

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	80	S. 93-117	5 Abb.	0 Tab	Freiburg 1990
-----------------------------------	----	-----------	--------	-------	---------------

4. Die amazonischen Regenwälder als Labor der Evolution

von

Klaus Riede, Freiburg i.Br.

Wie die Narren laufen wir bis jetzt umher; in den ersten drei Tagen können wir nichts bestimmen, da man immer einen Gegenstand wegwirft, um einen ändern zu ergreifen, Bonpland versicherte, das er von Sinnen kommen werde, wenn die Wunder nicht bald aufhören.

Alexander VON HUMBOLDT in einem Brief vom 1.7.1799 aus Cumaná an Wilhelm VON HUMBOLDT (aus MEYER-ABICH, 1967:73)

Zusammenfassung:

Die amazonischen Regenwälder sind besonders reich an Pflanzen- und Insektenarten, deren wissenschaftliche Erfassung noch unvollständig ist und deren genaue Zahl nur geschätzt werden kann. Zur Erklärung dieser hohen Diversität existieren gegenwärtig verschiedene Hypothesen, die sich allerdings wechselseitig nicht ausschließen. Die Refugium-Hypothese erklärt den Artenreichtum als Ergebnis der Artbildung in Regenwaldfragmenten, die als Folge pleistozäner Klimaänderungen entstanden. Angesichts neuer Forschungsergebnisse muss diese Hypothese jedoch modifiziert oder sogar verworfen werden. Von großer Bedeutung sind biotische Interaktionen wie Mimikry, "chemische Kriegsführung" zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern sowie komplexe Bestäubungssysteme, die als Motor für Artbildung in Frage kommen. Die mosaikartige Struktur von individuenarmen Populationen fördert genetische Drift und erlaubt die Koexistenz morphologisch ähnlicher Artenschwärme. Für ein tieferes Verständnis dieser Prozesse wären umfangreichere Untersuchungen notwendig, die jedoch nicht durchzuführen sind, falls die gegenwärtige rasante Zerstörung des amazonischen Regenwaldes anhält.

Anschrift des Verfassers:

Dr. K. RIEDE, Zoologisches Institut der Universität, Albertstraße 21 A, D-7800 Freiburg

Abstract

Amazon rain forests as a laboratory of evolution

Amazonian rainforests are extremely rich in plant and insect species on which the present state of knowledge is still incomplete. To explain this diversity, several hypotheses coexist which are mutually not exclusive. The refuge hypothesis explains present diversity as a result of speciation in rainforest fragments induced by Pleistocene climatic changes. However, this hypothesis has to be modified or even rejected in the light of new data. Manifold biotic interactions like mimicry, 'chemical warfare' between plants and herbivores as well as complex pollination systems could stimulate speciation. The mosaic structure of populations, consisting of few individuals, enhances genetic drift and allows coexistence of morphologically similar species bundles. However, the present rate of forest destruction will not leave time for the necessary profound analysis of these processes which are far from being understood.

Resumo

A floresta úmida da Amazônia como laboratório da evolução

A floresta úmida da Amazônia é extremamente rica em espécies vegetais e insetos, cujo conhecimento científico ainda é incompleto e cujo número exato somente pode ser estimado. Para explicar esta grande diversidade existem atualmente várias hipóteses, que entretanto não se excluem mutuamente. A hipótese dos refúgios explica a riqueza de espécies como resultado da formação das mesmas em fragmentos da floresta úmida criados pela ação de mudanças climáticas no Pleistoceno. Entretanto, essa hipótese deve ser modificada ou até mesmo rejeitada, à luz de novos resultados de pesquisa. De grande significado são as interações bióticas como mimetismo, „ação de guerra química" entre plantas e herbívoros, bem como complexos sistemas de polinização que podem estimular a formação de espécies. A estrutura em mosaico de populações pobres em indivíduos promove o „drift" genético e permite a coexistência de „enxames" (*bundles*) de espécies com semelhanças morfológicas. Para um entendimento mais profundo desses processos seriam necessárias pesquisas mais amplas, que entretanto não serão viáveis caso se mantenham as presentes taxas de destruição da floresta amazônica.

Einleitung

Amazonien ist mit ca. 1.000 x 3.000 km Ausdehnung das größte zusammenhängende Waldgebiet der Erde, durchzogen vom Amazonasstrom, der mit 6.600 km Länge und über 1.000 Nebenflüssen ca. 1/5 des gesamten Süßwassers der Erde zum Meer führt. Dieses Ökosystem der Superlative birgt eine unge-

heure biologische Vielfalt, zeichnet sich aber gleichzeitig durch einen extremen Nährstoffmangel aus. Obwohl der Pflanzenbewuchs üppig entwickelt ist, erlaubt der Mangel an Mineralstoffen in Zentralamazonien (WEISCHET, dieser Band: 72 ff.) nur eine geringe Konzentration tierischen Lebens. So fanden FITTKAU & KLINGE (1973) auf einem Hektar zentralamazonischen Regenwaldes nur 30 kg pflanzenfressender Tiere, im Gegensatz zu 100 bis 300 kg in afrikanischen Savannen. FITTKAU (1985) nennt daher den zentralamazonischen Wald "tierabweisend" und vermutet, daß dort das ungünstigste Verhältnis von pflanzlicher zu tierischer Biomasse gegeben ist, welches man in der Biosphäre kennt (FITTKAU & KLINGE, 1973). Der Forscher, der Tourist, aber auch der indianische Jäger bekommt daher im Regenwald nur wenige Tiere zu Gesicht. Erschwert wird die Beobachtung durch schlechte Sichtverhältnisse und die versteckte Lebensweise der meisten Arten. Wie ist dann aber die Begeisterung der frühen Forschungsreisenden zu verstehen, wenn etwa BATES (1864: 348) vom brasilianischen Ega als dem Ort schwärmt, "wo die Natur auf Schmetterlingsflügeln die Geschichte der Modifikationen der Spezies wie auf eine Tafel schreibt"? Und weshalb stammen die neuesten Hochrechnungen, die mit 30 Millionen Tierarten auf der Erde rechnen (ERWIN, 1982), aus diesem nährstoffarmen Ökosystem? Daß sich trotz der Mangelsituation eine ungeheure Artenvielfalt entwickelt hat, liegt an raffinierten Anpassungen, die ein Überleben in dieser Situation ermöglichen. Ich will auf einige dieser Wechselwirkungen eingehen und hoffe, zeigen zu können, daß man in der Tat von einem Labor der Evolution sprechen kann. Zuvor jedoch sollen einige grundlegende Fakten behandelt und das immer noch ungenügende Datenmaterial, das den Ausgangspunkt zahlreicher wissenschaftlicher Hypothesen und Kontroversen bildet, dargestellt werden.

Amazonien — ein Mosaik aus Lebensräumen

Obwohl es sich um ein zusammenhängendes Waldgebiet handelt, das nur durch Flüsse und die Eingriffe des Menschen unterbrochen wird, liegt keineswegs ein homogenes Gebiet vor. Auf den bereits erwähnten ökologischen Untersuchungen FITTKAU's (1973) basiert eine Untergliederung des Großraums in vier geochemische Provinzen, von denen die zentralamazonische die mineralienärmste ist (Abb. 4.1).

Auch die Niederschlagsmengen sind unterschiedlich verteilt und liegen sowohl im andennahen Nordwestamazonien als auch im küstennahen Bereich bei mehr als 3.000 mm pro Jahr, während sie in der Zentralregion geringer sind. Außerdem beobachtet man in einigen Regionen eine ausgeprägte Trockenzeit, meist zwischen Juni und September (LEOPOLDO, 1983; vgl. WEISCHET, dieser Band).

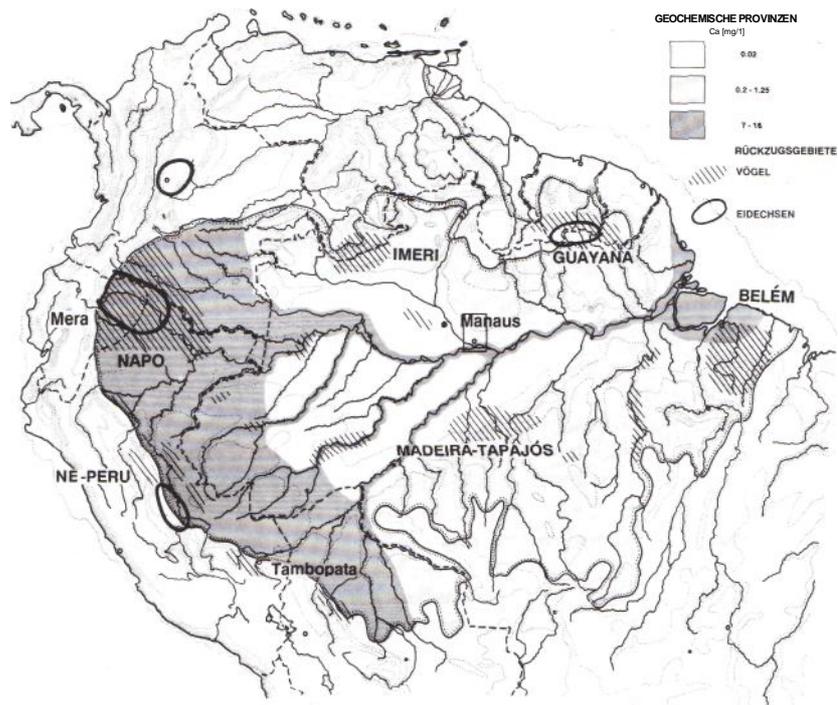


Abb. 4.1: Die vier Geochemischen Provinzen Amazoniens (nach FITTKAU, 1983) und die Rückzugsgebiete für Vögel (HAFFER, 1969) und Eidechsen (VANZOLINI, 1970).

Die Gewässer unterteilt man je nach Sedimentfracht, Huminsäuregehalt und der daraus resultierenden Farbe in Weiß-, Klar- und Schwarzwasserflüsse. Charakteristisch für das gesamte Gebiet ist die enge Verzahnung von Wäldern und Fließgewässern, was zur Ausprägung von saisonal überschwemmten *Várzea*- und *Igapó*-Wäldern führt. *Várzea*-Wald findet man auf den Uferwällen der Weißwasserflüsse, der meist überschwemmte *Igapó*-Wald wächst im Flussbett der sedimentarmen Schwarzwasserflüsse. Auf höhergelegenen Gebieten wächst der sogenannte *terra firme*-Wald, der niemals überschwemmt wird. HUECK (1966) unterscheidet 13 Waldgebiete in Amazonien und Orinokien. Zusätzlich gibt es offene, savannenartige Kampflächen mit inselartigem Baumbestand, daneben strauchartige Flächen wie die *Caatingas* und *Campinas*. Das größte zusammenhängende Waldgebiet der Erde besteht somit aus einem Mosaik unterschiedlicher Pflanzenformationen.

Der zentralamazonische *terra firme* -Wald ist besonders reich an Bäumen, Palmen und Lianen. So fand KLINGE (1973) auf nur einem Hektar mehr als 500 Arten. Diese enorme Vielfalt hat jedoch zur Folge, daß einzelne Arten sehr selten und etwa nur mit einem einzigen Exemplar pro Hektar vertreten sind. Die inselartige Verteilung einzelner Pflanzenarten erschwert spezialisierten Pflanzenfressern das Auffinden von Futterpflanzen. Zu einer mosaikartigen Aufgliederung führen außerdem charakteristische Folgen von Pflanzengesellschaften, sogenannte Sekundärformationen, wie sie sich im Bereich abgeschnittener und verlandender Flussarme oder durch umstürzende Urwaldriesen bilden. An diesen Stellen entstehen Lichtinseln, die alsbald von lichthungrigen Pionierpflanzen erobert werden — es kommt zur Ausbildung eines Sekundärwaldes. Diese Sukzessionsgesellschaften beherbergen auch ein charakteristisches Spektrum an Insektenarten (AMÉDÉGNATO & DESCAMPS, 1979).

Zoogeographisch kann man den Guayana-Schild sowie die Randbereiche Amazoniens voneinander trennen (DESCAMPS, 1978). Besonders deutlich wird dies in Nordwestamazonien, wo bereits GÜNTHER (1940) einen kolumbianischen Faunendistrikt abgrenzte. Auf die möglichen historischen Ursachen, die zur Ausbildung dieser Faunenkomplexe führten, wird bei der Diskussion der Refugientheorie eingegangen.

Die faunistischen Besonderheiten Amazoniens

Auffällig ist die Armut Amazoniens an großen Säugetieren, die wohl auf die bereits erwähnte geochemische Verarmung zurückzuführen ist. Für ihr Überleben benötigen Säugetiere riesige Territorien. Die meisten größeren Arten erweisen sich als wenig spezialisiert und zeichnen sich durch eine opportunistische Überlebensstrategie aus. Eine besondere Anpassung zeigen die nomadisierenden Wildschweinherden des Weißbartpekari (*Tayassu albirostris*) von 200 und mehr Individuen, die reifenden Früchten folgen.

Artenreich entwickelt sind kleinere Säugetiere wie die Fledermäuse, wobei vor allem die blütenbesuchenden und fruchtessenden Arten als Bestäuber und Samenverbreiter wichtige ökologische Funktionen im Wald erfüllen (DOBAT, 1985). Eine große Artenfülle beobachtet man bei Reptilien, Amphibien und Fischen. So gibt es in Amazonien ca. 2.000 Fischarten, die vielfach noch unbekannt sind. Samenfressende Fische spielen wie die Fledermäuse für die Verbreitung von Urwaldbäumen eine wichtige Rolle (GOULDING, 1985).

Unter den Wirbellosen bilden die Ameisen den größten Anteil an der Biomasse. Einen großen Artenreichtum zeigen alle diejenigen Insektengruppen, die von Holz leben wie Termiten und Larven verschiedenster Käferfamilien, ebenso Pilzfresser sowie Zersetzer, die sich von totem Blattmaterial ernähren. Seltener vertreten sind hingegen Arten, die von Aas oder Kot leben, was auf die geringe Dichte höherer Tiere zurückzuführen ist. Eine Ausnahme ist die Motte *Crypto-*

ses choloepi, die im Fell von Faultieren lebt. Jede Kotabgabe dieser sich langsam bewegenden Tiere wird von der Motte sofort zur Eiablage genutzt (WAAGE & MONTGOMERY, 1976). Auffällig ist das Fehlen von Schnecken in Zentralamazonien. Ursache hierfür ist zweifellos der extreme Kalkmangel (FITTKAU, 1981; vgl. HOPPE, dieser Band).

Es zeigt sich also, daß die hohe Artenvielfalt auf Tiergruppen beschränkt ist, die eine wichtige Funktion im Wald erfüllen, wobei die Insekten als ohnehin artenreichste Tiergruppe an der Spitze liegen.

Mikroorganismen

Durch sogenannte kurzgeschlossene Nährstoffkreisläufe werden bei der Zersetzung von Pflanzenmaterial fast sämtliche Nährstoffe wieder zurückgeführt, so daß sich trotz des nährstoffarmen Bodens eine üppige Vegetation ausbilden kann. Beim Recycling von Mineralien spielen Mikroorganismen eine Schlüsselrolle. Pilze bilden im Bereich der Baumwurzeln mit diesen eine sogenannte Mycorrhiza, mit deren Hilfe Nährstoffe aus der Streuschicht rasch adsorbiert werden können. Als Endosymbionten leben zahlreiche hochspezialisierte Einzeller und Bakterien in Insekten und helfen diesen, einseitige Nahrungsangebote wie Zellulose, Pflanzensäfte oder Blut zu verdauen (KOCH, 1976). Schließlich kontrollieren Mikroorganismen als Parasiten die Populationen höherer Organismen. So sorgen etwa insektenbefallende Pilze dafür, daß bestimmte Insektenarten nicht überhandnehmen (Abb. 4.2). Wo der Mensch das artenreiche Nebeneinander durch Monokulturen ersetzt, beobachtet man oft die Ausbreitung sonst seltener Mikroorganismen. So wurden die riesigen Gummibaumpflanzungen des Nordamerikaners LUDWIG am Rio Jarí den brasilianischen Bundesstaaten Amapá und Pará (vgl. GRAMMEL, dieser Band: 157 f.) durch den Pilz *Microcyclus ulei* zerstört (RANKIN, 1985). Unsere Kenntnis dieser Mikroorganismen ist noch gering; diese und erst recht die von ihnen eingesetzten biochemischen Prozesse des Nährstoff- und Mineralrecycling bieten sicher ein interessantes Forschungsfeld der Zukunft.

Die Anzahl der Arten — eine unbekannt große

Erstaunlicherweise kann die einfache Frage nach der Anzahl der Arten lebender Organismen nicht beantwortet werden. Inzwischen schwanken die Schätzungen im weiten Bereich von 3 bis 30 Millionen Arten, einen wissenschaftlichen Namen haben bisher „nur“ 1,7 Millionen Organismen. Die ungeheuerlich anmutende Zahl von 30 Millionen Arten basiert auf Hochrechnungen von ERWIN (1982), der die Insekten der Kronenregion südamerikanischer Regenwälder untersuchte. Im folgenden will ich auf ERWINS Untersuchungen sowie meine

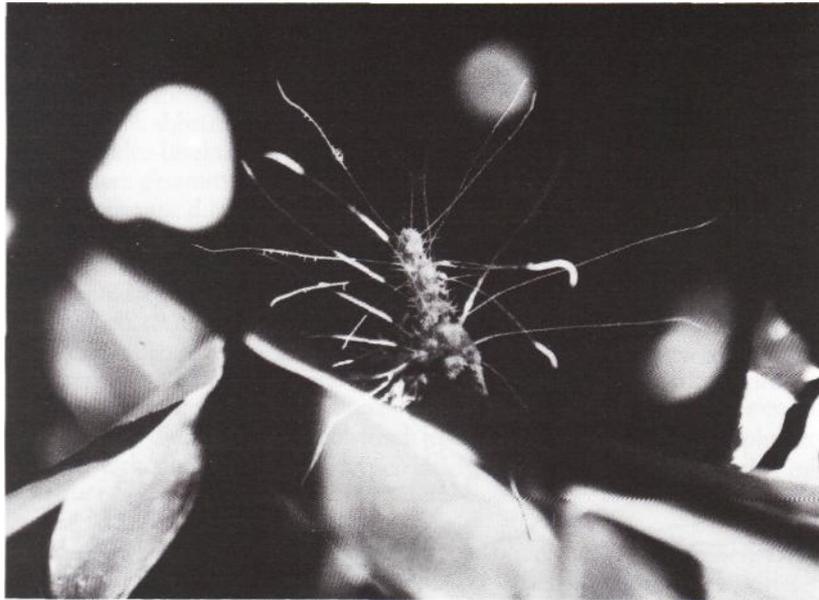


Abb. 4.2: Entomophage Pilze befallen Insekten und verhindern so deren massenhafte Vermehrung. Aus einer 2 cm langen Raupe ragen die Sporenträger der Pilze heraus. (Foto: B. KRAUSS, Tinalandia/Ecuador, 1988).

eigenen Arbeiten an Heuschrecken und Grillen der Kronenregion eingehen. „Noch ein Neuland gibt es zu entdecken — nicht zu unseren Füßen, sondern 30-60 m darüber“, schrieb um die Jahrhundertwende der Zoologe William BEEBE (1917: 85). Diese Worte sind auch noch nach 80 Jahren gültig. Die Kronenregion ist die produktivste Region des Regenwaldes, da dort eine große Blattmasse, zusammengesetzt aus Bäumen, Lianen und Epiphyten, in raffinierter Schichtung für eine optimale Ausnutzung des Lichtes sorgt. Nur ca. 1 % des Lichtes gelangt auf den Boden des Regenwaldes. In den Kronen kann sich sogar Humus mit entsprechenden Bodenbewohnern ansammeln, so daß man vom „Wald über dem Walde“ sprechen kann. Viele Tiere wie z.B. verschiedene Opossumarten, Frösche und vor allem Insekten kommen niemals auf den Waldboden hinab. Die dichte Vegetation in den Regenwäldern macht es fast unmöglich, die Kronenregion vom Boden aus zu beobachten. Dieser Lebensbereich ist fast nur mit aufwendigen Klettertechniken zu untersuchen (MITCHEL, 1986; PERRY, 1985; RIEDE, 1989). Eine andere Möglichkeit der Beobachtung bieten indirekte Methoden wie das Versprühen von Insektiziden, das Sammeln in frisch gefällten Bäumen, wozu es leider allzu viel Gelegenheit gibt, sowie Lautaufnahmen.

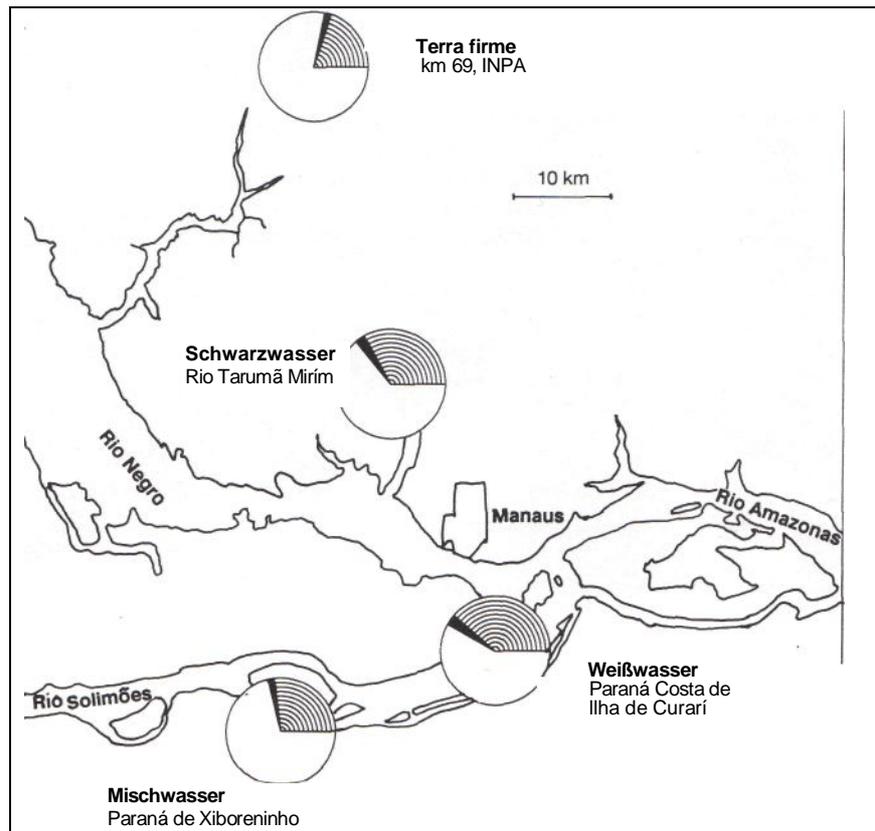


Abb. 4.3: Ergebnisse von Käfersammlungen in der Kronenregion (vereinfacht nach ERWIN, 1983): An vier ökologisch verschiedenen, aber nahe beieinanderliegenden Fundorten (man beachte den Maßstab) in Zentralamazonien fand ERWIN ganz unterschiedliche Käferarten. Weiß ist der Anteil der endemischen Arten, die nur an diesem Fundort zu finden sind. Die übrigen Arten kommen auch an anderen Fundorten vor. Das Sammelgebiet von ERWIN ist das in Abb. 4.1 eingezeichnete Rechteck. Nur ein verschwindend geringer Anteil der Arten ist an allen Fundorten zu finden (schwarz).

Sammeln mit Insektengift

Die spektakulärsten Aufsammlungen von Insekten aus der Kronenregion stammen von ERWIN (1983), der mit einer ausgefeilten ferngesteuerten Apparatur biologisch abbaubares Insektengift in der Kronenregion versprühte. Die herunterfallenden Insekten, in der Hauptsache Ameisen und winzige Käfer, wurden auf Tüchern gesammelt. Die Analyse dieses Materials zeigte einen hohen Grad an Endemismus, d.h. Arten, die auf ein kleines Verbreitungsgebiet beschränkt sind (Abb. 4.3). Eine detailliertere Analyse im Tambopata-Nationalpark in Peru ergab, daß die pflanzenfressenden Blatt- und Rüsselkäfer (Chrysomelidae und Curculionidae) besonders artenreich sind (FARREIX & ERWIN, 1988). Dies ist verständlich, da diese Arten oft auf wenige Futterpflanzen spezialisiert sind und somit direkt den Artenreichtum der tropischen Gewächse widerspiegeln. Sie folgen streng der Verbreitung dieser Futterpflanzen und bilden inselhafte, „provinzielle“ Vorkommen mit einem hohen Grad an Endemismus. Weitaus weniger Arten enthält die Familie der räuberisch lebenden Kurzflüglerkäfer (Staphylinidae), die nicht auf spezielle Waldtypen beschränkt sind, deren Vielfalt aber mit dem Blattvolumen des untersuchten Baumes, also mit der „Architektur“, korreliert ist.

Ähnliches beobachtet man bei den baumbewohnenden Heuschrecken. Diese farbenprächtigen Tiere wurden erst in den 70er Jahren in gefällten Urwaldriesen entdeckt und systematisch gesammelt (vgl. DESCAMPS, 1978). Die inselartige Verbreitung der Futterpflanzen hat bei den Heuschrecken morphologische Auswirkungen: Die zahlreichen bunten Arten der Kronenregion sind größtenteils kurzflügelig und damit flugunfähig, weshalb sie ihr Leben lang an „ihren“ Nahrungsbaum gebunden sind (RIEDE, 1987). Kurzflügeligkeit findet man sonst bei inselbewohnenden Tieren oder solchen des Hochgebirges, deren Verbreitung auf bestimmte Bergregionen beschränkt ist. Im Regenwald führt die mosaikartige Pflanzenverteilung zu einer Inselsituation. Bäume derselben Art stehen oft kilometerweit voneinander entfernt, und aus der Sicht eines mono- oder oligophagen Insekts ist der Wald eine „Wüste“, aus der „sein“ Futterbaum inselartig herausragt. Wie die Kolonisierung neuer Nahrungsquellen vonstatten geht, ist noch unklar. Innerhalb der kleinen, weit voneinander entfernten Populationen kommt es zu Inzucht. Der Genfluß zwischen den inselartig verteilten Populationen ist reduziert, was die Artbildung begünstigt.

Die Hochrechnung von ERWIN (1982) basiert auf Untersuchungen an 19 Bäumen der Art *Luehea seemannii*, einer Lindenart aus Panama. Hier fand er in der Kronenregion insgesamt 1.100 Käferarten. Von den 682 Pflanzenfressern schätzt erwin 20 % als wirtsspezifisch, d.h. nur auf dieser Baumart vorkommend, ein, von den 296 räuberisch lebenden Arten 5 %, 10 % der 69 pilzfressenden Arten und 5 % der 96 Aasfresser (ERWIN, 1982). Dies ergibt ca. 160 wirtsspezifische Käfer der Kronenregion pro Baumart. Da Käfer ungefähr 40 % aller Arthropodenarten ausmachen, kann man mit 400 Arthropodenarten pro Baum-

art rechnen. Hinzu kommen dann noch ca. 200 bodenbewohnende Arten, also insgesamt 600 Arten pro Baum. Multipliziert mit den bekannten 50.000 tropischen Baumarten ergibt dies eine Anzahl von 30 Millionen Gliederfüßlern (Arthropoden). Die dieser Hochrechnung zugrunde liegenden Annahmen sind natürlich spekulativ - insbesondere ist die Zahl der Baumarten wohl zu hoch veranschlagt, und die Schätzung ERWINS wird möglicherweise nach oben oder unten korrigiert werden müssen. Für eine exakte Messung ist es ohnehin zu spät, da weltweit ungefähr die Hälfte des tropischen Regenwaldes bereits unwiederbringlich zerstört wurde. Das wichtigste Ergebnis dieser Arbeit ist, daß die scheinbar einfache Frage, wie viele Organismenarten es auf der Erde gibt, derzeit nicht beantwortbar ist. Die Zahl der Arten beträgt aber sicherlich ein Vielfaches der bisher wissenschaftlich beschriebenen Organismen, und mindestens die Hälfte davon lebt in tropischen Regenwäldern.

Die Schätzung MAYS

Auf einem anderen Wege gelangte der Ökologe MAY (1986) zu einer Schätzung der Artenzahl: Die doppeltlogarithmische Auftragung der Tiergröße gegen die Zahl der Arten ergibt eine Gerade mit der Steigung „-2“, d.h. es gibt etwa 100 mal mehr Arten von 10 als von 100 cm Länge (Abb. 4.4). Unterhalb von 1 cm fällt jedoch die Zahl bekannter Arten unter die extrapolierte Kurve, die, würde man sie bis 0,5 mm extrapolieren, eine Artenzahl von 10 Millionen vorhersagen würde. Denkt man an unsere Wissenslücken über tropische Wirbellose wie Insekten, Milben und Mikroorganismen, so scheint die Voraussage may's nicht unwahrscheinlich. Vollkommen unklar ist beispielsweise die Zahl der Mikroorganismen, die als sogenannte Endosymbionten in bestimmten Insektenarten leben und ihnen beim Aufschluss schwer verdaulicher Nahrungsquellen helfen (KOCH, 1976). Nicht einmal die Insektenarten sind bekannt, geschweige denn ihre meist wirtsspezifischen Bewohner, von denen sie oft mehrere Arten beherbergen.

Gründliche Studien wie die von ERWIN (1983) sind leider äußerst zeitaufwendig, da das Material präpariert und bestimmt werden muss. So kann ERWIN derzeit nur 5 der insgesamt 11 Waldtypen des Tambopata-Reservats in Peru untersuchen. Gleichzeitig schreitet die zerstörerische Entwicklung Amazoniens immer schneller voran, so daß bereits jetzt Arten vernichtet sind, ohne daß dies überhaupt registriert wurde (WILSON, 1989). Auf dem Zoologenkongreß in Davis/Kalifornien wurde daher eine konzertierte Aktion von Wissenschaftlern zu einer Art Schnellerfassung der Vielfalt an ausgesuchten Organismengruppen gefordert, bevor es zu spät ist (ROBERTS, 1988). Eine vollständige Aufnahme ist derzeit angesichts der Geschwindigkeit der Zerstörung und des Mangels an Spezialisten aussichtslos.

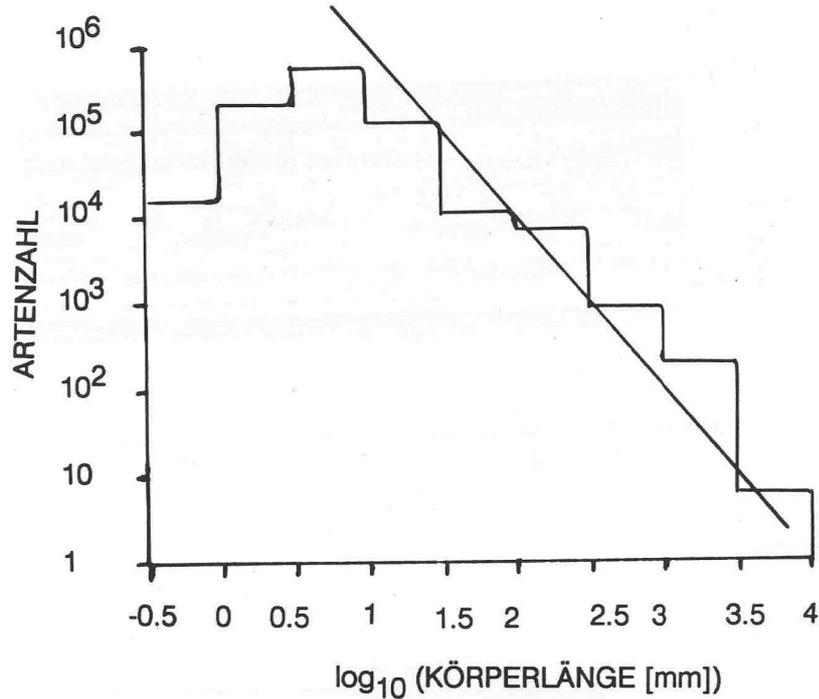


Abb. 4.4: Abhängigkeit von Artenzahl und Artgröße in doppelt-logarithmischer Auftragung (nach MAY, 1978). Zwischen 1 cm und 10m können die empirischen Daten durch eine Gerade mit der Steigung „-2“ approximiert werden. Unterhalb von 3mm (log -0,5) gilt diese Beziehung nicht mehr. Dies liegt wahrscheinlich an der mangelhaften systematischen Erfassung kleiner Organismen.

Ein bioakustischer Diversitätsindex ?

Zur Zeit arbeite ich an einem System zur Erfassung der Diversität, das auf der Analyse von Tierlauten basiert. Aufgrund der schlechten Sichtverhältnisse im Regenwald sind mehr Tiere zu hören als zu sehen. Auch hier bilden die Insekten die Mehrheit der Musikanten. Zikaden veranstalten oft einen ohrenbetäubenden Lärm. Grillenmännchen erzeugen mit ihren Flügeln einen artspezifischen Gesang mit einer festgelegten „Sendefrequenz“ und einer bestimmten Pulsrate, an der die Weibchen ihren Artgenossen erkennen (HUBER & THORSON, 1986;

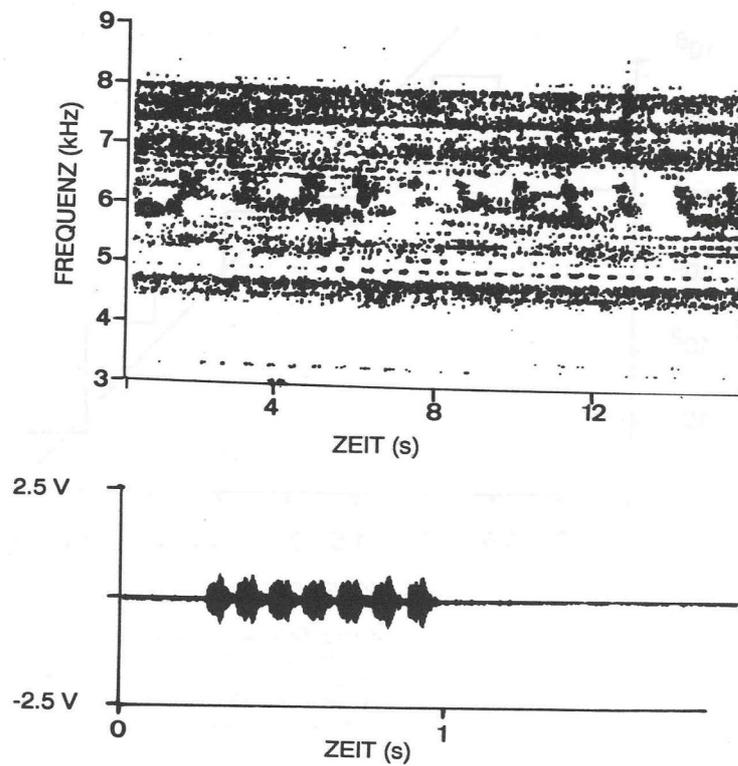


Abb. 4.5: Mit dem Spektrographen kann der Zeitverlauf und die Frequenzzusammensetzung der Urwaldgeräusche dargestellt werden. Besonders komplex ist die Zusammensetzung zwischen 18 und 20 Uhr im Frequenzbereich von 3-9 kHz, dem „Sendekanal“ von Grillen. Durch Filterung können die charakteristischen Zeitmuster einzelner Gesänge „herauspräpariert“ werden. In der unteren Kurve ist das Oszillogramm einer Gesangstruktur aus dem Bereich 4,7 kHz dargestellt. Trägerfrequenz und Zeitstruktur der Gesänge sind artenspezifisch.

Abb. 4.5). Auf einer biologischen Exkursion nach Ekuador konnte ich zusammen mit Tübinger Studenten dank der Hilfe von Quichua-Indianern eine Plattform in der Kronenregion errichten und die Geräusche des Urwaldes in 22 m Höhe registrieren (RIEDE, 1989). Besonders nach Beginn der Dämmerung zwischen 18 und 20 Uhr nimmt die Lautstärke zu, was im wesentlichen auf die Gesänge von Grillen und Fröschen zurückzuführen ist, die die Frequenzen zwischen 3 und 9 kHz gleichmäßig belegen (Abb. 4.5). Man kann aus diesem Klanggewirr einzelne Arten herausfiltern und bekommt so ein grobes Maß für die Anzahl der Arten an einem bestimmten Standort. Diese Methode ist zwar auf singende Tiere beschränkt, ist aber wesentlich schneller und schonender als die Aufsammlung. Ich hoffe, damit einen groben Überblick über die Verbreitung von Grillenarten im ekuadorianischen Amazonasgebiet zu bekommen. In einigen Fällen gelang der Fang, wobei sich zeigte, daß die Arten trotz eines relativ lauten Gesangs nur 3 mm groß waren. Im Feuchtwald scheint sogar ein Trend zur Miniaturisierung zu bestehen: Man findet dort nicht nur die größten, sondern auch die kleinsten Insektenarten. Dies liegt möglicherweise an der andauernd hohen Luftfeuchtigkeit im Regenwald: Da sich das Verhältnis von Oberfläche zu

Volumen bei sinkendem Volumen zugunsten der Oberfläche verschiebt, verdunsten kleine Tiere relativ mehr Wasser als große. Insbesondere zarthäutige Organismen wie z.B. Grillen würden bei zunehmender Miniaturisierung in trockenen Biotopen austrocknen. Bei Luftfechtigkeiten von über 90 % können es sich diese Organismen hingegen „leisten“, kleiner zu werden. Wie aus der Kurve von MAY (Abb. 4.4) hervorgeht, enthält eine Tiergruppe umso mehr Arten, je kleiner ihre Vertreter sind. Dies ist plausibel, da für kleine Tiere die Anzahl ökologischer Nischen und die Zahl der Arten steigt. Die Vielfalt der angenommenen Gesänge sowie die Kleinheit der Sänger lassen vermuten, daß die tropische Grillenfauna noch sehr viele unbeschriebene Arten enthält.

Ursachen der Artenvielfalt

Refugium-Theorie

Als Erklärung für den Artenreichtum der Regenwälder wird häufig die Annahme konstanter ökologischer Bedingungen seit 60 Millionen Jahren herangezogen (FEDOROV, 1966; RICHARDS, 1969). Das Amazonasgebiet hat jedoch während der Erdgeschichte dramatische Änderungen erlebt, wie etwa die Umkehr der Flussrichtung des Amazonas, hervorgerufen durch die Auffaltung der Anden. Geologische Daten sowie die Pollenanalyse zeigen, daß speziell während des Pleistozän und des frühen Holozän Klimawechsel und somit Änderungen der Vegetation stattgefunden haben, so daß eher wechselhafte als dauernd konstante Bedingungen charakteristisch für das Amazonasgebiet sind. Während der Eiszeiten war das Klima kühler und trockener (vgl. HOPPE, dieser Band: 35 ff.), so daß Regenwald nur noch in den feuchtesten Gebieten, den soge-

nannten Refugien, existieren konnte. Die übrigen Gegenden wurden zur Savanne oder *Caatinga*. An den tropischen Feuchtwald angepasste Organismen starben aus oder zogen sich in die verschiedenen Refugien zurück, wo sie sich nun räumlich isoliert voneinander in unterschiedliche Arten aufspalteten (PRANCE, 1985; Abb. 4.1). So schloss HAFFER (1969) aus der gegenwärtigen Verteilung nahe verwandter Tukanarten (Ramphastidae) auf die Existenz mehrerer Refugien (Abb. 4.1). Außerdem liegen dieser Karte klimatische Daten sowie die heutigen sekundären Kontaktzonen zwischen differenzierten Spezies zugrunde. Dies sind diejenigen Bereiche, wo sich die in den Rückzugsgebieten voneinander isolierten Arten nach dem Zusammenwachsen der Refugien wieder treffen.

Ähnlich ging der brasilianische Herpetologe VANZOLINI (1970) vor, der eine Karte der Rückzugsgebiete aufgrund der Verbreitung von Eidechsen entwarf (Abb. 4.1). Ein wesentlich differenzierteres Bild ergeben die Untersuchungen an Schmetterlingen. So forderte BROWN (1982) aufgrund der Verbreitung von Arten der Gattung *Heliconius* insgesamt 44 Endemismuszentren, die wahrscheinlich auch während des Pleistozän stabil waren, wobei allerdings auch Mexiko und Südbrasilien berücksichtigt wurden. Die Amazonasregion wird aufgrund seiner Daten wesentlich feiner aufgeteilt, deckt sich aber weitgehend mit den von Haffer (1969) geforderten Refugien. Unterschiede sind zu erwarten, da die Artbildung bei Insekten aufgrund der kürzeren Generationszeit möglicherweise schneller vonstatten geht.

Der Botaniker PRANCE (1982) untersuchte die Holzgewächse und vermutet 14 Endemismuszentren in Amazonien. Hierbei fand er sogenannte disjunkte Verbreitungsmuster, d.h. Baumarten, die in weit voneinander entfernten Gebieten vorkommen. Möglicherweise waren sie in Rückzugsgebieten isoliert und haben es nicht geschafft, seit der Wiederbewaldung die Zwischengebiete erneut zu besiedeln. Aufgrund der längeren Generationszeit bei Bäumen kam es hier nur in wenigen Fällen zur Ausbildung unterschiedlicher Arten.

Wenn während der Eiszeit weite Teile Amazoniens von Savanne bedeckt waren, so kann man umgekehrt heute von „Savannenrefugien“ sprechen, in denen die trockenheitsliebenden Arten wie auf Inseln isoliert sind. Die Untersuchung von Savannenpflanzen unterstützt die Hypothese von einstmaligen großen zusammenhängenden Savannenbiotopen (SASTRE, 1976).

Kritik der Refugium-Hypothese

Die geologischen Hinweise für die Klimawechsel wurden bereits im ersten Beitrag dargestellt (HOPPE, dieser Band: 35 ff.). Die biologische Beweislage ist allerdings etwas unübersichtlicher. Der schwache Punkt der Refugium-Hypothese ist der Rückschluss von der Verbreitung lebender Arten auf weit zurückliegende biogeographische Verbreitungsmuster, ohne daß Fossilien vorliegen. Der Paläontologe RAUP (1988) argumentiert, daß die Einengung der Verbreitungs-

gebiete in flächenmäßig weitaus kleinere Rückzugsgebiete zur Reduktion der Artenvielfalt geführt haben müsste. Er gibt zu bedenken, daß es schwer vorstellbar sei, wie der derzeitige Reichtum an Endemismen in Amazonien seit der letzten Eiszeit, also in nur 10.000 Jahren, entstanden sein kann. Da mehrere Eiszeiten aufeinander folgten, hätte dieser Prozess mehrmals innerhalb kürzester Zeit stattfinden müssen. CRACRAFT & PRUM (1988) zeigten durch die Aufstellung von Stammbäumen an je einer Papageien- und Tukangattung (*Pionopsitta* und *Selenidera*), daß es möglicherweise lange vor den eiszeitlichen Klimaänderungen zur Fragmentierung eines einstmals großen, weit über Amazonien hinausreichenden Waldgebietes kam. Leider reichen die geologischen Daten nicht aus, die Zeitpunkte und Ausdehnung der voreiszeitlichen Refugien festzustellen. Auch immunologische und genetische Untersuchungen weisen darauf hin, daß die untersuchten Arten wesentlich älter als die eiszeitlichen Refugien sind. HEYER & MAXSON (1983) zeigten an Fröschen, daß sich amazonische Arten von solchen des Küstenregenwaldes bereits im frühen Känozoikum abgespalten haben. Genetische Untersuchungen an drei Speziesgruppen von Vögeln (Pipridae), die jeweils an gegenüberliegenden Flußufnern vorkommen, lassen auf ein Aufspaltungsalter von 2,65 Millionen Jahren schließen (CAPPARELLA, im Druck; zitiert in CRACRAFT & PRUM, 1988). Selbst innerhalb einer Unterart (*Pipra coronata coronata*) vermutet CAPPARELLA ein Aufspaltungsalter von 0,92 Millionen Jahren. Somit sind die untersuchten Arten wesentlich älter als die eiszeitlichen Refugien. Die Existenz prä-pleistozäner Refugien erklärt möglicherweise auch die Differenz zwischen den HAFFERSchen und VANZOLINischen Refugien (Abb. 4.1). Da es erdgeschichtlich bereits vor der Eiszeit zur Fragmentierung des Waldgebietes kam, überlagert sich der Fragmentierungsprozeß mit der Geschichte der jeweiligen Tiergruppe. Jede Gruppe zeigt eine besonders „heiße“ Phase der Artbildung, die sogenannte Radiation. Kommt es während dieser Phase zur Aufspaltung der Population, wird dies relativ schnell zur Ausbildung zweier Arten führen. Die Endemismenverteilung einer Tiergruppe spiegelt somit den Fragmentierungszustand zum Zeitpunkt ihrer Radiation wider. Im Falle des Guayana-Schildes stimmen die Endemismuszentren für verschiedene Gruppen wie Eidechsen und Vögel überein (Abb. 4.1) - ein Hinweis darauf, daß diese Region besonders lange vom Rest Amazoniens isoliert war. Insekten hingegen könnten aufgrund ihrer schnellen Generationsfolge und feineren Einnischung schneller insbesondere auf sekundäre Ausdehnung reagieren, so daß die hohe Anzahl an Endemismuszentren bei Schmetterlingen (BROWN, 1982) verständlich wird.

Der Ökologe COLINVAUX (1989) gründet seine Kritik an der Refugium-Hypothese auf neueste Pollenuntersuchungen. Er fand in Mera/Ecuador, im Bereich des Napo-Refugiums (Abb. 4.1), in 18.000 Jahre alten Bodenschichten Pollen von Steineiben (*Podocarpus* sp.) in 1.100 m Höhe. Dieser Nadelbaum wächst heute nur in den kühleren Bergregenwäldern oberhalb von 1.800 m, was zeigt, daß damals das Gebiet um Mera kälter gewesen sein muss und somit als Rückzugsgebiet für wärmeliebende Tieflandarten nicht in Frage kam. Die

meisten der erwähnten Refugien sind solche höher liegenden Gebiete, die heutzutage höhere Niederschläge aufweisen, während der Eiszeiten aber wohl einfach zu kalt für Tieflandbewohner waren. Die Rückzugsgebiete müssen also im Tiefland gelegen haben, beispielsweise an Flußufem in Form sogenannter Galeriewälder (KUBITZKI, 1985). COLINVAUX (1989) dreht das Refugienmodell sogar um und vermutet, daß in den warmen Perioden auch höhergelegene Bergregenwälder besiedelt wurden, wobei sich diese Arten von ihren Schwesterpopulationen im Tiefland abspalteten und eigene Formen ausbildeten. Meine eigenen systematischen Untersuchungen an Heuschrecken des Bergregenwaldes in Ekuador bestätigen diese Vermutung. Wenn die Pollendaten von COLINVAUX (1989) stimmen, sollten diese Arten in den letzten 10.000 Jahren entstanden sein. Von Insekten sind Beispiele für Artbildung innerhalb von nur 1.000 Jahren bekannt (ZIMMERMANN, 1960).

ENDLER (1982) vertritt die Auffassung, daß für die Artbildung eine räumliche Trennung nicht unbedingt notwendig sei, sondern daß der Genfluß zwischen räumlich entfernten Individuen am Rand einer Population so gering ist, daß es durchaus zur sogenannten „parapatrischen Speziation“ kommen kann. Umgekehrt muss räumliche Isolierung nicht zwangsläufig zur Artbildung führen. Wie bereits ausgeführt, setzt sich Amazonien aus einem Mosaik unterschiedlicher Regionen zusammen. Die voneinander abweichenden Bedingungen könnten somit auch ohne die Annahme von Refugien zur Ausbildung unterschiedlicher Formen entlang ökologischer Gradienten geführt haben. ENDLER (1982) definierte sogenannte Zonen ökologischer Gleichförmigkeit, die sich hinsichtlich Vegetation, Niederschlagsmenge, Böden und Ökologie nicht wesentlich unterscheiden und außerdem nicht von Flüssen durchschnitten werden. Diese Zonen überlappen mit den Refugien. ENDLER (1982) formulierte genaue Kriterien, um zwischen Refugium-Hypothese und seinem Gradientenmodell zu unterscheiden; dabei schließen sich beide Hypothesen durchaus nicht gegenseitig aus. Hierzu sind Daten über Lage und Weite der sekundären Kontaktzonen, wo die Begegnung zwischen nahe verwandten Arten stattfindet, notwendig. ENDLER (1982) schlägt vor, die Kontaktzonen zwischen zwei ausgewählten Refugien an verschiedenen Organismengruppen zu studieren.

Eigene Untersuchungen an der noch unbeschriebenen Heuschreckenart *Galidacris* sp. zeigen, daß es selbst innerhalb des kleinen Gebietes der ekuadorianischen Naporegion zur Ausbildung verschiedener Unterarten kommen kann. So haben *Galidacris-Individuen* in einem kleinen Gebiet am linken Ufer des Rio Napo rote Beine, am rechten Ufer und angrenzend an das kleine Gebiet auf der linken Naposeite jedoch grüne Beine. Hinsichtlich des komplizierten Balzverhaltens unterscheiden sich beide Formen nicht, so daß es sich wahrscheinlich um Farbvarianten der gleichen Art handelt. Übergangsformen sind jedoch nicht zu finden, so daß es hier möglicherweise zur Aufspaltung der Art kommen wird, und zwar innerhalb eines Refugiums und in einem Gebiet ökologischer Gleichförmigkeit.

Mutualismen und Koevolution als Motor der Artenvielfalt

Mit der Zahl der Arten steigen auch deren mögliche Beziehungen untereinander. So häufen sich im Regenwald komplizierte Wechselwirkungen zwischen Räubern und Beute, Wirten und Parasiten, Pflanzenfressern und Futterpflanzen, Blüten und Bestäubern, an denen oft nicht nur zwei, sondern mehrere Arten beteiligt sind. So verfolgen verschiedene Vogelarten, insbesondere aus der Familie der Ameisenvögel (Formicariidae) Züge von Treiberameisen (*Eciton burchelli*), um die von ihnen aufgescheuchten Insekten zu vertilgen. Im Schlepptau kann man außerdem Schmetterlinge (Ithomiinae) beobachten, die aus dem Kot der Ameisenvögel seltene Mineralien aufnehmen (RAY & ANDREWS, 1980). Viele zwischenartliche Beziehungen sind so eng, daß eine Art nicht mehr ohne die andere existieren kann. Tropische Regenwälder sind besonders reich an Beispielen für Koevolution, d.h. aufeinander abgestimmter Evolution verschiedener Organismen. Einige wenige müssen hier genügen, um einen kleinen Eindruck von der Komplexität dieser Wechselwirkungen zu vermitteln.

Räuber-Beute-Beziehungen

Der extreme Mangel an Mineralien und tierischem Eiweiß führt zu einem sehr gespannten Räuber-Beute-Verhältnis. Dies fördert die Evolution besonders raffinierter Angriffs- und Abwehrstrategien. Zum Schutz vor Räubern können zwei entgegengesetzte Strategien angewandt werden: Die Tarnung oder aber, ganz entgegengesetzt, eine auffällige Warnfärbung, die möglichen Feinden die Giftigkeit des Trägers anzeigt. Hierzu gehören auch Verhaltensstrategien wie Totstellreflexe oder Einschränkung der innerartlichen Kommunikation. Auch die Seltenheit oder das „Sich-rar-machen“ kann eine wirksame Abwehr gegen Räuber sein: Diese sind oft auf bestimmte Beutetiere spezialisiert, und es lohnt sich nicht, Energie in die Jagd nach einer sehr seltenen Beute zu investieren. Seltenheit und „Sich-verstecken“ erschweren es jedoch auch den Artgenossen, sich zu finden. Laute Rufe zur Partnerfindung sind wiederum gefährlich. Beispielsweise hat sich die Fledermaus *Trachops cirrhosus* auf die Jagd nach rufenden Fröschen spezialisiert (TUTTLE & RYAN, 1981). Hier findet man etwa bei tropischen Laubheuschrecken eine interessante Kompromisslösung: Während die Männchen dieser Arten in unseren Breiten durch lautstarke Gesänge die Weibchen anziehen, schweben die tropischen Arten in ständiger Gefahr, von den zahlreichen Fledermäusen am Gesang erkannt und verspeist zu werden. Sie reduzieren daher ihren Gesang und stoßen nur noch selten einen kurzen Erkennungslaut aus (BELWOOD & MORRIS, 1987).

Mimikry

Eine der erstaunlichsten Formen der Koevolution ist die Mimikry. Der englische Naturforscher BATES (1862) entdeckte bereits im vorigen Jahrhundert bei der genauen Analyse seiner amazonischen Schmetterlingsausbeute, daß einander verblüffend ähnliche Schmetterlinge zu verschiedenen Familien gehören.

Die Heliconiinae sind auffällig gefärbte Schmetterlinge, die sehr schlecht schmecken, weil sich ihre Raupen von den alkaloidhaltigen giftigen Passionsblumen ernähren. Die äußerlich kaum zu unterscheidenden Ithomiinae hingegen sind ungiftig und profitieren von der Ungenießbarkeit ihres Vorbildes. Die Imitation eines giftigen Vorbildes durch einen ungiftigen Nachahmer wird nach ihrem Entdecker als BATESsche Mimikry bezeichnet. Bei der nach dem deutschen Biologen Fritz MÜLLER benannten MÜLLERSchen Mimikry schließen sich mehrere ungenießbare Arten in einem sogenannten Mimikry-Ring zusammen, wobei die Mitglieder oft aus unterschiedlichen Insektenordnungen wie beispielsweise Käfer und Wanzen stammen (WICKLER, 1968).

Die Mimikry erstreckt sich oft bis auf das Verhalten. Wanzen und Heuschrecken ähneln nicht nur äußerlich einer stechenden Schlupfwespe, sondern ahmen auch deren typische Antennentremolos nach.

Ein dramatisches Beispiel ist die sogenannte „aggressive Mimikry“, derer sich manche Räuber bedienen. So imitiert das Weibchen des Glühwürmchens der Gattung *Photuris* die Leuchtsignale anderer Arten. Die herbeigelockten Männchen finden allerdings nicht das erwartete art eigene Weibchen vor, sondern werden von der „femme fatale“ verspeist (LLOYD, 1965). Ein weiteres Beispiel für sogenannte „Wolf-im-Schafspelz-Mimikry“ (BALSBAUGH, 1967) findet man bei Käfern, wo die räuberischen Carabiden ihren Opfern, den Chrysomeliden, so ähneln, daß sie sich unbemerkt nähern können. Mimikry ist zwar im Bereich optischer Signale am deutlichsten erkennbar, doch bleibt sie nicht darauf beschränkt. Die Bola-Spinne erzeugt den Sexuallockstoff einer Motte und fängt die angelockten Weibchen mit einem Fangfaden (EBERHARD, 1977).

Amazonische Wahlverwandtschaften

Nicht immer liegt bei Ähnlichkeiten zwischen Arten auch Mimikry vor. Bei vielen Organismen im Regenwald beobachtet man Artenschwärme einander ähnlicher Arten, ohne daß darunter ein giftiges Vorbild ist. RICHARDS (1969) wies daraufhin, daß dies im Widerspruch zu GAUSES (1934) kompetitivem Ausschlussprinzip steht, nach dem eine Nische nur von einer Art besetzt werden kann. Genauere Untersuchungen zeigen jedoch Unterschiede bezüglich der endgültigen Größe einer Art, ihrer Schattentoleranz oder ihrer Verbreitungsstrategie. Wichtiger noch dürften die physiologischen Unterschiede sein, beispielsweise die unterschiedliche Ausnützung von Mineralstoffen durch Mycor-

rhiza oder Abwehrstoffe gegen Pflanzenfeinde, obwohl hierüber nur wenige Untersuchungen vorliegen (GOTTLIEB, 1985).

Das Phänomen der Artenschwärme unterstützt FITTKAUS Hypothese (1983: 212) der „biologischen Filter“, wobei jeder Art eine unterschiedliche Aufgabe im Nährstoffkreislauf zukommt. Wachsende Artenzahl bedingt ein dichteres Filtersystem und hilft somit, im nährstoffarmen Biotop zu überleben.

Von großer Bedeutung für die Nischendifferenzierung sind die biotischen Interaktionen, insbesondere Bestäubungs- und Samenverbreitungsbiologie (RENNER, 1989). Viele Artenschwärme mit ähnlichen Blüten sind hinsichtlich Blüte- und Fruchtzeit zeitlich gestaffelt, wodurch die Bestäuber und Samenverbreiter das ganze Jahr über Nahrung finden (KUBITZKI, 1985).

Auch im Tierreich beobachtet man verwirrende Ähnlichkeiten, die nicht immer als Mimikry interpretiert werden können. So treten einige baumbewohnende Heuschreckenarten als „Triplets“ auf, d.h. drei sehr ähnliche Arten bewohnen denselben Futterbaum. Alle Arten sind unauffällig braun, sie unterscheiden sich nur in der Struktur der Geschlechtsorgane und der Farbe der Knie. Natürlich müsste hier durch Verhaltensexperimente nachgewiesen werden, ob sich die verschiedenen Arten überhaupt selbst auseinanderhalten können und wie oft es etwa zu Kreuzungen kommt. Wie bei der bereits erwähnten Heuschreckengattung *Galidacris* kann man hier möglicherweise einen Artbildungsprozess *in situ* beobachten. Morphologisch kaum unterscheidbare Arten beobachtet man auch bei Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae). Zur Unterscheidung der Arten müssen Verhaltensdaten wie die Struktur der Lockrufe analysiert werden (JUNGFER, 1989). Dieses Auftreten von Artenschwärmen unterstützt die Hypothese FEDOROV'S (1966:9), daß durch die geringe Individuendichte einzelner Arten im Regenwald das Prinzip der Konkurrenz außer Kraft gesetzt wird; FEDOROV spricht von „günstigen Bedingungen für den Prozess der Artbildung, wobei genetische Drift über natürliche Selektion vorherrscht“ (Übers. durch den Verf.).

Pflanzen und Pflanzenfresser: „Chemischer Krieg“

Die Bedrohung der Pflanzen durch zahlreiche Insekten- und Pilzarten ist wohl die Hauptursache für die Evolution der zahlreichen pflanzlichen Abwehrstoffe wie Alkaloide, Phenole und Tannine. Oft handelt es sich dabei um Substanzen, die auch im Wirbeltierorganismus und somit beim Menschen Wirkungen zeigen. Die große Zahl von drogenhaltigen Pflanzen im Regenwald ist daher ein Ergebnis des „chemischen Krieges“ zwischen Pflanzen und Insekten. Andere pflanzliche Abwehrstoffe sind Harze sowie der Latex des Gummibaumes, wodurch mechanisch das Eindringen von Insekten verhindert wird.

Die Synthese dieser Abwehrstoffe ist jedoch energie- und zeitaufwendig. Schnellwüchsige Bäume, wie sie etwa in Lichtungen oder an Flußufern vorkommen, bedienen sich daher anderer Strategien. Sie wachsen schneller, als ihre zahl-

reichen Fressfeinde sie vernichten können und nehmen dafür eine kurze Lebensdauer in Kauf.

Zwischen Pflanzen und ihren Fressfeinden kommt es oft zu regelrechten "evolutionären Wettrennen". Ein gut untersuchtes Beispiel ist der Wettlauf zwischen Passionsblumen und den Raupen der schon erwähnten Schmetterlinge der Unterfamilie Heliconiinae (GILBERT, 1982). Die giftigen Alkaloide der Passionsblume halten zwar viele Fressfeinde fern, nicht jedoch die *Heliconius*-Raupe, die das aufgenommene Gift sogar zur eigenen Verteidigung benutzt. Nachdem diese chemische Verteidigung vom Fressfeind überwunden wurde, wehrte sich die Passionsblume durch eiförmige Auswüchse an der Blattbasis. So wird den Schmetterlingsweibchen vorgegaukelt, daß dieses Blatt bereits mit Eiern versorgt und eine weitere Eiablage zwecklos ist. Dieser Prozess führte zur Ausbildung zahlreicher Arten von Passionsblumen.

Einige Pflanzenarten beherbergen Ameisen, die andere Insekten fernhalten sowie das Anwachsen von pflanzlichen Schmarotzern verhindern (BENSON, 1985). So wird beispielsweise der in Lichtungen häufige *Cecropia*-Baum durch Ameisen der Gattung *Azteca* verteidigt, die in den hohlen Stammabschnitten leben. Auch die Seltenheit vieler amazonischer Baumarten ist eine wirksame Verteidigung. Durch den großen Abstand zwischen den Bäumen einer einzelnen Art wird es dem Fressfeind schwer gemacht, etwa nach einer Massenvermehrung desselben einen neuen Wirtsbaum zu finden. Die schnelle Ausbreitung von Schädlingen in Monokulturen zeigt, wie wichtig die Einhaltung des Mindestabstands für den Fortbestand des Waldes ist. Die räumliche Isolation erfordert jedoch Bestäuber mit hoher Beweglichkeit wie etwa blütenbesuchende Fledermäuse (DOBAT, 1985), um eine Befruchtung der weit auseinanderstehenden Bäume zu gewährleisten.

Diskussion und Ausblick

Zur Erklärung der Artenvielfalt der amazonischen Regenwälder koexistieren derzeit verschiedene Hypothesen. Inseleffekte, chemischer Krieg, Trend zur Verkleinerung und möglicherweise zeitweilige Isolation von Regenwaldfragmenten förderten und fördern die Ausbildung neuer Spezies. Dabei schließen sich die verschiedenen Hypothesen nicht aus, vielmehr können sich die Effekte verstärken. Dennoch ist man von einem tiefen Verständnis der Gründe für die Artenvielfalt noch weit entfernt. So gilt nach wie vor die Bemerkung von HUBBELL & FOSTER (1983:26): „*Why are they* (die Regenwälder) *so rich in tree species continues to pose a difficult challenge to community theory* (HUBBELL, 1980) *and evolutionary biology* (ASHTON, 1969). *The mystery is even deeper than is commonly supposed, because not all tropical forests are rich in tree species; indeed, some are very species-poor...*“. Gerade die Artenarmut einiger Regenwälder zeigt, daß die hier aufgezeigten Mechanismen nicht allgemein gültig sind, die Gründe

hierfür gehören sicher zu den interessantesten Rätseln für Ökologen und Evolutionsbiologen (vgl. CONNELL & LOWMAN, 1989). Die immer noch unverstandenen Details der Artbildung lassen sich im Regenwald am besten beobachten: Hier gibt es die größte Artenvielfalt, und möglicherweise ist die Geschwindigkeit der Artbildung hier auch höher! Somit kann man die Regenwälder als Labor der Evolution bezeichnen. Dies bedeutet, daß mit der Zerstörung dieser Biotope nicht nur die Arten selbst, sondern auch die Werkstatt der Artenvielfalt zerstört wird. Ob bei der gegenwärtigen Vernichtungsrate Zeit genug für die Beantwortung wissenschaftlicher Fragen bleibt, ist mehr als zweifelhaft. Die Vielzahl an Endemismen, die inselhafte Verbreitung vieler Arten, die hohen ökologischen Anforderungen an das Mikroklima sowie die enge Verzahnung der Biologie vieler Spezies machen das amazonische Ökosystem besonders empfindlich gegenüber Eingriffen. Insbesondere die Prozesse der modernen Zivilisation wie industrielle Großprojekte oder Agroindustrie verursachen großflächige Zerstörungen, die mit den vielfältigen kleinräumigen Mosaiken des Regenwaldes besonders schlecht verträglich sind (RIEDE, 1990). Hingegen erlauben indianische Nutzungsstrategien seit jeher eine Koexistenz von Mensch und Regenwald. Entwürfe für eine ökologisch verträgliche Nutzung sollten sich an diesen Vorbildern orientieren (vgl. OBERNDÖRFER, dieser Band; STEINLIN, dieser Band: 184 ff.).

Danksagung

Ich danke Dr. S. RENNER (Aarhus) und Prof. Dr. K. VOGT (Freiburg) für das kritische Lesen des Manuskripts. Die erwähnten bioakustischen Untersuchungen in Ekuador wurden mit Unterstützung des Lehrstuhls für Biokybernetik, Prof. D. VARJU (Tübingen) durchgeführt, für die Hilfe bei der Analyse dieser Aufnahmen mit dem MEDAV-Spektrographen danke ich Prof. H.-U. SCHNITZLER (Tübingen), Herrn Bodo KRAUSS (Tübingen) danke ich für die Überlassung eines Diapositivs.

Angeführte Schriften:

- AMÉDÉGNATO, C. & DESCAMPS, M. (1979): General structure of Guiano acridomorph populations. - In M. TYRKUS, M., I. J. CANTRALL & C. S. CARBONELL, Hrsg.: Proceedings of the Second Triennial Meeting, 113-137, Montana (Pan American Acridological Society).
- ASHTON, P. S. (1969): Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. - Biol. J. Linnean Soc. 1, 155-196, London.
- BALSBAUGH, E. U. J. (1967): Possible mimicry between certain Carabidae and Chrysomelidae. - Coleopt. Bull. 21 (4), 139-140, Washington.

- BATES, H. W. (1862): *The naturalist on the river Amazon*. - 394 S. London (John Murray) (1910).
- BEEBE, W. (1917): *Tropical wild life*. — New York (New York Zoological Society).
- BELWOOD, J. J. & MORRIS, G. K. (1987): Bat predation and its influence on calling behaviour in neotropical katydids. — *Science* 238, 64-67, Washington.
- BENSON, W. W. (1985): Amazon ant-plants. - In G. T. PRANCE & T. E. LOVEJOY, Hrsg.: *Amazonia*, 239-266, Oxford (Pergamon).
- BROWN, J., K. S. (1982): Paleocology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. — In G. T. PRANCE, Hrsg.: *Biological diversification in the tropics*, 255-308, New York (Columbia Univ. Pr.).
- COLINVAUX, P. A. (1989): Der Amazonas-Regenwald. — *Spektrum der Wissenschaften*, Juli 1989, 70-76, Weinheim.
- CONNELL, J. H. & LOWMAN, M. D. (1989): Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. — *The American Naturalist* 134 (1), 88-119, Chicago.
- CRACRAFT, J. & PRUM, R. O. (1988): Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. — *Evolution* 42 (3), 603-620, Lawrence.
- DESCAMPS, M. (1978). Etude des écosystèmes guyanais. III—Acridomorpha dendrophiles (Orthoptera Caelifera). - *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 14 (3), 301-349, Paris.
- DOBAT, K. (1985): *Blüten und Fledermäuse*. - 370 S., Frankfurt/M. (Kramer).
- EBERHARD, W. G. (1977): Aggressive chemical mimicry by bolas spider. — *Science* 198, 1173-1175, Washington.
- ENDLER, J. A. (1982): Pleistocene forest refuges: fact or fancy? — In G. T. PRANCE, Hrsg.: *Biological diversification in the tropics*, 641-657, New York (Columbia Univ. Press).
- ERWIN, T. L. (1982): Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other Arthropod species. - *Coleopt. Bull.* 36 (1), 74-75, Washington.
- ERWIN, T. L. (1983): Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. — In S. L. SUTTON, T. C. WHITMORE & A. C. CHADWICK, Hrsg.: *Tropical rain forest ecology and management*, 59-75, Oxford (Blackwell).
- FARRELL, B. D. & ERWIN, T. L. (1988): Leaf-beetle Community structure in an Amazonian rainforest canopy. — In P. JOLIVET, E. PETITPIERRE & T. H. HSIA, Hrsg.: *Bio-logy of Chrysomelidae*, 73-87, Dordrecht (Kluwer).
- FEDOROV, A. A. (1966): The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. — *J. Ecol.* 54, 1-11, Oxford.
- FITTKAU, E. J. (1981): Armut in der Vielfalt: Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. - *Mitt. zool. Ges.* 3 (13/15), 329-343, Braunau.

- FITTKAU, E. J. (1983): Grundlagen einer Ökologie Amazoniens — Versuch einer Zusammenschau. — Spixiana (Supplement) 9, 201-218, München.
- FITTKAU, E.J. (1985): ökologische und faunenhistorische Zoogeographie der tropischen Regenwälder — Versuch eines Vergleichs. — Verh. dt. Zool. Ges. 78, 137-146, Stuttgart.
- FITTKAU, E.J. & KLINGE, H. (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. — Biotropica 5 (1), 2-14, St. Louis.
- GAUSE, G. F. (1934). The struggle for existence. -163 S. Baltimore (Williams & Wilkins) (Nachdruck: New York [Dover] 1971).
- GILBERT, L. E. (1982): Koevolution. Wie ein Falter seine Wirtspflanzen formt. — Spektrum der Wissenschaft, Oktober 1982, 72-85, Weinheim.
- GOTTLIEB, O. R. (1985): The chemical uses and chemical geography of Amazon plants. - In G. T. PRANCE & T. E. LOVEJOY, Hrsg.: Amazonia, 218-238, Oxford (Pergamon).
- GOULDING, M. (1985): Forest fishes of the Amazon. — In G. T. PRANCE & T. E. LOVEJOY, Hrsg.: Amazonia, 267-276, Oxford (Pergamon).
- GÜNTHER, K. (1940): Über die Verbreitung einiger Insekten im Gebiete des Amazonasstroms und die Frage eines columbischen Faunendistriktes in der brasilianischen Subregion. - Archiv f. Naturgeschichte, N.F. 9(4), 450-500, Berlin.
- HAFER, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. — Science 165, 131-137, Washington.
- HEYER, W. R. & MAXSON, L. R. (1983): Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). — Arq. Zool. 30, 341-373, Sao Paulo.
- HUBBELL, S. P. (1980): Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. — Oikos 35, 214-299, Kopenhagen.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. (1983): Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. — In S. L. SUTTON, T. C. WHITMORE & A. C. CHADWICK, Hrsg.: Tropical rain forest ecology and management, 25-44, Oxford (Blackwell).
- HUBER, F. & THORSON, J. (1986): Akustische Verständigung bei Grillen. — Spektrum der Wissenschaft, Februar 1986, 78-87, Weinheim.
- HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. - 422 S. Stuttgart (G. Fischer).
- JUNGFER, K.-H. (1989): Pfeilgiftfrösche der Gattung *Epipedobates* mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Peru. — Salamandra 25 (2), 81-98, Bonn.
- KLINGE, H. (1973): Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. — Amazoniana 4, 283-292, Kiel.
- KOCH, A. (1976): Symbiose — Partnerschaft fürs Leben. — 267 S. Frankfurt (Suhrkamp).

- KUBITZKI, K. (1985): Die tropischen Regenwälder: Probleme ihrer Genese aus botanischer Sicht. - Verh. dt. Zool. Ges. 78, 147-158, Stuttgart.
- LEOPOLDO, P. R. (1983): The hydrology of the Amazon region. —The Environmentalist 3 (Supplement No. 5), 7-12, Lausanne.
- LLOYD, J. E. (1965): Aggressive mimicry in *Photuris*: Firefly femmes fatales. — Science 149, 653-654, Washington.
- MAY, R. M. (1978): The dynamics and diversity of insect faunas.— In L.A. MOUND & N. WALOFF, Hrsg.: Diversity of insect faunas (Symposia of the Royal Entomological Society of London, Number 9), 188-204, Oxford (Blackwell).
- MAY, R. M. (1986): How many species are there? — Nature 324, 514-515, London-Washington.
- MEYER-ABICH, A. (1967): Alexander VON HUMBOLDT. - rowohlts monographien 131, 190 S., Reinbek bei Hamburg (Rowohlt Taschenbuch Verl.).
- MITCHELL, A. W. (1986): The enchanted canopy. - 255 S. Glasgow (W. Collins).
- PERRY, D. R. (1985): Die Kronenregion des tropischen Regenwaldes. — Spektrum der Wissenschaft, Januar 1985, 76-85, Weinheim.
- PRANCE, G. T. (1982): Forest refuges: evidence from woody angiosperms. — In G. T. PRANCE, Hrsg.: Biological diversification in the tropics, 137-158, New York (Columbia Univ. Pr.).
- PRANCE, G. T. (1985): The changing forests. - In G. T. PRANCE & E. LOVEJOY, Hrsg.: Amazonia, 146-165, Oxford (Pergamon).
- RANKIN, J. M. (1985): Forestry in the Brazilian Amazon. — In G. T. PRANCE & T. E. LOVEJOY, Hrsg.: Amazonia, 369-392, Oxford (Pergamon).
- RAUP, D. M. (1988): Diversity crisis in the geological past. — In E. O. WILSON, Hrsg.: Biodiversity, 51-57, Washington (National Academy Pr.).
- RAY, T. S. & ANDREWS, C. C. (1980): Antbutterflies: butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. — Science 210, 1147-1148, Washington.
- RENNER, S. S. (1989): A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. — Ann. Missouri Bot. Gard. 76, 496-518, St. Louis.
- RICHARDS, P. W. (1969): Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. - Biol. J. Linn. Soc. 1, 149-153, New York.
- RIEDE, K. (1987): A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). — Ethology 76, 265-296, Berlin.
- RIEDE, K. (1989): ECUADOR '88 - eine biologische Exkursion nach Südamerika. -Tübinger Universitätszeitung 37, 4-6, Tübingen.
- RIEDE, K. (1990): Artentod im Regenwald. — ökozid-magazin 1, 2-11, Mönchengladbach.
- ROBERTS, L. (1988): Hard choices ahead on biodiversity. — Science 241, 1759-1761, Washington.

- SASTRE, C. (1976): Quelques aspects de la phytogéographie de mileaux ouverts guaya-nais. — In H. DESCIMON, Hrsq.: Biogéographie et evolution en Amerique tropicale, Publication Lab. Ecole Normale Supérieure No. 9, 67-74, Paris (Ecole Normale Supérieure).
- TUTTLE, M. D. & RYAN, M. J. (1981): Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the neotropics. — Science 214, 677-678, Washington.
- VANZOLINI, P. E. (1970): Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. — Inst. Geográfico Sao Paulo, Série Teses e Monografias 3, 1-56, São Paulo.
- WAAGE, J. & MONTGOMERY, G. G. (1976): *Cryptoses choloepi*: A coprophagous moth that lives on a sloth. — Science 193, 157-158, Washington.
- WICKLER, W. (1968): Mimikry. - 256 S., München (Kindler).
- WILSON, E. O. (1989): Bedrohung des Artenreichtums. — Spektrum der Wissenschaft, November 1989, 88-95, Weinheim
- ZIMMERMANN, E. C. (1960): Possible evidence for rapid evolution in Hawaiian moths. — Evolution 14, 137-138, Lawrence.