

Aus der Zusammenarbeit zwischen dem Max-Planck-Institut für Limnologie, Arbeitsgruppe Tropenökologie, Plön, Deutschland, und dem Nationalen Institut für Amazonasforschung, Manaus, Amazonas, Brasilien.

Da cooperação entre Instituto Max-Planck para Limnologia, Grupo de trabalho Ecologia Tropical, Plön, Alemanha, e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus/Amazonas, Brasil.

Morphologische, anatomische und physiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Baumes *Macrolobium acaciaefolium*, charakteristisch für die Weiß- und Schwarzwasser-Überschwemmungswälder bei Manaus, Amazonas

von

Ursula-Brigitte Schlüter und Bodo Furch

Dr. Ursula-Brigitte Schlüter, Max-Planck-Institut für Limnologie, Postfach 165, W-2320 Plön, FRG.

PD Dr. Bodo Furch (corresponding author), Botanisches Institut der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, W-2300 Kiel, FRG.

(Zum Druck angenommen: November 1990).

Morphological, anatomical, and physiological investigations on the tolerance to flooding by the tree *Macrolobium acaciaefolium*, characteristic of the white- and blackwater inundation forest near Manaus, Amazonas

Abstract

Young trees of the legume species, *Macrolobium acaciaefolium*, can survive submerged in the Central Amazonian inundation forest near Manaus, Amazonas during floods lasting as long as 312 days. This paper describes the environmental conditions to which these plants are exposed during the terrestrial, or emersion, and during the aquatic, or submerged phases in the white- and blackwater inundation forests. It also provides information on the anatomical, morphological, and physiological adaptations that make survival under these adverse conditions possible.

Keywords: *Macrolobium acaciaefolium*, flood tolerance, physiological adaptations to flooding, inundation forests.

Resumo

A hipoxia que resulta da inundação leva a uma travessão do crescimento em *Macrolobium acaciaefolium*. Foi observado que a redução do metabolismo geral traz uma maior chance de sobrevivência em más condições. A adaptação de *Macrolobium acaciaefolium* provavelmente é de natureza fisiológico, já que:

- antes do começo da hipoxia a necessidade de energia é diminuída com a queda parcial das folhas;
- a produção de biomassa, como era de se esperar, quase não ocorre;
- durante todo o período de inundação as raízes armazenam em momentos diferentes diversos produtos do metabolismo anaeróbico, sendo que a produção de etanol tem uma grande importância tanto no começo como no fim dessa fase e a produção de lactato e alanin cobrem por grandes períodos de tempo toda a necessidade de energia;
- parece existir uma respiração mensurável no tecido celular das raízes durante as primeiras semanas de inundação e uma troca de gases, que chamamos de "respiração de plastrão reversa", na superfície das folhas que possibilita uma pequena cota de fotossíntese também embaixo da água. Um modelo mostra resumidamente esses efeitos na ilustração 12.

Einleitung

Der tropische Regenwald des Amazonasbeckens bedeckt eine Fläche von $5,8 \times 10^6$ km² (SALATI & VOSE 1984) und stellt damit das größte Ökosystem der Welt dar. Dieses größte, noch bestehende zusammenhängende Regenwaldgebiet wird hauptsächlich vom Rio Negro und dem Rio Solimões, die bei Manaus gemeinsam den Amazonas bilden, entwässert. Seine Ufer sind flach, und sein Flußbett verläuft fast überall in einer 20 - 100 km breiten Alluvialebene (SIOLI 1984). Das gesamte Flußsystem unterliegt jahresperiodisch starken Wasserstandsschwankungen mit Pegelunterschieden bei Manaus von bis zu 15 m. Bei Hochwasser werden weite Gebiete, die meist bewaldet sind, überschwemmt, nach CASTRO SOARES (1956) allein durch den Amazonas eine Fläche von 64.000 km². Die Biota läßt eine Reihe von speziellen Anpassungen erwarten, da sie einem regelmäßigen Flutpuls ausgesetzt ist (JUNK et al. 1989).

Es werden nach PRANCE (1979), in Anlehnung an die Gewässereinteilung durch SIOLI (1965) in Schwarz-, Weiß- und Klarwasser, zwei Typen von Überschwemmungsgebieten unterschieden:

- die Várzea, die von elektrolyt- und schwebstoffreichem (FURCH 1976) Weißwasser überflutet wird, welches calciumdominant ist,
- und der Igapó, der vom huminstanzreichen, aber nährstoffarmen Schwarzwasser (alkalidominant) oder vom Klarwasser überschwemmt wird, das nach FURCH (1976) sowohl arm an Suspensoiden als auch an Huminstanzen ist und im allgemeinen auch geringe Gehalte an gelösten Mineralien aufweist.

Die bis zu 300 Tagen im Jahr andauernde aquatische (submerse) Phase dieser Überschwemmungsbereiche, die sich mit einer oft extrem trockenen, regenarmen, emersen (terrestrischen) Phase abwechselt, bedarf eines hohen Anpassungsgrades der dortigen Flora und Fauna.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es herauszufinden, wie Bäume, insbesondere Jungpflanzen, die lange Überflutung unbeschadet überstehen. Es werden deshalb die Adaptationen von jungen Pflanzen einer typischen in der Várzea und im Igapó wachsenden Art vorgestellt: *Macrolobium acaciaefolium*.

Material und Methoden

Das in ca. 150 Tagesexkursionen gesammelte Pflanzenmaterial wurde an den Standorten (Abb. 1) geerntet, gereinigt, vorsichtig abgetrocknet und auf Eis transportiert (= Lebenduntersuchungen) oder sofort in flüssigem Stickstoff fixiert und auf Trockeneis transportiert (= enzymatische Bestimmungen der Metaboliten-gehalte). Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen erfolgten Transport und Lagerung des Materials entweder in 80 %igem Alkohol oder bei sofortiger Untersuchung in Wasser. Die Proben für die rasterelektronenmikroskopischen Analysen wurden am Standort in Glutaraldehyd fixiert, worin sie auch bis zu 4 Monaten gelagert wurden. Bei längeren Lagerzeiten mußte das Material, um ein zu starkes Verhärten der Proben zu verhindern, in Cacodylat-Puffer überführt werden. Die Lagerung erfolgte bei + 4 °C.

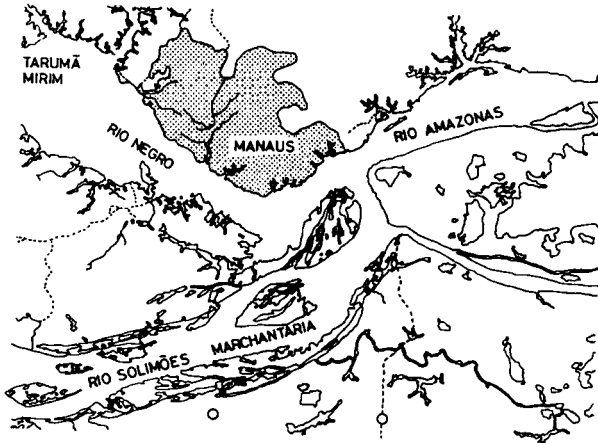


Abb. 1:
Karte der Lage der Untersuchungsgebiete bei Manaus, Zentralamazonien.

Fig. 1:
Map of the situation of the study area near Manaus, Central Amazon.

Die für die anatomischen Untersuchungen von Hand angefertigten Schnitte wurden zur besseren Identifizierung der Gewebe einer Safranin-Astrablau-Färbung unterzogen. Zusätzlich wurden Untersuchungen am Rasterelektronenmikroskop durchgeführt.

Die Respirationsmessungen erfolgten im WARBURG-Gerät bei 26 °C. Diese Temperatur entspricht der am Standort gemessenen Bodentemperatur. Es wurden stets zwei Paralleluntersuchungen mit dem Material durchgeführt. Die repräsentativen Proben entstanden durch Mischung der gesamten Wurzelmasse von 10 Pflanzen.

Auch der photosynthetische Sauerstoff-Umsatz wurde im WARBURG-Apparat bei 26 °C gemessen. Für die Versuche wurde jeweils das jüngste vollentwickelte Blatt der zu untersuchenden Pflanzen eingesetzt. Blatt-ausschnitte einer Fläche von 4,2 cm² wurden in 0,08 M NaHCO₃-Puffer in WARBURG-Gefäße eingebracht.

Für die enzymatischen Bestimmungen wurden Standardmethoden benutzt.

Die quantitative Untersuchung des Gehaltes an löslichen Proteinen erfolgte mit Coomassie Blue G 250 (REISNER et al. 1975).

Die Proteinanalyse erfolgte am Frischmaterial. Dazu wurden die Wurzeln bzw. Blattstücke mit der Rasierklinge vorzerkleinert und mit dem Ultraturrax in Puffer (2,0 M Tris) homogenisiert und 20 Minuten im Kühlschrank bei + 4 °C unter ständigem Rühren extrahiert. Danach wurde die Suspension bei 2000 x g 10 Minuten zentrifugiert und der Überstand zur Proteinbestimmung eingesetzt.

Die Bestimmung der Stärke und löslichen Zucker erfolgte mit der Anthron-Methode, die Extraktion der löslichen Kohlenhydrate erfolgte mit 80 %igem Ethanol 5 Minuten lang bei 80 °C (PAECH & TRACEY 1955).

Für die Chlorophyll-Bestimmung wurden gleichgroße Blattausschnitte der Fläche 4,2 cm² des jeweils jüngsten, aber vollentwickelten und vollergrünten Blattes verwendet. Die Analyse erfolgte an Frischmaterial nach der Methode von ZIEGLER & EGGLE (1967).

Die quantitative Analyse von Alanin erfolgte in einem Aminosäure-Analysator des Typs LC 6000 der Firma Biotronik, nach FURCH & STEINBERG (1977).

Der Anteil der Trockenmasse am Frischgewicht wurde nach Gefrierrocknung des Blatt- bzw. Wurzelgewebes bestimmt.

Ergebnisse

Die Samen von *Macrolobium acaciaefolium* keimen zu Beginn der terrestrischen Phase. Die Keimlinge weisen ein schnelles Wachstum auf, das primär in die Länge geht, und bilden in der ersten terrestrischen Phase keine Seitensprosse, ausgenommen der beiden mit Blütchen bewachsenen Seitentriebe.

Die Jungpflanzen zeichnen sich durch eine Hauptwurzel aus, die senkrecht in den Boden wächst und von der nur sehr feine Seitenwurzeln abzweigen, die in akropetaler Richtung wachsen. Die Seitenwurzeln verzweigen sich wiederum sehr stark, zeigen aber zunächst ein nur geringes Längenwachstum. Die Seitenwurzeln I. Ordnung wachsen meist plagiotrop und die Seitenwurzeln II. Ordnung sowohl negativ als auch positiv geotrop. Die gesamte Wurzelmasse befindet sich in der Humusschicht.

Zu Beginn der zweiten Wachstumsphase, also in der zweiten terrestrischen Phase der Jungpflanzen, bilden sie 2 - 3 Seitentriebe, von denen aber meistens nur einer zur vollen Entwicklung kommt. Der Vegetationskegel des Hauptsprosses ist nach der ersten Überschwemmungsphase abgestorben. Nach Ablauf der zweiten aquatischen Phase ist ebenfalls das Apikalmeristem der Seitentriebe abgestorben, und es kommen neue Seitentriebe zur Entwicklung. So erreichen die Pflanzen eine Höhe bis zu 2 m ohne Ausbildung einer Krone. Die Hauptwurzel wächst weiterhin zur Verankerung positiv geotrop, während die Seitenwurzeln sich plagiotrop entwickeln und erst die Seitenwurzeln höherer Ordnung positiv geotrop wachsen. In Abb. 2 ist die Bewurzelung der adulten Pflanzen abgebildet.

Bei auflaufendem Wasser ist ein Blattfall bei den adulten ebenso wie bei den juvenilen Pflanzen zu beobachten. Die Blätter werden zum Teil gelb und fallen ab. Beim Untertauchen haben die Jungpflanzen noch mehr als die Hälfte ihrer Blätter. Der Blattfall erfolgt im gesamten Gebiet, also bei Pflanzen unterschiedlicher Höhenlagen zur gleichen Zeit und ebenso an Pflanzen, die seit mehr als einem Jahr auf die Terra firme (= nicht überschwemmbarer Hochwald) umgepflanzt waren. Das steigende Wasser kann somit für den Blattfall nicht direkt der auslösende Faktor sein, vielmehr scheint es sich um einen immanenten Rhythmus zu handeln. Interessanterweise führt dieser Blattfall nur zu einer Minimierung des Laubes, aber nicht dazu, daß die Pflanzen eine vorübergehende Zeit vollständig unbelaubt sind.

Nach einer bis zu 300 Tage andauernden submersen Phase tauchen die Jungpflanzen mit zu mehr als 50 % abgestorbenen Blättern und abgestorbenen Sproßteilen wieder auf. Je länger die aquatische Phase anhält, desto höher wird der Anteil der Pflanzen, die mit abgestorbenen Sproßteilen auftauchen. Am Ende der aquatischen und am Anfang der



Abb. 2:

Macrobium acaciaefolium, Mimosaceae Leguminosae); Jungpflanzen aus einem Überschwemmungswald bei Manaus.

Fig. 2:

Macrobium acaciaefolium, Mimosaceae (Leguminosae); young plants from an inundation forest near Manaus.

terrestrischen Phase werden im geringen Maße neue Wurzeln gebildet, und erst daran schließt sich die Neuentwicklung des Sprosses an. Schon nach einer Woche ist ein Großteil der Pflanzen erneut beblättert, und eine weitere Wurzelbildung erfolgt. Eine Bestandsaufnahme erbrachte, daß weniger als 50 % der nun einjährigen Pflanzen die Überschwemmungszeit überlebt haben. Bei extremer Trockenheit, d. h. bei einem Monatsniederschlag ≤ 100 mm, wie er im September und Oktober 1987 geherrscht hat, stirbt noch einmal ein großer Teil der Jungpflanzen.

Die Determinationszone der Wurzel ist mit weniger als 0,5 cm relativ kurz. Die Wurzelhaarzone ist, je nach Ordnung der Wurzel, zwischen wenigen Millimetern und maximal 2 cm lang. Ein auffälliges Interzellularensystem ist nicht ausgebildet. Das sekundäre Abschlußgewebe wird früh angelegt und ist bereits bei den Pflanzen vor der ersten Überschwemmungsphase gut entwickelt. Bei auflaufendem Wasser ist im oberen Bereich der Hauptwurzel eine **Lentizellenbildung** zu beobachten. Das parenchymatische Gewebe der primären Rinde hat kaum Speicherfunktion. Der Parenchymanteil im Xylem ist relativ gering und in primären und sekundären einreihigen homogenen Markstrahlen sowie als Kontaktparenchym um die Tracheen angeordnet. Es sind viele Holzfasern mit

einem Durchmesser von 15 bis 20 μm zu beobachten, die Speicherfunktion haben. Am Ende der terrestrischen Phase ist deren Lumen fast vollständig von Amyloplasten ausgefüllt. Der Speichergewebeanteil im Holz beträgt im Durchschnitt bis zu mehr als ein Drittel. Der Tracheendurchmesser liegt bei ca. 6 Monate alten Pflanzen zwischen 60 und 130 μm . Es handelt sich um makroporig, zerstreuporiges Holz. Die parenchymatischen Zellen des Marks haben Stärkespeicherfunktion.

Das Blatt der Leguminose *Macrolobium acaciaefolium* zeigt eine bilaterale Organisation mit einem einlagigen Palisadenparenchym und einem mehrlagigen Schwammparenchym, es ist hypostomatisch. Mit ca. 150 Spaltöffnungen pro mm^2 hat diese Art eine relativ niedrige Anzahl an Stomata. Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind großlumig, haben eine dicke Cuticula und Wachsauflagerungen auf der Oberfläche. Die Epidermis der Blattunterseite hat kleinlumigere Zellen, die ebenso wie die der Oberseite eine dicke Cuticula und Wachsauflagerungen haben. Die Leitbündel sind von einer Leitbündelscheide aus Sklerenchymfasern umgeben. Vereinzelt sind schizogen entstandene Sekretgänge im Schwammparenchym zu finden, deren Funktion unbekannt ist (Abb. 3).

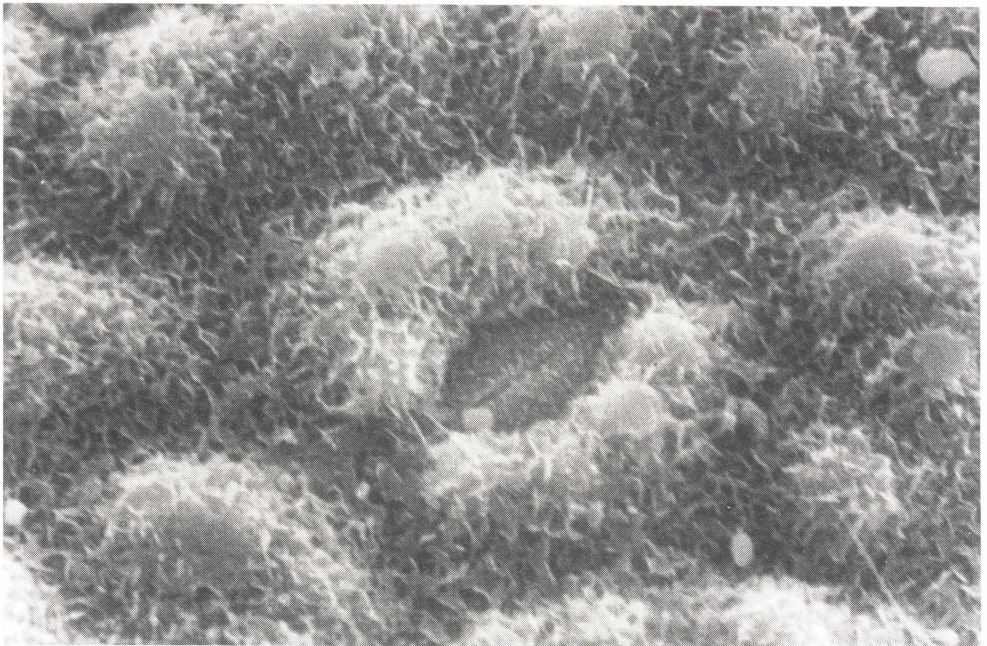


Abb. 3:

Aufsicht auf die Blattunterseite mit Spaltöffnungen und epicuticulären Wachsen, REM 6300 x.

Fig. 3:

View of the hypostomatic layer of the epidermis with stomata surrounded by wax concretions, REM 6300 x.

Die Untersuchungen erfolgten im Jahrgang und damit unter verschiedenen Sauerstoffbedingungen, induziert durch den unterschiedlichen Wasserstand. Während der aquatischen Phase überdauern die Pflanzen eine verschieden stark ausgeprägte Hypoxie. In Abb. 4 sind die Ergebnisse aus den Untersuchungen zur Respiration dargestellt.

Während der terrestrischen Phase steigt der Sauerstoffumsatz. Der Abfall der Atmungsaktivität nach 48 und 52 Tagen findet seine Ursache in der Niederschlagsarmut und damit einer geringen Verfügbarkeit des Bodenwassers im Oktober des Jahres 1987

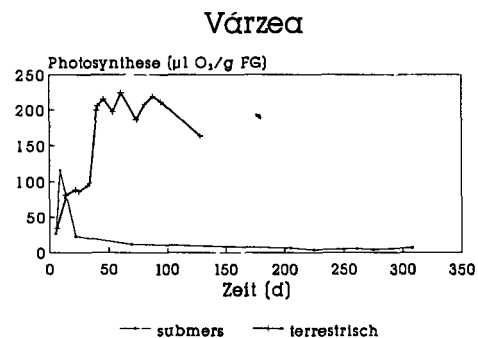
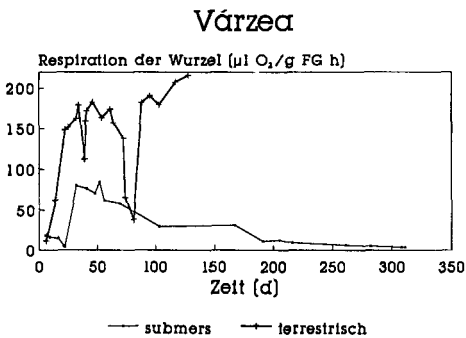
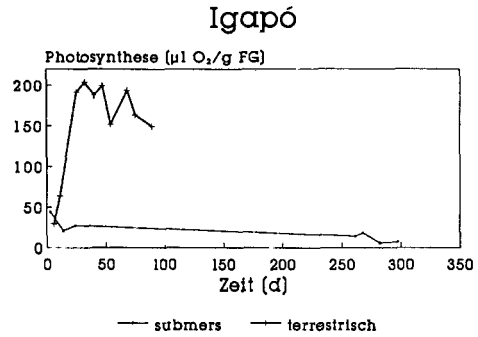
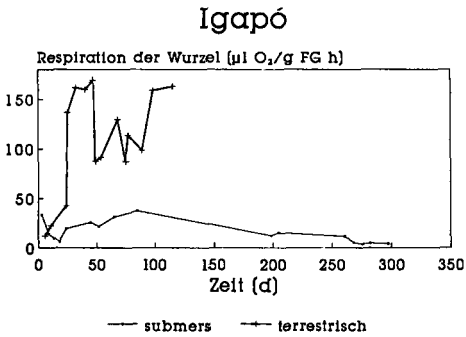


Abb. 4:
Sauerstoffumsatz der Wurzeln von Pflanzen aus dem Schwarz- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop in der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 4:
Root respiration of plants in a blackwater and white-water inundation forest (Igapó and Várzea, respectively) during the terrestrial and inundation phase.

Abb. 5:
Sauerstoffproduktion der Blätter im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop während der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 5:
O₂-production of leaves in Igapó and Várzea during the terrestrial and inundation phase.

(vgl. SCHLÜTER 1989). Der erneute Rückgang der Respiration nach 72 Tagen hat die gleiche Ursache, da es Ende November auch sehr geringe Regenfälle gab. Der Beginn der Überschwemmungsphase wirkt sich sehr intensiv auf die Atmungsaktivität aus, und der Sauerstoffverbrauch durch die Respiration fällt auf Werte unter 10 µl pro g Frischgewicht und Stunde. Nach einer Eingewöhnungszeit von ca. 20 Tagen zeigen die Pflanzen eine bessere Adaptation an den niedrigen Sauerstoffgehalt des Wassers, und die Atmungsaktivität steigt leicht an. Diese Zunahme ist vorübergehend, und nach knapp 90

Tagen geht der Sauerstoffumsatz kontinuierlich bis zum Ende der aquatischen Phase zurück.

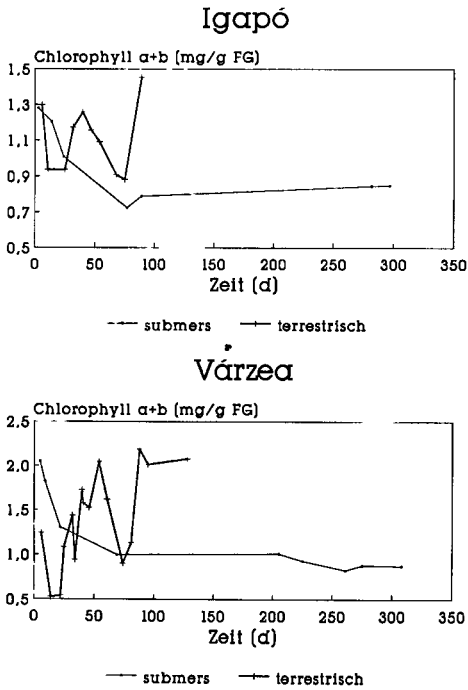


Abb. 6:
Chlorophyllgehalt der Blätter im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop in der terrestrischen und aquatischen Phase.
Fig. 6:
Chlorophyll content of leaves in Igapó and Várzea during the terrestrial and inundation phase.

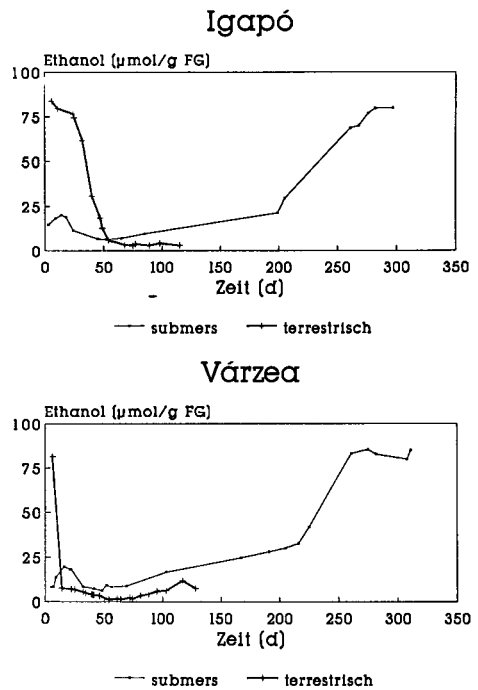


Abb. 7:
Ethanolproduktion der Wurzeln im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop in der terrestrischen und aquatischen Phase.
Fig. 7:
Ethanol production of roots in Igapó and Várzea during the terrestrial and inundation phase.

Während der Sauerstoffverbrauch der Wurzeln von Pflanzen der terrestrischen Phase mit Versuchsbeginn einsetzt, zeigt sich bei den Pflanzen, die in der aquatischen Phase untersucht wurden, schon nach einer Überschwemmungsdauer von mehr als 20 Tagen eine leichte zeitliche Verzögerung. Sie nimmt mit der Länge der submersen Phase zu, und nach einer Überschwemmungsdauer von unter 200 Tagen setzt die Respiration erst nach mehr als einer Stunde Versuchsdauer ein.

Die Wurzeln von *Macrolobium acaciaefolium*, die aus der Várzea zur Untersuchung geholt wurden, zeigen ein ähnliches Verhalten, wie die aus dem Igapó. Der Sauerstoffverbrauch in der emersen Phase nimmt zunächst stark zu. Der Abfall nach ca. 40 und 80 Tagen begründet sich ebenso wie der für die "Igapó-Pflanzen" in einer ausgeprägten Niederschlagsarmut.

Der Rückgang der Respiration beginnt am Anfang der submersen Phase. Nach ca. 25 Tagen scheinen sich auch hier die Pflanzen an die Überschwemmung adaptiert zu haben, und die Atmungsaktivität nimmt wieder zu. Nach mehr als 50 Überschwemmungstagen geht der Sauerstoffumsatz pro Stunde durch die Wurzeln kontinuierlich zurück und erreicht nach einer Dauer von mehr als 300 Tagen Werte unter 5 μl .

Der photosynthetische Sauerstoffumsatz ist in der terrestrischen Phase deutlich höher als in der aquatischen. Das gilt sowohl für die Pflanzen des Igapó als auch für die Várzea. Es ist zwar auch bei den Pflanzen der Überflutungsphase, wie erwartet, eine Nettphotosyntheserate im Versuch zu beobachten, die auf eine - wenn auch minimierte - Photosyntheseaktivität der Pflanzen unter Wasser schließen läßt, aber die Sauerstoffproduktion in der terrestrischen Phase ist 15 bis 20 mal höher (vgl. Abb. 5).

Die quantitativen Messungen der Chlorophyll a- und b-Gehalte geben neben den Adaptationen des Photosyntheseapparates an die veränderten Lichtbedingungen die Auswirkung der Überflutung wieder (Abb. 6).

Zu Beginn der Überschwemmung reichern die Wurzeln der Pflanzen des Igapó und auch der Várzea Ethanol an, aber schon nach ca. 20 Tagen Hypoxie geht der Ethanolgehalt wieder zurück und steigt erst nach mehr als 200 Tagen unter submersen Bedingungen bedeutend an.

Im Verlaufe der terrestrischen Phase nimmt die Ethanolkonzentration in den Wurzeln zunächst sehr schnell und nach Erreichen eines relativ niedrigen Wertes langsam ab (vgl. Abb. 7). Der hohe Ausgangswert der terrestrischen Phase resultiert noch aus der aquatischen Phase.

Der Malatspiegel steigt mit zunehmender Länge der aquatischen Phase, fällt aber gegen Ende wieder ab. Der Gehalt an Malat der Wurzeln ist während der terrestrischen Phase deutlich niedriger als in der aquatischen Phase, dies gilt im besonderen Maße für die Pflanzen der Várzea (Abb. 8).

In Abbildung 9 sind die Auswirkungen der verschiedenen Sauerstoffbedingungen in der aquatischen und der terrestrischen Phase auf den Lactatgehalt der Wurzeln von *Macrolobium acaciaefolium* dargestellt.

Der Energiebedarf der Wurzeln wird während der aquatischen und damit zumindest hypoxischen Phase zu einem Teil über die Lactatproduktion gewonnen. Im Verlaufe der Überschwemmung lagern die Wurzeln Lactat ein, das in der terrestrischen Phase schnell wieder abgebaut wird.

Im Verlauf der Überflutung steigt auch die Alaninkonzentration in den Wurzeln von *Macrolobium acaciaefolium* bis zu Werten, die eine Zehnerpotenz über den unter aeroben Bedingungen gefundenen Konzentrationen liegen. Die größte Anreicherung ist bei ca. 200 Überschwemmungstagen zu beobachten, danach sinken die gefundenen Werte wieder ab. Die gemessenen Konzentrationen liegen zwischen 0,5 und 5 μM pro Gramm Frischgewicht (vgl. SCHLÜTER 1989). Die Konzentrationen an löslichen Proteinen in den Blättern sind höher als in den Wurzeln. Das gilt im gleichen Maße für die Pflanzen des Igapó wie auch für die der Várzea. Die Pflanzen der Várzea zeigen insgesamt höhere Konzentrationen als die des Igapó (siehe SCHLÜTER 1989).

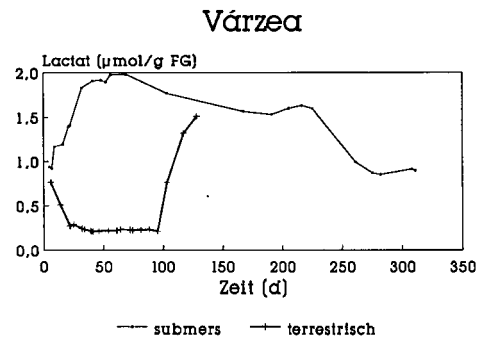
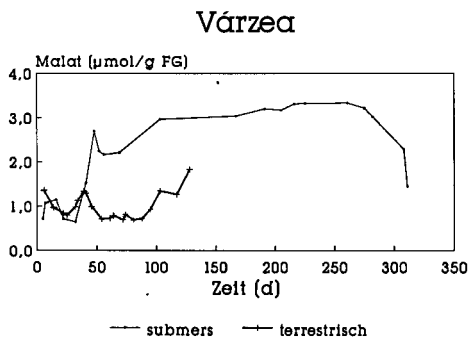
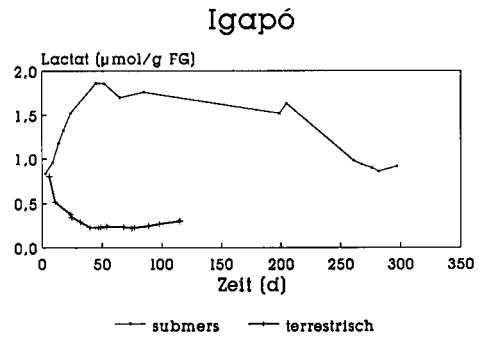
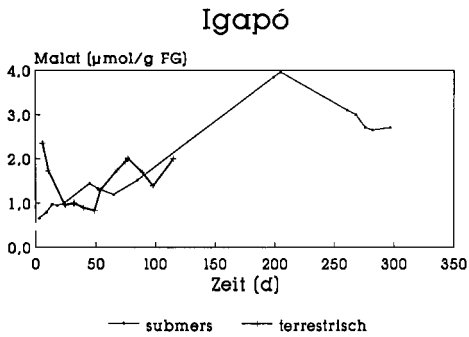


Abb. 8:
Bildung von Malat in den Wurzeln im Schwarz-
wasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop
in der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 8:
Formation of malate in the roots in Igapó and
Várzea during the terrestrial and inundation phase.

Abb. 9:
Bildung von Lactat in den Wurzeln im Schwarz-
wasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop
in der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 9:
Formation of lactate in the roots in Igapó and Várzea
during the terrestrial and inundation phase.

Der Zuckergehalt der Wurzeln von *Macrobium acaciaefolium* geht im Verlauf der aquatischen Phase leicht zurück, sinkt aber um weniger als 20 %. Ein vergleichbar hoher, wenn auch weniger kontinuierlicher Anstieg ist in der terrestrischen Phase zu beobachten (Abb. 10).

Der Gehalt an Speicherkohlenhydraten nimmt bis zum Ende der submersen Phase um ca. 70 % ab. Diese Aussage gilt sowohl für die Wurzeln der Pflanzen der Várzea als auch für die des Igapó. Im gleichen Maße wie in der aquatischen Phase ein Abbau der

Reserven stattfindet, erfolgt eine nur geringfügigen Schwankungen unterworfenen Anreicherung im Verlaufe der terrestrischen Phase (Abb. 11).

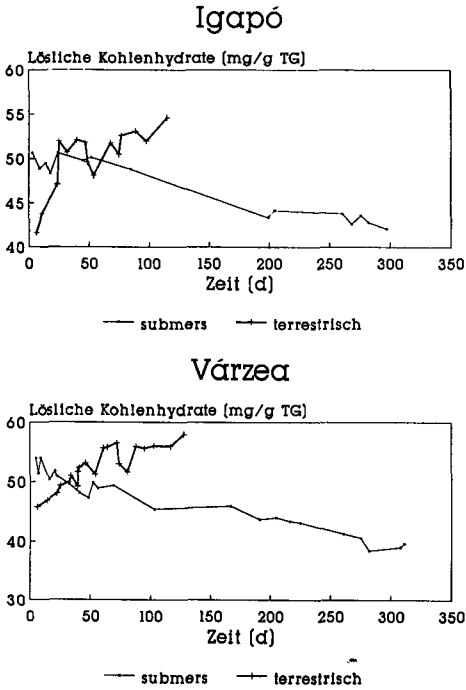


Abb. 10:
 Lösliche Kohlenhydrate in den Wurzeln im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop während der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 10:
 Content of soluble carbohydrates in the roots in Igapó and Várzea during the terrestrial and inundation phase.

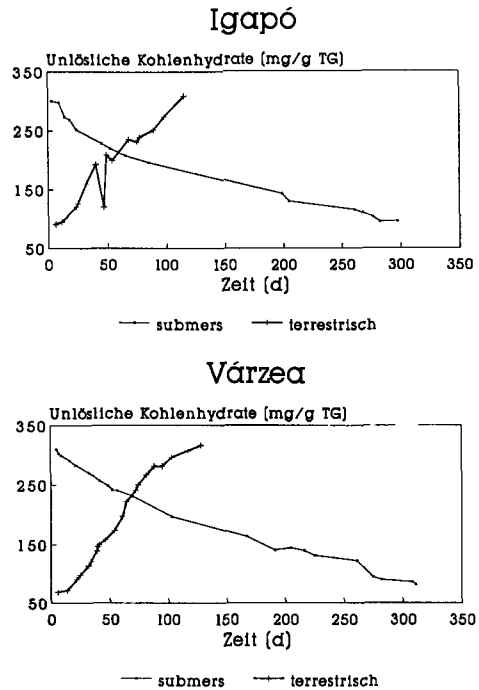


Abb. 11:
 Gehalt an Reservekohlenhydraten in den Wurzeln im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop während der terrestrischen und aquatischen Phase.

Fig. 11: Content of reserve materials in the roots in Igapó and Várzea during the terrestrial and inundation phase.

Diskussion

Macrobium acaciaefolium ist bisher wenig untersucht. Die Fakten beziehen sich auf die adulten Pflanzen und berücksichtigen mehr die Holzanatomie (LOUREIRO et al. 1968; WORDS 1986) als physiologische oder ökologische Aspekte. Hier lag der Schwerpunkt der Analyse auf den ökophysiologischen Aspekten bei juvenilen Pflanzen in der Extremsituation der Überflutung. Sie zeigen ebenso wie die Keimlinge vieler anderer Arten dabei hohe Mortalitätsraten (VAN VALEN 1975).

Bei auflaufendem Wasser ist bei *M. acaciaefolium* die Bildung von Lentizellen im Grenzbereich zwischen Hauptwurzel und Stämmchen zu beobachten. Diese für die untersuchte Art zwar nur vorübergehend effektive Belüftungsmethode wird in der Literatur häufig beschrieben, z. B. SCHRÖDER (1989) für *Alnus glutinosa*.

Der Sauerstoffeintrag in die an die Atmosphäre grenzenden Bodenschichten beträgt bei einer Bodentemperatur von 17 °C 3,5 l pro mm² und Tag (JACKSON & DREW 1984). Durch die Überflutung wird das gesamte Porenvolumen vollständig mit Wasser gefüllt, und ein Gasaustausch zwischen Boden und Atmosphäre ist ausgeschlossen. Durch die Wurzeln und Mikroorganismen in der Rhizosphäre wird der Boden innerhalb weniger Stunden oder maximal weniger Tage vollständig O₂-frei (PONNAMPERUMA 1984). Als Folge beschreiben BERTANI & BRAMBILLA (1982a, b) schon bei einer Verminderung des Sauerstoffgehaltes um 50 % eine Verlangsamung des Wurzelwachstums. Mit dem sinkenden Sauerstoffgehalt des Bodens steigt die Kohlendioxidkonzentration und kann bis zu 50 % der sich im überfluteten Boden anreichernden Gase ausmachen (PONNAMPERUMA 1976); auch Ethylen wird in diesen Gasgemischen gefunden. FURCH & JUNK (1985), die unter anderem die CO₂-Anreicherung in einem Várzea-See in der Nähe des Untersuchungsgebietes dieser Arbeit analysiert haben, finden höhere Kohlendioxidkonzentrationen in den weniger vom Fluß beeinflussten Bereichen des Sees und einen dort eindeutigen Gradienten für verschiedene Wassertiefen. Die höchsten Gehalte an physikalisch gelöstem CO₂ wurden in bodennahen Wasserschichten gefunden.

Der Sauerstoffgehalt des Bodens beeinflusst die Morphologie der Wurzeln. Das Wachstum der Hauptwurzel wird vermindert, und die Ausbreitung und Zahl der Seitenwurzeln, die in wenig tiefen Bodenschichten wachsen, wird bis zu einem Sauerstoffpartialdruck von 0,01 - 0,03 atm bei 20 °C gefördert (JACKSON & DREW 1984). Die Ursache für die in der Humusschicht anzutreffende Hauptwurzelmasse in Várzea und Igapó scheint also vielschichtig zu sein, und sich sowohl in der besseren Nährstoffsituation als auch durch die Sauerstoffversorgung zu begründen, da die reduzierenden Bedingungen nach KOZLOWSKI & PALLARDY (1984) in den größeren Bodentiefen stärker sind und zudem auch noch länger anhalten; die zusätzliche bereits beschriebene Förderung der Seitenwurzelbildung verstärkt den Effekt.

Im anaeroben Glucoseabbau zur Gewinnung von ATP können generell neben Ethanol, Lactat, Malat und Alanin weitere Stoffwechselzwischenprodukte wie Succinat, Glutaminsäure oder Shikimat eingelagert werden, die dann aber wie Malat nicht zu einem Energiegewinn führen. Lediglich die Produktion von Ethanol, Lactat und Alanin haben den Reingewinn von 2 Mol ATP pro Mol Glucose zur Folge. Alanin wurde häufiger als Endprodukt des anaeroben Stoffwechsels von Wurzeln beschrieben, so z. B. von BERTANI et al. (1981) und BERTANI & BRAMBILLA (1982a, b) für Reis, oder für andere Feuchtgebietsarten von SMITH & AP REES (1979).

Ähnliche Prozesse sind auch bei *Macrobium acaciaefolium* zu finden. Mit der einsetzenden Überschwemmung nimmt der Ethanolgehalt in den Wurzeln zu, um mit dem weiteren Verlauf der aquatischen Phase wieder abzunehmen. Gegen Ende der Überflutung liegen die Konzentrationen in den Wurzeln allerdings deutlich höher als zu Beginn dieser Phase. Die Produktion von Ethanol kann als Anpassung an kurzfristige Sauerstoffmangelsituationen und als Übergangslösung für anhaltende Hypoxie oder Anoxie verstanden werden. Die erneute Einlagerung von Ethanol ins Wurzelgewebe von *Macrobium acaciaefolium* am Ende der Überschwemmungsphase läßt sich durch einen erhöhten Energiebedarf erklären, da das Wurzelwachstum bereits wieder einsetzt.

Im Verlauf der Überschwemmungsphase nimmt die Lactatkonzentration zunächst stark zu, fällt aber bei einer Dauer über mehr als 50 Tagen langsam wieder ab. Der Energiebedarf wird also zumindest zum Teil bei dieser Art vorübergehend durch die Synthese von Lactat gedeckt.

Die Malatkonzentrationen der Wurzeln liegen in der Überschwemmungsphase über denen in der terrestrischen Phase. Wie auch CRAWFORD & TYLER (1969) werten wir die verstärkte Malat- und Alaninproduktion als ein Indiz für Überflutungstoleranz.

Es stellt sich aber die Frage nach dem Gewinn für die Pflanzen, da er allein in der Regeneration von NADH zu NAD nur schwerlich liegen kann. Unter der Voraussetzung, daß die Energiegewinnung bei einsetzender Anoxie zunächst über die Synthese von Ethanol erfolgt, entsteht äquivalent auch CO₂, das dann via Phosphorendolpyruvat, Oxalacetat zu Malat aus dem System entfernt wird, d. h. die Synthese von Malat könnte primär ein "sink" für überschüssiges Kohlendioxid sein.

Als weitere organische Säure kann Alanin unter anoxischen Bedingungen gebildet werden, wobei ein Netto-Energiegewinn von 1 Mol ATP pro Mol Alanin entsteht. Bei einer Analyse des Wurzelgewebes fand sich eine Erhöhung der Konzentrationen bis zu einer Zehnerpotenz.

Eine Kalkulation des anaeroben Stoffwechsels auf energetischer Basis erbringt jedoch, daß zumindest für Pflanzen ohne periodische Winterruhe die Energieversorgung schwerlich über einen Zeitraum von mehreren Monaten gesichert werden kann. JOLY & CRAWFORD (1982) gehen davon aus, daß eine Versorgung der pflanzlichen Gewebe bei Überflutung viel eher durch eine - wenn auch noch so geringfügige - Atmung erfolgt als über anaerobe Stoffwechselwege.

Pflanzen, die gut an Hypoxie adaptiert sind, zeigen nämlich einen sehr niedrigen kritischen Sauerstoffpartialdruck auf zellulärer Ebene. Die Cytochromoxidase kann bereits von O₂-Konzentrationen angeregt werden, die zwischen 0,1 und 1 µM liegen (JACKSON & DREW 1984), und Sauerstoffsättigungen von 2 % reichen in Reispflanzen nach ARMSTRONG (1980) bereits aus, um eine Mitose in den Wurzeln zu ermöglichen.

Die Sauerstoffumsetzung unter submersen Bedingungen ist in den Wurzeln reduziert, sinkt aber nicht auf Null. Die geringen zunächst noch im Wasser enthaltenen Sauerstoffmengen scheinen allgemein ausreichend zu sein, um die Atmungskette zu aktivieren.

Die bei Glucoseabbau zu erwartenden respiratorischen Quotienten liegen um den Wert 1. Kleinere Werte entstehen beim Abbau von Proteinen (0,8), Fetten (0,7) und organischen Säuren (< 0,7).

Die RQ-Werte, die die Pflanzen nach längeren Überschwemmungsphasen aufzeigen, liegen teilweise deutlich unter diesen Werten (SCHLÜTER 1989). Postuliert muß also auch aus diesem Grunde ein "sink" von CO₂ werden, um RQ-Werte von 0,5 und kleiner zu deuten.

Erstaunlicherweise sind die in das Wurzelgewebe eingelagerten Speicherkohlenhydrate am Ende der submersen Phase nicht aufgebraucht; nach einer Überflutungsdauer von 312 Tagen sind in den Wurzeln der Untersuchungsobjekte noch immer Reserven davon zu finden. So geht der Anteil an unlöslichen Kohlenhydraten zwar kontinuierlich zurück, scheint aber auch nach einer fast ein Jahr währenden Überschwemmung nicht der begrenzende Faktor für die Überlebenschmöglichkeit zu sein. Im Sinne von BARCLAY & CRAWFORD (1982) zeichnen die Pflanzen sich also durch eine große Anoxietoleranz aus. Die Reserven, die die Pflanzen am Ende der Überschwemmungsperiode noch haben, ermöglichen zusätzlich bei Beginn der terrestrischen Phase eine schnellere Regeneration der Organe Blatt und Wurzel.

Durch die Überflutung der Blätter mit Flußwasser ist ihr Umgebungsmilieu vollständig verändert. Die Lichtqualität und -quantität, der Sauerstoff- sowie der Kohlendioxyd Gehalt sind vermindert. Nach SCHOLANDER & DE OLIVIERA PEREZ (1968) sollen sogar die Blätter von z. B. *Symmeria paniculata* von Wasser infiltriert sein. Doch weder FERNANDEZ-CORREA & FURCH (1992), die ähnliche Experimente an der gleichen Art durchgeführt haben, noch JACKSON et al. (1987) können diese Annahmen bestätigen. Sie finden vielmehr einen Luftmantel um die Blätter herum, der durch die hydrophobe Blattoberfläche entsteht. Eigene Untersuchungen an *Astrocaryum jauari* (SCHLÜTER & FURCH im Druck) und hier an *Macrolobium acaciaefolium* bestätigen die Beschreibung von JACKSON et al. (1987): Die Blätter sind nicht von Wasser infiltriert und erscheinen auch unbenetzbar durch Wachsauflagerungen auf der oberen sowie der unteren Epidermis.

Anatomische Veränderungen der Blätter konnten nicht festgestellt werden, abgesehen von einer Verkleinerung der Interzellularen, die die Blätter während der submersen Phase dunkler erscheinen lassen. Das Pigmentsystem wird durch zwei sich überlagernde und entgegengesetzt wirkende Phänomene beeinflusst: 1. Die Überschwemmung führt zu einer Verminderung der Gesamtchlorophyllmengen. 2. Das verminderte Lichtangebot hat eine Zunahme der Chlorophyllmenge pro Blattfläche zur Folge (FURCH 1984).

Bei länger andauernder Überschwemmung geht die Nettophotosynthese in den Blättern von *Macrolobium acaciaefolium* zurück. Lichtquantitäten von unter $10 \mu\text{M}$ Photonen pro $\text{m}^2 \cdot \text{s}$ reichen aber für eine geringe Photosyntheseaktivität aus. Es handelt sich also bei den Untersuchungsobjekten um extreme Schwachlichtpflanzen. Für sie ausreichende Quantenströme wurden am Standort bei auflaufendem Wasser gemessen (FURCH et al. 1985).

Ebenfalls erscheint die CO_2 -Versorgung der Blätter gesichert: Die vollständig untergetauchten juvenilen Pflanzen befinden sich in bodennahen Wasserschichten. In diesen Wasserschichten wird CO_2 durch die Bodenatmung angereichert, und die Konzentration kann bis auf 1,42 mM steigen (K. FURCH pers. Mitt.). Bei Übersättigung des Wassers mit CO_2 kann dieses in Gasform austreten.

Gasblasen bilden sich besonders leicht an Grenzflächen. Da die Blätter besonders an den Spaltöffnungen solche Grenzflächen aufweisen, ist ein Gasaustritt aus dem Wasser hier besonders erleichtert, und eine CO_2 -Versorgung des Mesophylls über den Vorhof der Spaltöffnungen wird denkbar. Der Eintritt des Kohlendioxids soll pro Quadratmillimeter Blattfläche berechnet werden.

Spaltgröße:

Die Spaltfläche hat mehr oder weniger Ellipsenform, daraus folgt die Berechnung über die Spaltöffnungsfläche = $n \cdot a \cdot b$,

wobei $a = 1/2$ Spallänge; $b = 1/2$ Spaltbreite.

Die spezifische Grenzfläche ergibt sich aus dem Produkt von Spaltöffnungsfläche und Anzahl an Stomata pro mm^2 Blattfläche.

Spallänge = $3,5 \mu\text{m}$; Spaltbreite = $0,9 \mu\text{m}$; Spaltöffnungsfläche = $4,9 \mu\text{m}^2$.

Anzahl der Stomata pro mm^2 Blattfläche: 120.

Spezifische Grenzfläche = $4,9 \cdot 120 (\mu\text{m}/\text{mm}^2) = 588 \mu\text{m}/\text{mm}^2$.

Die Schlothöhe ist die Wegstrecke, die via Diffusion überwunden werden muß. Sie beträgt $7,2 \mu\text{m}$.

Bei Anwendung des Gasgesetzes ist es möglich, einen Fluß in Mol pro cm^2 und Stunde in die Größenordnung $\mu\text{l pro cm}^2$ Blattfläche und Stunde umzurechnen. Dabei ergibt sich dann ein Einstrom von CO_2 über die Blattoberfläche von $440 \mu\text{l pro cm}^2$ und Stunde (SCHLÜTER 1989). Wir bezeichnen diesen Effekt-Übergang von CO_2 aus der gelösten Phase im Wasser in die Gasphase und dann in die Spaltöffnungen vorläufig als "reverse Plastron-Atmung" (siehe dazu auch Abb. 12).

Für die in dieser Arbeit untersuchten Art kann postuliert werden, daß für die Photosynthese der Blätter bei vollständiger Überflutung der begrenzende Faktor sehr wahrscheinlich nur das Licht ist, das die Wassersäule passieren muß, bevor es die Versuchspflanzen erreicht. Da es sich aber bei den Untersuchungsobjekten um extreme Schwachlichtpflanzen handelt, dürften die unter Wasser vorhandenen Quantenstromdichten bei einer Tiefenstufe von bis zu $1,5 \text{ m}$ Kronenbedeckung für eine Nettphotosynthese ausreichend sein und somit zum Überleben der Pflanzen im juvenilen Zustand beitragen.

Zusammenfassung

Die jährlich wiederkehrende, regelmäßige Überschwemmung in den Schwarz- und Weißwasserbiotopen Zentralamazoniens führt zu einer deutlichen Hemmung des Wachstums bei *Macrobium acaciaefolium*, die als eine der wenigen, heute bekannter Arten in Igapó wie Várzea vorkommt. Eine Erniedrigung des Stoffwechsels ist bei Beginn und während der submersen Phase der Pflanzen zu beobachten; der reduzierte Metabolismus führt zu einer Erhöhung der Überlebenschancen bei Jungpflanzen auch unter hypoxischen Bedingungen bis zu einer Überflutungshöhe von ca. $1,5 \text{ m}$.

Wenn auch einige morphologische und anatomische Adaptationen wie Reduzierung der Blattzahl, Lentizellenbildung zu Beginn der Überschwemmung und Verkleinerung der Interzellularen im Blatt zu beobachten sind, scheint die Anpassung an die monatelange submersen Phase vornehmlich physiologischer Natur zu sein, da:

1. die Biomasseproduktion stark eingeschränkt wird;
2. während der gesamten Überflutung, teilweise mit zeitlicher Verschiebung Endprodukte des anaeroben Stoffwechsels angereichert werden; Ethanolbildung kommt besonders zu Beginn der Überschwemmung eine Bedeutung zu, während die Produktion von Lactat und Alanin später einen Teil des Energiebedarfs decken;
3. die Pflanzen mit genügend Reservekohlenhydraten versorgt sind, um auch eine 300tägige Überschwemmung zu überstehen;
4. in den ersten Überschwemmungswochen eine Respiration in den Wurzelgeweben noch stattfindet;
5. an den Blattoberflächen auch unter Wasser ein Gasaustausch wahrscheinlich gemacht werden kann, der aus dem Tierreich als Plastronatmung bekannt ist, hier dann im umgekehrten Sinne abläuft, d. h. daß ein Einstrom von CO_2 ins Blatt in der submersen Phase möglich ist; diese "reverse Plastronatmung" ermöglicht dann eine geringe Photosyntheserate, da zudem *Macrobium acaciaefolium* eine Schwachlichtpflanze ist.

Eine modellhafte Zusammenstellung aller Effekte, die den Jungpflanzen ein Überleben unter Wasser ermöglicht, zeigt Abb. 12.

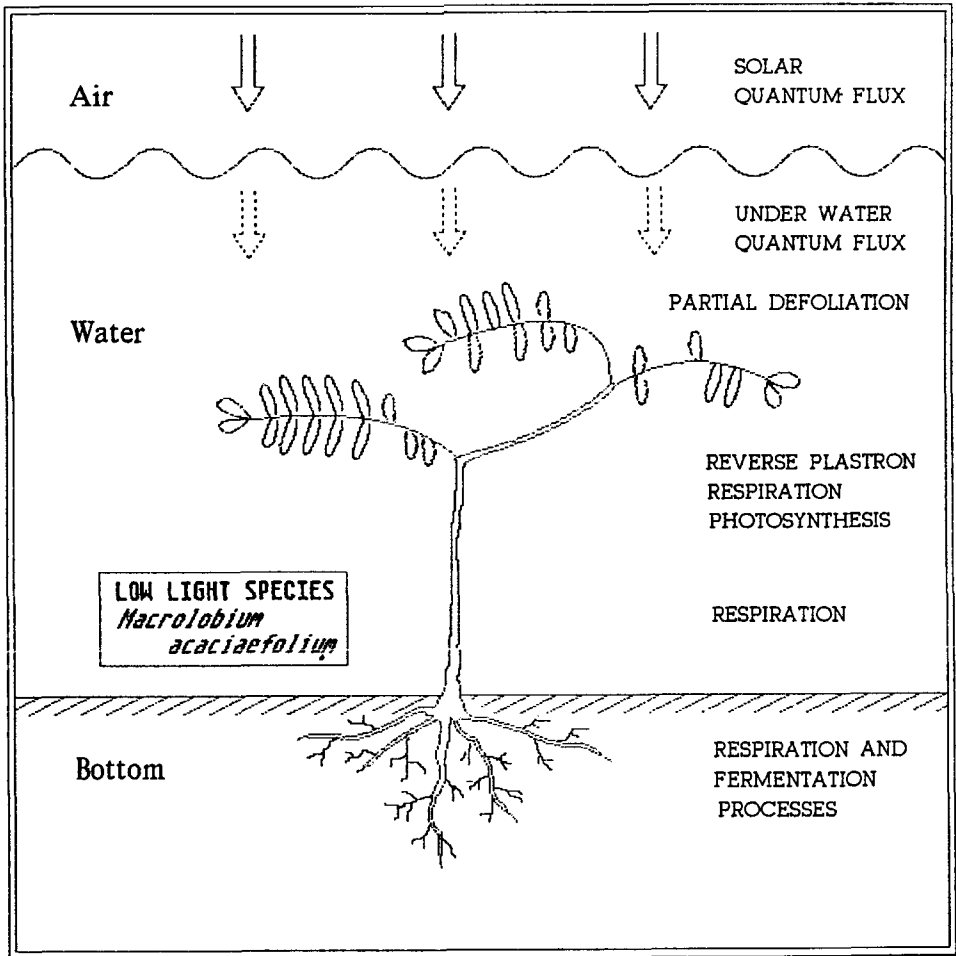


Abb. 12:

Modell zur Überlebensstrategie von Jungpflanzen von *Macrolobium acaciaefolium* im Schwarzwasser- und Weißwasser-Überschwemmungsbiotop während der aquatischen Phase mit der Wurzelatmung bei Flutbeginn, Gärungsprozessen während der Überschwemmung, durch Lentizellen erleichterte Atmung, partiellen Blattabwurf und in den restlichen Blättern eine "reverse Plastronatmung", die durch hypodermale Wachsauflagerungen ermöglicht wird und einen Quantenfluß von ca. $10 \mu\text{Mol Quanten}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, der noch eine Photosynthese unter Wasser erlaubt.

Fig. 12:

Surviving strategy of young plants of *Macrolobium acaciaefolium* in Igapó and Várzea during the inundation phase demonstrating root respiration at the beginning of flooding, fermentation processes in the stem facilitated by formation of lenticells, partial defoliation and a "reverse plastron respiration" in the rest of leaves enabled by hypodermic wax layers, and a sufficient under water quantum flux of about $10 \mu\text{mol quanta}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ enabling photosynthesis even under water.

Summary

The flooding that occurs with regularity each year in both black and whitewater biotopes of Central Amazonia brings about an obvious inhibition to the growth of *Macrolobium acaciaefolium*, which is one of the few species presently known occur in both the Igapó and the Várzea. A reduction in the metabolic rate of the plants can be observed at the beginning and during the submerged phase. This reduction brings about an increase in the chances of the young plants for survival under hypoxic conditions beneath flood waters about 1.5 m deep.

Even though several morphological and anatomical adaptations can be observed, such as a decrease in the number of leaves, the formation of lenticells at the beginning of the flood period, and a reduction in the size of the intercellular spaces within the leaves, the adaptation to the inundation phase lasting several months seems to be mainly physiological in nature for the following reasons:

1. The biomass production is greatly limited;
2. During the entire inundation phase but with a partial delay, the final products of anaerobic metabolism accumulate. Ethanol formation takes on a special importance at the beginning of the inundation, while the production of lactate and alanine supplies some of the energy later on;
3. The plants have enough carbohydrates in reserve to survive a 300 day period of inundation;
4. During the first weeks of inundation, respiration in the root tissues can still take place;
5. A gas exchange through the surface of the leaves can probably also occur under water. The reverse of the plastron respiration, known from the animal kingdom, can occur. Thus, the CO₂ flows into the leaf during the submerged phase. This reverse plastron breathing supports a low rate of photosynthesis, especially since *Macrolobium acaciaefolium* is a plant adapted to low light intensities.

A model diagram of all processes enabling the young plants to survive under water is provided in Figure 12.

Anmerkung

Die Arbeiten wurden gefördert von der Max-Planck-Gesellschaft, dem Brasilianischen Forschungsrat und durch ein SCHIMPER-Stipendium der H. und E. WALTER-Stiftung an einen von uns (B. F.).

Literatur

- ARMSTRONG, W. (1980): Aeration in higher plants. - *Adv. Bot. Res.* 7: 226-332.
- BARCLAY, A.M. & R.M.M. CRAWFORD (1982): The effect on anaerobiosis on carbohydrate levels in storage tissues of wetland plants. - *Ann. Bot.* 51: 255-259.
- BERTANI, A. & I. BRAMBILLA (1982a): Effects of decreasing oxygen concentration on some aspects of protein amino-acid metabolism in rice roots. - *Z. Pflanzenphysiol.* 107: 193-200.
- BERTANI, A. & I. BRAMBILLA (1982b): Effects of decreasing oxygen concentration on wheat roots. Growth and induction of anaerobic metabolism. - *Z. Pflanzenphysiol.* 108: 283-288.
- BERTANI, A., MENEGUS, F. & R. BOLLINI (1981): Some effects of anaerobiosis on protein metabolism in rice roots. - *Z. Pflanzenphysiol.* 103: 37-43.
- CASTRO SOARES, I. (1956): Excursion guide book 8. - *Amaz. Int. Geograph. Union, Braz. Nat. Com., Rio de Janeiro*: 216 S.
- CRAWFORD, R.M.M. & P.D. TYLER (1969): Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. - *J. Ecol.* 57: 235-244.
- FERNANDES-CORRÉA, A.F. & B. FURCH (1992): Investigations on the tolerance of several trees to submergence in Blackwater (Igapó) and Whitewater (Várzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. - *Amazoniana* 12(1): 71-84.

- FURCH, B. (1984): Untersuchungen zur Überschwemmungstoleranz von Bäumen der Várzea und des Igapó. Blattpigmente. - *Biogeographica* 19: 77-83.
- FURCH, B., FERNANDES-CORRÉA, A.F., DE MELLO, J.A.S.N. & K. OTTO (1985): Lichtklimadaten in drei aquatischen Ökosystemen verschiedener physikalisch-chemischer Beschaffenheit. - *Amazoniana* 9(3): 411-430.
- FURCH, B. & C. STEINBERG (1977): Extraktion freier Aminosäuren aus Pilzsporen (*Phycomyces blakesleeanus*). - *Z. Pflanzenem. Bodenkd.* 140: 531-541.
- FURCH, K. (1976): Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen (Erste Ergebnisse). - *Biogeographica* 7: 27-43.
- FURCH, K. & W.J. JUNK (1985): Dissolved carbon in a floodplain lake of the Amazon and in the river channel. - *SCOPE/UNEP* 58: 285-298.
- JACKSON, M.B. & M.C. DREW (1984): Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. - In: KOZLOWSKI, T.T. (ed.): *Flooding and plant growth*. - Academic Press, New York, London, São Paulo: 47-128.
- JACKSON, M.G., WATERS, J., SETTERS, T. & H. GREENWAY (1987): Injury to rice plants induced by complete submergence. - *J. Exp. Bot.* 38: 1826-1838.
- JOLY, C.A. & R.M.M. CRAWFORD (1982): Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. - *J. Exp. Bot.* 33: 799-809.
- JUNK, W.J., BAYLEY, P.B. & R.E. SPARKS (1989): The flood pulse concept in riverfloodplain systems. - In: DODGE, D.P. (ed.): *Proc. int. large river symp.* - *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110-127.
- KOZLOWSKI, T.T. & S.G. PALLARDY (1984): Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relation. - In: KOZLOWSKI, T.T. (ed.): *Flooding and plant growth*. - Academic Press, New York, London, São Paulo: 1-9.
- LOUREIRO, A.A. & M. FREITAS DA SILVA (1968): *Macrobium acaciaefolium*. - In: LOUREIRO, A.A. & M. FREITAS DA SILVA (eds.): *Catálogo das Madeiras da Amazônia 1*: 357-362. Ministerio do Interior Superintendencia do Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM).
- PAECH, K. & M.V. TRACEY (1955): *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. - Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg: 626 S.
- PONNAMPERUMA, F.N. (1976): Temperature and the chemical kinetics of flooded soils. - In: ANONYMUS (ed.): *Climate and Rice*. - *Int. Rice Res. Inst., Los Baos, Phillipines*: 239-262.
- PONNAMPERUMA, F.N. (1984): Effects of flooding on soils. - In: KOZLOWSKI, T.T. (ed.): *Flooding and plant growth*. - Academic Press, New York, London, São Paulo: 10-46.
- PRANCE, G.T. (1979): Notes in the vegetation of Amazonia, III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. - *Brittonia* 31: 26-38.
- REISNER, A.H., NEMES, P. & G. BUCHHOLTZ (1975): The use of Coomassie Brilliant Blue G 250 perchloric acid solution for staining in electrophoresis and isoelectric focusing on polyacrylamide gels. - *Anal. Biochem.* 64: 509-516.
- SALATI, E. & P.B. VOSE (1984): Amazon basin. A system in equilibrium. - *Science* 225: 129-138.
- SCHLÜTER, U. (1989): Morphologische, anatomische und physiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz zweier charakteristischer Baumarten (*Astrocaryum jauari* und *Macrobium acaciaefolium*) des Weiß- und Schwarzwasserüberschwemmungswaldes bei Manaus. - Ein Beitrag zur Ökosystemanalyse von Várzea und Igapó Zentralamazoniens. - Dissertation, Univ. Kiel: 147 S.
- SCHLÜTER, U. & B. FURCH (1990): Physiological and anatomical adaptations to periodically, long lasting submergence of juvenile plants of the species *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in the floodplains of Central Amazonia near Manaus. - *Biotropica* (im Druck).
- SCHOLANDER, P.F. & DE OLIVIERA PEREZ (1968): Sap tension in flooded trees and bushes of the Amazon. - *Plant Physiol.* 43: 1870-1873.
- SCHRÖDER, P. (1989): Characterization of thermo-osmotic gas transport mechanism in *Alnus glutinosa* (L.) GAERTN. - *Trees* 3: 38-44.
- SIOLI, H. (1965): Bemerkungen zur Typologie amazonischer Flüsse. - *Amazoniana* 1(1): 74-83.

- SIOLI, H. (1984): The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. - Dr. W. Junk Publ., Dordrecht: 763 S.
- SMITH, A.M. & T. AP REES (1979): Pathways of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. - *Planta* 146: 327-334.
- VAN VALEN, L. (1975): Life, death and energy of trees. - *Biotropica* 7: 259-269.
- WORBES, M. (1986): Lebensbedingungen und Holzwachstum in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. - *Scripta. Geobot.* 17: 1-112.
- ZIEGLER, R. & K. EGGLE (1967): Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyllbestimmung. - *Beitr. Biol. Pflanzen* 4: 39-63.

