

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 19, 91-116. Hannover 2007

## **Die Regenwälder von Queensland – where the rainforest meets the reef**

- Joachim Hüppe & Richard Pott, Hannover –

### **Abstract**

Fossil records suggest that tropical northern Australia was dominated by a humid tropical environment supporting rainforest in the Early Tertiary. The increasing aridity of the continent from mid Miocene on, the prevalence of a cool climate during the Oligocene and the glacial cycles of the Pleistocene promoted the development of grassland and tropical savannas and the establishment of fires leading to the existence of fragmented patches of rainforest on geologically young sites especially in the eastern slopes of the Great Dividing Range in Queensland between Cooktown and Cairns.

The region referred to as "The Daintree Rainforest" encompasses an area of approximately 1200 square kilometres from the Daintree-River north to Cooktown and west to the Great Divide. It represents the largest block of tropical rainforest in Australia. This tropical rainforest is one of the most complex on earth. Its plant diversity and structural complexity is unrivalled on the Australian continent and represents the origins of the modern Australian flora. In the Daintree-region the climate and topography were ideal, so the area became a last remaining refuge for tropical rainforest, mangrove and coastal reef. Many species have survived with little change and even today their descendants retain many of their primitive characteristics – some dating back 110 million years, like *Davidsonia pruriens* (Davidsoniaceae) and the local endemic *Noahdendron nicholasii* (Hamamelidaceae), which only occurs in Noah-Creek, Daintree.

One plant species in particular, the Ribbon wood (*Idiospermum australiense*, Idiospermaeae) is one of the rarest and most primitive of the flowering plants. Its discovery in the Cape Tribulation National Park in 1972 was arguably Queensland's most significant botanical find, greatly increasing scientists' awareness of just how ancient these forests really are. From a total of 19 primitive flowering plant families on Earth, 7 are represented in the Daintree region making the highest representation of these plants world wide. The landscape of Daintree is one of striking diversity including magnificent scenery, mountain ranges, fast-flowing streams and waterfalls, deep gorges and dense rainforests. The vegetation of the area is the most diverse in Australia both floristically and structurally. There have been 4 different main rainforest types identified. From the tall forests of the coastal plains with massive curling liana growth and enormous buttress roots, through the middle altitude forests, to the montane forests and areas of heath-like growth that adorn the mountain tops. It is further interesting to note that the mangrove forest fringing the mouths of the creeks and rivers the Daintree area boast the highest species diversity of this habitat type in Australia.

### **1. Einleitung**

Tropische Regenwälder gibt es auf der Erde in drei großen Lebensräumen, wie es auch T.C. WHITMORE (1990), P.W. RICHARDS (1996) und R.J. MORLEY (2004) betonen.

Zunächst sind hier die großen Regenwaldgebiete entlang des Äquators zwischen dem jeweils 5. Breitengrad nördlicher und südlicher Breite zu nennen, die durch die Innertropische Konvergenzzone (ITCZ) bestimmt sind (Abb. 1). In diesen Regionen haben das inneräquatorische Tageszeitenklima und das Fehlen ausgesprochener Jahreszeiten oder jeglicher Saisonalität die reichhaltigsten und höchstentwickeltesten inneräquatorialen Regenwälder hervorgebracht, besonders im Amazonasgebiet, im Kongobecken und im indomalaischen Archipel in Südostasien sowie in Australien.

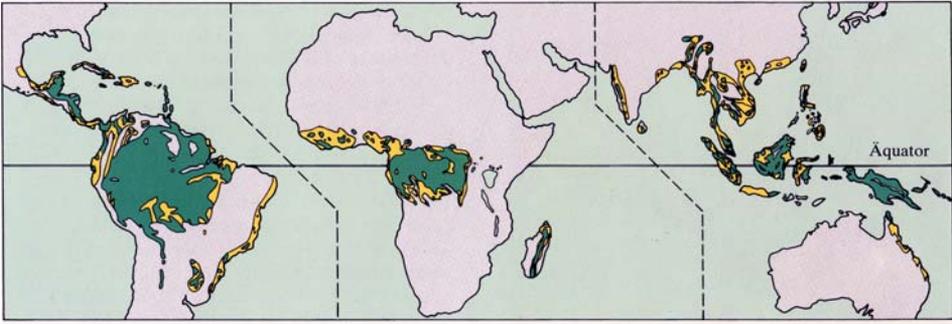


Abb. 1: Verbreitung tropischer Regenwälder auf der Erde nach TERBORGH (1993)

In Richtung der subtropischen Hochdruckgebiete gehen diese inneräquatorialen Regenwälder beiderseits des Äquators in teilimmergrüne und regengrüne Wälder über, wie wir dies in Abbildung 2 sehen und wie es ausführlich bei H. WALTER & S.W. BRECKLE (1999) sowie R. POTT (2005) beschrieben ist.

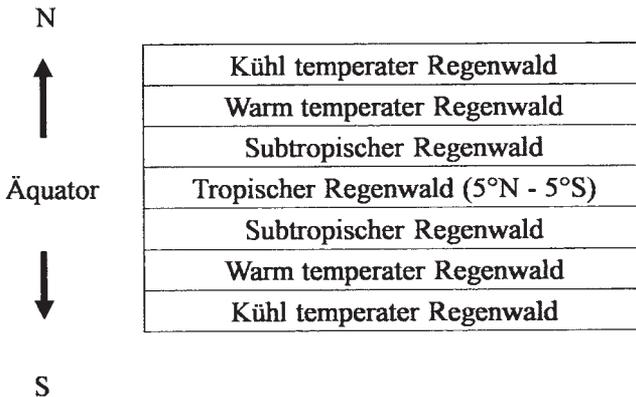


Abb. 2: Schematische Abfolge der Regenwälder vom Äquator zu den Wendekreisen

In Australien kommt tropischer Regenwald zusammenhängend nur an der Ostküste von Queensland zwischen 16° und 19° südlicher Breite bei 1500 bis 3000 Millimetern Jahresniederschlag vor. In Höhen über 500 Metern ist hier zudem ein artenarmer und dem tropischen Regenwald verwandter montaner Regenwald entwickelt. Nach Norden und Süden gibt es von hier aus gesehen in Australien nur noch Regenwaldfragmente in Schluchten und Tallagen; dazwischen wachsen immergrüne *Eucalyptus*-Wälder und spezielle Trockenwälder mit Eucalypten, Casuarinen und Akazien. Ein solches Vegetationsmosaik finden wir in Queensland nördlich von Cairns vor allem auf der Cape York-Halbinsel, wo Monsune und Passatwinde die hohen Niederschläge bedingen, welche durch Steigungsregen an Gebirgshängen der Great

Dividing Range lokal noch verstärkt werden können. Wegen der Saisonalität solcher Regenfälle besitzen die dortigen Regenwälder auch relativ geringe Anteile laubwerfender Bäume – in Relation zu ihrer geographischen Lage –, und solche teilimmergrünen tropischen Regenwälder können hier nur unter ganz speziellen Klimabedingungen gedeihen, wie wir dies nachfolgend am Beispiel der Regenwälder von Daintree genauer betrachten wollen.

## 2. Die tropischen Regenwälder von Daintree

Die artenreichen Tieflagenregenwälder in Nordostaustralien nördlich von Cairns sind einmalig auf der Erde: Es gibt sie nur noch einigermaßen großflächig in den Küstenregionen nördlich des Daintree River am Cape Tribulation bis hinauf nach Cooktown am Eingang zur Cape York-Halbinsel östlich der Great Dividing Range, dem Gebirgszug, der den gesamten Osten Australiens vom Cape York bis zum Mt. Wellington bei Hobart in Tasmanien von Norden nach Süden durchzieht. Hier in der innertropischen Konvergenzzone Australiens kennt man keine Jahreszeiten, nur dort, wo sich Monsune und Passatwinde bemerkbar machen, sind zwischen den saisonalen Regenfällen kurze Trockenphasen in den Jahresgang eingeschaltet. Dementsprechend wachsen in der Great Dividing Range als tropische Wälder nur Tieflagenregenwälder und montane Regenwälder auf engstem Raum untereinander verflochten. Diese Regenwälder verändern sich je nach Einfluss der Niederschläge mit zunehmender Entfernung von den Wendekreisen zu subtropischen warm-temperaten und temperaten Regenwäldern. In Queensland finden wir solche südlich von Cairns bis in die Gegend von Frazer Island und bis nach Brisbane (BEADLE 1981, BELL et al. 1987, ADAM 1992, GROVES 2001).

Derartige immergrüne Regenwälder unterliegen dabei wegen der zunehmenden Saisonalität der Niederschläge einem besonderen phänologischen Wechsel: Sie verändern sich allmählich mit zunehmender Entfernung von den Tropen zu teilimmergrünen, halb-laubwerfenden und zu laubwerfenden Wäldern, je nach Dauer und Intensität der Trockenzeit. Die einzigen saisonalen bis immergrünen tropischen Tieflandregenwälder Australiens wachsen jedoch hier im Daintree-Gebiet von Queensland. Sie sind weltweit ein Unikat! Wir wollen uns fragen, was ihre Einzigartigkeit bedingt, welche Standortfaktoren dabei wirksam sind und welche Anpassungen ihre Pflanzenwelt an das dortige saisonale Klima entwickelt hat.

Im tropischen Klima der Daintree-Region herrscht normalerweise eine kurze Trockenphase; die Temperaturen variieren im Jahresgang um etwa 5 Grad Celsius mit monatlichen Maxima von 31,5 Grad Celsius im Süd-Sommer zwischen Dezember und Februar und winterlichen Höchsttemperaturen von 25,5 Grad Celsius in den Süd-Wintern im Juni und Juli. Die Niederschläge betragen – wie gesagt – im allgemeinen mehr als 3000 Millimeter pro Jahr, wobei etwa 60 Prozent in der feuchten Sommersaison zwischen Dezember und März niedergehen mit monatlichen Spitzen von bis zu 550 Millimetern (HERBERT 1960, FRANCIS 1970, HOPKINS et al. 1999). Von Juli bis Oktober fallen in der Regel dagegen nur etwa 90 Millimeter Niederschlag im Monat, was kurze saisonale „Trockenphasen“ zur Folge hat. Hohe Luftfeuchtigkeit setzt dann ein am Ende der Trockenzeit, wenn vor dem Regenbeginn die Temperaturen ansteigen, in einer Phase, welche die Australier als „*the wet*“ bezeichnen. Die vergleichsweise hohen Niederschlagssummen liegen dann am oberen Ende des globalen tropischen hydrologischen Spektrums insgesamt (KEAST 1981, MEIER & FIGGIS 1989, MACK & CORLETT 2005) und sind vor Ort durch vier niederschlagsbringende Erscheinungen bedingt: Konvektion, Konvergenz, Zyklone und die Orographie der Region mit ihren steilen Berg Rücken und tief eingeschnittenen Tälern (Abb. 3).

Hier im Daintreegebiet verändert sich der Tieflagenregenwald über zahlreiche Stufen montaner Typen bis zum Bergregenwald, dem „Highland-Rain Forest“, wie es auch BEARD (1967), ASH (1988), BORCHERT et al. (2002), HUGHES (2003) und MORLEY (2004)



beschreiben. Für unser Untersuchungsgebiet lassen sich somit folgende vier allgemeine Typen nach der Höhenlage differenzieren, die in den Abbildungen 4 - 7 dargestellt sind:

Die Abbildungen 4 bis 7 vermitteln allerdings nur einen groben Eindruck über diese Waldtypen. Insgesamt können nach TRACEY (1982) sogar dreizehn verschiedene Regenwaldtypen nach ihrem verschiedenartigen Aufbau und ihrer Struktur unterschieden werden, die nach Schichtung, Artenzusammensetzung, Höhenlage und insbesondere nach der Blattgröße charakteristischer Baumarten differenziert werden. Das macht eine Klassifi-

Abb. 3: Steile Bergrücken und tief eingeschnittene Täler kennzeichnen die Ostabdachung der Dividing Range im Daintree-Regenwaldgebiet. Der Thornton-Peak bildet mit 1379 m die höchste Erhebung



kation sehr unübersichtlich und die hier vorgestellten vier Haupttypen reichen nach unserer Meinung für eine allgemeine Ansprache und Differenzierung der Regenwälder in Queensland jedoch aus.

R.J. MORLEY (2004) differenziert in seiner globalen Betrachtung der tropischen Regenwälder besonders diese Regenwälder entlang der Nordostküste von Queensland als spezielle saisonale Typen, ohne jedoch auf Details oder die floristische Differenzierung dieser Wälder genauer einzugehen. Deshalb wollen wir die Daintree-Regenwälder hier genauer betrachten und besonderen Augenmerk auf die Phänomene des Laubwechsels legen.

Zustand und Status solcher Immergrünen tropischen Regenwälder sind

Abb. 4: Lowland-Rainforest-Typ unter 400 m NN am Cape Tribulation

in der Literatur schon immer verschiedentlich beschrieben und interpretiert worden. L.J. WEBB (1978) sowie WEBB & KIKKAWA (1990) und WEBB & TRACEY (1994) bezeichnen



Abb. 5: Upland Rainforest-Typ zwischen 400 und 1200 m NN mit *Licuala ramseyi* auf feuchten Böden



beispielsweise noch solche Regenwälder als immergrün, wenn auch noch bis zu 25 Prozent ihrer Gehölzanteile aus laubwerfenden Arten bestehen. Grundsätzlich sind derartige immergrüne Regenwälder aber an Gebiete ohne jegliche Saisonalität gebunden. Hier in Queensland ist die Situation jedoch eine andere: Für Australiens tropische Monsungebiete haben BOWMAN & PRIOR (2005) verschiedene Saisonalitätsindizes kalkuliert, - diese basieren auf Ausdauer und Verlauf der Relation von Trockenzeit zu Regenzeit -, und für unser Gebiet von Daintree sind vor allem Trockenzeiten von über 3 Monaten Dauer sowie kurze intensive Monsunregenzeiten bezeichnend (vgl. auch BEARD 1967, BEADLE 1981, BOWMAN 2000 und GIVNISH

Abb. 6: Mountain Rainforest-Typ zwischen 800 und 1200 m NN im Atherton-Tableland



Abb. 7: Highland Rainforest-Typ von 1200 bis 1379 m NN am Thornton Peak mit Blick auf das Kronendach

2002). Abbildung 8 zeigt die wichtigsten Klimadaten der Daintree-Region und es wird deutlich, dass der Saisonalitätsindex 0.676 beträgt bei einem Variationsindex langjähriger Niederschlag von 0.238.

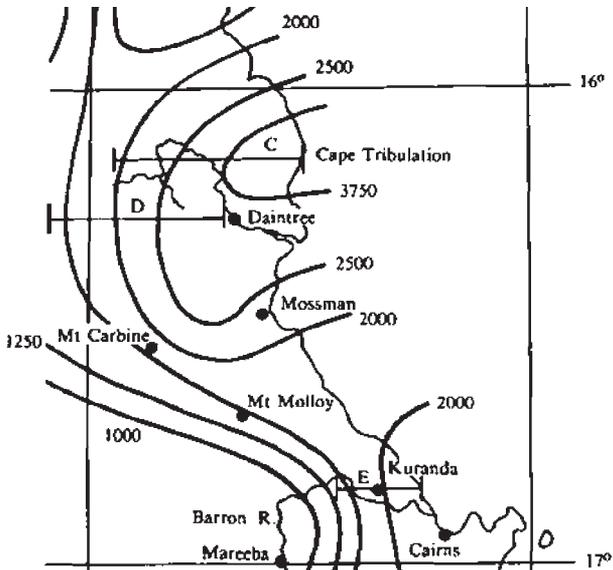


Abb. 8: Jahresniederschläge an der Ostküste von Queensland (nach TRACEY1982)

### 3. Die Phänomene „Immergrün“ und „Laubwerfend“

Wie auch immer der Begriff „Immergrüner tropischer Regenwald“ genau zu verstehen ist, darüber herrscht noch immer keine absolut einheitliche Auffassung: Manche wollen diesen Begriff sehr eng fassen und ihn nur auf extreme Regenwaldgebiete mit mehr als 5000 Millimetern Jahresniederschlag angewendet wissen, andere zählen auch Gebiete mit kurzen Trockenzeiten dazu, wenden diesen Begriff also in einem weiteren Sinne an. Als entscheidende allgemein anerkannte Hauptbedingung für die Existenz eines Regenwaldes gilt jedoch das Regime gleichmäßig über das Jahr verteilter hoher Niederschläge bei gleichbleibenden hohen Temperaturen. Selbstverständlich müssen in diesem Zusammenhang noch weitere Gegebenheiten berücksichtigt werden, ansonsten bestünden weite Teile der Tropen nur aus einem Regenwaldtyp. Als Nebenfaktoren wären hier zu nennen: kürzer oder länger währende, wenn auch seltene Trockenperioden, verschieden starke Hangneigungen mit entsprechender Bodenerosion, verschiedenartige Struktur und Zusammensetzung des Bodens, Höhenlage und Vorherrschen von Schwarz- oder Weißwasser.

Tropische Regenwälder sind verbreitet in Großklimaten mit einem Jahresmittel von ungefähr 24°–28° Celsius. Im Gegensatz zu den gleichförmigen Temperaturen während des Jahres kommt es im Verlaufe eines Tages jedoch zu teilweise erheblichen Temperaturschwankungen. Mittlere tägliche Temperaturschwankungen können bis zu 12° Celsius betragen und die Differenzen zwischen absoluten Minima und Maxima können sogar 20° Celsius übersteigen. Das Mikroklima des tropischen Regenwaldes weicht deshalb erheblich vom oben geschilderten Großklima ab: Tägliche Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen weisen beispielsweise nur noch minimale Werte auf. Sie sind am Boden nahezu konstant, betragen 1–3° Celsius und nehmen mit steigender Höhe über dem Boden allerdings rasch zu. Für sehr dichte Regenwälder ist deshalb eine ständig wasserdampfgesättigte Luft am Boden charakteristisch (ADAM 1992, 1994, CONDIT et al. 2000, JOHNSON 2005). Dies wirkt sich auch in den Daintree-Regenwäldern aus.

Das Phänomen „laubabwerfend“ kann für die Daintree-Regenwälder vor allem klimatisch begründet werden: Die ausgeprägte Saisonalität der Monsune und Passate mit einem Saisonalitätsindex von größer  $> 1$  und einem Variationsindex langjähriger Niederschläge von  $> 0.3$  (nach BOWMAN & PRIOR 2005) begründen offenbar diese Erscheinung. Das Phänomen „Immergrün“ in tropischen Regenwäldern mit einem Anteil von bis zu 25 Prozent laubabwerfender Bäume ist bedingt durch ein Klima ohne ausgeprägte Saisonalität, der Saisonalitätsindex liegt hier  $< 0.8$  und zeigt gleichzeitig einen geringen Variationsindex langjähriger Niederschläge mit Werten von 0.1 bis 0.3. Der geringe Anteil immergrüner Arten und der hohe Anteil laubwerfender Arten im australischen Regenwaldgebiet, wie ihn die Tabelle 1 aus unserem Untersuchungsgebiet von Daintree belegt, bezeugt dieses. Hier haben wir einen Saisonalitätsindex von  $> 1.0$ .

Von der geographischen Lage und der klimatischen Situation her könnte man indes aber einen höheren Anteil laubwerfender Arten im Daintree-Gebiet erwarten. Von den zahlreichen Baumarten des Gebietes gehören insgesamt 31 Vertreter zu den laubwerfenden, also teilimmergrünen Gehölzen, die anderen sind obligat immergrün. Die laubwerfenden Arten sind aber allesamt nur kurzfristig laubwerfend, also „*brevi-deciduous*“. Jetzt kann man nach den Gründen fragen für dieses Phänomen des viel höheren Anteils immergrüner Arten im Daintree-Gebiet als erwartet: Es bieten sich insgesamt drei Hypothesen an, die wir kurz nennen wollen. Hypothese 1 wäre: Relativ hohe Niederschläge von durchschnittlich 85 Millimeter während der drei trockensten Monate sind dafür verantwortlich. Hypothese 2 wäre zu begründen mit extrem feuchten lokalen Bedingungen gerade an Berghängen und in Tallagen mit bis zu 65 Prozent Oberflächenabfluss der tropischen Regengüsse und extremer Auswaschung der

Tab. 1: Laubwerfende Bäume aus Angiospermen-Familien im Daintree River – Cape Tribulation-Gebiet (aus HEISE-PAVLOV et al. 2007)

<b>Familie</b>	<b>Baumarten</b>	<b>laubwerfend insgesamt</b>	<b>% laubwerfende Arten</b>
Apocynaceae	7	1	14.28
Boraginaceae	2	1	50.00
Combretaceae	5	5	100.00
Euphorbiaceae	33	1	3.03
Fabaceae	5	2	40.00
Lecythidaceae	1	1	100.00
Meliaceae	21	2	9.52
Mimosaceae	23	3	13.04
Moraceae	25	6	24.00
Rubiaceae	14	2	14.28
Sapotaceae	13	1	7.69
Solanaceae	3	1	33.33
Sterculiaceae	7	3	42.85
Urticaceae	2	1	50.00
Verbenaceae	10	1	10.00

Böden mit nachfolgender Nährstoffarmut (BENSON, 1993). Hypothese 3 begründet dieses Phänomen mit einer hohen Anzahl plesiomorpher Familien im Daintree-Gebiet. Wir wollen dies in Kapitel 5.1 weiter ausführen.

#### 4. Struktur der Daintree-Wälder

Von den in den Abbildungen 4 bis 7 gezeigten Regenwaldtypen aus der Höhenabfolge der Dividing Range wollen wir nur den Tieflagen-Typ und den Bergregenwald eingehender beleuchten:

Die große Feuchtigkeit im Lowland-Rainforest, dem Tieflagen-Regenwald, auch nach mehreren regenlosen Tagen, ist besonders auf den starken nächtlichen Taufall zurückzuführen, der vom Kronendach der Bäume in die tieferen Schichten abtropft. Sehr wichtig für den ausgeglichenen Temperaturverlauf ist vor allem eine Abschwächung der Sonneneinstrahlung im Waldinneren. Oberste Schichten des Regenwaldes sind mit zahlreichen sehr hohen Emergenzen aufgebaut (Abb. 7): Sie stehen über einem mehr oder weniger geschlossenen Kronendach. Lianen und Epiphyten siedeln sich vorzugsweise auf diesen höchsten Bäumen an. Eine wesentliche Abschwächung der Lichtintensität geht in der unteren geschlossenen Kronenschicht in 25 bis 40 Metern Höhe vor sich. Die Krautschicht und der Aufwuchs erlangen dort 3 bis 10 Meter Höhe. Die Erdoberfläche ist meist nur spärlich bewachsen. Die letztendlich noch auf den Boden auftreffende Lichtmenge beträgt ungefähr 0,1 bis 1 Prozent des Tageslichtes, eine eigentliche Bodenschicht fehlt daher meistens (WEBB et al. 1976). Trotz solcher geringen Lichtintensitäten sind auch in den unteren Regionen des Regenwaldes nur noch speziell angepasste Pflanzen anzutreffen: So findet man *Selaginella*-Arten, oder Laub- und Lebermoose, die mit 0,2 Prozent des Tageslichtes auskommen. Des weiteren trifft man auf Hymenophyllaceen und andere Farne, Lycopodien mit 0,25-0,5 Prozent; selbst Vertreter der schattentoleranten Begoniaceae, Rubiaceae und Zingiberaceae kann man bei diesen Lichtintensitäten finden. Hohe Temperaturen, die intensive CO<sub>2</sub>-Produktion und eine einseitige Auswaschung bestimmter basischer Verbindungen der Böden führen zur Anreicherung von Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> und Eisen-III-oxiden (Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>) im tieferen Untergrund mit der charakteristischen ziegelroten



Abb. 9: Fluss im Regenwald von Mosman

Farbe vieler tropischer Böden als Roterden oder Latosole. Die angesichts des üppigen Wachstums überraschende Nährstoffarmut hängt hier mit den gesteigerten Abbauprozessen organischen Materials zusammen. Das feuchtwarme Klima fördert die Mineralisierung und bietet Pilzen, Bakterien sowie anderen Mikroorganismen ideale Lebensbedingungen. Zu einer Humusanreicherung kommt es daher nicht. Aus solchen Gebieten abfließendes Wasser ist so mineralarm, dass seine Leitfähigkeit der von destilliertem Wasser entspricht und die ausgeschwemmten Humin- und Fulvosäuren erzeugen eine teebraune Wasserfarbe solcher oligotrophen dunkel gefärbten Flüsse. Die Verweildauer pflanzlicher Nährstoffe im Boden verkürzt sich hier extrem, kaum freigesetzt, werden sie schon wieder aufgenommen und zur Bildung höher organisierter Strukturen herangezogen. Nährstoffarmut und üppige Vegetation sind daher kein Widerspruch, das sieht man besonders gut im Nationalpark von Mosman bei Daintree (Abb. 9).

Das gesamte Nährstoffpotential des Regenwaldes befindet sich deshalb in der lebenden Pflanzenmasse sowie in den geringen Mengen unzersetzter, toter Pflanzenbestandteile. Da die Wurzeln freiwerdende Nährstoffe sofort aufnehmen, gibt es vor Ort keine Nährstoffverluste und eine hohe Strukturvielfalt. Die tropischen „Upland-Rainforests“ – die montanen Regenwälder sind im allgemeinen dreistöckig aufgebaut: Im Schnitt erreicht die obere Baumschicht mit ihren schirmförmigen Kronen 30 bis 40 Meter, einzelne freistehende Exemplare der Emergenten bis 55 Meter, die darunterliegende mittlere Schicht wird 20 bis 30 Meter hoch (Abb. 10). Die untere Schicht, hauptsächlich aus Jungwuchs bestehend, wird im Mittel etwas über 10 Meter hoch. Ihre Kronen sind oft spindelförmig ausgebildet. Unter der Baumschicht wachsen, je nach Lichtbedingungen verschiedene Sträucher, hohe Kräuter und eine Bodenschicht aus Keimpflanzen, kleinen Kräutern, Moosen, Farnpflanzen und Moosfarnen. Gegenüber anderen tropischen Nebelwäldern nehmen Lianen und Epiphyten hier im allgemeinen keine so dominierende Rolle ein; besonders die Epiphyten weisen im montanen



Abb. 10: Struktur des Regenwaldes von Kurunda mit *Cerbera floribunda* (Apocynaceae), *Ficus pantoniana* (Moraceae), *Agathis robusta*, *Araucaria cunninghamii* (beide Araucariaceae) und *Archontophoenix alexandrae* (Arecaceae) als Emergenten in der oberen Baumschicht



Regenwald eine zehnmal größere Individuenzahl auf.

Im Daintree-Gebiet kann man beispielsweise auf einem Hektar mehr als 120 verschiedene Baumarten finden. Bestimmte morphologische Strukturen wiederholen sich und sind somit ein fester Bestandteil tropischer Vegetation. Es sollen hier nun einige charakteristische Merkmale tropischer Wälder erläutert werden:

Brettwurzelbildung entsteht durch einseitiges Wachstum der Wurzeloberfläche (im Boden setzt sie sich also nicht fort) und formt auf diese Weise »Bretter«, die bis zu 9 m am Stamm hinaufreichen und eben so weit, nach außen hin niedriger werdend, radial auslaufen können (Abb. 11). Verständlich werden diese son-

Abb. 11: Brettwurzel bei *Ficus pleurocarpa* (Moraceae)



derbaren Wurzelformen, wenn man die Sauerstoffarmut vieler tropischer Böden bedenkt. Eine niedrige Sauerstoff-Konzentration hemmt das Längenwachstum und fördert die Seitenwurzelbildung. Infolgedessen sind die Bäume durch die flachreichenden Wurzelsysteme nur mangelhaft verankert und erreichen durch Brettwurzeln eine höhere Standfestigkeit. Dieser Effekt ist aber nur nebensächlich. Wichtigste Aufgabe jener oftmals gewaltigen Oberflächenvergrößerung scheint eine zusätzliche Sauerstoffversorgung der unteren Pflanzengewebe zu sein. Darauf deutet auch das gehäufte Vorkommen von Lentizellen in den unteren Stammbereichen hin (Abb. 12).

Luft- und Stelzwurzeln bilden sich aus der Sprossachse und stellen damit

Abb. 12: Luftwurzeln bei *Ficus pleurocarpa* (Moraceae)

Adventivwurzeln dar. Besonders auffällig sind solche Wurzeln bei der Gattung *Ficus* (Abb. 12). Je nach Hauptfunktion der sprossbürtigen Wurzeln werden diese mit entsprechenden



Namen belegt: Atem-, Luft-, Stützwurzeln oder Stelzwurzeln gewährleisten der Pflanze neben ihrer Verankerung ebenfalls die ausreichende Sauerstoffversorgung basal liegender Pflanzengewebe (Abb. 13 und 14), wie es auch besonders D. LÜPNITZ (2000, 2003) betont.

Luftwurzeln sind eine Eigenart vieler tropischer Epiphyten. Sie sorgen für eine gesicherte Wasser- und Nährstoffzufuhr und ermöglichen vielen Pflanzen dadurch die epiphytische Lebensweise und damit die Unabhängigkeit von humosen Substraten. Viele Orchideen, *Ficus*-Arten und Aronstabgewächse sind mit solchen Luftwurzeln ausgestattet.

Abb. 13: Wurzelschleier von *Ficus virens* (Moraceae) können mächtige vorhangartige Baumriesen bilden, die als „Curtain Fig“ bezeichnet werden



Abb. 14: Nachdem die Würgerfeige *Ficus pleurocarpa* (Moraceae) einen Trägerstamm umwurzelt hat und ihn zum Absterben brachte, bleibt im Lauf der Zeit nur noch ein Hohlraum übrig, der erneut weiteren Wurzeln Raum gibt

Sehr charakteristisch für die Wälder um Daintree sind ferner Kauliflorie und Ramiflorie: Darunter versteht man die Ausbildung von Blüten und Früchten an verholzten Stämmen und Ästen. Eine Entwicklung der Blüten erfolgt aus ruhenden Knospen, welche plötzlich austreiben. Kauliflorie tritt fast nur bei Baumarten der unteren Schichten auf und wird daher als Anpassung an die in diesem

Bereich häufige Fledermausbestäubung (Chiropterogamie) gedeutet. Ramiflorie zeigen auch die höherwüchsigen *Brachychiton*-Arten (Abb. 15). Ohne Tierbestäubung ließe sich eine garantierte Samenbildung wohl kaum erreichen, bedenkt man die reiche Artenzahl der tropischen Wälder und den Abstand zwischen zwei Individuen der gleichen Art in einem Gebiet.



Durch eine frühzeitige Ausdifferenzierung entstehen oft langausgezogene Blattspitzen, die man als Träufelspitze bezeichnet. Sie sollen für eine beschleunigte Ableitung des Wasserfilms von der Blattoberfläche

Abb. 15: Ramiflorie bei *Brachychiton bidwillii* (Sterculiaceae)

sorgen. Diese ökologische Funktion wird aber mehr und mehr in Frage gestellt, zumal Träufelspitzen gerade in den extremen Regenwäldern fehlen. Es handelt sich eher um eine von vielen Blattformen, die aufgrund der optimalen Lebensbedingungen der Tropen »toleriert« wird und im Laufe des langen Evolutionsprozesses bei vielen taxonomisch differenzierten Gattungen und Arten zu einer ähnlichen Blattgestalt geführt hat.

Unter dem Begriff Laubschütten versteht man die plötzliche, oft innerhalb von ein bis zwei Tagen erfolgende Entfaltung eines Triebes mit Zweigen und Blättern (Abb. 16). Aufgrund des schnellen Streckungswachstums wird dieser Vorgang als Laubausschüttung bezeichnet. Er dient der schnellen Regeneration von Blättern. Da das Festigungsgewebe diesem raschen Wachstum nicht sogleich folgen kann, hängt der gesamte »ausgeschüttete« Spross schlaff herab und verleiht diesem ein scheinbar abgewelktes Aussehen. Die Triebe sind blassgrün bis rötlich. Nach dem allmählichen Erstarren des Triebes nimmt das Flächenwachstum der Blät-



Abb. 16: Laubschütten ist eines der wichtigen Kennzeichen der Tropenwaldbäume. Da diese keine Knospen besitzen, bilden sich in kürzester Zeit beblätterte Triebe als Ganzes, deren Chlorophyllbiosynthese und Festigung erst später erfolgen. Die frisch „ausgeschütteten“ Sprosse hängen schlaff herab und sind auf Grund ihres hohen Carotinanteils zunächst teils gelblich bis rötlich gefärbt

ter zu, gleichzeitig bildet sich das Blattgrün aus. »Schüttellaub« ist schlecht gegen Verdunstung geschützt und daher nur im feuchten Klima anzutreffen; dieses Phänomen wird auch als Chamouflage gegen gefräßige monophage Pflanzenschädlinge gedeutet. Alle diese coevolutiven Anpassungen finden wir auch in den Regenwäldern von Daintree.

## 5. Geschichte der Regenwälder von Daintree

Wegen der früheren Landverbindung nach Papua-Neuguinea und des damit verbundenen intensiven Florenaustausches mit diesem Raum zeigen die tropischen Regenwälder von Queensland allgemein mit 60 Prozent ihrer Arten enge pflanzengeographische Beziehungen zur indomalaiischen Paläotropis und beherbergen – mehr als anderswo – zahlreiche evolutionsbiologisch „primitive“ Arten, von denen einige sogar noch mit Arten des Gondwanalandes identisch sind (KETO 1989, LÜPNITZ 1998, WEBB & KIKKAWA 1990, WEBB & TRACEY 1994, MILLER et al. 2005). Gattungen wie *Orites*, *Lomatia*, *Oreocallis* oder *Agathis* geben ferner Hinweise auf die früheren Verbindungen mit Südamerika, Neukaledonien und Neuseeland im alten Kontinent von Gondwana.

Die letzte Epoche des Mesozoikums, die Kreidezeit, datieren wir ab 144 Millionen Jahre bis 65 Millionen Jahre vor heute; ihre Differenzierung in Ober- und Unterkreide erfolgt nach den wichtigen Leitfossilien unter anderem der Ammoniten, Muscheln und Foraminiferen. Umfangreiche Flachmeere müssen in dieser Zeit existiert haben, als sich Laurasia und Gondwana endgültig voneinander lösten und der Südatlantik sich bildete. Die Tethys wurde durch die beginnende Norddrift Indiens verschmälert und schließlich nachfolgend verdrängt. In der Pflanzenwelt gab es die wichtige evolutive Neuerung: Während am Beginn der unteren Kreidezeit noch die jurassischen Bärlappe, Farne und Ginkogewächse vorherrschten, traten am Ende der Unterkreide, in der Gault-Epoche ab etwa 110 Millionen, erstmals die Angiospermen auf und bildeten zusammen mit den schon existierenden Gymnospermen, beispielsweise den Araucariaceen, den Cycadeen und den Baumfarne eine neue spezifisch gondwanische Flora. Dazu gibt es eine umfangreiche Literatur z.B. bei ANDREWS (1916), AXELROD (1959, 1966), SMITH (1982), SMITH et al. (1994), CRANE (1985), CRANE et al. (1995), DILCHER (2001), DILCHER & CRANE (1984), MARTIN (1978), RAVEN & AXELROD (1974), WALKER & CHEN (1987), WHITE (1989) sowie SOLTIS et al. (2000). Zahlreiche Angiospermenfamilien gelangten über die damals noch zusammenhängenden Landmassen von Südamerika und der Antarktis auf den australischen Kontinent, wo sie noch heute mit charakteristischen Vertretern unter anderem am Aufbau der tropischen Regenwälder vertreten sind. Als Beispiele seien nach THORNE (1976) sowie WHIFFIN & HYLAND (1986) die Pflanzenfamilien der

Rutaceae, die Lauraceae, Fabaceae, Epacridaceae, Stylidiaceae, Myrtaceae und Proteaceae angeführt.

Der nachfolgende Zerfall von Gondwana zwischen 115 und 40 Millionen Jahren vor heute führte zur Lage der Kontinente der Südhemisphäre in ihrer heutigen Position, mit den zunehmend erweiterten Ozeanen dazwischen. Die Drift des australischen Kontinents weg von Gondwana erfolgte mit einer Nordwärtsbewegung bis 15° südlicher Breite. Konsequenzen sind die Endemiten und die Großdisjunktionen gondwanischer Florenelemente in Südamerika und im australisch-pazifischen Raum. Subtropische und tropische Regenwälder beherrschten während des Tertiärs bis etwa 1,8 Millionen Jahre vor heute den australischen Kontinent und die Proteaceae, Myoporaceae, Mimosaceae und die Myrtaceae erfuhren in jener Zeit eine starke Ausbreitung. Erst im nachfolgenden Pleistozän kam es zur Austrocknung der Landmassen Australiens mit entsprechendem Rückgang der Regenwälder auf ihr heutiges Areal und auf Refugialstandorte, wie dies ausführlich bei KEMP (1981), AUDLEY-CHARLES (1987), CHEN (1988), WHITE (1989), KERSHAW et al. (2005) sowie POTT (2005) dargestellt ist.



Abb. 17: *Castanospermum australe* (Fabaceae) wächst in den Regenwäldern Australiens zu einem stattlichen Baum mit wicklerartigen Blüten heran



### 5.1 Plesiomorphe Pflanzenfamilien

Die fast 1200 am Waldaufbau Australiens beteiligten Blütenpflanzen repräsentieren heute zugleich 25 Prozent aller australischen Gattungen. Angesichts solcher Artenfülle werden hier nur einige Beispiele hervorgehoben: Dazu gehören die überaus attraktive *Oreocallis wickhamii*, das monotypische *Castanospermum australe* (Abb. 17), *Schefflera actinophylla* und weiter landeinwärts *Agathis robu-*

Abb. 18: *Agathis robusta* (Araucariaceae) ist ein endemischer Baum in Queensland, der von nur zwei Lokalitäten derzeit bekannt ist. Eine südliche wächst auf Frazer-Insel und in der Gegend von Maryborough und eine nördliche Population im Atherton-Tableland westlich von Cairns



sta (Abb. 18). Von den übrigen zahlreichen Baumarten des Waldes sind einige Vertreter aus der Gattung *Ficus* besonders häufig (Abb. 19).

Detaillierte Angaben zum Thema der Paläoendemiten sind vor allem KERSHAW (1970), WILLIAMS (1979-1987), BEADLE (1981), JONES (1971), PEARSON (1992), WEBB & TRACEY (1994) sowie HYLAND et al. (2002) zu entnehmen. Die unteren Gehölzschichten der Wälder werden von zahlreichen solcher Arten bestimmt, eine davon ist die Palme *Archonothophoenix alexandrae*. Von den Lianen sind insbesondere *Calamus australis* und *Flagellaria indica* sowie einige Würge-

Abb. 19: *Ficus variegata* (Moraceae) als Beispiel einer laubabwerfenden Baumart, Cape Tribulation, Queensland

feigen und Araceen hervorzuheben (Abb. 20). Zur Gruppe der Epiphyten gehören vor allem Flechten, Moose, Farne und Orchideen. Auffällig sind Humus und Wasser sammelnde Nest-



Epiphyten (z. B. *Asplenium*-, *Cyatharia*- und *Platyserium*-Arten) sowie Wasser speichernde Orchideen, etwa die seltene *Phalaenopsis amabilis* (Abb. 21). Allgemein lässt sich jedoch sagen, dass die tropischen Regenwälder Queensland im Vergleich mit denjenigen Afrikas, Südamerikas und Südostasiens eher arm an Epiphyten sind. Ihre Bodenflora wird neben Baumsämlingen von zahlreichen Monokotylen, vor allem Zingiberaceae, Costaceae, Araceae und Orchidaceae, bestimmt. Ferner sind in den nordostaustralischen Regenwäldern über die Hälfte aller australischen Farn-Arten anzutreffen, wie es auch WALKER & CHEN (1987) und KETO (1989) betonen.

Abb. 20: Die kletternde Palme *Calamus moti* (Arecaceae) ist in den Regenwäldern von Queensland endemisch



Abb. 21: *Platycterium alcicorne* (Aspleniaceae) wächst auf Regenwald-bäumen ausschließlich in Queensland

Die Wälder von Daintree besitzen obendrein eine unglaubliche Artenvielfalt: Allein im Daintree-River - Cape Tribulation-Gebiet konnten wir auf nur wenigen Hektaren Waldfläche insgesamt 517 verschiedene Baumarten feststellen. Diese gehören zu über 50 verschiedenen Pflanzenfamilien. Davon sind wiederum 25 Pflanzenfamilien australische Endemiten. Die wichtigsten Familien seien hier in der Tabelle 2 aufgezählt:

Tab. 2: Pflanzenfamilien und Anzahl ihrer Arten und Gattungen mit ausschließlich immergrünen Baumarten im Daintree-Cape Tribulation-Gebiet. Die phylogenetisch alten Familien sind kursiv hervorgehoben (aus HEISE-PAVLOV et al. 2007).

<b>Familie</b>	<b>Artenzahl</b>	<b>Familie</b>	<b>Artenzahl</b>	<b>Familie</b>	<b>Artenzahl</b>
Actinidiaceae	1	Erythroxylaceae	1	Oleaceae	5
Agavaceae	1	<i>Eupomatiaceae</i>	1	Pittosporaceae	4
Alangiaceae	1	Fabaceae	5	Proteaceae	18
Anacardiaceae	6	Flacourtiaceae	7	Rhamnaceae	5
<i>Annonaceae</i>	7	Grossulariaceae	2	Rhizophoraceae	1
Aquifoliaceae	1	Hammamelidaceae	3	Rosaceae	1
Araliaceae	7	<i>Hernandiaceae</i>	2	Rutaceae	29
Balanopaceae	1	Icacinaceae	4	Santalaceae	1
Bignoniaceae	1	<i>Idiospermaceae</i>	1	Sapindaceae	37
Burseraceae	3	<i>Lauraceae</i>	48	Simaroubaceae	1
Casuarinaceae	1	Loganiaceae	1	Symploceae	1
Celastraceae	7	Malvaceae	2	Theaceae	1
Clusiaceae	5	Melastomataceae	2	Tiliaceae	1
Corynocarpaceae	1	<i>Monimiaceae</i>	8	Thymelaeaceae	2
Cunoniaceae	5	<i>Myristicaceae</i>	1	Ulmaceae	5
Davidsoniaceae	1	Myrsinaceae	3	Violaceae	1
Dilleniaceae	1	Myrtaceae	69	Xanthophyllaceae	2
Ebenaceae	1	Nyctaginaceae	1		
Elaeocarpaceae	14	Ochnaceae	1		

## 5.2 Lebende Fossilien

Die Daintree-Regenwälder sind zudem Zentren der Pflanzenevolution: Hier wachsen eine Reihe Archäoendemiten aus der Erdvergangenheit: Das Bärlappgewächs *Lycopodium squarrosus* verkörpert noch die Formen fossiler *Baragwanathia*, eines 450 Millionen Jahre alten Fossils, welches als eine der ältesten Landpflanzen der Erde gilt. Moosfarne und Baumfarne der Gattungen *Psilotum*, *Selaginella* und *Cyathea* repräsentieren noch die Steinkohlezeit des Karbon vor 350 bis 290 Millionen Jahren und Koniferen wie *Podocarpus* und *Prumnopitys* aus der Familie der Podocarpaceae sowie Cycadeen wie *Lepidozamia* und *Bowenia* ähneln noch immer ihren Vorfahren aus der Jurazeit vor 200 bis 140 Millionen Jahren. Dazu kommt eine hohe Zahl primitiver Angiospermen: Allein 7 von derzeit in Australien 19 bekannten Pflanzenfamilien dieser „alten“ Angiospermen wachsen im Gebiet. Das zeigt die Tabelle 2. In den südamerikanischen Regenwäldern gibt es dagegen nur wenige „alte“ Angiospermen Familien. Diese Tatsache führte beispielsweise D.I. AXELROD (1959, 1966) sowie A. TAKHTAJAN (1969) zu dem Schluss, dass die Entwicklung der Angiospermen irgendwo in Asien oder in Austral-Asien stattgefunden haben muss, irgendwo zwischen Assuan und Fidschi, wie es auch WHITMORE 1981, RUSSEL & SMITH 1991 und MORLEY (2004) annehmen.

Besonders zu erwähnen sind in diesem Zusammenhang die seit über 110 Millionen Jahren nachgewiesenen „primitiven“ Angiospermen der Gattungen *Davidsonia*, *Noahdendron* und *Idiospermum*. Von der Baumgattung *Davidsonia* sind drei Regenwaldarten bekannt, von denen die kauliflore *Davidsonia pruriens* var. *jerseyana*, ein sehr dekorativer kleiner, schlanker, bis 10 Meter hoher Baum, auf die Wälder von Daintree beschränkt ist (Abb. 22). Dieser Baum ist sehr selten an seinen natürlichen Standorten, wegen seiner essbaren sauren Pflaumen werden Davidsonien aber auch in Plantagen kultiviert und ihre schmackhaften Früchte werden als „gourmet bushfood“ verkauft. Ihren Namen hat diese endemische Baumgattung nach J. E. DAVIDSON (1841-1923), einem Pionier des Zuckerrohranbaus in Queensland. *Davidsonia pruriens* ist eine Pionierpflanze in den Tieflagenregenwäldern und kann vom Meeresniveau bis auf eintausend Meter Meereshöhe in die montanen Wälder aufsteigen.



Die endemische Gattung *Noahdendron* ist sogar auf das Cape Tribulation-Gebiet beschränkt und man kennt nur die eine Art *N. nicholasii* entlang von kleinen Bächen, vor allem am Noah-Creek, dem sie auch ihren Namen verdankt (Abb. 23). Dort im Regenwald direkt an der Küste gibt es die weltweit einzige Population auf einer Fläche von 20 Hektar vom Strand bis in Höhen von maximal 100 Metern. Die Bäume von *Noahdendron nicholasii* werden etwa 10 Meter hoch, bilden also das untere Stratum der Tieflagenregenwälder. Dieser

Abb. 22: Die kauliflore *Davidsonia pruriens* var. *jerseyana* (Davidsoniaceae) wächst natürlich, aber nicht sehr häufig, als endemischer Baum in den Regenwäldern Queensland



Abb. 23: Der kätzchenblütige Baum *Noahdendron nicholasii* (Hamamelidaceae) wurde erst 1981 im Noah-Creek von Daintree entdeckt

Baum wurde erst im Jahre 1981 entdeckt, er ist charakterisiert durch seine stark duftenden, rosafarbenen, bis sieben Zentimeter langen Blütentrauben mit hunderten von kleinen Einzelblüten, welche wiederum durch eingerollte Petalen in die Familie der Hamamelidaceae verweisen.

Auch *Idiospermum australiense* ist auf das Cape Tribulation-Gebiet beschränkt. Dieser alte, im Jahre 1972 wiederentdeckte Baum ist ebenfalls ein Relikt aus der Gondwanazeit und gilt als monotypischer Vertreter der Familie der Idiospermaceae. Der Begriff *Idiospermum* kommt von seiner merkwürdigen Frucht, welche Anlagen für vier oder sogar fünf Keimblätter besitzt. *Idiospermum australiense* erzeugt große Samen, die nur von wenigen Tieren verbreitet werden können. Eine Hypothese besagt, dass Vertreter der ausgestorbenen australischen Megafauna wichtige Verbreiter waren, die aber allesamt – mit Ausnahme der Cassowaries (Abb. 24) - ausgestorben sind. Diese Samen keimen nur nach endozoochorer Ausbreitung.

Baum von 20 bis 30 Metern Höhe mit quirlständig angeordneten 15 bis 20 Zentimeter langen Blättern und roten Blüten (Abb. 25). Die Früchte sind kugelförmig und zerfallen bei der Reife in vier Segmente und entlassen dann ihre Samen. Diese sind stark strychninhaltig und extrem giftig. Der Gattungsname *Idiospermum* hängt damit zusammen und wird abgeleitet vom griechischen „*Idio*“ – ungewöhnlich und „*spermum*“ – Samen. Das gilt auch für den Familiennamen der Idiospermaceae, welche in manchen botanischen Systematiken neuerdings jedoch erneut der Familie der Calycanthaceae unterstellt werden.

*Idiospermum australiense* gilt als eine der ursprünglichsten Blütenpflanzen, die nachweislich schon vor 110 Millionen Jahren existiert haben. Es ist ein immergrüner



Nur das Ratten-Känguruh (*Aepyprymnus rufescens*) ist heute noch in der Lage, die Samen von *Idiospermum* zu verbreiten, indem es sie vergräbt. Man nimmt an, dass ursprünglich die ausgestorbenen *Diprotodon*-Beuteltiere und einige weitere inzwischen ausgestorbene australische

Abb. 24: Einer der faszinierenden, bis 2 Meter hohen flugunfähigen Vögel ist der südliche Cassowary (*Casuarius casuarius*), endemisch im Cape-Tribulation-Regenwald. Er frisst die großen Regenwaldfrüchte, vor allem die blaue Cassowary-Plum (*Cerbera floribunda*, Apocynaceae), die ihm die schöne Echt-Blaufärbung seiner Halsfedern garantiert und steuert damit die Ausbreitung der Fruchtbäume im Regenwald



Beuteltiere ebenfalls dazu in der Lage waren.

*Idiospermum australiense* wurde zuerst vom deutschen Botaniker Ludwig DIELS (1874-1945) als *Calycanthus australiense* im Jahre 1902

Abb. 25: *Idiospermum australiense*, einzige Art der Gattung *Idiospermum* (Idiospermaceae), ist eine der primitivsten bekannten Blütenpflanzen der Erde, die seit mehr als 100 Millionen Jahren im Daintree-Regenwald lebt

beschrieben. Danach wurde sie vergessen und galt als ausgestorben, bis sie im Jahre 1971 wiederentdeckt wurde, nachdem man ihre giftigen Samen in den Mägen verendeter Rinder identifiziert hatte. Der australische Botaniker S. T. BLAKE (1910-1973) hat diese Art aufgrund ihrer besonderen Anatomie und ihres Blütenaufbaus reklassifiziert und im Jahre 1972 neu beschrieben. Die Population in Daintree ist klein. Die Blüten von *Idiospermum* sind protogyn, einige Individuen sind andromonözisch, andere hermaphroditisch. Die Blüten halten nur 10 bis 16 Tage, und während dieser Zeit differenzieren sich die Blütenorgane räumlich und zeitlich als männlich und als weiblich mit entsprechendem wechselndem Duft oder Blütenfarbwechsel. Dies lockt jeweils verschiedene Pollinatoren an, von denen besonders verschiedene Arthropoden, insgesamt beispielsweise mehr als 10 verschiedene Käferarten mit verschiedenen Formen von Eiablage, Larvalentwicklung und Nahrungsaufnahme in extremer Form als Bestäuber angepasst sind (WORBOYS & JACKES, 2005).

## 6. Mangroven

Bei den Mangroven handelt es sich um küstennahe Wälder, die durch die Gezeiten und über Flussmündungen regelmäßig von Salzwasser überflutet werden. Von der Landseite und über den Regen wird Süßwasser zugeführt. Der Salzgehalt der Mangroven ist daher sehr starken Schwankungen unterworfen. Die in diesem Lebensraum gedeihenden Pflanzen, vor allem die Rhizophoraceae, haben in Anpassung an diese Verhältnisse im Laufe ihrer Evolution verschiedene Adaptionen entwickelt (ADAM 1994, BRIDGEWATER 1994).

Ebbe und Flut bewirken Wasserstandsschwankungen von mehreren Metern. Dem hierbei entstehenden mechanischen Druck müssen die Pflanzen ebenfalls standhalten. Mangroven wachsen ausschließlich in den Gezeitenzonen tropischer Meere. Ihre größte Ausdehnung erfahren diese Wälder an den Küsten, die vor hohem Seegang und starken Brechern geschützt sind. Dies ist der Fall an der pazifischen Ostküste Queenslands, der ja das riesige Barrier-Korallenriff vorgelagert ist. Je weiter man an dieser Küste nach Norden reist, desto ausgeprägter und vielfältiger erscheint der grüne Gürtel der Mangroven, bis diese an der Mündung des Daintree River nördlich der Stadt Cairns ihre größte Ausdehnung erfahren (TOMLINSON 1986).

Nördlich und südlich des Äquators erreichen Mangroven normalerweise ihre Verbreitungsgrenze am 32sten Breitengrad. Eine Ausnahme bildet *Avicennia marina*, eine widerstandsfähige niedrigwüchsige Pflanze, die auf der nördlichen Halbkugel auf der Sinai Halbinsel und auf der japanischen Insel Yakushima ihre am weitesten vorgezogenen Standorte erreicht und in Australien am 38sten Breitengrad im Staate Victoria den südlichsten Punkt (POTT 2005).



Abb. 26: Undurchdringliches Dickicht von Atem- und Stelzwurzeln bestimmt das Bild des Untergrundes der Mangrove im Daintree-Gebiet

Dies ist wohl die härteste, anpassungsfähigste Mangrove, welche oft Pionier-Bestände bildet und mit wechselndem Salzgehalt des Standorts am besten zurecht kommt. An der australischen Pazifikküste wird diese Art mit einer Varietät geführt: *Avicennia marina* var. *australasica*. Es gibt noch eine Reihe anderer Arten, die alle in der Familie der Avicenniaceae zusammengefasst sind. Den größten Anteil an der Pflanzengemeinschaft der Mangroven haben jedoch die Rhizophoraceae, denen auch die stattlichsten Vertreter angehören, Bäume, bis 20 Meter hoch, der Gattung *Rhizophora* und *Bruguiera* (Abb. 26). Allen gemeinsam ist ihre große Anpassungsfähigkeit an ihren außergewöhnlichen Standort, die salzhaltigen Schlammszonen an Küsten und Flüssen. Salz- und Süßwasser sind sehr wechselnd miteinander gemischt, der Salzgehalt ist großen Schwankungen ausgesetzt. An extremen Standorten bilden sich Salzverkrustungen auf dem Schlamm und den Blättern der Pflanzen. Alle Mangroven bilden Wurzeln aus, die aus dem Schlamm herausragen, Pneumatophoren genannt, die die Fähigkeit haben, der Pflanze Luft zurückzuführen und sie im haltlosen Schlamm zu verankern. Dazu breiten sich die Wurzeln weit aus, in den kuriossten Formen liegen sie dem weichen Untergrund auf. Eine weitere Form der Anpassung ist das Vorkeimen der Sämlinge an der Elternpflanze, die Pseudoviviparie. Erst der weit entwickelte Keimling löst sich von der Mutterpflanze. Er ist vorbereitet, im weichen Schlamm sofort Fuß zu fassen und ohne Unterbrechung sein Wachstum fortzusetzen. Gewiss schwimmen auch eine Menge dieser Keimlinge bei Flut davon, sinkt das Wasser wieder, werden entfernt liegende Teile der Küste besiedelt. So dehnt sich der Mangrove-Gürtel aus, landgewinnend und küstenbefestigend.

Im Mangrovenwald überall unter den Bäumen wächst der Mangrovenfarn *Acrostichum speciosum*, ein Vertreter der Familie der Araceae. Im Kronendach einiger Mangrove-Bäume hängen kopfüber spezielle Epiphyten, die Ameisen beherbergen: Die Blätter der *Myrmecodia beccarii* sind fleischig und ihre verdickten Stiele stachelig, knollenförmig aufgebläht. Das Innere dieser Knolle ist ein Labyrinth von Gängen, in dem bestimmte Ameisen mit der Pflanze in Symbiose leben (Abb. 27; vgl. POTT & HÜPPE 2007). Im Inneren der Mangrovenwä-



der erheben sich die baumartigen, hohen Pflanzen von *Bruguiera gymnorhiza* und *Bruguiera parviflora*. Die schönsten Mangroven sind sie wahrhaftig, mit ihren auffallenden roten Blüten (Abb. 28). Zwischen den blank glänzenden grünen Blättern erscheint auch die Rinde mancher Pflanzen rötlich. Diese beiden Arten stattlicher Mangroven kommen nicht nur im nördlichen Australien vor, sondern im ganzen indonesischen Archipel und Malaysia.

Abb. 27: Die epiphytisch lebende *Myrmecodia beccari* (Rubiaceae) gehört zur myrmekophytischen Gattung *Myrmecodia*, die in Südostasien und in Australien beheimatet ist. Sie bildet eine Symbiose mit Pilzen und Ameisen auf Ästen von Bäumen der Mangrove

Die größte Mangrove in diesem Gebiet ist *Rhizophora stylosa* mit weit ausgreifenden Stelzwurzeln und stark duftenden, gelblich-weißen Blüten (Abb. 29). Zugleich mit den Blüten hängen an jedem Zweig „Pfeile“ von Keimlingen, an dem großen Baum sind es sicher hunderte. Sie drohen jeden Augenblick in den Schlamm abzustürzen, wo sofort neues Leben beginnt. Stelzwurzeln bewirken eine größere Standfestigkeit der Pflanzen, die im Lebensraum Mangrove vor allem der Kraft der Wassermassen bei Ebbe und Flut standhalten müssen.

Bei Jungpflanzen kann man die wie Finger aus dem unteren Teil des Stammes herauswachsenden Wurzeln erkennen. Weitere Mangroven-Gattungen aus der Familie der Rhizophoraceae sind: *Bruguiera*, *Kandelia*, *Ceriops*. Die Rhizophoraceae sind pantropisch verbreitet. Weitere wichtige Mangrovenpflanzen sind *Sonneratia* (Sonneratiaceae) und *Avicennia* (Verbenaceae), die ebenfalls teilweise die oben besprochenen Anpassungen aufweisen. Im indomalaischen Raum erreichen die Mangroven den größten Artenreichtum.



Die australischen Mangroven werden von ca. 50 verschiedenen Gehölzen aufgebaut und erweisen sich damit als vergleichsweise artenreich (ADAM 1994; BRIDGEWATER 1999). Von hochwüchsigen geschlossenen Beständen bis hin zu niedrigwüchsigen offenen Gebüsch sind alle Ausbildungsformen vertreten. Sie sind

Abb. 28: Bald nach der Befruchtung entwickelt sich bei *Bruguiera gymnorhiza* (Rhizophoraceae) ein lang auswachsendes Hypocotyl, das der Pflanze bei der Etablierung am Standort hilft



unter geeigneten Bedingungen gewöhnlich an den Küsten im Norden Australiens verbreitet, nehmen bezüglich ihrer Wuchshöhe, Artenzahl und Ausbreitung nach Süden hin allmählich ab und fehlen in Tasmanien gänzlich. Die markantesten Arten sind *Avicennia marina*, *Aegiceras corniculatum*, *Bruguiera gymnorhiza* und *Rhizophora mucronata*. In den besonders artenreichen Mangroven im Norden von Queensland lässt sich eine deutliche Zonierung erkennen. Landeinwärts oder seeseitig sind dann meist ganz spezielle Arten vorherrschend. Ferner gibt es landesweit zahlreiche Übergänge von Mangroven zu niedrigwüchsigen krautigen Wattgemeinschaften hinüber in die Unterwasserwelt des Great Barrier Reef. Hier hat sich eine erdweit einmalige Konstel-

Abb. 29: *Rhizophora stylosa* (Rhizophoraceae)

lation verschiedener typischer Ökosysteme auf engstem Raum benachbart herausgebildet: Die Inselwelt der Korallen, die Unterwasserwelt der Riffe, die Mangroven mit ihren langgestreckten Riffbögen und Flussmündungen bilden hier ein einmaliges Ensemble von unübertrefflicher landschaftlicher Schönheit, wie es auch JONES (1971), DAVIES (1975) und LÜPNITZ (2003) betonen (Abb. 30).

## 7. Zusammenfassung

In dieser Studie beschreiben wir den geringen Anteil laubwerfender Arten im Kronendach der saisonalen tropischen Regenwälder von Daintree in Queensland im Verhältnis zur Saisonalität vom Klima, von Bodenbedingungen und von evolutiven Aspekten der Baumartenkomposition. Unfruchtbare und wechsellückige Böden haben in der Evolution offensichtlich den immergrünen Habitus gefördert, es scheint, dass der Anteil laubwerfender Arten in diesen saisonalen Regenwäldern also nicht in erster Linie klimatisch bedingt ist, sondern eher evolutiv als eine Anpassung an die temporären Temperaturbedingungen, das Tageslicht und die Lichtmenge insgesamt während der Trockenzeit bei höherer Sonneneinstrahlung und die damit verbundenen Variationen im Niederschlag. Saisonale Niederschlagsvariationen begünstigen Laubfall; langjährige gleichbleibende Variabilitäten im Niederschlag dagegen begünstigen Immergrüne Gehölze. Die „primitiven“ Angiospermen im Daintree-Gebiet sind allesamt immergrün – ein Hinweis darauf, dass Laubfall in verschiedenen Pflanzenfamilien unabhängig und zu verschiedenen Zeiten evolutiv entstanden ist.

Eine methodologisch interdisziplinäre Studie über die räumliche Variabilität der Böden, ihres Alters und ihrer Fruchtbarkeit, der verschiedenen entsprechenden Regenwaldgesellschaften und deren paläoökologischer Nachweis wäre ein sehr sinnvoller Test unserer Hypothesen zur Relation laubwerfender und immergrüner Regenwaldbäume in den Wäldern von



Abb. 30: Cape Tribulation – where the rainforest meets the reef

Daintree. Das Daintree-Regenwaldgebiet ist seit 1988 in das Weltnaturerbe der UNESCO aufgenommen. Seine Gesamtfläche umfasst derzeit über 800 Hektar mit Regenwäldern, Mangroven und den Riffen. Hier finden wir die einmalige Kombination der natürlichen Verzahnung von tropischen Regenwäldern, weißen sandigen Stränden und Korallenriffen, die auf der Erde in dieser Form einzigartig sind. „*Where the rainforest meets the reef*“, so werben die Australier touristisch für dieses einmalige Gebiet.

## 8. Literatur

- ADAM, P. (1992): Australian Rainforests. 308 S. — Clarendon Press, Oxford.
- ADAM, P. (1994): Saltmarsh and mangrove. In: GROVES, R.H. (Hrsg.): Australian Vegetation. 2. Aufl. — Cambridge.
- ANDREWS, E.C. (1916): The geological history of the Australian flowering plants. — Am. J. Sci. Ser. 42, **249**: 171-232.
- ASH, J. (1988): The location and stability of rainforest boundaries in north-eastern Queensland, Australia. — Journ. Biogeogr. **15**: 619-630.
- AUDLEY-CHARLES, M.G. (1987): Dispersal of Gondwana-Land: Relevance to evolution of the angiosperms. In WHITMORE T.C. (ed): Biogeographical evolution of the Malay-Archipelago. — Oxford Monographs of Biogeography **4**, Oxford Scient. Publ.: 5-25.
- AXELROD, D.I. (1959): Polward migration of Early angiosperm Flora. — Science **130**: 230-7.
- AXELROD, D.I. (1966): Origin of deciduous and evergreen habitats in temperate forests. — Evolution **20**: 1-15.
- BEADLE, N.C.W. (1981): The Vegetation of Australia. — Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BEARD, J.S. (1967): Some vegetation types of tropical Australia in relation to those of Africa and America. — J. Ecol. **55**: 271-290.
- BELL, F.C., WINTER, J.W., PAHL, L.I. & ATHERTON, R.B. (1987): Distribution, area and tenure of rain forest in northeastern Australia. — Proc. Royal Soc. Queensland **98**: 27-39.
- BENSON, L.J. (1993): Litter inputs to a tropical Australian upland rainforest stream. — Australian Journ. of Ecolog. **18**: 377-383.
- BLAKE, T.S. (1972): *Idiospermum* (Idiospermaceae) a new genus and family for *Calycanthus australiensis*. — Contrib. Queensland Herb. No. 12.

- BREEDEN, S. (2002): Tropical Rainforest. World Heritage Australia. Steve Parish Natural History Guide. 160 pp. – Steve Parish Publ. Ltd. Archerfield BC, Queensland.
- BRIDGEWATER, P. (1999): Mangroves. In: Flora of Australia, Bd. 1, 2. Aufl. – Melbourne.
- BORCHERT, R., RIVERA, G. & HAGENAUER, W. (2002): Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. – *Biotropica* **34**: 27-39.
- BOWMAN, D.M.J.S. (2000): Australian Rainforest - Island of green in a land of fire. 345 S. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BOWMAN, D.M.J.S. & PRIOR, L.D. (2005): Why do evergreen trees dominate the Australian seasonal tropics. – *Austr. Journ. of Botany* **53**: 379-399.
- CHEN, Y. (1988): Early Holocene population expansion of some rainforest trees at Lake Barron basin, Queensland. – *Austr. Journ. of Ecol.* **13**: 225-233.
- CONDIT, R., WATTS, K., BOHLMAN, S.A., PEREZ, R., HUBBELL, S.P. & R.B. FOSTER (2000): Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. – *Journ. Veg. Science* **11**: 649-658.
- CRANE, P.R. (1985): Phylogenetic analysis of seed plants and the origins of angiosperms. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**: 716-793.
- CRANE, P.R., FRIES E.M. & PEDERSEN K.R. (1995): The origin and early diversification of angiosperms. – *Nature* **374**: 27-34.
- DAVIES, P. (1975): The Great Barrier Reef: The geological structure. – *Habitat* **3**: 3-8.
- DILCHER, D.L. (2001): Palaeobotany: Some aspects of non-flowering and flowering plant evolution. – *Taxon* **50**: 697-711.
- DILCHER, D.L. & CRANE, P.R. (1984): *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 351-783.
- FRANCIS, W.D. (1970): Australian rainforest trees. 3<sup>rd</sup> Ed. – Dept. Nat. Dev. Canberra.
- GIVNISH, T.J. (2002): Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. – *Silva Fennica* **36**: 703-743.
- GROVES, R.H. (2001): Australian Vegetation. Reprint from 2<sup>nd</sup> ed. 1994. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HEISE-PAVLOV, S. HÜPPE, J. & POTT, R. (2007): Revisiting factors affecting deciduousness in tropical rainforests at a study site in coastal lowland rainforest in NE Australia. – *Phytocoenologia* (in press).
- HERBERT, D.A. (1960): Tropical and Subtropical rainforest in Australia. – *Aust. J. Sci.* **22**: 283-290.
- HOPKINS, M.S., GRAHAM, A.W. & HEWETT, R.K. (1999): The distribution and floristic composition of rainforests in coastal sands in the wet Tropics region. – *CSIRO Wildlife and Ecology*, no VM1/0399/12.
- HUGHES, L. (2003): Climate change and Australia: Trends, projections and impacts. – *Australian Ecol.* **28**: 423-443.
- HYLAND, B.P.M., WHIFFIN, T., CHRISTOPHEL, D.C., GRAY, B. & ELICK, R.W. (2002): Australian Tropical Plants: Trees, Shrubs and Vines. – CSIRO-Publ. Interactive CD, Melbourne.
- JOHNSON, C.N. (2005): The Remaking of Australia's Ecology. – *Science* **309**: 255-256.
- JONES, W.T. (1971): The field identification and distribution of mangroves in eastern Australia. – *Queensl. Naturalist* **20**: 35-51.
- KEAST, A. (Hrsg.) (1981): Ecological biogeography of Australia. – Boston, London.
- KEMP, E.M. (1981): Tertiary paleogeography and the evolution of Australian climate: In: KEAST, A.: Ecological biogeography of Australia: 31-49. – Elsevier, The Hague, Bosten, London.
- KERSHAW, A.P. (1970): A pollen diagram from Quincan Crater, north-east Queensland, Australia. – *New Phytol.* **70**: 669-681.
- KERSHAW, A.P., MOSS, P.T. & R. WILD (2005): Patterns and causes of Vegetation change in the Australian wet Tropics Region over the last 10 Million Years. In: BERMINGHAM, E., L.W. DICK & C. MORITZ (eds.): Tropical Rainforests. Past, Present and Future, 374-400. University of Chicago Press, Chicago.
- KETO, A. (1989): Tropical rainforests. In: MEIER, L. & FIGGIS, P. (Hrsg.): Rainforests of Australia – Willoughby (NSW).
- LÜPNITZ, D. (1998): Gondwana - Die Pflanzenwelt von Australien und ihr Ursprung. – *Palmengarten Sonderh.* **28**: 1-120. Frankfurt.
- LÜPNITZ, D. (2000): Die Biodiversität australischer Lebensräume. – *Ber. d. Reinhold Tüxen-Ges.* **12**: 283-318.

- LÜPNITZ, D. (2003): Australis - Lebensräume in Australien. – Palmengarten Sonderh. **37**: 1-107. Frankfurt.
- MACK, P.R. & CORLETT, R. (2005): Tropical rain forests - An ecological and biogeographical comparison. – Blackwell Publ., 391 pp, Oxford.
- MARTIN, H.A. (1978): Evolution of the Australian flora and vegetation through the Tertiary; evidence from pollen. – *Alcheringa* **11**: 181-202.
- MEIER, L. & FIGGIS, P. (eds.) (1989): Rainforests of Australia. – Willoughby-Press, New South Wales.
- MILLER, C.H., M.L. GOGEL, J.W. MAGEE, M.K. GAGAN, S.J. CLARKE & B.J. JOHNSON (2005): Ecosystem Collapse in Pleistocene Australia and the human role in Megafaunal Extinction. – *Science* **309**: 287-290.
- MORLEY, R.J. (2004): Origin and evolution of Tropical Rain Forests. 3<sup>rd</sup> reprint. – Wiley & Sons LTD, Chichester, New York.
- NICHOLSON, N. & NICHOLSON, H. (2000): Australian Rainforest Plants I-V. – Terania Rainforest Publ. The Channon, NSW.
- PEARSON, S. (1992): Rainforest plants of Eastern Australia. – Kenthurst.
- POTT, R. (2005): Allgemeine Geobotanik. Biogeosysteme und Biodiversität. – Springer, Heidelberg, Berlin, New York.
- POTT, R. & HÜPPE, J. (2007): Spezielle Geobotanik. Pflanze–Klima–Boden. – Springer, Heidelberg, Berlin, New York.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **61**: 539-673.
- RICHARDS, P.W. (1996): The tropical rain forest - an ecological study. 575 S. 2<sup>nd</sup> ed., – Cambridge Univ. Press: 575 S.
- RUSSEL M. & SMITH, J. (1991): Classification, species-richness and environmental relations of monsoon-rainforest in northern Australia. – *J. Veg. Sci.* **2**: 259-278.
- SMITH J.M.B. (1982): A history of Australian vegetation. – McGraw-Hill. 168 S., Sydney.
- SMITH, A.G., SMITH D.G. & FUNNEL, B.M. (1994): Atlas of Mesozoic and Coenozoic coastlines. – Cambridge Univ. Press, 99 S., Cambridge.
- SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E. ZANIS, M.J. & KIM, S. (2000): Basal lineages of angiosperms: relationships and implications for floral evolution. – *Int. J. Plant Sci.* **161**: 97-107.
- TAKHTAJAN, A. (1969): Flowering plants: Origin and Dispersal. – Oliver & Boyd, Edinburgh.
- TERBORGH, J. (1993): Lebensraum Regenwald. – Spektrum Heidelberg, Berlin, Oxford.
- THORNE, R.F. (1976): Where and when might the tropical angiospermous flora have originated? In: MABBERLEY D.J. & CHANG K.L. (eds): Tropical Botany Gardens Bull. Singapur **29**: 183-189.
- TOMLINSON, P.B. (1986): The botany of mangroves. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- TRACEY, J.G. (1982): The vegetation of the Humid Tropical Region of North Queensland. – CSIRO, Melbourne.
- WALKER, D. & CHEN, Y. (1987): Palynological light on tropical rainforest. – *Quatern. Science Rev.* **6**: 77-92.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.W. (1999): Vegetation und Klimazonen. 7. Aufl. – Ulmer Stuttgart.
- WEBB, L.J. (1978): A general classification of Australian rainforests. – *Australian Plants* **9**: 349-363.
- WEBB, L.J. & KIKKAWA, J. (Hrsg.) (1990): Australian tropical Rainforests. – Melbourne.
- WEBB, L.J. & TRACEY, J.G. (1994): The rainforests of northern Australia. In: GROVES, R.H. (Hrsg.): Australian Vegetation. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WEBB, L.J., TRACEY, J.G. & WILLIAMS, W.T. (1976): The value of structural features in tropical forest typology. – *Aust. J. Ecol.* **1**: 3-28.
- WHIFFIN, T. & HYLAND, B.P.M. (1986): Taxonomic and biogeographic evidence on the relationships of Australian rainforest plants. – *Telopea* **2**: 591-610.
- WHITE, M. (1989): The Greening of Gondwana. – Reed books, Frenchs Forest, New South Wales.
- WHITMORE T.C. (1981): Wallace line and plate tectonics. – Clarendon Press. 90 S., Oxford.
- WHITMORE T.C. (1990): An introduction to tropical rainforests. – Oxford Univ. Press. 275 pp., Oxford.
- WILLIAMS, K.A.W. (1979-1987): Native plants of Queensland. Bde. 1-3. – Brisbane.
- WORBOYS, S.J. & JACKES, B. (2005): Pollination processes in *Idiospermum australiense* (Calycanthaceae), an arborescent basal angiosperm of Australia's Tropical Rain Forests. – *Plant Syst. and Evolution* **251**: (2/4) 107-117.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Joachim Hüppe

Prof. Dr. Richard Pott

Institut für Geobotanik, Leibniz Universität Hannover, Nienburger Str. 17, D-30167 Hannover

e-mail: [hueppe@geobotanik.uni-hannover.de](mailto:hueppe@geobotanik.uni-hannover.de) und [pott@geobotanik.uni-hannover.de](mailto:pott@geobotanik.uni-hannover.de)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Hüppe Joachim, Pott Richard

Artikel/Article: [Die Regenwälder von Queensland – where the rainforest meets the reef 91-116](#)