QL
1
S76ls
NH

©Zoologische Staatssammlung München;download; http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben von E. J. Fittkau
Schriftleitung L. Tiefenbacher

SMITHSONIAN
APR 6 1984
LIBRARIES

Zoologische Staatssammlung München, 1983

SPIXIANA	Supplement 9	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU

Schriftleitung – Managing Editor
Dr. L. TIEFENBACHER

Redaktionsbeirat – Editorial board

Dr. F. BACHMAIER
Dr. M. BAEHR
Dr. E. G. BURMEISTER
Dr. W. DIERL
Dr. H. FECHTER
Dr. R. FECHTER
Dr. U. GRUBER
Dr. R. KRAFT
Dr. J. REICHHOLF
Dr. F. REISS
Dr. G. SCHERER
Dr. F. TEROFAL
Dr. L. TIEFENBACHER
Dr. I. WEIGEL

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben
von
E. J. Fittkau

Schriftleitung L. Tiefenbacher

Zoologische Staatssammlung München, 1983

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger, Altötting

©Zoologische Staatssammlung München download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Original im Besitz der Bayer. Akad. d. Wiss., München

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

SPIXIANA	Supplement 9	201–218	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Grundlagen der Ökologie Amazoniens
Versuch einer Zusammenschau

Von **E. J. Fittkau**
Zoologische Staatssammlung München

Einführung

Seit der Zeit der bayerischen Brasilienexpedition hat sich unser Bild von Amazonien mehrfach und grundlegend gewandelt. Für Humboldt und ebenso für Spix und Martius war das Amazonasstromland nur ein Teil des damals noch weitgehend unbekannten südamerikanischen Kontinents. Für jene Generation von Naturkundlern, die bald nach der Mitte des vergangenen Jahrhunderts ihren Spuren folgten, wie z. B. der Botaniker Spruce oder die Zoologen Bates und Wallace, bedeutete der Aufenthalt im Amazonasgebiet ein „Verweilen in einem Paradies für Naturforscher" (Bates 1863).

Wallace schrieb in seinem Amazonasbuch (1853):

I'd be an Indian here, and live content
To fish, hunt and paddle my canoe,
And see my children grow
Like young wild fawns,
In health of body and peace of mind,
Rich without wealth, and happy without gold.

In das öffentliche Interesse der westlichen Welt rückte Amazonien erst im weiteren Verlauf der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts, als der Kautschuk zum unentbehrlichen Rohstoff für die aufkommende Industrie wurde. Das romantische Bild vom Paradies der Naturforscher verschwand. Es wurde bei uns durch phantasievolle Schilderungen der Urwaldhölle am Amazonas ersetzt. Offenbar war es erheblich mühevoller, Rohgummi im Wald zu sammeln, als neue Pflanzen- und Tierarten. Mit dem plötzlichen Zusammenbruch des amazonischen Gummibooms 1913/1914, als der erste Plantagengummi aus Ostasien, gewonnen aus dort gepflanzten brasilianischen Gummibäumen, erheblich preiswerter auf den Markt kam, versank das Amazonasgebiet wieder in seine frühere weltwirtschaftliche Bedeutungslosigkeit.

Das allmähliche nationale Erwachen Brasiliens, das den größten Anteil an Amazonien hat, erbrachte zwischen den beiden Weltkriegen zumindest ein zaghaftes literarisches, romantisch geprägtes Sich-Erinnern an diesen vergessenen, Brasilien zugehörenden Subkontinent (Gastão Cruels 1913, 1942). Aber erst zu Beginn der 2. Hälfte unseres Jahrhunderts wurde das Amazonasgebiet von Brasilien als möglicher Investitionsraum und ernstzunehmende Rohstoffquelle wirklich entdeckt; man hatte allerdings den Eindruck, daß dies mehr internationale Kräfte vorantrieben als es national gewollt war.

Wirtschaftsgeographen sahen in dem weithin unbewohnten äquatorialen Südamerika lange Zeit hindurch einen Lebensraum für hunderte Millionen von Menschen. Mit der Gründung der neuen Bundeshauptstadt Brasilia, die bereits im Quellgebiet südlicher Zuflüsse des Amazonas liegt, glaubte man von politischer Seite, endlich der rasch wachsenden Bevölkerung auch die nördliche Hälfte ihres Landes als Siedlungs- und Wirtschaftsraum erschließen zu können. Wichtigster Schritt dabei erschien die Durchdringung des Amazonasgebiets mit Straßen zu sein. Die amazonische Bevölkerung lebte bis dahin an den Ufern der kleineren und größeren Flüsse, über die das Amazonasgebiet schon seit alters her ver-

©Zoologische Staatssammlung München; download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
kehrsmäßig gut erschlossen war. Inzwischen durchziehen Tausende von Kilometern Straße die Wälder. Das erste, groß angelegte, staatliche Siedlungsprojekt an der Transamazonica ist jedoch gescheitert (vgl. KOHLHEPP 1983). Und auch das mit so viel Optimismus begonnene Ludwig-Projekt am Jarí, einem nördlichen Nebenfluß des unteren Amazonas, an das Vorstellungen geknüpft waren, die an die Illusionen von Werner HOPP (1954) in seinem Buch von „Amazonien, Atlantis der Zukunft" erinnern, hat bei weitem nicht die daran geknüpften Erwartungen erfüllen können. Nicht vergessen sind auch die mit vorbildlichem Management aufgebauten, aber stets unrentabel gebliebenen Gummiplantagen der Ford-Company am unteren Tapajós. (Hierzu GOODLAND & IRWIN 1975, HERRERA et al. 1981.)

Wenn man je gesehen hat, wie jeder Flecken zugänglichen Bodens in den Hochanden, auch noch über 4000 m Höhe, und trotz steiler Hanglagen genutzt wird, und die endlosen Waldgebiete im angrenzenden Tiefland kennt, in denen unter für Menschen sehr viel günstigeren klimatischen Lebensbedingungen kaum jemand siedelt, sucht man nach Gründen für die Menschenleere im amazonischen Regenwaldgebiet. Denn Asien und Afrika liefern genug Beispiele für hohe Besiedlungsdichten in äquatorialen Landschaften, die einst von Regenwald bedeckt waren. Im gleichen Zusammenhang stellt sich aber auch die Frage nach den Gründen für das Scheitern der Gummiplantagen in der Heimat von *Hevea brasiliensis*. Ebenso liegt scheinbar ein Widerspruch darin, daß das größte geschlossene tropische Waldgebiet der Welt bisher die geringste Rolle auf dem internationalen Holzmarkt gespielt hat. Besondere Beachtung sollte man aber der Tatsache zumessen, daß alle größeren Bemühungen, das Amazonasgebiet wirtschaftlich zu entwickeln, nicht aus dem eigenen Gebiet gekommen sind, sondern von Kräften getragen und gesteuert werden oder auch wurden, die von außerhalb, im hohen Maße sogar von außerhalb des Kontinents stammen.

Es erübrigt sich, auf die weitverbreiteten angeblichen Ursachen für die Menschenfeindlichkeit des amazonischen Urwaldes und seiner Gewässer einzugehen, die sich bei uns immer noch aus dem alten Klischee von der „grünen Hölle" erhalten haben. Alle genannten Widersprüche und angedeuteten Phänomene lassen sich, so will es scheinen, auf einen einzigen ökologischen Faktorenkomplex zurückführen, der ganz allgemein für die feuchten Tropen charakteristisch, aber in Südamerika und speziell in Amazonien so großräumig, wie auf keinem anderen Kontinent wirksam geworden ist. Es ist dies die geochemische Verarmung der amazonischen Landschaft. Sie ist eine Konsequenz dauerhaft feuchttropischen Klimas über lange geologische Zeiträume hinweg.

Dauerfeuchtes warmes Klima führt zu rascher Verwitterung oberflächlich anstehender Gesteine und zu tiefgründiger Bodenbildung. Im Verlauf weiterer Bodenbildungsprozesse werden die anfänglich entstandenen vielschichtigen Tonminerale mit hohem Austausch- und Ionenbindungsvermögen zu zweischichtigen kaolinitischen Tonen umgebaut, die die wichtigste Komponente der tropischen Braunlehme bilden. Derart gealterte Braunlehmböden oder Oxysole haben in ihrem Ionengitter keine Metallionen mehr gebunden, die als Nährstoffe für Pflanzen in Frage kommen. Zudem ist ihre Austauschkapazität äußerst gering. (SANCHEZ, 1976, JORDAN & HERRERA 1981.)

Nährstoffreichtum gibt es daher in den feuchten Tropen nur in jungen Böden. Er ist dort anzutreffen, wo durch die rasche Verwitterung noch vorhandenen Restgesteins ständig Mineralien nachgeliefert werden können bzw. wo durch gedrosselte Erosion die oberflächlich bereits gealterten Bodenschichten verschwinden und neues Ausgangsgestein in die Bodenbildung einbezogen werden kann. Diese günstigen Voraussetzungen sind in Landschaften mit noch jungen Gebirgsbildungen, besonders in solchen vulkanischen Ursprungs gegeben. In den Ebenen und Niederungen der Tropen können sich nur dort fruchtbare, mit Nährstoffreserven ausgestattete Böden bilden, wo schwach ausgewittertes Erosionsmaterial im Vorland der Gebirge oder in den Tälern der sie entwässernden Flüsse abgelagert wird.

An den inneren und dauerfeuchten tropischen Klimagürtel der Erde schließen sich nach Norden, ebenso wie nach Süden stärker saisonale Klimagebiete an, die regional allmählich in den mehr oder weniger ariden äußeren Tropengürtel übergehen. Ganz allgemein steigert sich vom inneren zum äußeren Tropengürtel parallel zum Klimawandel das Angebot an verfügbaren Pflanzennährstoffen, weil sich in der gleichen Richtung die Bodenbildungsprozesse verlangsamen und sich die herausgewitterten Salze

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
mit zunehmend trockener werdendem Klima in den oberen Schichten anreichern können. Die Nutzung des Nährstoffangebotes gestaltet sich jedoch für die Vegetation wegen einer mangelnden Kontinuität an verfügbarem Wasser zunehmend schwieriger (Hierzu: Weischet 1980).

Der amazonische Regenwald steht, wie noch zu zeigen sein wird, innerhalb eines mehr oder weniger dauerfeuchten Klimagebietes größtenteils auf spättertiären Sedimentationsflächen und alten eingeebneten Urgesteinsformationen. Geochemisch nicht verarmte Regionen sind im Amazonasgebiet nur im Andenvorland, den Überschwemmungstälern der andinen Flüsse bzw. dem Amazonas selbst und eng begrenzt auch auf den Urgebirgsschilden zu erwarten.

Ökologische Grundbedingungen Amazoniens

Biologische Forschung im tropischen Südamerika mußte sich gezwungenermaßen bis vor wenigen Jahrzehnten nahezu ausschließlich in einer beschreibenden Bestandsaufnahme der Flora und Fauna und allgemeiner autökologischer Faktoren erschöpfen. Landeseigene Forschungsstätten, wie das Museum Goeldi in Belém am unteren Amazonas, gab es schon um die Jahrhundertwende. Andere folgten später in Surinam, in dem früheren British Guayana, in Venezuela, Kolumbien und in Panama. Sie wurden und werden bis heute unterstützt und gefördert durch die Aktivitäten ausländischer Forscher und Institutionen, von denen ja auch die ersten grundlegenden Untersuchungen ausgegangen sind. In Amazonien waren dies von deutscher Seite Spix und Martius.

Die ersten entscheidenden Zusammenhänge im landschaftsökologischen Gefüge Amazoniens zeigte bereits Bluntschli (1921) auf, indem er schreibt: „Der Kreislauf des Wassers vom Meer durch die Lüfte auf die waldige Erde und vom Wald durch die Stromebene wieder zum ewigen Meer, das ist das große, das Bild Amazoniens, sein Leben und sein Wesen beherrschende Moment. In Amazonien gibt es nichts Totes und nichts Lebendiges, was nicht von ihm zeugen könnte." Bluntschli's Sicht Amazoniens wurde zum Leitbild, zum Programm der unter H. Sioli einsetzenden ersten ökologischen Forschung in Amazonien (Sioli 1954, 1968, 1983). Es war naheliegend, daß die Amazonasökologie im fließgewässerreichsten Gebiet der Erde in den Gewässern selbst ansetzte. Inzwischen wird ökologische Amazonasforschung in vielseitiger Weise mit Schwerpunkten in Brasilien und Venezuela vorgenommen (vgl. Klinge 1983).

Bei der ungeheueren Weite des Raumes setzt die oft noch sehr mangelhafte Kenntnis abiotischer und biotischer Faktoren ökologischer Forschung enge Grenzen. Das Netz der Klimadaten ist noch weitmaschig. Es mangelt vielfach an sicheren geomorphologischen, bodenkundlichen und geologischen Daten. Nur die großen und auffälligen Pflanzen und Tiere sind bisher hinreichend beschrieben worden. Sofern man ihre Namen kennt, weiß man in der Regel noch nichts von ihrer Biologie und ihren ökologischen Ansprüchen. Darüber hinaus stellen diese Formen in den hochkomplexen Ökosystemen der Wälder und Gewässer nur einen Bruchteil der wirklich vorhandenen und die Lebensgemeinschaften tragenden Arten. Bei der derzeitigen, so rasant fortschreitenden Zerstörung der Regenwälder und ihrer unzureichend geförderten Erforschung wird es in Zukunft nur noch möglich sein, Fragmente der ehemaligen Fauna zu registrieren und zu studieren; wird die Regenwaldforschung ein Torso bleiben müssen.

Erster allgemeiner ökologischer und insbesondere landschaftsökologischer Bestandsaufnahme kommt im feuchttropischen Südamerika die überaus einfache topographische und geologische Gliederung des Einzugsgebietes des Amazonas entgegen. Nach Westen, entlang der äquatorialen Ostwestachse, weitet sich das flache, die 100 m Höhenlinie kaum überschreitende Amazonasbecken nahezu spiegelbildlich nach Norden und Süden aus. Auf der östlichen Hälfte wird es eingeengt von den stark abgetragenen gondwanischen Schilden Guayanas und Brasiliens, im Westen abgeschirmt von dem weitgespannten Bogen der steil aufragenden Andenkette. Ebenso übersichtlich wie die Topographie stellt sich auch der geologische Aufbau des Einzugsgebietes des Amazonas dar (Fittkau 1974). Das Tiefland verdankt seine Entstehung einer erdgeschichtlich sehr alten tektonischen Schwächezone,

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Regenschauer über dem zentralamazonischen Wald. Wolkenhöhe ca. 2000 m.

Abb. 2: Rio Ucayalli, größter Quellfluß des Amazonas, mäandrierend im Andenvorland mit Totarmen. Im Vordergrund „Schwarzwasser" führender Zufluß.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
einem Grabenbruch, der sich quer über den Kontinent von der Amazonasmündung bis zum Golf von Guayaquil zieht. Er war schon angelegt bevor der Gondwana-Block in die einzelnen Kontinente zerfiel und hat seitdem Sedimente von den Schilden aufgenommen. Bis zum Ende des Tertiärs mündete ein Teil der Flüsse der Schilde in den Pazifik. Erst als die Andenkette sich schloß und das östliche Andenvorland vom Westen her mit Alluvionen aufgeschüttet wurde, entstand die riesige amazonische Sedimentationsniederung und mit ihr der sie zum Atlantik entwässernde Amazonas.

Die heutige zentralamazonische Ebene ist vor allem aus tertiären Sedimenten aufgebaut, die aus den präsilurischen Schilden stammten. Meist sind es stark ausgewitterte Sande und Tone. Im westlichen Teil des Gebietes ist das tertiäre Material weitgehend von quartären Alluvionen überdeckt, die aus sehr heterogenem jüngerem Gestein entstanden und noch wenig ausgewittert sind. Die Schilde selbst sind großflächig stark abgetragen. Auf dem westlichen Guayana-Schild finden sich noch Reste hoher Bergmassive. Der brasilianische Schild ist stellenweise mit mesozoischen Formationen abgedeckt. Auf beiden finden sich lokal früh mesozoische Vulkanite, Diabasdurchbrüche, auf den ausgedehnten Einebnungsflächen aber auch tertiäre und quartäre Sedimentauflagen, die an Zentralamazonien erinnern.

Die Öffnung des Amazonasbeckens zum Atlantik gewährt dem Passatwind Zugang bis zu den Anden und ermöglicht auf einer Fläche von ca. 6 Mio km^2, die im Nordwesten in das Einzugsgebiet des Orinoco und im Südwesten in das des Paraná reicht, ein mehr oder weniger dauerfeuchtes Klima, so daß sich hier das größte geschlossene tropische Regenwaldgebiet entwickeln konnte. Über dem eigentlichen amazonischen Tiefland nimmt die Höhe des Niederschlages von Südosten nach Nordwesten zu und seine saisonale Verteilung schwächt sich ab, während sie sich besonders nach Norden und nach Süden auf den Schilden erhöht. Im Zentrum des Gebietes liegt die Regenmenge bei ca. 2500 mm. Inzwischen weiß man, daß etwa die Hälfte des Wassers der Niederschläge aus der Landschaft stammt, auf die sie niedergehen (Salati 1978) (Abb. 1). Eine großflächige Degradierung der Evapotranspirationsfläche durch Vernichtung des Waldes, wie dies inzwischen vielerorts zur Anlage von Viehweiden durchgeführt wird, dürfte erhebliche Klimaveränderungen nach sich ziehen.

Die zentralamazonische Niederung oder „terra firme" ist mit immergrünem Tieflandsregenwald bedeckt. Im Westen geht er in Bergregenwälder über; auf den Schilden in halb-laubabwerfende Regenwälder, die zur Peripherie hin zunehmend von Savannen durchsetzt sind und im Süden und Südosten an den Cerrado grenzen (vgl. Seibert 1983, Klinge 1983) (Abb. 2, 4).

Der großräumige topographische Aufbau, die klare geologische Gliederung und die äquatoriale Lage mit dem mehr oder weniger saisonalen, humiden Klima gestatten eine ökologische Untergliederung des Großraums in vier geochemische Provinzen: In Zentralamazonien, in das nördliche und südliche sowie das westliche Randgebiet. Das nördliche und das südliche Randgebiet umfassen das amazonische Einzugsgebiet der Schilde. Sie sind dank ihrer vergleichbaren geologischen Ausstattung und ihrer spiegelbildlichen Lage beiderseits vom mittleren und unteren Amazonas einander ähnlich. Das westliche Randgebiet gliedert sich auf in ein breites andines Vorland, das von Sedimenten aus dem Andenraum aufgeschüttet worden ist und in die Überschwemmungstäler des Amazonas und seiner großen andinen Zuflüsse, die Zentralamazonien korridorartig durchschneiden und bis zum Atlantik reichen (Abb. 3).

Die Kriterien für diese Gliederung liefert u. a. der Chemismus, der in den jeweiligen Regionen entstehenden Fließgewässer. Er spiegelt deutlich die Verfügbarkeit von löslichen Nährsalzen, insbesondere von Metallionen der Böden wider, die sie entwässern. Es zeigt sich, daß parallel zu dem topographischen Gefälle von der Peripherie des Einzugsgebietes des Amazonas, von den Quellgebieten seiner Zuflüsse bis hin in die tertiären Niederungen Zentralamazoniens ein geochemisches Gefälle besteht und Zentralamazonien selbst ein geochemisch extrem verarmter Großraum ist. Das geochemische Gefälle ist besonders stark ausgeprägt in Richtung vom Andenvorland zum Zentrum und wird leicht erkennbar, wenn man in Zentralamazonien die Bodenfruchtbarkeit der tertiären „terra firme", mit der der Várzea, dem rezenten Schwemmland des Amazonastales, vergleicht (Fittkau 1971, Klinge 1983, Irion 1976) (Abb. 9, 10).

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

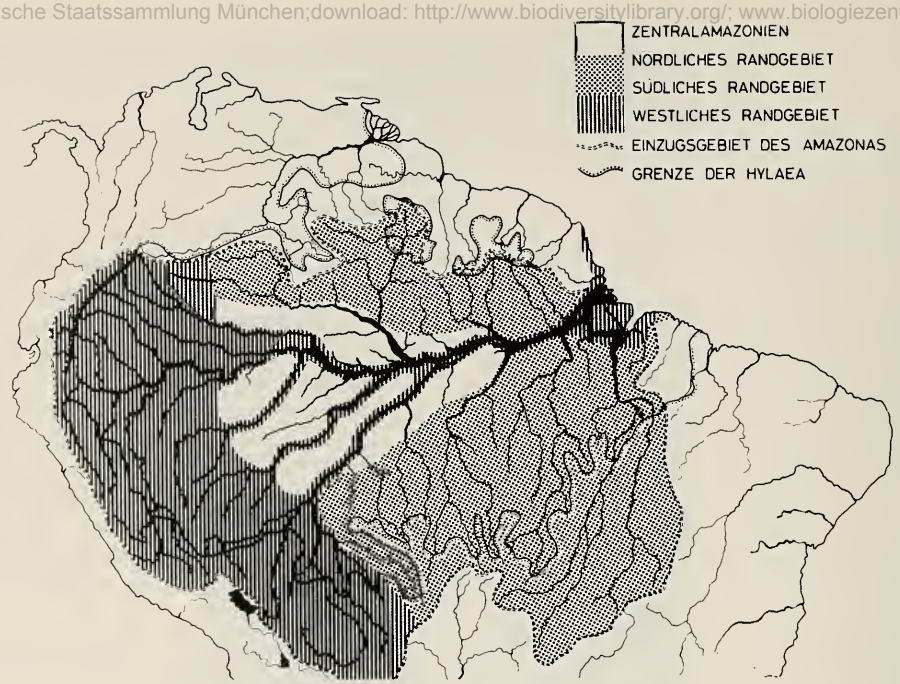

Abb. 3: Geochemische Gliederung des Amazonasgebietes (nach FITTKAU 1982).

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

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 4: Waldbedeckte „terra firme" Zentralamazoniens. Flughöhe ca. 1800 m.

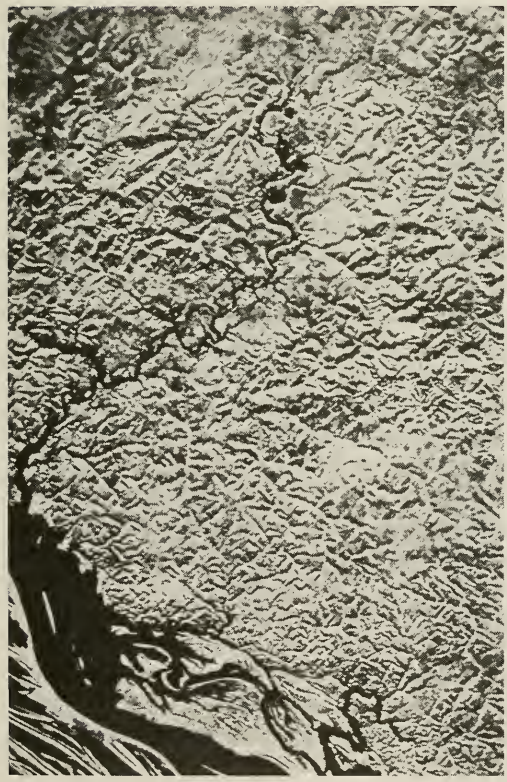

Abb. 5 und 6: Ausschnitte aus Radarkarten des brasilianischen Projeto Radam mit Gebieten Zentralamazoniens nördlich von Manaus. Links Rio Cuieiras mit seiner Einmündung in den Rio Negro, rechts ein Gebiet westlich davon.

©Zoologische Staatssammlung München; download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Bäche, die die „terra firme" Zentralamazoniens entwässern, gehören zu den elektrolytärmsten Oberflächengewässern der Erde. In der anteilmäßigen Zusammensetzung ihrer Metallionen gleichen sie weitgehend dem Regenwasser jener Region. Ihr Gesamtgehalt an Metallionen ist nicht ganz doppelt so hoch wie im Regen des Gebietes selbst (Furch 1976; Furch & Klinge 1978; Furch, Junk & Klinge 1982). Da ca. 1000 mm, und somit knapp die Hälfte des regionalen Niederschlages, verdunsten, kann man das Wasser dieser Waldbäche als auf die Hälfte konzentriertes Regenwasser ansehen und die Fließgewässer Zentralamazoniens in gewisser Weise als Regengewässer bezeichnen. Der die geochemische Provinz Zentralamazoniens auszeichnende, extrem geringe Gehalt an Kalk und der gleichzeitig sehr hohe pH-Wert (3,7–4,5) scheinen ausschlaggebende ökologische Bedeutung zu haben, wie z. B. das dortige Fehlen kalkgehäusetragender Mollusken andeutet (Fittkau 1981). Auffallend hoch pflegt der Gehalt an gelösten Huminstoffen zu sein, die das Wasser braun färben und das sogenannte Schwarzwasser entstehen lassen.

Wie die Gewässer, so sind auch die Böden Zentralamazoniens durch einen extremen Kalkmangel ausgezeichnet. Ca-Ionen können dort nur in geringen Mengen in der Streuschicht, nicht aber im Mineralboden selbst nachgewiesen werden (Klinge 1976a, 1976b). Die Böden sind hochgradig ausgereift und besitzen keine Nährstoffreserven mehr in Form von noch verwitterbarem Restgestein. Sie bestehen aus den schon erwähnten, tiefgründigen, kaolinitischen Braunlehmen oder Oxysole, stellenweise aber auch aus Bleichsandböden oder Podsole. Vermutlich hat schon das Ausgangsgestein der Böden, entstanden aus bereits im Tertiär aufgearbeiteten und ausgewitterten Sanden und Tonsedimenten, überwiegend kristalliner Herkunft, dazu beigetragen, daß Zentralamazonien zu dem wohl geochemisch ärmsten Großraum der Erde geworden ist (Abb. 5, 6).

Die Zentralamazonien einschließenden Randgebiete weisen, wie schon betont wurde, eine allgemein günstigere und insbesondere zur Peripherie bzw. zu den montanen Quellgebieten der Zuflüsse hin sich weiter verbessernde geochemische Grundsituation auf. In dem nördlichen und südlichen Randgebiet sind die chemischen Voraussetzungen der Böden und Gewässer nicht vergleichbar homogen wie in Zentralamazonien. Palaeozoische und mesozoische Sedimente, vielfach mariner Herkunft, und auch Diabase decken in einigen Gegenden die kristallinen Formationen ab und stellen nährsalzreicheres Ausgangsgestein für die Bodenbildung dar, als die sonst anstehenden Granite und Gneise. An geeigneten Stellen finden sich außerdem auf tertiären und quartären Sedimenten Böden und Gewässer, die denen Zentralamazoniens weitgehend gleichen. Die Bäche und Flüsse haben in der Regel einen höheren pH-Wert und eine höhere Leitfähigkeit als in Zentralamazonien. Braunfärbung durch Huminsäuren tritt selten auf. Die großen Fließgewässer können, z. T. jahreszeitlich bedingt, beträchtliche Schwebfracht mit sich führen und zu saisonalen Weißgewässern werden. Dort, wo geeignetes Substrat vorhanden und ausreichend Licht gegeben ist, entwickelt sich submerse Vegetation, die in Zentralamazonien fehlt. In Bächen mit dichtem Pflanzenbestand kann allerdings die chemische Analyse äußerst niedrige Leitfähigkeitswerte und extremen Kalkmangel anzeigen, weil das gesamte Nährstoffangebot von den Organismen ständig aufgenommen und gebunden wird.

Besonders günstige geochemische Bedingungen bietet das westliche Randgebiet mit seinen jungen Sedimenten im unmittelbaren Andenvorland. Sie sind aber auch weiter von dort entfernt gegeben, wo spättertiäre, z. T. marin beeinflußte Formationen anstehen. Die von den Anden kommenden Flüsse führen meist ganzjährig eine hohe Schwebstoffracht, mit der sie im Bereich ihrer Überschwemmungstäler ständig neue fruchtbare Böden aufbauen und auch wieder abtragen. Der Amazonas hat sich in die zentralamazonische tertiäre Formation ein Tal von 50 bis 100 km Breite geschnitten, in dem im jährlichen Wechsel von Hoch- und Niedrigwasser Sedimente deponiert und auch wieder erodiert werden. Die Leitfähigkeit seines Wassers sinkt dabei vom Fuß der Anden bis zum Mündungsgebiet durch die Verdünnung mit Regen und nährstoffarmen Zuflüssen auf weniger als die Hälfte. Je nach dem Grad der Versorgung mit jüngeren Sedimenten und der Qualität der bereits anstehenden, können auch im westlichen Randgebiet die geochemischen Bedingungen variieren. Im allgemeinen dürften sie aber stets günstiger ausfallen als in den übrigen Provinzen Amazoniens. So können z. B. zwischen den langgestreckten Sedimentationsfächern der weißwasserführenden, andinen Abflüsse weite Gebiete ver-

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
sumpft sein und zur Bildung von Schwarzwasser führen, wie dies auch auf den Schilden möglich ist. Der hohe Gehalt an Huminstoffen ist dort dann jedoch nicht mit extremer Elektrolytarmut wie in zentralamazonischen Gewässern gekoppelt.

Zur Struktur und Funktion amazonischer Ökosysteme

Das Großbiom Hylaea, amazonische Regenwaldlandschaft, gliedert sich in zwei eng miteinander verflochtene Systemkomplexe: die Wälder und die Fließgewässer. Beide können regional sehr unterschiedliche, vom Standort bzw. Einzugsgebiet bedingte Ökosysteme umfassen, z. B. die Hochwälder der nicht überschwemmbaren „terra firme" und die von ihnen eingeschlossenen Baumsavannen, ferner die Vielzahl der Bäche, Flüsse und Ströme unterschiedlicher Einzugsgebiete mit ihren Überschwemmungswäldern. Ein Fließgewässer steht, solange es noch klein ist, in einem engen Beziehungsgefüge zu dem ihn umgebenden Wald. Das Einzugsgebiet ist entsprechend begrenzt und seine Vegetationsdecke weitgehend homogen ausgebildet. Je größer ein Fluß wird, um so mehr löst er sich aus dem Systemkomplex Wald heraus und baut sich in seinem Überschwemmungstal ein eigenes, immer vielgestaltiger und selbständiger werdendes Ökosystem auf, das sich schließlich, wie beim Amazonas, als ein eigenes Biom auffassen läßt.

Im folgenden soll am Beispiel eines kleinen zentralamazonischen Baches und des in seinem Einzugsgebiet stehenden Hochwaldes versucht werden, einen allgemeinen Einblick in die Struktur und die Funktion beider Ökosysteme zu vermitteln. Es wurde bereits dargestellt, daß die Wälder Zentralamazoniens auf extrem nährstoffarmen, unter feuchttropischen Bedingungen ausgereiften Böden stehen und die dortigen Bäche schwach konzentriertes Regenwasser führen. Geht man von der zwingenden Annahme aus, daß solch eine eingeebnete geochemische extrem verarmte Großlandschaft zugleich eine gealterte und ausgereifte Tropenlandschaft darstellt, die nur unter äquatorialen Klimabedingungen entstehen konnte, darf man erwarten, daß die dortigen Ökosysteme besonders typisch „tropisch" geprägt sein werden, d. h. sie müssen in ihrer Struktur und Funktion von Prinzipien bestimmt werden, die nur unter derartig voll entfalteten tropischen Bedingungen wirksam sein können.

Die beiden herangezogenen Systeme, der Wald und der Bach, unterscheiden sich ganz wesentlich in ihren Strukturelementen. Im Wald dominieren die Pflanzen, im Bach die Tiere. Im Wald spielen die Tiere anteilmäßig an der Biomasse eine vergleichbar untergeordnete Rolle wie die Pflanzen im Bach. Der Wald ist ein autotrophes Ökosystem, das neben der Lichtenergie der ständigen Zufuhr von Wasser und Nährsalzen bedarf. Der Bach ist ein heterotrophes Ökosystem, in das zwar kinetische Energie des Fließwassers eingeht, das seine Funktionsenergie aber aus organischen Stoffen bezieht, die im Wald entstanden sind. In beiden Systemen nimmt eine noch nicht befriedigend überschaubare mikrobiologische Komponente aus Bakterien und wohl vor allem aus Pilzen eine entscheidende Schlüsselrolle ein. Im Wald wirkt sie mit bei der Bereitstellung von Nährsalzen für die Pflanzen, im Wasser bei der Aufbereitung der Nahrung für die Tiere (Abb. 7, 8).

Auffallendes Kennzeichen des zentralamazonischen Hochwaldes ist seine extrem große Artenvielfalt an Bäumen und baumgartigen Gewächsen bei gleichzeitig hoher Diversität, d. h. es treten keine besonders dominierenden Arten auf. Genaue Erhebungen ergaben, berechnet auf eine Fläche von 1 ha, ein vielgestaltiges Gemisch von mehr als 500 Arten Bäume, Palmen und Lianen. Es ist das Mehrfache, was man aus den Wäldern der amazonischen Randgebiete oder anderer tropischer Regionen kennt (Klinge 1973a, Klinge 1983). Die Biomasse ist dagegen nicht besonders bemerkenswert groß. Die faunistische Diversität der Bäche liegt trotz sehr geringer Biomasse ebenfalls sehr hoch. Schätzungen ergaben für einen Bachabschnitt von ca. 3 km Länge, was einer Bachfläche von etwa 1 ha entspricht, wenigstens 500 verschiedene Arten von Tieren: Reptilien, Fische, Krebse, Milben, Wurmartige und vor allem ein Heer von Insekten und Insektenlarven (Fittkau 1982).

Bei der Gegenüberstellung von Wald und Bach wird, so will es scheinen, das wesentliche ökologische Grundprinzip der feuchten Tropen deutlich: Die optimale Anpassung an den anhaltenden Mangel

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 7 und 8: Bäche der „terra firme" Zentralamazoniens. Oben Oberlauf, unten Mittellauf des Baches.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 9: Ufer des Rio Negro (Schwarzwasserfluß) dicht oberhalb von Manaus bei Niedrigwasser. Die Böschung wird von tiefgründigen Böden und tertiärem Sediment gebildet. Nährstoffarmut des Wassers und des Gesteins verhindern das Wachstum einer Ufervegetation.

Abb. 10: Ufer des Rio Madeira (Weißwasserfluß) bei Hochwasser mit Vârzeawald auf dem Uferdamm und vorgelagert schwimmende Wiesen.

©Zoologische Staatssammlung München;download; http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
an Nährstoffen für die Vegetation und von Nahrung für die Tierwelt. Diese Begrenzung ist der amazonischen Landschaft direkt bzw. indirekt vom großen Kreislauf des Wassers aufgezwungen worden, dem sich zwar nach BLUNTSCHLI, wie eingangs zitiert, „nichts Totes und nichts Lebendiges" entziehen kann, der aber gleichzeitig dennoch für Pflanzen und Tiere seit Jahrmillionen überaus günstige Umweltbedingungen geschaffen hat und erhält. Das feuchttropische Klima garantiert das Jahr über gleichmäßige Feuchtigkeit und Wärme. Die tiefgründigen Lehmböden bieten den Wurzeln der Bäume ein festes, gut durchlüftetes und hinreichend wasserspeicherndes Substrat. Boden und dichte Vegetationsdecke sorgen für einen ausgeglichenen Wasserhaushalt und eine gleichmäßige Wasserführung der Urwaldbäche, deren Wassertemperatur um 24° liegt und im Jahresgang und Tagesgang maximal um 1°C abweicht (FITTKAU 1967).

Da der Untergrund des Waldes als Lieferant für Nährstoffe ausscheidet, kann der unvermeidliche Austrag aus dem System über das Sickerwasser nur von außen her über das begrenzte Angebot aus dem Regen ergänzt werden. Da der Mangel an Licht und an Nährsalzen eine autochthone pflanzliche Produktion im Bach weitgehend ausschließt, muß die Nahrungskette sich dort auf allochthonem organischen Material aufbauen, das in den Bach fällt. Ebenso mengenmäßig festgelegt, wie das Nährstoffangebot im Regen pro Flächeneinheit im Jahresverlauf ist, ist auch die durchschnittliche Quantität an Blättern, Holz, Pollen, Früchten, Insekten und anderen Tieren, die der Bach erhält.

Mit dem Regen gehen z. B. in Zentralamazonien im Laufe eines Jahres auf einen Hektar ca. 3,6 kg Kalk, 10 kg Stickstoff und 0,28 kg Phosphat nieder (ANONYM 1972). Im gleichen Zeitraum erhält dort ein Bach, über dem sich die Baumkronen noch schließen, pro m^2 ca. 10 kg „Laubstreu" (vgl. KLINGE 1973b, 1977).

Die Kontinuität der zentralamazonischen Ökosysteme über große Zeiträume hinweg zeugt dafür, daß es fortdauernd gelingt, das allochthon angebotene Material in der erforderlichen Weise zurückzuhalten und zu nutzen. Darüber hinaus muß es dem Wald möglich sein, dem System alle lebensnotwendigen Nährstoffe zu erhalten, die bei der Remineralisierung des anfallenden, abgestorbenen Materials frei werden. Der Bach andererseits scheint es zu erreichen, daß auch die in ihm aufgewachsenen Organismen, ob lebend oder tot, nicht aus dem System verdriften und den Nahrungsketten erhalten bleiben.

Die Mechanismen, die die Ökosysteme entwickelt haben, um die Nähr- bzw. Nahrungsstoffe im „großen Wasserkreislauf" zurückzuhalten, zwingen das Bild eines biologischen Filters auf, der hier wirksam ist (FITTKAU 1970). Es ist naheliegend, die ungewöhnlich hohe Artendiversität Amazoniens mit diesem Filtermechanismus in Verbindung zu bringen und somit die große Artendichte als direkte Anpassung an den Nährstoffmangel im Wald bzw. den Nahrungsmangel im Bach zu deuten. Dafür spricht die Vorstellung, daß mit wachsender Artendichte der Filter dichter und wirksamer werden muß, weil sich jede Art von einer anderen, oft auch nur in geringer Weise in ihren physiologischen Ansprüchen und Leistungen ebenso wie in ihren tages- und jahreszeitlichen biologischen Aktivitätsphasen mit Sicherheit unterscheidet. Die Summe dieser artlichen Unterschiede dürfte die Voraussetzung für die allzeitige Funktionsfähigkeit dieses Filters, sowohl im internen Nährstoff- bzw. Nahrungskreislauf als auch gegenüber den allochthonen, von außen an das System herangetragenen Stoffen sein.

Im Artenreichtum eines Lebensraums eine Anpassung an den Mangel von Nährstoffen und Nahrung zu sehen, mag paradox erscheinen. Zwar ist es eine alte ökologische Erfahrung, daß, wenn beides im Übermaß vorhanden ist, die Artenzahl, nicht aber die Individuendichte, sehr niedrig zu sein pflegt (THIENEMANN 1918). Artenvielfalt wurde bisher meist mit Struktur- und Nischenreichtum in einem Ökosystem gleichgesetzt. Der zentralamazonische Wald und auch der Bach unterscheiden sich darin aber nicht von Wäldern und Fließgewässern geochemisch günstigerer Gebiete mit auffallend geringerer Diversität. Voraussetzung für das Nebeneinander der vielen Arten sowohl auf dem Land als auch im Wasser, scheint das zwar kontinuierlich gegebene, aber doch sehr begrenzte Angebot an Nährstoffen bzw. Nahrung zu sein, das keiner Art besondere Vorteile ermöglicht. Weitere Regelmechanismen dürften u. a. in einem sehr angespannten Räuber-Beute-Verhältnis gegeben sein, das charakteristisch für ausgereifte Ökosysteme ist (FITTKAU 1973, LOWE-MCCONNELL 1964). Pflanzenräuber sind im Sinne von JANZEN (1970) auch Pilze, Bakterien und Viren.

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 11 und 12: Eine mit ihren Blattspreiten Laubstreu sammelnde Palme Patauá *(Jessenia bataua)* auf extrem nährstoffarmen Böden Zentralamazoniens. Die Blätterkrone (oben) ragt über die übrigen Bäume hinweg. In den Blattachseln bildet sich Humus, der den Stamm umgibt. Durchmesser des Stammes ca. 80 cm.

©Zoologische Staatssammlung München; download unter www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine Reihe von Strategien zeichnen sich in den Ökosystemen ab, diesen biologischen oder ökologischen Filter wirksam zu gestalten und sparsam mit den zur Verfügung stehenden Stoffen umzugehen. Das Regenwasser, das schließlich am Boden ankommt, weist einen völlig anderen Chemismus auf, als beim Eintreffen auf dem Kronendach. Vielfältige Austauschvorgänge konnten sich auf dem Weg zum Boden im Kontakt mit den Blättern und den die Blätter teilweise bedeckenden Epiphyllen, wie Moosen, Flechten und Algen, vollziehen (Herrera et al. 1978a, 1981, Jordan et al. 1979). Man kennt auch sehr genau den Aufbau der Wurzelsysteme, von denen das Feinwurzelwerk in den oberen 15 bis maximal 30 cm konzentriert ist und direkt in die darüberliegende Streuschicht mit ihren dünnen Rohhumuslagen hineinwächst (Klinge 1973b, 1976b). Bei der Zersetzung der Streu, die sich innerhalb von sechs Wochen vollziehen kann, ist die Bodenfauna nicht direkt beteiligt. Die Pflanzen bauen in den Blättern vor dem Abwerfen alle noch verwertbaren Zellsubstanzen ab. Die verbleibenden Lignine und anderen hochmolekularen Inhaltsstoffe sind nur noch von Pilzen aufschließbar, die dann einer schwach ausgebildeten Bodenfauna zur Nahrung werden können (Stark & Jordan 1978, Herrera et al. 1977, 1978b). Die im dauerfeuchten und warmen, sauren Bodenstreubereich überaus formenreich entfalteten Mycorrhizapilze halten, wie überzeugend nachgewiesen werden konnte, den Nährstoffkreislauf vom abgeworfenen Blatt bis zu den Feinwurzeln perfekt geschlossen (vgl. hierzu Klinge 1983, dort weiterführende Literatur). Eine Reihe von Pflanzen erreichen durch ihre Wuchsform, daß sich in ihren Blattachseln „Laubstreu" ansammelt, dort verrottet und zu eigenem Nährboden wird. Es sind dies vor allem Bromelien, aber auch Palmen, Araceen, Orchideen und Farne (Abb. 11, 12). Beim Aufbau sogenannter Blumengärten (Ule 1905) schaffen Ameisen das notwendige erdige Substrat auf den Bäumen zusammen. Samen und Früchte werden sparsam ausgegeben und wie die Blätter durch eingelagerte Stoffe mechanisch oder chemisch vor Fraß geschützt. Der Artenreichtum der Fauna ist zwar groß, ihr Biomasseanteil, wie schon erwähnt, sehr gering. Große Tiere sind selten im Wald. Das Nahrungsangebot ist so unzureichend, daß sie nur in äußerst geringer Bestandsdichte oder in Gruppen nomadisierend überleben können (Fittkau 1982, Reichholf 1983). Arten- und auch individuenmäßig sind alle jene Tiergruppen, meist Insekten, reich entfaltet, denen wichtige Aufgaben im Ökosystem z. B. bei der Bestäubung der Blüten und vor allem beim Abbau des Totholzes zukommen. Die Kontrolle der Termiten und anderer Holz- und Pilzfresser übernimmt wiederum ein sehr diverses Räuberaufgebot, das von Ameisen bis zu hochspezialisierten Wirbeltieren, wie den Ameisenbären reicht.

Ähnlich wie im Wald hat sich auch im Bach mit seiner hohen Artendichte ein doppelt wirksames, ökologisches Filtersystem ausgebildet; hier allerdings zum Auffangen von allochthoner Nahrung aus dem Wald und darüber hinaus zum Zurückhalten der im System selbst produzierten Organismen. Auch dort garantiert eine Vielzahl ähnlicher Lebensformtypen verschiedener Tiergruppen, daß allgegenwärtig im Tages- und Jahresgang eine maximale Nutzung aller Resourcen gewährleistet und die fließwasserbedingten Verluste eng begrenzt bleiben.

Allochthones organisches Material, wie die Blüten, Pollen, Früchte, Samen und Tiere, die auf das Wasser fallen, kann sofort, meist von Fischen, in das System aufgenommen werden. Es ist mit den gelösten Stoffen des Regens vergleichbar, die der Wald erhält. Die zweite Komponente, die Blätter und das Holz, wird erst nach mikrobiologischem Aufschluß in Form von Pilzsporen, Hyphen und Bakterien und gelösten Salzen der Tierwelt zugänglich. Vergleichbares bezogen auf die Vegetation vollzieht sich, wie dargestellt, durch den Wald. Die organismischen Partikel werden z. T. aus dem fließenden Wasser mit feinsten Netzen, gebaut von Larven der Trichopteren oder Dipteren oder von anderen Filtereinrichtungen wieder gewonnen oder von anderen Organismen dort aufgenommen, wo sie in lenitischen Bereichen zur Sedimentation gekommen sind (Sattler 1963). Die im Bachsystem sich neu aufbauende organische Substanz akkumuliert sich wiederum in den zahlreichen räuberischen Elementen der Endglieder der Nahrungskette. Bei allen Stoffwechselvorgängen der Bakterien, Pilze und Tiere werden ständig gelöste, anorganische und organische Stoffe an das Wasser abgegeben und von der lebenden Oberfläche anderer Organismen selektiv auch wieder aufgenommen. Die engen Beziehungen, die zwischen Wald und Bach bestehen, werden sichtbar an den häufig von der Wand des Bachbettes in langen Bärten in das Wasser wachsenden, fein verzweigten Wurzelsystemen der Uferbäume. Sie schie-

©Zoologische Staatssammlung München; download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
ben sich offensichtlich in das Wasser, um dort einen Teil der beim Stoffwechsel der Tiere freiwerdenden Salze aufzunehmen. Auf der anderen Seite bilden die Wurzeln ein ausgezeichnetes Substrat, u. a. für die vielen Nahrung filtrierenden Insektenlarven, für die sich im sonst sandigen Bachbett nur noch auf Holz Fixierungsmöglichkeiten anbieten.

Erweitert sich allmählich der Bach zu einem Fluß, verringert sich rasch die Artenvielfalt und auch die Biomasse des sich wandelnden Ökosystems. Das Gewässerbett wird einförmiger. Lenitische Gewässerabschnitte, etwa vor Schwemmholz und Blätterpackungen, wo sich die mikrobiologischen Abbauvorgänge vollziehen können, verschwinden. Die Zufuhr allochthonen Materials verringert sich pro Flächeneinheit; das biologische Filter wird immer weitmaschiger.

Ähnlich wie beim Übergang vom Bach zum Fluß sinkt die Diversität der Waldvegetation sofort ab, wo der Boden nicht mehr die sonst ihm eigenen Qualitäten aufweist. Der Abfall vollzieht sich bereits dort, wo das Hochwasser der Flüsse periodisch den Boden zu naß werden läßt oder wo der Lehmboden in Podsole übergeht, die während der niederschlagsarmen Jahreszeit stark austrocknen. Auf den Podsol-Böden hat sich ein anderes Waldökosystem mit anderen Anpassungen ausgebildet, wie z. B. dikken Wurzelbeständen, mit denen die Bäume wohl nicht nur Nährstoffe, sondern auch Wasser speichern können (Klinge 1976b).

Wie schon an anderer Stelle betont wurde, verringert sich die Artenvielfalt auch in den Tieflandsregenwäldern der amazonischen Randgebiete auffällig, die auf gut durchlüfteten und gut durchfeuchteten Braunlehmböden stehen und geochemisch nicht vergleichbar so stark verarmt sind wie die Zentralamazoniens. Die Diversität scheint besonders niedrig auf Böden, gebildet auf Diabasdurchbrüchen, zu sein. Hier dominieren dann nur noch wenige Baumarten, wie z. B. die Paranuß *(Bertholletia excelsa)*. Ganz allgemein werden mit gesteigerten Nährstoffreserven im Boden die Samen und Früchte der Bäume zahlreicher, größer und auch zunehmend genießbarer für Tier und Mensch. Die Zahl der vegetabilisch sich ernährenden Tierformen nimmt sichtbar zu, mit ihr auch die ihrer Feinde. Wie im Wald vergrößert sich auch in den Bächen und Flüssen die Biomasse der Fauna. Unter den günstigen Ernährungsbedingungen hat sich seit altersher in der Peripherie des amazonischen Raumes, insbesondere im Andenvorland, auch die indianische Bevölkerung in das Biom Regenwald dauerhaft einfügen können. In Zentralamazonien war dies nur in den Tälern der aus den Randgebieten kommenden Flüsse möglich. Das zentralamazonische Hinterland war für diese Bevölkerung nur ein saisonmäßig genutztes Sammel- und Jagdgebiet.

Schlußbemerkung

Das angedeutete ökologische Beziehungsgefüge, das seit hundert Jahrmillionen in den amazonischen Wäldern und Gewässern eine hochdifferenzierte Lebensgemeinschaft erhält, mag erkennen lassen, daß eine wirtschaftliche Nutzung dieses Großraumes durch den Menschen, wie sie in jüngster Zeit zu erzwingen versucht wird, äußerst fragwürdig ist und unterbleiben sollte. Eine land- und forstwirtschaftliche Dauernutzung der dortigen Regenwaldböden muß unrentabel bleiben, weil jene nicht ausreichend oder gar keine Nährstoffe zu speichern vermögen. Ohne natürliche Waldbedeckung degenerieren die Regenwaldböden rasch, weil sich unter den feuchttropischen Bedingungen nahezu keine Humusschicht ausbildet. Der offen anstehende Mineralboden ist stark erosionsgefährdet und versandet sofort oberflächlich. Auch in forstlichen Monokulturen dürften sich dauerhaft keine ausgewogenen chemischen und bodenbiologischen Verhältnisse einstellen können. Schon jede vorhergegangene kurzfristige Entwaldung mag irreparablen Schaden an der Mikroflora und Fauna der Böden einleiten. Eine natürliche Wiederaufforstung großer Flächen muß Jahrhunderte beanspruchen und kann nur möglich sein, wenn genügend Restwälder verblieben sind.

Für eine kurzfristige Nutzung ist in jedem Fall der Preis zu hoch, den die Natur zu zahlen hat. Insbesondere in Zentralamazonien sollte jede wirtschaftliche Erschließung und Nutzung unterbleiben, die den ursprünglichen Waldbestand verändert oder vermindert. Die dort seit altersher kleinflächig von

einer sehr geringen Bevölkerung nach indianischem Vorbild durchgeführte Brandrodung erbringt meist nur eine einzige Ernte von Mandiok, Ananas und Zuckerrohr und diese erst nach zwei Jahren. Mais, Bohnen, Süßkartoffeln oder Bananen lassen sich dort überhaupt nicht anbauen. Ebenso deutet alles darauf hin, daß es unmöglich ist, längerfristig nutzbares Weideland auf abgebrannten Waldgebieten zu erhalten. Selbst die landwirtschaftliche Nutzung der zentralamazonischen Várzea, das Schwemmland des Amazonas, ist problematisch geworden, seit man weiß, daß die Várzeawälder, die den Anbauflächen weichen müssen, mit ihren Samen und Früchten den Fischen des Stromes einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung liefern.

Es hat seinen tiefen, ökologisch bedingten Grund, daß die amazonischen Wälder bis heute noch nicht vom Menschen wirklich erschlossen und in eine Kulturlandschaft umgewandelt worden sind. Und es sind auch ökologische Ursachen, die Amazonien nicht zu einem Holz-, Kakao- oder Gummiexportgebiet bisher haben werden lassen. Jede Zerstörung der natürlichen Vegetationsdecke Amazoniens vernichtet Ökosysteme, die zu den artenreichsten und am kompliziertesten strukturierten gehören, die wir kennen. Sie zieht nach sich eine irreversible Degradation der Landschaft mit vermutlich globalen Auswirkungen für eine auf den Menschen bezogene Zeitspanne. Sie bedeutet den Tod für ein noch unüberschaubares Heer von Pflanzen- und Tierarten, also die Ausrottung eines wesentlichen Teils der Schöpfung, was sich der Mensch nicht anmaßen sollte. Es kann nur zu seinem Schaden sein.

Literatur

ANONYM 1972: Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald UNGEMACH. – Amazoniana 3: 186–198

BATES, H. W. 1863: The naturalist on the River Amazons. – London, J. Murray, 394p.

BLUNTSCHLI, H. 1921: Die Amazonasniederung als harmonischer Organismus. – Geogr. Z. **27**: 49–67

BRÜNIG, E. F. & H. KLINGE 1975: Structure, functioning and productivity in humid tropical forest ecosystems in part of the neotropics. – Mitt. BFH Reinbek **109**: 87–116

CRUELS, G. 1930: A Amazônia que Eu vi – Rio de Janeiro.

— — 1942: Hyléa Amazônica – Rio de Janeiro.

FITTKAU, E. J. 1967: On the Ecology of Amazonien rain-forest streams. – Atas do Simposio sobre a Biota Amazônica 3 (Limnologia): 97–108

— — 1970: Role of the caimans in the nutrient regime of mouthlakes of Amazon affluents (an hypothesis). – Biotropica **2**: 138–142

— — 1971: Ökologische Gliederung des Amazonasgebietes auf geochemischer Grundlage. – Münster. Forsch. Geol. Paläont. **20/21**: 35–50

— — 1973: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. – Amazoniana **4**: 321–340

— — 1974: Zur ökologischen Gliederung Amazoniens I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. – Amazoniana **5**: 77–134

— — 1981: Armut in der Vielfalt. – Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. – Mitt. Zool. Ges. Braunau **3**, 329–343

— — 1982a: Der tropische Regenwald – Kulturraum und Rückzugsgebiet des Menschen. – In Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch" **2**. Band: 451–490

— — 1982b: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme – Arch. Hydrobiol. **95**: 29–45

— — & H. KLINGE 1973: On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain-forest ecosystem. – Biotropica **5**: 2–14

— — , U. IRMLER, W. JUNK, F. REISS & G. W. SCHMIDT 1975: Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies. – In: GOLLEY, F. B. & E. MEDINA (eds.), Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin: 289–311

FURCH, K. 1976: Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen. – Biogeographica **7**: 27–43

— — & H. KLINGE 1978: Towards a regional characterisation of the biogeochemistry of alkali- and alkali-earth metals in Northern South America. – Acta Cient. Venezolana **29**: 434–444

— — , W. J. JUNK & H. KLINGE 1982: Unusual chemitry of natural waters from the Amazon region. – Acta Cient. Venezolana **33**: 269–273

©Zoologische Staatssammlung München;download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
GOODLAND, R. & H. S. IRWIN 1975: Amazon jungle: Green hell to red desert? – Elsevier, Amsterdam.
HERRERA, R., T. MARINA, N. STARK & C. JORDAN 1977: Nutrient recycling by endomycorrhiza in an Amazonian rain-forest: first evidence. – Paper presented to IV. Int. Symp. Trop. ecol., Panama, 1977.
— — , R., C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA 1978a: Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. – Interciencia **3**: 223–232
— — , T. MERIDA, N. STARK & C. F. JORDAN 1978b: Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. – Naturwiss. **65**: 208–209
— – , E. F. JORDAN, E. MEDINA and H. KLINGE 1981: How human activities disturb the nutrients cycles of a tropical rainforest in Amazonia. – Ambio **10**: 109–114
HOPP, W. 1954: Amazonien, Atlantis der Zukunft. – Safari-Verl. Berlin.
IRION, G. 1976: Mineralogisch-geochemische Untersuchungen an der pelithischen Fraktion amazonischer Oberböden und Sedimente. – Biogeographica **7**: 7–25
JANZEN, D. H. 1970: Herbivores and the number of the species in tropical forests. – The Amer. Natural. **104**: 501–528
JORDAN, C. F., F. GOLLEY, J. D. HALL & J. HALL 1979: Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain-forest. – Biotropica **12**: 61–66
— — & R. HERRERA 1981: Tropical rain forest: are nutrients really critical? – Am. Naturalist **117**: 167–180
LOWE-MCCONNELL, R. H. 1967: Speciation in tropical freshwater fishes. – Biol. J: Linn. Soc. **1**: 51–75
KLINGE, H. 1973a: Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – Amazoniana **4**: 283–292
— — 1973b: Root mass estimation in lowland tropical rain forest of Central Amazonia. I.-Trop. Ecol. **14**: 29–38
— — 1976a: Nährstoffe, Wasser und Durchwurzelung von Podsolen und Latosolen unter tropischem Regenwald bei Manaus, Amazonien. – Biogeographica **7**: 45–58
— — 1976b: Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) – Vorläufige Daten – Biogeographica **7**: 59–70
— — 1977: Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in an neotropical rain-forest. – Amazoniana **6**: 193–202
— — 1983: Wälder und Waldökosysteme Amazoniens. – Spixiana, Suppl. **9**, 87–101
— — & W. A. RODRIGUES 1968: Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. I. – Amazoniana **1**: 287–302
— — & — — 1968: Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. II. – Amazoniana **1**: 303–310
— — & — — 1971: Materia organica e nutrientes na mata de terra firme perto de Manaus. – Acta Amazonica **1**: 69–72
— — & E. J. FITTKAU 1972: Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. – Mitt. dtsch. bodenk. Ges. **16**: 130–135
KOHLHEPP, G. 1983: Amazonien – Entwicklung wohin? – Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse. – Spixiana, Suppl. **9**: 179–196
REICHHOLF, J. 1983: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika. – Spixiana, Suppl. **9**: 167–178
SALATI, E., J. M. MARQUES & L. C.: B. MOLION 1978: Origem e distribucaõ das chuvas na Amazônia. – Interciencia **3**: 200–206
SANCHEZ, P. A. 1976: Properties and management of soils in the tropics. – Wiley, New York, 619 p.
SATTLER, W. 1963: Über den Körperbau, die Ökologie und Ethologie der Larve und Puppe von Macronema Pict. (Hydropsychidae). – Arch. Hydrobiol. **59**: 25–60
SIOLI, H. 1954: Betrachtungen über den Begriff der „Fruchtbarkeit" eines Gebietes anhand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. – Forsch. und Fortsch. **28**: 65–72
— — 1968: Zur Ökologie des Amazonias-Gebietes. In: FITTKAU, ILLIES, KLINGE, SCHWABE, SIOLI (eds.), Biogeography and Ecology in South America, Vol. I. – Monographiae Biologicae **18**: 137–170
— — 1983: Amazonien – Grundlagen der Ökologie des großen tropischen Waldlandes. – Wiss. Verlagsgesellsch. Stuttgart, 64 Seiten.
SEIBERT, P. 1983: Die Vegetationsgebiete des Reiseweges von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius aus heutiger Sicht. – Spixiana, Suppl. **9**: 63–80
STARK, N. & C. F. JORDAN 1978: Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. – Ecology **59**: 434–437
THIENEMANN, A. 1918: Lebensgemeinschaft und Lebensraum – Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. **17**: 282–290, 297–303

©Zoologische Staatssammlung München; download: http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
Ule, E. 1905: Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrom. – In: Karsten, G. & Schenk, H. (Hgb.) Vegetationsbilder. 3. Reihe 1: Tafel 1–6, Fischer, Jena.

Wallace, A. F. 1853: A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro with an account of the native tribes and observations on the climate, geology, and natural history of the Amazon Valley. – London, Reeve and Co., 541 pp.

Weischet, W. 1980: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Stuttgart 1977, 2. Auflage.

Went, F. W. & N. Stark 1968: The biological and mechanical role of soil fungi. – National Acad. Proc. – Sci. 60: 497–504

Anschrift des Verfassers:
Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Spixiana, Zeitschrift für Zoologie, Supplement

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 009

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

Artikel/Article: Grundlagen der Ökologie Amazoniens. - Versuch einer Zusammenschau 201-218