

M i t t e i l u n g e n
der
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT BRAUNAU

Mitt. Zool. Ges. Braunau	Bd. 3	Nr. 13/15	S. 329-343	Braunau am Inn, 4.4.1981	ISSN 0250-3603
--------------------------	-------	-----------	------------	--------------------------	----------------

Armut in der Vielfalt -

=====

Amazonien als Lebensraum für Weichtiere

=====

Von ERNST JOSEF FITTKAU, München

1. Einleitung

Amazonien, das Einzugsgebiet des Amazonas, läßt sich durch einige Superlative charakterisieren. Zu den altbekannten Extremen, wie größtes tropisches Regenwaldgebiet, wasserreichstes Flußsystem der Welt, größte Vielfalt an Pflanzen- und Tierarten, sind in jüngster Zeit neue dazu gefunden worden: Landschaft der unfruchtbarsten Böden, Landschaft der nährstoffärmsten Gewässer. Aus der Sicht des Weichtierkundlers läßt sich hinzufügen: schneckenärmster Großraum der Tropen.

Fülle und Mangel haben sich in der Hylaea, dem Waldland der Neotropis, unter dem Überfluß von Wärme und Feuchtigkeit und bei dem Fehlen von wachstumshemmenden Jahreszeiten im Verlauf von hundert Jahrmillionen zu einer sich gegenseitig bedingenden Einheit, dem Großökosystem tropischer Regenwald, geformt. Nirgendwo in der Welt konnten die ökologischen Gesetzmäßigkeiten so wirksam und kontinuierlich eine Tropenlandschaft gestalten und auf so großer Fläche die Natur prägen, wie auf dem südamerikanischen Kontinent. Weder in Afrika, noch in Asien stand seit dem Mesozoikum der "Tropenevolution" ein tektonisch und klimatisch so wenig gestörter Großraum zur Verfügung. Mit dieser Feststellung werden keinesfalls im Verlauf der Erdgeschichte tiefgreifende Arealveränderungen der dauerfeuchten und warmen Landschaften in der Neotropis, bedingt durch geologische und klima-

tische Änderungen, ausgeschlossen. Aber sie waren offensichtlich nie so gravierend, daß die "Ausreifung" des Tropenwaldes gestört wurde. Unter dieser Ausreifung werden hier verstanden die Ausbildung und Erhaltung einer großen Formenvielfalt in der belebten und der Abbau von Strukturen in der unbelebten Natur, d.h. auf der einen Seite Entstehung einer großen Artendiversität bei Pflanzen und Tieren, auf der anderen aber die Einebnung von Landschaften unter Bildung uniformen, geochemisch extrem verarmter Böden und Fließgewässer.

2. Kennzeichen der Tropen

2.1. Artenvielfalt neben Artenarmut

Wenn man von tropischer Artenvielfalt spricht, wird im allgemeinen übersehen, daß die Artenfülle der Urwälder in der Regel auf ganz bestimmte Pflanzen- und Tiergruppen beschränkt ist, z.B. auf Bäume oder bestimmte Ordnungen und Familien von Insekten, Fischen oder Vögeln. Und man vergißt, daß andere Lebensformtypen, wie Gräser, krautige Blütenpflanzen, Wasserinsekten, Klein- und Großsäuger außerhalb der feuchten Tropen und vor allem in den gemäßigten Zonen mindestens ebenso artenreich, wenn nicht sogar reicher in Arealen vergleichbarer Größe vertreten sein können. Auch in den gemäßigten Breiten gibt es Lebensräume großer erdgeschichtlicher Kontinuität, mit - man möchte fast sagen - "tropischer Artendichte". Zu ihnen gehören vor allem die kleineren Fließgewässer. In ihren kühlen Oberläufen, den Bächen, konnten Algen und viele wirbellose Tiere, insbesondere die Jugendstadien der der meisten Ordnungen von Wasserinsekten optimale Evolutionsbedingungen finden. In den höheren Breiten sind für diese Organismen die Lebensvoraussetzungen besser als in den bewaldeten Tropen, wo Nährstoffarmut und ganzjähriger Lichtmangel das Algenwachstum hemmen und Nahrung nur begrenzt und fast nur für hochgradige Nahrungsspezialisten zur Verfügung steht.

Die Süßwasser- und Landmollusken gehören zu den relativ schwach vertretenen Tiergruppen in den feuchten Tropen, besonders denen Südamerikas, das sich sonst durch eine überaus reich differenzierte Weichtierfauna auszeichnet. Gewiß ist das amazonische Waldland malakozologisch noch unzureichend erforscht. Aber die bekannten Verbreitungsangaben decken sich mit der eigenen an Ort und Stelle während mehrerer Jahre gewonnenen Erfahrung, daß von der Peripherie des Einzugsgebietes des Amazonas in die waldbedeckten Niederungsgebiete hinein die Mollusken artenzahl- und individuenmäßig stark abnehmen und in den weiten Räumen Zentralamazoniens schließlich nahezu fehlen. Man sollte erwarten, daß den Weichtieren die tropischen Regenwaldformationen mit ihrem äußerst hohen Stoffumsatz und feuchtwarmen Klima günstige Voraussetzungen bieten. Das Gegenteil scheint der Fall zu sein; nicht nur Gehäuse-, auch Nacktschnecken sucht man vergeblich in der Streu des Ur-

waldbodens, ebenso sind in den zentralamazonischen fließenden und stehenden Gewässern Schnecken und Muscheln normalerweise nicht zu finden. Da weder die Temperatur noch die Feuchtigkeit als limitierende ökologische Faktoren in Frage kommen, Konkurrenz- und Räuberdruck dort wohl kaum größer sein dürften als in anderen Lebensräumen, verbleibt als Engpaß vermutlich nur das geringe Nahrungsangebot. Dieses wird offensichtlich in Qualität und Quantität von den jeweils in der Landschaft vorhandenen, geochemischen Verhältnissen mitbestimmt.

2.2. Geochemische Verarmung

Von den "äußeren" trockenen Tropen, den Wüsten oder Dornbuschsteppen, Savannen und Trockenwaldformationen hin zu den "inneren" dauerfeuchten Tropen mit Feuchtsavannen und Regenwäldern ist ein starkes geochemisches Gefälle, d.h. ein Abnehmen der Fruchtbarkeit der Böden, festzustellen (vgl. WEISCHET 1977). In dieser Naturgegebenheit, die erst in jüngster Zeit voll erkannt worden ist, kann man den eigentlichen Grund dafür sehen, daß seit alters die "inneren" Tropen nahezu menschenleer geblieben sind; ein Phänomen, mit dem sich selbst heutzutage viele Wirtschaftspolitiker schwer abfinden. Die geochemische Verarmung zum äquatorialen Gürtel hin ergibt sich aus den spezifisch tropischen Bodenbildungs- und Bodenerschöpfungsprozessen, die unter dauerfeuchtem warmem Klima z.T. hundertmal schneller als in den gemäßigten Zonen ablaufen und bei unterschiedlichem Ausgangsgestein mit der Ausbildung tiefgründiger, uniformer und extrem nährstoffarmer Rotlehmböden (Oxysole) oder sandigen Podsolen enden. Die Unfruchtbarkeit dieser Böden beruht einmal auf dem Fehlen von Ausgangsgestein, das durch weiteres Verwittern aufgebrauchte Nährsalze nachliefern könnte, zum anderen auf der Unfähigkeit der bodenbildenden (kaolinitischen) Tonminerale, im Bodenwasser gelöste Nährstoffe zu binden, da sie, wenn überhaupt, nur eine geringe Ionenaustauschkapazität besitzen.

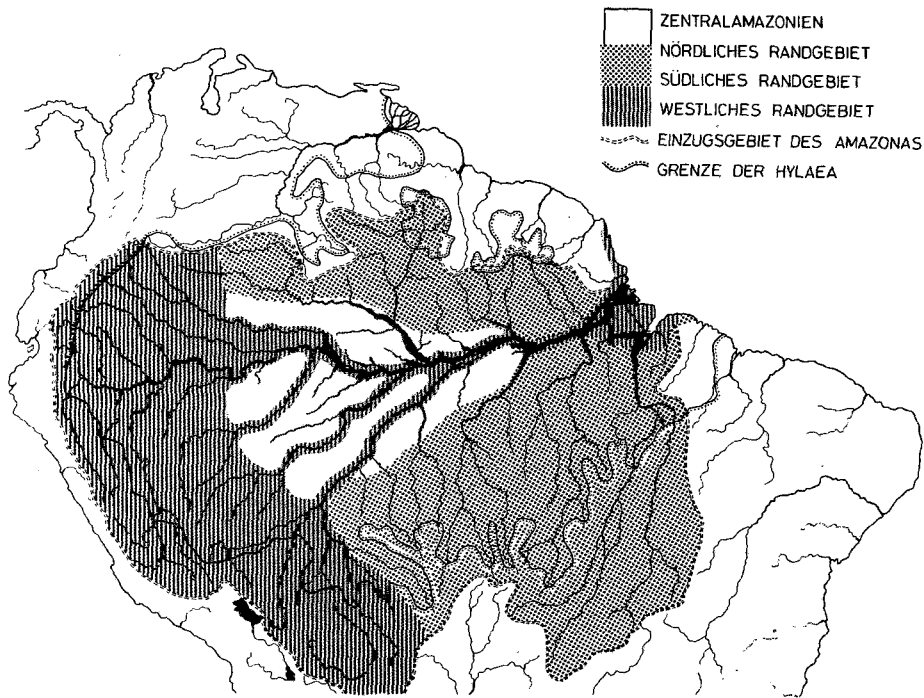
Die geochemische Verarmung kommt demnach hauptsächlich in jenen Landschaften voll zum Tragen, deren Relief großflächig aufgearbeitet bzw. eingeebnet ist. Denn solange im Zusammenhang mit Bodenerosion Ausgangsgestein für weitere Bodenbildung zur Verfügung steht, können ausgewaschene Nährstoffe immer wieder nachgeliefert werden. Dieser Prozeß bedingt die relativ große Fruchtbarkeit jener tropischen Gebiete Afrikas und Asiens, in denen Gebirge vulkanischen Ursprungs die Landschaft prägen und aus den anstehenden Gesteinen überaus schnell nährstoffreiche Böden entstehen. In den Niederungsgebieten, z.B. auf Borneo, besonders aber im amazonischen Tiefland, besteht das flachliegende Muttergestein schon aus weitgehend ausgewitterten und ausgewaschenen Tertiär-Sedimenten, die bei der seit dem Präkambrium sich vollziehenden Einebnung der kontinentalen Schilde von Guayana und Brasilien entstanden und von Flüssen dort abgelagert worden sind.

3. Die geochemischen Provinzen Amazoniens

Noch bevor mit bodenkundlichen Untersuchungen die geochemischen Voraussetzungen Amazoniens großflächig aufgezeigt werden konnten, war es möglich, auf Grund von Wasseranalysen von Bächen und Flüssen das Einzugsgebiet des Amazonas in vier geochemische Großregionen zu untergliedern, in Zentralamazonien und in das nördliche, südliche und westliche Randgebiet (FITTKAU 1971, FITTKAU et al. 1975). Leitfähigkeit, pH und der Gehalt an gelösten Metallionen der Fließgewässer geben auch in den Tropen eindeutig Auskunft über das Nährstoffangebot der Böden und deren Ausgangsgesteine im Einzugsgebiet. Das geochemische Gefälle sinkt in Amazonien von der Peripherie der nördlichen und südlichen Berggebiete, die z.T. mit Feuchtsavannen bedeckt sind, oder solche in den Ebenen einschließen, rasch ab zum zentralamazonischen Tiefland. Es ist aber auch, aufgrund der topographischen Struktur Südamerikas in west-östlicher Richtung zusätzlich gegeben und dort besonders stark ausgeprägt. Seit der Auffaltung der Andenkette, die im Tertiär einsetzte, ist der westliche Teil der Amazonasniederung mit Schuttmassen aufgefüllt und vor allem im Pleistozän mit nur wenig ausgewitterten Sedimenten überdeckt worden. Noch immer erhält der Amazonas über seine andinen Zuflüsse große Massen von Erosionsmaterial, das aus den Anden und von den vorandinen Aufschüttungen stammt und von ihm zum Atlantik transportiert wird. Auf dem Weg dorthin wird die Sedimentfracht z.T. ab- und umgelagert. Sie füllt das breite, während der Eiszeit in die tertiäre Niederung breit eingegrabene Tal, das zur Zeit der jährlichen Hochwasserphase monatelang mit dem suspensoidhaltigen "Weißwasser" überschwemmt ist. Diese, aus ständig auf- und umgelagerten Sedimenten gebildete und damit nährstoffreiche Überschwemmungslandschaft des Amazonas und seiner westlichen Zuflüsse wird Várzea genannt. Sie stellt geochemisch und damit auch weitgehend ökologisch eine Verlängerung des Andenvorlandes dar, die als enger Korridor das nährstoffarme Zentralamazonien zerschneidet (vgl. Abb. 1) und bis zum Atlantik reicht. Die Leitfähigkeit des Amazonaswassers und sein Gehalt an gelösten Salzen sinken vom Fuß der Anden bis zum Mündungsgebiet unter dem Einfluß der nährstoffarmen Zuflüsse auf weniger als die Hälfte.

Besonders rasch scheint unter feuchtwarmen Klimabedingungen Kalzium aus dem Boden ausgewaschen und zum Minimumfaktor zu werden. Hierin dürfte ein besonders gravierender Unterschied gegenüber den geochemisch-ökologischen Voraussetzungen der gemäßigten Zonen gegeben zu sein, wo Phosphatmangel in der Regel die Produktionsleistung der Vegetation begrenzt. Zentralamazonien ist durch das nahezu völlige Fehlen von Kalzium in den oberen Bodenschichten und in den Oberflächengewässern gekennzeichnet. Wie aus der Abbildung 2 entnommen werden kann, ist ein geochemisches Gefälle parallel zum Angebot an Kalzium in den Böden und im Wasser auch im Ca-Gehalt der Vegetation zu erkennen.

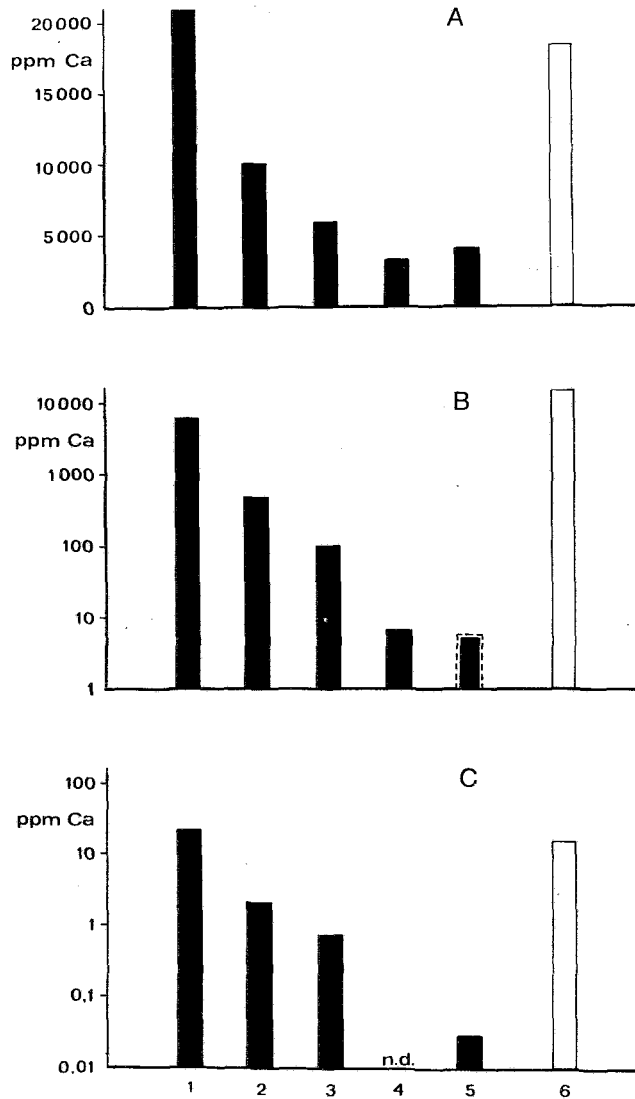
Abb. 1: Die geochemischen Provinzen Amazoniens.



Erläuterungen zur Abb. 1:

<u>Zentralamazonien</u>	<u>Nördliche und südliche Randgebiete</u>	<u>Westliches Randgebiet</u>	
Tertiäre Sedimente, Material von präkambrischen Schilden, bereits bei der Ablagerung stark ausgewittert	Präkambrische Schilde z.T. mit mesozoischen, tertiären und pleistozänen Auflagen, stellenweise Diabasdurchbrüche	Tertiäre und pleistozäne Sedimente, schwach ausgewittertes Material heterogener Herkunft, u.a. vulkanisches und marines Sedimentgestein	Geologie
extrem kaolinitisch extrem nährstoffarm Oxysole; Podsole	kaolinitisch, mäßig nährstoffarm auf Diabasdurchbrüchen nährstoffreiche Braunlehme	illitisch-kaolinitisch relativ nährstoffreich	Böden
			Gewässer
5 mg/l reich an Humussäuren	5 mg/l	20 - 300 mg/l	Mineralfracht
3,7 - 5,5	5,5 - 6,5	6,8 - 7,2	pH
5 - 10	10 - 20	30 - 200	μS_{20}
0,02	0,2 - 1,25	7 - 18	Ca mg/l
2,5 - 13	3 - 27	30 - 100	P (total) γ/l
-	+	+	Wassermollusken mit Kalkschalen

Abb. 2: Gehalt an Kalzium in frischem Laub (A), in Mineralböden (B) und im Oberflächenwasser (C) von fünf Waldökosystemen im tropischen Südamerika (nach FURCH & KLINGE 1978).



Erläuterungen zur Abb. 2:

1. Bergwälder von Puerto Rico
2. Regenwald von Panama
3. Caatinga im südwestlichen Venezuela
4. Regenwald im westlichen Randgebiet (Kolumbien)
5. Regenwald in Zentralamazonien
6. Weltdurchschnitt

4. Lebensräume für Weichtiere in Amazonien

Es bedarf in diesem Zusammenhang keiner weiteren Erläuterung, daß die Verfügbarkeit von Kalk in der Landschaft oder in einem Ökosystem auf die Existenz von kalkschalentragenden Mollusken Einfluß nimmt. In Zentralamazonien sind Weichtiere mit massiven Kalkgehäusen wegen des Kontaktes mit den extrem sauren (pH 4,0 - 4,5) und kalkfreien Oxysolböden ebensowenig wie in den dortigen sauren und elektrolytarmen Gewässern zu erwarten. Boden- und Süßwassermollusken treten allerdings sogleich in Erscheinung, wenn man den ökologischen Raum Zentralamazoniens verläßt, sei es, daß man in die Várzea des Amazonas kommt, oder daß man die äußeren Grenzen des tertiären Sedimentationsbeckens überschreitet. Der größten Arten- und Individuendichte begegnet man stets an der Peripherie der Randgebiete. Dies gilt für die terrestrischen Biotope ebenso wie für die aquatischen. Natürlich leben Mollusken auch in jenen Flüssen Zentralamazoniens, die aus den nördlichen und südlichen Randgebieten kommen und auf dem Weg zum Amazonas die kalkfreien Niederungen durchqueren.

4.1. Zentralamazonien

Auf den sauren und nahezu nährstofffreien Lehmböden Zentralamazoniens, der "terra firme", die von keinem Hochwasser des Hauptstromsystems überflutet wird, steht ein überaus artenreicher Regenwald. Aus keinem anderen Gebiet der Tropen ist eine solch hohe Diversität an Bäumen und Palmen bekannt wie von dort. Mehr als 500 verschiedene Arten können auf einem ha zusammenstehen (KLINGE 1973). Die Diversität der dort lebenden Tiere ist ebenfalls groß, ihre Biomasse bleibt aber verschwindend klein gegenüber der der Vegetation (FITTKAU & KLINGE 1973). Stark vertreten sind nur jene Tiergruppen, die am Abbau der abgestorbenen Pflanzenkörper und anderem organischem Material direkt oder indirekt beteiligt sind bzw. als Bestäuber für Blüten in Frage kommen. Zu ihnen gehören vornehmlich die Termiten, Ameisen und Käfergruppen. Phytophage Insekten spielen eine ebenso geringe Rolle wie größere Wirbeltiere. Die große pflanzliche Diversität und der geringe Anteil der Fauna an der gesamten Biomasse werden als Anpassung an den Mangel an Nährstoffen in der Landschaft aufgefaßt (FITTKAU 1973). Die Vielfalt der Pflanzenarten dürfte helfen, den Nährstoffkreislauf auf den unfruchtbaren Böden besonders wirksam zu schließen und zu garantieren, daß die allochthonen, durch den Regen dem Ökosystem ständig zugetragenen Nährstoffe so vollständig aufgefangen werden, daß sie die unvermeidlichen Verluste weitestgehend kompensieren können. Zur Strategie der Vegetation, die verfügbaren Nährstoffe möglichst zusammenzuhalten und sparsam mit ihnen umzugehen, kommen die Abwehr phytophager Insekten und eine starke Einschränkung bei der Ausgabe von nährstoffreichen Früchten und Samen. Die Bodenfauna lebt, soweit es sich nicht um Räuber handelt, primär von Pilzen, die die Streu zersetzen. Die abgeworfenen Blätter und die gesamte Streu sind an Stoffen,

die von Tieren noch abgebaut werden können, so arm, daß sie als Nahrung direkt nicht mehr in Frage kommen. Nahrungsmangel ist hier vermutlich auch der Grund für das Fehlen von Nacktschnecken, die es in Südamerika sonst reichlich gibt.

Die nährstoffreichsten Substrate finden sich in Zentralamazonien in oberirdischen Bodenansammlungen im Bereich von epiphytisch wachsenden Bromelien, Orchideen, Araceen und Farnen, oder in Blattachsen von Palmen (KLINGE 1966). Diese "hängenden" Böden sind nur mäßig sauer und beinhalten eine artenreiche Bodenfauna in einem Lebensraum, wie ihn der Waldboden sonst nicht bieten kann. Leider sind diese Zönosen noch kaum untersucht. Es ist nicht auszuschließen, daß bei zukünftigem Studium der "hängenden" Böden Zentralamazoniens Schnecken gefunden werden. Vielleicht schließen u.a. aber schon allein die Ameisen, die beim Aufbau dieser Humus-Bodenpackungen häufig beteiligt sind, eine Schneckenbesiedlung aus. Zur Fauna der Baumkronen gehören auch im zentralen Amazonien mit Sicherheit Baumschnecken. Sie scheinen aber überaus selten zu sein. Bei der Vegetationserfassung im Hinterland von Manaus (vgl. FITTKAU & KLINGE 1973) wurden beim Abholzen von 800 m² zwei Exemplare von Orthalicus gallina sultana gesammelt. Ich selbst fand dort ein jugendliches Exemplar von Drymaeus spec. auf einem Strauch an einem Bachufer. Trotz intensiver Suche und Nachfrage sind mir keine weiteren Landschnecken aus Zentralamazonien zu Gesicht gekommen.

Die Bäche und Flüsse, die Zentralamazonien entwässern, sind nur in ihrem Gehalt an gelösten Salzen ein wenig reicher als das Regenwasser jener Gegend (vgl. FURCH 1976). Die Konzentration an Nährstoffen ist so gering, daß Algen (Aufwuchs) und Wasserpflanzen gar nicht oder nur sehr spärlich in Erscheinung treten (Leitfähigkeit $\approx 10 \mu\text{S}_{20}$). Gewöhnlich ist das Wasser bräunlich oder rötlich von Humusstoffen gefärbt (Schwarzwasser) und stets sehr sauer mit einem pH um 4,5. In den Urwaldbächen findet man in mäßig ruhigem Wasser nicht selten die Mützenschnecke Gundlachia bakeri PILSBRY. Ihr an Acroloxus erinnerndes Gehäuse ist hyalin und vermutlich sehr kalkarm. In ruhigen Uferbereichen der Flußunterläufe, die das ganze Jahr über eine Temperatur von 30 °C haben, lebt Ampullarius papyraceus SPIX. Ihr bis zu 10 cm breites, schwarzes Gehäuse besteht meist nur aus Conchyolin. Trotz häufiger Exkursionen zum Studium der Fauna der Schwarzwässer konnte ich innerhalb von drei Jahren nur ein Exemplar dieser Art lebend sammeln. Das Tier hatte gerade an einem Ast, ca. 30 cm über Wasser, Laich abgelegt, einen durchsichtigen Klumpen mit ca. 40 Eiern. Die einzelnen Eier hatten einen Durchmesser von nahezu 3 mm und besaßen keine Kalkschalen, wie die Ampullarius-Eier der Arten der Várzea und der amazonischen Randgebiete. Leere Gehäuse, die verschiedentlich bei Niedrigwasser im Rio Negro, der chemisch nicht ganz so arm wie die Gewässer Zentralamazoniens ist, gefunden wurden, hatten auf der Innenseite regelmäßig eine dünne, weiße Kalkauskleidung. Sie fehlte aber stets bei Gehäusen aus zentralamazonischen Zuflüssen des Rio Negro. Muscheln sind mir aus zentralamazonischen Gewässern nicht bekannt.

4.2. Nördliches und südliches Randgebiet

Die Schilde von Guayana und Brasilien sind alte, weitgehend abgetragene Urgesteinsgebirge. Sie werden teilweise von mesozoischen kontinentalen Formationen oder auch tertiären Sedimenten überdeckt. Überall, wo frisch verwitterndes Gestein oberflächlich ansteht, finden sich nährstoffreichere, weniger saure Böden bzw. Gewässer und zugleich stets Weichtiere, auch wenn Arten- und Individuendichte in den Waldgebieten klein zu bleiben scheinen. Dies trifft besonders in den Gebieten hoher Bergformationen auf dem Guayana-Schild zu, oder dort, wo kalkhaltige, paläozoisch-marine Ablagerungen heraustreten, wie im Bereich der Karbonstreifen beiderseits des unteren Amazonas und nicht zuletzt auch dort, wo großflächig kreidezeitliche Diabasdurchbrüche die Granite bedecken. Wie häufig in den Wäldern die baumlebenden Orthalicus-Arten sind, vermag derzeit wohl niemand zu sagen. Ein lebend gesammeltes Exemplar erhielt ich im Verlauf von zwei Monaten von Tiriyó-Indianern im Grenzgebiet von Brasilien-Surinam. Eine weitere Schale entnahm ich der Oberflächendrift eines Flusses im südlichen Randgebiet. Auf Brandrodungsflächen findet man gelegentlich Strophocheilus (Megalobulimus) oblongus, die im nördlichen und südlichen Randgebiet offensichtlich einzige Großart. Reicher wird die Landschneckenfauna im nördlichen und vor allem im südöstlichen und südlichen Übergangsbereich vom Regenwald zu den Feucht- und Trockensavannen. Die größten von mir gesammelten "amazonischen" St. oblongus-Formen fand ich auf abgebrannten "Cerrado"-Flächen der Serra Roncador im Nordosten des Staates Mato Grosso. Die gleiche Art traf ich überaus zahlreich, allerdings mit auffallend kleinen und schweren Schalen im zentralen Mato Grosso gemeinsam mit mehreren anderen Arten verschiedener Gattungen auf präkambrischen Kalkhügeln, die mit teilweise laubabwerfendem, lichtem Wald bestanden waren. Hier gab es zugleich sehr häufig eine große Landplanarie. Schneckenreich sind auch die teilweise laubabwerfenden Wälder und Baumsavannen, in die im Südosten Amazoniens der Regenwald übergeht und deren Böden z.T. aus Sedimentgestein mariner Herkunft hervorgegangen sind.

Die Gewässer der nördlichen und südlichen Randgebiete führen, zumindest während der trockenen Jahreszeit, wenig anorganische Fracht und haben in der Regel sehr klares Wasser mit Leitfähigkeiten zwischen 20 - 60 μS_{20} und einem pH um 6. In den Bächen und Flüssen findet sich an geeigneten Stellen auf festem Substrat "Aufwuchs" und in den Wasserfällen und Stromschnellen meist eine sehr üppig entwickelte Wasserflora aus Podostomaceen verschiedener Arten und Gattungen. Die kleineren Bäche und Flüsse und deren Nebengewässer, insbesondere der südlichen Amazonaszuflüsse, die teilweise schon außerhalb der Hylaea liegen, können überaus reich an diversen sub- und emers wachsenden Wasserpflanzen sein. Die dominierenden Wasserschnecken sind in wasserpflanzenreichen, stagnierenden Gewässern neben kleineren Planorbiden verschiedene Ampullarius-Arten. In fließendem Wasser und auf festem Substrat findet man nicht selten Melaniinae (z.B. Pachychilus (Doryssa) spec.). Während in

den kleineren Oberläufen nur wenige Najaden und meist auch nur kleinere Arten davon anzutreffen sind, besiedeln viele Arten verschiedener Gattungen (u.a. Castalia, Prisodon, Triplodon, Anodontites (Lamproscapha)) häufig und in beträchtlicher Individuendichte die z.T. sehr breiten Unterläufe der Flüsse aus den Randgebieten. Die oft sehr schweren Schalen der genannten Gruppen und die häufig bei ihnen zu beobachtende Korrosion ihrer Oberflächen erinnern in ihrer Struktur z.T. an unsere Margaritifera-Formen, die in Gewässern mit einem vergleichbar geringen Kalkgehalt leben.

4.3. Westliches Randgebiet

Der mit Regenwald bedeckte Osthang der Anden und die in ihrer geologischen Herkunft sehr unterschiedlichen Vorgebirge bieten gegenüber dem präandinen Sedimentationsgebiet für terrestrische und aquatische Weichtiere ökologisch sehr unterschiedliche Lebensräume. Dementsprechend groß ist auch der dort zu erwartende Bestand an Molluskenarten. Hier lebt in den Wäldern u.a. Strophocheilus (Megalobulimus) popelairianus NYST, der häufig Längen von 15 cm erreicht. Nicht selten sind auch andere große Formen, wie Arten der Gattungen Plekocheilus oder die links- oder rechtsgewundenen Corona. Viele der subandinen Arten kommen im westlichen Randgebiet auch dort noch vor, wo die Böden ausreichend Nährstoffreserven haben. Das sind in erster Linie die spät-pleistozänen oder auch nacheiszeitlichen Alluvionen, die sich, wie bereits erwähnt, in den breiten Stromtälern bis zum Atlantik durch die Amazonasniederung erstrecken. Im zentralamazonischen Raum können spät- und nacheiszeitliche Flußterrassen der tertiären "terra firme" vorgelagert sein und als Teile von ihr angesehen werden. Allein die Anwesenheit von Strophocheilus oblongus, Corona spec. und verschiedener kleinerer Bodenschnecken läßt leicht die Zugehörigkeit dieser Formation zur Várzea erkennen. Das bis zu 50 und gebietsweise sogar bis zu 150 km breite Tal des mittleren Amazonas zerschneidet im Unterlauf parallel zum Strom verlaufende, aufgewölbte paläozoische Formationen z.T. mariner Herkunft, den sogenannten Karbonstreifen. Auf streckenweise anstehendem Kalkgestein finden sich dort zwar räumlich begrenzte, für amazonische Land- und Wasserschnecken aber ungewöhnlich gute Lebensbedingungen. Nach den vorausgegangenen Ausführungen wird es nicht verwundern, daß in jedem kalkreichen Gebiet Gattungen vertreten sind, die man sonst nur vom Osthang der Anden und dem Andenvorland kennt (HAAS 1957). Von den Landmollusken ist dort u.a. Labyrinthus vertreten. Unter den Wasserformen fallen die beiden Arten Limnopomus nubilus REEVE und Limnopomus crassus SWAINSON auf, die sowohl im Andenraum, als auch am unteren Amazonas und vermutlich ebenfalls im nördlichen und südlichen Randgebiet vorkommen.

Das weit ausgedehnte Mündungsgebiet des Amazonas ist in seinem geologischen Aufbau heterogen. Es ist, seinem geochemischen Aufbau entsprechend, funktionell dem "westlichen Randgebiet" zuzuordnen, auch wenn es - geographisch betrachtet - natürlich im Osten liegt. Es wird nicht nur von den

Sedimenten des Amazonas und denen des Rio Tocantins aufgebaut, sondern ist außerdem in geologisch jüngerer Zeit verschiedentlich von marinen Transgressionen geprägt worden. In unmittelbarer Nähe der Stadt Belém konnte ich auf einer jüngeren Terrasse, die etwa 6-8 m über der Hochwasserlinie liegt, in großer Zahl u.a. Strophocheilus oblongus auf dem Waldboden finden; in einem Bach in unmittelbarer Nähe lebte in großer Individuendichte eine Neritina-Art.

Alle Gewässer des westlichen Randgebietes zeichnen sich durch relativ hohe Leitfähigkeiten aus und sind in der Regel nur schwach sauer bis neutral (pH 6-7). Selbst die Schwarzwasser, die sich während der Regenzeit großflächig in den bewaldeten Niederungsgebieten stauen, die im unmittelbaren Andenvorland zwischen den höherliegenden, z.T. weit ausgedehnten Sedimentationsfächern der Andenflüsse verblieben sind, führen noch so viel Nährstoffe, daß flutende Wasserpflanzen, wie Salvinia, Pistia oder Eichhornia auf ihnen wachsen können. In den Stillwasserbereichen der mehr oder weniger isolierten Nebengewässer der Flüsse und Ströme sind Ampullarius-Arten häufig. Vom relativen Schalen-gewicht kann man in der Regel auf das Kalkangebot in den Gewässern und in der Nahrung schließen. Einen besonders großen Kalkanspruch scheinen die schon erwähnten Limnopomus-Arten zu haben. Die größten, aber verhältnismäßig leichte Gehäuse besitzt Ampullarius canaliculatus L., die einen maximalen Durchmesser von 15 cm erreichen. Die Wohngewässer dieser Art sind die pflanzenreichen Várzea-Seen des unteren Amazonas im Raum von Santarém. Planorbiden treten unter den übrigen Schnecken stark zurück. Demzufolge hat sich die in Südamerika aus der alten Welt eingeschleppte Bilharziose, verursacht von Schistosoma mansoni, bisher in Amazonien außerhalb der Küstengebiete nicht ausbreiten können. Das erste begrenzte Auftreten des Parasiten wurde aus der Region der "Karbonstreifen" gemeldet, wo als Vector Tropicorbis (Obstructio) parapyensis BAKER dient (vgl. SIOLI 1956).

Die Najaden sind in den Flüssen des westlichen Randgebietes und in den Gewässern der Várzea ähnlich artenreich vertreten wie in denen der nördlichen und der südlichen Randgebiete, obwohl im andinen und subandinen Raum ganz allgemein die starke Geröllführung und in den größeren Flüssen des Tieflandes vielfach eine hohe anorganische Suspensoidfracht, das "Weißwasser", die Lebensbedingungen für Muscheln einschränkt. Nur an wenigen Stellen scheinen den Flußaustern (Etheriiden), vertreten durch die Gattungen Acostaea und Bartlettia, Überlebensräume durch die rasche Hebung der Anden erhalten geblieben zu sein. Das Flußbett des Amazonas und seiner großen andinen Zuflüsse dürfte weitgehend unbesiedelbar für Najaden sein. Entgegengesetzt der allgemeinen Vorstellung herrscht bei Niedrig- ebenso wie bei Hochwasser ständig eine starke Strömung am Boden- grund, die die oberen Schichten des sandigen Bodensediments in Bewegung hält. Dank der ungeheuren Erosions- und Sedimentationstätigkeit, die mit den wechselnden Wasserführungen im Verlauf des Jahres zusammenhängt, entstehen und vergehen vielgestaltige Seitengewässer und Totarme, in denen zumindest zeitweise die Suspensoide dekantieren, Plankton- produktion einsetzt und Muscheln günstige Lebensvoraus-

setzungen finden. Wichtigere Lebensräume für Najaden dürften die Nebenflüsse aus dem präandinen Raum sein. Sie führen nur wenig mineralische Fracht und haben in ihren Unterläufen und Mündungsgebieten vielfach feinschlammigen Bodengrund. Wenig geeignet scheint Amazonien für die Evolution von Sphaeriiden gewesen zu sein. Bei limnologischen Untersuchungen der Várzea-Seen (IRMLER 1975, REISS 1977) des mittleren Amazonas wurden sie (Pisidium sterkianum PILSBRY, Pisidium punctiferum GUPPY) im allgemeinen nur selten gefunden. Zu den wenigen aquatischen Tierarten, die den jährlichen Wasserstandsschwankungen des mittleren Amazonas von 10-15 m und seiner von ihm mehr oder weniger gestalteten Nebengewässer angepaßt sind, gehört Eupera (Byssanodonta) simoni JOUSSEAUME und E. bahiensis SPIX. Die Tiere bevorzugen in der Várzea Mischwasserzonen, d.h. Bereiche in denen das Weißwasser des Amazonas mit Klar- oder Schwarzwasser von Zuflüssen bereits verdünnt ist. Während der Hochwasserphase vollziehen sie ihre Entwicklung, angeheftet u.a. an und unter der Rinde von Bäumen oder in der Streu der Überschwemmungswälder, wo sie auch während des Niedrigwassers monatelang die Trockenzeit überleben (vgl. IRMLER 1975). In südwestlichen, klarwasserführenden Zuflüssen des Amazonas pflegt Eupera in großer Zahl Schwämme der Gattung Metania zu besiedeln, die ebenfalls monatelanges Trockenfallen wie viele andere amazonische Schwämme ertragen können (VOLKMER-RIBEIRO 1976).

5. Allgemeine Bemerkungen zum Vorkommen der Weichtiere in Amazonien

Die in jüngster Zeit eingeleitete verkehrsmäßige Erschließung Amazoniens über ein ausgedehntes Straßennetz, das auch die bis dahin schwer erreichbaren amazonischen Randgebiete erfaßt, wird dazu beitragen, die Bestandsaufnahme der Weichtierfauna zu beschleunigen. Erst wenn mehr und gründlichere Informationen über den Artenbestand und die Biologie und Ökologie der einzelnen Formen des gesamten Einzugsgebietes des Amazonas vorliegen, wird man zu einer brauchbaren biogeographischen und ökologischen Analyse fähig sein. Die bisherigen Versuche in dieser Richtung mußten fragmentarisch bleiben (z.B. HAAS 1957). Vor dem Hintergrund der geochemischen Gliederung sollten in Zukunft die Verbreitungsangaben in der älteren Literatur verständlicher werden (vgl. JAECKEL 1969).

Die Nährstoffarmut mit all ihren Folgen, insbesondere der Mangel an Kalzium in den Niederungsgebieten der feuchten Tropen dürften hinreichend das weitgehende Fehlen von Bodenschnecken und die Evolution von Baumschnecken in der Hylaea erklären. Die Ausbildung von Rieseneiern bei den Strophocheilinae läßt sich als eine sinnvolle Anpassung an die Ernährungsbedingungen in Regenwäldern verstehen. Vergleichbare Anpassungen zeigen die Achatinidae der Regenwaldgebiete im tropischen Afrika.

Der nahezu weichtierleere Großraum Zentralamazoniens muß entscheidend die heutige Verbreitung der Land- und Süßwassermollusken Südamerikas mitbestimmt haben. Daß auch das Fehlen der Nacktschnecken in Zentralamazonien aus den raschen Abbauvorgängen in Verbindung mit den geringen freien Nährstoffmengen im Kreislauf des Ökosystems und dem daraus resultierenden, äußerst eng geschlossenen Nährstoffumsatz verstanden werden kann, wurde schon angedeutet. Diese Interpretation wird dadurch bestätigt, daß sich in nahrungsreichen Biotopen, wie im Bereich von Abfallhaufen und Gärten im Stadtgebiet von Manaus, die aus Südeuropa eingeschleppte Nacktschnecke Limax (Limacus) flavus L. vermutlich schon seit hundert Jahren erfolgreich behauptet. Für ein ungünstiges Nahrungsangebot in der Bodenstreu der zentralamazonischen Wälder spricht auch das Fehlen der Landplanarien und Onychophoren in diesem Gebiet. Die ersten überhaupt im Amazonasgebiet nachgewiesenen Landplanarien fand ich im Detritus der Blattachsen von Palmen; die ersten Stummelfüßler wurden wenig später in Termitenbauten im nordöstlichen Amazonien entdeckt. Beide Tiergruppen sind arten- und oft auch individuenreich in den außeramazonischen Waldgebieten z.B. des südlichen Brasilien vertreten. JAECKEL (1969) deutet die Riesenformen von Strophocheiliden als Mastformen. Vermutlich hängt dieser Riesenwuchs mit einem mäßigen, dafür aber kontinuierlich vorhandenen Nahrungsangebot unter günstigen klimatischen Bedingungen zusammen. Die Zwergformen von Strophocheilus oblongus in den nahrungsreicheren, lichten Wäldern des zentralen Mato Grosso sprechen dafür, daß dort u.a. eine langanhaltende Trockenzeit das Größenwachstum begrenzt.

Das Vorkommen von Mollusken in einem malakologisch unerforschten Gebiet der Tropen ist vielfach ablesbar aus der materiellen Kultur der dort lebenden, ursprünglichen Bevölkerung. Wie alle Naturvölker, so verarbeiten auch die Waldindianer gern Schnecken- und Muschelschalen zu Schmuck- und Gebrauchsgegenständen. Die sogenannten Xingú-Indianer, die das Gebiet der Quellflüsse des Rio Xingú bewohnen, machen sich Ketten aus länglichen Streifen, die aus den Gehäusen von Strophocheilus oblongus und Corona spec. geschnitten und geschliffen werden. Eine Kette, aus Corona-Gehäusen gefertigt, kostet das Vielfache einer Kette aus Strophocheilus oblongus und hatte 1965 beim intertribialen Handel den Wert eines Gewehres. Daraus geht hervor, daß die Beschaffung der Corona-Schnecken für die Indianer äußerst mühsam sein muß. Die Indianerstämme der Kayapó, die das Waldgebiet zwischen dem Rio Xingú und Rio Tocantins bewohnen, verarbeiten zu Halsschmuck nur kleingeschnittene und beschliffene Stückchen von Najaden, die in den beiden genannten Flüssen und ihren Seitengewässern häufig vorkommen. Im Quellgebiet der nordöstlichen Zuflüsse des unteren Amazonas, am Südrand der Guayanas, werden Mollusken kaum als Schmuck verwendet. Die dort selten zu findenden Strophocheilus oblongus-Gehäuse werden am Mündungsrand mit einem Loch versehen und als Klappern für Kinder zusammengebunden. Für den gleichen Zweck verwenden die Waika-Indianer, die das Quellgebiet des Orinoco und der nördlichen Zuflüsse des Rio Negro besiedeln, Schalen einer Ampullarius-Art.

Molluskenschalen-Schmuck fehlt auch ihnen. Weit verbreitet ist die Verarbeitung von Schnecken- und Muschelschalen zu Schmuck im gesamten westlichen Randgebiet, wo die Indianerbesiedelung relativ dicht und Land- und Wassermollusken allgemein häufig sind. Aus dreieckig geschnittenen Mündungsrändern von Strophocheilus popelairianus oder auch entsprechend beschliffenen Najadenschalen stellen die Jivaro-Indianer z.B. Tanzgürtel her. Zur Anfertigung von Ketten wird häufig das formenreiche Angebot von Landschneckengehäusen verwendet, das mit Samen und aus Palmfrüchten geschnitzten Figuren ergänzt wird. Anspruchsvoller sind die Ketten aus abgeschliffenen Spindeln von Ampullarien, wie sie die Indianer der westlichen Zuflüsse des Rio Negro herstellen.

Zusammenfassung

Zentralamazonien ist der schneckenärmste Großraum der Tropen. Dieser Befund steht in schroffem Gegensatz zur nahezu generellen Artenvielfalt des amazonischen Regenwaldes, der als artenreichster Lebensraum der Welt gilt. Da die dortigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse für Schnecken eigentlich optimal sein müßten, kann ihr Fehlen nur nahrungsökologische Gründe haben. Die geochemische Gliederung Amazoniens liefert in der Tat auch eine überzeugende Erklärung für das Phänomen der Schneckenarmut: Zentralamazonien ist so arm an frei verfügbaren Elektrolyten, insbesondere an Kalzium (Abb. 2), daß für Mollusken ein erheblicher Engpaß entsteht. Entsprechend der zunehmenden Verfügbarkeit von Elektrolyten vom zentralen Raum zu den Randgebieten nimmt auch die Reichhaltigkeit der Molluskenfauna zu. Die geochemischen Voraussetzungen bedingen daher klar das Grundmuster der Molluskenverbreitung in Amazonien.

Summary

Poorness in Diversity: Amazonia's Life Conditions for Molluscs

Central Amazonia is the area poorest in mollusc life for all the tropics. This contrasts heavily to the overall diversity of the tropical rain forest especially in Amazonia with the highest species richness per area in the world. Since temperature and humidity should be optimal there for mollusc living, their rarity must be related to nutrient availability. In fact the geochemical composition of Amazonia provides a convincing explanation for the phenomenon of mollusc rarity: Central Amazonia is so extremely poor in free electrolytes, especially in Calcium (fig. 2), that this sets up a severe bottleneck for mollusc development. But with increasing availability towards the more marginal parts of Amazonia mollusc diversity and richness increase too. The geochemical conditions, therefore, clearly

imply the basic pattern of mollusc distribution in Amazonia.

Literatur

- FITTKAU, E.J. (1971): Ökologische Gliederung des Amazonasgebietes auf geochemischer Grundlage. - Münster. Forsch. Geol. Paläont., 20/21: 35-50.
- FITTKAU, E.J. (1973): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. - Amazoniana, 4: 321-340.
- FITTKAU, E.J. & KLINGE, H. (1973): On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain-forest ecosystem. - Biotropica, 5: 2-14.
- FITTKAU, E.J., JÜNK, W., KLINGE, H. & SIOLI, H. (1975): Substrate and vegetation in the Amazonian region. - In: DIERSCH, H. (ed.), Vegetation und Substrat. - Cramer Vaduz, 73-90.
- FURCH, K. (1976): Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen. - Biogeographica, 7: 27-43.
- FURCH, K. & KLINGE, H. (1978): Towards a regional characterization of the biogeochemistry of alkali- and alkali-earth metals in Northern South America. - Acta Scient. Venezuelana, 29: 434-444.
- HAAS, F. (1957): Zur Tiergeographie von Amazonien und dem Guayana Schild. - Mitt. Naturf. Ges. Bern, NF 14: 59-64.
- IRMLER, U. (1975): Ecological studies of aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. - Amazoniana, 5: 337-409.
- JAECKEL (jun.), S.G.A. (1969): Die Mollusken Südamerikas. - In: FITTKAU, E.J. et al. (ed.), Biogeography and ecology in South America, 2: 794-827. - W. Junk N.V. Publishers, The Hague.
- KLINGE, H. (1966): Humus im Kronenraum tropischer Wälder. - Umschau, 66: 123-126.
- KLINGE, H. (1973): Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. - Amazoniana, 4: 283-292.
- REISS, F. (1977): Qualitative and quantitative investigations on the macrobenthic fauna of Central Amazon lakes. - Amazoniana, 6: 203-235.
- SIOLI, H. (1956): The only focus of endemic Bilharziasis (Schistosoma mansoni) in the Amazonas region. - WHO/Bil. Ecol., 1: 1-15.
- VOLKMER-RIBEIRO, C. (1976): Revisão do gênero Melania GRAY, 1867 (Porifera - Spongilidae) para a região Neotropical. - Tese, PUCRGS Porto Alegre.
- WEISCHET, W. (1977): Die ökologische Benachteiligung der Tropen. - BG. Teubner Stuttgart, 127 pp.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Fittkau Ernst Josef

Artikel/Article: [Armut in der Vielfalt- Amazonien als Lebensraum für Weichtiere
329-343](#)