

DIE TROPISCHE PFLANZENWELT SÜDAMERIKAS* — FAKTEN UND EINDRÜCKE

WILFRIED MORAWETZ

INHALT

Eine fremde Pflanzenwelt	268	Dünenbusch.....	359
Einige Pflanzenformationen und biologische Phänomene	276	Küstenfelsen	365
Die Amazonaswälder — ein Fest der Vielfalt	278	Campos Cerrados — eine spezielle Brandsavanne	366
Geomorphologie, Entstehung; Gewässertypen; Böden; Vegetationstypen	279	Campos Rupestres — Blütenpracht in den Bergen	376
Terra Firme.....	286	Galeriewälder — Regenwälder im Kleinformat	386
Tropische Lebensformen und besondere Charakteristika des Regenwaldes.....	291	Caatinga, Agreste — Die Trockenräume in Nordostbrasilien	387
Bäume; Blätter; Lianen; Epiphyten; Würger; Riesenstauden; Hapaxanthe; Flagelliflorie.....	291	Araukarienwälder — Relikte einer fernen Vergangenheit	396
Artenreichtum.....	312	Tepuís — die sagenhaften Tafelberge	398
Interaktionen zwischen Pflanzen	313	Spezielle Kleinbiotope — noch ungehobene Schätze	400
Blütenökologie	314	Neue Pflanzenarten — gibt es die noch?	402
Ameisenpflanzen	318	Die Geschichte der Jacaranda	407
Tarnen und Täuschen	312	Jede Pflanze war bekannt — jede Pflanze läßt sich nützen	410
Das biologische Gleichgewicht im Regenwald ...	322	Pflanzenjagd, Legenden und Zauberei	413
Überschwemmungswälder	330	Auswahl der verwendeten Literatur	418
Savannen	336		
Nebelwälder — im Reich der Blumenvögel und Feen	340		
Páramos, Punas und Polylepiswälder — Exotisches und Bekanntes in den Hochgebirgen ...	346		
Die Küstenregion im Osten Brasiliens	353		
Mangrove	354		
Strandwälder	358		
Strandpflanzen	358		

* Gewidmet Frau Gudrun Morawetz, der Mutter des Autors zum Anlaß Ihres 70sten Geburtstages.

Pflanzen üben seit Urzeiten eine starke Faszination auf den Menschen aus. Sie sind Lebewesen und stehen doch in beträchtlicher Distanz zum Menschen und der Tierwelt. Sie zeigen weder Emotionen, noch Regungen, können diese aber bei uns auslösen, was ihre Existenz erstaunlich macht. Sie bieten dem Pflanzenkundigen Nahrung, Heilung und Schönheit ohne daß man sie dafür ähnlich den Tieren schlachten, verfolgen oder einsperren müßte. Ihre Nutzung erscheint human und angenehm. Was man von ihnen brauchen kann, ist ein ohnehin vorhandener Überfluß. Viele bringen Pflanzen auch mit Zauber in Verbindung, was immer das bedeuten mag.

Man kann davon ausgehen, daß den Mannschaften der ersten Expeditionen in die Neue Welt solche Überlegungen eher fremd waren. Ihre Missionen hatten massive wirtschaftliche Hintergründe und auch aus der Pflanzenwelt wollte man das herausholen, was nützlich war oder Profit brachte. So waren im frühen 16. Jh. bald Kartoffel, Tomate, Batate, Mais, Bohne (*Phaseolus*) und Paprika in Europa kultiviert worden, rein tropische Nutzpflanzen exportierte man nach Afrika oder Asien (Ananas, Papaya, Kakao). Im Gegenzug wurden die in Amerika unbekannt Bananen angepflanzt, die sich rascher als die vordringenden Eroberer ausbreiteten, sodaß vielerorts der Eindruck entstand, sie wären auch in den Neotropen heimisch gewesen.

Von Pflanzen, die in Europa nicht wuchsen, nahm man deren Produkte auf den Schiffen mit, wie etwa Bunthölzer, Wachs, Nüsse, Medikamente (Chinin), Fasern, Bast, Flechtwerk u.a., sodaß der neu entdeckte Kontinent zu einer beachtlichen Veränderung der europäischen Kultur führte.

Ob sich die frühen Eroberer darüber klar waren, daß sie einer für die Wissenschaft gänzlich neuen und unbekannt Pflanzenwelt gegenüberstanden, ist ungewiß. Sicherlich wurden die exotischen Bäume und ausgefallenen Gewächse wahrgenommen und bisweilen in den Berichten erwähnt, keinesfalls aber die Vielfalt im einzelnen beschrieben (Abb. 1). Vielmehr waren es die Regenwälder, Dornbüschel und Sümpfe in ihrer Gesamtheit, die Eindruck machten. Mußten doch die vollkommen unzulänglich ausgerüsteten und auch in den Tropen

EINE FREMDE PFLANZENWELT

unerfahrenen Mannschaften lange Märsche zurücklegen und auch eigene Pfade schlagen. Die Kunst der Indios, durch den Regenwald zu laufen ohne sich

mühsam durchzuschlagen war ihnen unbekannt und ihre Waffen und Geräte wären dabei hinderlich gewesen.

Zu den Zeiten des ausgehenden Mittelalters war auch für den Europäer der Wald eher etwas Bedrohliches und Gefährliches. Land urbar machen hieß die Wälder roden und ihnen entnahm man lediglich ein paar für das tägliche Leben nützliche Produkte, ohne sie deswegen besonders zu schätzen. Nun sah man sich auf dem neuen Kontinent einem gänzlich anderen, noch unwegsameren Wald entgegengestellt. Es ist kaum anzunehmen, daß hier die Freude über das Neue überwog, vielmehr dürfte Angst und Unsicherheit der Grundtenor der Pflanzenwelt gegenüber gewesen sein. Der neue Wald enthielt zu viele Parasiten, feindliche Tiere und unerwartete Krankheiten. So kamen denn auch schauerliche Berichte über die undurchdringliche Wildnis an die europäischen Höfe, über wochenlange Märsche in der Finsternis des Waldes, der Bösartigkeit der Tiere und Insekten, die hier wilder und aggressiver schienen als in den bisher bekannten Wäldern der Alten Welt. Vieles der Berichte war wahr, vieles verzeichnet oder auch erlogen. Superlative wurden dann als Regelfall genommen, sodaß noch im 16. Jh. eine recht ungenaue Vorstellung über die neotropischen Pflanzenwelt herrschte.

Sicherlich hatte man noch nicht erkannt, daß der Kontinent einige Pflanzenfamilien enthielt, die ausschließlich dort vorkommen. Man kannte auch den Rest der Welt noch nicht gut genug. Zu den auffallendsten Pflanzengruppen, die rein amerikanisch sind, gehören die Kakteen, Bromelien und Agaven, die mittlerweile, als Zier- und Kulturpflanzen weltweit verbreitet sind und dem Menschen vor Columbus gänzlich unbekannt waren. Wer könnte sich heute die mediterranen Regionen ohne Opuntien oder Agaven vorstellen, die dort schon jahrhundertlang verwildert sind? Wer denkt bei den prächtigen Bromelien und Luftnelken (*Tillandsien*) der Blumenhandlungen, beim Essen einer Ananas daran, daß es sich dabei um neotropische Endemiten handelt? Viele andere Organismen

Abb. 1:

Bei den ersten Expeditionen nach Brasilien war man an Pflanzen nur wenig interessiert. Hans Staden etwa, der um 1550 die Tropen erreichte, schildert in seinem Bericht hauptsächlich die Schwierigkeiten mit Indianern und feindlichen Europäern und die Sitten der Ureinwohner.

Eher zufällig wird im Hintergrund dieses nach Staden Angaben gemachten Holzschnitts eine Maniokpflanzung gezeigt. Die Bäume sind bereits reine Phantasieprodukte. Auch sonst erwähnte er nur einige wenige Pflanzen, die ihm aufgefallen waren.

sind noch der gleichen Kategorie zuzuordnen, ja fast alle neotropischen Pflanzen und Tiergattungen waren ursprünglich auf den neuen Kontinent beschränkt. Die meisten von ihnen sind lediglich in der Wissenschaft ein Begriff, wenn es sich nicht gerade um so ausgefallene Exoten wie dem Gürteltier, Kolibri oder Faultier handelt.

Erst im 18. Jh., als Linné, der Stammvater der Systematischen Botanik, bereits neotropische Pflanzenarten in sein neues

System einbezog, fing die systematische botanische (und zoologische) Erfassung des Kontinents in größerem Umfang an. Noch waren es nur wenige Einzelpersonen und Expeditionen, die rein wissenschaftlich ausgerichtet waren. Vielfach waren die Pflanzenjäger im Auftrag anderer unterwegs, um für die Glashäuser Europas hübsche Seltenheiten zu finden, viele Botaniker wurden lediglich als lästige Gäste kriegerischer ausgerichteter Flotten mitgenommen und konnten ihre botanischen Wünsche nur selten zufriedenstellen.

Nun aber erkannten die Botaniker, wie unbekannt die Pflanzenwelt der Neotropis war, es setzte bis in das 19. Jh. eine wahre Flut von Sammelreisen, Expeditionen und wissenschaftlicher Unternehmungen ein. Jede Reise war der Garant für Hunderte neue Pflanzenarten, für zahlreiche neue Gattungen und Familien, die nunmehr klassifiziert wurden. Fast alle in der Naturwissenschaft klingenden Namen hatten die Neotropis bereist. Dennoch ist der Kontinent zu groß, zu reich, um auch durch all diese Anstrengungen bis heute auch nur einiger-

maßen botanisch bekannt zu sein. Besonders die biologischen und ökologischen Phänomene der Wälder und Savannen, die Lebensgeschichten der einzelnen Arten und ihr Zusammenleben sind weitgehend unbekannt. Es ist Zeit, daß nach dem ersten großen Inventarisieren nunmehr auch die Pflanzenwelt ökologisch betrachtet wird. In diesem Zusammenhang liegt Südamerika gegenüber anderen Weltgegenden weit zurück.



Abb. 2:
*Ansicht eines Bergregenwaldes der unteren Höhenstufen im
amazonischen Peru auf etwa 800m Höhe.*



Abb. 3:

Das Leben Regenwaldes spielt sich hauptsächlich in den Kronen der Bäume ab, die bis heute weitgehend unerforscht sind. Aufsicht aus 45m Höhe auf die Kronenschicht eines amazonischen Tieflandregenwaldes bei Manaus. Deutlich ist der Artenreichtum an den verschieden gefärbten und geformten Kronen zu sehen.



Abb. 4:
Schwarzwasserfluß 250 km nördlich von Manaus. Während der Regenzeit ist der Wald auf weißem Sandboden teilweise überschwemmt. Dieses winzige Waldstück enthält etliche endemische Arten.



Abb. 5:
*Tiefgründig verwitterte rote und gelbe Latosole bei Manaus.
Auf den abgeholzten Flächen siedelt sich auch nach Jahr-
zehnten keine einzige Pflanze an.*



Abb. 6:

Verjüngungszyklus eines tropischen Regenwaldes (nach Morawetz 1983). Nach einer kleinflächigen Rodung oder einem Windbruch wachsen in den ersten zwei Jahren hauptsächlich verschiedenartige Gräser, dünnstämmige Winder, kleinere Stauden und großblättrige Aronstabgewächse. Bereits ab dem dritten Jahr dominiert dann eine dichte Strauchschicht mit schnellwüchsigen Pionieren wie etwa Ochroma, Jacaranda oder Cecropia und es kommen zwischen dem wirren Rankengeflecht einzelne Palmen oder Riesenstauden auf. Etwa ab dem fünfzehnten Jahr werden die wenigen Pioniergehölze zurückgedrängt, und

es entsteht ein schon recht artenreicher Wald, dessen Bäume allerdings noch immer schnellwüchsig sind und ein weiches Holz haben. Nach und nach lichtet sich die Strauchschicht und es siedeln sich die ersten langlebigen Epiphyten an. Der Palmenreichtum nimmt zu, dickstämmige Lianen treten gehäuft auf. Nach etwa 50 Jahren kann der Regenwald wieder sein ursprüngliches Aussehen erreicht haben: Die Kraut- und Strauchschicht ist reduziert und der Wald wird von einer großen Zahl von Gehölzen dominiert. Das dicht geschlossene Kronendach hat eine beträchtliche Höhe erreicht und wird von zahlreichen Epiphyten besiedelt.

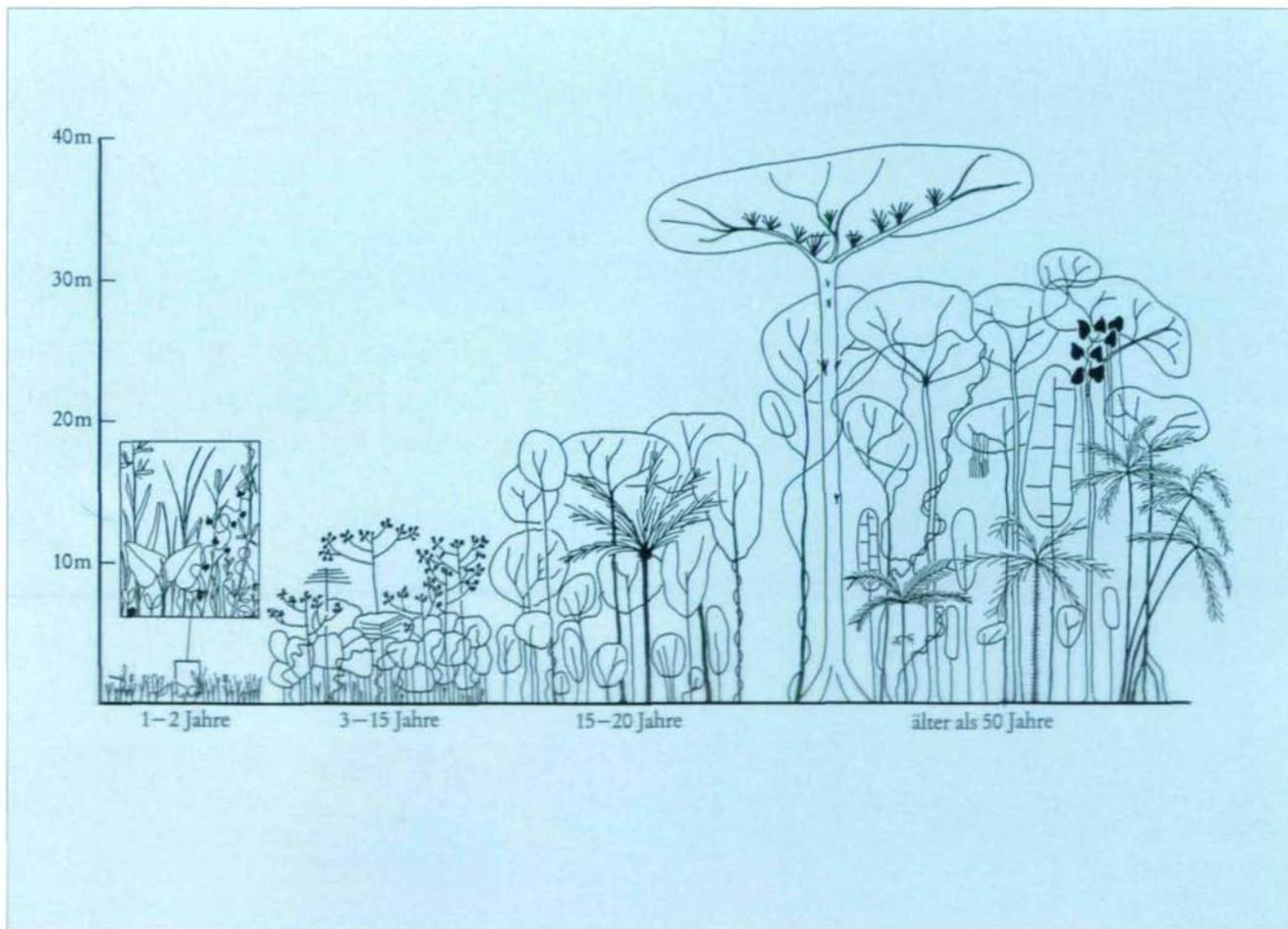


Abb. 7:

Das Innere des Regenwaldes ist dunkel und der Boden ist nur spärlich bewachsen. Auffallend sind die vielen dünnstämmigen Bäume. Französisch Guayana bei Cayenne.



Abb. 8:

Blick aus einer Baumkrone in etwa 20m Höhe in das Innere eines Regenwaldes bei Manaus. Der Photograph steht auf einem *Onychopetalum amazonicum* (Annonaceae), der reich gegliederte Stamm daneben ist eine *Minquartia guianensis* (Olacaceae).

Die Pflanzenwelt Südamerikas gliedert sich in eine Vielzahl unterschiedlicher Vegetationstypen, von denen einige wichtige in den folgenden Kapiteln erläutert werden sollen. Dabei ist es erwähnenswert, daß jeder der vorgestellten Typen sich noch weiter in sehr unterschiedliche Einheiten teilen ließe, die sich in Florenzusammensetzung und Physiognomie beziehungsweise in Klimaansprüchen, Bodenverhältnissen und anderen abiotischen Faktoren unterscheiden würden. Die Vegetations-

EINIGE PFLANZENFORMATIONEN UND BIOLOGISCHE PHÄNOMENE

kunde Südamerikas hinkt jedoch im Gegensatz zur Floristik noch weit hinter dem nach was etwa über die Vegetationsverhältnisse in Europa bekannt ist. Deutlich wird der Umstand erst durch eine vergleichende Betrachtung: Der Trockenraum der Caatinga in NO-Brasilien wird zumeist als geschlossene Trockenwaldformation betrachtet und bei genauerer Analyse in etwa sechs edaphisch-physiognomisch charakterisierte Formationen unterteilt, die etwa zwölf unterschiedliche



Blüten von Bäumen Amazoniens

Abb. 9 *Hirtella rodriguesii* (Chrysobalanaceae),

Abb. 11 *Siparuna* sp. (Siparunaceae) und

Abb. 10 *Clerodendron* sp. (Verbenaceae),

Abb. 12 *Clavija* sp. (Theophrastaceae);
alle aus dem östlichen Peru (Panguana/ Sira).

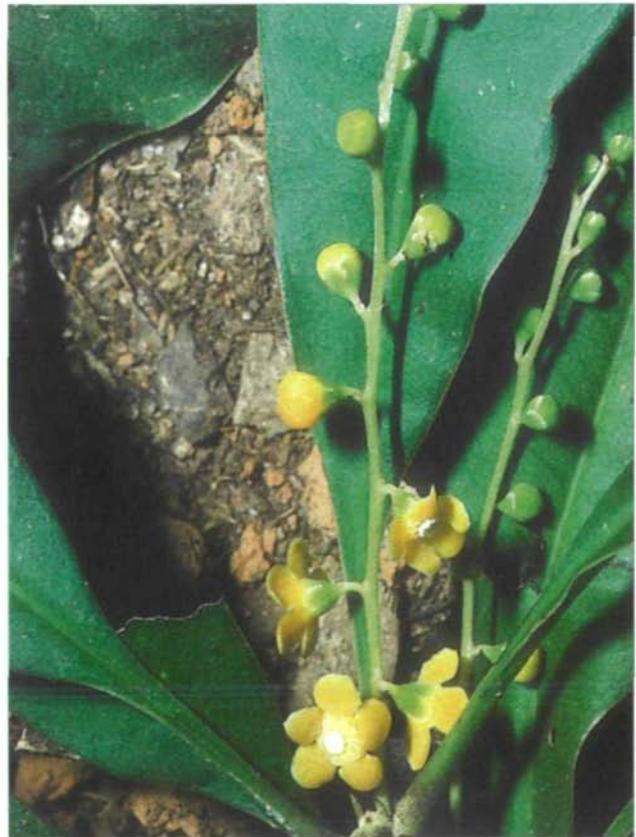


Abb. 13

In feuchten Muldenlagen entwickeln sich innerhalb des Regenwaldes dichte Bestände von Mauritia-Palmen, deren Blätter gewaltige Dimensionen erreichen können. Bei Manaus.

Pflanzengesellschaften tragen sollen. Dieser Lebensraum hat jedoch etwa die Größe der iberischen Halbinsel, ist in vieler Hinsicht stärker gegliedert und enthält zumindest das Doppelte der in Spanien und Portugal anerkannten Vegetationseinheiten. Eignung für Pflanzenformationen, die sogar eine Ausdehnung etwa in der Größe von Mallorca haben, werden jedoch beim derzeitigen Stand des Wissens in NO-Brasilien als lokales Phänomen abgetan und nicht weiter behandelt. Ähnlich verhält es sich mit den vielfälti-



gen und hochinteressanten Campos Zentralbrasilien, in deren Ausdehnung Österreich zumindest zweimal Platz hätte und die längste Zeit als sekundäres, vom Menschen beeinflusstes Gestrüpp ins Abseits der Wissenschaft gestellt wurde. Aus all dem wird ersichtlich, daß die Entdeckung und Beschreibung der Vegetation in Südamerika noch lange nicht abgeschlossen, ja nicht einmal richtig angefangen worden ist. Es warten noch Hunderte "lokale Phänomene" auf den Betrachter, noch viele Großräume wurden bestenfalls durchwandert, nicht jedoch ernsthaft beschrieben.

DIE AMAZONASWÄLDER — EIN FEST DER VIELFALT

Amazonien, Amazonas — diese Wörter sind heute noch der Inbegriff endloser Regenwälder, einer geheimnisvollen Tier- und Pflanzenwelt, einer schier unglaublichen Vielfalt an Lebewesen und des Garants für Neuentdeckungen, Abenteuer und exotischer Wildnis. Das kommt nicht von ungefähr. Immerhin ist diese Weltgegend noch die einzige mit sogenannten "weißen Flecken", Gegenden in die noch kein moderner Mensch vorgedrungen ist und das Amazonasbecken umfaßt noch immer den größten geschlossenen Wald der Erde.

Den eigentlichen Zauber des Regenwaldes und die Hoffnung auf immer neue Entdeckungen macht seine scheinbare Eintönigkeit aus, der der Erstbesucher ausgesetzt ist. Im Gegensatz zu den bunt blühenden Campos Zentralbrasilien, den exotischen Kakteenfluren Nordostbrasilien oder den orchideenbedeckten Nebelwäldern ist der erste Einblick in den Amazonaswald dürrtig. Gewiß, es gibt einige Brettwurzeln, Stachelpalmen, stammbürtige Blüten oder Lianengewirr, doch der Besucher sieht sich an diesen Strukturen bald satt und fragt mit Recht, wo denn nun die enorme Vielfalt sei, was denn das System so komplex mache.

Hier gilt es auch für den erfahrenen Naturwissenschaftler ganz neu zu lernen, ganz neu zu sehen und mit Geduld und Anstrengung dem Wald seine Geheimnisse zu entlocken.

Abb. 14

Regenwaldbaum der nach einer Schlägerung übriggeblieben ist. Beachte die unregelmäßige Kronenform, die sich den Nachbarbäumen angepaßt hat sowie die weiter unten wegstehenden, abgestorbenen Äste.

Französisch Guayana.

Die Schwierigkeit des Erfassens liegt zuerst darin, daß sich der Hauptteil des amazonischen Regenwaldlebens in den Kronen abspielt, die nicht leicht zu erreichen sind (Abb.3). Weiters sind viele Strukturen untereinander ähnlich und die Vielfalt manifestiert sich als eine Veränderung aller kleinster Schritte von einem Extrem zum anderen. Hier gilt es kaum sichtbare Hinweise zu erfassen, winzige Unterscheidungsdetails zu bemerken, um den Dingen auf die Spur zu kommen. Und schließlich ist das Blühen und Fruchten der Pflanzen selten und häufig getarnt, der Eindringling geht an mehr interessanten Dingen vorbei als er tatsächlich bemerkt. Auch ein eingeschulter Pflanzensammler kann oft während eines eintägigen Streifzugs durch den Wald nicht mehr als ein Dutzend blühender Pflanzen sehen, und nicht immer alle sammeln. Die, die nach Zusammenhängen suchen, die versuchen, die Wechselwirkungen zwischen Tieren und Pflanzen, von Pflanzen untereinander zu erforschen müssen noch länger schauen, beobachten und nicht immer ist der Erfolg gewiß.

Eines ist jedoch sicher. Im Regenwald und ganz besonders in Amazonien warten noch mehr Erkenntnisse darauf entdeckt zu werden, als im Rest der Welt, manche von lokaler Bedeutung, manche sicherlich von weltumspannendem Interesse.

Aus diesen Gründen scheint es doch gerechtfertigt ein Bild des Amazonaswaldes zu entwerfen, zu zeigen was den Beobachter erwartet, was bisher gesehen wurde.

Geomorphologie, Entstehung, Gewässertypen, Böden und Vegetationstypen Amazoniens

Geomorphologie, Entstehung. Das Einzugsgebiet des Amazonas ist etwa 8 Millionen Quadratkilometer groß, also nur etwas kleiner als die gesamten USA. Die wechselvolle geologische Geschichte der Entstehung des heutigen Amazonastieflands, das Meereseinbrüche, Trockenzeiten, unterschiedliche Wasserstände und tektonische Veränderungen durchmachen mußte ist bei FITTKAU (1974) und GRABERT (1991) detailliert geschildert. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich das Amazonastiefland über dem sogenannten Amazonasgraben befindet, der nördlich vom uralten und stabilen Guayana-Schild und südlich vom zentralbrasilianischen Massiv

begrenzt wird. Die eigentliche Amazonas-Niederung wird von geologisch jungen, zum Teil quartären Gesteinen und Sedimenten bedeckt, die jedoch im Vergleich zu den darunterliegenden paläo- und mesozooischen Ablagerungen recht dünn sind. Unterschiedliche Meereshöhen während der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten führten zu Terrassenablagerungen, die heute noch erkennbar sind.

Geomorphologisch ist das Amazonasbecken heute ein ebenes Hügelland, das von zahlreichen Flüssen und Rinnsalen durchzogen wird. Lediglich im Randgebiet des Amazonasbeckens finden sich einzelne niedrige Gebirgsstöcke. Das Gefälle des Amazonas ist äußerst gering, in Iquitos (Peru) weist er ledig-



Stammstrukturen amazonischer Bäume (Abb. 15–18).

Abb. 15 In sich verflochtener Stamm einer Apocynaceae;

lich eine Höhe von 106m über dem Meeresspiegel auf. Dies führt zu einer starken Mäanderung und Ausbreitung des Flußsystems. An der Mündung ist der Amazonasstrom mehr als 200 km breit, bei Manaus immerhin noch bis zu 10 km.

Gewässertypen. Im Amazonasbecken werden drei Wassertypen unterschieden. Das Weißwasser ist meist andinen Ursprungs, hat eine trübe lehmig gelbe Farbe, führt zahlreiche lehmig-tonige Sedimente mit, ist pH neutral und äußerst nährstoffreich. Diesem Typus gehören vor allem die größten Flüsse Rio Solimoes, Rio



Abb. 16 Längsrippung entlang der Brettwurzeln;

Madeira und Rio Branco an. Das Schwarzwasser ist oliv- bis kaffeebraun (ähnlich Coca-cola), entwässert tropische Podsole und Weißsandböden, ist pH sauer und führt, bei dennoch guter Sichttiefe, gelöste Huminsäuren mit sich (Abb. 4). Dies macht das Wasser für viele Lebewesen giftig, seine faunistische Vielfalt ist gering, die davon geprägten Wälder artenarm. Der bekannteste Fluß dieses Wassers ist der Rio Negro, jedoch sind die meisten kleinen Bäche und Rinnsale, die die Regenwälder auf Sand entwässern, am ehesten diesem Typ zuzuordnen.



Abb. 17 Durch Lianenwuchs deformierter Stamm;

Der dritte Wassertyp wird als Klarwasser bezeichnet, ist durchsichtig und leicht gelblich olivgrün und hat unterschiedliche neutrale bis saure pH Werte und wenig Schwebstoffe. Diese, hydrochemisch vermutlich heterogenen Gewässer kommen aus dem zentralbrasilianischen Hochland (etwa Rio Tapajoz und Rio Xingú) oder dem Guayana-Schild.

Böden. Die Böden Amazoniens können grob in drei Typen eingeteilt werden. Die häufigsten sind stark verwitterte oft viele Zehnmeter mächtige Laterite oder Roterdeböden, aus



Abb. 18 Bestachelter Stamm einer Bactris-Palme.

denen Quarzanteile bereits herausgelöst wurden und die hauptsächlich aus Aluminium- und Eisenoxiden bestehen (Abb. 5). Sie können lokal unterschiedlich gefärbt sein und auch noch einen gewissen Anteil an Sand enthalten. Ein anderer, stark kontrastierender Boden wird unter dem Begriff Tropen-Podsole zusammengefasst. Sie sind als Weißsandböden zu erkennen, die viele Meter Mächtigkeit haben. Beide Typen sind nährstoffarm und für die Landwirtschaft nicht oder nur bedingt brauchbar. Nährstoffreich und gut kultivierbar hinge-





Stammbürtige (kauliflore) Blüten:

Abb. 19

Theobroma cacao (Sterculiaceae),
der aus Amazonien stammende
Kakao-Baum;

Abb. 20

Annona montana (Annonaceae),
eine Wildfrucht gestörter Biotope;

Abb. 21

Theobroma speciosum, ein weit-
schichtiger Verwandter des Kakao-
Baumes;

Abb. 22

Duguetia stelechantha (Anno-
naceae) mit stammbürtigen Blüten-
ständen vom Boden bis in die 15m
hohe Krone des Baumes.



Abb. 23

Stammquerschnitt eines frisch gefällten Baumes. Beachte die Sternform (Brettwurzeln) und den weißen Milchsaft der Rinde.



Abb. 24

Blattauswurf eines Baumes in Französisch Guayana. An den Enden der Äste hängen die neu ausgetriebenen Blätter in Büscheln schlaff herunter.



Abb. 25

Eine junge *Cecropia* bildet am unteren Teil des Stammes noch einfache Blätter aus, im oberen sind sie bereits handförmig gefiedert.

Abb. 27

Gallen auf einem *Melastomataceen*blatt.

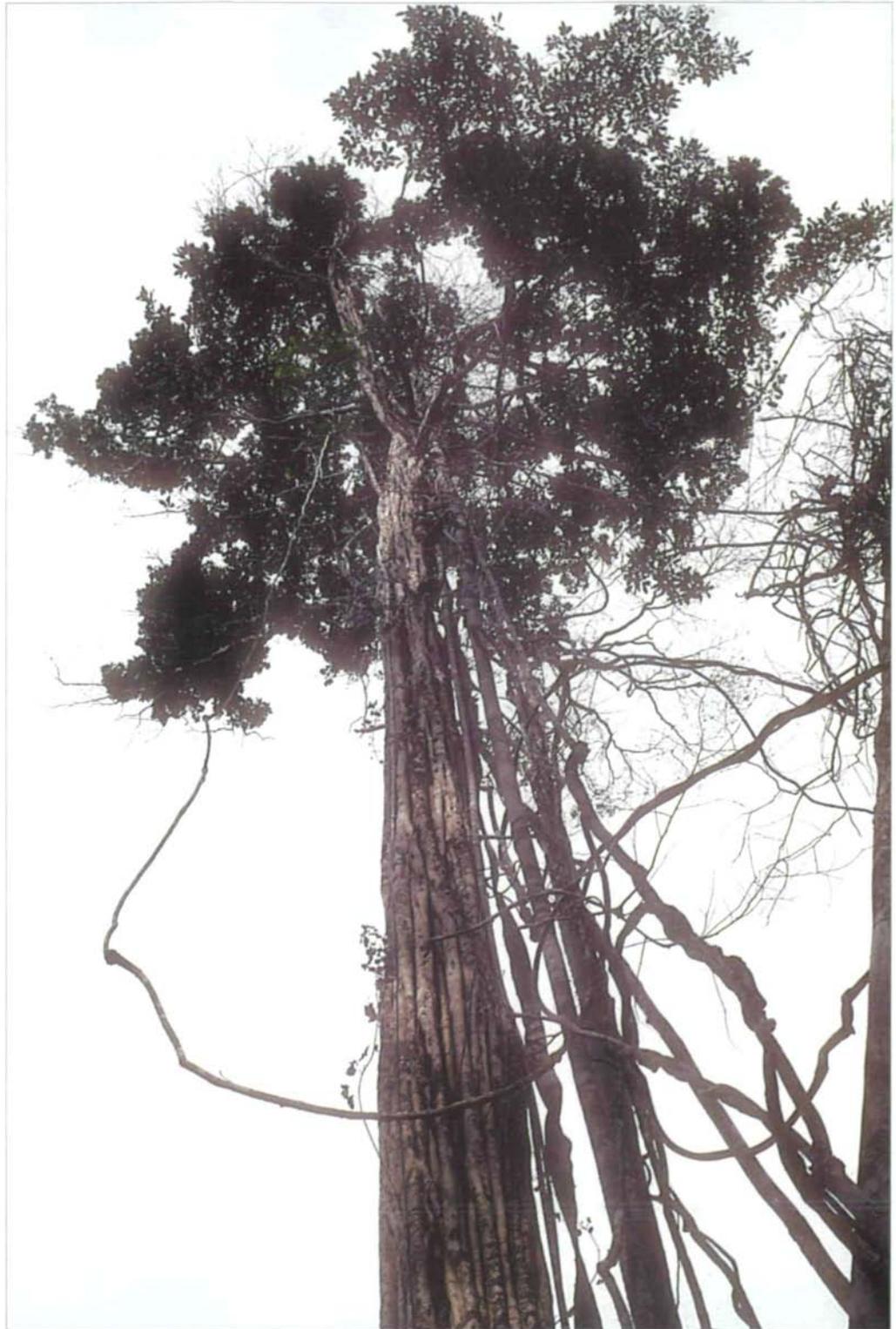


Abb. 26 Keimling am Boden des Regenwaldes. Beachte die großen Speicher-Keimblätter am Boden und die bereits stark angegriffene Pflanze mit braunen, z. T. zerfressenen Blättern.

Abb. 28 Dichter epiphyteller Bewuchs der Blätter eines im Bergregenwald verwilderten Kaffee-Strauches (*Coffea arabica*)



Abb. 29
*Lianenstränge in die Krone
eines Baumes, der nach
Fällungen übriggeblieben
ist. Manaus.*



Lianenausbildungen im Regenwald.

Abb. 30

Bauhinia sp. (Caesalpinaceae) ist durch regelmäßige Ausbuchtungen des Stammes charakterisiert. Diese Liane wird im Volksmund

gen sind die Schwemmerdeböden der Varzegebiete, die durch Ablagerungen der Weißwässer entstanden sind. Sie machen jedoch lediglich einen Bruchteil der Gesamtfläche Amazoniens aus.

Vegetationstypen. Das Amazonastiefland wird von Wäldern der "Terra Firme" dominiert (90%), die gemeinsam haben, nie von Hochwasser überschwemmt zu werden, jedoch noch in unterschiedliche Typen geteilt werden können. Überschwemmungswälder (ohne der küstennahen Mangrove) kommen im



Abb. 31.

Die dicken Flügelkorkleisten sind für viele Arten der Gattung *Aristolochia* (Aristolochiaceae) typisch.

Weißwasser (Varzea) oder Schwarzwasser (Igapó) vor und bedecken etwa 2% der Fläche. Der Rest (8%) teilt sich auf verschiedene Savannentypen auf, die entweder auf weißem Sand oder staunassen Latosolen vorkommen können.

Terra Firme

Der Terra Firme Wald ist der typische Regenwald schlechthin und strukturell und ökologisch mit den Regenwäldern der Paläotropen vergleichbar. Man unterscheidet primäre Wälder,



Abb. 32

Das Altersbild einer Liane aus der Familie der Schmetterlingsblütler fällt vor allem durch die starke Zerklüftung auf.

die vom Menschen unbeeinflusst sind und sekundäre, die bereits erhebliche Eingriffe durch den Menschen erleiden mußten. Der Amazonaswald ist noch größtenteils primär, wengleich es auch Ansichten gibt, daß er in den letzten Jahrtausenden bereits mehrmals zu Gänze durch "shifting cultivation" der Indios abgeholzt wurde und sich jeweils wieder regeneriert hat. Solche Abholzungen sind jedoch nur kleinflächig möglich ohne das gesamte Ökosystem zu zerstören, da der Großteil der Biomasse in der lebenden Substanz liegt.



Abb. 33

Manche Lianenstämme erreichen Baumdicke und sind nur durch ihre gewundene Form als Liane erkennbar.

Wird diese entfernt, verbrannt oder weggewaschen, so kann der zumeist arme Boden (vgl. oben) in kürzeren Zeiträumen keinen Wald mehr hervorbringen. So ist eine ökologische Grundvoraussetzung des Regenwaldes, daß abgestorbene organische Substanz (Laub- und Fruchtfall, fallende Bäume etc.) von Mikroorganismen und anderen Zersetzern rasch abgebaut und schnellstens durch ein dichtes und weitverzweigtes Wurzelsystem wieder der lebenden Substanz zugeführt wird. Humusbildung unterbleibt daher weitgehend. Eine





Tierververbreitete Früchte Amazoniens. Die starken Rotfärbungen locken besonders Vögel an, fleischige Früchte werden insbesondere von Affen und anderen Säugetieren gefressen.

Abb. 34 Der Schmetterlingsblütler Cojoba chazutensis hat eingedrehte rot-fleischige Hülsen, die in mehr als 30m Höhe aus den Baumkronen hängen.

Abb. 35 Ocotea sp. ist ein Lorbeergewächs, dessen grüne Frucht von einem roten Achsenbecher (Cupula) eingehüllt wird.

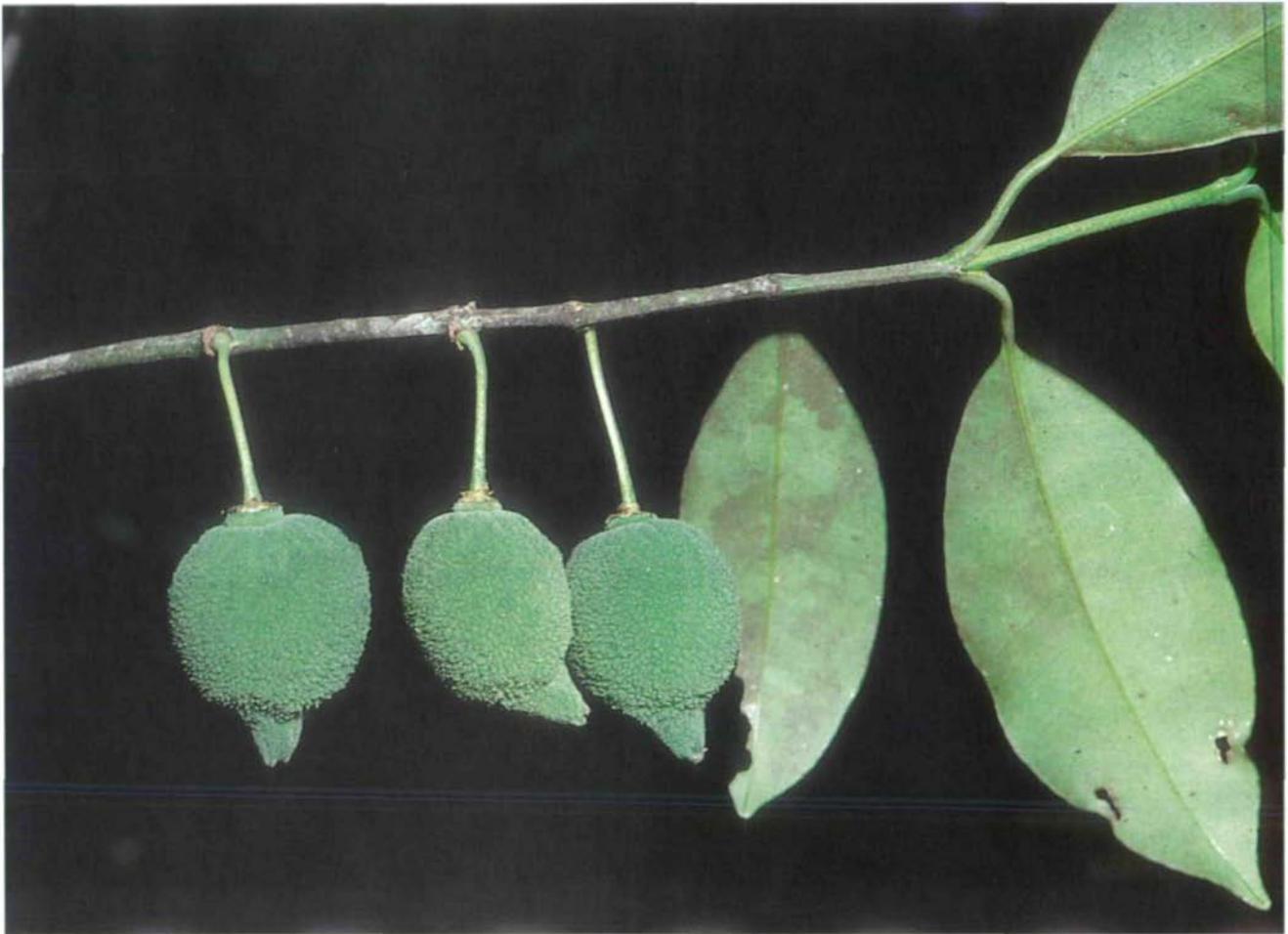
Abb. 36 Mollinedia caudata (Monimiaceae) sticht innerhalb der Gattung durch die Ausbildung fleischig roter Fruchtsstiele (Monokarpienstiele) hervor.

Abb. 37 Die Maulbeergewächse bilden häufig auch für den Menschen eßbare Früchte aus. Hier Helicostylis tomentosa. Sämtliche Früchte stammen aus dem peruanischen Amazonasgebiet.



Abb. 38

Die in der Form zitronenähnlichen Früchte von Rheedia sp. (Clusiaceae) kommen im peruanischen Regenwaldgebiet vor.



eingehendere Besprechung des Stoffkreislaufs findet sich im Beitrag "Die Tierwelt Amazoniens" dieses Bandes.

In einem ausgewachsenen und reifen Zustand besteht der Regenwald aus zahlreichen, nicht allzudicht stehenden Bäumen, die auffallend schmale und schlanke Stämme aufweisen, deren kugelige Kronen die oberste Schichte (Stratum) bilden (Abb.7-8). Man spricht dann auch von einem Dom- oder Hallenwald, der bequem und ohne Hindernisse durchschritten werden kann. Lianen haben vielfach die Dicke der Stämme erreicht und sind nur aufgrund ihrer Stammstruktur und dem schiefen oder gekrümmten Wuchs erkennbar. Einzelne schattentolerante Bäume haben ihre Kronen regulär auch im mittleren Bereich, der vielfach als eigenes Stratum klassifiziert wird. Einzelne Übersteher, meist ausgesprochen mächtige Bäume, ragen hoch über das weitgehend ebene Kronendach hinaus. In der Strauchschicht kommen vereinzelt schattenliebende Bäumchen oder seltener Sträucher vor, der Großteil der Individuen sind jedoch Jungpflanzen der Regenwaldbäume, die jahrelang in "Warteposition" verharren. Sie sind meist sehr schlank, mehrere Meter hoch und tragen an der Spitze bisweilen nicht mehr als ein Dutzend Blätter. Ihr Stoffumsatz reicht gerade zum Überleben, weiterwachsen können sie erst wenn ein anderer Baum Platz macht und sie die Chance haben, zum Licht zu kommen.

Bedingt durch den geringen Lichteinfall (1-5% des Tageslichts) in Bodennähe sind Kräuter selten und dann zumeist mit bunt gescheckten oder runzeligen Blattoberflächen. Aus der Gruppe dieser anspruchslosen Kräuter rekrutieren sich viele unserer Zimmerpflanzen. Ein auffallendes Charakteristikum sind die vielen Palmen, die in allen Höhengschichten des Waldes wachsen und bisweilen sogar kletternde Arten (*Desmoncus*) ausbilden.

Randgebiete. An Waldrändern, etwa an Flußufeln oder Böschungen ändert sich die eher lockere Struktur des Terra Firme Waldes gänzlich. Bedingt durch den starken Lichteinfall sind die Bäume mit dichten Lianenvorhängen überzogen und machen das Durchdringen schwierig. Viele sonst nur sekundär vorkommende Bäume und Sträucher nützen den schmalen Rand zwischen dem Wald und dem jährlich aufkommen-

den Hochwasser. Sie wurzeln noch auf festem Grund und beugen sich dann häufig über den Waldrand hinaus, so daß viele Gewächse ihre Kronen bereits über dem Fluß oder dessen Bett haben. Es entsteht auch der Eindruck, daß hier mehr und verschiedenartigere Gehölze blühen, als im Inneren des Waldes, da ihre Kronen besser sichtbar sind.

Naturgemäß hängt der Bewuchs und dessen Struktur vom Gelände, den regelmäßigen Wasserstandsschwankungen und dem Untergrund ab. Manchmal dominieren über lange Strecken dichte Bestände von Riesengräsern, an anderen Orten sind Cecropien- oder auch Palmenbestände häufig oder es kommen Massenpopulationen der hübsch rot blühenden *Warszewiczia coccinea* auf. Einige Sträucher haben sich darauf spezialisiert ihr Geäst flach über dem Fluß auszubreiten.

Auch im Inneren des Terra Firme Waldes kann sich auf staunassen Böden, in permanenten Sumpfbereichen, die normale Waldstruktur auflösen. Hier dominieren dann hauptsächlich mächtige Fächerpalmen der Gattung *Mauritia*, deren Bestände viele Quadratkilometer groß werden können (Abb. 13). Interessanterweise sind auch in paläotropischen Regenwäldern solche sumpfigen Enklaven die Regel, die ebenfalls von Fächerpalmen bestanden werden, die allerdings gänzlich anderen Gattungen angehören. Es wird auch berichtet, daß stellenweise reine Bambuswälder auftreten, an anderen Stellen Lianen den Wald zurückdrängen. Von vielen dieser Berichte fehlen allerdings noch ernstzunehmende, gedruckte Versionen.

Regeneration. Der Regenwald hat gewisse Gesetzmäßigkeiten, nach denen der Nachwuchs oder die Regeneration ablaufen (Abb. 6). Ähnliche Vorgänge finden nach kleinflächigen menschlichen Rodungen statt, greifen jedoch bei großflächigen Holzungen nicht mehr. Jedenfalls braucht auch ein Regenwald erhebliche Zeit um eine entstandene Lücke wieder zu schließen. Die Phase von dem Zustand einer frischen großen Umbruchslücke, die unter natürlichen Umständen bisweilen einen halben Hektar Größe erreicht, kann bis zu ihrer weitgehenden Wiederherstellung 50 bis 100 Jahre dauern, wobei die Regenerationsabläufe eines Regenwaldes hier nur schematisch und bildhaft geschildert werden. Zahlreiche

andere Faktoren, wie etwa kleinräumige Störungen (Blitz, abfallende Äste), Raum-Wurzel- und Nährstoffkonkurrenz, Allelopathie, Bodenchemismus, Fruchtverbreitung und tierischer Einfluß gestalten in ihrer Gesamtheit jede entstandene Lücke anders. Dadurch kann der Satz gelten, daß ein Stück Regenwald in seiner Zusammensetzung und Einbindung in die Umgebung einzigartig ist und sich auch bei regulären Verhältnissen nicht wieder in gleicher Weise entwickeln wird.

Eine Waldverjüngung kann etwa folgendermaßen ablaufen. Sobald ein Baum überaltert ist, stirbt er ab und fällt dann nach einiger Zeit um. Dabei reißt er stets andere Bäume mit, die entweder durch Lianen verbunden sind oder direkt von der Krone getroffen werden. In der entstehenden Waldlücke beginnt nun der natürliche Nachwuchs des Waldes. Zum Teil keimen dann schlafende Samen oder neue werden von Vögeln und Säugetieren eingebracht. Zuerst etablieren sich zahlreiche Zweitwuchsarten wie etwa aus der Gattung *Cecropia*, *Vismia*, *Cordia*, *Jacaranda* oder *Ochroma*. Diese äußerst schnellwüchsigen und zumeist von Ameisen geschützen (siehe unten) Bäumchen haben nur weiches Holz, oder hohle Stämme, wenig Verzweigungen, große schopfförmig angeordnete Blätter (Schopfbäumchen) und bilden bald dichte Bestände.

Gleichzeitig können Riesenstauden aus der Familie der Bananen- und Ingwergewächse (*Phenakospermum*, *Heliconia*, *Renealmia*) aufkommen, die das Licht nützen (Abb. 48-50, 61). Auch einzelne schnellwüchsige Palmen zählen zu den Neubesiedlern. Der plötzliche Nährstoffreichtum, den die verfaulende Pflanzenmasse freisetzt, wird durch die Aktivität einer speziellen Fauna erhöht, die solche Umbruchslücken besiedelt. Vögel fressen an den Fruchtständen der Zweitgehölze, Bockkäfer legen in den frisch gefallen Stämmen ihre Larven ab, Bestäuber besuchen die schnell in Blüte kommenden Krautigen und Ameisen holen sich heruntergefallenes Futter.

Nun haben auch dünnstämmige, oft krautige Lianen die Gelegenheit aufzukommen und überziehen Umbruchlücken mit einem dichten Filz, sofern sie nicht von Ameisen "zurückgeschnitten" oder vernichtet werden. Das Klima hat sich in einer solchen Lücke gänzlich verändert. Die ungehinderte Son-

neneinstrahlung in den windarmen Bereich ermöglicht Temperaturen, die weit über 40° C liegen können, die Luftfeuchtigkeit sinkt drastisch. Sobald der erste Ansturm der Erstbesiedler vorbei ist, können auch abgeknickte Bäume wieder austreiben und unbeschädigte Jungpflanzen aus ihrer Warteposition zum Kronendach wachsen. Einige Erstbesiedler sterben ab und verschwinden aus dem Gebiet, andere wechseln ihre typische Schopfbaumwuchsform in normale Kronenbäume um und gliedern sich in den nachwachsenden Wald ein. Nach und nach wird wieder die ursprüngliche Struktur erreicht, obwohl die Artenzusammensetzung gänzlich anders sein kann als vorher. Epiphyten besiedeln die neuen Bäume, dickstämmige Lianen schlingen ins Kronendach, die Palmenflora beginnt wieder reicher zu werden und schattenliebende Gewächse kommen in der Bodenschicht auf.

Tropische Lebensformen und besondere Charakteristika des Regenwaldes.

Eines der sicherlich reizvollsten Kapitel im Amazonaswald sind die vielen unterschiedlichen Lebensformen, die aus den temperaten Zonen nicht oder nur ansatzweise bekannt sind. Die oft erstaunlichen Lebensgewohnheiten der Pflanzen und ihr Zusammenspiel mit der Umwelt sind darauf zurückzuführen, daß die Vielzahl an unterschiedlichen Arten immer neue räumliche und ökologische Nischen braucht in denen sie sich erfolgreich etablieren können, ohne darin von anderen verdrängt zu werden. Solcherart haben sich eine Reihe von Daseinsformen und Strukturen entwickelt, die lediglich aus der Gesamtheit des Geschehens im Wald verstanden werden können.

Bäume. Grundsätzlich entspricht die in den Tropen vorkommende Lebensform des Baumes der, die wir aus temperaten Zonen kennen. Er ist in Wurzeln Stamm und Krone gegliedert. Die Wurzeln sind jedoch bereits ungewöhnlich, häufig werden sie aus langen Wurzelanläufen zu Brettwurzeln ausgebildet, die den Stamm viele Meter hinaufreichen können, der dann im Querschnitt sternförmig ist (Abb. 23). Sie dienen hauptsächlich der Stabilisierung des Baumes. In feuchten oder sumpfigen Bereichen übernehmen Stelzwurzeln eine ähnliche Aufgabe (Abb. 104-107). Stämme sind vielfach glattbor-

ig und manche Arten entwickeln die Fähigkeit der Kauliflorie: die Blüten entspringen direkt dem dicken Stamm, sind dadurch für manche Bestäubergruppen besser zugänglich (Fledermäuse, Vögel; Abb. 19-22). Übergroße daraus entstehende Früchte werden vom Stamm leichter getragen als von dünnen Ästen (z. B. beim Kakaobaum). Daneben treten aber auch recht ungewöhnliche Stammstrukturen auf, deren Bedeutung nicht ohne weiteres ersichtlich ist (Abb.8, 15-18)

Kronen von typischen Regenwaldbäumen sind weniger häufig verzweigt als die ihrer temperaten Verwandten, häufig ist an der Basis der Hauptkrone noch eine kleine Nebekrone ausgebildet, die auswachsen kann, wenn die Hauptkrone zerstört wird (Abb. 14). Blätter und Blüten dängen sich in dicht büscheligen Untereinheiten in der lichten Peripherie der Krone. Manche Bäume sind in der Lage, nicht mehr benötigte Äste, ähnlich den Blättern aktiv abzuwerfen.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, daß bei tropischen Bäumen recht vielfältige Systeme der Sproßverkeftung ausgebildet sind. Man nennt diese regelmäßig auftretenden speziellen Wuchsformen auch Baumarchitekturmodelle, die von HALLÉ et al. (1978) für die Tropen zusammengefaßt wurden. Dabei werden etwa die häufigen und auffälligen Wuchsformen des Schopfbäumchen, des Schirmbaumes, der vielstämmigen Palmen (cluster-Palmen) und des Etagenwuchses beschrieben und erklärt. Daneben gibt es aber noch zahlreiche andere regelmäßig auftretende Architekturmodelle, die weniger bekannt und augenfällig sind. So etwa bilden viele holzige *Solanaceae* und *Boraginaceae* kleine Bäumchen aus, bei denen die Endknospe abstirbt und einige Seitenknospen zu waagrechten Ästen auswachsen, die in einem Scheinquirl stehen. Unterhalb der Verzweigung bricht dann aus dem Hauptstamm eine weitere Seitenknospe heraus, die aber senkrecht weiterwächst und die Funktion des Hauptstammes übernimmt. Nach einem weiteren Meter Wuchs wiederholt sich der gleiche Vorgang.

Blätter. Die Blätter der Regenwaldbäume sind innerhalb der meisten Arten ähnlich ausgebildet. Man spricht vom typischen Regenwaldblatt, das schmal elliptisch und ganzrandig ist und apikal in eine Träufelspitze ausläuft. Diese ermöglicht nach

einem Regen die raschere Abtrocknung des Blattes und verhindert zusammen mit der meist glatten Oberfläche die Ansiedelung von Pilzen und Algen (Abb. 28). Es wird angenommen, daß die schwierigen und sehr einheitlichen Bedingungen des Regenwaldes einen starken Selektionsdruck zur Ausbildung dieser Form ausgeübt haben. Die Anpassung geht so weit, daß sogar die Blätter mancher Gräser den Baumblättern formgleich sind oder daß die Blättchen eines gefiederten Blattes eine ähnliche Struktur und Größe aufweisen.

In der Praxis unterscheiden sich die Blätter der einzelnen Arten, Gattungen oder Familien sehr wohl und es kann bei der Definition eines "Regenwaldblatts" nur von einer Annäherung gesprochen werden, die aus der sonstigen Mannigfaltigkeit der Blattformen als ein gewisser Typus heraussticht. Besonders bei Bäumen wechselt die Form der Blätter im Laufe ihres Lebens stark und oft können Jungpflanzen nicht ohne weiteres dem Laub der erwachsenen Bäume zugeordnet werden (Abb. 25). Auch sind die Licht- und Schattenblätter unterschiedlich. All dies macht es schwierig, das Laub eines Regenwaldbaumes korrekt zu beschreiben, es wäre mehr Wissen über dessen Biologie notwendig, als dies derzeit der Fall ist.

Auch muß eine Blattform stets auch aus ihrer kleinökologischen Stellung und dem Vegetationstyp in dem sie wächst verstanden werden. So etwa ist bei jeder Pflanze der Wasserablauf verschiedenartig geregelt und genutzt und steht in Zusammenhang mit der Blattform - und Stellung. Manche bilden aus ihren schräg nach oben gerichteten Blattschöpfen Trichtersysteme, die das Wasser zur eigenen Wurzel führen. Sie haben nichts mit dem typischen Regenwaldblatt zu tun und dürften nur wenig Probleme mit Lichtgenuß und Epiphyllie haben. Andere müssen ihre Blätter stets waagrecht halten um das einfallende Licht optimal zu nutzen, sie sind daher ein idealer Anflugplatz für Sporen und bilden lange Träufelspitzen aus, um die Feuchtigkeit der Blattoberfläche gering zu halten. Jedoch gibt es noch jede Menge an Blatttypen, die keiner ersichtlichen Regel folgen, und die, ganz zum Hohn unserer Klassifizierung und Ansichten, dicht filzig behaart sind, keinerlei Träufelspitze tragen, rundlich sind und erfolgreich im Regenwald wachsen.

Abb. 39

Die tropische Pflanzenfamilie der Balanophoraceae ist rein parasitisch und lebt unterirdisch auf Baumwurzeln. Lediglich der hier gezeigte chlorophyllose Blütenstand wächst aus dem Boden aus (*Obrophytum peruanum*).

Der Großteil der Bäume ist immergrün, nur wenige Familien (z. B. *Bignoniaceae*, *Bombacaceae*) haben einen jährlichen Laubwurf. Der Nachwuchs der Blätter bei vielen immer- und wechselgrünen Arten geschieht abrupt. Die Blätter werden durch einen sogenannten Laubauswurf (Laubausschüttung, leaf flush) recht schnell produziert, hängen im Anfangsstadium aber noch schlaff und scheinbar welk vom Ast (Abb. 24). Ihre Farbe kann weiß, rot, orange, manchmal sogar dunkelblau sein. Die Einlagerung der Farbpigmente geschieht zum Schutz vor dem UV-Licht und bleibt an Stellen, die permanent beschattet werden, aus. Erst nach und nach erstarkt und ergrünt das Gewebe, die Blätter kommen in ihre normale Position. Blätter immergrüner Bäume können mehrere Jahre alt werden und fallen sukzessive ab.

Eine Hauptbelastung der langlebigen Blätter ist der Bewuchs durch Mikroorganismen und anderer Kleinstpflanzen, den sogenannten Epiphyllen. Das sind kleine Moose, Pilze, Algen, Farne und sogar Blütenpflanzen, die die Oberfläche der Blätter als willkommene Ansiedelungsfläche verstehen (Abb. 28). Unter dem Mikroskop ergibt die Oberfläche eines solcherart bewachsenen Blattes einen eigenen kleinen Kosmos, fast ein Mikrobild des großen Regenwaldes. Ein zu dichter Bewuchs beeinträchtigt die Lichtabsorption und die Funktion des Blattes und die gesamte Kleinstwelt fällt zu Boden.

Während bei uns Blätter aus geschützten Knospen auswachsen, fehlen in den Tropen Knospenschuppen fast zur Gänze. Im Ruhestadium ist lediglich das Spitzenmeristem zu sehen, das jedoch ein willkommener Fraß für Phytophagen ist. Deswegen werden die noch nicht auswachsenden Kleinstblätter andersartig geschützt. Manche Arten versenken sie zwischen den Blattstengelbasen der jüngsten Blätter, andere kleben ihre paarig auswachsenden Blätter mit der Oberseite zusammen, sodaß das nachwachsende Blatt geschützt ist. Viele verwenden ihre Nebenblätter tütenförmig eingerollt als Knospenschutz, wobei hier die Gattung *Cecropia* (*Moraceae*) besonders effektiv vorgeht, indem sie das Innere des dicht geschlossenen Nebenblatts mit Wasser füllt und dadurch einen Temperatur- und Verdunstungspuffer bereithält. Auch werden dicke Harzbezüge zum Schutz der Wachstumszone ausgebildet (Abb. 101).

Blüten. Es ist einer der meistverbreitetsten Irrtümer, daß der Regenwald besonders durch seine Blütenpracht besticht. Dieses Mißverständnis beruht darauf, daß der Reisende eben lieber die prozentual wenigen aber hervorstechenden Blüten zeigt, als die vielen unscheinbaren, die ihm nur randlich aufgefallen sind. Auch in diesem Beitrag wird dies so gehandhabt (Abb. 9-12, 19-22, 39, 53-64). Denn in absoluten Zahlen gemessen, kann der Regenwald eben doch viel mehr Besonderheiten bieten als die temperaten Zonen. Und die extremen





Epiphyten gehören zu den interessantesten Lebensformen der Tropen

Abb. 40
Episcia fimbriata (Gesneriaceae) besiedelt hier auf einer kleinen Lichtung die Stelzwurzeln einer Palme.

Abb. 41
Marcgravia sp. klettert zuerst als kleiner Wurzelkletterer den Stamm hinauf und bildet dann gänzlich anders aussehende epiphytische Sträucher aus.



Abb. 42

Araceae haften mit dicht klammernden Wurzeln an den Stämmen.



Abb. 43

Maxillaria gehört zu den artenreichsten epiphytischen Orchideengattungen der Neotropen.



Abb. 44

Epiphytische blühende Bromelie im mittleren Stratum des Regenwaldes (Peru).

Ausbildungen bestimmen immer noch den Charakter einer Landschaft.

Trotzdem weiß besonders der Pflanzensammler und Systematiker ein Lied davon zu singen, wie oft ein Baum geerntet wird, der kleine unscheinbare, weiße, grünliche oder braune Blüten trägt, deren Zuordnung auf den ersten Blick unmöglich scheint und auch zu Hause nicht leichter wird. Ein Vertreter dieser Blütenkategorie ist zum Beispiel der bei uns heimische Spin-



Abb. 45

Epiphytenbedeckter Baum im Bergregenwald auf 1400m Höhe, nach einem Windbruch (Peru).

delstrauch (Pfaffenkappelerl, *Euonimus europaea*), der in fast identischer Weise im Regenwald auftaucht. Auch sonst haben besonders die Familien der *Euphorbiaceae*, *Rhamnaceae*, *Sapindaceae*, *Rutaceae*, *Meliaceae* u. v. a. bisweilen kaum zu bemerkende winzige Blüten, von denen man zumeist nur weiß daß es sie gibt.

Aber alleine die Vielfalt der Familien (vgl. unten) gibt den Garant für eine Mannigfaltigkeit, die fast gezwungenermaßen



Abb. 46

Beginn einer Würgefeige, die sich im unteren Teil des Stammes angesiedelt hat (Peru).

auch große und prächtige Blüten ausbildet, die meist an ihre ebensogroßen Bestäuber (vgl. unten) angepaßt sind. Hier stehen vor allem die Krautigen hervor, die vielleicht auch für den Eindruck der üppigen Blütenpracht des Waldes verantwortlich sind. So etwa die großen Kakteenblüten (Abb. 62), die prächtigen Heliconien (Abb. 61) oder die großblütigen Orchideen (Abb. 63). Aber auch bei den Bäumen haben sich etwa die Schwarzmundgewächse (*Melastomataceae*), die Big-

Abb. 47

Luftwurzelveilung einer epiphytischen *Clusia*-Art (Pernambuco, Brasilien).

noniengewächse (*Bignoniaceae*, *Jacaranda* Abb., 189), die Paranaußgewächse (*Lecythidaceae*, Abb. 56) oder die *Cochlospermaceae* (Abb. 60) als eindrucksvolle Exoten etabliert.

Innerhalb der ganzen Menge sind dabei Blütentypen entstanden, die weder in Gestalt, noch Verhalten mit unseren Wald- und Wiesenpflanzen verglichen werden können. So etwa die seltsamen *Marcgraviaceae*, deren Blüten-Tragblatt zu einem hohlen Nektarium umgebildet ist (Abb. 116) oder die



Cyclanthaceae (Palmenverwandschaft), deren Blütenstand von einem dichten Wust von langen weißen, duftenden Staminodien (sterilen Staubblättern) eingehüllt sein kann. Andere Blüten (etwa *Rapateaceae*) verbergen sich im Knospenstadium in einer dichten Schleimmasse, aus der sie nur zur Blütenreife kurz auftauchen, um dann wieder zu versinken. Viele Blüten der *Annonaceae* sind bereits im Knospenstadium offen und haben ihre Blütenblätter ausgebreitet, um diese dann zur Bestäubung zu schließen (Abb. 54). Die Vielfalt ist klassifiziert und in morphologische Typen eingeteilt worden, deren Auflistung hier zu weit führen würde.

Jedoch nicht alle Bäume haben einen gleichmäßigen Blüherhythmus, sodaß manche jahrelang nicht blühen und dann unvermutet damit anfangen. Andere haben einen Zweijahresrhythmus und ein Teil kommt auch vorhersehbar in Blüte. So kommt es, daß in Regenwäldern während eines ganzen Jahres oft nur 20-50% der erwachsenen Individuen blühen, manchmal viel mehr, manchmal viel weniger.

Lianen. Der Grundsatz dieser Gruppe ist der Wunsch, zum Licht zu gelangen ohne selber einen tragenden Stamm auszubilden. Lianen benützen daher die Bäume als Stütze, an denen sie hochkommen können, um dann ihre eigene Krone in die des Wirtes zu verweben, ja diese zu überwuchern. Im Jugendzustand sind die Klettermethoden der Lianen gut zu unterscheiden. Manche haften mit Wurzeln (Wurzelkletterer), manche winden entlang der Stämme (Winder), manche bilden scharfe Haken oder Seitenäste aus, mit denen sie sich im Geäst und den Stämmen hochhanteln (Spreizklimmer) oder haben Ranken mit denen sie ihren dünnen Stamm befestigen (Rankenkletterer). Sind die Lianen erst einmal in der Kronenschicht angelangt, so kann ihnen nicht mehr viel geschehen (Abb. 29). Sie beginnen ihr Dickenwachstum, das jedoch derart speziell abläuft (zerklüftete Holzteile), daß sie die Elastizität des Stammes dabei nicht verlieren (Abb. 30, 51). Stürzt ihr Stützbaum um, können sie leicht wieder austreiben, hochranken, entlang ihres Stammes wurzeln und sind solcherart kaum mehr gefährdet.

Eine besondere Lebensform ist der Übergang von Bäumen zu Lianen. Arten dieses Typus wachsen oft bis zu stattlichen

Höhen (z. B. 15m) heran, bilden normale Kronenbäume, die blühen und fruchten. In einem gewissen Alter (endogen ausgelöst?) bricht aus einem der Äste eine Knospe hervor, entwickelt ein Lianenwachstum und legt die restliche Strecke bis zur Kronenschicht kletternd zurück. Der Rest der ehemaligen Krone verkümmert, es bleibt nur mehr eine echte Liane. Andere Lianen speichern als kleine Sträucher genügend Nährstoffe in riesigen unterirdischen Knollen, die ihnen dann ein Durchwachsen zum obersten Stratum ermöglicht. Klettersträucher bilden eine Mischform aus Busch und Liane.

Epiphyten. Noch kompromißloser verfahren Epiphyten, die sich direkt im Kronenbereich ansiedeln, damit allerdings die Nachteile einer mangelnden Nahrungs- und Wasserversorgung aus dem Boden in Kauf nehmen. Dazu gehören etwa Orchideen, Bromelien, Kakteen, Gesnerien, Peperomien, Clusien, Farne u. v. a. (Abb. 40-47)

Ihre Samen werden vom Wind angeweht oder von Vögeln verbreitet und keimen direkt in der meist feuchten Borke ihres Trägerbaumes. Dabei findet bereits eine deutliche Auswahl statt. Manche Bäume haben Borken, die Epiphyten leicht und zahlreich aufkommen lassen, bei anderen ist die Borke derart glatt oder mit ungünstigen Inhaltsstoffen imprägniert, daß nur spezielle oder gar keine Epiphyten gedeihen können. Eine weitere Selektion findet durch die Sonneneinstrahlung und die Position der Äste statt. Es gibt Licht- und Schattenepiphyten, solche die nur auf senkrechten Stämmen und solche die nur auf waagrechten Ästen siedeln. Auch dieser Lebensraum ist in ökologisch unterschiedliche Bereiche eingeteilt, von unterschiedlichen Pflanzengemeinschaften besiedelt.

Die ersten Monate des Epiphytenwachstums sind besonders kritisch, da das eigentliche Überlebenssystem erst etabliert werden muß. Die Wurzelhaftung muß stark genug sein, um nicht vom Wind heruntergeweht zu werden, die ersten wasserspeichernden Organe müssen angelegt werden und der für das weitere Wachstum notwendige Humus und Detritus sammelt sich erst allmählich in den dafür vorgesehenen Organen. Orchideen bilden Bulben zur Wasserspeicherung und Wurzelnester zur Humusanhäufung, Bromelien trichterförmige Zisternen in denen Wasser und organisches Material aufge-

Abb. 48. Bestand von Riesenstauden (*Phenakospermum guianensis*, Musaceae) in einer sumpfigen Waldlichtung in Französisch Guayana.



Abb. 49
Jede Nacht entspringt den schiffchenförmigen Hochblattthüllen je eine Blüte, die von Fledermäusen bestäubt wird.



Abb. 50
Querschnitt durch den Blütenstand mit dem umhüllenden Hochblatt und den innen liegenden Blüten. Diese werden nach oben zu immer größer und reifer und lassen die äußeren Blütenhüllblätter und inneren Staubgefäße erkennen. Die Pollenkörner sind ungewöhnlich groß, sodaß man sie mit freiem Auge erkennen kann.



Abb. 51

Querschnitt durch eine Liane mit etwa 80 cm Durchmesser. Auffallend ist die starke Zerklüftung des Holzteils, der ihm eine gewisse Flexibilität erhält. Französisch Guayana.

fangen wird. Die nährstoffreiche Brühe kann dann direkt über spezielle Schildhaare aufgenommen werden, die Wurzeln dienen hier lediglich der Befestigung. In den Zisternen herrscht ein reiches Tierleben, dem ein eigener Beitrag in diesem Band gewidmet ist. *Araceae* haben dick sukkulente Sproßachsen und oft kugelig auswachsende Wurzelballen in denen sich Pflanzenabfall sammelt. Jeder Epiphyt hat seine eigene spezielle Methode um sich die notwendige Nahrung, das lebenswichtige Wasser zu verschaffen. Die sonst übliche Form der Pflanzenorgane wird dafür stark verändert, den extremen Bedingungen angepaßt. Wurzel, Sproß und Blätter sind häufig nicht mehr eindeutig als solche zu erkennen und dienen hauptsächlich dem Einfangen und Speichern der Ressourcen, die im Kronendach schwierig zu erhalten sind. Eine spezielle Positionierung der photosynthetisch aktiven Teile ist unüblich, denn Licht ist hier nur selten ein begrenzender Faktor.

Die Chance, die Samen durch Zufall oder durch Fruchtverbreiter an den richtigen, für die jeweilige Pflanze günstigsten Ort zu bekommen ist gering. Daher sind manche Epiphyten dazu übergegangen, zuerst an einem beliebigen Ort zu keimen, dann zu klettern und erst bei Erreichen des optimalen Standorts die endgültige epiphytische Wuchsform auszubilden. Diese Übergänge von Kletterern zu Epiphyten sind vor allem bei Aronstabgewächsen (*Araceae*, *Monstera*, *Philoden-*



dron) und *Marcgraviaceae* zu finden. Bei *Marcgravia* etwa, klettern die Jugendformen dünnstämmig mit kleinen zarten Blättern dicht angepreßt die Stämmen hinauf (Abb. 41). Nach einigen Metern wechselt die Wuchsform, es entsteht ein stattlicher strauchförmiger Epiphyt mit abstehenden holzigen Ästen und großen dick sukkulenten Blättern, die von der Jugendform gänzlich verschiedenen sind. Ist der Standort günstig, so blüht und fruchtet die Pflanze dort. Erweist sich die Wahl als Irrtum, so wird wiederum der kleine zarte Kletterer ausgeschiedet, der es weiter ober wiederum probiert, so lange bis die wirklich beste Position gefunden ist.

Einzelne *Araceen* sind auf Stämme spezialisiert, auf denen sie senkrecht in die Höhe wachsen. Ihre langen Blattstiele bilden Rinnen aus, die das Regenwasser direkt zu den sproßbürtigen Wurzeln lenken, die dieses aufnehmen und auch speichern können. Zuerst sind sie noch mit dem Boden verbunden, später stirbt der untere Teil ab und die Pflanze bleibt epiphytisch.

Würger. Besonders heimtückisch verfahren die Würgefeigen, die als kleine Epiphyten auf Ästen keimen und dort der Borke Nahrung und Wasser entnehmen, ohne jedoch zu parasitieren (Abb. 46). Sobald sie etwas größer sind, senden sie lange dünne Wurzeln bis zum Boden hinunter, um dort weitere Nährstoffe, vor allem Wasser aufzunehmen. Während die nur mehr teilweise epiphytische Pflanze im Kronenbereich heranwächst, erstarkt das Wurzelsystem zusehends. Die einzelnen Wurzeln werden breiter, wachsen zusammen und umhüllen bald den gesamten Stamm des Wirtes. Es ist dann nur mehr eine Frage der Zeit, bis die Wurzelhülle den Stamm zusammendrückt und durch ihr Wachstum erwürgt. Der Baum stirbt ab, vermodert und wird von der Würgefeige absorbiert. Diese nimmt dann seinen Platz im Regenwaldgefüge ein und wächst zu einem stattlichen Kronenbaum heran. Der meist mächtige, hohle "Wurzelstamm" bietet genug Stabilität um eigenständig bestehen zu können.

Riesenstauden. Diese nur an Waldrändern und offenen Standorten vorkommenden Gewächse sind meist Vertreter der Bananengewächse (*Musaceae*), manchmal auch der Ingwergewächse (*Zingiberaceae*). In Amazonien ist besonders *Phenakospermum guyanense* beeindruckend, die im Ausse-

Abb. 52

Der Stamm der Liane *Dolioscarpus brevipedicellatus* (Dilleniaceae) enthält genug Wasser, um sich damit im Regenwald versorgen zu können. Dionisio Coelho, bei Manaus.

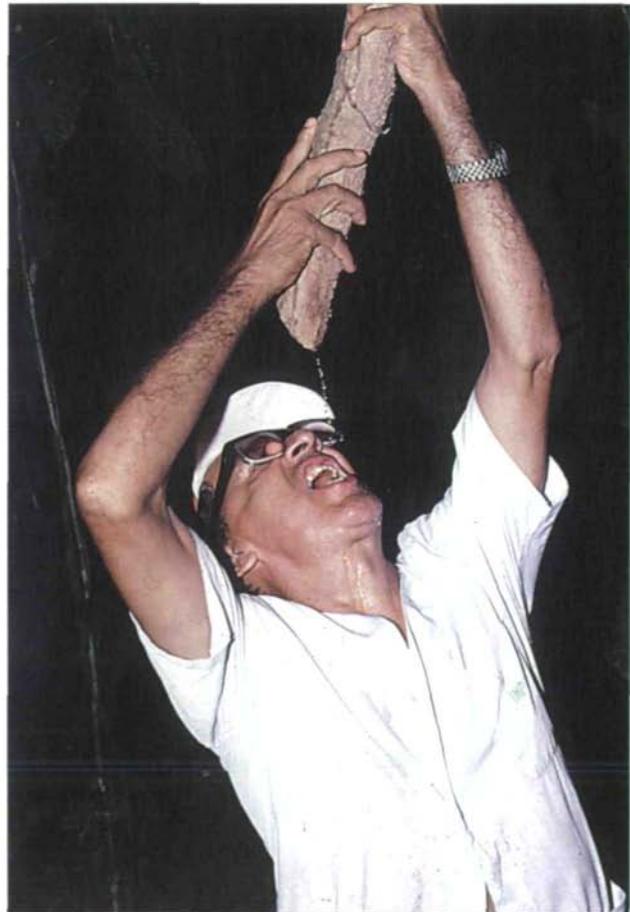
hen an den Baum der Reisenden (*Ravenala madagascariensis*) erinnert, mit dem sie auch nahe verwandt sein soll (Abb. 48-50). Das Vorkommen zweier nahe verwandter Pflanzen in Madagaskar und Amazonien ist erstaunlich und läßt vermuten, daß es sich hierbei um Relikte aus einer Zeit handelt, als die Kontinente noch miteinander verbunden waren.

Da *Phenakospermum*, ebenso wie alle anderen Riesenstauden zeitlebens krautig bleibt, kann sie keinen echten Stamm ausbilden, hat dafür aber einen guten Ersatz. Die Blattscheiden sind extrem lang ausgebildet und formen dicht zusammengedrängt einen sogenannten Scheinstamm, der viele Meter Höhe erreichen kann. Die ebenfalls überdimensionierten Blattflächen (Blattspreiten) stehen dann jeweils am Ende eines solchen Scheinstammteils. Die Blütenstandsstiele ragen weit über den Blattschopf hinaus, werden armdick, und jeder der schiffchenförmigen Teilblütenstände wiegt einige Kilogramm.

Hapaxanthe. Unsere einjährigen Kräuter keimen, blühen, fruchten und sterben danach zur Gänze ab. Lediglich die ausgeworfenen Samen überleben, um dann nach einer längeren Ruheperiode wieder zu keimen und den Kreislauf neu zu beginnen. Ähnlich verhalten sich auch manche tropische Bäume, die allerdings jahrelang wachsen, bis in den Kronenbereich gelangen, dann einen einzigen riesigen Blütenstand ausbilden und nach der massenhaften Ausbildung der Früchte zur Gänze absterben. So etwa *Sohnreya excelsa* (*Rutaceae*) aus dem zentralen Amazonien, die an offenen Stellen des Waldes als Schopfbaum aufkommt und weit über zehn Meter hoch wird bevor sie zum einzigen Mal in Blüte kommt. Diese Lebensform ist bei Bäumen selten und sonst eher bei asiatischen Palmen bekannt. Hapaxanthe Bäume tragen in der schwierigen Keim- und Konkurrenzsituation des Regenwaldes ein extrem hohes Fortpflanzungsrisiko. Andere Bäume können in regelmäßigen Abständen über einen Zeitraum von bis zu hundert Jahren immer wieder Samen plazieren und haben dadurch reelle Keimungschancen. Bei Hapaxanthen hingegen, kann ein einziges Katastrophenjahr, die gesamte Fortpflanzungskapazität eines Individuums mit einem Schlag vernichten.

Bei der Leguminosengattung *Parkia* zeigt sich eine gewisse Anlehnung an das System der Hapaxanthe. Einige Arten bilden regelmäßig meterlange aus der Krone herausragende Äste, die die Blütenstände tragen. Nach der Fruchtreife sterben diese Äste zur Gänze ab und werden bei der nächsten Blühperiode neu gebildet.

Flagelliflorie ist eine besondere Form der Blütenstandsausbildung. So etwa bei *Duguetia flagellaris* (*Annonaceae*), einem mittelgroßen Unterwuchsbäumchen aus dem zentralen Amazonien. Bei ihm bricht die Blütenknospe zwischen Boden und



Blüten amazonischer Bäume

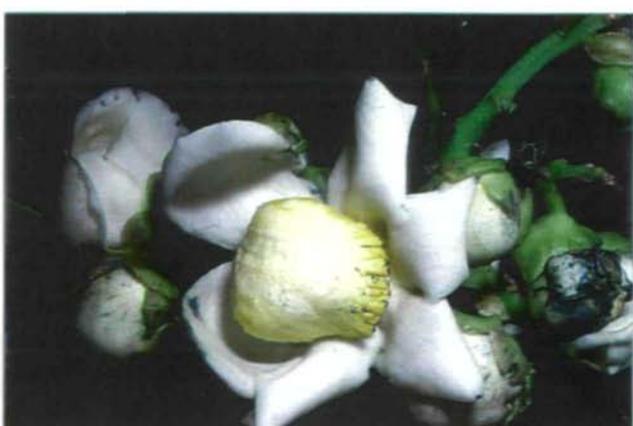
Abb. 53 *Qualea retusa* (Vochysiaceae) kommt auf Weißsandböden bei Manaus vor und besitzt pro Blüte nur mehr ein Kronen- und ein Staubblatt.

Abb. 54 *Malmea* cf. *raimondiana* hat eine der größten Blüten der neotropischen Annonaceae; hier ein Exemplar aus dem östlichen Peru.



Abb. 55 Der hochwüchsige Baum aus der Familie der Muskatnußgewächse (*Osteophloeum platispermum*; Myristicaceae) ist eine seltene Art des primären Regenwaldes.

Abb. 56 Mit der Paranuß verwandt ist *Eschweilera laevigata* (Lecythidaceae); zentral in der Blüte ist ein großer Schild aus Staminodien zu sehen, der weggeklappt werden muß, wenn Bienen in das Innere der Blüte vordringen.



Blüten von Gehölzen Amazoniens

Abb. 57 *Psammisia pauciflora* (Ericaceae) stammt aus den hochgelegenen Regenwäldern Perus und hat typische Vogelblüten.

Abb. 58 Das strauchförmige *Cymbopetalum* sp. (Annonaceae) läßt seine Blüten an langen Stielen aus der Krone hängen.

Abb. 59 *Tetrapteris fimbriata* zeigt die in der gesamten

Familie der Malpighiaceae sehr einheitlich ausgebildeten Blüten mit genagelten, gekräuselten Blütenblättern und großen paarigen Drüsen an der Kelchaußenwand.

Abb. 60 *Cochlospermum orinocense* (Cochlospermaceae) ist im gesamten Osten Amazoniens verbreitet und bevorzugt nährstoffreiche, offene Standorte wie etwa Varzea-Bestände oder flußbegleitende Wälder.





Abb. 61
Die Gattung Heliconia ist besonders reich differenziert. Hier eine Art aus den Küstenwäldern Bahias.

Abb. 62

Dieser epiphytische Kaktus aus der Gattung Selenicereus hängt bis zum Grund und öffnet jede Nacht nur eine Blüte, die in Bodennähe aufgeht (Peru).





Abb. 63
Die Orchidee
*Phragmipedium
pearcei* wächst auf
Felsen in der
Spritzwasserzone
von kleinen Bach-
läufen und Flüssen
des tropischen
Perus.

Abb. 64

Ein Kolibri bestäubt die roten Blüten der epiphytischen Noranthea sp. (Marcgraviaceae) in den Bergwäldern Perus auf 1400m.



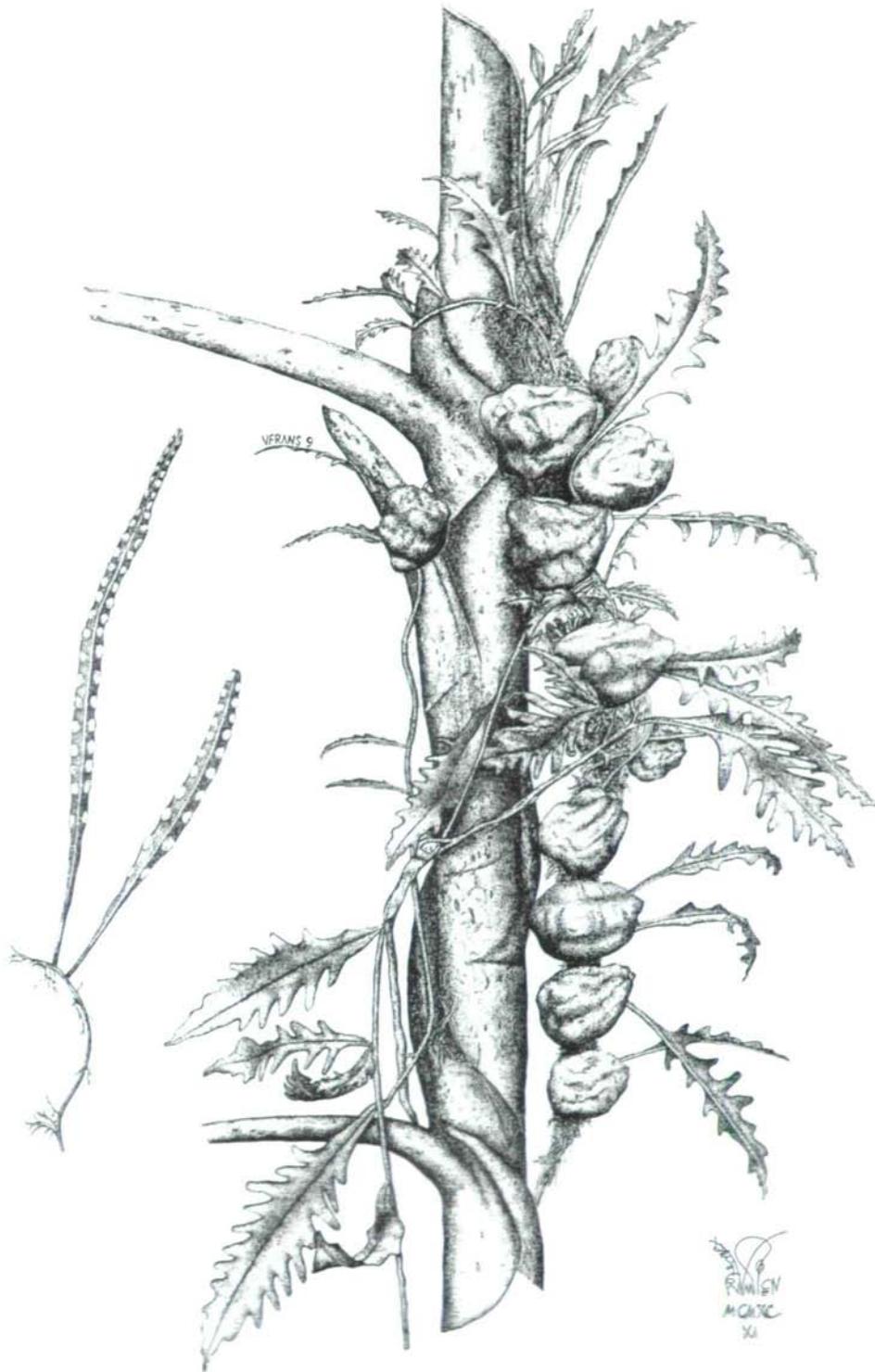


Abb. 65
Solanopteris bifrons
ist ein kletternder
Farn, der in den hoh-
len Rhizomabschnit-
ten Ameisen beher-
bergt.
Zeichnung F. VEITL.



Abb. 66
Ein Ameisen-
garten aus
dem peruani-
schen Regen-
wald. Aus
dem kugeligen
Ameisenbau
hängen zahl-
reiche Klein-
epiphyten
heraus.

Abb. 68
Tococa occi-
dentalis
(Melasto-
mataceae)
beherbergt
Ameisen, die
andere Pflan-
zen mit Her-
biziden
töten. Sie
wohnen in
den hohlen
Blattaschen
beim Blatt-
stiel und in
den hohlen
Sproßachsen.



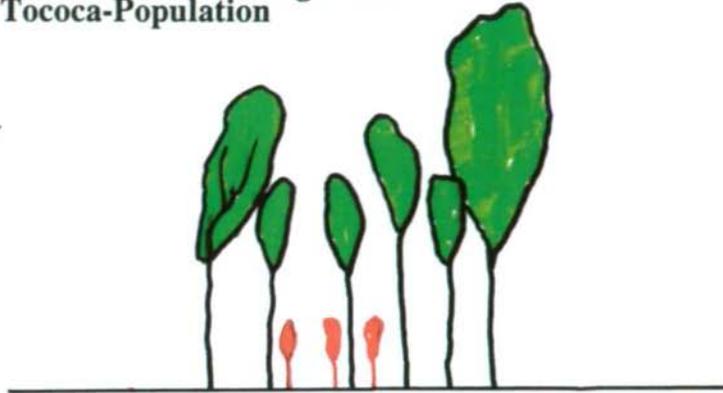
Abb. 67
Kartonbauten
auf der Unter-
seite einer
Duguetia im
zentralen
Amazonien.
Gleiche Bau-
ten finden
sich auf den
Blüten, die
dadurch in
ihrer Reife
verzögert
werden.

Abb. 69
Versuchs-
pflanze, die
den Ameisen
(*Myrmelachi-*
sta sp.) aus-
gesetzt wurde;
der obere
Teil der
Pflanze ist
bereits abge-
knickt und
auf den Blät-
tern breiten
sich nekroti-
sche Zonen
aus.

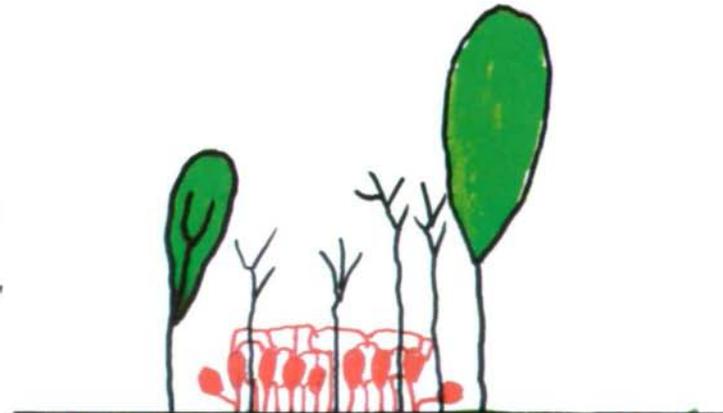


Schematisierte Sukzessionsfolge einer Tococa-Population

1) Besiedelung von Umbruchslücken oder hellen Flächen durch einzelne Tococa-Individuen; Einwandern der Ameisen.



2) Kreisförmige Ausbreitung der Population durch Ausläufer und Jungpflanzen; Vernichtung von störenden Fremdpflanzen durch die Ameisen; Schaffung eines "Sicherheitskorridors"



3) Beschattung der Population durch entferntere große Bäume, langsames Absterben der Tococa-Individuen

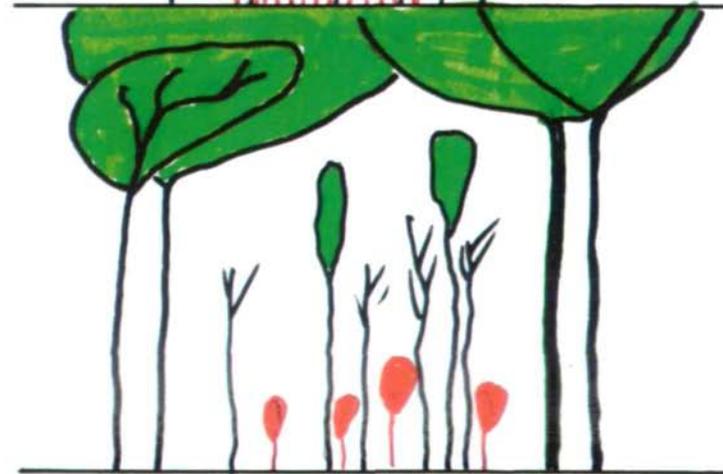


Abb. 70
Schematische Darstellung des Aufbaus und des Zusammenfalls einer *Tococa occidentalis* Population im peruanischen Regenwald. Myrmelachista-Ameisen ermöglichen der Tococa-Pflanze die Ausbildung von Monokulturen. Sie töten alle umliegenden Pflanzen durch Herbizide ab.

Abb. 80

Sloanea fragrans (Elaeocarpaceae) ist in der Jugend ein Schopfbäumchen des Unterwuchses. Die dicht an den Stamm anliegenden, umgebildeten Blätter beherbergen aggressive Ameisen. Zeichnung F. VEITL.



Im Höhe direkt aus dem Stamm, entwickelt sich jedoch nicht weiter sondern bildet einen langen dünnen Blütenstandsstiel. Dieser wächst zum Boden, kriecht, mit der Blüte an der Spitze, der Erdoberfläche entlang, bis er dann in etlichen Metern Entfernung sein Wachstum einstellt. Der Ausläufer, die Flagelle ist mittlerweile bereits von Laub bedeckt und nur mehr schwer sichtbar. Nahe dem Boden beginnt nunmehr die Blüte nach und nach zur Reife zu kommen und bildet dann, fast schon im Laub verborgen ihre Frucht aus. Am Baum selbst findet keinerlei Blütenentwicklung statt.

Der biologische Hintergrund ist unklar, weder Bestäuber noch Fruchtverbreiter sind bekannt. Jedenfalls hat die Pflanze mehrere Vorteile auf einen Schlag. Die Früchte und Samen werden aktiv verbreitet und liegen zumeist außerhalb des Kronenbereichs des Mutterbaums. Weiters kann die Flagelle an ihrem Ende im Blütenbereich auch wurzeln und so auch auf vegetativem Weg ein neues Tochterindividuum ausbilden. Das austreibende Bäumchen hat dann noch den Vorteil über längere Zeit vom Mutterbaum Nahrung zu erhalten. Verständlicherweise bilden diese flagellifloren Arten dichte Gruppen inmitten des Regenwaldes.

Artenreichtum. Welche Mechanismen den ungeheuren Artenreichtum (Abb. 9-11, 19-22, 34-37, 53-60), vor allem an Bäumen hervorgerufen haben, ist weiterhin ein Rätsel. Sicherlich spielen die über Jahrmillionen weitgehend konstanten Umweltbedingungen, das hohe Alter der Regenwälder und die fehlenden Kälteperioden eine wichtige Rolle für die Artbildung. Auch nimmt man an, daß die Angiospermen, die heute die Masse der Waldpflanzen ausmachen in tropisch montanen Gebieten entstanden sind. Dadurch dürften die primären Anpassungen der Angiospermen an tropische Bedingungen geknüpft gewesen sein, was im Gegensatz zu den Arten temperater oder trockener Zonen, sicherlich ein Startvorteil zur weiteren Evolution gewesen ist.

Die Lehrmeinung, daß im Regenwald viele nahe verwandte Arten direkt nebeneinander (syntopisch) unter gleichen ökologischen Bedingungen vorkommen, dürfte als generelle Aussage nicht mehr haltbar sein. Dies hätte bedeutet, daß die meisten verwandten Arten relativ dicht zusammenstehend aus

jeweils einer Mutterpopulation entstanden wären (sympatrische Artbildung). Dies ist zwar möglich, wahrscheinlich aber selten und biologisch nicht unbedingt sinnvoll. Im Regelfall dürfte die Artenzusammensetzung, wie wir sie heute im Regenwald vorfinden nicht vor Ort entstanden sein, sondern ist als Ergebnis jahrmillionenlanger Wanderbewegungen zu deuten. Diese wurden z. B. durch sukzessive klimatische Veränderungen ausgelöst, auf die jede Art individuell reagiert. Trotzdem müssen wir annehmen, daß einzelne Artengarnituren sich an gewissen Refugialorten über die Erdzeitalter hin erhalten haben und noch heute Hinweise auf frühe Differenzierungsprozesse geben.

Jedenfalls gehören die amazonischen Wälder zu jenen Bio-coenosen, die am meisten Blütenpflanzenarten enthalten. Noch immer fehlen jedoch konkrete Zahlen. Aus dem Osten Ecuadors liegen recht exakte Schätzungen vor, daß in den Tieflandregenwäldern auf einer Fläche von etwa 71 000 Quadratkilometern mit etwa 4000 Blütenpflanzen zu rechnen ist, wovon bereits 3100 durch Belege dokumentiert wurden (RENNER & al. 1990). Wenn man bedenkt, daß davon etwa 21% nur in Ecuador und dem westlichen Amazonasbecken vorkommen und nur 40% im gesamten Amazonasbecken, läßt sich leicht vorstellen welche Artenfülle in Amazonien zu erwarten ist. Die Schätzungen schwanken zwischen 40.000 und 70.000 Arten von Blütenpflanzen, genauere Daten müssen noch erhoben werden.

Viele der Pflanzenfamilien des Regenwaldes sind zur Gänze auf ihn beschränkt. Bei vielen anderen Gruppen kennen wir aus unseren Breiten lediglich einige wenige an die Kälte angepaßten, zumeist krautigen Vertreter und die Mehrzahl der Arten ist tropisch und holzig. Die Familie der Kaffeegewächse (*Rubiaceae*) ist in Österreich hauptsächlich durch die Labkräuter vertreten, insgesamt mit etwa fünf Gattungen und etwas mehr als 25 Arten. In Amazonien hingegen ist mit mehr als hundert Gattungen und sicherlich weit über tausend Arten zu rechnen. Ebenso sind die bei uns krautigen Veilchengewächse in Amazonien durch zahlreiche Sträucher und hohe Bäume vertreten. Das einzige heimische Hundsgiftgewächs (*Apocynaceae*), das Immergrün ist lediglich ein versprengtes

Abb. 81:

Eine bisher noch nie beschriebene Form der Taschen- bzw. Domatienbildung bei Melastomataceae. Die wahrscheinlich zur Gattung *Tococa* gehörige Pflanze hat am Blattstielgrund in viele Kammern aufgeteilte Domatien in denen die Ameisen hausen. Kolumbien.

Photo: L. SCHRATT

Mitglied einer in Amazonien durch Dutzende Gattungen und Hunderte Arten repräsentierten Familie. Gleiches gilt für die Orchideen, die Korbblütler, die Leguminosen u. v. a.

Charakteristisch ist vor allem die hohe Artendichte, die im Durchschnitt etwa zwischen 100 und 200 Baumarten pro ha liegt und etwa in Ecuador mit 400 Baumarten (RENNER et al. 1990) sicherlich einen Spitzenwert erreicht hat. Dabei wechselt die Artenzusammensetzung von Hektar zu Hektar und nur ein kleiner Prozentsatz von Arten kehrt regelmäßig in den untersuchten Flächen wieder. Ökologisch bedeutend ist dabei, daß die hohe Artenmenge eine geringe Individuendichte/Art bedingt, was das Überleben in Bezug auf Bestäubung und Populationsgenetik schwierig macht. Im Regelfall wird diesem Umstand Rechnung getragen, indem Arten häufig in Gruppen vorkommen und zwischen den einzelnen Gruppen dann wieder größere Abstände herrschen.

In Fällen, in denen eine solche Gruppenbildung nicht vorkommt, sind die einzelnen Individuen durch wirksame Mechanismen im Blühen synchronisiert und die Bestäubungsbiologie derart hochspezialisiert, daß sie auch über weite Distanzen wirksam ist (vgl. auch unten: Das biologische Gleichgewicht im Regenwald).

Interaktionen zwischen Pflanzen. Die Artenzusammensetzung eines Standorts hängt von vielerlei Faktoren ab. Zuerst sind dies einmal die abiotischen wie z. B. die Wasserverfügbarkeit, die Bodeneigenschaften und das lokale Klima. Dazu kommen jedoch noch Faktoren, die stark vom Zufall abhängen, etwa die Fruchtverbreitung durch Tiere, durch den Wind und die zur Verfügung stehenden Samen im Gebiet. Schließlich reagieren die Pflanzen auch aufeinander, ein Kapitel, von dem noch wenig bekannt ist.

Die deutlichste Manifestation dieser Reaktionen sind etwa die scharf geschnittenen laublosen Grenzlinien, die zwischen den Kronen in der obersten Regenwaldschicht zu finden sind. Kein Blatt, kein Zweig wächst in diesen Freiraum hinein und es ist noch unbekannt, ob es sich dabei um mechanische Reibungseffekte oder chemische Interaktionen handelt.

Dementsprechend sind besonders Jungpflanzen beim Aufkommen von ihrer Umgebung abhängig. Einzelne Bäume pro-

duzieren Stoffe, die die Keimung anderer Arten verhindern oder ihren Wuchs bremsen (Allelopathie). Andere setzen auf Raumkonkurrenz und können durch ihre starke Wüchsigkeit Nachbarindividuen ausschalten. Manche produzieren lokal gedrängt dichte Scharen von Keimlingen, die in ihrer Menge anderen einzeln stehenden Individuen stark zusetzen können. Andere wiederum haben große Nährstoffreserven in ihren Samen, sind gegen den Chemismus anderer Bäume immun und wachsen langsam aber stetig zur Reife heran.



Die Konkurrenz betrifft aber auch das Abwerben von Bestäubern und Fruchtverbreitern. Blüht eine Population, die von Bienen bestäubt wird besonders heftig und auffallend, so werden Pflanzen die die gleichen Bienen brauchen, aber nur wenige Blüten ausbilden, kaum noch zum Zug kommen. Ihr Fruchtansatz wird lange Zeit minimal bleiben und die Art kann an diesem Standort gefährdet sein, wenn nicht der reichblühenden ein anderes Unglück zustößt. Gleiches gilt für Früchte, die etwa für Affen besonders wohlschmeckend sind und dadurch weit verbreitet werden, was ihre Keimungschancen drastisch hebt. Eine weniger wohlschmeckende Frucht, die sich zur gleichen Zeit anbietet wird lediglich vom Baum fallen und dort wenig Gelegenheit zum Aufkommen haben.

Von der Vielzahl an Interaktionen zwischen den Pflanzenarten, wie sie etwa im Wurzelbereich agieren, wie sie um Nährstoffe kämpfen, wie sie sich durch tausende Tricks und Verhaltensweisen gegenüber anderen einen Vorteil verschaffen wollen, wissen wir noch gar nichts. Sicher ist jedoch, daß in der artenreichen Pflanzengemeinschaft des Regenwaldes ein ständiges Mit- und Gegeneinander gelebt wird, dessen Mechanismen die Komplexität einer menschlichen Gesellschaft noch bei weitem übersteigen.

Blütenökologie. Fast jede Pflanze muß, um erfolgreich Samen auszubilden bestäubt werden. Das heißt, Pollenstaub muß auf die Narbe des Fruchtknotens gelangen um dann die Eizelle zu befruchten, aus der später, zusammen mit anderen Geweben der eigentliche Same wird. Dabei kann der Pollen durch Wind verbreitet werden, was besonders bei heimischen Bäumen häufig ist, jedoch in den Tropen nur selten vorkommt. Dort ist, ähnlich wie bei unseren Wiesenpflanzen die Bestäubung durch Tiere die Regel, wobei jedoch ein wesentlich größeres Spektrum an Tieren auftritt, als wir es aus Europa kennen.

Die netteste und possierlichste Bestäubergruppe der Neotropen sind sicherlich die Kolibris, in Brasilien Blumenküsser ("bejaflor") genannt (Abb. 64). Von den tropischen Tiefebene bis in die höchsten andinen Regionen sind sie mit zahlreichen Arten vertreten, ernähren sich durchwegs von Nektar, den sie mit ihren spitzen Schnäbeln im Schwirflug aus dem Blütengrund holen. Sogenannte Blumenvögel gibt es auch in den

Tropen der Alten Welt, die jedoch bei weitem nicht die Geschicklichkeit ihrer amerikanischen Kollegen aufweisen. Sie müssen sich auf einen der Blüte naheliegenden Ast setzen um zum Nektar zu gelangen. Kolibris hingegen können durch besondere Flügelkonstruktionen und einen atemberaubend schnellen Flügelschlag ähnlich wie Hubschrauber vor den Blüten im Flug stehen bleiben, nach hinten fliegen, Loopings drehen oder während des Flugs ganz abrupt die Richtung wechseln. Für den Menschen erwecken sie den Eindruck, als würde ihnen die Fliegerei Spaß machen. Da sie auf Störungen nicht scheu reagieren und ihre besuchten Blüten durch gezielte Anflüge verteidigen, wirken sie neugierig.

Vögel besitzen ein anderes Farbsehen als der Mensch, für sie sind besonders die Farben im Spektrum des hellen Rots auffällig, wobei gelb, blau oder grün weniger wahrgenommen werden. Dementsprechend sind die meisten Blüten, die von Kolibris bestäubt werden in hellem Rot, häufig kontrastiert mit Schwarz, Gelb oder Purpur. Dieses Farbsyndrom der sogenannten Vogelblumen wurde erst Anfang des Jahrhunderts vom österreichischen Blütenbiologen Porsch beschrieben. Was er noch vermutete, hat sich mittlerweile vielfältig bestätigt. Besonders die kolibrereichen Gebiete der andinen Bergregenwälder weisen eine unglaublich große Palette von verschiedenartig rot gefärbten Vogelblumen auf.

Ein uns geläufiges Beispiel ist etwa die Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*), die nur eine der vielen Verwandten der Gattung ist, die im andinen Gebiet von Kolibris bestäubt werden. Vielfach haben Kolibris und Blüten eine gemeinsame Entwicklungsgeschichte hinter sich. Die jeweils eigenartig geformten Vogelschnäbel passen ausschließlich in den Sporn einer einzigen Blütenart, die sich dadurch vor Vermischung mit anderen Arten bewahren kann. Die Blüten müssen jedoch regelmäßig und in großer Menge vorhanden sein, um die ihnen dienliche Vogelpopulation auch ernähren zu können.

Für uns ungewohnt, jedoch in den Tropen häufig ist die Bestäubung von Bäumen durch Fledermäuse, die in zahlreichen verschiedenen Arten vorkommen und beachtliche Spannweiten erreichen können. Der nächtliche Besuch verlangt einige spezielle Anpassungen der Pflanzen. Fledermaus-

blüten sind häufig fahl gefärbt in Braun oder Gelbtönen — die Fledermäuse haben keinen Farbsinn. Dafür entströmt ihnen ein wenig angenehmer, muffiger Geruch, der erst in der Dämmerung entsteht wenn die nur eine Nacht aktiven Einzelblüten aufgehen (Abb. 48, 148).

Die Blütenblätter und die Blütenstände sind grob und massiv gebaut, damit sie die Fledermäuse in ihrem Anflug nicht zerstören. Sie müssen sich, wenn sie in Sekundenbruchteilen den Nektar aus der Blüte zu schlecken, ganz kurz an der Blüte anklammern und flattern dann sofort zur nächsten. Die Staubgefäße der Fledermausblumen sind weit pinselartig herausgestreckt oder zumindest so positioniert, daß das Gesicht der Fledermaus mit Pollen bedeckt wird. Beim nächsten Baum kann dann die Bestäubung stattfinden.

Damit die Fledermäuse in ihrem unruhigen Flatterflug leichter zu den Blüten kommen, stehen diese an Blütenständen weit aus der Krone heraus, oder hängen an langen schnurartigen Blütenständen nach unten. Manche entstehen auch direkt am Stamm. Ein voll in Blüte befindlicher Baum kann stundenlang von Fledermausschwärmen umgeben sein, die den immer wieder reichlich nachproduzierten Nektar suchen. Erst am Morgen ist das schemenhafte Schauspiel vorbei, die Blüten sind zerzaust und die Blütenhülle welkt ab. Die nächsten Knospen bereiten sich für die nächtliche Begegnung mit den Fledermäusen vor.

Interessant ist vor allem, daß in diesem hoch evoluierten System recht große Tiere von Nahrung leben müssen, die in viele kleine Portionen aufgeteilt ist, die einzeln aus jeder Blüte geholt werden müssen. Der Nektar ist relativ schwach konzentriert und lediglich die gleichzeitig aufgenommenen Kleininsekten erhöhen die Proteinzufuhr. Der Flug der Fledermäuse verschlingt dabei fast die gesamte Energie, die durch die Nahrung aufgenommen wird. Die Fledermäuse leben daher als Bestäuber knapp am Existenzminimum, kleine Störungen können bereits eine negative Energiebilanz für die Tiere auslösen. Eine Ergänzung der Nahrung besteht darin, daß Blumenfledermäuse bisweilen gleichzeitig als Fruchtbreiter aktiv sind und hier recht massiv Nahrung erhalten (Abb. 99). Dabei werden oft die Früchte der Arten gefressen,

die vorher auch bestäubt wurden. Es macht sich für sie also zeitverschoben die relativ mühevollen Tätigkeit des Nektarsammelns gut bezahlt. Trotzdem stehen hier die Bäume und Bestäuber in einem nur knapp ausgewogenen Gleichgewicht.

Ganz gegensätzlich ist die Situation vieler Insekten, besonders der Käfer, die stets einem Überangebot von Nahrung ausgesetzt sind und dieses gar nicht zur Gänze bewältigen können. Käfer baden beim Blütenbesuch förmlich in Pollenstaub und Pflanzensekretionen, auch Teile der Blüte sind nahrhaft und gut eßbar, es herrscht beim Blütenbesuch das Klima eines chaotischen Schlaraffenlands. In anderen Belangen jedoch sind auch die Käfer hochspezialisiert und es findet ein sorgfältig aufeinander abgestimmtes Verhalten der Blüten und der Blütenbesucher statt, das minutengenau abläuft.

Ein genereller Mechanismus, der bei Palmen, Annonen- und Aronstabgewächsen in ähnlicher Weise stattfindet, ist die zeitliche Trennung der Blüten bzw. Blütenstände in eine weibliche (rezeptive) und eine männliche (pollenabgebende) Phase. Dies hat den Vorteil, daß bei der einzelnen Blüte eine Selbstbestäubung ausbleibt und die biologisch vorteilhaftere Kreuzbefruchtung wahrscheinlicher ist. Fast alle Blüten sind protogyn, also zuerst weiblich und dann erst männlich.

Eine weitere Spezialität ist etwa die Anlockung der Bestäuber durch Duft und gleichzeitige Erwärmung. Dabei wird die Außentemperatur oft um mehr als 10° C überschritten. Auch wird die Blüte von den Käfern als Nahrungsquelle (Pollen, Nektar) und als Kopulationsplatz benützt. Viele Käfer legen ihre Eier in die Blütenblätter oder andere Strukturen, in denen sich dann die Larven nach dem Abwerfen entwickeln. Der Lebenszyklus der Bestäuber ist also untrennbar mit dem der besuchten Blüten verbunden, ohne sie jedoch zu schädigen! Solche eng miteinander verknüpften Gemeinschaften von Pflanzen- und Insektenarten sind wahrscheinlich wesentlich häufiger, als bisher vermutet und fast jährlich wird irgendein neues andersartiges, aber im Prinzip ähnliches System beschrieben. Allein bei den Bienen gibt es zahlreiche Spezialisierungen, wie etwa solche, die nicht Pollen, sondern Öl sammeln. Andere suchen in der Menge der Regenwaldarten konsequent eine einzige Art auf, wobei sie von Individuum zu

Zubereitung von Maniokmehl im zentralen Amazonien (Abb. 82–86).

Abb. 82 Die in Körben herbeigebrachten Maniok-Wurzeln werden geschält.

Abb. 83 Ein mittels Motor betriebenes Mahlwerk erzeugt einen Brei, der in einer Holzwanne aufgefangen wird.

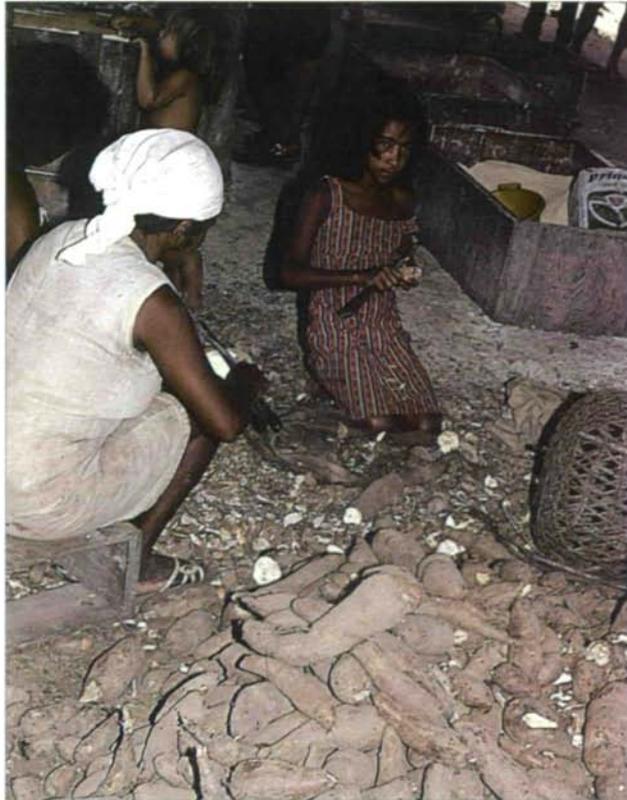


Abb. 84

Der Maniokbrei wird mit Wasser gespült, und in einem sogenannten "Tipiti" entwässert; dieses war früher aus Pflanzenfasern geflochten und ist jetzt durch Plastikgewebe ersetzt.

Abb. 85

Die letzten Reste von Gummi, Harz und Schleimen werden durch eine einfache Holzpresse herausgedrückt.

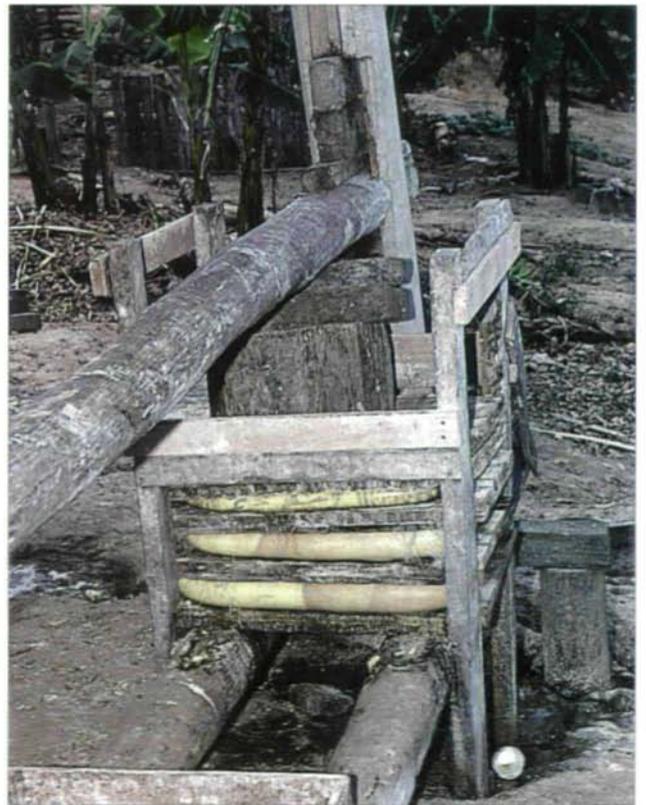


Abb. 86

Das noch nicht gänzlich getrocknete Maniokmehl wird in großen Pfannen geröstet und bleibt dadurch monatelang haltbar.



Tarnen und Täuschen

Abb. 87 Eine Heuschrecke tarnt sich als Blatt. Die "Fraßspuren" auf den Flügeln gehören ebenfalls zum Täuschungsmanöver. Es fällt auf, daß der Körper gleichzeitig ein Astsystem imitiert.

Abb. 88 Im Moospolster eines Regenwaldbaums lebt eine Heuschrecke, die ihrer Umgebung perfekt angepaßt ist.

Individuum oft Kilometer zurücklegen müssen. Baumbewohnende Kleinsäuger wurden als Bestäuber nachgewiesen, Explosionsapparate applizieren Bestäubern die Pollenfracht auf den Körper, tiefe Blumenröhren werden ausschließlich von besonders langrüsseligen Schmetterlingen bestäubt.

Schließlich gibt es auch noch die Gruppe der Nektarräuber, die sich Nahrung aus der Blüte holen ohne sie jedoch zu bestäuben. Große Hummeln oder Bienen stechen die Blütenröhren seitlich an, saugen den Nektar heraus und verlassen die Blüte ohne ihr in irgendeiner Weise dienlich gewesen zu sein.



Abb. 89 In der Ruhestellung ist die Gottesanbeterin mit einem Seitenzweig des Astes zu verwechseln auf dem sie sitzt.

Abb. 90 Ein Nachtschmetterling verbringt die Tageszeit als altes Blatt getarnt inmitten eines dünnen Laubhaufens.

Ameisenpflanzen. Ameisen gehören mit Sicherheit zu den ökologisch wichtigsten Tiergruppen tropischer Wälder. Sie sind besonders im Regenwald allgegenwärtig und siedeln fast durchwegs auf Pflanzen oder stehen mit diesen in irgendeinem entscheidenden Zusammenhang. Ameisen sind in den Tropen fast zwingend auf lebende pflanzliche Strukturen angewiesen, da abgestorbene Baumstämme, heruntergefallene Früchte zu schnell vermodern, zu wenig Stabilität für ein Ameisenvolk bieten (Abb. 65, 80-81).

Die Effekte der Ameisen sind vielfältig. Sie schützen, verbreiten, kultivieren oder zerstören Pflanzen und sind häufig mehr



Abb. 91

Ein Schmetterlingsraupe ist als eingerolltes braunes Blatt getarnt.

oder weniger eng mit ihnen assoziiert. Dabei treten von echten Symbiosen (Zusammenleben bei denen beide Partner, Pflanze und Ameise lebensentscheidend aufeinander angewiesen sind) bis hin zur zufälligen Besiedelung einer Pflanze alle Zwischenformen auf, die nur denkbar sind. Lediglich im Bereich der Blütenbiologie haben sie sich nicht etablieren können. Ihre Bedeutung als Bestäubergruppe ist zu vernachlässigen.

Seit der Jahrhundertwende wurden die auffälligen Ameisen-Pflanzensysteme immer wieder untersucht (z. B. ULE 1906) und bis heute in einer beachtlichen Menge von Schriften nie-

dergelegt. Besonders gute Überblicke ergeben sich aus HÖLDOBLER & WILSON (1990) sowie der Zusammenfassung von ZISKA (1990).

Im Folgenden sollen exemplarisch einige besonders auffällige Ameisenpflanzen beschrieben werden.

Wohl am längsten bekannt ist die fast in der gesamten Gattung ähnlich ablaufende Besiedelung von *Cecropia*, einem Maulbeergewächs (*Moraceae* bzw. *Cecropiaceae*). Diese durchwegs schnellwüchsige Gattung mit etwa 100 Arten ist vor allem in Lichtungen und Zweitwuchsbeständen Südamerikas zu finden und fällt durch ihre großen silbriggrauen handfö-



migen Blätter auf. Der Stamm der meisten Cecropien ist hohl und wird von Ameisen besiedelt. Den Anfang macht die Königin, die in eine verdünnte Stelle oberhalb des Knotens ein Loch nagt und sich im hohlen Stamm verbirgt.

Die erste Zeit ernährt sie sich von Gewebewucherungen am Eingangsloch, später stehen dem wachsenden Volk verschiedene Nahrungsquellen zur Verfügung. Zuerst produziert die Pflanze auf einem haarigen Polster unterhalb des Blattansatzes nährstoffreiche Körperchen (Müllersche Körper), die von den Ameisen gepflückt und eingetragen werden; danach wachsen sie wieder nach, oft mehrere tausend Stück pro Blatt! Weiters züchten die Ameisen im Inneren des Stammes Schildläuse, die Pflanzensaft saugen und Zucker produzieren, der von den Ameisen verwertet wird. Schließlich gibt es auf den Blättern noch sogenannte Perlkörper, kugelförmige, durchsichtige Haare, die von den Ameisen ebenfalls verwertet werden.

Die *Cecropia* genießt im Gegenzug für ihre Dienste den uneingeschränkten Schutz der Azteka-Ameisen. Jeder kleine oder große Eindringling wird sofort durch Bisse abgewehrt. Wer je versucht hat, eine *Cecropia* zu fällen, weiß wie wirkungsvoll die Abwehr der in Scharen herausströmenden und herunterfallenden Azteka-Ameisen ist. Ebenso wird der Baum gegenüber Schlingpflanzen verteidigt, die bereits im Jugendstadium abgebissen und zerstört werden. Dies ist besonders wichtig, da gerade in Zweitwuchsbeständen, dem legitimen Standort der meisten Cecropien, Lianen alle anderen Pflanzen zu überwuchern trachten.

Fertige Wohnräume werden den Ameisen von der Gattung *Tococa* (*Melastomataceae*) angeboten (Abb. 67-68, 81). Bereits in frühen Stadien der Blattentwicklung werden von der Blattspreite in der Stielregion zwei sackartige Taschen angelegt, die auf der Unterseite Einschlußöffnungen aufweisen. Verschiedenste Ameisen nützen das Angebot, züchten auch dort Schildläuse und schützen die Pflanzen. Dabei wird von den paarigen Hohlräumen einer als Wohnraum, der andere als Dung- und Abfalldepot verwendet. Die Pflanze wiederum kann daraus über die Epidermis Nährstoffe aufnehmen und hat solcherart einen weiteren Vorteil der Ameisenbesiedlung.

Ein ganz besonders komplexes System kommt im peruanischen Bergregenwald vor. Die dort wachsende *Tococa occidentalis* kommt gerne in Lichtungen auf, ist jedoch gegenüber anderen Pflanzen nur mäßig konkurrenzstark. Sie wird jedoch von einer speziellen Ameisenart (*Myrmelachista* sp.) besiedelt, die die Fähigkeit hat, andere Pflanzen durch einen Giftstoff abzutöten (Abb 68-69). Dabei beißt die nur zwei Millimeter große Ameise der "fremden" Pflanze eine Blattader auf und spritzt mit dem Hinterleib eine hochwirksame Substanz hinein, die sofort eine Nekrose des Blattes auslöst. Mehrere Bisse lassen bereits das Blatt verkümmern und bald absterben. Gleichermaßen werden Knospen und Wachstumsregionen behandelt, wodurch die gesamte Pflanze abgetötet wird. Die Ameisen gehen bei diesem Vorgang äußerst selektiv vor. Dort wo Blätter eine handförmige Nervatur aufweisen, bearbeiten sie lediglich den basalen Knotenpunkt der Aderung, um möglichst effektiv zu sein. Fiederförmige Nervaturen werden jeweils an den Ansatzstellen der Sekundärnervatur mit dem Hauptnerv behandelt, bei Monokotylen wird Nerv für Nerv einzeln vorgenommen.

Insgesamt macht jedoch ein solcher Ameisenangriff auf eine Pflanze einen äußerst unkoordinierten und chaotischen Eindruck. Die Ameisen laufen langsam, scheinbar richtungslos und beißen nur hie und da in das angegriffene Blatt. Mag sein, daß die hohe Wirksamkeit ihres Angriffs eine schnellere Vorgangsweise unnötig macht. Jedenfalls blieb beim Versuch eine Papaya-Pflanze den Ameisen vorzusetzen von dem Individuum in kürzester Zeit nur ein Klumpen nekrotischen Pflanzmaterials übrig.

Ist eine solche *Tococa*-Pflanze erst einmal von Ameisen besiedelt, wird jedes Gewächs im Umkreis von etwa vier Metern getötet, ganz gleich ob es sich um hohe Bäume oder Kräuter handelt. Die *Tococa*-Population kann sich rasch ausbreiten und erreicht Ausmaße von der Fläche von Häuserblöcken in denen nur sie und keine einzige andere Pflanze vorkommt. Rund um die solcherart geschaffene Monokultur ist zumeist ein Sicherheitskorridor von ein bis zwei Metern angelegt, in dem ebenfalls nichts mehr wächst.

Die Pflanze produziert für die hochspezialisierten Ameisen auf den Blättern Futterkörper, die sie regelmäßig abgrasen und die bisher bei anderen *Tococa*-Arten nicht beobachtet wurden.

Nun ist dem System aber auch ein Riegel vorgeschoben, um sich nicht unbeschränkt ausbreiten zu können (Abb. 70). Bäume außerhalb des Wirkungsbereichs der Ameisen nutzen die Lücke im Wald um dort ihre ausladenden Kronen darüber wachsen zu lassen. Die Kolonie wird daraufhin von oben her beschattet, die lichtliebenden *Tococa*-Pflanzen verkümmern und nach und nach löst sich das System auf.

Erstaunlicherweise wachsen auch Jahre nach dem Absterben der Kultur keine Blütenpflanzen mehr in dem vorherigen *Tococa*-Gebiet. Vielfach kommt es dadurch zu Erosionen und die Aktivitäten der Ameisen haben weitreichende Auswirkungen auf die Landschaft und die Regeneration des Waldes. Bisweilen entsteht auf den aufgelassenen *Tococa*-Feldern auch ein dichter Farnbewuchs.

Jedoch auch viele andere Arten bilden, genetisch fixiert, Hohlräume oder Taschen aus (Domatien), in denen Ameisen siedeln können. Der auf Stämmen kletternde Farn *Solanopteris bifrons* etwa hat knollenförmige Rhizomabschnitte, die innen hohl sind und in denen regelmäßig Ameisen wohnen (Abb. 65). Bei dem Rauhbblattgewächs *Cordia nodosa* bilden Sproßteile hohle, aufgetriebene Domatien aus. Die Büffelhornakazien beherbergen die Ameisen in ihren hohlen Dornen und bilden ein ähnlich komplexes System wie bei den Cecropien aus.

Schließlich sind, besonders im Regenwald sogenannte Ameisengärten häufig (Abb. 66). Dabei wurzeln verschiedene kleine Epiphyten in Ameisennestern, die in Astgabeln, auf Stämmen oder in Lianenschlingen angelegt werden. Dieses bereits von ULE (1906) erstmalig beschriebene System kann mehr oder minder zufällig entstehen und weder Ameisen noch Pflanzen sind obligatorisch daran gebunden. Bestimmte Ameisen und auch Pflanzenarten dürften aber vorzugsweise in Ameisengärten vorkommen.

Sicher ist, daß die Ameisen ihre Gärten selber gezielt anlegen, indem sie Samen bestimmter Pflanzenarten eintragen. Diese werden auch regelmäßig beschnitten und gestutzt, sodaß sie

das Nest nicht überwuchern können. Unpassende, zu große Pflanzenarten werden eliminiert. Der Vorteil für die Ameisen liegt im dichten Wurzelballen, der sich nach und nach bildet und der ideale Voraussetzungen zum Behausen stellt. Die Pflanzen geben auch Nahrung ab, indem sie in extrafloralen Nektarien Zuckersaft produzieren oder an ihren Samen nährstoffreiche Anhängsel ausbilden (Elaiosomen). Die Pflanzen wiederum sind geschützt, haben einen sicheren Standort und ihre Samen werden gezielt zu anderen Gärten vertragen. Unter den in Ameisengärten vorkommenden Pflanzen finden sich etwa epiphytische Kakteen, Gesnerien, Peperomien, Aronstabgewächse u. a.

Eine besondere Form der Besiedelung ist die durch Karton- und Erdbauten (Abb. 67). Dabei errichten die Ameisen auf den Stämmen lange überdachte Gänge in denen sie laufen, auf Blättern, Blüten und Astgabeln ihre eigentlichen Nester. Es ist nun interessant zu beobachten, daß Blüten, die von Ameisen überdeckt werden, nicht zur Reife kommen, Blätter nicht im normalen Rhythmus abfallen. Offenbar besteht hier auch eine physiologische Beeinflussung der Pflanze, die die Reifeprozesse verzögert und dadurch den Ameisen einen längerfristig sicheren Standort garantiert. Auch hier fehlen noch einschlägige Forschungen.

Pflanzenschädlinge hingegen sind die Blattschneiderameisen aus der Gattung *Atta*, die in diesem Band in einem eigenen Beitrag beschrieben sind.

Tarnen und Täuschen. Für die Tiere Amazoniens ist der Regenwald Lebensraum, Nahrungsquelle und eine ständige Bedrohung durch Räuber. Der beste Schutz liegt in der Tarnung. Was liegt näher als sich der Pflanzenwelt anzugleichen, ihre Strukturen zu imitieren und dadurch unauffindbar zu werden. Denn wer Heuschrecken jagt, wird keine Blätter fressen oder an Stammstücken kauen. Pflanzen sind überall und allgegenwärtig, können sich nicht bewegen oder verstecken. Sie nehmen Schaden ihrer Feinde in Kauf oder verteidigen sich mit mechanischen (Brennhaare, Stacheln) oder chemischen Waffen indem sie giftig sind oder schlecht schmecken. Dementsprechend gibt es viele Tiere, die Pflanzen imitieren, kaum aber Pflanzen, die sich als Tiere verkleiden.

In der Tierwelt fallen besonders Insekten durch Ihren Reichtum an Tarnfarben- und Formen auf (Abb. 87-90, 91). So etwa imitieren Blattheuschrecken perfekt grüne Blätter, indem sie ihre Flügel und den Körper in Blattform ausbilden, in der noch dazu die Aderung perfekt eingezeichnet ist und braune Flecken als Fraßspuren aufscheinen. Die Beine und der Kopf sind klein und fallen, wenn das Tier am richtigen Strauch sitzt kaum auf oder sind als Äste getarnt (Abb. 87). Noch hat sich niemand die Mühe gemacht solche "Tierblätter" zu bestimmen, um herauszufinden, ob nun damit eine spezifische Pflanze gemeint ist oder lediglich ein generelles, vielfach passendes grünes Blatt zu Schutzzwecken nachgebildet wurde.

Andere Heuschrecken leben in Moospölstern und haben sich dementsprechend angepaßt (Abb. 88). Sie haben entlang aller ihrer Gliedmaßen, entlang des ganzen Körpers, auf Flügeln und Kopf Hunderte kleine grünlich durchscheinende Rippen angebracht, die den Blättchen des Mooses täuschend ähneln und von der Umgebung kaum zu unterscheiden sind.

Aus der Vielzahl der Beispiele sind noch die Stabheuschrecken hervorzuheben, deren Körper dünnen braunen Zweigen nachgebildet ist. Abschülfernde Rinde ist hier ebenso vorhanden wie etwa Knoten. Zu Tarnzwecken sitzen sie mit Hilfe der Beine leicht abstehend auf einem abgestorbenen Ästchen. Zuzüglich wiegen die Tiere sacht hin und her, sodaß der Eindruck entsteht, daß ein Zweigstück gerade vor dem Abfallen ist. Wird die Situation brenzlich, kommt ein Räuber doch hinter das Geheimnis der Gestalt, so sind Flügeln vorgesehen, die in leuchtenden Schockfarben den Angreifer abschrecken sollen. Die Häufigkeit ihres Vorkommens spricht für den Erfolg ihrer Gestalt und Verhaltensweise.

Schließlich sind besonders Nachtfalter perfekt im Imitieren von braunen abgefallenen Blättern, die normalerweise wirklich niemand fressen will. Dabei können sie, je nach Art, entweder durch beide ausgebreitete Flügel, flach am Boden sitzend ein braunes Blatt nachahmen, das ebenfalls Mittelrippe und Nervatur hat oder sie klappen die Flügel zusammen und die Außenseiten der Flügel bilden das Blatt (Abb. 90). Um die Perfektion auf die Spitze zu treiben, weist der Flügel einen Blattstiel, angefaltete Stellen und eingerollte Blattränder auf.

Andere Schmetterlinge haben in jedem Entwicklungsstadium ein anderes Tarnsystem, das von grünen Blättern bei der Raupe, zu Holzstückchen bei der Puppe und braunem Blatt bei der Imago reichen kann (Abb. 91).

Ein Fall der Nachahmung von tierischen Strukturen bei Pflanzen betrifft das recht komplexe und vielfältige System zwischen *Passiflora* (Passionsblumen) und den Arten der Schmetterlingsgattung *Heliconius*, deren Raupen ausschließlich *Passiflora* fressen. *Heliconius* legt pro *Passiflora*-Pflanze eine bestimmte Anzahl von Eiern ab, die gerade so groß ist, daß alle Raupen zur vollständigen Entwicklung kommen können ohne daß ihnen dabei die Nahrung ausgeht. Das Gelege kontrastiert in seinem hellen Signalgelb deutlich gegenüber dem Untergrund. Andere *Heliconius*-Individuen wissen dadurch, daß diese Pflanze bereits besetzt ist und fliegen weiter. Nun haben manche *Passiflora*-Arten auf ihren Blättern Warzen entwickelt die einem *Heliconius*-Gelege exakt gleichen und ebenfalls gelb sind. Hier täuscht die Pflanze also den anfliegenden Schmetterling durch Scheingelege, um sich vor dem Raupenfraß zu schützen.

Gänzlich unverständlich hingegen ist die exakt gleiche Ausbildung von Pflanzen unterschiedlicher Familien, sozusagen die Nachahmung von Pflanzen untereinander, wobei die ausgebildeten Strukturen keinerlei einsichtige ökologische Anpassungen darstellen. So etwa ist das Laub und der Stamm einer zentralamazonischen *Diospyros*-Art (*Ebenaceae*, Ebenholzgewächse) vollkommen identisch mit der überhaupt nicht verwandten *Fusaea longifolia* (*Annonaceae*). Andere Beispiele finden sich etwa zwischen *Bignoniaceae* und *Sapindaceae*, zwischen *Clusiaceae* und *Rubiaceae* u. v. a. Hier mag man noch lange grübeln, ob dies ein Spielck der Evolution ist oder Mechanismen zum Tragen kommen, die noch niemand durchschaut hat.

Das biologische Gleichgewicht im Regenwald. Es ist ohne Zweifel erstaunlich wie sich das Regenwald-System, das gegenüber temperaten Zonen eine vielhundertfache Artenvielfalt aufweist, seine Stabilität erhalten kann. Wenn auch die einzelnen Arten individuenmäßig selten sind, oft über große Flächen verstreut vorkommen, können sie sich doch erfolg-

Abb. 92

Anschnitt eines tropischen Regenwaldes im östlichen Peru auf 800m Seehöhe (Sira-Gebirge). Im Vordergrund stehen drei Bäume des obersten Stratum.



reich erhalten und das Artenspektrum bleibt, zumindest in größeren Flächen doch einigermaßen konstant.

Zum Vergleich kann man einen Buchenwald hernehmen, in dem jede Buche stets in allernächster Nähe einen Bestäubungspartner findet. Auch in Katastrophenjahren (Schädlinge, Frost, Trockenheit, Brand) ist der Bestand der Art nicht ernstlich gefährdet, da stets noch Keimlinge am Boden, Jungpflanzen in der Mittelschicht oder übriggebliebene Bäume in günstigen Lagen vorkommen. Keimlinge und Jungpflanzen konkurrieren hauptsächlich mit artgleichen Individuen. Wird ein Keimling verdrängt, so bedeutet das nur, daß sich ein besserer der gleichen Art durchgesetzt hat. Der Bestand der Buche ist dadurch aber nicht gefährdet sondern höchstens optimiert. Ändert sich das Klima, so kann die ganze Art sukzessive in günstigere Zonen wandern, die Vielzahl der vorhandenen Individuen erleichtert die Situation, da stets gewaltige genetische Reserven vorhanden sind, die bei Bedarf mobilisiert werden. Die Art lebt sozusagen satt und ohne wesentliche Gefährdung in einer Zone, die ihr nicht sobald jemand streitig machen kann.

Ganz anders eine Baum-Art im Regenwald. Sie ist hauptsächlich von Individuen umgeben, die artfremd sind und die sie für ihre Fortpflanzung nicht brauchen kann (Abb. 3, 92). Im Gegenteil, sie muß mit dieser Menge an Individuen stets um Raum und Nahrung konkurrieren und ihr nächster Bestäubungspartner ist oft weit entfernt. Wengleich eine regelmäßige Gruppenbildung der Bäume einer Art im Regenwaldes häufig ist, so bedeutet dies lediglich, daß sie ein wenig bessere Chancen hat Samen auszubilden und zu plazieren. Insgesamt macht ihre Individuendichte jedoch maximal einige Prozent der Gesamtbaumzahl aus. Eine Pflanzenart des Regenwaldes lebt daher häufig an der Grenze ihrer Existenzmöglichkeit. Tritt hier eine Katastrophe ein, so kann bereits der Ausfall weniger Individuen das Ende der Art in diesem Gebiet bedeuten und es dauert vielleicht Jahrhunderte bis sie wieder aus anderen Gebieten zuwandern kann, falls sie an einer anderen Stelle noch existiert.

Zur Erhaltung ihrer genetischen Flexibilität und damit der Anpassungsmöglichkeit an neue Bedingungen ist Fremdbe-

fruchtung wichtig. Dies wird durch blütenbiologische Anpassungen (Proterogynie, siehe oben) erreicht oder dadurch, daß ein guter Teil der Baumarten zweihäusig ist. Dadurch, daß männliche und weibliche Individuen existieren, kann ausschließlich Fremdbefruchtung stattfinden. Manche Arten haben auch ein Sicherheitssystem eingebaut, bei dem etwa durch Proterogynie Fremdbestäubung bevorzugt wird. Findet diese jedoch nicht statt, so wird Selbstbestäubung ausgelöst und es entstehen zwar genetisch wenig flexible, jedoch immerhin lebensfähige Nachkommen.

Manche Arten haben das normale Bestäubungs- und Befruchtungsverhalten gänzlich verlassen. Sie produzieren auf asexuellem Weg Früchte und keimfähige Samen, die ohne Bestäubungssystem entstehen können, jedoch mit der Mutterpflanze genetisch weitgehend identisch sind. Im Extremfall führt diese sogenannte Apomixis (s. I.) zur Bildung samenloser Früchte (z. B. bei der Kulturbanane) und entweder stirbt die Art aus oder muß sich vegetativ fortpflanzen.

In den meisten dieser Fälle ist jedoch anzunehmen, daß innerhalb der Arten Mischsysteme vorherrschen, die zur Sicherheit eine gewisse Variationsbreite in der Methode der Samenausbildung zur Verfügung haben. Es gibt zahlreiche Hinweise, die vermuten lassen, daß sogar innerhalb eines Blütenstandes oder innerhalb einer Population in gewissen Prozentsätzen entweder Früchte sexuell, apomiktisch und auch samenlos produziert werden. Auffallend ist etwa die amazonische Palme *Bactris gassipaes*, deren Früchte eine Nahrungsgrundlage der Bevölkerung darstellen. Hier kann man innerhalb eines einzigen Fruchtstandes Früchte mit keimfähigen Samen, solche mit keimunfähigen Samen und auch samenlose finden.

Trotz dieser zusätzlichen Einrichtungen, die es einer Art unter schwierigen Bedingungen ermöglicht zu existieren, ist es noch weitgehend unbekannt, wie sich der Regenwald erhalten kann, wie der gesamte biologische Mechanismus funktioniert. Hier wurden zwei Denkschulen entwickelt, die recht konträre Meinungen aufweisen.

Die erste ist eher deterministisch und entspricht den bisher weitverbreiteten Meinungen. Danach sind alle Lebensvorgän-

Wilde und kultivierte Formen des Kaschu-Baums (cashew nut), *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae). Der Name kommt aus der Sprache der Tupi Indianer, die den Baum "acaju" nennen und von ihm auch zahlreichen Medikamenten gewinnen.

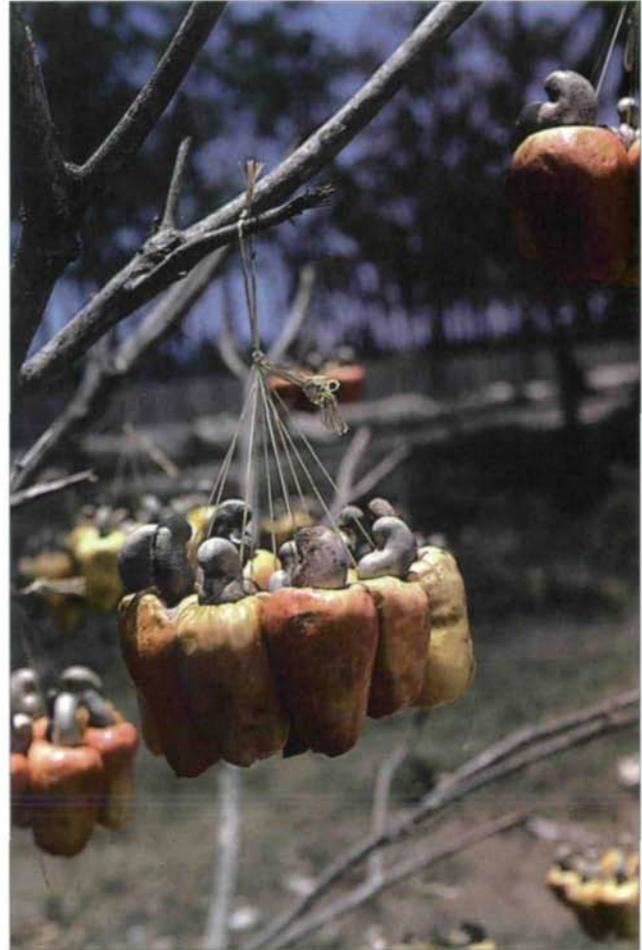
Abb. 93

Wildform aus dem zentralen Amazonien. Die eigentliche Nuß ist schon in ihrer endgültigen Größe ausgebildet, der Fruchstiel noch nicht.



Abb. 94

Verkaufsstand von Kaschu in Pernambuco. Der bunte fleischige Teil ist der übermäßig vergrößerte Fruchstiel, der zu Kompott oder Säften verarbeitet wird. Die Nuß ist nur geröstet genießbar.



Alte amazonische Nutzpflanzen (Abb. 95–98).



Abb. 95
Urucú oder *Bixa orellana* (Bixaceae) produziert Samen, deren roter Farbstoff ursprünglich zur Hautbemalung und Färbung des Essens verwendet wurde. Heute ist er vor allem in der Parfumindustrie gefragt.

Abb. 96
Guaraná oder *Paullinia cupana* (Sapindaceae) hat coffeinhaltige Samen, die gerieben oder zu Getränken verarbeitet, als Stärkungs- und Aufputzmittel dienen.

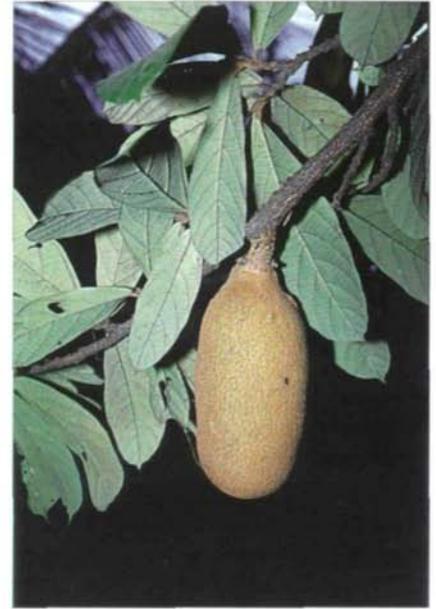


Abb. 97
Von *Cupuaçu* oder *Theobroma grandiflorum* (Sterculiaceae) werden die weichen Teile der Fruchtschale zu köstlich schmeckenden Getränken und Crèmes verarbeitet. Sie ist nahe verwandt mit dem Kakao-Baum, bei dem allerdings lediglich die Samen genutzt werden.

Abb. 98
Diese auf weißen Sandböden vorkommende *Maracujá* oder *Passiflora*-Art ist ein viel gesammeltes Wildobst, das süß und erfrischend schmeckt, jedoch nie kultiviert wird.



Abb. 99

Früchte von Unonopsis sp. (Annonaceae), einem hohen Baum des Amazonastieflandes. Die Früchte werden von Fledermäusen verbreitet.



Abb. 100

Als Folge der Abholzung und danach einsetzender Erosion bleibt der Regenwaldboden gänzlich unbewachsen.



Abb. 101

Eleagea pastoensis (Rubiaceae)
schützt die Knospen durch ein
weitgehend wasserunlösliches
Harz, das auch eingesammelt
und zu haltbaren Lacken verar-
beitet wird. Peruanischer
Bergregenwald.



ge in einem äußerst feinen Maß aufeinander abgestimmt und von vornherein festgelegt. Jede Art besiedelt eine ihr eigene Nische in der ausschließlich sie erfolgreich existieren kann und die ausschließlich sie besiedelt. Andere Arten wären in dieser Nische konkurrenzmäßig unterlegen. Die unterschiedlichen Nischen haben sich aufgrund jahrmillionenlanger gemeinsamer Evolution entwickelt und sind vielfach derart subtil differenziert, daß wir sie nur selten erkennen können. Jedoch wird angenommen, daß man bei entsprechend intensiven Studien den gesamten Regenwald wie auf dem Reißbrett in ein System von gegenseitigen Abhängigkeiten und einzelnen Spezialisierungen aufgliedern könnte. Nichts bleibt dem Zufall überlassen, alles ist theoretisch vorhersehbar. Man spricht auch von einem Gleichgewichtsmodell.

Die zweite, neuere Ansicht geht davon aus, daß exakt definierte Nischen nur für die wenigsten Arten bestehen und eine Nische entweder von vielen Arten gleichermaßen beansprucht wird oder sich die Nischen von verschiedenen Arten ökologisch deutlich überlappen. Wichtig ist hier der Zufall, der innerhalb einer Nische einmal die eine dann wieder die andere Art bevorzugt, sodaß auf lange Sicht gesehen, jede zum Zug kommt.

Die Abläufe innerhalb des Regenwaldes sind hier nur in geringem Maß vorhersehbar. Bei jeder Störung, bei jeder Regeneration, bei jeder Umbruchslücke definiert sich die Zusammensetzung und Struktur der kleinen Fläche neu, der Regenwald besteht aus einem Mosaik von zufallsabhängigen Einzelteilen. Bestimmende Faktoren sind hier welche Samen zufällig hingebraucht wurden, welche gerade gute Keimungsbedingungen vorfinden, welche innerhalb der jedesmal neuen Artenzusammensetzung sich durchsetzen können etc.

Im flächenmäßig kleinen Rahmen kann dann ein Wald im Laufe von Jahrhunderten sein Gesicht vollständig und öfters wechseln. Im Großen gesehen bleibt die Zusammensetzung stabil, wenn auch stets neu durchmischt. Diese Betrachtungsweise lehnt sich an die alte, neuerdings wieder modern gewordene Chaos-Forschung an, die in der zukünftigen Biologie sicherlich eine große Rolle spielen wird.

Nun ist aber bekannt und auch in diesem Beitrag beschrieben, daß viele Systeme, besonders zwischen Pflanzen und Tieren tatsächlich streng definiert und damit vorhersehbar sind. Sie sind sicherlich nicht chaotisch oder zufällig und passen in die neuen Ansichten nicht hinein.

Es gibt noch zu wenig Fakten, es ist noch zu früh um eine Entscheidung zu Gunsten der einen oder anderen Lehrmeinung zu fällen. Jedoch lassen sich die einen Ansichten mit den anderen ohne weiteres vereinbaren, indem man annimmt, daß der Wald aus einer Anzahl von kleinen Systemen besteht, also Artengruppen. Jedes Kleinsystem besteht aus Arten, die streng aufeinander abgestimmt sind und ihr Zusammenleben ist in ein exaktes System zu fassen. Sie sind voneinander essentiell abhängig und eine Störung ihres Zusammenlebens würde das Ende der Lebensgemeinschaft bedeuten. Jetzt können aber die definierten Gruppen untereinander durchaus zufällig agieren und nach dem Muster der zweiten Lehrmeinung eine Koexistenz aufbauen. Zukünftige Forschungen werden weisen, ob dies eine denkbare Vorstellung des Systems ist.

Überschwemmungswälder.

Ein für die gesamte Welt einmaliger Vegetationstypus hat sich in den Flußsystemen des zentralen Amazoniens entwickelt, die Überschwemmungswälder. Grundsätzlich wird zwischen denen in Weißwasser (Varzeas) und denen in Schwarzwasser (Igapó) unterschieden (Abb. 102-103). Die im Weißwasser sind artenreicher und vielfältiger, die im Schwarzwasser artenärmer. Die meisten Arten sind auf einen der beiden Waldtypen spezialisiert, einige kommen jedoch in beiden vor. Strukturell ist der Überschwemmungswald dem Regenwald ähnlich, die Bäume stehen jedoch weniger dicht und die Einzelindividuen sind größer. Besonders in der Varzea sind ausgedehnte Brettwurzelsysteme häufig (Abb. 104, 106). Palmen sind selten, z. B. hat sich die hübsche *Leopoldina pulchra* den Bedingungen des Schwarzwassers angepaßt (Abb. 107).

Im Randbereich der Varzeas kommt in stillen Gewässern noch eine reichhaltige Wasserpflanzenflora vor, von der die bekanntesten Vertreter *Victoria amazonica* und die Wasserlilie, *Eichhornia crassipes* ist (Abb. 109). Dort sind auch die

Abb. 102

Überschwemmungswald (Igapó) am unteren Rio Negro.



Abb. 103

**Überschwemmungswald (Igapó) am Rio Cuyeras während
der Überschwemmungszeit (Photo: W. Hödl)**



Stammausbildungen im Überschwemmungswald.

Abb. 104.

Brettwurzelbildung von *Ficus sp.* in der Varzea.

Abb. 106

Stambürtige Atemwurzeln in der Varzea.



Abb. 105

Stelzwurzeln im Igapó.

Abb. 107 Kunstvoll verflochtene Blattbasen der Palme *Leopoldina pulchra* im Igapó.



Abb. 108

**Randbereich einer Varzea mit dichten Palmenbeständen
bei Niedrigwasser. Im Vordergrund schwimmende Wiesen.
Rio Solimoes.**



Abb. 109

Population von Victoria amazonica in einem stillen Seitenarm des zentralen Amazonas. Zwischen den Wasserpflanzen hielten sich zwei eingekesselte Exemplare von etwa 2m langen Pirarucú — Fischen auf (Arapaima gigas aus der Familie der Knochenzüngler), die auf das nächste Hochwasser warteten.



schwimmenden Wiesen angesiedelt, eine spezielle krautige Pflanzengemeinschaft, die bei Niedrigwasser auf festem Grund wächst und bei Hochwasser in ihrer Gesamtheit wegschwimmt und anderweitig anlanden kann (Abb. 108). Sie wird in einem eigenen Beitrag dieses Bandes beschrieben.

Wirtschaftlich haben die Überschwemmungswälder besonders für den Fischfang Bedeutung, da die Fische während des Hochwassers riesige Fruchtmengen in den Wäldern fressen. Ihre Populationsgröße ist wesentlich von dieser Ernährung abhängig. Es wird sogar berichtet, daß die mehrere Meter langen Pirarucú-Fische, aktiv die ölhaltigen Früchte der Assaí-Palme (*Euterpe oleracea*) ernten, indem sie den Stamm durch heftiges Anstoßen rütteln. Wie weit hier eine Tacitus-ähnliche Legende vorliegt, müßte erst überprüft werden.

In den Varzeas wird während der kurzen Trockenzeiten bisweilen erfolgreich Gemüse angebaut, da der Schwemmboden nährstoffreich ist. Aus den Igapós kommen viele der bei uns erhältlichen Zierfische, die im Uferbereich leicht zu fangen sind und in großer Zahl vorkommen. Da jedoch bis zu 90% des Fanges während des Transports stirbt, ist dieser Raubbau abzulehnen. Viele von ihnen, so etwa der Neonfisch lassen sich in Gefangenschaft nur schwer züchten. Für den Pflanzensammler ist ein Überschwemmungswald bequem und ertragreich zu befahren, da selbst nur wenig aus dem Wasser ragende Kronenabschnitte blühen und besonders die sonst schwer zugänglichen Epiphyten leicht aus dem Boot abgesammelt werden können.

Bedingt durch die starken Wasserstandsschwankungen werden die Überschwemmungswälder jährlich bis in Kronenhöhe (ca. 10m) unter Wasser gesetzt. Je nach Bodenbeschaffenheit können sie auch im Wurzelbereich fast permanent unter Wasser stehen und nur selten trockenfallen. Der Normalfall ist eine Überschwemmungszeit von etwa 5-7 Monaten, wobei viele Individuen zur Gänze unter Wasser stehen.

Das Überleben unter Wasser bringt für die Bäume gewaltige physiologische Probleme mit sich. Sie werfen jedoch ihr Laub nicht ab, sondern verringern lediglich ihren Stoffwechsel auf ein Minimum, um aus Sauerstoffmangel nicht zu ersticken. Besonders dicke und auffallend strukturierte Borken schützen

vor der Auswaschung durch das Wasser, dichte Systeme von knäuelartig wachsenden stammbürtigen Wurzeln sorgen für den notwendigen minimalen Gasaustausch. Es wird sogar vermutet, daß die Wurzeln während der Überschwemmungszeit auf eine nicht-sauerstoffgebundene (anaerobe) Atmung umstellen.

Ein besonderes Problem stellt die Keimlingsetablierung dar. Viele Früchte und Samen (Diasporen) werden entweder durch das Wasser vertragen oder durch Fische gefressen und solcherart verbreitet. Die Keimung findet während der Trockenzeit statt, der Keimling hat jedoch nur wenige Wochen, um sich zu etablieren, bevor er wieder für Monate unter Wasser auf die nächste Wachstumschance rechnen kann. Dementsprechend wachsen die Keimlinge in den ersten Jahren sehr schnell, dennoch ist der Ausfall beträchtlich. Ein weiterer Selektionsfaktor ist die Wasserströmung, da besonders die Jungpflanzen einer zu schnellen Strömung nicht standhalten und weggeschwemmt werden.

Krautige können sich am Grund des Überschwemmungswaldes nur schwer halten, Insekten und Kleintiere (Vertebraten) sind an jährliche Katastrophensituationen angepaßt. Dabei wird die gesamte Nischen- und Lebensraumaufteilung durch das Hochwasser vernichtet und die Tierwelt zieht sich, soweit sie nicht umkommt, in die Baumkronen zurück. Dementsprechend reagieren besonders die auf immer engeren Raum zusammengedrückte Ameisenpopulationen auf Störungen aggressiv. Beim Trockenfallen des Waldes kehrt die Kleintierwelt wieder auf den Boden und auf die Stämme zurück und baut ihre Lebensgemeinschaft in der ursprünglichen vertikalen Gliederung in verschiedenen Höhen des Waldes wieder auf.

Savannen.

Inmitten der weitläufigen Regenwälder öffnen sich immer wieder Flecken mit offenen Vegetationstypen. Diese savannenartigen Bestände sind untereinander recht unterschiedlich und können grob zweierlei Typen zugeordnet werden. Der eine sind die Campinas ("Caatingas amazonicas") und andere Weißsandsavannen, der andere Savannen im engeren Sinn, die auf Latosolen stehen (Abb. 111).

Abb. 110

Wahrscheinlich ursprüngliche Weißsandsvanne im "Alto do chão" bei Belén. Locker verteilte Büsche und Bäume stehen im dichten Grasland (Photo W. Hödl).

Campinas stehen auf weißem Sand (tropische Podsole) ebenso wie der sie umgebende Wald. Die dort vorkommenden Arten der umliegenden Wälder erreichen in der offenen, heißen Umgebung nur Krüppelwuchs und sind häufig dicht mit Epiphyten bedeckt. Flächen zwischen den Baum- und Gebüschgruppen sind unbewachsen und der nackte Sandboden tritt hervor.

Die geringe Zahl eigenständiger (endemischer) Arten und die nachgewiesene Besiedelung durch den Menschen (Brandspuren, Tonscherben) lassen vermuten, daß Campinas in Zentralamazonien alten anthropogenen Ursprungs sind, da sich

der Regenwald nach einer Schlägerung auf Weißsandböden nur sehr langsam und schwer regenerieren kann. Die Randbereiche mit höherem Baumwuchs werden "Campinaranas" genannt. Untereinander recht verschiedene Weißsandsvannen sind über das gesamte tropische Südamerika verstreut, viele von ihnen nur klein und von lokaler Bedeutung. Wahrscheinlich natürlichen Ursprungs sind die zu den Campinas strukturell unterschiedlichen Weißsandsvannen im Bereich des oberen Rio Tapajoz oder des oberen Orinoco. In letzterem Gebiet tritt eine beachtliche Zahl von Weißsandendemiten auf.



Abb. 111

Artenreiche Feuchtsavanne in Französisch Guayana.

Sie setzt sich hauptsächlich aus Krautigen und wenigen Gebüschgruppen zusammen. Im Hintergrund ein Galeriewald mit *Mauritia*-Palmen.

Savannen, wie etwa die im Bereich des Rio Madeira (Savannen von Humaitá) sind auf Latosolen entstanden (Abb. 111). Der staunasse und häufig in geringer Tiefe durch eine eisenharte laterisierte Schicht schwer durchwurzelbare Boden ist dicht von Gräsern und Grasartigen bedeckt. Einzelne bodentolerante flachwurzelnende Baumarten (*Curatella americana*) kommen hier locker verstreut und sonst in fast der gesamten

Neotropis vor. Andere Arten rekrutieren sich aus den umliegenden Regenwäldern. Z. T. dringen auch Pflanzen der Campos Cerrados hier ein. Von dichten Baum- und Gebüschgruppen ausgehend, kann nach und nach der Waldbewuchs wieder einsetzen.

Heute werden jedoch die Savannen vom Menschen gebrannt. Dadurch ist die Ausbreitung des Waldes eingeschränkt und



Abb. 112

**Küstennahe Curatellasavanne bei Aracajú/Sergipe.
Die Savanne war ursprünglich von Küstenregenwäldern
eingeschlossen und gleicht habituell vielen
zentralamazonischen Savannen.**

die Grenzen zwischen Savanne und Wald sind durch das Feuer scharf geschnitten. Die Blätter der Babassú-Palme (*Orbygnia speciosa*) werden regelmäßig geerntet und für Dachdeckarbeiten genutzt. Auch dadurch wird die Struktur der Savannen regelmäßig verändert.

Ihren Ursprung haben viele der heutigen Savannenflächen in alten Flußschlingen, die kein geeignetes Substrat für Regen-

waldwuchs aufwiesen. Insgesamt kann man sich die Savannen, die in den Trockenzeiten des Pleistozäns in Südamerika vorherrschten, ähnlich strukturiert vorstellen.

Größere Savannenengebiete sind auch die venezolanisch-kolumbianischen Llanos, die sich im Gegensatz zu den Cerrados und Campinas durch eine große Artenzahl krautiger, aber eine kleine Anzahl holziger Arten auszeichnen.



Bei zunehmender Seehöhe ändert sich der Regenwald vorerst nur wenig. Bis etwa 500m bleibt die Struktur und auch die Artenzusammensetzung weitgehend ähnlich dem Tiefland (Abb. 92). Erst weiter oben sind die ersten Veränderungen zu registrieren. Verschiedene Pflanzen- und Tiergruppen werden seltener oder verschwinden ganz. Bei den Pflanzen sind etwa die Familien der *Annonaceae*, der *Lecythidaceae*, der *Apocynaceae*, der *Bignoniaceae*, der *Sterculiaceae* oder der *Rubiaceae* nur mehr vereinzelt anzutreffen, bei Tieren läßt der Artenreichtum der Frösche, Reptilien und Säuger deutlich nach. Die Höhe des Waldes wird mit zunehmender Seehöhe niedriger, die Individuen stehen dichter, sind jedoch bereits bisweilen krüppelig und die Baumkronen bekommen den für die Bergregenwälder charakteristischen Kugelwuchs (Abb. 121). Die Blätter sind zunehmend kleiner und derber und haben oft eine wachsartige Oberfläche. Kauliflorie läßt nach, dafür gibt es mehr Unterwuchs und zahlreiche Bodenkräuter wie z. B. Farne oder Bodenbromelien, die dichte Bestände bilden können. Epiphyten beherrschen vielfach den Wald (Abb. 113).

In feuchten Bachschluchten siedeln dann an den Hängen große Populationen von Gesnerien, Pfeffergewächsen, Acanthusgewächsen, Begonien, *Maranthaceae*, *Musaceae* und *Zingiberaceae*. In ständig feuchten Mulden bedecken die blaßgrün durchscheinenden Hautfarne (*Hymenophyllaceae*) den Boden. In Bachnähe treten Baumfarne vermehrt auf, die das Bild dieser kleinen Schluchtbiotope charakterisieren.

Zusehends steigt auch die Zahl der Epiphyten, die vielfach bereits in Augenhöhe zu finden sind.

Man unterscheidet je nach Höhenlage dann Bergregenwälder (ca. 1000-1800m) und Nebelwälder (1800-2800m), wobei die Terminologie nicht einheitlich ist. Die Übergänge zwischen Tieflandregenwald (bisweilen bis 1000m, auch Tieflandregenwald der unteren und oberen Stufe), Bergregenwald und Nebelwald (auch als Elfenwald, Wolkenwald) sind fließend und müssen in jedem untersuchten Gebiet entsprechend den lokalen Verhältnissen höhenmäßig abgegrenzt werden. Durch den sogenannten

NEBELWÄLDER — IM REICH DER BLUMENVÖGEL UND FEEN

Massenerhebungseffekt sind bei niedrigeren Gebirgen die jeweiligen Vegetationsgrenzen zum Tal hin verschoben, sodaß allgemein gültige Aussagen nur schwer möglich sind.

Besonders eindrucksvoll jedoch sind die Nebelwälder der höchsten Lagen (Abb. 114 — 120). In ihnen wird jeder Laut absorbiert, es gibt keinen Hall. Sie werden wegen ihres märchenhaften Aussehens, und dem verträumten, verzaubert-alt wirkenden Baumbestand auch Elfenwälder (elfin forest) genannt. Der Boden ist nicht eben, sondern besteht aus einer Vielzahl von Wurzeln, umgestürzten Stämmen, flach kriechenden Bäumen, die wie der gesamte Wald dicht mit Moosen, Flechten und Farnen bedeckt sind. Die recht dicke Humusschicht ist hier nicht direkt dem Substrat aufliegend sondern bildet sich zwischen und in den Lücken des Bodengewirrs. Durch die oft mehrmeterdicke Schicht aus lebenden und toten Strukturen und dem Fehlen des festen Untergrunds federt beim Gehen der ganze Boden wie ein Trampolin, kein einziger Schritt ist zu hören, nur das leise Krachen dünner Äste. Auch größere Lücken in der Bodenschicht sind von einem Moosteppich überwebt, sodaß bisweilen erwachsene Männer zur Gänze in Löcher dieses unterirdischen Dickichts fallen können.

Vom Boden her erheben sich dann schräg oder verkrüppelt aufrechte Bäume, die teilweise mit der Bodenschicht verbunden ein unentwirrbares Durcheinander geben, durch das dann auch noch Lianen ziehen, auf dem große Epiphytennester aus Bromelien, Orchideen und Aronstäben sitzen. Ein einzelnes Individuum zu erkennen ist fast unmöglich, da alle miteinander durch Moosbewuchs, Lianen und quer durchwachsende Winder verbunden sind.

Den Großteil der Zeit fällt leichter Nieselregen, stehen Nebelfetzen im Geäst oder Platzregen verwandeln die Umgebung in einen einzigen angesogenen Schwamm. Wo immer man auch hingreift es quillt Wasser hervor, man landet im bemoosten Schlick, man versinkt im nassen Humus.

Umso erstaunlicher ist es, daß aus dem Dickicht immer wieder die prächtigsten Blüten hängen, viele von ihnen rot und röhrenförmig, eine ideale Anpassung an die vielfach herum-

Abb. 113
Epiphytenüberladener Baum des Bergregenwaldes in Peru (Sira Gebirge). Auffallend sind die kugeligen Teilkronen und der krüppelige Wuchs des Baumes.



Pflanzen aus den Nebelwäldern Perus.

Abb. 114

Gesellschaft von Kleinepiphyten (*Peperomia*, Flechten und Bromelien).

Abb. 115

Dicht bemooster Stamm mit *Peperomienbewuchs*.



Abb. 116

Teil eines Blütenstands von *Souroubea* sp. (*Marcgraviaceae*). Bei jeder einzelnen Blüte ist das Tragblatt zu einem hohlen nektarführenden Sporn umgebildet.

Abb. 117

Der Farn *Elaphoglossum metallicum* fällt besonders durch seine stahlblauen Blätter auf.



Abb. 118

Im Inneren eines Feenwaldes auf etwa 1500m Höhe im östlichen Peru. Alle Stämme sind dicht mit Moosen bedeckt.



Abb. 119

Eine provisorisch eingerichtete "Küche" der Sira-Expedition im Bergregenwald. Wegen des ständigen Regens muß die Feuerstelle überdacht sein. H. Rainer (vorne) bereitet gerade ein Palmenherz zu, M. Henzl (Mitte) versucht Teewasser zum Kochen zu bringen.

schwirrenden Arten von Kolibris. In dieser Höhe kommen besonders viele *Ericaceae* vor, mit unserer Besenheide weitläufig verwandt. Passifloren, Fuchsien und Gesnerien sind häufig, ebenso haben die Schwarzmundgewächse (*Melastomataceae*) in den tropischen Bergwäldern ihre Mannigfaltigkeitszentren. Auch die bei uns wenig bekannten Clusien präsentieren ihre dick fleischig glänzenden gegenständigen Blätter, ihre radförmigen fleischig weiß rosa Blüten, aus denen dann rote hängende geöffnete Kapseln entstehen, die der Vogelwelt schwarze pendelnde Samen präsentieren.

Hier oben sind auch die artenreichen Lebensgemeinschaften der Mikroepiphyten in Augenhöhe zu beobachten. Umgefallene Stämme werden aus einer ästhetisch angeordneten Vielfalt von Kleinstpflanzen besiedelt. Winzige Peperomien kriechen mit sukkulenten Blättchen durch ein Gewirr von Flechten und Hautfarne, das stellenweise von einigen Orchideenestern im Mikroformat durchbrochen wird. Zartblättrige Farne klettern zwischendurch, Moose ergänzen die Szenerie und eine Anthurium-Art beginnt ihre fleischigen Luftwurzeln auszusenden.



Abb. 120

Ein Hutpilz aus der Familie der Trichlomataceae im Bergregenwald (Sira).

An offenen Stellen kommt dann Torfmoos (*Sphagnum*) in dichten Teppichen auf, stehen vereinzelte Farne, deren stahlblaues Laub dem Unwirklichen der Umgebung die Krone aufsetzt. Gegen die Gipfelregion zu setzt sich dann ein niedriger Buschwald durch, der nach und nach in die offenen Vegetationsformen übergeht.

Ökologisch und wirtschaftlich sind die Bergregenwälder insbesondere wegen ihrer hohen Wasserspeicherkapazität von Bedeutung. Plötzlich fallende Regen von oft mehr als 100mm pro Tag, würden ungebremst im Tal immer neue Katastrophen auslösen. Die Struktur der Bergregen- und Nebelwälder kann jedoch durch lebendes und totes Pflanzenmaterial den Großteil dieser Wassermassen speichern und gibt sie dann nur nach und nach ab. Wenn es z. B. innerhalb eines einzigen Tages im Gebirge zwischen 1500 und 2500m Höhe 150mm regnet, so beginnen die Flüsse im Tal oft erst am nächsten Tag nach dem Ende des Regens langsam zu steigen und das Hochwasser ist dann auf viele Tage verteilt. Ohne die Pufferwirkung würden große Teile des Tieflandregenwaldes weggeschwemmt werden, viele Siedlungen zerstört und die Verkehrswege unbrauchbar.



Abb. 121
*Bergregenwald in
den Anden von
Merida/Venezuela.*
*Die weißen Flecken
sind eingestreute
Bäume der Gattung
Cecropia.*



Im andin-tropischen Bereich hört der Wald bei etwa 3000m Höhe auf, wobei die Waldgrenze je nach lokalen Verhältnissen und der Entfernung vom Äquator auch höher oder tiefer liegen kann. Meist geht der Bergwald nahe der Waldgrenze in einen niedrigen Buschwald über, der sich bereits mit Pflanzen der oberen Regionen mischt. Von den vielen unterschiedlichen Vegetationstypen, die das offene hochgelegene Gelände bis hin zur Schneegrenze dominieren, sollen hier lediglich drei charakteristische und bekannte Typen herausgegriffen werden: Die artenreichen Páramos in den feuchteren Gebieten (Abb. 122-128), die trockenen Punas (Abb. 130-131) und die höchstgelegenen Waldgebiete der Erde, die Polylepiswälder (Abb. 129).

Páramos kommen in den tropisch andinen Gebieten von etwa (2500) 3000-4800m Höhe vor. Charakteristisch ist, daß sie keine geschlossene Formation bilden sondern entlang des Andenbogens fleckenweise verteilt sind und vielfach isoliert auf einzelnen Gebirgsstöcken stehen. Trotzdem sind sie durch eine Vielzahl struktureller, floristischer und ökologischer Merkmale als ein einheitlicher Vegetationstypus aufzufassen, der in früheren Zeiten möglicherweise weniger zersplittert war.

Páramos sind für den Betrachter vor allem durch ihre auffallenden Wuchsformen charakterisiert und dadurch schon von weitem leicht zu erkennen. Hier dominieren dickstämmige Schopfbäume, große Rosettenpflanzen und Wollkerzenblütler, die in den verschiedenen Familien in sehr ähnlicher Weise ausgebildet wurden. Strukturell fast identische Vegetationsformen, deren Vertreter aber gänzlich anderen Pflanzenfamilien zugehören, finden sich in den Hochgebirgen Afrikas.

Eine besonders auffallende Gattung, die ausschließlich in den Hochanden vorkommt, ist *Espeletia*, ein Korbblütler. Die häufigsten Vertreter sind niedrige Rosettenstauden, deren weißsilbrig behaarte Blattrosetten gleichmäßig im Páramo-Grasland verteilt sind und diese dadurch auffällig prägen. Von weitem erscheinen dann diese Grasflächen, wie von silbrigen Sternen

PÁRAMOS, PUNAS UND POLYLEPISWÄLDER — EXOTISCHES UND BEKANNTES IN DEN HOCHGEBIRGEN

überzuckert. Zur Blütezeit verwandeln sie diese hochandinen Grasländer in ein Meer von goldgelben Blüten.

Andere sind holzig und bedecken mit ihren hängenden, abgestorbenen unteren Blättern den Stamm

und bilden dadurch einen Kälteschutz. Im Nebel oder Zwielicht erscheinen sie gespenstisch und werden von der Bevölkerung mit wandernden Mönchen verglichen (Frailejones = Riesenmönche). Die sich im Wind bewegend abgestorbenen Blätter gleichen wallenden Kutten, die häufig schräge Stellung der eines vornübergebeugten Menschen, der gegen Wind und Regen ankämpft. Manche Espeletien können bis zu vier Meter hoch werden und verzweigen sich dann erst zu ihren endständigen Rosetten.

Ein zweites Beispiel kommt aus der Familie der *Bromeliaceae*. Die Gattung *Puya* wächst in riesigen bodennahen oder auf kurzen dicken Stämmen stehenden Rosetten. Sie bildet erst nach vielen Jahren des Wuchses einen einzigen gigantischen Blütenstand aus und stirbt nach der Fruchtreife ab. Besonders bekannt ist die erst nach 80 Jahren blühende *Puya raimondii*, die allerdings in Punas zu finden ist.

Eine weiter auffallende Wuchsform sind die Wollkerzenpflanzen, die basal ebenfalls eine Rosette ausbilden und dann einen überdimensionalen, die eigentliche Pflanze weit übertragenden kerzenförmigen Blütenstand ausbilden, der dicht wollig behaart ist.

Allen diesen Wuchsformen ist gemeinsam, daß sie ausschließlich in hochgelegenen tropischen Gebirgen auf freien Flächen zu finden sind und mit zunehmender Höhe auch größer werden. Dies steht im Gegensatz zum üblichen Verhalten von Pflanzen, die mit zunehmender Höhe, den rauen Bedingungen entsprechend stets kleinwüchsiger sind. Dieses scheinbare ökologische Paradoxon ist bisher nicht erklärt worden. Vergleichbar wäre es mit dem Verhalten von Tieren, die in kälteren Regionen im Durchschnitt größer werden, um ein günstigeres Oberflächen/Volumensverhältnis zu schaffen um dadurch mehr Wärmespeicherkapazität zu haben.

Neben diesen hervorstechenden und vor allem durch die Größe charakteristischen Formen, entwickeln noch zahlreiche andere Familien ähnliche, aber weniger spektakuläre Wuchsformen, die vielfach auch nur lokal und an besonderen Standorten zu finden sind. So etwa kommt hier ein Wegerich vor, der zwar nur einen halben Meter Höher erreicht, jedoch dem Typus des Schopfbauums der Espeletien entspricht. Ein Frauenmantel (*Alchemilla*) bildet dicht beblätterte und fast meterhohe verzweigte Kerzen aus.

In ihren Struktur- und Florenelementen sind die Páramos je nach Lage verschiedenartig zusammengesetzt. Große Flächen, vor allem an flachen Abhängen sind regelmäßig mit Espeletien oder Puyas locker bedeckt. Dazwischen ist eine dichte Gras- und Krautschichte. In feuchten Schluchtlagen können Wäldchen in der Zusammensetzung mancher Bergregewälder aufkommen, in sumpfigen Gebieten dominieren Sauergräser, Binsen und Seggen, dazwischen prächtige Erdorchideen und Sonnentau. An gebirgeren Stellen kommt zwischen den Felsen eine Pflanzenwelt auf, die nicht nur in ihrer Struktur an unsere alpinen Gegenden erinnert. Vielfach sind hier auch Gattungen zu Hause, die wir aus den temperaten Zonen gut kennen, wie etwa das Felsenblümchen (*Draba*), das Täschelkraut (*Hirtella*), der Hahnenfuß (*Ranunculus*), Mannstreu (*Eryngium*), Baldrian (*Valeriana*), Veilchen (*Viola*) u. v. a.

Klimatisch ist in den Páramos ein jährlicher Niederschlag von 1000 — 2000mm charakteristisch, der auf eine oder zwei Regenzeiten verteilt sein kann. Die mittlere Tagestemperatur schwankt je nach Entfernung vom Äquator zwischen 3 und 20° C, regelmäßig kommen jedoch auch Nachtfröste vor, die erstaunlicherweise auch von Vertretern tropischer Gattungen gut ausgehalten werden. In höheren Lagen kann für wenige Stunden auch Schnee liegen.

Durch die Nachtfröste gefrieren Feinerdeböden und tauen während des Tags wieder auf. Dabei beginnen die obersten Schichten zu fließen (Solifluktionsböden) und bilden z. T. gemeinsam mit den gleichzeitig bewegten Pflanzen charakteristische Muster, die teilweise auch durch Windeinfluß verursacht sind (Streifenböden). Die regelmäßigen kurzfristigen

Bewegungen sortieren das Bodenmaterial auch der Größe nach, wodurch weitere Regelmäßigkeiten entstehen.

Einen besonderen Stellenwert nehmen innerhalb der Páramos die Polylepiswälder ein, die bis über 4000m Höhe, also weit über der Waldgrenze vorkommen können. *Polylepis* ist ein Rosengewächs, das mittelgroße Bäume (etwa 5m hoch) ausbildet und entlang des gesamten Andenbogens mit etlichen verschiedenen Arten auftritt und dichte Waldbestände verschiedener Ausdehnung aufweist. Es wird vermutet, daß die Größe der Wälder schon vor Kolumbus durch den Menschen drastisch reduziert wurde und die heutigen Bestände lediglich derart hochgelegen sind, weil sich von dort der Transport nicht mehr lohnte. Tatsächlich hat *Polylepis* als langsamwachsener Baum ein schönes und hartes Holz und kann mancherlei Zwecken dienen. Allerdings gibt es noch heute Beispiele von Siedlungen, die nahe einem Polylepiswald gelegen sind, der seine Größe konstant beibehält. Die Bewohner entnehmen dem Wald gerade soviel Holz, daß er sich problemlos regenerieren kann. Tatsächlich ist der Bestand durch Brennen der Páramos und unkontrollierte Holzentnahme gefährdet.

Polylepis wirft zwei hochinteressante Fragen auf. Wie ist die Verteilung der verschiedenen Arten entlang der Anden zu erklären? Eine Lehrmeinung sagt, es hätte früher ein einheitliches geschlossenes Verbreitungsgebiet gegeben und dieses wäre durch klimatische und menschliche Einflüsse zersplittert worden. Dadurch hätten sich die isolierten Populationen zu eigenständigen Arten herausgebildet. Andere meinen, die Ausbreitung sei von einem lokalen Zentrum ausgegangen und *Polylepis* sei durch eine Fernverbreitung der Früchte an geeignete Stellen transportiert worden und dann erst hätte die Aufsplitterung und naturgemäß die Ausbildung in geographisch isolierte Arten stattgefunden.

Eine zweite Frage betrifft den Standort und die Lebensbedingungen unter denen sich sonst keinerlei Bäume halten können. Detaillierte Untersuchungen haben ergeben, daß die meisten *Polylepis*-Vorkommen auf Blockhalden zu finden sind, die zwischen den mächtigen Felsbrocken erhebliche Lufträume aufweisen. Die täglicher Erwärmung der Luft läßt die kalte Luft in den

Abb. 122

Feuchter Páramo in den Anden Venezuelas. Im Grasland treten kleine Gebüsch- und Waldgruppen auf.

unterirdischen Reservoirs nach unten abfließen, wodurch von oben her warme Luft angesaugt wird und sich die gesamte Halde tiefgründig erwärmt. So können die Baumbestände trotz frostiger Nächte überleben. Das tiefreichende Wurzelwerk gewährleistet eine ausreichende Wasserversorgung.

Die Punas sind im Gegensatz zu den Páramos weit weniger einheitlich und schwerer zu fassen. Sie sind im üblichen Sprachgebrauch keine floristisch oder strukturell einheitliche Formation, sondern bezeichnen lediglich die trockeneren

hochandinen Vegetationsformen, die von den feuchten Buschwäldern und Páramos abstechen. Sie liegen meist in den innerandinen Trockentälern. In einzelnen pflanzensoziologischen Arbeiten über N-Argentinien wird eine Präpuna (2000-3200m), eine Puna s. st. (3200-4100m) sowie eine hochandine (4100-4900m) und eine subnivale Stufe (ab 4900m) unterschieden. Die Punas können reine Grasländer sein, die jedoch im wesentlichen aus Horstgräsern bestehen; bei besserer Was-



Abb. 123

Die Bodenorchidee *Oncidium* sp. stammt aus feuchten Lagen der venezolanischen *Páramos*.

Abb. 124

Chusquea sp. ist ein Zwergbambus, der die Höhengamps in SO-Brasilien (*Itatiaia*) charakterisiert.

serversorgung treten mattenartige Wiesen mit vielen Zwergformen aus alpin-temperaten Verwandtschaftskreisen auf. Eine Besonderheit einiger meist schon im hochandinen Bereich liegenden Punas sind die mächtigen Polsterpflanzen etwa aus der Gattung *Azorella*. Hier verzweigt sich eine einzige Pflanze zu einem Polstersystem, das aus winzigen endständigen Rosetten besteht. Die Oberfläche solcher Polster ist steinhart, teils weil die Sproßsysteme eng beieinander liegen, teils weil die Blätter und Stämmchen mineralisch

Abb. 125

Azorella sp. (*Apiaceae*) bildet große Pölster in der sonst nur spärlich bewachsenen Puna von N-Argentinien bei Salta.

Abb. 126

Auf Felszeichnungen in den Höhenlagen der argentinischen Anden sind deutlich Lamas und straußenartige Vögel zu erkennen.

inkrustiert sind. Die Pflanzen werden viele Jahrzehnte alt und können, erst einmal erfolgreich etabliert, inmitten einer wüstenartigen Umgebung meterhohe weit ausgedehnte Pölster bilden.

Bei größerer Trockenheit rücken die Horstgräser weiter auseinander, es treten vereinzelte Dornbüsche, bodenliegende Kakteen oder im Extremfall dichte Bestände von Säulenkakteen auf. In vielen Fällen lassen sich diese unterschiedlichen Formationen zumindest lokal gewissen Höhenstufen zuordnen.



Abb. 127

In seltenen Fällen kann der Schnee in den Páramos für einige Stunden liegenbleiben. Die dominierende Pflanze ist hier Espeletia sp.



Abb. 128

Páramo nahe der Vegetationsgrenze in den Anden bei Merida/ Venezuela auf etwa 4300m Höhe. Der Aspekt ist durchaus mit unseren alpinen Matten zu vergleichen.



Abb. 129

Wald aus mit *Polylepis sericea* (Rosaceae) in den Anden bei Merida auf etwa 4200m Höhe, also weit über der Waldgrenze.



Abb. 130 Puna mit Kakteenbestand auf ca. 3000m Höhe. Die Abbrüche entstehen häufig in den geologisch jungen Gebirgen.

Abb. 131

Puna mit Sträuchern auf ca. 4000m Höhe. In der relativ geschützten Kessellage kann sich eine etwas dichtere Vegetation ausbilden. Beide Bilder (Abb. 130–131) stammen aus den Anden bei Salta/ Argentinien.



Die ostbrasilianische Küste wird von der Serra do Mar, dem Küstengebirge dominiert, das zwischen São Paulo und Rio de Janeiro, also am Wendekreis des Steinbocks seine höchsten Erhebungen bei ca. 2800m im Itatiaia erreicht. Die erste küstennahe Gebirgsstufe hat ihren Grat bei ca. 900m, der dann, vielfach unterbrochen nach NO hin immer mehr abflacht, um dann an der östlichsten Stelle des Kontinents (Pernambuco, Paraíba) in niedrigen Hügeln auszulaufen. Die weitere Küste im Norden ist im wesentlichen flach und dehnt sich in das Mündungsgebiet des Amazonas-Flußsystems aus.

Die Regenwälder der Serra do Mar stehen auf steilen Berghängen und Hügeln, sind im unteren Bereich bis etwa 600m

DIE KÜSTENREGION IM OSTEN BRASILIENS

Höhe dem Amazonaswald strukturell ähnlich (Abb. 132), in oberen Bereichen gleichen sie eher Bergregenwäldern, die dann

im Itatiaiamassiv bei etwa 2000m Höhe die Waldgrenze erreichen. Der Bereich darüber sind Höhen-Campos, die jedoch eher an Campos Rupestres als an Páramos erinnern (Abb. 124). Bis 2500m Höhe können in Schluchten und geschützten Lagen noch vereinzelt Restwälder auftreten, die vor allem durch das Vorkommen von *Weinmannia* und *Drimys brasiliensis* gekennzeichnet sind.

Floristisch ist die Serra do Mar eine durchaus eigenständige Provinz. Einige Arten kommen allerdings auch in Amazonien oder in den Guayanas vor, hier dürfte es sich um uralte Dis-



Abb. 132 Regenwälder der Serra do Mar in der Nähe von São Paulo/Brasilien. Die Waldstruktur entspricht etwa dem amazonischen Tieflandregenwald.

junktionen handeln. Durch die starke vertikale Gliederung des Gebirges und den gleichzeitig hohen Niederschlag durch Steigungsregen (stellenweise bis zu 5000mm Niederschlag) hat sich eine reiche und vielfach nur lokal vorkommende Flora entwickelt. Neben den vielen Baumarten fallen besonders die zahlreichen Epiphyten auf. Insgesamt sind die Regenwälder der Serra do Mar noch sehr unvollständig bekannt und wurden zu 90% noch vor ihrer Erforschung abgeholzt. Das bedeutet, daß mittlerweile nur mehr ein Bruchteil des früheren floristischen Reichtums vorhanden ist und viele Arten lediglich aus einer einzigen Aufsammlung oft aus dem vorigen Jahrhundert bekannt sind.

Das flache Küstengebiet wird in Brasilien als "Restinga" bezeichnet, wobei dies als geo-topographische Charakterisierung zu verstehen ist, wenngleich Restinga immer wieder auch als Vegetationsbezeichnung auftaucht. Das oft schmale Küstenflachland kann von verschiedenen Pflanzenformationen bewachsen sein (Abb. 138). Vor allem in der Nähe von Städten ist das Gebiet der Restinga zugunsten von Feriensiedlungen, Campingplätzen und dem allseits beliebten Strandleben weitgehend zerstört. Pestizide zur Minderung der Mückenplage und spekulative Landaufschließungen tun ein weiteres zur Vernichtung der meist idyllischen Verzahnung von Wald, Mangrove, Strandvegetation und Felsbewuchs.

Mangrove. Vor allem an Flußmündungen, in ruhigen Buchten oder entlang der Flüsse einige Kilometer landeinwärts kommen Mangroven vor. Sie sind ein auf Brack- und Salzwasser spezialisierter Überschwemmungswald, der im Gezeitenbereich, jedoch außerhalb direkter Strömung oder Brandung dichte Bestände bildet. Mangroven sind ausschließlich Baumformationen, Sträucher und Kräuter (abgesehen von Epiphyten) fehlen. Süßwasser steht nur als Regenwasser zur Verfügung (Abb. 134-138).

Mangroven spielen eine nur geringe wirtschaftliche aber ökologisch bedeutende Rolle. Ihr Holz wird wegen der hohen Fäulnis- und Insektenresistenz lokal gerne für Hüttenbauten verwendet, die gerbstoffhaltige Rinde (z. B. bei *Rhizophora*) wurde zeitweilig zur Gewinnung von Gerbstoff herangezogen. Für die Küste ist die Mangrove von höchster Bedeutung,

da sie die Küstenlinie stabilisiert und eine hohe biologische Aktivität aufweist. Die große Anzahl an Kleinstlebewesen, die in dem von Pflanzen strukturierten und nischenreichen Schlick vorkommt hat eine bedeutende Dekompositionskraft und hält damit das Wasser sauber. Die dichten Bestände an Bäumen, Stelzwurzeln und Wurzelknien wirken als Wellenbrecher und lokalklimatische Stabilisatoren.

Für den Menschen ist das Betreten der Mangroven unangenehm und anstrengend, da kein fester Boden zu finden ist und blutsaugende Insekten in großer Zahl auftreten. Trotzdem ist die Mangrove eine der bestbekanntesten tropischen Formationen, wobei im Bereich der Pflanzen eher ökophysiologische Fragen, als floristische von Interesse sind.

Der Typus der Mangrove ist weltweit verbreitet. Sie ist jedoch vermutlich in Asien entstanden, in Südamerika ausdehnungsmäßig kleiner, relativ artenärmer und hauptsächlich an der Ostküste des Kontinents zu finden. Weltweit können nur ca. 30 Baumarten als obligatorische Mangrovebewohner klassifiziert werden, im Randbereich kommen noch etwa 200 salztolerante Regenwaldarten fakultativ vor.

Im Gegensatz zur relativen Armut an Pflanzenarten steht das reiche Tierleben im schwer zugänglichen Wurzel- und Schlickbereich, zumeist Klein- und Kleinstlebewesen, von denen vor allem Krabben auffallen und bekannt sind.

Das Überleben der Bäume im ständig durch die Gezeiten bewegten Salzwasser fordert einige spezielle Anpassungen, die in unterschiedlichen Pflanzenfamilien gleich oder ähnlich ausgebildet worden sind.

Das in größerer Konzentration giftige Meeressalz wird von den Pflanzen bereits in den Wurzeln durch Membranaktivitäten abgefiltert, wodurch die Pflanze für ihren Gebrauch Süßwasser produziert. Ein anderer Mechanismus beruht auf einer aktiven Ausscheidung des Salzes mit Hilfe von Salzdrüsen an den Blättern, an denen es hochkonzentriert ausgeschieden, dann kristallisiert und vom Regen abgewaschen wird. Da keiner der Salzab- und Ausscheidungen perfekt funktioniert, wird eine zu hohe Salzkonzentration in der Zelle durch zusätzliche Was-

Abb. 133

Küstenmangrove in Pernambuco/Brasilien mit *Rhizophora mangle* während der Ebbe. Weitverzweigte Stelzwurzeln stützen den Baum.

speicherung kompensiert, wodurch leicht sukkulente Blätter entstehen.

Der regelmäßig überschwemmte und meist schlackige Boden ist nur in der obersten Schicht sauerstoffhaltig und bereits in wenigen Zentimetern Tiefe beginnt eine sauerstoffarme Zone, die die Wurzelatmung der Pflanzen unmöglich macht. Daher bilden die meisten Arten Atemwurzeln (Pneumatophoren) aus, die knie- oder fingerartig aus dem Schlack stehen und deren dichte Bestände weit über den Radius der Baumkrone hinausgehen können. Stelzwurzeln erfüllen eine ähnliche

Funktion und sorgen zusätzlich für die Stabilität der Individuen.

Die täglichen Wasserschwankungen und die stetige Strömung würden in der Mangrove kaum eine normale Keimung von Samen zulassen. Deswegen haben viele Arten eine besondere Form der Keimlingsetablierung entwickelt (Abb. 134-135). Der Same keimt bereits am Baum und wird dabei von der umgebenden Fruchtschale festgehalten. Der Teil unterhalb der bereits klein ausgewachsenen Keimblätter (Hypokotyl) wächst in die Länge, bricht aus der Frucht hervor und bildet



Rhizophora mangle, der häufigste Mangrovebaum in Nordostbrasilien.

Abb. 134 Die Blüten sind eher unscheinbar und kommen aus den Blattachsen der gegenständigen Blätter heraus.

Abb. 135 Am Baum auswachsende Keimlinge mit einem bereits stark vergrößerten Hypokotyl, mit dem sie nach einiger Zeit in den Schlick fallen und wurzeln.



einen bis zu 20 cm langen senkbleitartigen Körper, der seine dickste und schwerste Stelle bodenwärts richtet. Am Ende des Hypokotyls können bereits Wurzelansätze auswachsen. Zur Zeit der "Reife" entläßt die Fruchtschale den fertigen Keimling, der dann mit seinem stromlinienförmigen Hypokotyl in den Schlick fällt, dort tief eindringt und sofort zu wurzeln beginnt. Wird er von der Strömung weggetragen, so kann er sich auch beim Aufsetzen während der Ebbe in den weichen Untergrund einbohren. Die weitere Bewurzelung geschieht in wenigen Tagen wobei besonders die Fähigkeit, ein sehr feines und weitverzweigtes Wurzelsystem zu bilden, die anfängliche Etablierung erleichtert.

Im Idealfall sind die Mangoven in verschiedene Bereiche zonierte, die sich auch artenmäßig charakterisieren lassen. Im äußersten Bereich, wo auch das Wasser am tiefsten ist, siedeln sich *Rhizophora*-Arten mit hohen Stelzwurzeln an. Landeinwärts folgt dann *Avicennia* (*Verbenaceae*) mit einem flachliegenden Wurzelsystem und zahlreichen Pneumatophoren, die dann von *Laguncularia* abgelöst wird. Im Randbereich des innersten Wasserhochstands findet sich dann etwa *Hibiscus tiliaceus*, ein baumförmiger *Hibiscus* mit großen gelben oder roten Blüten. Darauf folgt eine nicht regelmäßig überschwemmte Sumpfbzone, in der grasartige Pflanzen (Binsen, Sauergräser), Liliengewächse (*Crinum*), Farne (*Acrostichum*), Büsche (*Conocarpus erectus* / *Combretaceae*) oder salztolerante Eindringlinge wie z. B. *Annona glabra* (*Annonaceae*) vorkommen.

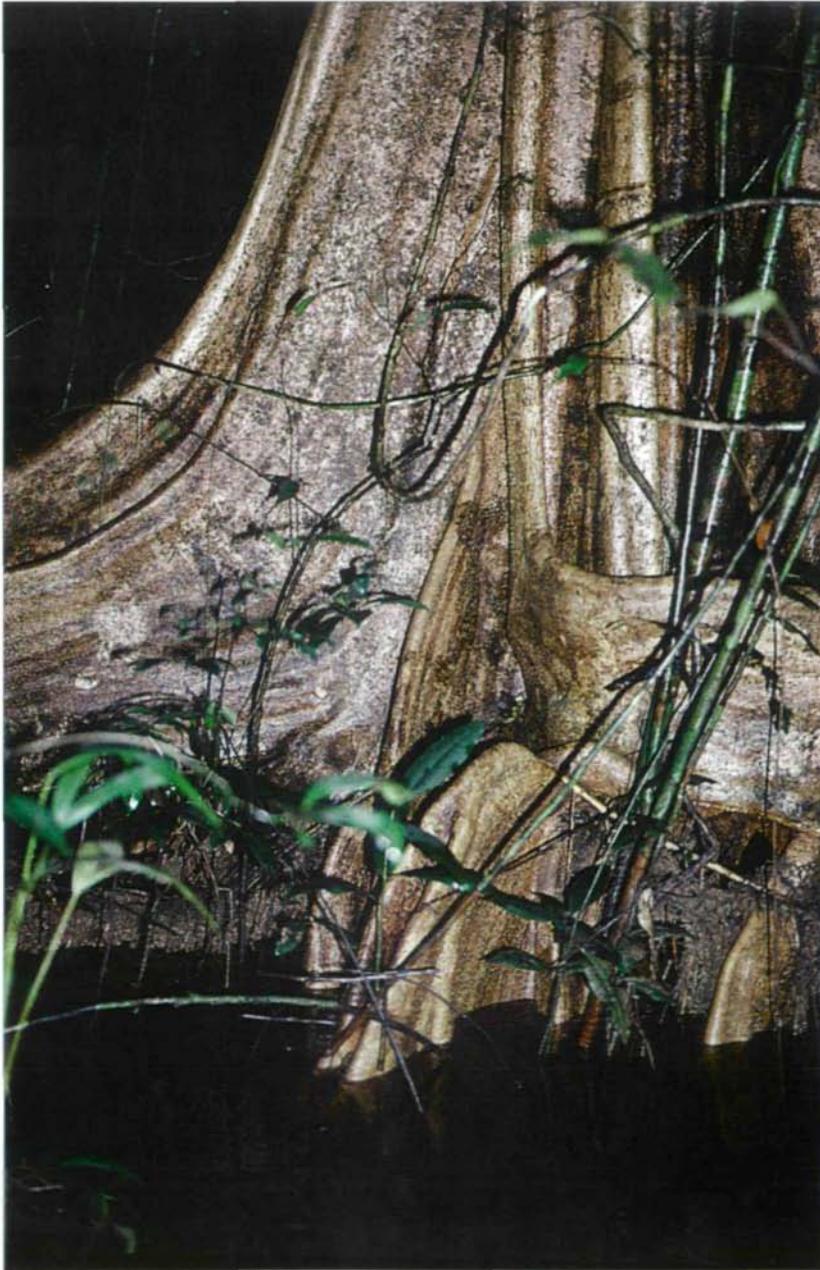
Die Zonierung wird mit der Überschwemmungstoleranz der Arten und der unterschiedlichen Salzkonzentration des Bodens im Mangrovebereich in Zusammenhang gebracht. Andere Untersuchungen konnten deutlich zeigen, daß lediglich die Strömung die heruntergefallenen Früchte und Keimlinge nach ihrer Größe sortiert und damit eine zonierte Verteilung nach Arten erreicht wird. Da vielerorts auch gänzlich gemischte Bestände auftreten, dürften die ökologisch bedingenden Faktoren der unterschiedlichen Mangrovegürtel noch nicht gänzlich geklärt sein.

Abb. 136
*Randbereich einer Küstenmangrove in Französisch
Guayana wo baumförmiger Bewuchs wegen der starken
Strömung nicht mehr regelmäßig aufkommt.*



Abb. 137

Deutlich strukturierte Brettwurzeln eines Baumes aus der fließbegleitenden Mangrove, einige Kilometer vor der Küste von Französisch Guayana.



Strandwälder (Restingawälder) sind in jenen Zonen zu finden, wo der Regenwald der Küstengebiege nahe an das Meer heranreicht und dort nach und nach in niedrigen Busch abflacht. Diese meist recht dichten aber dünnstämmigen Wälder bestehen hauptsächlich aus Regenwaldarten, die hier nur mehr in krüppelig niedrigem Wuchs vorkommen, teils wegen der höheren Salzkonzentrationen, dem nährstoffarmen Sandboden und dem permanenten Windeinfluß, der die Bäume niedrighält. Die Artenzahl von Bäumen pro ha ist hier wesentlich geringer als im Regenwald, da offenbar nur die ökologisch tolerantesten Arten noch gedeihen können. Beindruckend sind vor allem die großen Mengen epiphytischer Pflanzen, die zu hunderten pro Baum vorkommen können, darunter viele Kleinorchideen, Bromelien, hängende Kakteen (*Ripsalis*) und Farne.

Krautige Strandfluren. Entlang des Strandes, z. T. noch in der Spritzwasserzone kommt eine Gesellschaft von niedrigen salztoleranten Krautigen (Halophyten) vor, die sich vor allem durch ihre ausgeprägten Ausläufersysteme hervorheben. Dazu gehören etwa Winden mit trichterförmigen blauen Blüten (*Ipomoea pes-caprae*, *Convolvulaceae*), ein Gras mit einem oberflächennahen Ausläufersystem (*Sporobolus virginicus*, *Poaceae*), ein Rasen bildender, hübsch blühender Schmetterlingsblütler (*Canavalia obtusifolia*, *Fabaceae*) und *Iresine portulacoides* (*Amaranthaceae*). Diese, sehr häufig vorkommenden Strandgewächse haben jedoch nur wenig mit dem eher isoliert auftretenden Dünenbusch zu tun, der bei Rio de Janeiro (Cabo Frio) seine südlichste Grenze erreicht und dann mit vielen großräumigen Unterbrechungen seine

Abb. 138

Drei schematisch dargestellte Möglichkeiten der vegetationsmäßigen Gliederung des Küstenbereichs. a. Nahe der Küste steht dichter Dünenbusch, der dann allmählich in Dorn- und Trockenwälder übergeht. b. An der Küste steht

Mangrove, die im Inland in einem sumpfigen Grasland mit nur kleinen Gebüschgruppen endet. c. Der Regenwald geht kontinuierlich bis an den Sandstrand und verflacht dort in niedriges Gebüsch.

stärkste Ausbildung in NO-Brasilien (Bahia, Paraíba, Rio Grande do Norte) hat.

Dünenbusch. Bei dem Dünenbusch handelt es sich um eine hauptsächlich holzige Pflanzengemeinschaft, die durch spezielle Anpassungen an den Bewuchs von fossilen Dünen quartären Ursprungs charakterisiert ist. Fast sämtliche vorkommenden Arten sind auf diese Standorte beschränkt und daher Endemiten. Je nach Lage können diese Gesellschaften artenarm und wenig strukturiert sein, z. T. aber auch hochkomplexe Niedrigwald- und Buschformationen darstellen (Abb. 139 – 146).

An ökologischen Faktoren ist vor allem der Boden dominant, der aus reinem weißem Quarzsand besteht (vgl. amazonische Weißsandvegetation bzw. Campos Rupestres). Dadurch versickern auch große Regenmengen schnell und die jährliche Niederschlagsmenge wird weniger wichtig als der regelmäßige vielleicht auch geringe Niederschlag. Der morgendliche Tau hat sicherlich eine große Bedeutung für die Wasserversorgung der Pflanzen. Durch die (langsame) Umschichtung der Dünen und das Zuwehen einzelner Pflanzengruppen entstehen in tieferen Lagen (etwa bis 5m) Schichten mit Anreicherungen organischen Materials, die im Bodenprofil als dun-

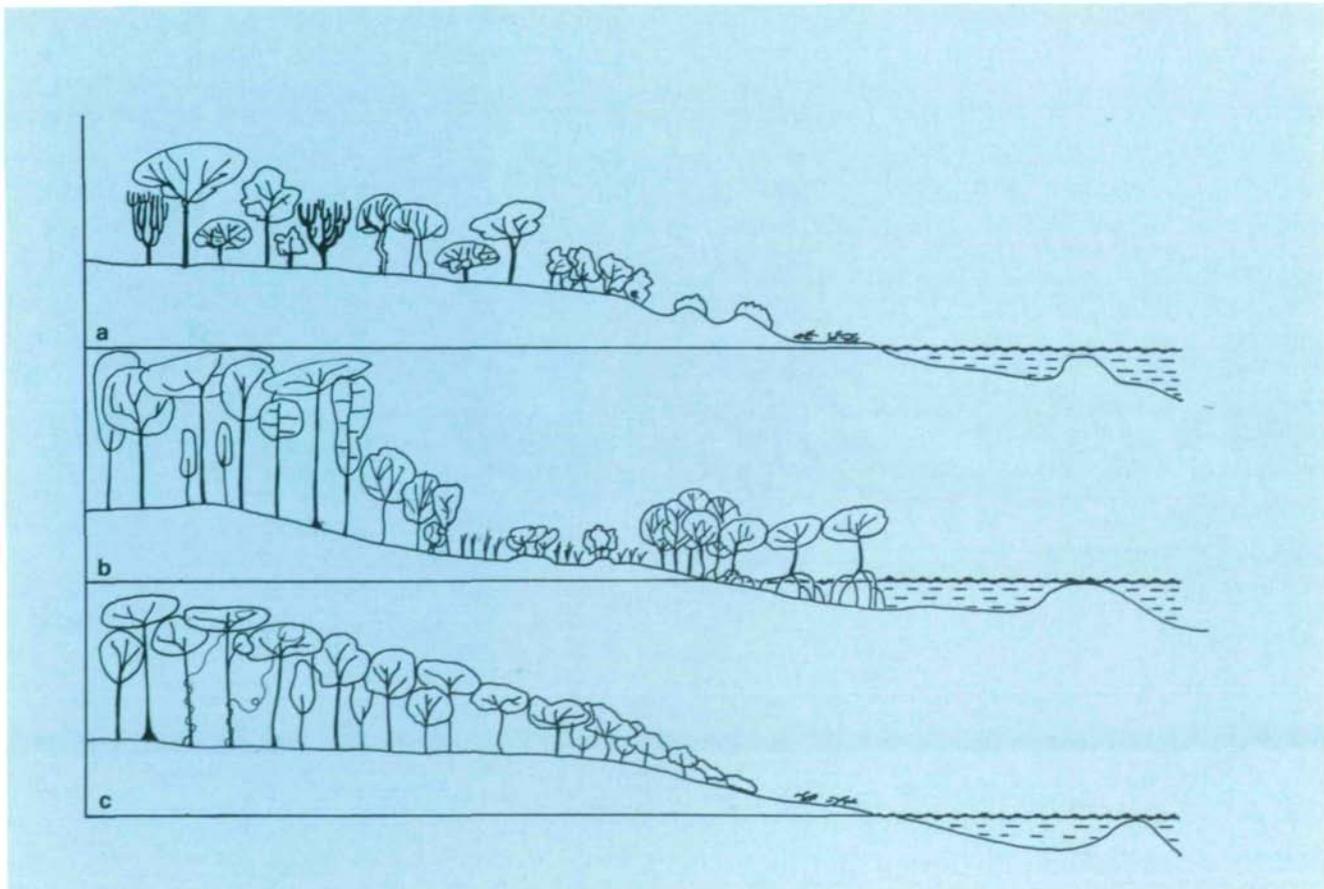


Abb. 139

Dünenbusch von Itapoa bei Salvador/Brasilien. Zumeist sind eher die oberen Bereiche und Kuppen der Dünen mit einer artenreichen Pflanzengemeinschaft von Bäumchen und Sträuchern bewachsen.

kle Bänder zu sehen sind. Sie sind als Wasserspeicher und Nährstofflieferanten den häufig tief wurzelnden Pflanzen zugänglich. Da eine geschlossene bodenbedeckende Kraut- oder Streuschicht fehlt, heizt sich der Boden oberflächlich in den parabolspiegelartigen Dünengruppen beträchtlich auf. Spitzenwerte von über 60° C Bodentemperatur sind keine Seltenheit.

Der Bekanntheitsgrad dieser Formationen ist gering. Außer einer Arbeit von ULE (1901) von Rio de Janeiro und MORAWETZ (1983) aus Bahia wurde nur wenig darüber berichtet. Dabei

sind diese bizarren und eigenartigen Vegetationstypen aufs höchste gefährdet. Ähnliche aber weniger komplexe Dünenwälder sind etwa aus Sri Lanka bekannt.

Einigermaßen gut dokumentiert sind die Dünenwälder von Itapoa (Salvador/Bahia). Die dort großflächig vorkommenden Dünen sind zumeist auf ihren Gipfeln und Rücken von dichtem Buschwald besiedelt. Neben hohen (bis 4m) Holzpflanzen (54% der Arten), sind Sukkulente und Rosettenpflanzen (16%), Zwergsträucher und Polsterpflanzen (12%) von Bedeutung. Grasähnliche und Kleinrosettenpflanzen (8%), dünn-



Abb. 140

Querschnitt durch eine bewachsene Düne bei Itapoa. Auffällig sind die langen unterirdischen Organe der Pflanzen. Auch die in der Mitte zu sehende Palme *Allagoptera arenaria* hat einen unterirdischen Stamm mit langen seitlichen Adventivwurzeln.



Blütenpflanzen aus der Dünenflora von Itapoa.

Abb. 141

Epistephium praestans ist eine Erdorchidee, die zumeist feuchte Muldenlagen besiedelt.

Abb. 142

Viele Arten der Gattung *Clusia* sind Epiphyten. Die hier abgebildete Art bildet kleine Bäumchen aus.



Abb. 143

Ouratea rotundifolia (Ochnaceae) bildet schwarze ölige Teilfrüchte aus, die von Vögeln gefressen werden.

Abb. 144.

Die roten Früchte von *Manilkara salzmannii* (Sapotaceae) sind auch für den Menschen genießbar.

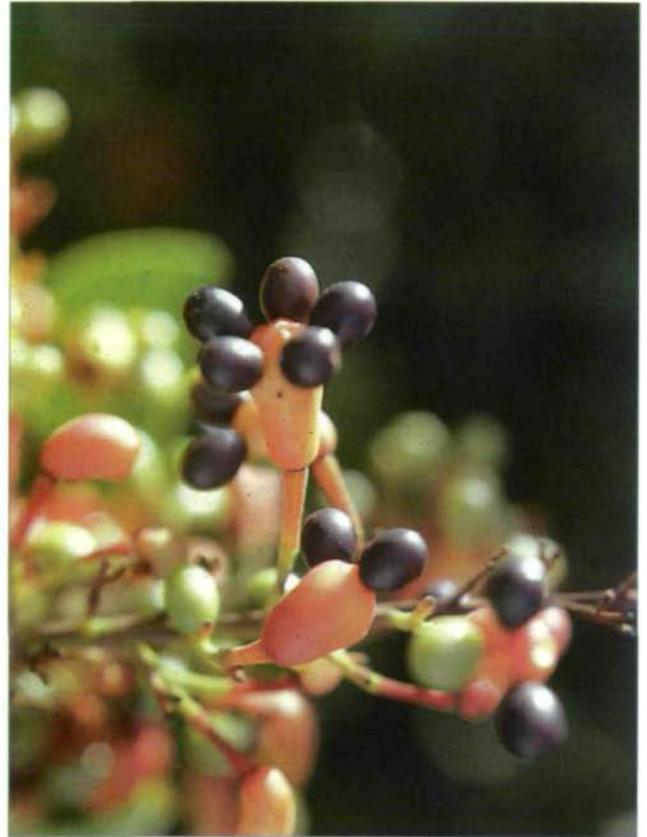


Abb. 145

Byrsonima microphylla (Malpigiaceae) wächst als winziges Bäumchen. Unterhalb der Krone kommen bereits Keimlinge der gleichen Art auf.



stämmige Winder (7%) und Anuelle (3%) sind weniger wichtig. Epiphyten fehlen gänzlich. Die meisten Arten sind immergrün. Holzpflanzen bilden ausgedehnte unterirdische Stamm- und Wurzelsysteme aus, die entweder xylopodiumartig tief in den Boden reichen können oder eher oberflächlich weite Flächen durchwachsen, wodurch die kurzen täglichen Feuchtigkeitsperioden optimal ausgenutzt werden können. Wasserspeichernden Pflanzen fehlt ein solches System (etwa den zahlreichen Bodenorchideen, Kakteen, Bodenbromelien u. a.).

Auffallend ist die Gruppenbildung verschiedener Arten, wie sie in vielen Extrembiotopen typisch ist. Als Beispiel kann etwa ein isolierter Baum genommen werden, in dessen Kronenschatten einige Sträucher stehen unter denen wiederum Bodenorchideen siedeln. Das Astgeflecht wird von dünnen Windern durchzogen. Randlich wird die Strukturgemeinschaft von Bodenbromelien abgeschlossen. Ringsherum ist nackter weißer Sandboden.

In feuchten Tallagen treten Kleinstpflanzengemeinschaften auf, die strukturell und floristisch ähnlich auch auf Sandböden im Amazonastiefland oder in den Campos Rupestres zu finden sind (*Utricularia*, *Eriocaulaceae*, *Cyperaceae* u. a.).

Die Sukzession von freien Flächen zu einem dichten Bestand beginnen windverbreitete (anemochore) Arten, die allmählich von tierverbreiteten (zoochoren) Taxa ersetzt werden. Die anemochoren Arten siedeln vor allem in Laub- und Streubänken, die vom Wind zusammengeblasen werden und in ruhigen Lagen über längere Zeit stabil bleiben. Bei der durchwegs dominierenden Tierverbreitung von Samen und Früchten sind vor allem Vögel (Echsen?) wichtig, die ein reichhaltiges Futterangebot von stärke-, zucker-, protein- und ölhaltigen Diasporen vorfinden. Die Blüte- und Fruchtzeiten der meisten Arten ist auf die Erhaltung von Tierpopulationen eingerichtet: Auch außerhalb der regulären Fertilitätsperiode sind von fast jeder Art zu fast

jeder Zeit zumindest einige wenige Individuen in Blüte oder Frucht. Auffälligerweise fehlt diese Anpassung bei den meisten nicht tierverbreiteten Arten wie z. B. den weißblütigen *Tabebuia*-Bäumen (*Bignoniaceae*) oder einer baumförmigen Ericaceen-Art (*Leucothoe revoluta*). Ameisen sind in diesem Biotop nur äußerst selten vorhanden.

In Itapoa sind pro ha ca. 80 verschiedene Arten zu erwarten, wobei das Gesamtausmaß der Dünenflora unbekannt ist. Sicherlich kann man mit 200-500 verschiedenen Arten rechnen. Auffallend ist die Ähnlichkeit mit der Flora der zentralbrasilianischen Campos, die durch folgende Gattungen belegt wird: *Kielmeyera* (*Clusiaceae*), *Hyptis* (*Lamiaceae*), *Vellozia* (*Velloziaceae*), *Krameria* (*Krameriaceae*), *Allagoptera* (*Arecaceae*), *Moldenhaerea* (*Caesalpinaceae*), *Melocactus* (*Cactaceae*), *Paepalanthus* (*Eriocaulaceae*). Auf dem Artniveau ist Endemismus häufig. Viele Taxa sind jedoch nur geringfügig von Camposarten unterschiedlich und würden eher Unterarten entsprechen. Daher ist die Entstehung der Dünenflora wohl jüngerem Datums (Wende Tertiär/Quartär?) anzusetzen. In den Trockenperioden der letzten zwei Millionen Jahre sollen solche und ähnliche Dünenwälder kilometerweit in das Inland gereicht und auch eine eher geschlossene Verbreitung entlang der gesamten brasilianischen Küste gehabt haben.

Besonders auffallende Vertreter der Dünenwälder sind die Palme *Allagoptera arenaria* (*Arecaceae*) mit einem tiefreichenden unterirdischen Stamm, die Wolfsmilch *Euphorbia gymnoclada* (*Euphorbiaceae*) ein kleiner blattloser Sukkulent mit explosiven Früchten und Samen, deren äußerste Schicht bei Regen auf ein mehr als hundertfaches Volumen von Schleim aufquillt und so den Samen am Boden festklebt (Myxochorie). Bonsaiartig wächst das Zwergbäumchen *Byrsonima microphylla* mit leuchtend roten Beeren, dessen Verwandte im Wald große Bäume sind.

Gänzlich verschiedene Dünenvegetation kommt im Nordwesten von Venezuela vor, die hauptsächlich aus einer

Abb. 146

Längerlebige Sträucher werden durch den permanenten Wind bisweilen zugeweht. Die schneller wachsenden Paepalanthus-Arten (Eriocaulaceae) können immer wieder neu keimen und dadurch in der ständig wechselnden Umgebung besser bestehen.

Gemeinschaft von hohen Säulenkakteen und laubwerfenden Dornsträuchern zusammengesetzt ist.

Küstenfelsen. Im Strandbereich oder vielfach auch bereits im Meer stehend ragen an vielen Küstenabschnitten einzelne Felsen heraus, die zumeist von einer reichhaltigen und pittoresk wirkenden Pflanzenwelt besiedelt sind. Normalerweise wachsen dort Arten, die sonst epiphytisch (auf

Bäumen) vorkommen und die hier entstandene Nische nutzen (Epilithen). Beeindruckend sind vor allem die häufig wild wuchernden Säulenkakteen und die weit verzweigten Systeme von Aronstabgewächsen (*Anthurium*, *Philodendron* u. a.). Ihre dichten Wurzelnester sammeln Humus und geben dann auch kleinen sukkulenten Bäumchen wie z. B. Clusien die Möglichkeit zu gedeihen. Großtrichterige Bromelien ergänzen die Pflanzengemeinschaft.



Die Campos Cerrados sind eine für Brasilien charakteristische offene Vegetationsform (Savanne), die durch spezielle Bodenverhältnisse aber auch durch das relativ trockene Klima bedingt sind (Abb. 147- 155). Sie unterscheiden sich krass von anderen Savanntypen und Wäldern, u. a. durch ihre hochgradige Brandanpassung (Vorkommen von Pyrophyten). Verwandte Vegetationsformen sind die Campos Rupestres in Zentralbrasilien und verschiedene Camposformen NO-Brasiliens. Zu den umgebenden Wäldern bestehen wenig strukturelle Ähnlichkeiten. Strukturell und biologisch ähnliche, jedoch artenärmere Pflanzenformationen finden sich z. B. in Australien.

Bei erstem Ansehen erscheint der Cerrado wie ein degradierter gestrüppartiger Buschwald, da die meisten Bäume verküppelt und angekohlt sind, und die Zwergsträucher einen verkümmerten Eindruck machen. Das oft gelbe Laub wirkt wie das von absterbenden Pflanzen und die dicken Borken und Filzbehaarungen vieler Bäume lassen kaum Vitalität vermuten. All dies bewirkt, daß die große Arten- und Lebensformenvielfalt dieses hochdifferenzierten und interessanten Vegetationstyps nicht sofort zum Ausdruck kommt. Deswegen wurde er lange Zeit als durch den Menschen bedingt und sekundär eingestuft. Mittlerweile haben zahlreiche Untersuchungen festgestellt, daß es sich dabei um eine relativ alte, aus den umgebenden (Regen-) Wäldern entstandene Pflanzenformation handelt. Aufgrund der verschiedenen Differenzierungsmuster wäre ein tertiärer Ursprung denkbar.

Bis in die sechziger Jahre blieben noch viele Cerradoflächen weitgehend unberührt, da sie sich weder zur Holzgewinnung, noch zur Landwirtschaft besonders eignen. Mittlerweile sind besonders im Süden von Sao Paulo fast sämtliche Cerrados in Kulturland umgewandelt, da die bisher benützten fruchtbareren Waldböden weitgehend kultiviert oder zerstört sind. Wegen der schwierigen Nährstofflage müssen Cerradoböden mit hohen Dosen an Kalk und Düngemittel "fruchtbar" gemacht werden, um Soja, Bohnen oder Baumwolle pflanzen zu können. Besonders die für Treibstoff notwendige Alkoholgewinnung führt zur Umwandlung von vielen Cerrados in

CAMPOS CERRADOS — EINE SPEZIELLE BRANDSAVANNE

Zuckerrohrfelder. Wie lange die Böden einem solchen massiven Eingriff mit Chemikalien standhalten können, wird die Zukunft zeigen.

Die erste umfassende Beschreibung der Vegetation wurde von WARMING 1892 in dänischer Sprache gegeben und bezieht sich auf die Cerrados der "Lagoa Santa" bei Belo Horizonte. Nach einer Zeit geringeren Interesses wurden die Cerrados vor allem seit 1960 intensiv und umfassend bearbeitet und zählen zu den am besten bekannten Vegetationstypen Südamerikas. Das liegt vor allem an der technisch leichten Bearbeitbarkeit (geringe Individuenhöhen, bequeme Zugänglichkeit, relativ geringe Artenanzahl) und der Nähe zu wissenschaftlich aktiven Universitäten (z. B. wurde Brasília mitten in einem Cerradogebiet gebaut).

Die Region der Campos Cerrados umfaßt mehr als 1,5 Millionen km² (Österreich ca. 90 000 km²) und kommt als dominierende Pflanzenformation im zentralbrasilianischen Hochland vor. Geomorphologisch dominieren Flach- und Hügelland, unterbrochen durch Bach- und Flußbetten (mit Galeriewäldern und flußbegleitenden Wäldern). Einzelne Cerradoinseln sind in Süd- und Südostbrasilien und Paraguay mosaikartig mit (sub)tropischen (Halbtrocken-) Wäldern verzahnt (selten Übergänge). Im Westen ist Cerrado noch auf trockenen Inseln des sumpfigen "Pantanal" zu finden und wird dann von Trockenformationen des "Chaco" abgelöst. Das nördliche Cerradogebiet geht teils sukzessive in Waldformationen über, oder kommt scharf abgegrenzt von "Regenwäldern" vor. Im NO verlaufen die Cerrados in den Trockenbusch der Caatinga. Die häufigsten Höhenlagen liegen zwischen 300 und 900m, in höheren Gebirgslagen herrschen dann die Campos Rupestres vor. Cerrado-ähnliche Savanntypen sind auch noch in NO-Brasilien ("Tabuleiros") und N-Venezuela zu finden. Die amazonischen Savannen haben nur wenig Beziehungen zu den Cerrados.

Die Cerrados umfassen strukturell verschiedenartige xeromorphe Savanntypen, die jedoch alle folgende Charakteristika gemeinsam haben:

- Brandanpassung der Arten
- Krüppeliger Baumwuchs mit dicken Borke, häufig Sträucher und Zwergsträucher; biegsames weiches Holz
- Holzige unterirdische, z. T. sehr große Speicher- und Überdauerungsorgane (Xylopodien), die bisweilen meterweit in den Boden reichen können
- Blätter häufig gelblich und hart, zerbrechlich; teilweise laubwerfend
- Wenig Sukkulente und Epiphyten, viele Gräser

Aufgrund der Dichte der Vegetation und dem Anteil an Bäumen, Sträuchern, Zwergsträuchern und Gräsern unterscheidet man fünf verschiedenen Cerradotypen:

- **Cerradão** ist waldartig und bis zu 18m hoch, hat eine dicht geschlossene Kronendecke (60-100% Kronendeckung) und relativ wenig Unterwuchs. Er ist jedoch brandangepaßt, hat alle Cerradocharakteristika und ist daher nicht als Wald einzustufen.
- **Cerrado s. str.** zeigt eine lockerere Verteilung der Bäume, die Kronendecke liegt zwischen 10 und 60%. Es kommen wesentlich mehr Sträucher und Zwergsträucher als Bäume vor.
- Der **Campo Cerrado** hat weniger als 10% Kronendeckung der Bäume und ist im wesentlichen eine Strauch- und Grassavanne.
- Ein **Campo sujo** ist ein Grasland mit wenigen dickstämmigen Sträuchern und Zwergsträuchern, die im Sprachgebrauch als Verunreinigung des Graslands angesehen werden (sujo = schmutzig)
- Ein **Campo limpo** ist eine reine Grassavanne im Cerradogebiet (limpo = sauber, rein), kommt als Primärvegetation selten vor und ist dann zumeist edaphisch bedingt (geringe Bodentiefe oder staunasse Böden).

Bei entsprechenden klimatischen und edaphischen Voraussetzungen, sowie seltenem Brand entwickelt sich aus den anderen Cerrados ein Cerradão ("Klimax"). Bedingt durch zu häufiges Brennen ist die heute häufigste Cerradoform Cerrado s. st. und Campo Cerrado. Campo sujo und Campo limpo sind meist als die stärksten Degradationszustände aufzufassen.

Klimatische Bedingungen sind 750-1500 (2000) mm jährlicher Niederschlag mit ausgeprägten fast niederschlagsfreien Trockenzeiten. Im Süden ist die Cerradoausbreitung durch die Frostgrenze begrenzt. Die regelmäßig auftretenden starken Fröste (ca. alle 50 Jahre) beeinflussen dann auch die Artenzusammensetzung. Arten, die hauptsächlich im warmen Norden zu Hause sind, werden durch die Frosteinwirkung drastisch zurückgedrängt. Sonst scheint das Vorkommen der Cerrados wenig von der Temperatur beeinflusst zu sein (vgl. z. B. Amazonasnähe, São Paulo, Bahia).

Ein wichtiger Faktor für das Vorkommen von Cerrados ist die Bodenzusammensetzung. Fast durchwegs herrschen tiefgründige wasserdurchlässige, nie staunasse rote und gelbe Latosole und Lehme mit einem hohen Anteil an Sand vor, die humusarm und sauer sind (pH meist 4.5 bis 5.5) und dadurch nährstoffarm. Die hohen Anteile des für Pflanzen giftigen - frei verfügbaren Aluminiums charakterisieren diese Extremstandorte als Schwermetallböden. Das Grundwasser liegt zwischen 6 und 30m, jedoch existieren stets größere Wasserreserven in den feuchten Schichten oberhalb des Grundwassers, wo oft mehrere Jahresniederschlagsmengen gespeichert sind. Da in der Regel nur die zwei obersten Meter des Cerradobodens gänzlich austrocknen, ist die regelmäßige Wasserversorgung der meisten Pflanzen gegeben.

In seltenen Einzelfällen kommt Cerrado auch auf Blockhalden, Felsfluren und anderen ungewöhnlichen Standorten vor. Warum an solch untypischen Stellen Cerrado entstehen kann, ist ungeklärt.

Verschiedene strukturelle Charakteristika des Cerrados werden mit den Eigenschaften des Bodens in Verbindung gebracht. So. z. B. wird das weich-biegsame Holz vieler Cerradobäume auf den fehlenden Stickstoff im Boden zurückgeführt, was die Bildung von Holzelementen (Lignin) in den Stämmen verhindert. Tatsächlich sind die meisten Bäumchen leicht mit der Hand bis zum Boden zu biegen und brechen dabei nicht.

Ebenso wird der hohe Gehalt an giftigem Aluminium von manchen Bäumen bereits im Wurzelbereich eliminiert, von

Abb. 147

**Ein gut entwickelter Cerrado s.st. nahe bei Brasília.
Auffällig sind die schwarz verbrannten Borken und der
krüppelige Wuchs der Bäume.**



Blüten aus dem Cerrado.

Abb. 148 *Caryocar brasiliensis* (Caryocaraceae) ist ein fledermausbestäubter Nachtblüher mit sogenannten Pinselblüten, der kleine Kronenbäume ausbildet.

Abb. 150 *Vochysia* sp. (Vochysiaceae) bildet große Bäume bis zu 8m Höhe, ihre Blüten sind bienenbestäubt.



Abb. 149 *Annona pygmaea* (Annonaceae) wächst als winziger Zwergstrauch mit meist nur einem Blatt und einer meterlangen Wurzel. Er blüht ausschließlich nach Bränden, die Blüten werden von Käfern bestäubt.

Abb. 151 *Jacaranda oxyphylla* (Bignoniaceae) ist einer der kleinsten Vertreter der Gattung. Sie bildet ein mächtiges meterlanges unterirdisches Xylopodium aus.



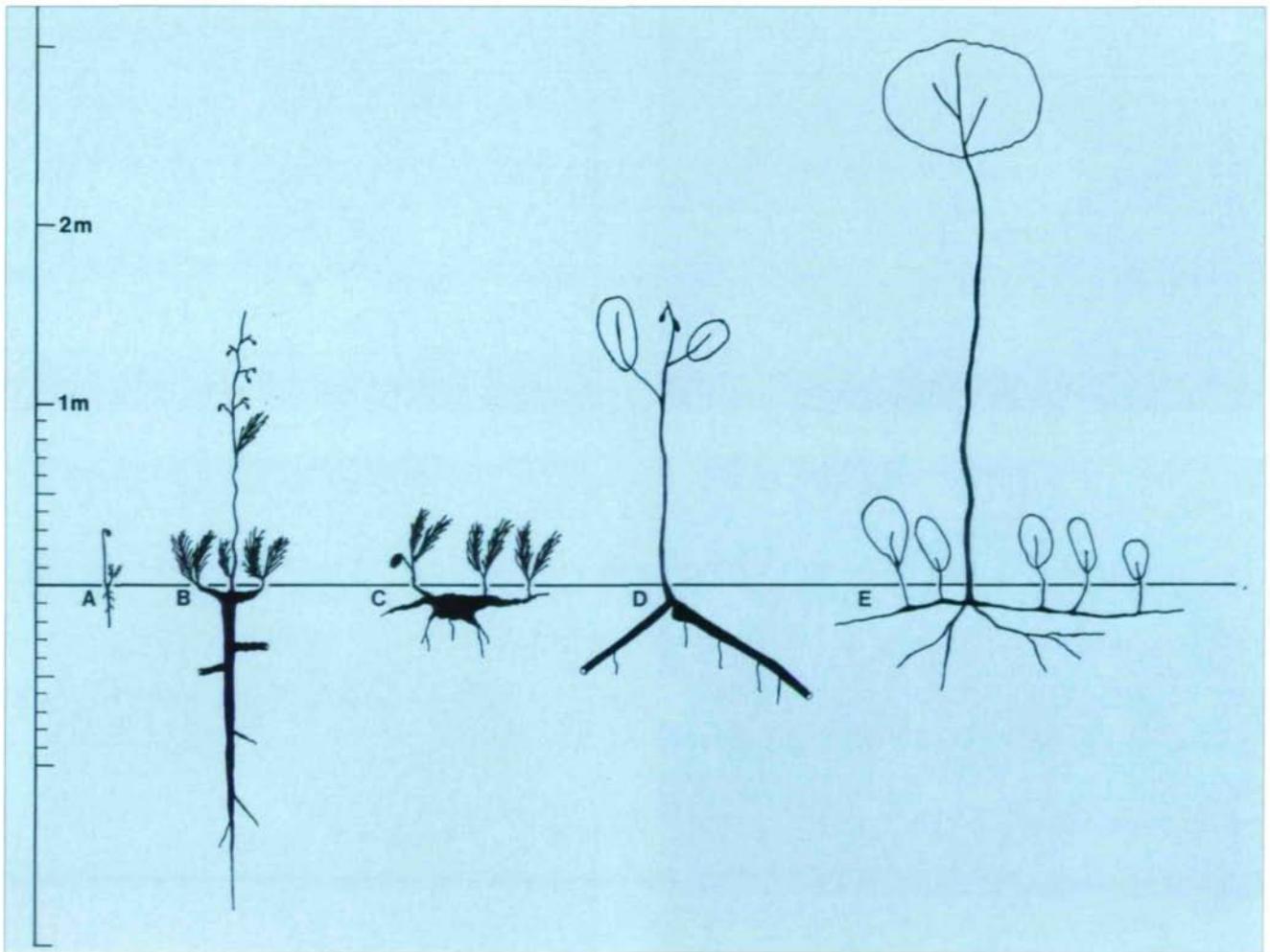


Abb. 152
Wuchsformdifferenzierung und unterirdische Organe bei Arten der Gattung *Jacaranda* aus offenen Lebensräumen. A. *J. racemosa* aus den Campos Rupestres ist der kleinste Vertreter der Gattung und bildet nur wenig holzige Teile aus. B. *Jacaranda oxyphylla* ist vor allem in den südlichen Campos Cerrados häufig. Ihr Xylopodium ist senkrecht und reicht metertief in die feuchteren Bodenschichten. C. *Jaca-*

randa decurrens bildet weitreichende unterirdische Organe aus, die jeweils unabhängig wirkende Stämmchen tragen. D. *Jacaranda rufa* aus Zentral- und Südbrasilien zeichnet sich durch schräg verlaufende Xylopodien aus. Der oberirdische Teil stirbt, bzw. brennt regelmäßig ab. E. *Jacaranda pulcherrima* ist im Windschatten der Serra do Mar zu Hause und bildet dort kleine Bäumchen. Das Wurzelsystem trägt zur vegetativen Verbreitung bei.

Abb. 153

Erythroxylum suberosum (Erythroxylaceae) ist mit dem Coca-Strauch verwandt. Die Dickstämmigkeit und der krüppelige Wuchs sind eher erblich bedingt als durch Brände induziert. Nach einem Brand treiben terminale Blattbüschel und reiche Blütenstände.



Abb. 154

***Kielmeyera* sp. (Clusiaceae) trägt die offenen Kapseln der letzten Vegetationsperiode und treibt gleichzeitig neues Laub. Die Stämme sind sukkulent-fleischig und enthalten einen dicken harzigen Saft.**

anderen aber in großer Menge in den Blättern gespeichert. Die gleichzeitig mit dem Aluminium eingelagerten Silikate ergeben dann die typischen harten, unter Knistern zerbrechenden Blätter von Cerradobäumen, die bereits an ihrer gelblichen Farbe zu erkennen sind. Nicht Aluminium speichernde Arten hingegen haben dunkelgrüne, weiche Blattspreiten.

Insgesamt ist die gesamte Flora des Cerrados an diese bodenphysiologischen Eigenschaften angepaßt und Arten umliegender Wälder und Savannen können hier weder keimen noch gedeihen. Umgekehrt ist es fast unmöglich, Cerradoarten

außerhalb ihres Lebensbereichs zu kultivieren, da die speziellen Lebensbedingungen kaum zu simulieren sind. Aus diesem Grund wurde der Botanische Garten von Brasília dadurch angelegt, daß man in einem schönen Cerrado einzelne Bäume beschriftete und alles was dazwischen wuchs abholzte. Dadurch bekommt der Besucher die Möglichkeit ungehindert Arten zu betrachten, die kaum zu kultivieren wären. Gleichzeitig besitzt der Garten aber eines der größten Reservate an ungestörtem, primärem Cerrado in allen Ausbildungsformen.



Abb. 155

Natürlich entstandene Campos sujos und Campos limpos bei Brasília. Die geringe Bodentiefe verhindert die Ansiedelung von besser entwickelten Cerrado-Formen.

Eine weitere spezielle Anpassung der Pflanzenwelt betrifft die regelmäßigen Brände. Vor dem Menschen wurden sie regelmäßig durch Blitzschlag ausgelöst und nach und nach haben sich dann sämtliche Pflanzen in verschiedener Weise an das Überleben der Brände angepasst, teilweise benötigen sie diese sogar für ihr Bestehen. Vor der Entdeckung Amerikas wurden die Cerrados von den Einwohnern bisweilen angezündet um jagdbares Wild herauszutreiben. Heute werden die Cerrados vielerorts mutwillig und zu häufig angezündet, was zu ihrer Zerstörung führt. In Weidegebieten werden Cerrados

gebrannt, damit das Gras neu treibt und als Viehweide genutzt werden kann. Zu häufige Brände bewirken eine deutliche Artenselektion, dann eine Artenverarmung und schließlich eine Minimierung der Baum- und Strauchanzahl. Das generelle Fehlen von Sukkulente und Epiphyten ist ebenfalls auf die Brände zurückzuführen.

Der Brand ist daher einer der wichtigsten ökologischen Faktoren im Cerrado und hat zu vielerlei Anpassungen geführt. Bei Holzgewächsen werden die Erneuerungsknospen durch dicke Borke oder dicke glatt-sukkulente Rinden geschützt, Knos-



pen in Bodennähe durch Sandanwehungen und Zwergsträucher treiben vom unterirdischen Wurzel- und Stammsystem (Xylopodium) her aus.

Grasartige bilden feuerresistente Horste oder sammeln Sand in Blattscheiden gegen die Hitzeeinwirkung. Grasfrüchte (Kariopsen) können sich bei Feuchtigkeit durch Drillbewegungen ihrer Grannen (Trypanokarpie) in den lockeren Sandboden eingraben und haben dadurch neben dem Brandschutz auch bessere Keimungschancen.

Brände bewirken Neuaustriebe und verstärkte Blühphasen der gesamten Vegetation und nach einem Brand hat der Cerrado einen Aspekt, der mit dem europäischen Frühling vergleichbar ist. Manche Arten sind sogar obligate Brandblüher, was ökologisch sinnvoll ist, da nach der Blüte für eine längere Periode kein Brand zu erwarten ist und Zeit für die Fruchtbildung bleibt. Dafür sind dann die Früchte häufig durch ihre dick holzige Fruchtwand vor Bränden geschützt bzw. die Samen können auch nach einem Brand noch innerhalb der Frucht ausreifen.

Besonders problematisch ist die Analyse und Beschreibung der Wuchsformen von holzigen Pflanzen im Cerrado. Es kommen sämtliche Übergänge zwischen "geophytischen" Zwergsträuchern und Kronenbäumen vor, die z. T. erblich bedingt sind, z. T. auch durch Umwelteinflüsse entstanden sein können.

Bei den Bäumen können z. T. charakteristische und artspezifische Wuchsformen gefunden werden wie etwa der einstämmig-sukkulente, säulenförmige Wuchs von *Aspidosperma tomentosum* oder der Kronenbaumwuchs von *Caryocar brasiliense*. Leicht zu erkennen sind auch die waagrecht weit abstehenden, leicht hängenden Zweige von *Xylopia aromatica*, verursacht durch eine Dominanz der Seitenäste. Entsprechend heftige Brände können aber auch klare Wuchsformen zu extremen Krüppelwuchs entstellen.

Bäume, die mehrere Meter hoch werden, blühen bisweilen schon als Zwergformen, die weder als Sträucher (nur ein Stamm) noch als Bäume (30cm Höhe) klassifiziert werden können.

Besonders beeindruckend ist die Wuchsform der vielen Zwergsträucher, bei denen mehrere Triebe aus verschiedenen Teilen des ausgedehnten Xylopodiums entspringen und solcherart ein weitverzweigtes unterirdisches System entwickeln. Diese Wuchsform ist oft mit einem vergrabenen Baum verglichen worden, bei dem dann nur mehr die Triebspitzen aus dem Boden stehen. Dadurch ist eine echte Strauchform nicht gegeben, vielmehr ein Nebeneinanderwachsen von lediglich oberirdisch isolierten Stämmchen. In solchen Fällen ist der unterirdische Teil der Pflanze oft um ein Vielfaches größer als die oberirdischen Triebe. Z. B. bei der viele Jahrzehnte alt werdenden *Annona pygmaea* besteht die Pflanze aus einer langen, schräg in den Boden verlaufenden Wurzel, einem winzigen oberirdischen Stammstück (2- 8cm lang; 4-5mm Durchmesser) und einem (bis zwei) Blatt. Die Blüte der Populationen wird durch Brände induziert (Abb. 149).

Die Flora der Cerrados umfaßt, niedrig geschätzt, etwa 2000 Arten, davon ca. 600 holzige und 1400 krautige. Pro Hektar Cerrado s. st. kann mit 50 (untersucht; Süden) bis 100 (geschätzt; gegen Norden) verschiedenen Holzpflanzenarten gerechnet werden. In allen anderen Formen (Cerradão, Campo Cerrado etc.) kommen im gleichen Gebiet relativ weniger Holzarten/ha vor. 300-350 Gefäßpflanzenarten/ha sind in den meisten Gebieten die Regel.

Ein Charakteristikum der Flora ist die vergleichsweise hohe Anzahl verschiedenartiger Familien und Gattungen, hingegen eine geringe Anzahl von Arten pro Gattung (Z. B. Holzige: 70 Familien, 242 Gattungen und 600 Arten)

In Bezug auf ihre geographische Verbreitung können folgende Typen unterschieden werden:

- Generelle Savannenarten, die z. T. bis nach Kolumbien, Mexico, Venezuela und den Antillen vorkommen (z.B. *Xylopia aromatica*, *Annona coriacea*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Hancornia speciosa*, *Curatella americana*).
- Generelle Cerradoarten, die fast in allen Cerradogebieten zu finden sind, sporadisch aber auch in benachbarte Vegetationstypen eindringen (*Duguetia furfuracea*, *Kielmeyera coriacea*, *Palicourea rigida*, *Roupala montana*, *Miconia*

albicans, *Casearia silvestris*, *Davilla elliptica*, *Erythroxylum tortuosum*).

- Kleinräumig verbreitete Cerradoarten sind ein häufiger Arealtypus (*Jacaranda oxiphylla*, *Jacaranda decurrens*, *Annona monticola*, *Annona pygmaea*, *Virola sessilis*, *Qualea cordata*, *Callisthene major*, *Cardiopetalum calophyllum*).

Die meisten Arten sind Endemiten des Cerrado, hingegen sind nur wenige Gattungen endemisch oder phytogeographisch isoliert (z. B. *Salvertia*, *Pamphilia*, *Kielmeyera*). Interessanterweise sind die meisten Gattungen im Cerrado auch charakteristisch für die Regenwälder der Ostküste (193 genera) bzw. des Amazonaswaldes (187 genera), hingegen sind nur 30 Gattungen für Trocken- und Halbtrockenwälder typisch. Auch diese Daten zeigen die geringe Beziehung des Cerrados mit echten xeromorphen Vegetationstypen. Die häufigsten und wichtigsten Familien der Cerrados sind: *Leguminosae* (incl. *Minosaceae*, *Fabaceae*, *Caesalpinaceae*): 46 Gattungen; *Rubiaceae*: 15; *Apocynaceae*: 10; *Palmae*: 8; *Bignoniaceae*: 7; *Anacardiaceae*: 6; *Myrtaceae*: 5; *Loranthaceae*: 5; *Malpighiaceae*: 5; *Annonaceae*: 5; *Vochysiaceae*: 4.

Jedoch müssen die am stärksten vertretenen Familien nicht unbedingt vegetationsdominant sein. So z. B. ergab eine Analyse in São Paulo (SILBERBAUER-GOTTSBERGER & EITEN 1987) folgende 10 wichtigsten Arten für einen Cerrado (errechnet aus ihrer Frequenz, Basalfläche u. a.): *Erythroxylum suberosum* (*Erythroxylaceae*), *Styrax ferruginea* (*Styracaceae*), *Qualea grandiflora* (*Vochysiaceae*), *Byrsonima coccolobifolia* (*Malpighiaceae*), *Ouratea spectabilis* (*Ochnaceae*), *Sclerolobium aureum* (*Leguminosae*), *Tabebuia ochracea* (*Bignoniaceae*), *Stryphnodendron adstringens* (*Leguminosae*), *Myrcia lasiantha*, *Eugenia aurata* (beide *Myrtaceae*).

Bei starker Störung kommen bestimmte Cerrado-Arten besonders reichhaltig auf bzw. überleben am leichtesten wie z. B. die baumförmige Composite *Piptocarpha rotundifolia*, das ruderal- holzige Nachtschattengewächs *Solanum lycocarpum* oder der Schmetterlingsblütler *Acosmium subelegans* u. a. Vollständig abgeholzte Flächen können als ehemaliger Cerrado erkannt werden, da dort der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) nicht gedeiht, auf ehemaligen Waldböden hingegen dichte Bestände bildet.

Der Cerrado hat eine recht artenreiche Wirbeltierfauna, die jedoch nicht unbedingt für den Cerrado typisch ist. Die meisten vorkommenden Arten sind auch in anderen Savannentypen und Wäldern heimisch. Durch unkontrollierte jahrelange Jagd sind heute die meisten Großtiere aus den Cerrados verschwunden.

An Vögeln sind etwa 350 Arten bekannt, die wichtige Fruchtverbreiter für kleine und mittelgroße Diasporen darstellen. Auffallend sind vor allem die großen Laufvögel Nandu oder Ema (*Rhea americana*), die 1,3 m Höhe erreichen können.

Säugetiere dringen z. T. von umliegenden Wäldern ein, oder sind mehr oder weniger stetig im Cerradogebiet, wie etwa Nagetiere (*Cuniculus paca*), Waldschweine (*Pecari* sp.) oder der Jaguar. An Affen sind etwa *Callithrix penicillata jordani* oder *Alouatta caraya*, an Rotwild *Mazama* sp. oder *Blastocercus* sp. vorhanden. Wildhunde (*Cerdocyon thous*, *Chrysocyon brachyurus*) fressen nicht nur Beutetiere sondern auch Früchte wie z. B. die von *Solanum*- Arten. Gürteltiere haben häufig ihre Bauten in Cerradogebieten. Alle tragen obligatorisch oder fakultativ zur Fruchtverbreitung, besonders von großen Diasporen (z. B. *Annona crassiflora*) bei.

Reptilien sind im Vergleich zu Regenwäldern unterrepräsentiert; erwähnenswert ist der weit verbreitete *Iguana iguana*, eine pflanzenfressende Echse von beachtlichen Dimensionen.

Abb. 156

Überblick über die Campos Rupestres bei Diamantina/ Brasilien. Felsige Hochplateaus wechseln mit schroffen Gebirgen ab.

Die botanische Entdeckung der Campos Rupestres ist eng mit dem wirtschaftlichen Aufschwung der Zentralregion von Minas Gerais gekoppelt. Im Gebiet von Ouro Preto bis hin nach dem nördlich liegenden Städtchen Diamantina (ca. 250 km Luftlinie) dehnen sich die Gebirgslandschaften der Serra do Espinhaço und Serra do Cipó aus, in denen vor allem im 18. Jh. Gold, Silber und Diamanten gefunden wurden und die ein Hauptverbreitungsgebiet der Campos Rupestres sind. Heute werden jedoch nur mehr Amethyste,

CAMPOS RUPESTRES — BLÜTENPRACHT IN DEN BERGEN

Topase und andere Halbedelsteine gewerbsmäßig geschürft. Erst die Erschließung der Region durch den Bergbau ermöglichte die spätere botanische Erforschung Anfang des 19. Jh. Neben den Sammlungen und Arbeiten von MARTIUS, POHL, SELLOW und GARDNER ist besonders die Reisebeschreibung von SAINT-HILAIRE (1833) hervorzuheben. Trotz der langen Forschungsgeschichte existieren heute noch unbergangene oder botanisch kaum bekannte Bergmassive. Neuerdings ist besonders die Universität von São Paulo und der



Abb. 157

Dichter Bewuchs in Campos Rupestres der Serra do Cipó in der Nähe von Belo Horizonte. Im Vordergrund sind anstehende Felsplatten zu sehen.

Botanische Garten Kew mit der weiteren Erforschung beschäftigt. Der Minendistrikt besteht aus einer unwegsamen und schroffen Bergwelt, die selten unter 900m Seehöhe geht und Höhen bis über 2000m erreicht. Uralte erloschene Vulkankegel, Tafelberge und tief eingeschnittene Erosionsrinnen kennzeichnen diese kristalline Masse, in der mächtige Eisenerzvorkommen jeden Kompaß zum Rotieren bringen. Flächenweise ist die rotbraune, sandige Erde dicht mit Bergkristallen durchsetzt, die beachtliche Größen erreichen.

Zwischen dem immer wieder anstehenden Fels, auf weißen Sandböden, roten Latosolen und in aufgeschlemmten Senken mit ausgebleichten oder anmoorigen Böden dehnen sich die Campos Rupestres aus, die hier ihren typischen und bekanntesten Vorkommen haben, jedoch auch in Hochlagen etwa in Goiás und Bahia zu finden sind (Abb. 156-169). In Bach- und Erosionsschluchten ziehen sich schmale Galeriewälder dahin, entlang von Flüssen können sich weiträumige flußbegleitende Wälder ausdehnen, von denen man noch wenig weiß. Das



Abb. 158.

Vulkanisches Gestein mit Blasenbildung. Vor allem in den Ritzen gedeihen zahlreiche Arten der Campos Rupestres.



Pflanzen aus den Campos Rupestres

Abb. 159

Roupala cf. montana (Proteaceae) ist ein Zwergstrauch der offenen Lagen.

Abb. 161

Die Blätter vieler Wolfsmilchgewächse (hier eine Verwandte des Manioks) sind dekorativ blau bereift.



Abb. 160

Großblättrige Drosera-Arten, verwandt mit unserem heimischen Sonnentau gedeihen in anmoorigen Tälchen.

Abb. 162

Besonders die Vertreter der Eriocaulaceae weisen in den Campos Rupestres eine enorme Mannigfaltigkeit aus.



Abb. 163

Eine Vellozia-Art ist auf die feuchten Lücken in Felsbändern spezialisiert.

Klima ist ausgesprochen saisonal mit heißen feuchten Sommern und kalten trockenen Wintern mit Temperaturen nahe dem Nullpunkt. Besonders drastisch sind die tageszeitlichen Temperaturschwankungen bis zu 25° C. Scharfe Winde und die plötzlichen, gußartigen Regenfälle erodieren permanent den wenig geschützten Boden und die Pflanzenwelt kann sich oft nur in Felsritzen, geschützten Nischen oder flachen Muldenlagen halten. Campos Rupestres sind eine auffallende und exotische Welt für sich, wenngleich sie auch in mancher Hinsicht mit den Campos Cerrados verwandt sind, so etwa durch

floristische Gemeinsamkeiten und den bisweiligen Brand. Einige besondere Charakteristika dieses offenen Gras, Busch- und Baumlandes unterscheiden sich jedoch deutlich von allen anderen Campos — und Savannenformen. Die Böden sind flachgründig und die unterirdischen Organe der Pflanzen werden nur wenig ausgebildet. Rosettenpflanzen sind häufig, ebenso Epiphyten (Epilithen) und Sukkulente. Bäume und Sträucher tragen ihre kleinen und steifen Blätter oft regelmäßig zu der Form einer Säule angeordnet, ein Merkmal das in vielen verschiedenen Familien ausgeprägt wurde (Abb. 164-165).



Die Wuchsformen vieler Familien sind in den Campos Rupestros ähnlich ausgebildet. Häufig ist die säulchenförmige Anordnung von kleinen, steifen Blättern.

Abb. 164

***Mespilodaphne* sp. (Lauraceae), ein weitverzweigter Strauch.**

Im offenen Gelände lassen sich strukturell verschiedenartige Pflanzengemeinschaften erkennen. Etwa bilden sich an Abhängen, die mit freiliegenden Felsplatten bedeckt sind, dichte Gebüsche von breitblättrigen Dikotylen, die in den dazwischen liegenden Rinnsalen wurzeln, auf den Felsplatten dominieren dann Sukkulente, Bromelien oder Klettersträucher, die hier aufliegen. In flachen zerklüfteten Hängen beschränken sich die Zwergsträucher auf Positionen in geschützten Tälchen, die mit Schwemmsand angefüllt sind. In den Felsklippen wurzeln Velloziden, Bromelien und Kakteen. Große flache Felsplatten werden von den Ausläufern der *Eriocaulaceae* überzogen, an offenen Bachrändern herrschen Wiesen mit dichten Beständen der auffälligen *Dichromena* (*Cyperaceae*) und der gelbblühenden *Xyris* vor. In etwas tiefergründigeren geschützten Muldenlagen kommen zahlreiche Zwergsträucher mit kleinen Xylopodien zusammen, auf stauassen Schlemmböden finden sich zwischen Gräsern Gruppen der glockenblumigen *Jacaranda racemosa*.

Insgesamt kommen in den Campos Rupestres geschätzte 2000-3000 Arten vor, die zum größten Teil endemisch sind oder deren Verbreitung sogar nur auf einzelne Bergstöcke beschränkt ist. Hingegen haben die Pflanzen der eingesprengten Galeriewälder durchwegs eine weitere Verbreitung und kommen zumeist im gesamten zentralbrasilianischen Schild vor.

Charakterpflanzen der Campos Rupestres sind vor allem die fast ausschließlich hier vorkommenden *Velloziaceae*, eine Monokotylenfamilie mit holzigen Stämmen, die von Zwergsträuchern bis zu Bäumchen sämtliche Formen ausbilden können und mit mehr als 50 Arten vertreten sind (Abb. 163, 166). Ihre häufig blauen oder violetten Blüten sind groß und erinnern an Kuhschellen. Niedrige Massenbestände können den Eindruck von alpinen Matten erwecken, großwüchsige Arten bestechen durch ihren gabeligen Wuchs und die endständigen Blattrosetten.

Ebenso auffallend sind die eigenartigen *Eriocaulaceae* (ca. 80 Arten) mit bodenständige Rosetten und Blütenständen in verschiedenartigen Kugel- und Kopfformen (Abb. 162, vgl. auch Abb. 146). Sie werden in großen Mengen z. T. illegal für Trockensträuße und Blumengebinde exportiert, obwohl sie in

Abb. 165

Eine *Melastomataceae*, die meist einstämmig wächst.

ihrem Bestand gefährdet sind und noch mitten in der Erforschung stecken. So z. B. wurde in einer Lastwagenladung, die solche *Eriocaulaceae* für den Export enthielt, von einer brasilianischen Spezialistin etwa ein Dutzend noch unbekannter Arten entdeckt!

Weiters kommen bei den Monokotylen noch die vielen Bodenbromelien (40 Arten), die *Xyridaceae* (40 Arten) die Gräser (130 Arten) und die Sauergräser (*Cyperaceae*, 30 Arten) vor, die alle auffällige exotische Ausbildungen aufweisen. Insgesamt entsteht der Eindruck, daß die Monokotylen im krautigen und im holzigen Bereich die Vegetation dominieren,



Abb. 166

Ein Vertreter der Familie der Velloziaceae.



Abb. 167

Das Aronstabgewächs Montrichardia sp. bildet kurze Stämme mit einem endständigen Blattschopf aus. Es ist in den Sumpfbereichen bei Galeriewäldern häufig.



Abb. 168

Ein Campo Rupestre auf einem Bergplateau im Inneren von Bahia (Morro do Chapeu) mit zahlreichen Kakteen, Bromelien, Bodenorchideen und rot blühenden Hundsgiftgewächsen.

wenngleich auch eine entsprechende Anzahl dikotyle Vertreter zu finden ist.

Besonders untersuchenswert wäre in den Campos Rupestres die Bildung von Kleinstgesellschaften, die immer wieder ähnlich und regelmäßig auftreten. So kommen manche Philodendron- und Kakteen-Arten gemeinsam in ganz bestimmten Positionen in Felsnischen vor; kleinwüchsige *Clitoria*-Arten besiedeln hauptsächlich flache Sandanwehungen, manche Vellozien finden sich nur in senkrechten

Felsspalten und die großblättrigen *Drosera*-Arten kommen entlang von permanenten kleinen Rinnsalen vor, begleitet von dichten *Xyris*-Beständen. Ebenso wären die ökophologischen Anpassungen der Pflanzen an die widrigen klimatischen und edaphischen Bedingungen von Interesse. Warum hier etwa der regelmäßige Kandelaberwuchs der Bäumchen auftritt, wie die seltsame Blattstellung der Sträucher zu erklären ist und warum derart viele Blätter blau bereift sind.



Abb. 169.

Unterschiedliche Campos-Formationen in der Chapada dos Veadeiros im Nordosten von Brasília.



Unter Galeriewäldern versteht man Waldstreifen, die entlang von Bächen oder Flüssen inmitten von offenen Savannen oder savannenartigen Vegetationstypen wachsen (Abb. 183). Die Bäume stehen mit den Wurzeln direkt im oder nahe beim Wasser und sind zur Gänze auf dessen Versorgung angewiesen. Strukturell und floristisch unterschiedlich sind dann flußbegleitende Wälder, die zwar auch im Savannengebiet vorkommen, aber Grundwasserversorgung haben und dadurch Breiten von mehreren hundert Metern haben können.

Galeriewälder hingegen sind natürlicherweise nur wenige bis zu etwa fünfzig Meter breit und auch in ihrer Längenausdehnung beschränkt. Ringsherum breitet sich zumeist ein schmales Sumpfbereich mit Gräsern aus, das erst nach und nach in die Savanne übergeht.

Besonders beeindruckend sind die Galeriewälder, die sich in Zentralbrasilien in den verschiedenen Camposformationen finden (Abb. 185). Sie sind kleine in die Landschaft eingesprenzte Einheiten, Miniaturwelten für sich und von der Umgebung gänzlich abgeschieden. Trotzdem sind sie von Sao Paulo im Süden bis hin nach Minas Gerais, Goiás und Bahia im Norden strukturell und zum Teil auch floristisch ähnlich. Der Boden kann von weißem Sand bis hin zu Latosolen verschiedenartig ausgebildet sein, stets ist jedoch das reichlich vorhandene Wasser der wichtigste ökologische Faktor. Kleinklimatisch herrscht in den dicht geschlossenen Waldbeständen Regenwaldklima, das durch den uneingeschränkten Was-

GALERIEWÄLDER

servorrat lokal gegen die trockenen Umfelder abgepuffert wird.

Die einzelnen Galeriewälder sind durchaus nicht miteinander verbunden. Sie bilden kleine isolierte Mosaikflecken im sehr unterschiedlichen Camposgebiet. Die kleinsten bilden nur Flecken von 200 Quadratmetern, haben jedoch eine intakte und gleichmäßig ausgebildete Waldstruktur. Hier sind Epiphyten, Krautige und Lianen häufig. Beeindruckend ist vor allem, daß sich hier Arten mit einer Individuenzahl von zehn oder zwanzig Stück erhalten können. In vielen Fällen handelt es sich um Lokalendemiten, die sonst nirgends zu finden sind. Zum einen können diese Flecken als Reliktvorkommen gedeutet werden, zum anderen ist hier inmitten der trockenen Gebiete eine gewaltige genetische Reserve zur Bildung artenreicher Regenwälder vorhanden. Möglicherweise warten hier all die Arten, die vor Jahrmillionen die geschlossenen Wälder besiedelt haben, die ganz Südamerika bedeckten. Die winzigen Flecken sind sozusagen die Vorratskammer der Evolution und warten lediglich darauf, sich wieder ausbreiten zu können.

Einzelne Arten sind jedoch eindeutig mit der Flora der Küstengebirge verbunden andere kommen aus dem Amazonas. Natürlich sind auch hier die Ubiquisten vorhanden, Pflanzen, die sich überall ansiedeln wo es für sie angenehm ist und die damit fast allgegenwärtig sind. Insgesamt ist jedoch der Wissensstand über die Galeriewälder zu gering, um eine definitive Interpretation geben zu können.

In Nordosten Brasiliens dehnt sich eine der trockensten Landschaften des Kontinents aus, die lokal als das Trockenheits-Polygon bezeichnet wird (Abb. 170-181). Im Westen ist es etwa durch den 44sten Längengrad begrenzt, im Osten und Norden durch die feuchten Küstengebiete und im Süden ist es etwa im Gebiet des südlichen Bundesstaates Bahia zu Ende. In zentra-

CAATINGA, AGRESTE — DIE TROCKENRÄUME IN NORDOSTBRASIL IEN

len Regionen regnet es oft jahrelang kaum, nirgends aber übersteigt der Niederschlag 800mm im Jahr. Dies und die hohen Temperaturen (Monatsmittel bis zu 32° C) mit starken Tag/Nachtschwankungen bilden eine schlechte Ausgangslage für den Pflanzenwuchs. Hinzu kommt, daß die wenigen Niederschläge dann oft wolkenbruchartig in kurzen Zeiträumen niedergehen und



Abb. 169. Unterschiedliche Campos-Formationen in der Chapada dos Veadeiros im Nordosten von Brasília.

Abb. 171

Weniger stark degradierter Caatinga-Dornbusch in Pernambuco. Im Vordergrund der häufige Xiquexique-Kaktus (*Pilocereus gounellei*).



Abb. 172

Blick in einen primären Caa-tinga-Wald auf etwa 1000m Seehöhe. Das Laub ist teilweise eingetrocknet bzw. in Trockenruhe. Die Stämme sind auffallend weiß. Große Bodenbromelien und Flaschenbäume sind in dem Gebiet häufig.





Abb. 173
*Ein Kalkrücken mit einem Rest weitgehend ungestörten Caatinga-Waldes. Der strau-
chig-baumförmige Pflanzenbewuchs wird durch Säulen-
kakteen unterbrochen.*

Abb. 174

Opuntia brasiliensis wird mehrere Meter hoch und imitiert in ihrem Wuchs einen Kronenbaum. Sie ist in niedrigen Caatinga- Wäldern zu Hause und dort in der obersten Kronenschicht zu finden.



Pflanzen aus der Caatinga in Nordostbrasilien

Abb. 175 Zahlreiche Arten aus der Gattung *Melocactus* besiedeln den Boden oder felsigen Untergrund. Hier Vertreter der *Melocactus violaceus*-Gruppe.

Abb. 176 *Clitoria* sp. aus der Gruppe der Schmetterlingsblütler ist ein Winder im lichten Gebüsch.

die vormalige Dürrelandschaft in einen überschwemmten Sumpf verwandeln. Insgesamt wird das Trockengebiet bzw. dessen Vegetation als "Caatinga" bezeichnet, was in der Sprache der Tupi-Indianer je nach Übersetzung offener Wald bzw. weißer Wald bedeutet. Weitere Bezeichnungen des Gebietes bzw. der Vegetation sind Agreste, Carrasco, Grameal und Veredas, alles Namen, die recht beliebig verwendet werden. Am ehesten hat sich noch der Terminus Caatinga durchgesetzt, der jedoch nichts mit den offenen Weißsandsavannen Amazoniens zu tun hat, die bisweilen ebenfalls "Caatinga" genannt werden.



Abb. 177 *Erithrina* sp. (Caesalpinaceae) bildet große graustämmige Bäume mit zahlreichen Dornen aus. Sie blüht in laublosem Zustand.

Abb. 178 *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) ist eine in der Neotropis weit verbreitete Liane, die besonders an trockenen Standorten gut gedeiht.

Die gesamte Caatinga, die ein recht unwegsames, z. T. gebirgisches Hoch- und Hügelland bedeckt, bestand ursprünglich aus einem dichten Dornbusch und Trockenwaldgebiet. Hier war das Vorkommen des sogenannten Brasilholzes, einer baumförmigen Leguminose (*Caesalpinia echinata*), deren dunkel rot-violettes Holz hart, schwer und unverrottbar ist. Auf seine Bezeichnung (Pau Brasil) ist angeblich der Name Brasilien zurückzuführen. Schon in frühen Phasen der holländischen Kolonisierung von Pernambuco wurde mit dem Holz schwunghafter Handel getrieben und diese Art nach und nach ausgerottet. Heute gibt es nur mehr minimale Bestände. Durch



Abb. 179

Die Kapsel Frucht von *Aspidosperma* sp. ist geöffnet, die Flugsamen ausgestreut und der Baum beginnt frisch zu treiben. Dieses Hundsgiftgewächs ist eine Charakterbaum vieler Caatingas. Photo: M. WAHA.

die ausgedehnten Schlägerungen und nachfolgenden Brand wurde der Großteil der Caatinga zerstört und ist, durch die ungünstigen klimatischen Verhältnisse nur sehr unvollständig nachgewachsen, da die Vegetation zwar hochgradig an Trockenheit, nicht aber an Brände angepaßt ist (Abb. 170 — 171).

Im Laufe der Holzgewinnung begann man auch die Caatinga zu besiedeln, da viele Böden fruchtbar sind und bei entsprechendem Niederschlag gute Ernten bringen. Zumeist wurde jedoch Viehzucht betrieben, da eine extensive Nutzung des Landes lohnender schien und eine Herde Vieh leichter über

die Trockenzeit zu bringen war, als eine Pflanzung. Allerdings war zur Erhaltung eines einzigen Stücks Rind mehr als 10 ha Land notwendig! Auch zogen sich die "outlaws" traditionellerweise in die recht undurchdringliche Wildnis zurück, die den schwierigen Dienst des Viehtreibens übernahmen. Aus ihnen entstanden auch Banden, die zum Teil gefürchtet und zum Teil verehrt in ihrem Kampf gegen die Polizei und das Militär einen Robin Hood ähnlichen Charakter hatten. Heute noch werden sie in Liedern und Geschichten lebendig gehalten. Auch die sozial ärmsten Bewohner Brasiliens sind und waren in der Caatinga zu finden.



Die Flora der Trockengebiete ist recht unvollständig bekannt, eine Artenzahl kann nicht einmal geschätzt werden (Abb. 175-179). Sie soll nur sehr bedingt mit den anschließenden Vegetationstypen verwandt sein. Die größte Ähnlichkeit vermutet man mit den weit entfernten Formationen des Gran Chaco im Norden Argentinens.

Die wichtigsten Pflanzenfamilien der Caatinga sind die Leguminosen (*Caesalpiniaceae*), die *Bombacaceae*, die Kakteen und die Wolfsmilchgewächse (*Euphorbiaceae*).

Zu den häufigsten Lebensformen gehören laubabwerfende dornige Bäume, Sträucher und Lianen, Sukkulente, Zwiebelpflanzen und Einjährige. Fast gänzlich fehlen hingegen Gräser, Grasartige und nicht sukkulente Kräuter.

Ein ursprünglicher Caatinga-Wald, den es heute nur mehr selten zu sehen gibt, ist als lichtreicher und dichter Trockenwald vorzustellen, der ohne weiteres 10m Höhe erreicht und in Einzelfällen Bäume bis zu 30m aufweist (Abb. 172-173). In der Trockenzeit ist er zum Großteil laublos oder das Laub hängt scheinbar verwelkt in Trockenruhe an den Ästen. Stämme, Äste und das dichte Lianengewirr sind mit Dornen bewehrt, die wenigen Kräuter haben Brennhaare (*Cnidoscolus*). Einzelne Arten sind Flaschenbäume mit bauchartigen Stämmen zur Wasserspeicherung (*Bombacaceae*), stellenweise kommen hochstämmige Palmen vor (*Syagrus*). Die abrupte, massenhafte Blüte der Bäume wird durch Regen ausgelöst und erfolgt bei vielen Arten im laublosen Zustand. Besonders in Lichtungen aber auch im Gebüsch stehen Säulen- und Blattkakteen, aber auch große Sukkulente aus der Familie der Wolfsmilchgewächse (*Euphorbia*) mit giftigem Milchsaft.

Am laubbedeckten Boden finden sich Kugelkakteen (*Melocactus*, Abb. 175) und große stachelige Bodenbromelien. Nur bei längerem Regen keimen zahlreiche Einjährige, die ihre Entwicklung von der Keimung bis zum reifen Samen in nur wenigen Wochen durchführen können. Auch Zwiebelpflanzen treiben aus. Die Äste der Bäume, aber auch Kakteen sind mit Flechten und Tillandsien bedeckt. Ein Durchdringen des Waldes ist nur bedingt möglich.

An schrofferen Stellen, wie z. B. Kalkklippen oder zerklüfteten Bergstöcken dominieren dann Sukkulente, Epilithen (z. B. *Phi-*

lodendron) und nur wenige Holzpflanzen können aufkommen. Ebenso sind Ränder von den meist ausgetrockneten Bachbetten mit freigewaschenen Felsplatten und grobem Geröll vorzugsweise von Kakteen und niedrigen Dornsträuchern besetzt.

Inmitten der Caatinga erheben sich zahlreiche Tafelberge, die bei entsprechender Höhe in den Genuß von Steigungsregen kommen (Abb. 180-181). Auf diesen Plateaus entfaltet sich dann ein völlig kontrastierender artenreicher Regenwald (Mata do brejo), der pflanzenhistorisch an die Wälder im subtropischen Südbrasilien anzuschließen ist. Die Grenze zwischen dem Kakteen-Dornbusch der Caatinga und dem Brejo (portug. Sumpf) ist oft nur wenige Hundert Meter breit.

Die Caatinga stellt eines der drei Entfaltungszentren (neben den Anden und Mexiko) der Kakteen dar. Besonders bekannt ist der langdornige Xiquexique Kaktus (*Pilocereus gounellei*), daneben können jedoch an einem einzigen kleinen Platz Dutzende verschiedene Arten von Kugel- und Säulenkakteen vorkommen, die bisweilen beachtliche Dimensionen erreichen. An machen Stellen werden wenigstachelige oder kahle Opuntien als Nahrung für das Vieh kultiviert. Die ursprünglichsten Kakteen werden jedoch heute noch in den Küstenregenwäldern Brasiliens gefunden. Sie sind strauchförmig, haben noch vollständig ausgebildete Blätter (die bei anderen Kakteen fehlen) und sind nur mäßig sukkulent. Sie alle gehören zur Gattungsgruppe um *Pereskia*.

Ein beeindruckendes Beispiel der Anpassung an das Klima, aber auch an die Bedingungen der Waldvegetation ist die Kaktsee *Opuntia brasiliensis* (Abb. 174). Sie wächst im Wald und bildet einen aufrechten sukkulenten Stamm aus, der sich nach einigen Metern zu einer Krone verzweigt. Anstelle der Blätter wachsen nun kleine nur wenig sukkulente blattartige Seitensprosse, die in ihrer Gesamtheit den Eindruck einer Laubkrone machen. Die Pflanze imitiert einen Kronenbaum perfekt, besteht aber zur Gänze aus verschiedenartig ausgebildeten fleischigen Sprosseinheiten. Die Ähnlichkeit zu einem Laubbäum geht so weit, daß bei extremer Trockenheit die "Blätter" abgeworfen werden und bei Regen wieder nachtreiben.

Abb. 180

Inmitten der trockenen Caatinga liegen die isolierten Regenwälder (Mata do brejo). Hier ein Blick in den "Brejo dos carvalhos" in Pernambuco.

Photo: M. WAHA.

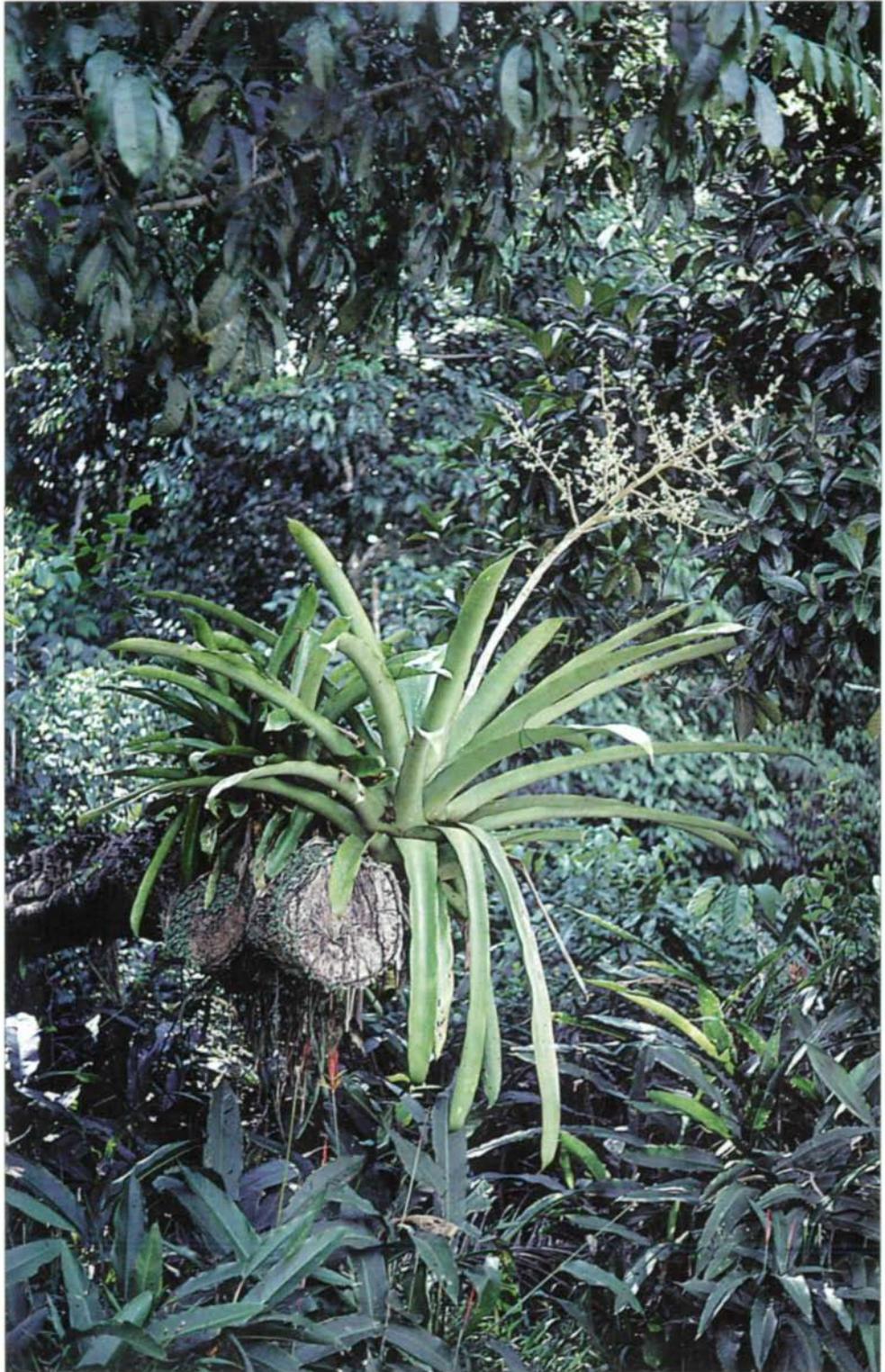


Abb. 181

Inmitten der Küsten- oder der isolierten Inlandsregenwälder erheben sich mächtige Felsformationen, die ausschließlich Sukkulente und epilithische Pflanzen tragen. Die Pflanzenformationen, wie hier in Pernambuco haben oft

Eine weitere Anpassung ist etwa die Trocken- oder Hitzestellung der Blätter, besonders bei Leguminosen. Bei zu hoher Sonneneinstrahlung oder Trockenstreß klappen die Fiederblättchen zueinander und erhöhen den Verdunstungsschutz. Das Aufklappen kann bereits durch den Schatten einer einzigen Wolke ausgelöst werden.

Auffällig ist auch die Trockenstarre bei *Selaginella convoluta*, die jahrelang mit nur 9% Wassergehalt überleben kann und bei Regen sofort wieder ergrünt (Rose von Jericho). Ähnliches

ein bandförmiges Aussehen, auf dem Bild eine Ansammlung von verschiedenen Arten aus den Familien der Bromelien (Tillandsien) und Orchideen.

Photo: M. Waha.

ist für das Laub einiger Bäume zu vermuten, wurde jedoch noch nicht nachgewiesen.

ARAUKARIENWÄLDER —

RELIKTE EINER FERNEN VERGANGENHEIT

Lange vor den Bedecktsamern (Angiospermen, "Blütenpflanzen"), die heute den Großteil der Pflanzendecke ausmachen, gab es bereits Nadelbäume, die vielfach ausgestorben sind. Sie dürften zu ihrer Blütezeit weite Teile der Welt bedeckt haben und wurden erst nach und nach von den Angiospermen ver-



Abb. 182

Die ehemaligen Regionen der Küstenregenwälder in Nordostbrasilien tragen keinen Pflanzenbewuchs mehr. Auch nach Jahrzehnten bleibt nur mehr die erodierte nackte Erde über. Photo: M. Waha.

drängt. Nur in einzelnen Bereichen konnten sie sich dauerhaft halten, wie etwa die Föhrenwälder des mediterranen Bereichs oder die Fichten- und Tannenwälder unserer Alpen. In Südamerika ist ein solches Beispiel die Gattung *Araucaria* (Abb. 184).

Araukarien sind bis zu 30 m hohe Nadelbäume, die steife, blattartige Nadeln besitzen. Die Seitenzweige sind bei erwachsenen Bäumen auf die oberste Spitze beschränkt und stehen im rechten Winkel ab. Die weitere Verzeigung und das Laub konzentrieren sich auf kugelförmige Aggregate die am Ende der Seitenzweige stehen.

In Südbrasilien wächst *Araucaria angustifolia* und im andinen Chile eine weitere Art. Ein drittes Hauptvorkommen im papuasischen und nordostaustralischen Bereich läßt vermuten, daß die Gattung noch vor der Trennung der Kontinente am sogenannten Gondwana-Kontinent eine weite Verbreitung gehabt hat und die heutigen Bestände lediglich Relikte aus dieser Zeit sind.

Die Araukarienwälder bevorzugen in Brasilien kühle und feuchte Höhenlagen in frostfreien bzw. frostarmen Gebieten. Ähnliche ökologische Bedingungen gelten auch für die anderen Arten. Die ehemals geschlossenen Araukarienwaldgebiete



te waren ursprünglich in Südbrasilien vom Norden des Staates Paraná (ca. 24° S) bis nach Rio Grande do Sul (ca. 30° S) in Höhen zwischen 600 und 800m zu finden. Kein Araukarien-vorkommen erreichte direkt die Küste. Isolierte Kleinvorkommen ziehen sich dann bis nach Minas Gerais in den Tropengürtel hinein, zumeist in Höhenlagen von Inlandsgebirgen. Die Populationen reichen dabei von einigen wenigen Exemplaren, die sich an geschützten Stellen halten konnten, bis hin zu massiven viele km² großen Beständen.

Die Araukarien hatten ursprünglich große Bedeutung für die Bevölkerung, nicht nur wegen ihres Holzes. Die großen Zapfen enthalten daumenlange, dicke Samen, die gekocht oder geröstet eine wichtige Nahrungsgrundlage ("castanha") bildeten, heute jedoch nur mehr lokal zum Verkauf angeboten werden. Sie schmecken angenehm nußartig, fast ähnlich wie Edelkastanien und haben einen hohen Fettgehalt.

Mittlerweile sind fast alle natürlichen Araukarienwälder abgeholzt, der Großteil wurde von überdimensionalen Fabriken zu Papier verarbeitet. Da die Araukarie langsam wächst, wird die Wiederaufforstung mit schnellwachsenden *Eukalyptus*- oder *Pinus*-Arten durchgeführt, die bei der Papiererzeugung den gleichen Zweck erfüllen. Dies ist insofern bedauerlich, als Araukarienwälder zu den hervorstechendsten Naturdenkmälern des Kontinents gehören und die Araukarie besonders bei der Besiedelung waldloser Flächen eine wichtige ökologische Position einnimmt. Jungpflanzen kommen erstaunlicherweise besonders leicht in offenen trockenen Lagen auf und sind dadurch häufig Pioniergehölze, in deren Schatten Laubbäume nachwachsen können. Hingegen ist es äußerst schwierig nach einem *Eukalyptus*- oder *Pinus*-Bewuchs den Boden für andere forst-oder landwirtschaftliche Zwecke zu nutzen.

Ein ausgereifter Araukarienwald besteht zumeist aus einer mehr oder weniger geschlossenen obersten Kronenschicht. In vielen Fällen stehen die Araukarien auch vereinzelt, wobei der darunter entwickelte subtropische immergrüne Laubwald nie das oberste Stratum erreicht. Dieser Unterwuchs ist artenreich und enthält gehäuft Vertreter der Lorbeer-, Myrten- und Wolfsmilchgewächse, insgesamt etwa zwanzig häufig vorkommende Pflanzenfamilien. Nach der Meinung einiger

Autoren ist dieses Stadium des überstehenden Araukarienbewuchses und der darunterliegenden Strauch- und Baumschicht lediglich eine Vorstufe zu reinen subtropischen Laubwäldern, in denen Araukarien keinen Platz mehr hätten. Sie würden dann nur mehr auf wenige Außenposten abgedrängt werden. Jedoch sprechen die bei der Besiedelung des Bundesstaates vorhandenen riesigen Araukarienwaldflächen, die zumindest auf 150 000 km² geschätzt werden können, gegen eine solche Deutung.

Besonders sehenswert sind die im Norden der Stadt São Paulo vorkommenden Araukarien von Campos do Jordao, die in 1500m Höhe, in kalt feuchtem Klima dichte Bestände bilden (Abb. 184). Die weitgehend geschützten Wälder bieten vor allem für Europäer ein beliebtes Erholungs- und Ausflugsgebiet.

TEPUÍS — DIE SAGENHAFTEN TAFELBERGE

Im Süden von Venezuela kommen innerhalb eines ausgedehnten Waldgebiets auf etwa 200-500m Höhe zahlreiche Tafelberge vor, die Höhen von 1500 bis zu 3000m erreichen können und Tepuís genannt werden. Es sind dies Reste des Guayanaschields, die nach jahrmillionenlangen Erosionsvorgängen übriggeblieben sind. Im Unterschied zu niedrigeren Tafelbergen, wie sie etwa in Zentralbrasilien häufig sind, fallen die meisten Tepuís nach allen Seiten steil ab und waren lange Zeit für den Menschen unzugänglich. Die Flächen der Tafelberge sind erstaunlich groß und können etliche Hundert Quadratkilometer erreichen.

Bereits früh, am Anfang des 19. Jh. hat man die reiche Pflanzenwelt dieser unzulänglichen Gegend entdeckt. So etwa schreibt SCHOMBURGK (1845): *"So großartig und auch fast durchgängig die Flora Guianas ist, so bieten doch nur wenige Gegenden desselben dem Botaniker eine solch reiche Ausbeute, als jenes Tafelland, von welchem sich der Berg Roraima zu einer Höhe von mehr als 7000 Fuß über das Niveau des Meeres erhebt, von denen die oberen 1500 Fuß eine beinahe senkrechte Sandsteinmasse bilden. In einem Werke, das ich 1841 veröffentlichte, habe ich versucht, den großartigen Eindruck, den diese Berge mit ihren donnernden und schäumen-*

den Wasserfällen auf den Beschauenden ausüben, zu beschreiben....“

Tatsächlich sind aber bis in die jüngste Vergangenheit viele der Tepuís unerforscht geblieben und gerade über diese schwer erreichbaren Tafelberge haben vielfach wissenschaftliche Spekulationen und Legendenbildung eingesetzt. Nach landläufiger Meinung dachte man dort oben eine Pflanzen- und Tierwelt zu finden, die sich reliktiertig erhalten hat. Man hatte Hoffnung ein lebendiges Museum zu finden, konserviert und unverändert seit Jahrmillionen.

Im letzten Jahrzehnt konnten nunmehr mit Hilfe von Hubschraubern alle der etwa 100 Tepuís begangen, besammelt und teilweise erforscht werden. In Hinblick auf lebende Fossilien war man etwas enttäuscht. Man fand zwar eine neue aufsehenerregende und exotische Flora vor, die jedoch alles andere als uralt schien. Keine der Pflanzen und Tiere brachte den spekulativ erhofften Blick in die Vergangenheit. Im Gegenteil, viele der dort vorgefundenen Arten stammen aus sogenannten "modernen" Pflanzenfamilien, scheinen aber doch über längere geologische Zeiträume isoliert geblieben zu sein und sind in vieler Hinsicht hochspezialisiert. Ein

großer Teil der Gattungen und Arten kommt ausschließlich auf den Tepuís vor. So etwa die Compositengattung *Chimanthea*, deren Arten jeweils nur auf einen oder wenige Tafelberge begrenzt sind. Insgesamt hat die Flora der Tepuís nur sehr wenig mit den umliegenden Tieflandwäldern- und Savannen zu tun.

Auf den westlich gelegenen Tafelbergen zeigt sich eine große Vielfalt unterschiedlicher Pflanzengemeinschaften, von offenen Flachmooren bis hin zu Schluchtwäldern. In den östlichen Tafelbergen hingegen ist die Pflanzendecke eher eintönig.

Physiognomisch fallen vor allem offene Busch- und Campostypen auf, die auf jedem Tafelberg ihre eigenen Charakteristika ausbilden und bisweilen lediglich durch einige wenige Straucharten dominiert werden. Trotzdem erinnern viele der vorkommenden offenen Pflanzenformationen, vor allem die der flachen und felsigen Standorte stark an die Campos Rupestres in Zentralbrasilien mit denen sie auch einige Charakterfamilien, die *Velloziaceae*, die *Xyridaceae* und die *Eriocaulaceae* teilen, ebenso wie die oft dichten Bestände von Bodenbromelien. Manche der Tepuís haben auch entfernte Ähnlichkeiten mit den Páramos.

Abb. 183.

Typischer Galeriewald in Zentralbrasilien. Das umgebende Grasland ist natürlichen Ursprungs. Der Galeriewald formiert sich zu einem kleinen, geschlossenen regenwaldähnlichen Vegetationsstück. Die Palme *Mauritia* sp. kommt mit nur etwa sechs Individuen vor.

In allen Gegenden Südamerikas finden sich innerhalb von großräumig ähnlichen Vegetationstypen, kleine Flecken, die schon vom Ansehen her anders und speziell sind. Dies mögen Granitblöcke mit offener Sukkulentevegetation im Küstenregenwald sein oder Kalkstöcke inmitten der sauren Cerradoböden. Kleine Weißsandsavannen in subtropischen Wäldern gehören hier ebenso dazu wie steile Felsen der Campos Rupestres die eine gänzlich andere Kleinepiphytenflora tragen. In Bahia können inmitten von Trockenräumen kleine Felsschluchten von

SPEZIELLE KLEINBIOTOPE

Wäldchen besiedelt sein, im Amazonas haben manche Sandbänke ihre eigene und exotische Flora. Diese Klein- und Kleinstbiotope kommen zu Hunderten wenn nicht zu Tausenden vor, jedoch hat sich bisher noch kaum jemand darum gekümmert. Doch kann es als sicher gelten, daß hier nicht nur viele pflanzliche Spezialitäten warten, sondern auch Einblicke in die Entwicklung der gesamten neotropischen Pflanzenwelt gewonnen werden können. Es gilt möglichst viel davon zu erhalten, die Erkenntnisse liegen im Detail.



Abb. 185 Profilzeichnung eines winzigen Galeriewaldes in den Campos Rupestres bei Ouro Preto/Minas Gerais. Fast alle Bäume stehen mit den Wurzeln im Wasser, außerhalb beginnt sofort die Campos-Vegetation. Die Flora des Wäldchens ist durch einige typische Vertreter wie etwa *Talauma ovata* (Magnoliaceae) oder *Hedyosmum brasiliense* (Chloranthaceae) charakterisiert.

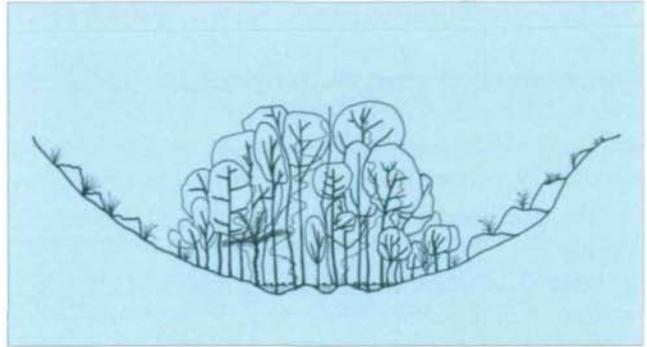


Abb. 184
Araukarienwald bei Campos do Jordão, nahe bei São Paulo.
Auf etwa 1400 m Höhe breiten sich dichte Bestände dieses Nadelbaums aus, der vor allem durch die eigenartige Kronengestaltung auffällt.



Zu den Schlüsselerlebnissen von Pflanzensammlern, Systematikern und Pflanzenliebhabern gehört das Auffinden und die Neubeschreibung einer Pflanzenart, kann er doch hinter den binären Namen der beschriebenen Pflanze seinen eigenen setzen und ist damit untrennbar mit der Bearbeitung dieser Art verbunden (Abb. 186-188, 189).

In vorigen Jahrhunderten tat man sich mit Neuentdeckungen leichter. Einerseits gab es noch genügend gänzlich unbereiste Gebiete, in denen man annehmen konnte, daß fast jedes Gewächs neu für die Wissenschaft war, andererseits war man nicht allzu heikel im Vergeben von neuen Namen und kümmerte sich nur wenig darum, was ein anderer Pflanzensammler vielleicht nur wenige Kilometer entfernt an Arbeit leistete. Auch der Diebstahl von Pflanzen in getrocknetem oder lebendem Zustand war nicht ungewöhnlich. Wer einmal der Sucht des Artenbeschreibens verfallen war, wählte nicht immer die feinsten Mittel um seine persönliche Ausbeute zu vergrößern. Damit wurde zwar tagtäglich der Katalog der Pflanzenarten erweitert, jedoch führte dies dazu, daß manche weitverbreitete Arten oft bis zu zwanzig Mal unter verschiedenen Namen veröffentlicht wurden. Es entstand eine ziemlich chaotische nomenklatorische Situation.

Ein besonders beredtes Beispiel des taxonomischen Raubrittertums ist etwa der Botaniker Rafinesque, der eine Pflanzengattung (die spätere *Jacaranda*) nach sich selbst benennt, ihr aber, offenbar nach Kritik durch Kollegen, im gleichen Jahr 1838 doch noch lieber einen zweiten Namen (*Etorloba*) gibt. Er schreibt *„Eine andere wunderschöne Pflanze, die ich mir selber widme ist die ‚Rafinesquia‘ aus der Neuen Flora 600, ein Name der nicht als gut genug erachtet wurde und so füge ich einen zweiten hinzu (Etorloba), an dem niemand mehr herumkritteln möge.“*

Nach und nach zeigte sich, daß dies nicht der richtige Weg sei und man beschloß sogenannte Nomenklaturregeln aufzustellen, die Gesetzmäßigkeiten vorgaben wann und wie eine Pflanze als neu zu gelten hätte und wann eine Beschreibung gültig sei. Vor allem wurde die Prioritätsregel eingeführt, die besagt, daß die erste richtige Beschreibung einer Art gültig sei

NEUE PFLANZENARTEN — GIBT ES DIE NOCH?

und alle nachkommenden als Synonyme zu gelten hätten. Nicht alle Botaniker kümmerten sich um diese Regeln der Taxonomie, aber zusehends wurde doch

jedem bewußt, daß eine Neubeschreibung nur nach gründlicher Untersuchung der gesamten Artengruppe sinnvoll ist. Dies dämmte die Flut der „neuen Arten“ merklich ein und bedingte auch ein neu eintretendes Spezialistentum. Freilich sind auch die Pflanzenbeschreiber, die auf Biegen oder Brechen neue Arten kreieren, nicht ausgestorben und besonders im Bereich der Sukkulente und tropischen Zierpflanzen werden die Listen der Synonyme immer länger.

Im alltäglichen Wissenschaftsleben ist ein Botaniker jedoch zumeist nur fähig die Systematik von ein oder zwei tropischen Familien wirklich zu beherrschen. Bei deren Bearbeitung kann er immer wieder auf neue Arten stoßen, die dann gut und dauerhaft beschrieben werden. Die größere Arbeit ist es jedoch die Vorgangsweisen der Kollegen früherer Jahrhunderte zu bereinigen. Normalerweise werden dabei mehr Namen unter einer einzigen Pflanzenart zusammengezogen, als neue Namen vergeben.

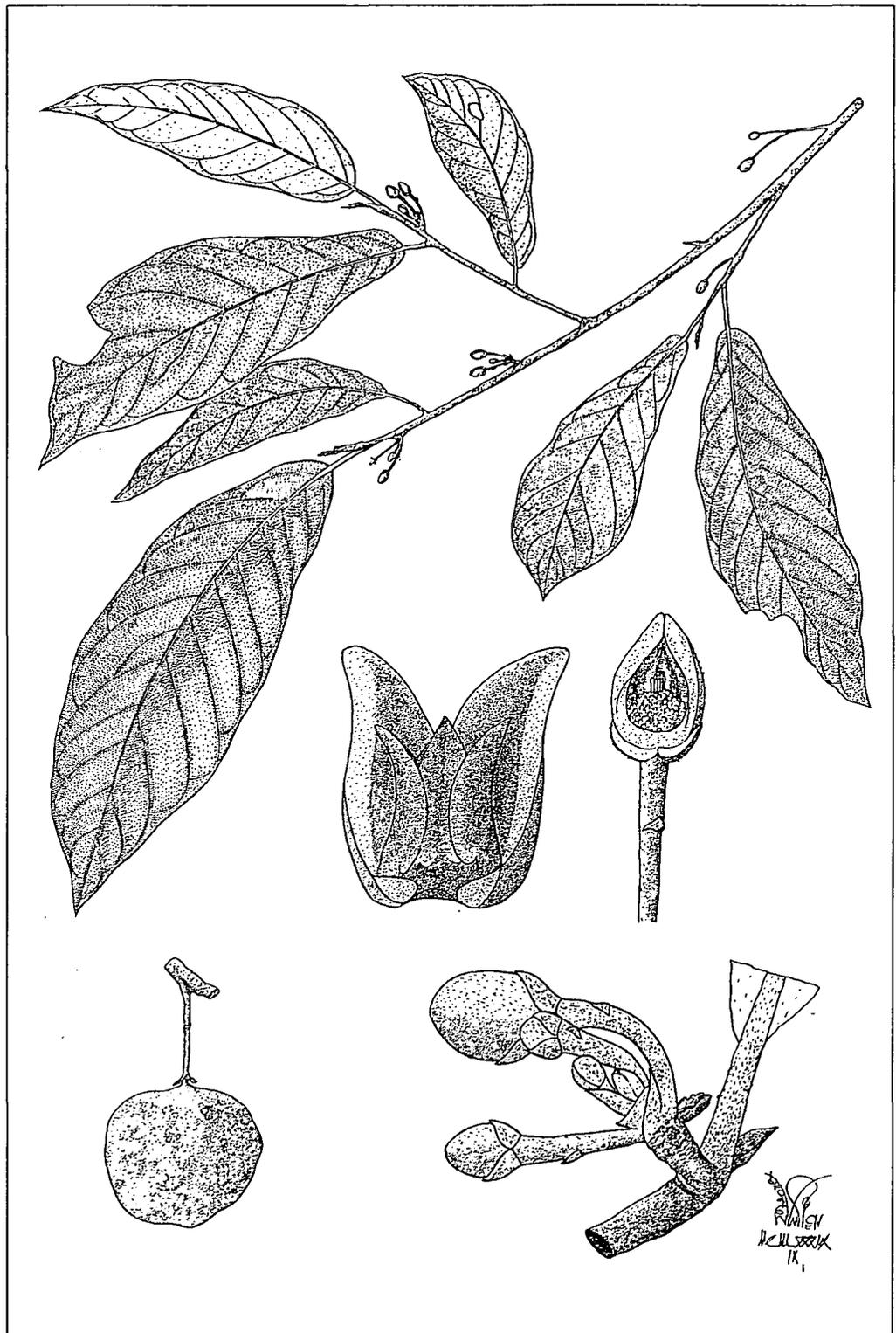
Der Systematiker kann jedoch nur schwer durch ganz Südamerika reisen und seine Pflanzen vor Ort suchen. Selbst wenn er Sammelreisen unternimmt, ist die Chance gering, daß gerade er auf eine neue Art der ihm bekannten Gruppe trifft. Zumeist kann er froh sein wenn er von „seinen“ Pflanzen wenigstens ein Dutzend in freier Wildbahn findet. Der Großteil der für ihn interessanten Pflanzen liegt hingegen getrocknet in Museen als Herbarbögen vor, die von Sammlern mitgebracht wurden. Diese wiederum beherrschen die Namen und die Bestimmung des gesammelten Materials nur bis zur Familien- oder Gattungsebene, selten bis zur Art. Sie können daher nur eine grobe Zuordnung treffen und warten auf einen Spezialisten, der ihnen dann die Details mitteilen kann.

Das bedeutet, daß die Pflanzensammler, die jährlich tausende tropische Pflanzen sammeln, trocknen und dann als Herbarbögen an die Museen und Botanischen Institute schicken, zumeist nur andeutungsweise wissen, was sie da gesammelt haben und kaum in der Lage sind neue Arten zu erkennen. In

Abb. 186

Die hier abgebildete Annona-Art ist noch unbeschrieben. Sie bildet kleine Bäumchen im Unterwuchs des peruanischen Regenwaldes bei Panguana. Ihre Verwandten gehen bis Zentralamazonien, den Guyanas und Südostbrasilien.

Zeichnung F. VEITL.



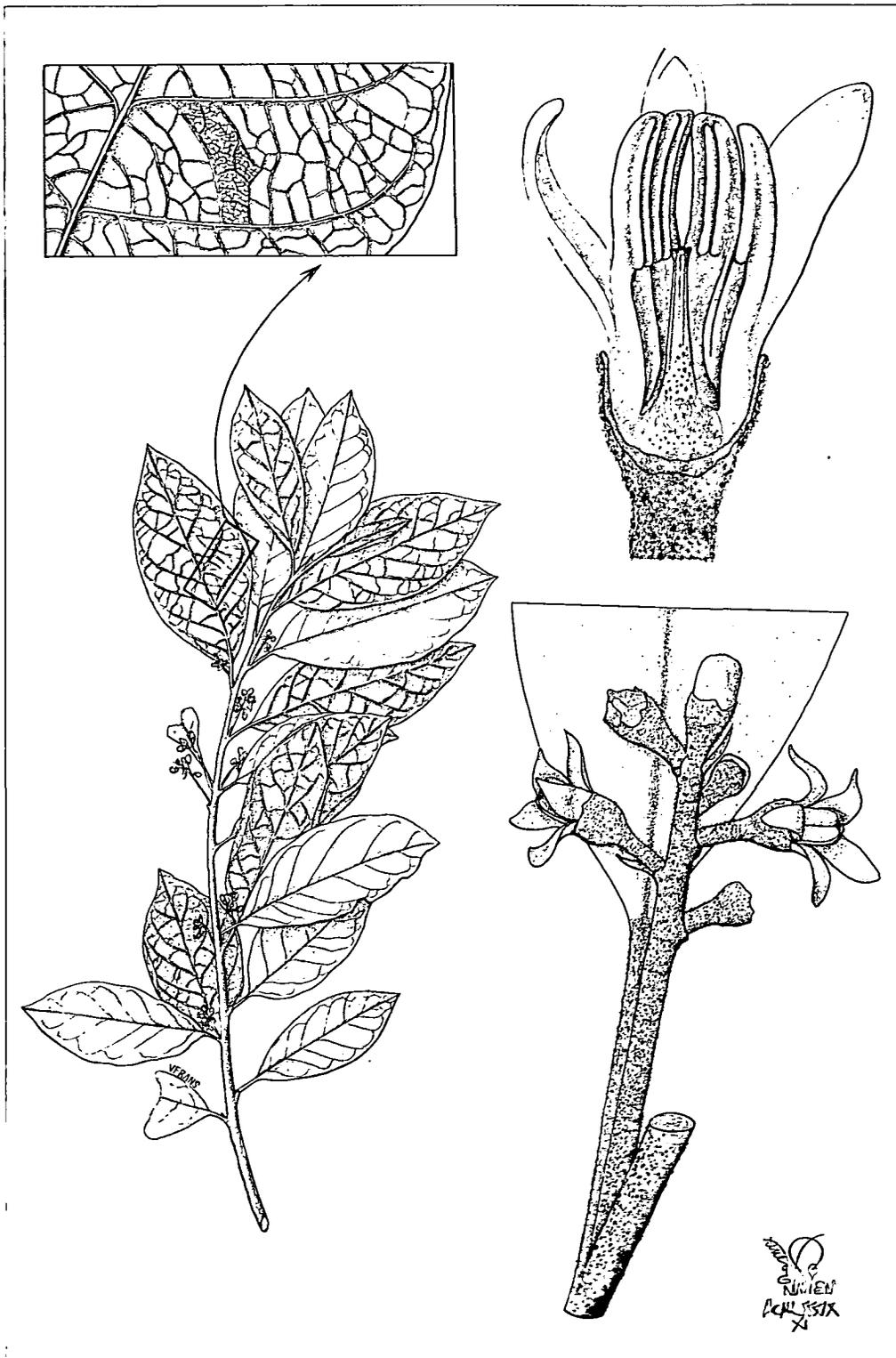
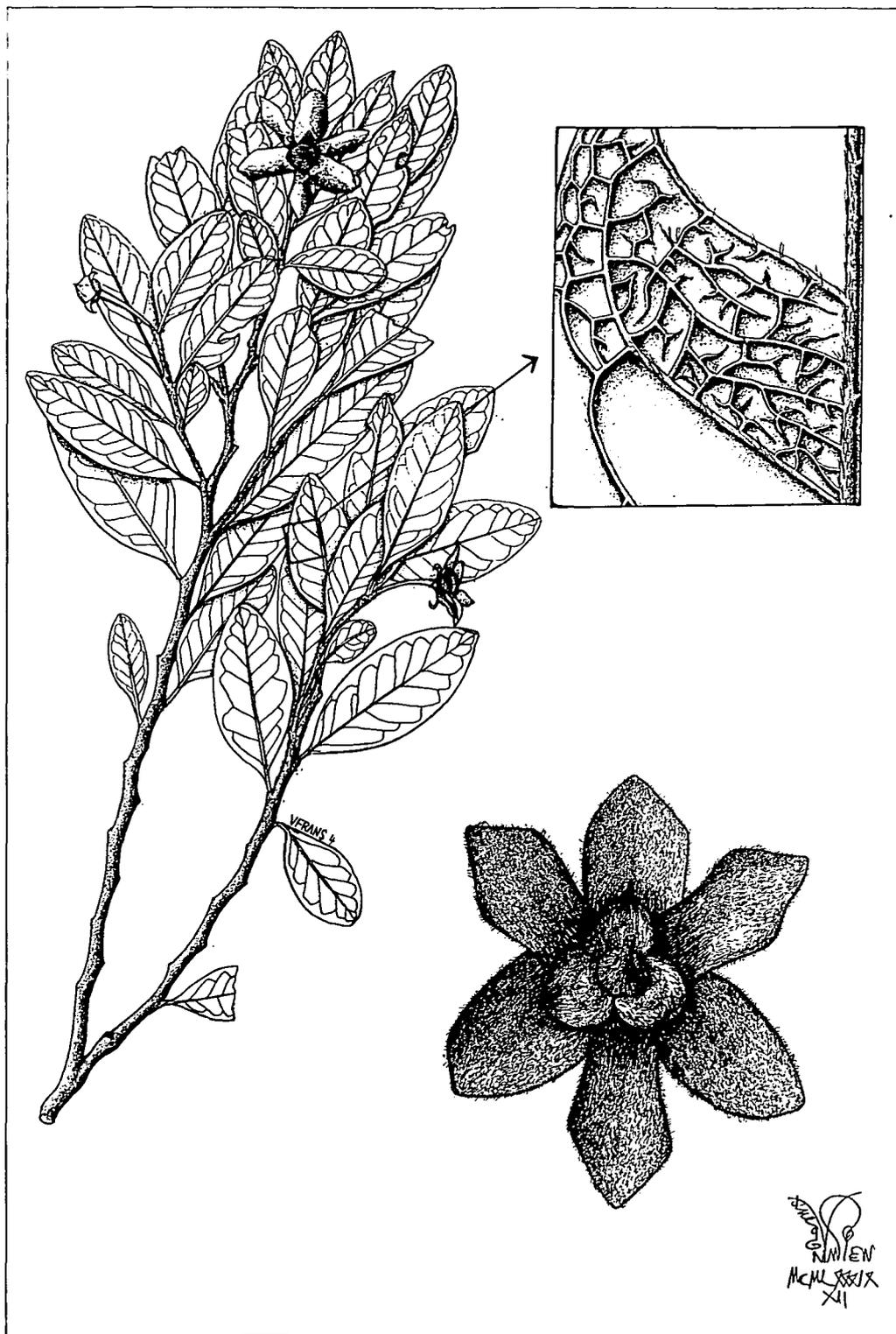


Abb. 187
Pamphilia sirensis (B. Wallnöfer ined.) kommt als kleines Bäumchen in der obersten Stufe des Bergregenwaldes im peruanischen Sira-Gebiet vor und gehört zur Familie der Styracaceae. Interessant ist vor allem die Verbreitung der Gattung. Sie ist ausschließlich im andinen Bereich und in den zentralbrasilianischen Campos zu finden. Zeichnung F. Veitl.

Abb. 188

Guatteria ist eine wenig bekannte Gattung der Annonaceae und umfaßt mehr als 250 Arten. Nur eine einzige ist jedoch bekannt, die endständige Blüten hat (*G. terminalis*). Das hier abgebildete Exemplar unterscheidet sich von dieser in zahlreichen Merkmalen und ist wahrscheinlich als neue Art zu beschreiben. Sie kommt im Siragebirge um die 2000m Höhe vor, eine für die gesamte Familie ungewöhnliche Höhenlage.
Zeichnung F. VEITL.



den Sammlungen häuft sich dann unter einer Familie oder Gattung zusehends Material, von dem niemand weiß was es ist. Häufig gibt es keine Spezialisten für eine Pflanzengruppe, vielfach werden sie nicht konsultiert und auf diese Art kommen mehr und mehr Herbarbögen zusammen, die zwar interessant sein mögen, mit denen aber noch niemand gearbeitet hat.

Kommt es jedoch dann zur systematischen Bearbeitung einer solchen unbetreuten Pflanzengruppe, so geschieht dies in eben diesen Museen oder Instituten und dann zeigt sich, daß hier viele beachtliche Fundstücke lagern und hier werden dann die neuen Arten entdeckt, beschrieben und veröffentlicht, ohne daß der Autor seine neue Art je im Leben gesehen

hat. Fazit des Beispiels ist, daß neue Arten in Museen entdeckt werden, nicht jedoch in der Natur.

Trotz dieser mittlerweile schwierigen Lage und des komplizierten Vorgangs neue Arten zu entdecken, die zugegebenermaßen zu hunderten in den Sammlungen lagern, gibt es auch noch genug Neues in der freien Natur zu finden. Nach statistischen Auswertungen von Sammlungen in geschlossenen Gebieten Südamerikas ist ein Prozentsatz von 1-3% neuer Taxa in einem geschlossen besammelten Gebiet der Neotropis keine Seltenheit. Es lohnt also noch weiter zu forschen, zu sammeln und zu klassifizieren, die neotropische Flora ist noch lange nicht vollständig entdeckt.

Jede Pflanzenart, die wir an ihrem natürlichen Standort treffen, hat eine lange und erlebnisreiche Entstehungs- und Lebensgeschichte hinter sich. Bei entsprechender Analyse ihres ökologischen Verhaltens, ihrer Morphologie und ihrer Verwandtschaft läßt sich bei Berücksichtigung von geologischen und geomorphologischen Umständen ihre Entstehungsgeschichte über Jahrmillionen rekonstruieren. Es liegt auf der Hand, daß solche "Pflanzenschicksale" wie sie von SCHARFETTER genannt wurden, stets spekulativ sind und lediglich als Annäherungen gedeutet werden können. Nichtsdestoweniger schildert ein solches Pflanzenschicksal auch die Geschichte seiner Umgebung, im Fall der für den ganzen Kontinent typischen Gattung *Jacaranda* die Geschichte großer Teile Südamerikas. *Jacaranda* gehört zu der Familie der *Bignoniaceae* und ist ein Gehölz unterschiedlicher Größe, das durch blaue bis purpurfarbene glockig-trichterartig hängende Blüten auffällt, die bis zu sechs Zentimeter Länge erreichen können (Abb. 152, 189). Ihre Blätter sind gegenständig und zumeist gefiedert. Die flachen Früchte gehen mit zwei Kapselhälften auf, die zahlreiche Flugsamen enthalten. Dem Reisenden ist *Jacaranda mimosifolia* aus Parkanlagen in allen tropisch-subtropischen Gebieten gut bekannt, so etwa von Südafrika, den Kanarischen Inseln, dem Mittelmeerraum oder Kalifornien. Dabei ist diese Art ursprünglich auf eine winzige Fläche im Nordwesten von Argentinien beschränkt gewesen. Nur durch ihre Kultivierung ist sie über die gesamte Welt verbreitet worden. Ihr natürliches Vorkommen ist offenbar auf der einen Seite durch die trockenen Hochanden und auf der anderen Seite den Gran Chaco begrenzt gewesen, wodurch sie ökologisch eingekesselt war.

Aus dem Studium der *Jacaranda*-Arten ergibt sich folgende Geschichte. Innerhalb der *Bignoniaceae* dürfte die Gattung etwa in der jüngeren Oberkreide bis zum Alttertiär im Gebiet des heutigen Rio de Janeiro entstanden sein. Einerseits gibt es in Afrika keine Jacaranden, sie ist also rein neotropisch, andererseits waren zu diesem Zeitpunkt die Kontinente bereits ein gutes Stück getrennt, wodurch auch keine Fernverbreitung stattfinden können. Das uralte brasilianische Küstengebirge

DIE GESCHICHTE DER JACARANDA

existierte zu diesem Zeitpunkt bereits und vereinigt eine große Menge von *Jacaranda*-Arten auf engem Gebiet, die alle recht ursprüngliche Merkmale aufweisen. In den ersten Jahrmillionen dürfte

sie die Ostseite der Küstengebirge nicht verlassen haben. Sie beschränkt sich darauf eine Anzahl von Arten auszubilden, die den verschiedenen Höhenstufen und ökologischen Bedingungen angepaßt sind. Die kleine purpurbtütige *J. macrantha* ist Spezialist für offene lichte Bereiche, *J. micrantha* eignet sich als mächtiger Baum für feucht tropische Primärwälder, *J. montana* besiedelt Gipfelpositionen, die tieferen Bergregenwälder bilden das Zuhause für *J. crassifolia*, nahe der Frostgrenze etabliert sich *J. subalpina* und im Strandbereich siedelt *J. obovata*. Zuerst dringt *Jacaranda* dann von ihrem Entstehungsort mit mehreren Arten entlang der Küste nach Norden vor und findet dadurch auch Lücken im Bergmassiv, die ein Durchschlüpfen erlauben. Dadurch haben dann im Eozän die an Wald gebundenen Arten die Chance mit einigen Pionieren nach Norden vorzudringen: Zu dieser Zeit bedeckt eine weitgehend einheitliche Waldschicht den Kontinent und ermöglicht der *Jacaranda* den Amazonas zu erreichen.

Allzu erfolgreich dürfte die Pionierleistung nicht gewesen sein. Nur zwei zu den SO-brasilianischen Arten nahestehende Formen konnten überleben. *J. macrocarpa* etabliert sich in den Wäldern um Iquitos und hat sich verwandtschaftlich isoliert. *J. glabra* ist wie ihre Schwesterart *J. macrantha* aus Rio an sekundäre Vegetation gebunden, bleibt jedoch an den Abhängen der Anden. Zur gleichen Zeit wird auch eine Art nach Süden hin gebildet. Diese *J. puberula* scheitert dann an der Frostgrenze und wird in ihrer Entwicklung aufgehalten. Sie ist für den Unterwuchs der Araukarienwälder typisch.

Hingegen dürften zu diesem Zeitpunkt zwei wichtige Grundsteine zur weiteren Ausbreitung gelegt worden sein. Einerseits entstehen im Norden die ersten Vertreter der abgeleiteten Sektion Monolobos (nur eine Theke / Staubblatt), die mit *J. copaia* heute noch den Charakterbaum des gesamten Amazonastieflandes stellen. Andererseits bildet sich die nahe verwandte, rein amazonische Gattung *Digomphia*, die heute jedoch nur mit drei Arten kleinräumige amazonische Areale besiedelt.

Diese erste und nur mäßig erfolgreiche Ausbreitung der Gattung wird von zwei Faktoren beschleunigt. Einerseits beginnt die Andenerhebung und andererseits werden die ausgedehnten Regenwälder aufgrund eintretender Trockenzeiten durch Savannen und Trockenräume unterbrochen. Die Andenerhebung gibt der neuen Sektion Monolobos die Gelegenheit sich in zahlreiche Arten aufzusplittern. Bereits aus dem Süden gewohnt, sich entlang von Höhen transekten zu differenzieren, geschieht dies innerhalb der Anden von Argentinien bis Venezuela. Nach und nach passen sich die Arten an immer höher steigende Massive an, sodaß sie stellenweise weit über 2000m Seehöhe zu finden sind. Sie alle haben ein einheitliches Aussehen: Hellblaue Blüten und sehr fein doppelt gefiederte Blätter. Sie sind mittlerweile auch aussehensmäßig gänzlich von ihren südostbrasilianischen Verwandten getrennt, lediglich ihr Gattungsmerkmal, ein übergroßes Staminodium (steriles Staubblatt) läßt ihre ursprüngliche Verwandtschaft erkennen. Zu dieser Zeit entsteht auch die bereits charakterisierte *J. mimosifolia*.

Diese neue Sektion kann sich nunmehr explosionsartig ausbreiten. Einzelne Vertreter kommen im Oligozän auf die Westindischen Inseln und machen dort das wechselvolle Verschieben, Untergehen und Auftauchen der Inselwelt mit und haben sich dadurch gänzlich vom Kontinent isoliert. Sie sind vollkommen an die jeweiligen lokalen Gegebenheiten angepaßt, ganz gleich ob es sich um die winzigblättrige *J. cowellii* von den Serpentinböden oder die *J. arborea* aus dem Trockenbusch Cubas handelt.

Am Kontinent hat inzwischen die Trockenheit ein Maximum erreicht und ausgedehnte Savannenareale bedecken die vormaligen Waldflächen. *Jacaranda* beginnt vorsichtig einzelne Arten in die neuen Lebensräume zu schicken. Ökologisch besonders tolerante Arten lassen einzelne Individuen in den Randbereichen der Trockengebiete wachsen, die sich dann nach und nach von der Mutterpopulation abspalten und eigene besonders gut angepaßte Trockenarten bilden. Dieser Vorgang findet mehrmals parallel statt. Heute noch sind die Savannenarten untereinander nur

wenig verwandt, hingegen weisen sie zu den Waldsippem deutliche Verbindungen auf.

Dabei kann die konservative Ursprungssippe aus dem Südosten die besseren Erfolge landen. Fast jede der vielen kleinen Verwandtschaftsgruppen hat einen Vertreter an die geänderten Umstände angepaßt und es sind niedrige Bäume, Sträucher und Zwergsträucher entstanden, die Brand und Hitze, Nährstoffarmut und Schwermetallböden aushalten (Abb. 152). *J. oxyphylla* wird nur mehr einen halben Meter groß, ist jedoch brandangepaßt, *J. paucifoliolata* reduziert ihre Fiederanzahl und ist ebenso klein. Gleichermaßen sind *J. caroba*, *J. ulei* und *J. rufa* als Zwergsträucher den neuen Lebensräumen gewachsen. Der kleinste Vertreter findet sich in den nunmehr entstehenden Campos Rupestres. *J. racemosa* hat nur mehr ein wenige Zentimeter langes Stämmchen, eine basale Blattrosette und einen einzigen schlanken Blütenstand. Aus dem andinen Monolobos-Bereich kommen nur zwei, dafür aber besonders eindrucksvolle Arten in die Campos: *Jacaranda decurrens*, ein Zwergstrauch der Cerrados und *Jacaranda brasiliana* ein Baum des westlichen Zentralbrasilien. Die damals weite Ausdehnung der Trockenräume läßt sich heute noch an dem Areal von *J. jasmnoides* ablesen. Diese ist im wesentlichen im Nordosten Brasiliens in den Caatinga-Gebieten zu Hause und kommt dort recht häufig vor. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet dürfte aber weit in den Süden gereicht haben. Heute noch bedeckt sie auf den mit Trockenvegetation bedeckten Küstenfelsen vor Rio de Janeiro ein winziges Areal, so etwa auch auf dem Zuckerhut, viele Hunderte Kilometer von ihren Verwandten getrennt.

Die heutige Situation von *Jacaranda* läßt vermuten, daß der Artbildungsprozeß noch lange nicht abgeschlossen ist. Kleinstäumig isolierte Populationen in Nordostbrasilien beginnen morphologisch deutlich auseinanderzudriften. Cerradoarten hybridisieren und bilden Formen zwischen den Arten und Waldsippem sind wieder einmal drauf und dran neue Trockenarten auszubilden.

Abb. 189

Jacaranda pulcherrima, eine erst jüngst entdeckte Art aus Südostbrasilien. Sie bildet kleine Bäumchen und kommt im Regenschatten des Küstengebirges vor.



Es gehört ein nicht geringes Maß an Überheblichkeit dazu, zu sagen wir hätten die Pflanzenwelt Südamerikas entdeckt, beschrieben. Natürlich kannten die Ureinwohner ihre Umgebung, hatten sogar Systeme zu ihrer Klassifikation und wußten mehr über die Pflanzen als wir uns je träumen lassen würden. Wer je mit einheimischen Bewohnern Pflanzen gesammelt hat, auch solchen die nicht schreiben und lesen konnten, wird wissen welche ungeheure Wissensschätze überliefert wurden, und bisweilen noch überliefert werden. Freilich orientiert sich die Kenntnis stark an der Nutzbarkeit der Pflanze, das verwendete System ist nicht ganz leicht reproduzierbar und paßt nicht in die Wissenschaft wie sie bei uns betrieben wird. Jedoch wurden ganze Pflanzenfamilien an einfachen Merkmalen erkannt und ein geschulter "Mateiro" (Waldläufer) Brasiliens kann sämtliche Bäume eines Waldes bereits an der Rinde erkennen, während wir selbst mit Blüten und Früchten Schwierigkeiten hätten sie zu klassifizieren.

So wurden etwa *Lauraceae* als Familie klassifiziert und gekannt, da man sie in der Heilkunde brauchte, *Annonaceae* dienten der Schnurzeugung aus der Rinde und wurden entsprechend benannt, bei *Araceae* konnte man den Blütenstand und die Blätter zum Genuß verwenden, sie galten als Gruppe. Palmen sind überhaupt generell nutzbar und die Artunterscheidung der Indios ist oft subtiler als die unserer Systematiker. Aus *Sapotaceae* gewann man den guten Latex zu mancherlei Verwendung, aus *Apocynaceae* den bisweilen giftigen Milchsaft für andere Zwecke. *Malpighiaceae* kannte

JEDE PFLANZE WAR BEKANNT – JEDE PFLANZE LÄSST SICH NÜTZEN

man, weil nur wenige Arten als Fischgift taugten, bei den *Lecythidaceae* unterschied man zwischen den für den Menschen und den nur für Affen nutzbaren Samen. Man kannte

die Fruchtverbreitungsmechanismen, weil man mit Früchten Tiere anlockte, man wußte in welchen Stämmen die besonders fetten Raupen, auf welchen Blättern die besten Heuschrecken zu finden waren.

Das heißt, daß man fast alle Pflanzen kannte und beim Namen nennen konnte, da doch die meisten für die Einwohner brauchbar waren (Abb. 82-86, 93-98, 190). Wir haben nur ganz wenige für unseren Export und täglichen Bedarf weiterkultiviert, das Gros der Nutzpflanzen blieb unbeachtet.

Dies nicht ganz zu unrecht. Denn eine Schnur, aus der Rinde eines Baumes gewonnen, hält nur im feuchten Amazonien und würde bei uns bald zerbröseln, manche Nahrung würde uns kaum schmecken, der Klebstoff aus Harz bei uns nicht standhalten. In manchen Bereichen herrschte jedoch absolute Überlegenheit, wie etwa in der Medizin. Indios kannten schon seit Jahrhunderten die kontrazeptive Wirkung mancher *Dioscorea*-Knollen, bis das Medikament dann von der westlichen Industrie "entdeckt" wurde. Die Produktion des Rohstoffs fand jedoch noch weiterhin auf der Basis der traditionellen Gewinnung aus den Knollen statt, man hatte vorerst nur wenig hinzuzufügen. Die traditionelle Medizin hat hier noch mit mancher Überraschung aufzuwarten. Es gilt nur all dies zu erhalten bevor die Umgebung, das Wissen und die Menschen verschwunden sind.

Abb. 190

Verkaufsstand mit lokal produzierter Medizin pflanzlicher und tierischer Herkunft. Ein Teil der Ware besteht vermutlich aus Zaubermitteln. Caruaru, Pernambuco.

Photo M. Waha



Die "Pflanzenjagd" ist ein fester Begriff in der Systematischen Botanik geworden und ist wahrscheinlich im phytophilien England entstanden, das schon immer ein Zentrum der Pflanzenliebhaber war (vgl. etwa "Plant hunting for Kew"). Dabei ist dort die Grenze zwischen Wissenschaft und gärtnerischer Liebhaberei fließend und ein Großteil der Bevölkerung nimmt am Pflanzenstudium teil. So haben die Engländer besonders viele Pflanzenjäger in die Tropen geschickt, die mit allen ihren Kollegen anderer Länder eines gemeinsam hatten. Solange sie auf Pflanzenjagd waren, waren sie kaum gesellschaftsfähig, eher eine Spezies von wunderlichen Fanatikern, die Dinge sahen, die andere nicht bemerkten, die Objekte suchten, die für viele unverständlich waren. Wie konnte man auch in Begeisterung ausbrechen wenn man nach tagelangen Wanderungen zurückkam und als Ergebnis ein Gewächs mitbrachte, das scheinbar jedem anderen gleich und lediglich ein paar Unterschiede in Blüte und Frucht zeigte? Und was sollte man auf die abschätzigste Frage "wozu kann man das gebrauchen?" antworten, wenn man gerade den Erstfund einer neuen Varietät in Händen zu haben glaubte?

Noch dazu ist die Pflanzenjagd anstrengend und der Enthusiast wird während der Feldarbeit mehr und mehr dem grünbeemoosten Baum gleich, den er täglich viele Male bestiegen hat. Mancher ist zerlumpt und verseucht von der Pflanzenjagd heimgekehrt, allzu oft mit leeren Händen. Und hatte er ein Beutestück, so war es meist nicht zu vermarkten, sondern lediglich interessant. Was sollte man von einem Pflanzenjäger halten?

Immerhin, die Suche nach Vegetabilien hat die Pflanzenjäger in die entlegensten Gebiete geführt, dies brachte ihnen wenigstens einiges an Verständnis ein (Abb. 119, 191, 192). Denn der Kundschafter, ja der Abenteurer wird leicht verstanden, nicht jedoch der Pflanzenjäger, es sei denn er wartet mit großblütigen Orchideen auf. Trotz des meist geringen Verständnisses haben sie sich in gefährlichsten Situationen bewährt, haben nur unter Einsatz ihres Lebens ihre Sammlungen nach Hause gebracht. Die Opfer waren besonders in den ersten Zeiten der Eroberung Südameri-

PFLANZENJAGD, LEGENDEN UND ZAUBEREI

kas groß, aber die Begeisterung ließ all das abperlen wie Wassertropfen auf einer Wachleinwand. Stets kamen die Pflanzensammler zurück und berichteten Erstaunliches.

So haben sie Dinge gesehen, die ihnen niemand glaubte, Verhältnisse beschrieben die unwahrscheinlich klangen. Die Legendenbildung setzte bald ein. Zu den ohnehin schon vorhandenen Pflanzenmythen der Indios, kamen nun die neuen hinzu und überdies war sich jeder Landeskennner einig, daß man mit Pflanzen auch Zauberei betreiben konnte. War doch kein Kontinent derart versiert in der Verwendung von pflanzlichen Rauschgiften, Fischbetäubungsmitteln, Kontrazeptiva, Heilsalben und Lähmungsgiften. Viele Erzählungen erwiesen sich jedoch später als wahr, andere wurden noch nicht widerlegt. Besonderes in Amazonien treten immer wieder Gerüchte, Erzählungen und Volksglauben aus dem Bereich der Naturgeschichte auf, die nicht in unsere rationale Zeit passen, die jedoch der Kenner schweigend zur Kenntnis nimmt, die Grenzbereiche grenzen eben gleichermaßen an das Wahre wie an das Unwahre.

Zu Erläuterung des zugegebenermaßen komplizierten Sachverhalts zwischen Pflanzenwahrheit und Pflanzenmythen möchte ich eine noch unveröffentlichte Passage aus einem Brief des Schweizer Pflanzenjägers Erich Kraume bringen, den er mir in den späten siebziger Jahren aus Cruzeiro do Sul sandte, wo er wegen Zollformalitäten für Wochen festsaß. Er, der die Kontinente wechselte wie Caféhäuser und sich dort in der Pflanzenwelt herumtrieb, schildert einige seiner Eindrücke als Sammler. Bis heute konnte ich noch keine seiner Aufsammlungen in irgendeinem Herbarium orten, er war Privatier. Ihm habe ich viele Hinweise auf seltene und interessante Pflanzen zu verdanken. Nach einer letzten Nachricht aus dem Orinoco-Gebiet, verlor sich seine Spur an der Grenze zwischen Venezuela und Brasilien. Er übertitelte seinen Brief mit "Jagd nach Ballonopsis".

..... Jedoch bedarf es noch einer etwas genaueren Erklärung: Natürlich bleibt es mir nicht erspart, mit Rucksack und Pflanzenpresse durch Wälder und Savannen zu streifen, den Regen in kleinen Höhlen oder zwischen Palmenblättern abzuwarten,

stets in Hautkontakt mit Stämmen und Blättern und meist nur darauf erpicht, dem Seltsamen noch Seltsameres hinzuzufügen, eine weitere Facette unserer Außenwelt zu fassen und dies nicht nur der einfachen Erkenntnis zuliebe: Der Wunsch nach Sensationen ist groß und der Wissenschaft nicht immer dienlich. Die guten Funde sind gewiß, jedoch in ihrer Reihenfolge unerwartet und nicht immer als solche zu erkennen.

Gezielte Suchen sind eher aussichtslos und aufwendig, stimulieren aber den Reiz des Jagens, dem man allzuleicht verfällt und der den eigenen Blick bis zur Unbrauchbarkeit fokussiert. Dieser Umstand bringt die Erkenntnisfähigkeit nahe zum Nullpunkt und die Zwiesprache mit dem Lebendigen ist gestört. Trotzdem mag ich das Glückgefühl einer heftigen und erfolgreichen Jagd nicht missen, genausowenig wie die häufiger auftretenden Enttäuschungen am Ende eines glücklosen Tages, der weder das gejagte Objekt gebracht hat, noch ein anderes Juwel, das man wahrscheinlich gesehen, jedoch nicht wahrgenommen hat.

So zum Beispiel habe ich der brasilianischen Zwerg-*Annona* über vier Jahre hinweg erfolglos und heftig nachgestellt. Sie ist schwer zu finden, da sie normalerweise nur aus einem Blatt, einer mehreren Meter langen Wurzel und einer kugeligen, prachtvollen Blüte in sattem Gelb besteht. Die winzige Pflanze ist erstaunlicherweise holzig und ausdauernd. Sie kann uralt werden. Ihre nächsten Verwandten sind mächtige Bäume des Regenwaldes. Von den Kristallfeldern des gebirgigen Goiás über die ausgeblasenen Hochebenen des sagenhaften Minas Gerais bis hin nach dem afrikanisch anmutenden Bahia habe ich Hunderte Male angehalten, geschaut, überprüft, ausgegraben und überlegt, bis mir dann ein glücklicher Zufall eine ganze Wiese mit diesen Raritäten in die Hände gespielt hat: Sie blüht ausschließlich und ganz exakt sechs Wochen nach einem Savannenbrand und meine vorherigen Suchen in stets ungebrannten Flächen (damit ich die Blüten in einem besseren Zustand finde!) wurden in das peinliche Licht absoluter Unwissenheit getaucht, für den Feldbotaniker eine tägliche Übung.

Andere Wunschobjekte, wie zum Beispiel der gerne auf weißem Sand stehende *Gutteriopsis* Amazoniens sind

tatsächlich derart selten, daß nur der Zufall (und nicht der absolute Wille sie zu finden) einem den Baum zuweisen kann. Das einzige Exemplar einer brasilianischen Art fiel mir in die Hände, weil ich den zu schnellen Abstieg von einem Baum durch das Abbrechen von Zweigen bremsen mußte: Etwas aufgeschunden am Boden angekommen, hatte ich einen Strauß der seltsam blühenden *Gutteriopsis* in den Armen, was mich zwar erstaunte, ich aber in diesem Moment für durchaus gerecht und natürlich hielt.

Eine richtige Jagd findet jedoch meist nicht statt. Wichtiger ist es, perzeptiv durch die Landschaft zu treiben, den Blick sehr allgemein in Verwendung. Hier ist die Voraussetzung gegeben, daß knapp vor dem Erblicken oder kurz danach eine Verständigung stattfindet oder zumindest möglich ist, wohl nicht mit der Pflanze, tatsächlich aber mit sich selber, animiert oder aufgerufen von dem erwünschten Objekt, stimuliert zum Erkennen durch das Erkannt und Gerufen werden. Auch wird man in die Lage versetzt, kurzzeitig anders (jemand anderer?) zu sein, der Gewißheit (Illusion?) hingegeben, im Blickfeld (wessen?) zu stehen. Das ist dann alles ganz verschieden zu dem lächerlichen Status der Entdeckerüberheblichkeit.

Ich vermute, daß dies Dinge sind, die weder gelernt noch gelehrt werden können, von denen man erzählen kann ohne sie wirklich zu vermitteln, die existent sind ohne sich festhalten zu lassen. Wer aber je in der Blüte der purpurnen *Lecythis* das Auge entdeckt hat, wen die giftigen orangeroten Blicke der hochandinen, dicht mit Brennhaaren überzogenen *Loasa*-Arten gestreift haben und wer im Wettstreit mit einem Baum den Kürzeren gezogen hat, der wird mir zustimmen. Es wird manchen geben, der noch weiter in die Welt der Pflanzen und in sich gedrungen ist (so vielleicht jener Luis Ferreira aus Humaitá, von dem ich Dir schon erzählt habe) und vielleicht aus diesen Sphären nicht mehr erzählen will oder nicht kann: Auch ich muß zugeben, daß es Situationen (Tatsachen?) gibt, die ich zwar berichten möchte, mich jedoch nicht in der Lage sehe, diesem einfachen Wunsch stattzugeben.

Was immer sich auch in diesen kurzen Entdecker- und Entdecktwerden- Augenblicken abspielt, wie oft es hin und her oder im Kreise läuft, in diesen Momenten prägt sich das Bild

und die Eigenart der Pflanze ein und jedes Photo, jeder getrocknete Beleg ist untrennbar mit diesen Charakteristika verbunden, die sich in den ersten Momenten herauskristallisiert haben und auf denen die wichtigsten Aussagen fußen, mit denen die meisten Ansichten entstehen. So habe ich stets auf Abruf die "eingepprägten" Funde bereit und es ist ganz gleich, ob es eine der exotischen *Ouratea*-Arten ist, deren ölige Teilfrüchte stählern blauschwarz gegen den roten Untergrund abstechen und deren Blüten an die unserer *Lysimachia* oder derer des Johanniskrauts erinnern, oder eine von den filigranen fliegenartig rosafarbenen *Hirtella*-Blüten.

All diese gefundenen Arten haben bei mir Reaktionen ausgelöst, deren weitere Deutung mir überlassen bleibt, aber ich sehe stets die Pflanzen lebendig vor mir, ganz gleich, ob es im Cerrado von Itipiringa war, an den Ufern des Rio Negro, in den Dünenwäldern Salvadors oder in den Urwäldern Ostperus: Allen wohnt der gleiche eigenartige Zauber inne (ich habe es ganz einfach den *Ouratea*-Blick genannt) und alle haben sie mich gefangen und dann erkennen lassen. Während bei anderen Funden bald darauf ein Ansatzpunkt zum Beschreiben und Interpretieren der Pflanze auftauchte, blieb er mir bei *Ouratea* bisher verschlossen: Mag sein, daß ich ihr noch oft begegnen werde, ja wahrscheinlich begegnen muß, bis ich sie zu deuten beginne.

Ganz zum Schluß muß ich Dir noch eine Geschichte berichten, die mitten drinnen liegt, zwischen der Jagd und dem gejagt werden, die mir selbst derart seltsam vorkommt, daß ich Dich um Deinen Kommentar bitte, vielleicht auch um einen Ansatz zur Lösung der vorliegenden Sachlage. Ich habe nämlich im westlichen Amazonas, etwa an der Grenze zwischen Brasilien und Peru, an einem ruhigen und offenen Urwaldteich eine eigenartige Pflanze entdeckt, die ich *Ballonopsis* genannt habe: Sie ist nämlich kugelförmig, hat je nach Alter die Größe einer Faust bis zu der eines Luftballons, in Einzelfällen erreicht sie sogar gewaltige Dimensionen.

Diese hat nun die Eigenschaft, daß sie weder Wurzeln noch Geäst besitzt, sondern aus einer blattartigen Substanz besteht, innen hohl, durch autochthon erzeugtes Methan aufgeblasen ist und frei über den Gewässern schwebt. Offenbar sind eige-

ne Fortbewegungsmechanismen vorhanden, die ich jedoch nicht näher untersuchen konnte. Die Blüten sind ganz regelmäßig stengellos an der Oberfläche verstreut, haben etwa die Größe und Form eines Gänseblümchens und sind blaßblau (etwa *Compositae*?, vermutlich aber eine neue Familie). Die Geschlechter sind getrennt, sowohl in der Art der Blüten als auch in ihrem Geruche. Um die Bestäubung erfolgreich durchzuführen (meine Deutung) schweben die Individuen aufeinander zu und stoßen vorsichtig mit ihren Blüten gegeneinander, so als ob sie einander küssen wollten. Die reifen Samen fallen ins Wasser, sinken ab und dürften submers keimen. Dann füllen sich die zuerst unscheinbar flächigen Keimlinge langsam mit Gas, um vorerst in tieferen Schichten, dann aber an der Oberfläche zu schwimmen. Später heben sie dann von dem Wasserspiegel ab und stoßen zu der Elternpopulation in der Luft.

Nach den bisherigen Beobachtungen bin ich nicht sicher, ob es sich um eine einzelne Art oder zwei unterschiedliche Sippen handelt: Es gibt Individuen, die mehr zur Form eines Ellipsoides tendieren und auch deutlich Warzen an der Oberfläche aufweisen, während die anderen stets kugelrund und oberflächlich glatt bleiben, ein Sexualdimorphismus wäre auch nicht auszuschließen.

Die ganze Sache scheint sensationell und neu zu sein, ich bin mir meiner Sache jedoch nicht sicher: Die seltsamen Pflanzen tauchten nur in hellen Nächten auf, wovon ich zwar gute Skizzen habe, der verwendete Film zeigt jedoch ganz andere Objekte (alte Frauen in Singapore), über deren Herkunft ich nichts rechtes aussagen kann. Weiters vermutete ich, daß *Ballonopsis* sich bei Tag unter den riesigen Blättern von wilden Bananen zum Schutz vor der Sonne aufhält, konnte aber ihren Standort selbst nach längerem Suchen nicht auffinden. Auch sind meine Aufzeichnungen zur Ökologie von *Ballonopsis* zu meinem Erstaunen etwas unverständlich geworden, zum Teil sind sie in den mir sonst fremden Hexametern abgefaßt, zum Teil in mir unbekanntem Schriftzeichen eingetragen. Die Sammelnummern für die Herbarbelege wechseln häufig bei längerer Betrachtung.

Nun, in dieser Situation habe ich, wie Du leicht verstehen wirst, keine Kollegen eingeschaltet, hauptsächlich aus der Angst heraus, sie könnten dem prächtigen nächtlichen Schauspiel ein Ende setzen (Hunderte *Ballonopsis*-Individuen nebeneinander, sachte aneinander stoßend, blasses Wolkenlicht, das Ganze sich im See spiegelnd, zwei rote Krokodilsaugen, im Hintergrund die schwarzen Umrisse der Urwaldriesen und einiger Palmen, in der Nähe Zikaden, in Distanz Brüllaffen). Die Zerstörung der Idylle wäre durchaus möglich gewesen, wenn man ihre Sammelwut und das zu erwartende Unverständnis bedenkt ("die müssen quantitativ erfaßt werden"). Natürlich möchte ich auch als erster darüber berichten.

Die einheimischen Caboclos, das sind die nicht-indianischen Einwohner dieser Gegend, bisweilen auch Mischlinge, verfügen über ein großes Wissen. Ihnen, besonders aber dem runzelhäutigen "Chico", habe ich einige Andeutungen über meinen Fund gemacht. Sie aber sagten, sie hätten so etwas noch nie gesehen, noch davon gehört, was stimmen mag oder als Warnung vor dem Unbekannten aufzufassen ist. Bedenklich stimmte mich nur die ausführliche Begründung und Beschreibung des Nichtwissens, die fast so klang, als sollte das fragliche Objekt weggeredet werden. An einem Abend saß ich mit ihnen in einer der wenigen Palmstrohütten und wir hatten alle schon eine Menge Schnaps getrunken. Ich sinnierte gerade über meine Entdeckung und wollte den Weiler zu einem weiteren Beobachtungsgang verlassen, als mir "Chico" seine kleine Enkeltochter nachschickte und mir sagen ließ, diesmal doch nicht das zu tun, wonach mir der Sinn stünde, es wäre besser so. Ich folgte seinem Rat, mußte aber wegen der unerwartet verfrühten Abreise auch alle weiteren Beobachtungen abbrechen. Was mich an den Umständen beunruhigt ist weder die seltsame Situation (Zauber ist dem Pflanzenkundigen geläufig)

noch meine Unfähigkeit dem Objekt (ist es das?) auf die Schliche zu kommen (offene Fragen sind unser tägliches Brot), sondern lediglich die Situation, einer Pflanze in einer Weise gegenüberzustehen, die ich bisher nicht kannte und daher nicht klassifizieren kann. Nein, sag nicht, daß Einteilung die typische Krankheit von Wissenschaftlern sei: Du selber hast erfahren, daß man um die Identität einer Sachlage wissen muß, bevor man sie sinnvoll beobachten oder bereden kann.

Aber, gejagt habe ich *Ballonopsis* sicherlich nicht. Im Gegenteil, ich war in einer höchst allgemeinen, ja fast schon entfernter Perzeptivität und doch nicht ohne Interesse, als ich die seltsame Art entdeckte. Andererseits, war sie mir (und sie sich?) stets fremd und weit distanziert, sodaß ich Schwierigkeiten hatte, sie überhaupt zu erfassen. Manchmal dachte ich sogar daran, sie als ein zufälliges Seitenprodukt meiner Untersuchungen mit deutlich unterentwickelter Individualität fliegen zu lassen. Ja, ich mußte mich förmlich zwingen, *Ballonopsis* weiterzubeobachten, da die mangelnde Bereitschaft ihrerseits die Sache gerade nicht erleichterte. Wie ich mich jetzt verhalten soll, ist mir unklar, hoffe aber doch noch auf Deinen Ratschlag. Die Aufsammlungen und Fixierungen sind leider auf der Rückreise verlorengegangen; das ist häufig und durchaus nichts besonderes. Alles was mir bleibt ist meine (ungeprägte) und nicht von der Pflanze stammende Erinnerung und einige Aufzeichnungen, verstreut über die ganze Reise. Ich glaube, es wird mir nichts anderes übrig bleiben als wieder zu suchen, in der Hoffnung, diesmal gesucht zu werden. Eine Pflanze, die ich gesehen und die mich nicht erkannt hat: Sie ist mir fremd geblieben. Objekte solcher Art sind nicht ortsgelungen, ich werde morgen ins Reisebüro gehen und eine Flugkarte kaufen, um die hübschen *Ballonopsis*-Kugeln weiter zu beobachten....

Abb. 191

Pflanzensammeln ist nicht immer angenehm und oft anstrengend. Meist lohnt jedoch die Beute den Einsatz. Hier B. Wallnöfer nach einem botanischen Streifzug im Sira-Gebirge.



Abb. 192

Die im Feld gesammelten Pflanzen müssen sofort getrocknet werden, da sie sonst schimmeln oder faulen. Die hier abgebildete Feldtrockenanlage wurde mit Petroleumbrennern betrieben. Das trockene, noch warme Pflanzenmaterial wird dann luftdicht in Plastiksäcke eingeschlossen.



Auswahl der verwendeten Literatur

- ACKERLY D. D., THOMAS W. M. W., FERREIRA C. A. & J. R. PIRANI (1989): The forest-cerrado transition zone in southern Amazonia: Results of the 1985 Projeto Flora Amazonica expedition to Mato Grosso. — *Brittonia* 41: 113-128.
- ARROYO M. T. K., SQUEO F. A., ARNESTO J. J. & C. VILLAGRÁN (1988): Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 55-78.
- BARUCH Z. (1984): Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. — *Vegetatio* 55: 115-126.
- BAZZAZ F. A. & S. T. A. PICKETT (1980): Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- BEARD J. (1955): The classification of tropical American vegetation types. — *Ecology* 36: 89-100.
- BLYDENSTEIN J. (1967): Tropical Savanna vegetation of the Llanos of Colombia. — *Ecology* 48: 1-15.
- BONGERS F., ENGENLE D. & H. KLINGE (1985): Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela: The Bana woodland. — *Vegetatio* 63: 13-34.
- BOOM B. (1986): A forest inventory in Amazonian Bolivia. — *Biotropica* 18: 287-294.
- CAMPBELL D. & H. D. HAMMOND (Eds. 1989): Floristic inventory of tropical countries. — *The New York Botanical Garden*.
- CAMPEL D. G., DALY D. C., PRANCE G. T. & U. N. MACIEL (1986): Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingú, Brazilian Amazon. — *Brittonia* 38: 369-393.
- CLÜSENER M. & S.-W. BRECKLE (1987): Reason for the limitation of mangrove along the west coast of northern Peru. — *Vegetatio* 68: 173-177.
- DENSLow J. S. (1987): Tropical rainforest gaps and tree species diversity. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-51.
- DONSELAAR J. van (1968): Phytogeographic notes on the savanna flora of southern Surinam (South America). — *Acta Bot. Neerl.* 17: 393-404.
- DONSELAAR J. van (1969): Observations on savanna vegetation-types in the Guianas. — *Vegetatio* 17: 271-312.
- DUCKE A. & G. A. BLACK (1953): Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. — *Anais Acad. Brasil. Ci.* 25.
- EITEN G. (1975): The vegetation of the Serra do Roncador. — *Biotropica* 7: 112-135.
- EITEN G. (1978): Delimitation of the cerrado concept. — *Vegetatio* 36: 169-178.
- FERRI M. G. (1980): *Vegetação brasileira*. — Editora Itatiaia: Universidade de São Paulo.
- FITTKAU E. J., ILIES J., KLINGE H., SCHWABE G. H. & H. SIOLI (Eds. 1968): *Biogeography and ecology in South America*. Vol. 1 & 2 N. V. Junk: The Hague.
- FITTKAU E. J. (1974): Zur ökologischen Gliederung Amazoniens. I. Die erdschichtliche Entwicklung Amazoniens. — *Amazoniana* 5: 77-134.
- FITTKAU E. & H. KLINGE (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. — *Biotropica* 5: 2-14.
- FOWLER N. (1986): The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 89-110.
- FROST I. (1988): A holocene sedimentary record from Anangucocha in the Ecuadorian Amazon. — *Ecology* 69: 66-73.
- GENTRY A. H. (1982): Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between central and south America pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- GENTRY A. & DODSON C. (1987): Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. — *Biotropica* 19: 149-156.
- GESSNER F. (1968): Zur ökologischen Problematik der Überschwemmungswälder des Amazonas. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 53: 525-547.
- GILMARTIN A. (1973): Transandean distribution of *Bromeliaceae* in Ecuador. — *Ecology* 54: 1389-1393.
- GLEASON H. A. & E. P. KILLIP (1939): The flora of Mount Auyan-Tepui, Venezuela. — *Brittonia* 3: 141-204.
- GOTTSBERGER G. (1978): Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. — *Biotropica* 10: 170-183.
- GOTTSBERGER G. & W. MORAWETZ (1986): Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaitá (Amazonas). — *Flora* 178: 41-71.
- GOODLAND R. J. A. & H. S. IRWIN (1975): Amazon Jungle: Green hell to red desert? — Elsevier Publications, Amsterdam.
- GRABERT H. (1991): *Der Amazonas. Geschichte und Problematik eines Stromgebietes zwischen Pazifik und Atlantik*. Berlin-Heidelberg, Springer Verlag.
- GRADSTEIN S. R., REENEN G. B. A. & D. VAN GRIFFIN (1989): Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. — *Acta Botanica Neerlandica* 38: 439-448.
- GRUBB P. J. (1977): Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 83-107.
- HALLÉ F., OLDEMAN R. A. A. & P. B. TOMLINSON (1978): *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- HAMMEN T. van der (1989): History of the montane forest of the northern Andes. — *Pl. Syst. Evol.* 162: 109-114.
- HÖLDOBLER B. & E. O. WILSON (1990): *The ants*. Berlin, Springer Verlag.
- HUBER J. (1910): *Mattas e madeiras amazonicas*. — *Bol. Mus. Goeldi.* 6: 91-225.
- HUBER O., STEYERMARK J. A., PRANCE G. T. & C. ALÉS (1984): The vegetation of the Sierra Parima, Venezuela-Brazil: Some results of recent exploration. — *Brittonia* 36: 104-139.
- HUECK K. (1966): *Die Wälder Südamerikas*. — G. Fischer, Stuttgart.
- IRMLER U. (1978): Die Struktur der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. — *Amazoniana* 6: 301-326.
- JANZEN D. (1974): Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the *Dipterocarpaceae*. — *Biotropica* 6: 69-103.
- JORDAN C. & G. ESCALANTE (1980): Root productivity in Amazonian rain forest. — *Ecology* 61: 14-18.
- JORDAN C. F. & R. HERRERA (1981): Tropical rain forest: Are nutrients really critical? — *The American Naturalist* 117: 167-160.
- JOSÉ J. & M. FAENAS (1983): Changes in trees density and species composition in a protected Trachypogon Savanna, Venezuela. — *Ecology* 64: 447-453.

- KLINGE H. & R. HERRERA (1983): Phytomass structure of natural plant communities on sodosols in southern Venezuela: The tall Amazon caatinga forest. — *Vegetatio* 53: 65-84.
- KUBITZKI K. (1989): The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forest. — *Pl. Syst. Evol.* 162: 285-304.
- LATHWELL D. J. & T. L. GROVE (1986): Soil-plant relationship in the tropics. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 1-16.
- LEIGH E. G. Jr. (1975): Structure and climate in tropical rain forest. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 67-86.
- LESCURE J. P. (1978): An architectural study of the vegetations regeneration in French Guiana. — *Vegetatio* 37: 53-60.
- LEYDEN B. (1985): Late quaternary aridity and holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia basin, Venezuela. — *Ecology* 66: 1279-1295.
- MACEDO M. & G. T. PRANCE (1978): Notes on the vegetation of Amazonia 2. The dispersal of plants in Amazonian white sand campinas as functional islands. — *Brittonia* 30: 203-215.
- MARTIUS Ph. (1840-1857): *Flora Brasiliensis*.
- MATTEUCCI S. (1987): The vegetation of Falcón State, Venezuela. — *Vegetatio* 70: 67-91.
- MORAWETZ W. (1982) Morphologisch-ökologische Differenzierung, Biologie, Systematik und Evolution der neotropischen Gattung *Jacaranda* (Bignoniaceae). — *Österr. Akad. Wissensch., Denkschr.* 123. In Kommission bei Springer, Wien.
- MORAWETZ W. (1983): Die Pflanzenwelt des Amazonas. in TRUPP F: *Amazonas*, 46 — 62. — A. Schroll & Co. Wien und München.
- MORAWETZ W. (1983): Dispersal and succession in an extreme tropical habitat: Coastal sands and xeric woodland in Bahia (Brazil). — *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg.* 7: 359-380.
- MORAWETZ W. (1984): Karyological races and ecology of *Duguetia furfuracea* as compared with *Xylopiá aromatica* (Annonaceae). — *Flora* 175: 195-209.
- MORAWETZ W. (1984): Systematische und ökologische Bedeutung des Riesenstrauchwuchses von *Gutteria obovata* (Annonaceae) in den Überschwemmungswäldern Amazoniens. — *Anz. Österr. Akad. Wissensch.* 1984: 59-62.
- MORAWETZ W. & M. WAHA (1985): A new pollen type, C-banded and fluorescent counterstained chromosomes and evolution in *Gutteria* and related genera (Annonaceae). — *Plant Syst. Evol.* 150: 119-141.
- MORAWETZ W. (1986): Remarks on karyological differentiation patterns in tropical woody plants. — *Plant Syst. Evol.* 152: 49-100.
- MORAWETZ W. (1986): Systematics and karyoevolution in *Magnoliidae: Tetrameranthus* as compared with other *Annonaceae* genera of the same chromosome number. — *Plant. Syst. Evol.* 154: 147-173.
- MORAWETZ W. (1992): Habitats and vegetational zones. In BERNARD, H.-U. (Ed.): *Insight guides. Amazon wildlife*. Apa Publications, Singapore.
- MORAWETZ W. & D. EBSTER (1989): CHOROL und STATCHO, zwei neue Computerprogramme zur Darstellung und vergleichenden Analyse von chorologischen Daten in den Neotropen. — *Flora* 182: 419-434.
- MORAWETZ W., HENZL M., & B. WALNÖFER (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.
- MORI S. A., BOOM B. M. & G. T. PRANCE (1981): Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. — *Brittonia* 33: 233-245.
- MÜLLER P. (1971): Ausbreitungszentren und Evolution in der Neotropis. — *Mitt. Biog. Abt. Geogr. Inst. Univ. Saarland* 1: 1-20.
- MÜLLER P. & J. SCHMITHÜSEN (1970): Probleme der Genese südamerikanischer Biota. In: *Deutsche geographische Forschung in der Welt von heute, Festschrift für Erwin Gentz*. Kiel, F. Hirt.
- MURPHY P. G. & A. E. LUGO (1986): Ecology of tropical dry forest. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- PRANCE G. T. (1973): Phytogeographic support for the theory of pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in *Caryocaraceae*, *Chrysobalanaceae*, *Dichapetalaceae* and *Lecythydaceae*. — *Acta Amazonica* 3: 5-26.
- PRANCE G. T. (1979): Notes on the vegetation of Amazonia 3. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. — *Brittonia* 31: 26-38.
- PRANCE G. T. (1982): A review of the phytogeographic evidences for pleistocene climate changes in the neotropics. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 594-624.
- PRANCE G. T. (Ed. 1982): *Biological diversification in the tropics*. - Proc. V. Int. Symp. Ass. Trop. Biol. Macuto Beach, Caracas, Venezuela, Feb. 8-13, 1979, Columbia Univ. Press N.Y.: 1-714.
- PRANCE G. T. & H. O. R. SCHUBART (1978): Notes on the vegetation of Amazonia 1. A preliminary note on the origin of the open white sand campinas of the lower Rio Negro. — *Brittonia* 30: 60-63.
- PRANCE G. T. & G. B. SCHALLER (1982): Preliminary study of some vegetation types of the pantanal, Mato Grosso, Brazil. — *Brittonia* 34: 228-251.
- RALPH C. (1978): Observations on *Azorella compacta* (Umbeliferae), a tropical Andean cushion plant. — *Biotropica* 10: 62-67.
- RENNER S. S., BALSLEV H. & L. B. HOLM-NIELSEN (1990): Flowering plants of amazonian Ecuador — a checklist. — *AAU Reports* 24. Botanical Institute, Aarhus University.
- RICHARDS P. W. (1952): *The tropical rain forest*. — University Press, Cambridge.
- RUTHSATZ B. (1977): *Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den andinen Halbwüsten Nordwest- Argentiniens*. — *Dissertationes Botanicae* 39. — J. Cramer, Vaduz
- SAINT-HILAIRE A. de (1833): *Voyage dans le District des Diamans et sur le Littoral du Brésil*. 2 vols. Paris. Portugiesische Übersetzung, erschienen bei Editora Itatiaia, Belo Horizonte.
- SALATI E., BRAGA P. I. & R. FIGLIUOLO (Eds. 1979): *Estratégias para política florestal na Amazonia Brasileira*. — *Acta Amazonica* 4. Suppl.: 1-215.
- SCHIMPER A. F. W. (1888): Die Wechselbeziehung zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. — *Bot. Mitt. Tropen* 1: 1-97.
- SCHULTES R. E. & R. F. RAFFAUF (1990): *The healing forest*. Portland, Oregon, Dioscorides Press.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER I & G. EITEN (1987): A hectare of Cerrado. General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. — *Phyton (Austria)* 27: 55-91.
- SIMPSON B. B. & J. HAFFER (1978): Speciation patterns in the Amazonian forest Biota. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 497-518.

- SINGER R. (1988): The role of fungi in periodically inundated Amazonian forest. — *Vegetatio* 78: 27-30.
- SMITH A. (1972): Notes on wind-related growth patterns of Paramo plants in Venezuela. — *Biotropica* 4: 10-16.
- SMITH A. (1979): Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (*Compositae*) an Andean caulescent rosette species. — *Biotropica* 11: 43-47.
- SMITH A. P. & T. P. YOUNG (1987): Tropical alpine plant ecology. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 137-58.
- SMITH L. B. (1962) Origins of the flora of southern Brazil. — *Contr. U. S. Nat. Herb.* 35: 215-249.
- SONDERSTROM T. & C. CALDERÓN (1971): Insect pollination in tropical rain forest grasses. — *Biotropica* 3: 1-16.
- SONDERSTROM T. & C. CALDERÓN (1974): Primitive forest grasses and evolution of the *Bambusoideae*. — *Biotropica* 6: 141-153.
- SPRUCE R. (1908): Notes of a botanist in the Amazon and Andes. Vol. 1+2. London, Macmillan.
- STADEN H. (1557): Warhaftig Historia und beschreibung eyner Landschafft der Wilden, Nacketen, Grimmigen Menschenfresserleuthen. A. Kolbe, Marburg. Bearbeiteter Nachdruck 1984, Thienemann, Edition Erdmann.
- SUGDEN A. M. (1982): The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: A contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. — *J. of the Arnold Arboretum* 63: 1-30.
- SUGDEN A. M. (1982): The ecological, geographic, and taxonomic relationship of the flora of an isolated Colombian cloud forest, with some implications for island biogeography. — *J. of the Arnold Arboretum* 63: 31-61.
- SUGDEN A. M. (1986): The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. — *J. of the Arnold Arboretum* 67: 187-232.
- SVENSON H. K. (1946): Vegetation of the coast of Ecuador and Peru and its relation to the Galapagos Islands. 1. Geographical relations of the flora. — *American Journal of Botany* 33: 394-426.
- SVENSON H. K. (1946): Vegetation of the cost of Ecuador and Peru and its relation to the Galapagos Islands. 2. Catalog of plants. — *American Journal of Botany* 33: 427-498.
- TOMLINSON P. B. (1987): Architecture of tropical plants. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 1-21.
- TRYON R. (1972): Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. — *Biotropica* 4: 121-131.
- UHL Ch. & C. JORDAN (1984): Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. — *Ecology* 65: 1476-1490.
- UHL Ch. & J. KAUFFMAN (1990): Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. — *Ecology* 71: 437-449.
- ULE E. (1901): Die Vegetation von Cabo Frio an der Küste von Brasilien. — *Bot. Jahrb.* 28: 511-528.
- ULE E. (1906): Ameisenpflanzen. — *Bot. Jahrb.* 37: 335-352.
- VARESCI V. (1970): Flora de los Páramos de Venezuela. — Universidad de los Andes, Merida
- VARESCI V. (1980): Vegetationsökologie der Tropen. — E. Ulmer, Stuttgart.
- VITOUSEK P.M. & R. L. JR. SANDFORT (1986): Nutrient cycling in moist tropical forest. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 137-67.
- VOEKS R. (1988): Changing sexual expression of a Brazilian rain forest palm (*Attalea funifera* MART). — *Biotropica* 20: 107-113.
- WALTER H. & S.-W. BRECKLE (1984): Ökologie der Erde. Band 2. Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen. — G. Fischer, Stuttgart.
- WARMING E. (1908): Lagoa Santa. Contribuicao para a geographia phytobiologica. Imprensa official so estado de Minas Gerais, Belo Horizonte (Nachdruck von 1973 bei Editora Itatiaia, Belo Horizonte).
- WORRES M. (1986): Lebensbedingungen und Holzwachstum in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. — *Scripta Geobotanica* 17: 1-112.
- ZAPATA T. & M. ARROYO (1978): Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. — *Biotropica* 10: 221-230.
- ZISKA G. (1990): Pflanzen und Ameisen. Partnerschaft fürs Überleben. — *Palmenarten, Sonderheft* 15. Frankfurt, Pippert & Koch.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Wilfried MORAWETZ,
 Österreichische Akademie der Wissenschaften
 Forschungsstelle für Ökosystem und Umweltstudien
 Kegelgasse 27, 1030 Wien, Austria
 Gefördert durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich
 Projekt Nr. 6399, 7586, u. a.