

MITTEILUNGEN DER POLLICHIA	III. Reihe 20. Band	134. Vereinsjahr 1973	Pollichia Museum Bad Dürkheim	Seite 164 bis 201
-------------------------------	------------------------	-----------------------	-------------------------------------	-------------------

HERBERT HUBER

## Die Wälder in den Anden von Mérida (Venezuela) und ihre Tagfalter

Mit Aufnahmen von J. P. VEILLON<sup>1)</sup>

### Einleitung

An den meisten Lebensgemeinschaften, besonders den waldartigen, ist eine Vielzahl von Organismen beteiligt. Nur ausnahmsweise ist es möglich, Zusammensetzung und Kräfteverhältnisse eines so komplexen Gefüges im Einzelnen aufzuklären. Der leichteren Überschaubarkeit zuliebe hat es sich eingebürgert, stellvertretend für eine Lebensgemeinschaft das Artenspektrum einer augenfälligen und an ihr wesentlich beteiligten Gruppe von Lebewesen zu betrachten. So werden bekanntlich Wälder, ganz als ob es in ihnen weder Pilze noch Tiere gäbe, im allgemeinen anhand ihrer Leitbündel-Pflanzen klassifiziert und unterschieden. Über die Beliebtheit dieses Verfahrens lassen das uferlose Schrifttum und die subtilen vegetationskundlichen Systeme keinen Zweifel. Bilder von Lebensgemeinschaften vermittelt diese verkürzte Betrachtungsweise nur bedingt. Wie es scheint, steht hier allzu leicht methodische Perfektion dem Blick auf das große Ganze im Weg.

Auch die folgenden Ausführungen — sie handeln von den Wäldern in den Anden und dem Andenvorland von Mérida, Venezuela, den Gehölzen, die diese Wälder aufbauen und den Tagfaltern, die in ihnen leben — greifen aus der Fülle der Gestalten nur eine bescheidene Auswahl heraus, freilich nicht die allgemein übliche.

In der äquatorialen Klimazone, vornehmlich in den Regenwald-Gebieten, gehören die Tagfalter zu den auffälligsten Erscheinungen der belebten Natur. Vielerorts bestimmen sie beinahe die Physiognomie der Landschaft mit. Das legt eine Zusammenschau von Wäldern mit ihren Schmetterlingen nahe, umso mehr, als die Tagfalter zu den am besten erforschten tropischen Insekten gehören und bis auf ein paar schwierige Formenkreise auch für einen Nichtspezialisten einigermaßen sicher anzusprechen sind. Von den tropisch-amerikanischen Gehölzen kann man das keineswegs behaupten. Andere Insektenordnungen als die Lepidopteren sind überhaupt erst in

<sup>1)</sup> Herrn Professor VEILLON, Mérida, Venezuela, danke ich nicht nur für die Aufnahmen, sondern vor allem für zahlreiche Anregungen, Gehölzlisten und jede Unterstützung im Gelände. Zu Dank verpflichtet bin ich außerdem Herrn Dr. W. FORSTER, München und Herrn Dr. E. REISSINGER, Kaufbeuren für die Bestimmung oder Richtigstellung der Bestimmung schwieriger Tagfalter-Familien, sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Reisebeihilfe zu einer Arbeit über die Gehölzflora der Anden von Mérida. Der vorliegende Aufsatz ist einerseits als selbständige Veröffentlichung, andererseits als Einführung in meine im Entstehen begriffene „Gehölzflora“ gedacht.

Stichproben bekannt oder für vergleichende Beobachtungen zu artenarm oder zu selten.

Dieser Versuch einer synoptischen Beschreibung der Gehölz- und Faltergemeinschaften muß in vieler Hinsicht Stückwerk bleiben. Dennoch halte ich eine Veröffentlichung für notwendig. Es werden nämlich Bevölkerungsexplosion und extensive Wirtschaftsweise in wenigen Jahren zum Untergang der letzten Waldreserven führen, zumal in den mittleren und tieferen Lagen. Die Aussicht ist gering, offen gebliebene Fragen, die primäre, von Menschenhand nicht oder wenig berührte Lebensgemeinschaften betreffen, in der Zukunft beantworten zu können.

### Das Beobachtungsgebiet

Das Beobachtungsgebiet sind die Anden von Mérida und das nordwestliche Andenvorland. Bei den Anden von Mérida handelt es sich um den mittleren Abschnitt des schmalen Ausläufers der großen südamerikanischen Cordillere, der sich vom Gebirgsknoten des Páramo El Tamá an der Grenze von Columbien und Venezuele nordostwärts gegen das Karibische Meer hinzieht. Ihre höchste Erhebung mit (angeblich) 5007 m, ihre größte Breite mit etwa 90 km und ihre reichste orographische und geologische Gliederung haben die venezolanischen Anden im Gebiet von Mérida.

Die Gebirgskette ragte nach ihrer Hebung im frühen Pleistozän steil aus einem Flachmeer empor. Heute wird sie auf beiden Flanken von jungem Schwemmland begleitet: im Nordwesten dem *Sur del Lago*, im Südosten den *Llanos*. Das südöstliche Anden-Vorland senkt sich von einer Höhe von 300 bis 350 m ü. d. M. am Gebirgsfuß über eine Entfernung von 150 bis 250 km allmählich gegen den Unterlauf des Río Apure hin ab. Im Gegensatz dazu bleibt das nordwestliche Anden-Vorland, eingeschoben zwischen Gebirge und Lago de Maracaibo, im wesentlichen unter einer Meereshöhe von 100 m. Im Süden und Südosten des Maracaibosees ist das Schwemmland auf einen 20 bis 30 km breiten Streifen eingengt, im Südwesten, wo so wasserreiche Flüsse wie der Río Catatumbo und der Río Lora ihre Ablagerungen aufschütten, weitet es sich zu einer Breite von rund 100 km aus. Das Fehlen von Reliefunterschieden führt in der Nähe der Küste periodisch zu großflächigen Überschwemmungen und läßt ausge dehnte Sumpflandschaften entstehen.

Das Klima des Beobachtungsgebiets wird zunächst durch seine Lage zwischen  $8^{\circ}10'$  und  $9^{\circ}10'$  nördlicher Breite bestimmt. Es entspricht dem des immerfeuchten, inneren Tropengürtels. Allerdings wird das Klima unter dem Einfluß der jahreszeitlich wechselnden Windrichtung und der orographischen Verhältnisse abgewandelt. Die Temperatur bleibt im Jahresverlauf so gut wie konstant. An die Stelle der thermischen Jahreszeiten treten thermische Tageszeiten. Diese sind viel stärker ausgeprägt als in den gemäßigten Breiten und machen sich in allen Höhenstufen, besonders aber im Hochgebirge bemerkbar. Sie haben zur Folge, daß — um sich der Worte von C. TROLL (1941) zu bedienen — im Hochgebirge jeden Tag Sommer und jede Nacht Winter ist.

Der *Sur del Lago* ist ausgezeichnet durch eine Zunahme der Regenmenge von Nord nach Süd und von Ost nach West. Für das Küstengebiet

gibt MORAN (1963) Jahresmittel zwischen 1000 und 1500 mm an. nur im Catatumbo-Delta sollen die 1000 mm noch unterschritten werden. Im übrigen Sur del Lago wie den unteren Andenhängen östlich des Chamafusses ist ein Jahresmittel zwischen 1500 und 2000 mm die Regel, ausgenommen eine Zone besonderen Regenreichtums, die sich ungefähr von El Vigía in südwestlicher Richtung parallel zum Gebirgsrand — und diesen einschließend — durch das südliche Anden-Vorland zieht, um sich dann an die Sierra de Perijá anzulehnen und dieses Gebirge nordwärts zu begleiten. Hier liegt das Jahresmittel der Niederschläge zwischen 2000 und 4000 mm.

Eine weitere Zone mit überreichen Regenmengen begleitet die Südost-Flanke der Anden in einer Höhe von 300 bis 1000 m ü. d. M. mit einem Jahresmittel von 2000 bis 3000 mm (Barinitas 2650 mm). Niederschläge über 2000 mm fallen auch in den andennahen Llanos von Pedraza ab westwärts, wogegen in den Llanos das Jahresmittel nach Osten allmählich abnimmt.

Oberhalb 1000 m ü. d. M. erhält das Gebirge im Jahresdurchschnitt Niederschläge zwischen 1100 und 2200 mm, sofern es den regenbringenden Winden ausgesetzt ist. In Höhen um 1500 m und darüber kommt es zu regelmäßiger Nebelbildung.

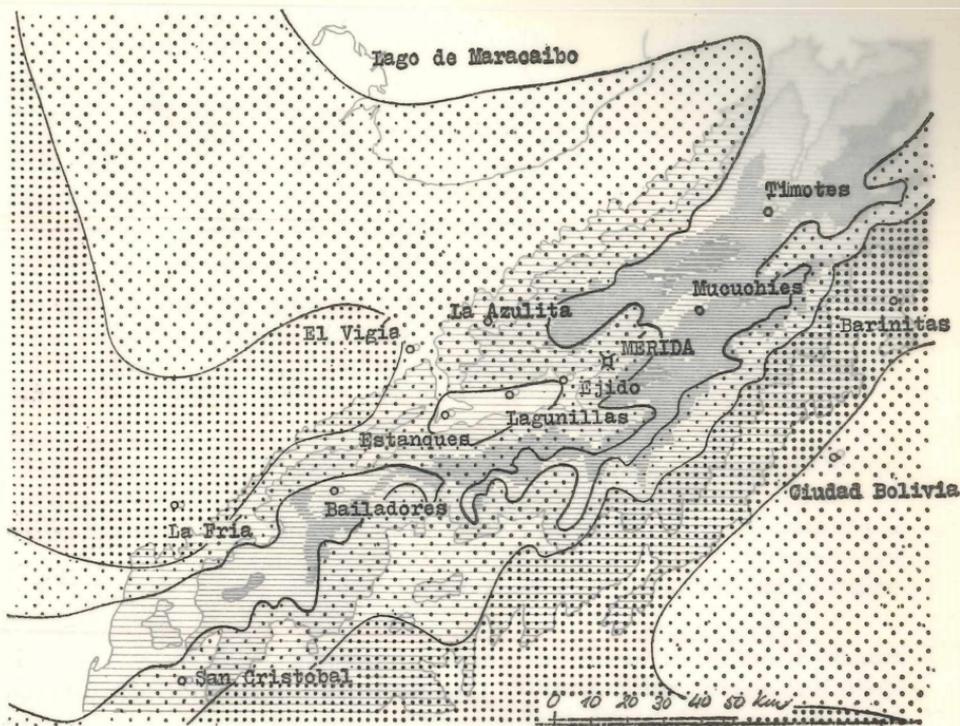
Eine Sonderstellung nehmen die innerandinen Trocken- und Halbtrockentäler<sup>1)</sup> ein. In ihnen fallen im Jahresmittel durchwegs weniger als 1000 mm Niederschläge und für Lagunillas im mittleren Chamatal werden überhaupt nur 518 mm angegeben.

Als seltene Ausnahme verteilt sich die Regenmenge gleichmäßig über das ganze Jahr. Im großen Ganzen herrscht in den Monaten Dezember bis März eine Trockenzeit (Verano) oder zumindest eine Periode sonniger Witterung von 2 bis 4 Monaten Dauer. Meist ist die Trockenzeit nicht ganz niederschlagsfrei, jedenfalls nicht in den Landstrichen mit insgesamt hohen Niederschlägen. Einzig die innerandinen Trockentäler sind einem ausgeprägten und wirklich trockenen „Verano“ von 5 (Mucuchíes) bis 11 (Lagunillas) Monaten ausgesetzt, der sich auch in der Physiognomie der Landschaft abzeichnet.

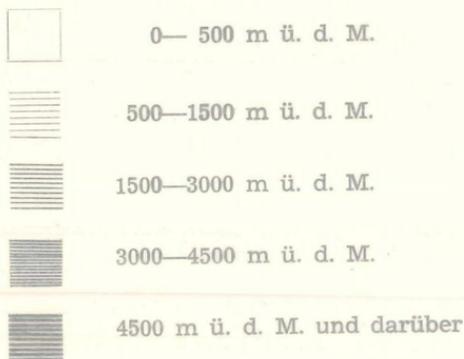
Bekanntlich führen die mit zunehmender Seehöhe abnehmenden Temperaturen zu einer stockwerkartigen Gliederung der Lebensräume. Sieht man von den im Windschatten liegenden Trocken- und Halbtrocken-Gebieten ab, überzieht unter natürlichen Bedingungen immergrüner Regenwald vom Tiefland bis in eine Höhe von 3000 bis 3200 m ü. d. M. das Beobachtungsgebiet.

Die Grenze zwischen der planaren und der montanen Stufe ist in der Landschaftsgestaltung begründet, in den davon abhängigen Bodenverhältnissen und in der Pflanzendecke. Die Zahl der Tiere und Pflanzen, die diese Grenze überschreiten, ist beträchtlich. Da diese Grenze im Sur del Lago bei einer Seehöhe von 100 bis 150 m liegt, beträgt die Temperatur der planaren Stufe in dem über den Jahresverlauf so gut wie konstanten Monatsmittel an die 27° C.

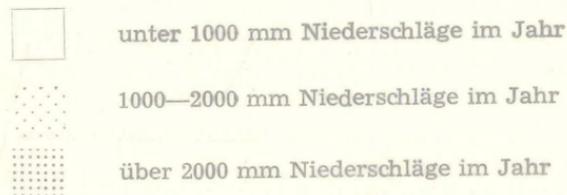
<sup>1)</sup> Bei den Trocken- und Halbtrockentälern des Beobachtungsgebiets handelt es sich um das Motatántal unterhalb Timotes, das obere Chamatal zwischen Apartaderos und Mucuchíes, das mittlere Chamatal von Ejido bis Estanques und das obere Mocotiestal um Bailadores.



Bildunterschrift und Legende zur Höhengichten-Karte:  
Die Anden von Mérida (Venezuela) und ihr nördliches Vorland.



Legende zur Niederschlags-Karte:



In einer Höhe von 3000 bis 3200 m ü. d. M. geht der Hochwald unter natürlichen Bedingungen in einen Niederwald, den „Chirivital“, über. Die Hochwald-Grenze fällt ungefähr mit der 8°-Isotherme zusammen und bezeichnet den Übergang von der frostfreien montanen Stufe zur Páramostufe, in der es, wenn auch an der unteren Grenze erst gelegentlich, zu Nachtfrösten kommt. Als temperaturabhängige Vegetationsgrenze (WALTER u. MEDINA 1969) wird diese Grenze spontan nur von wenigen und dann anthropochoren Faltern und Holzarten überschritten.

Ursprünglich bildet der andine Niederwald jenseits der Hochwald-Grenze einen mehr oder weniger geschlossenen Vegetationsgürtel, der nach oben zu lückenhaft wird und sich schließlich in vereinzelte Waldinseln auflöst. An klimatisch begünstigten Stellen steigen derart isolierte Niederwäldchen bis zu einer Seehöhe von 4250 m hinauf.

Etwas oberhalb der Hochwald-Grenze, meist zwischen 3500 und 3700 m ü. d. M., ändert sich die Physiognomie der Landschaft, abgesehen vom Verarmen der Pflanzendecke. An die Stelle der weichen Konturen des Mittelgebirges, wie sie in der ganzen montanen und der unteren Páramostufe vorherrschen, treten die scharfkantig überhöhten Umrisse des Hochgebirges, wie sie TROLL (1941) als das Ergebnis eiszeitlicher und rezenter Vergletscherung definiert.

In den Lücken des „Chirivitals“ und vor allem an Feinerde-armen Standorten der höheren Páramostufe treten die Gehölze zurück und überlassen Gräsern, Rosettenstauden, Polster- und Rasenpflanzen das Feld. Dazu gesellen sich einige wenige Geophyten (*Altensteinia*, *Peperomia peruviana*). So weit Gehölze eingestreut sind, führen sie kleinflächige Laubblätter (*Hesperomeles pernettyoides*, *Pernettya*, *Valeriana phylicoides*) und vielfach nehmen sie eine ausgesprochen ericoide Tracht an (*Arcytophyllum*, *Draba*, *Hinterhubera*, *Hypericum*, *Senecio imbricatifolius*). Zwischen 4000 und 4300 m ü. d. M. bestimmen stellenweise graufilzige Schopfbäume der Gattung *Espeletia* die Physiognomie der Landschaft. In dieser Höhenlage beginnen infolge der allnächtlichen Fröste die nur noch schütter bewachsenen Strukturböden. Die Grenze der nivalen Stufe liegt bei 4800 bis 4900 m ü. d. M. (VARESCHI 1970, VUILLEUMIER 1971).

Die Lebensräume des Gebietes sind, wie das für eine schon in vorkolumbischer Zeit verhältnismäßig dicht besiedelten Landschaft naheliegt, zum überwiegenden Teil von menschlichen Einwirkungen gezeichnet. Das gilt auch für einen großen Teil der naturnahen Biotope, sei es, daß selektive Nutzung gesuchter Holzarten deren Rückgang bewirkt, sei es, daß sich aufgegebenes Kulturland zu Sekundärgebüsch und schließlich in einen reifen Sekundärwald weiterentwickelt, daß die natürliche Hochwald-Grenze im Gefolge der Viehwirtschaft bis tief in die montane Stufe hinein absinkt und sich dadurch ein anthropogener Gürtel von „Scheinpáramos“ zwischen die künstliche Waldgrenze und die autochthone Páramovegetation hineinschiebt, oder daß Überweidung mit Schafen und Ziegen den bodenständigen Trockenwald zu einer Halbwüste degradieren läßt, wie mancherorts im mittleren Chamatal.

Die Abhängigkeit der Biotope von ihrer geologischen Unterlage ist nur selten signifikant. Am wahrscheinlichsten ist sie noch für die Lagen ober-

halb der Waldgrenze, aber diese liegen etwas außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Das einzige mögliche, aber nicht gesicherte Beispiel für Einwirkungen des Ausgangsgesteins auf die Vegetation in tieferen Lagen bildet die Zone basischer Silikate, die sich über die Südost-Flanke der Sierra Nevada de Mérida bis ins Santo Domingo-Tal (Altamira) erstreckt und die Standorte einiger im Gebiet nicht anderwärts angetroffener Holzarten einschließt, von denen *Caryodendron orinocensis* (Euphorbiaceae) die bekannteste ist.

Seiner politischen Gliederung nach entspricht das Beobachtungsgebiet dem Staat Mérida einschließlich der benachbarten Teile der Staaten Trujillo, Barinas und Táchira. Außerdem umfaßt es den Süden und Südwesten des Sur del Lago, der überwiegend auf den Staat Zulia entfällt, mit dem Flußgebiet des Río Catatumbo, soweit dieses zu Venezuela gehört.

Es sollen im Folgenden, soweit schon oder noch möglich, die wichtigsten natürlichen und naturnahen Lebensräume aus dem Sur del Lago und den Anden von Mérida ihrer Physiognomie, ihrem Gehölz- und Tagfalterbestand nach dargestellt und miteinander verglichen werden. Außer Betracht bleibt das südöstliche Anden-Vorland, weil es durch seine klimatische und floristische Besonderheit einen selbständigen Naturraum vorstellt.

### I. Das planare Regenwald-Gebiet im Südwesten des Maracaibosees

Wo im Regenstau der Anden und der Sierra de Perijá das Jahresmittel der Niederschläge 2000 mm übersteigt, trägt die Tiefebene des Sur del Lago unter natürlichen Bedingungen einen Regenwald. Die südliche und westliche Begrenzung des Regenwaldes bildet der Gebirgsrand, nach Osten reicht er im Anden-Vorland mit einem Ausläufer ungefähr bis an den Chamafuß heran und im Norden erstreckt er sich entlang dem Perijágebirge bis weit nach Zulia hinein. Aus der Höhenlage von 10 bis 100 m ü. d. M. ergibt sich ein Jahresmittel der Temperatur von 27° C, das keine jahreszeitlichen Schwankungen aufweist. Einzige klimatische Zäsur im Jahresablauf ist die Andeutung einer Trockenzeit in den ersten Monaten des Jahres, aber auch diese wird häufig von Regengüssen unterbrochen und bewirkt keinen Laubwechsel der Bäume.

Mit dem Bau der Carretera Panamericana entlang dem nordwestlichen Andenfluß schlug auch im Sur del Lago den Regenwäldern die Stunde. Von den weithin geschlossenen Wäldern, die sich bis vor 20 Jahren zwischen La Fría (Táchira) und El Vigía (Mérida) erstreckten, zeugen heute nur noch einzelne, als Schattenspender geschonte Baumriesen im Weideland und ein sekundärer Galeriewald entlang den Flüssen und Bächen. Primären Tieflands-Regenwald von beträchtlichem Umfang gibt es nur noch in Zulia zwischen den Flüssen Aricaiza und Catatumbo. Dieses Waldgebiet wurde erst vor wenigen Jahren durch die Autostraße von Machiques (Zulia) nach Colón (Táchira) erschlossen und von DE BRUIJN, JIMENEZ-SAA, VEILLON und anderen besammelt. Mittlerweile gehört der Wald auch dort teilweise der Vergangenheit an. Unter Ausnützung des ungewöhnlich trockenen „Verano“ Anfang 1973 haben die illegal in das Land einsickernden columbianischen Siedler große Flächen davon niedergebrannt.

Von außen betrachtet, beeindruckt der primäre Regenwald durch seine zerrissenen Konturen: locker gestellten Baumriesen von 30 bis 60 m Höhe

mit weit ausladenden Schirmkronen (Stratum A in der Terminologie von RICHARDS) sind mittelhohe und kleinere Bäume (Stratum B und C) in dichtem Stand untergeordnet, deren Kronen gewöhnlich schmal und langgestreckt sind. Die dünn- und glattrindigen Stämme erscheinen noch bei gewaltiger Höhe schlank, nur die gegen den Grund zu flügelartig verbreiterten Brettwurzeln mancher Arten täuschen zum Teil eine übermäßige Mächtigkeit vor; besonders sumpfige Standorte begünstigen die Ausbildung von Brettwurzeln. Bis auf die einsamen Baumriesen sind die Kronen durch ein Gewirr von Klettergehölzen miteinander vertaut. Angesichts der Vegetationsmasse der Lianen treten die Epiphyten in den Hintergrund. Unter den epiphytischen Leitbündel-Pflanzen fallen Kakteen (*Wittia panamensis*) und Orchideen am stärksten auf und — als Anzeiger einer ganzjährig erheblichen Luftfeuchte — die Hymenophyllaceen *Trichomanes hymenoides* und *Trichomanes pedicellatum*.



Abb. 1 Regenwald im Catatumbo-Gebiet, etwa 30 m ü. d. M. Man beachte die weit ausladenden Schirmkronen der oberen Baumschicht und die zahlreichen Palmen (*Attalea* und andere). Aufn. J. P. VEILLON.

Die Laubblätter oder — bei Bäumen mit zusammengesetzten Blättern — die Blättchen sind vorn zugespitzt und häufig in eine Träufelspitze ausgezogen. Einige Bäume, so die *Couroupita guianensis*, bringen ihre Blüten aus dem alten Holz, zum Teil aus mächtigen Stämmen.

Zu den wichtigsten Eigentümlichkeiten des Regenwaldes gehört sein ungeheurer Reichtum an Holzarten. Allein aus dem Gebiet zwischen den Flüssen Aricuaiza und Catatumbo sind bisher ohne die Klettergehölze an die 110 Gattungen von Bäumen bekannt geworden. Dabei ist zu bedenken, daß sich die botanische Durchforschung erst auf wenige Parzellen entlang

der Autostraße beschränkt und bei weiterer Sammeltätigkeit noch viel Unerwartetes zum Vorschein kommen wird, vorausgesetzt, daß die Bestandsaufnahme mit der galoppierenden Verwüstung der Landschaft durch Brandrodung Schritt halten kann.

Bei dem großen Formenreichtum dieses Waldes gibt es keine dominierende Holzart. Sogar die Frage nach den wichtigsten Gehölzfamilien läßt sich verschieden beantworten, je nachdem, ob man vom Holzvolumen oder der Zahl der am Aufbau des Waldes beteiligten Gehölzgattungen ausgeht. Legt man der Berechnung die Zahl der Gattungen zugrunde, dann stehen die Moraceen mit 8 Genera an erster Stelle, dicht gefolgt von Annonaceen, Apocynaceen und Palmen. Die drei zuletzt genannten Familien haben einen wesentlichen Anteil an der Zusammensetzung der mittleren Kronenetape (Stratum B), tragen aber wegen ihrer meist schwächtigen Statur nicht viel



Abb. 2 Blick in das Innere des Regenwalds im Catatumbo-Gebiet, 100 m ü. d. M. Wie ein Vergleich mit Abb. 3 und 4 zeigt, nimmt die Dichte und damit Unwegsamkeit des Waldes mit der Seehöhe zu. Aufn. J. P. VELLON.

zur Holzmasse des Waldes bei. Diese geht ihrerseits wesentlich auf das Konto des lückenhaften oberen Stockwerks (Stratum A), das sich größtenteils aus Vertretern der Lecythidaceen, Mimosaceen, Caesalpiniaceen, Chrysobalanaceen und Bombacaceen zusammensetzt.

Zu den wichtigsten Bäumen des Catatumbo-Waldes gehören nach VEILLON (mdl.) die Sapotaceen; diese Milchsaft führenden Gehölze sind besonders feuerempfindlich und beweisen bei zahlreichem Vorkommen den primären Charakter ihrer Standorte. Eine eher geringe Rolle spielen die Lauraceen mit kaum mehr als 3 Arten (*Ocotea guianensis*, *Pleurothyrium zulianensis* und eine unbestimmte, angeblich zu *Aniba* gehörende Art) sowie die Araliaceen und Papilionaceen, die beide nur mit einer einzigen Holzart (Araliaceae: *Didymopanax morototoni*; Papilionaceae: *Pterocarpus officinalis*) vertreten sind. Holzige Piperaceen liegen von dort nicht vor — die Familie scheint lediglich durch die epiphytische *Peperomia rotundifolia* repräsentiert — und die Rutaceen fehlen vollends.

Der Regenwald im Catatumbo-Gebiet stockt im wesentlichen auf zweierlei Standorten: hochwasserfreien Terrassen mit das ganze Jahr hindurch gut durchlüftetem Untergrund und regelmäßig überfluteten Flußauen mit langfristig vernähten Böden. Der wegen dem dichten Kronenschluß finstere und bis auf die Bäume fast vegetationslose Boden der Auwälder erfährt durch die Strömung des Hochwassers eine eigentümliche Erosionsform, die „Tatucales“. Das sind steilwandige Gräben von ½ bis 1 m Tiefe und ungefähr der gleichen Breite, die sich zwischen den Wurzelballen der Bäume in den Boden fressen und den Wald über weite Strecken netzförmig durchziehen.

Trotz mancher gemeinsamen Holzarten weichen die Wälder der hochwasserfreien Standorte und der Auen in ihrer floristischen Zusammensetzung deutlich voneinander ab. Im Ganzen sind die Terrassen-Standorte artenreicher. Eine Zusammenstellung der Bäume mit einem BHD von 10 cm und darüber gibt VEILLON (1972). Darauf fußt die folgende Auswahl wichtiger und sicher bestimmter Bäume. Arten, die im Beobachtungsgebiet auf die Regenwälder im Südwesten des Maracaibosees und was davon übriggeblieben ist, beschränkt scheinen, sind mit einem Stern (\*) bezeichnet.

Den Terrassen und Auen gemeinsame Holzarten sind:

<i>Amaioua corymbosa</i> (Rubiaceae)	<i>Oxandra venezuelana</i> (Annonaceae)
* <i>Cariniana pyriformis</i> (Lecythidaceae)	<i>Protium heptaphyllum</i> (Bursaceae)
* <i>Copaifera pubiflora</i> (Caesalpiniaceae)	<i>Protium neglectum</i> (Bursaceae)
* <i>Gustavia eximia</i> (Lecythidaceae)	* <i>Sagotia racemosa</i> (Euphorbiaceae)
* <i>Licania platypus</i> (Chrysobalanaceae)	* <i>Sloanea robusta</i> (Elaeocarpaceae)
<i>Luehea cymulosa</i> (Tiliaceae)	<i>Vitex orinocensis</i> (Verbenaceae)

Folgende wichtige Gehölze kennzeichnen die hochwasserfreien Standorte:

* <i>Copaifera fissicuspis</i> (Caesalpiniaceae)	* <i>Humiriastrum colombianum</i> (Humiriaceae)
* <i>Couma macrocarpa</i> (Apocynaceae)	<i>Jacaranda copaia</i> (Bignoniaceae)
* <i>Dialium guineense</i> (Caesalpiniaceae)	<i>Ocotea guianensis</i> (Lauraceae)
<i>Didymopanax morototoni</i> (Araliaceae)	* <i>Parkia pendula</i> (Mimosaceae)
* <i>Enterolobium schomburgkii</i> (Mimosaceae)	* <i>Peltogyne pubescens</i> (Caesalpiniaceae)
* <i>Goupia glabra</i> (Celastraceae)	* <i>Pithecellobium jupumba</i> (Mimosaceae)
<i>Himatanthus articulatus</i> (Apocynaceae)	* <i>Tapirira guianensis</i> (Anacardiaceae)
	<i>Terminalia obovata</i> (Combretaceae)
	* <i>Trattinickia burserifolia</i> (Bursaceae)
	<i>Virola sebifera</i> (Myristicaceae)
	* <i>Xylopia frutescens</i> (Annonaceae)

Im dichten Schatten dieses Waldes gedeiht der terrestrische Hautfarn *Trichomanes pinnatum* und sehr vereinzelt die farblose Orchidee *Wullschlaegelia aphylla*, wie auch die ebenfalls saprophytische Gentianacee *Leiphaimos tenella* mit einem bleichen, spannenlangen Sproß und einer endständigen, himmelblauen Enzianblüte.

Bei den an die Flußauen gebundenen Bäumen handelt es sich vor allem um folgende:

- |                                               |                                                |
|-----------------------------------------------|------------------------------------------------|
| * <i>Attalea maracaibensis</i> (Palmae)       | * <i>Duguetia</i> spec. (Annonaceae)           |
| <i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae)            | <i>Herrania albiflora</i> (Sterculiaceae)      |
| <i>Ceiba pentandra</i> (Bombacaceae)          | * <i>Lacmellea edulis</i> (Apocynaceae)        |
| <i>Couroupita guianensis</i> (Lecythidaceae)* | * <i>Pseudolmedia laevigata</i> (Moraceae)     |
| <i>Dipterodendron bipinnata</i>               | <i>Pterocarpus officinalis</i> (Papilionaceae) |
| (Sapindaceae)                                 | <i>Teminalia amazonica</i> (Combretaceae)      |

Die Bombacaceen sind im Catatumbo-Gebiet mit drei Arten und ebensovielen Gattungen vertreten; alle sind an die grundwassernahen Standorte gebunden.

Die Tagfalter-Fauna der planaren Primärwälder zwischen den Flüssen Aricuaiza und Catatumbo hat eine bezeichnende Zusammensetzung, die sich wahrscheinlich in allen intakten Regenwäldern der amerikanischen Tropen wiederholt: Zwei Drittel der beobachteten Falterarten gehören den Nymphaliden, Nemeobiiden und Lycaeniden an, wobei die zuletzt genannte Familie ausschließlich durch die Tribus Theclini vertreten ist. Die Nemeobiiden und Lycaeniden-Theclini wurden zu 80 bzw. 70 % nicht anderwärts im Gebiet beobachtet, wogegen bei den im Ganzen größeren und flugtüchtigeren Nymphaliden der Anteil der lokalen Arten auf 20 % abfällt.

Zu den Charakterfaltern der Primärwälder des Catatumbo-Gebietes gehören:

- |                                                                                     |                                                           |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
| * <i>Adelpha iphicla exanima</i><br>(Nymphalidae)                                   | * <i>Heliconius cydno</i> (Nymphalidae)                   |
| * <i>Ancyluris [Diorina?]</i> <i>periander</i><br>(Nemeobiidae)                     | * <i>Jaspis [Thecla] thabena</i> (Lycaenidae)             |
| * <i>Anteros formosus micon</i><br><i>Athena [Megalura] chiron</i><br>(Nymphalidae) | * <i>Mesene margaretta</i> (Nemeobiidae)                  |
| * <i>Catonephele numilia esite</i><br>(Nymphalidae)                                 | * <i>Phaenochitonia pluto</i> (Nemeobiidae)               |
| * <i>Eueides heliconioides</i> (Nymphalidae)                                        | * <i>Phanus vitreus</i> (Hesperidae)                      |
| * <i>Eunica modesta</i> (Nymphalidae)                                               | <i>Pierella luna</i> (Satyridae)                          |
| * <i>Euselasia crotopus</i> (Nemeobiidae)                                           | * <i>Polystichtis [Lemonias] cilissa</i><br>(Nemeobiidae) |
| <i>Heliconius anderida</i> (Nymphalidae)                                            | * <i>Temenis ariadne</i> (Nymphalidae)                    |
|                                                                                     | * <i>Tmolus [Thecla] celmus</i> (Lycaenidae)              |
|                                                                                     | * <i>Tmolus [Thecla] echion</i> (Lycaenidae)              |
|                                                                                     | * <i>Zaretas isidora</i> (Nymphalidae)                    |

*Eueides* und *Heliconius* sind nur mit Vorbehalt Tiere des primären Regenwaldes, leben doch ihre Raupen auf Passiflora-Arten, die wie die meisten krautigen Kletterpflanzen durch Störung der ursprünglichen Vegetation stark gefördert werden. So fliegt zumindest *Heliconius anderida* auch in den Sekundärwäldern zwischen El Vigía und dem Río Escalante im Staat Mérida.

Zu den absonderlichsten Bewohnern des düsteren Waldesinneren gehört die Satyride *Pierella luna*. Der Falter ist nicht an das Tiefland gebunden, sondern steigt den seewärtigen Andenhang bis an die 500 m hinauf (Río

\*) Um die Orientierung zu erleichtern, sind die Gattungsnamen nach SEITZ, Die Großschmetterlinge der Erde, 5. Band, Die amerikanischen Tagfalter (1907-24) in eckigen Klammern hinter den derzeit gültigen beigelegt, wenn sie von diesen abweichen.

Perdido). Nach meiner Erfahrung gehört er zu den Leitarten intakter Primärwälder. Im Dunkel des Catatumbo-Waldes fliegen ferner die schwarzweiß gebänderte *Pareuptychia* [*Euptychia*] *hesione* (Satyridae) und die winzige, Spanner-ähnliche Pieride *Leucidia brephos*, aber das sind weit verbreitete Arten, die in schattigen Sekundärwäldern meist häufiger sind als im ungestörten Primärwald.

Wenn sich im April und Mai der Baum *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae) mit goldgelben Blüten bedeckt, belagern ihn Schwärme gelber Pieriden aus der Gattung *Phoebis*. Zum Inventar des Primärwaldes gehören diese Schmetterlinge aber nicht, denn die *Cassia*-Arten (Caesalpiniaceae), auf denen ihre Raupen leben, sind lichtbedürftige Gewächse, die im Sur del Lago nur in gestörter Vegetation ein Fortkommen finden. Das zahlreiche Erscheinen dieser Falter mitten im Regenwald beruht auf ihrer großen Flugfähigkeit. Umgekehrt verhält es sich mit den schwächtigen Falterchen der Pieriden-Gattung *Eurema* [*Terias*] nebst ihren Satelliten *Pyrisitia* und *Sphaenogona*, die an ruderal beeinflussten Standorten nirgends fehlen — ausgenommen das Catatumbo-Gebiet, in das sie bis zum Zeitpunkt meiner dortigen Sammeltätigkeit (1971) noch nicht eingewandert waren.

Eine bescheidene Rolle spielen in den Primärwäldern des Sur del Lago die Ithomiiden. Diese den Halbschatten und Schatten liebenden Falter gehören nach Arten- und Individuenzahl zu den wichtigsten Schmetterlingen der amerikanischen Tropen. Ihre Raupen leben vorwiegend auf Solanaceen, einer Pflanzenfamilie, die nur ausnahmsweise in die unberührten Regenwälder tieferer Lagen einzudringen vermag.

Es ist kaum Zufall, daß aus dem Catatumbo-Gebiet kein einziger *Parides* [*Papilio*, Untergattung Aristolochienfalter, Sektion A] bekanntgeworden ist. Ebenso fehlt jedes Anzeichen für das Vorkommen von Aristolochien, auf denen die *Parides*-Raupen leben. In den Sekundärwäldern des andennahen Regenwald-Gebietes westlich des Río Chama ist dagegen *Aristolochia maxima* ein häufiger Schlingstrauch und *Parides* mit drei Arten an wohl allen geeigneten Standorten verbreitet.

Das Fehlen oder die dürftige Entwicklung von zwei der wichtigsten Familien schlecht schmeckender Schmetterlinge, nämlich der Ithomiiden und der Papilioniden, hat zur Folge, daß es unter den Faltern des Catatumbo-Gebiets nur wenige Fälle ausgeprägter Warntracht und Nachahmung gibt. Im Einzelnen traf ich dort folgende Beispiele BATESscher und MÜLLERScher Mimikry:

1. *Heliconius anderida* (Nymphalidae), ein verbreiteter, in seiner Zeichnung ungemein veränderlicher Falter, und eine seltene, unbestimmte *Ceratinia* (Ithomiidae). Beide Gattungen werden wegen ihres üblen Geschmacks von Verfolgern gemieden und gelten deshalb als Beispiele „MÜLLERScher Mimikry“, die aber den Namen Mimikry eigentlich nicht verdient, handelt es sich dabei doch weniger um Nachahmung als um eine gemeinsame Warntracht (WICKLER 1968). Gleiches gilt auch für den

2. Mimikryring, an dem sich die drei „geschützten“ Arten *Eueides heliconioides*, *Heliconius cydno* und *Heliconius sara* beteiligen. Die zuletzt genannte Art ist ein im ganzen Sur del Lago gemeiner Falter, die beiden ande-

ren fliegen im Beobachtungsgebiet nur in den Catatumbo-Wäldern und sind auch da nicht häufig. An diesen „MÜLLERSchen Mimikryring“ hängt sich ein bemerkenswertes Beispiel BATESScher Mimikry, nämlich das Weibchen der stark geschlechtsdimorphen *Catonephele numila esite*. Was Kolorit und Zeichnung angeht, kann man die Kopie gut gelungen nennen; im Flügel-schnitt bleibt sie allerdings merklich hinter dem Vorbild zurück. Die Männchen dieser Art sind nicht mimetisch verfremdet.

Außerdem fliegt im Catatumbo-Gebiet, stark verarmt und wenig eindrucksvoll, die Warengenossenschaft von *Mechanitis doryssus veritabilis* mit *Hypothyris euclea* und einer weiteren, unbestimmten *Ceratinia*. In diesem Mimikryring herrschen ganz allgemein die Ithomiiden vor; im Catatumbo-Gebiet scheint er sogar durch sie allein vertreten. Angesichts der engen Bindung dieser Familie an Solanaceen liegt der Entwicklungsschwerpunkt dieser Warngenossenschaft in der Sekundärvegetation.

Endlich kommen im Waldgebiet des Río Catatumbo noch zwei Falter vor, die der Mimikry verdächtig sind, von denen aber aus dem Gebiet keine Partnerart bekannt ist. Es sind das der geschützte *Heliconius amaryllis euryades* und ein Vertreter der wahrscheinlich nicht geschützten Gattung *Lepricornis* (Nemeobiidae).

## II. Die Regenwälder der montanen Stufe

Die Primärwälder der Anden weichen floristisch wie faunistisch deutlich von denen der Tiefebene ab. Klimatische Ursachen lassen sich dafür, wenigstens was die unteren Gebirgshänge angeht, kaum verantwortlich machen. Die unterschiedliche Zusammensetzung der Regenwälder in der planaren Stufe und im Gebirge hat historische Gründe (S. 200).

Holzarten des Tiefland, die das Gebirge samt seinen Vorbergen meiden, sind:

<i>Anacardium excelsum</i> (Anacardiaceae)	<i>Pterocarpus officinalis</i> (Papilionaceae)
<i>Astronium graveolens</i> (Anacardiaceae)	<i>Tabebuia rosea</i> <sup>3)</sup> (Bignoniaceae)
<i>Basiloxylon brasiliense</i> (Sterculiaceae)	<i>Terminalia amazonica</i> (Combretaceae)
<i>Ceiba pentandra</i> (Bombacaceae)	<i>Thevetia ahouai</i> (Apocynaceae)
<i>Couroupita guianensis</i> (Lecythidaceae)	<i>Vitex orinocensis</i> (Verbenaceae)
	<i>Vochysia ferruginea</i> (Vochysiaceae)

sowie die Gattungen *Brosimum* (Moraceae), *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Tapirira* (Anacardiaceae) und andere. Nur zum Teil sind diese Gehölze an Grundwasser-nahe Standorte gebunden.

Die ausgedehnte Zerstörung der ursprünglichen Pflanzendecke entlang dem Gebirgsfuß und an den unteren Berghängen macht die Abgrenzung der planaren und montanen Wälder schwierig. Zwar rekrutiert sich der Artenbestand der Ersatzgesellschaften zu einem großen Teil aus der Flora und Fauna der Primärwälder, aber außerhalb ihrer natürlichen Lebensgemeinschaften steigen viele von Haus aus der Ebene eigene Arten mehr oder weni-

<sup>3)</sup> Der „Apamate“ ist ein beliebter Zierbaum und wird bis an die 1600 m ü. d. M. hinauf gepflanzt. Spontane Vorkommen gibt es in den Anden allerdings nicht.

ger hoch in das Gebirge hinauf. Das zeigt sich an den folgenden Gehölzen, die zwischen 350 und 500 m ü. d. M. ihre obere Verbreitungsgrenze haben und von denen manche in den Ersatzgesellschaften sehr häufig sind:

<i>Brownea latifolia</i> (Caesalpiniaceae)	<i>Lindackeria laurina</i> (Flacourtiaceae)
<i>Cassipourea elliptica</i> (Rhizophoraceae)	<i>Maprounea guianensis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Genipa americana</i> (Rubiaceae)	<i>Stemmadenia grandiflora</i> (Apocynaceae)
<i>Gonzalagunia panamensis</i> (Rubiaceae)	<i>Stenosolen grandifolius</i> (Apocynaceae)
<i>Herrania albiflora</i> (Sterculiaceae)	<i>Sterculia apetala</i> (Sterculiaceae)
<i>Himatanthus articulatus</i> (Apocynaceae)	<i>Terminalia obovata</i> (Combretaceae)
<i>Hirtella triandra</i> (Chrysobalanaceae)	<i>Warszewiczia coccinea</i> (Rubiaceae)
<i>Licania parviflora</i> (Chrysobalanaceae)	<i>Xylopia aromatica</i> (Annonaceae)

Ist die Zahl der Arten, die vom Tiefland her in die untere Etage des Gebirges eindringt, noch beträchtlich, so nimmt sie oberhalb 500 m ü. d. M. bald ab. Bemerkenswerte Gehölze, die durchschnittlich zwischen 700 und 1200 m hoch aufsteigen, sind

<i>Bellucia axinantha</i> (Melastomataceae)	<i>Jacaranda copaia</i> (Bignoniaceae)
<i>Byrsonima spicata</i> (Malpighiaceae)	<i>Poulsenia armata</i> (Moraceae)
<i>Cupania americana</i> (Sapindaceae)	<i>Spondias mombin</i> (Anacardiaceae)
<i>Didymopanax morototoni</i> (Araliaceae)	<i>Tabebuia guayacan</i> (Bignoniaceae)
<i>Guarea guidonia</i> (Melcaceae)	<i>Trichospermum mexicanum</i> (Tiliaceae)
<i>Isertia haenkeana</i> (Rubiaceae)	<i>Trophis racemosa</i> (Moraceae)
	<i>Virola sebifera</i> (Myristicaceae)

Bis auf *Virola* — die sekretführenden Myristicaceen können insgesamt, ähnlich den Sapotaceen und den osttropischen Dipterocarpaceen als Leitarten primärer Wälder gelten — stellen sich diese Bäume mit Vorliebe in Sekundärwäldern ein. An solchen Standorten steigen sie manchmal höher hinauf als gewöhnlich.

Der Übergang von der planaren in die montane Stufe gibt sich nicht bloß in einer Verschiebung des Arten- sondern noch deutlicher in einer solchen des Familienspektrums zu erkennen.

Die meisten Moraceen-Gattungen bleiben im Tiefland zurück. Eine bedeutende Rolle spielen in der montanen Stufe nur drei Gattungen aus dieser Familie, nämlich *Cecropia*, *Chlorophora* und vor allem *Ficus*, die alle durch gestörte Vegetationsverhältnisse gefördert werden. Weiterhin ist für die montane Stufe die Verarmung des Primärwaldes an Bombacaceen, Caesalpiniaceen, Chrysobalanaceen, Lecythidaceen und Mimosaceen<sup>4)</sup> bezeichnend, also gerade den Familien, die im Tieflands-Regenwald in besonderem Maß am Aufbau der oberen Kronenstufe beteiligt sind. Außerdem verlieren Annonaceen, Apocynaceen und Palmen an Wichtigkeit.

Es kann nicht ausbleiben, daß sich das Zurückweichen der überhohen Bäume in der Physiognomie des Waldes abzeichnet und VELLON (1965) hat gezeigt, daß beim Übergang von der planaren in die untere montane Stufe Stammhöhe und Stammvolumen fast unvermittelt abnehmen. Beträgt bei einer Seehöhe von 70 m die durchschnittliche Stammlänge noch 19 m und das durchschnittliche Volumen der Stämme 236 m<sup>3</sup>, so hält sich bei allen

<sup>4)</sup> ausgenommen die Gattung *Inga*, die mit vielen Arten vom Tiefland bis in den oberen montanen Regenwald hinein reicht.

Höhenstufen zwischen 130 und 2870 m die mittlere Stammlänge um die 9 bis 13 m und das Stammvolumen liegt zwischen 70 und 169 m<sup>3</sup>.

Die Florengrenze zwischen der planaren und der montanen Stufe wird zum Einen durch die beschriebene „Dekapitation“ des Waldes, zum Andern durch das Einsetzen von Sippen markiert, die entweder das montane Regenwald-Gebiet in seinem gesamten Umfang oder doch einen beträchtlichen Teil davon kennzeichnen.

Die wichtigste Gehölzfamilie der montanen Stufe sind die *Lauraceen*. Sie fehlen zwar den Regenwäldern des Tieflands nicht ganz, nehmen in ihnen aber nach Arten- und Individuenzahl einen bescheidenen Rang ein. Das ändert sich schon beim Anstieg auf die ersten Vorberge der Anden und bereits in einer Seehöhe von 150 m lassen die zahlreichen Lauraceen den Betrachter nicht im Zweifel darüber, daß er sich in einem montanen Regenwald befindet. Ihre Führungsrolle behalten die Lauraceen über die ganze, gewaltige Vertikalausdehnung des montanen Regenwaldes bis an die Hochwaldgrenze bei. Man darf deshalb die montane Stufe mit Fug und Recht die Domäne der Lorbeer-Gewächse nennen.

Wie die meisten Holzarten mit leicht entflammbareren Sekreten gehört auch diese Familie im wesentlichen den Primärwäldern an. Nach ihrer Artenzahl kommt sie unter den Gehölzfamilien des Beobachtungsgebiets zwar erst an 5. Stelle nach Rubiaceen, Asteraceen, Melastomataceen und Euphorbiaceen, aber nach der Zahl der hochwüchsigen Baumarten übertrifft sie diese bei weitem.

Als Leitgehölze der montanen Stufe kommen, nach der Artenzahl geordnet, weiterhin in Betracht:

Die *Rubiaceen*. Sie nehmen in den montanen Regenwäldern und ihren Ersatzgesellschaften der Artenzahl nach deutlich zu. Einige Gattungen, wie *Cinchona*, *Condaminea*, *Elaeagia*, *Hoffmannia*, *Ladenbergia*, *Palicourea*, *Rustia*, *Sickingia* und *Tammsia* sind ganz oder fast ganz auf die montane Stufe beschränkt. Gegen die Hochwald-Grenze hin verliert die Familie an Bedeutung, groß ist dagegen die Zahl der sowohl in der planaren wie der unteren montanen Stufe vorkommenden Arten.

Die *Melastomataceen* zeigen eine noch deutlichere Zuordnung zum montanen Regenwald-Gebiet als die Rubiaceen, weil sie im Tiefland nicht so stark vertreten sind wie diese und die Trocken- und Halbtrockengebiete meiden, dafür aber die ganze vertikale Ausdehnung der montanen Stufe bis hinauf zur Hochwald-Grenze ausschöpfen. Die Hälfte der im Gebiet vorkommenden Gattungen gehört ausschließlich der montanen Stufe an. Die Familie ist in der primären wie sekundären Vegetation artenreich vertreten; in Ersatzgesellschaften dominiert sie vielfach.

Die Gattung *Piper* (Piperaceae) ist im Gebiet mit vielen Arten verbreitet. Sie meidet das Tiefland so gut wie das Hochgebirge und tritt am arten- und individuenreichsten in Sekundärformationen zwischen 300 und 2650 m ü. d. M. auf.

Die Acanthaceen-Gattung *Aphelandra* bewohnt mit wenigen und, wie es scheint, meist lokalen Arten sprunghaft das montane Regenwald-Gebiet zwischen 450 und 2300 (selten bis 2700) m. Ganz ähnlich verhält sich

die Gattung *Siparuna* (Monimiaceae oder eigene Familie), von der im Gebiet zwar nur wenige Arten vorkommen, die aber in den primären Regenwäldern und noch mehr in feuchtschattigen Sekundärwäldern von 100 bis etwa 2400 m ziemlich häufig sind.

Endlich verdienen noch zwei Holzarten von besonders weiter Vertikalverbreitung Erwähnung. Es sind dies die Hippocastanacee *Billia columbiana* mit einer Höhenamplitude von 0 — 3000 m (VEILLON 1965) und dem Schwerpunkt in der montanen Stufe, sowie die in Sekundärbeständen zwischen 300 und 2700 m gemeine Ulmacee *Trema micrantha*.

Die floristischen Unterschiede zwischen den planaren und montanen Regenwäldern ziehen zwangsläufig Abweichungen in den Tagfalter-Faunen nach sich, umso mehr, als zwei der wichtigsten Gehölzfamilien, die Lauraceen und Moraceen, zu den bevorzugten Futterpflanzen der artenreichsten Tagfalterfamilie, nämlich der Nymphaliden, gehören.

Für das Tiefland im Sur del Lago bezeichnende Falter, die nicht in das Gebirge eindringen, sind, abgesehen von auf das Catatumbo-Gebiet beschränkten Arten, die folgenden:

*Adelpha iphicla exanima*  
(Nymphalidae)  
*Eurytides [Papilio] telesilans*  
(Papilionidae)

*Heliconius anderida* (Nymphalidae)  
*Marpesia [Megalura] berania*  
(Nymphalidae)  
*Temenis ariadne* (Nymphalidae)

In dem unteren Teil der submontanen Stufe, ungefähr bis an die 500 m ü. d. M. hinauf, reichen die Falter:

*Adelpha cytherea*<sup>5)</sup> (Nymphalidae)  
*Aphrissa [Catopsilia] statira*  
(Pieridae)  
*Ceratinia [Calloleria] nise*  
(Ithomiidae)  
*Eueides isobella pellucida*  
(Nymphalidae)

*Hypothyris [Ceratinia] euclea*  
(Ithomiidae)  
*Mesene semiradiata* (Nemeobiidae)  
*Pierella luna* (Satyridae), vgl. S. 172  
*[Thecla] gibberosa* (Lycaenidae)

Zahlreiche Tagfalter aus dem Tiefland, darunter einige stark mimetisch abgewandelte, erreichen bei einer Seehöhe von 800 m oder wenig darüber ihre obere Verbreitungsgrenze:

*Arawacus [Thecla] togarna*  
(Lycaenidae)  
*Archon critias* (Pieridae)  
*Callicista [Thecla] cfr. yojoa*  
(Lycaenidae)  
*Heliconius sara* (Nymphalidae)  
*Leucidia brephos* (Pieridae)  
*Leucochimona [Diophthalma] lagora*  
(Nemeobiidae)

*Morpho peleides*<sup>6)</sup> (Morphidae)  
*Nymphidium menalcas cachras*  
(Nemeobiidae)  
*Parides [Papilio] anchises serapis*  
(Papilionidae)  
*Parides [Papilio] arcas* (Papilionidae)  
*Parides [Papilio] erithalion zeuxis*  
(Papilionidae)  
*Phyciodes clio* (Nymphalidae)

Diese Arten erinnern in ihrer Vertikalverbreitung wie in ihrer Vorliebe für den Sekundärwald an die auf S. 175 zusammengestellten Gehölze, von denen freilich die wenigsten als Futterpflanzen von Tagschmetterlingen in Betracht kommen.

Eine Faltersippe, die, ähnlich den Lauraceen unter den Gehölzen, das montane Regenwald-Gebiet in seiner ganzen Vertikalausdehnung kenn-

<sup>5)</sup> selten bis 620 m. ü. d. M.

<sup>6)</sup> ein tüchtiger Flieger, den ich noch 1700 m ü. d. M. beobachtet habe, der aber im Gebiet oberhalb 800 m. kaum bodenständig ist.

zeichnet, gibt es nicht. Es finden sich aber zumindest drei Gattungen, von denen jede über einen Großteil der montanen Stufe verbreitet ist. An erster Stelle ist hier die Pieriden-Gattung *Dismorphia* bzw. die Unterfamilie Dismorphiinae zu nennen. Die Gattung ist im Gebiet mit 7, die Unterfamilie mit 10 Arten verbreitet. Ihre tiefsten Vorkommen liegen bei etwa 300 m ü. d. M. (*Dismorphia thermesina*), nach oben reicht die Gattung ungefähr bis 2400 m (*Dismorphia nemesis*). Darüber werden die Tagfalter wegen des dauernd naßkalten Wetters insgesamt selten. Auch fehlen oberhalb 2400 m ü. d. M. die waldbewohnenden Leguminosen fast ganz und damit die Futterpflanzen der Dismorphien; die zahlreichen Lupinen der Páramostufe kommen hierfür nicht in Betracht, weil *Dismorphia* kaum jemals den Waldesshatten verläßt und *Lupinus* nicht in ihn eindringt.

Den von *Dismorphia* und ihren nächsten Verwandten ausgesparten obersten montanen Regenwald bis hinauf zur Hochwald-Grenze bezieht *Catasticta* in ihre Höhenamplitude ein. Die Gattung gehört gleichfalls zu den Pieriden, jedoch zu einer anderen Unterfamilie. Ihre tiefsten Vorkommen liegen bei 800 m ü. d. M. (*Catasticta flisa hermione*), aber erst oberhalb 1500 m werden die Arten zahlreicher. Nach freundlicher Auskunft von Herrn Dr. REISSINGER zählt meine Aufsammlung aus den Anden von Mérida 7 Arten, unter denen die am höchsten aufsteigende, am Páramo La Negra in einer Seehöhle von 3000 m beobachtete vielleicht nicht enthalten ist. Das Wohngebiet der Nymphaliden-Gattung *Hypanartia* umfaßt ebenfalls einen beträchtlichen Ausschnitt des montanen Regenwald-Gebiets; allerdings meidet *Hypanartia* die untere Etage der submontanen Stufe und die höchsten Lagen des oberen Bergwald-Gürtels.

Die prominentesten Bürger des montanen Regenwalds sind die Arten der Gattung *Prepona* (Nymphalidae). Von den drei aus dem Gebiet vorliegenden Arten gehört jede einer anderen Höhenstufe an. Das höchste Vorkommen liegt bei 2250 m. Im Gegensatz zu den meist häufigen Catasticten und Dismorphien erscheinen die Preponen nur ganz vereinzelt.

Unberücksichtigt müssen in diesem Zusammenhang die zahlreichen, nur für einen schmalen Ausschnitt der montanen Stufe kennzeichnenden Sippen bleiben.

Die vertikale Gliederung des montanen Regenwald-Gebiets verursacht einige Schwierigkeiten. Zweifellos haben die Gehölze der tropischen Gebirge nicht anders als die der mitteleuropäischen Alpen spezifische Temperaturoptima und ihre Verbreitungsschwerpunkte liegen deshalb in verschiedenen Höhenstufen. Während jedoch in Mitteleuropa das Artenspektrum so stark verarmt ist, daß einige wenige oder gar nur eine einzige Holzart zur Vorherrschaft gelangen, bringt der montane Regenwald der Tropen bis hinauf zur Hochwald-Grenze eine kaum überschaubare Formenfülle hervor. Berücksichtigt man allein den Primärwald und zählt nur die aufrecht wachsenden Gehölze, dann rekrutiert sich der montane Regenwald im Gebiet aus 86 Familien mit etwa 230 Gattungen.

Die aus Mitteleuropa geläufige Vorherrschaft von sehr wenigen oder nur einer Holzart in einer Höhenstufe bestimmt nicht bloß die Physiognomie der Standorte, sondern darüber hinaus ihr Kleinklima und die edaphischen Verhältnisse. Die Zonierung der dominierenden Baumarten zieht zwangsläufig

eine solche der gesamten Wald-begleitenden Tier- und Pflanzenwelt nach sich, viel stärker, als es das Temperaturgefälle für sich allein vermöchte.

Ganz im Gegensatz dazu beeinflußt im Beobachtungsgebiet die Zusammensetzung der Baumschicht infolge ihres Artenreichtums und der geringen Frequenz, mit der die einzelnen Gehölze erscheinen, die übrige Flora und Fauna der primären Gebirgswälder wenig oder nicht.

Eine Gliederung des montanen Regenwaldes ergibt sich in erster Linie aus der in verschiedenen Höhenstufen ungleichen Nebelhäufigkeit, die ihrerseits die Einstrahlung und damit die Zusammensetzung der Vegetation beeinflußt. Die Zone erhöhter Nebelbildung liegt nach VEILLON (1965) zwischen 1400 und 3000 m ü. d. M. und tatsächlich erscheint die Höhenstufe zwischen 1400 und 1500 m für verschiedene Gehölze wie Tagfalter als kritische Grenze, die unter natürlichen Bedingungen nicht überschritten wird. Im Einzelnen lassen sich innerhalb des montanen Regenwaldes drei Höhenstufen unterscheiden:

- 1.) Die submontane Stufe zwischen (100 —) 150 und etwa 1400 m,
- 2.) die mittlere montane Stufe zwischen (1100 —) 1400 und 1800 m; und
- 3.) die obere montane Stufe zwischen 1800 (— 2000) und der Hochwald-Grenze (3000—3200 m).

## II a. Der submontane Regenwald

In der submontanen Stufe erreichen viele im Tiefland bedeutende Gehölfamilien ihre obere Verbreitungsgrenze. Die wichtigsten davon werden im Folgenden aufgeführt, zusammen mit den wesentlich am Aufbau des submontanen Regenwaldes beteiligten Gattungen:

Annonaceae mit den Gattungen *Duguetia* und *Guatteria*,  
 Bignoniaceae mit *Jacaranda* und *Tabebuia*,  
 Burseraceae mit *Protium* und *Tetragastris*,  
 Chrysobalanaceae mit *Hirtella* und *Licania*,  
 Myristicaceae mit *Dialyanthera* und *Virola*,  
 Sterculiaceae mit *Herrania* und *Sterculia*.

Zum Teil sind diese Familien in der submontanen Stufe durch eigene Arten vertreten, die das Tiefland meiden. Diese Neigung ist namentlich bei den Annonaceen und Bombacaceen ausgeprägt, aber nicht auf diese beschränkt. Ein auffälliger, dieser Höhenstufe eigentümlicher Baum ist *Sterculia caribaea*. Arten des primären submontanen Regenwaldes aus anderen Familien sind:

<i>Acacia glomerosa</i> (Mimosaceae)	<i>Ochoterenea colombiana</i> (Anacardiaceae)
<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Lauraceae)	<i>Ocotea cymbarum</i> (Lauraceae)
<i>Brownea ariza</i> (Caesalpiniaceae)	<i>Phoebe filamentosa</i> (Lauraceae)
<i>Caryodendron orinocensis</i> (Euphorbiaceae)	<i>Quararibea turbinata</i> (Bombacaceae)
<i>Ladenbergia pittieri</i> (Rubiaceae)	<i>Sickingia littlei</i> (Rubiaceae)
<i>Nectandra globosa</i> (Lauraceae)	<i>Vochysia lehmannii</i> (Vochysiaceae)

Der tatsächliche Reichtum des submontanen Regenwaldes ist damit längst nicht ausgeschöpft, nur behindert die schlechte Zugänglichkeit der letzten Waldreste in dieser Höhenlage eine großangelegte Bestandesaufnahme. Viele hierher gehörige Holzarten sind nur aus einer einzigen Aufsammlung bekannt. Sicher übertreffen die der submontanen Stufe eigenen

Holzarten zahlenmäßig die Einstrahlungen aus der Tieflands-Flora und erst recht die aus dem Nebelwald heruntersteigenden Arten. Diese sind, soweit sie in der submontanen Stufe vorkommen, fast immer an gestörte Standorte gebunden. Sippen aus dem oberen montanen Regenwald, die an solchen Stellen bis ungefähr 800 m ü. d. M. nach unten reichen, sind *Brunellia integrifolia* (Brunelliaceae), *Cinchona pubescens* (Rubiaceae), die Gattung *Saurauia* (Saurauiaceae) und *Weinmannia glabra* (Cunoniaceae). Von den zahlreichen Gehölzen, die auf Sekundärstandorte des submontanen Regenwald-Gebiets beschränkt sind oder dort ihren Verbreitungsschwerpunkt haben, sollen nur einige wichtige erwähnt werden:

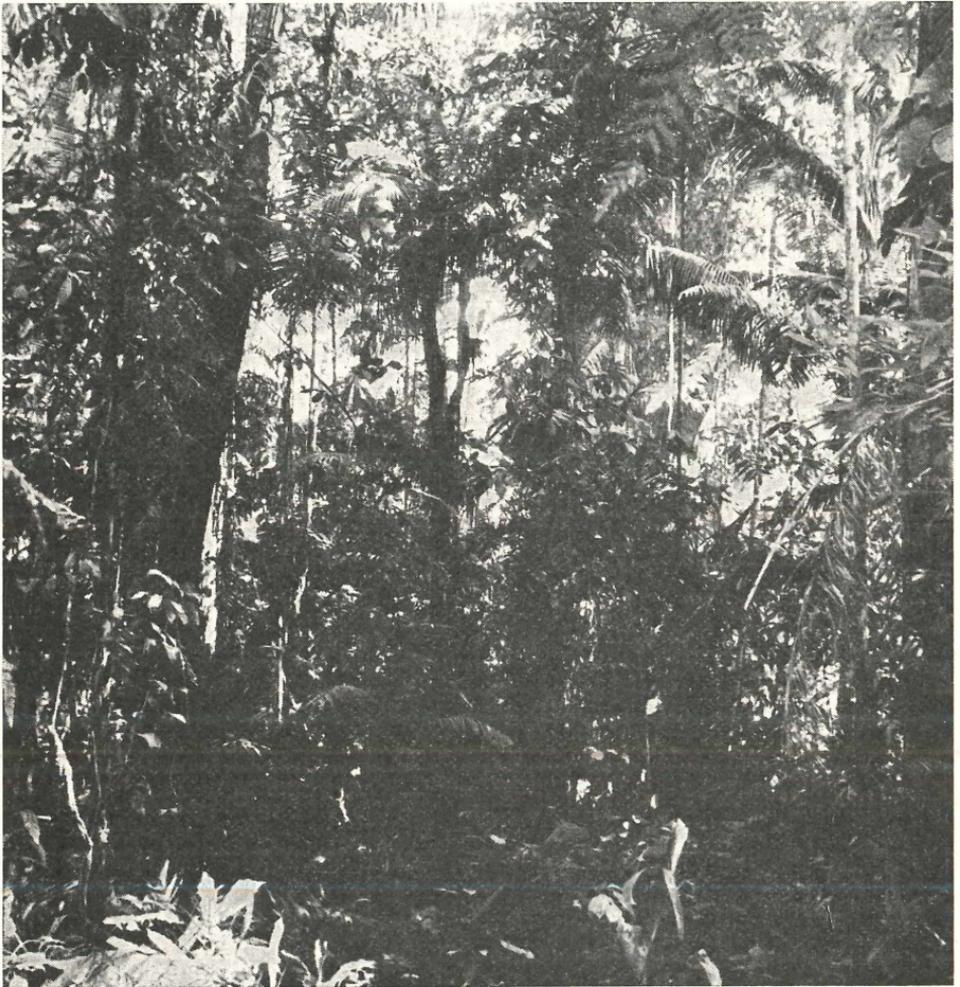


Abb. 3 Blick in das Innere eines Regenwalds oberhalb La Azulita, etwa 1500 m ü. d. M. Aufn. J. P. VEILLON.

*Annona montana* (Annonaceae)  
*Aphelandra impressa* (Acanthaceae)  
*Celtis triflora* (Ulmaceae)  
*Loreya collatata* (Melastomataceae)  
*Miconia minutiflora* und *Miconia*  
*phaeophylla* (Melastomataceae)

*Pehria compacta* (Lythraceae)  
*Pollalesta acuminata* und *Pollalesta*  
*niceforoi* (Asteraceae)  
*Ruellia macrophylla* und *Ruellia*  
*thyracanthoides* (Acanthaceae)

Die Physiognomie des submontanen Regenwaldes weicht von jener der planaren Regenwälder wesentlich durch das Fehlen der höchsten Baumriesen und die dadurch günstigeren Lichtverhältnisse im Waldesinneren ab. Das führt zu einer stärkeren Verjüngung und zu einer Zunahme der Bestandsdichte und zwar nimmt die Zahl der Bäume pro Flächeneinheit zwischen 500 und 700 m ü. d. M. im Vergleich mit den Tieflands-Wäldern um die Hälfte und zwischen 700 und 2300 m fast um das Doppelte zu (VEILLON 1965).

Das submontane Regenwald-Gebiet beherbergt einen großen Reichtum an Klettergehölzen (*Bauhinia*-Arten, *Dichapetalum rugosum*, *Marsdenia macrocarpa*, vor allem vielerlei Sapindaceen), während die Epiphyten nicht die Bedeutung haben, wie in der Stufe gesteigerter Nebelhäufigkeit. Sie kommen zwar in stattlicher Artenzahl vor, aber nur entlang von Wasserläufen und ähnlichen Standorten mit erhöhter Luftfeuchtigkeit erzeugen sie eine nennenswerte Vegetationsmasse. Unter ihnen sind neben Bromeliaceen, Orchideen, Peperomien auch Kakteen (*Epiphyllum*-Arten, *Rhipsalis baccifera*, *Selenicereus inermis*) vertreten.

Sieht man von den schwerpunktmäßig oder grundsätzlich an die sekundären Biotope gebundenen Arten ab, dann stimmt das Familienspektrum der Tagfalter-Fauna des submontanen Regenwaldes im großen Ganzen mit dem der planaren Wälder überein. Unter der genannten Voraussetzung entfallen wenigstens zwei Drittel der Arten auf die drei Familien Lycaeniden, Nemeobiiden und Nymphaliden, was mit den Beobachtungen im Catatumbo-Gebiet übereinstimmt. Von diesen drei Familien sind die Nemeobiiden zu drei Vierteln, die beiden anderen knapp zur Hälfte ihrer zwischen 200 und 1400 m ü. d. M. fliegenden Arten wenigstens im Beobachtungsgebiet an diese Höhenstufe gebunden.

Zieht man die gesamte Artenzahl der submontanen Tagfalter-Fauna in Betracht, so entfällt ein Drittel auf die Nymphaliden und je ein Sechstel bis ein Achtel auf Lycaeniden, Nemeobiiden, Ithomiiden und Pieriden. Ein deutlicher Unterschied gegenüber den Verhältnissen im Tiefland liegt in der ungefähr gleich starken Entfaltung der vier zuletzt genannten Familien, von denen die Ithomiiden ihre größere Häufigkeit den in dieser Stufe besonders zahlreichen Solanaceen, die Pieriden ihrem mehr orophilen Charakter verdanken. Von den zahlreichen Tagfaltern des submontanen Regenwald-Gebiets soll hier nur eine Auswahl besonders wichtiger oder auffälliger Arten gegeben werden:

*Aeria eurimedia agna* (Ithomiidae)  
*Anaea perenna* (Nymphalidae)  
*Anaea venezuelana* (Nymphalidae)  
*Biblis [Didonis] hyperia* (Nymphalidae)  
*Callicore gabaza* (Nymphalidae)  
*Caria domitianus galbula*  
 (Nemeobiidae)  
*Catonephele nyctimus* (Nymphalidae)  
*Charmon [Charis] anius* (Nemeobiidae)

*Charonias eurytele caraca*  
 (Pieridae)  
*Chloreuptychia [Euptychia] arnaea*  
 (Satyridae)  
*Chlorippe cherubina* (Nymphalidae)  
*Chlorippe pavon* (Nymphalidae)  
*Dismorphia amphione astynomides*  
 (Pieridae)  
*Dismorphia xanthone* (Pieridae)

<i>Dynamine agacles core</i> (Nymphalidae)	<i>Periophthalma tullius</i> (Nemeobiidae)
<i>Dynamine arene</i> (Nymphalidae)	<i>Perrhybris pyrrrha malenka</i>
<i>Dynamine artemisia</i> (Nymphalidae)	(Pieridae)
<i>Dynamine pieridoides</i> (Nymphalidae)	<i>Philaethria [Metamorpha] dido</i>
<i>Dynamine racidula</i> (Nymphalidae)	(Nymphalidae)
<i>Dynamine theseus</i> (Nymphalidae)	<i>Pieriballia [Pieris] mandela</i>
<i>Ectima liria</i> (Nymphalidae)	(Pieridae)
<i>Emesis cypria</i> (Nemeobiidae)	<i>Prepona omphale</i> (Nymphalidae)
<i>Enantia [Dismorphia] mercenaria</i>	<i>Pseudopieris aequatorialis</i> (Pieridae)
(Pieridae)	<i>Pyrrhogyra edocla</i> (Nymphalidae)
<i>Epiphile negrina</i> (Nymphalidae)	<i>Riodina lysippus</i> (Nemeobiidae)
<i>Eurytides [Papilio] phaon</i>	<i>Smyrna blomfieldia</i> (Nymphalidae)
(Papilionidae)	<i>Theclopsis eryx</i> (Lycaenidae)
<i>Eutresis hypereia</i> (Ithomiidae)	<i>Theope</i> cfr. <i>leucanthe</i> (Nemeobiidae)
<i>Haematura pyramus thysbe</i>	<i>Theope</i> cfr. <i>thebais</i> (Nemeobiidae)
(Nymphalidae)	<i>Thisbe irenea</i> (Nemeobiidae)
<i>Hypna rufescens</i> (Nymphalidae)	<i>Thyridia confusa psamanthe</i>
<i>Itaballia niseias buderakyi</i> (Pieridae)	(Ithomiidae)
<i>Ithomeis eulema</i> (Nemeobiidae)	<i>Tmolus [Thecla] cfr. basalides</i>
<i>Lyropteryx apollonias cleades</i>	(Lycenidae)
(Nemeobiidae)	<i>Tmolus [Thecla] cupentus</i>
<i>Mesosemia sifia</i> (Nemeobiidae)	(Lycaenidae)
<i>Nica [Pseudonica] flavilla canthara</i>	
(Nymphalidae)	

Der submontane Regenwald übertrifft, wenigstens was seinen Falterreichtum angeht, das Tiefland und erst recht den kühleren Nebelwald. Bei dem engen Zusammenleben von so vielen Schmetterlingen darf man erwarten, daß sich gerade in der submontanen Stufe die warnfarbigen und mimetischen Arten häufen. Die Mehrzahl dieser Falter sind an den Wald, an Lichtungen oder Waldränder gebunden. Offenes Gelände, das es unter natürlichen Bedingungen in der submontanen Stufe nicht gibt, meiden sie bis auf die „Warngenossenschaft“ der *Eueides aliphera* (S. 198) und die *Actinote*-Arten, die aber in den Waldgebieten nicht bodenständig sind. Obwohl ich die meisten übrigen warnfarbigen Falter das eine oder andere Mal im Primärwald angetroffen habe, treten sie in den gestörten und sekundären Waldgesellschaften durchwegs zahlreicher auf. Es ist das die Folge der andersartigen floristischen Zusammensetzung der Ersatzgesellschaften, in denen die Futterpflanzen der ungenießbaren Schmetterlinge dominieren oder doch gegenüber den Primärwäldern zahlreicher vorkommen. Bei den „geschützten“ Tagfaltern und ihren Futterpflanzen handelt es sich um die folgenden:

Falter	Futterpflanze
<i>Actinote</i> (Nymphalidae)	Asteraceen
<i>Agraulis [Dione], Dione,</i> <i>Dryadula [Colaenis], Dryas</i> <i>[Colaenis], Eueides, Heliconius</i> (Nymphalidae)	<i>Passiflora</i>
<i>Battus [Papilio], Parides</i> <i>[Papilio]</i> (Papilionidae)	<i>Aristolochia</i>
Ithomiidae	Solanaceen <sup>7)</sup>

<sup>7)</sup> Der Literatur zufolge (HÄNSCH in SEITZ 1909, EHRLICH & RAVEN 1964) leben die Raupen der neuweltlichen Ithomiiden an Solanaceen. Eine Ausnahme macht vielleicht *Thyridia confusa*, deren Raupe zwar nicht bekannt ist, die aber als Falter gewöhnlich in der Krone von *Coccoloba*-Bäumen (Lauraceae) lebt und diese nur ungern verläßt.

Die schlecht schmeckenden Falter verteilen sich auf mehrere „Genossenschaften“, die durch gemeinsame Färbung, Zeichnung, durch Flügelschnitt, zum Teil auch Größe, Verbreitung und Verhaltensweisen ausgezeichnet sind. An der nach Arten- und Individuenzahl wichtigsten „Genossenschaft“ sind vorwiegend die Ithomiiden *Mechanitis doryssus veritabilis* und *Melinaea lilis*, die Nymphalide *Heliconius ethilla* und einige weitere Arten beteiligt, die einander zum Verwechseln ähnlich sehen und durch ihre Körpersäfte vor Verfolgern geschützt sind. An den „harten Kern“ des Mimikryringes hängen sich einige BATESsche Nachahmer, sowie verschiedene, teils „geschützte“, teils „nichtgeschützte“ Arten abnehmender Ähnlichkeit an. Diese „Warn- und Täuschgenossenschaft“ ist zwar weder auf die submontane Stufe noch auf das Regenwald-Klima beschränkt, aber nirgends so reich entwickelt wie hier.

Die Leitart der Genossenschaft, *Mechanitis doryssus veritabilis*, ist nach Kolorit und Zeichnung wenig veränderlich, in den Größenverhältnissen aber ungemein variabel. Ihre Spannweite schwankt zwischen 54 und 82 mm. Dabei besitzen die größeren Tiere verhältnismäßig breite und abgerundete Flügel, während die kleineren einen schmalen und libellenhaften Zuschnitt annehmen. Die Art ist betont thermophil und im Regenwald-Gebiet nur bis an die 600 m ü. d. M. hinauf häufig; die Höhe von 1000 m überschreitet sie wenig und das nur im Trockengebiet.

In der oberen Hälfte der submontanen Stufe vertritt *Heliconius ethilla* die vorige Art. Seine Fundorte liegen im Gebiet in Seehöhen zwischen 500 und 1470 m. Bis etwa 1100 m fliegen beide Arten zusammen, doch ist der *Heliconius* im Trockengebiet selten. Der Falter sieht einem stattlichen Exemplar der *Mechanitis* sehr ähnlich, nur ist sein Flug gewandter, lebhafter, im Ganzen mehr Nymphaliden-artig.

Es ergibt sich hier eine neue Teilantwort auf die alte Frage nach der biologischen Bedeutung der MÜLLERSchen Mimikry. Sie gestattet es, den Warn-effekt horizontal wie vertikal über den Lebensraum einer einzelnen Art hinauszutragen. Damit entfällt für weiter umherstreichende Verfolger die Notwendigkeit, an neuen Standorten von neuem ungenießbare Falter kennenzulernen.

Zum „harten Kern“ dieser „Warngenossenschaft“ gehören ferner die im Gebiet nicht häufigen Arten *Hypothyris [Ceratinia] lycaste fraterna* (Ithomiidae), *Lycorea ceres* (Danaidae), *Melinaea lilis* (Ithomiidae), *Pericopis kenara* (Arctiidae) und *Tithorea [Hirsutis] harmonia* (Ithomiidae). *Lycorea ceres*, *Melinaea lilis* und *Tithorea harmonia* lassen sich im Gelände von *Heliconius ethilla* oder großen Faltern von *Mechanitis doryssus* kaum unterscheiden und *Hypothyris lycaste fraterna* sieht den kleineren Exemplaren von *Mechanitis* zum Verwechseln ähnlich.

Die *Melinaea* und *Tithorea* liegen mir nur aus Sekundärwäldern des unteren submontanen Regenwald-Gebiets vor, die *Hypothyris* und *Lycorea* erscheinen dagegen ähnlich euryökisch wie *Mechanitis doryssus veritabilis*.

Das wohl am wirkungsvollsten geschützte Mitglied dieser Warngenossenschaft ist *Pericopis kenara*, ein tagfliegender Bärenspinner. Er steht in seiner leuchtenden Färbung und markanten Zeichnung den *Lycorea*, *Melani-*

*tis* und *Tithorea* nicht nach und stimmt auch in Flug und Flügelschnitt mit ihnen überein. Bei Belästigung spritzt der Falter durch eine Nackendrüse eine leuchtend gelbe, schaumige Masse aus, die eine Wurst von mehreren Zentimetern Länge bildet.

Diesen schlecht schmeckenden Arten reihen sich einige ungeschützte an, die im Beobachtungsgebiet vorwiegend zu den Pieriden gehören. Das vollkommenste Beispiel unter diesen BATESschen Mimetikern stellt das Weibchen von *Perrhybris pyrria malenka*, einer stark geschlechtsdimorphen Art, deren Männchen nur auf der Unterseite der Hinterflügel die Andeutung einer Warntracht trägt, die ihm bestenfalls beim Sitzen einen bescheidenen Vorteil bringt. Auch die seltene *Dismorphia amphione astynomides* kommt ihren Vorbildern nahe, besonders den kleinen und schmalflügeligen Tieren von *Mechanitis*.

Der Mimikryring um *Mechanitis doryssus* ist nicht scharf begrenzt. Bei seiner engen Bindung an den historisch jungen und in stetem Wandel begriffenen Sekundärwald ist das nicht anders zu erwarten. Es lehnen sich an diese Warn- und Täuschgenossenschaften einige Falter an, die nur entfernt ähnliche Kopien der Warntracht tragen. Diese Tiere zeigen, daß der Mimikryring kein in sich geschlossenes, ein für allemal fertiges Ergebnis der Evolution ist, sondern jederzeit eine Bereicherung erfahren kann. Beispiele unvollkommener Nachahmung gibt es unter den BATESschen wie MÜLLERSchen Mimetikern. Zu den einen gehören im Gebiet die Ithomiiden *Ceratinia nise*, *Ithomia iphinassa* und *Sais rosalia virchowii*, zu den anderen die Pieriden *Charonias eurytele caraca* und die seltene *Dismorphia xanthone* sowie die Nemeobiide *Ithomeis eulema*.

Der zweitwichtigste Mimikryring umfaßt im Gebiet nur wenige Arten, nämlich die drei „geschützten“ Aristolochienfalter *Parides anchises serapis*, *P. arcas* und *P. erithalion zeuxis* (Papilionidae) sowie den nicht „geschützten“, schwarzen Weißling *Archon critias*. Alle vier gehören den tieferen Lagen an und steigen nicht über eine Seehöhe von 800 m hinauf. Das düstere Kolorit dieser Tiere deutet auf ihre Vorliebe für schattige Flugplätze hin. Gegenüber dem Mimikryring um *Mechanitis doryssus* bestehen ein paar auffallende Unterschiede:

1. Der Geschlechtsdimorphismus ist bei den ungenießbaren Mitgliedern stärker ausgeprägt als bei den Nachahmern, wenn auch in keinem Fall so stark, daß der Warneffekt dadurch verloren ginge.

2. Die Variationsbreite der beteiligten Arten ist deutlich größer als die Habitus-Unterschiede zwischen den Arten; das gilt besonders für die Gattung *Parides*.

3. Der Genossenschaft fehlen die mangelhaft angeglichenen, scheinbar unfertigen, peripheren Formen, was als das Zeichen einer größeren Stabilität und eines höheren stammesgeschichtlichen Alters des Mimikryrings gedeutet wird.

BATESsche Mimikry scheint das Artenpaar *Battus polydamas* und *Eurytides phaon* zu verkörpern, die zu den Papilioniden gehören. Allerdings traf ich nie beide am gleichen Fundort an.

Die Gattung *Heliconius*, die in den Regenwäldern im Sur del Lago führend an der Zusammensetzung der Mimikryringe beteiligt ist, verliert in der submontanen Stufe ihre Bedeutung als Vorbild, obwohl hier wenigstens zwei Arten vorkommen, die sich anderwärts sehr wohl an Mimikrygenossen beteiligen. Die eine von diesen Arten ist *Heliconius sara*, der im Catatumbo-Gebiet gleichzeitig in einen BATESschen und MÜLLERSchen Mimikryring verwickelt ist. Aus dem andinen Teil des Beobachtungsgebiets ist mir indessen kein halbwegs ähnlicher Nachahmer bekannt. Der Falter steigt im Gebirge vereinzelt bis an die 800 m ü. d. M. hinauf.

Die andere Art ist *Heliconius amaryllis euryades*, der im Regenwald-Gebiet ungefähr bis 900 m, im Trockenklima des mittleren Chamatals fast bis 1300 m aufsteigt und zu dem es in Gestalt des Weibchens von *Pereute charops meridana* (Pieridae) tatsächlich einen BATESschen Nachahmer zu geben scheint. Um Mimikry handelt es sich hier allerdings nur in einem stark eingeschränkten Maß, weil „Vorbild“ und „Nachahmer“ nur selten zusammen vorkommen: *Heliconius amaryllis* reicht nicht über 1300 m hinauf, und *Pereute charops* steigt nur ungern tiefer hinunter. Ein einziges Mal (zwischen La Victoria und Mesa Bolívar, 800 m ü. d. M.) begegnete ich beiden, an sich häufigen Arten an einem gemeinsamen Fundort.

## II b. Der mittlere montane Regenwald

In einer Seehöhe zwischen 1100 und 1400 m geht der submontane Regenwald allmählich in den mittleren montanen Regenwald über. Das äußert sich im Zurückbleiben der meisten für die submontane Stufe bezeichnenden Gehölzfamilien. Annonaceen, Bignoncaceen, Bombacaceen, Burseraceen, Chrysobalanaceen, Erythroxylaceen, Myristicaceen, Sterculiaceen, die aufrecht wachsenden Apocynaceen und die Moraceen bis auf *Cecropia* und *Ficus* fehlen im mittleren montanen Regenwald ganz oder fast ganz. An wichtigen Familien der submontanen Stufe überschreiten Lauraceen, Euphorbiaceen, Meliaceen, Myrtaceen und Sapotaceen, sowie Melastomatoceen und Rubiaceen regelmäßig diese Grenze. Zu ihnen gesellen sich in der mittleren montanen Stufe Vertreter der Familien Araliaceen (zumeist *Oreopanax*-Arten), Cunoniaceen (*Weinmannia*), Hypericaceen (*Clusia*, *Rheedia*), Mysinaceae, Rutaceae (*Esenbeckia pilocarpoides* und *Fagara*-Arten) sowie Vochysiaceen (*Qualea calophylla* und *Vochysia duquei*).

Im Ganzen sind die Holzarten der mittleren montanen Primärwälder wenig bekannt, vor allem läßt die Kenntnis der artenreich vertretenen Lauraceen, Myrtaceen und Sapotaceen sehr zu wünschen übrig. Eine Aufzählung auch nur der wichtigsten Waldbäume ist deshalb noch nicht möglich. An ihrer Stelle folgt hier eine Auswahl von sicher bekannten und leicht erkennbaren Bäumen der mittleren Bergwald-Stufe. Die mit einem Stern (\*) gekennzeichneten Arten scheinen an diese Stufe gebunden:

<i>Aphelandra macrophylla</i> (Acanthaceae)	* <i>Miconia longicaudata</i> (Melastomataceae)
* <i>Cecropia palmatisecta</i> (Moraceae)	* <i>Miconia mirabilis</i> (Melastomataceae)
* <i>Condaminea corymbosa</i> (Rubiaceae)	<i>Ocotea amplissima</i> (Lauraceae)
<i>Hedyosmum glabratum</i> (Chloranthaceae)	<i>Oreopanax reticulatus</i> (Araliaceae)
<i>Hieronyma moritziana</i> (Euphorbiaceae)	* <i>Parathesis venezuelana</i> (Myrsinaceae)
<i>Mabea spec.</i> (Euphorbiaceae)	<i>Sapium stylare</i> (Euphorbiaceae)
	* <i>Tammsia anomala</i> (Rubiaceae)
	* <i>Vochysia duquei</i> (Vochysiaceae)
	<i>Weinmannia glabra</i> (Cunoniaceae)

Zu den Eigenarten des mittleren Bergregenwalds gehört die Verarmung an Palmen und die Zunahme der Farne; vor allem treten Baumfarne, die in den tieferen Lagen fast ganz fehlen, etwas stärker hervor, auch wenn sie längst nicht die Bedeutung erreichen, wie im oberen montanen Regenwald.

Im Abnehmen begriffen sind die Klettergehölze, dafür rücken die Epiphyten stärker in den Vordergrund, besonders Bromeliaceen bilden an klimatisch begünstigten Stellen eine Massenvegetation, nur die epiphytischen Kakteen verschwinden.

In ihrer Tagfalter-Fauna stimmt die mittlere Bergwald-Stufe durch das Übergewicht der Nymphaliden mit den tieferen Lagen überein: Diese Familie umfaßt ein Drittel der aus dieser Etage bekannten Arten. Aber im Gegensatz zur planaren und submontanen Stufe stehen die Pieriden mit einem Viertel der Arten den Nymphyliden nur wenig nach, während die Nemeobiiden zur Bedeutungslosigkeit zurückfallen: ihnen gehört nicht einmal ein Zwanzigstel der Arten an, darunter freilich ein paar für die Höhenstufe bezeichnende Arten. Fast gänzlich ziehen sich die Papilioniden zurück: die einzige, in dieser Höhe regelmäßig angetroffene Art, *Papilio cleotas coroebus*, ist ein Kulturbegleiter und an gepflanzten und verwilderten *Citrus* gebunden. Die bis dahin artenreichen Lycaeniden machen nur noch ein Zehntel des Artenbestandes aus, auch wenn zwei Arten, *Leptotes cassius* und *Hemiargus hanno*, an ruderalen Standorten in großer Zahl vorkommen. Je ein rundes Achtel der Tagfalter-Arten entfällt auf Ithomiiden und Satyriden.

Die wichtigsten Tagfalter des mittleren, montanen Regenwald-Gebietes sind:

<i>Adelpha alala</i> (Nymphalidae)	<i>Ithomia terra</i> (Ithomiidae)
<i>Amphiselenis chama</i> (Nemeobiidae)	<i>Leodonta dysoni</i> (Pieridae)
<i>Ancyluris [Diorina] dysoni</i> (Nemeobiidae)	<i>Leodonta intermedia</i> (Pieridae)
<i>Arawacus [Thecla] phaeus</i> (Lycaenidae)	<i>Leptophobia [Pieris] tovaria</i> (Pieridae)
<i>Callicore panthalis</i> (Nymphalidae)	<i>Marpesia [Megalura] coresia</i> (Nymphalidae)
<i>Catasticta crowleyi</i> (Pieridae)	<i>Marpesia [Megalura] corinna</i> (Nymphalidae)
<i>Catasticta flisa hermione</i> (Pieridae)	<i>Miraleria cymothoë</i> (Ithomiidae)
<i>Catasticta sisamnus</i> (Pieridae)	<i>Oressinoma typhla</i> (Satyridae)
<i>Cybdelis phaesytle mnasyllus</i> (Nymphalidae)	<i>Pereute charops meridana</i> (Pieridae)
<i>Dismorphia critomedia</i> (Pieridae)	<i>Perisamia oppeli</i> (Nymphalidae)
<i>Dismorphia hyposticta</i> (Pieridae)	<i>Perisamia patara</i> (Nymphalidae)
<i>Dircenna marica</i> (Ithomiidae)	<i>Phyciodes delphia</i> (Nymphalidae)
<i>Eueides edias</i> (Nymphalidae)	<i>Posteuptychia [Euptychia]</i> <i>mycalesioides</i> (Satyridae)
<i>Eueides porcula</i> (Nymphalidae)	<i>Siderus [Thecla] ocrisia</i> (Lycaenidae)
<i>Heliconius clysonymus</i> (Nymphalidae)	<i>Victorina epaphus</i> (Nymphalidae)
<i>Hypanartia lethe</i> (Nymphalidae)	

Diese Falter sind teils auf die mittlere Bergwald-Stufe beschränkt, teils haben sie darin ihren Schwerpunkt.

Die warnfarbigen Schmetterlinge und ihre Nachahmer werden in dieser Höhenstufe seltener. Bemerkenswert ist vor allem die „Entkopplung“ der Mimikryringe. Zuverlässig ist mir hier nur ein mimitisches Artenpaar bekannt geworden: *Heliconius clysonimus* und *Eueides porcula*, die beide als ungenießbar gelten müssen. Der Verdacht von MÜLLERScher Mimikry besteht außerdem bei *Eueides edias*, *Eutresis hypereia* und *Dircenna euchytna*,

doch habe ich die drei Arten nie vergesellschaftet gesehen; vor allem liegt das Wohngebiet der *Eueides* höher als das der *Dircenna*. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem vermeintlichen BATESschen Nachahmer *Pereute charops meridana* und seinem „Vorbild“ *Heliconius amaryllis euryades* (S. 185).

## II c. Der obere montane Regenwald oder andine Nebelwald

Die Grenze zwischen dem submontanen und dem mittleren montanen Regenwald wird wesentlich durch das Zurückbleiben der wärmeliebenden Gehölfamilien bestimmt. Im Gegensatz dazu reichen alle dem mittleren Gebirgsregenwald eigentümlichen Familien mehr oder weniger hoch in den oberen montanen Regenwald hinein und nicht wenige berühren sogar die Hochwald-Grenze. Trotzdem findet in einer Seehöhe zwischen 1800 und 2100 m ein merklicher Floren- und Faunenwechsel statt. Er wird von Sippen bewirkt, deren Temperaturoptimum unter 15 ° C liegt und die deshalb den tieferen Lagen abgehen. An Gehölfamilien sind das die

*Aquifoliaceae* (*Ilex*)  
*Clethraceae* (*Clethra*)  
*Ericaceae* (mehrere Gattungen)  
*Gentianaceae* (*Symbolanthus*)  
*Myricaceae* (*Myrica*)  
*Papaveraceae* (*Bocconia*)

*Podocarpaceae* (*Podocarpus* u.  
*Decussocarpus*)  
*Styracaceae* (*Styrax*)  
*Symplocaceae* (*Symplocos*)  
*Theaceae* (*Freziera*, *Laplacea*,  
*Ternstroemia*) und  
*Winteraceae* (*Drimys*).

In diesen Rahmen gehören ferner die Cunoniaceen (*Weinmannia*), Sauraiaceen (*Saurauia*) sowie die Caprifoliaceen *Viburnum tinoides*, auch wenn sie in der sekundären Vegetation gelegentlich bis in die submontane Stufe hinuntersteigen.

Obwohl diese Sippen zum Teil zu ganz verschiedenen, gar nicht miteinander verwandten Entwicklungslinien gehören, zeichnen sich die meisten von ihnen durch besonders ursprüngliche und vielfach übereinstimmende Holzmerkmale aus. Da sind einerseits Podocarpaceen und Winteraceen, die als einzige Gehölfamilien des Gebiets tracheenloses Holz führen und keine Holzfasern besitzen und andererseits die Aquifoliaceen, Caprifoliaceen, Clethraceen, Ericaceen, Myricaceen, Styracaceen, Symplocaceen und Theaceen mit durchwegs engröhriigen, meist einzeln stehenden und leiterförmig perforierten Gefäßgliedern, apotrachealem Längsparenchymen und hofgetüpfelten Holzfasern. In keiner anderen Höhenstufe des Beobachtungsgebiets gibt es eine ähnliche Häufung holzanatomisch primitiver Sippen. Diese Erscheinung hängt wahrscheinlich weniger mit dem Alter der Nebelwald-Flora zusammen, als vielmehr mit der Tatsache, daß unter den Klimaverhältnissen dieser Höhenstufe das Festhalten an einem beschränkt leistungsfähigen Leitgewebe keinen selektiven Nachteil bedeutet.

Die Vermischung dieser Gehölze mit Angehörigen der aus dem mittleren Gebirgsregenwald heraufsteigenden Familien erzeugt in der Höhenstufe zwischen etwa 2000 und 2600 m einen artenreichen Wald, der erst oberhalb 2600 m zu verarmen beginnt, es aber nach LAMPRECHT (1958) noch im Bereich der Hochwald-Grenze auf etwa 16 Holzarten bringt. Die folgende Aufzäh-

lung gibt eine Vorstellung von der vielfältigen Zusammensetzung der artenreichen Facies des Nebelwalds:

<i>Alchornea grandiflora</i> (Euphorbiaceae)	(Euphorbiaceae)
<i>Allophylus excelsus</i> (Sapindaceae)	<i>Hieronyma oblonga</i> (Euphorbiaceae)
<i>Aniba cicatrosa</i> (Lauraceae)	<i>Ilex laurina</i> (Aquifoliaceae)
<i>Aphelandra runcinata</i> (Acanthaceae)	<i>Ladenbergia undata</i> (Rubiaceae)
<i>Axinaea grandiflora</i> (Melastomataceae)	<i>Laplacea fruticosa</i> (Theaceae)
<i>Beilschmiedia sulcata</i> (Lauraceae)	<i>Linociera caribaea</i> (Oleaceae)
<i>Billia columbiana</i> (Hippocastanaceae)	<i>Lozanella enantiophylla</i> (Ulmaceae)
<i>Blakea schlimii</i> (Melastomataceae)	<i>Meliosma meridensis</i> (Sabiaceae)
<i>Casearia macrophylla</i> (Flacourtiaceae)	<i>Myrcia fallax</i> (Myrtaceae)
<i>Cecropia santanderensis</i> (Moraceae)	<i>Myrcianthes karsteniana</i> (Myrtaceae)
<i>Cedrela montana</i> (Meliaceae)	<i>Myrcianthes orthostemon</i> (Myrtaceae)
<i>Cephaelis axillaris</i> (Rubiaceae)	<i>Myrcianthes rhopaloides</i> (Myrtaceae)
<i>Ceroxylon klopstockia</i> (Palmae)	<i>Nectandra laurel</i> (Lauraceae)
<i>Cinchona pubescens</i> (Rubiaceae)	<i>Ocotea babosa</i> (Lauraceae)
<i>Citronella spec.</i> (Olacaceae)	<i>Ocotea karsteniana</i> (Lauraceae)
<i>Clusia multiflora</i> (Hypericaceae)	<i>Oreopanax jahni</i> (Araliaceae)
<i>Cybianthus spec.</i> (Myrsinaceae)	<i>Ormosia venezolana</i> (Papilionaceae)
<i>Decussocarpus rospigliosii</i> (Podocarpaceae)	<i>Padus moritziana</i> (Rosaceae)
<i>Dendropanax veillonii</i> (Araliaceae)	<i>Palicourea demissa</i> var. <i>chimo</i> (Rubiaceae)
<i>Drimys granatensis</i> (Winteraceae)	<i>Palicourea pittieri</i> (Rubiaceae)
<i>Dussia coriacea</i> (Papilionaceae)	<i>Passiflora lindeniana</i> (Passifloraceae)
<i>Elaeagia utilis</i> (Rubiaceae)	<i>Phoebe cinnamomifolia</i> (Lauraceae)
<i>Eschweilera tenax</i> (Lecythidaceae)	<i>Podocarpus oleifolius</i> var. <i>trujillensis</i> (Podocarpaceae)
<i>Fagara quinduensis</i> (Rtaceae)	<i>Roupala obovata</i> <sup>9)</sup> (Proteaceae)
<i>Fagara tachirensis</i> (Rutaceae)	<i>Sapium stylare</i> (Euphorbiaceae)
<i>Faramea killipii</i> (Rubiaceae)	<i>Styrax andinus</i> (Styracaceae)
<i>Ficus velutina</i> (Moraceae)	<i>Symplocos amplifolia</i> (Symplocaceae)
<i>Graffenrieda spec.</i> (Melastomataceae)	<i>Ternstroemia acrodanthe</i> (Theaceae)
<i>Guettarda discolor</i> (Rubiaceae)	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> (Euphorbiaceae)
<i>Guettarda steyermarkii</i> (Rubiaceae)	<i>Turpinia heterophylla</i> (Staphyleaceae)
<i>Guettarda tournefortopsis</i> (Rubiaceae)	<i>Vochysia duquei</i> (Vochysiaceae)
<i>Havetia laurifolia</i> (Hypericaceae)	<i>Weinmannia lechleriana</i> (Cunoniaceae)
<i>Hedyosmum glabratum</i> (Chloranthaceae)	
<i>Hieronyma moritziana</i>	

sowie verschieden *Oreopanax*-Arten (Araliaceae) und Lauraceen, die zumeist der Gattung *Ocotea* angehören.

In seiner Physiognomie weicht der obere Gebirgsregenwald mehrfach von den Wäldern tieferer Lagen ab:

1. Die Dichte des Waldes, die schon in der submontanen Stufe (S. 181) eine merkliche Steigerung erfährt, erreicht zwischen 2300 und 3000 m ü. d. M. ihren Höhepunkt. Die Zahl der Stämme pro Flächeneinheit liegt hier nach VEILLON (1965) zwei- bis dreimal so hoch wie im Tiefland. Eine anschauliche Beschreibung der Nebelwald-Szenerie gibt RITTER (1851, S. 154).

2. Die Epiphyten gewinnen endgültig Oberhand über die Kletterpflanzen. Auch suchen sie nicht mehr, wie in den tieferen Lagen, den Schutz von Schluchten und die Nähe von Wasserläufen auf, sondern sie erreichen an

<sup>9)</sup> SLEUMER bestimmte den Baum als *Roupala montana*, aber diese Art kommt in den Nebelwäldern nicht vor.

exponierten Standorten, zumal auf den vereinzelt, das Kronendach überragenden Baumreihen wegen der günstigeren Lichtverhältnisse ihre prächtigste Entwicklung. Von Moosen und Flechten abgesehen rekrutieren sich die Aufsitzer aus den Bromeliaceen, Ericaceen (*Themistoclesia pendula*, *Sphyrospermum cordifolium*), sehr zahlreichen Orchideen, Peperomien, Farne und Bärlappen. Unter den epiphytischen Farnen stellen die Polypodiaceen im engeren Sinn mit den Gattungen *Campyloneurum*, *Goniophlebium*, *Pessopteris* und *Pleopeltis* sowie die Vittariaceen mit *Polytaenium* und *Vittaria* das Hauptkontingent; dazu gesellen sich aus anderen Familien

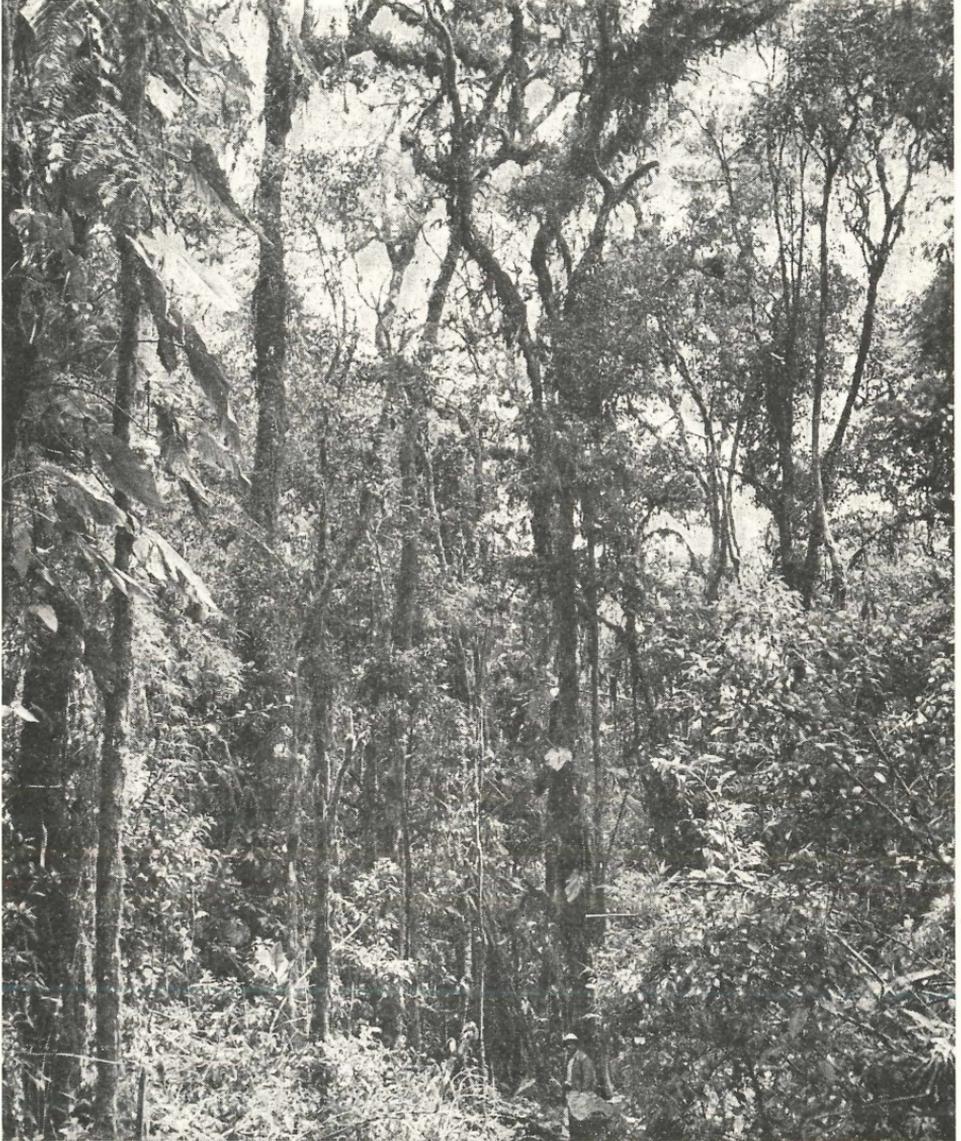


Abb. 4 Blick in das Innere des oberen montanen Regenwalds (Nebelwald) „La Carbonera“ bei San Eusebio, 2300 m. ü. d. M. Aufn. J. P. VELLON.

*Asplenium auritum*, *Cheiroglossa palmata*, *Loxoscaphe thecifera*, *Rhipidopteris flabellata* und *Rhipidopteris peltata* und viele mehr. Von den Bärlappen verdienen *Huperzia* mit mehreren Arten und *Lycopodium cuneifolium* als verbreitete Hängeepiphyten Erwähnung.

3. Die gewaltige Zunahme der Farne betrifft die terrestrischen Formen nicht weniger als die epiphytischen. Der Baumschicht gehören die *Cyathea*-Arten mit manchmal bis über 10 m hohen Stämmen an. In der Krautschicht dominieren fleckenweise stammlose und kurzstämmige Farne, wie *Blechnum l'herminieri*, *Danaea moritziana*, *Diplazium grandifolium*, *Lophosoria quadripinnata*, *Marattia alata* und andere.

4. Einen sehr auffälligen Zug tragen zur Physiognomie des Nebelwalds die zahlreichen ornithophilen Blüten bei. Angesichts des im Ganzen kühlen Klimas und des sich jahraus jahrein gegen die Mittagsstunden bedeckenden Himmels, meist mit Nieselregen am Nachmittag, geht die Bestäubung der Blüten vielfach von den Insekten auf warmblütige Tiere über, und zwar im Gebiet speziell auf Kolibris. Bemerkenswerte Beispiele von Ornithophilie im Nebelwald liefern:

<i>Alloplectus meridensis</i> (Gesneriaceae)	<i>Fuchsia</i> -Arten (Onagraceae)
<i>Aphelandera runcinata</i> (Acanthaceae)	<i>Kohleria spicata</i> (Gesneriaceae)
<i>Bomarea</i> -Arten (Alstroemeriaceae)	<i>Passiflora mollissima</i> (Passifloraceae)
<i>Centropogon</i> -Arten (Lobeliaceae)	<i>Symbolanthus tricolor</i> (Gentianaceae)
<i>Cleome</i> (Pedicularia) cfr. <i>sodiroides</i> <sup>10)</sup> (Capparidaceae)	<i>Tropaeolum crenatum</i> (Tropaeolaceae)

Dazu gesellen sich mehrere vogelblumige Ericaceen aus den Gattungen *Cavendishia*, *Macleania*, *Psammisia* und *Themistoclesia*.

Neben Vögeln scheinen in untergeordnetem Maß Fledermäuse in die Bestäubung von Nebelwald-Pflanzen verwickelt, auch wenn ich den Blütenbesuch selbst nicht beobachten konnte. Stilmerkmale (VOGEL 1954) der Chiropterophilie zeigen die Apocynacee *Mandevilla veraguasensis*, ein hochwindender Kletterstrauch mit großen, trüb violetten Blütenglocken, die an langen Zweigen aus den Baumkronen herunterhängen; die Gesneriacee *Campanea grandiflora*, ein krautiger Halbepiphyt mit langgestielten, hängenden, weißlichen Blüten, die in ihrer Gestalt an die von *Cobaea* erinnern; und schließlich eine Gentianacee aus der Gattung *Symbolanthus*<sup>11)</sup>, eine holzige Pflanze von 1 bis 2 m Höhe mit faustgroßen, grünlichgelben Trichterblüten.

Der obere montane Regenwald ist in Höhen zwischen 2000 und 2500 m am artenreichsten ausgebildet. In dieser Stufe kommt es örtlich zu einer Erscheinung, die aus den Primärwäldern des Beobachtungsgebiets nicht anderweitig bekannt ist, nämlich der Vorherrschaft einer einzelnen Holzart, des *Decussocarpus rospigliosii*, bekannt als „Pino laso“. Während die stark geneigten Hänge auch in dieser Höhenstufe den für den tropischen Regenwald-Gürtel bezeichnenden, artenreichen Mischwald tragen, in dem keine Holzart über die andere dominiert, entwickelt sich in schwach geneigten und ebenen Lagen auf tiefgründigen, wasserzügigen Standorten, wie man sie vorzugs-

<sup>10)</sup> Diese Pflanze ist nicht sicher bestimmt. Bei PITTIER (1945) erscheint sie ganz zu Unrecht unter dem Namen *Physostemon guyanense*.

<sup>11)</sup> Die Pflanze steht in ihren Merkmalen zwischen *Symbolanthus latifolius* und *Symbolanthus magnificus*, die wahrscheinlich nur eine Art sind.

weise im Waldgebiet „La Carbonera“ findet, eine von „Pino laso“ beherrschte Waldfacies. Die Dominanz des *Decussocarpus* fällt nicht so sehr ins Auge, wenn man allein die Zahl der Stämme auf den Vergleichsflächen berücksichtigt; dann trifft etwa ein Viertel oder ein Fünftel der Stämme auf diese Holzart. Weil aber der „Pino laso“ ganz überwiegend im Starkholz vertreten ist und 75 bis 90 % der Stämme von 60 cm BHD und darüber ausmacht, entfällt auf ihn die Hälfte bis drei Viertel des Holzvorrats dieser Standorte (LAMPRECHT 1958, VEILLON 1955, 1962, 1965).

Gegen die Hochwald-Grenze hin ändern sich die floristische Zusammensetzung des Waldes und mit ihm seine Physiognomie. Die meisten im Nebelwald beheimateten Holzarten bleiben zwischen 2400 und 2800 m zurück, darunter so wichtige Familien wie die Euphorbiaceen, Moraceen, Rubiaceen, Rutaceen, Sapindaceen und Sapotaceen.

Auf den Bergketten im unmittelbaren Umkreis der Stadt Mérida setzt sich die oberste Etage des montanen Regenwalds aus folgenden Holzarten zusammen, die zugleich die Hochwald-Grenze bilden:

<i>Cedrela montana</i> (Meliaceae)	<i>Myrica funckii</i> (Myricaceae)
<i>Centronia pulchra</i> (Melastomataceae)	<i>Ocotea calophylla</i> (Lauraceae)
<i>Clusia spec.</i> (Hypericaceae)	<i>Oreopanax rubiginosus</i> (Araliaceae)
<i>Drimys granatensis</i> (Winteraceae)	<i>Paragynoxis meridana</i> (Asteraceae)
<i>Espeletia nerifolia</i> (Asteraceae)	<i>Persea mutisii</i> (Lauraceae)
<i>Freziera</i> -Arten (Theaceae)	<i>Podocarpus montanus</i> var. <i>meridensis</i> (Podocarpaceae)
<i>Hedyosmum glabratum</i> (Chloranthaceae)	<i>Podocarpus oleifolius</i> var. <i>trujillensis</i> (Podocarpaceae)
<i>Hesperomeles glabrata</i> (Rosaceae)	<i>Roupala jahnii</i> (Proteaceae)
<i>Lozania mutisiana</i> (Lacistemaceae)	<i>Symplocos rigidissima</i> (Symplocaceae)
<i>Maytenus meridensis</i> (Celastraceae)	<i>Weinmannia lechleriana</i> (Cunoniaceae)
<i>Miconia arbutifolia</i> (Melastomataceae)	
<i>Myrcianthes ternifolia</i> (Myrtaceae)	

In den etwas trockeneren Gebirgen an der Westgrenze des Staates Mérida, wie dem Páramo La Negro und dem Páramo El Batallón ändert sich die Zusammensetzung des oberen Nebelwaldes: einige der aufgeführten Arten fehlen (*Drimys*, *Maytenus*, *Myrica funckii*, *Paragynoxis*, *Oreopanax rubiginosus*); an ihrer Stelle erscheinen andere, die in den feuchteren Nebelwäldern selten sind oder fehlen, wie

<i>Aegiphila bogotensis</i> (Verbenaceae)	<i>Lippia schlimii</i> (Verbenaceae)
<i>Ageratina paramensis</i> (Asteraceae)	<i>Mauria simplicifolia</i> (Anacardiaceae)
<i>Brunellia acutangula</i> (Brunelliaceae)	<i>Myrica parvifolia</i> (Myricaceae)
<i>Espeletia marcescens</i> (Asteraceae)	<i>Oreopanax peltatus</i> (Araliaceae)
<i>Espeletia pittieri</i> (Asteraceae)	<i>Ternstroemia meridionalis</i> (Theaceae)
„ <i>Eupatorium</i> “ <i>vargasianum</i> (Asteraceae)	<i>Weinmannia auriculifera</i> (Cunoniaceae)
„ <i>Eupatorium</i> “ <i>venezuelense</i> (Asteraceae)	<i>Weinmannia elliptica</i> (Cunoniaceae)
	<i>Weinmannia multijuga</i> (Cunoniaceae)

Die Höhe der oberen Baumschicht, die in den montanen Regenwäldern recht einheitlich an die 30 bis 35 m beträgt, geht oberhalb 2800 m ü. d. M. auf 15 bis 20 m zurück (LAMPRECHT 1958). Im Schwinden begriffen ist auch die Rollé der epiphytischen Blütenpflanzen. An ihrer Stelle treten Farne, Flechten und Moose in den Vordergrund und leiten damit zum „Chirivital“ oder hochandinen Zwergwald über.

Die artenreiche Facies des andinen Nebelwalds, die bis ungefähr 2500 m ü. d. M. aufsteigt, besitzt eine eigentümliche T a g f a l t e r - F a u n a. In ihr

stellen nicht länger die Nymphaliden den artenreichsten Formenkreis, sondern die Satyriden mit rund einem Drittel der in dieser Höhenstufe fliegenden Arten. Auf Nymphaliden und Pieriden entfällt jeweils annähernd ein Viertel der Arten und der Rest verteilt sich auf Ithomiiden, Lycaeniden und Nemeobiiden.

Nur mit einer Art sind die Papilioniden vertreten. Bei ihr handelt es sich um den *Papilio polyxenus americanus*, einen ziemlich nahen Verwandten des europäischen Schwalbenschwanzes. Der Falter ist im montanen Regenwald allerdings nicht bodenständig, sondern, ganz wie der einjährige *Daucus montanus*, auf den er in dieser Höhenstufe als Futterpflanze angewiesen ist, synanthrop an das Weideland und andere künstlich waldfrei gehaltene Standorte gebunden. Vermutlich ist der andine Schwalbenschwanz von Haus aus ein Bewohner hochgelegener, innerandiner Trockentäler, in denen ihm auch autochthone Umbelliferen zur Verfügung stehen. Der Falter scheint im Gefolge mit der Weidewirtschaft sein Verbreitungsgebiet in die Zone der Nebelwälder ausgeweitet zu haben und erscheint jetzt auf den sekundären Biotopen zahlreicher als auf den primären. Er teilt mit dem europäischen *Papilio machaon* die Vorliebe für lichte Vegetation; das läßt beide Arten den Wald meiden und gestattet ihnen, als Kulturbegleiter ihre Areale weit in einen Klimabereich hinein auszudehnen, der ihnen unter natürlichen Bedingungen verschlossen ist.

Die wichtigsten Tagfalter des andinen Nebelwaldes ohne die an sekundäre Standorte gebundenen Arten sind:

<i>Adelpha alala</i> (Nymphalidae)	<i>Leptophobia [Pieris] penthica stammata</i> (Pieridae)
<i>Anaea glycerium cromstocki</i> (Nymphalidae)	<i>Lymnanopoda confusa</i> (Satyridae)
<i>Ardaris eximia</i> (Hesperidae)	<i>Lymnanopoda obsoleta</i> (Satyridae)
<i>Catasticta gelba</i> (Pieridae)	<i>Mygona irmina</i> (Satyridae)
<i>Catasticta incerta</i> (Pieridae)	<i>Noreppa [Prepona] chromus chiliarchus</i> (Nymphalidae)
<i>Catasticta spectrum</i> (Pieridae)	<i>Pedaliodes fumaria</i> (Satyridae)
<i>Catasticta tomyris</i> (Pieridae)	<i>Pedaliodes japhleta</i> (Satyridae)
<i>Corades chelonis rubeta</i> (Satyridae)	<i>Pedaliodes manis</i> (Satyridae)
<i>Corades medeba</i> (Satyridae)	<i>Pedaliodes ornata</i> (Satyridae)
<i>Corades pannonia</i> (Satyridae)	<i>Pedaliodes panyasis</i> (Satyridae)
<i>Dismorphia medora</i> (Pieridae)	<i>Pedaliodes plotina</i> (Satyridae)
<i>Dismorphia nemesis</i> (Pieridae)	<i>Pedaliodes plotina rapha</i> (Satyridae)
<i>Emesia tenedia</i> (Nemeobiidae)	<i>Perisamia georingi</i> (Nymphalidae)
<i>Enantia [Dismorphia] flavia</i> (Pieridae)	<i>Perisamia oppeli</i> (Nymphalidae)
<i>Eretris porphyria</i> (Satyridae)	<i>Perisamia patara</i> (Nymphalidae)
<i>Hypanartia dione</i> (Nymphalidae)	<i>Perisamia rhodoptera</i> (Nymphalidae)
<i>Hypanartia kefersteini lindigi</i> (Nymphalidae)	<i>Perisamia xenoclea</i> (Nymphalidae)
<i>Lasiophila sombra</i> (Satyridae)	<i>Pronophila thelebe</i> (Satyridae)
<i>Leondota zenobia</i> (Pieridae)	<i>Siseme pallas</i> (Nemeobiidae)
<i>Leptophobia [Pieris] eleusis</i> (Pieridae)	<i>Siseme pomona</i> (Nemeobiidae)
<i>Leptophobia [Pieris] luca acuminata</i> (Pieridae)	<i>Steroma bega</i> (Satyridae)
	<i>[Thecla] aegides</i> (Lycaenidae)
	<i>[Thecla] calesia</i> (Lycaenidae)

Nur wenige Tagfalter leben in den kühlen und triefnassen Nebelwäldern oberhalb 2500 m mit ihrem täglichen Nieselregen, in denen die Sonne meist nur am frühen Vormittag auf wenige Stunden zum Vorschein kommt, um wieder hinter Nebelschwaden zu verschwinden, noch vor die Einstrahlung die Falter aus der Kältestarre hätte wecken können.

Die Verarmung des Schmetterlingslebens im Ganzen, vor allem die Abnahme der am meisten zu Mimikry geneigten Ithomiiden und Nymphaliden führt zwangsläufig zum Verschwinden warnfarbiger Falter. *Heliconius clysonimus* mit ausgeprägter Warntracht steigt zwar nicht selten bis 2240 m hinauf, aber die ihm als MÜLLERScher Mimetiker zugeordnete *Eueides porcula* erreicht nicht einmal eine Seehöhe von 2000 m und kann nicht zum Artenbestand des Nebelwaldes gezählt werden.

### III. Der hochandine Niederwald oder „Chirivital“

Jenseits der Hochwald-Grenze tragen die Anden von Mérida einen Niederwald, den „Chirivital“, der sich unter natürlichen Bedingungen an den Nebelwald anschließt und wie dieser einen geschlossenen Vegetationsgürtel bildet. Nach oben hin, ungefähr zwischen 3600 und 4000 m ü. d. M. wird der „Chirivital“ lückenhaft und von feuchten Grasfluren unterbrochen und schließlich löst er sich in einzelne Waldinseln und verstreute Baumgruppen auf. Die Tendenz zur Auflösung gegen die obere Vegetationsgrenze hin hat nur zum Teil ihre Ursache in den klimatischen und edaphischen Verhältnissen; eine nicht minder einschneidende Bedeutung haben die menschlichen Eingriffe.

Die meisten Gehölzfamilien, die im Nebelwald den Ton angeben, bleiben an der Hochwald-Grenze stehen und reichen nicht in den „Chirivital“ hinein. Dieser setzt sich überwiegend aus Gattungen und zum Teil aus Familien zusammen, die im montanen Regenwald-Gürtel schwach oder gar nicht oder bloß in gestörter Vegetation vertreten sind. Der „Chirivital“ erweist sich deshalb nicht etwa als ein verarmter Vorposten des Nebelwalds, sondern als eine durchaus eigenständige Formation, wie man aus seinem für die Höhenstufe bemerkenswerten Reichtum an Gehölzen sehen kann. Die folgende Aufzählung, die durchaus nicht vollständig ist, soll davon eine Vorstellung geben:

- |                                                                       |                                                 |
|-----------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Acnistus lindenianus</i> (Solanaceae)                              | <i>Hesperomeles lanuginosa</i> (Rosaceae)       |
| <i>Ageratina jahnii</i> (Asteraceae)                                  | <i>Hesperomeles pernettyoides</i><br>(Rosaceae) |
| <i>Ageratina theaeifolia</i> (Asteraceae)                             | <i>Miconia andina</i> (Melastomataceae)         |
| <i>Aragoa lucidula</i> (Scrophulariaceae)                             | <i>Miconia chionophila</i> (Melastomataceae)    |
| <i>Bejaria aestuans</i> (Ericaceae)                                   | <i>Monnina coriacea</i> (Polygalaceae)          |
| <i>Buddleia lindenii</i> (Buddleiaceae)                               | <i>Myrcianthes triquetra</i> (Myrtaceae)        |
| <i>Calceolaria nivalis</i> (Scrophulariaceae)                         | <i>Monnina densa</i> (Polygalceae)              |
| <i>Chaetolepis lindeniana</i><br>(Melastomataceae)                    | <i>Myrsine dependens</i> (Myrsinaceae)          |
| <i>Diplostegium venezuelense</i><br>(Asteraceae)                      | <i>Oreopanax horquetero</i> (Araliaceae)        |
| <i>Escallonia myrtilloides</i> var. <i>patens</i><br>(Escalloniaceae) | <i>Polylepis sericea</i> (Rosaceae)             |
| <i>Espeletia humbertii</i> (Asteraceae)                               | <i>Ribes andicola</i> (Grossulariaceae)         |
| <i>Espeletia neriifolia</i> (Asteraceae)                              | <i>Rubus coriaceus</i> (Rosaceae)               |
| <i>Espeletia occulta</i> (Asteraceae)                                 | <i>Senecio greenmanianus</i> (Asteraceae)       |
| <i>Fuchsia apetalá</i> (Onagraceae)                                   | <i>Senecio pachypus</i> (Asteraceae)            |
| <i>Gaiadendron tagua</i> (Loranthaceae)                               | <i>Symplocos tamana</i> (Symplocaceae)          |
| <i>Gaultheria brachybotrys</i> und andere<br>Arten (Ericaceae)        | <i>Vaccinium floribundum</i> (Ericaceae)        |
| <i>Grammadenia alpina</i> (Myrsinaceae)                               | <i>Vaccinium meridionale</i> (Ericaceae)        |
| <i>Gynoxis meridana</i> (Asteraceae)                                  | <i>Valeriana bractescens</i> (Valerianaceae)    |
| <i>Gynoxis violacea</i> (Asteraceae)                                  | <i>Valeriana phyllicoides</i> (Valerianaceae)   |
|                                                                       | <i>Vallea stipularis</i> (Elaeocarpaceae)       |
|                                                                       | <i>Weinmannia fagaroides</i> (Cunoniaceae)      |

Der „Chirivital“ ist, von Degradationsstadien abgesehen, ein 3 bis 6 m hoher Niederwald. Die Kronen der Bäume sind tief angesetzt und die Äste knorrig gewunden. Auffällig ist das kompakte Laubdach vieler Bäume, das oft nur eine Tiefe von ein paar Spannen erreicht, dabei aber so dicht ist, daß fast kein Licht mehr in das Innere des Waldes dringt (TROLL 1941).

Durch die den tropischen Hochgebirgen eigenen Strahlungsverhältnisse, unter denen das direkte Sonnenlicht mit der Seehöhe an Intensität zu und das diffuse Himmelslicht abnimmt, erscheint das Waldesinnere gerade an sonnigen Tagen besonders finster. Obwohl die Bäume niedrig bleiben, reicht das Licht unter ihnen nur für wenige Blütenpflanzen (*Hydrocotyle multifida* und andere Arten) aus. Bodenvegetation und Epiphytenbehang setzen sich vorwiegend aus Moosen und Flechten zusammen, daneben sind die Farn-gattungen *Elaphoglossum* und *Polypodium* (im engeren Sinn) reich vertreten. Kletterpflanzen, wie *Bomarea multiflora*, *Valeriana clematitidis* und ein unbestimmtes *Cynanchum* kommen bis 3500 m ü. d. M. hinauf vor, haben aber keinen nennenswerten Einfluß auf die Physiognomie des „Chirivitals“.

Bei einer Seehöhe zwischen 3500 und 3700 m erreichen die meisten Gehölze des Niederwalds ihre obere Verbreitungsgrenze, wie zum Beispiel *Diplostephium venezuelense*, *Escallonia myrtilloides* var. *patens*, *Espeletia nerüifolia*, *Gynoxis meridana* und *Vallea stipularis*. Dadurch verliert der Chirivital seine ursprüngliche Vielfalt und die äußersten Vorposten um die 4000 m ü. d. M. und darüber setzen sich im wesentlichen nur noch aus zwei Gehölzen zusammen, dem vorherrschenden „Coloradito“, *Polylepsis sericea* und der untergeordneten *Buddleia lindeni*.

Die Vorherrschaft des „Coloradito“ in den Waldinseln an der Obergrenze des Niederwalds brachte HUECK (1962) zur Ansicht, daß es keine floristische Beziehung zwischen den hochgelegenen *Polylepis*-Beständen und den Wäldern der tieferen Lagen gibt. Diese Meinung teile ich nicht, sofern sie einen Gegensatz zwischen den *Polylepis*-Wäldchen und dem artenreichen „Chirivital“ der tieferen Lagen, in dem der „Coloradito“ keineswegs fehlt, ausdrücken soll. Unangefochten bleibt die Aussage von HUECK allerdings dann, wenn man sie auf den ganzen hochandinen Niederwald bezieht, und nicht bloß auf die *Polylepis*-Bestände, die ich für in ihrem Artenspektrum übermäßig verarmte Vorposten des „Chirivitals“ halte.

Oberhalb der Hochwald-Grenze bringen die Bäume nur geringfügige Wuchsleistungen. Der „Chirivital“ ist deshalb gegen Störungen besonders empfindlich. Entnahme von Brennholz und Beweidung lassen ihn binnen kurzem zu einer Heide-artigen Sekundärvegetation degradieren, in der wenige, vom Vieh gemiedene oder gegen Verbiß resistente Sträucher den Ton angeben, wie die dornigen *Berberis*-Arten (*Berberis discolor* und *Berberis psilopoda*), die knorrig verdornende *Osteomeles pernettyoides*, die übelriechenden und Alkaloide führenden Solanaceen *Cestrum parvifolium* und *Withania subtriflora*, Gerbstoff-reiche Ericaceen (*Gaultheria*, *Pernettya*), harzige Asteraceen wie die gemeine *Baccharis prunifolia* und *Stevia lucida* und die nadelblättrigen Stäucher *Arcytophyllum nitidum* (Rubiaceae) und *Hypericum laricifolium*, von denen der zweite außerdem noch durch ätherische Öle geschützt ist. Bei Beweidung stellt sich zunächst die strauchige Rosacee *Acaena elongata* ein; ist die Pflanzendecke erst einmal

lückig geworden und hat der Viehtritt den Boden verdichtet, dann nehmen die Weideunkräuter *Acaena cylindrostachya* und *Espeletia schultzei* überhand.

Infolge der nächtlichen Abkühlung bis nahe an den Gefrierpunkt und selbst darunter verarmt die Schmetterlingsfauna in der Páramostufe ungleich stärker als in den Alpen oberhalb der Baumgrenze. In den Anden von Mérida beobachtete oder erbeutete ich jenseits der Hochwald-Grenze insgesamt 11 Arten Tagfalter einschließlich einer Hesperide, *Ardaris hantra*, einem dickwollig behaarten Insekt von Hummel-ähnlicher Erscheinung, das zahlreich blühende *Ageratina theaeifolia* besucht. Bei den übrigen Faltern handelt es sich um Pieriden (3 Arten, darunter am häufigsten *Colias dimeris*, eine ausgeprägt anthropochrome Art), Satyriden (4 Arten), Lycaeniden (2 Arten, beide aus der Tribus Theclini) sowie eine kulturbegleitende, aus dem Tiefland verflozene Nymphalide (*Precis lavinia*).

In einer Höhe von 3200 m und darüber finden sich noch 5 Arten:

<i>Punapedaliodes</i> [ <i>Pedaliodes</i> ] <i>empetrus</i>	<i>Steromapedaliodes</i> [ <i>Pedaliodes</i> ]
(Satyridae)	<i>albonotata</i> (Satyridae)
<i>Steroma bega</i> (Satyridae)	<i>Tatochila xanthodice</i> (Pieridae)

sowie eine noch unbeschriebene Satyride, die eine eigene Gattung vertritt. Mit Ausnahme von *Steroma bega*, einem Falter des Nebelwalds, der nur selten in den „Chirivital“ eindringt, gehören diese Arten ausschließlich der Páramostufe an. *Punapedaliodes* und *Steromapedaliodes* reichen von der Hochwald-Grenze bis an die 3500 m hinauf. Die unbekannt Satyride wurde nur ein einziges Mal erbeutet und zwar in der Sierra Nevada in einer Höhe von 3550 m am Weg von der Laguna Coromoto zur Laguna Verde in grasbewachsenen Lücken des „Chirivitals“.

Der am höchsten aufsteigende Tagschmetterling des Gebiets ist *Tatochila xanthodice*, die ich wiederholt zwischen 3000 und 3500 m ü. d. M. und einmal bei 4050 m angetroffen habe. Demnach überschreiten die Tagfalter die Obergrenze des hochandinen Niederwalds nicht.

#### IV. Die Trockenwälder im mittleren Chamatal

Unter den innerandinen Trockentälern ist das mittlere Chamatal zwischen Ejido (1170 m ü. d. M.) und Estanques (442 m ü. d. M.) das am tiefsten eingeschnittene und trockenste (S. 166). Durch seine Flora, Physiognomie und Tagfalter-Fauna steht es in einem viel stärkeren Gegensatz zu den für die Breite bezeichnenden Regenwäldern als die höher gelegenen Halbtrockentäler. Auch verfügt allein das mittlere Chamatal über einen so vielfältigen Schmetterlingsbestand, daß ein Vergleich mit der Fauna des Regenwald-Gebiets gleicher Höhenlage möglich ist.

Wie in Mitteleuropa hat auch in den Anden von Mérida das „Steppentier“ Mensch zuerst die klimatisch begünstigten Trockengebiete besiedelt. Das erfolgte bereits in vorkolumbischer Zeit und führte, wenigstens im mittleren Chamatal, zum restlosen Verschwinden des primären Waldbestands. An seine Stelle tritt, sofern die Standorte nicht landwirtschaftlich genutzt oder bis auf den nackten Fels erodiert sind, ein xerophiler Sekundärwald, der je nach Wasserangebot und Störungsgrad sehr unterschiedlich zusammenge-

setzt ist, in dem aber Mimosaceen, *Bursera simaruba* und *Capparis indica*, bei zunehmender Beweidung auch Säulenkakteen und giftige Apocynaceen, vorzuherrschen pflegen. Zu den wichtigsten Bäumen und Sträuchern dieser Trockenwälder gehören:

<i>Acacia farnesiana</i> (Mimosaceae)	<i>Croton timotensis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Acacia tortuosa</i> (Mimosaceae)	<i>Euphorbia caracasana</i> (Euphorbiaceae)
<i>Acalypha villosa</i> (Euphorbiaceae)	<i>Fagara pterota</i> (Rutaceae)
<i>Bauhinia emarginata</i> (Caesalpiniaceae)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (Sterculiaceae)
<i>Brachistum rhomboideus</i> (Solanaceae)	<i>Jatropha gossypifolia</i> (Euphorbiaceae)
<i>Bursera graveolens</i> (Burseraceae)	<i>Peireskia colombiana</i> (Cactaceae)
<i>Bursera simaruba</i> (Burseraceae)	<i>Pilosocereus</i> cfr. <i>lanuginosus</i> (Cactaceae)
<i>Calliandra</i> spec. (Mimosaceae)	<i>Plumeria pudica</i> (Apocynaceae)
<i>Capparis indica</i> (Capparidaceae)	<i>Prosopis juliflora</i> (Mimosaceae)
<i>Chiococca alba</i> (Rubiaceae)	<i>Rauwolfia tetraphylla</i> (Apocynaceae)
<i>Chlorophora tinctoria</i> (Moraceae)	<i>Stenocereus griseus</i> (Cactaceae)
<i>Clusia rosea</i> (Hypericaceae)	<i>Tecoma mollis</i> (Bignoniaceae)
<i>Cordia curassavica</i> (Boraginaceae)	<i>Trixis divaricata</i> (Asteraceae)
<i>Crescentia cujete</i> (Bignoniaceae)	<i>Trixis frutescens</i> (Asteraceae)
<i>Croton anomalus</i> (Euphorbiaceae)	<i>Wedelia parviflora</i> (Asteraceae)
<i>Croton meridensis</i> (Euphorbiaceae)	
<i>Croton rhamnifolius</i> (Euphorbiaceae)	

Entlang den Wasserläufen entwickelt sich eine Art Galeriewald, in dem breit- und zum Teil weichblättrige, meist laubwechselnde Holzarten vorherrschen, wie

<i>Bunchosia rhombifolia</i> (Malpighiaceae)	<i>Melicoccus bijugatus</i> (Sapindaceae)
<i>Cecropia peltata</i> (Moraceae)	<i>Muntingia calabura</i> (Elalocarpaceae)
<i>Cedrela angustifolia</i> (Meliaceae)	<i>Persea caerulea</i> (Lauraceae)
<i>Erythrina glauca</i> und <i>Erythrina</i> <i>poeppigiana</i> (Papilionaceae)	<i>Piper amalago</i> var. <i>medium</i> (Piperaceae)
<i>Ficus insipida</i> und andere Arten (Moraceae)	<i>Sageretia elegans</i> (Rhamnuaceae)
<i>Inga</i> spec. (Mimosaceae)	<i>Tabebuia chrysantha</i> (Bignoniaceae)
	<i>Tessarea integrifolia</i> (Asteraceae)
	<i>Thevetia peruviana</i> (Apocynaceae)

Auf solche Standorte ist auch die jeweils einzige Art beschränkt, mit der die im montanen Regenwald-Gebiet tonangebenden Lauraceen und Melastomataceen in das Trockengebiet hineinreichen, nämlich die Lauracee *Persea caerulea* und die krautige oder nur wenig verholzende Melastomataceae *Tibouchina longifolia*.

In scharfem Kontrast zu den Galeriewäldern stehen die „Cardonales“. Das sind lichte, stark xeromorphe Gehölzbestände, die sich durch anhaltende Beweidung mit Ziegen aus dem ursprünglichen Trockenwald herausdifferenziert haben. In den „Cardonales“ herrschen Säulenkakteen vor, zusammen mit dornigen Mimosaceen (*Acacia*, *Prosopis*), *Peireskia colombiana* und einigen unbewehrten, aber durch giftige Inhaltsstoffe gegen Tierfraß geschützten Pflanzen, besonders aus den Familien Apocynaceen (*Plumeria*, *Rauwolfia*), Asclepiadaceen (*Funastrum clausum*, *Ibatia maritima*) und Euphorbiaceen (*Croton*-Arten, *Euphorbia lupulina*, *Jatropha*). Der „Cardonal“ erreicht durchschnittlich eine Höhe von 5 bis 8 m und beherbergt neben einigen Kletterpflanzen auch verschiedene epiphytische und halbiepiphytische Tillandsien sowie eine xeromorphe epiphytische Orchidee, *Brassavola nodosa*. Erwähnung verdienen schließlich die Kugelkakteen *Mamillaria simplex* und *Melocactus amoenus*, die stellenweise häufig sind.

Das Trockengebiet im mittleren Chamatal ist erdeschichtlich von sehr geringem Alter. Ganz besonders gilt das für die extremen, durch Überweidung und Totalerosion entstandenen Biotope. Von daher ist auch das Fehlen endemischer Pflanzen oder Tiere leicht zu verstehen.

Die Tagfalter-Fauna des Trockengebiets weicht in ihrem Familienspektrum von der des Regenwald-Gebiets bei vergleichbarer Seehöhe durch die viel stärkere Vertretung der Pieriden (mit einem Fünftel der Arten) und die schwächere der Ithomiiden, Nemeobiiden und Satyriden ab; es entfällt auf die Ithomiiden ein Zehntel der Arten, auf die beiden anderen Familien noch weniger. Mit den Verhältnissen im submontanen Regenwald stimmt das Übergewicht der Nymphaliden mit einem Drittel und die ebenfalls reiche Entwicklung der Lycaeniden mit einem Fünftel der Arten überein.

Von den im Trockengebiet zwischen Ejido und Estanques nachgewiesenen Tagfaltern ist ein Fünftel nicht anderweitig aus dem Beobachtungsgebiet bekannt. Diese lokalen Tiere rekrutieren sich vorzüglich aus den Familien Nemeobiiden, Nymphaliden und Pieriden. Zu ihnen gehören unter anderem:

<i>Ascia [Pieris] sevata</i> (Pieridae)	<i>Emesis fatima</i> (Nemeobiidae)
<i>Audre [Hamearis] albinus</i> (Nemeobiidae)	<i>Eurema [Terias] lye</i> (Pieridae)
<i>Audre [Hamearis] erostratus</i> (Nemeobiidae)	<i>Hamadryas [Ageronia] ferentia</i> (Nymphalidae)
<i>Callicista [Thecla] bubastus</i> (Lycaenidae)	<i>[Thecla] thiuis</i> (Lycaenidae)
<i>Cynus [Thecla] battus</i> (Lycaenidae)	<i>Zerene [Meganostoma] cesonia</i> (Pieridae)

Die *Audre*-Arten sind namentlich in den „Cardonales“ verbreitet und Charaktertiere dieses Biotops. Im Trockengebiet fliegt ferner eine große Zahl Hesperiden, darunter *Antigonus nearchus*, *Prenes evadnes*, besonders aber die Gattung *Heliopetes*; alle sechs *Heliopetes*-Arten, die aus dem Staat Mérida bekannt sind, fliegen im Trockengebiet um Ejido und Lagunillas und drei davon, nämlich *Heliopetes domicella*, *Heliopetes macaira* und *Heliopetes lavinia* scheinen im Gebiet nur dort vorzukommen.

Diesen mehr lokalen Faltern steht eine viel größere Zahl von Arten gegenüber, die im Trockengebiet zwar zum Teil sehr häufig, aber weit darüber hinaus verbreitet sind. Zu den wichtigeren von ihnen gehören:

<i>Agraulis [Dione] vanillae</i> (Nymphalidae)	(Nymphalidae)
<i>Athesis clearista</i> (Ithomiidae)	<i>Euptoieta hegesia</i> (Nymphalidae)
<i>Calephelis [Charis] laverna</i> (Nemeobiidae)	<i>Eurema [Terias] albula</i> (Pieridae)
<i>Chiomara gesta</i> (Hesperidae)	<i>Eurema [Terias] jucunda medutina</i> (Pieridae)
<i>Chlosyne saundersi</i> (Nymphalidae)	<i>Gorgythion begga</i> (Hesperidae)
<i>Danaus [Danais] gilippus</i> (Danaiidae)	<i>Hamadryas [Ageronia] feronia</i> (Nymphalidae)
<i>Danaus [Danais] plexippus</i> (Danaiidae)	<i>Heliconius amaryllis euryades</i> (Nymphalidae)
<i>Dione junio</i> (Nymphalidae)	<i>Heliconius charitonius</i> (Nymphalidae)
<i>Dryadula [Colaenis] phaetusa</i> (Nymphalidae)	<i>Heliopetes alana</i> (Hesperidae)
<i>Dryas [Colaenis] julia</i> (Nymphalidae)	<i>Hemiargus hanno</i> (Lycaenidae)
<i>Dynamine mylitta</i> (Nymphalidae)	<i>Historis orion</i> (Nymphalidae)
<i>Eantis thraso</i> (Hesperidae)	<i>Hypoleria ocalea</i> (Ithomiidae)
<i>Eudamus eurycles</i> (Hesperidae)	<i>Hypothyris [Ceratonia] lycaste</i> <i>fraterna</i> (Ithomiidae)
<i>Eueides aliphera</i> (Nymphalidae)	<i>Ithomia agnosia</i> (Ithomiidae)
<i>Eueides isabella pellucida</i>	

<i>Leptotes cassius</i> (Lycaenidae)	<i>Pseudolycaena [Thecla] marsyas</i> (Lycaenidae)
<i>Mechanitis doryssus veritabilis</i> (Ithomiidae)	<i>Pteronymia aletta</i> (Ithomiidae)
<i>Melete [Daptonoura] lycimnia harti</i> (Pieridae)	<i>Pteronymia latilla</i> (Ithomiidae)
<i>Mestra [Cystineura] bogotana</i> (Nymphalidae)	<i>Pysisitia [Terias] nise</i> (Pieridae)
<i>Papilio thoas nealces</i> (Papilionidae)	<i>Pysisitia [Terias] proterpia</i> (Pieridae)
<i>Phoebis [Catopsilia] argante</i> (Pieridae)	<i>Rekoa [Thecla] palegon</i> (Lycaenidae)
<i>Phoebis [Catopsilia] sennae marcellina</i> (Pieridae)	<i>Sphaenogona [Terias] gratiosa</i> (Pieridae)
<i>Phyciodes liriopae</i> (Nymphalidae)	<i>Taygetis andromeda asterie</i> (Satyridae)
<i>Precis lavinia</i> (Nymphalidae)	<i>Timochreon satyrus</i> (Hesperidae)
	<i>Xenophanes tryxus</i> (Hesperidae)

Alle diese Tiere sind weit über das Trockengebiet hinaus verbreitet und kommen auch im submontanen Regenwald-Gebiet vor, wo sie freilich an gestörte Vegetation gebunden sind. Ihre Abhängigkeit von einer Höhenstufe ist bemerkenswert gering. Das zeigt die Tatsache, daß gut die Hälfte der genannten Falter<sup>12)</sup> auch im Tiefland vorkommt und fast ebensoviele<sup>13)</sup> ruderalen Biotopen der submontanen und mittleren montanen Stufe gemeinsam sind. Bei einem Viertel der Arten<sup>14)</sup> reicht die Höhenamplitude sogar von der planaren bis in die mittlere montane Stufe.

Im Trockengebiet des mittleren Chamatals sind zwei Warngenossenschaften verbreitet; die eine bewohnt schattige Standorte, die andere fliegt in der vollen Sonne. Bei der schattenliebenden handelt es sich um eine verarmte Variante des Mimikryrings von *Mechanitis doryssus veritabilis* (S. 183), die sich neben der Leitart aus *Hypothyris lycaste fraterna*, *Heliconius ethilla* und *Lycorea ceres* zusammensetzt. Die *Mechanitis* und *Hypothyris* sind im Trockengebiet gemein, die beiden anderen selten.

Der Mimikryring sonniger Biotope rekrutiert sich aus den drei Nymphaliden *Agraulis vanillae*, *Dione juno* und *Eueides aliphera*. Er ist, wie jener um *Mechanitis doryssus*, über das Trockengebiet hinaus in den tieferen Lagen weit verbreitet, aber im Gegensatz zu diesem nimmt dort die Zahl der in ihn verwickelten Arten nicht zu. Das ist verständlich, weil diese sonnenliebenden Falter unter natürlichen Bedingungen im Regenwald-Klima gar nicht vorkommen.

Schließlich ist noch das mimetische Artenpaar *Ithomia agnosia*, ein Tagfalter, und *Hyalurga soroides*, ein Bärenspinner, erwähnt. Während die *Ithomia* ein gewöhnlicher und weit verbreiteter Schmetterling ist, gehört die *Hyalurga* zu den Seltenheiten. Ich erbeutete davon, im Schatten eines jungen Sekundärwäldchens, wo auch *Ithomia agnosia* fliegt, einen einzigen Falter.

Die Warngenossenschaften des Trockengebiets setzen sich, soweit bekannt, ausnahmslos aus „geschützten“ Arten zusammen; Батёссche Mimikry scheint es hier kaum zu geben, wenn man von der im Beobachtungsgebiet im

<sup>12)</sup> *Calephelis laverna*, *Chlosyne saundersi*, *Dryas julia*, *Dynamine mylitta*, *Eantis thraso*, *Eueides* (beide Arten), *Euptoieta hegesia*, *Heliconius amaryllis*, *Historis orion*, *Hypoleria ocalea*, *Mechanitis doryssus*, *Rekoa palegon*, *Taygetis andromeda*.

<sup>13)</sup> *Chiomara gesta*, *Danaus* (beide Arten), *Eudamus eurycles*, *Gorgythion begga*, *Hemiargus hanno*, *Ithomia agnosia*, *Leptotes cassius*, *Pyrisititia proterpia*.

<sup>14)</sup> *Agraulis vanillae*, *Dione juno*, *Heliopetes alana*, *Mestra bogotana*, *Papilio thoas*, *Phoebis sennae*, *Phyciodes liriopae*, *Precis lavinia*, *Pyrisititia nise*, *Xenophanes tryxus*.

Ganzen recht seltenen *Memphis (Protogonius) austrina* absieht. Diese Art, die durch Färbung und Zeichnung an *Heliconius ethilla* erinnert, in ihrer Flügelgestalt aber weit davon abweicht, beobachtete ich einmal in der Umgebung von Ejido.

Außer den erwähnten Faltern leben im mittleren Chamatal noch zwei häufige Heliconier, die der Mimikry verdächtig sind, zu denen jedoch aus dem Trockengebiet keine Mimikrypartner bekannt sind. Der eine ist *Heliconius amaryllis euryades* (S. 185), der andere *Heliconius charitonius*, der zwar in Kolorit und Zeichnung an die Ithomiide *Aeria eurimedia agna* erinnert, sie aber an Größe erheblich übertrifft. Auch ist *Aeria* ein schattenliebendes Charaktertier des submontanen Regenwald-Gebiets, das im Unterholz fliegt und die Trockentäler meidet, während der *Heliconius* in den feuchteren Landstrichen selten wird oder fehlt und ungerne in den Wald eindringt.

### Die Verbreitung der endemischen Sippen im Beobachtungsgebiet

Das Beobachtungsgebiet beherbergt einige Tier- und Pflanzenarten, die nicht oder nur wenig darüber hinaus verbreitet sind. Die Verteilung der endemischen Sippen steht in einer deutlichen Beziehung zu den Höhenstufen: der planaren und submontanen Zone fehlen die kleinräumig verbreiteten Formen fast ganz; mäßig zahlreich finden sie sich in der mittleren und oberen montanen Stufe, während oberhalb der Hochwald-Grenze ihr Anteil an der Flora und Fauna beträchtlich zunimmt. Am klarsten zeigt dies ein Vergleich der Tagfalter-Fauna des Catatumbo-Gebiets mit jener der hohen Páramostufe: aus dem Catatumbo-Gebiet sind bisher 62 Arten Tagfalter (ohne Hesperiden) bekannt geworden, von denen keine einzige auch nur auf Venezuela beschränkt ist; von den 5 oberhalb 3200 m ü. d. M. erbeuteten Tagfalter-Arten scheinen 3 in den Anden von Mérida endemisch zu sein. Die Anhäufung endemischer Sippen in den höheren Gebirgslagen ist die Folge der nach oben zunehmenden Zerklüftung des Kettengebirges und damit der Diskontinuität seiner Vegetationsgürtel. VULLEUMIER (1971) spricht hier von einer Archipel-artigen Anordnung der Páramo-Inseln über einem Waldmeer.

Dank ihres geringeren Alters erfuhren die Anden von Mérida im Gegensatz zu den Alpen nur zwei oder höchstens drei diluviale Vergletscherungen, in deren Gefolge die Hochwald-Grenze auf an die 2000 m ü. d. M. herunter gedrückt wurde. Das bedeutet, daß die heute isolierten Páramos der venezolanischen Hauptkette miteinander zusammenhängen, eine unmittelbare Berührung der Páramovegetation der venezolanischen Anden mit der des Páramo El Tamá und der übrigen kolumbianischen Ostkordillere über die Senke von San Cristóbal in Táchira hinweg jedoch nicht stattgefunden hat.

Allein in der Páramostufe hat die räumliche und zeitliche Isolierung der Anden von Mérida für die Entstehung endemischer Gattungen ausgereicht. Die mir bekannten Beispiele sind die monotypischen Blütenpflanzen *Blakkiella* (Asteraceae) und *Mona* (Portulacaceae)<sup>15)</sup>, zwei vorläufig monotypische Satyriden-Gattungen (*Steromapedaliodes* und die auf S. 195 erwähnte unbeschriebene Gattung) sowie die Gattung *Ardaris* aus der Familie Hesperidae mit zwei Arten.

<sup>15)</sup> Dazu vielleicht eine weitere, unbeschriebene Umbelliferen-Gattung.

Die Vegetationsgürtel der montanen Stufe sind von Haus aus über weite Räume hin geschlossen. Ihr Bestand an endemischen Formen nimmt deshalb gegenüber den Páramos deutlich ab und in der submontanen Stufe sowie dem Tiefland verlieren sich die kleinräumig verbreiteten Arten fast ganz. Es liegt nahe, diese Erscheinung mit der schlechten Durchforschung und den ausgedehnten Zerstörungen in dieser Höhenstufe zu erklären, aber die im Vergleich zu den Gehölzen besser bekannten Tagfalter sind noch weniger geneigt, endemische Formen auszubilden, als diese.

Flora und Fauna der planaren wie der submontanen Stufe setzen sich aus weit über das Beobachtungsgebiet hinaus verbreiteten Arten zusammen, deren Areale vielfach große Teile von Mittelamerika nebst West- und Nordcolumbien umfassen oder sich von Mexiko durch das ganze tropische Amerika bis Südbrasilien und Paraguay erstrecken. Angesichts solcher Verbreitungsbilder befremdet das Fehlen einiger an sich gewöhnlicher und klimatischer Einflüsse gegenüber wenig empfindlichen Arten im andinen Teil des Beobachtungsgebiets, wie der Gehölzgattungen *Anacardium*, *Astronium*, *Bonafousia*, *Brosimum*, *Ceiba*, *Couma*, *Hymenaea*, *Pseudolmedia*, *Sloanea*, *Tapirira*, *Vitex*, *Xylopia* und vielen mehr, der Farne *Metaxya rostrata*, *Trichomanes pedicellatum* und *Trichomanes pinnatum* oder der Tagfalter *Adelpha iphicla*, *Ancyluris periander*, *Anteros formosus*, *Athena chiron*, *Catonephele numilia*, *Euselasia crotopus*, *Phanus vitreus*, *Temenis ariadne*, *Tmolus celmus* und *Tmolus echion* sowie *Zaretas isidora*.

Diese Sippen gehören zum alten Bestand der tropisch-amerikanischen Waldflora und -fauna. Sie nahmen schon vor den späten Etappen der andinen Orogenese, denen die Anden von Mérida ihre Hebung verdanken, ihre gegenwärtigen Wohngebiete ein und überdauerten, wie HAFFER (1969) nachwies, die waldfreundlichen pleistozänen Wärmezeiten in isolierten, klimatisch begünstigten Refugien, von denen das Catatumbo-Gebiet für Nordwest-Venezuela das wichtigste ist. Sicher enthält die Flora und Fauna der tieferen Gebirgslagen Elemente, die im Zug pleistozäner Klimaschwankungen aus den Refugien eingewandert sind, aber im großen Ganzen hat sich der andine Regenwald einschließlich der submontanen Stufe dank der anfänglichen Isolierung der Gebirgskette durch das Meer weitgehend selbständig entwickelt. Bis die Sedimentationsräume im Umkreis des Gebirges aufgefüllt waren, hatte sich in den Anden bereits ein selbständiger Gebirgswald etabliert, in den die Floren- und Faunenelemente des Tieflands unter natürlichen Bedingungen, wenn überhaupt, nur außerordentlich langsam einzudringen vermochten.

### Literatur

- EHRlich, P. R. u. P. H. RAVEN (1964). Butterflies and Plants. A study in Coevolution. *Evolution* **18**: 586—608.
- FORSTER, W. (1964). Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XIX. Satyridae. *Veröff. Zool. Staatssammlung München* **8**: 51—188.
- HAFFER, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* **165**: 131—137.
- HÄUPLER, H. (1970). Vorschläge zur Abgrenzung der Höhenstufen der Vegetation im Rahmen der Mitteleuropakartierung. *Göttinger floristische Rundbriefe* **4** (1): 3—15.

- HUECK, K. (1961). Drei bemerkenswerte Gebirgswaldtypen aus den venezolanischen Anden. *Jahrb. Ver. Schutz Alpenpflanzen u. -tiere* **26**: 94—99.
- (1962). Der *Polylepis*-Wald in den venezolanischen Anden, eine Parallele zum mitteleuropäischen Latschenwald. *Allgem. Pflanzensoziologie (Klagenfurt)* **27**: 57—76.
- (1966). Die Wälder Südamerikas. Stuttgart.
- LAMPRECHT, H. (1958). Der Gebirgs-Nebelwald der venezolanischen Anden. *Schweiz. Zeitschr. Forstwesen* 1958: 89—115.
- MORAN, G. E. (1963). Mapa hidrografico de la región de los Andes y zonas de influencia „A.Z.I.“
- PITTIER, H. (1938). Clasificación de los Bosques. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* **4** (30): 93—110.
- PITTIER, H. et al. (1945—47). Catálogo de la Flora Venezolana. Caracas.
- RICHARDS, P. W. (1952). *The Tropical Rain Forest*. Cambridge U. P.
- RITTER, C. (1851). Ein Blick auf die Vegetation der Cordilleren in Venezuela. *Monatsbl. Ges. f. Erdkunde, Berlin, Jahrg. 1851*: 152—156.
- SEITZ, A. (1907—24). *Die Großschmetterlinge der Erde*. 5. Band. Die amerikanischen Tagfalter. Stuttgart.
- STEYERMARK, J. (1951—57). Contributions to the Flora of Venezuela. *Fieldiana (Botany)* **28**.
- TROLL, C. (1941). Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. *Bonner Mitteilungen, Heft 21*: 3—49.
- VARESCI, V. (1968). Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base de su espectro de Biótopo. *Acta Botanica Venezuelica (Caracas)* **3**: 239—263.
- (1970). Flora de los Páramos. Mérida, Venezuela.
- VEILLON, J. P. (1955). Bosques andinos de Venezuela. Universidad de Los Andes, Facultad de Ingeniería Forestal, Mérida, Venezuela.
- (1965). Variación altitudinal de la masa forstal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Turrialba* **15** (3): 216—224.
- VOGEL, S. (1954). Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. Jena.
- VUILLEUMIER, B. S. (1971). Pleistocene Changes in the Fauna and Flora of South America. *Science* **173**: 771—780.
- WALTER, H. (1970). Vegetationszonen und Klima. Stuttgart.
- WALTER, H. u. E. MEDINA (1969). Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **82**: 275—281.
- WICKLER, W. (1968). *Mimikry: Nachahmung und Täuschung in der Natur*. Stuttgart.

*Anschrift des Verfassers:*

*Dr. Herbert Huber, 6754 Otterberg, Johann-Roos-Straße 10.*

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der POLLICHIA](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Huber Herbert

Artikel/Article: [Die Wälder in den Anden von Mérida \(Venezuela\) und ihre Tagfalter 164-201](#)