

AMAZONIANA	VI	3	301 – 326	Kiel, Juli 1978
------------	----	---	-----------	-----------------

Aus der Zusammenarbeit zwischen Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, Plön, Deutschland, und Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus–Amazonas, Brasilien

Da cooperação entre Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, Plön, Alemanha, e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus–Amazonas, Brasil

Die Struktur der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. 1) 2)

von

Ulrich Irmiler

Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, Plön, Deutschland

Einleitung

Die Talauen der großen Ströme und Flüsse Amazoniens sind mit einem Wald bestanden, den man wegen der jahresperiodischen Überflutung durch die Hochwässer im Gegensatz zu dem nie überschwemmten Terra-firme-Wald als Überschwemmungswald bezeichnet. Die Bodenfauna dieser Überschwemmungswälder ist seit einiger Zeit Objekt ökologischer Untersuchungen. Neben der aquatischen Fauna (IRMLER 1975, 1977) wurde auch die terrestrische Bodenfauna untersucht (IRMLER 1976). Hierbei standen sowohl die Auswirkung der periodischen Überschwemmungen (BECK 1969, 1972, 1976, IRMLER 1973) als auch die Unterschiede zu den nie überschwemmten Terra-firme-Wäldern (BECK 1971, SCHUBART & BECK 1968) im Mittelpunkt der Forschungen.

Die vorliegende Arbeit soll versuchen, die Auswirkungen der Überschwemmungen auf die Struktur der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften aufzuzeichnen. In drei unterschiedlichen Überschwemmungswäldern werden die vertikalen und zeitlichen Veränderungen studiert und Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsgebieten analysiert.

- 1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft
- 2) Erweiterte Fassung eines zum VII. Symposium über Biogeographische und landschaftsökologische Probleme Südamerikas - Die Rolle ausgewählter Organismenarten in der funktionellen Struktur südamerikanischer Ökosysteme -, Plön, 29.4. - 1.5.1976, eingereichten Vortrags.

Die Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete liegen im zentralen Amazonasgebiet in der näheren Umgebung der Stadt Manaus. Zwei der drei Überschwemmungswälder gehören zum Typ des Várzeawaldes (SIOLI 1951b, IRMLER 1977) und liegen im Schwemmland, der sogenannten Várzea, des Amazonas-Solimões. Einer der beiden Überschwemmungswälder liegt auf einer Insel (Ilha de Curarí) im direkten Einflußbereich des Stromes, während der zweite (Lago Janauari), auf einer Landenge zwischen Amazonas-Solimões und Rio Negro, auch schon Einflüsse vom Schwarzwasser des Rio Negro empfängt. Der dritte Überschwemmungswald wird als Igapó bezeichnet und liegt am schwarzwasserführenden Rio Tarumá Mirim. Dieser Wald erhielt keinen Einstrom von Weißwasser. Eine nähere Beschreibung der drei Überschwemmungswälder findet sich bei IRMLER (1975).

Im Untersuchungszeitraum lagen die Wasserstände weit über dem Durchschnitt der Jahre 1902 - 1971. Auf der Ilha de Curarí dauerte die maximale Überschwemmungszeit von Februar - September bei einer maximalen Höhe von ± 5 m. Der Wald am Lago Janauari war maximal vom Januar - Oktober überschwemmt bei einer Höhe von $\pm 7,50$ m, während am Rio Tarumá Mirim der flußnächste Bereich des Waldes sogar ganzjährig überschwemmt blieb. Hier betrug die maximale Überschwemmungshöhe ± 8 m (IRMLER 1975).

Die Bodenbeschaffenheit ist in den drei Wäldern sehr unterschiedlich. Im Überschwemmungswald des Weißwassers auf der Ilha de Curarí lagern sich während der Überschwemmung tonige Sedimente ab. Die Entwicklung der Bodenstreu ist äußerst dürrtig, während am Rio Tarumá Mirim die Bodenstreu stark ausgebildet ist. Im Mischwassergebiet am Lago Janauari bildet sich auf der durch Tone verhärteten Streu während der emersen Phase eine neue Bodenstreu aus (IRMLER 1976).

Material und Methoden

In den drei Überschwemmungswäldern wurden in vertikaler Richtung verschiedene Probestellen eingerichtet, die sich in etwa 1 m Überschwemmungshöhe unterschieden. Es waren auf der Ilha de Curarí 4, am Lago Janauari und am Rio Tarumá Mirim je 6 Probestellen.

An jeder Probestelle waren 5 Becherfallen mit einem Umfang von 23 cm aufgestellt, mit 4 % Formalinlösung und einem Detergenzmittel gefüllt und mit einem Metalldeckel überdacht. Die Fallen wurden dreiwöchentlich oder vierzehntäglich gewechselt.

Im selben Rhythmus wurden nach der Quadratmethode Proben genommen. Dazu wurde aus einem Quadratrahmen (33 x 33 cm), der in den Boden eingestochen werden konnte, die Laubstreu eingesammelt und daraus im Labor die Makrofauna per Hand ausgesammelt.

Für die vorliegende Arbeit wurde die Carabiden- und Staphylinidenfauna separiert und auf ihren Artenbestand untersucht.

Da eine Bestimmung in den meisten Fällen noch nicht durchgeführt werden konnte, mußte jede Art zunächst eine Nummer erhalten. Es waren insgesamt 127 Carabiden- und 192 Staphylinidenarten. Die Bestimmung der Staphyliniden erfolgte zum größten Teil nach dem Werk von SHARP (1876). Nur bei drei Gattungen, *Platyprosopus*, *Lathrobium* und *Stenaesthetus*, konnte auch ein Typenvergleich durchgeführt werden. Herrn Dr. Kibby vom British Museum of Natural History (London) möchte ich für die dabei geleistete Hilfe herzlichst danken. Die Gattungen der Unterfamilie Aleocharinae wurden nach FENYES (1918) bestimmt. Herr Dr. T.L. Erwin vom National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington) übernahm dankenswerterweise die Bestimmung der Carabiden.

Ein direkter Vergleich zwischen den Ergebnissen beider Sammelmethode kann nicht durchgeführt werden (BALOGH 1958), da unterschiedliche Bereiche der Käferfauna erfaßt werden.

Verschiedene Fehlerquellen machen die Formalinfallenmethode nur für bestimmte Fragestellungen anwendbar, so kann z.B. ein Anlockungseffekt, wie es ADIS & KRAMER (1975) für den europäischen *Carabus problematicus* feststellten, die Ergebnisse bei der Formalinfallenmethode beeinflussen. Wenn möglich, werden aber in der vorliegenden Arbeit die Ergebnisse beider Methoden nebeneinander gestellt.

Die zöologische Untersuchung des Carabiden- und Staphylinidenbestandes wurde mit dem "Index of similarity" nach MOUNTFORD (1962) und nach der Dominantenidentität (RENKONEN 1938) durchgeführt. Nach MOUNTFORD (1962) wird die Artenidentität nach

$$I = \frac{2j}{2ab - (a+b)j}$$

errechnet. (j = gemeinsame Arten der Proben a und b ; a = Artenanzahl der Probe a ; b = Artenanzahl der Probe b). Bei der Berechnung der Dominantenidentität zwischen zwei Proben werden die kleinsten Dominanzwerte der gemeinsamen Arten addiert. Die Indices wurden einer "Cluster" Analyse nach der "unweighted pair-group method with arithmetic averaging" (SNEATH & SOKAL 1973) unterworfen.

Für die Computerprogramme zur Berechnung der verschiedenen Indices danke ich Herrn Kobischke, Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön.

Die Indices für die Artenmannigfaltigkeit (species diversity) wurden nach der Formel von SHANNON-WEAVER (1963) berechnet

$$H(s) = \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

(n_i = Individuenanzahl der i -ten Art, N = gesamte Individuenanzahl, s = Anzahl der Arten). Nach dieser Methode erhält man hohe Indices bei großer Arten- und Individuenanzahl oder einer gleichmäßigen Verteilung der Arten.

Ergebnisse

Die Zusammensetzung der Carabiden- und Staphylinidenbestände.

In den drei untersuchten Überschwemmungswäldern wurden insgesamt 192 Staphyliniden- und 127 Carabidenarten differenziert. Die höchste Artenfülle von Staphyliniden ergab sich im Schwarzwassergebiet am Rio Tarumã Mirim, während die der Carabiden gerade dort relativ niedrig lag. Ein ausgeglicheneres Verhältnis zwischen den beiden Familien besteht in den Várzeawäldern auf der Ilha de Curari und am Lago Januari. Die Staphyliniden dominieren jedoch meist sowohl bei der Individuendichte als auch Artenfülle deutlich (Tabelle 1). Nur 12 Carabiden- und 10 Staphylinidenarten traten in allen drei untersuchten Überschwemmungswäldern gemeinsam auf.

Eine allgemein dominierende Art für alle drei Überschwemmungswälder gibt es nicht. Häufige Gruppen sind unter den Carabiden die Bembidiinae, die Scaritinae und die Pterostichinae, unter den Staphyliniden die Paederinae, die Tachyporinae und die Aleocharinae. Innerhalb der letzten Unterfamilie ist besonders der Tribus der Myrmedoniini als besonders bedeutungsvoll zu erwähnen. Die Tabellen 2, 3 und 4 geben die Individuenzahl und Dominanzverhältnisse der schon bestimmten Arten wieder. Die Einteilung der Dominanten erfolgt nach TISCHLER (1955). Arten mit einem höheren Dominanzwert als 5 % wurden als dominant, bei einem Anteil von 1 % - 5 % als subdominant und unter 1 % als rezedent bezeichnet. Nur ein einziges Mal bei *Orphnebius* sp. 1 (Staphylinidae) wurde am Lago Januari eine Aktivitätsdominanz von über 40 % erreicht und ein anderes Mal bei *Paratachys* sp. (Carabidae) mit der Quadratmethode auf der Ilha de Curari eine Besiedlungsdichtedominanz von 30,4 %. Ansonsten bewegen sich die Werte höchster Dominanz bei 20 % oder oft sogar darunter.

Tabelle 1: Übersicht über die Artendiversitäts- und Artenidentitätswerte in den Überschwemmungswäldern der Ilha de Curarí, des Lago Janauarí und des Rio Tarumã Mirim.

		ILHA DE CURARI	LAGO JANAUARI	RIO TARUMÃ MIRIM
Artenzahl	Carabidae	45	73	59
	Staphylinidae	62	96	110
Individuenanzahl (Fallenproben)	Carabidae	180	318	169
	Staphylinidae	220	1135	1137
Individuenanzahl (Quadratproben)	Carabidae	194	293	134
	Staphylinidae	259	249	313
Diversität (Fallenproben)	Carabidae	3,18 ± 0,63	3,57 ± 0,33	3,57 ± 0,34
	Staphylinidae	2,78 ± 0,55	2,73 ± 0,46	3,20 ± 0,34
Diversität (Quadratproben)	Carabidae	2,91 ± 0,71	3,04 ± 0,74	2,90 ± 0,49
	Staphylinidae	2,85 ± 0,90	3,54 ± 0,86	3,85 ± 0,40
Diversität von Carab. + Staph. (Quadratproben)		3,82 ± 0,79	4,23 ± 0,75	4,45 ± 0,22
Diversität von Carab. + Staph. (Fallenproben)		3,92 ± 0,59	3,65 ± 0,49	3,85 ± 0,47
		Curarí - Tarumã	Janauarí - Curarí	Tarumã - Janauarí
Anzahl	Carabidae	17 (19,5%)	25 (26,9%)	26 (24,5%)
	Staphylinidae	15 (10,3%)	26 (20,6%)	43 (26,4%)
gemeinsamer		in allen drei Überschwemmungswäldern		
Arten	Carabidae	12 (9,4%)		
	Staphylinidae	10 (5,8%)		

Zwischen den beiden Untersuchungsmethoden bestehen starke qualitative und quantitative Unterschiede. In keinem der drei Überschwemmungswälder kamen Arten vor, die eindeutig nach beiden Methoden dominieren. Nur in vier Fällen war eine Art sowohl nach der Formalinfallenmethode als auch nach der Quadratmethode dominant oder subdominant. Es war der Fall bei *Oxycrepis* sp. (Carabidae) und *Trogophloeus* sp. 1 (Staphylinidae) auf der Ilha de Curarí und *Elaphropus* sp. (Carabidae) und *Meotica* (?) sp. (Staphylinidae) am Lago Janauarí.

Besonders wichtige Arten sind für die Várzea die Carabiden *Oxycrepis* sp. und *Abaridius tachypoides* und die Staphyliniden *Lathrobium deletum* und *Scopaeus* sp. 1, die gemeinsam in höheren Abundanzen auf der Ilha de Curarí und am Lago Janauarí auftreten. *Elaphropus* (Carabidae) kam zwar in allen drei Überschwemmungswäldern vor, trat jedoch im Igapó am Rio Tarumã Mirim nur sehr selten auf, in je einem Exemplar in den Formalinfallen und den Quadratproben. Als gemeinsame, häufigere Arten der Überschwemmungswälder am Lago Janauarí (Mischwasser) und am Rio Tarumã Mirim (Schwarzwasser) treten auf: *Meotachys fraterculus* (Carabidae) und *Oxydrepanus ? minimus* (Carabidae) nach der Quadratmethode und *Hoplandria* sp. 1 (Staphylinidae) und *Parasilusa* sp. (Staphylinidae) nach der Formalinfallenmethode. Einige Arten treten nur in einem der Überschwemmungswälder und dort dann in besonders hoher Abundanz auf. Es sind *Dercylus* sp. (Carabidae) im Várzeawald am Lago Janauarí und *Stenaesthetus illatus* (Staphylinidae) im Igapó am Rio Tarumã Mirim. Diese Tiere könnte man als Charaktertiere des jeweiligen Überschwemmungswaldes bezeichnen. Wieweit die genannten Arten als Indikatoren für die Várzea einer-

Tab. 2: Die Dominanzverhältnisse der Staphyliniden und Carabiden auf der Ilha de Curarf (Vorkommen bei fallendem Wasser = F, bei Niedrigwasser = N, bei fallendem Wasser = S).

		Ilha de Curarf									
Arten	Aktivitätsdominanz		Besiedlungsdichtedominanz		Arten	Aktivitätsdominanz					
	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %		Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %				
Staphylinidae:				Staphylinidae:							
<i>Brachydirus batesi</i> Shp.	F	S	39	17,7	<i>Trogophloeus</i> sp. 1	F	N	S	43	16,6	
<i>Coproporus duplex</i> Shp.		N	33	15,0	<i>Lathrobium distans</i> (Shp.)	F	N	S	38	14,7	
<i>Zyras</i> sp. 1	F	N	31	14,1	<i>Lathrobium deletum</i> Shp.		S		30	11,6	
<i>Trogophloeus</i> sp. 1	F	N	S	24	10,9	<i>Thoracophorus</i> sp.		N	S	22	8,5
<i>Meotica?</i> sp.	F	N	S	15	6,8	<i>Coproporus tinctus</i> Shp.	F	N		21	8,1
					<i>Scopaeus</i> sp. 1		N	S	15	5,8	
	Subdominante Arten					Subdominante Arten					
<i>Coproporus tinctus</i> Shp.	F	N		10	4,5	<i>Coproporus</i> sp. 3		N	S	7	2,7
<i>Zyras</i> sp. 3	F	N		7	3,2	<i>Bledius</i> sp.		N		7	2,7
<i>Thoracophorus</i> sp.		N	S	6	2,7	<i>Lathrobium puncticeps</i> Shp.		S		6	2,3
<i>Eugastus bicolor</i> Shp.			S	5	2,3	<i>Lathrobium parallelum</i> Shp.			S	5	1,9
<i>Xenopygus analis</i> (Er.)				4	1,8	<i>Diochus nanus</i> Er.				4	1,5
<i>Lathrobium distans</i> (Shp.)				3	1,4	<i>Coproporus</i> sp. 1				4	1,5
<i>Scopaeus</i> sp. 1				3	1,4	5 weitere unbestimmte Arten					
<i>Coproporus</i> sp. 3				3	1,4						
4 weitere unbestimmte Arten											
	Rezedente Arten					Rezedente Arten					
<i>Orphnebius</i> sp. 3				2	0,9	<i>Lathrobium proximum</i>				2	0,8
<i>Scopaeus</i> sp. 2				2	0,9	<i>Cryptobium</i> sp.				2	0,8
<i>Monista divisa</i> Shp.				1	0,5	<i>Zyras</i> sp. 1				1	0,4
<i>Pinophilus sulcatus</i> Shp.				1	0,5	<i>Monista ferruginea</i> Sahlb.				1	0,4
<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)				1	0,5	<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)				1	0,4
<i>Lathrobium deletum</i> Shp.				1	0,5	<i>Homoeotarsus alternans</i> (Shp.)				1	0,4
8 weitere unbestimmte Arten						<i>Zyras</i> sp. 2				1	0,4
						<i>Xenopygus analis</i> (Er.)				1	0,4
						<i>Lathrobium hilare</i> Shp.				1	0,4
						<i>Sphaeronom elongatum</i> Shp.				1	0,4
						17 weitere unbestimmte Arten					
	Carabidae:					Carabidae:					
	Dominante Arten					Dominante Arten					
<i>Oxycrepis</i> sp.	F	N	S	32	17,8	<i>Paratachys</i> sp.		N	S	59	30,4
<i>Abaridius tachypoides</i> Bates	F			27	15,0	<i>Oxydrepanus?brasiliensis</i>					
<i>Aspidoglossa</i> sp.	F	N	S	16	8,9	Putzeys	F	N	S	21	10,8
<i>Colliuris</i> sp. 2	F	N		10	5,6	<i>Meotachys platyderus</i> Bates		S		15	7,7
<i>Dercylus?crenatus</i> Schaum	F	N	S	10	5,6	<i>Elaphropus</i> sp.	F	N	S	11	5,7
						<i>Ardistomis</i> sp.		N	S	11	5,7
						<i>Aspidoglossa</i> sp.	F	N	S	10	5,2
						<i>Oxycrepis</i> sp.	F	N	S	10	5,2
	Subdominante Arten					Subdominante Arten					
<i>Colliuris</i> sp. 1				7	3,9	<i>Colliuris</i> sp. 2				5	2,6
<i>Pachyteles</i> sp.				6	3,3	<i>Abaridius tachypoides</i> Bates				5	2,6
<i>Paratachys</i> sp.				6	3,3	7 weitere unbestimmte Arten					
<i>Elaphropus</i> sp.				5	2,8						
<i>Loxandrus div. sp.</i>				5	2,8						
<i>Oxydrepanus?brasiliensis</i> Putzeys				4	2,2						
<i>Galerita amazonica</i> Liebke				4	2,2						
<i>Ardistomis</i> sp.				4	2,2						
<i>Meotachys platyderus</i> Bates				3	1,7						
11 weitere unbestimmte Arten											

Ilha de Curarí

Arten	Aktivitätsdominanzen		Arten	Besiedlungsdichtedominanzen	
	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %		Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %
Carabidae:	Rezedente Arten		Rezedente Arten		
6 unbestimmte Arten			<i>Meotachys fraterculus</i> Bates	2	1,0
			<i>Pachyteles</i> sp.	2	1,0
			<i>Oxydrepanus? minimus</i> Putzeys	1	0,5
			<i>Colliuris</i> sp. 1	1	0,5
			<i>Polyderis</i> sp.	1	0,5
			8 weitere unbestimmte Arten		

Tab.3: Die Dominanzverhältnisse der Staphyliniden und Carabiden am Lago Janauari (Die Zeichen für das Vorkommen wie bei Tabelle 2).

Arten	Aktivitätsdominanzen		Arten	Besiedlungsdichtedominanzen	
	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %		Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %
Staphylinidae:	Dominante Arten		Dominante Arten		
<i>Orphnebius</i> sp. 1	N S	458 40,4	<i>Coproporus conformis</i> Shp.	F N S	46 18,5
<i>Meotica?</i> sp.	F N S	150 13,2	<i>Coproporus</i> sp. 2	N S	21 8,4
<i>Hoplandria</i> sp. 1	N S	138 12,2	<i>Alisalia</i> sp.	N S	19 7,6
<i>Zyras</i> sp. 4	N	75 6,6	<i>Coproporus</i> sp. 1	F N S	18 7,2
1 unbestimmte Art			<i>Scopaeus</i> sp. 1	N S	13 5,2
	Subdominante Arten		Subdominante Arten		
<i>Diestota</i> sp.	N S	28 2,5	<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)	F	12 4,8
<i>Zyras</i> sp. 2		16 1,4	<i>Lathrobium deletum</i> Shp.	S	11 4,4
<i>Coproporus conformis</i> Shp.		15 1,3	<i>Orphnebius</i> sp. 1	N S	9 3,6
<i>Orphnebius</i> sp. 2		14 1,2	<i>Thoracophorus</i> sp.	N S	8 3,2
<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)		13 1,1	<i>Stenus</i> sp.		5 2,0
<i>Eugastus bicolor</i> Shp.		12 1,1	<i>Acylophorus</i> sp.		5 2,0
<i>Zyras</i> sp. 3		12 1,1	<i>Lathrobium hilare</i> Shp.		4 1,6
2 weitere unbestimmte Arten			<i>Homoeotarsus longicorne</i> (Shp.)		4 1,6
			<i>Homoeotarsus subfractus</i> (Shp.)		3 1,2
			<i>Diochus nanus</i> Er.		3 1,2
			4 weitere unbestimmte Arten		
	Rezedente Arten		Rezedente Arten		
<i>Brachydirus batesi</i> Shp.		4 0,4	<i>Stannoderus insignis</i> (Shp.)		2 0,8
<i>Ancaeus</i> sp.		4 0,4	<i>Coproporus tinctus</i> Shp.		2 0,8
<i>Xenopygus analis</i> (Er.)		2 0,2	<i>Lathrobium politum</i> Shp.		2 0,8
<i>Stannoderus insignis</i> (Shp.)		2 0,2	<i>Echiaster signatus</i> Shp.		2 0,8
<i>Lathropinus dux</i> (Shp.)		1 0,1	<i>Ophites stilicoides</i> Shp.		2 0,8
<i>Echiaster signatus</i> Shp.		1 0,1	<i>Pinophilus extremus</i> Shp.		1 0,4
<i>Lathropinus major</i> (Shp.)		1 0,1	<i>Pinophilus affinis</i> Shp.		1 0,4
<i>Echiaster fumatus</i> Shp.		1 0,1	<i>Echiaster fumatus</i> Shp.		1 0,4
<i>Lathrobium deletum</i> Shp.		1 0,1	<i>Lathrobium puncticeps</i> Shp.		1 0,4
<i>Ophites stilicoides</i> Shp.		1 0,1	<i>Stilicis amazonicus</i> Shp.		1 0,4
35 weitere unbestimmte Arten			<i>Staphylinus vestustus</i> Shp.		1 0,4
			<i>Trogophloeus</i> sp. 1		1 0,4
			27 weitere unbestimmte Arten		
Carabidae:	Dominante Arten		Carabidae:	Dominante Arten	
<i>Dercylus</i> sp.	F N S	67 21,1	<i>Elaphropus</i> sp.	F N S	55 18,8
<i>Colliuris</i> sp. 1	F N S	32 10,1	<i>Meotachys fraterculus</i> Bates	F N S	49 16,7
<i>Loxandrus</i> sp. 1	F	27 8,5	<i>Meotachys</i> sp. 2	F N S	47 16,0
<i>Elaphropus</i> sp.	F N S	24 7,5	<i>Oxydrepanus? minimus</i> Putzeys	N S	19 6,5
			<i>Oxydrepanus brasiliensis</i> Putzeys	F N S	17 5,8

Lago Janauarf

Arten	Aktivitätsdominanzen			Arten	Besiedlungsdichtedominanzen		
	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %			Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %	
	Subdominante Arten			Subdominante Arten			
<i>Loxandrus div. sp.</i>		15	4,7	<i>Meotachys platyderus</i> Bates	N S	14	4,8
<i>Abaridius tachypoides</i>	F N	14	4,4	<i>Paratachys sp.</i>	N S	14	4,8
<i>Dercylus? crenatus</i> Schaum	F N S	14	4,4	<i>Meotachys sulcipennis</i> Bates		8	2,7
<i>Pachyteles sp.</i>		8	2,5	<i>Oxycrepis sp.</i>		4	1,4
<i>Oxycrepis sp.</i>		7	2,2	5 weitere unbestimmte Arten			
<i>Galerita amazonica</i> Liebke		6	1,9				
<i>Aspidoglossa sp.</i>		4	1,3				
<i>Meotachys sp. 2</i>		4	1,3				
6 weitere unbestimmte Arten							
	Rezedente Arten			Rezedente Arten			
<i>Oxydrepanus? minimus</i> Putzeys		2	0,6	<i>Polyderis sp.</i>		3	1,0
<i>Colliuris sp. 2</i>		1	0,3	<i>Abaridius tachypoides</i> Bates		2	0,7
<i>Meotachys platyderus</i> Bates		1	0,3	<i>Dercylus sp.</i>		2	0,7
35 weitere unbestimmte Arten				<i>Galerita amazonica</i> Liebke		1	0,3
				21 weitere unbestimmte Arten			

Tab.4: Die Dominanzverhältnisse der Staphyliniden und Carabiden am Rio Tarumã Mirfím (Die Zeichen für das Vorkommen wie bei Tabelle 2).

Rio Tarumã Mirfím

Arten	Aktivitätsdominanzen			Arten	Besiedlungsdichtedominanzen		
	Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %			Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %	
	Dominante Arten				Dominante Arten		
<i>Orphnebius sp. 2</i>	N S	297	26,1	<i>Stenaesthetus illatus</i> Shp.	F N S	46	14,7
<i>Thamiaraea sp.</i>	F N S	293	25,8	<i>Lathrobium sp.</i>	F S	44	14,1
<i>Diestota sp.</i>	F N S	104	9,1	<i>Trogophloeus sp. 2</i>	N S	37	11,8
<i>Zyras sp. 2</i>	F N	95	8,4	<i>Alisalia sp.</i>	N S	17	5,4
	Subdominante Arten			Subdominante Arten			
<i>Hoplandria sp. 1</i>	N S	44	3,9	<i>Thamiaraea sp.</i>	F N S	11	3,5
<i>Meotica ? sp.</i>	F N S	35	3,1	<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)	F N	10	3,2
<i>Ancaeus sp.</i>	F N S	31	2,7	<i>Thinocharis sp.</i>	N S	8	2,6
<i>Zyras sp. 3</i>	N	27	2,4	<i>Homoeotarsus subfractus</i> (Shp.)	N S	7	2,2
<i>Stenaesthetus illatus</i> Shp.	F N S	23	2,0	<i>Cryptobium alienum</i> Shp.		5	1,6
<i>Hoplandria sp. 2</i>		15	1,3	<i>Pinophilus extremus</i> Shp.		4	1,3
3 weitere unbestimmte Arten				<i>Homoeotarsus opacifrons</i> (Shp.)		4	1,3
	Rezedente Arten			Rezedente Arten			
<i>Orphnebius sp. 1</i>		9	0,8	<i>Coproporus conformis</i> Shp.		2	0,6
<i>Echiaster boops</i> Shp.		9	0,8	<i>Lathrobium politum</i> Shp.		2	0,6
<i>Xenopygus bicolor</i> (Lap.)		4	0,4	<i>Platyprosopus rectus</i> Shp.		1	0,3
<i>Coproporus conformis</i> Shp.		3	0,3	<i>Coproporus sp. 1</i>		1	0,3
<i>Echiaster signatus</i> Shp.		3	0,3	<i>Palaminus agilis</i> Shp.		1	0,3
<i>Cryptobium alienum</i> Shp.		3	0,3	<i>Echiaster boops</i> Shp.		1	0,3
<i>Dibelonetes picta</i> (Shp.)		3	0,3	<i>Orphnebius sp. 2</i>		1	0,3
<i>Palaminus sellatus</i> Shp.		2	0,2	<i>Echiaster signatus</i> Shp.		1	0,3
<i>Lathrobium politum</i> Shp.		1	0,1	<i>Diochus nanus</i> Er.		1	0,3
<i>Quedius clypealis</i> Shp.		1	0,1	<i>Lathropinus aequalis</i> (Shp.)		1	0,3
<i>Homoeotarsus opacum</i> (Shp.)		1	0,1	<i>Diestota sp.</i>		1	0,3
<i>Oedodactylus anceps</i> Shp.		1	0,1	32 weitere unbestimmte Arten			

		Rio Tarumã Mirim					
Arten	Aktivitätsdominanzen		Häufigkeit in %	Arten	Besiedlungsdichtedominanzen		
	Anzahl der Individuen				Anzahl der Individuen	Häufigkeit in %	
Rezedente Arten							
<i>Echiaster fumatus</i> Shp.	1		0,1				
<i>Pinophilus extremus</i> Shp.	1		0,1				
<i>Stilicus amazonicus</i> Shp.	1		0,1				
<i>Stannoderus insignis</i> (Shp.)	1		0,1				
<i>Diochus nanus</i> Er.	1		0,1				
44 weitere unbestimmte Arten							
Carabidae:		Dominante Arten		Carabidae:		Dominante Arten	
<i>Galerita amazonica</i> Liebke	F N S	23	13,6	<i>Meotachys sulcipennis</i> Bates	F N S	26	17,9
aff. <i>Stratiotes</i> sp.	F N S	15	8,9	<i>Polyderis</i> sp.	F N S	17	12,7
<i>Loxandrus</i> div. sp.		9	5,3	<i>Meotachys</i> sp. 1	F N S	15	11,2
1 weitere unbestimmte Art				<i>Meotachys fraterculus</i> Bates	F N S	10	7,5
				<i>Oxydrepanus? minimus</i> Putzeys	F N S	10	7,5
				3 weitere unbestimmte Arten			
Subdominante Arten							
<i>Colliuris</i> sp. 1		5	3,0	<i>Oxydrepanus? brasiliensis</i> Putzeys		2	1,5
<i>Oxydrepanus? brasiliensis</i> Putzeys		5	3,0	5 weitere unbestimmte Arten			
<i>Meotachys</i> sp. 1		5	1,8				
20 weitere unbestimmte Arten							
Rezedente Arten				Rezedente Arten			
<i>Meotachys fraterculus</i> Bates		1	0,6	<i>Elaphropus</i> sp.		1	0,7
<i>Dercylus? crenatus</i> Schaum		1	0,6	11 weitere unbestimmte Arten			
<i>Elaphropus</i> sp.		1	0,6				
<i>Oxydrepanus? minimus</i> Putzeys		1	0,6				
22 weitere unbestimmte Arten							

seits und den Igapó andererseits herangezogen werden können, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben. Am wahrscheinlichsten könnten die Carabiden *Oxycrepis* sp. und *Abaridius tachypoides* als reine Várzeatiere angesprochen werden, während sich *Stenaesthetus illatus* als charakterisches Tier des untersuchten Igapótypes im Schwarzwassergebiet herausstellen könnte.

In den Tabellen 2, 3 und 4 ist fernerhin noch das zeitliche Vorkommen der Käfer durch die Symbole F (fallendes Wasser), N (Niedrigstwasser) und S (steigendes Wasser) für die dominanten und subdominanten Arten dargestellt. Der überwiegende Teil der Arten ist sowohl schon bei fallendem Wasser als auch bei Niedrigstwasser und steigendem Wasser oder erst bei Niedrigstwasser und steigendem Wasser vorhanden. Wenige Arten treten nur während des steigenden Wassers auf. So sind als typische Tiere des fallenden Wassers auf der Ilha de Curarí *Zyras* sp. 1 (Staphylinidae) und *Abaridius tachypoides* (Carabidae) zu nennen. Am Lago Januari treten *Loxandrus* sp. 1 (Carabidae) und *Dibelonetes picta* (Staphylinidae) nur während des fallenden Wassers auf. Bei steigendem Wasser treten *Lathrobium deletum*, *Lathrobium puncticeps* und *Eugastus bicolor* in den Várzeawäldern auf der Ilha de Curarí bzw. am Lago Januari auf. Bisher konnte bei keinem der untersuchten Tiere eindeutig auf eine getrennte Folge von Generationen geschlossen werden. Eine eindeutige Folge zeitlich getrennter Generationen scheint damit zumindest für die Mehrzahl der Carabiden- und Staphylinidenarten in den untersuchten Gebieten nicht vorzukommen.

Wieweit die vertikale Struktur des Überschwemmungswaldes auch die Verteilung der Carabiden und Staphyliniden beeinflusst, wurde an den dominanten Arten geprüft (Abb. 1, 2, 3).

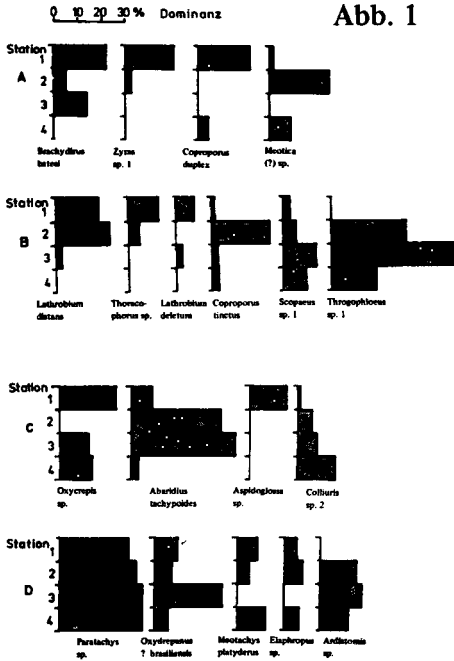
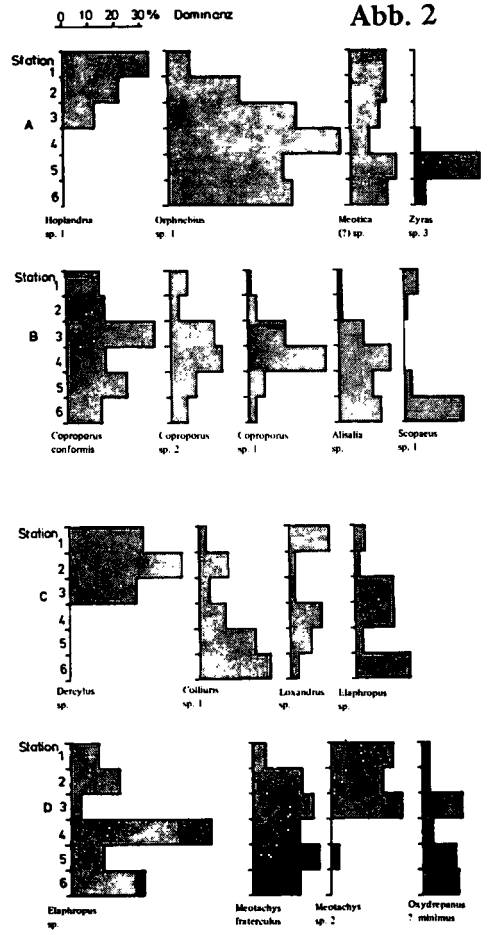


Abb. 1: Die vertikale Verteilung der Dominanzen von Staphyliniden und Carabiden auf der Ilha de Curari. Der Dominanzwert jeder Station gibt den Anteil der Art an der gesamten Abundanz dieser Station an.

A = Staphyliniden in den Formalinfallen, B = Staphyliniden in den Quadratproben, C = Carabiden in den Formalinfallen, D = Carabiden in den Quadratproben.

Abb. 2: Die vertikale Verteilung der Dominanzen von Staphyliniden und Carabiden am Lago Januari. Berechnung und Darstellung der Dominanzen wie bei Abb. 1.



Es zeigt sich, daß nur wenige Tiere eine über alle Probestellen eines Überschwemmungswaldes gleichmäßige Dominanzverteilung besitzen. Es sind auf der Ilha de Curari *Paratychys* sp. (Carabidae) und am Lago Januari *Meotica* (?) sp. Die meisten Tiere weisen dagegen eine sehr spezifische Vertikalverteilung auf. Das häufigste Verteilungsmuster zeigt dabei höchste Dominanzwerte im zentralen Bereich der Überschwemmungswälder. Viele der Käfer haben aber auch deutliche Vorzugsbereiche in den oberen oder unteren Bereichen der Überschwem-

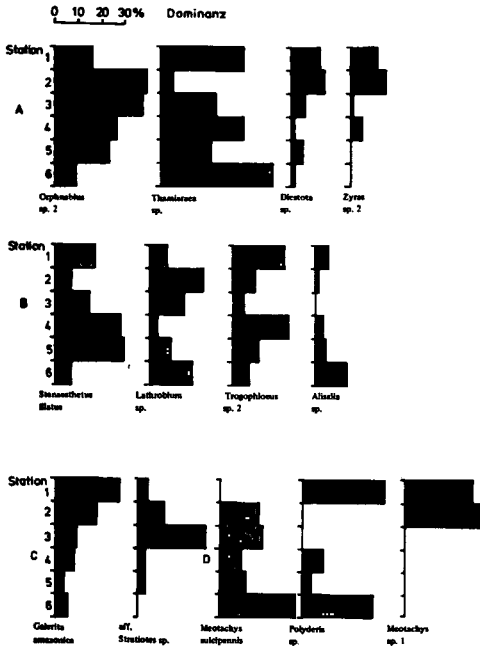


Abb. 3: Die vertikale Verteilung der Dominanzen von Staphyliniden und Carabiden am Rio Tarumã Mirim. Berechnung und Darstellung der Dominanzen wie bei Abb. 1

mungswälder. So konnte *Aspidoglossa* (Carabidae) nur an der obersten Probestelle an der Ilha de Curarí festgestellt werden. *Zyrra* sp. 1, *Thoracophorus* sp., *Lathrobium deletum* auf der Ilha de Curarí, *Hoplandria* sp. 1, *Dercylus* sp., *Meotachys* sp. 2 am Lago Janauarí und *Zyrra* sp. 2 und *Meotachys* sp. 1 am Rio Tarumã Mirim bevorzugen deutlich einen Bereich, der die obersten 2 oder 3 Probestellen umfaßt. Ein Bereich etwa der 3 untersten Probestellen wird von *Zyrra* sp. 3 am Lago Janauarí, von *Trogophloeus* sp. 1 und *Ardistomis* sp. auf der Ilha de Curarí besiedelt. *Colliuris* sp. 2 auf der Ilha de Curarí scheint ebenfalls die unteren Bereiche des Überschwemmungswaldes den oberen Bereichen vorzuziehen.

Die unregelmäßigen Verteilungsmuster, die bei einigen der untersuchten Tiere auftreten, könnten außer durch methodische Fehler auch durch Wanderbewegungen entsprechend der Wasserstandsschwankungen hervorgerufen werden. Wanderbewegungen einiger Arten könnten dazu führen, daß zu manchen Zeitpunkten die Populationen nicht vollkommen erfaßt werden. Andererseits besteht allerdings auch die Möglichkeit, daß bei schwierig zu trennenden Arten eine Art nicht richtig erkannt wird, obwohl stichprobenartig auch Genitaluntersuchungen durchgeführt wurden. (So wurde eine als C 18 definierte Art von Dr. Erwin als eine aus 4 Arten bestehende Gruppe der Gattung *Loxandrus* bestimmt). Ökologische Allopatrie scheint in den untersuchten Überschwemmungswäldern häufiger vorzukommen, so daß vielleicht sehr nahe verwandte Arten in Einzelfällen nicht getrennt wurden. Ein allopatrisches Vorkommen scheint z.B. bei *Zyrra* sp. 1, der nur auf der Ilha de Curarí gefunden wurde und *Zyrra* sp. 2, der am Lago Janauarí und Rio Tarumã Mirim vorkam ebenso zu bestehen wie bei *Orphnebius* sp. 1 am Lago Janauarí und *Orphnebius* sp. 2 am Rio Tarumã Mirim. Beide Artenpaare sind äußerst ähnlich und können eindeutig nur durch Genitaluntersuchungen getrennt werden.

Die räumlich-zeitliche Gliederung der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften

Die Festlegung und Gliederung von Tiergemeinschaften ist einer der ersten und wichtigsten Schritte bei der Beschreibung des Tierbestandes eines Ökosystems. Die Lebensgemeinschaft von Tieren, die Zoozönose, wurde von KROGERUS (1932) definiert als "ein den gesamten Tierbestand des Standortes umfassendes sich selbst regulierendes Bevölkerungssystem von Tieren, die durch eine durch soziologische Affinität ihrer Hauptmitglieder charakterisierten Artengruppe zusammengehalten werden". Diese Definition, die die selbstregulative Beständigkeit der Tiergemeinschaft beinhaltet, setzt die Beständigkeit der Umwelt voraus. Bei der außerordentlich hohen Unbeständigkeit der vorliegenden Ökosysteme ergeben sich bei der Anwendung des Begriffes Zoozönose daher erhebliche Probleme.

Die räumlich-zeitliche Gliederung der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften wurde auf ihre Artenidentität mit dem "Index of similarity" nach MOUNTFORD (1962) und auf ihren Dominantenbestand mit der Dominantenidentität (RENKONEN 1938) geprüft. Hierbei wurden nur die Proben der Formalinfallen ausgewertet, da die Quadratproben zu manchen Zeiten der emersen Phase zu wenige Individuen ergaben.

Nach dem Dendrogramm, das auf Grund der "Indices of similarity" erstellt wurde (Abb. 4), lassen sich eindeutig der Igapó am schwarzwasserführenden Rio Tarumã Mirim von den beiden Várzeawäldern auf der Ilha de Curarí und vom Lago Januári trennen.

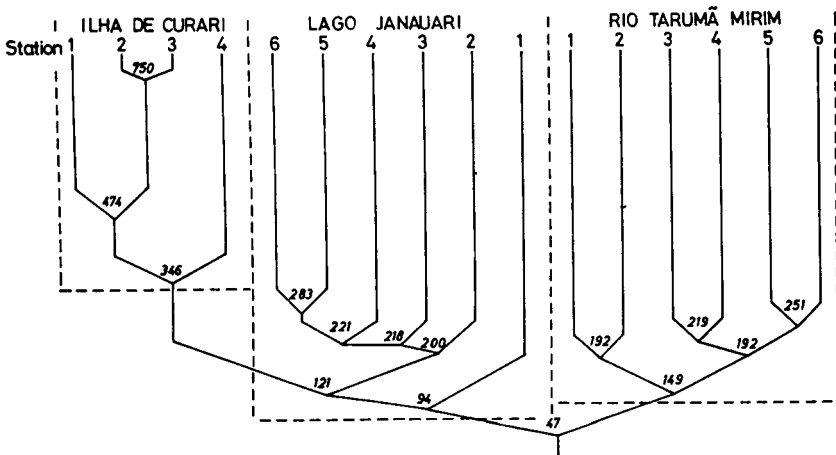


Abb. 4: Artidentitätsdendrogramm für die Stationen in den Überschwemmungswäldern der Ilha de Curarí, des Lago Januári und des Rio Tarumã Mirim.

Ebenso bilden die Carabiden- und Staphylinidenbestände der einzelnen Probestellen auf der Ilha de Curarí eine Gruppe stärkerer Ähnlichkeit der Artenidentität. Im Mischwassergebiet am Lago Januári bilden dagegen die Carabiden- und Staphylinidenbestände der Probestellen 2 - 6 eine höhere Ähnlichkeit ihrer Artenidentität. Diese Probestellen zeigen eine größere Ähnlichkeit ihrer Artenbestände mit denjenigen des Weißwassergebietes auf der Ilha de Curarí als mit der näher gelegenen Probestelle 1 am Lago Januári. Der Carabiden- und Staphylinidenbestand der Probestelle 1 steht isoliert da. Diese Probestelle zeich-

net sich gegenüber den übrigen Probestellen der Ilha de Curarí und des Überschwemmungswaldes am Lago Januarí dadurch aus, daß sie der Terra firme am nächsten liegt. Die Ähnlichkeitsbeziehungen in der Artenzusammensetzung zwischen den Carabiden- und Staphylinidenbeständen der Ilha de Curarí und des Várzeawaldes am Lago Januarí könnte sich dahingehend deuten lassen, daß die Artenbestände der Ilha de Curarí und der unteren Probestellen (2 - 6) des Überschwemmungswaldes am Lago Januarí die Artenzusammensetzung in der Várzea repräsentieren. An der Probestelle 1 am Lago Januarí scheint dagegen mehr der Einfluß der nahen Terra firme zu Tragen zu kommen.

Aber auch in den beiden übrigen Überschwemmungswäldern, dem Várzeawald auf der Ilha de Curarí und dem Igapó am Rio Tarumá Mirím, nehmen die obersten Probestellen (1 bzw. 1 und 2) sowohl wie die untersten (4 bzw. 5 und 6) eine Sonderstellung ein. Sie lassen sich nach ihrer Artenzusammensetzung eindeutig von den Probestellen des zentralen Bereiches der Überschwemmungswälder trennen.

Da sich die Artenbestände in ihrer vertikalen Verteilung deutlich voneinander unterscheiden lassen, stellt sich die Frage, ob diese Artenbestände Repräsentanten einer eigenen Zooönse darstellen. Aus dieser Problemstellung heraus, wurden für jeden Überschwemmungswald die vertikale und zeitliche Gliederung der Carabiden- und Staphylinidenbestände untersucht. Da ein Dendrogramm, in dem alle Proben einzeln dargestellt wären (maximal 50 Proben), zu unübersichtlich würde, wurden Gruppen näherer Ähnlichkeit aus graphischen Gründen in Blocks zusammengefaßt und mit großen Buchstaben bezeichnet (Abb. 5 und 6). Diese Blocks stellen also ein komprimiertes Dendrogramm dar, in dem die Werte des höchsten und des niedrigsten Ähnlichkeitsgrades zwischen den zum entsprechenden Block gehörenden Proben unter dem großen Buchstaben angegeben sind. Die Ordnung der Artenbestände auf Grund des "Index of similarity" bot einige Schwierigkeiten, da nur einige Artenbestände echte isolierte Ähnlichkeits-Blocks darstellen. Diese Blocks enthalten in dem Dendrogramm unter dem großen Buchstaben die Werte des höchsten und des niedrigsten Ähnlichkeitsgrades. Bei den übrigen Blocks des Dendrogrammes der Artenähnlichkeit sind einzelne Artenbestände oder kleinere Ähnlichkeitsgruppen, die aber untereinander eine geringere Ähnlichkeit haben als zu dem vorhergehenden Block, zusammengefaßt worden. Bei diesen künstlich zusammengefaßten Blocks wurde der höchste und der niedrigste Ähnlichkeitsgrad, den diese Artenbestände oder Ähnlichkeitsgruppen zu dem vorhergehenden Block aufweisen, an der Stelle der niedrigsten Ähnlichkeit angegeben.

Bei der Berechnung des Dendrogrammes für die Dominanzidentitätswerte waren die Blocks mit größerer Ähnlichkeit in jedem Fall gut abzugrenzen.

Mit Ausnahme der Ilha de Curarí gilt für die Artbestände der Überschwemmungswälder im Mischwassergebiet am Lago Januarí und im Schwarzwassergebiet am Rio Tarumá Mirím, daß zu Beginn der emersen Phase die einzelnen Artbestände die geringste Ähnlichkeit untereinander haben. Sie betragen als Höchstwerte nur wenig über 40% der Dominanzidentität. Dagegen haben die Blocks E, F und G sehr hohe Ähnlichkeiten. Die Artenbestände dieser Blocks scheinen sich mit fortlaufender Dauer in der emersen Phase zu beständigen Tiergemeinschaften zu stabilisieren. Dagegen scheint der schnelle Wechsel in der Zusammensetzung der Artenbestände zu Beginn der emersen Phase auf eine Instabilität der Tiergemeinschaft schließen zu lassen. Zu Beginn der emersen Phase scheint daher die Zusammensetzung der Zönosen noch nicht festgelegt zu sein. Erst nach einer gewissen Dauer der emersen Phase, etwa ab Oktober, scheinen sich zwei konkrete Zönosen langsam zu stabilisieren. Durch die vertikale Zonierung des Überschwemmungswaldes beschränkt sich die eine Zönose auf die oberen, die andere auf die unteren Bereiche.

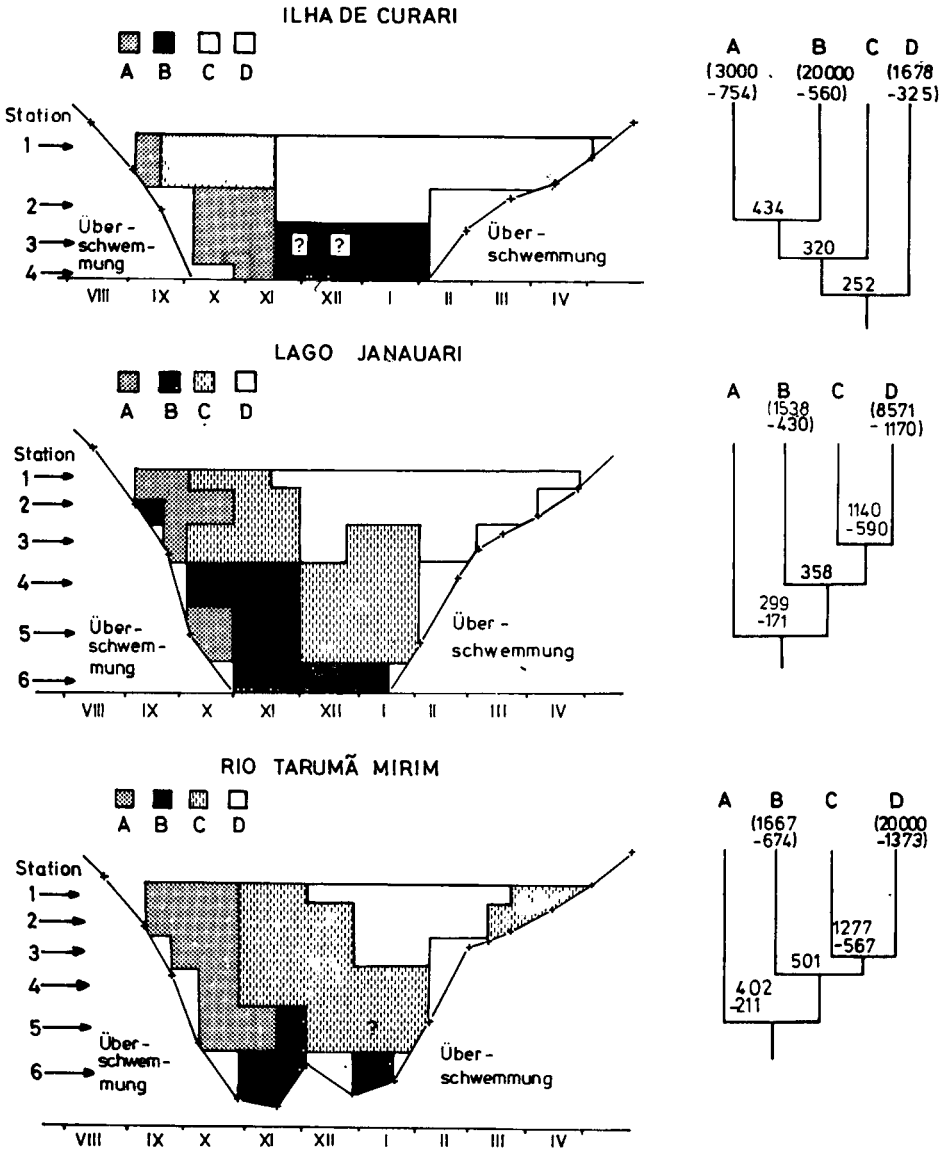


Abb. 5: Dendrogramme der Artenidentität für die Überschwemmungswälder auf der Ilha de Curari, am Lago Janauari und am Rio Tarumã Mirim. Nähere Erklärung siehe Text. (Die mit einem ? versehenen Proben sind ausgefallen).

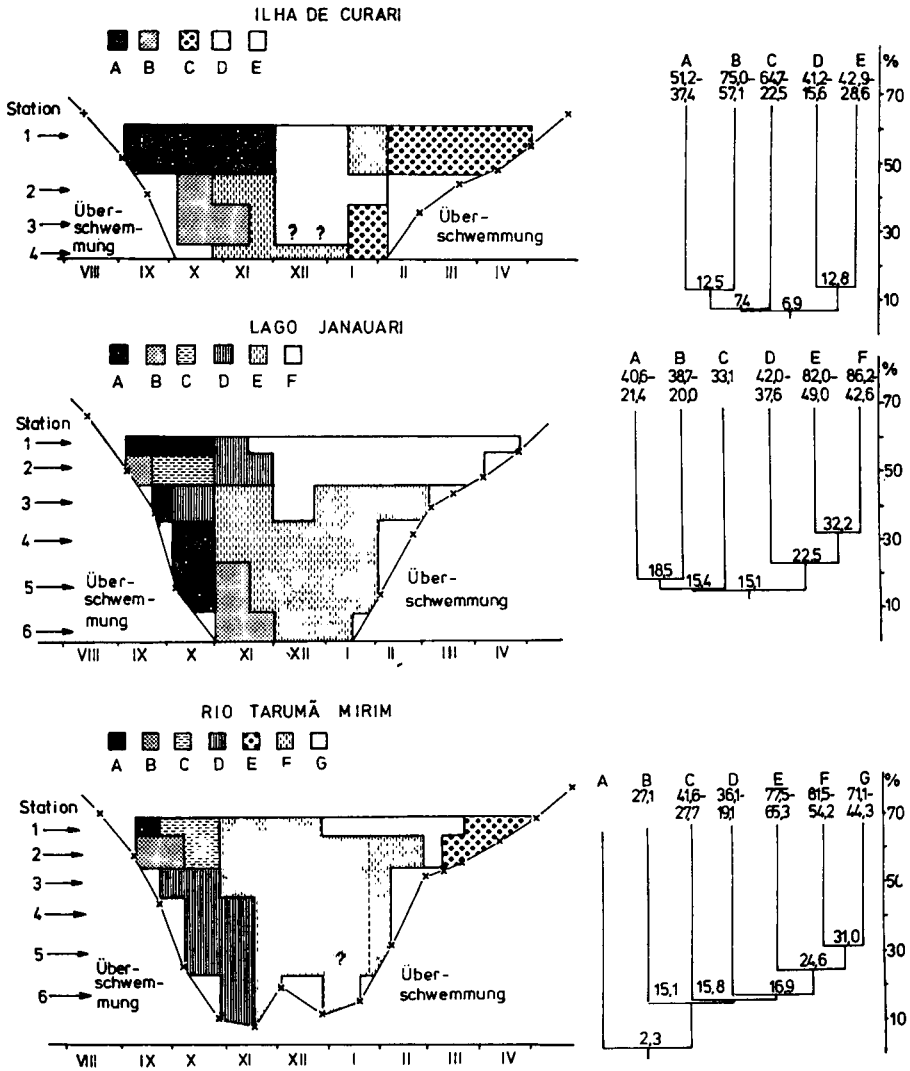


Abb. 6: Dendrogramme der Dominantenidentität für die Überschwemmungswälder auf der Ilha de Curari, am Lago Januári und am Rio Tarumá Mirim. Nähere Erklärung siehe Text. (Die mit einem ? versehenen Proben sind ausgefallen).

Beide Zönosen brechen bei aufkommender Überschwemmung zusammen. Der Artenbestand der obersten Probestellen enthält auch am Ende der emersen Phase vorwiegend Arten der oberen Zönose und im Schwarzwasserüberschwemmungswald am Rio Tarumá Mirim auch einen mehr oder weniger geringen Anteil Arten der unteren Zönose. In ähnlicher Weise verhalten sich auch die Artenbestände auf der Ilha de Curari, mit der Ausnahme, daß an der obersten Probestelle die Ähnlichkeiten der Bestände zu Beginn und zum Ende der emersen Phase sehr groß sind. Die Artengemeinschaft, die unter dem Block C in dem Dendrogramm

der Dominantenidentität zusammengefaßt wurde, setzt sich einerseits aus Arten der Bestände A (Arten, die auf die oberste Probestelle beschränkt sind, aber nur zu Beginn und zum Ende der emersen Phase auftreten) und aus aufwärtswandernden Arten aus dem Bereich der untersten Probestelle (Block D) zusammen.

In den Várzeawäldern der Ilha de Curari und am Lago Januari scheint ferner die Abwärtswanderung mit dem fallenden Wasser einen Einfluß auf die Artengemeinschaft auszuüben. Sowohl nach der Artenidentität als auch nach der Dominantenidentität läßt sich mit Fortschreiten der emersen Phase eine Ähnlichkeit von oberen Probereichen zu unteren Probereichen feststellen. Das bedeutet, daß die Artengemeinschaft, die zu Beginn der emersen Phase an den oberen Probereichen besteht, langsam unter Veränderung ihrer Arten- und Dominanzstruktur zu den unteren Bereichen abwandert.

Die räumlich-zeitliche Veränderung der Artenmannigfaltigkeit

Diversitätswerte als Maß für die Artstruktur in Ökosystemen werden in jüngster Zeit vielfach als Kriterien zur ökologischen Bewertung von Lebensgemeinschaften herangezogen (MÜLLER et al. 1975).

Die Artdiversität ist ein Ausdruck für das Art/Individuen-Verhältnis in einem Ökosystem. In Abb. 7 und 8 sind die Abundanzen der Carabidae und Staphylinidae und die Artenzahl beider Familien für die Fallen- und die Quadratmethode aufgetragen. Die relativ großen Unterschiede zwischen den beiden Methoden, lassen sich auf die Erfassung eines unterschiedlichen Artenspektrums zurückführen. Nach der Quadratmethode ergibt sich übereinstimmend für alle drei Überschwemmungswälder, daß die niedrigsten Abundanzwerte in der Mitte der emersen Phase liegen. Höchstwerte ergeben sich am Ende der emersen Phase. Dieser Abundanzanstieg am Ende der emersen Phase ist unter anderem sicherlich mit der Rückwanderung vieler Arten vor dem heranrückenden Wasser zu erklären. Die niedrigen Abundanzwerte in der Mitte der emersen Phase sind besonders in den obersten Probestellen stark ausgeprägt.

Das Absinken der Abundanzen nach anfänglich hohen Werten zu Beginn der emersen Phase wird von BECK (1976) für Collembolen auf die Stabilisierung der Lebensgemeinschaft zurückgeführt, aus der viele auf die Dauer nicht konkurrenzfähige Arten abgedrängt werden. Betrachtet man die Ähnlichkeitsverhältnisse der untersuchten Käferbestände, so trifft diese Erklärung sicherlich auch für die Carabidae und Staphylinidae zu.

Andererseits scheint auch die zunehmende Austrocknung der oberen Probestellen (IRMLER 1976) für manche Arten ein Ausweichen aus diesem Bereich zu erfordern. Diese Arten wandern mit dem absinkenden Wasser abwärts und halten sich auch in der Mitte der emersen Phase in unmittelbarer Ufernähe auf. Dies führt zu relativ hohen Abundanzen in Ufernähe, wenn in den oberen Bereichen schon die Phase geringer Besiedlungsdichte erreicht ist. Am Lago Januari und Rio Tarumã Mirim ergeben sich relativ hohe Aktivitätsdichten in der Mitte der emersen Phase. Diese Abundanzverhältnisse sind auf das starke dominante Vorkommen der *Orphnebius* und *Thamiaraea*-Arten zurückzuführen, die während dieser Zeit ihre optimale Aktivität entwickeln.

Ein mögliches Maß für die Artdiversität bietet der Diversitätsindex nach SHANNON & WEAVER (1963). Die Indices für die Fallen- und Quadratmethode wurden in Abb. 9 eingetragen. Nach der Aktivitätsdiversität liegen die höchsten Werte zu Anfang der emersen Phase, nach der Besiedlungsdiversität besonders zum Ende der emersen Phase. Tendenzen

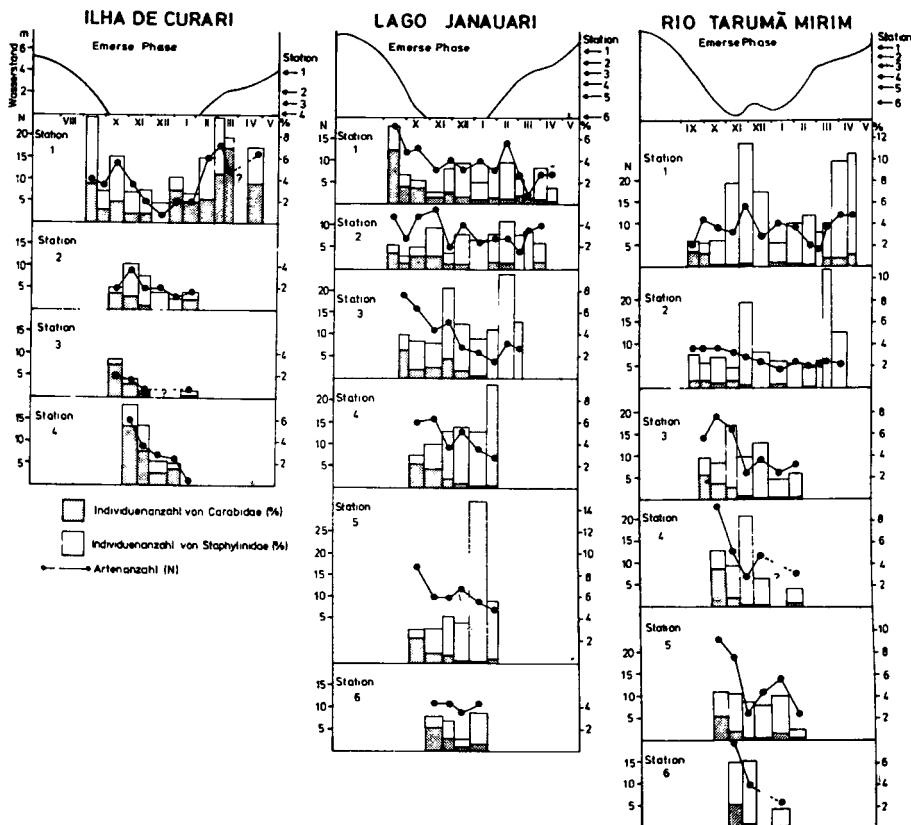


Abb. 7: Relative Individuenanzahlen und Artenanzahlen von Carabiden und Staphyliniden auf Grund der Formalinfallen in den Überschwemmungswäldern auf der Ilha de Curari, am Lago Januari und am Rio Tarumã Mirim. (Die mit einem ? versehenen Proben sind ausgefallen).

mit eindeutigen Maxima und Minima können jedoch nicht festgelegt werden. An der obersten Probestelle auf der Ilha de Curari und am Rio Tarumã Mirim scheint ein mehr oder weniger schwaches Minimum der Diversität in den Monaten November bis Januar ausgeprägt zu sein. Dieser Diversitätsverlauf läßt sich jedoch nur auf der Ilha de Curari durch einen mehr oder weniger parallelen Verlauf der Werte von Fallen- und Quadratmethode erhärten.

Während die Werte der Artendiversität im zeitlichen Verlauf nur mehr oder weniger unregelmäßige Schwankungen zeigen, die zudem in beiden Methoden nicht immer korrelieren, bietet die vertikale Veränderung der Artdiversitäten in den beiden Várzeawäldern auf der Ilha de Curari und am Lago Januari eine deutliche Tendenz. In diesen beiden Überschwemmungswäldern liegen die geringsten Artdiversitäten mit Werten von $\pm 3,1 - 3,2$ im zentralen Bereich der Überschwemmungswälder (Abb. 10). Zu den oberen und unteren Probestellen steigt die Artdiversität wieder an. Diese Tendenz ist nach beiden Sammelmethode zu verfolgen.

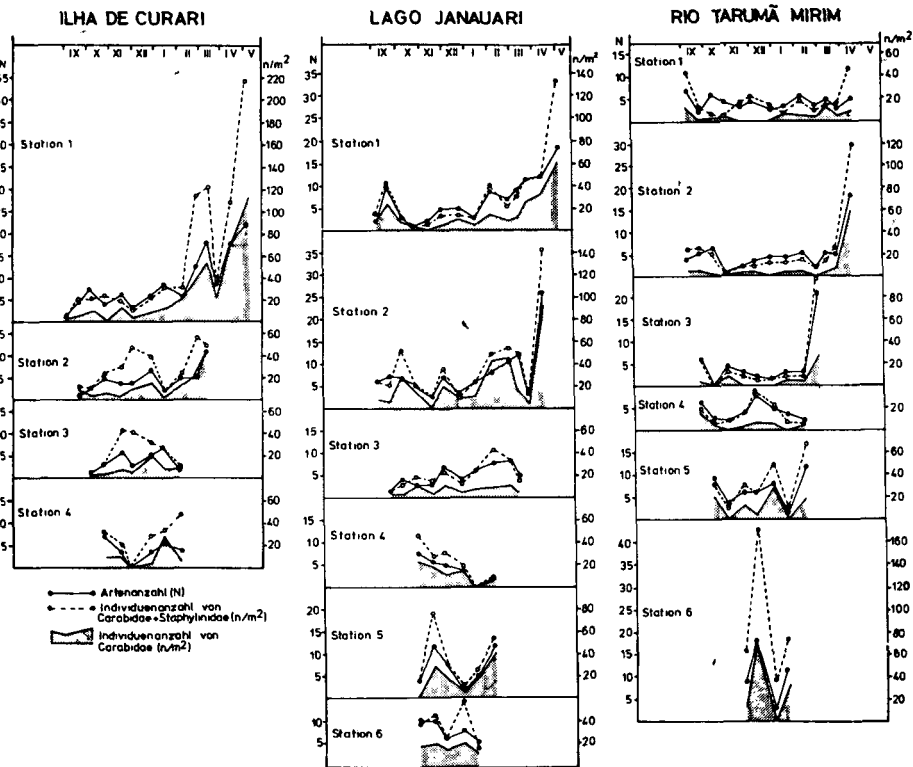


Abb. 8: Abundanzen/m² und Artenanzahlen von Carabiden und Staphyliniden auf Grund der Quadratproben in den Überschwemmungswäldern auf der Ilha de Curari, am Lago Janauari und am Rio Tarumã Mirim.

Im Igapó am Rio Tarumã Mirim ist sie dagegen nicht zu erkennen. Im Gegensatz zu den beiden Várzeawäldern befinden sich gerade niedrige Werte der Artdiversität an den obersten und untersten Probestellen. Da die Schwankungsbreite jedoch nur gering ist, können diese Unterschiede auch auf methodisch bedingten Fehlern beruhen.

Die hohen Artdiversitäten der oberen Bereiche der Várzeawälder lassen sich mit der größeren Stabilität dieser Gebiete erklären. Diese Bereiche wurden nur in 30% der Jahre von 1902 - 1971 überschwemmt (IRMLER 1975). Andererseits mag die Randlage zur Terra firme auch einen Einfluß auf die Artdiversität haben. Eine Erhöhung der Artenzahl in Übergangszonen, Oecotonen, zwischen zwei Lebensgemeinschaften ist vielfach berichtet worden (MAURER 1974, TISCHLER 1950, SCHAEFER 1974, OWEN 1971). Dieser "Randeffekt" (SCHWERDTFEGER 1968) könnte auch die hohe Artdiversität in den unteren Bereichen der Überschwemmungswälder verursachen. Hierbei muß man annehmen, daß die Carabiden und Staphyliniden von der Wasserseite hier die Waldränder anfliegen und sich dort niederlassen. Flugunfähige Arten müßten daher auch in den unteren Randbereichen geringe Artdiversitäten aufweisen, wie dies auch für Spinnen in nordamerikanischen Auwäldern festgestellt wurde (UETZ 1976).

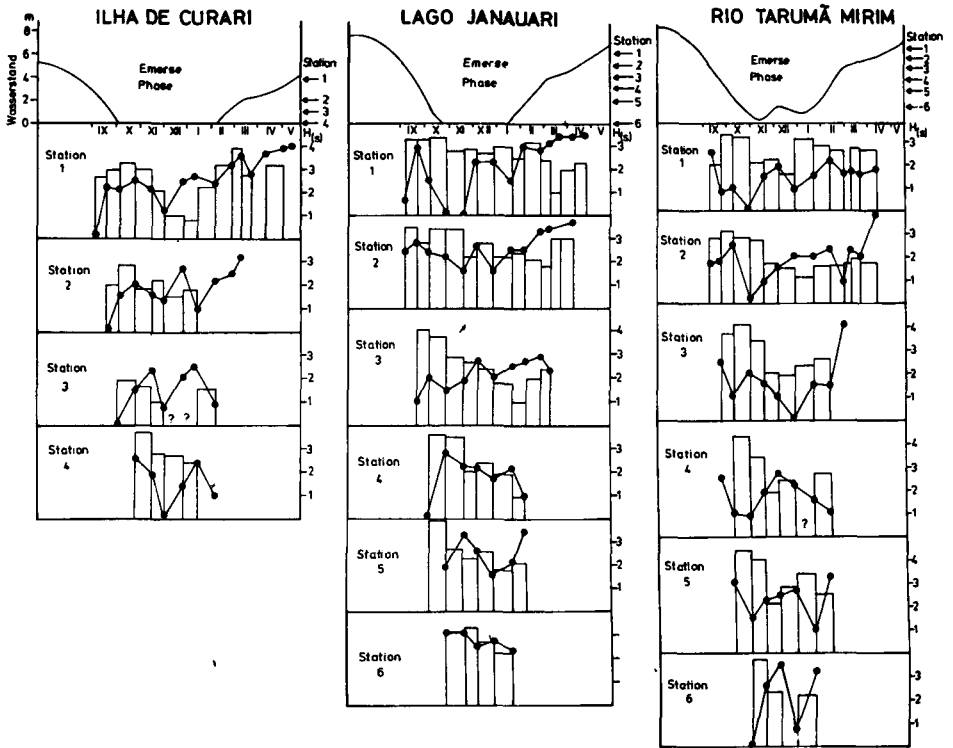


Abb. 9: Werte der Artdiversität auf Grund der Formalinfallen (Säulchen) und der Quadratproben (Kurve). (Die mit einem ? versehenen Proben sind ausgefallen).

Unterschiede zwischen den drei Überschwemmungswäldern auf Grund der Diversitätswerte lassen sich feststellen, können aber nicht statistisch bewiesen werden (Tabelle 1).

Der leichte Anstieg der Diversitätswerte vom Überschwemmungswald auf der Ilha de Curari zu dem am Rio Tarumã Mirim, besteht auch nach dem Index H'/I_d , der als "evenness" bezeichnet wird (Abb. 11). Dieser Index gibt den Grad der Unterschiedlichkeit in der Häufigkeit der einzelnen Arten an. An diesen Indices lassen sich zumindest der Várzeawald auf der Ilha de Curari und der Igapó am Rio Tarumã Mirim statistisch ($P < 5\%$) gesichert unterscheiden.

Bei den Aktivitätsdiversitäten liegen die Werte der Überschwemmungswälder am Lago Januari und am Rio Tarumã Mirim unter dem des Várzeawaldes auf der Ilha de Curari. Dieser Unterschied ist auf die hohe Aktivitätsdominanz der beiden *Orphnebius*-Arten zurückzuführen.

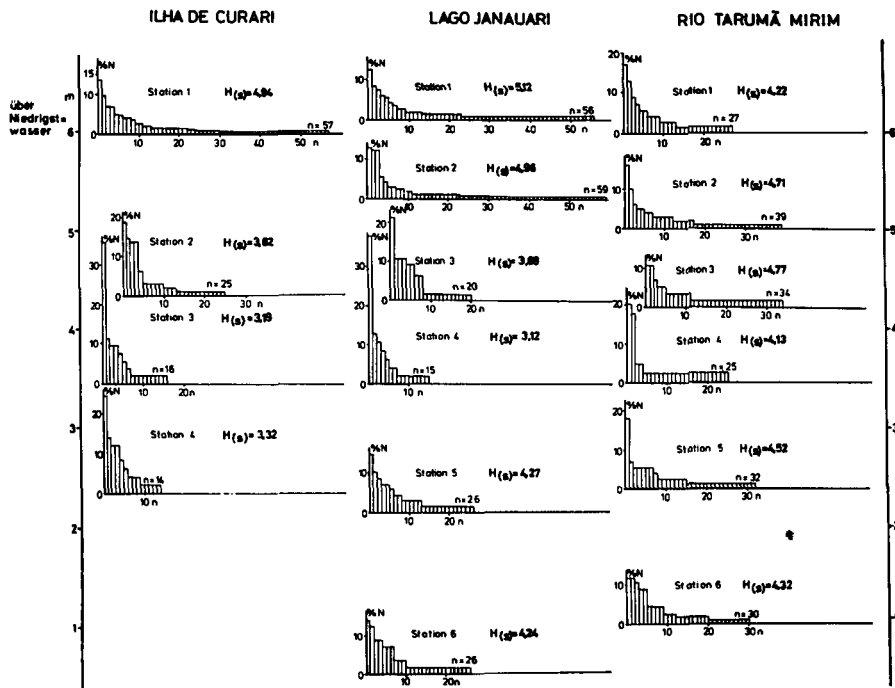


Abb. 10: Dominanzstruktur und Artdiversität an den Stationen der Überschwemmungswälder auf der Ilha de Curari, am Lago Janauari und am Rio Tarumá Mirim auf Grund der Quadratproben.

Diskussion

Die Fallenmethode ist eine vielfach angewandte und auch kritisierte Methode zur Erfassung der epigäischen Bodenfauna. Sie bildet anscheinend gute Möglichkeiten zur Untersuchung autökologischer und phänologischer Probleme (TRETZEL 1952, 1954, 1955, HEYDEMANN 1956). TRETZEL (1952) und HEYDEMANN (1955) weisen ausdrücklich daraufhin, daß mit dieser Methode in Form von Fallen-Zonenfängen in einem "transect" ökologische Faktorengelände erfolgreich untersucht werden können. Andererseits halten BRIGGS (1961) und GREENSLADE (1964) diese Methode nicht geeignet für quantitative Vergleiche zwischen verschiedenen Habitaten. Neuerdings wurde auch gefunden, daß das oft als Konservierungsflüssigkeit verwandte Formalin eine Lockwirkung ausüben kann (ADIS & KRAMER 1975). BALOGH (1958) empfiehlt zu der Fallenmethode zusätzlich auch die Quadratmethode anzuwenden. In dieser Arbeit soll bei der quantitativen Analyse zwischen den drei Überschwemmungswäldern, besonders bei der Diversitätsuntersuchung, die Quadratmethode den Vorrang erhalten.

Die Artenzahlen in den untersuchten Überschwemmungswäldern sind erwartungsgemäß außerordentlich hoch. Während in westdeutschen Auwäldern 35 (SPÄH 1974) bzw.

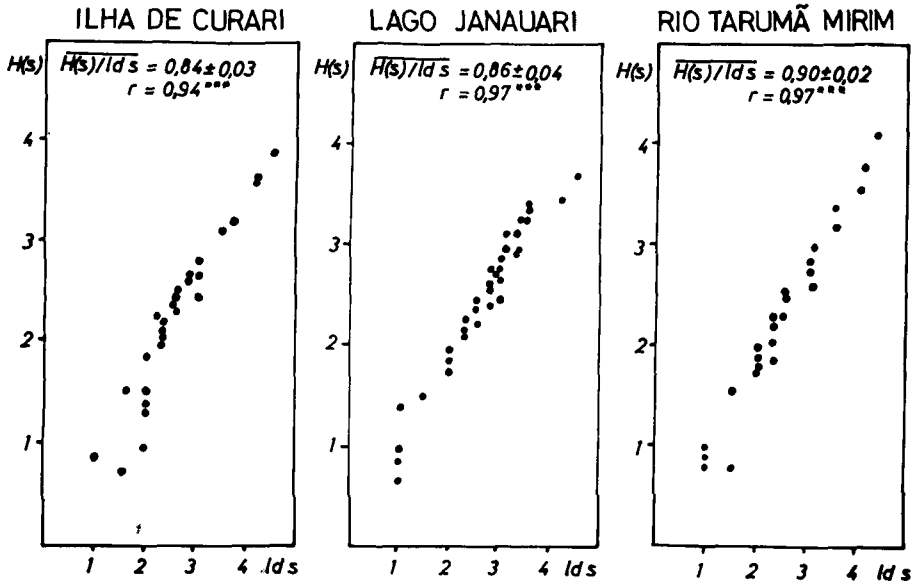


Abb. 11: "Species evenness" ($H(s)/ld s$) und Korrelationskoeffizient zwischen der Diversität ($H(s)$) und dem Logarithmus der Artenzahl ($ld s$) für die Überschwemmungswälder auf der Ilha de Curari, am Lago Janauari und am Rio Tarumã Mirim.

44 (LEHMANN 1965) Carabiden-Arten auftraten, liegt dieser Wert mit 127 Arten in den zentralamazonischen Überschwemmungswäldern 3 - 4 mal höher. Aus den Tropen liegen Diversitätsuntersuchungen von epigäischen Coleopteren noch nicht vor. Dagegen sind Diversitäten für Insekten aus der Vegetationsschicht der Tropen bekannt. ELTON (1973) gibt Werte von $\pm 1,6$ Individuen/Art aus Regenwäldern bei Belém (Pará) und Barro Colorado Island (Panama) an. JANZEN & SCHOENER (1968) kommen für Costa Rica auf Werte von 2,46 - 12,02 Individuen/Art. Die in den zentralamazonischen Überschwemmungswäldern für Carabidae und Staphylinidae gewonnenen Werte liegen mit 4,85 - 5,59 Ind./Art innerhalb der von JANZEN & SCHOENER (1968) berichteten Schwankung. Ebenso liegen die von diesen beiden Autoren gemeldeten Diversitätswerte mit 4,8 - 6,4 bits/individual nahe den für die untersuchten Überschwemmungswälder errechneten Werten (3,8 - 4,4 bits/individual), zumal die beiden genannten Autoren mehrere Insektenordnungen in ihre Rechnung einbezogen haben.

Allerdings liegen die Artdiversitäten der Bodenfauna in mitteleuropäischen Untersuchungsgebieten mit ihren Höchstwerten ebenfalls in dieser Größenordnung. MAURER (1974) gibt für Felder in der Schweiz Werte von 1,9 - 3,6 bits/ind. an, NAGEL (1975) für Trockenrasen in Westdeutschland 2,16 - 4,74 bits/ind. und SCHAEFER (1974) in Küstenbiotopen für Staphylinidae 1,0 - 3,5 bits/ind. und für Carabidae 2 - 3 bits/ind. (alle Werte nach Formalinfallenmethode). Aus Nordamerika wurde für die Spinnenfauna in Auwäldern eine Artdiversität von 1,2 - 3,6 bits/ind. errechnet (UETZ 1976) (nach Formalinfallenmethode).

Besser als durch die Diversitätsindices wird der Unterschied zu der Artverteilung in der mitteleuropäischen Bodenfauna durch die "species evenness" ausgedrückt, die die Gleichmäßigkeit der Verteilung der Individuen über das Artenspektrum angibt. MAURER (1974) erhält einen Wert von 0,79, NAGEL (1975) 0,58 - 0,84. Die für die untersuchten Überschwemmungswälder errechnete "species evenness" liegt mit 0,84 - 0,90 sehr nahe am ökologischen Maximum von 1,0. Diese hohe "species evenness" gilt jedoch nicht für alle Tiergruppen in den Tropen (LLOYD et al. 1968). Die hohen Werte für die "species evenness" in den drei untersuchten Überschwemmungswäldern zeigen, daß trotz der durch die jahresperiodischen Überschwemmungen extremen Bedingungen in diesen Wäldern die Nischen bis nahe zum ökologischen Maximum ausgenutzt sind (LLOYD & GHELARDI, 1964). Die Überschwemmungen scheinen auf Grund ihrer vorhersagbaren periodischen Wiederkehr die Ausnutzung der ökologischen Nischen nicht wesentlich zu stören.

Zwischen den drei untersuchten Überschwemmungswäldern liegen leichte Unterschiede der Artdiversität vor, für die, wenn sie sich auch nicht immer statistisch erhärten lassen, eine mögliche Erklärung gesucht werden soll.

Die Ursachen für die geographischen, longitudinalen Gradienten der Artdiversität werden von PIANKA (1966) diskutiert. Neuere Arbeiten führen die Größe der Artdiversität auf den Strukturreichtum (KLINGE 1973, MAC ARTHUR 1965, 1969, WILSON et al. 1973) und auf die Entwicklungsgeschichte der Ökosysteme (MÜLLER 1973) zurück. Die geringe Artenidentität zwischen den drei Überschwemmungswäldern zeigt, daß sich die große gesamt Artenzahl im Sinne von MAC ARTHUR (1965) auf die "between habitat" Diversität zurückführen läßt.

Andererseits soll die Artdiversität auch Aussagen über die Stabilität der Lebensgemeinschaft (ESCHERICH 1935, MAC ARTHUR 1955, MAY 1975) und den Energie- und Stoffhaushalt im Ökosystem (FITTKAU 1973, FRÄNZLE 1977, ODUM 1975), wobei in Ökosystemen in einem angespannten Stoffhaushalt hohe Artdiversitäten erreicht werden sollen. Besonders für sehr vagile Arten wurden noch weitere Erklärungen für die Ausbildung der Artdiversität gegeben (KLOPFER et al. 1974).

Die beiden letzten Hypothesen können die Diversitätsunterschiede zwischen den drei Überschwemmungswäldern erklären. Die Várzeawälder, die eine relativ hohe Zufuhr von Nährstoffen haben, besitzen auch eine geringere Stabilität, da in der Várzea, besonders auf Inseln wie der Ilha de Curari (IRMLER 1975), eine hohe Dynamik im Abtransport und Zufuhr von Erdmassen erfolgt (SIOLI 1951a, 1957). Andererseits besitzt der Igapó, da er in den nährstoffarmen Schwarzwassergebieten liegt (SIOLI 1964, 1968a, 1968b, ANONYMUS 1972), einen angespannten Stoffhaushalt. Abgesehen von den jahresperiodischen Überschwemmungen zeichnet er sich aber wahrscheinlich durch eine hohe Stabilität aus (SIOLI 1951b).

Die Unterschiede in der Artdiversität zwischen den drei Überschwemmungswäldern sind aber gering verglichen mit den vertikalen Schwankungen innerhalb der beiden Várzeawälder. Besonders die hohen Artdiversitäten in den untersten Bereichen der Várzeawälder scheinen auf einen regen Austausch von fliegenden Arten hinzudeuten, wie dies auch für die Besiedlung westdeutscher Uferbiotope gemeldet wird (LEHMANN 1965). In den beiden Várzeawäldern tritt daher in den Oekotonbereichen deutlich der "Randeffekt" (SCHWERDTFEGER 1968) auf, der auch für andere Ökosysteme gefunden wurde (z.B. TISCHLER 1950, OWEN 1971, SCHAEFER 1974). Auffällig ist die relative genaue Übereinstimmung der Artdiversitäten im zentralen Bereich der beiden Várzeawälder.

Die geringen Diversitätswerte in den Randbereichen auf der Ilha de Curari sind wahrscheinlich auf die Insellage dieses Überschwemmungswaldes und seine große Entfernung zu Terra-firme-Bereichen zurückzuführen.

Erstaunlich sind die im Vergleich zu Várzeawäldern geringen vertikalen Unterschiede der Artdiversität im Igapó am schwarzwasserführenden Rio Tarumã Mirim. Ein Übergang zur Fauna der Terra firme scheint wohl in Bezug auf die Artenzusammensetzung der Zoonose, nicht aber hinsichtlich ihrer Artstruktur zu bestehen. Auch ein Anflug von Käfern von der Wasserseite her scheint nicht in großem Ausmaß zu erfolgen. In allen drei Überschwemmungswäldern konnte aber keine gleichmäßige Abnahme der Artdiversität von oberen zu unteren Probestufen festgestellt werden, wie sie von UETZ (1976) für Spinnen in Auwäldern Nordamerikas berichtet wird. Dies mag mit der besseren Ausbreitungsmöglichkeit der hier untersuchten, flugfähigen Käfer zusammenhängen.

Während die Besiedlungsdichten einen deutlichen jahresperiodischen Zyklus durchlaufen, kommt dieser Zyklus in den Diversitätswerten nicht zum Ausdruck. Schwankungen kommen mehr oder weniger unregelmäßig im Jahresverlauf vor. Demgegenüber besitzen die einzelnen Arten durchaus zu bestimmten Zeiten eine maximale oder minimale Besiedlungs- oder Aktivitätsdichte. Solche jahresperiodischen Abundanzmaxima wurden auch bei anderen Tieren der Tropen gefunden (z.B. LEWIS 1965, YOUNG & THOMAS 1974). Dieselben Ergebnisse für den jahresperiodischen Verlauf der Artdiversität erzielten OWEN et al. (1972) bei Untersuchungen an afrikanischen Schmetterlingen. Auch hier wies die Artdiversität, trotz Jahreszyklen bei den Arten, nur unregelmäßige Schwankungen auf.

Die meisten Carabiden- und Staphyliniden-Arten in den untersuchten Überschwemmungswäldern lassen neben spezifischem jahreszeitlichen Vorkommen auch eine bestimmte Vertikalzonierung erkennen, die sich auch in der Ausprägung zweier sehr ähnlicher, aber auch deutlich zu trennenden Tiergemeinschaften ausdrückt. Der schon von BECK (1976) für Collembolen gefundene langsame Aufbau der Lebensgemeinschaft ist auch für die untersuchten Käfergruppen gültig. Aus einer Fülle von Arten kristallisieren sich erst im Laufe der emersen Phase die mehr oder weniger stabilen Artengemeinschaften heraus. Als Ursache für diese beiden Artengemeinschaften kommen Umweltfaktorengradienten in Frage wie zunehmende Feuchtigkeit und Überschwemmungsdauer oder auch biotische Faktoren wie geringe Ausbreitungsfähigkeit einzelner Arten. Die Lebensgemeinschaften der Überschwemmungswälder scheinen durch die aufkommende Überschwemmung katastrophentypisch zerstört zu werden. Solche katastrophentypische Zerstörung der Lebensgemeinschaften an Uferbiotopen konnte LEHMANN (1965) in Westdeutschland finden.

Dies schließt nicht aus, daß einzelne Arten, besonders einige dominante Arten, an die periodischen Umweltbedingungen in den Überschwemmungswäldern angepaßt sind.

Viele vagile Arten, besonders zu Anfang der emersen Phase, sind im Sinne von TISCHLER (1956) als Zönoseverwandte-Arten oder Besucher zu verstehen. Sie besiedeln mehr oder weniger kurzfristig den Überschwemmungswald. Bei den hohen tropischen Temperaturen können selbst größere Arten in kürzester Frist, bei *Xenopygus analis* Er. einen Monat, bei gutem Nahrungsangebot einen ganzen Lebenszyklus durchlaufen. Dieses zeitlich engbegrenzte Auftreten weniger Individuen zu Beginn der emersen Phase kann mit der großen Vagilität der einzelnen Arten und ihrer Expansionskraft (TISCHLER 1955) erklärt werden.

Eine besonders stark ausgeprägte Vagilität muß für die Arten in den nährstoffarmen Gebieten Zentralamazoniens wertvoll bei der Aufsuche neuer Nährstoffanhäufungen sein. In Ergänzung zu der Hypothese von FITTKAU (1974), wonach die bestmögliche Ausnutzung der vorhandenen Nährstoffe nur durch eine große Artenfülle bewirkt werden kann, ist daher auch eine starke Vagilität für die Arten zu fordern, um kurzfristige Nährstoffanhäufungen möglichst schnell aufzufinden und für die eigene Entwicklung auszunutzen. Der Überschwemmungswald stellt nach dem Rückgang des Wassers solche Nährstoffanhäufung dar. Dies gilt besonders für den Igapó mit seiner dicken Streuanhäufung (IRMLER 1976).

Zusammenfassung

In drei verschiedenen zentralamazonischen Überschwemmungswäldern (Várzeawälder im Weißwasser- und Mischwassergebiet und Igapó im Schwarzwassergebiet) wurde in einem "transect" die epigäische Carabiden- und Staphylinidenfauna untersucht. Als Sammelmethode wurden sowohl Formalinfallen aufgestellt, als auch die direkte Untersuchung in einem Quadratrahmen (33 x 33 cm) durchgeführt. Insgesamt wurden 127 Carabiden- und 192 Staphylinidenarten erbeutet. Keine der Arten war in allen drei Überschwemmungswäldern dominant und nur ein geringer Prozentsatz der Arten war in allen drei Überschwemmungswäldern vertreten. Die meisten untersuchten Arten zeigten ein deutliches Maximum im zeitlichen und vertikalen Auftreten. Stabile Lebensgemeinschaften scheinen zu Anfang der emersen Phase noch nicht zu bestehen. Sie werden erst im Laufe der emersen Phase aufgebaut und gliedern sich in eine Gemeinschaft der oberen und eine der unteren Bereiche. Beide Gemeinschaften werden mit der erneuten Überschwemmung anscheinend katastrophenähnlich zerstört. Die Artdiversität zeigt im Gegensatz zur Individuendichte keinen charakteristischen jahresperiodischen Verlauf. Dagegen ist eine deutliche vertikale Gliederung der Artdiversität in den beiden Várzeawäldern zu erkennen. Hohe Diversitätswerte erscheinen in den oberen und unteren Bereichen der Várzeawälder, was auf den Oecotoncharakter dieser Gebiete zurückgeführt wird. Die Artdiversität und die "species evenness" scheint von den Várzeawäldern zum Igapó geringfügig anzusteigen (statistisch nur in einem Fall nachweisbar). Dieser Diversitätsgradient wurde mit der unterschiedlichen Stabilität und dem Stoffhaushalt der drei Überschwemmungswälder erklärt.

Summary

In three different Central-Amazonian inundation forests (várzea forests in a white and a mixed water area and igapó in a black water area) the epedaphic Carabidae and Staphylinidae were studied in a transect. As sampling methods were used: the formalin pitfall traps and the direct sampling method from a quadrat (33 x 33 cm). The fauna consists of 127 Carabidae and 192 Staphylinidae species. No species was dominant in each of the three inundation forests and only a small part of the fauna was found in each of the three inundation forests. Most of the species show a significant maximum in their temporal and vertical occurrence. Stable communities do not seem to exist at the beginning of the emersion phase. They are stabilized only in the course of the emersion phase and differentiated in a community of the upper and one of the lower areas. Both communities seem to be destroyed like in a catastrophe by the returning inundation. In contrary of the abundance, the species diversity shows no significant annual periodicity, whereas a vertical differentiation was recognizable for the both várzea forests. In these várzea forests high species diversities occur in the upper and the lower areas which may be explained by the ecoton character of these areas. The species diversity and the species evenness show a slight increase from the várzea forests to the igapó, which could be proved statistically only in one case as significant. This diversity gradient was explained by the different stability and the nutrient cycle of the three inundation forests.

Resumo

A fauna epigéica de Carabídeos e Estafilínídeos foi estudada em um "transect" em três distintas matas de inundação centroamazônicas (matas de várzea em região de água branca e de mixta, e igapó em região de água preta). Como método de coleta foram utilizadas tanto armadilhas de formalina, como também o estudo direto em quadrados (33 x 33 cm). Ao todo foram coletadas 127 espécies de Carabídeos e 192 de Estafilínídeos. Nenhuma das espécies foi dominante em todas as três matas de inundação, e somente uma pequena porcentagem das espécies esteve presente em todas. A maioria das espécies estudadas apresentou um máximo nítido na ocorrência temporal e vertical. Biocenoses estáveis ainda não parecem existir no início de fase emersa. Elas se estabelecem apenas durante o transcurso da fase emersa, e subdividem-se em uma comunidade da zona superior e outra da zona inferior. Ambas as comunidades são destruídas com a nova inundação, aparentemente de forma catastrófica. A diversidade específica não mostra nenhum desenvolvimento periódico anual característico, ao contrário do que foi observado quanto à densidade de indivíduos. Entretanto, pode-se reconhecer uma nítida subdivisão vertical da diversidade específica nas duas matas de várzea. Valores altos de diversidade encontram-se nas zonas superior e inferior das matas de várzea, o que pode ser devido ao caráter de ecotono destas regiões. A diversidade específica e a "species evenness" parecem aumentar moderadamente das matas de várzea ao igapó (estatisticamente comprovável em apenas um caso). Este gradiente de diversidade foi explicado pela diferente estabilidade e pelo ciclo de nutrientes nos três tipos de mata de inundação. (Tradução por Dr. Reimar Schaden).

Literatur

- ADIS, J. & KRAMER, E. (1975): Formaldehyd-Lösung attrahiert *Carabus problematicus* (Coleoptera: Carabidae). - Ent. Germ. 2: 121 - 125
- ANONYMUS (1972): Die Ionenfracht des Rio Negro, Staat Amazonas, Brasilien, nach Untersuchungen von Dr. Harald Ungemach. - Amazoniana 3: 175 - 185
- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. - Berlin, Akademie-Verlag: pp 560
- BECK, L. (1969): Zum jahreszeitlichen Massenwechsel zweier Oribatidenarten (Acari) im neotropischen Überschwemmungswald. - Verh. dtsh. zool. Ges. Innsbruck: 535 - 540
- BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. - Amazoniana 3: 69 - 132
- BECK, L. (1972): Der Einfluß der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet. - Pedobiologia 12: 133 - 148
- BECK, L. (1976): Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes. - Amazoniana 6: 1 - 20
- BRIGGS, J.B. (1961): A comparison of pitfall trapping and soil sampling beetles (Coleoptera: Carabidae). - Rep. E. Mallng Res. Sta.: 108 - 112
- ELTON, C.S. (1973): The structure of invertebrate populations inside Neotropical rain forest. - J. anim. Ecol. 42: 55 - 104
- ESCHERICH, K. (1935): Biologisches Gleichgewicht. - München
- FENYES, A. (1918): Genera insectorum, Coleoptera, fam. Staphylinidae subfam. Aleocharinae
- FITTKAU, E.J. (1973): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. - Amazoniana 4: 321 - 340
- FRÄNZLE, O. (1977): Biophysical aspects of species diversity in tropical rain forest ecosystems. - Biogeographica 8: 69 - 83
- GREENSLADE, P.J.M. (1964): Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). - J. anim. Ecol. 33: 301 - 310
- HEYDEMANN, B. (1955): Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren. - Ber. Wandervers. Dtsch. Entom. Berlin: 172 - 185
- HEYDEMANN, B. (1956): Die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung. - Faun. Mitt. Norddeutshl. 6: 19 - 24
- IRMLER, U. (1973): Population-dynamic and physiological adaption of *Pentacomia egregia* Chaud.

- (Col. Cicindelidae) to the Amazonian inundation forest. - *Amazoniana* 4: 219 - 227
- IRMLER, U. (1975): Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. - *Amazoniana* 5: 337 - 409
- IRMLER, U. (1976): Zusammensetzung, Besiedlungsdichte und Biomasse der Makrofauna des Bodens in der emersen und submersen Phase dreier zentralamazonischer Überschwemmungswälder. - *Biogeographica* 7: 79 - 99
- IRMLER, U. (1977): Inundation-forest types in the vicinity of Manaus. - *Biogeographica* 8: 17 - 29
- JANZEN, D.H. & SCHOENER, Th.W. (1968): Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. - *Ecology* 49: 96 - 110
- KLINGE, H. (1973): Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. - *Amazoniana* 4: 283 - 292
- KLOPFER, P.H.; RUBINSTEIN, D.I.; RIDGELY, R.S. & BARNETT, R.J. (1974): Migration and species diversity in the tropics. - *Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.)* 71: 339 - 340
- KROGERUS, R. (1932): Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. - *Acta Zool. Fenn.* 12: 1 - 308
- LEHMANN, H. (1965): Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinuferes in der Umgebung von Köln. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 55: 597 - 630
- LEWIS, J.G.E. (1965): Seasonal fluctuations in the riverain invertebrate fauna of the Blue Nile near Khar-toum. - *J. Zool.* 148: 1 - 14
- LLOYD, M.; INGER, R.F. & KING, F.W. (1968): On the diversity of reptile and amphibian species in a Bornean rain forest. - *Am. Naturalist* 102: 497 - 515
- LLOYD, M. & GHELARDI, R.J. (1964): A table for calculating the equitability component of species diversity. - *J. anim. Ecol.* 33: 217 - 225
- MacARTHUR, R. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. - *Ecology* 36: 533 - 536
- MacARTHUR, R.H. (1965): Patterns of species diversity. - *Biol. Rev.* 40: 510 - 533
- MacARTHUR, R.H. (1969): Patterns of communities in the tropics. - *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 19 - 30
- MAURER, R. (1974): Die Vielfalt der Käfer- und Spinnenfauna des Wiesenbodens im Einflußbereich von Verkehrsimmissionen. - *Oecologia* 14: 327 - 351
- MAY, R.M. (1975): Stability in ecosystems: some comments. In: van DOBBEN, W.H. & LOWE-McCONNELL, R.H. (eds.) *Unifying Concepts in Ecology*. - The Hague, Junk: 161 - 168
- MOUNTFORD, M.D. (1962): An index of similarity and its application to classificatory problems. In: MURPHY, P.W. (ed.). - *Progress in soil zoology*: 43 - 50
- MÜLLER, P. (1973): Historisch-biogeographische Probleme des Artenreichtums der südamerikanischen Regenwälder. - *Amazoniana* 4: 229 - 242
- MÜLLER, P.; KLOMANN, U.; NAGEL, P.; REIS, H. & SCHÄFER, A. (1975): Indikatorwert unterschiedlicher biotischer Diversität im Verdichtungsraum von Saarbrücken. - *Verh. Gesell. Ökol. Erlangen*: 113 - 128
- NAGEL, P. (1975): Studien zur Ökologie und Chorologie der Coleopteren (Insekta) Xerothermer Standorte des Saar-Mosel-Raumes mit besonderer Berücksichtigung der die Bodenfläche besiedelnden Arten. - *Diss., Saarbrücken*: pp.225
- ODUM, E. (1975): Diversity as a function of energy flow. In: van DOBBEN, W.H. & LOWE-McCONNELL, R.H. (eds.) *Unifying Concepts in Ecology*. - The Hague, Junk: 11 - 14
- OWEN, D.F. (1971): Species diversity in butterflies in a tropical garden. - *Biol. Cans.* 3: 191 - 196
- OWEN, D.F.; OWEN, J. & CHANTER, D.O. (1972): Seasonal changes in relativ abundance and estimates of species diversity in a family of tropical butterflies. - *Oikos* 23: 200 - 205
- PIANKA, E.R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. - *Amer. Naturalist* 100: 33 - 46
- RENKONEN, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. - *Ann. Zool. Soc. Zool. - Bot. Fenn.* 6: 1 - 231
- SCHÄFER, M. (1974): Auswirkung natürlicher und experimenteller Störungen in Grenzzonen von Ökosystemen entwickelt am Beispiel der epigäischen Arthropodenfauna. - *Pedobiologia* 14: 51 - 60
- SCHUBART, H. & BECK, L. (1968): Zur Coleopteranfauna amazonischer Böden. - *Amazoniana* 1: 311 - 322
- SCHWERDTFEGGER, F. (1968): Ökologie der Tiere. II. Demökologie, Struktur und Dynamik tierischer Populationen. - *Hamburg, Parey*: pp.448

- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1963): The mathematical theory of Communication. - Univ. Illinois Press, Urbana: pp 117
- SHARP, D. (1876): Contributions to the Staphylinidae of the Amazon valley. - Trans. Ent. Soc. London: 1 - 424
- SIOLI, H. (1951a): Sôbre a sedimentação na várzea do baixo Amazonas. - Bol. técnico Inst. agron. do Norte 24: 45 - 65
- SIOLI, H. (1951b): Zum Alterungsprozeß von Flüssen und Flußtypen im Amazonasgebiet. - Arch. Hydrobiol. 45: 267 - 283
- SIOLI, H. (1964): Gewässerchemie und Vorgänge in den Böden im Amazonasgebiet. - Naturwissenschaften 41: 456 - 457
- SIOLI, H. (1957): Sedimentation im Amazonasgebiet. - Geol. Rundschau 45: 608 - 633
- SIOLI, H. (1964): General features of the limnology of Amazonia. - Verh. internat. Ver. Limnol. 15: 1053 - 1058
- SIOLI, H. (1968a): Zur Ökologie des Amazonasgebietes. In: Biogeography and Ecology in South America. Vol. 1: pp 137 - 170, Monographiae Biologicae 18, The Hague: W. Junk
- SIOLI, H. (1968b): Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. - Amazoniana 1: 267 - 277
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. (1973): Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classifications. - San Francisco, Freeman: pp 573
- SPÄH, H. (1974): Faunistisch-ökologische Untersuchung der Carabiden, Gastropoden, Isopoden, Diplopoden und Chilopoden an zwei Auwäldern der Rhein- und Erftniederung. - Diplom-Arbeit, Bonn: pp 71
- TISCHLER, W. (1950): Vergleichend-biozönotische Untersuchungen an Waldrand und Feldhecke. - Zool. Anz. 145 (Suppl.): 1000 - 1015
- TISCHLER, W. (1955): Synökologie der Landtiere. - Stuttgart, Fischer pp.
- TRETZEL, E. (1952): Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). Autökologie der Arten im Raum von Erlangen. - Sitzungsber. phys.-med. Soc. Erlangen 75: 1 131
- TRETZEL, E. (1954): Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. - Z. Morph. Ökol. Tiere 42: 634 - 691
- TRETZEL, E. (1955): Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. - Zool. Anz. 155: 276 - 287
- UETZ, G.W. (1976): Gradient analysis of spider communities in a streamside forest. - Oecologia 22: 373 - 385
- WILSON, M.F.; ANDERSON, S.H. & MURRAY, B.G. (1973): Tropical and temperate bird species diversity: within - habitat and between - habitat comparisons. - Caribbean Journal of Science 13: 81 - 90
- YOUNG, A.M. & THOMASON, J.H. (1974): The demography of a confined population of the butterfly *Morpho peleides* during a tropical dry season. - Stud. Neotrop. Fauna 9: 1 - 34

Anschrift des Autors:

Zum Druck angenommen im August 1976

Dr. U. Irmeler
 Max-Planck-Institut für Limnologie
 Abteilung Tropenökologie
 D-2320 Plön/Holstein
 BR Deutschland