

Zur Pflanzengeographie der Leguminosen: Artenvielfalt, Verbreitung, Lebensformen und ökofunktionelle Stellung

W. Haffner

Universität Gießen, Institut für Geographie,
Senckenbergstraße 1, 35390 Gießen

Zusammenfassung

Folgende Leguminosen-bezogene Gesichtspunkte werden aus ökologisch-vegetations-geographischer Sicht herausgestellt: Artenvielfalt, Verbreitung, Lebens- bzw. Anpassungsformen, ökofunktionelle Stellung.

Wie das Beispiel der Leguminosen lehrt, lassen sich durch Klassifizieren und statistisch zählendes Erfassen allenfalls eine hinreichend sinnvolle pflanzensystematische Ordnung und die Größenordnung der Artenzahl gewinnen. Die Leguminosen haben weltweit die unterschiedlichsten ökologischen Habitate besetzt, von denen sich viele durch offene, teils instabile Standorte mit initialer Bodenentwicklung auszeichnen. Die Leguminosen sind eine der ökologisch erfolgreichsten Pflanzenfamilien, erfolgreicher als Orchidaceae und Asteraceae. Zwei Gründe lassen sich anführen:

1. die Leguminosen-typische Vielfalt von standortspezifischen, morphologischen und physiologischen Anpassungsstrategien, wobei die Fähigkeit zur Aufnahme von Luftstickstoff hervorgehoben werden muß.
2. die differenzierten und erfolgreiche Anpassung an die abiotische und biotische Umwelt.

Als dominante Pflanzengruppe spielen Leguminosen in Offenland-Systemen eine ökologische Schlüsselrolle: als symbiotische Stickstoffsammler und als Transporteure von Wasser und Nährstoffen aus tieferen Bodenschichten. In vielartigen tropischen Waldgesellschaften liegt der besondere Stellenwert der Leguminosen in ihrem funktionellen Beitrag zur Absicherung der Artenvielfalt.

Aufgrund ihrer Bedeutung für die Stoffkreisläufe in anthropogenen und natürlichen Ökosystemen tragen Leguminosen auch in Agrarökosystemen und natürlichen Klimaxsystemen zur ökologischen Stabilisierung bei.

Summary

This paper deals with the following legume-related topics: species diversity, distribution, forms of adaptation and eco-functional position.

The classification of the Leguminosae is still under discussion, even the number of species is known only in an order of magnitude. Legumes are more or less cosmopolitan, they prefer open and instable habitats characterized by initial soils. From an ecologically point of view, the legumes belong to one of the most successful plant families, even more successful than Orchidaceae and Asteraceae. Two reasons are responsible for this:

1. the habitat specific extraordinary variety of morphological and physiological strategies in adaptation.
2. the successful adaptation not only to the abiotic but also to the biotic environment.

Legumes contribute basically to the stabilization not only of natural but also of man made- and agro-ecosystems.

Einleitung

Wer ernsthaft Pflanzen- oder Vegetationsgeographie betreibt, der wird nicht umhin können, sich mit den Leguminosen oder Hülsenfrüchtlern zu befassen, zu bedeutend ist ihr Beitrag zum Pflanzenkleid der Erde - keineswegs nur in den Tropen.

Deshalb werden in dem folgenden Aufsatz einige leguminosenbezogene Gesichtspunkte und Fragestellungen, die aus ökologisch-vegetationsgeographischer Sicht auf der Hand liegen - herausgestellt und diskutiert. Als Leitbegriffe sind sie bereits in der Überschrift zu diesem Aufsatz formuliert: Artenvielfalt, Verbreitung, Lebens- bzw. Anpassungsformen, ökofunktionelle Stellung.

Leguminosen sind traditionell ein bevorzugtes Forschungsfeld der Pflanzensystematiker und Pflanzenphysiologen, der Ökologen und Pflanzengeographen und ganz besonders auch der angewandten Biologen aus Agrar- und Ernährungswissenschaften (vgl. den Themenschwerpunkt dieses vorliegenden Aufsatzbandes). Aktuell sind Leguminosen sogar ein weltweit besonders intensiv bearbeitetes Forschungsfeld. Einen Überblick über den Stand der pflanzensystematischen Forschung bei den Leguminosen liefert Bd. 11 des von R. Hegnauer (1994) herausgegebenen Handbuches "Chemotaxonomie der Pflanzen". Darüber hinaus bietet das mehrbändige Werk - wie es im Untertitel heißt - eine "Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzenstoffe".

Nicht mehr ganz aktuell, aber anregend und für Agrarwissenschaftler mit besonderem Interesse an Leguminosen unverzichtbar ist das 1979 vom amerikanischen National Research Council herausgegebene Buch "Tropical Legumes: Resources for the future". Das Buch enthält ausführliche Literaturhinweise und detaillierte Angaben über die Institute und Forschungseinrichtungen, an denen über Leguminosen wissenschaftlich gearbeitet und nach "neuen", für die Nutzung noch unbekanntem Leguminosen gesucht wird.

Den Stand der leguminosenbezogenen biologischen Forschung erfassen - soweit dies überhaupt möglich ist - die Aufsatzsammlungen und Standardwerke: Polhill, R.M. and R.H. Raven (ed.), 1981: *Advances in Legume Systematics*. 2 Bd. Royal Botanical Gardens Kew und Stirton, C.H. and J.L. Zaruchi (eds.), 1989: *Advances in Legumes Biology*. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Miss.

Schließlich sei noch auf den von H. Gams bereits 1925 (2. Aufl. 1964) veröffentlichten Band IV, Tl. 3, der von G. Hegi herausgegebenen „Illustrierten Flora von Mitteleuropa“ hingewiesen. Auf 1664 Seiten enthält dieses Standardwerk eine einzigartige Fülle von Informationen zur Systematik, Floristik, Arealkunde, Ausbreitungsgeschichte und Ökologie der Leguminosen - keineswegs nur für Mitteleuropa oder die Außertropen.

I Systematische Gliederung der Leguminosen und Artenvielfalt

Das allen Leguminosen oder Hülsenfrüchtlern gemeinsame Merkmal ist die Frucht: die Hülse oder das Legumen. Die Hülse kann einsamig und nur 2-3 mm lang (z.B. bei der mitteleuropäischen *Vicia monosperma*) oder aber wie bei tropischen Leguminosenbäumen bis zu 1 m lang und vielsamig sein. Bei aller Verschiedenheit in Gewicht, Größe und Farbe, typisch bei allen Leguminosen bleibt die bilaterale Form der Hülse und der in ihr enthaltene endospermlose Same.

In der pflanzensystematischen Spezialliteratur besteht zwar keine Übereinstimmung, ob den Leguminosen der Rang einer Ordnung oder einer Familie zukommt, in allen pflanzensystematischen Gliederungsversuchen (Tab. 1) werden die Leguminosen jedoch in drei Gruppen unterteilt: also entweder in eine Ordnung mit drei Familien wie z.B. bei

Hutchinson (1959,1964) und Ehrendorfer (1983) oder aber in eine Familie mit drei Unterfamilien, wie bei Melchior (1964) im Syllabus der Pflanzenfamilien und bei den englischen Leguminosen-Spezialisten Polhill und Raven (1981).

Ohne einem der systematischen Gliederungsversuche den endgültigen Vorzug geben zu wollen, richte ich mich im vorliegenden Aufsatz nach Polhill und Raven (1981), die die Familie der *Leguminosae* in die Unterfamilien (Subfamilies) der *Caesalpinoideae*, *Mimosoideae* und *Papilionoideae* gliedern.

Im Blütenaufbau der Leguminosen zeichnen sich die Akazien und Mimosen durch radiäre Blüten aus und durch köpfchen- oder kätzchenförmige Blütenstände. Der Blütenbau der *Caesalpinoideae* belegt den allmählichen Übergang zu dorsiventralen Blüten. Die Schmetterlingsblüten der *Papilionoideae* sind schließlich extrem dorsiventral.

Tab. 1: Pflanzensystematische Gliederung der Leguminosen in 1 Ordnung und 3 Familien oder in 1 Familie mit 3 Unterfamilien

Bentham (1865):	Papilionaceae, Caesalpinieae, Mimoseae
Hutchinson (1959, 1964):	<u>Leguminales:</u> Caesalpinieae, Mimosaceae, Fabaceae (= Papilionaceae)
Melchior (1964):	Leguminosae: Mimosoideae, Caesalpinoideae, Faboideae
Polhill u. Raven (1981):	Leguminosae: Caesalpinoideae, Mimosoideae, Papilionoideae
Ehrendorfer (1983):	<u>Fabales:</u> Mimosaceae, Caesalpinieae, Fabaceae (= Papilionaceae)

Tab. 2: Übersicht über die Vielfalt der Leguminosen-Gattungen und Leguminosen-Arten

	Zahl der Gattungen	Zahl der Arten
Melchior (1964):	600	13.000
Polhill, Raven (1981):	650	18.000
Mimosoidae	50-60	2.000
Acacia		>1.200
Mimosa		450-500
Caesalpinioideae	150	2.200
Faboideae	400	12.000
Astragalus		>2.000

Erstaunlich und deshalb vielzitiert ist bei den Leguminosen die hohe Zahl der Gattungen und Arten. Tab. 2. die aus der einschlägigen Spezialliteratur zusammengestellt wurde, gibt dazu eine Übersicht. Die Angaben zur Zahl der Gattungen und Arten variieren stark. Allgemein läßt sich jedoch festhalten, je jünger die Angabe um so höher der Zahlenwert. Bei Polhill und Raven (1981) ist die Zahl der Gattungen auf nicht weniger als 650 und die Artenzahl sogar auf erstaunliche 18.000 angestiegen. Die Schmetterlingsblütler stellen etwa 2/3 aller Leguminosen-Arten; 450-500 Mimosenarten sind bisher beschrieben worden und mehr als 1.200 Akazien-Arten. Ausschließlich die Gattung *Astragalus* mit mehr als 2.000 Arten füllt einen geschlossenen Band der Flora der UdSSR (Bd. 12B, Hrsg. B.K. Shishkin).

Wie erklären sich die doch recht unterschiedlichen, d.h. unsicheren Angaben zur Zahl der Arten und Gattungen? Kurz gefaßt läßt sich darauf folgende Antwort geben:

1. Bei allen Zahlenangaben handelt es sich um Schätzwerte, das verraten die in der Regel sogar auf 1.000 aufgerundeten Zahlen.
2. Die "Entdeckung" und Erstbeschreibung neuer Leguminosenarten ist keineswegs abgeschlossen. Man kann z.B. davon ausgehen, daß in Australien einige Hundert *Acacia*-Arten noch nicht beschrieben sind (L. Pedley, 1978) und den bisher beschriebenen 22 Arten der südamerikanischen Gattung *Arachnis*, zu der auch die Erdnuß (*Arachnis hypogaea*) gehört, stehen vermutlich mehr als 40 unbeschriebene Spezies gegenüber (W.C. Gregory, A. Krapovickas & Gregory, M.P., 1980).
3. Zu einer Erhöhung der Artenzahl-Angaben hat in letzter Zeit auch die im Rahmen der Diversitätsforschung erforderliche exaktere statistische Artenerfassung beigetragen.

Als Fazit läßt sich festhalten: Das Klassifizieren und in diesem Zusammenhang auch das statistisch-zählende Erfassen von Naturphänomenen z.B. der Pflanzensippe der Leguminosen durch den Menschen ist nicht unproblematisch. Was erreicht werden kann, ist, wie das

Beispiel der Leguminosen lehrt, allenfalls eine hinreichend sinnvolle Ordnung - in diesem Fall nach Kriterien der pflanzensystematischen Differenzierung - und, was die Zahl der Arten betrifft, allenfalls eine Vorstellung von Größenordnungen.

II Die Verbreitung der Leguminosen

Bei der hohen Artenzahl der Leguminosen erstaunt es nicht, daß Leguminosen als kosmopolitisch gelten. Ganz wörtlich genommen trifft dies jedoch nicht zu. In der Arktis fehlen jenseits des 80. Breitengrades die Leguminosen und auch Spitzbergen ist leguminosenfrei. In der Antarktis fehlen Leguminosen schließlich völlig, und sie sind selbst im klimamilden Neuseeland selten. Leguminosen fehlen auch an der Höhengrenze der Blütenpflanzen im Himalaya in 6.000 m, sie kommen im Hochland von Tibet jedoch bis nahe 5.000 m über NN vor.

Wie viele andere Pflanzenfamilien besitzen auch die Leguminosen die größte Artendiversität in den Tropen. Typisch tropische Verbreitung besitzen die Mimosen, die Akazien, die *Caesalpinia*-Arten und vor allem auch die baumförmigen Schmetterlingsblütler. In den kalten Klimaten sind dagegen krautige Schmetterlingsblütler (*Hemikryptophyten/Therophyten*) charakteristisch und dominierend. Allgemein sind nämlich Gehölze aus der Leguminosen-Familie frostempfindlich bis frostunverträglich. Auch die wenigen in Mitteleuropa vorkommenden holzigen Leguminosen, z.B. immergrüne Ginsterarten, der submediterrane Goldregen oder die aus Nordamerika eingebürgerten Robinien gelten als frostempfindlich, und bei immergrünen Ginsterarten können in frostreichen Wintern die oberirdischen Teile sogar völlig absterben.

Größe und Form der Verbreitungsareale einzelner Leguminosensippen sind sehr unterschiedlich. Neben pantropischen Gattungen, die in allen Tropen-Kontinenten zu finden sind, gibt es auch endemische Sippen, deren Vorkommen auf kleinste Arealinseln beschränkt ist.

Zu den pantropischen Gattungen gehören z.B. *Acacia*, *Parkia* (Abb. 1), *Mimosa*, *Erythrina*, *Bauhinia* u.a. Für die transozeanische Verbreitung über alle Tropenkontinente hinweg lassen sich zwei Erklärungen anführen: wenigstens teilweise läßt sich die transozeanische Ausbreitung durch schwimmende Samen erklären. Die Artbildung und Ausbreitung der höheren Blütenpflanzen - dies gilt auch für die Leguminosen - war zudem bereits in der Kreidezeit weit fortgeschritten, also noch vor Auseinanderdriften des Urkontinentes Gondwana. Die erst gegen Ende der Kreidezeit einsetzende Separation der Kontinente hat dazu geführt, daß sich bei allen ursprünglichen genetischen Gemeinsamkeiten heute die Florenreiche der altweltlichen und neuweltlichen Tropen, aber auch von Afrika und dem tropischen Asien deutlich unterscheiden.

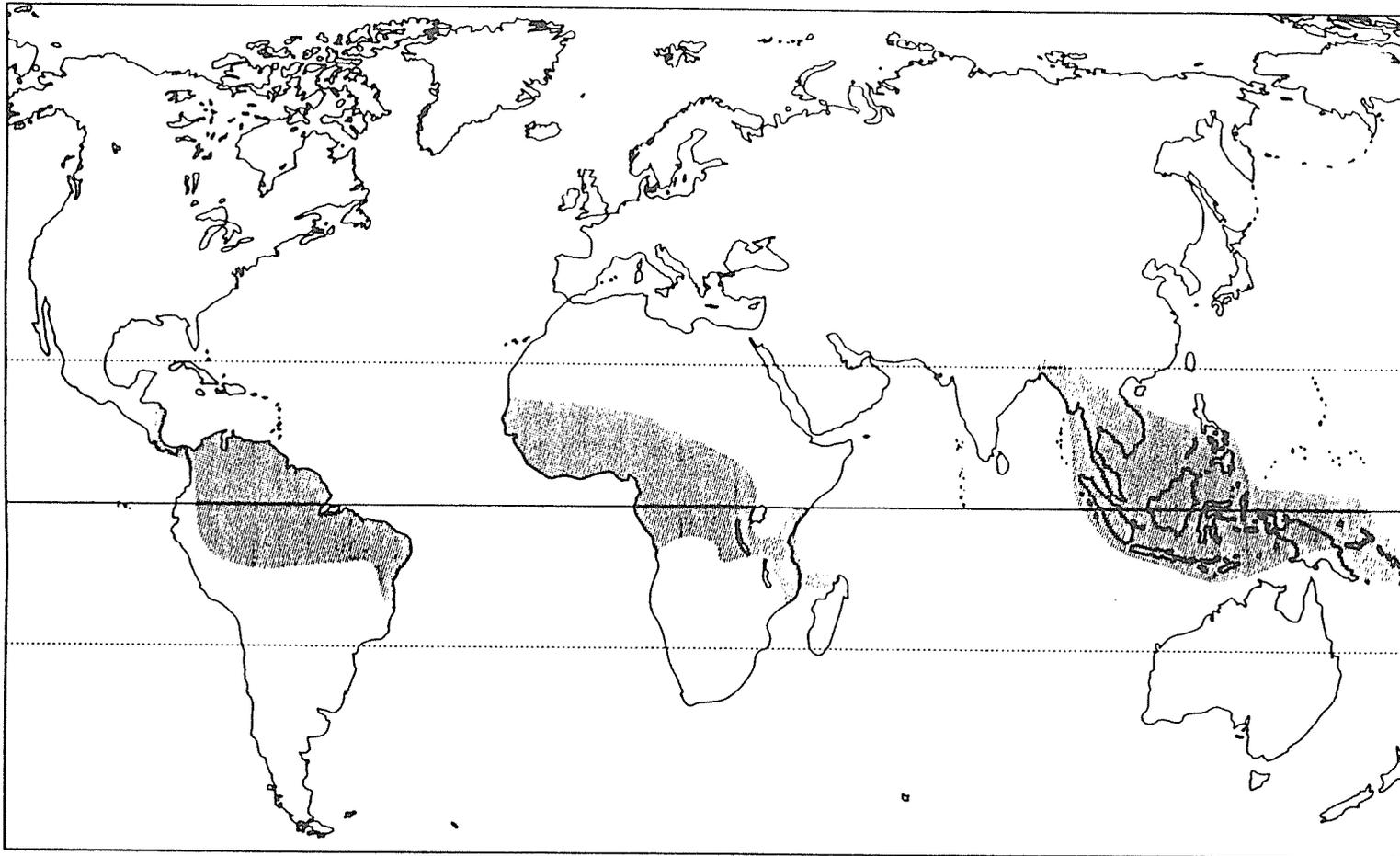


Abb. 1: Pantropische Verbreitung der Leguminosengattung *Parkia* (Mimosoideae) (H.C. Hopkins)

Als besonders reich an Leguminosenarten gilt heute das tropische Amerika und Afrika, so daß man hier von genetischen Diversitätszentren sprechen kann. Auch die Flora Madagaskars ist besonders reich an Leguminosenarten, was teils aus der Isolation, teils aus dem Reliktcharakter der Insel Flora zu erklären ist. Auf die im Vergleich zu Afrika, aber erst recht zu Amerika deutlich geringere Artenvielfalt der Leguminosen in Südostasien ist schon häufiger hingewiesen worden. Polhill und Raven (1981) geben dafür folgende Erklärung: Bereits zur Wende *Kreide/Tertiär* ist durch Kontinentaldrift eine deutliche Wasserbarriere zwischen Afrika und den südasiatischen Gondwana-Schollen entstanden. Im *Tertiär* erschwerte darüber hinaus der zunehmende Konkurrenzdruck der asiatischen Tertiärwälder die Zuwanderung von neuen Pflanzensippen, also auch von Leguminosen aus dem afrikanischen Raum. Gegen Ende der Tertiärzeit, im *Pliozän*, sind dann die terrestrischen Wanderwege endgültig unterbrochen durch die Herausbildung der großen rand- und subtropischen Trockenzonen.

Auch für den Einfluß der jüngeren Klimageschichte (seit dem *Pleistozän*) auf die Entwicklung und Ausbreitung der Leguminosen lassen sich instruktive Beispiele anführen. In der Gattung *Robinia* werden im südlichen Nordamerika und in Mexiko zehn Arten unterschieden. Am bekanntesten ist *Robinia pseudoacacia*, deren natürliches Verbreitungsgebiet auf die Laubwälder der Appalachen beschränkt ist. H. Gams hat jedoch bereits 1925 auf eine ganze Reihe fossiler Robinienfunde u.a. aus der Oberen Molasse (*Oligozän, Miozän*) des Bodenseegebietes hingewiesen. Die Robinien gehören demnach zu den Pflanzensippen, die noch gegen Ende des *Tertiär* eine holarktische Verbreitung besaßen, in den pleistozänen Kaltzeiten in Europa aber ausgestorben sind. Heute sind die Robinien in nicht zu winterkalten Gegenden Mitteleuropas vom Menschen wieder eingeführt worden, und vor allem an offenen Standorten haben sie sich als Pioniergehölze erfolgreich durchgesetzt.

Aufschlußreich ist auch die Interpretation des heute disjunkten Areals der *Wistaria*-Holzlianen (Blauregen). Vier *Wistaria*-Arten sind von Natur aus in Ostasien (China, Japan) vertreten, zwei in Nordamerika (vgl. P. Valder, 1995). Ist auch die Gattung *Wistaria* in Europa während der Eiszeiten ausgestorben? Wenn auch kein Fossilfund als Beleg bekannt ist, so liegt die Vermutung nahe. Alles in allem ist die Verbreitungsgeschichte der Leguminosen zwar hochinteressant, aber viele Fragen sind noch ungeklärt. Das gilt in ganz besonderem Maße, wenn Fragen der Ausbreitungsgeschichte nicht nur artspezifisch isoliert, sondern in Zusammenhang mit der stammesgeschichtlichen Entwicklung von Anpassungsmechanismen gesehen werden. Zum Beispiel muß die heutige Verbreitung der *Parkia*-Arten in Verbindung mit der Koevolution der sie bestäubenden Fledermäuse gesehen werden. Es gibt aber bisher keine fossilen Belege dafür, daß sich blütenbesuchende Fledermäuse bereits vor dem kreidezeitlichen Auseinanderdriften der Gondwana-Kontinente entwickelt hatten (vgl. die ausführliche Diskussion dieser Fragen bei H.C.F. Hopkins, 1986). Waren die *Parkia*-Arten ursprünglich auf die Bestäubung durch Insekten angewiesen, also entomophil, und haben sich erst später im mittleren Tertiär auf die Bestäubung durch Fledermäuse spezialisiert? Das Vorkommen weniger entomophiler *Parkia*-Arten im Amazonasgebiet stützt diese These (H.C. Hopkins, 1986).

III Die ökologisch-standörtliche Verbreitung der Leguminosen

In den Tieflandsregenwäldern, vor allem der neuweltlichen Tropen, sind Leguminosenbäume in der Kronenschicht des Regenwaldes dominierend. Warming (zit. n. H. Gams 1925) fand z.B. auf etwa drei Quadratmeilen um Lago Santa im brasilianischen Regenwald unter 400 Baumarten 59 Arten von Leguminosen (30 Schmetterlingsblütler, 17 Caesalpinioideen, zwölf Mimosoideen). Im vorliegenden Aufsatzband weist R. Lieberei auf die Häufigkeit von Leguminosengehölzen im Primärwald Zentral-Amazoniens hin. Nach W. Rundel (1989) besitzen baum-, -strauch- und lianenförmige Leguminosen in den Neotropen einen Anteil an der Gesamtfloora von 12-13 Prozent.

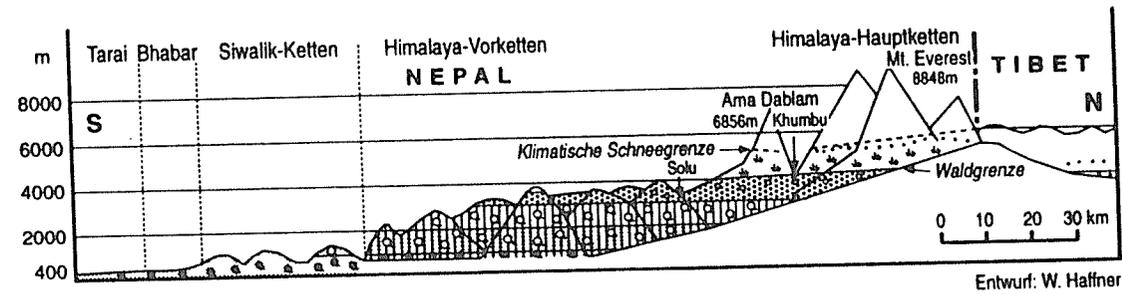
Bekannt ist auch das Vorherrschen der Leguminosengehölze in Savannen- und Dornstrauchwäldern. In Südamerika können sich Trockenwälder bis zu 90 Prozent aus *Prosopis*- und *Acacia*-Arten zusammensetzen. Aber auch in den alpinen Steppen Hochasiens dominieren vielfach Leguminosen-Sträucher der Gattung *Caragana* (Abb. 2). In der Steppenvegetation Südrußlands können *Astragalus*-Zwergsträucher fast konkurrenzlos sein. Aus Wüstengebieten sind schließlich ephemere Leguminosen mit einer Vegetationszeit von nur sechs Wochen bekannt. *Neptunia oleracea*, eine pantropische Schwimmpflanze, ist schließlich der Beleg dafür, daß Leguminosen als Schwimmpflanzen sogar Wasserbiotope für sich erobert haben.

Abb. 2 veranschaulicht anhand eines Vegetationsprofils durch den östlichen Nepal-Himalaya die standörtlich differenzierte Höhenverbreitung wichtiger Leguminosen.

Im Terai, dem ackerbaulich intensiv genutzten nördlichen Teil der Gangesebene, werden die typisch indischen Körnerleguminosen (schwarze und rote Linsen, Mungobohnen, Kichererbsen) angebaut. Typisch sind darüber hinaus Sojabohnen auf den die Naßreisfelder gliedernden Dämmchen und als Folgefrucht im Reisbau die Erdnuß.

Auch in den Monsunwäldern des Himalaya-Vorlandes spielen Leguminosen eine wichtige Rolle. Leguminosenbäume im Salwald sind *Bauhinia malabarica* und *Adina cordifolia*, eine auffallend kräftige Holzliane ist *Bauhinia vahlii*. Zu den Pioniergehölzen im Überschwemmungsbereich der Himalaya-Vorlandflüsse (Abb. 3) gehören *Acacia catechu*, *Dahlbergia sisso* und *Butea monosperma*. Zu den Leguminosenkräutern am Straßenrand zählt *Mimosa rubicaulis*.

Im tropisch-immergrünen Bergwald sind Leguminosen-Gehölze zwar regelmäßig anzutreffen und immer Fallaubgehölze, aber nie dominierend. *Albizzia*-, *Bauhinia*-, *Piptanthus*- und *Erythrina*-Arten sind typische Beispiele. Im dichtbesiedelten Bereich der Himalaya-Vorketten sind neben *Phaseolus*-Bohnen, Soja und Erdnuß auch vielfach Leguminosen-Futterbäume der Gattungen *Bauhinia* und *Albizzia* charakteristisch (Abb. 4).



- | | |
|--|--|
| <p> Trop. trocken-winterkahler Fallaubwald
 Tarai: Körnerleguminosen, Soja, Erdnuß als Folgefrucht nach Naßreis
 Pioniergehölze: <i>Acacia catechu</i>, <i>Dalbergia sisso</i>, <i>Butea monosperma</i>
 Salwald: <i>Bauhinia malabarica</i>, <i>Adina cordifolia</i>, <i>Bauhinia vahlii</i> (Holziane)</p> <p> Tropischer immergrüner Bergwald
 <i>Albizia lebeck</i>, <i>Bauhinia</i>, <i>Piptanthus</i>, <i>Erythrina</i></p> <p> dichtbevölkertem Kernraum Nepals
 Phaseolus, Soja, Erdnuß
 Futterbäume: <i>Bauhinia purpurea</i>, <i>B. variegata</i>, <i>Albizia</i></p> <p> Tropischer immergrüner Höhen- u. Nebelwald
 a) untere Stufe: immergrüner Laubwald
 <i>Piptanthus nepalensis</i></p> <p> b) obere Stufe: <i>Rhododendron</i>-, <i>Koniferen</i>- u. Nebelwald</p> <p> Subalpiner Birkenwald</p> <p> Feuchte alpine Gebüsche u. Matten</p> <p> Alpine Steppe
 <i>Caragana</i>, <i>Sophora moorcroftiana</i></p> | <p>Ökologische Nische der Offenland-Standorte durch Luftstickstoff fixierendes Pioniergeholz <i>Alnus nepalensis</i> besetzt.</p> <p>Krautige Leguminosen der gemäßigten Zone relativ selten</p> <p>Leguminosen nie dominant</p> |
|--|--|

Abb. 2: Vegetationsprofil durch den östlichen Nepal-Himalaya und Höhenverbreitung häufiger Leguminosen

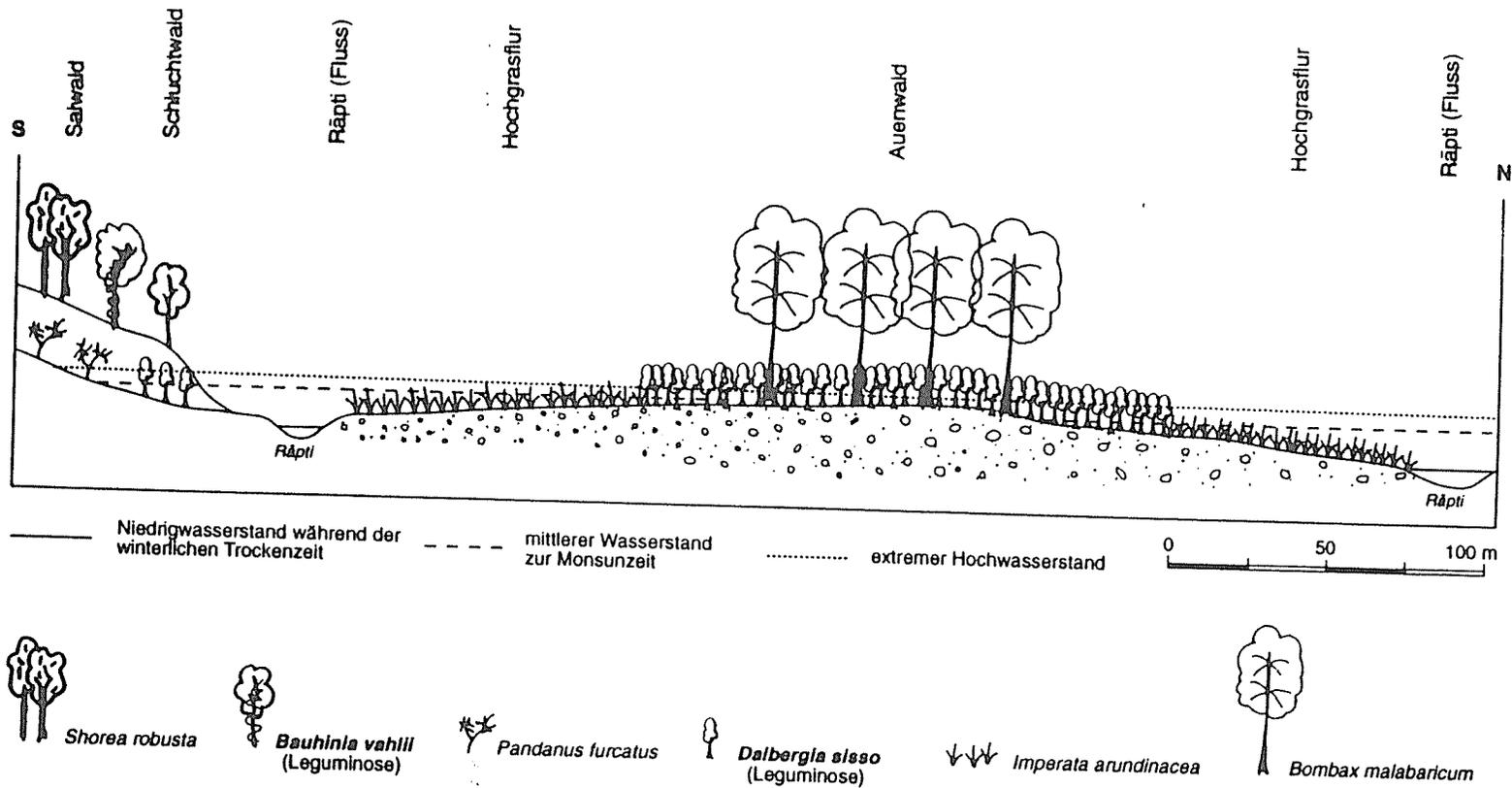


Abb. 3: Die topographische Anordnung der Vegetation im Rāpti-Tal (Südnepal)

MARCH-APRIL

repairing and
recultivation of terraces
ploughing

JUNE-SEPT. - MONSOON TIME

weeding
drainage of surplus water

NOVEMBER-MARCH - DRY SEASON

fallow grazing ground

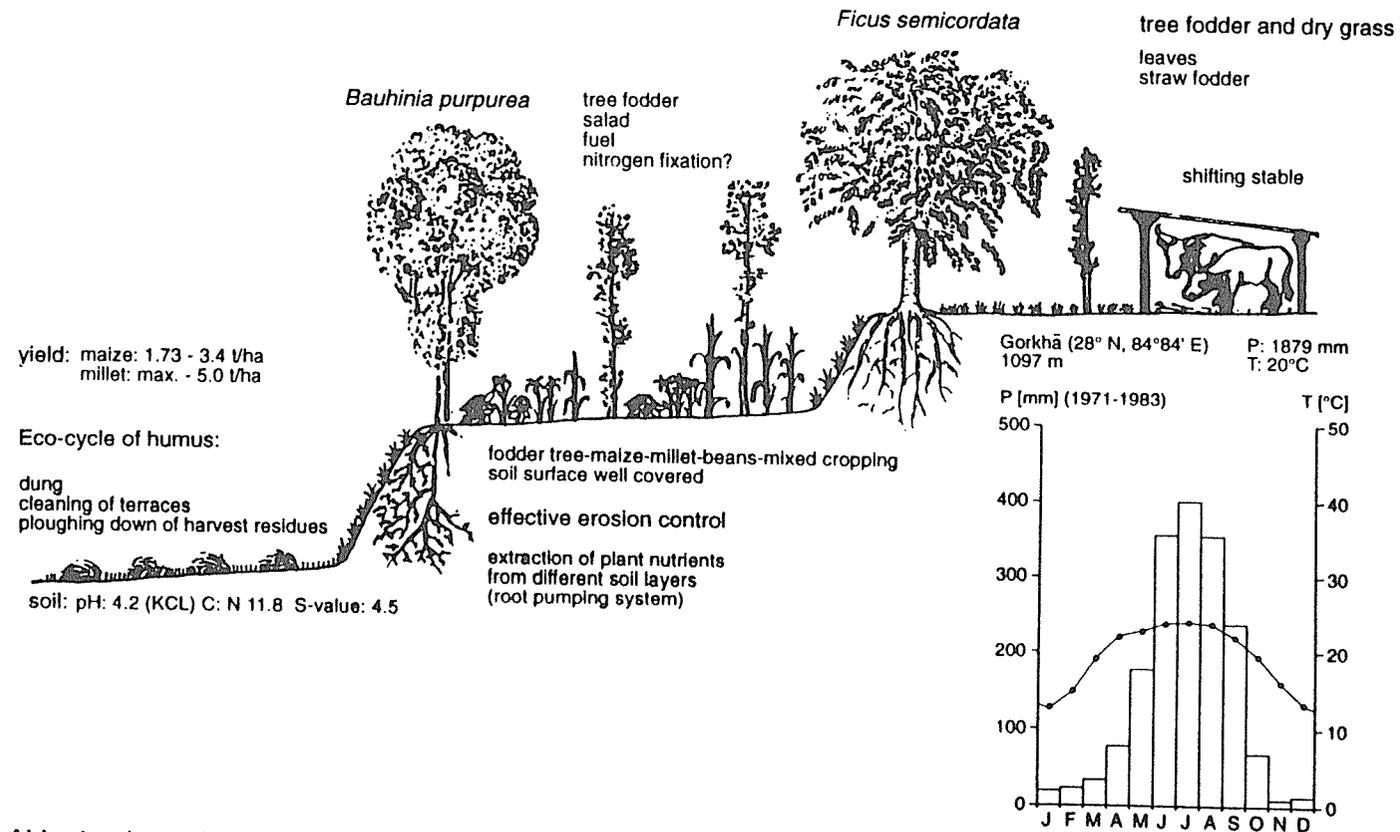


Abb. 4 : Intensive Form der Bodennutzung und Humuswirtschaft an steilen, terrassierten Hängen des Nepal-Himalaya. Futterbäume kommt in diesem Agrar-Ökosystem eine ökologische Schlüsselrolle zu. Futterbäume schützen vor Bodenerosion, transportieren mineralische Nährstoffe aus unteren Bodenhorizonten nach oben, liefern in Form von Laubfutter einen wichtigen Beitrag zur Haustierernährung bzw. zur Humuswirtschaft. Bauhinia-Futterbäume liefern auch kleinere Mengen an Brennholz. Ihre auffallend großen Blüten können als Gemüse verzehrt werden, oder noch wichtiger: Hindu-Frauen tragen die lilafarbenen Blüten im Haar oder bringen sie im Tempel als Opfergabe dar.

Erstaunlich ist die Artenarmut krautiger Leguminosen in der Höhenstufe der Berg- und Nebelwälder. In der Strauchschicht gedeiht bis in Höhen knapp unter 3.000 m noch *Piptanthus nepalensis*, der Nepalesische Goldregen. Auf den im Bereich der Himalaya-Vorketten weit verbreiteten Hangrutschungen und Bergrutschstandorten dominiert als Pioniergehölz dagegen *Alnus nepalensis*, ein schnellwachsender Baum, der ähnlich wie viele Leguminosen in der Lage ist, Luftstickstoff mit Hilfe von Knöllchenbakterien zu binden und auf diese Weise die standorttypische Nährstoffarmut zu kompensieren.

Zum Bild der Tibetischen Steppenvegetation in den trockenen Tälern des Inneren Himalaya und im Bereich des Tibetischen Hochlandes gehören die gelbblühenden, vom Weidevieh weitgehend verschmähten *Caragana*-Dornsträucher und die bläulich blühenden *Sophora*-Bestände.

Trotz ihrer weiten ökologischen Amplitude gelten Leguminosen als Spezialisten für offene Standorte mit nährstoffarmen, wenig entwickelten Böden. Allgemein stellen Leguminosen, und zwar als Gehölze, Stauden und ephemere einjährige Arten, einen wesentlichen Bestandteil der unterschiedlichsten Typen von Pioniervegetation.

In den Überschwemmungsgebieten tropischer Flüsse sind vielfach auf rezent umgelagerten Kies- und Sandbänken Leguminosen-Bäume die erstbesiedelnden Gehölze (Abb. 3). Ähnlich die Beobachtungen von Beard, 1946, Croat, 1978, Golley et al., 1975 (zit. N. P.W. Rundel 1989) in den mittelamerikanischen Tropen: Sumpfwälder sind als natürliche Monokulturen von *Prioria copaifera* oder *Pterocarpus officinalis* in der Karibik weit verbreitet.

Ginsterarten sind allgemein typisch für offene, in der Regel vom Menschen durch Überweiden und Abbrennen gestörte Heidestandorte. Exemplarisch sei an die Dominanz des Besenginsters (*Sarothamnus scoparius*) auf mageren, offenen Standorten in den deutschen Mittelgebirgen erinnert. Aufgelassene Allmendweiden oder aus der ackerbaulichen Nutzung herausgenommene Sozialbrache-Flächen sind als typische Besenginsterstandorte gut bekannt. Ginsterheiden gelten darüber hinaus als charakteristischer Bestandteil der Vegetation sowohl des Mediterrangebietes als auch des wintermilden ozeanischen Westeuropas. Die Fähigkeit der Leguminosen, auch größere Flächen mit devastierten Böden zu besiedeln, macht man sich fast weltweit im biologischen Erosionsschutz zunutze. Rutschungsgefährdete Straßenböschungen und Bahndämme, aber auch Schutthalden und Abraumhalden aus dem Bergbau werden mit Lupinen, Ginsterarten und später mit Robinien begrünt und befestigt. In den Tropen sind es vor allem *Cassia*- und *Acacia*-Arten, die im biologischen Erosionsschutz eingesetzt werden.

Die Leguminosen haben fast weltweit, das läßt sich als Fazit festhalten, die unterschiedlichsten ökologischen Habitate und Nischen besetzt, von denen sich viele durch offene, teils instabile Standorte mit initialer Bodenentwicklung auszeichnen. Die Leguminosen sind offensichtlich deshalb eine der ökologisch erfolgreichsten Pflanzenfamilien, erfolgreicher auch als die noch artenreicheren Familien der *Orchidaceae* und *Asteraceae*. Zwei wesentliche Gründe lassen sich dafür anführen:

1. die leguminosen-typische Vielfalt von standortspezifischen, morphologischen und physiologischen Anpassungsstrategien, wobei vor allem wohl die Fähigkeit zur Aufnahme von Luftstickstoff besonders hervorgehoben werden muß,
2. die differenzierte und erfolgreiche Anpassung nicht nur an die abiotische sondern auch an die biotische Umwelt.

IV Angepaßte Lebensformen und physiologische Anpassungsstrategien an die abiotische Umwelt

Leguminosen setzen sich in der Vegetation auch dann noch vielfach konkurrenzstark durch, wenn ein für das Pflanzenwachstum lebensnotwendiger, ökologischer Faktor limitierend wirkt. Je nach dem, ob Licht, Wasser, Temperatur, ungünstige Bodenverhältnisse einschließlich erosiver Bodenbewegung begrenzend auf das Pflanzenwachstum wirken, haben Leguminosen in der Regel erfolgreich angepaßte Lebensformen und physiologische Anpassungsstrategien entwickelt.

In den Regenwäldern der immerfeuchten Tropen - hier gilt im Innern das Licht als ökologischer Mangelfaktor - setzen sich Leguminosen erfolgreich durch, indem sie die Lebensformen hoher, immergrüner Bäume mit schlankem Stamm oder aber die Lebensform zum Teil auffallend kräftiger Holzlianen annehmen. Als Anpassung an ein saisonal auftretendes Wasserdefizit gilt bei Leguminosen neben dem trockenzeitlichen Abwerfen der Blätter vor allem jedoch die Verkleinerung der Blatt- d.h. der Transpirationsoberflächen. Das gefiederte Leguminosenblatt der Akazien, Mimosen, Robinien u.a. gilt hier als Lehrbuchbeispiel. Bei zunehmendem Wasserstreß kann die Reduktion der Blattoberflächen bis zur Blattlosigkeit gehen; die Photosynthese wird dann durch grüne Sproßachsen (z.B. bei vielen Ginsterarten) und *Phyllodien* (bei austral. Akazien) übernommen. Viele Akazienarten reagieren auf Wasserstreß auch mit einer Änderung der Wuchsform: in feuchteren Regionen ihres Verbreitungsgebietes bilden sie Bäume, in Trockenregionen gedeihen sie nur noch als gedrungene Büsche (n. G.L. Stebbens 1972 in R.H. Groves, 1981). Wird der an eingeschränkten Wasserverbrauch angepaßte oberirdische Sproß noch durch ein häufig mehr als 5 m (bei *Prosopis* bis 50 m) in die Tiefe reichendes Wurzelsystem ergänzt, so wird verständlich, daß Leguminosengehölze auch noch unter recht ariden Bedingungen dominieren können und als sogenannte Grundwassergehölze sogar bei völligem Fehlen von Oberflächenwasser noch gedeihen. Sukkulenz, die bei Orchideen und Korbblütlern eine den Wasserhaushalt regulierende und weit verbreitete Anpassungsform darstellt, läßt sich bei

Leguminosen allerdings nicht feststellen. Eine elegante Form, die thermisch oder hygri- sch ungünstige Jahreszeit zu überwinden, stellt die Lebensform ephemerer oder einjähriger Arten dar. Als Anpassung an trocken-kalte Bedingungen gilt die Lebensform der krautigen Leguminosen (*Hemikryptophyten/Therophyten*), die die kalte Jahreszeit (Frost) mit ihren unmittelbar an der Erdoberfläche, d.h. geschützt gelegenen Erneuerungsorganen oder als Samen überdauern.

Die Natur hat aber auch Ausnahmen geschaffen, die den bisher beschriebenen Anpassungsstrategien an ein trockenzeitliches Wasserdefizit zu widersprechen scheinen. Dazu gehört die in Afrika weit verbreitete *Acacia albida* (Abb. 5), die ihr Laub in der Trockenzeit behält und erst zu Beginn der folgenden Regenzeit abwirft. Diese Akazienart gilt deshalb als besonders wertvoller Futterbaum, der auch in der besonders futterarmen Jahreszeit noch Laubfutter liefert.

Acacia albida benötigt allerdings Jahresniederschläge von immerhin 650 mm und sandige Böden, in denen sie als typisches Grundwassergehölz ein tiefreichendes Wurzelsystem entwickeln kann, um noch in der Trockenzeit nae des Grundwasserspiegels ausreichende Wasserreserven vorfinden zu können (vgl. National Research Council, 1979, Th. Krings, 1991).

Zu den leguminosentypischen, morphologischen Anpassungsformen gehört schließlich auch die Ausbildung von Dornen als Schutz gegen Tierfraß. Als Beispiele sei an die Dornakazien Afrikas, die *Caragana*-Arten der Tibetischen Steppe und an viele Stechginsterarten Westeuropas erinnert. Die Entstehung der Dorn- und Akaziensavannen der altweltlichen Tropen und die Entwicklung der Huftiere (Schafe, Ziegen und andere pflanzenfressende Savanntiere) wird häufig als Beispiel erfolgreicher Koevolution interpretiert. In dieses Bild paßt, daß australische Akazien weitgehend dornelos sind; denn diesem Kontinent fehlt bekanntlich von Natur aus die für Afrika so typische pflanzenfressende Savannenfauna und die entsprechenden Großtierherden.

Auch bei Leguminosen lassen sich neben den beschriebenen morphologischen Anpassungsformen lebensnotwendige und zugleich sehr erfolgreiche physiologische Anpassungsstrategien feststellen; sie dienen dem Ziel, auch an trockenen oder nährstoffarmen Extremstandorten den pflanzlichen Wasser- oder Nährstoffhaushalt zu sichern. Da diesen leguminosenspezifischen, physiologischen Besonderheiten im Rahmen dieses Bandes spezielle Aufsätze gewidmet sind, soll hier nur auf die herausragende, die meisten Leguminosenarten charakterisierende Anpassungsstrategie eingegangen werden: die Nährstoffaufschließung und -bindung.

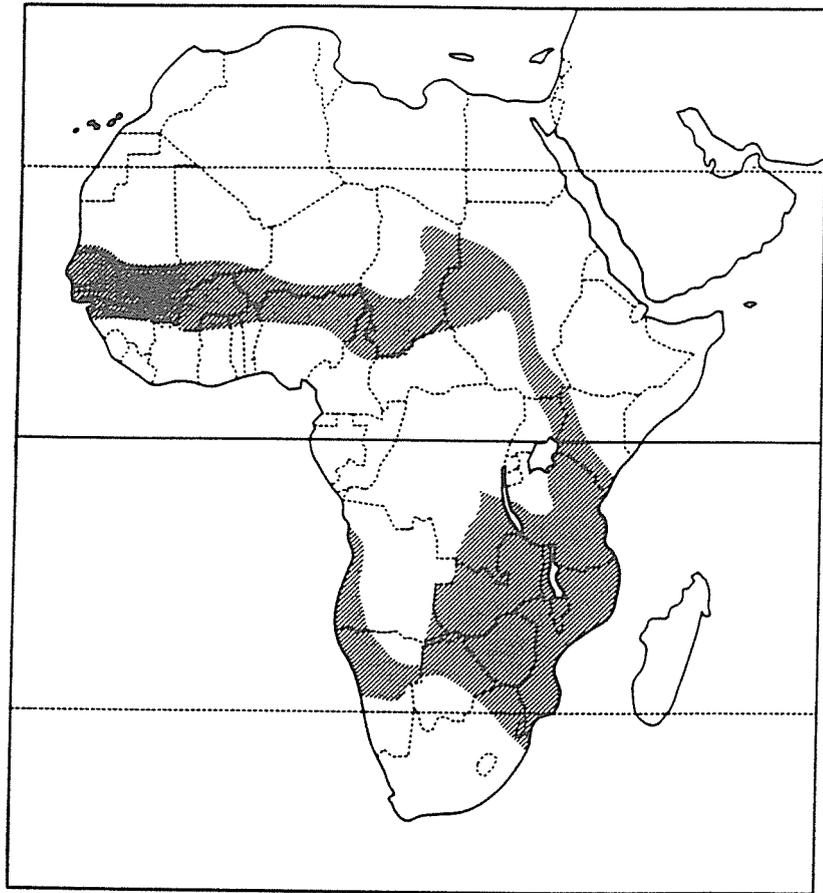


Abb. 5: Natürliche Verbreitung von *Acacia albida* (G.E. Wickens)

Die Fähigkeit vieler Leguminosen, vor allem der Schmetterlingsblütler, mit Hilfe sog. Knöllchenbakterien (*Rhizobium*) den Luftstickstoff zu binden, zählt zu den besonderen Anpassungsstrategien an nährstoffarme Standorte. Die Luft besteht zwar zu drei Vierteln aus Stickstoff, aber keine Pflanze kann Luftstickstoff in reiner Form unmittelbar aufnehmen. Um pflanzenverfügbar zu sein, muß gasförmiger Luftstickstoff daher erst in lösliche und damit pflanzenverfügbare Stickstoffverbindungen umgewandelt werden. Dies besorgen die *Rhizobium*-Bakterien, die in speziell ihretwegen von der Pflanze gebildeten Wurzelknöllchen leben und für die Abgabe von Proteinbausteinen an die Wirtspflanze von dieser Kohlehydrate bekommen. Diesem Tauschgeschäft zu gegenseitigem Nutzen (Symbiose) verdanken viele Hülsenfrüchtler ihren hohen Eiweißgehalt, liefern deshalb eiweißreiches Kraftfutter für das Vieh oder gehören als Körnerleguminosen zu den wichtigsten Nahrungsmittelpflanzen des Menschen. Die Fähigkeit, den reichlich vorhandenen Luftstickstoff mit Hilfe von Knöllchenbakterien für sich nutzbar zu machen, ermöglicht es den Leguminosen, sogar noch extrem stickstoffarme Rohböden zu besiedeln. Eine Vielzahl der zuvor aufgeführten, typischen Leguminosen-Habitate zeichnet sich aufgrund extremer Temperatur-, Trockenheits- bzw. Feuchtebedingungen oder aufgrund der initialen Standortverhältnisse durch eine extreme Stickstoffarmut aus. Als Pionierpflanzen setzen sie hier den ökosystemaren Kreislauf des Stickstoffes erst in Gang. Sterben die stickstoffbindenden Knöllchenbildner ab, reichern sie den Boden mit pflanzenverfügbaren Stickstoffverbindungen an, der dann allen anderen Gewächsen, also auch den Nicht-Leguminosen zugute kommen kann. In den Tropen werden zur „Gründung“ nicht nur krautige Gründüngerpflanzen, sondern auch Leguminosen-Schneitelbäume, in Mittelamerika z.B. *Erythrina poeppigiana*, angepflanzt.

Der Stickstoffeintrag im Boden stammt aus dem Abbau der Wurzelknöllchen - sie sterben bei jedem Schneitelzyklus ab - und dem Abbau des organischen Schneitelmaterials (Blätter, Zweige, Äste). Den größeren Stickstoffanteil lieferte - wie die aufwendig untersuchte Bilanz durch P. Nygren (1995) und C. Ramirez ergab - mit ca. 100 kg/ha/Jahr das Schneitelmaterial. 57-66 kg/ha/Jahr resultieren aus dem Abbau der Wurzelknöllchen. Bedacht werden muß außerdem, daß der Stickstoffbedarf im Zusammenhang mit dem nach jedem Schneitelzyklus einsetzenden Neuaufbau der Wurzelknöllchen und der jungen Gehölztriebe und Blätter dem Stickstoffreservoir im Boden entnommen werden muß.

Nicht alle Leguminosen besitzen die Fähigkeit, mit Hilfe von Knöllchenbakterien Stickstoff zu binden. Diese für den Stickstoffkreislauf im Ökosystem so entscheidende Symbiose ist weitgehend auf die *Papilionoideae* und *Mimosoideae* und damit aber auf die überwiegende Zahl der Gattungen und Arten der Leguminosen beschränkt. Annähernd 60 Prozent aller *Caesalpinia*-Arten sind nicht zur Fixierung von Luftstickstoff in der Lage, sondern sichern die Nährstoffversorgung bzw. die Aufschließung von Nährstoffen in der durchwurzelten Humus- und Bodenschicht über eine ektotrophe *Mycorrhiza*.

In diesem Zusammenhang ist anzumerken, daß bei weitem noch nicht alle Leguminosen auf ihre Fähigkeit zur Symbiose mit Luftstickstoff bindenden Bakterien untersucht sind. Den Stand der Forschung referiert für 1981 das Handbuch von O.N. Allen und E.K. Allen: „The Leguminosae: a source book of characteristics, uses and nodulation“. Die Fähigkeit,

Luftstickstoff zu fixieren, ist nur in wenigen anderen Pflanzensippen entwickelt und besonders bei den zu den *Betulaceae* gehörenden Erlen bekannt.

Als weitere Informationsquellen sei auf das 1994 erschienene, von F.A. Bisby in London herausgegebene „Phytochemical dictionary of the Leguminosae“ des International Legume Database and Information Service“ hingewiesen.

Zwei Formen der Mycorrhiza, d.h. der Symbiose von Bodenpilzen mit höheren Pflanzen, sind bei Leguminosen bekannt und genauer untersucht (vgl. I.J. Alexander, 1989 u. N.C. Schenck, 1989). Die Form der ektotrophen Mycorrhiza, auch gut bekannt und weit verbreitet bei Waldbäumen der gemäßigten und borealen Zone - ist besonders gut dokumentiert aus den Wäldern der afrikanischen Tropen (I.J. Alexander, 1989).

Für krautige Leguminosen typisch, aber auch bei Acacia-Gehölzen weit verbreitet, ist die sogenannte vesicular-arbusculare oder VA-Mycorrhiza, eine Form der Endomycorrhiza, in der die Pilzhyphen inter- und intrazellulär bis ins Wurzelinnere der Wirtspflanze vordringen. Es gilt mittlerweile als gesichert, daß beide Formen der Mycorrhiza das Wachstum der Wirtspflanzen fördern, z.B. dadurch, daß auch auf extrem phosphorarmen Böden die Versorgung der Wirtspflanze mit pflanzenverfügbarem Phosphor oder mit Kupfer gesichert wird. Eine VA-Mycorrhiza kann bei Leguminosen sogar die Bildung von Wurzelknöllchen fördern (N.C. Schenck, 1989).

Mittlerweile kann auch als gesichert gelten, daß junge Baumsämlinge sogar Kohlenstoff und andere Nährstoffe von erwachsenen Bäumen über eine mycorrhizale Verbindung erhalten (Read u. Finlay, 1985; Read u. Francis, 1985, zit. n. I.J. Alexander, 1989).

Wenn tropische Leguminosengehölze sich auch auf extrem nährstoffarmen Sandböden, z.B. auf frisch umgelagerten, humusfreien Flußsedimenten als Pioniergehölze konkurrenzstark durchsetzen und, trotz fehlender Fähigkeit zur N-Fixierung, natürliche Monokulturen bilden, dann ist das symbiotische Zusammenleben mit Mycorrhiza-Pilzen und die daraus resultierende verbesserte Versorgung mit Nährstoffen ein wesentlicher Grund für die Konkurrenzstärke der Leguminosengehölze an diesen Offenland-Standorten.

V Anpassungsformen und Anpassungsstrategien an die belebte Umwelt

Zur ökosystemaren Einbindungen der Leguminosen gehören schließlich auch faszinierende Anpassungsmechanismen und -strategien an die belebte Umwelt. Die Schmetterlingsblütler sind an die Bestäubung der Blüten durch *Hymenopteren*, insbesondere Bienen und Hummeln angepaßt und sind wie die Lippenblütler eutrope Immenblumen. Blütenfarbe und -form, Duft und Blütenstaub werden als Lockmittel eingesetzt. Nektar fehlt vielen Schmetterlingsblütlern. Honiglose Blüten haben z.B. *Lupinus*, *Laburnum*, *Ononis*, *Sarothamnus*, *Spartium* u.a..

Besonders bekannt geworden (vgl. H. Gams, 1925) sind komplizierte Mechanismen, die dazu dienen, die Übertragung des Pollens auf die Blütenbesucher zu sichern.

Immer dient das aus zwei verwachsenen Blütenblättern gebildete Schiffchen der Schmetterlingsblüte als Anflugplatz und wird bei Insektenbesuch zusammen mit den Flügeln der Blüte nach unten gedrückt. Entweder Griffel und Antheren treten dann hervor und bestäuben die Unterseite des Besuchers (= einfacher Klappmechanismus), oder aber der Pollen wird von einer Pollenbürste auf der Griffeloberseite zur Schiffchenspitze in Richtung Insekt gefegt (= Bürstenmechanismus). Bei *Anthyllis*, *Lotus*, *Laburnum* oder *Lupinus* wird der klebrige Pollen durch die kolbenförmig verdickte Antherenröhre portionsweise herausgepreßt. Auf raffinierte Weise verhindert dieser sog. Kolben-Pumpen-Mechanismus die Selbstbestäubung: der Stempel kommt nämlich erst dann aus dem Blütenschiffchen hervor und kann bestäubt werden, wenn die zu einem Kolben gebündelten Staubfäden und der eigene Pollen abgeblüht bzw. von Insekten weggeschafft worden sind. Bei Ginsterarten, insbesondere *Sarothamnus*, *Spatium* u.a. wird der Pollen durch Niederdrücken des Schiffchens und der Flügel von den unter Spannung stehenden, gekrümmten Antheren auf den Blütenbesucher geschleudert (Schlag- oder Explosionsmechanismus).

Bei vielen tropischen Leguminosenbäumen sind Vögel, Fledermäuse oder sogar kletternde Säugetiere die Bestäuber. Auffällig große und rote Vogelblumen besitzen z.B. die *Erythrina*- und *Butea*-Arten; die Fledermausblumen der *Parkia*-Bäume öffnen ihre Blütenköpfchen nur für eine Nacht. Erst mit der Dämmerung wird der Pollen ausgeschüttet, und auch die Nektarproduktion beginnt erst am späten Abend. Die Blütenköpfchen locken darüber hinaus mit einem spezifisch fruchtigen, für Menschen meist unangenehmen Geruch. Um im dichten Laub der Bäume gut sichtbar zu sein, sind *Parkia*-Blütenköpfchen zusätzlich rot oder gelb gefärbt, und um für die Fledermäuse bequem erreichbar zu sein, setzen sich die Blütenstände der *Parkia*-Arten deutlich vom Kronenlaub der Bäume ab.

Der komplizierte Bau der Leguminosenblüten hängt mit der fast extrem zu nennenden Anpassung an die Bestäubung durch Insekten, Vögel oder Fledermäuse zusammen.

Um so erstaunlicher ist die Ausnahme einer windblütigen Leguminose: *Ateleia herbertsmithii*, ein hoher Trockenwaldbaum aus den Wäldern Mittelamerikas, bekannt insbesondere aus Costa Rica (D.H. Janzen, 1989).

Weit verbreitet bei Leguminosen ist die Ausbreitung der Samen durch Tiere (*Zoochorie*). Sowohl Säugetiere und Vögel als auch Ameisen stehen im Dienst der Samenverbreitung.

Ameisen interagieren mit Leguminosen auf dreifache Weise: sie sichern die Samenausbreitung, sie säubern die Sproßoberflächen von Algen und Flechten und sie verteidigen die Wirtspflanzen gegen pflanzenfressende Tiere, vor allem herbivore Insekten.

Die *Myrmekochorie* (Samenverbreitung durch Ameisen) ist besonders bekannt von regelmäßig gebrannten Biotopflächen mit offenen, oft besonders nährstoffarmen Böden (offene mediterrane Buschwälder Australiens und Südafrikas, Savannen Afrikas u. Südamerikas,

Heidebiotope Europas). In derartigen "Feuerbiotopen" vergraben und verstecken Ameisen die Leguminosensamen im Boden und schützen sie auf diese Weise vor anderen tierischen Samenfressern. Von Ameisen belebte und durchgearbeitete Bodennester und -taschen sind zudem etwas nährstoffreicher und begünstigen in der Regel die Samenkeimung.

Um Ameisen anzulocken, bilden die Wirtspflanzen (*Mimoseae*, *Parkieae*, *Acacieae*, *Cassieae*, weniger häufig bei *Papilionoideae*, vgl. D. McKey 1989) extraflorale Nektarien aus.

Bei krautigen Leguminosen schützt das System Nektarie-Ameise die Blüten- bzw. Samenanlagen vor herbivoren Feinden, bei Gehölz-Leguminosen finden sich die Nektarien bevorzugt im Bereich der die jungen Blätter produzierenden Sproßspitzen.

Artspezifische und dann oft obligate Formen des Schutzsystems Pflanze/Ameise begegnen uns bei Pflanzen, die über die Nektarien hinaus noch spezifische Strukturen ausbilden, in denen die Ameisen nisten und Schutz finden: das von der Pflanze zur Verfügung gestellte Lebensraumangebot kann in aufgeblasenen Blatt- und Blütenstielen, in hohlen Zweigen und Ästen, hohlen Stammabschnitten und in geschwollenen Internodien bestehen. Welch extreme Formen der Anpassung zu beobachten sind, und zwar sowohl an das symbiotische Zusammenleben mit Ameisen als auch an lokale Umweltbedingungen, darauf hat Hoching 1970 hingewiesen: An trocken-heißen Akazien-Standorten Afrikas sind die aufgeblasenen Dornen weiß, reflektieren einen Teil der Sonnenstrahlung und halten auf diese Weise die "Ameisenwohnung" im Innern der Dornen relativ kühl, im kühlen Bergland sind die von Ameisen bewohnten Dornen der Akazien dagegen schwarz, absorbieren Sonnenstrahlung und halten auf diese Weise das Ameisennest im Innern warm.

Insbesondere bei Akazien gibt es eine besonders effektiv erscheinende Kombination von Abwehrmechanismen gegen herbivore Feinde. Starke Bedornung als morphologische Schutzeinrichtung wird vielfach ergänzt durch eine breite Palette chemischer Abwehrstoffe (z.B. Alkaloide, nicht proteinogene Aminosäuren und andere sekundäre Pflanzenstoffe). Bei der besonderen Gruppe der Ameisenpflanzen übernehmen schließlich Tiere die Abwehr herbivorer Feinde.

Alle in diesem Aufsatz beschriebenen Anpassungsformen und -strategien sind jedoch keineswegs nur leguminosentypisch, sondern auch in anderen Pflanzenfamilien anzutreffen, allerdings nicht in dieser Vielseitigkeit bzw. vielfältigen Kombination und ökosystemaren Bedeutung. Erlen - Pioniergehölze aus der Familie der *Betulaceen* - sind in der Lage, Luftstickstoff zu binden, desgleichen die *Ericacee Arctostaphylos uva-ursi* und die zu den Rosengewächsen gehörende Silberwurz (*Dryas drummondii*) (G. Dahlgren, 1964). Eutrope Immenblumen sind nicht nur Leguminosen, sondern vor allem auch die große Pflanzenfamilie der Labiaten. In Mexico sind die Blüten der Agaven auf die Bestäubung durch Langnasen-Fledermäuse spezialisiert. Typische Ameisenpflanzen (*Myrmecophyten*) gibt es schließlich auch in anderen Pflanzenfamilien, z.B. den *Moraceae*, *Euphorbiaceae*, *Passifloraceae*, *Boraginaceae*, *Polygonaceae*, *Verbenaceae* (D.H. Janzen, 1981).

Eine angemessene Erklärung für die besonders in der Familie der Leguminosen anzutreffende Vielfalt und spezialisierte Differenziertheit von Anpassungsformen und -strategien geben zu können, ist fragwürdig. P.W. Rundel (1989) spricht in diesem Zusammenhang von der besonderen „adaptive flexibility“ der Leguminosen. Für H. Walter (1951) sind die Leguminosen „in verschiedener Hinsicht extrem spezialisiertes Endglied einer Entwicklungsreihe“. Vielseitig und differenziert an die belebte und unbelebte Natur angepaßt zu sein, das bedeutet immer auch vielseitige ökosystemare Einpassung und stellt, wie die Leguminosen durch ihr fast weltweites Vorkommen belegen, offensichtlich einen Wettbewerbsvorteil dar.

VI Leguminosen als ökofunktionelle Schlüsselgruppe

Fast ein Drittel aller Hülsenfrüchtler zählt zu sieben Gattungen: *Acacia*, *Astragalus*, *Cassia*, *Crotularia*, *Indigofera*, *Mimosa* und *Genista/Cytisus* - alle sehr charakteristisch für offene Standorte, für Habitate also, die sich auf natürliche Weise erst seit dem Miozän auf der Erde ausgebreitet haben (Polhill, 1981). Anthropogene Entwaldung einschließlich aller Varianten der Desertifikation haben bis heute zusätzlich zu einer sekundären Ausbreitung dieser offenen Standorte und entsprechenden Ökosysteme beigetragen. Von Natur aus offene Standorte sind zwar für Trockengebiete besonders typisch, fehlen aber auch in den humiden Tropen keineswegs. Hier ist es vor allem die rezente fluviale Dynamik, die in verwilderten Flußalluvionen für offene, boden- und nährstoffarme Habitate sorgt. Vielfach dominieren Leguminosen in den Pflanzengesellschaften der Offenlandstandorte. Dies gilt z.B. für die Ginsterheiden der gemäßigten Zone, die Akazien- und Dornstrauchsavannen der Trockengebiete, aber auch für die Vegetation in den Flußalluvionen der feuchten Tropen, in denen auf kaum entwickelten Böden in Monsunisien Dahlbergia- und Acacia-Arten, in den mittelamerikanischen Tropen vor allem Caesalpinia-Gehölze monokulturartig vorherrschen.

Für die zur Dominanz führende besondere Konkurrenzkraft der Leguminosen ist, wie sich detailliert belegen läßt, der hohe Grad der Anpassung an für Offenlandstandorte typische ökologische Streßfaktoren verantwortlich:

- Die durch äolische oder fluviale Dynamik gestörten Böden und Sedimente befestigen und sichern Leguminosen mit ihrem tiefreichenden Wurzelsystem.
- Die Nährstoffarmut kompensieren Leguminosen mit ihrer Fähigkeit, Luftstickstoff zu binden. In vielen Fällen wird die Verfügbarkeit der Pflanzennährstoffe über eine Mycorrhiza verbessert.
- Dem in monokulturartigen Beständen potentiell möglichen Massenaufreten herbivorer Insekten setzen Leguminosen - wie I.J. Janzen (1989) betont - vielfältige sekundäre Pflanzenstoffe zur chemischen Abwehr entgegen.

Als dominante Pflanzengruppe spielen Leguminosen in diesen Offenland-Systemen eine ökofunktionelle Schlüsselrolle: als symbiotische Stickstoffsammler und als Transporteure von

Wasser und Nährstoffen aus tieferen Bodenschichten (root pumping system), tragen sie über das Recycling der organischen Pflanzensubstanz maßgeblich zur ökologischen Stabilisierung, Standortverbesserung und -sukzession bei. Aufgrund dieser Steuerfunktionen erscheint die Anwendung des relativ neuen Begriffes „Ökofunktionelle Gruppe“ (J. Blondel und J. Aronson, 1995) auf die Leguminosen deshalb angemessen.

Zu den Offenland-Ökosystemen, in denen Leguminosen ökologisch eine Schlüsselrolle einnehmen, gehören nicht nur natürliche oder halbnatürliche, sondern auch Agrarökosysteme, insbesondere wenn sie auch ackerbaulich genutzt werden.

Am Beispiel typischer Agrarökosysteme läßt sich die ökologische Schlüsselfunktion der Leguminosen sogar besonders überzeugend belegen, und zwar immer dann, wenn sie als Luftstickstoffsammler zur Gründüngung eingesetzt werden. Diese Schlüsselfunktion der Leguminosen kann in Agrarökosystemen jedoch weit über ihre Bedeutung als Gründüngerlieferanten hinausgehen. Ein besonders instruktives Beispiel liefert der afrikanische Savannenbaum *Acacia albida* (Abb. 5).

In der trocken-heißen Jahreszeit, wenn Savannengehölze normalerweise kahlstehen, liefert diese dann belaubte Akazienart sowohl Laubfutter als auch gegen Ende der Trockenzeit, wenn Futter besonders knapp ist, große Mengen an eiweißreichen Hülsen und Samen. In der heißen Jahreszeit sind die schattigen Laubbäume zudem ein bevorzugter Rastplatz für das Weidevieh. Entsprechend viel Dung fällt deshalb unter den Bäumen an.

In der Regenzeit sind die Flächen unter den Akazienbäumen dagegen besonders günstige Standorte für den Anbau einjähriger Gewächse auf Regenbasis (z.B. Kolbenhirse). Das zu Beginn der Regenzeit abfallende Laub und der im Umkreis des Baumes angesammelte Dung reichern den Boden mit organischer Substanz an. Diese wird unter den regenzeitlich warmen und feuchten Standortbedingungen sehr schnell abgebaut und steigert dadurch die Bodenfruchtbarkeit. Hinzu kommt, daß der nun blattlose Baum das Sonnenlicht ungehindert bis zum Boden durchdringen läßt, eine Voraussetzung für jede ackerbauliche Nutzung.

Alles in allem steuert ein einziges Leguminosengehölz auf besonders vielseitige und essentielle Weise ein sowohl weidewirtschaftlich als auch ackerbaulich genutztes Agrarökosystem.

Leguminosen-Gehölze sind zwar häufig die Pioniere an offenen Standorten, aber keineswegs immer. Die Nische der Offenland-Standorte im Bereich der für den Himalaya so typischen Bergrutschgebiete wird von der Nepal-Erle (*Alnus nepalensis*) eingenommen, die ähnlich wie Leguminosen in der Lage ist, Luftstickstoff zu fixieren (vgl. Abb. 2).

Auch sind Leguminosen keineswegs nur vielseitig angepaßte Spezialisten für offene Standorte. In geschlossenen tropischen Waldökosystemen, vor allem in der Neotropis, kommt Leguminosenbäumen ebenso eine ökofunktionelle Schlüsselstellung zu. In diesen vielartigen Waldgesellschaften ist ihre ökofunktionelle Stellung jedoch anders zu bewerten als bei monokulturartigen Offenlandsystemen. Zwar mag auch hier die Fixierung von Luftstickstoff

oder eine mycorrhiza-bedingte Aufschließung von Nährstoffen für den ökosystemaren Nährstoffhaushalt einen wertvollen Eintrag darstellen. Der besondere ökologische Stellenwert der Leguminosen liegt jedoch vielmehr in ihrem funktionellen Beitrag zur Absicherung der für diese Waldsysteme schon fast sprichwörtlichen Artenvielfalt (Ph. J. Regal, 1977, zit. n. H. Remmert, 1980) und den Mechanismen zu ihrer Erhaltung.

Die bei Leguminosen so weit verbreiteten, hochspezialisierten Formen der Bestäubung (mit Hilfe von Insekten, Vögeln und Fledermäusen) stellen nämlich Methoden dar, auf zielgerichtete Weise den genetischen Austausch auch dann noch zu sichern, wenn z.B. eine Baumart nur in wenigen Individuen und über ein größeres Gebiet verstreut vorkommt. Auch die vielfältigen Formen der Zoochorie haben zum Ziel, die Verbreitung der Samen über größere Distanzen zu gewährleisten und artspezifisch günstige Standorte und Nischen für den Jungwuchs zu finden. Sowohl die Formen der Tierbestäubung als auch der Samenverbreitung mit Hilfe von Tieren stellen also Strategien dar, um auch in einem vielartigen System einer einzelnen Baumart noch eine Überlebenschance zu bieten, und zwar auch dann, wenn diese Art nur sehr verstreut und in wenigen Exemplaren vertreten ist.

Die These von der ökologischen Schlüsselstellung der Leguminosen läßt sich schließlich nicht nur bezogen auf natürliche und halbnatürliche Pflanzengesellschaften, sondern auch agrarökologisch in globalem Maßstab ausdehnen. Der durch die Kultur von Leguminosen stattfindende biologische Eintrag von pflanzenverfügbarem Stickstoff in den Boden überwiegt weltweit den Stickstoffeintrag durch Mineraldüngung. Allein in Australien werden über 100 Millionen Hektar mit stickstoffbindenden Weideleguminosen bepflanzt (*Trifolium subterraneum*, *Medicago tribuloides* in den gemäßigten Klimaten, *Stylosanthes humilis* und *Macroptilium atropurpureum* in den tropischen Landesteilen) und dadurch die Bodenfruchtbarkeit und die Produktion von Biomasse nachhaltig gesteigert. Der aus Europa eingeführte Weißklee (*Trifolium repens*) ist schließlich die Basis der erfolgreichen Weidewirtschaft Neuseelands. In den Vereinigten Staaten sind es die aus Ostasien stammende Sojabohne, die ursprünglich aus Brasilien kommende Erdnuß und die europäische Luzerne, die ca. 2.4 Mio Tonnen Stickstoff jährlich liefern - dies sind 25 Prozent dessen, was an Stickstoff-Mineraldünger in den USA produziert wird.

Sowohl in Australien und Neuseeland als auch in den USA sind durch die im historischen Maßstab junge Einfuhr und den Anbau von Stickstoff fixierenden Schmetterlingsblütlern leguminosengeprägte Agrarlandschaften von kontinentalem Ausmaß entstanden, Agrarsysteme mit einem Umsatz von biologisch fixiertem Stickstoff und einer entsprechenden Biomassenproduktion, wie er in diesen Teilen der Erde vorher unbekannt war.

Aufgrund ihrer Bedeutung für die Stoffkreisläufe in anthropogenen und natürlichen Ökosystemen tragen Leguminosen in Agrarökosystemen und natürlichen Klimaxsystemen zur ökologischen Stabilisierung bei.

In natürlichen Nicht-Klimaxsystemen tragen sie zur Standortverbesserung und -sukzession bei, was zu ihrer möglichen Ablösung durch unter den verbesserten Bedingungen dann konkurrenzstärkere „ökofunktionelle Gruppen“ führen kann.

Literatur

- ALEXANDER, I.J., 1989: Systematic and Ecology of Ectomycorrhizal Legumes. In: STIRTON, C.H. & J.L. ZARUCCHI (eds.): *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29:607-624.
- ALLEN, O.N. & E.K. ALLEN, 1981: *The Leguminosae: a source book of characteristics, uses, and nodulation.* Madison, Wisc.
- BAKER, H.G. & B.J. HARRIS, 1957: The pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. *Evolution* 11: 449-460.
- BAKER, H.G., 1973: Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests, 145-159. In: MEGGERS, B.J., AYENSU, E.S. & W.D. DUCKWORTH (eds.): *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review.* Smithsonian Institution Press, Washington.
- BELSKY, A.J., AMUNDSON, R.G., DUXBURY, J.M., RIHA, S.J. & A.R. ALI, 1989: The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Appl. Ecol.* 26: 1005-1024. Mwonga.
- BLONDEL, J. & ARONSON, J., 1995: Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: Human and non-human determinants. In: DAVIES, G.W. und RICHARDSON, D.M. (eds.): *Mediterranean-type ecosystems. The function of biodiversity.* Ecological Studies 109:43-119.
- BUNDESMIN. F. ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT U. FORSTEN (Hrsg.), 1989: Körnerleguminosen. Tagungsband zum Expertenkolloquium 7.-8.11.1988 in Königswinter und Dokumentation der Forschungsvorhaben. Bundesamt f. Ernährung u. Forstwirtschaft, Außenstelle Bonn (Projektträger Agrarforschung). Schriftenreihe A, 367. Münster-Hiltrup.
- BURKILL, I.H., 1953: Habits of Man and the Origins of the Cultivated Plants of the Old World. *Proc. Linn. Soc. London*, 164:12-41.
- FUJII, K. (ed.), 1990: Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. *Proceedings of the 2. Intern. Symp. on Bruchids and Legumes held at Okayama*, 6.-9. Sept. 1989. FUJII, K. (ed.). *Series entomologica*, 46. Dordrecht.
- DALHGREN, G. (ed.), 1964: *Science in Alaska. Proc. 14th Alaskan Sci. Conference, Anchorage, Alaska.* 1963.
- DELGADO SALINAS, A.O., 1985: Systematics of the Genus *Phaseolus* (Leguminosae) in North and Central America. *Ann Arbor/Mich.-Austin/Tex.*
- EHRENDORFER, F., 1983: Übersicht des Pflanzenreiches: Spermatophyten, Samenpflanzen. In: *Lehrbuch der Botanik.* S.758-915. Stuttgart-New York.
- FLUEELER, R.P., 1992: Experimentelle Untersuchungen über Keimung und Etablierung von alpinen Leguminosen. *Veröff. d. Geobotan. Inst. der Eidgenöss. Techn. Hochschule, Stiftung Ruebel*, 110, Zürich.

- FUJII, K. (ed.), 1990: Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. Proceedings of the 2. Intern. Symp. on Bruchids and Legumes held at Okayama, 6.-9. Sept. 1989. FUJII, K. (ed.): Series entomologica, 46. Dordrecht.
- GOOR, A.Y. & C.W. BARNEY, 1976: Forest Tree Planting in Arid Zones. New York.
- GREGORY, W.C., KRAPOVICKAS, A. & GREGORY, M.P., 1980: Structure, variation, evolution and classification in *Arachis*. In: Advances in Legume Science, ed. R.J. SUMMERFIELD & A.H. BUNTING, pp. 469-481. Kew: Royal Botanic Gardens.
- GUTSCHICK, V.P., 1981: Evolved strategies in nitrogen acquisition by plants. *Am. Nat.* 118:607-637.
- HAFFNER, W., 1979: Nepal-Himalaya. Untersuchungen zum vertikalen Landschaftsaufbau Zentral- und Ost-Nepals. Erdwiss. Forsch. Bd. XII, Wiesbaden.
- HAFFNER, W., 1990: Hinreichende Ernteerträge trotz nährstoffarmer Böden - die spezielle Strategie nepalesischer Gebirgsbauern. Giessener Beiträge zur Entwicklungsforschung. Reihe I. Bd. 18. Wiss. Zentrum Tropeninst. Justus-Liebig-Universität Giessen.
- HALL, N., BODEN, R.W., CHRISTIAN, C.S., CONDON, R.W., DALE, F.A., HART, A.J., LEIGH, J.H., MARSHALL, J.K., MCARTHUR, A.G., RUSSELL, V. & J.W. TURNBALL, 1972: The Use of Trees and Shrubs in the Dry Country of Australia. Dept. of Nat. Developm., Forest and Timber Bureau. Canberra.
- HARBORNE, J.B., BOULTER, D. & B.L. TURNER (eds.), 1971: Chemotaxonomy of Leguminosae. New York.
- HASLER, A.R., 1992: Experimentelle Untersuchungen über klonal wachsende alpine Leguminosen. Veröff. des Geobotan. Inst. der Eidgenöss. Techn. Hochschule, Stiftung Ruebel, 111. Zürich.
- HEGI, G. (Hsrg.), 1975: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. IV, Teil 3. Berlin-Hamburg.
- HEGNAUER, R., 1994: Chemotaxonomie der Pflanzen: eine Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzenstoffe, Bd. 11 Leguminosen. Lehrbücher und Monographien aus dem Gebiete der exakten Wissenschaften: Chemische Reihe. Basel.
- HEITHAUS, E. R., 1982: Coevolution between bats and plants, 327-367. In: T.H. KUNZ (ed.): Ecology of bats. Plenum. New York.
- HERKLOTS, G.A.C., 1972: Vegetables in South-East Asia. New York.
- HERKLOTS, G.A.C., 1976: Flowering Tropical Climbers. Folkstone-New York.
- HOPKINS, H.C., 1986: *Parkia* (Leguminosae: Mimosoidae). *Flora neotropica*; 43/44. New York.
- JANZEN, D.H., 1981: The Defenses of Legumes against Herbivores. In: POLHILL, R.M. & P.H. RAVEN (eds.): Advances in Legume Systematics, Part 2: 951-977. Kew, Richmond, Royal Botanic Gardens.
- JANZEN, D.H., 1989: Natural History of a Wind-Pollinated Central American Dry Forest Legume Tree (*Ateleia Herbert Smithii* Pittier). IN: STIRTON, C.H. & J.L. ZARUCCHI (eds.): Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29:293-376.
- JARRELL, W.M. & R.A. VIRGINIA, 1990: Soil cation accumulation in a mesquite woodland: sustained production and long-term estimates of water use and nitrogen fixation. *J. Arid Environ* 18: 51-58.

- KÖRNER, CH., 1993: Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: SCHULZE E.D., & H.A. MOONEY (eds.): Biodiversity and ecosystem function. Ecological studies 99:117-142. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- KRINGS, T., 1991: Agrarwissen bäuerlicher Gruppen in Mali/Westafrika. Abhandlungen - Antropogeographie, FU Berlin. Sonderheft 3. Berlin.
- LAMONT, B.B., 1982: Mechanism for enhancing nutrient uptake in plants, with particular reference to Mediterranean, South Africa and Western Australia. *Bot. Rev.* 48:597-689.
- LAMONT, B.B., 1984: Specialized modes of nutrition. In: PATE, J.S., and J.S. BEARD (eds.): Mwonga: plant life of the Sandplain. Univ. of Western Australia Press. Nedlands. Western Australia. 236-245.
- LAMONT, B.B., 1992: Functional interactions within plants, the contribution of keystone and other species to biological diversity. In: HOBBS, R.J. (ed). Biodiversity of mediterranean ecosystems in Australia. Surrey Beatty, Chipping Norton NSW. 95-127.
- LAVIN, M., 1993: Biography and systematics of *Poitea* (Leguminosae): inferences from morphological and molecular data. Systematic botany monographs, 37. Ann Arbor/USA.
- LE HOUEROU, H.N., 1990a: Global change: vegetation, ecosystems and land use in the southern Mediterranean Basin by the mid twenty-first century. *Isr. J. Bot.* 39:481-508.
- LE HOUEROU, H.N., 1991: La Méditerranée en l'an 2050: Impacts respectifs d'une éventuelle évolution climatique et de la démographie sur la végétation, les écosystèmes et l'utilisation des terres. *Météorologie* 36: 4-37.
- LEON, C., LICAS, G. & H.K. SYNGE, 1985: The Value of information in saving threatened Mediterranean plants. In: Gomez-Campo C (ed.). Plant conservation in the Mediterranean area. Junk. Dordrecht. 177-196.
- LUCKOW, M., 1993: Monograph of *Desmanthus* (Leguminosae-Mimosoidae). Am. Soc. of Plant Taxonomists (Systematic botany monographs), 38. Ann Arbor, Mich. USA.
- MCKEY, D., 1989: Interactions between Ants and Leguminous Plants. In: STIRTON, D.H. & J.L. ZARUCCHI (eds.): Advances in Legume Biology. Monogr. System. Bot. Missouri Bot Gard., 29:673-718.
- MELCHIOR, H., 1964: A. Engler's „Syllabus der Pflanzenfamilien,“ 12th Ed. Band II. Berlin.
- MENNINGER, E.A., 1962: Flowering Trees of the World, for Tropics and Warm Climates. New York.
- MENNINGER, E.A., 1970: Flowering Vines of the World. New York.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL, NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES (ed.), 1979: Tropical Legumes. Resources for the Future. Washington.
- NORMAN, M.J.T., PEARSON, C.J. & P.G.E. SEARLE, 1984: The ecology of tropical food crops. Cambridge University Press. Cambridge, London u.a.
- NYGREN, P., 1995: Carbon and nitrogen dynamics in *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae; Phaseoleae) trees managed by periodic prunings. Dissertation. Helsinki.
- PEDLEY, L., 1978: A revision of *Acacia* Mill. in Queensland. *Austrobaileya*, 1:75-337.
- RAVEN, P.H. and R.M. POLHILL, 1981: Biogeography of the Leguminosae. In: *Advances in legume systematics*, Part 2, ed. R.M. POLHILL and R.H. RAVEN, 27-34. Kew: Royal Botanical Gardens.
- REGAL, Ph.J., 1977: Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196, pp. 622-629.

- RUNDEL, P., 1989: Ecological success in relation to plant form and function in woody legumes. In: STIRTON, C.H. and J.L. ZARUCHI (eds.). *Advances in legumes biology. Missouri Botanical Garden*, St. Louis, Miss. 377-398.
- SAUER, C.O., 1950: Cultivated Plants of South and Central America. In: *Handbook of South American Indians* 6, Bull 143:487-543. Bur. of Am. Ethnology.
- SCHENK, N.C., 1989: Interactions between herbaceous legumes and their associated Rhizobia, Mycorrhizae, Pests and Parasites. In: STIRTON, C.H. & J.L. ZARUCCHI (eds.): *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 29:595-605.
- SCHULZE, E.D., 1982: Plant life forms as related to plant carbon, water and nutrient relations. In: LANGE, E.D., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B. & H. ZIEGLER (eds.): *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12B, 646-652. Berlin-Heidelberg-New York.
- SCHULZE, E.D., 1989: Ökosystemforschung - die Entwicklung einer jungen Wissenschaft. In: GERWIN, R. (ed.): *Wie die Zukunft Wurzeln schlug*, 55-64. Berlin-Heidelberg-New York.
- SCHULZE, E.D. and H.A. MOONEY (eds.), 1993: Biodiversity and ecosystem function. *Ecological studies* 99. Berlin-Heidelberg-New York.
- SHISHKIN, B.K. (ed.), 1986: Flora of the USSR. The Botan. Inst. Im. V.L. KOMAROV of the Acad. of Sciences of the USSR (Chief ed.). 12. Leguminosae: Astragalus (vol. 12B). Comp. by N.F. GONCHAROV. Authorized reprint, Vol. 12. Dehra Dun.
- SWAINE; M.D. & T.C. WHITMORE, 1988: On the Definition of sociological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-6
- STIRTON, C.H. (ed.), 1989: *Advances in legume biology: Proceedings of the 2. Intern. Legume Conference*, St. Louis. 23.-27.06.1986. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden, 29.
- TEWARI, D.N., 1994: A monograph on *Dalbergia sissoo* Roxb. Dehra Dun.
- TIFFNEY, B.H., 1995: The Eocene North Atlantic landbridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *J. Arnold Arbor*, 66: 243-273.
- TIVY, J., 1993: *Landwirtschaft und Umwelt. Agrarökosysteme in der Biosphäre*. Heidelberg-Berlin-Oxford.
- TOMLINSON, P.B. & M.H. ZIMMERMANN (eds.), 1978: *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- VALDER, P., 1995: *Wistarias: a comprehensive guide*. Florilegium. Balmain.
- WALTER, H., 1952: *Einführung in die Phytologie. II. Grundlagen des Pflanzensystems*. Stuttgart-Ludwigsburg.
- WENNINGER, J., 1991: Revision von *Astragalus* L. sect. *Chlorostachys* Bunge, sect. *Phyllobium* Bunge und sect. *Skythropos* Bunge (Leguminosae). *Mitteil. der Botan. Staatssammlung*, 30. München. 1992.
- WRIGLEY, G., 1981: *Tropical agriculture. The development of production* (fourth edition). London-New York.