>Hyospathe elegans</i> (1)	fs o	u	e, v	T	h
<i>Bactris bifida</i>	fs s	u	v	T	l
<i>Elaeis oleifera</i>	fs o	u	e	T	h
<i>Phytelephas macrocarpa</i>	fs	u	e	T	h
<i>Euterpe precatoria</i>	fs o	m	e	T	l
<i>Euterpe longevaginata</i>	fs wb	m	e	M	l
<i>Socratea exorrhiza</i>	fs	k	e	T	h
<i>Oenocarpus bataua</i>	fs fb o	k	e	T S M	h
<i>Mauritia flexuosa</i>	fs o	k	e	T	h

4.5.5.1 Kleinflächige Wasseransammlungen im tierra firme-Wald

Flache Mulden, die manchmal, meist während der Regenzeit und auch dann nur vorübergehend, überschwemmt werden und aufgrund der Geländebeschaffenheit bzw. besseren Drainage des Bodens über längere Perioden trockenliegen, weisen einen ebenso charakteristischen Bestand an Palmen auf wie die sumpfigen Standorte. Elemente dieser Bereiche sind die Unterwuchsarten *Bactris monticola*, *Geonoma gracilis* und *G. macrostachys* und die bis in die Kronenschicht vordringende *Socratea exorrhiza*.

Bei *Geonoma gracilis* kann sich, ähnlich wie bei *Elaeis oleifera* und *Phytelephas macrocarpa*, der Stamm älterer Individuen auf den Boden hinunter neigen und sekundär bewurzeln (vgl. Kap. 4.3, Wuchsformen).

Wie viele andere Palmen weist *Socratea exorrhiza* die Fähigkeit auf, den Stamm wieder aufzurichten und normal weiterzuwachsen, nachdem er durch äußere Einflüsse umgeworfen wurde. Dieses Verhalten wurde von BODLEY & BENSON (1980) als 'stilt-root walking' bezeichnet, ist aber nur als Notreaktion zu werten und konnte im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden. Detailliertere Untersuchungen zur Ökologie von *Socratea exorrhiza* sind durch JOHANN (1992) vorgenommen worden.

4.5.5.2 Permanent und temporär überschwemmte Bereiche (Versumpfung, stehende Gewässer, feuchte Stellen, alte Flußläufe, 'Regenzeitbäche')

Zahlreiche, charakteristische Palmenarten (z.B. *Bactris bifida*, *B. monticola*, *Elaeis oleifera*, *Euterpe longevaginata*, *E. precatoria*, *Geonoma gracilis*, *Geonoma macrostachys*, *Hyospathe elegans*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua*, *O. mapora* und *Socratea exorrhiza*) besiedeln Standorte, die von einem hohen, meist aber schwankenden Wasserstand beeinflußt werden, in Abhängigkeit davon verhalten sich die einzelnen Arten sehr uneinheitlich und bilden 'Gesellschaften' unterschiedlicher Zusammensetzung:

Standorte mit hohem Wasserstand auf verdichtetem Untergrund bzw. schlecht drainierten Böden

Einsenkungen im Gelände, die zusätzlich einen verdichteten Untergrund aufweisen, sind häufig permanentem Wasserstau ausgesetzt. Im Untersuchungsgebiet werden seichte Mulden, die nicht tief genug sind, um permanente Tümpel auszubilden, aber dennoch fast ganzjährig überschwemmt bleiben und nur ausnahmsweise (in sehr niederschlagsarmen Jahren) trockenfallen,

vor allem von *Elaeis oleifera* und *Mauritia flexuosa* besiedelt (Abb. 19 und 63 a). Charakteristisch ist die Aufteilung solcher Standorte durch diese beiden Palmenarten: *Elaeis oleifera* wächst vordringlich in den zentralen, sehr hellen Bereichen, während *Mauritia flexuosa* auf den Rand beschränkt ist. Für diese beiden Palmenarten wird eine gemeinsame Besiedelung zeitweilig überschwemmter Habitate besonders am westlichen, andennahen Rnad der Hyläa angegeben (KAHN & MEJIA 1986; KAHN & GRANVILLE 1992).

Standorte mit hohem Grundwasserstand über schlecht drainierten, sandig-humosen Böden

Als charakteristische Pflanze solcher Standorte kann *Phytelephas macrocarpa* genannt werden. Diese Palme ist in alten, bereits verlandeten Flußschlingen besonders häufig, wo sie keinen oder nur sehr unregelmäßig auftretenden Überschwemmungen ausgesetzt sind. Für Perú werden die stellenweise individuenreichen Bestände von *P. macrocarpa* durch ENCARNACIÓN (1985) als eigene Kategorie 'Yarinal de altura' innerhalb der Gruppe der nicht überschwemmten Vegetation auf flachem Gelände mit schlechter Drainage geführt. Die unterschiedlichen Standortsbedingungen bewirken dabei eine hohe Variabilität der individuellen Größe der Palmen, die vor allem von der Sonneneinstrahlung, der Stabilität des Substrates und der Häufigkeit von Überschwemmungen abhängt (vgl. Kap. 4.1.17, Beschreibung der Arten; Abb. 29 a und 63 c).

4.5.5.3 Bach- bzw. flußbegleitende Palmenarten

Im Tiefland ist *Aiphanes aculeata* die einzige Palme, die häufiger in flußbegleitender Ufervegetation auftritt. Sie wurde entlang des Río Yuyapichis an mehreren Stellen jeweils an der Oberkante der Uferböschung gefunden. Bei zwei Individuen konnte man überdies auch die erodierende Tätigkeit des Flusses beobachten: das Untergraben der Uferböschung bei Hochwasser bewirkte ein Abrutschen des Substrates, worauf sich der Stamm beider Pflanzen bogig nach oben krümmte.

Entlang der größeren Flüsse bzw. am Unterlauf des Río Yuyapichis sind dann weiters *Attalea maripa*, *A. sp. 2* und vereinzelt auch Exemplare von *Iriartea deltoidea* zu finden, allerdings dringen diese Palmen nicht soweit in Richtung Fluß vor wie *Aiphanes aculeata*. Sie sind auf die gut befestigten hinteren Bereiche der Uferkanten beschränkt und profitieren vermutlich vom immer noch hohen Grundwasserspiegel.

Zwei weitere Palmenarten, die ähnliche Standorte besiedeln sind *Geonoma macrostachys* und *Oenocarpus bataua*. Beide verlagern erst mit zunehmender Höhenlage ihren Wuchsort vom tierra firme-Wald (s.o.) in die unmittelbare Nähe von Bächen was ihre Abhängigkeit von einer ausreichenden Wasserversorgung unterstreicht.

Rheophytische Palmen sind in den Neotropen sehr selten, bei asiatischen Palmen ist diese Lebensform hingegen häufiger (vgl. u.a. GALEANO & SKOV 1989, DRANSFIELD 1992). Die oben genannten Palmenarten kommen zwar gelegentlich in fluß- bzw. bachbegleitender Vegetation vor, sind aber nicht als Rheophyten zu bezeichnen. Morphologische und habituelle Anpassungen an die Flußufersituation, wie sie von DRANSFIELD (1992) für die beiden rheophytischen Palmenarten *Pinanga rivularis* und *P. tenella* ausgeführt wurden, fehlen bei allen Palmen, die im Untersuchungsgebiet in der flußbegleitenden Vegetation auftreten. Außer *Geonoma* sp. wurde im Untersuchungsgebiet keine Palmenart gefunden, deren Vorkommen sich ausnahmslos auf die direkte Nähe von Fließgewässern bzw. auf deren Ufer beschränkte. Diese *Geonoma*-Art besitzt regelmäßig gefiederte Blätter mit wenigern Segmenten, einstämmigen Wuchs und zeigt infolgedessen keine Spezialanpassungen, die für rheophytische Pflanzen charakteristisch sind.

4.5.6. Palmen sekundär beeinflusster bzw. gestörter Standorte

4.5.6.1 Flußufersukzessionen

Diese Vegetationsformen, die von dynamischen Prozessen der Flüsse geprägt werden, sind im Untersuchungsgebiet nur spärlich vorhanden. Das unruhige Relief im Tiefland wegen seiner Nähe zu den westlichen Abhängen des Siragebirges ist der Hauptgrund dafür, daß den Flüssen und Bächen keine allzugroßen Möglichkeiten geboten werden, sich seitlich auszubreiten. Einzig an der Einmündung des Río Yuyapichis in den Río Pachitéa, die bereits in einem vom Río Pachitéa verflachten Flußtal liegt, kommt es manchmal zu einer Veränderung des Flußlaufes und einer Verlagerung der Mündung. In solchen Vegetationsformationen sind Palmen sehr selten vertreten. Nur *Phytelephas macrocarpa* kann sich an wenigen, bereits mehr oder weniger konsolidierten Stellen behaupten.

4.5.6.2 Windwürfe

Besonders in den höheren Lagen spielt der Wind eine bedeutende Rolle in der Walddynamik. Es kommt vermehrt zu manchmal großflächigen Windwürfen, wobei vor allem einige Palmen-

arten, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe longevaginata*, *Welfia* sp. und *Wettinia maynensis*, den hohen mechanischen Beanspruchungen widerstehen können und häufig in diesen Vegetationslücken vorkommen (vgl. Abb. 10 a). Sie sind durch ihren speziellen Stammaufbau besser befähigt als dikotyle Bäume auch stärkere Stürme zu überdauern (vgl. Kap. 4.3.1). Ebenso dürfte die unterschiedliche Ausbildung der Blattkrone eine bedeutende Rolle spielen: *D. lamarckianum* und *E. longevaginata* besitzen schirmförmige Kronen. Die Blattfiedern sind bei *D. lamarckianum* stark zerteilt und in allen Ebenen ausgerichtet, während sie bei *E. longevaginata* ungeteilt sind und schlaff nach unten hängen (vgl. Abb. 10 a). *Welfia* sp. weist eine trichterige Blattkrone mit steifer Blattspindel auf, die erst an der Spitze nach unten gebogen ist (vgl. Abb. 31 a). Die Blätter dieser Palmen sind im Vergleich zu den Laubblättern dikotyler Pflanzen zwar groß und ihre Anzahl ist gering (auch im Vergleich mit ähnlich großwüchsigen Palmenarten aus dem Tiefland), aber die Robustheit und Flexibilität der Blätter bzw. ihre kontinuierliche Neubildung sind offenbar entscheidend für die große Widerstandsfähigkeit gegenüber dem Wind. Darüber hinaus bieten die Blattfiedern durch ihre Form dem Wind wenig Angriffsmöglichkeit (*E. longevaginata*) oder sie vermögen die Wirkung des Windes effizient zu brechen (*D. lamarckianum* und *Welfia* sp.).

4.5.7 Ökologisches Verhalten und Einnischung der Palmen im Untersuchungsgebiet

Palmen sind vor allem durch ihre Wuchsform und die Ausbildung der Blattkrone an die jeweiligen Habitate angepaßt. Die vielfältigen Abwandlungen der wenigen grundsätzlichen Architekturmodelle (vgl. Kap. 4.3.1, Wuchsformen) ermöglichen eine Besiedelung der unterschiedlichsten Standorte. Im Untersuchungsgebiet werden vom Großteil der Arten allerdings solche Habitate bevorzugt, die viel Licht und eine ausreichende Wasserversorgung bieten. Manche Palmen, vor allem Arten aus den Gattungen *Aiphanes*, *Bactris*, *Chamaedorea* und *Geonoma*, besiedeln dagegen die lichtarmen Unterwuchsschichten primärer Wälder. Es handelt sich dabei durchwegs um Arten mit habituellen Spezialanpassungen: z.B. rasiger Wuchs (*Bactris simplicifrons*, *Wendlandiella gracilis*), Kurzstämmigkeit (*Aiphanes tessmannii*), Ausbildung von Rhizomen (*Geonoma acaulis*) und bifide Blätter (*Bactris simplicifrons*, *Geonoma pycnostachys*, *G. leptospadix*).

Die T o l e r a n z gegenüber wechselnden ökologischen Bedingungen ist bei den Palmen des Untersuchungsgebietes sehr unterschiedlich. Viele Arten sind tolerant, was die Wasserführung des Bodens betrifft, dabei ist nicht zu übersehen, daß viele Palmen ausgesprochen wasserliebende Pflanzen sind und die individuenreichsten Palmenbestände in der Nähe von permanenten oder temporären Wasseransammlungen aufkommen (s.o.). Palmenarten mit großer ökologi-

scher Amplitude sind beispielsweise *Geonoma gracilis* und *Oenocarpus mapora* (vgl. STEVEN 1986). Beide können sowohl auf bodentrockenen Standorten, wie Hügelkuppen mit sandigem Untergrund, als auch auf vernässenden Böden vorkommen, wobei sie allerdings durch ihre unterschiedlichen Wuchshöhen (*Geonoma gracilis* ~ 1,5 m, *Oenocarpus mapora* ~ 10 m) verschiedene Schichten des Waldes besiedeln. Daneben kommen vereinzelt auch s t e n ö k e P a l m e n a r t e n vor, die eng an bestimmte ökologische Bedingungen angepaßt scheinen und überdies manchmal an eine bestimmte Höhenstufe gebunden sind. *Geonoma heinrichsiae* z. B. besiedelt im Untersuchungsgebiet ausschließlich offene Vegetationsformen in den obersten Höhenlagen des Siragebirges. *Bactris simplicifrons* ist im Untersuchungsgebiet ausschließlich in lichten Hangwäldern der submontanen Vegetationsstufe vertreten, in ihrem übrigen Verbreitungsgebiet vermag sie allerdings an nicht überschwemmten Standorten auch ins Tiefland (KAHN & MEJIA 1991), in den Guayanas sogar in Savannen vorzudringen (vgl. u.a. WESSELS BOER 1965, GRANVILLE 1989).

Manche Palmenarten verändern ihr ö k o l o g i s c h e s V e r h a l t e n in unterschiedlichen Höhenlagen entlang des Transekts. *Geonoma macrostachys* und *Oenocarpus bataua* zeigen diese Abwandlung von Standortsansprüchen: im Tiefland wachsen beide Palmen häufig an den Rändern von temporär überschwemmten Bereichen, sehr selten kommen sie an Standorten mit länger andauernden Überschwemmungen vor. In größeren Höhen nutzen die beiden Arten aber vorwiegend die Nähe von Bächen und anderen kleinen Rinnsalen aus, wobei *Geonoma macrostachys* auf die lichtarmen Schichten des bodennahen Unterwuchses beschränkt ist, während *Oenocarpus bataua* vorwiegend in offenen Geländepartien auftritt und nur manchmal in über-schatteten Wäldern zu finden ist.

In unterschiedlichen Höhenlagen werden dieselben ökologischen Nischen* oft durch verschiedenen Palmenarten genutzt, die sich meist auch durch auffällige morphologische und habituelle Ähnlichkeiten auszeichnen. Besonders deutlich ist dieses Vikariieren bei *Oenocarpus mapora* und *Wettinia augusta* zu beobachten. Beide Arten besiedeln den Unterwuchs bzw. mittlere Schichten des primären Waldes oder dessen randliche Bereiche und weisen einen verblüffend ähnlichen Habitus auf: mehrstämmiger Wuchs mit zahlreichen Sprossen pro Cluster, schlanke Stämme und schirmförmige Blattkronen. Die beiden Arten schließen sich allerdings in ihrer Höhenverbreitung aus, denn *Wettinia augusta* kommt nur in den oberen Bereichen des Tief-

* Für die unterschiedlichen Beutungen des Begriffes 'Nische' vgl. GRINNELL 1917 (spatial niche), ELTON 1927 (trophic niche) und HUTCHINSON 1957 (multidimensional niche; fundamental niche, realized niche); hier wird dem Konzept von Hutchinson gefolgt.

landregenwaldes und im submontanen Regenwald vor, während sich die Verbreitung von *Oenocarpus mapora* auf die unteren Bereiche des Tieflandregenwaldes beschränkt. Ein zweites Beispiel stellen die beiden kurzstämmigen (bzw. 'stammlosen') *Aiphanes tessmannii* und *Geonoma acaulis* des bodennahen Unterwuchses von submontanen bzw. Tieflandwäldern dar (vgl. Kap. 4.2, Vertikalverteilung der Palmen).

4.5.8 Anteil der Palmen am strukturellen Aufbau der Wälder

Nur in den untersten Schichten der primären Wälder, vom bodennahen Unterwuchs ('Krautschicht') bis auf etwa 8 m Wuchshöhe, ist der Anteil von Palmen in der Zusammensetzung der Wälder nennenswert (z.B. *Aiphanes tessmannii*, *Geonoma acaulis*, *G. gracilis*, *G. macrostachys*). In den höheren Schichten subcanopy und canopy verlieren sie an Einfluß (*Astrocaryum macrocalyx*, *Wettinia augusta*).

Eine bedeutende Rolle kommt den Palmen aber in Sukzessionen und dynamischen Prozessen zu, denen Wälder unterliegen (vgl. GRANVILLE 1978, 1984, 1992). Das Auftreten von Bestandeslücken durch Baumfall oder durch Absterben von Teilen der Kronenschicht ermöglicht es manchen Palmenarten, neben Sekundärgehölzen der Dikotylen verstärkt aufzukommen. Die spezielle Anatomie des Sprosses (Atactostele) und der für holzige Pflanzen einzigartige Verlauf der Stammbildung (vgl. Kap. 4.3, Wuchsformen; TOMLINSON 1961a, 1961b, 1990) befähigen viele Arten von Palmen, auf Störungen im Waldgefüge rasch zu reagieren und diese Lücken effizient zu schließen (vgl. u.a. GRANVILLE 1978; KAHN 1986, 1987). Schnellwüchsige Palmen mit solchen Eigenschaften sind vor allem die lianenförmigen *Desmoncus*-Arten, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* und *S. rostrata* (vgl. Abb. 64).

4.5.9 Aufteilung der Habitate durch mehrstämmig und einstämmig wachsende Palmen

Eine auffällige Anpassung sowohl an feuchte Standorte als auch an Habitate mit stärker geeigneten Bodenoberflächen stellen mehrstämmig wachsende Palmenarten dar. Beispielsweise ist *Oenocarpus mapora* im Tiefland auf flachem Terrain aber meist in unmittelbarer Nachbarschaft zu Wasseransammlungen sehr häufig, während die ebenfalls mehrstämmige *Wettinia augusta* in den Hanglagen der submontanen Regenwaldstufe vorkommt. Daneben kommen im Untersuchungsgebiet mehrere Artenpaare vor, die gleiche Standorte besiedeln, sich aber durch viel- bzw. einstämmigen Wuchs unterscheiden. *Pholidostachys synanthera* (einstämmig) — *Geonoma juruana* (mehrstämmig) besiedeln flache, bodentrockene und helle Stellen im submontanen Regenwald, *Geonoma leptospadix* (einstämmig) — *G. sp. nov.* (meist mehrstämmig) auf

flachen, lichtarmen Standorten des submontanen Regenwaldes und *Geonoma acaulis* (einstämmig) — *Wendlandiella gracilis* (mehrstämmig) in flachen, nicht überschwemmten und lichtarmen Stellen des Tieflandwaldes sind Beispiele dafür.

Nährstoff- und Wasserakkumulation durch die spezielle Ausbildung der Blattkrone

Die trichterigen Blattkronen kleinwüchsiger Palmenarten bzw. von juvenilen Individuen baumförmiger Palmen bilden auffällige Erscheinungen im Wald. Durch die spezielle Anordnung der Blätter wird Regenwasser zum Stamm hin abgeleitet und kann effizienter genützt werden. Gleichzeitig fungiert die Blattkrone aber auch als 'Laubrechen', indem sich herabfallende Blätter in der Blattkrone verfangen und sich um die Sproßspitze anhäufen (vgl. Abb. 19 b und 26 a). Neben der primären Funktion eines Assimilationsapparates trägt die Blattkrone der Palmen (bei baumförmigen Arten nur im Jugendstadium) also auch wesentlich zur Verbesserung der Wasser- bzw. Nährstoffversorgung bei (vgl. RAICH 1983). Die Form der Blattkrone ist deshalb nicht nur eine zufällige morphologische Eigenheit der Palmen, die auf den speziellen Verhältnissen der Stammbildung (primäres Dickenwachstum) und Ausbildung nur eines Apikalmeristems beruht, sondern stellt in der Konkurrenz um den Lebensraum vor allem in den ersten Lebensphasen einen beachtlichen Vorteil gegenüber 'schmächtigem' Jungwuchs von Regenwaldbäumen und kleinwüchsigen Arten der Dikotylen dar (CHAZDON 1985, DENSLOW et al. 1991).

Die vorliegende Arbeit beschreibt die artenreiche Palmenflora des Siragebirges, einem der Cordillera Oriental vorgelagerten Bergstock im tropischen östlichen Perú. Die morphologischen bzw. habituellen Eigenheiten der einzelnen Palmenarten und ihre Einbindung in das Gefüge der Regenwälder vom Tiefland bis in die Stufe des Elfenwaldes werden dabei dargestellt.

Die Palmenflora wurde entlang eines etwa 40 km langen Transekts bearbeitet, der ausgehend vom Tiefland (260 m), über die westlichen Ausläufer des Siragebirges bis in eine Höhe von etwa 2200 m führt.

In den Tieflagen herrscht primärer Tieflandregenwald vor, über weite Strecken in Form flußbegleitender Wälder. Bei einer Höhe von etwa 700 m geht der Tieflandwald allmählich in den submontanen Regenwald über. Wesentlich abrupter erfolgt der Wechsel vom submontanen zum nebelreichen montanen Regenwald in etwa 1050 m Höhe. Ab etwa 1700 m setzt der sehr feuchte Elfenwald ein. Dem Hauptkamm des Siragebirges vorgelagerte Hügelkuppen unterliegen xerischem Einfluß und tragen einen von der Umgebung auffällig abweichenden Pflanzenbewuchs ('Colorado'), der floristische und strukturelle Ähnlichkeiten mit der Gipfelvegetation in etwa 2200 m Höhe zeigt.

Entlang des Transekts wurden insgesamt 49 Arten und ein vermutlicher Hybrid aus *Oenocarpus bataua* x *O. mapora* gefunden. Nach Auswertung der teils widersprüchlichen Literatur und aufwendigen Herbarvergleichen konnten 44 der 49 Arten bestimmt werden. Jeweils ein Vertreter aus den Gattungen *Bactris*, *Geonoma* und *Welfia* konnte nicht bis auf die Art bestimmt werden, für zwei der drei *Attalea*-Arten existiert kein korrekter Artname. Die Systematik nahezu aller Gattungen der Palmen Südamerikas ist aber noch im Fluß und besonders Gattungen wie *Geonoma* oder *Bactris* sind über weite Strecken noch ungeklärt. Je eine Art aus *Desmoncus* und *Geonoma* ist neu, möglicherweise auch jene aus der Gattung *Welfia*. Die Anzahl neuer Arten ist in Anbetracht der geringen Größe des Gebietes erstaunlich hoch.

Von allen Palmenarten des Untersuchungsgebietes werden Beschreibungen der morphologischen Merkmale präsentiert und durch fotografische Abbildungen, Angaben zur Ökologie, vertikalen Verteilung im Untersuchungsgebiet, Vulgärnamen und Nutzung durch Einheimische ergänzt. Bei einigen Arten sind Bemerkungen zu speziellen Fragestellungen (Systematik schwieriger Taxa, besondere ökologische Verhältnisse, etc.) angefügt. Vorangestellt finden sich kurze Gattungsbeschreibungen mit allgemeinen Angaben zur Anzahl der Arten (nach den neuesten Monographien), zur geographischen Verbreitung und der vertikalen Verteilung.

Für die Arten des Gebietes wird in Anhang 1 ein Bestimmungsschlüssel vorgestellt, der die Feldmerkmale besonders berücksichtigt.

Die Artenvielfalt der Palmen nimmt mit steigender Höhenlage drastisch ab. Im Tiefland des Untersuchungsgebietes kommen insgesamt drei Viertel aller Palmen (36 von 50) vor und 24 sind auf diese Höhenstufe beschränkt. Im submontanen Regenwald sind 18 Arten vertreten, wovon 6 ausschließlich in dieser Vegetationszone gefunden wurden, von den insgesamt 9 Arten des montanen Regenwaldes beschränken sich 6 auf diese Vegetationsstufe, im Elfenwald ist nur mehr eine Art vertreten.

Knapp drei Viertel aller Palmentaxa (37 von 50) sind dabei auf eine Vegetationszone beschränkt, 11 Arten sind über zwei Höhenstufen verteilt und nur zwei kommen vom Tiefland bis zum montanen Regenwald vor. Die einzelnen Arten zeigen eine recht unterschiedliche Amplitude in ihrer Vertikalverteilung, die von 1240 m (*Oenocarpus bataua*) bis ~ 50 m (z.B. *Astrocaryum macrocalyx*) reicht.

Hinsichtlich der Vertikalverteilung der Gattungen ergibt sich ein noch deutlicherer Verbreitungsschwerpunkt im Tieflandbereich. Von den insgesamt 22 vorkommenden Gattungen sind 20 im Tiefland, 9 im submontanen Regenwald, 7 im montanen Regenwald und nur mehr eine im Elfenwald vertreten. Mit Ausnahme von *Euterpe* sind die Gattungen von den niederen bis in die höheren Lagen kontinuierlich vertreten. *Geonoma* kommt vom Tiefland bis in die Gipfellaugen vor und weist somit in ihrer Höhenverbreitung die größte Amplitude aller Gattungen auf.

Die Vertikalverteilung gliedert die Palmen in mehrere Gruppen auf: (i) Tieflandpalmen (z. B. *Astrocaryum macrocalyx*, *Attalea* spp., *Elaeis oleifera*, *Euterpe precatória*, *Mauritia flexuosa*), (ii) Arten der Hochlagen (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Welfia* sp. und *Euterpe longevaginata*), (iii) Elemente der Übergangszone zwischen Tiefland- und submontanem Regenwald (*Aiphanes tessmannii*, *Geonoma pycnostachys*, *G.* sp. nov.). Die größten Veränderungen in der floristischen Zusammensetzung finden dabei an der scharfen Grenze zwischen dem submontanen und montanen Regenwald statt, die für fast alle Palmenarten eine vertikale (obere bzw. untere) Verbreitungsgrenze darstellt. Nur zwei Palmenarten, *Geonoma macrostachys* und *Oenocarpus bataua*, haben eine ausgedehnte Vertikalverteilung vom Tiefland- bis in den montanen Regenwald.

Trotz der vergleichsweise 'eingeschränkten' Möglichkeiten (kein sekundäres Dickenwachstum; weitgehendes Fehlen von oberirdischen Verzweigungen, abgesehen von häufig vorkommenden

basalen Seitensprossen) bilden die Palmen eine Vielfalt von Wuchsformen aus. Im Untersuchungsgebiet können nach der Sproßverzweigung (einstämmig vs. mehrstämmig wachsend), der Stammhöhe bzw. -länge und Ausbildung der Blattkrone 27 Wuchsformtypen unterschieden werden.

Der aufrechte Wuchs herrscht vor, nur vereinzelt können Palmen auch prostrate Stämme aufweisen (*Elaeis oleifera*, *Geonoma gracilis*, *Phytelephas macrocarpa*), selten sind Rhizome ausgebildet (*Geonoma acaulis*, *G. macrostachys*). Einen Ausnahmefall stellen die lianenartig windenden Sprosse der *Desmoncus*-Arten des Untersuchungsgebietes dar.

Ausbildung und Anzahl basaler Seitensprosse sind charakteristisch für mehrstämmig wachsende Palmenarten. Zahlreiche Seitensprosse bilden z.B. *Geonoma juruana* und *Wettinia augusta*. Bei manchen Arten treten sowohl ein- als auch mehrstämmig wachsende Individuen auf [*Hyospathe elegans* (Sippe 1), *Geonoma* sp. nov.].

Die unterschiedliche Ausbildung der Blattkrone läßt weitere Unterscheidungen zu, wobei die zwei wichtigen Kriterien (i) die räumliche Ausrichtung und (ii) die Anordnung der Blätter am Stamm darstellen. Die Form der Blattkrone kann, offenbar als Reaktion der Pflanzen auf die Umgebungsbedingungen, in vielfältiger Weise abgewandelt sein. Als ursprünglich wird die schopfartige Anordnung der Blätter angenommen, die sich durch nachträgliche Streckung der Internodien bei einigen Palmenarten aber auch verlängern kann (besonders deutlich bei *Desmoncus*-Arten; *Geonoma pycnostachys*). Die Form der Blattkronen wird durch die Form der Blätter mitbestimmt. Die Blattkrone kann kugelförmige (z.B. *Mauritia flexuosa*), schirmförmige (z.B. *Euterpe* spp., *Geonoma leptospadix*) oder trichterige (*Attalea*-Arten) Form annehmen. Auffällig sind Palmen mit wenigblättrigen Blattkronen (*Dictyocaryum lamarckianum*), die häufig in vom Wind beeinflussten Standorten siedeln. Palmen mit vielblättrigen Kronen sind im lichtarmen Unterwuchs primärer Wälder (*Geonoma leptospadix*) oder an stabilen Standorten insbesondere des Tieflandes vertreten (z.B. *Attalea* spp.).

Parallel zur Verarmung der Palmenflora nimmt die Anzahl der Wuchsformtypen mit zunehmender Höhenlage ab. Ebenfalls ändert sich das Verhältnis von ein- zu mehrstämmig wachsenden Palmenarten: im Tiefland sind die unverzweigten Palmenarten mit 63 % im Übergewicht, im submontanen Regenwald ist die Verteilung annähernd ausgeglichen, den montanen Regenwald besiedeln schließlich zu 80 % einstämmige Palmen.

Zusammenfassung

Zwei Vegetationsaufnahmen mit jeweils 400 m² Grundfläche wurden in unterschiedlichen Höhenlagen (280 m = Plot 1, 790 m = Plot 2) durchgeführt. Alle Bäume mit einem DBH von über 10 cm und alle Palmen (Keimlinge, Juvenile und Adulte) wurden aufgenommen und in ein Koordinatennetz eingetragen.

Bemerkenswert sind das Auftreten von 7 bzw. 8 Palmenarten (Plot 1 bzw. Plot 2; nur *Oenocarpus bataua* ist in beiden Untersuchungsflächen vertreten) und die hohe Individuenzahl (75 bzw. 164) in derart kleinen Flächen. In Plot 1 ist die Aufteilung des Lebensraumes vielfältig, es kommen keine dominanten Arten vor und die Verteilung von Unterwuchs-, subcanopy- und canopy-Palmen ist gleichmäßig. In Plot 2 ist die Dominanz von *Wettinia augusta* auffällig, die die übrigen Palmenarten von ihren ansonsten bevorzugten Wuchsorten fast vollständig verdrängt.

Die Altersstrukturen der Palmenpopulationen stimmen in beiden Untersuchungsflächen fast überein: etwa die Hälfte der Individuen bilden Keimlinge, ein Drittel juvenile und etwa ein Zehntel adulte Palmen. Bemerkenswert ist die annähernd doppelt so hohe Individuenzahl von Plot 2 gegenüber Plot 1. Dieses Phänomen mag vor allem mit der Lichtversorgung zusammenhängen, die in submontanen Wäldern besser ist als in Tieflandwäldern.

In den Tieflandwäldern haben sich die Palmen im Zusammenhang mit ihrer Vielfalt an Wuchsformen und Standortsansprüchen die unterschiedlichsten Habitate erschlossen. Sie sind dabei häufig Zeigerpflanzen für die jeweilige Bodenfeuchtigkeit: trockener Boden (*Geonoma juruana*, *Pholidostachys synanthera*), wechselnde Bodenfeuchtigkeit (z.B. *Geonoma gracilis*, *Oenocarpus mapora*), hohe Bodenfeuchtigkeit bei gleichzeitig guter Drainage (*Phytelephas macrocarpa*), Staunässe (*Elaeis oleifera*, *Mauritia flexuosa*), aber auch für Störungen (*Bactris* spp., *Desmoncus* spp.) und anthropogenen Einfluß (*Attalea* spp., *Bactris gasipaes*).

In tierra firme-Standorten werden vor allem die unteren Schichten durch zahlreiche Palmenarten besiedelt, subcanopy- und canopy-Palmen sind in ungestörten Habitaten vergleichsweise selten. Große Bedeutung kommt den Palmen hierbei als Lückenschließer zu (Umbruchslücken, kleinere Lücken im Kronendach). In Hangwäldern bilden Palmen stellenweise dichte Bestände und besitzen oft besondere Anpassungen wie mehrstämmigen Wuchs und Stelzwurzeln. In Hochlagenwäldern, die häufig Windwürfen ausgesetzt sind, herrschen Palmen mit einstämmigem Wuchs und wenigblättrigen Blattkronen vor.

Mehrere Arten sind offenbar aufgrund ihrer ökologischen Toleranz und Konkurrenzkraft im Untersuchungsgebiet weit verbreitet (*Oenocarpus mapora*, *Wettinia augusta*), aber oft auf eine Vegetationsstufe beschränkt. Manche Palmenarten (z.B. *Chamaedorea pinnatifrons*, *Geonoma dicranospadix* und *G. leptospadix*) treten nur sporadisch auf, sehr seltene Arten sind *Aiphanes tessmannii* und *Bactris macroacanthos*.

6. Summary

The present study describes the species-rich palm flora of the Siramountains. The Sira is an isolated block belonging to the chain of the Cordillera Oriental and is situated in tropical Eastern Perú. Morphology and habit of each palm species that occurs in the investigation area and their integration within the rain forests from lowland to elfin forest will be discussed.

Primary forests dominate in the lowlands, having a high proportion of riverine vegetation. At an altitude of c. 700 m it turns gradually into submontane, an abrupt change of the vegetation takes place at an altitude of 1050 m from submontane to montane. At an altitude of 1700 m the montane vegetation is replaced by very wet elfin forest. Hilltops that are separate from the main ridge of the Sira are characterized by a vegetation similar to that of the summit area at 2200 m.

Palms were investigated along a transect of c. 40 km, extending from the lowland (c. 260 m), following the western foothills of the Sira Mountains up to an altitude of c. 2200 m.

Along the transect a total of 49 palm species and one putative hybrid *Oenocarpus bataua* x *Oenocarpus mapora* have been recognized. Of the 49 species 44 were identified using literature and comparing specimens in the herbaria at New York, Kew, Århus, Utrecht and Vienna. One species out each genera *Bactris*, *Geonoma* and *Welfia* could not be identified. No valid specific name exists for two of the three species of *Attalea*. Up to date information on the systematics and taxonomy of almost every neotropical palm genus are meager especially for the two genera *Bactris* and *Geonoma*. One species in each of *Desmoncus* and *Geonoma* is being identified for the first time, the same probably applies to the species in *Welfia* too. The number of new species seems comparatively high because of the small size of the investigation area.

Ahead of the detailed description of the species the genus is characterized giving general remarks on morphology, number of species (following recent monographs), geographical and vertical distribution of the genus. Morphology of each species is described, information on ecology, altitudinal distribution within the investigated area, common names and use by local people are given. Additional remarks on special topics (systematics of difficult taxa, special ecological features, etc.) have been added where necessary.

A key is prepared (cf. appendix 1) for the species of the investigated area, using particularly important field characters.

Number of species declines drastically with increasing altitude. Out of the 50 palms 36 occur in lowland forests, 24 are restricted completely to this zone. Submontane rain forest contains 18 species of palms, 6 of them are exclusively distributed in this vegetation zone. Six out of nine species of montane forest are restricted to this zone, only one species occurs within the elfin forest.

Nearly three quarters of all palms (37 of 50) are restricted to one vegetation zone, 11 are distributed across two zones and two are spread over three vegetation zones. Vertical distribution of each species range from 1240 m (*Oenocarpus bataua*) to ~ 50 m (e.g. *Astrocaryum macrocalyx*).

The altitudinal distribution of the genera leads to an even more obvious center of diversity in the lowlands. Of the 22 genera 20 are represented by at least one species in the lowland forest, 9 can be found in submontane forest, 7 in montane forest and only one remains in elfin forest. The vertical distribution of the genera is continuous with the exception of *Euterpe*, which is not present in the submontane rain forest. *Geonoma* occurs from lowland to elfin forest and shows the largest amplitude in vertical distribution of all palmgenera.

The palms of the investigated area belong to different groups according to their altitudinal distribution: (i) lowlandpalms (e.g. *Astrocaryum macrocalyx*, *Attalea* spp., *Elaeis oleifera*, *Euterpe precatorea*, *Mauritia flexuosa*), (ii) palms of high altitudes (e.g. *Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe longevaginata*, *Welfia* sp.), (iii) elements of the transitional zone from lowland to submontane forest (e.g. *Aiphanes tessmannii*, *Geonoma pycnostachys*, *G.* sp. nov.). The palm flora changes markedly at the limit between submontane and montane rain forest, that represents for most of the species an upper or lower altitudinal limit in their vertical distribution. Two palm species, *Geonoma macrostachys* and *Oenocarpus bataua*, show a vertical distribution from the lowland to the montane vegetation zone.

Palms have achieved highly elaborate growthforms regardless of their limited capacities (lack of secondary thickening; absence of aerial branches, except basal suckers). In the investigation area 27 growthforms can be distinguished based on differentiations of the stem (single- vs. multistemmed, length of the stem) and individual shape of the leafcrown.

Erect stemforms dominate in the investigation area, only a few palms show prostrate stems (*Elaeis oleifera*, *Geonoma gracilis*, *Phytelephas macrocarpa*). Rhizomes are rarely found (*Geonoma acaulis*, *G. macrostachys*). Species of *Desmoncus* are exceptional in having the special life form of lianas with curved and winding stems.

Multistemmed palms are characterized by horizontally spreading vs. upright shoots and number of basal lateral shoots. *Geonoma juruana* and *Wettinia augusta* have numerous lateral shoots whereas *Hyospathe elegans* (form 1) and *Geonoma* sp. nov. develop single stemmed as well as multistemmed (2-3 stems per individual) forms.

The shape of the leafcrown permits further differentiation within the growthforms of palms. The two most important features are (i) arrangement of the leaves along the stem, and (ii) spatial arrangement of the leaves and leaflets respectively. The individual shape of the crown is an adaptation of species to variable environmental constraints. The tuftlike arrangement of leaves at the upper end of the palm stem is supposed to represent the primary condition. However subsequent extension of the internodes causes an elongate shape of the crown in numerous species (e.g. *Desmoncus* spp., *Geonoma pycnostachys*). The shape of the leafcrown is also determined by the structure of the individual leaves. Leafcrowns can be spherical (*Mauritia flexuosa*), umbrella-like (*Euterpe* spp., *Geonoma leptospadix*) or funnel- or featherduster-like (*Attalea* spp.). Palms that possess crowns consisting of a few leaves (e.g. *Dictyocaryum lamarckianum*) often grow in stands that are strongly influenced by storms. Palms with a leafcrown that consists of numerous leaves grow either in the understory of shady forests (*Geonoma leptospadix*) or open types of vegetation in stable habitats (*Attalea* spp.).

The growthforms decline with increasing altitude because of the reduced number of species. The ratio of single- and multistemmed palms also changes markedly: 63 percent of the lowland palms are singlestemmed, submontane rain forest shows an equilibrium between single- and multistemmed palms, 80 percent of the palms species in montane rain forest are singlestemmed.

Two vegetation plots covering an area of 400 m² each have been worked out in different altitudes (280 m = plot 1, 790 m = plot 2). Trees with a DBH \geq 10 cm and every individual palm (seedling, juvenile and adult) have been marked and transferred into a gridnet.

These two plots are characterized by a remarkable high number of species (7 in plot 1, 8 in plot 2; *Oenocarpus bataua* is the only species that occurs in both plots) and as well as a very high number of individuals (75 and 164 respectively). Palms of plot 1 are diverse, no species dominates and the habitats are utilized by palms with various growthforms and the proportion of understory-, subcanopy-, and canopy-species is almost even. Plot 2 is dominated by one palm species, *Wettinia augusta*. This species seems to displace all other species from their otherwise preferred habitats.

Structure of different growthstages of the palm populations in the two plots is nearly similar: seedlings represent one half of the individuals, juveniles about one third and adults 10 percent, but plot 2 shows double the number of individuals. This phenomenon could be due to the more favorable light environment of plot 2 vs. plot 1.

Palms can colonize diverse habitats because of their various growthforms and ecological predisposition for a changing environment. They often identify the moisture and watercontent of the soil (indicator species): dry soils (*Geonoma juruana*, *Pholidostachys*), soils with varying watercontent (*Geonoma gracilis*, *Oenocarpus mapora*), high watercontent and well drained soils (*Phytelephas macrocarpa*), high watercontent and poorly drained soil (*Elaeis oleifera*, *Mauritia flexuosa*). Some species are indicators of disturbed habitats (*Bactris* spp., *Desmoncus* spp.) and human influence (*Attalea* spp., *Bactris gasipaes*).

Palms often dominate in the understory of tierra firme forests, and are less important in the upper layers (subcanopy and canopy) of undisturbed forests. In these strata palms mostly have obtained the function of repairing tools in filling gaps within the forest, especially the canopy. Palms can build up dense stands in forests on slopes and often show special adaptations for this unstable environment such as stilt roots and a multistemmed habit. In forests of higher elevation, which are often struck by storms, singlestemmed palms prevail with leafcrowns that are built up by only a few leaves.

Numerous species show a wide distribution within the investigation area probably because of an obvious tolerance of changing ecological factors (e.g. *Oenocarpus mapora*, *Wettinia augusta*) but are mostly restricted to only one vegetation zone. Some palms, e.g. *Chamaedorea pinnatifrons*, *Geonoma dicranospadix*, *G. leptospadix*, are distributed sporadically, *Aiphanes tessmannii* and *Bactris macroacanthos* are very rare.

7. Literaturverzeichnis

- ANDERSON, A.B., BALICK, M.J. 1988. Taxonomy of the babassu complex (*Orbignya* spp. *Palmae*). - *Systematic Botany* **13**: 32-50.
- BALÉE, W. 1988. Indigenous adaptation to Amazonian palm forests. - *Principes* **32**: 47-54.
- BALICK, M.J. 1981. *Mauritiella* (*Palmae*) reconsidered. - *Brittonia* **33**: 459-460.
- BALICK, M.J. 1986. Systematics and economic botany of the *Oenocarpus-Jessenia* (*Palmae*) complex. - *Advances in economic botany* **3**.
- BALSLEV, H., MORAES, M. 1989. Sinopsis de las palmeras de Bolivia. AAU Reports **20**. Botanical Institute Århus, Dänemark.
- BARFOD, A.S. 1991. A monographic study of the subfamily *Phytelephantoideae* (*Arecaceae*). - *Opera Botanica* **105**: 1-73.
- BARTHOLOTT, W., FRÖLICH, D. 1983. Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticulaerer Wachs-Kristalloide: ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. - *Plant systematics and evolution* **142**: 171-185.
- BECCARI, O. 1908. Asiatic palms, *Lepidocaryeae*. I. The species of *Calamus*. - *Annals of the royal botanical garden Calcutta* **11**.
- BECCARI, O. 1924. *Palmae della Tribù Borasseae*. - Firenze: G. Passeri.
- BERNAL, R., GALEANO, G., HENDERSON, A. 1991. Notes on the genus *Oenocarpus* (*Palmae*) in the Colombian Amazon. - *Brittonia* **43**: 154-164.
- BLANCO METZLER, A., MONTERO CAMPOS, M., FERNÁNDEZ PIEDRA, M., MORA-URPI, J. 1992. Pejibaye palm fruit contribution to human nutrition. - *Principes* **36**: 66-69.
- BLYDENSTEIN, J. 1962. La sabana de *Trachypogon* del alto Llano. - *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **23**: 139-206.
- BODLEY, J.H., BENSON, F.C. 1980. Stilt root walking by an iriarteoid palm in the Peruvian Amazon. - *Biotropica* **12**: 67-71.
- BORCHSENIUS, F., BERNAL-GONZALEZ, R. 1991. A monograph of *Aiphanes* (*Palmae*). Part 1. - Ph.D. Dissertation, Universität Århus, Dänemark.
- BRAKO, L., ZARUCCHI, J.L. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Perú. - *Monographs in systematic botany from the Missouri botanical garden*, vol. **45**. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- BURKILL, I.H. 1935. A dictionary of the economic products of the Malay Peninsula. 2 Vols. London.

- BURRET, M. 1927. Die Palmengattungen *Oenocarpus* Martius und *Jessenia* Karsten, nebst einigen Bemerkungen zu *Archontophoenix* H.Wendland et Drude (einschl. *Loroma* O.F.Cook). - Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem **10**: 291-312.
- BURRET, M. 1929. Die Gattung *Euterpe* Gaertn. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie **63**: 49-76.
- BURRET, M. 1932. Die Palmengattungen *Martinezia* und *Aiphanes*. - Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem **11**: 557-577
- BURRET, M. 1933/34. *Bactris* und verwandte Palmengattungen. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis **35**: 167-253.
- BURRET, M. 1934a. Die Palmengattung *Astrocaryum* G.F.W.Meyer. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis **35**: 114-158.
- BURRET, M. 1934b. Die Palmengattung *Desmoncus* Martius. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis **36**: 197-258.
- BURRET, M. 1935. Die Palmengattungen *Mauritia* und *Mauritiella*. - Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem **12**: 605-611.
- CHAZDON, R.L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. - American journal of botany **72**: 1493-1502.
- CLEMENT, C.R. 1988. Domestication of the pejibaye (*Bactris gasipaes*): past and present. Advances in economic botany **6**: 155-174.
- CLEMENT, C.R., AGUIAR, J.P.L., ARKCOLL, D.B., FIRMINO, J.L., LEANDRO, R.C. 1989. Pupunha brava (*Bactris dahlgreniana* Glassman): progenitora da pupunha (*B. gasipaes* Kunth in H.B.K.)?. - Boletim do museu paraense "Emilio Goeldi" **5**: 39-55.
- CORNER, E.J.H. 1966. The natural history of palms. Berkley - Los Angeles: University of California Press.
- CRONQUIST, A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. 2. Auflage. - New York: New York Botanical Garden.
- DAHLGREN, B.E. 1959. Index of American palms. Plates. - Field museum of natural history. Botanical series **14**: 1-412.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. 1982. The monocotyledons: A comparative study. New York: Academic Press.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T., YEO, P.F. 1985. The families of the monocotyledons. Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
- DENSLAW, J.S., NEWELL, E., ELLISON, A.M. 1991. The effect of understory palms and cycnanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. - Biotropica **23**: 225-234.

- DRANSFIELD, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In TOMLINSON, P.B., ZIMMERMANN, H. (Hrsg.): Tropical trees as living systems, pp. 247-268. - Cambridge: Cambridge University Press.
- DRANSFIELD, J. 1980. Systematic notes on *Pinanga* (*Palmae*) in Borneo. - Kew Bulletin **34**: 769-788.
- DRANSFIELD, J. 1992. Observations on rheophytic palms in Borneo. Bulletin, institut française d'études andines **21**. 415-432.
- DRUDE, O. 1887 *Palmae*. In ENGLER, A., PRANTL, K. (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. **2** Heft **3**. - Leipzig: Engelmann.
- DUGAND, A. 1940. Un genero, cinco especies nuevas de Palmas. - *Caldasia* **1**: 10-19.
- DUIVENVOORDEN, J.F., LIPS, J.M. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Estudios en la Amazonia Colombiana Bd. **III** a (Memoria explicativa de los mapas) und Bd. **III** b (Mapas). - Bogotá: Tropenbos Colombia.
- EHRENDORFER, F. 1991. *Spermatophyta* (Samenpflanzen). In SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A. (Bearb.): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen ("Strasburger"). 33. Aufl., pp. 699-828. - Stuttgart: Gustav Fischer
- EITEN, G. 1982. Brazilian "savannas" In HUNTLEY, B.J., WALKER, B.H. (Hrsg.): Ecological Studies, vol. **42**, pp. 25-47 Ecology of tropical savannas. - Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
- ELLENBERG, H. 1959. Typen tropischer Urwälder in Perú. - Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen **110**: 169-187
- ELLENBERG, H. 1982. Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3. Aufl. - Stuttgart: Ulmer.
- ELLENBERG, H., MÜLLER-DOMBOIS, D. 1967 Tentative physiognomic ecological classification of plant formations of the earth. - Berichte des Geobotanischen Instituts der Eidgenössisch Technischen Hochschule Stiftung Rübel **37**: 21-55.
- ELTON, C. 1927 *Animal ecology*. - New York: MacMillan.
- ENCARNACIÓN, F. 1985. Introducción a la flora y vegetación de la Amazonia Peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. - *Candollea* **40**: 237-252.
- FISHER, J.B. 1973. Unusual branch development in the palm *Chrysalidocarpus*. - Botanical journal of the linnean society **66**: 83-95.
- FISHER, J.B. 1974. Axillary and dichotomous branching in the palm *Chamaedorea*. - American journal of botany **61**. 1046-1056.
- FISHER, J.B., DRANSFIELD, J. 1979. Development of axillary and leaf-opposed buds in rattan palms. - *Annals of botany* **44**: 57-66.

- FREITAG, H. 1971. Die natürliche Vegetation des südostspanischen Trockengebietes. - Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie **91**: 147-308.
- FRÖLICH, D., BARTHLOTT, W. 1988. Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monokotylen. - Tropische und subtropische Pflanzenwelt **63**. Mainz: Akademie der Wissenschaften und der Literatur, und Wiesbaden: Franz Steiner Verlag.
- GALEANO, G. 1991. Las palmas de la región de Araracuara. - Estudios en la Amazonia Colombiana **I**. Bogotá, Kolumbien.
- GALEANO, G., BERNAL, R. 1987. Palmas del Departamento de Antioquia, región occidental. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- GALEANO, G., SKOV, F. 1989. *Geonoma linearis* - a rheophytic palm from Colombia and Ecuador. - Principes **33**: 108-112.
- GENTRY, A.H. 1986a. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. - Caldasia **XV** (71-75): 71-91.
- GENTRY, A.H. 1986b. Notes on Peruvian Palms. - Annals of the Missouri botanical garden **73**: 158-165.
- GENTRY, A.H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. - Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America **85**: 156-159.
- GENTRY, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and Upper and Central Amazonia. In GENTRY, A.H. (Hrsg.): Four neotropical rain forests, pp. 141-157 - New Haven: Yale University Press.
- GENTRY, A.H. 1992. *Bignoniaceae* - Part II (Tribe *Tecomeae*). Flora Neotropica Monographs **25 (II)**. - New York: New York Botanical Garden.
- GENTRY, A.H. 1993. Diversity and floristic composition of lowland tropical forest in Africa and South America. In GOLDBLATT, P. (Hrsg.): Biological relationships between Africa and South America, pp. 500-547 - New Haven: Yale University Press.
- GLASSMAN, S.F. 1987. Revision of the palm genus *Syagrus* Martius and other selected genera in the *Cocos* alliance. - Illinois biological monographs **56**.
- GOTTSBERGER, G., MORAWETZ, W. 1986. Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaitá (Amazonas). - Flora **178**: 41-71.
- GRADSTEIN, S.R., REENEN, G.B.A. VAN & GRIFFIN, D. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. - Acta botanica neerlandica **38**: 439-448.
- GRAGSON, T.L. 1992. The use of palms by the Pume indians of southwestern Venezuela. Principes **36**: 133-142.
- GRANVILLE, J.-J. DE. 1978. Recherches sur la flore et la végétation Guyanaises. - Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- GRANVILLE, J.-J. DE. 1984. Monocotyledons and pteridophytes, indicators of environmental constraints in the tropical vegetation. - Candollea **39**: 265-269.

- GRANVILLE, J.-J. DE. 1989. La distribución de las palmas en la Guyana Francesa. - *Acta amazonica* **19**: 115-138
- GRANVILLE, J.-J. DE. 1992. Life forms and growth strategies of Guianan palms as related to their ecology. - *Bulletin, institut française d'études andines* **21**: 533-548.
- GRAYUM, M.H., NEVERS, G.C. DE. 1988. New and rare understory palms from the Péninsula de Osa, Costa Rica, and adjacent regions. - *Principes* **32**: 101-114.
- GRINNELL, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. - *American naturalist* **51**: 115-128.
- GRUBB, P.J. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature* **229**: 44-45.
- GRUBB, P.J., LLOYD, J.R., PENNINGTON, T.D., WHITMORE, T.C. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. - *Journal of ecology* **51**: 567-601
- GRUBB, P.J., WHITMORE, T.C. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. - *Journal of ecology* **54**: 303-333
- HACKEL, E. 1882. *Monographia festucarum europaeorum*. Kassel - Berlin: Fischer.
- HALLÉ, F. 1977. The longest leaf in palms? - *Principes* **21**: 18.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
- HAMMEL, B. 1990. The distribution of diversity among families, genera and habit types in the La Selva flora. In GENTRY, A.H. (Hrsg.): *Four neotropical rain forests*, pp. 75-84. - New Haven - London: Yale University Press.
- HARRIS, P.J., HARTLEY, R.D. 1980. Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. - *Biochememical systematics and ecology* **8**: 153-160.
- HENDERSON, A. 1990. *Arecaceae* Part 1. Introduction and the *Iriarteinae*. *Flora Neotropica Monographs* **53**. - New York: New York Botanical Garden.
- HENDERSON, A., AUBRY, M. 1989. *Attalea crassispatha*, an endemic and endangered Haitian palm. - *Principes* **33**: 88-90.
- HENZL, M.J. 1991. *Reptiliengesellschaften eines amazonischen Inselgebirges (Serranía de Sira, Perú): Höhenverbreitung, Habitatnutzung und biogeographische Beziehungen*. - Dissertation, Universität Wien.
- HODEL, D.R. 1992. *Chamaedorea* palms: their species and cultivation. - Lawrence, Kansas: Allen Press.
- HOGAN, K.P. 1986. Plant architecture and population ecology in the palms *Socratea durissima* and *Scheelea zonensis* on Barro Colorado Island, Panama. - *Principes* **30**: 105-107

- HOLBROOK, N.M., PUTZ, F.E., CHAI, P 1985. Above-ground branching of the stiltrooted palm, *Eugeissonia minor* - *Principes* **29**: 142-146.
- HOLDRIDGE, L.R. 1947 Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* **105**: 367-368.
- HUBER, O. 1982. The significance of savanna vegetation in Amazonas territory of Venezuela. In PRANCE, G.T. (Hrsg.): Biological diversification in the tropics, pp. 221-224. New York: Columbia University Press.
- HUBER, O. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. In HUBER, O. (Hrsg.): La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier" El ambiente físico, ecología y anatomía vegetal, pp. 131-170. - Caracas.
- HUECK, K. 1966. Die Wälder Südamerikas. - Stuttgart: Gustav Fischer.
- HUECK, K., SEIBERT, P 1981. Vegetationskarte von Südamerika. In Walter, H. (Hrsg.): Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume, Bd. **Ha**. - Stuttgart: Gustav Fischer.
- HUTCHINSON, G.E. 1957 Concluding remarks. - Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology **22**: 415-427
- JANZEN, D. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids. - *Principes* **15**: 89-101.
- JOHANN, M. 1992. Ökologie einiger neotropischer Regenwaldgehölze. - Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur, Wien.
- KAHN, F 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. - *Biotropica* **18**: 214-218.
- KAHN, F. 1987 The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra firme forests. - *Experientia* **43**: 214-259.
- KAHN, F 1988. A new species of *Chelyocarpus* (*Palmae*, *Coryphoideae*) from Peruvian Amazonia. - *Principes* **32**: 69-72.
- KAHN, F 1990. Las palmeras del arborétum Jenaro Herrera (Provincia de Requena, Departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana. XVII. - *Candollea* **45**: 341-362.
- KAHN, F., CASTRO, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* **17**: 210-216.
- KAHN, F., GRANVILLE, J.-J. DE. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
- KAHN, F., HENDERSON, A., BRAKO, L., HOFF, M., MOUSSA, F 1992. Datos preliminares a la actualización de la flora de *Palmae* del Perú: intensidad de herborización y riqueza de las colecciones. - *Bulletin, institut française d'études andines* **21**. 549-563.

- KAHN, F., LEÓN, B., YOUNG, K.R. 1993. Las plantas acuáticas en las aguas continentales del Perú. - Travaux de l'institut française d'études andines, Tome 75.
- KAHN, F., MEJIA, K. 1986. The American Oil Palm, *Elaeis oleifera*, in Peruvian Amazonia. *Principes* 30: 182.
- KAHN, F., MEJIA, K. 1990. Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. - *Forest ecology and management* 33/34: 169-179.
- KAHN, F., MEJIA, K. 1991. The palm communities of two "terra firme" forests in Peruvian Amazonia. - *Principes* 35: 22-26.
- KAHN, F., MEJIA, K., CASTRO, A. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. - *Biotropica* 20: 266-269.
- KAHN, F., MILLÁN, B. 1992. *Astrocaryum (Palmae)* in Amazonia. A preliminary treatment. *Bulletin, institut française d'études andines* 21. 459-531.
- KAHN, F., MOUSSA, F. 1994a. Las Palmeras del Perú. - Travaux de l'institut française d'études andines, Tome 79.
- KAHN, F., MOUSSA, F. 1994b. Diversity and conservation status of Peruvian palms. - *Biodiversity and conservation* 3: 227-241.
- KALLIOLA, R., MÄKINEN, Y., SALO, J. 1988. Regeneración natural de selvas en la Amazonía Peruana 2: Autecología de algunas especies sucesionales. - *Memorias del museo de historia natural "Javier Prado"* 19 Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.
- KALLIOLA, R., PUHAKKA, M., DANJOY, W (Hrsg.). 1993. Amazonia Peruana. Vegetación húmeda tropical en el llano subandino. - Jyväskylä, Finland: Gummerus Printing.
- KALLIOLA, R., PUHAKKA, M., SALO, J., TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. 1991. The dynamics, distribution and classification of swamp vegetation in Peruvian Amazonia. - *Annales botanici fennici* 28: 225-239.
- KALLIOLA, R., SALO, J., MÄKINEN, Y. 1987. Regeneración natural de selvas en la Amazonía Peruana 1. dinamica fluvial y sucesión ribereña. - *Memorias del museo de historia natural "Javier Prado"* 18. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.
- KRÜGEL, P. 1990. Bromelienphytotelmen und ihre Fauna. Eine ökologische Studie im Siragebirge (Ostperu), mit besonderer Berücksichtigung des Microhyliden *Syncope antenori* (Anura). - Dissertation, Universität Wien.
- KRÜGEL, P. 1993. Biologie und Ökologie der Bromelienfauna von *Guzmania weberbaueri* im amazonischen Perú, ergänzt durch eine umfassende Bibliographie der Bromelien-Phytotelmata. Biosystematics and ecology series, vol. 2. Wien: Österreichische Akademie der Wissenschaften.
- LISTABARTH, C. 1992. Blütenbiologie und Bestäubungsstrategien einer westamazonischen Palmengesellschaft. - Dissertation, Universität Wien.

- LUTEYN, J.L. 1989. Speciation and diversity of *Ericaceae* in neotropical montane vegetation. In HOLM-NIELSEN, L., NIELSEN, I., BALSLEV, H. (Hrsg.): Tropical forests, pp. 297-307 - London: Academic Press.
- MAAS, P.J.M., WESTRA, L.Y.T. 1992. *Rollinia*. Flora Neotropica Monographs 57 - New York: New York Botanical Garden.
- MAAS, P.J.M., WESTRA, L.Y.T. 1993. Neotropical Plant Families. Königstein (Germany) - Champaign (Illinois, USA): Koeltz.
- MABBERLEY, D.J. 1993. The plant-book. A portable dictionary of the higher plants. - Cambridge: Cambridge University Press.
- MACBRIDE, J.F. 1960. *Palmae*. In MACBRIDE, J.F. (Hrsg.): Flora of Perú, pp. 321-418. - Field museum of natural history. Botanical series 13.
- MADISON, M. 1977. A revision of *Monstera* (*Araceae*). - Contributions of the Gray herbarium of Harvard university 207: 3-100.
- MALLEUX, J. 1971. Estratificación forestal con uso de fotografías aéreas. Vol. 1. - Lima: Universidad Nacional Agraria "La Molina"
- MALLEUX, J. 1982. Inventarios forestales en bosques tropicales. Lima: Universidad Nacional Agraria "La Molina"
- MARTIUS, C.F.P. VON. 1823-1850. Historia Naturalis Palmarum. 3 Bände. - Leipzig: T.O. Weigel.
- MEDEIROS-COSTA, J.T., PANIZZA, S. 1983. Palms of the cerrado vegetation formation of São Paulo state, Brazil. - Principes 27: 118-125.
- MOORE, H.E. JR. 1972. *Chelyocarpus* and its allies *Cryosophila* and *Itaya* (*Palmae*). - Principes 16: 67-88.
- MOORE, H.E. JR. 1973a. Major groups of palms and their distribution. - Gentes herbarum 11: 27-141.
- MOORE, H.E. JR. 1973b. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. In MEGGERS, B.J., AYENSU, E.S., DUCKWORTH, W.D. (Hrsg.): Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review, pp. 63-88. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- MOORE, H.E. JR., DRANSFIELD, J. 1978. A new species of *Wettinia* and notes on the genus. Notes from the royal botanic garden, Edinburgh 36: 259-267
- MOORE, H.E. JR., UHL, N.W. 1982. Major trends of evolution in palms. - Botanical review 48: 1-69.
- MORAWETZ, W., EBSTER, D. 1989. CHOROL und STATCHO, zwei neue Computerprogramme zur Darstellung und vergleichenden Analyse von chorologischen Daten für die Neotropen. - Flora 182: 419-434.

- MORAWETZ, W., HENZL, M.J., WALLNÖFER, B. 1992. Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. Biodiversity and conservation 1. 19-33.
- MOUSSA, F., KAHN, F., HENDERSON, A., BRAKO, L., HOFF, M. 1992. Las palmeras en los valles principales de la Amazonía Peruana. - Bulletin, institut française d'études andines 21. 565-597
- MYERS, R.L. 1990. Palm swamps. In LUGO, A.E., BRINSON, M.M., BROWN, S. (Hrsg.): Ecosystems of the world, vol. 15, pp. 267-286. Forested wetlands. - Amsterdam: Elsevier.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. Forests: Elements of silvology. - Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
- ONERN. 1983. Inventario y evaluación semidetallada de los recursos naturales de la zona del Río Pachitúa. - Lima: Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales.
- PADOCH, C. 1988. Aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the economy of Iquitos, Perú. In BALICK, M.J. (Hrsg.): The palm - tree of life: biology, utilization and conservation, pp. 214-224. - New York: New York Botanical Garden.
- PATIÑO, V.M. 1992. An ethnobotanical sketch of the palm *Bactris (Guilielma) gasipaes*. Principes 36: 143-147
- PERES, C.A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. - Biotropica 26: 285-294.
- POPMA, J., BONGERS, F., MARTÍNEZ-RAMOS, M., VENEKLAAS, E. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. - Journal of tropical ecology 4: 77-88.
- POR, F.D. 1992. Sooretama, the Atlantic rain forest of Brazil. - Den Haag: SPB Academic Publishing.
- POTZTAL, E. 1964. Principes. In MELCHIOR, H. (Hrsg.): Englers Syllabus der Pflanzenfamilien, pp. 579-588. - Berlin: Gebrüder Bornträger
- PRANCE, G.T. 1972. *Chrysobalanaceae*. Flora Neotropica Monographs 9. - New York: New York Botanical Garden.
- PRANCE, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. - Brittonia 31. 26-38.
- PRANCE, G.T. 1982a. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In PRANCE, G.T. (Hrsg.): Biological diversification in the tropics, pp. 137-157 - New York: Columbia University Press.
- PRANCE, G.T. 1982b. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climatic changes in the neotropics. - Annals of the Missouri botanical garden 69: 594-624.
- PRANCE, G.T., RODRIGUES, W.A., SILVA, M.F. DA. 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. - Acta amazonica 6: 9-35.

- PUTZ, F.E. 1983. Developmental morphology of *Desmoncus isthmius*, a climbing colonial cocoloid palm. - *Principes* **27**: 38-42.
- QUERO, H.J. 1992. Current status of Mexican palms. - *Principes* **36**: 203-216.
- RAICH, J.W. 1983. Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. - *Brenesia* **21**: 119-129.
- RAMIREZ, N., BRITO, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. - *American journal of botany* **77**: 1260-1271.
- RAUNKIAER, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. - Oxford: Clarendon Press.
- RENUKA, C., NAMBIAR, V.P.K. 1985. Axillary shoot development in the arial stem of *Calamus*. - *Principes* **29**: 160-161.
- RICH, P.M. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. - *Principes* **30**: 117-131.
- RICH, P.M. 1987. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriartea gigantea*, and other arborescent palms, implications for mechanical support. - *American journal of botany* **74**: 792-802.
- RICH, P., LUM, S., MUÑOZ E., L., QUESADA A., M. 1987. Shedding of vines by the palms *Welfia georgii* and *Iriartea gigantea*. - *Principes* **31**: 31-40.
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical rain forest. - Cambridge: Cambridge University Press.
- RÖSER, M. 1993. Variation and evolution of karyotype characters in palm subfamily *Coryphoideae* s.l. - *Botanica acta* **106**: 170-182.
- RÖSER, M. 1994. Pathways of karyological differentiation in palms (*Arecaceae*). - *Plant systematics and evolution* **189**: 83-122.
- RUMPHIUS, G.E. 1741-1755. Herbarium Amboinense. 6 vols. Amsterdam: J.Burmann, Meinard Uytwerf.
- SABOGAL, M.C. 1987. Struktur und Entwicklungsdynamik eines amazonischen Naturwaldes bei Pucallpa, Perú. - Dissertation, Universität Göttingen.
- SALO, J., RÄSENEIN, M. 1989. Hierarchy of landscape patterns in western Amazon. In HOLM-NIELSEN, L.B., NIELSEN, I.C., BALSLEV, H. (Hrsg.): Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity, pp. 35-45. - Padstow: Academic Press.
- SALO, J., KALLIOLA, R., HÄKKINEN, I., MÄKINEN, Y., NIEMELÄ, P., PUHAKKA, M., COLEY, P. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. - *Nature* **322**: 254-258.
- SCHATZ, G.E., WILLIAMSON, G.B., COGSWELL, C.M., STAM, A.C. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. - *Biotropica* **17**: 206-209.
- SCHENK, H. 1892. Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien heimischen Arten. 1. Theil: Beiträge zur Biologie der Lianen. In SCHIMPER, A.F.W. (Hrsg.): Botanische Mittheilungen aus den Tropen, Heft 4. - Jena: Gustav Fischer.

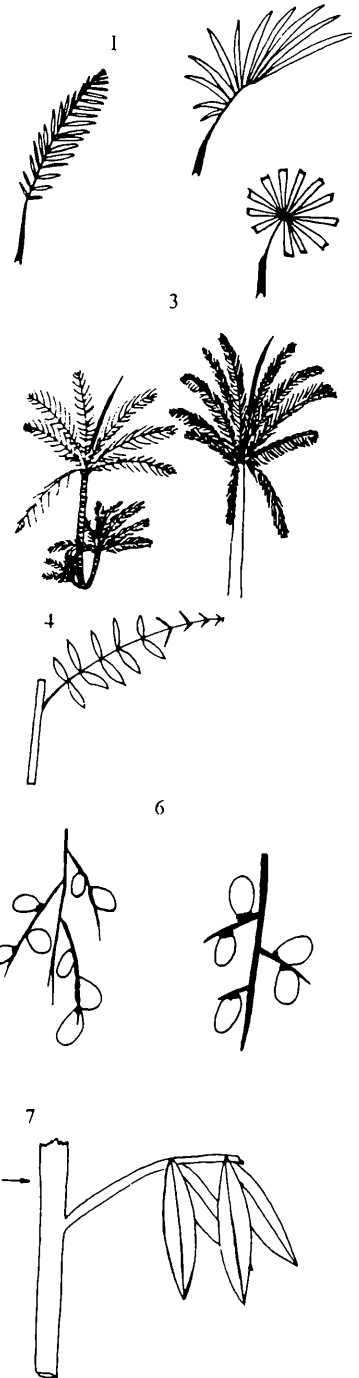
- SCHOUTE, J.C. 1912. Über das Dickenwachstum der Palmen. - *Annales du jardin botanique de Buitenzorg* **11(26)**: 1-209.
- SEIDENSCHWARZ, F. 1986. Vergleich von Flußuferkrautgesellschaften mit Wildkrautvegetation im tropischen Tiefland von Perú. - *Amazoniana* **10**: 79-111.
- SIMPSON, D.R. 1972. Especiación en las plantas leñosas en la Amazonía Peruana relacionada a las fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno. Resumos do I. Congreso Latinoamericano de Botânica. - México: México.
- SIOLI, H. 1965. Bemerkung zur Typologie amazonischer Flüsse. - *Amazoniana* **1**: 74-83.
- SKOV, F., BALSLEV, H. 1989. Revision of *Hyospathe*. - *Nordic journal of botany* **9**: 189-202.
- STEVEN, D. DE. 1986. Comparative demography of a clonal palm (*Oenocarpus mapora* subsp. *mapora*) in Panama. - *Principes* **30**: 100-104.
- SVOMA, E., MORAWETZ, W. 1992. Drüsenhaare, Emergenzen und Blattdomatien bei der Ameisenpflanze *Tococa occidentalis* (*Melastomataceae*). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **114**: 185-200.
- TAKHTAJAN, A. 1973. Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. - Stuttgart: Gustav Fischer.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* **52**: 23-40.
- TERBORGH, J., WESKE, J.S. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. - *Ecology* **56**: 562-576.
- THORNE, R.F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. - *Botanical review* **58**: 225-348.
- TODZIA, C.A. 1988. *Chloranthaceae: Hedyosmum*. *Flora Neotropica Monographs* **48**. - New York: New York Botanical Garden.
- TOMLINSON, P.B. 1961a. *Palmae*. In METCALFE, C.R. (Hrsg.): *Anatomy of the Monocotyledons*. - Oxford: Clarendon Press.
- TOMLINSON, P.B. 1961b. Essays on the morphology of palms VI. The palm stem. - *Principes* **5**: 117-124.
- TOMLINSON, P.B. 1971. The shoot apex and its dichotomous branching in the *Nypa* palm. *Annals of botany* **35**: 865-879.
- TOMLINSON, P.B. 1990. *The structural biology of palms*. - Oxford: Clarendon Press.
- TOSI, J.A. 1960. Zonas de vida natural en el Perú. *Boletín Técnico* Nr. **5**. Proyecto 39, Programa de Cooperación Técnica. - Lima.
- TRACEY, J.G. 1982. *The vegetation of the humid tropical region of North Queensland*. - Melbourne: CSIRO.

- TRYON, R.M., TRYON, A.F. 1982. Ferns and allied plants. With special reference to tropical America. Berlin - Heidelberg - New York: Springer
- UHL, N.W., DRANSFIELD, J. 1987. Genera palmarum. - Lawrence, Kansas: Allen Press.
- UNESCO. 1980. Vegetation map of South America. - Hobart, Australia: Mercury-Walch.
- UNESCO. 1981. Vegetation map of South America. Explanatory notes. Natural resources research **XVII**. - Paris: Darantiere.
- VARESCHI, V. 1980. Vegetationsökologie der Tropen. - Stuttgart: Ulmer.
- VARESCHI, V. 1986. Cinco breves ensayos ecologicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. In HUBER, O. (Hrsg.): La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional "Henri Pittier" El ambiente físico, ecología y anatomía vegetal, pp. 171-187 - Caracas.
- WALTER, H. 1973. Die Vegetation der Erde. Bd. 1. Die tropischen und subtropischen Zonen. Stuttgart: Gustav Fischer.
- WALTER, H., BRECKLE, S.-W. 1991. Ökologie der Erde. Bd. 1. Grundlagen. 2. Aufl. - Stuttgart: Gustav Fischer.
- WEBB, L.J. 1978. A general classification of Australian rain forests. - Australian Plants **9**: 349-363.
- WEBERBAUER, A. 1911. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. In ENGLER, A., DRUDE, O. (Hrsg.): Die Vegetation der Erde. Bd. **XII**. - Leipzig: Engelmann.
- WESSELS BOER, J.G. 1965. The indigenous palms of Suriname. - Leiden: E.J.Brill.
- WESSELS BOER, J.G. 1968. The Geonomoid palms. Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van wetenschappen, Afdeling natuurkunde, Tweede reeks **58**: 1-202.
- WESSELS BOER, J.G. 1988. Palmas indigenas de Venezuela. - Pittiera **17**: 1-332.
- WHITMORE, T.C. 1984. Tropical rain forests of the Far East. 2nd edition. - Oxford: Clarendon Press.
- YEATON, R.I. 1979. Intraspecific competition in a population of the stilt palm, *Socratea durissima* (Oersted) H.Wendland on Barro Colorado Island, Panama. - Biotropica **11**: 155-158.
- YOUNG, K. 1991. Floristic diversity on the eastern slopes of the Peruvian Andes. - Candollea **46**: 125-143.
- YOUNG, K., LEÓN, B. 1990. Catálogo de las plantas de la zona alta del Parque Nacional Río Biseo, Perú. - Memorias del museo de historia natural "Javier Prado", ser. B (Botánica) **34**: 1-37
- ZONA, S. 1990. Monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). - Aliso **12**: 583-666.

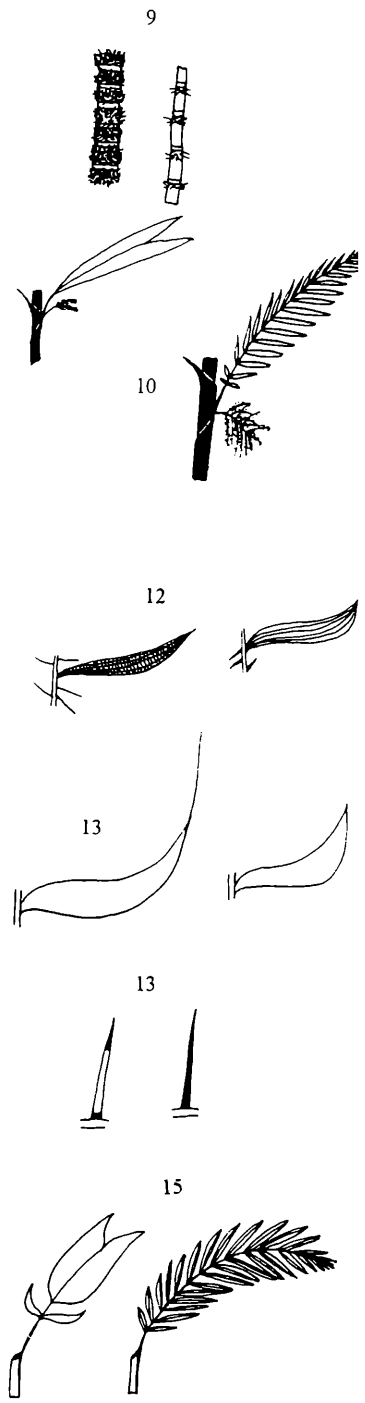
Anhänge

Anhang I/ Feldschlüssel der Palmen aus dem Siragebirge und dem angrenzenden Tiefland.

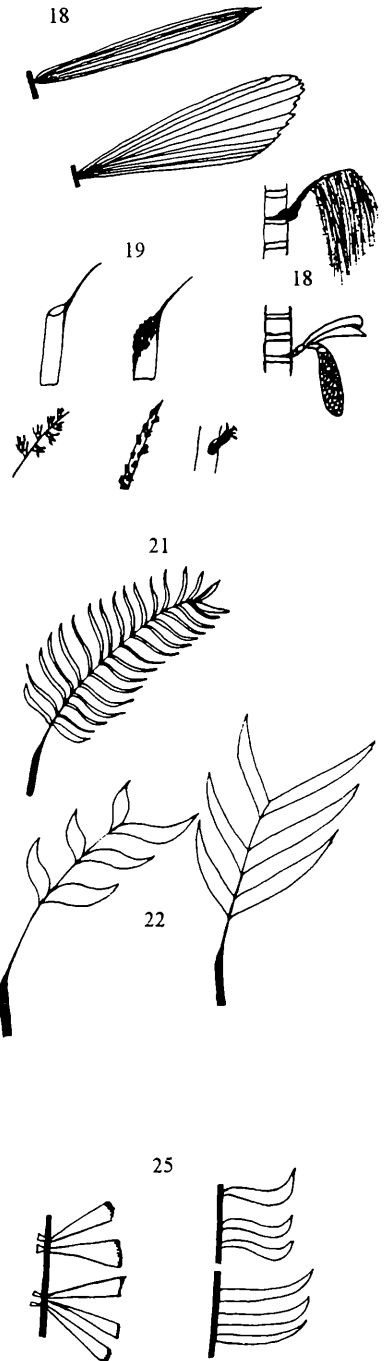
- 1 Laubblätter fächerförmig (palmat oder costapalmat)..... 2
 Laubblätter gefiedert oder ungeteilt und dann bifid 3
- 2 Stamm bis 30 m hoch und 30-40 cm DBH; Laubblätter costapalmat ..
 *Mauritia flexuosa*
 Stamm bis 5 m hoch und 15 cm DBH; Laubblätter palmat
 *Chelyocarpus ulei*
- 3 Pflanzen durch basale Seitensproßbildungen mehrstämmig..... 4
 Pflanzen einstämmig..... 23
- 4 Lianen; Blätter mit Acanthophyllen 5
 Sprosse nicht kletternd, sondern aufrecht, geneigt oder niederliegend;
 Blätter ohne Acanthophylle..... 8
- 5 Sprosse 0,3-0,5 cm dick und in einer Höhe von 1,5-3 m im Unterwuchs des Waldes kletternd; Blattfiedern am Grund mit einem kurz bestachelten Gelenk 6
 Sprosse 0,8-2 (-10) cm dick und oberhalb von 5 m im Unterwuchs des Waldes oder bis in die Kronenschicht kletternd; Blattfiedern ohne Gelenk 7
- 6 Blattscheiden unbestachelt; Blütenstandsäste zum Grund hin verschmälert und zur Fruchtzeit nach unten hängend
 *Desmoncus leptospadix*
 Blattscheiden kurz bestachelt; Blütenstandsäste gleichmäßig dick und zur Fruchtzeit rechtwinkelig von der Blütenstandsachse abstehend
 *Desmoncus polyacanthos*
- 7 Blattscheiden und -spindeln mit 2,5-4 cm langen Stacheln; Ochrea 9-13 cm lang *Desmoncus polyacanthos*
 Blattscheiden und -spindeln mit wenigen 0,5-2 cm langen Stacheln besetzt oder unbestachelt; Ochrea 20-25 cm lang
 *Desmoncus sp. nov.*
- 8(4) Pflanzen bestachelt 9
 Pflanzen unbestachelt..... 14



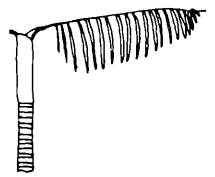
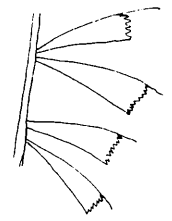
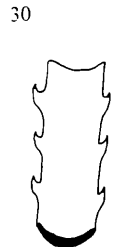
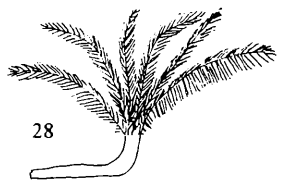
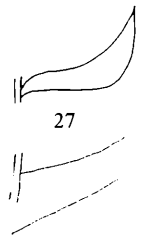
- 9 Sprosse 10-15(-20) m hoch und ca. 15 cm DBH; Internodien dicht und bandförmig bestachelt *Bactris gasipaes*
- Sprosse bis 5m hoch; Internodien mit einem schmalen Stachelring oder unbestachelt10
- 10 Blütenstände gabelig verzweigt oder unverzweigt; Laubblätter ungeteilt und bifid (nur selten gefiedert)11
- Blütenstände mit mehr als 2 Blütenstandsästen; Laubblätter gefiedert12
- 11 Blattspindeln 6-18 cm lang; Sprosse weniger als 1 cm im Durchmesser; Blütenstände immer unverzweigt; in Höhen von 600-900 m
..... *Bactris simplicifrons*
- Blattspindeln 50-70 cm lang; Sprosse mehr als 2 cm im Durchmesser; Blütenstände gabelig verzweigt (selten unverzweigt); Tiefland ...
..... *Bactris bifida*
- 12(10) Blattfiedern beiderseits glänzend, mit Quernerven, unterseits kahl; Stacheln der Blätter drehrund, bis zu 8 cm lang *Bactris* sp.
- Blattfiedern beiderseits matt, ohne Quernerven, unterseits kurz behaart; Stacheln der Blätter abgeflacht, bis 7 cm lang13
- 13 Blattfiedern in eine bis 15 cm lange Spitze ausgezogen; Blattscheiden dicht bestachelt, die einzelnen Stacheln am Grund und an der Spitze schwarz, in der Mitte hellbraun *Bactris monticola*
- Blattfiedern nur kurz spitz zulaufend; Blattscheiden spärlich bestachelt, die einzelnen Stacheln einfarbig schwarz
..... *Bactris macroacantha*
- 14(8) Laubblätter ungeteilt und bifid *Geonoma pycnostachys*
- Laubblätter gefiedert15
- 15 Blätter mit einem breiten Endabschnitt und zwei schmal sigmoiden Fiedern darunter *Geonoma arundinacea*
- Blätter normal gefiedert16
- 16 Sprosse bis 0.8 (-1,2) m hoch; Blattfiedern weich; zweihäusige Pflanzen *Wendlandiella gracilis*
- Sprosse über 1.5 m hoch; Blattfiedern derber; einhäusige Pflanzen ...
.....17
- 17 Sprosse höher als 5 m und mehr als 3 cm dick18
- Sprosse kleiner als 5 m und bis maximal 3 cm dick19



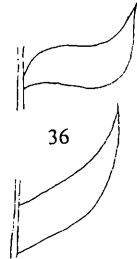
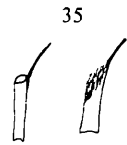
- 18 Blattfiedern linealisch, kurz zugespitzt; Blattunterseite bläulich bewachst; Blütenstände einfach verzweigt und pferdeschweif-artig aussehend *Oenocarpus mapora*
- Blattfiedern am Grund keilförmig verschmälert, an der Spitze unregelmäßig abgeschnitten; Blattunterseite nicht bewachst; Blütenstände kolbenförmig/kätzchenförmig (weiblich/männlich)
Wettinia augusta
- 19 Scheiden von älteren Blättern röhrenförmig geschlossen; Blüten nicht in Gruben der Blütenstandsäste eingesenkt 20
- Scheiden von älteren Blättern an der dem Blattstiel gegenüber liegenden Seite faserig aufgelöst; Blüten in Gruben der Blütenstandsäste eingesenkt 21
- 20 Laubblätter 1.2-1.5 m lang mit drei Fiederpaaren; männliche Blüten gestielt; Tiefland bis 600 m *Hyospathe elegans* Form 1
- Laubblätter 0.5-1.2 m lang, mit 8-11 Fiederpaaren; männliche Blüten ungestielt; oberhalb 800 m *Hyospathe elegans* Form 2
- 21 15-20 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel mit 1(-3) Hauptnerven; ältere Sprosse geneigt und mit Aufsitzern
Geonoma lindeniana
- 2-4 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel mit (1)-6-12 Hauptnerven; Sprosse gewöhnlich aufrecht und ohne Aufsitzer 22
- 22 Blattfiedern am Grund verschmälert; 2-5 Sprosse pro Pflanze; Blütenstände gabelig verzweigt oder unverzweigt *Geonoma* sp.nov.
- Blattfiedern am Grund nicht verschmälert; viele Sprosse (bis zu 23) pro Pflanze; Blütenstände zweifach verzweigt *Geonoma juruana*
- 23(3) Laubblätter ungeteilt und bifid; Stamm 5-8 mm dick
..... *Geonoma leptospadix*
- Laubblätter gefiedert; Stamm 'fehlend' oder mehr als 1 cm dick 24
- 24 Pflanzen 'stammlos' oder mit Rhizom wachsend; Laubblätter bis 2 m lang 25
- Pflanzen mit deutlich ausgebildetem, 0,3-30 m hohem Stamm; wenn stammlos, dann die Laubblätter über 3 m lang 28
- 25 Laubblätter bestachelt; Blattfiedern am Grund keilförmig verschmälert und an der Spitze unregelmäßig abgeschnitten
..... *Aiphanes tessmannii*
- Laubblätter unbestachelt; Blattfiedern sigmoid oder bogig 26



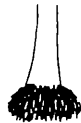
- 26 13-17 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel *Geonoma* sp.
 3 (-4) Blattfiedern beiderseits der Blattspindel.....27
- 27 Blattfiedern am Grund verschmälert; ältere Pflanzen ein Rhizom aus-
 bildend..... *Geonoma acaulis*
 Blattfiedern am Grund nicht verschmälert; immer ohne Rhizom.....
 *Geonoma macrostachys*
- 28(24) unterer Teil des Stammes auf dem Boden liegend, oberer Teil auf-
 recht; wenn ein niederliegender Abschnitt fehlt (bei Jungpflanzen),
 dann die Blütenstände unverzweigt oder die Blätter mehr als 3 m
 lang29
 Stamm aufrecht.....31
- 29 Stamm bis 3 cm dick; 4-7 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel.....
Geonoma gracilis
 Stamm über 15 cm im Durchmesser; zahlreiche Blattfiedern beider-
 seits der Blattspindel.....32
- 30 Blattstiele mit randlichen Zähnen; der niederliegende Stammab-
 schnitt bei älteren Individuen oft nahezu kreisförmig eingerollt
 *Elaeis oleifera*
 Blattstiele ohne randliche Zähne; der niederliegende Stammabschnitt
 gerade oder nur schwach gewunden *Phytelphas macrocarpa*
- 31(28) ausgewachsene Stämme bis 7 m hoch (sehr selten bis 11 m, dann die
 Pflanzen bestachelt und die Blattfiedern an der Spitze unregelmäßig
 abgeschnitten).....32
 ausgewachsene Stämme höher als 10 m (wenn niedriger, Laubblätter
 unterseits silbrig glänzend)40
- 32 Pflanzen bestachelt *Aiphanes aculeata*
 Pflanzen unbestachelt.....33
- 33 Blattscheiden einen deutlichen Kronschaft ausbildend; Blattfiedern
 nach unten hängend; oberhalb von 1000 m *Euterpe longevaginata*
 Kronschaft fehlt; Blattfiedern horizontal ausgebreitet.....34
- 34 Blattscheiden bestehen bleibend und den Stamm einhüllend; Blätter
 über 6 m lang..... *Attalea* sp. 1
 Blattscheiden abfallend; Blätter weniger als 3 m lang35



- 35 Blattscheiden der äußeren Blätter röhrenförmig verwachsen36
 Blattscheiden der äußeren Blätter an der dem Blattstiel gegenüber liegenden Seite in ein faseriges Gewebe aufgelöst37
- 36 Blattfiedern am Grund verschmälert *Chamaedorea pinnatifrons*
 Blattfiedern am Grund nicht verschmälert.....*Hyospathe elegans*
- 37(35) Stamm bis 7 m hoch und 6 cm DBH; Blattstiele und -spindeln dunkel-rotbraun *Pholidostachys synanthera*
 Stamm bis 4 m hoch und 4 cm DBH; Blattstiele und -spindeln grün (bisweilen abwischar behaart)38
- 38 2-3 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel; Blütenstände einfach verzweigt mit 3-5 Blütenstandsästen *Geonoma dicranospadix*
 6-11 Blattfiedern beiderseits der Blattspindel; Blütenstände zweifach verzweigt39
- 39 Blattfiedern 50-60 cm lang; Tiefland bis 800 m
Geonoma interrupta
 Blattfiedern 20-30 cm lang; Gipfelregion des Sira (~ 2200 m)
Geonoma heinrichsiae
- 40(31) Pflanzen mit stammbürtigen Adventivwurzeln in den unteren Stammabschnitten.....41
 Pflanzen ohne solche Wurzeln46
- 41 Wurzeln einen Polster an der Stammbasis bildend; der Stamm an der Basis verdickt; Laubblätter mit hängenden, linealischen Blattfiedern .
 *Euterpe precatoria*
 Adventivwurzeln als Stelzwurzeln ausgebildet; die Stammbasis nicht verdickt; Laubblätter mit horizontal oder in alle Richtungen ausgebreiteten, am Grund keilförmig verschmälerten und an der Spitze unregelmäßig abgeschnittenen Blattfiedern.....42
- 42 Blütenstände eingeschlechtlich, zu 5-7 pro Nodium; Rachillen kolbig; 2-4 Brakteen spatha-artig vergrößert und persistierend.....
Wettinia maynensis
 Blütenstände zweigeschlechtlich, einzeln am Nodium; Rachillen dünn; alle Brakteen röhrenförmig und abfallend43
- 43 Stelzwurzeln in einem dichten Konus angeordnet; ältere Blütenstandsknospen kreisförmig nach unten gerollt..... *Iriartea deltoidea*
 Stelzwurzeln in einem lockeren Konus stehend; Blütenstandsknospen immer gerade und aufrecht44



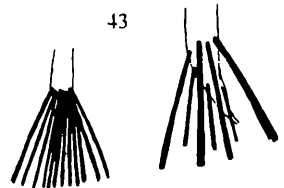
41



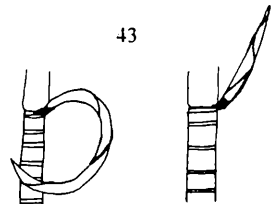
42



43

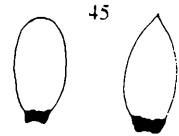
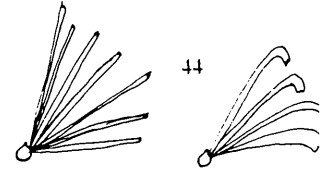


43



Anhang 1 / Feldschlüssel

- 44 Blattfiedern an der Spitze nicht umgebogen; in Höhen von 1000 - 1600 m *Dictyocaryum lamarckianum*
 Blattfiedern an der Spitze nach unten hängend; Tiefland bis 900 m ...
45
- 45 Früchte an der Spitze abgerundet; Tiefland *Socratea exorrhiza*
 Früchte oben kurz zugespitzt; submontane Stufe *Socratea rostrata*
- 46(40) Pflanzen bestachelt *Astrocaryum macrocalyx*
 Pflanzen unbestachelt.....47
- 47(46) Blütenstände zur Blütezeit unterhalb der Blattkrone und hängend...48
 Blütenstände zur Blütezeit innerhalb der Blattkrone und aufrecht ...50
- 48 Blütenstände mit 8-10, 40-60 mm dicken Blütenstandsästen, Blüten
 in Gruben eingesenkt *Welfia* sp.
 Blütenstände mit zahlreichen, 4-8 mm dicken Blütenstandsästen,
 Blüten nicht eingesenkt.....49
- 49 Blattfiedern unterseits bläulich bewachst und mit locker verteilten,
 geraden Haaren besetzt *Oenocarpus bataua* x *Oenocarpus mapora*
 Blattfiedern unterseits unbewachst und mit dicht stehenden, sichel-
 förmigen Haaren besetzt..... *Oenocarpus bataua*
- 50(47) Endokarp an der Spitze abgerundet *Syagrus sancona*
 Endokarp mit aufgesetzter Spitze51
- 51 Blätter lang gestielt; die Spitze des Endokarps stumpfkegelig
 *Attalea maripa*
 Blätter ± ungestielt; die Spitze des Endokarps spitzkegelig
 *Attalea* sp. 2



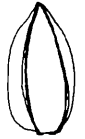
49



50



51



Anhang 2 / Pflanzenliste aus der Vegetationsbeschreibung

Lichenes

Usneaceae — *Usnea* spp.

Bryophyta

Sphagnaceae — *Sphagnum* spp.

Pteridophyta

Cyatheaceae — *Cyathea* spp.

Lomariopsidaceae — *Elaphoglossum metallicum* Mickel

Lycopodiaceae — *Lycopodium cernuum* L.

Pteridaceae — *Adiantum latifolium* Lamarck, *Adiantum petiolatum* Desvaux

Gymnospermae

Cycadaceae — *Zamia* sp.

Gnetaceae — *Gnetum* cf. *nodiflorum* Brongniart; *Gnetum* cf. *schwackeanum* Taubert ex Schenk

Podocarpaceae — *Podocarpus* sp.

Angiospermae

Acanthaceae — *Justicia* spp.; *Mendoncia* sp.; *Ruellia* spp.

Annonaceae — *Annona* sp. nov.; *Duguetia quitarensis* Benthams; *Guatteria megalophylla* Diels, *Guatteria* sp. aff. *terminalis* R.E.Fries; *Malmea* cf. *raimondii* R.E.Fries, *Malmea* sp.; *Oxandra riedeliana* R.E.Fries, *Oxandra xylopioides* Diels; *Porcelia ponderosa* (Rusby) Rusby; *Rollinia hispida* P.Maas & Westra, *Rollinia schunkei* P.Maas & Westra; *Tetrameranthus umbellatus* Westra; *Triglyaea* sp.

Apocynaceae — *Aspidosperma schultesii* Woodson, *Aspidosperma tambopatense* A.Gentry, *Aspidosperma* sp.; *Bonafousia obliqua* Miers, *Bonafousia sananho* (Ruiz & Pavón) Markgraf; *Forsteronia affinis* Müller Argoviensis; *Mandevilla hirsuta* (Richard) Schumann, *Mandevilla sandemanii* Woodson; *Mesechites trifida* (Jacquin) Müller Argoviensis; *Odontadenia cognata* (Stadelmeyer) Woodson; *Rauvolfia praecox* Schumann ex Markgraf

Araceae — *Anthurium* spp.; *Monstera dubia* (Kunth in H.B.K.) Engler & K.Krause; *Spathiphyllum* sp.

Araliaceae — *Schefflera minutiflora* Harms, *Schefflera* sp.

Aristolochiaceae — *Aristolochia* sp.

Asteraceae — *Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pavón) Persoon, *Baccharis* spp.; *Mikania aquaria* B.Robinson; *Tessaria integrifolia* Ruiz & Pavón

Balanophoraceae — *Ombrophytum peruvianum* Poeppig & Endlicher

Bignoniaceae — *Arabidaea nicotianiflora* Kraenzlin; *Jacaranda copaia* (Aublet) D.Don; *Tabebuia incana* A.Gentry; *Tanaecium nocturnum* (Barbosa Rodrigues) Bureau & Schumann

Bombacaceae — *Cavanillesia* sp.; *Ceiba pentandra* (L.) Gaertner; *Chorisia* sp.; *Ochroma pyramidale* (Cavanilles ex Lamarck) Urban

Bromeliaceae — *Aechmaea* cf. *fernandae* (C.J. Morren) Baker; *Billbergia oxysepala* Mez; *Guzmania strobilantha* (Ruiz & Pavón) Mez, *Guzmania weberbaueri* Mez; *Tillandsia* spp.; *Vriesea amazonica* (Baker) Mez in Martius, *Vriesea incurva* (Griesebach) R.W.Read

Burseraceae — *Protium altsonii* Sandwith, *Protium unifoliolatum* Engler

Anhang 2 / Artenliste der Pflanzen aus der Vegetationsbeschreibung

- Cactaceae** — *Selenicereus* sp.
- Caricaceae** — *Carica papaya* L.
- Caryocaraceae** — *Caryocar* sp.
- Cecropiaceae** — *Cecropia distachya* Huber, *Cecropia polystachya* Trécul
- Chloranthaceae** — *Hedyosmum* sp.
- Chrysobalanaceae** — *Hirtella racemosa* Lamarck, *Licania bullata* Prance ined., *Licania caudata* Prance
- Combretaceae** — *Combretum assimile* Eichler; *Terminalia amazonica* (J.F.Gmelin) Exell
- Costaceae** — *Costus* spp.
- Cucurbitaceae** — *Cayaponia* sp.; *Gurania spinulosa* (Poeppig & Endlicher) Cogniaux
- Cunoniaceae** — *Weinmannia* spp.
- Cyclanthaceae** — *Asplundia* spp., *Carludovica palmata* Ruiz & Pavón
- Eremolepidaceae** — *Antidaphne viscoidea* Poeppig & Endlicher
- Ericaceae** — *Bejaria aestuans* L.; *Cavendishia sirensis* Luteyn
- Erythroxylaceae** — *Erythroxylum* spp.
- Euphorbiaceae** — *Hura crepitans* L.; *Croton* sp. aff. *lechleri* Müller Argoviensis; *Ricinus communis* L.
- Flacourtiaceae** — *Casearia* sp.
- Gentianaceae** — *Voyria* sp.; *Voyriella* sp.
- Gesneriaceae** — *Besleria* spp.; *Columnea* spp.
- Heliconiaceae** — *Heliconia* spp.
- Hernandiaceae** — *Sparattanthelium* sp.
- Icacinaceae** — *Dendrobangia boliviana* Rusby; *Discophora guianensis* Miers
- Lamiaceae** — *Hyptidendron arboreum* (Benth) R.Harley
- Lauraceae** — *Nectandra purpurea* (Ruiz & Pavón) Mez; *Persea trollii* O.Schmidt
- Lecythydaceae** — *Couratari* sp.; *Couroupita guianensis* Aublet; *Eschweilera andina* (Rusby) J.F.Macbride, *Eschweilera laevicarpa* S.Mori; *Grias peruviana* Miers; *Lecythis hians* A.C.Smith
- Leguminosae** — *Calliandra angustifolia* Spruce ex Benth, *Calliandra* sp.; *Cassia* sp.; *Crotalaria* spp.; *Dalbergia frutescens* (Vellozo) Britton; *Desmodium* spp.; *Dioclea* cf. *ucayalina* Harms; *Erythrina* sp.; *Lonchocarpus* cf. *spiciflorus* Martius ex Benth; *Mucuna rostrata* Benth; *Senna* spp.; *Swartzia arborescens* (Aublet) Pittier; *Zygia macrophylla* (Spruce ex Benth)
- Loranthaceae** — *Gaiadendron punctatum* (Ruiz & Pavón) G.Don; *Psittacanthus zonatus* (Diels) Kuijt
- Lythraceae** — *Adenaria floribunda* Kunth in H.B.K.; *Cuphea bombonasa* Sprague
- Malpighiaceae** — *Banisteriopsis polygama* (Niedenzu) B.Gates; *Byrsonima* aff. *putumayensis* Cuatrecasas, *Byrsonima schunkei* W.R.Anderson; *Lophopteris inpana* W.R.Anderson; *Mascagnia dissimilis* Morton & Moldenke
- Marantaceae** — *Ischnosiphon lasiocoleus* Schumann ex Loesener
- Marcgraviaceae** — *Marcgravia* sp.; *Norantea* sp.
- Melastomataceae** — *Blakea* spp.; *Maieta poeppigii* Martius ex Cogniaux; *Miconia* spp.; *Ossaia boliviensis* (Cogniaux) Gleason; *Tibouchina ochypetala* (Ruiz & Pavón) Baillon; *Tococa occidentalis* Naudin
- Meliaceae** — *Trichilia micrantha* Benth
- Monimiaceae** — *Mollinedia caudata* J.F.Macbride
- Moraceae** — *Clarisia racemosa* Ruiz & Pavón; *Ficus* spp.; *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pavón) J.F.Macbride
- Myristicaceae** — *Osteophloeum platyspermum* (A.L.P.P. De Candolle) Warburg; *Virola sebifera* Aublet, *Virola surinamensis* (Rolander) Warburg

Myrtaceae — *Psidium guajava* L.

Nyctaginaceae — *Neea* sp.

Ochnaceae — *Perissocarpa* sp.

Orchidaceae — *Epidendrum* spp.; *Maxillaria* spp.; *Oncidium* spp.; *Phragmipedium* cf. *pearcei* (Reichenbach f.) Rauh & Sengh; *Pleurothallis* spp.

Oxalidaceae — *Oxalis leptopodes* G.Don

Passifloraceae — *Passiflora coccinea* Aublet

Piperaceae — *Peperomia* spp.; *Piper* spp.

Poaceae — *Chusquea* spp.; *Gynerium sagittatum* (Aublet) P.Beauvois

Polygonaceae — *Triplaris americana* L.

Rhizophoraceae — *Sterigma petalum obovatum* Kuhlmann

Rubiaceae — *Elaeagia pastoensis* L.E.Mora-Osejo, *Psychotria* spp., *Warszewiczia coccinea* (M.Vahl) Klotzsch

Salicaceae — *Salix humboldtiana* Willdenow

Sapindaceae — *Paullinia* spp.; *Serjania* spp.

Sapotaceae — *Chrysophyllum sanguinolentum* (Pierre) Baehni; *Pouteria durlandii* (Standley) Baehni, *Pouteria torta* (Martius) Radlkofer; *Sarcaulus brasiliensis* (A.L.P.P. De Candolle) Eyma

Siparunaceae — *Siparuna decipiens* (Tulasne) A.L.P.P. De Candolle

Smilacaceae — *Smilax* spp.

Sterculiaceae — *Byttneria* sp.; *Guazuma ulmifolia* Lamarck

Violaceae — *Rinorea pubiflora* (Bentham) Sprague & Sandwith

Vochysiaceae — *Vochysia* sp.

Anhang 3 / Liste der Palmenarten

(die Kürzel hinter den Artnamen werden bei Abbildungslegenden im Text verwendet)

Aiphanes Willdenow

Aiphanes aculeata Willdenow — Aip acu
Aiphanes tessmannii Burret — Aip tes

Astrocaryum Meyer

Astrocaryum macrocalyx Burret — Ast mac

Attalea Kunth in H.B.K.

Attalea maripa Correa [= *Maximiliana maripa* (Correa) Drude] — Att mar
Attalea sp. 1 — Att sp1
Attalea sp. 2 — Att sp2

Bactris Jacquin ex Scopoli

Bactris bifida Martius — Bac bif
Bactris gasipaes Kunth in H.B.K. — Bac gas
Bactris macroacantha Martius — Bac mac
Bactris monticola Barbosa Rodrigues — Bac mon
Bactris simplicifrons Martius — Bac sim
Bactris sp. — Bac. sp.

Chamaedorea Willdenow

Chamaedorea pinnatifrons (Jacquin) Oersted — Cha pin

Chelyocarpus Dammer

Chelyocarpus ulei Dammer — Che ule

Desmoncus Martius

Desmoncus leptospadix Martius — Des lep
Desmoncus polyacanthos Martius — Des pol
Desmoncus sp. nov. — Des sp.nov.

Dictyocaryum H. Wendland

Dictyocaryum lamarckianum (Martius) H. Wendland — Dic lam

Elaeis Jacquin

Elaeis oleifera (Kunth in H.B.K.) Cortés — Ela ole

Euterpe Martius

Euterpe longevaginata Martius — Eut pre
Euterpe precatória Martius — Eut lon

Geonoma Willdenow

Geonoma acaulis Martius — Geo aca
Geonoma arundinacea Martius — Geo aru
Geonoma dicranospadix Burret — Geo dic

Geonoma gracilis H. Wendland ex Spruce — Geo gra
Geonoma heinrichsiae Burret — Geo hei
Geonoma interrupta (Ruiz & Pavón) Martius — Geo int
Geonoma juruana Dammer — Geo jur
Geonoma leptospadix Trail — Geo lep
Geonoma lindeniana H. Wendland — Geo lin
Geonoma macrostachys Martius — Geo mac
Geonoma pycnostachys Martius — Geo pyc
Geonoma sp. nov. — Geo sp. nov.
Geonoma sp. — Geo sp.

***Hyospathe* Martius**

Hyospathe elegans Martius (Form 1) — Hyo ele(1)
Hyospathe elegans (Form 2) — Hyo ele (2)

***Iriartea* Ruiz & Pavón**

Iriartea deltoidea Ruiz & Pavón — Iri del

***Mauritia* L. f.**

Mauritia flexuosa L. f. — Mau fle

***Oenocarpus* Martius**

Oenocarpus bataua Martius subsp. *bataua* — Oen bat
Oenocarpus mapora Karsten — Oen map
Oenocarpus bataua x *Oenocarpus mapora* — Oen bat x Oen map

***Pholidostachys* H. Wendland ex Hooker f.**

Pholidostachys synanthera (Martius) H. E. Moore — Pho syn

***Phytelephas* Ruiz & Pavón**

Phytelephas macrocarpa Ruiz & Pavón subsp. *macrocarpa* — Phy mac

***Socratea* Karsten**

Socratea exorrhiza (Martius) H. Wendland — Soc exo
Socratea rostrata Burret — Soc ros

***Syagrus* Martius**

Syagrus sancona Karsten — Sya san

***Welfia* H. Wendland**

Welfia sp. — Wel sp.

***Wendlandiella* Dammer**

Wendlandiella gracilis Dammer — Wen gra

***Wettinia* Poeppig ex Endlicher**

Wettinia augusta Poeppig & Endlicher — Wet aug
Wettinia maynensis Spruce — Wet may

Anhang 4 / Liste der Herbarbelege

- Aip acu: P14-24988 (USM, WU); C.Listabarth 11-14390 (AAU, NY, USM, WU).
- Aip tes: B.Wallnöfer 114-8488 (NY, USM, WU).
- Ast mac: P12-14288 (USM, WU), P12-21988 (USM, WU); C.Listabarth 11-3190 (AAU, NY, USM, WU).
- Att sp. I: P11-14288 (USM, WU).
- Bac bif: P14-13288 (USM, WU), P13-24988 (USM, WU); C.Listabarth 11-8188 (AAU, NY, USM, WU).
- Bac gas: C.Listabarth 11-20889 (AAU, NY, USM, WU).
- Bac mac: C.Listabarth 11-3689 (AAU, NY, USM, WU).
- Bac mon: P21-24188 (USM, WU), P11-13288 (USM, WU), P11-15888 (NY, USM, WU), P11-24988 (USM, WU); C.Listabarth 11-71188 (AAU, NY, USM, WU).
- Bac sim: P15-18188 (NY, USM, WU), P19-20188 (USM, WU), P21-10988 (USM, WU).
- Bac sp.: P22-23188 (USM, WU), P14-28188 (USM, WU), P11-4288 (NY, USM, WU).
- Cha pin: P11-14188 (USM, WU), P11-9888 (NY, USM, WU); C.Listabarth 11-5689 (AAU, USM, WU), 12-5689 (AAU, NY, USM, WU); Morawetz & Wallnöfer 115-29985 (USM, WU).
- Des lep: P11-12288 (USM, WU), P11-5888 (USM, WU); G.Gottsberger & J.Döring G11-30888 (USM, WU); C.Listabarth 11-30689 (AAU, NY, USM, WU).
- Des pol: P15-21988 (USM, WU); C.Listabarth 11-29189 (AAU, USM, WU), 11-10589 (AAU, NY, USM, WU); B.Wallnöfer 14-8488 (NY, USM, WU).
- Des sp. nov.: P22-4988 (NY, USM, WU).
- Ela ole: P12-24988 (USM, WU).
- Eut lon: P13-2288 (USM, WU).
- Geo aca: P13-15288 (USM, WU), P11-10888 (USM, WU); C.Listabarth 11-2190 (AAU, NY, USM, WU).
- Geo dic: P21-13988 (USM, WU), P23-13988 (USM, WU), P24-13988 (USM, WU), P25-13988 (NY, USM, WU).
- Geo gra: P11-15288 (USM, WU), P11-8888 (NY, USM, WU), P14-21988 (USM, WU); G.Gottsberger & J.Döring G112-26888 (USM, WU); C.Listabarth 11-141188 (AAU, USM, WU).
- Geo hei: B.Wallnöfer 17-17688 (NY, USM, WU).
- Geo int: P21-25188 (USM, WU), P21-6288 (USM, WU), P21-4988 (NY, USM, WU); G.Gottsberger & J.Döring G15-26888 (USM, WU); C.Listabarth 11-21289 (AAU, USM, WU).
- Geo jur: P14-18188 (NY, USM, WU), P21-23888 (USM, WU), P22-23888 (NY, USM, WU).
- Geo lep: P18-20188 (USM, WU), P21-31888 (NY, USM, WU).
- Geo lin: P19-27188 (USM, WU), P13-30188 (NY, USM, WU), P12-2288 (USM, WU), P13-3288 (NY, USM, WU), P21-14988 (USM, WU), P22-14988 (USM, WU), P23-14988 (NY, USM, WU); B.Wallnöfer 112-221287 (USM, WU).
- Geo mac: P16-25188 (NY, USM, WU), P12-13288 (USM, WU), P13-13288 (USM, WU), P13-21988 (NY, USM, WU); C.Listabarth 11-6589 (AAU, USM, WU); B.Wallnöfer & R.Fernandez 113-301187 (USM, WU).
- Geo pyc: P12-7288 (USM, WU), P22-7988 (NY, USM, WU).
- Geo sp. nov.: P16-20188 (USM, WU), P22-10988 (NY, USM, WU), P21-15988 (USM, WU); B.Wallnöfer 12-311287 (NY, USM, WU).
- Geo sp.: P21-7988 (USM, WU).

- Hyo ele (1): P22-6288 (USM, WU), P13-19988 (USM, WU); C.Listabarth 12-10589 (AAU, USM, WU).
- Hyo ele (2): P21-25888 (NY, USM, WU), P22-25888 (USM, WU), P22-13988 (USM, WU).
- Iri del: P21-15188 (USM, WU), P16-21188 (NY, USM, WU), P22-26888 (NY, USM, WU).
- Mau fle: B.Wallnöfer 11-111188 (USM, WU).
- Oen bat: P21-1988 (NY, USM, WU), P21-18988 (USM, WU).
- Oen map: P11-4888 (NY, USM, WU), P11-18888 (USM, WU).
- Oen bat x Oen map: P21-23188 (NY, USM, WU), P15-25188 (NY, USM, WU).
- Pho syn: P17-20188 (USM, WU), P19-22188 (NY, USM, WU), P21-26888 (NY, USM, WU).
- Phy mac: P13-14288 (USM, WU), P14-19988 (NY, USM, WU); C.Listabarth P40-151188 (AAU, USM, WU), P41-201188 (AAU, USM, WU); B.Wallnöfer 11-19588 (USM, WU).
- Soc exo: P11-21988 (USM, WU); C.Listabarth 11-30193 (AAU, NY, USM, WU); M.Johann JO 2/34-18/11/88 (USM, WU).
- Wel sp.: P112-31188 (NY, USM, WU), P14-2288 (NY, USM, WU).
- Wen gra: P12-15288 (USM, WU), P11-19988 (NY, USM, WU), P12-19988 (NY, USM, WU); C.Listabarth 11-17989 (AAU, USM, WU).
- Wet aug: P23-19188 (NY, USM, WU), P12-20188 (USM, WU), P14-22188 (USM, WU), P21-6988 (USM, WU), P22-6988 (USM, WU), P22-18988 (USM, WU).
- Wet may: P24-14988 (USM, WU).

Quellenverzeichnis der Photos

C. Listabarth: Abb. 20abc; 22bc; 26cd; 30a; 63bc

W. Morawetz: Abb. 6a; 11c; 13; 16c; 17abcd; 18c; 22a; 23b; 25bc; 27d; 28; 29bc; 30cd; 31bcd; 32; 33c; 63a

H. Rainer: Abb. 6b; 7ab; 8; 9abc; 10 ab; 11ab; 12; 14ab; 15; 16ab; 18ab; 19ab; 21abc; 23ac; 24; 25ad; 26ab; 27abc; 29a; 30b; 31a; 33ab; 40abc; 41abc; 63d; 64