

Überlebensstrategien und Diversität von Bäumen an einem Extremstandort

Ein Beispiel aus amazonischen Überschwemmungswäldern

**Forschungsbericht
zum Antrag auf kumulative Habilitation**

von
Dr. rer. nat. Pia Parolin
vorgelegt dem
Fachbereich Biologie der Universität Hamburg
2002

Für Lorenz und Marta

*Rio Amazonas
Teu cenário é uma beleza
A natureza chega até a te admirar
O teu caboclo
Tão altivo e altaneiro
Para o mundo inteiro
Virou festa popular
(Emerson Maia / Boibumbá Garantido)*

INHALTSVERZEICHNIS

1	Einleitung	2
2	Amazonische Überschwemmungswälder als Extremstandort	2
3	Untersuchungsgebiete	10
3.1	Lage	10
3.2	Klima und Hydrologie	10
3.3	Wasserqualität, Sedimentation und Nährstoffgehalte der Böden	12
3.4	Vegetation	13
3.4.1	Eigenschaften der Vegetation in Várzea und Igapó	13
3.4.2	Artenzahlen in Várzea, Igapó und Terra Firme	15
3.4.3	Diversität und Florenentwicklung	17
3.4.4	Artenauswahl	20
4	Überlebensstrategien von Bäumen in amazonischen Überschwemmungswäldern	21
4.1	Strategien der Keimlingsetablierung	25
4.1.1	Samen	25
4.1.2	Keimung	27
4.1.3	Frühes Wachstum und Fluttoleranz	28
4.2	Überlebensstrategien adulter Bäume	31
4.2.1	Wachstumsstrategien von Pionierarten	32
4.2.2	Phänologische und physiologische Rhythmen	37
4.3	Strategienvielfalt und Artbildung	39
4.3.1	Abstammungsrekonstruktionen mittels molekulargenetischer Methoden	43
5	Ausblick	47
6	Zusammenfassung	50
7	Danksagung	51
8	Verzeichnis der vorgelegten Arbeiten	52
8.1	Eigene, vorgelegte Arbeiten [1-17]	52
8.2	Erläuterungen zu den eigenen Anteilen an den vorgelegten Arbeiten	54
8.3	Impact Factor (Science Citation Index) der vorgelegten Arbeiten	56
9	Verzeichnis der Fremdzitate	57
	ANHANG	70
	A. Gesamtverzeichnis eigener Publikationen	70
	B. Tabellarischer Lebenslauf	76
	C. Kopien der vorgelegten Arbeiten [1-17]	77

1 EINLEITUNG

Bäume amazonischer Überschwemmungsgebiete sind einen Großteil des Jahres durch die periodisch anschwellenden Flüsse extremen Bedingungen ausgesetzt. Einerseits halten die Überschwemmungen von Wurzeln, Stamm oder sogar der gesamten Pflanze lange an – die Baumgrenze liegt in Zentralamazonien bei einer mittleren Überschwemmungsdauer von bis zu 210 Tagen (JUNK 1989). Andererseits betragen die Überflutungen Pegelunterschiede von ungefähr zehn Metern im Jahresverlauf, im westlichen Amazonasbecken nahe der Anden gar von über fünfzehn Metern. Man spricht von einem „Flutpuls“ (JUNK ET AL. 1989, Abbildung 1). Die lange Überflutungsdauer, die hohe Wassersäule und alle damit verbundenen abiotischen und biotischen Auswirkungen auf die Vegetation stellen Lebensbedingungen dar, aufgrund derer amazonische Überschwemmungsgebiete für Flora und Fauna als Extremstandorte klassifiziert werden können. Ziel der vorliegenden Arbeit und der darin zusammengefassten Veröffentlichungen ist es, die Vielfalt von Anpassungen bzw. von Überlebensstrategien in Bezug auf die Bedingungen an diesem Extremstandort aufzuzeigen.

2 AMAZONISCHE ÜBERSCHWEMMUNGSWÄLDER ALS EXTREMSTANDORT

Der Begriff „Extremstandort“ ist trotz seiner geläufigen Verwendung nicht klar definiert. Eine Definition bietet sich im Zusammenhang mit dem biologischen Stresskonzept an: aus belastenden Klimabedingungen, eingeschränkter Verfügbarkeit von Nährstoffen, biologischer Konkurrenz und Schädigung ergeben sich für Pflanzen vielfältige Beanspruchungszustände, für die der Begriff Stress verwendet wird (BRUNOLD ET AL. 1996). **Extremstandorte sind dementsprechend solche Lebensräume, in denen einer oder mehrere Faktoren des standörtlichen Merkmalskomplexes derartig stark unter- oder überrepräsentiert sind, dass die vorhandenen Lebewesen nur unter Ausprägung besonderer Anpassungen dauerhaft dort vorkommen können.**

Derartige Lebensräume werden üblicherweise von polaren Wüsten in der Antarktis (COURTRIGHT ET AL. 2001), Trockenwüsten (z.B. GÜNSTER 1994, PARSONS 1995, MEYER ET AL. 1997), alpinen Kältewüsten (OKSANEN & OKSANEN 2000), Fels- und Geröllhalden (SCHWAB & KRATOCHWIL 1994) oder Inselbergen (FRAHM 1996, BURKE ET AL. 1998, POREMBSKI ET AL. 2000) dargestellt. Sie werden in der Regel nicht von Bäumen besiedelt, obwohl es Ausnahmen gibt: Coniferen können das für Blütenpflanzen ungünstige kalte boreale Klima und die oberen Höhenstufen von Gebirgen besiedeln (WALTER & BRECKLE

1991). In Wüstengebieten und Savannen, d.h. auf Extremstandorten mit Dürrestress, wachsen Sukkulente oder sklerophylle Holzpflanzen, die durch mechanische Gewebe ausgesteifte Blätter haben und nur bei höherer Hydratur austreiben (WALTER & BRECKLE 1991). Baumarten mit besonders tiefen Wurzeln können Trockentäler besiedeln, wie z.B. *Acacia tortilis*, die in Erosionsrinnen bei einem Jahresniederschlag von nur 50 mm wächst (WALTER & BRECKLE 1991).

Süßwasser-Überschwemmungsgebiete oder Auen gelten gemeinhin nicht als Extremstandorte, da die Überflutungen zeitlich begrenzt und mit niedrigen Amplituden stattfinden. Die Überschwemmungsbereiche der amazonischen Ströme, die eine Fläche von ca. 300.000 km² ausmachen (JUNK 1993), sind jedoch deutlich extremeren Bedingungen ausgesetzt, weswegen sie als Extremstandorte für alle dort lebenden Organismen anzusehen sind:

- a. sehr **lange Flutdauer** (bis zu 210 Tage im Jahr in von Bäumen besiedelten Bereichen);
- b. sehr **hohe maximale Wassersäule** (10-15 m hoch in Zentralamazonien);
- c. schnelle **Pegeländerungen** (zu Zeiten maximalen Steigens oder Sinkens bis zu 10 cm am Tag);
- d. Hypoxie bis hin zu extremer **Anoxie** im Boden durch hohe Produktivität und hohe sauerstoffzehrende Abbauraten (gilt für Weißwassergebiete, weniger für Schwarzwasserwälder) führt zu toxischen Nebenprodukten, Stoffwechselumstellungen und Beeinträchtigung der Wasser- und Nährstoffaufnahme (LARCHER 1994, BRUNOLD ET AL. 1996);
- e. hohe **Sedimentation** in Weißwassergebieten verstärkt Hypoxie in der Rhizosphäre und beeinträchtigt die Photosynthese untergetauchter Blätter durch Wassertrübung und Sedimentauflage;
- f. sehr geringe **Nährstoffverfügbarkeit** in Schwarzwassergebieten;
- g. hohe **mechanische Beanspruchung** durch Strömungsdruck, Erosion;
- h. in der Phase des Niedrigwassers kann es aufgrund relativ geringer Niederschläge zu **Trockenstress** kommen (RIBEIRO & ADIS 1984, SCHLÜTER & FURCH 1992, SCHLÜTER ET AL. 1993).

Es kann vermutet werden, dass ähnlich extreme Bedingungen in den Überschwemmungsgebieten des Kongo in Afrika herrschen: in diesem Fluss-System, das durch ein ähnliches Entstehungsalter und ebensolche langfristige, pulsierende Überflutungen geprägt ist (Junk, pers. Mitt.), sind ökologische Untersuchungen jedoch aufgrund der

politischen Lage seit jeher schwierig. In Asien sind durch die dichte menschliche Besiedlung die Überschwemmungsgebiete großer Ströme stark abgewandelt und beeinträchtigt, so wie dies auch in Europa der Fall ist (KÜSTER 1999), wo nur noch kleine Bereiche intakt sind, z.B. der Elbe („Biosphärenreservat Mittlere Elbe“), der Donau bei Wien („Alluvial National Park“, WARD ET AL. 1999; KINZELBACH 1994), des Rheins (DISTER 1985, SCHNITZLER 1995, ARENS ET AL. 1998) und der Rhône (FRUGET & MICHELOT 2001). Diese wiederum besitzen jedoch nicht die hohe Amplitude und extrem lange Dauer der Flut wie der Amazonas (Abbildung 1).

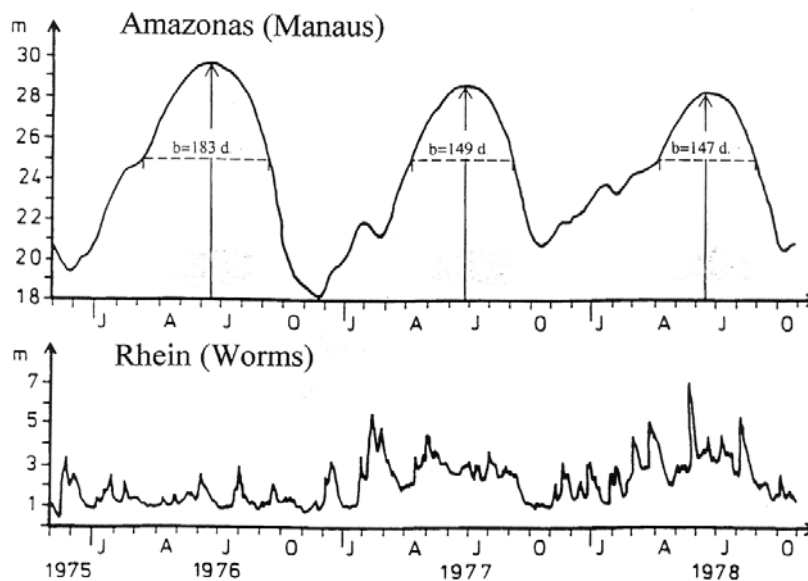
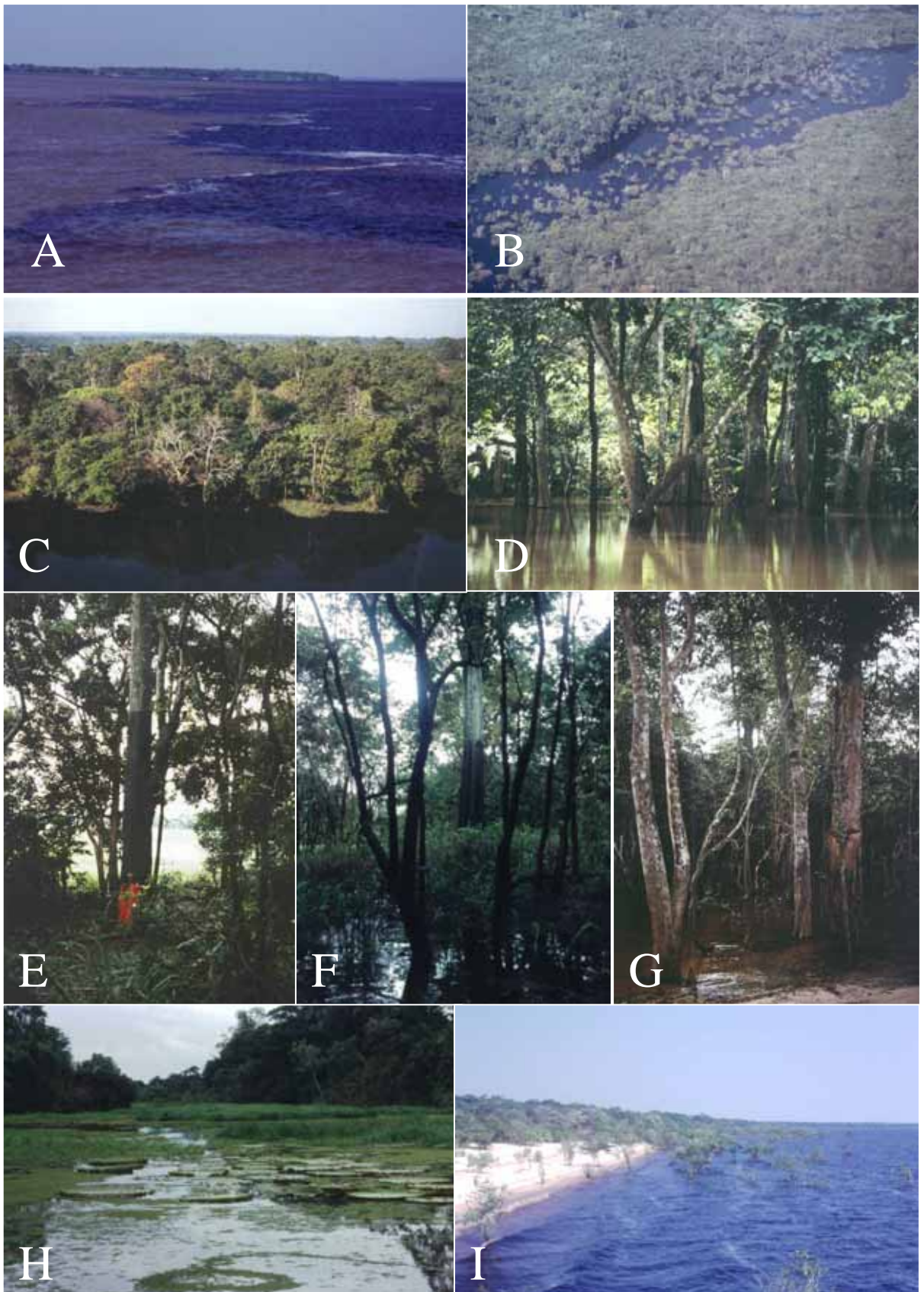


Abbildung 1: Monatsmittel der Wasserstände des Amazonas bei Manaus und des Rheins bei Worms im Vergleich (nach ADIS 1997).

Typische Eigenschaften der Organismen an Extremstandorten sind in der Regel die Bildung von Dauer- und Ruhestadien zur Überbrückung der ungünstigen Perioden (LARCHER 1994), das Dominieren stenöker Artengruppen (THIENEMANN 1918, 1954), die ökologisch hochgradig spezialisiert sind (SCHWABE & KRATOCHWIL 1994) und schnelle Lebenszyklen mit hohen Reproduktionsraten vollziehen (r-Strategie), womit flexibel und schnell auf den Eintritt günstiger Bedingungen reagiert werden kann. Organismen amazonischer Überschwemmungswälder weisen diese Strategien durchaus auf. Manche aquatische und terrestrische Tiere und Pflanzen besitzen Dauer- und Ruhestadien (IRMLER 1981, ADIS 1981, ADIS & MESSNER 1997, ADIS & JUNK 2002), oder sie können das Gebiet während der jeweils günstigen Periode durch Einwanderung oder Verdriftung neu besiedeln (JUNK 1980). Aquatische Makrophyten können durch eine erstaunliche morphologische und physiologische Plastizität an günstigen Plätzen die ungünstige Phase in teilweise stark abgewandelter Form überstehen (JUNK 1970, JUNK & PIEDADE 1993, 1997). Bei den aquatischen und terrestrischen

Invertebraten dominieren r-Strategen mit hohen Reproduktionsraten, durch welche die in der jeweils ungünstigen Phase entstandenen hohen Verluste ausgeglichen werden können (JUNK 1980, 1985, JUNK & DA SILVA 1997, ADIS 1997). Innerhalb des Überschwemmungs-Gradienten und besonders in tiefen Lagen müssen sich die Organismen im Jahresverlauf auf zwei Extreme einstellen (Tafel I D-G), und häufig bilden sich Phasenstrategen heraus, die an eine Phase besonders angepasst sind und die andere nur überdauern (NEIFF 2001). Dies entspricht der von GESSNER (1968) postulierten Gleichsetzung der Überschwemmungsphase mit einem „physiologischen Winter“, in dem die Organismen – dem Winter der gemäßigten Klimate gleich – eine aufgezwungene Ruhephase einlegen. Überraschend ist jedoch, dass viele Organismen in der Lage sind, in der terrestrischen und in der aquatischen Phase zu gedeihen. Besonders bei Bäumen, die durch ihre Langlebigkeit und ihre fehlende Mobilität der extremen Überschwemmung stark ausgesetzt sind, kommt es nicht zu stenöken Ausprägungen, sondern vielmehr zu einer erstaunlichen Vielfalt von Arten und unterschiedlichen Lebensmustern. So kann für Bäume die Überschwemmungsperiode nicht mit einem „physiologischen Winter“ gleichgesetzt werden, denn die Wachstumsaktivität wird zwar unterbrochen, wie sich in der Ausbildung von Jahresringen im Holz der meisten Arten zeigt (WORBES 1989, 1996), aber es finden gleichzeitig die Höhepunkte der Blüh- und Fruchtphase statt, so dass die Pflanzen sich zu keinem Zeitpunkt in einer vollständigen Ruhephase befinden (PAROLIN 1997). An diesem Extremstandort hat also der Überflutungsstress für Bäume keine stark einschränkende Wirkung, sondern er stellt vielmehr eine Triebkraft für verstärkte Resistenz und adaptive Evolution dar, was der Formulierung von LARCHER (1987) entspricht, dass Stress destruktive und konstruktive Elemente besitzt. Dass Überflutung von angepassten Arten gut toleriert wird, ist bekannt – obwohl sie für die meisten nicht angepassten Pflanzen eine Gefährdung darstellt, die schon in wenigen Tagen und Wochen zum Absterben führen kann, und Pflanzen in der Regel schneller durch Vernässung zugrundegehen als durch Bodenaustrocknung (LARCHER 1994). Die üblichen Anpassungen an Wasserüberschuss und den daraus resultierenden Sauerstoffmangel in der Rhizosphäre mit all seinen Folgen (Stoffwechselumstellungen, Toxizität von Abbauprodukten, Beeinträchtigung von Wasser- und Nährstoffaufnahme) sind z.B. Aerenchyme, oberflächliche Wurzelsysteme und Adventiv- oder Kniewurzeln, die der Belüftung und Sauerstoffzufuhr dienen. Diese Anpassungen sind jedoch bei den Überschwemmungsdimensionen in Amazonien nur bedingt wirksam, da vor allem durch die Höhe der Wassersäule und die Schnelligkeit der Pegeländerungen derartige Belüftungsmechanismen ihre Wirksamkeit verlieren. Dennoch besitzen Pflanzen in



Tafel I: Zentralamazonische Überschwemmungswälder. A Zusammenfluß des Rio Solimões (Amazonas) und Rio Negro bei Manaus (8/95). B Luftbild eines Igapó bei Hochwasser (Rio Jaú, 8/94). C Igapó des Paraná Ariaú (8/95). D-F Várzea der Ilha de Marchantaria bei Hoch-, Niedrigwasser und bei auflaufendem Wasser (D 5/96, E 10/93, F 3/98). Man beachte die Hochwassermarken an den Baumstämmen. G Igapó des Rio Tarumã-Mirim bei ablaufendem Wasser (8/93). H Makrophyten in der Várzea (Ilha de Marchantaria, 5/93). I Flußufer des Rio Negro mit Igapó-Wald (8/95).

amazonischen Überschwemmungswäldern eine große Anzahl an Anpassungen an das amphibische Leben (s. Kapitel 4: „Überlebensstrategien von Bäumen in amazonischen Überschwemmungswäldern“), welche an den regelmäßigen monomodalen Flutpuls (JUNK ET AL. 1989, Abbildung 1) gekoppelt sind. So erfolgt z.B. die Diasporenausbreitung hauptsächlich hydro- und/oder ichthyochor (GOTTSBERGER 1978, GOULDING 1983, KUBITZKI & ZIBURSKI 1994), und der für die feuchten Tropen ungewöhnliche periodische Laubwurf mancher Arten steht mit regelmäßigen Wachstumsreduktionen in Zusammenhang, die im Holz als annuelle Wachstumsringe erkennbar sind (WORBES 1989, 1996). Die speziellen Anpassungen ermöglichen, dass der Flutpuls keineswegs einen so einschneidenden Faktor darstellt, dass die gesamte Physiologie beeinträchtigt und „gleichschaltet“ wird, wie sich bei Untersuchungen an sechs häufigen Baumarten Zentralamazoniens zeigte (PAROLIN 1997). Photosynthetische Assimilation und Wachstum werden in der Überschwemmungsperiode zwar eingeschränkt, aber nicht in dem Maße, wie dies aufgrund der anoxischen Bedingungen im Wurzelbereich zu erwarten wäre (CRAWFORD 1982, 1992). Vielmehr finden trotz einer mehreren Metern hohen Wasserbedeckung des Stammes und Teilen der Baumkrone sehr hohe Photosyntheseleistungen statt. Das Bild der Überschwemmungswälder, das sich dem Beobachter in der Hochwasserphase bietet, ist dementsprechend keineswegs durch Einheitlichkeit geprägt, wie sie sich z.B. unter anderen extremen Bedingungen darstellt, etwa im temperaten Winter oder in Phasen starker Dürre, in denen sich alle Laubbäume in einer auf den ersten Blick sichtbaren Ruhephase befinden. Thienemanns biozönotische Extremstandort-Regel, die besagt, dass „je größer die Einseitigkeit in den Lebensbedingungen [ist], um so artenärmer [ist] die Biozönose, aber um so mehr sind auch gemeinsame Charakterzüge bei den Formen, die sie zusammensetzen, vorhanden, d.h. um so gleichförmiger wird sie“ (THIENEMANN 1918), gilt sichtlich nicht in amazonischen Überschwemmungsgebieten, in denen außer der Vielfalt der Arten auch die große Vielfalt der Anpassungen und Überlebensstrategien auffällt. Eine der zentralen Hypothesen, die in der vorliegenden Arbeit untersucht werden soll, ist, dass es trotz der anscheinend stark formenden Umweltfaktoren zu einer Koexistenz sehr unterschiedlicher Strategien kommt.

Das Flutpuls-konzept (JUNK ET AL. 1989) postuliert den Flutpuls als grundlegende Kraft, die für die Existenz, die Produktivität und die Interaktionen der Biota in Überschwemmungswald-Systemen verantwortlich ist. Dabei fördert ein vorhersagbarer, lang anhaltender Puls Anpassungen und Strategien der Organismen an die wechselnden Bedingungen in der aquatisch-terrestrischen Übergangszone. Eine zentrale Hypothese des Flutpuls-konzeptes ist somit: der vorhersagbare Flutpuls verändert die Umweltbedingungen auf eine vorhersagbare

Weise, so dass die Organismen vorhersagbare Reaktionen aufzeigen. Weiterhin besagt das Flutpuls-konzept, beruhend auf Untersuchungen zur Fauna und zur Makrophytenvegetation, dass die große Artendiversität auch eine große Diversität an morphologischen, anatomischen, physiologischen und phänologischen Reaktionen auf die Überschwemmung aufweist.

Regionale Verteilungen und Gradienten, die Zonierungen bewirken, tragen zur Diversität bei: kleinräumig steht die Zonierung in engem Zusammenhang mit der Überflutungstoleranz der Keimlinge, die je nach Standort unterschiedliche Etablierungs- und Wachstumsstrategien entwickelt haben: es wird vermutet, dass die Verteilung im Überschwemmungsgradienten schon früh durch diese Strategien determiniert wird. Großräumig gesehen gibt es Arten-Gradienten in West-Ost-Richtung innerhalb des Amazonasbeckens, die auf Unterschieden in der Orogenese und auf geomorphologischen und regionalklimatischen Eigenheiten beruhen. Naheliegend ist dann der Schritt, Erklärungen zu suchen, wie es zu der hohen Diversität und Komplexität der Strategien gekommen ist. Über die Entstehung der Diversität in Tropenwäldern wird viel debattiert, und die vielfaltsfördernden und artbildenden Prozesse sind noch weitgehend ungeklärt. In dieser Arbeit sollen einige Fragen bezüglich der Diversität und der floristischen Entwicklung der Überschwemmungswälder aufgeworfen und erste Untersuchungsergebnisse vorgestellt werden. Zur Klärung der Fragen wurden drei Themenkomplexe bearbeitet, welche die kritischen Phasen im Anpassungsverlauf an einem Extremstandort dokumentieren.

Themenkomplex I: Strategien der Keimlingsetablierung: Eigenschaften der Diasporen und Keimung, sowie Wachstum, Physiologie und Überschwemmungstoleranz von Keimlingen werden dokumentiert, um verschiedene Strategien zur Etablierung am „Extremstandort amazonischer Überschwemmungswald“ aufzuzeigen.

Themenkomplex II: Überlebensstrategien adulter Bäume: Die Vielfalt der Überlebensstrategien und die Eigenschaften und Anpassungen, welche die unterschiedliche Besiedelung von Habitaten ermöglichen, werden anhand verschiedener Lebensformen von Bäumen dargestellt (Pioniere und Nicht-Pioniere, laubwerfende und immergrüne Arten).

Themenkomplex III: Diversität der Strategien und Artbildung: Die Entstehung der ungewöhnlichen Vielfalt von Strategien und Arten in den Überschwemmungswäldern soll in die aktuelle Diskussion um Diversität in Tropenwäldern eingeordnet werden.

Der Schwerpunkt liegt darauf, Fallbeispiele zu geben und Erklärungen abzuleiten, warum es möglich ist, dass es an einem Extremstandort mit scheinbar stark formenden und gleichrichtenden Umweltfaktoren, die eher Monotonie als Vielfalt erwarten lassen, eine so ungewöhnlich hohe Vielfalt von Strategien und morphologischen, anatomischen, physiologischen und/oder phänologischen Reaktionen auf den Flutpuls geben kann.

Die Behandlung der drei bearbeiteten Themenkomplexe wird durch zwei wesentliche Faktoren unterstrichen, die zur Ausbildung der Vielfalt beitragen können:

1. **Artendiversität:** Eine für Extremstandorte nicht selbstverständlich große Artenvielfalt stellt die Grundlage für eine hohe Strategievielfalt dar. Erklärungen dafür liegen in kontinuierlichen Einwanderungsprozessen aus der umgebenden Terra Firme sowie in der hohen Vielfalt von Habitaten und Gradienten in amazonischen Überschwemmungswäldern, z.B. in kleinräumigen Unterschieden der Überschwemmungsdauer und -höhe je nach Position nah oder fern des Flussbettes, sowie in Unterschieden der Nährstoffverfügbarkeit verschiedener Fluss-Systeme, und in großräumigen Unterschieden innerhalb des Amazonasbeckens, die auf orogenetischen, geomorphologischen, paläo- und regionalklimatischen Prozessen und Gegebenheiten beruhen.
2. **Vorhersagbarkeit:** Der regelmäßige Flutpuls verändert die Umweltbedingungen auf eine vorhersagbare Weise, wodurch die einschränkende Wirkung des Flutstresses vermindert wird. Die Vorhersagbarkeit diene als Grundlage zur schrittweisen Einwanderung von Organismen aus den umgebenden Wäldern der Terra Firme oder Savannen, wobei der Stress durch Überschwemmung sogar als Triebkraft für adaptive Evolution angesehen werden kann (LARCHER 1987). So wurden Anpassungen an rein terrestrische, rein aquatische und wechselnde Bedingungen hervorgebracht. Es wird erwartet, dass sich diese Vorhersagbarkeit auch in den phänologischen und physiologischen Reaktionen der Bäume widerspiegelt, sowie in deren Vorkommen innerhalb des Überschwemmungsgradienten. Somit wird die Aneinanderreihung graduell ansteigender Stressfaktoren durch die Kontinuität und Vorhersagbarkeit zu einem regelhaften diversifizierenden Umweltfaktor, entgegen dessen Stresseinfluss die Anpassung wirkt.

3 UNTERSUCHUNGSGEBIETE

3.1 Lage

Alle Untersuchungen wurden in der Nähe von Manaus (Brasilien) in Zentralamazonien durchgeführt (Abbildung 2). Zu den Weißwassergebieten (Várzea, Tafel I H) gehörten Standorte auf der Ilha de Marchantaria ($3^{\circ}15'S$, $58^{\circ}58'W$), Ilha do Careiro, Costa do Catalão und Canal do Xiborena, alle ca. 10-20 km flussaufwärts vom Zusammenfluss des Amazonas (Rio Solimões) mit dem Rio Negro (Tafel I A).

In den Schwarzwassergebieten (Igapó, Tafel I G, I) lagen die Untersuchungsgebiete im Unterlauf des Rio Tarumã-Mirim 20 km nordöstlich von Manaus ($3^{\circ}02'S$, $60^{\circ}17'W$), am Rio Negro (Praia Grande) sowie im Nationalpark Rio Jaú ($1^{\circ}90'S$ - $3^{\circ}00'S$, $61^{\circ}25'W$ - $63^{\circ}50'W$), 200 km nordöstlich von Manaus. Die untersuchten Stellen liegen zwischen 21 und 27 m über dem Meeresspiegel, und die Bäume sind einer regelmäßigen mittleren Überschwemmungsdauer durch Weiß- bzw. Schwarzwasser von maximal fünf bis sieben Monaten im Jahr ausgesetzt.

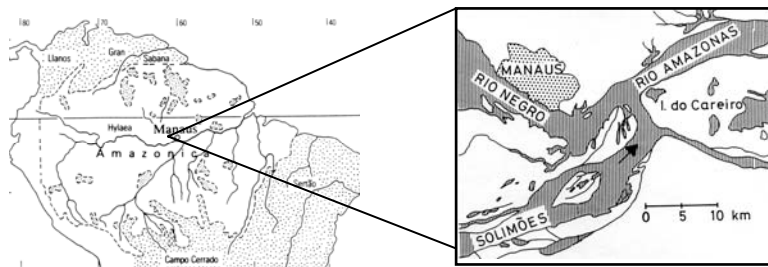


Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete in Zentralamazonien bei Manaus, Brasilien.

3.2 Klima und Hydrologie

Das Klima Zentralamazoniens ist warm und feucht mit einem typischen Tageszeitenklima. In den wärmsten Monaten von August bis November liegt die Temperatur zwischen $27.2^{\circ}C$ und $27.6^{\circ}C$, in den kältesten Monaten von Januar bis April zwischen $25.9^{\circ}C$ und $26.1^{\circ}C$. Die Luftfeuchtigkeit beträgt zwischen 75.6% im September und 86.7% im April (RIBEIRO & ADIS 1984). Die Niederschläge liegen zwischen 1700 und 2300 mm im Jahr, wobei es zwischen Juni und Oktober eine Trockenperiode und zwischen Dezember und April eine Regenzeit gibt. Insgesamt ist die Regenmenge in den Überschwemmungsgebieten um bis zu 45%

geringer als auf der benachbarten Terra Firme (JUNK 1997) und kann auf der Amazonasinsel Ilha de Marchantaria nur 1000 mm im Jahr betragen (RIBEIRO & ADIS 1984).

Die periodischen Schwankungen der Niederschlagsmengen im gesamten Amazonasbecken bewirken ein um ca. 4-6 Wochen versetztes periodisches Anschwellen und Absinken der Wasserpegel der großen Ströme. Aus Daten von 1902 bis 1994 errechnete JUNK (1997 S. 32) eine mittlere Flutamplitude von 9.95 m im Jahr bei Manaus (Abbildung 3). Allerdings können die Amplituden in verschiedenen Jahren stark schwanken (Abbildung 4). So sank z.B. von 1993 bis 1995 das Wasser 34 Monate lang nicht unter die 20m-Marke bei Manaus. Andererseits stieg das Wasser 1992 nur wenig an, so dass oberhalb der 25m-Marke 18 Monate lang keine Überschwemmung eintrat. Abgesehen von solchen Besonderheiten handelt es sich jedoch um einen regelmäßigen monomodalen Flutpuls (Junk 1989).

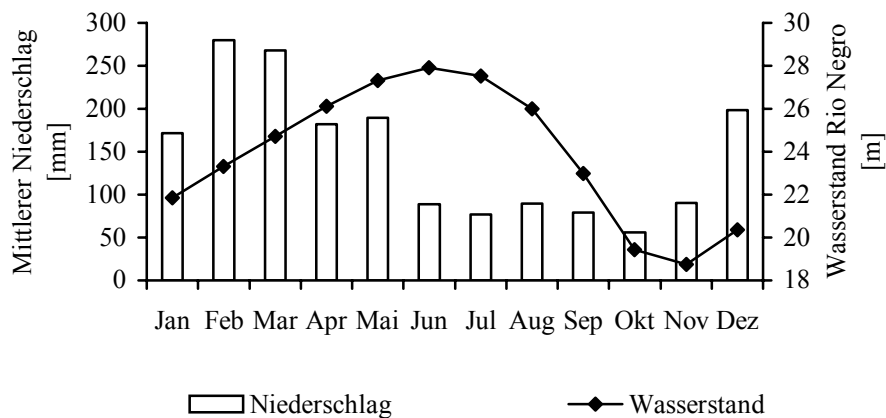


Abbildung 3: Mittlerer monatlicher Wasserstand und Niederschlag in Manaus.

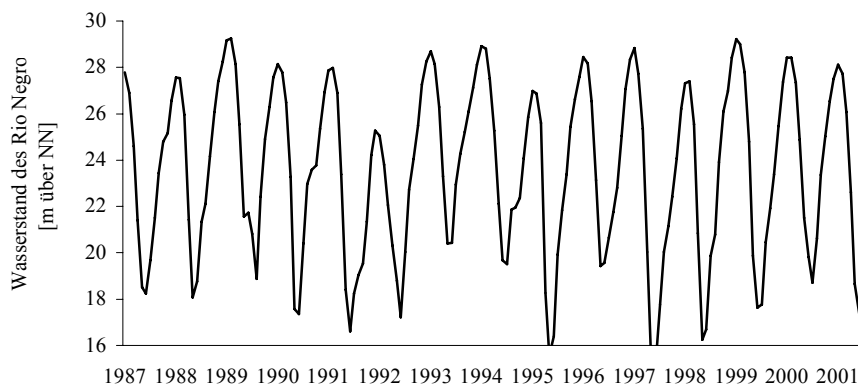


Abbildung 4: Wasserstände des Rio Negro, gemessen am Hafen von Manaus 1989-2001.

3.3 Wasserqualität, Sedimentation und Nährstoffgehalte der Böden

Die Überschwemmungsgebiete werden entsprechend der flutenden Gewässer in Várzea und Igapó unterschieden. SIOLI (1954) unterteilte die Ströme Amazoniens nach ihrer Wasserfarbe (Tafel I A) und -qualität in:

- a) **Weißwasserflüsse**, die aufgrund ihrer Herkunft aus den Anden reich an Sedimenten und gelösten Mineralien sind, einen nahezu neutralen pH-Wert (6.7-6.9) und eine relativ hohe Alkalinität besitzen (FURCH & JUNK 1997);
- b) **Schwarzwasserflüsse**, die aufgrund ihrer Herkunft aus den geologisch alten Schichten arm an Sedimenten und gelösten anorganischen Substanzen sind, aber mit hohem Anteil von Huminsäuren, pH von 4.2-5.1 und geringer Alkalinität (FURCH & JUNK 1997);
- c) **Klarwasserflüsse**, die transparentes Wasser führen, mit saurem bis neutralem pH und einem intermediären Anteil an gelösten Mineralien. Bei Manaus spielen sie eine untergeordnete Rolle und werden in der vorliegenden Arbeit nicht weiter berücksichtigt.

Nach PRANCE (1979) werden die nährstoffreichen Überschwemmungsgebiete der Weißwasserflüsse „seasonal várzea“ und die nährstoffarmen Überschwemmungsbereiche der Schwarzwasserflüsse „seasonal igapó“ genannt. Beiden Ökosystemen ist gemeinsam, dass die oberirdische Waldbiomasse an der gesamten Nährstoffmenge einen relativ geringen Anteil hat, nämlich in der Várzea 3% und im Igapó 10% (FURCH 1997) und nur ein kleiner Teil der vorhandenen Bodennährstoffe für das Pflanzenwachstum verfügbar ist. Außer bei Stickstoff und Phosphor ist die Menge an verfügbaren Nährstoffen in Várzea-Böden deutlich höher als in Igapó-Böden (Tabelle 1; FURCH 1997, SIOLI 1954, SOMBROEK 1984). Der pH der Böden ist – anders als beim Wasser – in Várzea und Igapó ähnlich sauer.

Die Sedimentation ist in Várzea und Igapó deutlich verschieden, mit 100 mg l⁻¹ Suspensionsfracht im Amazonas/Rio Solimões, verglichen mit 6 mg l⁻¹ im Rio Negro (IRION ET AL. 1997). Dementsprechend ist die Sedimentauflage im Igapó kaum messbar, während sie in der Várzea eine wichtige Rolle spielt (Tafel II A, C), wo sie sich positiv auf den regelmäßigen Nährstoffeintrag und negativ auf die Durchlüftung der Rhizosphäre auswirkt. Außerdem beeinträchtigt sie die Photosynthese durch Auflagerung auf den Blättern.

Die mittleren Sedimentablagen betragen in der Várzea 3 mm, in Alluvialbereichen bis zu einem Meter im Jahr (IRION ET AL. 1997). Dabei zählt der Vorrat partikulären Stickstoffs im Sediment als essentielle Stickstoffquelle für Pflanzen (KERN 1995, KERN & DARWICH 1997).

Tabelle 1: Vergleich der Böden in Várzea und Igapó bei Manaus: Gehalte an verfügbaren Nährstoffen in einer Tiefe von 30 cm (in kg ha⁻¹) und pH-Wert (nach FURCH 1997).

	N	P	K	Mg	Ca	pH
Várzea	110	49	426	1395	8900	3.5-5.4
Igapó	132	41	139	45	79	3.5-3.9

Die Wasserqualität von Weiß- und Schwarzwasser wirkt sich auch auf die Sichttiefe und somit auf die Lichteinstrahlung für überschwemmte Pflanzen aus: die Wassertransparenz ist mit Secchi-Tiefen von 30-50 cm im Amazonas und 2 m im Rio Negro in beiden Systemen gering (FURCH & JUNK 1997). In einer Tiefe von 3-5 m (Weißwasser) bzw. von 8 m (Schwarzwasser) wurden keine Photonen mehr gemessen (FURCH & JUNK 1997).

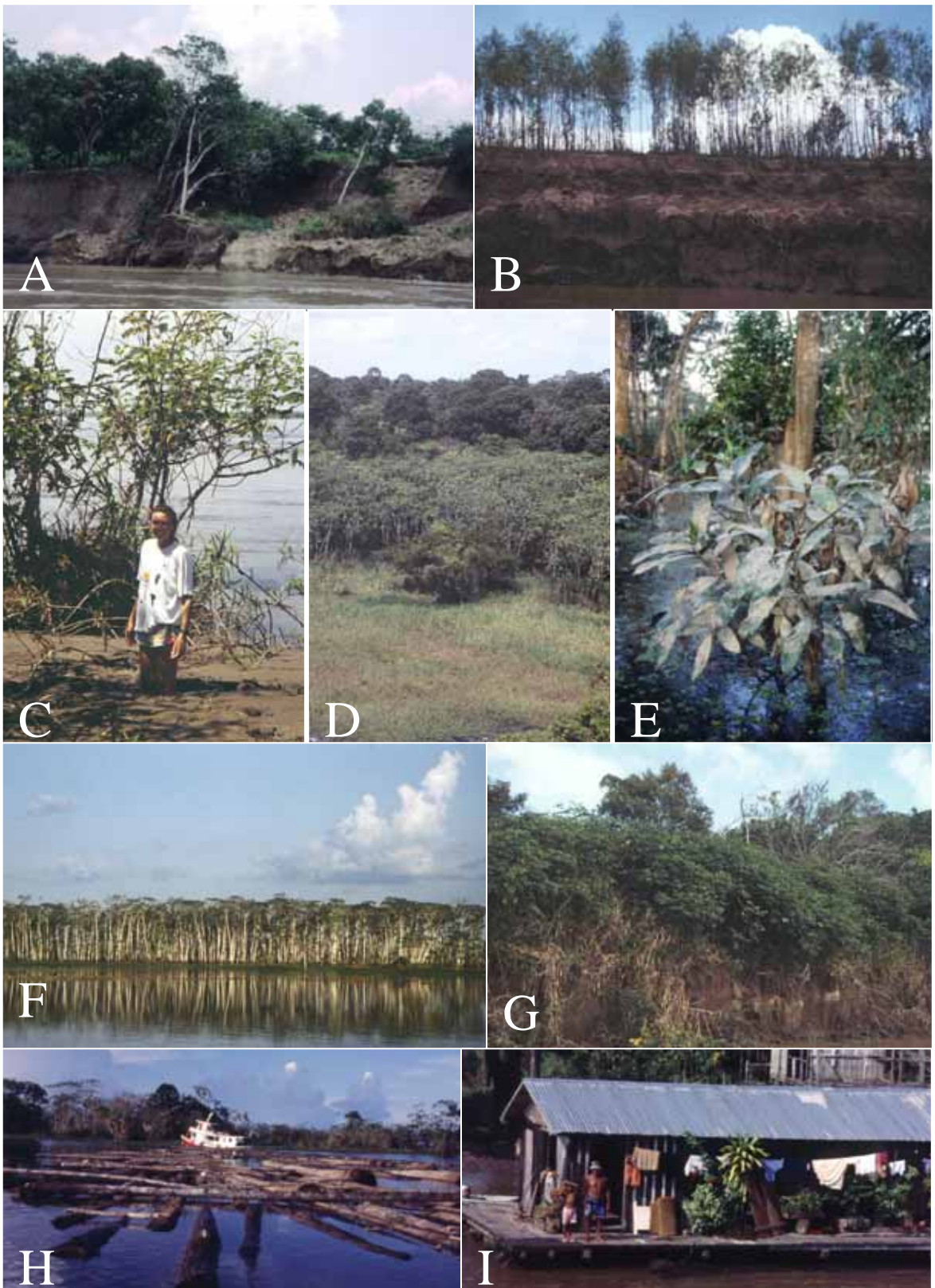
Der Sauerstoffgehalt kann – besonders in der biomassereichen Várzea – sehr gering sein. Speziell in ruhigen Lagen, in denen kein Austausch durch Strömung oder Wind verursacht wird, kommt es in einer Wassertiefe von 3-5 m, manchmal schon von 1-2 m, zu anoxischen Verhältnissen (JUNK 1980, FURCH & JUNK 1997).

3.4 Vegetation

*Vegetationsbeschreibungen und floristische Aufnahmen werden in den Publikationen **Parolin, Oliveira, Piedade, Wittmann & Junk 2002 [1]; Parolin 1998 [2]; Parolin, Adis, Amaral, Schmidt & Piedade 2002 [4]** und **Parolin, Adis, Rodrigues, Amaral & Piedade im Druck [5]** dargestellt. Auf die Nutzung der Baumarten wird in der Arbeit **Parolin 2000 a [3]** eingegangen.*

3.4.1 Eigenschaften der Vegetation in Várzea und Igapó

In Várzea und Igapó gibt es eine deutliche Zonierung der Vegetation entlang des Flutgradienten (Tafel II D), mit fluttoleranten Arten in den tief gelegenen und lange überfluteten Bereichen und weniger fluttoleranten Arten in den oberen Bereichen nahe der Terra Firme (JUNK 1989, FERREIRA 2000). Die lange überschwemmten Bereiche sind im nährstoffreichen Weißwasser von aquatischen und semi-aquatischen Makrophyten gesäumt (Tafel I H), mit extrem hohen Produktivitätsraten (MORISON ET AL. im Druck), welche die unterschiedlichen Nährstoffgehalte der Böden in Várzea und Igapó widerspiegeln. In der Várzea erreicht die Nettoproduktivität von Makrophyten (z.B. *Echinochloa polystachya*) 100 t ha⁻¹ im Jahr, und liegt somit weltweit an der Spitze (PIECADE ET AL. 1991). Im Igapó fehlen



Tafel II: Sedimentation, Zonierung und Sukzession im Várzea-Überschwemmungswald: A Natürliche Erosion am Amazonasufer (Ilha do Careiro, 10/93). B Monospezifischer Bestand von *Salix humboldtiana* auf einer Sedimentationsbank (Ilha de Marchantaria, 11/93). C Frische Sedimentaumlage am Amazonasufer (Costa do Catalão, 8/95). D Natürliche Sukzessionsabfolge im Überschwemmungsgradienten: *Paspalum fasciculatum*, *Cecropia latiloba* und Hochwald (Ariaú, 8/95). E *Tabernaemontana juruana* nach Ende der Überschwemmung mit Sedimentaumlage auf den Blättern (Ilha de Marchantaria, 8/95). F-G Monospezifischer Bestand von *Cecropia latiloba* (Ilha de Marchantaria, 5/95) und *Senna reticulata* (Rio Solimões, 9/93). H Gefällte Holzstämme aus der Várzea werden zur Sägerei bei Manaus transportiert (Costa do Catalão, 8/95). I Lokales Haus auf schwimmenden Holzbohlen (Paraná do Xiborena, 8/95).

Makrophyten weitgehend, mit Ausnahme von verschiedenen *Oryza*-Arten und anderen Spezies in geringer Individuendichte (JUNK 1997). Ebenso fehlen dort schnellwüchsige Pionierarten (REVILLA 1981, WORBES 1992, **Parolin, Oliveira, Piedade, Wittmann & Junk 2002 [1]**), während in der Várzea Gattungen wie *Cecropia*, *Salix*, *Alchornea* und *Senna* in den stark gestörten flussnahen Bereichen sowie auf neuen Sedimentbänken dichte monospezifische Bestände bilden und die Sukzession zu höheren Waldformen einleiten (WORBES ET AL. 1992, **Parolin 1998 [2]**, Tafel II B, F, G).

Die Baumhöhe ist in Várzea und Igapó ähnlich, aber die jährlichen Holzzuwächse (WORBES 1997, **Parolin 2000 a [3]**) und die Laubproduktion („litter fall“ in Várzea: $10.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$, Igapó $6.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$, KLINGE ET AL. 1983) sind in der Várzea höher als im Igapó. Verglichen mit anderen amazonischen Waldbeständen produziert die Várzea die höchsten und der Igapó die geringsten Laubmengen. Baumarten des Igapó haben geringe Stickstoff- und Phosphorgehalte und einen hohen Anteil an strukturbildenden Kohlehydraten (FURCH & JUNK 1997). Mikrophylle Blätter ($2\text{-}20 \text{ cm}^2$) kommen bei 23% der Baumarten des Igapó vor, aber kaum bei Arten der Várzea. Makrophylle ($180\text{-}1680 \text{ cm}^2$) fehlen im Igapó ganz, sind jedoch in der Várzea z.B. bei *Cecropia* spp. und *Genipa* sp. zu finden (KLINGE ET AL. 1983). In der Várzea dominiert die mesophylle Blattgröße ($45\text{-}180 \text{ cm}^2$), während im Igapó die Blätter meso- bis notophyll ($20\text{-}45 \text{ cm}^2$) sind und eine höhere Masse pro Blattflächeneinheit haben (KLINGE ET AL. 1983), d.h. eher skleromorphe Eigenschaften besitzen (MEDINA ET AL. 1990).

3.4.2 Artenzahlen in Várzea, Igapó und Terra Firme

Die amazonische Flora, und speziell die west- und zentralamazonischen Wälder der Terra Firme, sind weltweit diejenigen mit den meisten Arten, Gattungen und Familien (GENTRY 1982a, LAURANCE 2001). Auf Familienebene ist die Flora der Manaus-Region sehr auffallend, da fünf Baumfamilien – Chrysobalanaceae, Lecythidaceae, Myristicaceae, Burseraceae und Bombacaceae – vorherrschen und viel diverser sind als in anderen gut untersuchten neotropischen Floren (LAURANCE 2001). In den Weiß- und Schwarzwasser-Überschwemmungswäldern sind die wichtigsten (Baum-)Familien die Leguminosen (Caesalpiniaceae, Fabaceae, Mimosaceae), Rubiaceae, Lecythidaceae und Flacourtiaceae.

Artenzahlen sind weitaus schwieriger zu erfassen, jedoch besteht kein Zweifel, dass die Neotropis mit 37% aller Pflanzenarten weltweit (RICHARDSON ET AL. 2001a) die höchsten Artenzahlen aufweist (Tabelle 2). In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff „Artenzahl“ nur auf Baumarten bezogen. Im Regenwald stellen Bäume nur 25% aller Arten dar (WRIGHT 2002). Amazonien besitzt mehr Baumarten als Mittelamerika und andere tropische Wälder

der Erde (GENTRY 1990) und 80% der vorkommenden Baumarten sind Endemiten Amazoniens (GENTRY 1986). Alleine auf 1000 km² Terra Firme-Wäldern in der Umgebung von Manaus, die im Rahmen des Smithsonian / INPA-Projektes untersucht wurden, konnten 1300 Baumarten identifiziert werden (LAURANCE 2001). Den Weltrekord an Baumarten fand GENTRY (1992) im peruanischen Tieflandwald bei Iquitos mit 300 Spezies auf einem Hektar.

Tabelle 2: Weltweiter Vergleich der Artenzahlen von Pflanzen.

Gebiet	Pflanzenarten	Quelle
Tropisches Afrika	30.000	RAVEN 1976
Australasien	25-30.000	RAVEN 1976
Neotropis	90.000	RAVEN 1976
Neotropis	76.000	GENTRY 1982a
Mittelamerika	18-20.000	PRANCE 1977
Brasilianisches Amazonasgebiet	30.000	PRANCE 1977
Brasilianisches Amazonasgebiet	15.000	Eduardo Lleras, Embrapa Manaus, pers. Mitt.

Tabelle 3: Artenzahlen von Bäumen in Amazonien.

Ökosystem	Anzahl Baumarten (Arten ha ⁻¹)	Lokalität	Quelle
Terra Firme	212, 230, 249	Iquitos, Peru	GENTRY 1986
	65-176	Manaus, Brasilien	KLINGE & RODRIGUES 1968 PRANCE ET AL. 1976
	Campinarana (weißer Sand)	196	Iquitos, Peru Gentry 1986
Schwarzwasser	168	Mishana, bei Iquitos, Peru	GENTRY 1986
	143	Manaus, Rio Negro	WORBES 1997
Weißwasser	179-285	Peru	GENTRY 1982 b, GENTRY 1988, BALSLEV ET AL. 1987
	45-176	Tefé, Westbrasilien	AYRES 1993 WITTMANN ET AL. 2002
	40-106	Manaus, Zentralbrasilien	WORBES 1997
	53	Guamá, Pará, Ostbrasilien	PIRES & KOURY 1959

Die Überschwemmungswälder besitzen allgemein eine niedrigere Artenzahl als die angrenzenden Wälder der Terra Firme Amazoniens (Tabelle 3), wie dies bei vergleichenden Studien in Peru (GENTRY 1982b, 1988), am Rio Napo in Ecuador (BALSLEV ET AL. 1987) und am Rio Xingú in Brasilien (CAMPBELL ET AL. 1986) gezeigt wurde. Die Gesamtbaumartenzahl

amazonischer Überschwemmungswälder wird zur Zeit auf ca. 1000 geschätzt (Junk, pers. Mitt.), wovon einige Arten in Várzea und Igapó gleichermaßen gedeihen. 600 Baumarten kommen in den Weißwassergebieten vor (Wittmann, pers. Mitt.), mindestens ebenso viele in den Schwarzwassergebieten.

Die Diversität ist in der Nähe der Anden am höchsten: es existiert ein West-Ost-Artengradient in Amazonien, der hauptsächlich durch edaphische und klimatische Bedingungen zu erklären ist (PITMAN ET AL. 2001). Auch innerhalb der Weißwasser-Überschwemmungswälder sind die Artenzahlen nicht einheitlich, sondern zeigen den West-Ost-Gradienten auf, mit abnehmenden Artenzahlen in Fliessrichtung des Amazonas (Tabelle 3).

3.4.3 Diversität und Florenentwicklung

Wie kommt es zu der hohen Artendiversität in Amazonien und welcher Art sind die Beziehungen zwischen Terra Firme, Várzea und Igapó? Besonders die Suche nach Erklärungen für die hohe amazonische Diversität ist seit Jahrzehnten einer der Brennpunkte in der Biologie. Ich möchte in dieser Arbeit zunächst auf die wichtigsten etablierten Theorien hierzu eingehen, um die Grundlagen für Kapitel 4.3 („Strategienvielfalt und Artbildung“) zu liefern. Ausgangspunkt für die Hauptfrage nach der hohen Diversität amazonischer Wälder ist die hohe Speziation, die hauptsächlich durch zwei Theorien erklärt wird:

1. Refugien-Theorie: Die Annahme, dass Trockenperioden im Pleistozän das Zurückdrängen der Vegetation des Amazonastieflandes in inselgleiche Waldrefugien inmitten von trockeneren Savannen verursachte, liefert die Grundlage zur Annahme, dass hoher Lokalendemismus und anschließende Radiation aus den Refugien heraus hohe Speziation bewirkte (HAFFER 1969, PRANCE 1982). Das allopatrische Modell besagt, dass Artenbildung wegen der Isolation durch Fragmentierung aufgrund von Klimaänderungen entstand (TURNER 1982). Überschwemmungswälder, speziell im Schwarzwasser, stellten „short-term refuges and long-term evolutionary centers“ dar (ERWIN & ADIS 1982). Die Aussagen von COLINVAUX ET AL. (2001), dass anhand von geologischen und paläobotanischen Daten beweisbar ist, dass das Amazonastiefland nie trocken gewesen ist, relativieren jedoch die Refugien-Hypothese für Amazonien.
2. Theorie der rezenten Speziation: *In situ* Speziation aufgrund von Umweltgradienten und Habitatdifferenzierung ist für die Evolution von Arten verantwortlich (GENTRY 1982a). Die gegenwärtigen Muster sind SEIT dem Pleistozän entstanden (ENDLER 1982) und nicht IM Pleistozän (HAFFER 1969, PRANCE 1982). Die Wälder sind nicht uniform, sondern

bilden Mosaik mit Klingen und Gradienten, die Speziation erlauben. Zusätzlich kommt es zur Divergenz der peripheren, teilweise isolierten Waldgebiete aufgrund der großen Entfernungen innerhalb Amazoniens. Die hohe Beta-Diversität, d.h. die starke Habitatunterteilung, ist der wichtigste Faktor für die hohe Artendiversität in den Tropen (GENTRY 1980, LAURANCE 2001), und diese erhöht die Alpha-Diversität, so dass es unter den Baumarten viele ökologische Äquivalente („sympatric congeners“ bzw. vikariierende Arten) mit verschiedener Verbreitung aber gleichen Ansprüchen gibt (GENTRY 1990).

Dazu kommt unterstützend die „Lack of Extinction Hypothesis“, welche besagt, dass die Neotropen ein konstant mesisches Klima hatten und es z.B. durch Co-Evolution zu einer Akkumulation von Arten kam (GENTRY 1982a). Ein lange stabiles äquatoriales Klima soll zur graduellen Akkumulation von Arten geführt haben: fossile Belege zeigen bei Angiospermen-Familien im Tertiär bereits eine ähnliche Diversität wie heute („Museum-Modell“ nach RICHARDSON ET AL. 2001a). Belegt werden solche Hypothesen durch DNA-Analysen, die etwa in der Gattung *Inga* eine Diversifizierung in den letzten 10 Mio. Jahren zeigen, wobei die meisten Arten sogar erst in den letzten 2 Mio. Jahren entstanden sind (RICHARDSON ET AL. 2001a).

Die enorme lokale Artendiversität an Bäumen in den Tropen hat also nach den derzeitigen Ansichten historische, evolutionäre und biogeographische Wurzeln, wobei die Waldgesellschaften noch immer nicht „gesättigt“ sind und neue Arten relativ frei migrieren können (MARTINEZ-RAMOS 1994). Auch Regenerationsprozesse spielen eine zentrale Rolle für den Erhalt der Diversität, besonders die Wiederbesiedelung freier Flächen nach Störungen („gap dynamics“). Ob spezielle Etablierungsstrategien der Keimlinge (CONDIT ET AL. 2000, WRIGHT 2002) oder Zufallsprozesse (BROKAW & BUSING 2000) die Artenzusammensetzung bestimmen, ist noch umstritten.

Die geringere Diversität der Überschwemmungswälder gegenüber Wäldern der Terra Firme ist aufgrund der einseitig zunehmenden Veränderung der extremen Lebensbedingungen in den überfluteten Habitaten verständlich. Zwar wird Diversität entsprechend der „Intermediate Disturbance Hypothesis“ (CONNELL 1978) durch Störungen mittelstarker Intensität und Frequenz erhalten, da unter solchen Bedingungen eine große Zahl von Taxa coexistieren. Marine, terrestrische und lentische Ökosysteme bestätigten diese Hypothese (TAYLOR 1973, MENGE 1979), und die regelmäßig wiederkehrenden Überflutungen amazonischer Überschwemmungsgebiete könnten als nicht allzu starke diversitätsfördernde Störungen gewertet werden (JUNK 1989). Störungsgradienten in Überschwemmungsgebieten werden als

exzellente Grundlage angesehen, um die umstrittene „Intermediate Disturbance Hypothesis“ zu testen (WARD & TOCKNER 2001). Dennoch handelt es sich bei den amazonischen Dimensionen wohl nicht mehr um Störungen mittelstarker sondern hoher Intensität, so dass die Diversität gegenüber den weniger gestörten Wäldern der angrenzenden Terra Firme geringer ist.

Die floristischen Beziehungen zwischen Terra Firme, Várzea und Igapó sind sehr eng. Die azonale Baumvegetation von Várzea und Igapó besteht aus amazonischen Elementen, die aus der angrenzenden nicht überschwemmten Terra Firme sowie aus nährstoffarmen Savannengebieten und waldfreien Standorten mit extrem armen Böden, der Caatinga, eingewandert sind (KUBITZKI 1989c). Savannen und Caatinga werden speziell als Herkunftsort der Arten des Igapó angesehen (KUBITZKI 1989c). Auf Artniveau haben Terra Firme und angrenzende Überschwemmungswälder 18% (BALSLEV ET AL. 1987) bis 45% (CAMPBELL ET AL. 1986) der Arten gemeinsam. Beispiele hierfür sind die weitverbreiteten *Ceiba pentandra*, *Hura crepitans*, *Aldina latifolia*, *Miconia guianensis*, *Vatairea guianensis* oder *Parkia discolor* (KUBITZKI 1989c, PRANCE 1989, WORBES 1997; siehe auch Tabelle 4 in Kapitel 4.3.1). Einige Arten kommen in Weiß- und Schwarzwassergebieten vor, nicht aber auf der Terra Firme, wie z.B. *Crudia amazonica*, *Macrolobium acaciifolium*, *Nectandra amazonum*, *Piranhea trifoliata* und *Tabebuia barbata*. Die meisten Arten sind jedoch jeweils auf Várzea, Igapó oder Terra Firme alleine beschränkt.

Nach KUBITZKI (1989c) war das Wasser für die Ausgestaltung Amazoniens auch in der erdgeschichtlichen Vergangenheit von größter Bedeutung: schon zwischen Oberkreide und Eozän muss es in Amazonien ausgedehnte Süßwasserseen gegeben haben. Die Möglichkeit für die Ausbildung einer Seeufer- und Sumpfvegetation bestand in Amazonien also schon sehr lange, und somit mangelt es sicher nicht an Arten mit Präadaptationen an Staunässe. Für die Entwicklung des physiologischen Mechanismus der Überflutungstoleranz braucht wahrscheinlich nur ein erdgeschichtlich kurzer Zeitraum angesetzt zu werden (KUBITZKI 1989c). Wie weit die jährlichen Überflutungen ins Tertiär zurückreichen, ist schwer abschätzbar, vermutlich aber mindestens bis ins Pliozän. Samen von Arten der angrenzenden Terra Firme gelangen immer wieder in die Überschwemmungswälder. Dort können sie eventuell keimen und überleben, auch wenn sie nicht imstande sind, eine Population aufrechtzuerhalten, die sich selbst verjüngt (entsprechend des „mass effects“ nach SHMIDA & WILSON 1985). Ihre Ausbreitungsfähigkeit bringt die Organismen der Terra Firme immer wieder aus ihrem Vorzugshabitat heraus und u.a. in die Überschwemmungsgebiete hinein.

Wenn die Eindringlinge Präadaptationen haben, können sie dank der genetischen Drift neue Arten bilden, die sich schrittweise von den Ursprungsarten der Terra Firme wegentwickeln.

3.4.4 Artenauswahl

Das weite Artenspektrum, das in amazonischen Überschwemmungswäldern zur Verfügung steht, bietet ein ideales Werkzeug zur Beantwortung verschiedener Fragen zu Ökologie, Speziation und Überlebensstrategien. In der vorliegenden Arbeit wurden je nach Fragestellungen Arten ausgewählt, die typisch für nur ein Ökosystem sind, oder die wiederum gleichzeitig in mehreren Ökosystemen vorkommen. Neben eigenen vegetationskundlichen Untersuchungen (**Parolin 1998 [2]**, **Parolin, Adis, Amaral, Schmidt & Piedade 2002 [4]**, **Parolin, Adis, Rodrigues, Amaral & Piedade im Druck [5]**) dienten bereits vorhandene floristische Artenaufnahmen (z.B. REVILLA 1981, WORBES 1983, KUBITZKI 1989a, b, FERREIRA 1991, WORBES ET AL. 1992, AYRES 1993, ROSALES ET AL. 1999) sowie das Herbarmaterial des Amazonasforschungsinstitutes (INPA) in Manaus als Grundlage.

Für Untersuchungen zur Keimlingsetablierung, zur Physiologie und zu den Anpassungsstrategien wurden Arten ausgewählt, die ein möglichst breites Spektrum an Taxa und Baum-Lebensformen (Pioniere / Nicht-Pioniere, Laubwerfer / Immergrüne) umfassen sollten. In einzelnen Fällen wurde pragmatisch vorgegangen und alle auffindbaren Arten (Diasporen, zugängliche Bäume) wurden genutzt, z.B. im Falle der Untersuchungen zu Samengröße und Holzdichte, und bei den Versuchen zu Keimung und Keimlingswachstum. Durch gezielte Suche nach Arten, die ökologisch oder wirtschaftlich interessant sind, wurde die Liste von untersuchten Spezies ergänzt. So sind manche Arten besonders in den zugänglichen Bereichen der Várzea sehr häufig, wie etwa *Senna reticulata* – dennoch ist ihre Biologie bisher nie untersucht worden (**Parolin 2001 c [6]**). Andere Arten sind wirtschaftlich auf lokaler, aber auch auf nationaler und internationaler Ebene von Bedeutung. Häufig sind deren ökologische und physiologische Merkmale aber unerforscht. Beispiele für solche Arten sind *Ceiba pentandra*, *Piranhea trifoliata*, *Pseudobombax munguba*, *Hura crepitans* oder *Platymiscium ulei*. Diese werden zur Holzproduktion verwendet (Tafel II H), aber auch zum Bauen der schwimmenden Häuser der lokalen Bevölkerung (Tafel II I), und ihre Früchte dienen häufig der Ernährung der Menschen und der gehaltenen Tiere (**Parolin 2000a [3]**, PAROLIN 1998).

4 ÜBERLEBENSSTRATEGIEN VON BÄUMEN IN AMAZONISCHEN ÜBERSCHWEMMUNGSWÄLDERN

Als Anpassung bzw. Adaptation werden Eigenschaften von Organismen angesehen, welche die Überlebens- und Fortpflanzungschancen und dadurch die Fitness in ihrer Umwelt erhöhen (TISCHLER 1984). Sie bewirken, dass die periodische Überflutung keine drastische Störung darstellt, welche lebenswichtige physiologische Reaktionen nicht mehr zulässt (SPARKS ET AL. 1990). Anpassungen an periodisch überschwemmte Gebiete sind hauptsächlich in den gemäßigten und subtropischen Breiten untersucht worden, wo die Überflutung meistens im Winter stattfindet – zeitgleich mit der Winterruhe, wodurch die Vernässung nur geringe Auswirkungen hat und ihre Dauer eine untergeordnete Rolle spielt (JOLY 1990). Bei den dauerhaft hohen Temperaturen und der starken Einstrahlung am Äquator sowie den extremen Flutbedingungen könnte erwartet werden, dass die Bäume am Amazonas besondere Anpassungen zeigen. In der Tat wird die Physiologie der Bäume noch wenig verstanden. Es ist sehr ungewöhnlich, dass die Blätter monatelang unter Wasser behalten werden und dabei ihre Vitalität nicht verlieren (DE SIMONE ET AL. 2002a, WALDHOFF et al. 2002). Chlorophyllfluoreszenzmessungen in 8 m Wassertiefe zeigten, dass die Blätter ihre Funktionsfähigkeit aufrechterhalten und übliche Grenzwerte weit unterschreiten (WALDHOFF ET AL. 2002). Die meisten Anpassungen der Bäume amazonischer Überschwemmungswälder sind aus anderen Gebieten der Erde bekannt, aber ihre Effizienz ist wahrscheinlich – einzeln oder im Zusammenspiel – viel höher als z.B. in temperaten Gebieten. Häufig sind Adaptationen in den Überschwemmungsgebieten nur potentiell vorhanden. So besitzen viele Bäume die potentielle Fähigkeit zur Ausbildung von Adventivwurzeln, wie sich bei Experimenten mit Keimlingen gezeigt hat (WALDHOFF ET AL. 1998, Parolin 2001 a [7]), bilden diese jedoch am Standort selten aus (Tafel III A, B). Es ist denkbar, dass manche potentiell vorhandenen Adaptationen nur in Jahren mit Extremfluten zum Tragen kommen und dadurch für die langfristige Besiedelung der Überschwemmungsgebiete notwendig sind. Es folgt hier eine kurze Übersicht der physiologischen und morphologischen Anpassungen:

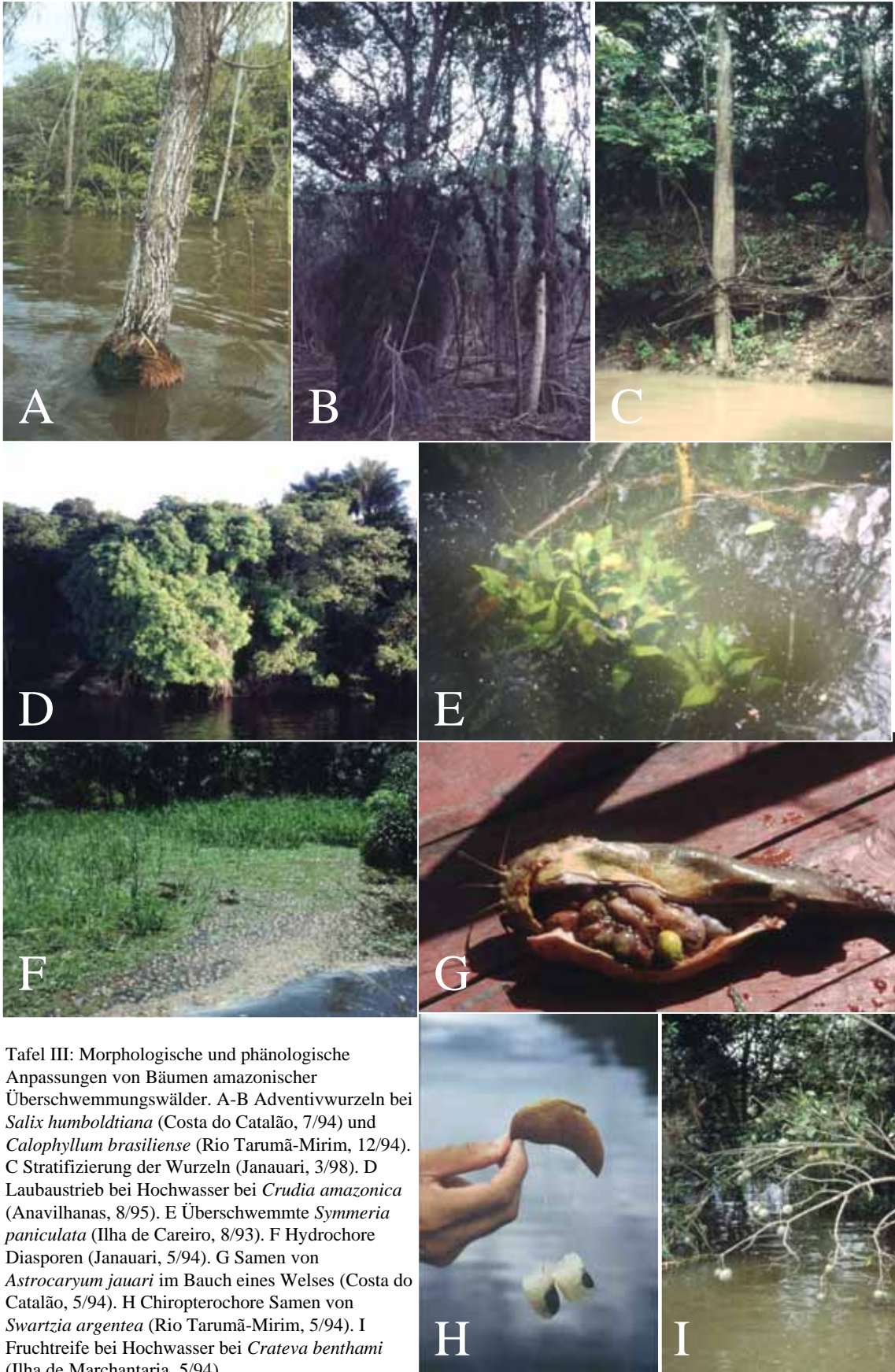
- a) Wurzelbereich: Die Wurzelaktivität wird von aerobem auf anaeroben Stoffwechsel umgestellt, z.B. bei *Macrolobium acaciifolium* und *Astrocaryum jauari* (SCHLÜTER & FURCH 1992, SCHLÜTER ET AL. 1993). Die Wurzeln von *Salix* und anderen Arten werden in Etagen ausgebildet (Tafel III C), als Reaktion auf die starke Sedimentation (WITTMANN ET AL. 2002). Das unterirdische Wurzelwachstum wird reduziert (MEYER 1991), wohingegen oberirdische Wurzeln ausgebildet werden (WALDHOFF ET AL.

1998, WITTMANN & PAROLIN, zur Veröffentlichung eingereicht): Adventivwurzeln werden an untergetauchten Stellen des Stammes gebildet, jedoch häufig nur in den Wochen des Wasserhöchststandes (z.B. *Salix humboldtiana*, *Senna reticulata*, *Calophyllum brasiliense*, Tafel III A, B). Auch Brettwurzeln (z.B. *Aldina latifolia*, *Eschweilera ovalifolia*) und Stelzwurzeln (*Cecropia latiloba*, *Ficus* spp.) sind häufig (WITTMANN & PAROLIN, zur Veröffentlichung eingereicht). Pneumatophoren, wie sie bei Mangrovenarten vorkommen, gibt es in Zentralamazonien nicht (JUNK 1984). Die starken Wasserstandsschwankungen und die mehrere Meter hohe Wassersäule bei Wasserhöchststand schränken ihre Funktionsfähigkeit stark ein (KUBITZKI 1989b) und machen sie sehr energieaufwendig. Eine starke Suberinisierung der Wurzelepidermis, d.h. die Bildung einer apoplastischen Barriere, steht in engem Zusammenhang mit der Fähigkeit, ein funktionsfähiges Blattsystem bei Überflutung aufrechtzuhalten und wurde bei immergrünen Arten wie *Tabernaemontana juruana*, *Pouteria glomerata* und *Laetia corymbulosa* gefunden (DE SIMONE ET AL. 2002a, b). Die Suberinisierung stellt eine Permeabilitätsbarriere dar, die neben dem Verlust von Sauerstoff auch den Eintritt phytotoxischer Substanzen einschränkt (DE SIMONE ET AL. 2002a, b).

- b) Stammbereich: das Holzwachstum wird periodisch reduziert, wodurch es bei den meisten Arten zur Bildung von jährlichen Zuwachsringen kommt (WORBES 1984, 1986, 1988, 1989, WORBES & JUNK 1989). Druckventilation, mit deren Hilfe Sauerstoff vom Spross in die Wurzeln transportiert und somit die Sauerstoffversorgung der Wurzeln bei Flutung verbessert wird, ist eine bei Keimlingen nachgewiesene Anpassung, z.B. bei *Cecropia latiloba*, *Crateva benthami*, *Nectandra amazonum* und *Vitex cymosa* (GRAFFMANN 2000). Wasserspeicherung im Stammgewebe, z.B. bei *Pseudobombax munguba*, verbessert die Wasserzufuhr zum Kronenbereich bei Überschwemmung oder Trockenheit und erlaubt es, über lang anhaltende ungünstige Bedingungen hinweg maximale Transpirationsraten zu erhalten (MÜLLER & JUNK 2000).
- c) Kronenbereich: Laubwurf zum Zeitpunkt ungünstiger Wachstumsbedingungen ist bei Arten wie *Pseudobombax munguba* und anderen Bombacaceen sehr ausgeprägt (GRIBEL ET AL. 1999), kann jedoch auch nur von kurzer Dauer sein, wie z.B. bei *Tabebuia barbata*, die nur einen Monat laublos ist, obwohl Stamm und Wurzeln sieben Monate lang überflutet sind (PAROLIN 1997). Ob es sich dabei um eine Anpassung zur Reduzierung der Transpirationsfläche handelt (BORCHERT 1991), ist

noch nicht geklärt, da die Wasseraufnahme durch die Wurzeln häufig nicht so weit vermindert ist, dass Laubwurf dadurch zu erklären wäre (MÜLLER 2002).

- d) Blatteigenschaften: Am auffälligsten ist die Fähigkeit vieler Arten, die Blätter unbeschädigt und sofort wieder „einsatzbereit“ mehrere Monate lang unter Wasser zu behalten (WALDHOFF ET AL. 2002). Wie bereits erwähnt, sind die Mechanismen, die dazu führen, noch weitgehend ungeklärt. Einige Arten, z.B. *Nectandra amazonum* (PAROLIN 2002), haben skleromorphe Blätter und besitzen Eigenschaften, die denen von Arten aus Trockengebieten ähneln (MEDINA 1983). Andere Arten, z.B. *Senna reticulata*, bilden bei Überschwemmung kleinere Blätter aus als in der terrestrischen Phase (**Parolin 2001 c [6]**). Das häufige Auftreten zusammengesetzter Blätter, z.B. bei den dominierenden Leguminosen (DUCKE 1944, **Parolin, Adis, Amaral, Schmidt & Piedade 2002 [4]**; **Parolin, Adis, Rodrigues, Amaral & Piedade im Druck [5]**), steht auch in Zusammenhang mit Trockentoleranz. Überhaupt haben viele Arten eine hohe Toleranz gegenüber niedrigem Wasserpotential bzw. geringem osmotischem Potential. Auch besitzen sie Mechanismen zur Verminderung der Absorption starken Lichtes (Blattwinkel, Behaarung) (MEDINA 1983). Gleichzeitig mit der Überschwemmung sinken die Blattchlorophyll- (FURCH 1984) und -stickstoffgehalte (PAROLIN ET AL. 2002), die Stärkereserven (WALDHOFF ET AL. 2002) und das Blattwasserpotential (SCHOLANDER & PEREZ 1968, FERNANDES-CORRÊA & FURCH 1992, PAROLIN, in Vorbereitung a). Die Fähigkeit, trotz Vernässung ein ausreichendes Blattwasserpotential aufrechtzuerhalten und die Gasaustauschrate zu kontrollieren, zeigt deutlich die Anpassung der Arten an die Vernässung und die Vermeidung eines flutbedingten indirekten Trockenstress (PRADO ET AL. 1992).
- e) Fortpflanzung: vegetative Vermehrung durch Stockausschlag ist bei vielen Arten bekannt und als Anpassung an die mechanischen Störungen durch Strömung und Sedimentation anzusehen. Sie kommt nicht nur bei Pionierarten wie *Senna reticulata* oder *Cecropia latiloba* vor (**Parolin 2001 c [6]**, **Parolin 2002 a [8]**), sondern auch bei Arten höherer Sukzessionsstadien, wie z.B. bei *Platymiscium ulei*. Die vorherrschenden hydro- und ichthyochoren Ausbreitungsmodi (Tafel III F, G) erfordern eine zeitliche Anpassung der Fruchtreife zum Wasserhöchststand sowie morphologische Anpassungen, die der Schwimmfähigkeit der Diasporen dienen (KUBITZKI & ZIBURSKI 1994, WILLIAMSON ET AL. 1999, WILLIAMSON & COSTA 2000; **Parolin, Armbrüster, Wittmann, Ferreira, Piedade & Junk 2002 [9]**).



Es ist nicht die einzelne Anpassung, die das Überleben der Arten in den Überschwemmungsgebieten gewährleistet, sondern die Kombination verschiedener Adaptationen, die in einer für jede Art charakteristischen Lebensstrategie mündet. Der Begriff „Strategie“ wird hier im Sinne STEARNS' (1992) benutzt und ist als die koordinierte Evolution von Lebenszyklusparametern definiert („komplexe Adaptationen“). Solche Anpassungskombinationen führen zu verschiedenen Etablierungsmechanismen bei Keimlingen und zur unterschiedlichen Verteilung der Arten im Flutgradienten bzw. in Weiß- oder Schwarzwassergebieten. Das Verständnis der Überlebensstrategien dient somit auch als Grundlage zur Aufschlüsselung der floristischen Zusammenhänge und kann bei der Untersuchung der Artbildungsprozesse nicht ausgespart bleiben.

4.1 Strategien der Keimlingsetablierung

Die verschiedenen Möglichkeiten der Diasporengröße und -ausbreitung, der Keimung und des frühen Wachstums, der morphologischen, physiologischen und phänologischen Anpassungen von Keimlingen tragen zu deren unterschiedlicher Überschwemmungstoleranz bei und eröffnen eine Vielzahl von Möglichkeiten bei der Etablierung im amazonischen Überschwemmungswald. Durch die große Anzahl der Kombinationsmöglichkeiten gibt es eine hohe Vielfalt von unterschiedlichen Strategien und eine hohe Artenzahl trotz der extremen Lebensbedingungen.

*Diese Themen werden insbesondere in folgenden Arbeiten herausgestellt: **Parolin 2001 a [7]**; **Parolin 2000 b [10]**; **Parolin 2001 b [11]**; **Parolin & Junk im Druck [12]**; **Parolin 2002 b [13]**, mit kleineren Beiträgen in **Parolin 2001 c [6]** und **Parolin 2002 a [8]**.*

4.1.1 Samen

Innerhalb amazonischer Überschwemmungswälder gibt es – wie in anderen Tropenwäldern – die unterschiedlichsten Ausbreitungsmodi. Die häufigsten, Anemochorie, Mammalio- und Ornithochorie, kommen auch in Várzea und Igapó zum Tragen. Anemochorie, die auf Extremstandorten in der Regel die wichtigste Rolle spielt, ist hier speziell bei Pionieren wie *Salix* oder *Alchornea* zu finden, während Mammaliochorie, und besonders Chiropterochorie und Ornithochorie bei vielen anderen Arten vorherrschen (ROOSMALEN 1985, TERBORGH 1990, AYRES 1993, PETERMANN 1997). Die Mehrheit der Arten wird jedoch durch Hydro- und Ichthyochorie in den Flüssen – den „Korridoren zur Ausbreitung“ (JOHANSSON ET AL. 1996) – ausgebreitet, mit erstaunlichen Ausmaßen an Anpassungen, die als Hinweis auf komplexe coevolutionäre Prozesse gewertet werden können (KUBITZKI 1989a). Die Diasporen

sind in ihrer Schwimmfähigkeit, Form und Fluttoleranz an die Ausbreitung durch Wasser und in ihrer Palatabilität und Konstitution an die Ausbreitung durch Fische angepasst. Schwimmfähigkeit wird durch lufthaltiges Gewebe bewirkt und beeinflusst Form und Gestalt der Diasporen (KUBITZKI & ZIBURSKI 1994). Eine hohe Fluttoleranz und sogar -notwendigkeit zeigt sich durch die Keimruhe, welche z.B. bei *Nectandra amazonum* häufig erst nach mehrmonatigem Treiben im Wasser gebrochen wird (ZIBURSKI 1991). Die enge Anpassung an das Wasser, die sich auch in den phänologischen Abläufen mit Samenreife zur Hochwasserphase zeigt, reduziert die Risiken, die variable Umweltbedingungen für die Keimung und Etablierung darstellen (VENABLE & BROWN 1988).

Die große interspezifische Variation der Samengrößen bzw. -massen (**Parolin 2000 b [10]**) steht aber – außer mit den Ausbreitungsmodi – vor allem im Zusammenhang mit unterschiedlichen Keimungs- und Etablierungsstrategien an verschiedenen Standorten (z.B. FOSTER & JANSON 1985, HAIG 1996, JOHANSSON ET AL. 1996). So produzieren Arten auf unfruchtbaren Böden eher kleinere Samen als auf fruchtbaren Böden (MARAÑON & GRUBB 1993). In Amazonien wurde dies in der stickstoffarmen Caatinga in Venezuela bestätigt, wo die Bäume deutlich kleinere Samen produzierten als Bäume der angrenzenden fertileren Böden oder aus anderen Tieflandwäldern Amazoniens (GRUBB & COOMES 1997). Es gibt jedoch auch andere Ergebnisse: in Guyana wurden keine Zusammenhänge zwischen Samengröße und Boden gefunden (HAMMOND & BROWN 1995). Besonders bei Berücksichtigung der taxonomischen Verwandtschaft konnten im Amazonastiefland von Manu (Peru) keine Anpassungen der Samengröße an Habitat, Sukzessionsstadium oder Wuchsform aufgedeckt werden (KELLY 1995).

In den amazonischen Überschwemmungswäldern scheint es einen engen Zusammenhang zwischen der Samengröße und der Fruchtbarkeit des Ökosystems zu geben: das mittlere Samengewicht von 27 Arten aus dem Igapó war um ein Vielfaches höher als das von 31 Várzea-Arten, auch bei Berücksichtigung taxonomischer Verwandtschaft (**Parolin 2000 b [10]**). Ein Zusatzfaktor – die Verteilung der Spezies im Überschwemmungsgradienten – spielt hierbei eine Schlüsselrolle: Arten, die auf hoch gelegenen, kurz überfluteten Positionen vorkommen, haben im Igapó deutlich höhere Samengewichte als auf niedrigen Positionen, oder als in der Várzea. Der Selektionsdruck auf Samengrößen ist in niedrigen Positionen in Várzea und Igapó gleich, auf hohen Positionen jedoch verschieden. Dies wird dahingehend interpretiert, dass in den hochgelegenen Bereichen des Überschwemmungsgradienten – wo die Pflanzen eine Chance haben, nicht vollständig überflutet zu werden, wenn sie nur groß genug sind – die Notwendigkeit für schnelles Höhenwachstum einen Einfluss auf die

Samengröße hat. In der Várzea ist die Versorgung der keimenden Pflanze durch die nährstoffreichen Böden gewährleistet, und die Samen müssen keinen nennenswerten Nährstoffvorrat selbst aufbringen. Im nährstoffarmen Igapó jedoch muss die Mutterpflanze für die Nährstoffversorgung der Keimlinge durch die Produktion größerer Samen mit höheren Nährstoffgehalten sorgen (WALDHOFF ET AL. 1996, WALDHOFF & ALENCAR 2000).

4.1.2 Keimung

Durch die zeitliche Begrenzung der terrestrischen Phase ist schnelle Keimung eine Grundvoraussetzung für die erfolgreiche Etablierung im Überschwemmungswald. Es wäre vielleicht zu erwarten, dass der Druck zur schnellen Keimung bei Arten niedriger Positionen im Überschwemmungsgradienten höher ist als bei Arten höherer Positionen, da in der Nähe des Flussbettes die flutfreie Phase nur fünf Monate betragen kann. Dies konnte jedoch bei Keimungsexperimenten mit 31 Arten nicht bestätigt werden. Vielmehr keimten die Arten von hohen Positionen im Flutgradienten schneller und hatten größere Blätter und höhere Keimlinge als Arten von niedrigen Positionen (**Parolin 2001 b [11]**). Große Samen keimten zwar immer schnell, viele Arten mit kleinen Samen konnten jedoch ebenso schnell keimen (PAROLIN & JUNK, zur Veröffentlichung eingereicht).

Um die terrestrische Phase möglichst vollständig ausnutzen zu können, ist die Keimung im Wasser eine Strategie, die von manchen Arten verfolgt wird. In einem Experiment mit zwölf verschiedenen Arten wurde die Samenkeimung in Plastikbechern mit Erde + 5 cm Wasser mit der auf feuchter Erde verglichen (**Parolin & Junk im Druck [12]**). Dabei zeigte sich, dass im Wasser bei sieben der zwölf Arten die Samen anschwellen und bei vier Arten (*Mora paraensis*, *Vatairea guianensis*, *Crateva benthami*, *Nectandra amazonum*) der Ansatz einer Keimwurzel ausgebildet wurde. Auch *Himatanthus sucuuba* (FERREIRA 2002) und *Salix humboldtiana* (OLIVEIRA 1998) keimen bereits im Wasser. Die meisten Arten keimten jedoch erst nach dem Trockenfallen. Sie haben den Zeitpunkt der Keimung und das Auswachsen zum Keimling auf den Zeitpunkt des Wasserrückganges abgestimmt, wodurch hohe Etablierungserfolge bei Arten sehr unterschiedlicher Lebensstrategien (Pioniere, lichtbenötigende oder schattentolerante Nicht-Pioniere, Laubwerfer oder Immergrüne) gewährleistet werden. Unterschiede der Keimung in der nährstoffreichen Várzea und dem nährstoffarmen Igapó wurden experimentell untersucht und zeigten, dass Keimungsraten aber auch Keimungsdauer bei Arten der Várzea geringer waren als bei Arten des Igapó (**Parolin 2001 b [11]**).

4.1.3 Frühes Wachstum und Fluttoleranz

Wenn der Boden trockenfällt und die Samen keimen, kommt es auf schnelles Wachstum an, um die neuen Standorte erfolgreich zu besiedeln, sich gegen andere schnellwüchsige Arten durchzusetzen und um höhere Überlebenschancen zum Überstehen der folgenden aquatischen Phase zu haben. Besonders Arten, die Submersion nicht tolerieren, sind auf schnelles Wachstum angewiesen. Sehr eindrucksvoll zeigt sich dies bei *Senna reticulata*, die während der ersten terrestrischen Phase, d.h. innerhalb von ca. acht Monaten, eine Höhe von vier Metern erreicht (**Parolin 2001 c [6]**). Viele Arten können eine Höhe von über einem Meter in der gleichen Zeit erreichen, z.B. die Pioniere *Cecropia latiloba* und *Salix humboldtiana*, oder Arten mit sehr großen Samen wie *Aldina latifolia*, *Mora paraensis* und *Vatairea guianensis*. Aufgezeigt durch Messungen des Höhenzuwachses bei 31 Arten und die Untersuchung der Zusammenhänge mit dem jeweiligen Ökosystem (Várzea / Igapó), der Nährstoffverfügbarkeit, der Position im Überschwemmungsgradienten und dem Samengewicht, zeichneten sich zwei unterschiedliche Etablierungsstrategien von Keimlingen in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern ab (**Parolin 2002 b [13]**):

- a) Toleranz gegenüber lang anhaltender Submersion
- b) „Flucht“ vor Submersion

Auf niedrigen Positionen im Höhengradienten mit einer hohen Wassersäule in der aquatischen Phase, wo Submersion nicht zu verhindern ist, hatten die Keimlinge ein signifikant geringeres Sprosswachstum als bei Arten höherer Positionen. In den oberen Bereichen kamen aus großen (Igapó) und kleinen (Várzea) Samen Keimlinge hervor, die schnellwüchsig waren und so das Risiko reduzierten, vollständig untergetaucht zu werden, wodurch bei vielen Spezies die Überlebenschancen deutlich höher sind. Auch innerhalb einer Familie, z.B. bei den Fabaceae, wurde dieser Trend bei verschiedenen Arten gefunden und die Vermutung eines starken selektiven Druckes für schnelles Wachstum auf den hohen Positionen im Überschwemmungsgradienten untermauert. Die typische Artenzonierung amazonischer Überschwemmungswälder (FERREIRA 2000) steht wahrscheinlich in engem Zusammenhang mit der Überflutungstoleranz und Etablierungsstrategie der Keimlinge, und weniger mit der Überschwemmungstoleranz der adulten Bäume. So kann z.B. *Parkia pendula*, eine Art der Terra Firme, als Adulte im Überschwemmungsgebiet überleben: kritisch ist für das Vorkommen der Art innerhalb der Überschwemmungswälder nur das Keimlingsstadium, welches eine Überflutung von über einem Monat nicht überlebt (SCARANO & CRAWFORD 1992). Die nahe verwandte Igapó-Art *Parkia discolor* hingegen toleriert Langzeitflutung in jedem ontogenetischen Stadium. Obwohl Keimlinge von Arten, die als

adulte sehr fluttolerant sind, eine niedrige Fluttoleranz besitzen können (TANG & KOZLOWSKI 1982), wurde bei den hier untersuchten Spezies im Keimlingsstadium eher eine hohe Fluttoleranz gefunden.

Natürlich handelt es sich bei den zwei Etablierungsstrategien um überspitzte Formulierungen innerhalb der denkbaren Vielfalt. Manche Arten wachsen auf hohen Positionen im Überschwemmungsgradienten langsam und tolerieren lange Submersion, andere auf niedrigen Positionen wachsen schnell und können spezielle Jahre mit ungewöhnlich niedrigen Wasserständen und langen Trockenzeiten zur Etablierung nutzen, während sie in Jahren mit gewöhnlichen Wasserständen hohe Mortalitätsraten in frühen Stadien haben. Dies ist z.B. bei *Eugenia inundata* der Fall, deren monospezifische Bestände bei Manaus auf die Besiedelung in Zusammenhang mit pluriannuellen Trockenphasen zurückgingen (Junk 1997). Nach einem Massensterben dieser Bestände in Folge anhaltender Überschwemmung konnte sich *Eugenia inundata* wegen fehlender Trockenphasen bis heute nicht wieder an diesen Standorten ansiedeln. Auch *Symmeria paniculata* bildet auf lange überfluteten Standorten monospezifische Bestände einheitlichen Alters, welche vermutlich auf einmalige Besiedelungen in Jahren mit extrem niedrigen Wasserständen zurückzuführen sind. Ebenso findet man solche monospezifischen Bestände bei *Eschweilera tenuifolia* und *Macrolobium acaciifolium* (A. Müllner, pers. Mitt.) auf lange überschwemmten Standorten. Dies bestätigt die Hypothese von DAVIS & RICHARDS (1934), dass durchschnittliche Bedingungen die Verteilung der Pflanzen bei weitem nicht so stark beeinflusst wie extreme Jahre.

Bei den Arten, die der Submersion nicht entfliehen können, gibt es verschiedene Möglichkeiten, die extremen Bedingungen der aquatischen Phase zu überdauern. Sie müssen nicht nur die vollständige Unterbrechung der Sauerstoffversorgung für mehrere Wochen bis Monate, sondern auch der zusätzlichen Belastung durch Wasserströmung, Predation durch Fische und Wassersäuger standhalten (wobei diese erstaunlich geringe Ausmaße zu haben scheint; Junk, pers. Mitt.) und vor allem den mehrmonatigen Lichtmangel tolerieren. Immergrüne Arten wie *Symmeria paniculata* behalten ihre Blätter oft acht Monate lang in 8m Tiefe bei Quantenstromdichten von $1-10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (PAR) (WALDHOFF ET AL. 2002). Dennoch wird, wie auch bei *Nectandra amazonum*, *Gustavia augusta* und *Tabernaemontana juruana* nachgewiesen (PAROLIN 1997, WALDHOFF ET AL. 2000), das Potential zur Photosynthese beibehalten. Es wird sogar die Fähigkeit zur Photosynthese unter Wasser postuliert, z.B. bei *Astrocaryum jauari* (SCHLÜTER ET AL. 1993). Viele Arten hingegen werfen die Blätter unter Wasser ab, oder sind im jungen und/oder adulten Stadium bei Vernässung des Wurzelbereiches laubwerfend. Dabei ist der Zeitpunkt des Laubwurfes bei Keimlingen

eng mit dem Wasserstand korreliert. In zwei zeitlich versetzten Flutungsexperimenten wurde gezeigt, dass Staunässe – und auch Trockenheit – Laubwurf und Wachstumsreduktionen bei Keimlingen hervorruft (**Parolin 2001 a [7]**). Ein Experiment war zyklisch angesetzt, fand also gleichzeitig mit der natürlichen Flutperiode und den Monaten der höchsten Niederschläge statt, und eines war antizyklisch, d.h. zeitlich verschoben gegenüber dem Zeitpunkt der natürlichen Überschwemmung. Bei den meisten Arten waren die morphologischen, phänologischen und physiologischen Reaktionen auf Überschwemmung in beiden Experimenten gleich. Nur der Blattabwurf der laubwerfenden Arten (*Crateva benthami*, *Tabebuia barbata*, *Vitex cymosa*) war in den zwei Experimenten verschieden, was darauf hindeutet, dass genetisch fixierte phänologische Rhythmen zum Tragen kommen, die synchron zu denen adulter Bäume im Freiland verlaufen. Dies zeigte sich auch im Fall von *Pseudobombax munguba*, bei der im Gewächshaus der Universität Oldenburg aus Samen gezogene Keimlinge zur gleichen Zeit ihre Blätter abwarfen wie die Pflanzen dieser Art in amazonischen Überschwemmungswäldern.

Bei den vollständig gefluteten Keimlingen in o.g. Experimenten bestand jedoch bei allen Spezies eine enge Korrelation zwischen Überflutung und phänologischem Verhalten: mit Eintreten der Submersion wurden die physiologischen Aktivitäten reduziert (Photosynthese gemessen über die CO₂-Aufnahme und Chlorophyllfluoreszenz bei kurzfristiger Emersion), und das Wachstum (gemessen an Höhenzuwachs und Blattproduktion) setzte nach wenigen Stunden bis Tagen aus (**Parolin 2001 a [7]**). Dabei zeigten sich jedoch grundlegende Unterschiede bei Arten der nährstoffreichen Várzea und des nährstoffarmen Igapó. Um die gesamte folgende aquatische Phase unter Wasser zu überdauern, wurden bei vielen Arten der Várzea alle Blätter abgeworfen, nicht aber bei denen des Igapó. Laubwurf in der Várzea könnte u.a. eine Anpassung an das sedimentreiche Weißwasser sein, welches untergetauchte Blätter mit einer Sedimentschicht überzieht, welche die photosynthetische Aktivität nach der Emersion stark beeinträchtigt (Tafel II E). Im sedimentarmen Igapó behalten hingegen die meisten Keimlinge ihre Blätter unter Wasser – vielleicht, weil die alljährliche Produktion neuer Blätter zu kostspielig in dem nährstoffarmen Ökosystem ist. Im Experiment fanden auch bei nicht vollständig untergetauchten aber staunassen Keimlingen Blattproduktion und –abwurf bei Arten der Várzea kontinuierlich statt, wohingegen bei Spezies des Igapó die Blätter eine höhere Lebensdauer besaßen (**Parolin 2001 a [7]**).

In demselben Experiment wurden auch Unterschiede bei der Ausprägung morphologischer Anpassungen an die Überflutung in Várzea und Igapó deutlich: Adventivwurzeln, Lentizellen und Stammhypertrophie wurden bei mehr Arten der Várzea festgestellt (WALDHOFF ET AL.

1998). Dies mag mit dem größeren Sauerstoffmangel in der Rhizosphäre in Zusammenhang stehen, der durch die hohe Biomasseproduktivität und -dekomposition in diesem Ökosystem zustande kommt. Ebenso könnte die Produktion morphologischer Adaptationen durch die geringe Nährstoffverfügbarkeit im Igapó limitiert sein, handelt es sich doch um material- und energieaufwendige Strukturen.

Mit der Fähigkeit zu solchen Anpassungen an Staunässe stehen die grundlegenden Wachstumsstrategien der Arten in Verbindung, welche in zwei grobe Kategorien aufgeteilt werden können (**Parolin 2001 b [11]**):

- a) In der Várzea erlauben morphologische Anpassungen, die eine hohe Nährstoffversorgung benötigen, den Keimlingen trotz Staunässe eine fast uneingeschränkte Weiterführung von photosynthetischer Aktivität und Wachstum.
- b) Im Igapó investieren die Keimlinge in höheres Blattalter durch erhöhte Blattsklerophyllie und tendieren zur Überdauerung der staunassen Phase.

Diese Erkenntnisse wurden an ca. 30 Arten im Experiment gewonnen. Im Freiland spielen die genannten Anpassungen an Staunässe, wie etwa Adventivwurzeln, Stammhypertrophie und Lentizellen, aufgrund der sich ständig verändernden Wasserstände nur eine sehr untergeordnete Rolle. Die meisten Arten haben zwar die Fähigkeit zur Ausbildung solcher Anpassungen, jedoch dürfte die entscheidende Rolle beim Kampf ums Überleben in den Überschwemmungswäldern der physiologischen Toleranz von Submersion zufallen bzw. weiteren Anpassungen, die es möglich machen, diese ohne ernste Schäden zu überstehen.

Schon 5-12 Wochen nach dem Ende der vollständigen Überflutung waren die Keimlinge wieder voll belaubt und erreichten die Höhe der Kontrollpflanzen, wodurch die Fähigkeit gezeigt wird, die durch Überflutung aufgezwungene Ruheperiode durch schnelles Wachstum zu kompensieren (**Parolin 2001 a [7]**). Die Produktion neuer Blätter ist nur möglich, wenn der Vegetationskegel erhalten bleibt, was bei allen Arten außer *Senna reticulata* der Fall war. *Cecropia latiloba* bildete sogar schon mehrere Wochen vor Flutende einen Ansatz neuer Blätter unter Wasser aus, welche sich nach dem Trockenfallen innerhalb weniger Tage vollständig entfalteten.

4.2 Überlebensstrategien adulter Bäume

Zum folgenden Unterkapitel „Wachstumsstrategien von Pionierarten“ nehmen die Publikationen Stellung: **Parolin, Oliveira, Piedade, Wittmann & Junk 2002 [1]**; **Parolin 1998 [2]**; **Parolin 2001 c [6]**; **Parolin 2002 a [8]**; **Parolin & Ferreira 1998 [14]** und **Parolin**

2002 c [15]. Mit „Phänologischen und physiologischen Rhythmen“ beschäftigen sich die Publikationen **Parolin, Armbrüster, Wittmann, Ferreira, Piedade & Junk 2002 [9]; Wittmann & Parolin 1999 [16] und Piedade, Junk & Parolin 2000 [17].**

4.2.1 Wachstumsstrategien von Pionierarten

Unterschiedliche Klassifikationssysteme für Sukzessionsstadien haben sich etabliert (GRIME 1977, NG 1978, BAZZAZ & PICKETT 1980, SWAINE ET AL. 1987, SWAINE & WHITMORE 1988), in denen verschiedene Arten nach ihren ökologischen Ansprüchen und physiologischen Eigenschaften zusammengefasst werden, die von ihrer taxonomischen Einteilung her nicht erkennbar sind (WHITMORE 1989). In dieser Arbeit soll entsprechend der Definition von SWAINE & WHITMORE (1988) ausschließlich zwischen Pionier- und Nichtpionierarten („pioneer“ und „non-pioneer“) unterschieden werden, welche in der Literatur synonym zu den Begriffen „successional“ und „climax“ verwendet werden (ODUM ET AL. 1970). Eine weiterführende Einteilung der Nichtpionierarten ist nicht einheitlich durchführbar, weswegen hier alle Arten, die nicht eindeutig zu den Pionieren zählen, als Nichtpioniere bezeichnet werden.

Die Unterteilung nach SWAINE & WHITMORE (1988) erfolgt auf der Basis der Keimung und Keimlingsetablierung: Pionierarten können sich typischerweise nicht unter einem geschlossenen Kronendach etablieren, sondern nur an offenen Stellen („gaps“), an denen zumindest einen Teil des Tages direktes Sonnenlicht einfällt. Sie wachsen sehr schnell und haben eine relativ geringe Lebensdauer. Nichtpionierarten hingegen keimen und wachsen bei den Licht- und Bodentemperaturbedingungen eines geschlossenen Kronendaches und regenerieren *in situ*. Im Gegensatz zu Nichtpionieren haben Pioniere in der Regel hohe Photosyntheseleistung, Respiration und Transpiration (ODUM ET AL. 1970, OBERBAUER & STRAIN 1984, REICH ET AL. 1995) sowie schnelle Reaktionen der Stomata (HUC ET AL. 1994), hohe Blattleitfähigkeit und einen hohen Blattstickstoffgehalt (BAZZAZ 1991, RAAIMAKERS ET AL. 1995). Sie besitzen weitleumige Gefäße und lockeres Festigungsgewebe, wodurch nicht nur geringerer Widerstand gegen die Wasserbewegung im Stamm gewährleistet, sondern auch weniger organisches Material in Holz investiert und somit schnelleres Höhen- und Dickenwachstum ermöglicht wird (BAZZAZ & PICKETT 1980). Pioniere haben typischerweise geringe Holzdichten (WIEMANN & WILLIAMSON 1988, 1989a, b, WORBES 1989, **Parolin & Ferreira 1998 [14]**) und produzieren kontinuierlich neue Blätter (BOOJH & RAMAKRISHNAN 1982), die häufig sehr groß und relativ kurzlebig sind. Die Bäume erreichen schon in jungen Stadien die Fähigkeit zur Produktion von Blüten und Früchten. Auf eine Änderung der

Ressourcen, z.B. Lichteinfall und Bodenqualität, reagieren Pioniere im Gegensatz zu Nichtpionieren schnell (BAZZAZ 1991, TINOCO-OJANGUREN & PEARCY 1995).

Trotz dieser vielen Gemeinsamkeiten ist auch die Gruppe der Pioniere nicht in sich einheitlich, sondern sie ist vielmehr durch eine Vielzahl von Wachstums- und Etablierungsstrategien gekennzeichnet, die sich aus unterschiedlichen Kombinationen von Anpassungen und Toleranzbereichen ergeben. Dass die Gilde der Pionierarten in Wäldern der tropischen Terra Firme keine homogene Gruppe darstellt, wurde zuerst von CLARK & CLARK (1992) beschrieben. Auch in der Várzea sind verschiedene Strategien innerhalb der Gruppe der Pioniere zu finden.

Zu erwähnen ist hier, dass typische Pioniere im nährstoffarmen Igapó nicht vorkommen (**Parolin, Oliveira, Piedade, Wittmann & Junk 2002 [1]**). Vereinzelt findet man Arten von *Cecropia* in der Nähe menschlicher Siedlungen, aber dichte Bestände und typische Pionier – Nicht-Pionier – Abfolgen sind ausschließlich in der nährstoffreichen Várzea zu finden.

In zentralamazonischen Weißwasser-Überschwemmungsgebieten bilden hauptsächlich drei Baumarten (*Salix humboldtiana*, *Cecropia latiloba* und *Senna reticulata*) monospezifische Pionierbestände (**Parolin, Oliveira, Piedade, Wittmann & Junk 2002 [1]**). Zum Unterschied zur Terra Firme, wo die Artenzusammensetzung auch für Pionierarten unvorhersagbar ist (HUBBELL ET AL. 1999), wird hier postuliert, dass die Dominanz einer der drei Arten durchaus vorhersagbar ist. Dies ist an die charakteristischen kleinräumigen Habitatbedingungen (Flutdauer, Sedimentationsraten) und an die geringe Zahl von Pionierarten mit ihren speziellen Etablierungsstrategien und Toleranzbereichen geknüpft. Die Präferenz für ein bestimmtes Habitat wird durch unterschiedliches Keimungs- und Wachstumsverhalten, strukturelle und physiologische Merkmale sowie durch Anpassungen in Reproduktionsbiologie und Morphologie ermöglicht. *Salix humboldtiana* kommt vorwiegend auf tiefen Ebenen im Überschwemmungsgradienten vor, mit langen Überschwemmungszeiten und hohen Sedimentationsraten. *Cecropia latiloba* wächst auf mittleren bis tiefen Positionen, toleriert also lange Flutungsdauern, ist aber empfindlich gegenüber hoher Sedimentation. *Senna reticulata* wiederum toleriert hohe Sedimentation, aber keine vollständige Überflutung, wodurch ihr Vorkommen im Flutgradienten auf die höheren Positionen beschränkt ist. Vegetationsaufnahmen zeigen, dass diese Arten kaum zusammen vorkommen (WORBES 1983, WORBES ET AL. 1992, **Parolin 1998 [2]**). *Salix humboldtiana* kann als Wegbereiter für *Cecropia latiloba* dienen, da sie durch die Bildung eines Baumbestandes die Sedimentationsraten herabsetzt (Irion, pers. Mitt.) und auf diese Weise neue Bedingungen in

einem Habitat schafft, das zunächst nicht von *Cecropia latiloba* besiedelt werden kann (WORBES ET AL. 1992).

Die Gattungen *Salix* und *Cecropia* sind allgemein als typische Pioniere bekannt, die als Wegbereiter für höhere Sukzessionsstadien eine wichtige Rolle spielen (**Parolin 2002 a [8]**, NIIYAMA 1990, ALVAREZ-BUYLLA & MARTINEZ-RAMOS 1992, WORBES ET AL. 1992, LIOTTA 2001). Keine Beachtung in der wissenschaftlichen Literatur fand jedoch bisher *Senna reticulata*, obwohl sie als einer der effizientesten Kolonisierer freier Flächen in nährstoffreichen Weißwasser-Überschwemmungsgebieten anzusehen ist (**Parolin 2001 c [6]**). Zwei Merkmale zeichnen ihre Grundstrategie aus, eine ungewöhnlich hohe Toleranz von Staunässe im Wurzel-, Stamm- und sogar im Kronenbereich, sofern einige Blätter oberhalb der Wasseroberfläche bleiben, eine sehr hohe photosynthetische Assimilation und ein extrem schnelles Wachstum (bis zu 4 m in den ersten acht Monaten) in der ersten terrestrischen Phase, in der die Höhe eine wichtige Rolle spielt, um die für diese Art letale vollständige Submersion zu verhindern.

Die Ausbildung von sehr dichten Kronen ist wichtig, um Konkurrenten durch Beschattung auszuschließen. Hohe Samenproduktion und effiziente Samenausbreitung sowie eine sehr hohe vegetative Regenerationsfähigkeit und Stockaustrieb bewirken, dass diese Art, wenn sie sich einmal angesiedelt hat, sehr dichte monospezifische Bestände bildet und erst nach dem Erreichen ihres Höchstalters von ca. 12-20 Jahren ihre Vitalität verliert. Diese Eigenschaften verliehen der Art den Lokalnamen „matapasto“ („Weide-Töter“). Sogar hochproduktive C₄-Gräser können sich nur gegen *Senna reticulata* durchsetzen, wenn diese sich in niederen Bereichen des Überschwemmungsgradienten angesiedelt hat und später vollständig überflutet wird. Da Rinderzucht auf offenen Weiden die ökonomische Grundlage vieler Bewohner der Überschwemmungsgebiete ist (OHLY & OLIVEIRA 1993, OHLY & HUND 1996), spielt *Senna reticulata* eine wichtige (negative) ökonomische Rolle als Invasor (DE MENEZES 1978). Dennoch bedeutet die Besiedelung freier Flächen durch *Senna reticulata* aus ökologischer Sicht eine effiziente Wegbereitung für höhere Sukzessionsstadien (**Parolin 1998 [2]**). In den ersten zwei bis sechs Jahren dominiert *Senna reticulata* über andere Holz- oder Grasarten und bildet größtenteils monospezifische Bestände. Dann aber lässt ihre Vitalität sichtlich nach, die Bäume werden höher aber nicht viel dicker, und die Kronen werden deutlich lichter. So können sich langsamer wachsende Arten durchsetzen und *Senna reticulata* verdrängen. Besonders auf intensiv gestörten Flächen mit hohen Sedimentationsraten ist diese Art also die notwendige Vorstufe für die Etablierung eines artenreichen Waldes.

Insgesamt kann man wohl innerhalb der Bandbreite in der Gruppe der Pioniere zwei Extreme finden, die sehr gut durch *Cecropia latiloba* einerseits und *Senna reticulata* andererseits repräsentiert werden. Sie besitzen zwei Wachstumsstrategien, die man als „fugitiv“ und „possessiv“ bezeichnen könnte (PAROLIN 1999, PAROLIN, in Vorbereitung b). Die „fugitive“ *Cecropia latiloba* „flieht“ möglichst schnell vor Raum- und Lichtkonkurrenten in die Höhe. Durch ihr schnelles Höhenwachstum besitzt sie einen Vorteil gegenüber langsamwüchsigen Arten und kann deren Ansiedelung in unmittelbarer Nähe ihrer Stammbasis zulassen, da es für sie in den ersten ca. zehn Jahren keine Konkurrenz um die hier limitierende Ressource Licht gibt. Ihre Strategie ist also ein kontinuierliches Höhenwachstum, welches die vertikale Evasion vor Konkurrenten erlaubt. Anders bei der „possessiven“ *Senna reticulata*, die sich durch eine breite, sehr dichte Krone durchsetzt, wodurch sich in einem weiten Raum um den Stamm herum keine Konkurrenten etablieren können. Eine Parallele dieser beiden Wachstumsstrategien findet man in der Terra Firme bei anderen *Cecropia*- und verschiedenen *Vismia*-Arten, welche eine ähnliche Physiognomie und ein vergleichbares Wachstumsmuster wie *Senna reticulata* besitzen (MESQUITA ET AL. 2001).

Ein weiterer leicht messbarer Parameter, der in engem Zusammenhang mit dem Pionier- bzw. Nicht-Pionier-Habitus steht und Aussagen über Wachstum und unterschiedliche Strategien am Extremstandort Várzea zulässt, ist die Holzdichte und deren Veränderungen innerhalb des individuellen Wachstums. Solche radialen Gradienten im Stamm sind bei fast allen Baumarten aus gemäßigten bis tropischen Gebieten ausgeprägt (WIEMANN & WILLIAMSON 1989a). Bäume haben geringe Holzdichten im Zentrum des Stammes, produziert in einem jungen Stadium, und höhere Holzdichten nahe der Rinde, produziert in reiferen Altersstadien. Besonders deutlich ist eine Zunahme der Holzdichte mit zunehmendem Alter bei Pionieren. Die Kolonisierung neuer Standorte erfordert ein schnelles Initialwachstum, welches durch die Produktion von Holz geringerer Dichte erreicht werden kann (WIEMANN & WILLIAMSON 1988). Die Stabilität wird dann mit zunehmendem Alter durch die Produktion von Holz mit höherer Dichte verbessert. Radiale Gradienten sind also mit den Wachstumsstrategien der Bäume assoziiert (SALDARRIAGA 1986, WIEMANN & WILLIAMSON 1989a, b). Auch innerhalb einer Art können die Veränderungen der produzierten Holzdichte je nach Standort verschieden sein, wie für *Ceiba pentandra* in Costa Rica gezeigt wurde (WIEMANN & WILLIAMSON 1989b).

Untersuchungen am Holz von Bäumen der Überschwemmungswälder Zentralamazoniens zeigten, dass bei sieben Pionierarten die Zunahme der Holzdichte von innen nach außen bis

zu 80% betrug, verglichen mit maximal 50% bei Nicht-Pionieren (**Parolin 2002 c [15]**). Dieser Unterschied ist geringer als in anderen tropischen Feuchtwäldern (bei Pionieren bis zu 270%) und eher vergleichbar mit tropischen Trockenwäldern (WIEMANN & WILLIAMSON 1989a). Es wird vermutet, dass im Überschwemmungswald die Ansprüche an die Stabilität des Stammes auch schon im jungen Stadium höher sind als in Gebieten, die Wasserströmungen, Hangabrutsch und Sedimentation nicht ausgesetzt sind. Daher könnte es sein, dass schon junge Bäume im Überschwemmungswald stabileres Holz produzieren und im Laufe der Ontogenese keine so starken Dichtezunahmen zu verzeichnen sind. Bei Untersuchungen der Gesamtholzdichte konnte kein nennenswerter Unterschied zu den umgebenden Wäldern der Terra Firme gefunden werden (**Parolin & Ferreira 1998 [14]**): im Igapó hatten die Bäume von 35 Arten eine mittlere Holzdichte von 0.68 g cm^{-3} , die der von Bäumen der Terra Firme entspricht ($0.65\text{-}0.69 \text{ g cm}^{-3}$; FEARNESIDE 1992). In der Várzea war die mittlere Holzdichte von 30 Arten mit 0.53 g cm^{-3} deutlich geringer. Arten mit sehr geringen Holzdichten ($0.22 - 0.24 \text{ g cm}^{-3}$) sind dort nicht selten – etwa bei *Pseudobombax munguba* und *Solanum critino* – und tragen zu dem geringen Mittelwert bei. Schließt man die Pionierarten aus, so liegt der Mittelwert der Holzdichte in der Várzea mit 0.59 g cm^{-3} aber immer noch deutlich niedriger als in Igapó und Terra Firme.

Vergleiche innerhalb von Arten, die in beiden Systemen vorkommen, zeigen, dass z.B. bei *Nectandra amazonum* und *Tabebuia barbata* die Holzdichten von Individuen des Igapó höher waren als von Individuen der Várzea. Bei anderen Arten (z.B. *Crudia amazonica*, *Macrolobium acaciifolium*) gab es keine signifikanten innerartlichen Unterschiede.

Mittlere Holzdichte und die radialen Zuwachsgradienten zeigen die Tendenz auf, dass im nährstoffarmen Igapó ein konstanteres, langsames Wachstum als in der Várzea stattfindet. In der nährstoffreichen Várzea wachsen die Bäume schneller und produzieren besonders im juvenilen Stadium Holz mit geringeren Holzdichten als im adulten Stadium, wodurch höhere radiale Dichtezunahmen zu verzeichnen sind.

Unterschiede zwischen Várzea und Igapó zeigen sich auch in den jährlichen Zuwächsen, die anhand von Jahresringen zu messen (WORBES 1984) und in der Várzea deutlich höher als im Igapó sind (WORBES 1997, **Parolin & Ferreira 1998 [14]**), was auf einen schnelleren Umsatz organischer Substanzen in den nährstoffreichen Weißwassergebieten zurückzuführen ist (KLINGE ET AL. 1983). Bäume der Várzea tendieren dazu, auf sich verändernde Umweltbedingungen direkter zu reagieren, während Bäume des Igapó einen Status Quo beibehalten. Das eher dynamische Wachstum in der Várzea zeigt sich in einem größeren Spektrum von Wachstumsstrategien, z.B. im Vorhandensein von Pionieren, oder – wenn man

von der baumförmigen Wuchsform absieht – im Vorkommen von Makrophyten und Lianen, die im Igapó deutlich seltener sind.

Es wäre zu erwarten, dass die Position eines Baumes im Überschwemmungsgradienten auch Auswirkungen auf die Holzproduktion hat. Auf niedrigen Standorten haben die Bäume kurze Wachstumsphasen und eine größere Notwendigkeit zu struktureller Stabilität durch stärkere mechanische Einflüsse wie z.B. Wasserströmung. In der Tat gibt es einen Zusammenhang zwischen der Dauer der Überschwemmungsperiode und der Weite der gebildeten Jahresringe im Holz, wie für *Tabebuia barbata* gezeigt werden konnte (WORBES 1988). Arten mit hoher Holzdichte kommen aber sowohl auf lange als auch auf kurz überfluteten Positionen vor (**Parolin & Ferreira 1998 [14]**), obwohl sich die Trockenphasen, die El Niño-Jahre bewirken, im Holz amazonischer Bäume mit weiten Ringbreiten auszeichnen (VETTER & BOTOSSO 1989). Innerhalb einer Art gibt es also Variationen der Holzdichte als Antwort auf Umweltfaktoren (HOWE 1974). Bei einem Vergleich der Holzdichten von Arten, die für hohe bzw. tiefe Positionen im Flutgradienten typisch sind, zeigt sich jedoch in Várzea und Igapó kein deutlicher Zusammenhang.

4.2.2 Phänologische und physiologische Rhythmen

Die durch Jahresringe deutlich sichtbare Periodizität in der Wachstumsaktivität der Bäume amazonischer Überschwemmungswälder (WORBES 1984, 1989, 1997) zeigt sich auch in den Rhythmen der phänologischen und physiologischen Abläufe, die in der angrenzenden Terra Firme bedeutend weniger einheitlich ausgeprägt sind (FRANKIE ET AL. 1974, SCHAİK ET AL. 1993, WRIGHT 1996). Erste Untersuchungen zu phänologischen und physiologischen Veränderungen im Jahresverlauf wurden an sechs häufigen Baumarten der Várzea im Rahmen meiner Dissertation durchgeführt (PAROLIN 1997). Das zentrale Ergebnis dieser Arbeit war, dass einheitliche Tendenzen bei den verschiedenen Arten bzw. Wachstumsstrategien vorkommen, etwa bezüglich der Fruchtreife, der verminderten Blattproduktion und der Photosyntheseaktivität bei Hochwasser. Andererseits dokumentierten diese kontinuierlichen Messungen, dass die extremen Bedingungen dennoch eine hohe Vielfalt von Reaktionen auf die Überschwemmung zulassen (PAROLIN 2000) und eine Gleichrichtung der Anpassungsmechanismen, wie sie an anderen Extremstandorten vorkommt (THIENEMANN 1918, 1954), nicht zu verzeichnen ist.

Eine Fortsetzung der kontinuierlichen Untersuchungen zeigte, dass sich auch unter Hinzunahme weiterer Arten beide Aussagen bestätigten: in der Hochwasserphase wird die

Laubproduktion reduziert, die mittlere photosynthetische Assimilation sinkt, laubwerfende Arten verlieren für mehrere Wochen alle Blätter (**Wittmann & Parolin 1999 [16]**). Eine Zusammenfassung aller publizierten Daten zur Phänologie von Überschwemmungswald-Vegetation in Zentralamazonien zeigte, dass bei 76 Arten aus 30 Familien die Blätter fast immer bei auflaufendem Wasser abgeworfen und bei ablaufendem Wasser – aber vor Ende der Flut – ausgetrieben werden (**Parolin, Armbrüster, Wittmann, Ferreira, Piedade & Junk 2002 [9]**). Allerdings trieben viele Arten des nährstoffarmen Igapó erst in der nicht gefluteten terrestrischen Phase aus. Die Hauptblühphase lag in der aquatischen Phase, im Igapó zu Beginn und in der Várzea zum Höhepunkt der Überschwemmung. Dementsprechend fand auch die Fruchtreife in der Várzea etwas später als im Igapó statt, aber in beiden Fällen noch während der Überschwemmung. Eine Ruheperiode zum Zeitpunkt der „ungünstigen“ Lebensbedingungen ist daher kaum zu verzeichnen; wenn die Laubproduktion eingestellt ist, findet immer noch Blüte- und Fruchtreife statt.

Ungefähr die Hälfte der analysierten Arten in Várzea und Igapó sind laubwerfend. Da im Igapó die laublose Phase zeitlich stärker begrenzt ist, kam es wohl zu der Auffassung, im Igapó gäbe es mehr laubwerfende Arten. Insgesamt findet man in den Überschwemmungswäldern das gesamte Spektrum an Blattphänologie, von kontinuierlichem Blattwechsel bei stets voll belaubter Krone bis zu regelmäßig vollständigem Laubfall mit kurz- oder langfristig kahler Krone (FRANCO 1979). Sobald neue Blätter ausgetrieben und voll entfaltet sind, weisen alle Arten relativ hohe Photosynthesewerte auf, welche mit jenen der terrestrischen Phase vergleichbar sind oder sogar höher liegen (**Piedade, Junk & Parolin 2000 [17]**).

Trotz der kontinuierlichen Messungen an einzelnen Baumarten kann die zentrale Frage, ob die Überschwemmung für den Laubwurf verantwortlich ist, noch nicht geklärt werden. In Ökosystemen mit periodischer Trockenheit gelten Arten als Trockenheitsmeider („drought avoiders“), bei denen Trockenheit als hauptsächlicher Auslöser für das Abwerfen der Blätter gilt (MEDINA 1983). In Várzea und Igapó werfen die meisten Arten ihre Blätter ausschließlich bei Hochwasser ab, aber ob dies als Anpassung an die Überschwemmung zu werten ist, weil es zur Reduzierung der transpirierenden Blattfläche führt (BORCHERT 1991), ist noch nicht klar. Die mittlere Blattfläche und auch das spezifische Blattgewicht variierten bei verschiedenen Arten im Jahresverlauf (PAROLIN 2002), jedoch waren diese Veränderungen eher eine Konsequenz alternder Blätter. Nur bei *Senna reticulata* kann man eindeutig von einer Verminderung der Blattoberfläche als Reaktion auf Flutung reden: sie produziert bei Staunässe deutlich kleinere Blätter als bei normaler Wasserversorgung (**Parolin 2001 c [6]**).

Der Zeitpunkt des Laubwurfes zur Hochwasserphase kann als Anpassung entstanden sein, kann aber auch aus inhärenten, genetisch fixierten Rhythmen resultieren, die mit der Savannen-Herkunft der Arten zusammenhängt (KUBITZKI 1989a, b). Selbst kontinuierliche Messungen an Bäumen vor Ort, etwa des Stammflusses (MÜLLER & JUNK 2000), oder Zuordnungen der Phänologie zum Holzwachstum (SCHÖNGART & WORBES 2002) liefern noch keine eindeutigen Erkenntnisse über die direkten Zusammenhänge zwischen Laubwurfverhalten und Überschwemmung. Sicher ist, dass die Evolution Genotypen hervorgebracht hat, die lange Perioden von Überflutung und Trockenzeit gleichermaßen tolerieren. Dies zeigt, dass an Extremstandorten wie Überschwemmungsgebieten gegen Strategien selektiert wird, die sich auf eine konstante (hydrische) Kondition spezialisieren (KEELEY 1979). Die Arten zeigen sehr gutes Wachstum in der terrestrischen Phase, aber auch bei Vernässung gibt es keineswegs eine Einstellung aller Aktivitäten und nur vorübergehende Wachstumsreduktionen. Das phänologische und physiologische Verhalten der Arten reflektiert vielmehr den optimalen Kompromiss (STEARNS 1992) für ein Leben im periodischen Wechsel zwischen Trockenstandorten und der durch den Flutpuls bewirkten, regelmäßig wiederkehrenden Überflutung.

4.3 Strategenvielfalt und Artbildung

Trotz der scheinbar stark formenden und gleichrichtenden Umweltfaktoren (THIENEMANN 1918) gibt es ausreichende Freiheitsgrade durch das große Angebot begünstigender Faktoren (Vorhersagbarkeit des Flutpulses, günstige Temperatur- und Lichtbedingungen, ausreichendes Nährstoff- und Wasserangebot), die eine Vielzahl an Strategien zulassen. Die Extreme innerhalb der Vielfalt wurden genutzt, um Kategorien zu definieren, um die vorherrschende Vielfalt zu ordnen und so einen besseren Überblick zu erlauben. Die unendliche Anzahl an Übergängen zwischen diesen Extremen wirft jedoch die Frage auf, wie es möglich ist, dass an diesem Extremstandort so viele Arten erfolgreich einwandern konnten und sich eine derartige Vielfalt von Strategien entwickelte. Sie sind das Ergebnis evolutionärer Prozesse, die eine Langlebigkeit des Systems voraussetzen, welche die Speziation begünstigen und die Extinktion reduzieren (JUNK 2000). Die meisten Arten sind aus den umgebenden Wäldern der Terra Firme oder aus Savannengebieten in die überschwemmten Bereiche eingewandert (s. Kapitel 3.4.3 „Diversität und Florenentwicklung“; KUBITZKI 1989a, b, c, KALLIOLA ET AL. 1991, PUHAKKA ET AL. 1992, PUHAKKA & KALLIOLA 1995). Anpassungen der dortigen Arten an periodische Staunässe oder auch an Trockenheit dienten beim Einwandern in die Überschwemmungsgebiete als notwendige Präadaptation. Radiation spielte für die

Diversität der Baumvegetation in diesen Überschwemmungswäldern keine bedeutende Rolle. Die bestehenden Arten scheinen eher parallel eingewandert zu sein, als dass sie sich nach der Einwanderung in viele Arten aufgeteilt hätten. Beim Vergleich mit anderen Organismengruppen zeigt sich, dass es keine einheitlichen Regeln bezüglich Radiation in amazonischen Überschwemmungsgebieten gibt. Kleine aquatische Organismen wie Zooplankton und Phytoplankton sind zum Großteil entweder Kosmopoliten oder pantropisch, da sie als Dauerstadien mit Wind und Staub über große Distanzen verweht werden können. Die meisten aquatischen Makrophyten haben ebenfalls eine weite Verbreitung, zumindest in der Neotropis. Eine Ausnahme sind wohl die Podostemonaceen, die aber deutlich stenök sind. Auch bei Vögeln und Schnecken gibt es zwar manche Endemiten, aber von Radiation kann nicht gesprochen werden (JAECKEL 1969, JUNK 2000). Dahingegen liegt für Arthropoden in Zentralamazonien ein ausgesprochenes Zentrum der Radiation (ADIS 2001). Die neotropischen Carabidae der Gattung *Agra* bildeten 2000 Arten durch Radiation im Amazonasbecken und anschließender dreimaliger Invasion Mittelamerikas (ERWIN 1996). Auch Fische, z.B. die Characinae, verdanken ihren Artenreichtum in Amazonien der Radiation (LOWE-McCONNELL 1975, GOULDING 1980, HENDERSON & CRAMPTON 1997), während die Cichliden wiederum eine vergleichsweise geringe adaptive Radiation erfuhren, wenn man sie z.B. mit der beeindruckenden Entwicklung in afrikanischen Seen vergleicht (GOULDING 1980, REINTHAL & MEYER 1997).

Welche Faktoren bewirkten, dass Bäume in amazonischen Überschwemmungswäldern bisher nicht radiierten, kann noch nicht geklärt werden. Eine Erklärung könnte in den zu geringen Zeiträumen seit der Entstehung der Überschwemmungswälder gesucht werden. Allerdings sind in den endemitenreichen Hotspots dieser Welt (*sensu* MYERS ET AL. 2000; BARTHOLOTT ET AL. 1996) weitaus kürzere Zeiträume ausreichend gewesen, um eine weitgefächerte Radiation zu ermöglichen. So ist z.B. in der Kapregion Südafrikas die Gattung *Phyllica* (Rhamnaceae) innerhalb von nur 7-8 Millionen Jahren extrem radiiert (RICHARDSON ET AL. 2001 b). Die bereits erwähnte neotropische Gattung *Inga* radiierte größtenteils in den letzten zwei Millionen Jahren, wie DNA-Analysen belegten (RICHARDSON ET AL. 2001a).

Eine andere Erklärung für fehlende Radiation bei Bäumen von Várzea und Igapó könnte in nicht ausreichenden Isolationsmechanismen in dem hochdynamischen Fluss-System liegen. Flüsse dienen als Korridore, die eine weiträumige Ausbreitung begünstigen (JOHANSSON ET AL. 1996, GIVNISH ET AL. 2000), und so findet wahrscheinlich ein zu hoher Genfluß zwischen Populationen statt, der allopatrische Artbildung trotz adäquater räumlicher Habitatdiversität und -struktur verhindert. Natürliche Artbildungsprozesse wie ökologische Speziation, d.h.

divergente Selektion auf Merkmale zwischen Populationen in verschiedenen Umgebungen, die zur reproduktiven Isolation führt, scheinen hier nicht zum Tragen zu kommen. Die bei vielen Blütenpflanzen beobachtete Diversifizierung durch adaptive Radiation der Bestäubungs- und Befruchtungssysteme, welche Veränderungen der Ökologie und Lebensgeschichte begleiten (BARRETT ET AL. 1996), oder auch genetische Drift, werden durch den ständigen Genfluß verhindert. Andere Mechanismen, die durch divergente Selektion zu Speziation führen, wie Polyploidie und parallele Speziation, die etwa bei den dreistachligen Stichlingen gut dokumentiert wurde (SCHLUTER 2001), sind von Bäumen in Várzea und Igapó nicht bekannt. Der Genfluß hält die genetische Variabilität aufrecht (FRÉVILLE ET AL. 1998), und vielleicht ist er sogar eine Notwendigkeit an diesem Extremstandort. Die ökologische Spezialisierung, die letztendlich mit Hilfe von Isolationsmechanismen zur Speziation führt, ist anscheinend in Várzea und Igapó selten so sehr ausgereift, dass es tatsächlich innerhalb der Überschwemmungsgebiete zur Artaufspaltung kommt. Sie kommt jedoch zwischen Terra Firme und Überschwemmungswäldern vor. Untersuchungen an *Himatanthus sucuuba*, einer amazonischen Apocynaceae, zeigten, dass Ökotypen dieser Art aus der Terra Firme eine deutlich geringere Fluttoleranz aufweisen als Ökotypen aus dem nahegelegenen Überschwemmungsgebiet (FERREIRA 2002). Es handelt sich hierbei um ein gutes Beispiel für einen nicht abgeschlossenen Artbildungsprozess. Andere Arten, wie z.B. der Kapokbaum *Ceiba pentandra*, haben ein sehr weites Spektrum an physiologischer Toleranz und wohl auch an genetischer Variabilität (GRIBEL ET AL. 1999) und kommen sowohl in nicht überschwemmter Terra Firme als auch in den Überschwemmungswäldern vor, in diesem Falle sogar nicht nur im tropischen Südamerika, sondern auch in Afrika und Asien.

Man könnte die Arten, die eine schrittweise Entwicklung von der Terra Firme in die Überschwemmungswälder vollzogen haben, drei Kategorien zuordnen:

- einer einzigen Art zugehörig, wobei sich Populationen in den beiden Systemen gleich verhalten (z.B. *Ceiba pentandra*, *Pseudobombax munguba*; KUBITZKI 1989a);
- einer einzigen Art zugehörig, wobei sich Populationen in den beiden Systemen unterschiedlich verhalten (z.B. *Himatanthus sucuuba*);
- vikariierende Arten, also zwei nahe verwandten Arten zugehörig, die sich in den beiden Systemen aber gleich verhalten (z.B. *Swartzia polyphylla* in Überschwemmungswäldern und die eng verwandten Arten *S. parvifolia*, *S. schomburgkii* in der Terra Firme, oder *Macrobium angustifolium* (Überschwemmungswald) und *M. bifolium* (Savanne), ebenso *Elizabetha princeps* (Überschwemmungswald) und *E. paraensis* (Terra Firme); KUBITZKI 1989a)

Die meisten Arten haben in den Überschwemmungswäldern eine verhältnismäßig geringe geographische Verbreitung, wie dies in den Tropen durch Mangel an Anpassung an große ökologische Variationen häufig der Fall ist (STEVENS 1989). Trotz ihrer Toleranzbreite gegenüber wechselnden hydrischen Bedingungen, kann man die Arten aus Várzea und Igapó als Habitatspezialisten – also Endemiten – betrachten, die keineswegs zufallsverteilt sind (GENTRY 1992). Geht man, wie eingangs erwähnt, von 1000 Baumarten in Überschwemmungswäldern aus (Junk, pers. Mitt.), von denen 18-45% (CAMPBELL ET AL. 1986, BALSLEV ET AL. 1987) auch in der Terra Firme vorkommen, so sind dennoch mehrere hundert Baumarten in Várzea und Igapó endemisch, die neben der hohen Alpha- und Beta-Diversität auch eine hohe geographische Gamma-Diversität – eine direkte Konsequenz von hohem Endemismus (HUSTON 1994) – bewirken.

Die Spezialisierung der Überschwemmungswald-Bäume und die hohe Diversität stehen wahrscheinlich auch mit der eiszeitlichen Klimadynamik und ihrem Einfluss auf die Hydrologie in Zusammenhang. Während der letzten Eiszeit war der Meeresspiegel etwa 120 m niedriger als heute und das Gefälle des Amazonas dementsprechend höher, so dass Erosion gegenüber Sedimentation überwog. Die Várzea lag bei Manaus etwa 20 m, bei Santarém etwa 60 m niedriger als heute, und sie nahm nur ein Drittel ihrer rezenten Ausdehnung an. Nach dem Ende der Eiszeit stieg der Meeresspiegel mit einer Geschwindigkeit von bis zu 1 cm pro Jahr, das untere Amazonastal wurde weitgehend überflutet und stellte sich über einige Jahrtausende als langgestreckter See mit vereinzelt Strömungsführern dar, auf denen die Sedimente abgelagert wurden (Junk und Irion, pers. Mitt.). Bis heute ist der Sedimentationsprozess bei Santarém noch nicht abgeschlossen und das war während anderer Eiszeiten sicherlich ähnlich. Extreme (Baum-)Spezialisten hätten unter diesen stark wechselnden Bedingungen erschwerte Überlebenschancen gehabt, die auch einer Radiation eher hinderlich gewesen sein müssten. Andererseits förderte ein solcher Wechsel von eher trockenen (erodierenden) und nassen (sedimentierenden) Perioden innerhalb der Várzea die Entwicklung neuer Arten in den Überschwemmungswäldern, da während der trockenen Perioden die Einwanderung terrestrischer Arten begünstigt wurde. Geht man dann noch von geringeren Niederschlägen in Amazonien aus (bis zu 50% laut VAN DER HAMMEN 2001), was zwar kontrovers diskutiert wird (COLINVAUX ET AL. 2001), aber auch noch nicht widerlegt ist (HAFFER & PRANCE 2001), waren die Überschwemmungsgebiete entlang der großen Ströme mit Sicherheit wichtige Refugien für feuchteliebende Baumarten des Terra Firme Waldes. Eine gewisse Bandbreite an Flut- und Trockentoleranz bot aus dieser Entwicklungsgeschichte

heraus sicher Überlebensvorteile und begründete die Präadaptation für extreme Überflutungsszenarien.

4.3.1 Abstammungsrekonstruktionen mittels molekulargenetischer Methoden

Ein Ansatz, um die Plastizität der Baumarten, die Rolle von Präadaptationen bei der Einwanderung aus der Terra Firme in die Überschwemmungsgebiete zu ergründen und die Abstammung der Arten zu rekonstruieren liegt im Vergleich von Populationen an verschiedenen Standorten. Im Rahmen einer Dissertation vor Ort werden Ökotypen der Apocynaceae *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood (Lokalname: sucuúba) (Ferreira, in Vorbereitung) durch Keimungs- und Umpflanzungsversuche zwischen den beiden Ökosystemen verglichen. Erste Ergebnisse zeigten z.B., dass Samen, die von Bäumen der Várzea gesammelt wurden, eine höhere Keimungsrate aufwiesen als von Bäumen der Terra Firme, wenn die Samen geflutet waren. Die Keimlinge der Várzea zeigten bei Staunässe eine deutlich höhere Vitalität als die der Terra Firme. Auch morphologische, anatomische und physiologische Unterschiede konnten zwischen Ökotypen von Várzea und Terra Firme festgestellt werden (FERREIRA 2002). Weitere Arten, die bei Manaus im Umkreis von 30 km sowohl auf der Terra Firme als auch im Überschwemmungsgebiet vorkommen (Tabelle 4), könnten dabei im Mittelpunkt für Vergleiche stehen, die zur Klärung der Herkunft der Arten von Várzea und Igapó beitragen.

Die Grundlagen hierzu liefern molekulargenetische Untersuchungen, wodurch die genetische Variation in natürlichen Populationen und genetische Veränderungen entlang des West-Ost-Gradienten innerhalb der Überschwemmungswälder, sowie Unterschiede zwischen Populationen der Überschwemmungsgebiete und der Terra Firme untersucht werden können, z.B. mit Hilfe von AFLP Markern („Amplified Fragment Length Polymorphism“) für DNA fingerprinting (z.B. GIVNISH 1997, SCHIERENBECK ET AL. 1997, ARENS ET AL. 1998, CSAIKL ET AL. 1998, HESS ET AL. 2000, KONUMA ET AL. 2000, KAMEYAMA ET AL. 2001, WANG & SZMIDT 2001, ZIEGENHAGEN ET AL. 2001). Erste Schritte wurden hierzu bereits unternommen, jedoch stagnieren die im Rahmen dieses Habilitationsvorhabens geplanten molekulargenetischen Untersuchungen hauptsächlich aufgrund des seit mehreren Jahren anhaltenden generellen Ausfuhrstopps jeglichen biologischen Materials aus Brasilien. Daher konnte zunächst nur Herbarmaterial genutzt werden und wenige frische Blattproben von Versuchspflanzen amazonischer Arten der Universität Hamburg und des Max-Planck-Instituts für Limnologie, um zumindest Methoden zur DNA-Isolierung zu entwickeln, die zu späteren Zeitpunkten gezielt eingesetzt werden können, sobald Analysen vor Ort möglich sind bzw. die

Sammelerlaubnis aus verschiedenen Ländern vorliegt. Ein zeitlicher Rahmen für dieses Vorhaben ist aber noch nicht abzustecken.

Tabelle 4: Baumarten, die in unmittelbarer Umgebung von Manaus (Brasilien) sowohl im Überschwemmungswald (Várzea, Igapó) als auch auf der Terra Firme vorkommen (freundlicherweise von Cristiane Ferreira zur Verfügung gestellt).

Art	Familie	Vorkommen
<i>Aspidosperma desmanthum</i>	Apocynaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Aspidosperma nitidum</i>	Apocynaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Brosimum lactescens</i>	Moraceae	Várzea, Terra Firme
<i>Byrsonima chrysophylla</i>	Malpighiaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Clusiaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Caraipa densifolia</i>	Clusiaceae	Várzea; Igapó; Terra Firme
<i>Caraipa grandiflora</i>	Clusiaceae	Várzea; Igapó; Terra Firme
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Clarisia racemosa</i>	Moraceae	Igapó; Terra Firme
<i>Copaifera multijuga</i>	Caesalpiniaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Dipteryx odorata</i>	Fabaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Guatteria megalophylla</i>	Annonaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Guatteria olivacea</i>	Annonaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Gustavia hexapetala</i>	Lecythidaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Himatanthus sucuuba</i>	Apocynaceae	Várzea; Igapó; Terra Firme
<i>Inga stipularis</i>	Mimosaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Licania apetala</i>	Chrysobalanaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Licania heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Licania macrophylla</i>	Chrysobalanaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Manilkara bidentata</i>	Sapotaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Parkia multijuga</i>	Mimosaceae	Várzea, Terra Firme
<i>Simaruba amara</i>	Simaroubaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Swartzia polyphylla</i>	Fabaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	Apocynaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Virola pavonis</i>	Myristicaceae	Igapó; Terra Firme
<i>Vismia cayennensis</i>	Clusiaceae	Várzea, Terra Firme

Die bisherigen Ergebnisse für eine geeignete Methode der DNA-Extraktion kann man wie folgt zusammenfassen: das untersuchte Herbariummaterial des Instituts für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg stammte aus Aufsammlungen von 1974 bis 1981 (Tabelle 5), mit einzelnen Proben von 1989, 1997 und alten Proben aus dem Jahr 1836, 1903 und 1938. Insgesamt wurden 15 Arten der Überschwemmungswälder untersucht, welche recht einheitlich eine maximale Anzahl von 300-800 Basenpaaren in der isolierten DNA zeigten (Tabelle 5, Abbildung 5), was bei Herbariummaterial nicht ungewöhnlich ist (TAYLOR & SWANN

1994, SAVOLAINEN ET AL. 1995). Ergiebiger war das Arbeiten mit frischen Blättern. Bei 10 Arten von Keimlingen aus Überschwemmungswäldern bzw. der Terra Firme bei Manaus (Tabelle 6) wurden DNA-Fragmente mit bis zu 30.000 Basenpaaren gefunden (Abbildung 5).

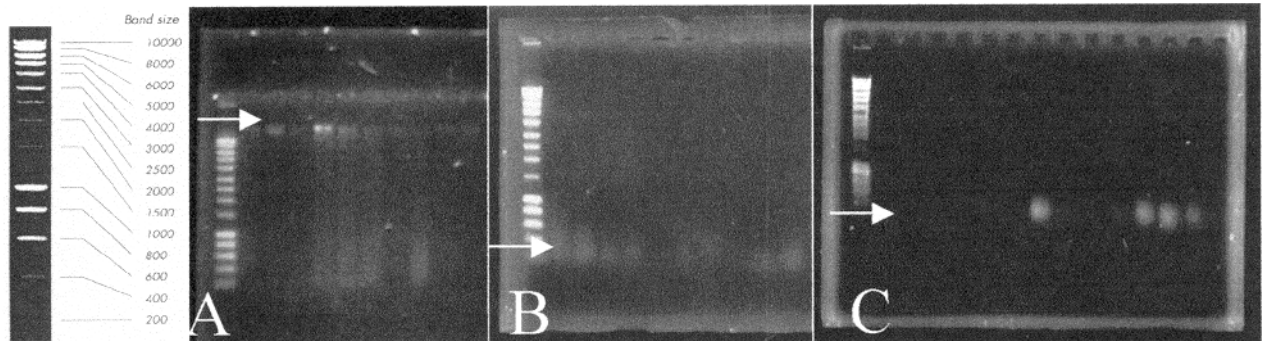


Abbildung 5: Gelelektrophoresen isolierter DNA verschiedener Arten. A Frischmaterial von 10 Arten (s. Tab. 3) mit Fragmentlängen zwischen 20.000 und 30.000 Basenpaaren; B + C Herbarmaterial von insgesamt 22 Arten (s. Tab. 2) mit Fragmentlängen zwischen 300 und 800 Basenpaaren.

Zur Isolierung genomischer DNA aus Frischmaterial wurden Blätter früh morgens gesammelt (dadurch ist der Stärkegehalt geringer, welcher bei der DNA-Isolierung zu Verunreinigungen führen kann; B. Rudolph, pers. Mitt.). Die abgetrennten Blätter wurden in Papiertüten bei 50°C vorgetrocknet und dann in verschließbaren Plastiktüten mit Silicagel 3 Wochen aufbewahrt (Bertram, pers. Mitt.). Zur Isolierung genomischer DNA aus Herbarmaterial wurden aus Herbarbögen ca. 2 cm² Blattmaterial ausgeschnitten, die frei von Epiphyllen (z.B. Pilzen) sein sollten (Prüfung unter dem Binokular). In einzelnen Fällen lag das Blattmaterial als Pulver in Folien eingeschweißt vor. Diese Proben, die nach Trocknung des frisch gesammelten Materials gemörsert und eingeschweißt worden waren (Adis, pers. Mitt.), erwiesen sich als vergleichsweise ergiebig, obwohl sie aus dem Jahre 1981 stammten. Diese Aufbewahrungsmethode (mörsern und einschweißen) kann – neben der Aufbewahrungsmethode in Plastiktüten mit Silicagel – für das Ziel späterer DNA-Isolierungen empfohlen werden, da so die Blätter über Jahrzehnte ohne Kontaminierung gelagert werden können.

Die getesteten kommerziellen Kits zur DNA-Isolierung waren “NucleoSpin® Plant Kit“ der Firma Machery-Nagel (Düren), “DNeasy Plant Mini Kit“ der Qiagen GmbH (Hilden) und “Invisorb® Spin Plant Mini Kit“ der Firma Invitek (Berlin). Zwischen den Ergebnissen der drei Extraktionsmethoden zeigten sich nur geringe Unterschiede, obwohl sie z.T. unterschiedlich anwendbar scheinen: weitere Vergleichsuntersuchungen sind notwendig.

Für die Vervielfältigung der DNA-Fragmente und als Kontrolle, ob die DNA für weitere Untersuchungen nutzbar ist, wurden PCRs (Polymerase Chain Reaction) durchgeführt, mit Taq-Polymerase von Biotherm GeneCraft GmbH (Münster) in einem kerncodierten (ITS, "internal transcribed spacer") und einem chloroplastencodierten (*matK*) DNA-Abschnitt (BLATTNER 1999, SCHWARZBACH & KADEREIT 1999, LI ET AL. 2000). Die PCR wurde in einem Biometra (Göttingen) durchgeführt, mit Heizdeckel auf 105°C. Nach dem Denaturierungsschritt (4 min bei 95°C) folgte die PCR (30 Zyklen: 30 sec bei 95°C, 30 sec bei 52°C annealing, 60 sec bei 72°C annealing) und ein Endschritt mit 7 min bei 72°C (Rohwer, pers. Mitt.). Da die Primer nicht für die hier gewählten Taxa optimiert sind, waren die Ergebnisse nicht immer erfolgreich (insgesamt *matK* erfolgreicher als ITS; Tabelle 5, 6).

Tabelle 5: Ergebnisse der DNA-Extraktionen von Herbarmaterial verschiedener Arten aus Várzea und Igapó. DNA-Extraktionsmethoden und PCR-Vervielfältigung s. Text. + erfolgreiche, (+) mittelmäßige, - nicht erfolgreiche Extraktion bzw. Vervielfältigung.

Art	Herkunft	Sammel- datum	Extraktions- Methode Invisorb	Extraktions- Methode Machery Nagel	Extraktions- Methode Qiagen	PCR Primer <i>matK</i>	PCR Primer ITS
<i>Alchornea castaneifolia</i>	Herbar Adis (Plön)	1981		(+)	(+)	(+)	
<i>Aldina latifolia</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981	(+)	-	(+)	(+)	(+)
<i>Cecropia latiloba</i> (Pulver)	Herbar Adis (Plön)	1981	+	+	+	-	-
<i>Eschweilera coriacea</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981		-	(+)	-	-
<i>Laetia corymbulosa</i>	Herbar Adis (Plön)	1981		(+)	(+)	(+)	
<i>Macrobium acaciifolium</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1974	(+)	(+)	(+)	-	
<i>Macrobium acaciifolium</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1978		+		+	
<i>Macrobium acaciifolium</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1989	+	+		(+)	
<i>Macrobium multijugum</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981	+	-	+	-	-
<i>Protium sp.</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981		-	(+)	-	(+)
<i>Pseudobombax munguba</i>	Herbar Adis (Plön)	1981		(+)	(+)	(+)	
<i>Rheedia sp.</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981		-	(+)	+	(+)
<i>Senna reticulata 1</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1903	(+)		(+)	(+)	
<i>Senna reticulata 1 FRUCHT!</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1903			(+)	(+)	
<i>Senna reticulata 2</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1938	+		(+)	(+)	
<i>Senna reticulata 3</i>	Herbar Inst. Allg. Bot. Hamburg	1938			(+)	(+)	
<i>Swartzia argentea</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981	(+)	-	(+)	-	-
<i>Swartzia laeviscarpa</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981		-	(+)	+	-
<i>Swartzia polyphylla</i>	Herbar Klinge (Plön)	1981	-	-	(+)	-	-
<i>Vitex cymosa</i> (Pulver)	Herbar Adis (Plön)	1981	(+)	(+)	(+)	-	

Tabelle 6: Ergebnisse der DNA-Extraktionen von Frischmaterial verschiedener Arten aus Várzea und Igapó (und zum Vergleich einer *Vitex* aus Neuseeland), mit Herkunft des analysierten Materials (Ursprung war immer Manaus, Brasilien), Sammeldatum, DNA-Extraktionsmethode und PCR-Methode. + erfolgreiche, (+) mittelmäßige, - nicht erfolgreiche Extraktion / Vervielfältigung.

Art	Herkunft	Sammel- datum	Extraktionsmethode Invisorb	PCR matK
<i>Carapa guianensis</i>	Inst. Holzbiologie, Prof. Bauch	Mai 2002	+	-
<i>Cedrela odorata</i>	Inst. Holzbiologie, Prof. Bauch	Mai 2002	+	-
<i>Crateva benthami</i>	Plön, Dr. Haase	April 2002	+	+
<i>Laetia corymbulosa</i>	Plön, Dr. Haase	April 2002	+	-
<i>Pouteria glomerata</i>	Plön, Dr. Haase	April 2002	+	+
<i>Swietenia macrophylla</i>	Inst. Holzbiologie, Prof. Bauch	Mai 2002	+	+
<i>Swietenia mahagoni</i>	Inst. Holzbiologie, Prof. Bauch	Mai 2002	+	-
<i>Tabernaemontana juruana</i>	Plön, Dr. Haase	April 2002	+	+
<i>Vitex cymosa</i>	Plön, Dr. Haase	April 2002	+	-
<i>Vitex littoralis</i> (Neuseeland)	Inst. Holzbiologie, Prof. Bauch	Mai 2002	+	-

5 AUSBLICK

Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, die Vielfalt von Überlebensstrategien am Extremstandort Überschwemmungswald Zentralamazoniens aufzuzeigen. Trotz der Stärke des Flutpulses und messbarer Einschränkungen des Wachstums und der Vitalität der Bäume bestehen Bedingungen, die eine große Vielfalt von Arten und Lebensmustern erlauben. Die hohe Diversität der umgebenden Wälder der Terra Firme dient dabei durch die Einwanderung präadaptierter Populationen als Quelle der Diversität. Wären die umgebenden Wälder weniger divers, so wären auch die Überschwemmungswälder weniger artenreich, besonders, da Radiation hier nicht stattgefunden hat. Ein weltweiter Vergleich der Diversität von nicht überschwemmten Wäldern und ihrer angrenzenden Überschwemmungswälder könnte ein weitergehendes Verständnis der Zusammenhänge zwischen diesen beiden Ökosystemen auch in Amazonien fördern.

In diesem Zusammenhang wäre es interessant, an ausgewählten Arten, die sich in einem evolutiv aktiven Zustand befinden (z.B. *Himatanthus sucuuba*, oder Arten der Terra Firme, die Präadaptationen aufweisen) die sukzessive Einwanderung in die Überschwemmungswälder zu dokumentieren. Ich erwarte, dass manche Spezies von Standorten der Terra Firme mit periodischer Staunässe Präadaptationen aufweisen, die

einzelnen Populationen dieser Art die Einwanderung in Bachtäler und Senken mit Staunässe und polymodalem Flutpuls kurzer Dauer und geringer Amplitude erlauben. Diese wiederum könnten die Várzea Alta besiedeln, d.h. hochgelegene Überschwemmungsbereiche mit kurzer Dauer und geringer Amplitude der Flut. Als letzter Schritt ist dann die Besiedelung der Várzea Baixa möglich, der tiefgelegenen, lange gefluteten Bereiche. In Keimlingsexperimenten mit physiologischen Messungen und Umsetzungsversuchen sowie molekulargenetischen Analysen verschiedener Populationen kann darüber Aufschluss erhalten werden, ob die Entwicklung der Arten des Überschwemmungswaldes tatsächlich – wie hier vermutet – schrittweise verläuft, oder ob größere evolutive Sprünge die Besiedelung der extremsten Standorte ermöglicht haben.

Ich halte die schrittweise Entwicklung der Arten des Überschwemmungswaldes für sehr wahrscheinlich, da die deterministische Eigenschaft des Systems durch die Vorhersagbarkeit der extremen Bedingungen die ideale Grundlage liefert. Nur durch die Vorhersagbarkeit können Adaptationen in dieser Vielfalt ausgeprägt werden und so die extremen Bedingungen auf ein verträglicheres Maß herunterschrauben. Die Periodizität des Überflutungsstress erlaubt vielseitige spezielle morphologische, physiologische oder phänologische Ausprägungen. Die eingangs gestellte Frage, ob die Anpassungen in ihrer Vielfalt und Wirksamkeit weniger gleichgerichtet sind als in anderen Gebieten mit lebenswidrigen Bedingungen, würde ich bejahen. Es gibt Phasenstrategen, die an eine Phase besonders angepasst sind und die andere nur mit Hilfe von Anpassungen überdauern. Es gibt aber ebenso Arten, die aus beiden Phasen ihren Nutzen ziehen, z.B. *Senna reticulata*, die bei Staunässe so hohe Photosyntheseleistungen erzielt wie in der nicht gefluteten Phase. Bezüglich der Diasporenausbreitung sind sogar die meisten, wenn nicht gar alle Baumarten durch ihre Spezialisierungen auf die Hochwasserphase angewiesen. Die Erhaltung der Diversität und somit die Stabilität des Systems wird wahrscheinlich auch – entsprechend der „Intermediate Disturbance Hypothesis“ (CONNELL 1978) – durch die regelmäßigen Überschwemmungen erhöht. Obwohl die Überschwemmungsgebiete für Bäume ebenso einen Extremstandort darstellen wie für die restlichen Organismen, und die Lebenszyklen der Bäume extrem vom Flutpuls beeinträchtigt und geprägt sind, befindet sich dieser Extremstandort in einem Gleichgewicht, das sich selbst erhält und weiterentwickelt durch die vielen Freiheitsgrade, die eine Vielzahl an Strategien zulassen. Selbst innerhalb ökologisch scheinbar homogener Gruppen gibt es diese Vielfalt, z.B. innerhalb der Gilde der Pioniere, die ein breites Spektrum von Wachstumsstrategien aufzeigen, das die Etablierung in verschiedenen Habitaten begünstigt. Dennoch ist die Artenzusammensetzung bei Pionierarten

im Gegensatz zur Terra Firme (HUBBELL ET AL. 1999) vorhersagbar, da die Spezies bestimmte Standortansprüche haben und innerhalb der Vielfalt der Habitate und Gradienten ihren festen Platz einnehmen. Insgesamt schätze ich die ökologische Spezialisierung bei den meisten Arten folgendermaßen ein: sie ist gering genug, um auf sich verändernde Umweltbedingungen im hochdynamischen Überflutungssystem flexibel zu reagieren und ein Überleben unter kurz- oder auch langfristig wechselnden Bedingungen zu garantieren. Sie ist so gering, dass selten aus ihr Artbildungsprozesse resultieren, weswegen es nicht zur adaptiven Radiation innerhalb der Überschwemmungswälder kam. Die ökologische Spezialisierung der Arten ist aber auch groß genug, um eine hohe Diversität zuzulassen und die bestehenden hydrischen und edaphischen Gradienten mit verschiedenen Arten zu besetzen. Diese Arten unterscheiden sich in ihrer Habitatnutzung durch Anpassungen und Überlebensstrategien, die sehr speziell sein können, aber nicht notwendigerweise die Besiedelung anderer Habitate ausschließen.

6 ZUSAMMENFASSUNG

Die im Forschungsbericht vorgelegten Arbeiten hatten zum Ziel, die Vielfalt von Überlebensstrategien am Extremstandort Überschwemmungswald Zentralamazoniens aufzuzeigen und zu verstehen. Die wichtigsten Ergebnisse waren:

- Obwohl Überschwemmungswälder gemeinhin nicht als Extremstandort gelten, können Várzea und Igapó in Zentralamazonien als solche eingestuft werden, da sie für alle dort lebenden Organismen extreme Bedingungen bieten, die hohe Stressfaktoren darstellen und nur durch die Ausprägung besonderer Anpassungen dauerhaft besiedelt werden können.
- Der regelmäßige monomodale Flutpuls befähigte aufgrund seiner Vorhersagbarkeit die Organismen dazu, Anpassungen und Überlebensstrategien zu entwickeln. Die Lebenszyklen der Bäume sind an den Flutpuls gekoppelt, und die große Artendiversität geht einher mit einer für Extremstandorte ungewöhnlich hohen Diversität von morphologischen, anatomischen, physiologischen und phänologischen Anpassungen. Die Kombination verschiedener Adaptationen mündet in einer für jede Art charakteristischen Lebensstrategie und trägt zur Vielfalt bei.
- Trotz der anscheinend stark formenden Umweltfaktoren, die durch die gleichrichtende Kraft des Flutpulses eher Monotonie als Vielfalt erwarten ließen, kommt es zu einer Koexistenz sehr unterschiedlicher Strategien.
- Eine hohe Vielfalt von Habitaten und Gradienten bietet die Grundlage für die große Arten- und Strategienvielfalt in amazonischen Überschwemmungswäldern.
- Die hohe Diversität der umgebenden Terra Firme Wälder ist durch die Einwanderung präadaptierter Arten eine kontinuierliche Quelle der Diversität in den Überschwemmungswäldern, während Radiation innerhalb dieser aufgrund von nicht ausreichenden Isolationsmechanismen in dem hochdynamischen, korridorähnlichen Fluss-System eine sehr untergeordnete Rolle spielt.

Die ökologische Spezialisierung der Bäume ist gering genug, um auf wechselnde Umweltbedingungen flexibel zu reagieren und ein Überleben zu garantieren. Sie ist so gering, dass selten aus ihr Radiation und Artbildungsprozesse resultieren. Sie ist aber groß genug, um eine hohe Diversität zuzulassen und die bestehenden hydrischen und edaphischen Gradienten mit verschiedenen Arten zu besetzen.

7 DANKSAGUNG

Meine erste Begegnung mit den Tropen fand auf einer beeindruckenden Reise zum Rio Xingú 1986 statt, die sich zufällig bei einem Mensa-Gespräch ergab: Dr. Michael von Tschirnhaus erwähnte seine Pläne beim Essen und wenige Tage später saßen wir gemeinsam mit einem weiteren Studenten, Christian Meyer zur Heyde, im Flugzeug nach Brasilien. Für diesen Grundstein meines Einstiegs in die Tropenökologie bin ich beiden sehr dankbar, und eine enge Freundschaft verbindet uns.

Prof. Siegmund-W. Breckle, Dr. Marilyn Norconk (Kent State University) und Prof. Warren Kinzey (City University of New York) gaben mir dann die Chance, meine Tropenbegeisterung in Form einer Diplomarbeit in Venezuela auszuweiten, aber erst zur Promotion erreichte ich das eigentliche Ziel: Amazonas und Brasilien. Die Zusammenarbeit mit Prof. W. J. Junk (Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön) und Dr. Maitê Piedade (INPA/Manaus) war – und ist – äußerst freudig und fruchtbar, und ich danke beiden für ihre unaufhörliche Unterstützung, Ermutigung und Diskussionsbereitschaft.

Nach vielen Jahren im feuchtwarmen Wald schien dann der Zeitpunkt für eine Wende gekommen zu sein: PD Dr. H. Hartmann bot mir einen Einstieg in die Wüstenökologie an und eröffnete mir damit viele neue Blickwinkel. Ihr, Prof. Norbert Jürgens und Dr. Ute Schmiedel danke ich sehr herzlich für viele neue Ideen und einen regen Gedankenaustausch. Die parallele Arbeit in zwei so unterschiedlichen Ökosystemen (jemand nannte mich „an ecological schizophren“) erwies sich als sehr anregend.

Die hier vorgelegten Forschungsarbeiten entstanden am Amazonasforschungsinstitut (INPA) in Manaus, Brasilien, sowie am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön und am Institut für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg. Allen Mitarbeitern, Kollegen und Freunden, die mir durch tatkräftige Hilfe und rege Diskussionen zur Seite standen, danke ich sehr herzlich: Prof. Joachim Adis, Karen Dehn, Dr. Leandro Ferreira, Renate Hahner, Brigitte Lechner, Andrea Krohn, Sabine Meier, Christian Meyer zur Heyde, Annegret Saphir, Dr. Matthias Wantzen und Dr. Florian Wittmann.

Mein Dank gilt auch Dr. Barbara Rudolph und Prof. Jens Rohwer für die Nutzung des molekularen Labors an der Universität Hamburg und die Hilfestellung bei der Methodenentwicklung. Für die Bereitstellung von Herbarmaterial des Instituts für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg und von frischen Blattproben von Pflanzen des Ordinariats für Holzbiologie der Universität Hamburg und des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Plön möchte ich Dr. Poppendieck, Prof. Bauch und Dr. Haase herzlich danken.

Vor allem aber danke ich meinen Kindern Lorenz und Marta für die Geduld mit ihrer manchmal gestressten Mutter und meinem Mann Dr. Tilman Fischer für die dauerhafte liebevolle Unterstützung.

8 VERZEICHNIS DER VORGELEGTE ARBEITEN

8.1 Eigene, vorgelegte Arbeiten [1-17]

(geordnet entsprechend der fett gedruckten Referenzen im Text)

- [1] **Parolin P.**, Oliveira A.C., Piedade M.T.F., Wittmann F. & Junk W.J. (2002): Pioneer trees in Amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. **Folia Geobotanica** 37:225-238.
- [2] **Parolin P.** (1998): Floristic composition and structure of two stands of *Senna reticulata* differing in age. **Amazoniana** 15(1/2):113-128.
- [3] **Parolin P.** (2000 a): Growth, productivity and use of trees in white water floodplains. In: Junk, W.J., Ohly, J., Piedade, M.T.F. & Soares, M.G. (eds.): **The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management**. Backhuys Publishers b.V., Leiden. Pp. 375-391.
- [4] **Parolin P.**, Adis J., Amaral I., Schmidt H. & Piedade M.T.F. (2002): Floristic composition of a floodplain forest in the Anavilhanas archipelago, Brazilian Amazonia. **Amazoniana** 17(1/2).
- [5] **Parolin P.**, Adis J., Rodrigues W., Amaral I. & Piedade M.T.F. (im Druck): Floristic study of an igapó floodplain forest in Central Amazonia (Tarumã-Mirim, Rio Negro). **Acta Botanica Brasilica**.
- [6] **Parolin P.** (2001 c): *Senna reticulata*, a pioneer tree from Amazonian várzea floodplains. **The Botanical Review** 67(2):239-254.
- [7] **Parolin P.** (2001 a): Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia** 128:326-335.
- [8] **Parolin P.** (2002): Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. **Revista de Biologia Tropical** 50(2):531-545.
- [9] **Parolin P.**, Armbrüster N., Wittmann F., Ferreira L.V., Piedade M.T.F. & Junk W.J. (2002): A review of tree phenology in Central Amazonian floodplains. **Pesquisas, Botânica** 52:195-222.
- [10] **Parolin P.** (2000 b): Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. **Journal of Tropical Ecology** 16:417-428.
- [11] **Parolin P.** (2001 b): Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. **Aquatic Botany** 70:89-103.
- [12] **Parolin P.** & Junk W.J. (im Druck): The effect of submergence on seed germination in trees from Amazonian floodplains. **Boletim Museu Goeldi**.

- [13] **Parolin P.** (2002 b): Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. **Environmental and Experimental Botany** 48(2):177-186.
- [14] **Parolin P.** & Ferreira L.V. (1998): Are there differences in specific wood gravities between trees in várzea and igapó (Central Amazonia)? **Ecotropica** 4:25-32.
- [15] **Parolin P.** (2002 c): Radial gradients in wood specific gravity in trees of central Amazonian floodplains. **IAWA Journal** 23(4):449-457.
- [16] Wittmann F. & **Parolin P.** (1999): Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. **Ecotropica** 5:51-57.
- [17] Piedade M.T.F., Junk W.J. & **Parolin P.** (2000): The flood pulse and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (várzea) of the Central Amazon, Brazil. **Verhandlungen des Internationalen Vereins für Limnologie** 27:1734-1739.

8.2 Erläuterungen zu den eigenen Anteilen an den vorgelegten Arbeiten

- Parolin et al. 2002 [1]: Vollständige Konzipierung, Datenauswertung und Erstellung des Manuskriptes wurden von mir durchgeführt. Datenaufnahme zu *Cecropia latiloba* und *Senna reticulata* von mir, zu *Salix humboldtiana* von Oliveira im Rahmen ihrer Diplomarbeit durchgeführt, die von mir mitbetreut wurde. Einzelne Daten zusätzlich geliefert von Wittmann.
- Parolin 1998 [2]: Konzipierung, floristische Aufnahmen und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin 2000 a [3]: Datenaufnahme und Literaturrecherche auf Einladung des Herausgebers Dr. W. J. Junk, der das Buch konzipierte; Konzipierung des Kapitels und Manuskript vollständig von mir durchgeführt.
- Parolin et al. 2002 [4]: Datenaufnahme vor Ort von Adis & Amaral im Rahmen von zoologischen Artenaufnahmen durchgeführt; die floristischen Daten wurden mir von Adis zur Verfügung gestellt. Konzipierung und Datenauswertung sowie Erstellung des Manuskriptes wurden vollständig von mir durchgeführt.
- Parolin et al. im Druck [5]: Datenaufnahme vor Ort von Adis, Amaral & Rodrigues im Rahmen von zoologischen Artenaufnahmen durchgeführt; die floristischen Daten wurden mir von Adis zur Verfügung gestellt. Konzipierung und Datenauswertung sowie Erstellung des Manuskriptes wurden vollständig von mir durchgeführt.
- Parolin 2001 c [6]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin 2001 a [7]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin 2002 a [8]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin et al. 2002 [9]: Vollständige Konzipierung, Datenauswertung und Erstellung des Manuskriptes wurden von mir durchgeführt. Die Daten sammelte ich aus verschiedenen Quellen, u.a. aus unveröffentlichten Diplomarbeiten der Co-Autoren.

- Parolin 2000 b [10]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin 2001 b [11]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin & Junk im Druck [12]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin 2002 b [13]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Parolin & Ferreira 1998 [14]: Konzipierung und Datenauswertung von mir durchgeführt, Manuskript von mir erstellt. Datenaufnahme gemeinsam mit Ferreira vor Ort durchgeführt.
- Parolin 2002 c [15]: Konzipierung, Datenaufnahme und Datenauswertung von mir vor Ort durchgeführt, Manuskript von mir erstellt.
- Wittmann & Parolin 1999 [16]: Datenaufnahme von F. Wittmann vor Ort im Rahmen seiner Diplomarbeit (Universität Mannheim), Konzipierung und Erstellung des Manuskriptes gemeinsam durchgeführt, Manuskript gemeinsam erstellt.
- Piedade, Junk & Parolin 2000 [17]: Konzipierung und Datenaufnahme gemeinsam vor Ort, Erstellung des Manuskriptes gemeinsam durchgeführt.

8.3 Impact Factor (Science Citation Index) der vorgelegten Arbeiten

	SCI Impact Factor im Publikations- jahr
[7] Parolin P. (2001): Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. Oecologia 128:326-335.	2,232
[6] Parolin P. (2001): <i>Senna reticulata</i> , a pioneer tree from Amazonian várzea floodplains. The Botanical Review 67(2):239-254.	2,037
[11] Parolin P. (2001): Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. Aquatic Botany 70:89-103.	1,17
[10] Parolin P. (2000): Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. J. Trop. Ecol. 16:417-428.	1,035
[13] Parolin P. (2002): Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. Environm. and Experim. Botany 48(2):177-186.	0,873
[15] Parolin P. (2002): Radial gradients in wood specific gravity in trees of central Amazonian floodplains. IAWA Journal 23(4):449-457.	0,738
[1] Parolin P. , Oliveira A.C., Piedade M.T.F., Wittmann F. & Junk W.J. (2002): Pioneer trees in Amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. Folia Geobotanica 37:225-238.	0,649
[8] Parolin P. (im Druck): Life history and environment of <i>Cecropia latiloba</i> in Amazonian floodplains. Revista de Biologia Tropical 50(2):531-545.	0,112
[4] Parolin P. , Adis J., Amaral I., Schmidt H. & Piedade M.T.F. (2002): Floristic composition of a floodplain forest in the Anavilhanas archipelago, Brazilian Amazonia. Amazoniana 17(1/2).	0,111
[2] Parolin P. (1998): Floristic composition and structure of two stands of <i>Senna reticulata</i> differing in age. Amazoniana 15(1/2):113-128.	0,111

9 VERZEICHNIS DER FREMDZITATE

- Adis J. (1981): Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. *Amazoniana* 7:87-173.
- Adis J. (1997): Terrestrial invertebrates: Survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. W.J. Junk. Ecological Studies Vol. 126, Springer Verl. Berlin Heidelberg, 299-318.
- Adis J. (2001): Arthropods (terrestrial), Amazonian. *Encyclopedia of Biodiversity* 1:249-260.
- Adis J. & Messner B. (1997): Adaptations to life under water: Tiger beetles and millipedes. In: *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Junk W.J. (ed.). Ecological Studies 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 319-330.
- Adis J. & Junk W.J. (2002): Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology* (K. Tockner, J.V. Ward, J. Kollmann & P.J. Edwards, eds.) Special Issue: Riverine Landscapes.
- Alvarez-Buylla E.R. & Martinez-Ramos M. (1992): Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *J. Ecol.* 80:275-290.
- Arens P., Coops H., Jansen J. & Vosman B. (1998): Molecular genetic analysis of black poplar (*Populus nigra* L.) along Dutch rivers. *Molecular Ecology* 7(1):11-18.
- Ayres J.M.C. (1993): As matas de várzea do Mamirauá. In: *Estudos de Mamirauá*. Sociedade Civil Mamirauá (ed.). Vol. I pp. 1-123.
- Balslev H., Luteyn J., Oellgaard B. & Holm-Nielsen L.B. (1987): Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Op. Bot.* 92:37-57.
- Barrett S.C.H., Harder L.D. & Worley A.C. (1996): The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 351(1345):1271-1280.
- Barthlott W., Lauer W. & Placke A. (1996): Global distribution of species diversity in vascular plants: Towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50:317-327.
- Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980): Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- Bazzaz F.A. (1991): Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: *Rain forest regeneration and management*. Gómez-Pompa A., Whitmore T.C. & Hadley M. (eds.). The Parthenon Publishing Group, pp. 91-118.
- Blattner F.R. (1999): Direct amplification of the entire ITS region from poorly preserved plant material using recombinant PCR. *BIOTEchniques* 27:1180-1186.
- Boojh R. & Ramakrishnan P.S. (1982): Growth strategy of trees related to successional status. II. Leaf dynamics. *Forest Ecology and Management* 4:375-386.
- Borchert R. (1991): Growth periodicity and dormancy. In: *Physiology of trees*. Raghavendra A.S. (ed.). John Wiley & Sons. 221-245.
- Borchert R. (1994): Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8:115-125.
- Brokaw N. & Busing R.T. (2000): Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *TREE* 15:183-188.
- Brown A.G., Harper D. & Peterken G.F. (1997): European floodplain forests: structure, functioning and management. *Global Ecology And Biogeography Letters* 6:169-178.

- Brunold C., Rügsegger A. & Brändle R. (1996): Stress bei Pflanzen. UTB für Wissenschaft: Große Reihe. 407 pp.
- Burke A., Jürgens N. & Seely M.K. (1998): Floristic affinities of an inselberg archipelago in the southern Namib desert. Relic of the past, centre of endemism or nothing special? *Journal of Biogeography* 25(2):311-317.
- Campbell D.G., Daly D.C., Prance G.T. & Maciel U.N. (1986): Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38(4):369-393.
- Clark D.A. & Clark D.B. (1992): Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.* 62(3):315-344.
- Colinvaux P.A., Irion G., Räsänen, M., Bush M.B. & Nunes de Mello J.A.S. (2001): A paradigm to be discarded: Geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana* 16:609-646.
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., Lafrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Mandakaran N., Sukumar R. & Yakamura T. (2000): Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414-1418.
- Connell J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1309.
- Courtright E.M., Wall D.H. & Virginia R.A. (2001): Determining habitat suitability for soil invertebrates in an extreme environment: The McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Antarctic Science* 13:9-17.
- Crawford R.M.M. (1982): The anaerobic retreat as a survival strategy for aerobic plants and animals. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 44:57-63.
- Crawford R.M.M. (1992): Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. in Ecol. Research* 23: 93-185.
- Csaikl U.M., Bastian H., Brettschneider R., Gauch S., Meir. A., Schauerte M., Scholz F., Sperisen C., Vornam B. & Ziegenhagen B. (1998): Comparative analysis of different DNA extraction protocols: a fast, universal maxi-preparation of high quality plant DNA for genetic evaluation and phylogenetic studies. *Plant Molec. Biol. Rep.* 16:69-86.
- Davis T.A.W. & Richards P.W. (1934): The vegetation of Moraballi creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. *J. Ecol.* 22:106-155.
- De Menezes E.M. (1978): Contribuição á morfologia comparativa de espécies daninhas do gênero *Cassia* L. (Leguminosae - Caesalpinioideae). I: Estudo das plantas jovens. *Rev. Brasil. Biol.* 38(3):537-548.
- De Simone O., Müller E., Junk W.J. & Schmidt W. (2002a): Adaptations of Central Amazon tree species to prolonged flooding: root morphology and leaf longevity. *Functional Plant Biology*.
- De Simone O., Haase K., Müller E., Junk W.J., Gonsior G.A. & Schmidt W. (2002b): Impact of root morphology on metabolism and oxygen distribution in roots and rhizosphere from two Central Amazon floodplain tree species. *Plant Biology*.
- Dister E. (1985): Structure and dynamics of the old flood plain forests on the northern Upper Rhine. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich* 123:13-31.
- Ducke A. (1944): New or noteworthy Leguminosae of the Brazilian Amazon. *Bol. Técnico do Instituto Agronomico do Norte, Belém Pará , Brasil.* Pp. 1-33.
- Endler J.A. (1982): Pleistocene Forest Refuges: Fact or Fancy? In: Prance G.T. (ed.) *Biological diversification in the Tropics.* Columbia Univ. Press New York. Pp. 641-657.

- Erwin T. (1996): Arboreal beetles of neotropical forests: *Agra fabricius*, the cayennensis complex (Coleoptera: Carabidae: Lebiini: Calleidina). Ann. Zool. Fennici 33(1):17-21.
- Erwin T. & Adis J. (1982): Amazonian inundation forests: their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses. In Prance G.T. (ed.): Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York. Pp. 358-371.
- Fearnside P.M. (1992): Forest biomass in Brazilian Amazonia: comments on the estimate by Brown and Lugo. Interciencia 17(1):19-27.
- Fernandes-Corrêa A.F. & Furch B. (1992): Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (Várzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. Amazoniana 12:71-84.
- Ferreira C.S. (2002): Germinação e adaptações metabólicas e morfo-anatômicas em plântulas de *Himatanthus sicutuba* (Spruce) Wood., de ambientes de várzea e terra firme na Amazônia Central. Master-Thesis, Universidade do Amazonas (UA), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Manaus, pp. 95.
- Ferreira L.V. (1991): O efeito do período de inundação na zonação de comunidades, fenologia e regeneração em uma floresta de igapó na Amazonia Central. Master Thesis, INPA, Manaus. pp. 161.
- Ferreira L.V. (2000): Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. Biodiv. Conserv. 9(1):1-14.
- Flöde S. & Sommer U. (1999): Diversity in plankton communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. Limnol. Oceanogr. 44:1114-1119.
- Foster S.A. & Janson C.H. (1985): The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66(3):773-780.
- Frahm J.-P. (1996): Diversity, life strategies, origins and distribution of tropical inselberg bryophytes. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 67:73-86.
- Franco W. (1979): Die Wasserdynamik einiger Waldstandorte der West-Llanos Venezuelas und ihre Beziehung zur Saisonalität des Laubfalls. Dissertation Univ. Göttingen. S. 201.
- Frankie G.W., Baker H.G. & Opler P.A. (1974): Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62:881-913.
- Fréville H., Colas B., Ronfort J., Riba M. & Olivieri I. (1998): Predicting endemism from population structure of a widespread species: a case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). Conserv. Biol. 12(6):1269-1278.
- Fruget J.F. & Michelot J.L. (2001): Biodiversity of the French River Rhone and its floodplain: Current state, historical changes, and restoration potential. In: Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A. (ed). Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation 2:1-28.
- Furch B. (1984): Untersuchungen zur Überschwemmungstoleranz von Bäumen der Várzea und des Igapó. Blattpigmente. Biogeographica 19:77-83.
- Furch K. (1997): Chemistry of várzea and igapó soils and nutrient inventory in their floodplain forests. In: The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Junk W.J. (ed.). Ecological Studies 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 47-68.
- Furch K. & Junk, W.J. (1997): Physico-chemical conditions in floodplains lakes. In: The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. (Ed.) W.J. Junk. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 69-108.
- Gentry A.H. (1980): Distributional patterns and additional species of the *Passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. Plant Systematics and Evolution 137:95-105.

- Gentry A.H. (1982a): Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69:557-593.
- Gentry A.H. (1982b): Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15:1-83.
- Gentry A.H. (1986): Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: *The science of scarcity and diversity*. Soulé M.E. (ed.) Sinauer Assoc. Inc. Pp. 153-181.
- Gentry A.H. (1988): Tree species richness in Amazonian forests. *Proc. US Nat. Ac. Sci.* 95:156-159.
- Gentry A.H. (1990): Floristic similarities and differences between southern central America and upper and central Amazonia. in: Gentry, A.H. (ed.): *Four neotropical rain forests*, Yale university Press, New Haven, 141-157.
- Gentry A.H. (1992): Tropical forest biodiversity distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63(1):19-28.
- Gessner F. (1968): Zur ökologischen Problematik der Überschwemmungswälder des Amazonas. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 53(4):525-547.
- Givnish T.J. (1997): Adaptive radiation and molecular evolution: concepts and research issues. In: Givnish T.J. & Sytsma K.J. (Eds.). *Molecular evolution and adaptive radiation*. Pp. 1-54.
- Givnish T.J., Evans T.M., Zjhra M.L., Patterson T.B., Berry P.E. & Sytsma K.J. (2000): Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhF* sequences and morphology. *Evolution* 54(6):1915-1937.
- Gottsberger G. (1978): Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica* 10(3):170-183.
- Goulding M. (1980): Fish diversity in the Amazon. In: Goulding M. (ed.) *The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history*. Univ. of California Press. Pp. 28-39.
- Goulding M. (1983): The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7:271-283.
- Graffmann K.C. (2000): Die Bedeutung der Druckventilation für die Sauerstoffversorgung des Wurzelsystems bei Bäumen der amazonischen Überschwemmungswälder. Dissertation Uni Köln, 91 pp.
- Gribel R., Gibbs P.E. & Queiróz A.L. (1999): Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 15:247-263.
- Grime J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* III(982):1169-1194.
- Grubb P.J. & Coomes D.A. (1997): Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research* 7:269-280.
- Günster A. (1994): Variability in life history parameters of four serotinous plants in the Namib Desert. *Vegetatio* 114(2):149-160.
- Haffer J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 155:131-137.
- Haffer J. & Prance G.T. (2001): Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16(3/4):579-607.
- Haig D. (1996): The pea and the coconut: seed size in safe sites. *TREE* 11(1):1-2.
- Hammond D.S. & Brown V.K. (1995): Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76:2544-2561.

- Henderson P.A. & Crampton W.G.R. (1997): A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 13(2):175-198.
- Hess J., Kadereit W. & Vargas P. (2000): The colonization of *Olea europaea* L. in Macaronesia based on internal transcribed spacer 1 (ITS-1) sequences, randomly amplified polymorphic DNAs (RAPD), and intersimple sequence repeats (ISSR). *Molec. Ecol.* 9:857-868.
- Howe J.P. (1974): Relationship of climate to the specific gravity of four Costa Rican hardwoods - An exploratory study. *Wood and Fiber* 5(64):347-352.
- Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brien S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J. & De Lao S.L. (1999): Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283(5401):554-557.
- Huc R., Ferhi A. & Guehl J.M. (1994): Pioneer and late stage tropical rainforest tree species growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* 99:297-305.
- Huston M.A. (1994): Case studies: Species diversity in tropical rain forests. In: *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Pp. 483-557.
- Irion G., Junk W.J. & Mello J.A.S.N. (1997): The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. In: *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Junk W.J. (ed.). *Ecological Studies* 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 23-46.
- Irmeler U. (1981): Überlebensstrategien von Tieren im saisonal überfluteten amazonischen Überschwemmungswald. *Zool. Anz. Jena* 206:26-38.
- Jaekel S.G.A. (1969): Die Mollusken Südamerikas. In: *Biogeography and Ecology in South America*. Fittkau E.J., Illies, Klinge, Schwabe, Sioli (eds.). Junk Publ. The Hague 1:794-827.
- Johansson M.E., Nilsson C. & Nilsson E. (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science* 7(4):593-598.
- Joly C.A. (1990): Flooding tolerance in tropical trees. In Jackson M.B., Davies D.D. & Lambers H. (eds.) *Plant life under oxygen deprivation*. SPB Academic Publishers. The Hague. Pp.23-24.
- Junk W.J. (1970): Investigations on the ecology and production-biology of the 'floating meadows' (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. Part I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana* II(4):449-495.
- Junk W.J. (1980): Die Bedeutung der Wasserstandsschwankungen für die Ökologie von Überschwemmungsgebieten, dargestellt an der Várzea des mittleren Amazonas. *Amazoniana* 7:19-29.
- Junk W.J. (1984): Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. In: *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Sioli H. (ed.). Junk Publ. pp. 215-243.
- Junk W.J. (1985): Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the waterlevel fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana* 9:315-351.
- Junk W.J. (1989): Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. In: *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Eds. L.B. Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev. Academic Press London. pp. 47-64.
- Junk W.J. (1993): Wetlands of tropical South America. In: *Wetlands of the World I*. Whigham D.F. et al. (eds.). Kluwer Academic Publ. Netherlands. pp. 679-739.

- Junk W.J. (1997): General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Junk W.J. (ed.). Ecological Studies 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 3-22.
- Junk W.J. (2000): Mechanisms for development and maintenance of biodiversity in neotropical floodplains. In: Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A. (eds.) Backhuis Leiden. pp.119-139.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Proceedings of the International Large River Symposium. Dodge D.P. (ed.). Can. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106:110-127.
- Junk W.J. & Piedade M.T.F. (1993): Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 7:467-484.
- Junk W.J. & Piedade M.T.F. (1997): Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System. (Ed.) W.J. Junk. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 147-186.
- Junk W.J. & da Silva V.M.F. (1997): Mammals, reptiles and amphibians. In: The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. (Ed.) W.J. Junk. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 409-418.
- Kalliola R., Puhakka M., Salo J., Tuomisto H. & Ruokolainen K. (1991): The dynamics, distribution and classification of swamp vegetation in Peruvian Amazonia. *Annales Botanici Fennici* 28(3): 225-240.
- Kameyama Y., Isagi Y. & Nakagoshi N. (2001): Patterns and levels of gene flow in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense* revealed by microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 10(1):205-216.
- Keeley J.E. (1979): Population differentiation along a flood frequency gradient: physiological adaptations to flooding in *Nyssa sylvatica*. *Ecol. Monogr.* 49:89-108.
- Kelly C.K. (1995): Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102:377-388.
- Kern J. (1995): Die Bedeutung der N₂-Fixierung und der Denitrifikation für den Stickstoffhaushalt des amazonischen Überschwemmungssees Lago Camaleão. Dissertation Universität Hamburg, 178 S.
- Kern J. & Darwich A. (1997): Nitrogen turnover in the várzea. In: The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. (Ed.) W.J. Junk. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 119-136.
- Kinzelbach R. (1994): Biologie der Donau. G. Fischer Verlag, Stuttgart, Vol. 2, S. 317-329.
- Klinge H. & Rodrigues W. (1968): Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Litterfall, organic and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana* 1:287-302.
- Klinge H., Furch K., Harms E. & Revilla J. (1983): Foliar nutrient levels of native tree species from central Amazonia. 1. Inundation forests. *Amazoniana* 8:19-45.
- Konuma A., Tsumura Y., Lee C.T., Lee S.L. & Okuda T. (2000): Estimation of gene flow in the tropical-rainforest tree *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), inferred from paternity analysis. *Molecular Ecology* 9(11):1843-1852.
- Kozłowski T.T. (1984): Plant responses to flooding of soil. *BioScience* 34(3):162-166.
- Kubitzki K. (1989a): The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Syst. Evol.* 162:285-304.
- Kubitzki K. (1989b): Amazonas-Tiefland und Guayana-Hochland - historische und ökologische Aspekte der Florenzentwicklung. *Amazoniana* 11:1-12.

- Kubitzki K. (1989c): Die Flora der amazonischen Überschwemmungswälder und ihre ökologischen Beziehungen. In: Amazonien im Umbruch. Hartmann G. (ed.). Dietrich Reimer Verlag, pp. 215-226.
- Kubitzki K. & Ziburski A. (1994): Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26(1):30-43.
- Küster H. (1999): Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa. C.H. Beck München. Pp. 424.
- Larcher W. (1987): Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74:158-167.
- Larcher W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 5. Aufl. Ulmer Stuttgart, UTB für Wissenschaft. 394 S.
- Laurance W.F. (2001): The hyper-diverse flora of the central Amazon: an overview. In: Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. Bierregaard R.O., Gascon C., Lovejoy T.E. & dos Santos A.A. (Eds.). Pp. 47-53.
- Li J., Bogle L., Klein A.S. & Donoghue M.J. (2000): Phylogeny and biogeography of *Hamamelis* (Hamamelidaceae). *Havard Papers in Bot.* 5:171-178.
- Liotta J. (2001): Biological traits of *Salix humboldtiana* Willd. and flood pulse. *Interciencia* 26(9):397-403.
- Lowe-McConnell R.H. (1975): Fish communities in tropical freshwaters. Their distribution, ecology and evolution. Longman, London, New York, pp. 338.
- Marañón T. & Grubb P.J. (1993): Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Funct. Ecol.* 7:591-599.
- Martinez-Ramos M. (1994): Natural regeneration and diversity of tree species in rain forests. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224.
- Medina E. (1983): Adaptations of tropical trees to moisture stress. In: Ecosystems of the world: Tropical rain forest ecosystems. Golley F.B. (ed.) Elsevier Scientific Publ. Comp. pp. 225-237.
- Medina E., Garcia V. & Cuevas E. (1990): Sclerophylly and oligotrophic environment. Relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro regions. *Biotropica* 22(1):51-64.
- Menge B.A. (1979): Coexistence between the seastars *Asterias vulgaris* and *A. forbesi* in a heterogeneous environment: a non-equilibrium explanation. *Oecologia* 41:245-272.
- Mesquita R.C.G., Ickes K., Ganade G. & G.B. Williamson (2001): Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J. Ecol.* 89:528-537.
- Meyer S.E., Allen P.S. & Beckstead J. (1997): Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* 78:475-485.
- Meyer U. (1991): Feinwurzelsysteme und Mykorrhizatypen als Anpassungsmechanismen in Zentralamazonischen Überschwemmungswäldern - Igapó und Várzea. Unveröff. Doktorarbeit, Univ. Hohenheim. pp. 230.
- Morison J.I.L., Piedade M.T.F., Müller E., Long, S.P., Junk, W.J. & Jones, M.B. (im Druck): Very high productivity of the C₄ aquatic grass *Echinochloa polystachya* in the Amazon floodplain confirmed by net ecosystem CO₂ flux measurement. *Oecologia*.
- Müller E. (2002): Water relations and stem water usage of trees from the Central Amazonian whitewater floodplain (Várzea). *Beiratsbericht Plön*. Pp. 11.
- Müller E. & Junk W.J. (2000): The influence of waterlogging on root water uptake and transpiration of trees of the Central Amazonian várzea. *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 27:1725-1729.

- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B.d. & Kent J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Neiff J.J. (2001): Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A. (eds.) Vol. II, pp. 157-186.
- Ng F.S.P. (1978): Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tropical trees as living systems. Tomlinson P.B. & Zimmermann M.H. (eds.). Cambridge University Press. pp. 129-162.
- Niiyama K. (1990): The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix* spp. in a seasonally flooded habitat. *Ecol. Res.* 5:317-332.
- Oberbauer F.S. & Strain B.R. (1984): Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research* 5:227-232.
- Odum H.T., Lugo A.E., Cintrón G. & Jordan C.F. (1970): Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. In: A tropical rain forest. Odum H.T. Pigeon R.F. (eds.). Ch.1-8 U.S. Atomic Energy Commission. Oak Ridge Tennessee.
- Ohly J.J. & Hund M. (1996): Pasture farming on the floodplains of Central Amazonia. *Anim. Res. Developm.* 43/44:53-181.
- Ohly J.J. & Oliveira L.A. (1993): Multiple land use of floodplains (Várzeas) in the central Amazon region (Amazonas, Brazil) taking account of the natural conditions of the ecosystem. In: 1st SHIFT Workshop, Belém, 1993. Junk W.J., Bianchi H.K. (eds.). GKSS-Researchcenter, Geesthacht. p. 79-81.
- Oksanen L. & Oksanen T. (2000): The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155(6):703-723.
- Oliveira A.C. de (1998): Aspectos da dinâmica populacional de *Salix martiana* Leyb. (Salicaceae), em áreas de várzea da Amazônia Central. Master Thesis INPA/FUA. S.83.
- Parolin P. (1997): Auswirkungen periodischer Vernässung und Überflutung auf Phänologie, Photosynthese und Blattphysiologie von Baumarten unterschiedlicher Wachstumsstrategie in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. Herbert Utz Verlag Wissenschaft, München. 166 pp.
- Parolin P. (1998): Central Amazonian Floodplain Forests: Actual and Potential Use. *The Botanica* 48:20-24.
- Parolin P. (1999): Growth strategies of *Senna reticulata* and *Cecropia latiloba*, two pioneer tree species of Central Amazonian floodplains. *Bielef. Ökol. Beitr.* 14:272-277.
- Parolin P. (2000): Phenology and CO₂-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Trop. Ecol.* 16(3):465-473.
- Parolin P. (2002): Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian floodplains. *Phyton* 42(1):169-185.
- Parolin P. (in Vorbereitung a): Seasonal variations of leaf water relations in trees of Amazonian floodplains.
- Parolin P. (in Vorbereitung b): Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers.
- Parolin P., Armbrüster N. & Junk W.J. (2002): Seasonal changes of leaf nitrogen content in trees of Amazonian floodplains. *Acta Amazonica* 32(2):231-240.
- Parolin P. & Junk W.J. (zur Veröffentlichung eingereicht): Characteristics of germination and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*.
- Parsons P.A. (1995): Evolutionary response to drought stress: Conservation implications. *Biological Conservation* 74(1):21-27.

- Petermann P. (1997): The Birds. In: The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. (Ed.) W.J. Junk. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. Pp. 419-454.
- Piedade M.T.F., Junk W.J. & Long S.P. (1991): The productivity of the C₄ grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. Ecology 72(4):1456-1463.
- Pires J.M. & H.M. Koury (1959): Estudo de um trecho de mata de várzea próximo a Belém. Boletim Goeldi 36:3-44.
- Pitman N.C.A., Terborgh J.W., Silman M.R., Nunez P.V., Neill D.A., Cerón C.E., Palacios W.A. & Aulestia M. (2001): Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. Ecology 82(8):2101-2117.
- Porembski S., Seine R. & Barthlott W. (2000): Factors controlling species richness of inselbergs. In: Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Porembski S. & Barthlott W. (eds.). Ecological Studies Analysis & Synthesis. Ecological Studies 146:451-481.
- Prado D.E., Gibbs P.E., Pott A. & Pott V.J. (1992): The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. In: Furley P.A., Proctor J. & Ratter J.A. (Eds.): Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Pp. 451-470.
- Prance G.T. (1977): Floristic inventory of the tropics: where do we stand? Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 659-682.
- Prance G.T. (1979): Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. Brittonia 31(1):26-38.
- Prance G.T. (1982): Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Biological diversification in the tropics. Prance G.T. (ed.) Columbia University Press. Pp. 137-158.
- Prance G.T. (1989): American tropical forests. In: Tropical rain forest ecosystems - Ecosystems of the world. H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.) Elsevier scientific publishing company, Amsterdam Oxford NY, 14b:99-132.
- Prance G.T., Rodrigues W.A. & da Silva M.F. (1976): Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. Acta Amazonica 6(1):9-35.
- Puhakka M., Kalliola R., Rajasilta M. & Salo J. (1992): River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazonia. J. Biogeography 19:651-665.
- Puhakka M. & Kalliola R. (1995): Floodplain vegetation mosaics in Western Amazonia. Biogeographica 71(1):1-14.
- Raaimakers D., Boot R.G.A., Dijkstra P., Pot S. & Pons T. (1995): Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees. Oecologia 102:120-125.
- Raven P.H. (1976): Ethics and attitudes. In: Conservation of threatened plants. Simmons J. et al. (Eds.). Plenum Press, New York, London, pp. 155-179.
- Reich P.B., Kloeppel B.D., Ellsworth D.S. & Walters M.B. (1995): Different photosynthesis-nitrogen relationships in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. Oecologia 104:24-30.
- Reinthal P.N. & Meyer A. (1997): Molecular phylogenetic tests of sympatric speciation models in Lake Malawi cichlid fishes. In: Givnish, T. J.; Sytsma, K. J.: Eds. Molecular evolution and adaptive radiation. Pp. 376-390.
- Revilla J.D.C. (1981): Aspectos florísticos e fitossociológicos do igapó de Praia Grande, Rio Negro, Amazonas. Master Thesis, INPA, Manaus. Pp. 129.
- Ribeiro M. de N.G. & Adis J. (1984): Local rainfall variability - a potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. Acta Amazonica 14(1/2):159-174.

- Richardson J.E., Pennington R.T., Pennington T.D. & Hollinsworth P.M. (2001a) : Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293:2242-2245.
- Richardson J.E., Weitz F.M., Fay M.F., Cronk Q.C.B., Linder H.P., Reeves G. & Chase M.W. (2001b): Rapid and recent origin of species richness in the Cape flora of South Africa. *Nature* 412:181-183.
- Roosmalen M.G.M.v. (1985): Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica Supl.* 15.
- Rosales J.G., Petts G. & Salo J. (1999): Riparian flooded forests of the Orinoco and Amazon basins: a comparative review. *Biodiversity and Conservation* 8:551-586.
- Saldarriaga J.G. (1986): Recovery following shifting cultivation. In: *Amazonian Rain Forests. Ecosystem Disturbance and Recovery*. C.F. Jordan (ed.) Springer New York Berlin. S. 24-32.
- Savolainen V., Cuenoud P., Spichiger R., Martinez M.D.P., Crevecoeur M. & Manen J.-F. (1995): The use of herbarium specimens in DNA phylogenetics: Evaluation and improvement. *Plant Systematics & Evolution*. 197(1-4):87-98.
- Scarano F.R. & Crawford R.M.M. (1992): Ontogeny and the concept of anoxia-tolerance: the case of the Amazonian leguminous tree *Parkia pendula*. *J. Trop. Ecol.* 8:349-352.
- Schaik C.P.v., Terborgh J.W. & Wright S.J. (1993): The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- Schierenbeck K.A., Skupski M., Lieberman D. & Lieberman M. (1997): Population structure and genetic diversity in four tropical tree species in Costa Rica. *Molec. Ecol.* 6:137-144.
- Schluter D. (2001): Ecology and the origin of species. *TREE* 16:372-380.
- Schlüter U.-B. & Furch B. (1992): Morphologische, anatomische und physiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Baumes *Macrolobium acaciaefolium*, charakteristisch für die Weiß- und Schwarzwasserüberschwemmungswälder bei Manaus, Amazonas. *Amazoniana* XII(1):51-69.
- Schlüter U.-B., Furch B. & Joly C.A. (1993): Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica* 25(4):384-396.
- Schnitzler A. (1995): Successional status of trees in gallery forest along the river Rhine. *J. Veg. Sci.* 6(4):479-486.
- Scholander P.F. & Perez M.O. (1968): Sap tension in flooded trees and bushes of the Amazon. *Plant Physiol.* 43:1870-1873.
- Schöngart J. & Worbes M. (2002): Climate and growth of trees in the Amazon floodplain forests. *Beiratsbericht Plön*.
- Schwabe A. & Kratochwil A. (1994): Are biocenotic principles also applicable for the landscape ecological level? Examples from the habitat complexes of central alpine dry areas. *Phytocoenologia* 24:1-22.
- Schwarzbach A.E. & Kadereit (1999): Phylogeny of prickly poppies *Agermone* (Papaveraceae), and the evolution of morphological and alkaloid characters based on ITS nrDNA sequence variation. *Plant Syst. Evol.* 218:257-279.
- Shmida A. & Wilson M.V. (1985): Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12:1-20.

- Sioli H. (1954): Betrachtungen über den Begriff "Fruchtbarkeit" eines Gebiets anhand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. *Forschung Fortschritt* 28:65-72.
- Sombroek W.G. (1984): Soils of the Amazon region. In: The Amazon. Sioli H. (ed.). Dr. Junk Publ. Dordrecht, Boston, Lancaster. pp. 521-534.
- Sparks R.E., Bayley P.B., Kohler S.L. & Osborne L.L. (1990): Disturbance and recovery of large floodplain rivers. *Environmental Management* 14(5):699-709.
- Stearns S.C. (1992): The evolution of life histories. Oxford University Press.
- Stevens G.C. (1989): The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *Amer. Naturalist* 133(2):240-256.
- Swaine M.D., Lieberman D. & Putz F.E. (1987): The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J. Trop. Ecol.* 3:359-366.
- Swaine M.D. & Whitmore T.C. (1988): On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Tang Z.C. & Kozlowski T.T. (1982): Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. *Plant and Soil* 66:243-255.
- Taylor D.L. (1973): Some ecological implications of forest fire control in Yellowstone National Park, Wyoming. *Ecology* 54:1394-1396.
- Taylor J.W. & Swann E.C. (1994): Dried samples: Soft tissues: DNA from herbarium specimens. Herrmann B. & Hummel S. (Eds.): *Ancient DNA: Recovery and analysis of genetic material from paleontological, archaeological, museum, medical, and forensic specimens*. Pp.166-181.
- Terborgh J. (1990): Seed and fruit dispersal - Commentary. In: *Reproductive Ecology of tropical forest plants*. Bawa K.S. & Hadley M. (eds.). *Man and the Biosphere Series* 7:181-190.
- Thienemann A. (1918): Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwiss. Wochenschrift NF* 17:282-303.
- Thienemann A. (1954): Ein drittes biozönotisches Grundprinzip. *Arch. Hydrobiol.* 49:421-422.
- Tinoco-Ojanguren C. & Pearcy R.W. (1995): A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. *Funct. Ecol.* 9:222-230.
- Tischler W. (1984): Einführung in die Ökologie. Fischer Stuttgart 3. Aufl., 437 S.
- Turner J.R.G. (1982): How do refuges produce biological diversity? Allopatry and parapatry, extinction and gene flow in mimetic butterflies. In: Prance G.T. (ed.) *Biological diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York. Pp. 309-330.
- Van der Hammen T. (2001): Ice age tropical South America: What was it really like? *Amazoniana* 16(3/4):647-652.
- Venable D.L. & Brown J.S. (1988): The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131:360-384.
- Vetter R.E. & Botosso P.C. (1989): El Niño may affect growth behaviour of Amazonian trees. *GeoJournal* 19.4:419-421.
- Waldhoff D., Saint-Paul U. & Furch B. (1996): Value of fruits and seeds from the floodplain forests of Central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica* 2(2):143-156.
- Waldhoff D., Junk W.J. & Furch B. (1998): Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. *Intern. J. Ecol. Environm.* 24:237-252.

- Waldhoff D., Junk W.J. & Furch B. (2000): Comparative measurements of growth and chlorophyll *a* fluorescence parameters of *Nectandra amazonum* under different environmental conditions in climatized chambers. *Verh. Intern. Verein Limnol.* 27:2052-2056.
- Waldhoff D. & Alencar L.M. de (2000): Production and chemical composition of fruits from trees in floodplain forests of Central Amazonia and their importance for fish production. In: Junk, W.J., Ohly, J., Piedade, M.T.F. & Soares, M.G. (eds.): *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management*. Backhuys Publishers b.V., Leiden. pp. 393-415.
- Waldhoff D., Furch B. & Junk W.J. (2002): Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Env. Exp. Bot.*
- Walter H. & Breckle S.-W. (1991): *Ökologie der Erde*. Band 1. Gustav Fischer Verlag. 238 S.
- Wang X.R. & Szmidt A.E. (2001): Molecular markers in population genetics of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16:199-220.
- Ward J.V., Tockner K. & Schiemer F. (1999): Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regulated rivers: Research and Management* 15:125-139.
- Ward J.V. & Tockner K. (2001): Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology* 46(6):807-819.
- Whitmore T.C. (1989): Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-537.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B. (1988): Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood and Fiber Science* 20(3):344-349.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B. (1989a): Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* 35(1):197-210.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B. (1989b): Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *Amer. J. Bot.* 76(6):924-928.
- Williamson G.B., Costa F. & Minte Vera C.V. (1999): Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Swartzia polyphylla*. *Biotropica* 31:460-465.
- Williamson G.B. & Costa F. (2000): Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Pentaclethra macroloba*. *Biotropica* 32(3):548-552.
- Wittmann F., Anhuf D. & Junk W.J. (2002): Tree species distribution and community structure of Central Amazonian várzea forests by remote sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology*.
- Wittmann F. & Parolin P. (zur Veröffentlichung eingereicht): Above-ground roots in Amazonian floodplain trees. *Biotropica*.
- Worbes M. (1983): Vegetationskundliche Untersuchungen zweier Überschwemmungswälder in Zentralamazonien - Vorläufige Ergebnisse. *Amazoniana* 8(1):47-65.
- Worbes M. (1984): Periodische Zuwachszonen an Bäumen zentralamazonischer Überschwemmungswälder. *Naturwissenschaften* 71:157-158.
- Worbes M. (1986): Lebensbedingungen und Holzwachstum in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. *Scripta Geobotanica*. Erich Goltze, Göttingen. pp. 112.
- Worbes M. (1988): Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbata* / Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian inundation forests. *Dendrochronologia* 6:71-89.
- Worbes M. (1989): Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Bulletin n.s.* 10(2):109-122.

- Worbes M. (1992): Occurrence of seasonal climate and tree-ring research in the tropics. Lundqua Report 34:338-342.
- Worbes M. (1996): Rhythmisches Wachstum und anatomisch-morphologische Anpassungen an Lebensstrategien von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 82:155-172.
- Worbes M. (1997): The forest ecosystem of the floodplains. In: The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Junk W.J. (ed.). Ecological Studies 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 223-266.
- Worbes M. & Junk W.J. (1989): Dating tropical trees by means of C14 from bomb tests. Ecology 70(2):503-507.
- Worbes M., Klinge H., Revilla J.D. & Martius C. (1992): On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of Várzea forests in Central Amazonia. J. Veg. Sci. 3:553-564.
- Wright S.J. (1996): Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: Mulkey S.S., Chazdon P.L. & Smith A.P. (Eds.): Tropical forest plant ecophysiology. New York, Chapman & Hall, pp.440-498.
- Wright S.J. (2002): Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia 130:1-14.
- Ziburski A. (1991): Dissemination, Keimung und Etablierung einiger Baumarten der Überschwemmungswälder Amazoniens. In: Tropische und subtropische Pflanzenwelt. Rauh W. (ed.). Akademie der Wissenschaften und der Literatur. 77:1-96.
- Ziegenhagen B., Brettschneider R., Kuhlenkamp V. & Fladung M. (2001): Non-radioactive labelled AFLPs for application in forest trees. In: Luminescence Biotechnology: Instruments and Applications. Dyke, van K. (ed.). CRC Press.

ANHANG

A. Gesamtverzeichnis eigener Publikationen

Publikationen in internationalen Zeitschriften mit Reviewsystem

- Parolin P.** (im Druck): Bosques inundados en la Amazonia Central: Su aprovechamiento actual y potencial. **Revista Ecologia**, Peru.
- Parolin P.** (2002): Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. **Environmental and Experimental Botany** 48(2):177-186.
- Parolin P.**, Armbrüster N. & Junk W.J. (2002): Seasonal changes of leaf nitrogen content in trees of Amazonian floodplains. **Acta Amazonica** 32(2):231-240.
- Parolin P.** (2002): Radial gradients in wood specific gravity in trees of central Amazonian floodplains. **IAWA Journal** 23(4).
- Parolin P.**, Oliveira A.C., Piedade M.T.F., Wittmann F. & Junk W.J. (2002): Pioneer trees in Amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. **Folia Geobotanica** 37.
- Parolin P.** & Junk W.J. (2002): The effect of submergence on seed germination in trees from Amazonian floodplains. **Boletim Museu Goeldi**.
- Parolin P.**, Adis J., Amaral I., Schmidt H. & Piedade M.T.F. (2002): Floristic composition of a floodplain forest in the Anavilhanas archipelago, Brazilian Amazonia. **Amazoniana** 17(1/2).
- Sobral M., **Parolin P.** & Saint-Paul U. (2002): Otolith microstructure analysis for age determination of the Amazon characid *Triportheus albus*. **Amazoniana** 17(1/2).
- Parolin P.**, Armbrüster N., Wittmann F., Ferreira L.V., Piedade M.T.F. & Junk W.J. (2002): A review of tree phenology in Central Amazonian floodplains. **Pesquisas, Botânica** 52:195-222.
- Parolin P.** (2002): Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. **Revista de Biologia Tropical** 50(2):531-545.
- Parolin P.** (2002): Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian floodplains. **Phyton** 42(1):169-185.
- Parolin P.** (2001): Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. **Aquatic Botany** 70:89-103.
- Parolin P.** (2001): Seed expulsion in fruits of Mesembryanthema (Aizoaceae): A mechanistic approach to study the effect of fruit morphological structures on seed dispersal. **Flora** 196:1132(1-10).
- Parolin P.**, Junk W.J. & Piedade M.T.F. (2001): Gas exchange of six tree species from Central Amazonian floodplains. **Tropical Ecology** 42:15-24.

- Parolin P.** (2001): *Senna reticulata*, a pioneer tree from Amazonian várzea floodplains. **The Botanical Review** 67(2):239-254.
- Parolin P.** (2001): Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia** 128:326-335.
- Parolin P.** (2000): Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. **Journal of Tropical Ecology** 16:417-428.
- Parolin P.** (2000): Phenology and CO₂-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. **Journal of Tropical Ecology** 16(3):465-473.
- Parolin P.** (2000): O uso de árvores nas florestas inundadas por água branca na Amazônia central. **Amazoniana** 16(1/2):241-248.
- Parolin P. & Worbes M.** (2000): Wood density of trees in black water floodplains of Rio Jaú National Park, Amazonia. **Acta Amazonica** 30(3):441-448.
- Parolin P.** (2000): Physiology of Trees in the Flood Plains of the Amazon. **The Botanica** 50:10-24.
- Piedade M.T.F., Junk W.J. & **Parolin P.** (2000): The flood pulse and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (várzea) of the Central Amazon, Brazil. **Verhandlungen des Internationalen Vereins für Limnologie** 27:1734-1739.
- Wittmann F. & **Parolin P.** (1999): Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. **Ecotropica** 5:51-57.
- Parolin P.** (1998): Central Amazonian Floodplain Forests: Actual and Potential Use. **The Botanica** 48:20-24.
- Parolin P.** (1998): Floristic composition and structure of two stands of *Senna reticulata* differing in age. **Amazoniana** 15(1/2):113-128.
- Parolin P. & Ferreira L.V.** (1998): Are there differences in specific wood gravities between trees in várzea and igapó (Central Amazonia)? **Ecotropica** 4:25-32.
- Parolin P., Ferreira L.V. & Junk W.J.** (1998): Central Amazonian floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. **Verhandlungen des Internationalen Vereins für Limnologie** 26(3):1106-1112.
- Parolin P. & Junk W.J.** (zur Veröffentlichung eingereicht): Characteristics of germination and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. **Tropical Ecology**.
- Parolin P., Adis J., Rodrigues W., Amaral I. & Piedade M.T.F.** (im Druck): Floristic study of an igapó floodplain forest in Central Amazonia (Tarumã-Mirim, Rio Negro). **Amazoniana**.
- Wittmann F. & **Parolin P.** (zur Veröffentlichung eingereicht): Above-ground roots in Amazonian floodplain trees. **Biotropica**.

Veröffentlichungen in nationalen Zeitschriften, Serien, Internet

- Parolin P.** & Junk W.J. (im Druck): Germination in white- and black-water floodplains of Amazonia. **SHIFT** compact disc version / world wide web.
- Parolin P.** (2002): *Senna reticulata*-Bestände in amazonischen Überschwemmungsgebieten. Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 14.
- Parolin P.** (2001): Zur Ökologie der Überschwemmungswälder Amazoniens. **Phyllodrom Journal** 1:7-12.
- Parolin P.** (1999): Growth strategies of *Senna reticulata* and *Cecropia latiloba*, two pioneer tree species of Central Amazonian floodplains. **Bielefelder Ökologische Beiträge** 14:272-277.

Buchbeiträge

- Parolin P.** (2001): Phenology and photosynthesis of six tree species in Central Amazonian floodplains. In: **World Forests, Markets and Policies**. Palo M., Uusivuori J. & Mery G. (eds.). World Forests Vol. III, Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, London, Boston. Pp. 304-305.
- Parolin P.** (2000): Growth, productivity and use of trees in white water floodplains. In: Junk, W.J., Ohly, J., Piedade, M.T.F. & Soares, M.G. (eds.): **The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management**. Backhuys Publishers b.V., Leiden. Pp. 375-391.
- Parolin P.** (1993): Forest inventory in an island of Lake Guri, Venezuela. In: W. Barthlott, C.M. Naumann, K. Schmidt-Loske, & K.-L. Schuchmann (Eds.): **Animal-plant interactions in tropical environments**. Alexander Koenig Zoological Research Institute, Bonn. S.139-147.

Gedruckte Abstracts / Proceedings

- Parolin P.** & Junk W.J. (im Druck): Germination and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. **SHIFT** 2000 Tagungsband.
- Parolin P.** & Junk W.J. (2002): Reaktionen auf Flutung bei Baumkeimlingen amazonischer Überschwemmungsgebiete. Kurzfassungen 15. Jahrestagung Deutsche Gesellschaft für Tropenökologie (20-23.2.2002), Göttingen, Germany: 161.
- Parolin P.** (2001): Phenology of trees in Central Amazonian floodplain forests. EPN conference "The Times they are A-Changin'", Wageningen, NL, December 5-7.
- Parolin P.** (2001): Einfluss der Fruchtstrukturen auf die Samenausbreitung bei Aizoaceae. Proceedings 'Restauration und ökologische Gradienten'. Arbeitskreis Wüstenökologie Hamburg.
- Bertram G., Jürgens N., **Parolin P.**, Rudolph B., Thiede J. & Veste M. (2001): Mesems: Challenges and prospects for biodiversity research. Arbeitskreis Wüstenökologie Hamburg. Proceedings 'Restauration und ökologische Gradienten'.

- Parolin P.** (2001): Samengewichte von Bäumen in amazonischen Überschwemmungswäldern. In: Aquatische Lebensräume, Lateinamerika und Interdisziplinarität. Kurzfassungen Jahrestagung Deutsche Gesellschaft für Tropenökologie, Bremen, Germany, p. 92.
- Parolin P.** (2000): Characteristics of seed germination and early establishment in 31 tree species from central Amazonian floodplains. **Proceedings of Millennium Wetland Event Intecol**, Quebec. P. 240.
- Parolin P.** (2000): Germination and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. **Proceedings 4th SHIFT 2000** Hamburg. P. 84.
- Parolin P.** (2000): Samenausbreitung bei Mesembryanthemen (Aizoaceae): die Funktion der Fruchtstrukturen. **Verh. Ges. Ökol.** 30:117.
- Parolin P.** (1998): Effects of experimental flooding on growth and photosynthesis of tree seedlings from várzea and igapó. In: **Proceedings 3rd SHIFT Workshop**, Manaus, 1998. Bianchi H.K. (ed.). GKSS-Researchcenter, Geesthacht. p. P16.
- Parolin P.** (1998): Growth strategies of trees from white- and blackwater floodplains in Central Amazonia. **Proceedings of the third SHIFT-Workshop**, Manaus, March 15-19, 1998. Lieberei R., Voß K & Bianchi H.: (eds.) Federal Ministry of Education and Research (BMBF), Germany. Pp. 267-274.
- Parolin P.** (1997): Holzdichte von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. **Proceedings GTÖ Leipzig**.
- Parolin P.** (1996): Untersuchungen zur Ökophysiologie von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. **Proceedings GTÖ Dresden**.
- Parolin P., W.J. Junk & M.T.F. Piedade** (1995): Estratégias de crescimento de *Cecropia latiloba* e *Senna reticulata* na várzea da Amazônia central. In: 2nd SHIFT Workshop, Cuiabá, 1995. Genus Ed., p.190.
- Parolin P.** (1995): Central Amazonian floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. **Proceedings of the XXVI Congress of International Association of Theoretical and Applied Limnology**. São Paulo, Brazil, July 1995. P. 235.
- Parolin P., W.J. Junk & M.T.F. Piedade** (1995): Growth strategies of two pioneer tree species in whitewater floodplains of Central Amazonia. **Proceedings International Congress of Limnology (SIL)** in Sao Paulo, July 1995.

Poster, Vorträge und Kolloquien

- Parolin P.** (2002): Floristische Zusammensetzung in *Senna reticulata*-dominierten Baumbeständen unterschiedlichen Alters. **Vortrag** Tüxen Gesellschaft, Hannover.
- Parolin P. & Junk W.J.** (2002): Reaktionen auf Flutung bei Baumkeimlingen amazonischer Überschwemmungsgebiete. **Vortrag** Jahrestagung Deutsche Gesellschaft für Tropenökologie, Göttingen.
- Parolin P., Adis J., Rodrigues W., Amaral I. & Piedade M.T.F.** (2002): Estudo florístico de uma vegetação de igapó de água preta do Rio Tarumã-Mirim, afluente do Rio Negro, Amazônia central, Brasil. **Vortrag** Congresso de Botânica, Recife.

- Norconk M.A., Grafton B.W. & **Parolin P.** (2002): A comparative study of edge effects on stem survival and plant species diversity in Lago Guri, Venezuela. **Vortrag** Meeting of the American Society of Primatology, June 2002.
- Parolin P.** (2001): Samengewichte von Bäumen in amazonischen Überschwemmungswäldern. **Vortrag** GTÖ Bremen.
- Parolin P.** (2001): Einfluss der Fruchtstrukturen auf die Samenausbreitung bei Mesembryanthemen (Aizoaceae). **Poster** Arbeitskreis Wüstenökologie Hamburg.
- Bertram G., Jürgens N., **Parolin P.**, Rudolph B., Thiede J. & Veste M. (2001): Mesems: Challenges and prospects for biodiversity research. **Poster** Arbeitskreis Wüstenökologie Hamburg.
- Parolin P.** (2001): Phenology of trees in Central Amazonian floodplain forests. **Vortrag** EPN conference "The Times they are A-Changin'", Wageningen, NL, December 5-7.
- Parolin P.** & Huckfeldt T. (2000): Seed expulsion in fruits of Mesembryanthema (Aizoaceae). **Poster** GTÖ Tübingen.
- Parolin P.** (2000): Characteristics of seed germination and early establishment in 31 tree species from central Amazonian floodplains. **Vortrag** Intecol Millennium Wetland Event Quebec.
- Parolin P.** (2000): Germination and establishment of trees from Central Amazonian floodplains. **Vortrag** Shift Hamburg.
- Parolin P.** (2000): Samenausbreitung bei Mesembryanthemen (Aizoaceae): die Funktion der Fruchtstrukturen. **Vortrag** GFÖ Kiel.
- Parolin P.** (1999): Etablierungsstrategien von *Senna reticulata* und *Cecropia latiloba*, zwei konkurrierenden Pionierbaumarten aus zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. **Poster** GFÖ Bielefeld.
- Parolin P.** (1999): Keimlingswachstum in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten: Vergleich zwischen Arten des Weißwassers und des Schwarzwassers. **Vortrag** GTÖ Ulm.
- Parolin P.** (1998): Samengröße von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern: Gibt es Unterschiede in verschiedenen Flußtypen? **Poster** GTÖ Bielefeld.
- Parolin P.** (1997): Ökologische und systematische Bedeutung von Fruchtmerkmalen bei Pflanzen arider Gebiete. **Poster** Arbeitskreis Wüstenökologie Leipzig.
- Parolin P.** (1997): Holzdichte von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. **Vortrag** GTÖ Leipzig.
- Parolin P.** (1996): Untersuchungen zur Ökophysiologie von Bäumen in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. **Vortrag** GTÖ Dresden.
- Parolin P.**, W.J. Junk & M.T.F. Piedade (1995): Estratégias de crescimento de *Cecropia latiloba* e *Senna reticulata* na várzea da Amazônia central. **Vortrag** und Abstract in: 2nd SHIFT Workshop, Cuiabá, 1995. Genus Ed., p.190.

- Parolin P.** (1995): Central Amazonian floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. **Vortrag** und Abstract in XXVI Congress of International Association of Theoretical and Applied Limnology. São Paulo, Brazil, July 1995.
- Parolin P.**, W.J. Junk & M.T.F. Piedade (1995): Growth strategies of two pioneer tree species in whitewater floodplains of Central Amazonia. **Vortrag** und Abstract in Proceedings International Congress of Limnology (SIL) in Sao Paulo, July 1995.
- Ferreira L.V. & **Parolin P.** (1995): Composição florística e estrutura de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. **Vortrag** First Meeting of Botanists of Amazonia in Belém, June 1995.
- Parolin P.** & Breckle, S.-W (1992): Charakterisierung der Vegetation einer Insel im Stausee von Guri, Venezuela. **Poster** GTÖ Bonn, 14.-16. Februar 1992.

Sonstiges

- Parolin P.** (1997): Auswirkungen periodischer Vernässung und Überflutung auf Phänologie, Photosynthese und Blattphysiologie von Baumarten unterschiedlicher Wachstumsstrategie in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. **Herbert Utz Verlag Wissenschaft**, München. 166 pp.
- Ferreira L.V., **Parolin P.** & Ramos J.F. (1995): Composição florística e estrutura de uma floresta de terra firme do Parque Nacional do Jaú na Amazônia Central. **Abschlußbericht Fundação Vitória Amazônica**. 11 pp.
- Parolin P.** (1992): Charakterisierung und Klassifikation der Vegetation einer Insel im Stausee von Guri / Venezuela. **Diplomarbeit** Uni Bielefeld. Pp. 98.
- Parolin P.** & S.-W. Breckle (1992): Einführung in die Ökologie. **Studienmaterialien des Weiterbildenden Studiums Umweltberatung, Universität Bielefeld**. 90 S.

B. Tabellarischer Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Pia Parolin
Geburtsort: Castelfranco Veneto, Italien
Geburtsdatum: 24. August 1965
Familienstand: verheiratet, 2 Kinder (geb. 1998, 2000)
Staatsangehörigkeit: deutsch, italienisch



Ausbildung

1971 -1984	Gymnasium Deutsche Schule Mailand, Italien; Abschluß: italienisches und deutsches Abitur
1984 - 1992	Studium der Biologie an der Universität Bielefeld. Diplomarbeit: "Charakterisierung und Klassifikation der Vegetation einer Insel im Stausee von Guri, Venezuela". <i>Ecological Primatology Project</i> , Prof. Dr. W.G. Kinzey, City College of New York. Betreuer Prof. Dr. S.-W. Breckle, Universität Bielefeld.
1994 - 1996	Forschungsarbeit am Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) in Manaus (Brasilien) im Rahmen der Promotion, finanziert durch Doktorandenstipendium des DAAD und des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Plön
1997	Promotion an der Universität Hamburg (Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön) unter der Leitung von Prof. Dr. Junk (AG Tropenökologie), Thema: "Auswirkungen periodischer Vernässung und Überflutung auf Phänologie, Photosynthese und Blattphysiologie von Baumarten unterschiedlicher Wachstumsstrategie in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten"
1997 - 2000	Forschungsprojekt (HSP III-Stipendium) Universität Hamburg / Inst. Allg. Botanik / AB Systematik: „Ökologische und systematische Bedeutung von Fruchtmerkmalen bei Pflanzen arider Gebiete“ unter der Leitung von PD Dr. H. Hartmann

C. Kopien der vorgelegten Arbeiten [1-17]