

Zur Ökologie von *Monochaetum meridense* und *Monochaetum bonplandii* im Nebelwald der Sierra Nevada de Santa Marta

Von

SIEGHARD WINKLER

Mit 3 Abbildungen

Resumen

En el bosque de niebla del San Lorenzo cerca de Santa Marta, a 2050 ms sobre nivel del mar, fueron medidas temperatura y humedad relativa durante 24 horas. En el mismo lapso se registraron los cambios de peso en las hojas de dos especies de *Monochaetum* (Melastomataceae), causados por la precipitación de rocío. Se analizó la anatomía de las hojas, y se le discute en relación con la estructura de su cutícula, de los factores ambientales y de las variaciones de peso. Se refiere a la formación de características epifíticas en Melastomataceae de suelo, en relación con otras especies de *Monochaetum* presentes en la región de la Sierra Nevada de Santa Marta.

Summary

In the cloud forest of San Lorenzo (2050 m) near Santa Marta temperature and relative humidity were registered for 24 hours. During this time variation of weight from leaves, caused by dew, was noted from two species of the genus *Monochaetum* (Melastomataceae). Anatomy of those leaves was analysed and discussed in relation to fine structure of cuticle, edaphic factors and differences of weight. Evolution of epiphytic characteristics on terrestrial Melastomataceae was analyzed in comparison to the other species of *Monochaetum* from Sierra Nevada.

Zusammenfassung

Im Nebelwald des San Lorenzo bei 2050 m über NN oberhalb von Santa Marta wurde eine 24stündige Meßreihe über Temperatur und rel. Luftfeuchtigkeit durchgeführt. Während desselben Zeitraumes wurden Gewichtsänderungen, die durch Taufall bedingt waren, von Blättern zweier *Monochaetum*-Arten (Melastomataceae) registriert. Es wurde der anatomische Bau der Blätter analysiert und in Zusammenhang mit dem Feinbau der Cuticula und den Standortfaktoren sowie den Gewichtsveränderungen diskutiert. Im Zusammenhang mit

den anderen im Bereich der Sierra Nevada vorkommenden *Monochaetum*-Arten wurde die Ausbildung epiphytischer Merkmale bei terrestrischen Melastomataceen besprochen.

Der Nebelwald oder „cloud forest“ bietet durch seine auf kleinstem Raum stark wechselnden Biotope einer großen Anzahl von Pflanzen Lebensraum. Im Unterholz, das sich vorwiegend am Rand von Lichtungen stark entwickelt, finden sich regelmäßig die meist strauchförmigen Melastomataceen. Diese Familie ist pantropisch verbreitet.

Melastomataceen treten in den Tropen gehäuft im tropischen Regenwald und vor allem in den kühlen Berg- bzw. Nebelwäldern auf. Die Gattung *Monochaetum* ist auf die Neotropis beschränkt. Monographisch bearbeitete GLEASON (1929) diese Gattung.

In einer früheren Arbeit (WINKLER 1964) wurde experimentell nachgewiesen, daß die Sternrüsenhaare bestimmter Melastomataceen in der Lage sind, Wasser in flüssiger Form (Nebel, Tau, Regen) aufzunehmen. Die ersten anatomisch-morphologischen Untersuchungen der Sternrüsenhaare bzw. „Kandelaberhaare“ führten die RADLKOFERSchen Schüler PFLAUM (1897), PALEZIEUX (1899) und GOTTSCHALL (1900) durch.

Es blieb die Frage offen, in welchem Maß Nebel bzw. Tau am natürlichen Standort den Pflanzen zur Verfügung stehen, was von den Blättern aufgenommen wird und ob die beiden früher untersuchten Beispiele zufälliger Art waren.

Da es unter den Melastomataceen auch Epiphyten gibt (z. B. *Monolena*, *Diolena* etc. aus der Neotropis oder *Medinilla* aus der Palaeotropis), war anzunehmen, daß die Fähigkeit der Blätter, Wasser aufzunehmen, im Zusammenhang mit dem Epiphytismus zu sehen sei.

Die Lebensfähigkeit der Epiphyten hängt in erster Linie von der Wasserversorgung bzw. Wasserspeicherung sowie der Trockenresistenz ab. Als Musterbeispiel für verschiedene Speicherungsmöglichkeiten und Aufnahme des Wassers durch die Blätter gelten die Bromeliaceen. Erst nachdem die Saugschuppen und Wasserspeichergewebe ausgebildet waren, konnten sie von der terrestrischen zur epiphytischen Lebensweise übergehen.

Im Rahmen einer viermonatigen Forschungsreise durch Kolumbien und Venezuela hatte ich die Möglichkeit, diesen Fragen am natürlichen Standort nachzugehen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Finanzierung dieser Reise. Messungen im Nebelwald boten sich durch eine Außenstation der CVM (Corporación autónoma regional de los valles del Magdalena y del Sinú) am Nordhang des San Lorenzo, oberhalb von Santa Marta. Herrn Dr. FRANKY, der von der Organisation CVM sehr entgegenkommend und hilfsbereit war, möchte ich an dieser Stelle bestens danken.

Um zu prüfen, inwieweit der Tauniederschlag für die Blätter von Melastomataceen eine Rolle spielt, führte ich am 14./15. 1. 1967 Messun-

gen am Standort im Nebelwald durch. Die abgeschnittenen Blätter von *Monochaetum meridense* und *M. bonplandii*, die dort relativ häufig vorkommen, wurden im Zeitraum von 24 Stunden jede Stunde mit einer Torsionswaage gewogen, gleichzeitig wurden Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit bestimmt.

Der Zeitpunkt für diese Messungen erwies sich als günstig, da während der Trockenzeit kaum Regenfälle zu erwarten sind, die solche Untersuchungen erschweren. Wolkenbildungen und Nebel einfall während der späten Vormittagsstunden scheinen auf die Versuchsergebnisse keinen Einfluß zu haben.

Ergebnisse

Das Standortsklima im Nebelwald des San Lorenzo bei 2050 m über NN entspricht etwa dem, was LÖTSCHERT (1959) für den Nebelwald von El Salvador festgestellt hat.

Die Temperatur (Abb. 1) steigt während der späten Vormittags- und vor allem während der Mittagsstunden stark an, wobei jedoch 18°C nicht überschritten werden. Während der Abendstunden fällt sie dagegen bis auf 9°C ab und hält sich in diesem Bereich über die Nacht ziemlich gleichmäßig bis lange nach dem Sonnenaufgang. Dies ist wohl in erster Linie durch die N-Exposition des Hanges bedingt.

Die relative Luftfeuchte (Abb. 1) lag im kolumbianischen Nebelwald allgemein höher als in Mittelamerika. Zwischen 17 und 9 Uhr sanken die Werte nicht unter 90%. Das stärkste Absinken war gegen 13 Uhr bei direkter Sonneneinstrahlung bis auf 60% zu verzeichnen.

Da der Meßpunkt am Waldrand lag, waren die Schwankungen

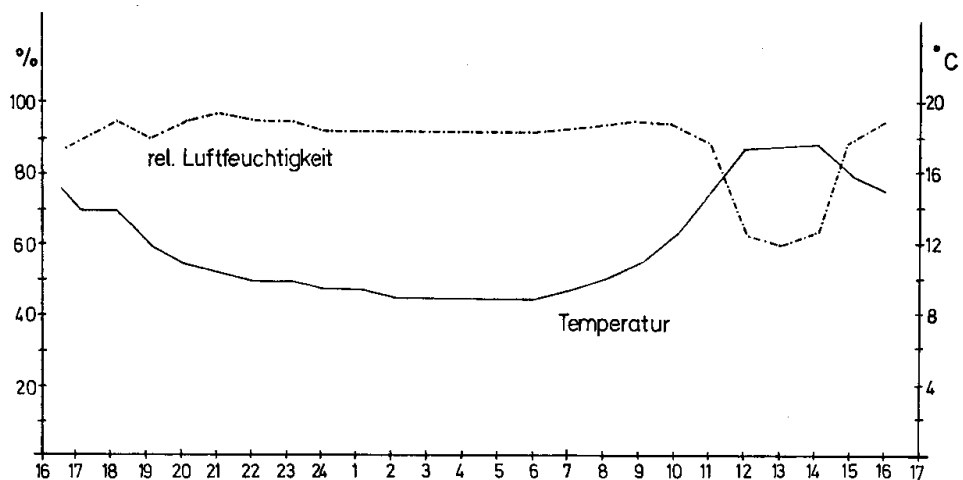


Abb. 1. Tagesgang von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit am San Lorenzo oberhalb von Santa Marta. Abszisse: Uhrzeit, Ordinate $^{\circ}\text{C}$ bzw. %.

natürlich wesentlich stärker, als dies im Waldesinnern der Fall gewesen wäre. So sind wahrscheinlich auch die Meßwerte von McLEAN (1919) aus dem tropischen Regenwald von Südbrasilien zu erklären, der an einem Tage eine gleichbleibende relative Luftfeuchte von 95 % beschrieb, oder die Angaben von FABER (1915), der bei Tjibodas in 1 m Höhe über dem Boden eine gleichbleibende Feuchtigkeit von 90 % fand.

Es ist also anzunehmen, daß die relative Luftfeuchtigkeit im Waldesinnern während der Tagesstunden kaum abfallen dürfte im Gegensatz zu dem, was LÖTSCHERT (1959) in Mittelamerika festgestellt hat.

Das Gewicht der Blätter der beiden *Monochaetum*-Arten ändert sich durch den Taufall bedingt in charakteristischer, wenn auch bei beiden Arten verschiedener Weise (Abb. 2). Während bei *Monochaetum meridense* Wasseraufnahme und -abgabe eine starke Amplitude zeigt, ist bei *Monochaetum ponplandii* die Gewichtsbeeinflussung durch den Tau sehr gering.

In beiden Fällen zeigte sich jedoch in den Abendstunden wie in den frühen Morgenstunden ab 3 Uhr eine Gewichtszunahme. Die Wasserverluste zwischen 10 und 16 Uhr lagen vor allem deshalb so hoch, weil

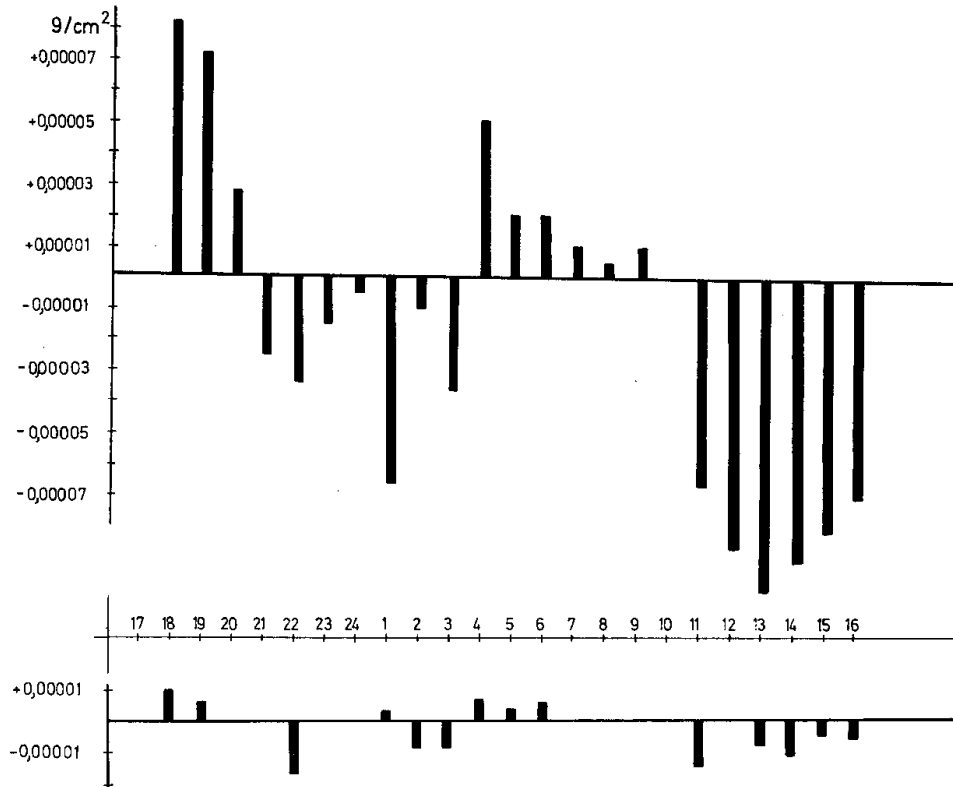


Abb. 2. Gewichtsveränderungen der Blätter durch Tau und Verdunstung von *Monochaetum meridense* (oben) und *Monochaetum bonplandii* (unten). Abszisse: Uhrzeit, Ordinate: absolute stündliche Zu- bzw. Abnahmen.

die Blätter teilweise von der Sonne direkt beschienen wurden, sofern sie nicht gerade Wolken oder Nebelschleier bedeckten.

Aus der Summe der gesamten Zu- und Abnahme geht auf jeden Fall hervor, daß der Wasserverlust größer ist als die Wasseraufnahme. Innerhalb von 24 Stunden kann während der Trockenzeit am San Lorenzo bei den beiden untersuchten Arten der Wasserverlust nicht allein vom Tauniederschlag kompensiert werden.

Es erhebt sich nun die Frage, welche Einrichtungen die Blätter besitzen, um das Wasser vom Tau aufzunehmen und zu speichern. Dazu wurden Blattquerschnitte der beiden am Standort eingesammelten Arten angefertigt.

Die erste Vermutung, daß ähnlich wie bei anderen Melastomataceen Sternrüsenhaare vorhanden sind, bestätigte sich nicht.

Alle Vertreter der Gattung *Monochaetum*, soweit sie von mir untersucht wurden, besitzen stark vergrößerte Zellen der oberseitigen Epidermis. Diese dienen offensichtlich der Wasserspeicherung. Während bei *M. meridense* die Blattoberflächen kaum sichtbar werden, finden sich bei *M. bonplandii* sehr viele verzweigte, ineinander verfilzte Haare, die mit ihren langgestreckten Basalzellen bis tief in das Mesenchym des Blattes reichen (Abb. 3).

Bei den Blattquerschnitten der beiden Arten fällt ferner auf, daß *M. bonplandii* über keine Cuticula verfügt, während *M. meridense* eine

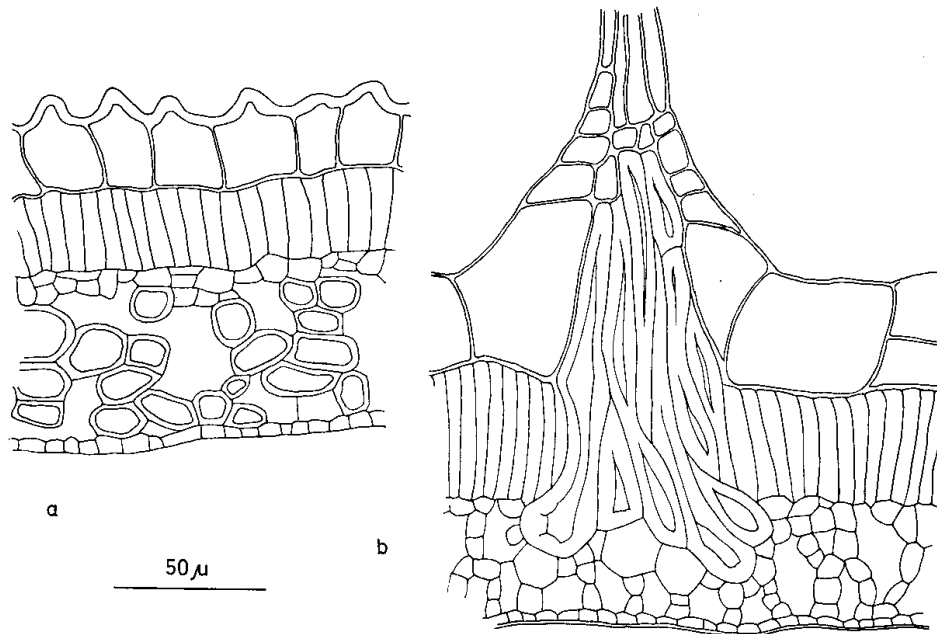


Abb. 3. Blattquerschnitte von *Monochaetum meridense* (links) und *Monochaetum bonplandii* (rechts).

sehr mächtige Cuticula zeigt. Die Epidermiszellen der Blattoberseite letztgenannter Art weisen zudem zentrale mamillöse Ausstülpungen auf.

Zur näheren Untersuchung der Cuticula wurden mit der Mazerationsmethode nach ERDTMANN (9 Teile Essigsäureanhydrit, 1 Teil konz. Schwefelsäure — vorsichtiges Erwärmen) Cuticularpräparate hergestellt. Nach Anfärben mit Sudan 3 war im Durchlichtmikroskop ein dichtes Muster von sehr kleinen, strichförmigen Vertiefungen zu sehen, die mehr oder weniger tief von der Oberfläche her in die Cuticula hineinreichten. In einzelnen Fällen kann man von sehr schmalen Poren bzw. Spalten sprechen, welche wahrscheinlich das rasche Aufsaugen des Taues und andererseits die starke Verdunstung trotz der mächtigen Cuticula erklären.

Von den anderen untersuchten Arten zeigten alle diese besondere Ausgestaltung der Cuticula wie *M. meridense*, nur die Dicke der Cuticula war jeweils verschieden.

Im Bereich der Sierra Nevada de Santa Marta wurden folgende Arten der Gattung *Monochaetum* beobachtet:

- Monochaetum bonplandii* (KUNTH) NAUD.
- „ *cinereum* GLEAS.
- „ *hartwegianum* NAUD.
- „ *meridense* (KL.) NAUD.
- cf. „ *laxifolium* GLEAS.

Diskussion

Der Tauniederschlag scheint in zwei grundsätzlich durch ihr Klima unterschiedenen Regionen eine wesentliche Rolle als Vegetationsfaktor zu spielen: einmal in den trockenen Wüsten und zum anderen in den feuchten Tropen. Aber auch aus dem gemäßigten Klimabereich zeigten die Untersuchungen von STEUBING (1955), daß der Tau ein wichtiger Standortfaktor sein kann. Pflanzen, die durch Abdeckung vor Tau geschützt waren, gediehen wesentlich schlechter als diejenigen, welche diese zusätzliche Wasserquelle ausnutzen konnten.

GEIGER (1956) definiert den Tau folgendermaßen: „Wassertröpfchen, die als Folge der direkten Kondensation aus der anliegenden klaren Luftschicht auf den durch nächtliche Ausstrahlung abgekühlten, wesentlich horizontalen Flächen ablagern.“

Die Taumengen werden mit Drosometern festgestellt, das am San Lorenzo nicht zur Verfügung stand. Doch liegen die umgerechneten Maximalwerte, die sich aus der Gewichtszunahme der Blätter ergeben, mit 0,003 mm sehr niedrig, was wahrscheinlich durch die sehr schwache Luftbewegung der am Hang abfließenden Luft bedingt ist.

Als direkten Vergleich kann man die Werte von WALTER (1960) zu den Ergebnissen von San Lorenzo heranziehen. In Ostafrika wurde bei

5° 6' südl. Breite in 916 m über NN der maximale Tauniederschlag einer Nacht mit 0,26 mm ermittelt.

JENNINGS & MONTHEIT (1954) führen 0,003 mm pro Stunde an. Der größte Tauniederschlag einer Nacht wurde bisher in der Namib mit 0,72 mm gemessen (WALTER 1936).

Die Gewichtszunahme bzw. -abnahmeunterschiede zwischen den beiden verschiedenen Melastomataceen ist allgemein dadurch erklärlich, daß die nächtliche Ausstrahlung bei den stark behaarten *M. bonplandii* wesentlich geringer ist als bei den stark behaarten *M. meridense*. STEUBING (1949) weist bei ihren Untersuchungen über die Tauwasseraufnahme höherer Pflanzen darauf hin, daß filzhaarige Blätter das Wasser zwar sehr stark festhalten können, doch daß nicht oder nur sehr langsam das Wasser an die darunter liegenden Gewebe abgegeben wird. Dieselbe Erscheinung ist auch für *M. bonplandii* anzunehmen.

Grundsätzlich darf aber die Bedeutung des Taus nicht überschätzt werden. Für die Saugschuppen der Bromeliaceen, die Saugwurzeln der Orchideen und eventuell die Blätter der epiphytischen Melastomataceen ist durchaus eine ökologische Bedeutung für die Wasserversorgung anzunehmen. Doch auch hier wohl nur zur Überbrückung kürzerer Trockenzeiten der Formen in den Regen- und Nebelwäldern, wenn man von den extrem xerophytischen *Tillandsia*-Arten der chilenischen Küstenwüsten beispielsweise absieht.

Eine direkte Wirkung des Taus für fast alle Pflanzen mag darin liegen, daß die Transpiration zumindest zeitweise herabgesetzt ist (STEPHAN 1942).

Betrachten wir die graduellen Unterschiede von *M. meridense* und *M. bonplandii* hinsichtlich der Gewichtsveränderungen im Zusammenhang mit dem Epiphytismus innerhalb der Melastomataceen, dann fällt zunächst auf, daß die epiphytischen Arten Kolumbiens (z. B. *Monolena*, *Diolena* etc.) glatte Blattoberflächen zeigen. Diese Epiphyten finden sich in großer Zahl im Departamento Chocó um Quibdo im tropischen Regenwald mit 8 000—10 000 mm Jahresniederschlag, wo sie wahrscheinlich vorwiegend Regenwasser, während der sehr kurzen Trockenzeiten vermutlich aber auch Tau aufnehmen. Behaarte Blätter, wie z. B. die palaeotropische Gattung *Medinilla*, zeigen bei den Epiphyten die Sterndrüsenhaare.

Die Frage, wie die Melastomataceen epiphytische Lebensweise erlangten, kann bei der Gattung *Monochaetum*, von der bislang keine echten Epiphyten bekannt geworden sind, zumindest teilweise beantwortet werden. Bei den am San Lorenzo untersuchten rein terrestrisch lebenden Arten sind nur die ersten Schritte zur epiphytischen Lebensweise angedeutet.

Bevor eine Art sich epiphytisch behaupten kann, müssen die entsprechenden Einrichtungen zur raschen Wasseraufnahme und -speicherung

funktionsfähig ausgebildet sein. Die Wasserspeicherung scheint bei beiden untersuchten Arten durch die vergrößerten Epidermiszellen gegeben. Der starke Gewichtsverlust der Blätter von *M. meridense* während der Mittagsstunden hat wahrscheinlich keine letalen Folgen. Denn das Speichergewebe nimmt in diesem Fall etwa $\frac{1}{4}$ des Blattvolumens ein, während der gesamte Wasserverlust nur 11% des Blattgesamtgewichtes betrug.

Die rasche Gewichtszunahme von *M. meridense* weist im Gegensatz zu *M. bonplandii* darauf hin, daß hier ein weiterer kleiner Schritt zu einer vom Boden unabhängigen Wasserversorgung getan wurde. Trotzdem steht es außer Zweifel, daß die Hauptmenge des Wassers noch durch die Wurzeln aufgenommen wird.

Auf der Südseite der Sierra Nevada de Santa Marta, oberhalb von Pueblo Bello, wurde eine sehr interessante Pflanze gefunden, die wahrscheinlich unter *Monochaetum laxifolium* GLEAS. einzuordnen ist. Eine sichere Determination konnte aus Mangel an Blüten nicht vorgenommen werden. Diese Art zeichnet sich durch stark verlängerte Internodien aus, so daß sie in der Lage ist, sich 3—6 m über Gebüsche lianenartig hinzuziehen.

Unter den Melastomataceen gibt es eine ganze Reihe von Liantypen, wobei die Wurzelkletterer wie z. B. *Clidemia epiphytica* oder *Adelobotrys fuscescens* gegenüber anderen Typen überwiegen. *Monochaetum laxifolium* repräsentiert den primitivsten Liantyp. Durch die senkrecht und sparrig von der Sproßachse abstehenden Seitenäste ist diese Spezies den Spreizklimmern zuzuweisen.

Diese spreizklimmende *Monochaetum*-Art scheint in Südamerika bislang die einzige der Gattung zu sein. In kleineren Exemplaren — wenn es sich bei der von mir gefundenen um dieselbe Art handelt — entdeckte sie H. H. SMITH bei „Las Nubes“ zum ersten Mal in der Sierra Nevada, beschrieben hat sie GLEASON (1929).

Auffällig tritt bei *M. laxifolium* der Lianenwuchs und die Ausbildung der Cuticula sowie der Blattbau von *M. meridense* zusammen. Offenbar geht der Weg zum typischen Epiphyten über das Stadium der Lianen, wie dies bei der Gattung *Monochaetum* in den ersten kleinen Schritten repräsentiert ist.

Schrifttum

- COGNIAUX, A. in DE CANDOLLE: Monographia Phanerogamarum., 7, Paris 1891.
FABER, F. C., VON: Physiologische Fragmente aus einem tropischen Urwald. — Jb. wiss. Bot., 56, 197—220, Leipzig 1915.
GEIGER, R.: Das Wasser in der Atmosphäre als Nebel und Niederschlag. — Handb. Pflanzenphys., 3, 43—63, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
GLEASON, H. A.: The genus *Monochaetum* in South America. — Amer. Bot., 16, 502—521, Lancaster 1929.
— The genus *Monochaetum* in North America. — Amer. Bot., 16, 586—594, Lancaster 1929.

- GOTTSCHALL, M.: Anatomisch-systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen aus der Tribus Micinieae. — Diss. München 1899.
- JENNINGS, E. G. & MONTHETT, J. L.: A sensitive recording dewbalance. — Quart. J. Roy. Met. Soc., **80**, 222—226, London 1954.
- LÖTSCHERT, W.: Vegetation und Standortsklima in El Salvador. — Bot. Stud., **10**, 1—87, Jena 1959.
- PALEZIEUX, P. DE: Anatomisch-systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen mit Ausschluß der Triben Microlicieen, Tibouchineen, Miconieen. — Diss. München 1897.
- PFLAUM, E.: Anatomisch-systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen aus den Triben Microlicieen und Tibouchineen. — Diss. München 1897.
- STEPHAN, J.: Zum Tauprobem. — Biol. Generalis, **17**, 204—229, Wien 1942.
- STEBUNG, L.: Beiträge zur Tauwasseraufnahme höherer Pflanzen. — Biol. Zbl., **68**, 252—259, Leipzig 1949.
- Studien über den Taufall als Vegetationsfaktor. — Ber. dt. bot. Ges., **68**, 55—70, Stuttgart 1955.
- WALTER, H.: Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). — Jb. wiss. Bot., **84**, 58—222, Leipzig 1936.
- Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Teil I. Standortlehre. — Ulmer, Stuttgart 1960.
- WINKLER, S.: Die Melastomataceae von El Salvador C. A. — Bot. Jb., **83** (4), 331—369, Stuttgart 1965.
- Entwicklung und Funktion gewisser Sterntrichome der Melastomataceen *Miconia magnifica* TRIANA und *Medinilla venosa* BLUME. — Österr. bot. Z., **111** (4), 371—392, Wien 1964.

Anschrift des Autors:

Priv.-Dozent Dr. S. WINKLER, Biologisches Institut der Universität, 74 Tübingen, Auf der Morgenstelle 1.