

Zum Endemismus in der extratropischen Zone der Südhemisphäre, speziell im Dreieck Cape Town – Natal – Namibia

Heinrich Zoller

Für eine weltweite Übersicht über verschiedene Floren und Faunen erwies es sich als nützlich, die Diversität der Organismen als Artenzahl pro Flächeneinheit zu definieren. Seit langem wird postuliert, dass die Diversität im tropischen Regenwaldgürtel zwischen 15–20° nördlicher und südlicher Breite am höchsten ist. Für die Gefäßpflanzen beträgt sie in diesem äquatorialen Gürtel meistens über 3000 Arten pro 10 000 km², in den reichsten Gebieten (Sunda-Inseln, Ostbrasilien) sogar bis gegen 10 000. Im Vergleich zur Schweiz mit zirka 3000 Arten pro 40 000 km² wäre sie in den Tropen mindestens viermal grösser, wobei auch die vertikale Dimension (Alpen) zu berücksichtigen ist, da diese die Diversität ganz wesentlich erhöht. Trägt man die Diversität längs eines Meridians als Kurve auf, so sinkt diese polwärts und strebt im Bereich der arktischen bzw. antarktischen Eiskalotten praktisch gegen Null. Der Verlauf der Kurve ist jedoch nicht regelmässig, da die Diversität in den subtropischen und temperierten Wüsten vielerorts auf weniger als 100 zurückgeht, dagegen in den wechselfeuchten Gebieten und Gebirgen mittlerer Breite bis gegen 2000 ansteigen kann wie z. B. im Mittelmeergebiet oder in Kalifornien. In der warm temperierten Südhemisphäre erreicht die Diversität in Südafrika (5000 bis gegen 10 000) und in Südwestaustralien (bis gegen 5000) auf eng begrenztem Raum Rekordhöhen, die durchaus mit den reichsten Gegenden der Tropen vergleichbar sind. Beide Gebiete zeichnen sich durch ein kleinräumiges Nebeneinander humider und arider Klimate aus, dessen zahlreiche und divergente ökologische Nischen von Sippen mit starker adaptiver Radiation besetzt werden konnten, woraus eine ungewohnt hohe Diversität resultierte. Die grossen floristischen Unterschiede, aber auch einige frappante Gemeinsamkeiten zwischen Südamerika, Südafrika und Australien können mit der Kontinentaldrift in Zusammenhang gebracht werden. Durch diese hat sich seit 300 Millionen Jahren das Verhältnis zwischen Land und Wasser in der Südhemisphäre immer mehr zugunsten der Ozeane verschoben. Deshalb weisen alle drei Kontinente und Inseln wie Madagaskar, Ozeanien oder Neuseeland äusserst charakteristische Florenspektren auf, und es gibt unabhängige Parallelentwicklungen und erstaunliche Konvergenzen, die durch Langzeitisolation verständlich werden. Aus dieser Langzeit-Isolation erklärt sich auch die hohe Zahl von endemischen Arten, Gattungen und sogar Familien, die nur in einem dieser Gebiete vorkommen. Das Ziel der vorliegenden Studie ist es, die zeitliche Entstehung und die räumliche

Adresse des Autors:

Prof. Heinrich Zoller
Claragraben 31
4058 Basel / Schweiz
heinrich.zoller@bluewin.ch

Der Autor hatte auf einigen mehrwöchigen oder mehrmonatigen Reisen durch ganz Australien, Tasmanien und Neuseeland (1981), durch Argentinien (1983), durch Madagaskar (1997) und als Teilnehmer der Exkursion der BBG nach Südafrika im Herbst 2003 Gelegenheit, einen umfassenden Gesamtüberblick zu gewinnen. Auf der langen Busfahrt von Hilltop Hluhluwe nach Durban am 14. Oktober 2003 hat er in einer 45-minütigen Vorlesung seine Beobachtungen und Gedanken aus dem Stegreif zusammengefasst. Dieser Vortrag fand bei den Teilnehmern grossen Anklang, so dass beschlossen wurde, die Übersicht samt etwa 80 fotografischen Illustrationen dem Exkursionsbericht voranzustellen. Später entstand die Idee, diesen Vortrag auch in einer etwas gekürzten, aber wissenschaftlich überarbeiteten Fassung in der BAUHINIA zu veröffentlichen, um ihn einem weiteren Kreis von Interessenten zugänglich zu machen. Dazu war es nötig, die Anzahl Fotos auf 19 zu reduzieren und die Tabellen über die endemischen Familien bzw. Gattungen wegzulassen. Wer sich dafür interessiert, hat jederzeit die Möglichkeit, die Tabellen im Exkursionsbericht

Verteilung der südhemisphärischen Endemiten zusammenfassend darzustellen und mit Beispielen aus Argentinien, Südafrika und Namibia, Madagaskar, Australien, Tasmanien und Neuseeland zu illustrieren.

Zum Begriff des Endemismus

Als Endemiten werden Organismen oder Organismengruppen bezeichnet, deren Verbreitung lokal auf ein ganz bestimmtes, mehr oder weniger eng begrenztes Gebiet beschränkt ist. Von einem geringen oder hohen Endemismus wird gesprochen, je nachdem ob in einem bestimmten Gebiet nur wenige oder aber sehr viele Endemiten vorkommen. Die Umgebung von Cape Town beispielsweise zeichnet sich durch einen extrem hohen Endemismus aus. Endemismus kann auf verschiedenem systematischem Niveau betrachtet werden (Art-, Gattungs- und Familienendemismus). In der Regel nimmt die Arealgrösse endemischer Sippen mit ansteigendem systematischem Niveau (Art – Gattung – Familie) zu.

Für die Beurteilung von Endemiten spielt jedoch nicht nur die Arealgrösse eine Rolle. Offensichtlich bestehen zwischen der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, dem Evolutionsverlauf und dem Grad des Endemismus deutliche Zusammenhänge, d. h. Endemiten sind immer auch im zeitlichen Kontext zu sehen. So gibt es sehr alte und äusserst isolierte, regressive Archäoendemiten, deren Phylogenie erdgeschichtlich bis weit vor den Beginn der Kreidezeit zurückverfolgt werden kann (vor > 130 Mio. Jahren). Gute Beispiele für archaische Endemiten sind *Ginkgo biloba* (China), *Welwitschia mirabilis* (Südwestafrika) oder *Sequoiadendron giganteum* (Kalifornien). Solchen systematisch isolierten Organismen stehen progressive Endemiten Schwärme innerhalb von Gattungen oder Familien gegenüber, in den Alpen z. B. viele *Saxifraga*-, *Primula*- oder *Gentiana*-Arten, deren Entstehung nicht weiter zurück reicht als bis ins Altpleistozän / Jungpliozän (< 3 Mio. Jahre vor heute) und die deshalb Neoendemiten genannt werden. Vergleichsweise höher ist das Alter einiger Alpenendemiten, die zu isolierteren Gattungen gehören, z. B. *Wulfenia carinthiaca*, *Physoplexis comosa* oder *Berardia subacaulis*. Ihre Entstehung reicht bis ins Jungtertiär zurück, d. h. ihr Alter erreicht mindestens 5–10 Mio. Jahre. Im Gegensatz zu den Neoendemiten werden sie als Paläoendemiten bezeichnet, sind aber ganz wesentlich jünger als die Archäoendemiten, deren Ursprung bis ins Mesophytikum zurückreicht.

Ursachen des Endemismus

Als wichtigste Ursachen, die zur Herausbildung von endemischen Organismen und Organismengruppen geführt haben, sind zu nennen: (1) Zerfall und Verschiebung der Kontinente (Abb. 1), (2) Gebirgsbildung und Austrocknung, (3) stammesgeschichtliche Höherentwicklung und Spezialisierung (Abb. 2) sowie (4) genetische Konstitution der Sippen.

und sämtliche Fotos auf der zugehörigen CD zu konsultieren*. Der Verfasser hat sich bemüht, die Nomenklatur so weit als möglich dem neuesten Stand anzugleichen. Nicht nur viele Artnamen haben geändert, sondern auch Familien und Ordnungen wurden neu konzipiert, aufgegeben, stärker aufgegliedert (z. B. die Liliaceae) oder auch vereinigt (z. B. Hypericaceae und Clusiaceae), und ferner wurden die Suffixe der höheren systematischen Rangstufen fast durchgehend gewechselt. Diese Veränderungen sind zwar wissenschaftlich notwendig, erschweren aber zurzeit vielen interessierten Lesern das Verständnis erheblich. Ungeachtet all dieser Fortschritte, die zum grössten Teil mit den neuen Erkenntnissen der molekularen Systematik zusammenhängen, wurde aus pragmatischen Gründen in einigen Fällen am Althergebrachten festgehalten: Die Taxodiaceae und die Hypericaceae wurden als eigene Familie betrachtet, die Epacridaceae nicht mit den Ericaceae vereinigt und die Liliaceae in der Umgrenzung von CRONQUIST (1981) belassen. Eine grosse Erleichterung bei der Ausarbeitung des Textes brachte die Videokassette, auf der Dr. F. Haerdi den ganzen Vortrag aufgenommen hatte, wofür ich ihm an dieser Stelle bestens danke.

* Alle 80 Fotos und die Tabellen stehen als PDF-Dateien unter folgender Adresse zur Verfügung: <http://pages.unibas.ch/botges/bauhinia/19.htm>
Dr. Heinz Schneider sei bestens gedankt für die Bearbeitung des digitalen Bildmaterials und die Gestaltung des PDF-Dokumentes.

Zerfall der Kontinente

Während des geologischen Altertums (Paläophytikum, Paläozoikum, bis vor 200 Mio. Jahre vor heute) existierte eine einheitliche Kontinentalmasse, die Pangäa. Später öffnete sich ein quer verlaufender Meeresgürtel, die Tethys, durch welchen die Pangäa in zwei Teile aufgespaltet wurde, die Laurasia im Norden und die Gondwana im Süden, ein Zustand der mindestens bis vor 140 Mio. Jahre angedauert hat. Dann begann die Gondwana auseinander zu driften. Zuerst lösten sich Indien und Australien aus dem Verband, wobei aber zu bemerken ist, dass Australien und Neuseeland noch bis in das frühe Neophytikum (mindestens bis vor 60 Mio. Jahre) via Antarktis mit Südamerika verbunden waren. Etwas früher hatte sich Afrika von Südamerika und Madagaskar von Afrika losgelöst. Erst viel später, im Pliozän und Altpleistozän haben sich Eurasien und Nordamerika voneinander getrennt. Deshalb zeichnen sich in der extratropischen Zone der Südhemisphäre alle Kontinente und grösseren Inseln durch viele endemische Gattungen oder Familien aus. Wichtig ist auch, dass Nord- und Südamerika erst sehr spät während der alpiden Gebirgsbildung zusammengeschweisst worden sind.

Gebirgsbildung und Austrocknung

Gebirgsbildungen gab es bereits im Paläophytikum, die kaledonische im Silur und die variskische im Karbon, ferner gab es Perioden hoher Aridität im Perm und eine Eiszeit (Australien, Südafrika) im Unterperm. In welchem Masse diese paläophytischen Phänomene die Bildung von Endemiten begünstigt haben, lässt sich an Hand von Fossilien nicht genauer nachvollziehen, jedenfalls dürften die klimatischen Verhältnisse im Perm wesentlich am Aussterben der baumförmigen Schachtelhalme, Bärlappe, mancher Farne und der Samenfarne beteiligt gewesen sein. Für den heutigen, extratropischen Endemismus sind zweifellos die bereits in der jüngeren Kreidezeit einsetzende und bis ins Pleistozän dauernde, junge, alpidische Gebirgsbildung und die während des ganzen Neophytikums bis heute zunehmende Austrocknung der Kontinente als wesentliche Ursachen anzusehen. Dagegen dürfte die lange, seit der Kreidezeit ungestörte Entwicklung hoch organisierter Ökosysteme für die besonders hohe Diversifikation in den Tropen verantwortlich sein.

Stammesgeschichtliche Höherentwicklung und Spezialisierung

Ein entscheidender Schritt in der Phylogenie der Pflanzen war die Entstehung der ältesten Landpflanzen im Obersilur, vor ca. 400 Mio. Jahren (Abb. 2) Diese waren noch nicht in Stängel, Blätter und Wurzeln gegliedert, sondern bestanden aus lauter gleichartigen Achsenteilen, den so genannten Telomen (Urfarne, Gabelblattgewächse, Psilophytopsida, Psilotopsida). Im Mittel- bis Oberdevon, vor ca. 350–300 Mio. Jahren, bildeten sich die drei Hauptgruppen der Farnpflanzen (Pteridophytina) heraus, die Bärlappe (Lycopodiopsida), die Schachtelhalme (Equisetop-

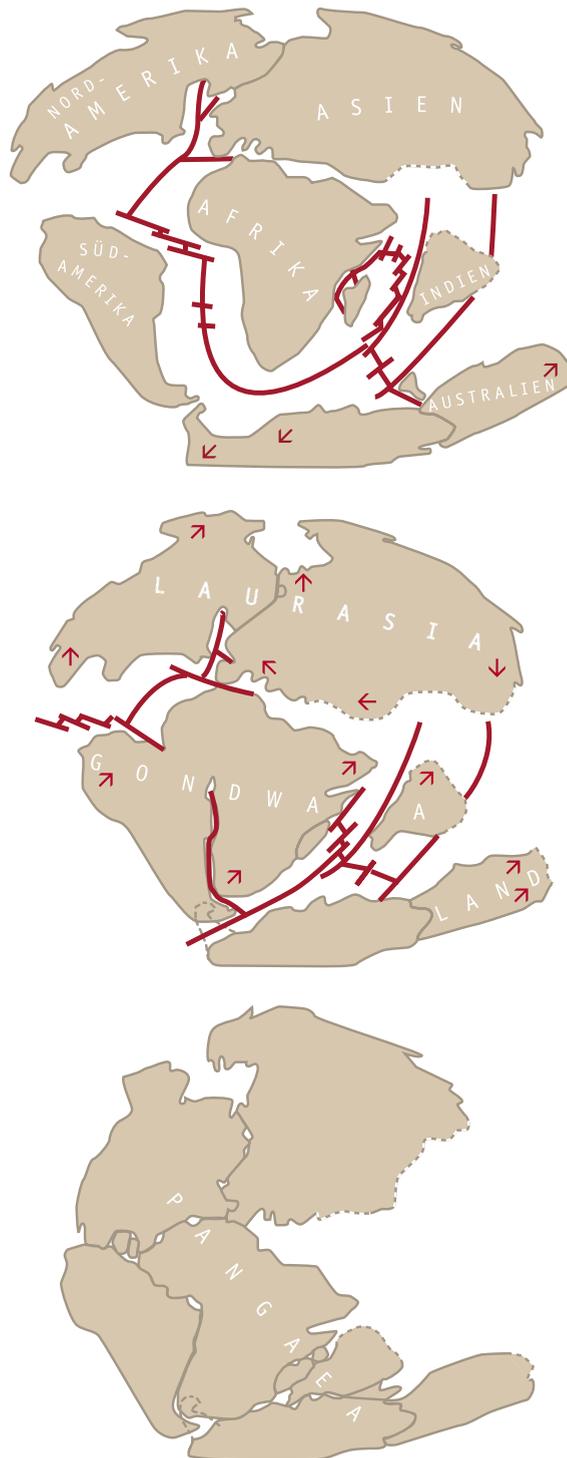


Abb. 1: Drei Stadien der Kontinentalverschiebung

oben: vor 65 Mio. Jahren
 mitte: vor 135 Mio. Jahren
 unten: vor 200 Mio. Jahren
 punktiert: Küstenverlauf unklar
 rote Linien: Rücken, Subduktionszonen, Verwerfungen

Quelle: Meyers Grosses Universallexikon in 15 Bänden (1983): Bd. 8

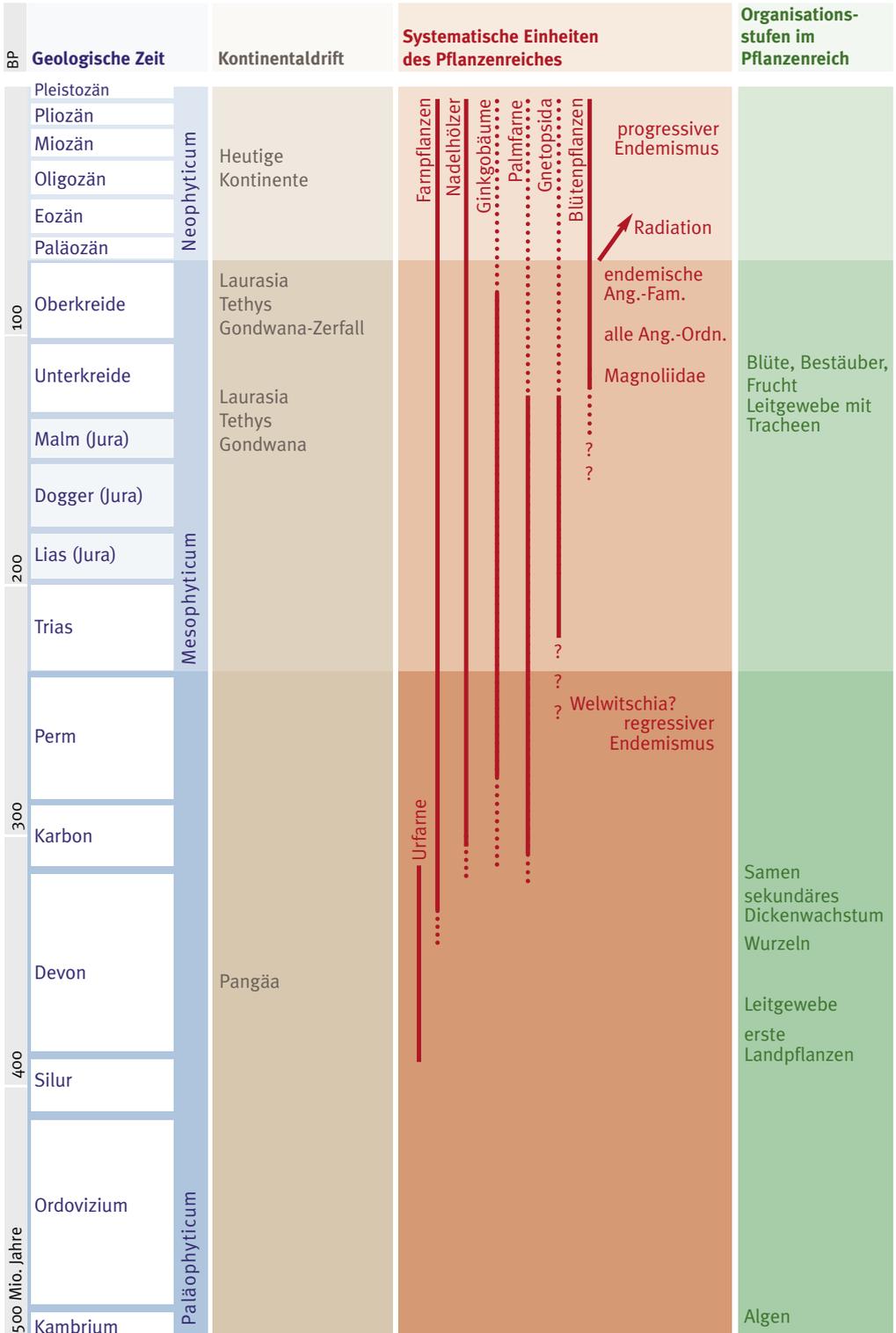


Abb. 2: Erdgeschichtliche Zeittafel und Evolution der Kormophyten

sida) und die eigentlichen Farne (Pteridopsida), alle mit Stängel, Blättern und Wurzeln und spätestens im Unterkarbon mit sekundärem Dickenwachstum. Im späten Devon entstanden die ersten Vorläufer («Progymnospermae») der Samenpflanzen (Spermatophytina), aus denen sich einerseits die Coniferopsida und andererseits die Cycadopsida und ferner die Ginkgopsida entwickelten. Im Karbon herrschten unter den Coniferopsida die Cordaitidae, die später von den eigentlichen Nadelhölzern (Pinidae) abgelöst wurden, unter den Cycadopsida die Samenfarne, (Lyginopteridae), die den späteren Palmfarnen (Cycadidae) vorausgegangen sind. Während der Trias und dem Jura blieben die Nacktsamer («Gymnospermae») ohne weitere Konkurrenz. Neben den Nadelhölzern (Coniferopsida – Pinidae) und den Ginkgo-Gewächsen (Ginkgopsida) herrschten die Palmfarne (Cycadopsida – Cycadidae) und die Bennettiteen (Cycadopsida – Bennettitidae) vor. Erst in der Unterkreide hatten die ersten Bedecktsamer (Magnoliopsida, «Angiospermen») Blütenhülle, Frucht und enge Blüten-Bestäuber-Beziehungen erworben, und ihr Leitgewebe zeichnet sich durch echte Gefässe (Tracheen) aus. Bereits in der Oberkreide hatten sich die wichtigsten Ordnungen der Bedecktsamer herausgebildet. Somit gehören die meisten Archäoendemiten zu den Farnpflanzen und Nacktsamern oder den ursprünglichsten Bedecktsamern (Magnoliidae).

Genetische Konstitution

Die Kontinuität der Evolution von Generation zu Generation, über hunderte von Millionen Jahren, wird durch die Weitergabe von sexuellen und vegetativen Keimzellen und den darin enthaltenen Erbanlagen gewährleistet. Durch mutative Veränderung und Rekombination entstehen verschiedene Individuen und die genetische Variabilität der Fortpflanzungsgemeinschaften. Unter dem Einfluss von adaptiver Selektion und Isolation differenzieren sich die Arten. Beide Vorgänge sind wesentlich an der Bildung von Endemiten beteiligt. Selektion und Zufallsprozesse führen zur Differenzierung neuer Sippen, ohne dass weniger angepasste Sippen rasch verschwinden müssen. Geographische und ökologische Isolation sichern neue Sippen gegen hybridogene «Einschmelzung» und bedingen ganz wesentlich die stammesgeschichtliche Divergenz und Diversifikation. Im Laufe der Evolution durchliefen die Stämme des Pflanzenreiches eine Phase der adaptiven Radiation, in der sie durch Anpassung an die verschiedensten ökologischen Bedingungen in vielfältiger Weise aufgefächert wurden (Kladogenese): So erreichten die ursprünglichsten Farnpflanzen, die Urfarne im Devon, die drei Hauptgruppen der Farnpflanzen, die Bärlappe, Schachtelhalme und die eigentlichen Farne im Karbon, die Nacktsamer von der Trias bis in die Kreide und die Bedecktsamer im Neophytikum ihre grösste Diversität. Die zunehmende Diversität einer bestimmten Pflanzengruppe erfährt nach einem Höhepunkt einen Stillstand (Stasigenese) oder eine starke Reduktion, die zum Aussterben ganzer Verwandtschaftskreise führen kann.

Endemismus der Gabelblattgewächse (Psilotopsida) in der Südhemisphäre

Tmesipteris, ein alter Reliktendemit in der Australis

Die Verbreitung der Gattung *Tmesipteris* mit höchstens 10 meist epiphytischen Arten (*PDF Bild 1) reicht von den tropischen Regenwäldern Nordaustraliens und Ozeaniens (vereinzelt auch auf den Philippinen) bis in die gemäßigten Regenwälder Neuseelands. Mit der Gattung *Psilotum* (nur 2 Arten) wird sie in der Familie der Psilotaceae vereinigt, die beiden Gattungen bilden zusammen die Klasse der Psilotopsida. Obwohl bisher von beiden Gattungen noch keine Fossilien gefunden worden sind, dürften ihre Wurzeln sehr weit, vielleicht bis in die Zeit der Pangäa zurück reichen. Darauf weist vor allem das sehr zerstückelte, weltweite Areal der Gattung *Psilotum* hin. So kommt *Psilotum* nördlich des Äquators in den südöstlichen USA, in Südspanien, in Korea und in Japan, und in der Südhemisphäre im südlichen Afrika, im australischen Queensland und auf der Nordinsel von Neuseeland (PDF Bild 2) vor. Früher wurden die Gabelblattgewächse (Psilotopsida) oft mit den ältesten Landpflanzen, den obersilurisch-devonischen Urfarnen (Psilophytopsida) in Beziehung gebracht und wurden als deren Nachläufer angesehen. Da aber Fossilien fehlen, konnte trotz frappanten Ähnlichkeiten bisher ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen den Urfarnen und Gabelblattgewächsen nicht nachgewiesen werden. Wegen gewisser Ähnlichkeiten mit den Bärlappen (seitliche Stellung der Sporangien in der Achsel von Schuppenblättern) und mit den Farnen (Gestalt der Sporen) sowie Anklängen an die Farnordnungen der Schizaeales und Gleicheniales wurde die Idee einer Abstammung der Gabelblattgewächse von den Urfarnen (Psilophytopsida) verworfen.

* Alle 80 Fotos und die Tabellen stehen als PDF-Dateien auf folgender Adresse zur Verfügung: <http://pages.unibas.ch/botges/bauhinia/19.htm>

Endemismus der Farnpflanzen (Pteridophytina) in der extratropischen Südhemisphäre

Phylloglossum, ein alter, endemischer Relikt-Bärlapp in der Australis

Zweifellos wurden die Schachtelhalme, Bärlappe und Farne durch die trockenen Klimabedingungen im Perm stark in Mitleidenschaft gezogen, am stärksten die Schachtelhalme, von denen lediglich eine einzige Gattung, *Equisetum* mit nur 15 krautigen Arten, übrig geblieben ist, die vorwiegend in der Nordhemisphäre verbreitet sind. Ebenso sind am Übergang vom Karbon zum Perm sämtliche baumförmigen Bärlappe verschwunden. Immerhin leben heute noch drei Familien: die Isoëtaceae, Lycopodiaceae und Selaginellaceae, letztere mit gegen 700 Arten, von denen die meisten in tropischen Regenwäldern vorkommen, einige aber bis in die Arktis (*Selaginella selaginoides*) und bis in gemässigte, semiaride oder aride Gebiete vorstossen (*S. rupestris* oder *S. lepidophylla* aus Zentralamerika, die bekannte Auferstehungsblume). Das zu den Lycopodiaceae gehörige

Phylloglossum ist eine monotypische Gattung. Ihre einzige Art, *Phylloglossum drummondii* gedeiht in den Feuchtwäldern Australiens und Neuseelands (PDF Bild 3). Es handelt sich um einen Winzling, der dem Substrat dicht aufliegt und höchstens 5–10 cm weit kriecht, und dessen Morphologie höchst abgeleitet erscheint. Die unterirdischen Knollen erneuern sich durch Bildung von Seitenachsen, an deren Ende neue Knollen gebildet werden, aus denen dann ein Tochterspross auswächst, ein Verhalten, das z. B. auch bei Orchideen auftritt.

Endemische Farne der extratropischen Südhemisphäre

Von den drei Gruppen der Farnpflanzen sind die eigentlichen Farne (Pteridopsida) heute weitaus am stärksten diversifiziert. Auf der Rangstufe der Familien übertreffen die Farne mit 33 die Bärlappe (Lycopodiopsida) mit nur 3 Familien weltweit um mehr als das Zehnfache und auch die Nadelhölzer (Pinidae) mit 9 Familien um mehr als das Dreieinhalbfache. Betrachtet man den Grad der heutigen Diversifikation auf dem Niveau der Arten, so ergibt sich, dass die Pteridopsida mit weltweit 6000–8000 Arten eine mehr als sechsmal höhere Anzahl aufweisen als die Lycopodiopsida (gegen 900) und eine mehr als zehnmals grössere als die Pinidae (ca. 550). Allerdings weichen die geschätzten Artenzahlen je nach Autor beträchtlich voneinander ab. Gleichwohl wird klar, dass mindestens die grösseren Farnfamilien ihre Fähigkeit zur adaptiven Radiation bis ins Neophytikum beibehalten haben. Dabei ist allerdings zu betonen, dass das Mannigfaltigkeitszentrum der Farne in den Tropen liegt; doch reichen manche Gattungen bis in Trockengebiete oder bis in die Arktis, so z. B. die Gattung Streifenfarne (*Asplenium*), die mit ihren 700 Arten ausgehend von den tropisch-subtropischen Regenwäldern mit wenigen Arten sogar die polare resp. alpine Waldgrenze überschreitet, und eine nicht geringe Zahl von Arten sehr ungünstige Felsstandorte (Serpentin) besiedelt. Die Konzentration der Artenvielfalt der Farne in den Tropen zeigt sich auch in der geringen Zahl extratropischer Gattungsendemismen. Während in der Nordhemisphäre nur eine einzige holarktische Gattung (*Phegopteris*) mit 3 Arten, von denen 2 weitverbreitet sind, ausschliesslich nördlich des 30. Breitengrades vorkommt, gibt es in der Südhemisphäre südlich des 15. Breitengrades immerhin 13 endemische Gattungen, von denen 4 auf Neuseeland beschränkt sind (*PDF Tabelle 1). Besonders eindrücklich ist *Cardiomanes reniformis* in den gemässigten Regenwäldern der Westseite der Südinsel oder auf Lavagestein der Rangitoto-Insel bei Auckland (Abb. 3, PDF Bild 4). Die vorwiegend tropischen Baumfarnfamilien (Cyatheaceae und Dicksoniaceae) stossen auf der Südhemisphäre mindestens 10 bis 15 Grad weiter in die temperate Zone vor als nördlich des Äquators. Auf der Südinsel von Neuseeland tritt *Alsophila smithii* sogar als Pionier auf älteren Teilen von Gletschervorfeldern auf (PDF Bild 5). Während sich der Endemismus in der Australis, in Südafrika und auf dem südamerikanischen Kontinent nur auf Artniveau bewegt, gibt es



Abb. 3: *Cardiomanes reniformis*, endemischer Farn in Neuseeland, aus der Familie Hymenophyllaceae (PDF Bild 4)

* Alle 80 Fotos und die Tabellen stehen als PDF-Dateien auf folgender Adresse zur Verfügung: <http://pages.unibas.ch/botges/bauhinia/19.htm>

auf den Juan-Fernandez-Inseln westlich Südamerika innerhalb der Dicksoniaceae einen extratropischen Gattungsendemismus, der als sehr alt zu bezeichnen ist, da die Familie sich mindestens bis in den Jura, d. h. bis in das mittlere Mesozoikum zurückverfolgen lässt. In Feuchtwäldern, z. B. im Knysna Reservat bei George und in den Drakensbergen um Giant Castle gedeiht die in Südafrika endemische Baumfarnart *Cyathea dregei* (PDF Bild 6).

Endemismus der Palmfarne (Cycadidae) in der Südhemisphäre

Während eine Anzahl der heutigen Farnfamilien bereits im Karbon durch Fossilien nachgewiesen sind, reichen solche der Palmfarne nur bis in die Trias zurück. Jedoch haben die Palmfarne im Gegensatz zu den eigentlichen Farnen die Fähigkeit zur adaptiven Radiation weitgehend verloren, d. h. es handelt sich vorwiegend um archaische Reliktendemiten, die sich seit langem in der Stasigenese befinden und oft als lebende Fossilien bezeichnet werden. Aus Abb. 4 und PDF Tabelle 2 wird das ehemals weltweite, heute jedoch sehr zerstückelte Areal der Palmfarne gut ersichtlich. Die grösste Verbreitung erreichen die Zamiaceae mit 5 endemischen Gattungen in der neuen Welt, die hauptsächlich in der Nordhemisphäre vorkommen, einer Gattung in Südafrika und 2 in Australien. Die in Südafrika endemischen *Encephalartus*-Arten haben alle einen aufrechten Stamm, der bis gegen 4 m hoch werden kann, und parallelnervige Blätter, während bei der in Südafrika ebenfalls endemischen Gattung *Stangeria* die Zapfen sich unmittelbar über dem Boden entwickeln und die Blattnerven fiederig verzweigt sind (Abb. 5, PDF Bild 7). Von der grössten Art, *Encephalartus woodii* leben heute nur noch wenige männliche Exemplare, die in den botanischen Gärten durch Stecklinge von Seitentrieben vegetativ vermehrt werden (Abb. 6, PDF Bild 8). Eine besonders eindruckliche Art ist die in der zentralaustralischen Wüste lebende *Macrozamia macdonellii*, ein stattlicher palmartiger Baum mit riesengrossen weiblichen Zapfen und Samen, die bis 5 cm lang werden können (PDF Bilder 9–10). Oft sind solche reliktschen Archäoendemiten in sehr differenzierter Weise an die besonderen Bedingungen, in denen ihre Restpopulationen überleben, angepasst. So auch *M. macdonellii*, die unter äusserst nährstoffarmen Verhältnissen gedeiht und in ihren über die Bodenoberfläche aufsteigenden Seitenwurzeln eine Stickstoff fixierende Cyanobakterie als Symbionten beherbergt.

Im Gegensatz zu den Zamiaceae sind die Cycadaceae mit nur einer Gattung und 20 Arten ausschliesslich in der Alten Welt verbreitet, interessanterweise auch in Madagaskar. Obwohl sich diese Insel relativ spät vom afrikanischen Kontinent gelöst hat, fehlen die Cycadaceae heute in Südafrika. Es scheint deshalb wahrscheinlich, dass sie dort einst vorhanden waren, später



Abb. 5: *Stangeria* spec., endemischer Palmfarn in Südafrika, erdständiger Samenzapfen mit reifen Samen (PDF Bild 7)



Abb. 6: *Encephalartus woodii*, endemischer Palmfarn in Südafrika, männlicher Zapfen (PDF Bild 8)

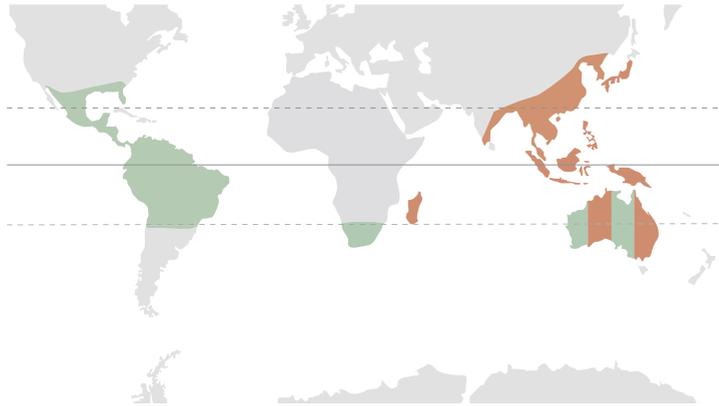


Abb. 4: Verbreitung der Cycadidae

- Fam. Cycadaceae (in Ostaustralien inkl. Fam. Boweniaceae)
- Fam. Zamiaceae (in Südafrika inkl. Fam. Stangeriaceae)



Abb. 7: *Cycas calcicola*, endemischer Palmfarn in Australien, «Fruchtblätter» mit randständigen Samenanlagen (PDF Bild 12)

aber ausgestorben sind. Während die männlichen und weiblichen Organe bei den Zamiaceae in Zapfen mit dichtgestellten Schuppen angeordnet sind, bestehen die weiblichen «Blüten» der Cycadaceae aus grossen, in lockeren Scheinquirlen stehenden «Fruchtblättern», die an ihren Seitenrändern die Samen tragen (Abb. 7, PDF Bilder 11–12). Diese eigenartigen, spiralg verteilt «Fruchtblätter» wechseln an der aufrechten Hauptachse mit assimilierenden grossen Fiederblättern mehr oder weniger regelmässig ab. Australien ist der einzige Kontinent, wo sowohl die Zamiaceae als auch die Cycadaceae vorkommen, und der überdies noch eine weitere Palmfarnfamilie aufweist, die Boweniaceae, die sich vor allem durch die mehrfach gefiederten Blätter auszeichnen (PDF Bild 13).

Endemismus der Nadelhölzer (Pinidae) in der Südhemisphäre

Zum leichteren Verständnis sei vorausgeschickt, dass in der Taxonomie der Nacktsamer («Gymnospermae») die Klasse der Nadelhölzer (Coniferopsida) in zwei Unterklassen aufgeteilt wird: die Cordaitidae und die Pinidae. Ob die Eiben- und Kopfeibengewächse als Taxidae eine weitere Unterklasse bilden, wie oft angenommen wurde, wird erneut bestritten. Die modernen Nadelhölzer (Pinidae) lassen sich in ihrer ältesten Ordnung, den Voltziales, bis in das Oberkarbon zurückverfolgen. Diese nur fossil überlieferte Gruppe ähnelt noch stark den paläophytischen Cordaitidae und wurde in der oberen Trias durch die heute lebenden Koniferen, die Pinales abgelöst. Die Entstehung der rezenten Familien der Pinales fällt in eine Zeit, während der die Pangäa bereits in die Laurasia und die Gondwana aufgegliedert war. So gedeihen die Föhren- (Pinaceae), die Kopfeiben- (Cephalotaxaceae) und die Eibengewächse (Taxaceae) nahezu ausschliesslich in der Nordhemisphäre, während die Zimmermannengewächse (Araucariaceae) und die Podocarpaceae fast vollständig auf die Südhemisphäre beschränkt sind. Dagegen

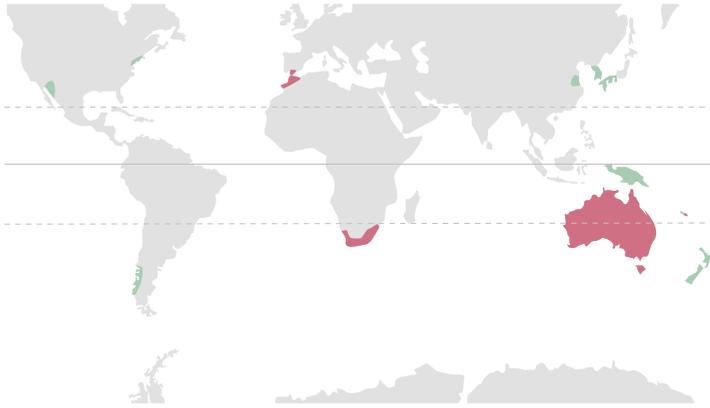


Abb. 8: Verbreitung der Cupressaceae-Callitroideae

- Actinostrobeae: *Actinostrobus* und *Callitris* in Australien, *Widdringtonia* in Südafrika, *Tetraclinis* in Nordafrika und Südspanien
- Libocedreae: *Calocedrus*, *Papuacedrus*, *Libocedrus*, *Austrocedrus*

sind die Zypressengewächse (Cupressaceae) global verbreitet, die Unterfamilie der Cupressoideae mit Schwergewicht in der Nordhemisphäre, die Unterfamilie der Callitroideae vorwiegend in der Südhemisphäre (Abb. 8). In Südafrika ist die Unterfamilie der Callitroideae mit der endemischen Gattung *Widdringtonia* (höchstens 5 Arten) vertreten. Reinbestände der südafrikanischen Bergzypresse, *W. cupressoides*, gedeihen z. B. in der Umgebung von Giants Castle auf der Ostseite der Drakensberge (Abb. 9, PDF Bilder 14–15). Die nächsten Verwandten gehören zu den Gattungen *Actinostrobus* und *Callitris* (PDF Bild 16), die beide in der Australis verbreitet sind (Tribus Actinostrobeae). Die afroaustralische Verbreitung dieser drei sehr nah verwandten Gattungen scheint anzudeuten, dass die Wurzeln der Callitroideae bis in die Zeit vor dem tektonischen Zerfall der Gondwana zurückreichen. Diese Annahme wird auch durch die Verteilung der Gattungen im Tribus der Libocedreae der gleichen Unterfamilie erhärtet (Abb. 8):

<i>Papuacedrus</i>	Neuguinea, Neukaledonien
<i>Libocedrus</i>	Neuseeland
<i>Austrocedrus</i>	Patagonien
<i>Calocedrus</i>	Nordamerika, Ostasien

Die nordhemisphärischen Pinaceae sowie die Gattung *Juniperus* der Cupressaceae zeigen eine bis ins Jungtertiär oder Altpleistocän dauernde aktive Radiation, die in manchen Gattungen auch heute noch nicht abgeschlossen ist. Demgegenüber erscheint die Verbreitung der genannten Gattungen auf der Südhemisphäre zerstückelt und reliktsch. In besonderem Masse trifft dieser Reliktcharakter für die vorwiegend nordhemisphärischen Taxodiaceae zu, vor allem für die Mammutbäume, die Sumpfcypressen und ihr südostasiatisches Pendant *Metasequoia*, und nicht zuletzt für die auf Tasmanien beschränkte, äusserst isolierte Gattung *Athrotaxis* (PDF Bilder 17–19). Das Vorkommen dieser merkwürdigen Koniferengattung in der Südhemisphäre,



Abb. 9: *Widdringtonia cupressoides*, endemische Konifere in Südafrika, Trieb mit weiblichen Samenzapfen (PDF Bild 15)

weit ab von ihren nordhemisphärischen Verwandten, legt den Schluss nahe, dass der Ursprung der Taxodiaceae in eine Zeit zurückreicht, da ein Austausch zwischen Süd- und Nordhemisphäre noch möglich war. Neuerdings werden die Taxodiaceae mit spiraliger Blattstellung den Cupressaceae subsummiert, da sich diese mit ihrer wirteligen bis dekussierten Stellung von Nadeln oder Schuppen wahrscheinlich monophyletisch aus den Taxodiaceae entwickelt haben.

Endemismus bei den Gnetopsida in der Südhemisphäre

Welwitschia mirabilis, ein reliktscher Archäoendemit in der Namib

Zu den Gnetopsida gehören drei habituell sehr verschiedenartige Gattungen: *Ephedra*, *Gnetum* und *Welwitschia*, die so stark voneinander abweichen, dass sie als monotypische Angehörige von drei entsprechenden Unterklassen, der Ephedridae, der Gnetidae und der Welwitschiidae betrachtet werden müssen. Hinsichtlich der Artenzahl steht die nordhemisphärische Gattung *Ephedra* mit ca. 40 Spezies an erster Stelle mit einem deutlichen Mannigfaltigkeitszentrum in Innerasien, westwärts bis ins Mittelmeergebiet reichend sowie im Westen Nordamerikas auftretend, von wo sie südwärts bis in die argentinischen Anden verbreitet ist. Als Rutensträucher mit Blättern, die zu kleinsten Schuppen reduziert sind, gedeihen *Ephedra*-Arten in semiariden oder ariden Steppen, Halbwüsten und Wüsten und sind bestens an trockene Verhältnisse angepasst (PDF Bild 20). Alles scheint dafür zu sprechen, dass Artbildungsprozesse innerhalb der Gattung *Ephedra* bis ins späte Neophytikum stattgefunden haben, und wie das Beispiel von *Ephedra helvetica* als Kleinart von *Ephedra distachya* zeigt, auch in jüngster Zeit noch nicht vollständig abgeschlossen sind. Gegensätzlich verhält sich die Gattung *Gnetum*, deren 30 Vertreter als hohe Bäume oder Lianen in den tropischen Regenwäldern sowohl der Alten als auch der Neuen Welt gedeihen, alle mit immergrünen, breiten Blättern (PDF Bild 21). Die pantropische Verbreitung spricht für eine weit zurückreichende Entwicklung, sagt jedoch über das erdgeschichtliche Alter nichts Näheres aus.

Welwitschia mirabilis ist die einzige, völlig isolierte Art der Unterklasse Welwitschiidae in der Namib-Wüste östlich von Swakopmund (Abb. 10, PDF Bilder 22–27). Man kann es dem österreichischen Botaniker Friedrich Welwitsch nachfühlen, dass er beim ersten Anblick dieser merkwürdigsten aller Pflanzen vor Verwunderung in die Knie sank. Was in besonderem Masse erstaunt, ist die vollkommene Anpassung an die ökologischen Bedingungen der südwestafrikanischen Nebelwüste. So gelangen die Tropfen des Kondenswassers entlang der Rillen in den beiden einzigen Blättern exakt zu den Meristemen an den beiden Rändern des verholzten Erdstocks, wo sich die basale Wachstumszone der Blätter befindet, die potenziell über 1500

Jahre aktiv bleibt und fortlaufend Blütenstände bildet, und in deren Nähe auch das sekundäre Dickenwachstum des Holzkörpers abläuft. Zur Zeit unseres Besuches hatten alle weiblichen Individuen eine grosse Zahl von weisslichen, geflügelten Samen gebildet, die leicht vom Winde verweht werden können und sich an allen möglichen Dornbüschen verfängen, in deren Schutz sie wohl eine minimale Keimchance haben und sich leichter zu etablieren vermögen. Zwei sehr junge Individuen liessen uns erkennen, dass der Bestand der Welwitschien sich auch unter nahezu unmöglichen Wasserverhältnissen zu regenerieren vermag; überraschenderweise wurzelten beide im offenen, sandig-kiesigen Wüstenboden (PDF Bild 27). Sicher können die Samen nur keimen und sich als Jungpflanzen etablieren, wenn nach heftigen Regengüssen genügend Wasser zur Verfügung steht. Solche Flutwasser dürften jedoch bei einer jährlichen Niederschlagsmenge, die stellenweise weniger als einen Zentimeter beträgt, bestenfalls alle zehn bis fünfzig Jahre auftreten. In dem eingezäunten Exemplar wurden im Erdstock C¹⁴-Alter bis zu 1500 Jahren gemessen. Das hohe Alter, das erwachsene Exemplare erreichen können, garantiert trotz äusserst geringer Keimungs- und Etablierungschancen, dass während Jahrmillionen immer genügend Jungpflanzen aufzukommen vermochten und sich die Populationen bis heute gehalten haben.

Insgesamt weisen die Gnetopsida einige fortgeschrittene Merkmale auf, die sie von allen übrigen Nacktsamern unterscheiden, wie der Besitz von echten Gefässen (Tracheen) im Leitgewebe, eine wenn auch unscheinbare zweiblättrige Blütenhülle (Perianth), eine verlängerte Mikropyle der Samenanlagen (PDF Bild 28) und eine noch stärker reduzierte männliche und weibliche Geschlechtsgeneration, wodurch sie sich den Bedecktsamern annähern. Da bisher nur äusserst spärliche Fossilfunde vorliegen, weiss man über ihr erdgeschichtliches Alter nichts Genaues und kann nur vermuten, dass ihre Anfänge bis weit ins Mesozoikum zurückreichen. Es ist nicht einmal sicher, dass die drei heute lebenden Gattungen auf eine gemeinsame Vorläufergattung zurückgehen. Manche Systematiker halten sie für Nachläufer der heute ausgestorbenen, jedoch im Mesozoikum weit verbreiteten Unterklasse der gross-laubigen Bennettitidae. Die Gattungen *Ephedra* und *Welwitschia* zeichnen sich durch sphäroidische Pollen mit mehr oder weniger zahlreichen, längs verlaufenden Falten aus (PDF Bild 29). Solche «ephedroide» Pollen treten bereits im ausgehenden Perm und in der Untertrias auf, was einen Hinweis auf mögliche permotriassische Ursprünge gibt. Aufsehen erregend ist der Befund, dass *Welwitschia* einen CAM-Stoffwechsel aufweist, wie er v. a. für die sukkulenten Familien der Magnoliopsida (Cactaceae, Aizoaceae, Crassulaceae u. a.) charakteristisch ist. Bei CAM-Pflanzen bleiben die Spaltöffnungen tagsüber geschlossen, wodurch der Wasserverlust durch Transpiration auf ein Minimum reduziert wird. Die Aufnahme des CO₂ erfolgt nachts, wenn die Stomata geöffnet sind, und wird als Malat im Zellsaft gespeichert.



Abb. 10: *Welwitschia mirabilis*, männliche Blütenstände und verholzter Erdstock (PDF Bild 25)

Morgens schliessen sich die Spaltöffnungen und das Malat wird wieder zu CO₂ abgebaut, das dann für den Aufbau des Zuckers im Calvinzyklus zur Verfügung steht. Doch diese raffinierte Anpassung an das Wüstenklima hat den Nachteil, dass die abkühlende Wirkung der Transpiration wegfällt und die Blätter die Temperatur der Umgebung annehmen. Diese müssen deshalb über eine sehr grosse Hitzeresistenz verfügen, da die Temperaturen über dem Wüstenboden bei sommerlicher Sonneneinstrahlung öfters bis über 60°C ansteigen. Deshalb könnten die seit dem Beginn des letzten Jahrhunderts ständig ansteigenden Temperaturen (Global Warming) *Welwitschia* und vielen Sukkulenten zum Verhängnis werden.

Endemismus bei primitiven Familien der Bedecktsamer (Magnoliopsida-Magnoliidae) in der Südhemisphäre

Die in jüngster Zeit entdeckten Fossilien von «Angiospermen» in der Unterkreide bestätigen die Annahme, dass die stammesgeschichtlich ältesten Familien der Bedecktsamer zu den Ordnungen der Magnoliidae gehören. Das Vorkommen (PDF Tabelle 3) der insgesamt 22 Familien, die zu den fünf ursprünglichsten Ordnungen (Amborellales, Illiciales, Winterales, Magnoliales und Laurales) der Unterklasse der Magnoliidae zu zählen sind, erlaubt einige interessante Schlüsse.

Von den 22 Familien kommen 6 nordwärts auch in der warm temperierten Zone der Nordhemisphäre vor, die Schisandraceae, Magnoliaceae und Calycanthaceae mit vielen Arten, während in den Tropen 20 Familien gedeihen, wovon 8 ausschliesslich in der äquatorialen Zone. Aus den Tropen stossen 10 Familien mehr oder weniger weit in die subtropisch-warm temperierte Zone der Südhemisphäre vor, davon nur 2 auch in die extratropische. Die Südhemisphäre ist somit deutlich reicher an Familien der Magnoliidae als die Nordhemisphäre: Australien mit 4, Ozeanien mit 3 und Südamerika mit 2 endemischen Familien. Grosses Interesse erweckten die erst im letzten Jahrhundert auf den Fiji-Inseln entdeckten Degeneriaceae mit Zwitterblüten, die wegen ihres halb offenen Fruchtblattes als sehr primitiv gelten. Als besonders ursprünglich gelten ferner die auf den pazifischen Inseln gedeihenden Amborellaceae mit ihren kleinen Blüten und ihrem Leitgewebe, in dem wie bei den Nacktsamern nur Tracheiden vorkommen. Auch die Blüten der auf Queensland beschränkten Austrobaileyaceae weisen eine Reihe sehr ursprünglicher Merkmale auf: hohe, unbestimmte Zahl der Kelch- und Kronblätter, wobei die letzteren allmählich in die breiten petaloiden Staubblätter übergehen, auf deren Innenseite eine Anthere aufsitzt, sowie die freien voneinander getrennten Fruchtblätter usw. (Abb. 11, PDF Bilder 30–32). Besonders bemerkenswert sind schliesslich die Winteraceae, vor allem wegen des Fehlens echter Gefässe im Holz, aber auch wegen ihrer eingeschlechtlichen Blüten (PDF Bilder 33–34). Die

heutige Verbreitung dieser vorwiegend südhemisphärischen Familie reicht einerseits von Neuguinea über Ozeanien, Australien und Tasmanien nach Neuseeland und andererseits in der Neuen Welt von Patagonien nordwärts bis nach Mittelamerika. Dieses Verbreitungsmuster, das stark an die Verteilung der Gattungen des Tribus der Libocedreae innerhalb der Cupressaceae erinnert, wird aus Abb. 1 und 2 verständlich, die zeigen, dass zur Entstehungszeit der ersten «Angiospermen» Australien und Neuseeland über die Antarktis mit Südamerika noch zusammenhingen. Damals war die Antarktis nicht unter einem Eispanzer erstarrt, sondern beherbergte Organismen aus der temperaten Zone. Endlich stellt die in Tasmanien und in Victoria vorkommende, früher zu den Monimiaceae gerechnete Gattung *Atherosperma* mit einem ansehnlichen Perianth, zahlreichen, freistehenden Fruchtblättern, jedoch mit klappig sich öffnenden Staubblättern ein bemerkenswertes Bindeglied zwischen den Magnoliales und den Laurales dar (Abb. 12, PDF Bilder 35–37). In Anbetracht so vieler besonders urtümlicher Familien in Australien und auf den benachbarten Inseln im Pazifik leuchtet es ein, dass manche Taxonomen den Ursprung der «Angiospermen» in jenes Gebiet der Gondwana verlegen, aus dem sich Australien und Ozeanien losgelöst haben. Demgegenüber ist Südafrika arm an primitiven «Angiospermen» und weist in den Ordnungen der Magnoliidae keine endemische Familien auf.

Die Proteaceae und die Restionaceae: zwei südhemisphärische Familien mit grosser adaptiver Radiation

Parallele Xeromorphosen der Proteaceae in Australien und Südafrika

Aus Abb. 13 ist zu entnehmen, dass die Proteaceae mit ca. 1700 Arten über die ganze Südhemisphäre verbreitet sind und nur in Südostasien den Äquator nordwärts deutlich überschreiten. Es wird allgemein angenommen, dass die Proteaceae ursprünglich mesophile Bewohner feuchter, immergrüner Lorbeerwälder waren (PDF Bilder 38–39). Noch heute leben in Ostaustralien, Südostasien und in Südamerika solche Gewächse als Vertreter relativ artenarmer Gattungen, was sehr für eine solche Annahme spricht, auch dafür, dass die Ausgangsformen der Familie bereits in einer Zeit entstanden waren, als zwischen den auseinanderdriftenden Teilen der Gondwana noch die Möglichkeit eines gegenseitigen Austausches bestand. So ist die Gattung *Gevuina* mit einer Art in Chile und mit den beiden anderen in Queensland und Neuseeland heimisch. Dagegen erfolgten die Xeromorphosen in den semiariden Gebieten Südafrikas und Australiens später und voneinander getrennt, in den beiden Unterfamilien der Proteoideae mit nur einer Blüte in den Achseln der Deckblätter in Südafrika und der Grevilleoideae mit je zwei Blüten in den Deckblattachseln in Australien. In beiden Kontinenten entstanden im Neophytikum sehr



Abb. 11: *Austrobaileya scandens*, endemischer primitiver Bedecktsamer in Queensland, Nahaufnahme der Staub- und Fruchtblätter (PDF Bild 32)



Abb. 12: *Atherosperma moschata*, Bindeglied zwischen den Magnoliales und Laurales, endemisch in Australien und Tasmanien, weibliche (oben) und männliche (unten) Blüten (PDF Bilder 36–37)

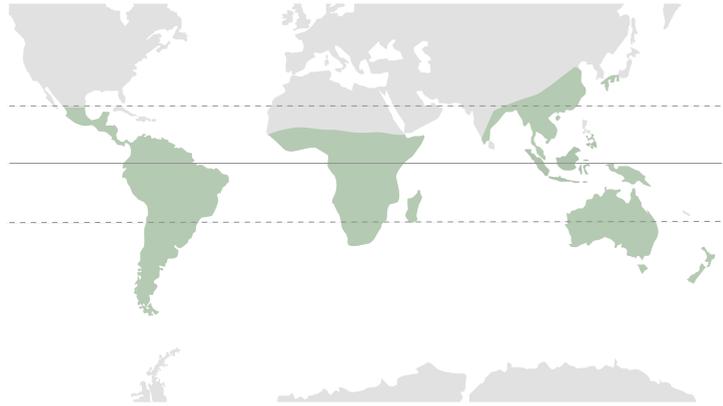


Abb. 13: Verbreitung der Proteaceae

Anzahl Arten:

Südafrika > 300 Proteoideae

Australien > 300 Grevilleoideae



Abb. 14: *Grevillea* spec. Ganze Blütenentwicklung bei den Proteaceae-Grevilleoideae (PDF Bild 40)

artenreiche Gattungen und leben heute mindestens 300–400 verschiedene Arten, Endglieder einer starken adaptiven Ausfächerung, die teilweise zu ausgeprägten Konvergenzen geführt hat. Im vegetativen Bereich wurden die Blätter ledrig und hart, ihre Flächen reduziert, entweder schmal lineal bis fast nadelförmig oder aber stark fiederig zerschlitzt. Ganz allgemein wurden die Blüten zu dichten Infloreszenzen zusammengefasst, die besonders bei *Protea* (PDF Bild 41) und *Leucadendron* in Südafrika von einem Kranz auffallender Hüllblätter umgeben sind und deshalb stark an die Asteraceae erinnern. Faszinierend ist, dass diese körbchenförmigen Scheinblüten (Pseudanthien) sich auch in Australien ausgebildet haben, z. B. in der Gattung *Dryandra* (PDF Bilder 42–43), allerdings ohne einen auffallenden Hüllblattkranz. Im Zusammenhang mit der Vogelblütigkeit stehen die Bestäubungsmechanismen der fortgeschrittenen Gattungen. In der Gattung *Grevillea* aus Australien sind die Narben zunächst zwischen den vier verwachsenen Kronzipfeln gefangen, während die Griffel durch einen Schlitz in der Kronröhre austreten und sich verlängern, so dass sie einen immer stärker angespannten Bogen bilden. Am Ende dieser Entwicklung wird die Spannung so stark, dass sich die Narbe aus ihrem Versteck zwischen den Kronzipfeln befreit, wodurch diese sich öffnen und der Blütenstaub fast explosionsartig an die Narbe gelangt (Abb. 14, PDF Bild 40). Vorerst ist diese aber noch nicht empfängnisfähig; eine Blüte befindet sich dann im männlichen Stadium. Die Narbe wird erst deutlich später reif für die Aufnahme der auskeimenden Pollenschläuche, wenn sich die Griffel gerade gestreckt haben und dann die Kronröhre weit überragen. Die gleiche, völlig konvergente Entwicklung ist auch bei der zur Unterfamilie der Proteoideae gehörigen, afrikanischen Gattung *Leucospermum* zu beobachten (Abb. 15, PDF Bilder 44–46). Dabei ist zu bedenken, dass diese äusserst spezialisierte, konvergente Blütenentwicklung sich sowohl bei den Proteoideae als auch bei den Grevilleoideae auf selbständigen, völlig unabhängigen Evolutionslinien weitergebildet hat. Nebenbei bemerkt sind die

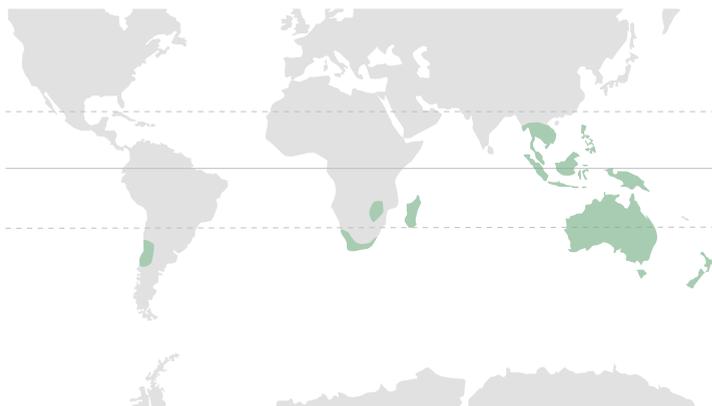


Abb. 16: Verbreitung der Restionaceae

Anzahl Arten:	
Südafrika	350
Australien und Neuseeland	~150
Südamerika	1
Südostafrika	1
Madagaskar	1

Proteaceae keineswegs die einzige Familie mit einer indirekten Abgabe des Pollens via weibliche Organe an die Bestäuber. Dieses Phänomen ist in den stark vormännigen (proterandrischen) Blüten in der Ordnung Asterales geradezu die Regel. In verwandtschaftlicher Hinsicht sind die Proteaceae eine sehr isolierte Familie, und es ist fraglich, ob sie mit den Elaeagnaceae in der gleichen Ordnung der Proteales vereinigt werden können. Diese Stellung im Abseits der «Eurosidae» ist durch die molekulare Taxonomie bestätigt worden, dagegen nicht die Beziehungen zu den Elaeagnaceae (vgl. CRONQUIST 1981). Dass die Proteaceae genetisch am stärksten mit den Nelumboaceae und den Platanaaceae übereinstimmen, ist allerdings eine schwer zu verstehende Überraschung.

Separate Radiation der Restionaceae in Südafrika und in der Australis

Abgesehen von einer einzigen Art in Vietnam sind die Restionaceae mit etwa 500 Arten nur in der Südhemisphäre verbreitet, mit Schwerpunkten in Südafrika, Australien, Tasmanien und Neuseeland (Abb. 16, PDF Bilder 47–48). Interessanterweise haben Südafrika und die Australis keine einzige Gattung gemeinsam, während unter den Arten der Gattung *Leptocarpus* sehr bemerkenswerte Beziehungen zwischen Malesien, der Australis und Südamerika bestehen. Hierdurch wird einmal mehr die Bedeutung des lange währenden Zusammenhangs von Australien mit Patagonien via Antarktis für die Verbreitung südhemisphärischer Familien und Gattungen sichtbar, wie z. B. auch für die nahe verwandten Centrolepidaceae, die etwa 30 Arten vorwiegend gras- oder binsenartiger Gewächse enthält. Solche antarktischen Verbreitungsmuster treten bei einer beträchtlichen Zahl von fortgeschrittenen Familien der Magnoliopsida auf, z. B. bei den Eucryphiaceae (Ostaustralien, Patagonien), den Donatiaceae (Tasmanien, Neuseeland, Südamerika), den Elaeocarpaceae (Südostasien, Malesia, Australien, Neuseeland, Patagonien), den Nothofagaceae, den Südbuchen

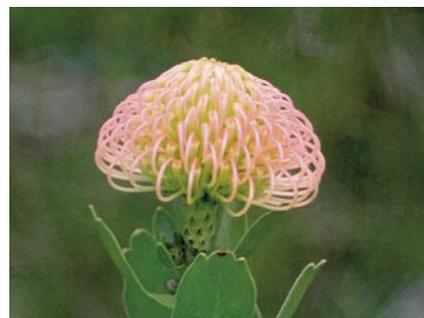


Abb. 15: *Leucospermum* spec., zwei Stadien der Blütenentwicklung bei den Proteaceae-Proteoideae, oben Narben noch in der Kronröhre eingeschlossen, unten Narben ausgebreitet (PDF Bilder 45–46)

(Malesia, Australien, Tasmanien, Neuseeland, Patagonien), bei *Weinmannia* als Gattung der Cunoniaceae (von Madagaskar, Malesia, Australien und Neuseeland bis nach Süd- und Mittelamerika), bei *Nertera* als Gattung der Rubiaceae (Australien, Neuseeland, Patagonien) u.a.

Im Übrigen ersetzen in Südafrika und Australien die Restionaceae in baumfreier, oft wechselfeuchter Nass- und Moorvegetation sowie in trockenen Rasen teilweise die Poaceae und die Cyperaceae. Mit ihrem Stroh werden in Südafrika noch heute oft Hausdächer gedeckt. Da die Blätter im Gegensatz zu den Poaceae keine Spreiten entwickeln, übernehmen die zähen Stängel wie bei den Binsen die Funktion der Photosynthese. Abweichend von den Gräsern tragen die eingeschlechtlichen, zweihäusig verteilten Blüten meist sechs, in zwei alternierenden Kreisen angeordnete Perianthschuppen. Ihre Früchte, entweder dreiseitige Kapseln oder meist einsamige Nüsse, unterscheiden sich deutlich von den Karyopsen der Poaceae, insbesondere auch durch die apikal stehenden atropen Samenanlagen; zudem zeichnen sich die Embryonen der Restionaceae nicht durch ein seitlich dem Endosperm anliegendes Saugorgan (Scutellum) aus, wie es für die viel stärker spezialisierten Gräser charakteristisch ist. Offensichtlich sind sie mit den Centrolepidaceae und Juncaceae näher verwandt als mit den Poaceae. Man könnte sie deshalb als eigene Ordnung von den Poales abtrennen.

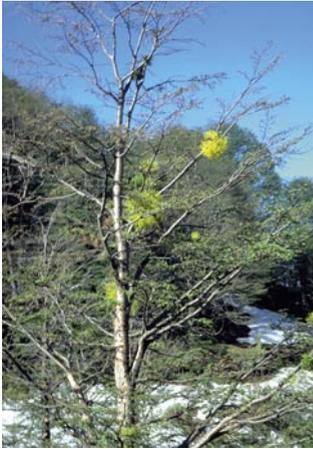


Abb. 17: *Misodendron punctulatum*, Art der in den Anden endemischen Familie Misodendraceae, Parasit auf *Nothofagus pumilio* (PDF Bild 49)

Endemische Bedecktsamerfamilien der Kontinente und Inseln in der Südhemisphäre

Aus der allgemeinen Verbreitung der meisten Ordnungen und grossen Familien ist zu schliessen, dass die Grundzüge der Differenzierung auch bei den «Angiospermen» bereits weitgehend abgeschlossen war, bevor ein Austausch und eine Einwanderung in die auseinanderdriftenden Schollen der ehemaligen Gondwana nicht mehr möglich war (Abb. 1 und PDF Tabelle 5). Ein grundsätzliches Problem besteht allerdings darin, dass die Existenz dieser Familien erst bis ins Alttertiär oder in die Oberkreide mit Fossilien belegt werden konnte, d. h. nur bis in eine Zeit, während der die Auftrennung der Gondwana schon in vollem Gange war. In dieser Hinsicht darf man aber auf weitere Fossilfunde hoffen, da vor kurzer Zeit primitive Magnoliopsida (s. oben) neu für die Unterkreide nachgewiesen wurden. Alle südhemisphärischen Kontinente und grösseren Inseln weisen wenigstens eine Anzahl endemischer Gattungen oder sogar Familien auf, deren Entstehung bis höchstens in die Oberkreide zurückreicht. Durch Isolation zeichnet sich jedes dieser Gebiete durch einen spezifischen Endemismus aus (PDF Tabelle 4).

Insgesamt ergibt sich, dass in Südamerika 9, in Südafrika und Australien je 14 und in Madagaskar immerhin 12 streng endemische Familien gedeihen, wobei zu bemerken ist, dass die endemischen Familien der neuweltlichen Tropen nicht mitgerechnet wurden. Zählt man aber alle primitiven «Angiospermen» und

alle fast endemischen Familien mit, so überragt der Familienendemismus Australiens alle anderen Kontinente oder Inseln um nahezu oder sogar mehr als das Doppelte. Die Misodendraceae der patagonischen Anden gleichen unseren Misteln und fallen im Winter und Frühling an den Ästen der Laub werfenden *Notofagus*-Arten sofort auf (Abb. 17, PDF Bilder 49–50). Von den rein südafrikanischen Pflanzenfamilien haben die Penaeaceae (PDF Bild 51) wahrscheinlich Beziehungen zu den Lythraceae, und ihre Zuordnung zu den Myrtales wurde durch die molekulare Taxonomie bestätigt. Unklar sind die Verwandtschaftsbeziehungen der Bruniaceae (Abb. 18, PDF Bild 52). Wie diese reihte man auch die Greyiaceae (PDF Bild 53) in der Ordnung der Rosales ein, doch haben diese neuerdings ihren Platz innerhalb der Geraniales gefunden. Im Zusammenhang mit der Bestäubung durch Nektarvögel fällt die grosse habituelle Ähnlichkeit der Blütenstände von *Greyia* (southafrican bottle brush) mit vielen *Callistemon*-Arten (australian bottle brush) auf (PDF Bild 54). Trotz des lange andauernden Zusammenhangs mit dem afrikanischen Kontinent (Abb. 1), zeigt Madagaskar einen erstaunlich hohen Endemismus, der unter den Pflanzen in der seltsamen Familie der Armleuchtergewächse (Didieraceae) gipfelt, die im trockenen Südwesten der Insel bizarre Dorngehölze bilden (PDF Bild 55). Die Familie erscheint sehr eigenständig, kann aber aufgrund ihrer Betalainpigmente der Ordnung der Caryophyllales zugeteilt werden. Für die Aufnahme des Pollens auf den weiblichen Organen haben die in Australien endemischen, monotypischen Brunoniaceae eine seitlich angelegte Narbentasche erfunden, in der die Blüten im männlichen Stadium den Pollen den Besuchern anbieten (Abb. 19, PDF Bilder 56–57).

Die Radiation verschiedener Familien der Magnoliopsida in der extratropischen Südhemisphäre während des Neophytikums

Insgesamt beschränkt sich eine stärkere neophytische Radiation unter den primitiven Angiospermen auf die fünf folgenden Familien: Magnoliaceae (220), Annonaceae (2000), Myristicaceae (380), Lauraceae (2500) und Monimiaceae (450). Auf etwa 100 Arten bringen es die Winteraceae, bei allen übrigen beträgt die Diversität deutlich weniger als 100, bei 8 Familien mit deutlich reliktischem Charakter sogar unter 10, von denen die Degeneriaceae, die Lactoridaceae, die Amborellaceae und Gomortegaceae monotypisch sind.

Von den 46 grossen, mehr oder weniger kosmopolitischen Familien der «Angiospermen» mit jeweils mindestens 900 Arten (aufgezählt in PDF Tabelle 5) sind nur 9 nicht über die ganze temperierte Südhemisphäre verbreitet. Dies scheint auf eine frühe und rasche Ausformung der verschiedenen Ordnungen und Familien der «Angiospermen» hinzuweisen, doch gibt es mit Ausnahme der Unterklasse Magnoliidae keine Vertreter der Bedecktsamer, die paläontologisch weiter zurück als bis in die



Abb. 18: *Brunia nodiflora*, kurz vor dem Aufblühen, Verwandtschaft noch unklar (PDF Bild 52)

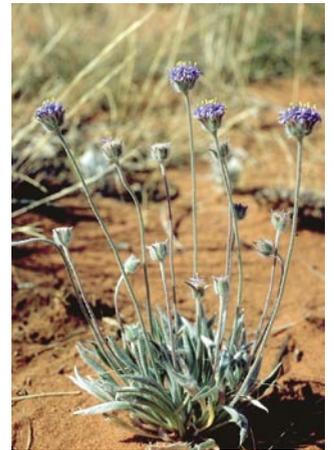


Abb. 19: *Brunonia australis*, ein australischer Endemit aus der Ordnung Asterales (PDF Bild 56)

Oberkreide belegt sind. Zwar kann man anhand der Pollenfloren erkennen, dass von der unteren Mittelkreide (Barrémien) bis in die untere Oberkreide (Cénomaniens) neben monocolpaten Pollenkörnern, wie sie für manche Cycadidae und Magnoliidae typisch sind, mehr und mehr tricolpate und tricolporate Formen aufgetreten sind, womit die Verzweigung in stärker abgeleitete Familien angedeutet ist. Wie viele all dieser Ordnungen und Familien sich bereits herausgebildet hatten, als die Gondwana noch nicht auseinander gefallen war, bleibt jedoch so lange ungewiss, bis die abgeleiteten Familien der «Angiospermen» durch vollständigere Fossilien zurück bis in die Mittel- und Unterkreide verfolgt werden können. Es gibt aber auch Hinweise dafür, dass manche Bedecktsamer erst in der Oberkreide oder sogar später, d. h. im Neophytikum in die voneinander getrennten südhemisphärischen Kontinente gelangt sind. Gute Beispiele für Patagonien gibt es in den Familien der Ranunculaceae, Berberidaceae, Saxifragaceae und Onagraceae, für Südafrika bei den Papaveraceae, Fumariaceae oder Ericaceae und der Ordnung Liliales; zahlreich sind auch die Beziehungen zwischen Südostasien über Malesia, und Neu-Guinea nach Australien, Neuseeland und Ozeanien (z. B. Ordnung Fagales).

Die oben erwähnten 46 grossen Familien (PDF Tabelle 5) umfassen mit ca. 150 000 Arten über die Hälfte der bisher ca. 250 000 bekannten Arten der «Angiospermen». Dabei darf aber nicht übersehen werden, dass auf Gattungsniveau innerhalb jeder dieser Familien grösste Unterschiede bestehen und Gattungen, die auf mindestens vier Kontinenten bzw. Inseln verbreitet sind, die Ausnahme bilden (z. B. die Gattung *Acacia* in Südamerika, Südafrika, Madagaskar und Australien, jedoch in allen diesen Gebieten mit einer gänzlich verschiedenen Artengarnitur, aber nicht in Neuseeland oder in Ozeanien). Neben dem Vorkommen endemischer Familien (PDF Tabelle 4) sind die grossen Differenzen vor allem durch die in den verschiedenen Familien getrennt verlaufenden Radiationen bedingt, die während des Neophytikums in den extratropischen Zonen durch Austrocknung und Gebirgsbildung ausgelöst wurden. Sehr gute Beispiele dafür bilden die beiden Unterfamilien der Proteaceae in Südafrika (Proteoideae) und in Australien (Grevilleoideae), ebenso die Tatsache, dass die in Afrika vorkommenden Restionaceae völlig von den australischen abweichen (s. oben).

In PDF Tabelle 6 sind nur diejenigen Familien dargestellt, die in einem oder zwei Gebieten eindeutige Mannigfaltigkeitszentren aufweisen und deren Artenzahlen in den übrigen Gebieten erheblich geringer sind oder sogar fehlen. Es ist gut zu erkennen, dass sich jeder Kontinent bzw. jede Insel durch eine spezifische Kombination von Schwerpunktsfamilien auszeichnet. Auch diese Unterschiede lassen sich dadurch erklären, dass die im Zusammenhang mit Gebirgsbildung und zunehmender Austrocknung stehende adaptive Radiation erst im Paläozän begonnen und bis ins Pleistozän gedauert hat und deshalb auf jedem der Kontinente weitgehend unabhängig verlaufen ist. Es

gibt etwa 30 Familien, deren Artenzahlen in den Schwerpunktsgebieten über 200 betragen: bei den Aizoaceae, Ericaceae, Myrtaceae, Iridaceae und Liliaceae s.l. liegt die Diversität sogar zwischen 500 und 1000. Höchst bemerkenswert ist die Tatsache, dass sowohl die Ericaceae (Schwerpunktsfamilie in Südafrika) als auch die Myrtaceae (Schwerpunktsfamilie in Australien) überall vorkommen, die ersteren nicht nur in Südafrika, sondern auch in Australien und Neuseeland, die letzteren ausser in Australien und Neuseeland auch in Südafrika und in Südamerika. Die Ursachen für diese unterschiedlichen Radiationen auf den verschiedenen Kontinenten sind noch immer unklar.

Zum Verständnis der einzigartigen Radiation der Ericaceae in Südafrika wurde angeführt, dass dort die nahe verwandten Epacridaceae, eine Familie mit ähnlichen ökologischen Anpassungen fehlen, weshalb sich die Ericaceae ohne deren Konkurrenz diversifizieren konnten. Diese Argumentation hält indes einer kritischen Betrachtung nicht stand, weil sich dann sofort die Frage stellt, weshalb in Südamerika, wo ebenfalls beide Familien mit einer Anzahl Arten gedeihen, weder die eine noch die andere eine grössere Mannigfaltigkeit zu erzeugen vermochte. Die über 800 Arten der Unterfamilie Ericoideae in Südafrika (Abb. 20, PDF Bilder 58–59) stehen über die Gebirge Ostafrikas in einem engeren Zusammenhang mit den Ericoideae im Mittelmeergebiet. Es wird heute angenommen, dass es sich bei dem hohen Endemismus der Ericoideae in Südafrika und speziell in der Capensis um ein junges sekundäres Radiationszentrum handle, und dass diese aus dem Norden eingewandert seien. Dass im Mittelmeergebiet alle drei Unterfamilien der Ericaceae, ausser den Ericoideae auch die Rhododendroideae und die Vaccinioideae, vorkommen, die in Südafrika fehlen, macht diese Annahme sehr wahrscheinlich, um so mehr als die Mehrzahl der nahe verwandten Familien, die Pyrolaceae, die Monotropaceae, die Empetraceae und die Diapensiaceae holarktisch verbreitet sind und auch die tropisch-subtropischen Clethraceae vorwiegend nördlich des Äquators auftreten.

Die Hauptausbreitung der Ericaceae liegt eindeutig in der Nordhemisphäre, worauf einerseits die grosse Häufung der Rhododendroideae in Südostasien mit über 700 Arten und andererseits die beträchtliche Diversifikation der Vaccinioideae in Amerika hinweisen. Die Vaccinioideae reichen mit der Gattung *Gaultheria* südwärts bis nach Patagonien und tauchen auch in Neuseeland auf; die Gattung *Pernettya* (PDF Bild 60) findet sich in Südamerika, Neuseeland, Tasmanien und Südostaustralien! Dies verlockt zur folgenden Spekulation: Die Vaccinioideae gelangten aus der Nordhemisphäre via Kordilleren bis nach Patagonien und von dort über die noch nicht vereiste Antarktis bis nach Neuseeland und Australien (Abb. 1). Paläontologisch gibt es aber bis heute keine Anhaltspunkte dafür, dass die Familie der Ericaceae bereits in ihre Unterfamilien und Gattungen aufgegliedert war, als Südamerika, die Antarktis und Australien noch zusammenhingen. Vor allem ist zu bedenken, dass eine



Abb. 20: *Erica versicolor*, eine von den über 500 Arten der Ericaceae-Ericoideae mit typisch ornithophilen Blüten (PDF Bild 59)



Abb. 21: *Epacris impressa*, eine endemische Art aus Tasmanien, aus der südhemisphärischen Familie der Epacridaceae, die neuerdings mit den Ericaceae vereinigt wird, wahrscheinlich ebenfalls ornithophil (PDF Bild 61)

unbehinderte Wanderung nach Süden erst im jüngeren Neophytikum möglich wurde, seit Nord- und Südamerika durch die schmale mittelamerikanische «Brücke» miteinander verbunden waren, was erst relativ spät eintrat, in einer Zeit, da wohl die Verbindung zwischen Patagonien und der Australis via Antarktis nicht mehr bestand.

In Verbindung mit der Bestäubung durch die Nektarvögel sind in Südafrika auch *Erica*-Arten mit deutlichem ornithophillem Syndrom entstanden, ausgezeichnet durch lange, ziemlich weite, scharlachrot oder knallig gelb bis orange gefärbte Kronröhren (Abb. 20) mit einer ansehnlichen Produktion von dünnflüssigem Nektar. Auch in der mit den Ericaceae nahe verwandten Familie der Epacridaceae finden sich in Australien lebhaft rote, lang röhriige Kronen, die wahrscheinlich von Nektarvögeln bestäubt werden (Abb. 21, PDF Bilder 61–62). Ähnliche Blütenkronen weisen in Südafrika auch manche Iridaceae, z. B. die Gattungen *Antholyza* und *Watsonia* (PDF Bilder 63–64), und Liliaceae s.l. (*Kniphofia* oder *Aloë*, PDF Bild 65) auf.

Bisher ist es nicht gelungen, für die grosse heterogene Ordnung der Liliales eine Gliederung zu finden, die als verbindlich gelten könnte. So kann man sich fragen, ob es sinnvoll ist, die Gattung *Aloë* in der Familie der «Asphodelaceae» einzuordnen oder das Maiglöckchen zusammen mit den Drachenbäumen in der Familie der «Convallariaceae» zu vereinigen, um nur zwei besonders auffällige Beispiele zu nennen (DAHLGREEN et al. 1985, KADEREIT 2002). Ohne näher auf die Abgrenzungsschwierigkeiten zwischen den einzelnen Familien einzugehen, sei hier darauf hingewiesen, dass auch bei den südafrikanischen Schwerpunktsfamilien der Liliaceae (*Scilla*, *Ornithogalum*, PDF Bilder 66–68) und Iridaceae (*Gladiolus*, PDF Bilder 69–70) Beziehungen zur Mediterraneis bestehen, während diese bei den Amaryllidaceae mit in Südafrika vorwiegend doldigen Blütenständen (Abb. 22, PDF Bild 71) weniger deutlich sind, dagegen solche zu Amerika zu bestehen scheinen. Zur Zeit ist es kaum möglich, für die Familien der Ordnung Liliales feste Artenzahlen anzugeben, für die Iridaceae und Liliaceae s.l. in Südafrika mindestens je 600.

Mit etwa 250 *Pelargonium*-Arten und vielen *Geranium*-Arten zeigt die Familie Geraniaceae eine starke Häufung in Südafrika, ganz im Gegensatz zu Australien, wo die Gattung *Pelargonium* nur mit wenigen Arten vorkommt (PDF Bilder 72–74). In Südafrika hat sich die Familie an semiaride und aride Verhältnisse angepasst, sowohl in der Gattung *Pelargonium* als auch in der Gattung *Sarcocaulon* (PDF Bilder 75–76). Während die Xeromorphosen im Mittelmeergebiet und in den östlich anschliessenden Halbwüsten des Orients in den Gattungen *Geranium* und *Erodium* zu einer hohen Anzahl annueller Arten geführt haben, sind die Xerophyten der Geraniaceae in Südafrikas zumeist ausdauernde, verholzte und halb sukkulente Dornbüsche. Besonders bemerkenswert ist das in den Halbwüstengebieten Anatoliens völlig isoliert vorkommende *Pelargonium endlicherianum*, die

einzigste nordhemisphärische Art der Gattung. Besonders spektakuläre Xeromorphosen haben sich im Laufe des Neophytikums in der Familie der Aizoaceae herausgebildet, deren extreme Adaption an Aridität in den lebenden Steinen (*Lithops* u. a.) gipfelt (PDF Bilder 77–78).

Zu den wichtigsten Familien gehören in Südamerika die Cactaceae, Onagraceae, Tropaeolaceae, Polemoniaceae und Solanaceae. Die Polemoniaceae zeigen besonders deutlich, wie eine nordhemisphärische, circumpolare Familie mit grösster Häufung in den pazifischen Gebirgen Nordamerikas bis an die Südspitze von Patagonien vorgestossen ist. Eine ähnliche Ausbreitung mit nord-südlicher Stossrichtung zeichnet sich in Gattungen oder bei Arten sehr verschiedener Familien ab, wie bei den Ranunculaceae (*Pulsatilla*) oder bei den Grossulariaceae (*Ribes*). Die Mehrzahl der Gattungen der Berberidaceae ist in der temperaten Zone der Nordhemisphäre beheimatet, doch weist *Berberis* in den nordpatagonischen Anden sogar ein sekundäres Radiationszentrum (Abb. 23, PDF Bild 79) auf, und einige Arten reichen bis nach Feuerland. Dieser Vorstoss nach Süden erfolgte erst in jüngerer Zeit, nachdem die beiden neuweltlichen Kontinente im Zusammenhang mit der alpiden Gebirgsbildung zusammengeschweisst worden waren.

Nirgends erreichen die Myrtaceae eine mit der Australis vergleichbare Diversifikation. Allein die Gattung *Eucalyptus* umfasst zwischen 600 und 700 Arten (PDF Bild 80), fehlt aber im nahe gelegenen Neuseeland. Insgesamt gedeihen in Australien etwa 70 Gattungen der Myrtaceae mit ungefähr 1400 Spezies. Trotz der starken floristischen Beziehungen zwischen Australien und Neuseeland fehlen dort auch die in Australien so wichtigen Casuarinaceae, Dilleniaceae und Goodeniaceae, und die Proteaceae sind mit nur 2 Arten sehr schwach vertreten, auch wenn die eine der beiden Gattungen (*Toronia*) endemisch ist.



Abb. 22: *Crinum acaule*, seltener und lokaler Endemit in Natal, aus der Familie der Amaryllidaceae (PDF Bild 71)



Abb. 23: *Berberis darwinii*, endemische Art der temperaten Anden aus einer vorwiegend nordhemisphärischen Pflanzenfamilie (PDF Bild 79)

Literatur

- BRESINSKY A (2002) Pteridophyta, Farnpflanzen. In: Strasburger Lehrbuch der Botanik. 35. Aufl Spectrum Akad Verlag Heidelberg Berlin
- BROWN JH & LONOLINO MV (1998) Biogeography. 2 ed Sinauer Sunderland, MA
- CRONQUIST A (1981) An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press New York
- DAHLGREEN RMT, CLIFFORD HT & YEO PF (1985) The families of the Monocotyledons. Springer Berlin
- EHRENDORFER F (1983) Spermatophyta, Samenpflanzen. In: Strasburger Lehrbuch der Botanik. 32. Aufl G Fischer Stuttgart
- GREIG G (1999) Field guide to Australian wild flowers. New Holland Publishers (Australia) Sydney London
- HAAKSMA ED & LINDER HP (2000) Restios of the Fynbos Botanical Society of South Africa, Cape Town
- HEYWOOD VH (1982) Blütenpflanzen der Welt. Birkhäuser Basel Boston Stuttgart
- HEYWOOD VH (1993) The flowering plants of the world. 2 ed BT Batsford Ltd London
- KADEREIT JW (2002) Spermatophytina, Samenpflanzen. In: Stras-

burger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 35. Aufl Spektrum Akad Verlag Heidelberg Berlin

KRAMER KU & GREEN PS (1990) Pteridophytes and Gymnosperms. In: K Kubitzki (ed) The families and genera of vascular plants. Springer Berlin

KRÜSSMANN G (1972) Handbuch der Nadelholzkunde. Parey Berlin

POOLE AL & ADAMS NM (1980) Trees and Shrubs of New Zealand. PD Hasselberg Wellington

SALMON JT (1979) New Zealand Flowers and Plants. In: Colour AH & AW Reed. Wellington

SOLTIS DE (2000) Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18 S rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences. Bot J Linn Soc 133: 381–461

TAKHTAJAN A (1982) Floristic regions of the world. Univ of California Press Berkeley Los Angeles

TAYLOR DW & HICKEY LJ (1996) Flowering plant origin, evolution and phylogeny. Chapman & Hall New York

VAN WYK B & VAN WYK P (1997) Field guide to trees of southern Africa. New Holland Publishing Cape Town