

**Ausbreitung von Blütenpflanzen auf
Versuchsflächen unterschiedlicher Vornutzung
in Zentralamazonien**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von

Martina Skatulla

aus Unna / Westfalen

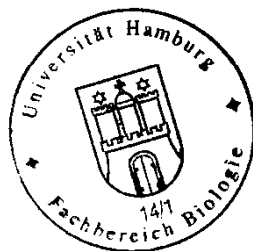
Hamburg 2002

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Professor Dr. R. Lieberei

Weitere Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. G. Gottsberger

Tag der Disputation: 05. April 2002

Hamburg, den 22. März 2002



A handwritten signature in black ink, appearing to read "Udo Wienand".

Professor Dr. U. Wienand
Dekan

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1 EINLEITUNG	1
1.1 PROBLEMSTELLUNG UND ZIELSETZUNG	1
1.2 VEGETATION AMAZONIENS	4
1.2.1 <i>VEGETATIONSTYPEN AUF TERRA-FIRME-STANDORTEN</i>	5
1.2.1.1 Vegetationstypen ohne oder mit nur geringem anthropogenen Einfluss	5
1.2.1.2 Vegetationstypen nach anthropogenem Einfluss	8
1.2.2 <i>ÜBERFLUTUNGSTOLERANTE VEGETATIONSTYPEN</i>	11
2 UNTERSUCHUNGSGEBIET	14
2.1 GEOGRAPHISCHE LAGE	14
2.2 KLIMA	14
2.3 BODEN	16
2.4 LANDWIRTSCHAFTLICHE VORNUTZUNG DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN	16
3 METHODEN	19
3.1 ÜBERBLICK	19
3.2 AUSWAHL DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN	20
3.3 BESTIMMUNG DER ARTEN	21
3.4 ABSCHÄTZUNG DER PFLANZLICHEN BIOMASSE	22
3.5 GRAPHISCHE DARSTELLUNG DER BESTANDESAUFRISSE UND KRONENGRUNDRISS	23
3.6 ANALYSE DES ARTENSPEKTRUMS IN UNTERSCHIEDLICHEN VEGETATIONSSCHICHTEN	23
3.7 DURCHFÜHRUNG DER AUFNAHMEN ZUR BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE	26
3.8 BESTIMMUNG DER AUSBREITUNGSSYNDROME	26
3.9 MESSUNG DES SAMENEINTRAGES	26
3.10 UNTERSUCHUNG DER KEIMLINGSPOPULATIONEN	27
3.11 BESTIMMUNG DER KEIMFÄHIGKEIT UND DES KEIMLINGSWACHSTUMS VON PRIMÄRWALD-ARTEN UNTER <i>VISMIA GUIANENSIS</i>	27
3.12 AUFNAHMEN ZUR VEGETATIVEN REGENERATION UND AUSBREITUNG	28
3.13 UNTERSUCHUNG DES ZUSAMMENHANGS ZWISCHEN ARTENZUSAMMENSETZUNG DER VEGETATIONSTYPEN UND DER REPRODUKTION UND REGENERATION DER ARTEN	28

4 ERGEBNISSE	30
4.1 FLORISTISCHE UND STRUKTURELLE MERKMALE DER UNTERSUCHTEN VEGETATION	30
4.1.1 <i>FLORISTISCHE ZUSAMMENSETZUNGEN DER BRACHE-, SEKUNDÄRWALD- UND PRIMÄRWALD-VEGETATION</i>	30
4.1.1.1 Spektren der Pflanzenfamilien und -arten	31
4.1.1.2 Artenreiche Familien	32
4.1.1.3 Individuenreiche Familien und Arten	34
4.1.1.4 Zusammenfassung zur floristischen Zusammensetzung	36
4.1.2 <i>VEGETATIONSaufbau DER VEGETATIONSTYPEN</i>	37
4.1.2.1 Entwicklung der oberirdischen Biomasse	37
4.1.2.2 Vegetationsaufbau im Bestandesaufriss und Kronengrundriss	38
4.1.2.3 Verteilung der Arten in den verschiedenen Vegetationsschichten	43
4.1.2.4 Zusammenfassung zum Vegetationsaufbau	46
4.2 REPRODUKTION UND REGENERATION DER ARTEN	48
4.2.1 <i>BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE DER ARTEN</i>	48
4.2.1.1 Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten	48
4.2.1.2 Anzahl der blühenden und fruchtenden Individuen	51
4.2.1.3 Dauer der Fruchtbildung	55
4.2.1.4 Zusammenfassung zur Blüh- und Fruchtphänologie der Arten	56
4.2.2 <i>AUSBREITUNG DER SAMEN</i>	58
4.2.2.1 Ausbreitungssyndrome der fruchtenden Arten und Individuen	59
4.2.2.2 Saisonale Veränderungen der Ausbreitungssyndrome fruchtender Individuen	61
4.2.2.3 Sameneintrag in die drei Vegetationstypen	64
4.2.2.4 Eintrag von Samen neuer Arten	66
4.2.2.5 Unterscheidung der Samen nach Ausbreitungssyndrom und Herkunft	71
4.2.2.6 Abhängigkeit der Ausbreitungsrichtung von Diasporenherkunft und Ausbreitungssyndrom	72
4.2.2.7 Zusammenfassung zur Samenausbreitung	74
4.2.3 <i>DYNAMIK DES KEIMLINGSBESTANDES</i>	75
4.2.3.1 Häufige Familien des Keimlingsbestandes	75
4.2.3.2 Häufige Arten des Keimlingsbestandes	76
4.2.3.3 Anzahl neuer Keimlinge im Keimlingsbestand	78

4.2.3.4 Dichte des Keimlingsbestandes	79
4.2.3.5 Keimung von Samen aus dem Primärwald unter <i>Vismia guianensis</i>	80
4.2.3.6 Zusammenfassung zur Dynamik des Keimlingsbestandes	81
4.2.4 <i>VEGETATIVE REGENERATION</i>	83
4.2.4.1 Vegetative Regeneration am Standort	83
4.2.4.2 Zusammenfassung zur vegetativen Regeneration	85
4.3 AUSWIRKUNG DER ARTENZUSAMMENSETZUNG AUF REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE	86
4.3.1 <i>SYNOPSIS DER REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE IN DEN VEGETATIONSTYPEN (ABB. 37 a - c)</i>	86
4.3.2 <i>REPRODUKTION UND REGENERATION IN DER BRACHEVEGETATION (ABB. 38 a - c)</i>	90
4.3.3 <i>REPRODUKTION UND REGENERATION IM SEKUNDÄRWALD (ABB. 39 a - c)</i>	93
4.3.4 <i>REPRODUKTION UND REGENERATION IM PRIMÄRWALD (ABB. 40 a - c)</i>	97
4.3.5 <i>ZUSAMMENFASSUNG ZUR AUSWIRKUNG DER ARTENZUSAMMENSETZUNG AUF REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE</i>	100
5 DISKUSSION	101
5.1 ALLGEMEINE PROBLEMATIK	101
5.2 CHARAKTERISIERUNG DER UNTERSUCHTEN VEGETATIONSTYPEN	105
5.3 VEGETATIVE REGENERATION	111
5.4 BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE DER ARTEN	114
5.5 FERNAUSBREITUNG DER SAMEN IN ANDERE VEGETATIONSTYPEN	117
5.6 KEIMUNG	120
5.7 VEGETATIVE VS. GENERATIVE REGENERATION	122
5.8 WECHSELWIRKUNGEN ZWISCHEN DEN REGENERATIONSBEEINFLUSSENDEN FAKTOREN	123
5.9 SCHLUSSFOLGERUNGEN	126
6 ZUSAMMENFASSUNG – SUMMARY – RESUMO	129
6.1 ZUSAMMENFASSUNG	129
6.2 SUMMARY	131
6.3 RESUMO	132
7 LITERATURVERZEICHNIS	135
8 ARTENLISTE MIT AUSBREITUNGSBIOLOGISCHEN PARAMETERN	148

VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN UND TABELLEN

ABBILDUNGEN	Seite
Abb. 1: Mittlere Tagestemperatur sowie absoluter Niederschlag und potentielle Evapotranspiration nach PICHE während des Untersuchungszeitraumes.	15
Abb. 2: Landwirtschaftliche Vornutzung der Untersuchungsflächen.	17
Abb. 3: Lage der 15 Untersuchungsflächen in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	21
Abb. 4: Lage der Netzfallen auf den Untersuchungsflächen.	27
Abb. 5: Netzfalle mit Flächengröße 1 m ² .	27
Abb. 6: Taxonomische Ähnlichkeit auf Familien- und Artenebene der untersuchten Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, dargestellt in Form eines Schnittmengen-Diagramms.	31
Abb. 7: Anzahl der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m ² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs individuenreichsten Familien.	34
Abb. 8: Anzahl der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m ² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs individuenreichsten Arten.	35
Abb. 9: Abschätzung der oberirdischen Phytomasse nach KIRA (1987) in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	37
Abb. 10: Maßstabsgetreue Darstellungen der Bestandesaufrisse und Kronengrundrisse einer 20 mal 4 m großen Fläche in der Brachevegetation aus den Jahren 1995 und 1998.	39
Abb. 11: Maßstabsgetreue Darstellungen der Bestandesaufrisse und Kronengrundrisse einer 20 mal 4 m großen Fläche im Sekundärwald aus den Jahren 1995 und 1998.	41
Abb. 12: Maßstabsgetreue Darstellungen des Bestandesaufrisses und des Kronengrundrisses einer 20 mal 4 m großen Fläche im Primärwald aus den Jahren 1995 und 1998.	42
Abb. 13: Ordinationsmodell (PCA) der Artenbestände in den Jahren 1994, 1996 und 1998 in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald (Artenlisten entsprechend des Vegetationsalters gekennzeichnet).	44

Abb. 14:	Ordinationsmodell (PCA) der Artenbestände in den Jahren 1994, 1996 und 1998 in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald (Artenlisten entsprechend der Vegetationsschicht gekennzeichnet).	45
Abb. 15:	Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	49
Abb. 16:	Anzahl der blühenden Arten in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf.	50
Abb. 17:	Anzahl der fruchtenden Arten in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf.	51
Abb. 18:	Anzahl der blühenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf.	52
Abb. 19:	Anzahl der fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf.	53
Abb. 20:	Häufigkeit der Fruchtbildung bei fruchtenden Arten in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	55
Abb. 21:	Häufigkeit der Fruchtbildung bei fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	56
Abb. 22:	Prozentuale Verteilung der unterschiedlichen Ausbreitungssyndrome auf die Arten und Individuen der drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	60
Abb. 23:	Monatliche Anzahl fruchtender Individuen in der Brachevegetation, aufgeteilt nach der Ausbreitung der Diasporen.	61
Abb. 24:	Monatliche Anzahl fruchtender Individuen im Sekundärwald, aufgeteilt nach der Ausbreitung der Diasporen.	62
Abb. 25:	Monatliche Anzahl fruchtender Individuen im Primärwald, aufgeteilt nach der Ausbreitung der Diasporen.	63
Abb. 26:	Durchschnittlicher Sameneintrag je m ² und Jahr in den drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	64
Abb. 27:	Höhe des durchschnittlichen Sameneintrages neuer Arten je m ² und Jahr in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	67

Abb. 28:	Durchschnittlicher Eintrag von Samen neuer Arten je m ² und Monat in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	69
Abb. 29:	Monatlicher Eintrag von Samen neuer Arten in den jeweils 15 Samenfallen der Brachevegetation, des Sekundär- und Primärwaldes.	70
Abb. 30:	Prozentuale Aufteilung der unterschiedlichen Ausbreitungssyndrome nach der Herkunft der Samen aus den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	71
Abb. 31:	Herkunft der 6662 Samen neuer Arten in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	72
Abb. 32:	Ausbreitungsrichtung der Samen neuer Arten in die Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, unterschieden nach den verschiedenen Ausbreitungssyndromen.	73
Abb. 33:	Anzahl neuer Keimlinge je m ² in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1996 bis 1998.	78
Abb. 34:	Dichte der Keimlingsbestände in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1995 bis 1998.	79
Abb. 35:	Dichte der langfristig etablierten Keimlinge in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1995 bis 1998.	80
Abb. 36:	Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald der Jahre 1996 und 1998.	85
Abb. 37:	Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten aus Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald als zusammenfassende Darstellung des gegenseitigen Einflusses bzgl. Reproduktion und Regeneration der Arten.	87/88
Abb. 38:	Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen der Brachevegetation als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.	91/92
Abb. 39:	Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen des Sekundärwaldes als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.	95/96
Abb. 40:	Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen des Primärwaldes als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.	98/99

Abb. 41:	Ausgewählte Faktoren der vegetativen und generativen Regeneration in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.	102
Abb. 42:	Graphische Darstellung der vegetativen Ausbreitung bei <i>Clidemia hirta</i> (Melastomataceae), <i>Piper hispidum</i> (Piperaceae), <i>Vismia guianensis</i> (Clusiaceae) und <i>Homolepis aturensis</i> (Poaceae).	113

TABELLEN		Seite
Tab. 1:	Mehrfjährige Mittel für die Tageshöchst- und Tagestiefsttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit, potentielle Evapotranspiration und Windgeschwindigkeit sowie die Minimal- und Maximalwerte dieser Klimaparameter und die durchschnittliche Anzahl an Regentagen im Monat.	16
Tab. 2:	Düngereintrag pro ha während der <i>Hevea</i> -Experimente von 1981 bis 1986.	18
Tab. 3:	Größe der Untersuchungsflächen und Aufnahmehäufigkeit bei den verschiedenen Untersuchungen.	20
Tab. 4:	Anzahl der Artenlisten aus den Vegetationsaufnahmen von 1994, 1996 und 1998.	24
Tab. 5:	Aufbau der Grundmatrix für die Hauptkomponentenanalyse.	24
Tab. 6:	Anzahl der Artenlisten aus den Vegetationsaufnahmen von 1996 und 1998.	28
Tab. 7:	Aufbau der Sekundärmatrix für die Hauptkomponentenanalyse.	29
Tab. 8:	Anzahl der Arten in den drei Vegetationstypen, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs artenreichsten Familien.	33
Tab. 9:	Anzahl fruchtender Individuen der jeweils sechs am meisten fruchtend angetroffenen Arten in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	54
Tab10:	Anzahl der Samen der jeweils sechs häufigsten Arten in den Samenfallen von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	65
Tab. 11:	Anzahl der Samen der jeweils sechs häufigsten Arten, die als Art neu in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald auftreten.	68
Tab. 12:	Anzahl der Keimlinge der jeweils sechs im kartierten Keimlingsbestand häufigsten Familien von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	76

Tab. 13:	Anzahl der Keimlinge der jeweils sechs im kartierten Keimlingsbestand häufigsten Arten von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	77
Tab. 14:	Keimlingsetablierung von Primärwaldarten, die manuell als Samen in zwei dichte, 5 Jahre alte <i>Vismia</i> -Bestände ausgebracht wurden.	81
Tab. 15:	Arten, deren Individuen am häufigsten mehrfachen Stockausschlag zeigen, jeweils für Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald.	84
Tab. 16:	Vergleich der Vegetationsentwicklung von Brache, Sekundär- und Primärwald mit der Vegetationsentwicklung nach unterschiedlich intensiver Weidenutzung in Paragominas (Ostamazonien).	110
Tab. 17:	Verteilung holziger Arten auf unterschiedliche Ausbreitungstypen, im Vergleich zu verschiedenen Klimazonen.	116

1 EINLEITUNG

1.1 PROBLEMSTELLUNG UND ZIELSETZUNG

Der brasilianische Teil Amazoniens umfasst mit ca. 3,5 Millionen km² etwa die halbe Fläche der gesamten Amazonasregion (PIRES 1976, CARVALHO 1998). Die ursprüngliche Vegetation Amazoniens bestand zu 90 % aus tropischem Regenwald (PIRES 1973). Der physiognomisch weitgehend einheitlich strukturierte Wald weist starke regionale Unterschiede im Artenspektrum auf (PRANCE 1977). Weltweit wurden ca. 500.000 Pflanzen und Tiere in den Tropen und Subtropen beschrieben. Ihre Gesamtzahl in den tropischen Wäldern wird jedoch auf etwa 3 Mio. Arten geschätzt (RAVEN 1988). Das gesamte Arteninventar eines einzelnen tropischen Ökotops konnte wegen der Fülle der Arten bisher nicht erstellt werden (LUGO 1988). Die folgenden statistische Daten geben einen anschaulichen Eindruck von der Artenvielfalt in Amazonien:

- Die Artenvielfalt im amazonischen Terra-Firme-Wald wird auf 1,5 bis 2 Mio. Pflanzen- und Tierarten geschätzt (SIOLI 1983);
- In Amazonien wachsen ca. 10.000 holzige Arten (VAN ROOSMALEN et al. 1996);
- Allein im westlichen Amazonien sind etwa 5.000 Pflanzenarten endemisch (PRANCE 1995).

Einfluss auf das regional stark unterschiedliche Artenspektrum hat dabei die ungleiche Niederschlagsverteilung sowie die verschiedenen Boden- und Gewässertypen (PRANCE 1973). Nach der Refugientheorie bildete sich die hohe Artenvielfalt im Verlauf der quartären Klima- und Vegetationsentwicklung (HAFFER 1969, PRANCE 1973). Während des Pleistozäns und Post-Pleistozäns führte wiederholt trocken-warmes Klima zur Ausdehnung der Savannenvegetation und zur Reduzierung des tropischen Regenwaldes auf kleine Vegetationsinseln mit einem Durchmesser von 200 bis 800 km². Räumlich isoliert bildeten sich neue Arten aus. Bei der späteren Wiederbesiedlung Amazoniens mit tropischem Regenwald waren Faktoren wie Bestäubungs- und Ausbreitungssyndrome sowie Keimlingsetablierung der Pflanzenarten entscheidend für ihre heutige Verteilung. PRANCE (1977) geht auf diese Entwicklung in seiner Monographie detailliert ein. Ein weiterer Faktor für die hohe Artendiversität des amazonischen Regenwaldes ist die Nutzung der Böden durch den Menschen. Oft sind Vegetationstypen, die als Primärwald-Vegetation bezeichnet werden, durch Siedlungsaktivitäten der indianischen Urbevölkerung entstanden (BALÉE 1989). Nach einer Schätzung von BALÉE sind 11,8 % der amazonischen Regenwald-Fläche anthropogen verändert.

Diese Biodiversität Amazoniens ist durch die zunehmenden menschlichen Aktivitäten in jüngerer Zeit in hohem Maße gefährdet. Nur 2,7 % des amazonischen Gebietes sind unter

Schutz gestellt. Werden die teilgeschützten Gebiete wie z. B. die Indianer-Reservate, wo bestimmte Nutzungsformen erlaubt sind, mit einbezogen, so sind 19 % der Fläche Amazoniens geschützt (FEARNSIDE & FERRAZ 1995). Vor allem der in der südlichen und östlichen Amazonasregion zunehmende Siedlungsdruck bewirkte, dass bis 1991 über 10 % des brasilianischen Amazonasgebiets entwaldet waren (FEARNSIDE 1995b). Ursachen sind vor allem Großprojekte im Straßen- und Staudammbau sowie der Handel mit Edelhölzern, die Kohlegewinnung für die nahegelegenen Bergbaugebiete (z. B. Grande Carajás) und die landwirtschaftliche Nutzung (FEARNSIDE & FERRAZ 1995).

Die Zerstörung der Vegetation bedeutet immer einen radikalen Eingriff in den natürlichen Pflanzenbestand, wobei der Unterschied zwischen Ausgangsvegetation und später regenerierender Vegetation mit der Stärke und der Dauer des Eingriffs zunimmt (FUJISAKA et al. 1998). Die nach dem Eingriff einsetzende Regeneration ist ein komplexer Prozess, bei dem viele biotische und abiotische Faktoren sich gegenseitig beeinflussen und auf die Entwicklung des Pflanzenbestandes einwirken. Dabei sind insbesondere die generative und vegetative Ausbreitung, die Keimung sowie die durch interspezifische Konkurrenz verursachte Förderung und Verdrängung von Arten betroffen (WEAVER & CLEMENTS 1938, JANZEN 1975, CONNELL & SLATYER 1977, UHL 1987, AARSEN 1992). Nach einer großräumigen, anthropogenen Störungen der natürlichen Vegetation entstehen im Laufe der Sukzession Pflanzenbestände mit Artenkombinationen, die im natürlichen Habitat in dieser Zusammensetzung nicht vorkommen (JANZEN 1975).

In der Region um Manaus sind die anthropogenen Zerstörungen des Regenwald im Vergleich zu anderen Regionen Amazoniens noch gering (FEARNSIDE 1993a, NEPSTAD et al. 1997). Allerdings nimmt der Siedlungsdruck in dieser Region stark zu, so dass sich die landwirtschaftlichen Nutzflächen unkontrolliert immer weiter ausweiten und mit ihnen die Flächen mit Sekundärvegetation (NEPSTAD et al. 1997). Der ursprüngliche Regenwald wird mehr und mehr zurückgedrängt, so dass die Sekundärvegetation z. T. das einzige Habitat darstellt, in dem Primärwald-Arten überleben können und somit die hohe Artendiversität der Region gesichert werden kann. Für den Raum um Manaus soll untersucht werden, wie sich eine unterschiedlich intensive, landwirtschaftliche Nutzung auf die Regeneration der Vegetation auswirkt. Die folgende Fragen wurden behandelt:

1. Welche Auswirkungen hat eine unterschiedlich intensive, landwirtschaftliche Vornutzung auf Artendiversität und Vegetationsstruktur und wie ändern sie sich im späteren Sukzessionsverlauf?
2. Welche Mechanismen der Regeneration sind für die Vegetationsentwicklung nach landwirtschaftlicher Nutzung entscheidend?

3. In wie weit können sich Arten aus angrenzenden Primärwald-Flächen auf ehemals landwirtschaftlich genutzter Flächen etablieren?

Die Arbeit ist als Teil des deutsch-brasilianischen SHIFT-Projektes „Rekultivierung degradierter, brachliegender Monokulturflächen in ausgewogene Mischkulturflächen unter besonderer Berücksichtigung bodenbiologischer Faktoren“ entstanden, welches sich die Verringerung des Landverbrauchs durch nachhaltige Nutzung bestehender agrarischer Flächen zum Ziel gesetzt hat. Insbesondere wurde mit dem Teilprojekt „Indikatorwert der spontanen Vegetation unterschiedlich vorgenutzter Terra-Firme-Standorte Zentralamazoniens für die Landwirtschaft“ zusammengearbeitet, um regenerationsspezifische Parameter in ein solches Indikatorwert-System zu integrieren.

Das SHIFT-Projekt ist eine Kooperation des Bundesministeriums für Bildung und Forschung (BMBF) und des Centro Nacional de Pesquisa (CNPq), dem brasilianischen Wissenschaftsministerium. Das Versuchsgelände liegt auf dem Gelände der Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) in der Nähe von Manaus. Dort stehen benachbarte Primär- und Sekundärwaldflächen zur Untersuchung der natürlichen Sukzession zur Verfügung. Das direkte Nebeneinander verschieden alter Vegetationstypen ermöglicht eine zeitgleiche Untersuchung eines langfristigen Sukzessionsverlaufs. Gleichzeitig kann der gegenseitige Einfluss der unterschiedlichen, benachbarten Vegetationstypen untersucht werden.

1.2 VEGETATION AMAZONIENS

Der amazonische Regenwald ist keine einheitlich strukturierte Vegetation, sondern bildet entsprechend der örtlichen Standortbedingungen unterschiedlichste Vegetationstypen aus. Dabei variiert die Artzusammensetzung der einzelnen Vegetationstypen regional sehr stark. Um die in dieser Arbeit untersuchten Vegetationstypen allgemein darzustellen und sie von anderen, ebenfalls in der Region vorkommenden Vegetationstypen abzugrenzen, werden im folgenden die Vegetation Amazoniens sowie die wichtigsten Vegetationstypen Zentralamazoniens näher beschrieben. Neben einer kurzen Darstellung der jeweiligen Vegetation wird dabei auch auf die Regeneration der Vegetation nach natürlicher bzw. anthropogener Störung eingegangen, wie sie aus der Literatur bekannt ist.

Die bekannteste pflanzengeographische Einteilung wurde von DUCKE & BLACK (1953) erarbeitet. Darin wird der amazonische Regenwald im Allgemeinen wie folgt beschrieben: Das geschlossene Kronendach ist 30 bis 40 m hoch. Übersteher wie z. B. *Dinizia excelsa* Ducke, die einzeln stehend über das Kronendach hinausragen, können jedoch eine Höhe bis zu 60 m erreichen. Die Gattung *Hevea* wird als charakteristisch für das brasilianische Amazonien angesehen, da nur sie über das gesamte Gebiet ubiquitär vertreten ist. Individuenreiche Pflanzenfamilien sind die Chrysobalanaceae und Lecythidaceae. Die Artzusammensetzung Amazoniens verändert sich in Ost-West Richtung stärker als in Nord-Süd Richtung. Zusätzlich ist in westlicher Richtung ein Gradient zunehmender Artenzahl und abnehmender Individuenzahl pro Flächeneinheit zu beobachten.

DUCKE & BLACK (1953) unterscheiden die folgenden fünf pflanzengeographischen Subregionen:

1. den Mündungsbereich des Amazonas im Osten, mit einer weiteren Unterteilung dieser Region in den Nordosten und den Südosten;
2. das Einzugsgebiet des Rio Negro im Norden;
3. die Einzugsgebiete des Rio Tapajós und Rio Madeira im Süden, abgegrenzt vom Norden durch die Várzea-Vegetation entlang des Solimões und Amazonas;
4. den gesamten Westen Amazoniens;
5. den subandinen Gürtel an den östlichen Hängen der Anden.

Die zentralamazonische Region um Manaus gehört demnach zur nördlichen Subregion, deren Vegetation ebenfalls von DUCKE & BLACK (1953) näher charakterisiert wird. Die Vegetation der nördlichen Subregion ähnelt der Flora des südwestlichen British Guiana. Bedingt durch die große Variabilität der ökologischen Bedingungen zeichnet sich das Gebiet durch die höchste Gattungs- und Artendichte sowie durch die höchste Anzahl endemischer Arten des Amazonasgebietes aus (DUCKE & BLACK 1953, KUBITZKI 1989b).

Artenreiche Familien der nördlichen Subregion sind die Leguminosen, Chrysobalanaceae, Vochysiaceae, Sapotaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae und Linaceae. Ausgehend von der pflanzengeographischen Einteilung von DUCKE & BLACK (1953) wurden weitere pflanzengeographische und allgemeine, die Vegetation beschreibende Arbeiten über die Amazonasregion von PIRES (1973), PRANCE (1977) BRAGA (1979), PIRES & PRANCE (1985) UND PRANCE (1989) veröffentlicht.

Nachfolgend wird auf sieben unterschiedliche Vegetationstypen näher eingegangen, die im Raum Manaus je nach Einfluss der großen Flusssysteme, Bodenqualität und Art der landwirtschaftlichen Nutzung vorkommen:

1. der Terra-Firme-Wald als häufigster Vegetationstyp (die Flächen sind keinen Überschwemmungen und keiner intensiven anthropogenen Nutzung ausgesetzt);
2. die Campina Amazônica auf Sandböden;
3. die Terra-Preta-Vegetation auf tiefgründigen Schwarzerden (sie entstand durch jahrhundertelange landwirtschaftliche Nutzung der Standorte durch Indianer in prähistorischer Zeit);
4. die Capoeira-Vegetation nach Ackerbau;
5. die Capoeira-Vegetation nach Weidewirtschaft;
6. die Igapó-Vegetation im Überflutungsbereich von Schwarz- und Klarwasserflüssen;
7. die Várzea-Vegetation im Überflutungsbereich der Weißwasserflüsse.

1.2.1 VEGETATIONSTYPEN AUF TERRA-FIRME-STANDORTEN

„Terra Firme“ ist ein brasilianischer Begriff und bedeutet „Festes Land“. Er besagt, dass die Standorte außerhalb der Überflutungsregimes der großen Flüsse liegen. Neben dem vorherrschenden Terra-Firme-Wald kommen als Vegetationstypen die Campina Amazônica und die Capoeira nach anthropogener Nutzung ehemaliger Terra-Firme-Waldflächen vor. Den Vegetationstypen auf Terra-Firme-Standorten werden die Vegetationstypen Várzea und Igapó, die regelmäßiger Überflutung ausgesetzt sind, gegenüber gestellt.

1.2.1.1 Vegetationstypen ohne oder mit nur geringem anthropogenen Einfluss

In diesem Abschnitt werden die Vegetationstypen zusammengefasst, die die örtliche Klimaxvegetation auf ihren Standorten bilden und durch den Menschen nur gering durch Jagen, Sammeln von Blättern und Früchten, oder durch geringen selektiven Holzeinschlag genutzt wurden. Gleichzeitig ist eine ehemalige kurzzeitige Nutzung nomadisierender

Indianer durch Rodung kleiner Areale anzunehmen, heute aber nicht mehr erkennbar. Längere landwirtschaftliche Nutzung fand nicht statt.

Der Terra-Firme-Wald

In der Region um Manaus ist der Terra-Firme-Wald ca. 25 bis 35 m hoch. Übersteher erreichen in der Regel eine Höhe von 45 m (RODRIGUES 1967, RIBEIRO et al. 1994). Einzelne Straten können physiognomisch nicht eindeutig unterschieden werden (PIRES 1973, PIRES & PRANCE 1977), jedoch ist das Kronendach in der Höhe von 15 bis 25 m am dichtesten. Darüber weist das Blätterdach große Lücken auf. Palmen erreichen selten eine Wuchshöhe über 15 m, können aber in dieser Vegetationsschicht einen Individuenanteil von 10 % ausmachen (KLINGE 1973). Eine der individuenreichsten Familien sind die Lecythidaceae (RODRIGUES 1967, PRANCE 1975b). Vor allem *Eschweilera odora* (Poepp.) Miers ist eine sehr häufige Art, die sich gleichzeitig durch ein großes Holzvolumen auszeichnet (LECHTHALER 1956, RODRIGUES 1967, PRANCE et al. 1976). Weitere typische Pflanzenfamilien der Region sind die Leguminosen, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Rubiaceae, Burseraceae und Annonaceae (KLINGE 1973).

Bis zur Mitte dieses Jahrhunderts wurde der Wald kommerziell vor allem durch selektiven Holzeinschlag oder Sammeln von Samen und Früchten genutzt. Dies betraf vor allem folgende Arten: *Copaifera multijuga* Hayne („Copaiba“), *Aniba rosaedora* Ducke („Pau-rosa“), *Carapa guianensis* Aubl. („Andiroba“), *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. („Castanha do Pará“) und die Palmen *Euterpe oleracea* Mart. („Açaí“), *Oenocarpus bacaba* Mart. („Bacaba“), *Jessenia bataua* (Mart.) Burret („Batauí“), *Mauritia flexuosa* L. f. („Buriti“) und *Maximiliana maripa* (Correa de Silva) Drude („Inajá“) (SAMPAIO 1942, ARAÚJO 1967, FAO 1986). Der Primärwald in der Manaus-Region wird nur schwach holzwirtschaftlich genutzt, da der Wald ein geringes Holzvolumen, eine geringe Anzahl international verkaufter Arten und eine hohen Artendiversität mit 65 wirtschaftlich nutzbaren Arten je Hektar besitzt, die technisch unterschiedlich bearbeitet werden müssen (Rodrigues 1967).

Nach großflächiger Störung des Terra-Firme-Primärwaldes (z. B. durch Windbruch, oder Roden und Brennen) regeneriert sich der Wald mit Hilfe eines Artenspektrums, dass sich anfangs fundamental von dem des Primärwaldes unterscheidet. Diese Sekundärvegetation (brasilianisch: Capoeira) wird von Arten gebildet, deren Wurzeln und Samen die Zerstörung der Vegetation im Boden überleben oder später neu einwandern. Dabei geht die Besiedlung von Kernwüchsen überlebender Samen sowie Wurzelbrut und Stockausschlägen aus und erst im Laufe der Zeit werden neue Samen eingetragen (WEIDELT 1969). Der Verlauf der Regeneration wurde schon früh von DUCKE & BLACK (1953) beschrieben: Nach erstmaligem Abholzen des Waldes sind krautige Arten, kleine

Sträucher und kleine Bäume lichtabhängiger Arten die ersten Pioniere. Sie stammen vor allem aus den Gattungen *Piper*, *Croton*, *Solanum*, *Vismia*, *Casearia*, *Miconia*, *Clidemia*, *Byrsonima* und *Trema*. Nach wenigen Jahren werden diese Pioniere dann von Arten des Terra-Firme-Waldes überwuchert, die vegetativ durch Stockausschlag regenerierten oder aus Samen neu gekeimt sind. Es entsteht ein Sekundärwald, in dem typische Primärwald-Arten der Terra-Firme gut repräsentiert sind. Diese weisen jedoch andere Häufigkeits- und Größenverteilungen als im Ursprungswald auf. Schon einmaliges Brennen vermindert die in der Sukzession auftretende Anzahl der Arten des Terra-Firme-Waldes, da die Keimlinge und z. T. auch die Wurzeln absterben. So kann das Abbrennen der geschlagenen Vegetation zum Absterben von bis zu 70 % der Terra-Firme-Arten führen. Die Zahl anderer, außerhalb des tropischen Regenwaldes weitverbreiteter Arten nimmt zu (SAVONNEN 1990, FEARNside et al. 1993). Wiederholtes Roden, Brennen und Anpflanzen führen zu einer Abnahme der Artenzahlen (UHL 1987). In der Umgebung von Manaus führt der geringe Regenfall in den Monaten Juli bis September zu einer stärkeren Dezimierung der Arten, als dies in Gegenden mit gleichmäßigerem Regenfall, z. B. nahe Belém, beobachtet werden kann (DUCKE & BLACK 1953). Die Vegetation wird dann von Arten dominiert, die im umgebenden Terra-Firme-Wald nur sehr selten vorkommen, z. B. *Byrsonima lancifolia* Juss., *Vismia* spp., *Davilla rugosa* Poir. sowie kleinwüchsige Arten der Melastomataceae. Es entsteht eine stark anthropogen beeinflusste Vegetation, deren Sukzession nachfolgend im Kapitel 1.2.1.2 eingehender beschrieben wird.

Die Campina Amazônica

Die Campina Amazônica, auch Campinarana oder Pseudocaatinga genannt (LISBÔA 1975), ist typischerweise auf das Einzugsgebiet des Rio Negro begrenzt (DUCKE & BLACK 1953). Sie tritt auf nährstoffarmen und sehr sauren Sandböden mit guter Drainage und hoher Bodentemperatur auf. Dies ist für Pflanzen eines der am schwersten zu besiedelnden amazonischen Habitate (PRANCE 1975a). Das Artenspektrum der Campina Amazônica unterscheidet sich stark von den Savannen im Osten Amazoniens. Die Vegetation ist niedrig, offen, im Zentrum bis 5 m hoch und erreicht zum Rand hin bis zu 20 m Höhe. Zum umgebenden Terra-Firme-Wald hin ist ein abrupter Bruch zu beobachten, der durch das plötzliche Auftreten von Palmen, einen dichteren Unterwuchs und eine geringere Streuschicht am Boden leicht sichtbar markiert wird (Anderson et al. 1975). Die Vegetation zeichnet sich durch einen hohen Anteil an endemischen Arten, viele Epiphyten und Arten mit sklerophilen und xeromorphen Merkmalen aus. Die Artenzusammensetzung variiert von Standort zu Standort (LISBÔA 1975). Die hier auftretenden Pflanzengattungen sind andere als im angrenzenden Terra-Firme Wald. Sie stimmen mit Gattungen ähnlicher Habitate der Guiana-Region überein (BRAGA 1979).

Die Sukzession einer mehrere Hektar umfassenden Campina Amazônica wird im folgenden am Beispiel der Arbeiten von ANDERSON et al. (1975) und BRAGA & BRAGA (1975) im Biologischen Reservat INPA-SUFRAMA (Manaus – Caracaraí, km 62) aufgezeigt. Der offene Sandboden wird zuerst von Flechten der Gattung *Cladonia* besiedelt. Dadurch wird die Bodentemperatur verringert und die Bodenfeuchte erhöht, so dass auch holzige Arten die Fläche besiedeln können. Dies geschieht mittels Samenkeimung oder Wurzelsprossung. Während die Pionierart *Sandemanina hoehnei* (Cogn.) Wurdack inselförmige Reinbestände bilden kann, kommen die Pionierarten *Matayba opaca* Radlk. und *Conomorpha cf. grandiflora* Mez. nur in Mischbeständen vor. Diese Pioniere bilden, immer in gleichaltrigen Gruppen zusammenstehend, bis zu 1 m² kleine Vegetationsinseln. Mit der Zeit reichert sich abgestorbenes Pflanzenmaterial an, das nach und nach zu Humus umgebildet wird. Dadurch können sich weitere Arten, wie z. B. *Ouratea spruceana* Engl., etablieren. Aus eingetragenen Samen keimend, vergrößern weitere Sukzessionsfolger die Vegetationsinsel und erhöhen den Artenreichtum. Besonders *Glycoxylon inophyllum* (Mart. Ex Miq.) Ducke und *Aldina heterophylla* Spr. Ex Benth. gewinnen in diesem Stadium an Bedeutung. Zum Rand der Campina Amazônica hin verwachsen die einzelnen Vegetationsinseln, ohne dass sich die Artzusammensetzung ändert.

1.2.1.2 Vegetationstypen nach anthropogenen Einfluss

Im Vergleich zu den brasilianischen Bundesstaaten Pará, Maranhão, Mato Grosso und Rondônia, ist die Entwaldung des amazonischen Regenwaldes im Bundesstaat Amazonas noch gering ausgeprägt (FEARNSIDE 1993a, NEPSTAD et al. 1997). Besonders in der Umgebung der Landeshauptstadt Manaus ist jedoch eine rasche und unkontrollierte Ausdehnung von entwaldeten Flächen zu beobachten (NEPSTAD et al. 1997). Wird eine Vegetation durch den Menschen gestört, so ändert sich ihr Artenspektrum. Je nach Dauer, Häufigkeit und Ausdehnung der Störung sowie Jahreszeit bildet sich eine unterschiedliche Sekundärvegetation aus (UHL et al. 1981). Für Manaus lassen sich entsprechend heutiger Landnutzung vor allem die Vegetationstypen Capoeira nach Ackerbau und Capoeira nach Weidewirtschaft unterscheiden. Ein weiterer Vegetationstyp nach anthropogener Störung ist die Terra-Preta-Vegetation, die auf eine prähistorische, landwirtschaftliche Nutzung indigener Volksgruppen zurückgeht.

Die Vegetation auf Terra-Preta-Böden

In ganz Amazonien finden sich kleinräumig Böden, die anthropogen entstanden sind und die Schwarzerden ähneln. Sie sind Zeugen einer lang dauernden, prähistorischen Nutzung bestimmter Siedlungsplätze (ZECH et al. 1979, SMITH, 1980, BECHTOLD 1982, FEARNSIDE 1993b). Dabei führte jahrhundertelange Abfall- und Kompostwirtschaft

präkolumbianischer Indianer vor 1500 bis 2800 Jahren zur Umbildung des unfruchtbaren Latosols zu den fruchtbaren Schwarzerden mit humosem Oberboden (BECHTOLD 1982, ZECH 1986). Der Humusanteil reicht durchschnittlich 1 bis 2 m tief. Die Terra-Preta-Vorkommen auf Terra Firme sind kreisförmig und meist 1 bis 2 ha groß. In Flussnähe erreichen sie durchschnittlich 22 ha (SMITH 1980). Die Terra-Preta-Flächen laufen stets in eine Übergangszone, die bis zu 1 km breit sein kann, zum umgebenden Latosol aus (BECHTOLD 1982).

Die spontane Vegetation auf Terra Preta unterscheidet sich vom Terra-Firme-Wald durch verstärktes Auftreten von Weichhölzern und ein geringeres Auftreten endemischer Arten (DUCKE & BLACK 1953). Das starke Vorkommen von Nutzpflanzen wie *Astrocaryum vulgare* Mart. („Tucumã“), *Bactris gasipaës* H. B. K. („Pupunha“), *Elaeis oleifera* H. B. K. und *Maximiliana maripa* Drude („Inajá“) sowie des Paranussbaums *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. („Castanha do Pará“) sind eindeutige Indikatoren für eine lang zurückliegende Flächennutzung durch Indianer (BALÉE 1989). Die Samen vieler Arten der Terra-Preta-Vegetation werden durch Säugetiere ausgebreitet, da die Indianer ihr Vorkommen förderten, um Jagdwild wie Tapir, Agouti und Pakas anzulocken. Daten zum genaueren Aufbau der Terra-Preta-Vegetation und zu ihrer Regeneration liegen nicht vor.

Auf Terra-Preta-Flächen werden auch heutzutage von Indianern und Kleinbauern verschiedene Fruchtbäume, Kakao, Bananen und Gemüse angebaut. In der Nähe von Städten wird der fruchtbare Oberboden abgetragen und für die städtischen Gärten genutzt (SMITH 1980).

Die Capoeira nach Ackerbau

Die traditionelle Form der Landwirtschaft in Amazonien ist die Feldumlagewirtschaft (MORAN 1974). Nach Rodung und Abrennen einer Primärwaldfläche wird über 2 bis 3 Jahre hauptsächlich Maniok (*Manihot esculenta* Crantz) angebaut. Weitere wichtige Kulturpflanzen sind Bohnen (*Vigna unguiculata* L.), Mais (*Zea mays* L.) und Reis (*Oryza sativa* L.) (MORAN 1974, BRIENZA JUNIOR & YARED 1991, FERNANDES et al. 1997). Erst nach einer mehrjährigen Brachezeit, die bis über 10 Jahre betragen kann, beginnt eine neue Anbauphase (BRIENZA JUNIOR & YARED 1991, FERNANDES ET AL. 1997).

Die Regeneration einer Waldvegetation nach Feldumlagewirtschaft wurde im Gebiet des Oberen Rio Negro untersucht (UHL et al. 1981, UHL et al. 1982, UHL & JORDAN 1984, UHL 1987). Am Anfang wird die Vegetation aus keimenden krautigen Arten und aus Arten des intakten Waldes, die vegetativ durch Stockausschlag regenerieren, gebildet. Bei einer Neubesiedlung benötigen holzige Individuen zum Auskeimen Böden, die mit organischem Material bedeckt sind. Die Böden ohne organische Auflage werden von Gräsern besiedelt.

Trotz geringer Individuendichte bilden bald die schnell wachsende Pionierbäume der Gattung *Cecropia* über zwei Drittel der oberirdischen Biomasse. Im Gegensatz dazu bilden die langsamer wachsende Pionierarten der Gattung *Vismia* dichte Gebüsche aus. Die Melastomataceae, vor allem *Bellucia grossularioides* (L.) Triana und *Miconia* spp. sind zu Anfang noch auf freibleibende Grasflächen beschränkt. Ihre Individuenzahl nimmt jedoch im Laufe der ersten 10 Jahre zu, während die Individuenzahl der *Vismia*-Arten abnimmt.

Die Regeneration auf den Experimentalflächen der EMBRAPA verläuft ähnlich. Immer wieder werden für die Anlage von Versuchsplantagen mehrjähriger Kulturen die gleichen Flächen genutzt, wobei nicht unbedingt längere Brachezeiten eingeschoben werden. Eine von ALBUQUERQUE (1980) durchgeführte Untersuchung zeigt die beginnende Regeneration auf einer solchen Experimentalfläche. Trotz wiederholter Nutzung überdauern Primärwaldarten wie *Eschweilera odora* (Poepp.) Miers, *Goupia glabra* Aubl., *Pithecelobium racemosum* Ducke, *Pogonophora schomburgkiana* Miers und *Pouteria guianensis* Aubl. als Wurzel im Boden und treiben wieder neu aus. Eine Neubesiedlung der Fläche beginnt mit den *Cecropia*-Arten: *C. leucocoma* Miq., *C. purpurascens* C. C. Berg und *C. sciadophylla* Mart.. Diese stehen zu kleineren Gruppen zusammen, in deren Schatten auch Sträucher wie *Clidemia* und *Piper* aber auch Gräser, z. B. der Gattung *Scleria*, wachsen. Die *Vismia*-Arten bilden größere, kompakte Gruppen. In den stärker genutzten Bereichen der Fläche besteht die regenerierende Vegetation vorwiegend aus verschiedenen Gramineen sowie Arten der Gattungen *Borreria*, *Eupatorium* und *Solanum*.

Die Capoeira nach Weidewirtschaft

Die Weidewirtschaft ist für den größten Teil der Umwandlung amazonischen Regenwaldes in landwirtschaftlich genutzte Flächen verantwortlich (FEARNSIDE 1995a, FERNANDES 1995b). Auch aufgegebene Ackerflächen in Weideland werden umgewandelt (FUJISAKA et al. 1998). Als Weidegras werden u. a. *Panicum maximum* Jacq., *Brachiaria brizantha* (Hochat) Stapf. und *B. humidicola* Stapf. ausgesät (UHL et al. 1988, NEPSTAD et al. 1991, FERNANDES 1997). Zur Bekämpfung unerwünschter Sekundärwaldpflanzen werden die Weiden meist einmal pro Jahr abgebrannt (UHL et al. 1988, NEPSTAD et al. 1991, FERNANDES 1997). Bei intensiver Bearbeitung werden zusätzlich zum Brand alle holzigen Überreste mitsamt dem Oberboden von Planierraupen entfernt (UHL et al. 1988, NEPSTAD et al. 1991). Somit ist sowohl die Bearbeitungsintensität bei Weiden höher als bei traditionellem Ackerbau, als auch die Nutzungsdauer, die 4 bis 13 Jahre beträgt (UHL et al. 1988, MARQUES & CAMPO 1995). Die generell intensivere Beanspruchung der Flächen bedingt einen höheren Artenverlust in der Sekundärvegetation nach Weidenutzung als in der Sekundärvegetation nach Ackerbau (FUJISAKA et al. 1998).

Untersuchungen zur Regeneration von Weideflächen wurden vermehrt in der Nähe von Paragominas, Ostamazonien, durchgeführt (DANTAS & RODRIGUES 1980, UHL et al. 1988,

BUSCHBACHER et al. 1988, NEPSTAD et al. 1991). Bereits bei mäßiger Weidenutzung tritt eine im Verhältnis zum traditionellen Ackerbau verzögerte Regeneration der Vegetation ein. Nach 8 Jahren Brache hat sich das Kronendach erst teilweise geschlossen. Wichtige Baumarten sind *Cecropia* spp., *Cordia bicolor* A. DC., *Inga alba* (S. W.) Willd. und *Solanum rugosum* Dun. (UHL et al. 1988). Bei intensiver Beanspruchung der Flächen durch Maschineneinsatz dominieren nach 8 Jahren immer noch die Grasflächen. Die durchschnittliche Baumdichte je 100 m² liegt dann unter 1. Die einzigen Baumarten sind *Solanum crinitum* Lam. und *Cecropia* spp. (UHL et al. 1988). Die einzelnen Bäume und Baumgruppen locken potentielle Samenausbreiter wie Vögel und Fledermäuse an. Dies führt zu einem 400 mal höherem Sameneintrag unter den Bäumen als unter freiem Himmel (NEPSTAD et al. 1991). Die Keimlingsdichte unter den Bäumen sinkt entsprechend abnehmender Attraktivität der Pflanzen. In der Zona Bragantina (Ostamazonien) wurde für Arten, deren Samen durch Vögel ausgebreitet werden, Abnahme der Keimlingsdichte in folgender Sequenz festgestellt: Nistplatz, fruchtender Übersteher, gering belaubter Übersteher ohne Früchte, stark belaubter Übersteher ohne Früchte, dauerndes Fruchangebot, zeitlich begrenztes Fruchangebot, fruchtender Strauch und Grasfläche (SKATULLA 1994).

1.2.2 ÜBERFLUTUNGSTOLERANTE VEGETATIONSTYPEN

Nach der Qualifizierung der amazonischen Fließgewässer durch SIOLI (1965) in Weißwasser und Schwarz- bzw. Klarwasser, klassifizierte PRANCE (1979, 1980, 1989) erstmals die entsprechenden Überflutungswälder. Eine Vegetation, die zeitweise von Weißwasser überschwemmt wird, heißt Várzea. Steht die Vegetation unter Einfluss von Schwarz- bzw. Klarwasser, wird sie Igapó genannt. Überflutungswälder sind artenärmer als der Terra-Firme-Wald (PIRES 1973, BRAGA 1979). Untereinander zeigen Várzea- und Igapó-Wälder kaum Übereinstimmungen im Artenspektrum (WORBES 1983, KLINGE 1989, KUBITZKI 1989a, KUBITZKI 1989b). Kleinräumig gesehen ist die Várzea-Vegetation artenreicher als die Igapó-Vegetation. Überregional gesehen kehrt sich dieses Verhältnis jedoch um, da die regionalen Unterschiede in den Artenspektren der Igapós größer sind als in den Artenspektren der Várzeas (KUBITZKI 1989b). Die Pflanzen der Vegetationstypen in Überschwemmungsbereichen kommen in unterschiedlicher Weise mit den anaeroben Bedingungen während des Hochwassers zurecht. Sie verteilen sich daher in der Várzea und im Igapó entlang der Uferböschung, entsprechend ihrer artspezifischen Toleranz gegenüber Überflutungen (KEEL & PRANCE 1979, WORBES 1983). Strauchige Arten wachsen bis in Uferbereiche, die durchschnittlich 270 Tage im Jahr überflutet werden. Die Wachstumsgrenze kleinwüchsiger Bäume liegt in der Uferzone mit durchschnittlich 230 überfluteten Tagen pro Jahr (JUNK 1989a).

Zur Regeneration sind die Baumarten auf Jahre mit ungewöhnlich schwacher Überschwemmung angewiesen. Denn die kleinen, jungen Individuen der Baumarten überdauern die üblichen, z. T. mehrmonatigen Überflutungen nicht (KLINGE 1989). Daher fehlt in den Vegetationstypen der Überschwemmungsbereiche die untere Baumschicht, die im Terra-Firme-Wald von den aufwachsenden Bäumen gebildet wird, nahezu vollständig. Die Pflanzen sind in ihrer Samenausbreitung auf die zeitweise Überschwemmung angepasst. Die meisten Arten haben ihr Blühmaximum zum Beginn der Flut (ADIS 1984). Die Reife schwimmfähiger Samen und Früchte findet während des Hochwassers statt (ADIS 1984, KUBITZKI 1989a). Diese treiben dann mit dem Wasser flussabwärts. Zusätzlich verschleppen fruchtfressende Fische die Samen mehrere Kilometer flussaufwärts (GOTTSBERGER 1978, JUNK 1984, KUBITZKI 1989b).

Die Igapó-Vegetation

Bei der Überschwemmungsvegetation der Schwarzwasserflüsse zeigen Schwämme und Flutmarken den jährlichen Hochwasserstand an und damit die Begrenzung des Igapó (KEEL & PRANCE 1979). Viele Bäume sind überflutungstolerante Ökotypen von Savannenarten (KUBITZKI 1989a, KUBITZKI 1989b). Die offene bis geschlossene Vegetation erreicht nur ca. 5 m Höhe (KEEL & PRANCE 1979, WORBES 1983) und bildet auch bei Trockenheit keine Krautschicht aus (WORBES 1983), so dass der Sandboden offen liegt. Typische Arten der Igapó-Vegetation um Manaus sind *Ferdinandusa rudgeoides* (Benth.), *Leopoldinia pulchra* Mart., *Tabebuia barbata* (E. Met.) Sand. und *Myrciaria dubia* (Kunth.) Mc Vaugh (WORBES 1983). Der Laubfall wird kaum durch den Wasserpegel beeinflusst und findet bei den Individuen nicht einheitlich statt (WORBES 1983). Die Igapó-Vegetation selbst wird von den Menschen nicht genutzt. Die sandigen Ufer mit der sehr offenen Vegetation dient der lokalen Bevölkerung z. T. als Badestrand.

Die Várzea-Vegetation

Die Überflutungswälder des Weißwassers bedecken insgesamt 2 % Amazoniens (PIRES 1973) und weisen zur Igapó-Vegetation große Unterschiede im Artenspektrum auf. Die Gattungen der Várzea-Vegetation stimmen größtenteils mit denen der Terra-Firme-Vegetation überein (KUBITZKI 1989A). Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Várzea haben, können auf Terra Firme vorkommen und umgekehrt (DUCKE & BLACK 1953, JUNK 1984, WORBES et al. 1992). Das Kronendach wird bis in ca. 25 m Höhe ausgebildet (WORBES 1983, KLINGE et al. 1995). In höheren, trockenen Lagen der Várzea können Bäume, wie z. B. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Sumaúma), auch Höhen bis zu 50 m erreichen (SAMPAIO 1942, DUCKE & BLACK 1953). Bei höchstem Wasserstand kommt es zum saisonalen Laubfall. Bei Wassertiefstand wird auf den frei gewordenen Flächen eine Krautschicht ausgebildet (WORBES 1983). In der Várzea am unteren Solimões kommen 250 bis 300 Arten vor, überwiegend aus den Familien der Bombacaceae,

Capparidaceae und Flacourtiaceae (KLINGE et al. 1995). Seit Beginn des 20. Jahrhundert werden in der Várzea verschiedene *Theobroma*-Arten zur Kakaogewinnung und *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Muell. Arg. für die Naturgummiherstellung angebaut. Obwohl diese Arten aus der Várzea stammen, wurden sie auch auf Terra Firme in Plantagen angepflanzt (SAMPAIO 1942). Die Nutzung der Várzea wird heute von Viehzucht und Juteanbau geprägt. Für den Eigenbedarf werden Gemüse, Reis, Bohnen, Mais, Früchte, Kakao und Kautschuk angepflanzt (JUNK 1984, KUBITZKI 1989a).

Die Regeneration eines Várzea-Waldes beginnt mit großwüchsigen Gräsern (WORBES et al. 1992). Später kommen vorwiegend *Salix*-Arten als schnell wachsende holzige Pioniere auf. Die noch offene Vegetation geht langsam in einen noch artenarmen, von der Gattung *Cecropia* dominierten, jungen Sekundärwald über. Im älteren Sekundärwald erreichen die Pionierarten ihr maximales Alter von 80 Jahre und sterben ab. Die Klimaxarten zeichnen sich durch besonders hartes Holz aus (WORBES et al. 1992). Die Sukzession in der Várzea erfolgt rasch, da das Hochwasser mit den Sedimenten neue Nährstoffe liefert und neue Samen anschwemmt (DUCKE & BLACK 1953).

2 UNTERSUCHUNGSGEBIET

2.1 GEOGRAPHISCHE LAGE

Die Untersuchungsflächen liegen nördlich von Manaus in 2° 53' südlicher Breite und 60° 0' westlicher Länge. Die Flächen befinden sich auf dem Grundstück des brasilianischen Forschungsdepartments für Landwirtschaft und Viehzucht: „Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária“ (EMBRAPA) bei km 28 der Straße Manaus – Itacoatiara. Das Gelände ist stark hügelig und liegt ca. 40 bis 50 m über NN. Der Standort ist mit Terra-firme-Vegetation bewachsen, die in unterschiedlichem Ausmaß anthropogen beeinflusst ist.

2.2 KLIMA

In der Region um Manaus herrscht ein feucht tropisches Klima vom Typ Af nach der Klassifizierung von Köppen (KÖPPEN 1923) oder vom Typ Ar nach Köppen-Trewartha (RUDLOFF 1981). Die hier dargestellten meteorologischen Messdaten wurden an der meteorologischen Messstation der EMBRAPA gemessen. Diese ist etwa 4 km von den Versuchsflächen entfernt. Die Klimadaten werden seit 1971 aufgezeichnet (EMBRAPA 1999). Für die Jahre 1971 bis 1997 wurden folgende 27-jährige Mittel unterschiedlicher Klimadaten ermittelt:

- Der durchschnittliche Niederschlag beträgt 2529,7 mm pro Jahr. In der regenarmen Jahreszeit von Juli bis September liegen die monatlichen Niederschläge im mehrjährigen Mittel knapp über 100 mm. In den Monaten Januar bis Mai steigen die monatlichen Niederschläge im mehrjährigen Mittel auf über 250 mm. Im Durchschnitt regnet es an 16,7 Tagen im Monat.
- Mit einer mittleren Tagestemperatur von 25,8 °C und durchschnittlichen Schwankungen der Tagestemperatur zwischen 22 °C und 31,4 °C liegt ein Tageszeitenklima vor.
- Die relative Luftfeuchtigkeit beträgt im Jahresmittel 86 %, erreicht an Regentagen jedoch einen Durchschnittswert von bis zu 98 %.
- Die jährliche potentielle Evapotranspiration, gemessen nach PICHE (ROTH 1961), beträgt im mehrjährigen Mittel 831,7 mm und schwankt durchschnittlich zwischen 48 mm in regenreichen Monaten und 97 mm in regenarmen Monaten.
- Die vorwiegend aus östlicher Richtung kommenden Winde haben eine durchschnittliche Geschwindigkeit von 0,6 bis 0,7 m/s. Auch an Tagen mit stärkeren Winden steigt die Windgeschwindigkeit im Tagesmittel nur auf 1,3 m/s (EMBRAPA, unveröffentlichte Daten).

Für den Untersuchungszeitraum von Juli 1995 bis Dezember 1998 sind die einzelnen Monatswerte von Niederschlag, potentieller Evapotranspiration nach PICHE (ROTH 1962) und die mittlere Tagestemperatur in Abb. 1 dargestellt.

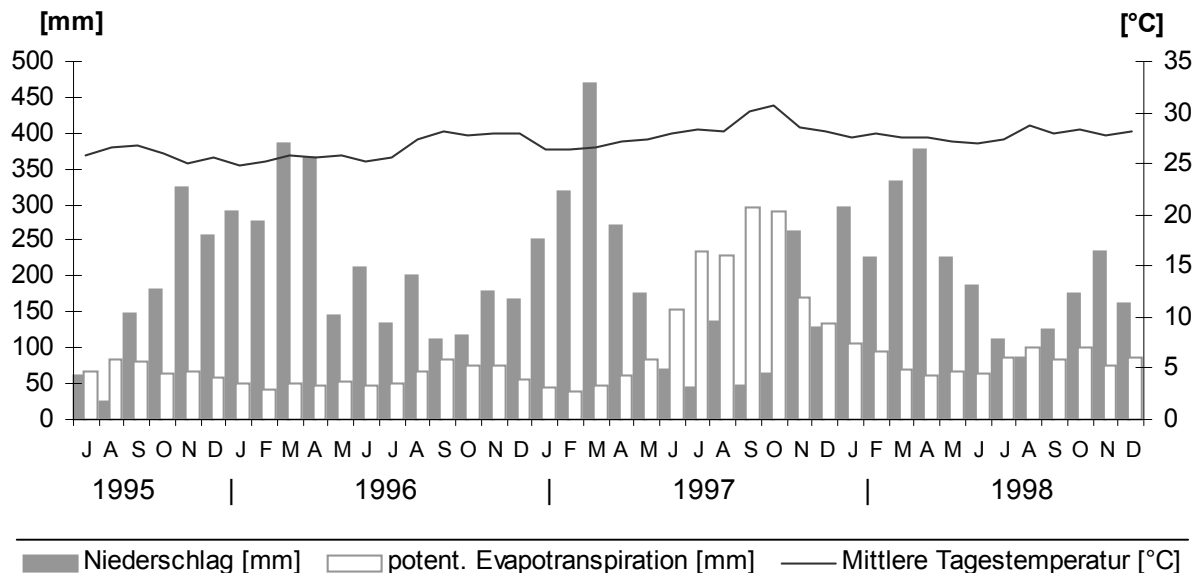


Abb. 1: Mittlere Tagestemperatur sowie absoluter Niederschlag und potentielle Evapotranspiration nach PICHE während des Untersuchungszeitraumes. (EMBRAPA unveröffentlichte Daten)

Während des Untersuchungszeitraumes kam es bei einigen Klimafaktoren zweimal zu starken Abweichungen einzelner Messwerte vom 27-jährigen Monatsmittel (Tab. 1).

- Der erste Zeitraum betrifft den Juni 1996. Eine Kaltfront aus dem Süden verursachte niedrige Tagestemperaturen mit einem Minimum von 18 °C und einem Maximum von 23 °C am 29. Juni 1996. Dies ist ein häufiger vorkommendes, nur einige Tage andauerndes Phänomen im Monat Juni oder Juli, welches als „a friagem“ („der Frost“) bezeichnet wird.
- Ein weiterer Zeitraum mit starken Abweichungen vom mehrjährigen Mittel liegt zwischen Mitte 1997 und Anfang 1998 (Tab. 1). Zu dieser Zeit kam es zu einer trockenen, heißen Periode, die für das Phänomen „El Niño“ typisch ist (ROPELEWSKI & HALPERT 1987). Sieben Regentage je Monat in den Monaten Juli, September und Oktober 1997, ein Absinken der relativen Luftfeuchtigkeit an einzelnen Tagen im Oktober 1997 bis auf 64 %, ein extremes Ansteigen der monatlichen potentiellen Evapotranspiration auf 297,2 mm im September 1997. Die Tagestemperaturen stiegen

tagsüber bis auf 38,4 °C im Oktober 1997 und sanken nachts auf minimale 25,6 °C im Februar 1998.

Tab. 1: Mehrjährige Mittel für die Tageshöchst- und Tagestiefsttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit, potentielle Evapotranspiration und Windgeschwindigkeit sowie die Minimal- und Maximalwerte dieser Klimaparameter und die durchschnittliche Anzahl an Regentagen im Monat. Die mehrjährigen Mittel wurden für die Jahre 1971 bis 1997 berechnet (EMBRAPA 1999). Die Minimal- und Maximalwerte wurden im Untersuchungszeitraum vom Juli 1995 bis Dezember 1998 gemessen (EMBRAPA, unveröffentlichte Daten). Soweit die Minimal- und Maximalwerte in einem definierbaren Zeitpunkt aufgetreten sind, wurde dieser genau angegeben.

* Tagesdurchschnitt

Klimaparamter	Mittelwerte (1971-97)	Extremwerte (Juli 1995 bis Dezember 1998)	
		Minimalwerte	Maximalwerte
Tageshöchsttemperatur [°C]	31,4	23,0 (29.06.96)	38,4 (03.10.97)
Tagestiefsttemperatur [°C]	22,2	18,0 (29.06.96)	25,6 (06.02.98)
Relative Luftfeuchtigkeit [%]	86	64* (26.10.97)	98*
Potent. Evapotranspiration [mm]	69,3	38,6 (Feb. 97)	297,2 (Sept. 97)
Windgeschwindigkeit [m/s]	0,6 – 0,7	0,3*	1,3*
Monatliche Regentage	16,7	7 (Juli/Sept./Okt. 97)	27 (April 1998)

2.3 BODEN

Der vorherrschende Bodentyp ist der Xanthic Ferralsol nach der FAO/UNESCO Klassifikation (SCHROTH et al. 1999). Der Xanthic Ferralsol ist durch intensive und tiefgründige Verwitterung, Basenarmut sowie gute Porosität mit guter Drainage und Belüftung gekennzeichnet. Er ist reich an Eisen- und Aluminiumoxiden, die zu einer starken Bindung von Phosphat führen (ZECH 1997). Hingegen ist Stickstoff kein Mangelfaktor (SCHROTH et al. 1999).

2.4 LANDWIRTSCHAFTLICHE VORNUTZUNG DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN

1980 wurde Primärwald unter Einsatz von Motorsägen gerodet und in der regenarmen Zeit verbrannt (MORAES 1996, persönliche Mitteilung) (Abb.2). Trotz des Brandes blieben große Mengen an Ästen, Stämmen und Baumstümpfen zurück. Dieses Material wurde mit Raupenfahrzeugen und Bulldozern an den Waldrand

geschoben. Dies führte zur Entfernung der oberen humosen Bodenschicht und zur lokalen Verdichtung des Bodens. Die ca. 28 ha große Fläche wurde später nur teilweise landwirtschaftlich genutzt.

- 1981 wurden verschiedene Kautschuk-Klone (*Hevea brasiliensis*) auf einer Fläche von 8,5 ha angepflanzt. Der Pflanzabstand betrug 7 mal 3 m. Die Pflanzlinien verliefen in Näherung von Nord nach Süd.
- 1983 wurde eine weitere, 4,6 ha große Fläche der ursprünglichen Rodung mit *Hevea*-Klonen bepflanzt. Eine nochmalige Vorbereitung der Fläche wird angenommen, um die schon aufgewachsene Sekundärvegetation zu entfernen.

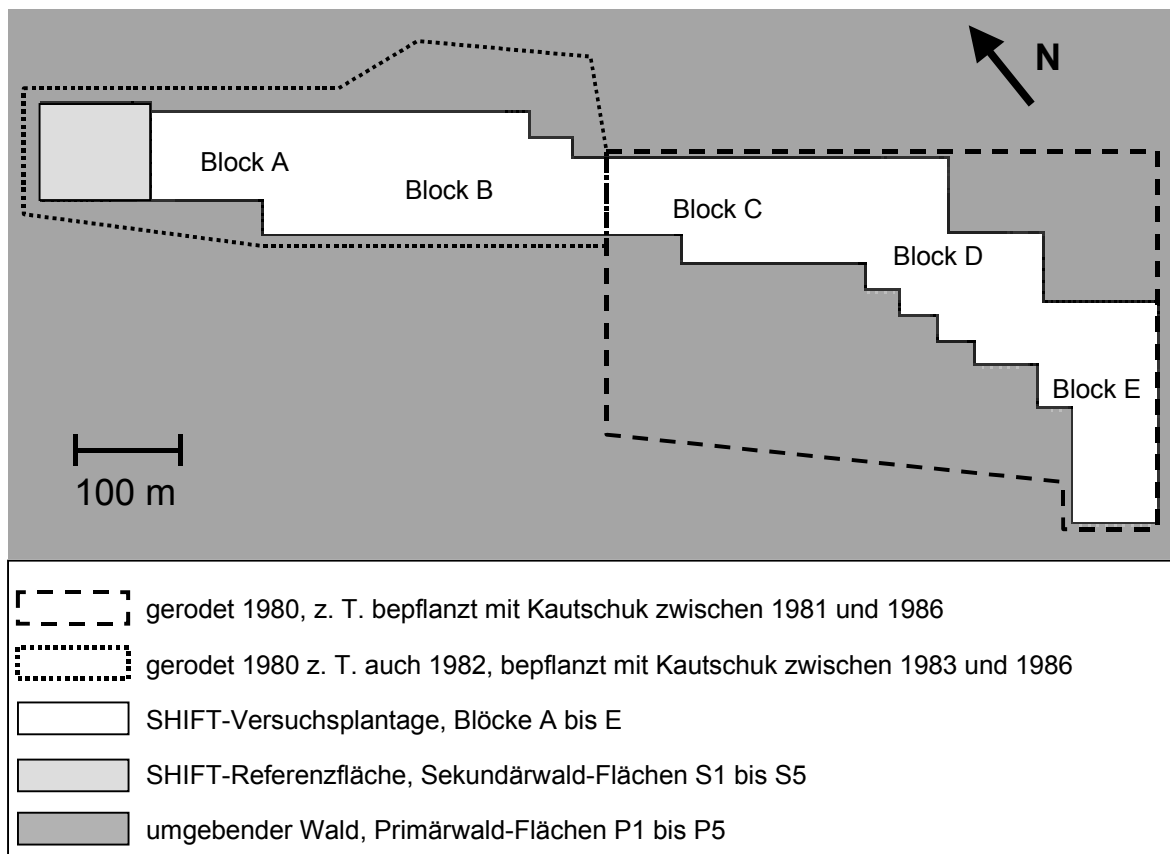


Abb. 2: Landwirtschaftliche Vornutzung der Untersuchungsflächen.

- 1986 wurden beide *Hevea*-Anzuchten eingestellt. Die mechanische Bodenverdichtung durch Räumfahrzeuge verursachte schon zu Beginn der Experimente an vielen Stellen Staunässe. Dadurch wuchsen die *Hevea*-Pflanzen nur langsam und nicht einheitlich. Im Verlauf der beiden Experimente wurde mit Phosphat, Stickstoff, Kalium und Magnesium gedüngt (Tab. 2).

Tab. 2: Düngereintrag pro ha während der *Hevea*-Experimente von 1981 bis 1986.

Düngerform	1. Experiment (1981 - 86)	2. Experiment (1983 - 86)
Super-3-Phosphat	357,0 kg/ha	142,8 kg/ha
Harnstoff	344,4 kg/ha	130,2 kg/ha
Kaliumchlorid	249,8 kg/ha	107,0 kg/ha
Magnesiumsulfat	249,8 kg/ha	107,0 kg/ha

1992 bestand die Vegetation aus einem etwa 7 Jahre alten Sekundärwald, der seit der Aufgabe der *Hevea*-Experimente 1986 zwischen den *Hevea*-Bäumen aufwachsen konnte, sowie aus einem 12 Jahre alten Sekundärwald, der sich direkt nach dem ersten Brand 1980 auf den ungenutzten Flächen bildete. Von diesen Vegetationen wurden ca. 19 ha für die Anlage der SHIFT-Versuchsplantage gerodet und gebrannt (LIEBEREI & GASPAROTTO 1998). Eine 1 ha große Fläche des 7 Jahre alten Sekundärwaldes, der noch Kautschukbäume des 1. *Hevea*-Experimentes enthielt, blieb als Vergleichsfläche erhalten. Zu Untersuchungszwecken wurde dieser Sekundärwald in 100 Parzellen von 10 mal 10 m aufgeteilt.

1993 wurden 14 Nutzpflanzen in Misch- und Monokulturen mit verschiedenen Düngungs- und Mykorrhizierungsvarianten angepflanzt (FELDMANN et al. 1995). Bei einer Variante (System 5) wurde nach Rodung und Brand die Fläche brach liegen gelassen, damit die Sekundärvegetation ungehindert aufwachsen konnte. Von allen Varianten wurden fünf Wiederholungen (Block A bis Block E) angelegt. Nach MORAES (1996, persönliche Mitteilung) entsprechen die Flächen der Blöcke A und B und teilweise C des SHIFT-Projektes den Flächen des 1. *Hevea*-Experimentes, welches 1981 begonnen wurde. Die Flächen der Blöcke D und Teile der Blöcke C und E des SHIFT-Projektes entsprechen den Flächen des 2. *Hevea*-Experimentes von 1983.

3 METHODEN

3.1 ÜBERBLICK

Von 1995 bis 1998 wurden auf dem Gelände der EMBRAPA in der Nähe von Manaus die regenerativen Prozesse der Blütenpflanzen in den folgenden drei Vegetationstypen auf Terra-Firme-Standorten untersucht:

- eine Brachevegetation nach Plantagenanbau, die zu Beginn der Untersuchung 3 Jahre, zum Abschluss der Untersuchung 6 Jahre alt war.
- ein 9 Jahre, zu Untersuchungsende 12 Jahre alter Sekundärwald nach Plantagenanbau. Eine 1994 von PREISINGER (unveröffentlichte Daten) zuvor durchgeführte Untersuchung im selben Sekundärwald ermöglicht bei bestimmten Fragestellungen die Erweiterung des Datensatzes auf die Altersspanne von 8 bis 12 Jahre.
- ein Primärwald unbestimmten Alters als Beispiel für einen natürlichen Terra-Firme-Wald in der Region um Manaus.

Um die untersuchten Vegetationstypen zu detailliert zu beschreiben und so einen Vergleich mit Untersuchungen anderer Autoren zu ermöglichen, wurden jeweils Artenzahl, Individuendichte, Stratenbildung und oberirdischer Biomasse bestimmt sowie Bestandesaufrisse und Kronengrundrisse erstellt. Für die Analyse der regenerativen Vorgänge in den Vegetationstypen wurden folgende Aspekte untersucht: Blüh- und Fruchtphänologie, Samenausbreitung, Keimung sowie vegetative Regeneration und Ausbreitung (Tab. 3).

Als Grundlage der Untersuchungen dienten Vegetationsaufnahmen aller holzigen Individuen und Stauden mit einem Stammdurchmesser ab 1 cm (in 30 cm Höhe) auf einer Fläche von insgesamt 3.000 m² (Tab. 3). Zudem wurde das Artenspektrum der krautigen und holzigen Pflanzen mit einem Stammdurchmesser unter 1 cm (in 30 cm Höhe) erfasst. Auf insgesamt 45 m² wurden alle eingetragenen Samen gesammelt. Spezielle Untersuchungen zu den Keimlingspopulationen wurden auf 60 m² durchgeführt. In die Untersuchungen wurden also unterschiedliche Wuchsformen und Lebensstadien der Pflanzen einbezogen.

Durch wiederholte Aufnahmen zwischen 1996 und 1998 liegen über eine kurze Zeitspanne für die untersuchten Vegetationstypen Daten einer echten Zeitreihe vor (Tab. 3). Mit ihrer Hilfe lassen sich langfristige Sukzessionsvorgänge ableiten. Zusätzlich können die drei unterschiedlichen Vegetationstypen entsprechend ihres Alters in eine unechte Zeitreihe eingeordnet werden:

- die Brachevegetation nach mehrmaliger landwirtschaftlicher Nutzung als junge Sekundärvegetation,
- der einige Jahre ältere Sekundärwald nach einmaliger landwirtschaftlicher Nutzung als ältere Sekundärvegetation,
- der Primärwald als sehr alte, gering gestörte Vegetation.

Die vergleichende Analyse zeitgleich vorhandener, unterschiedlicher Vegetationsstadien gestattet den Versuch einer Rekonstruktion von langfristigen Sukzessionsvorgängen.

Tab. 3: Größe der Untersuchungsflächen und Aufnahmehäufigkeit bei den verschiedenen Untersuchungen.

Untersuchung	Fläche je Vegetationstyp	Fläche insgesamt	zeitl. Wiederholung von 1996 bis 1998
Vegetation mit Stammdurchmesser ab 1 cm	5 Flächen je 200 m ²	3.000 m ²	je einmal 1996 und 1998
Vegetation mit Stammdurchmesser unter 1 cm			
Vegetative Regeneration und Ausbreitung			monatlich
Blüh-/Fruchtphänologie			
Samenausbreitung	15 Samenfallen je 1 m ²	45 m ²	2 mal monatlich
Keimung	10 Flächen je 2 m ²	60 m ²	jährlich

3.2 AUSWAHL DER UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN

Die Untersuchungen zur Reproduktion und Regeneration wurden in der Brachevegetation der SHIFT-Versuchsplantage, im Sekundärwald der Referenzfläche des SHIFT-Projektes und im benachbarten Primärwald durchgeführt (Abb. 3). In den drei Vegetationstypen wurden jeweils 5 Untersuchungsflächen mit 10 m Breite und 20 m Länge ausgewiesen. Somit standen je Vegetationstyp 1000 m² an Fläche zur Verfügung.

Durch den Aufbau der SHIFT-Versuchsplantage war die Lage der Flächen z. T. schon festgelegt. In der Brachevegetation wurden die Untersuchungsflächen B1 bis B5 jeweils in der linken, hinteren Ecke des System 5 der Blöcke A bis E markiert, etwa 5 m vom Parzellenrand entfernt (Abb. 3). In dem von PREISINGER (unveröffentlicht) untersuchten Sekundärwald wurden zufallsmäßig fünf Parzellen ausgewählt und um die jeweils rechts angrenzende Nachbarparzelle erweitert. Das war nötig, da PREISINGER 100 m² große Parzellen ausgewiesen hatte. Die Primärwaldfläche P1 wurde aus der Untersuchung

PREISINGER (unveröffentlicht) genommen. Die übrigen Primärwaldflächen P2 bis P5 wurden in 30 bis 50 m Entfernung parallel zum Waldrand dort angelegt, wo der Primärwald direkt bis an die SHIFT-Versuchsplantage heranreicht.

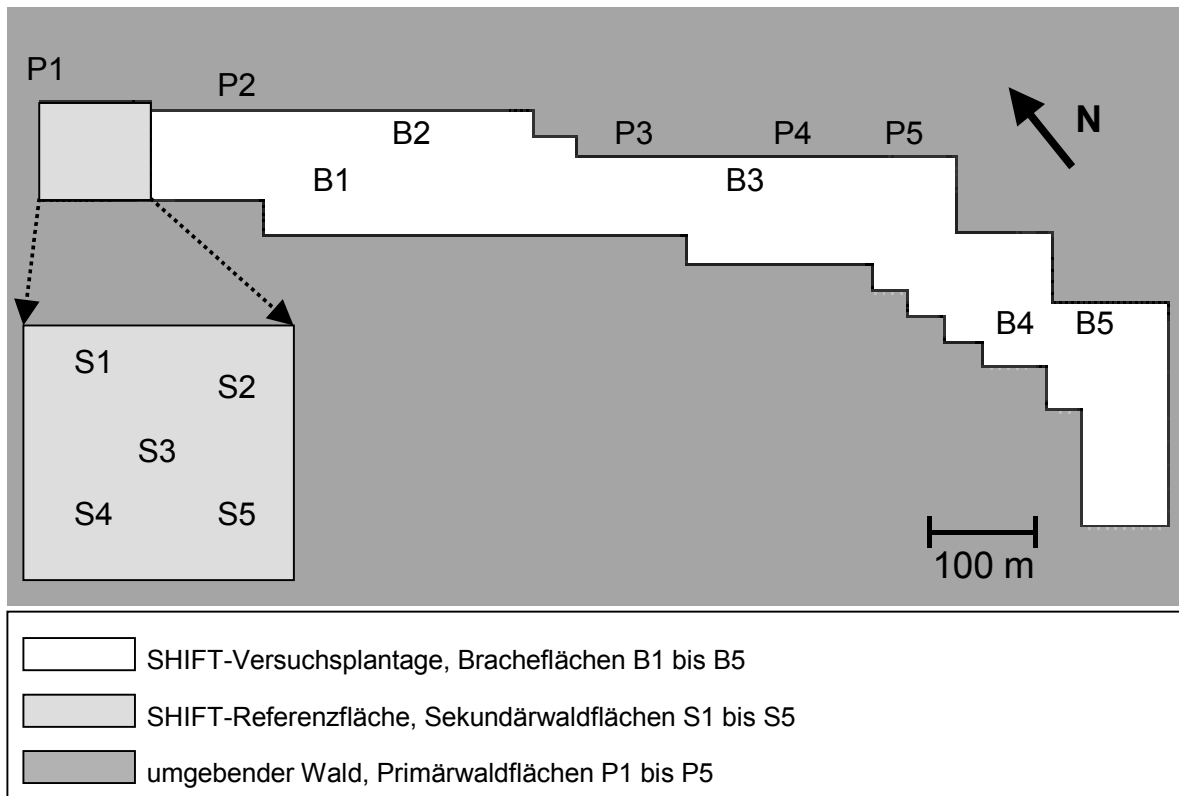


Abb. 3: Lage der 15 Untersuchungsflächen in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.

3.3 BESTIMMUNG DER ARTEN

Zur Analyse der Artenspektren wurden in allen Untersuchungsflächen Artenlisten aufgenommen. Dazu wurden 1996 in den neu angelegten Flächen B1 bis B5 und P2 bis P5 alle Individuen mit einem Stammdurchmesser ≥ 1 cm (in 30 cm Höhe) markiert, um auch die für die Untersuchung der Regeneration relevanten Jungpflanzen aufzunehmen. Gleichzeitig wurden die Pflanzen fortlaufend nummeriert und ein Zweig mit Blättern (wenn vorhanden mit Blüten oder Früchten) als Belegexemplar zur genaueren Bestimmung der Art gesammelt. Individuen mit mehrfachem Stockausschlag wurden nur einmal markiert. Von kleineren krautigen und holzigen Pflanzen (Stammdurchmesser < 1 cm) wurde jeweils nur ein Belegexemplar pro Art und Fläche gesammelt. Bei den bereits bestehenden Flächen P1 und S1 bis S5 wurden erneut alle 1994 von PREISINGER (unveröffentlicht) kartierten und markierten Pflanzen dokumentiert. Zusätzlich wurden die seit 1994 neu aufgewachsenen Individuen mit einem Stammdurchmesser ≥ 1 cm markiert.

und identifiziert. 1998 wurden auf allen 15 Untersuchungsflächen nochmals die markierten Pflanzen kartiert und die neu aufgewachsenen Individuen markiert und identifiziert.

Das gesammelte, meist sterile Material wurde mit Hilfe von vorhandener Literatur (u. a. SILVA et al. 1977, GENTRY 1996), sowie des einheimischen Pflanzenkenners Luiz F. Coelho bis zum Niveau der Gattung vorbestimmt. Danach wurden die gesammelten Exemplare direkt mit dem Herbarmaterial des Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) verglichen. Die Identifizierung der Arten wurde somit meist anhand vegetativer Merkmale vorgenommen. Blühte oder fruchtete ein Individuum zu einem späteren Zeitpunkt, so wurde nachträglich eine Bestimmung an dem fertilen Material durchgeführt. Die Nomenklatur entspricht der „Checklist of the plants of the Guianas“ (BOGGAN et al. 1992).

3.4 ABSCHÄTZUNG DER PFLANZLICHEN BIOMASSE

Die oberirdische Phytomasse liefert ein Maß für die Mächtigkeit des Bestandes, die neben Artendiversität und Individuendichte die Vegetation näher charakterisiert. Die Abschätzung der pflanzlichen Biomasse erfolgte nach KIRA (1978). Danach lässt sich die Phytomasse näherungsweise aus dem Stammdurchmesser in Brusthöhe (DBH = Durchmesser in 1,3 m Stammhöhe) berechnen.

Da in dieser Untersuchung auch kleinere Pflanzenindividuen in die Untersuchung eingehen (siehe Kap. 3.3), sind die hier gemessenen Durchmesser (D) in 0,3 m Stammhöhe aufgenommen worden. Berechnungen auf dieser Basis würden zu erhöhten Biomassewerten führen. Daher wurde ein Korrekturfaktor ermittelt, indem in allen drei Vegetationstypen von jeweils 200 Bäumen verschiedener Größe der Durchmesser in 0,3 m und 1,3 m Höhe gemessen und das proportionale Verhältnis bestimmt wurde. Die Durchmesser in 1,3 m und 0,3 m Höhe stehen in folgendem Verhältnis:

$$DBH = 0,89 * D.$$

Die oberirdische, pflanzliche Biomasse (BM_{ob}) einer Vegetation setzt sich aus den einzelnen Biomassen von Stamm (BM_S), Zweigen (BM_Z) und Laub (BM_L) zusammen:

$$BM_{ob} = BM_S + BM_Z + BM_L$$

Die einzelnen Biomassen werden nach KIRA (1978) wie folgt berechnet:

$$BM_S = 0,316 * (DBH^2 * h)^{0,9733} \text{ [kg]}$$

h: auf Basis des DBH geschätzte Baumhöhe: $1/h = 1/2,0 * 1/DBH * 1/61$

h [m]; DBH [cm]; $DBH^2 * h$ [dm³]

$$BM_Z = 0,316 * BM_S^{1,070} \text{ [kg]}$$

$$1/BM_L = 1/0,124 / BM_S^{0,794} + 1/25 \text{ [kg]}$$

Da die zahlreichen stammlosen Palmen des Primärwaldes nicht in die Abschätzung einbezogen werden konnten, wurde ihre Biomasse getrennt ermittelt. Dazu wurden jeweils drei unterschiedlich große Individuen von *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides* oberhalb des Bodens abgeschnitten und das Pflanzenmaterial fünf Tage bei 65 °C getrocknet und die Trockenmasse je Individuum bestimmt. Aus den einzelnen Trockenmassen wurde ein gemeinsamer Mittelwert berechnet und die Biomasse für die Anzahl der Palmen hochgerechnet.

3.5 GRAPHISCHE DARSTELLUNG DER BESTANDESAUFRISSE UND KRONENGRUNDRISSSE

Um die Vegetationsstruktur in den Vegetationstypen möglichst detailliert wieder zu geben, wurden Bestandesaufrisse und der Kronengrundrisse maßstabsgetreu aufgenommen. Zu diesem Zweck wurde 1995 durch die Flächen B1, S4 und P1 diagonal ein Maßband gezogen. Auf einem Abschnitt von 20 m wurden zu beiden Seiten bis in einem Abstand von 2 m die Koordinaten der markierten Individuen (siehe Kap. 3.3) aufgenommen. Als Koordinaten galten der seitliche Abstand im 90°-Winkel zum Maßband sowie der Kreuzungspunkt mit dem Maßband.

Zusätzlich wurden Wuchshöhe, Stammdurchmesser in 30 cm Höhe und maximaler Kronenradius aufgenommen. Wuchshöhen über 4 m wurden geschätzt. 1998 wurden die Aufnahmen in den Flächen B1 und S4 wiederholt. Von der Erstellung eines neuen Bestandesaufrisses im Primärwald wurde abgesehen, da bei den Vegetationsaufnahmen in der Fläche P1 von 1995 und 1998 nur sehr geringe Unterschiede auftraten.

3.6 ANALYSE DES ARTENSPEKTRUMS IN UNTERSCHIEDLICHEN VEGETATIONSSCHICHTEN

Eine getrennte Analyse von jungen, aufwachsenden Pflanzen und adulten, großen Individuen ermöglicht erste Aussagen über die stattfindende Regeneration der Arten. Daher wurden ausgehend von den Vegetationsaufnahmen (Kap. 3.3) die erfassten Pflanzen folgenden drei Vegetationsschichten zugeordnet:

- Unterwuchs (U): krautige und holzige Individuen mit einem Stammdurchmesser < 1 cm,
- Niedere Baumschicht (N): Individuen mit einem Stammdurchmesser ≥ 1 bis < 5 cm,
- Hohe Baumschicht (H): Individuen mit einem Stammdurchmesser ≥ 5 cm.

Für jede Untersuchungsfläche wurden, nach Vegetationsschichten getrennt, insgesamt 108 Artenlisten erstellt (Tab. 4). Diese 108 Artenlisten wurden mittels einer Hauptkomponentenanalyse verglichen. Dazu wird eine Grundmatrix mit einem Aufbau entsprechend der Tabelle 5 erstellt. Kommt eine Art in der Artenliste vor, so wird in die Matrix der Wert 1 eingetragen. Kommt sie nicht vor, so lautet der Eintrag „0“.

Tab. 4: Anzahl der Artenlisten aus den Vegetationsaufnahmen von 1994, 1996 und 1998. Je Untersuchungsfläche wurden separate Artenlisten für den Unterwuchs (U), die niedere Baumschicht (N) und die Höhere Baumschicht (H) erstellt.

* Vegetationsaufnahmen von PREISINGER (unveröffentlichte Daten)

Vegetationstyp	Anzahl der Flächen	Anzahl der Artenlisten									Gesamt
		1994*			1996			1998			
		U	N	H	U	N	H	U	N	H	
Brache	5				5	5	5	5	5	5	30
Sekundärwald	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	45
Primärwald	5	1	1	1	5	5	5	5	5	5	33
Gesamt		18			45			45			108

Tab. 5: Aufbau der Grundmatrix für die Hauptkomponentenanalyse

Arten	Artenlisten				
	1	2	3	...	108
Art ₁					
Art ₂					
Art ₃					
⋮					
Art _n					

Nach WILDI (1986) bildet die Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis: PCA), wie alle Ordinationsmethoden, eine vieldimensionale Ähnlichkeitsstruktur in möglichst wenig Dimensionen ab. Generell ist eine unverzerrte Darstellung der Ähnlichkeitsverhältnisse nur möglich, wenn diese gleich viele Achsen enthält wie der Datensatz Artenlisten hat. Bei der Verminderung der Achsen werden daher die Achsen

bestimmt, die die Ähnlichkeitsverhältnisse möglichst unverändert wiedergeben. Dabei fallen optimale Achsen selten mit einer einzelnen Art zusammen, sondern liegen zwischen mehreren, aussagekräftigen Arten. Gleichzeitig werden die Achsen so bestimmt, dass sie völlig unkorreliert vorliegen.

Somit ist erstens eine graphische Darstellung von Beziehungen zwischen Arten oder zwischen Vegetationsaufnahmen möglich, wobei ein vorhandener Vegetationsgradient meist als ovales, kreisförmiges Ähnlichkeitsmuster dargestellt wird. Liegen zwei Punkte im Ordinationsplot nahe beieinander, so sind sich die Vegetationsaufnahmen relativ ähnlich. Liegen sie weit von einander entfernt, so weisen die Vegetationsaufnahmen große Unterschiede auf. Desweiteren liefert die Hauptkomponentenanalyse eine Lösung zur Entkopplung simultan wirkender Faktoren. Dies ermöglicht eine separate Interpretation von Faktoren, die gleichzeitig gemessen, in unterschiedlichem Maß miteinander korreliert sind. Entlang der x-Achse trennen sich die Artenlisten gemäß eines Einflussfaktors auf, der die größtmögliche Trennung der Standorte und Arten voneinander ermöglicht. Entlang der Y-Achse werden die Artenlisten gemäß des zweitwichtigsten Einflussfaktors aufgetrennt. Die Einflussfaktoren selbst bleiben unbekannt.

Abschließend ist zu bemerken, dass die Ähnlichkeitsverhältnisse zwischen den Aufnahmen allein durch die erhobenen Daten, eventuellen Transformationen und dem verwendeten Ähnlichkeitsmaß festgelegt werden. Die Aufgabe der Hauptkomponentenanalyse ist es dann, von den erhobenen Variablen (Arten) ausgehend neue, unkorrelierte Achsen zu finden. Dazu führt sie eine Koordinatentransformation durch, d. h. sie dreht ausschließlich das Koordinatensystem soweit, dass eine optimale Darstellung der Arten möglich ist.

Die Berechnungen der Hauptkomponentenanalyse wurden mit dem Computerprogramm Canoco durchgeführt und die Ordinationsplots mit dem Computerprogramm Canodraw dargestellt. Da letzteres maximal 500 Arten darstellen kann, musste die ursprünglich vorgefundene Artenzahl von 660 Arten auf unter 500 reduziert werden. Deshalb wurden bei der Berechnung nur die Arten berücksichtigt, die in allen Vegetationstypen und -schichten zusammen mindestens drei mal auftraten. Die Berechnung wurde daher mit 403 Arten durchgeführt.

3.7 DURCHFÜHRUNG DER AUFNAHMEN ZUR BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE

Die generative Regeneration der Pflanzen ist auf die Produktion von Samen angewiesen und ist somit abhängig von der Blüten- und Fruchtbildung. Als Grundlage der phänologischen Untersuchungen dienten die Flächen der Vegetationsaufnahmen (siehe

Kap. 3.3). Von September 1995 bis August 1998 wurde in monatlichem Abstand die Entwicklung der markierten Individuen in Bezug auf Blüten- und Fruchtbildung untersucht, wobei die Individuen mit offenen Blüten und/oder reifen Früchten notiert wurden. Bei den kleineren, nicht markierten Pflanzen (Stammdurchmesser > 1 cm in 30 cm Höhe) wurde je Untersuchungsfläche die Art notiert, sobald ein Exemplar offene Blüten und/oder reife Früchte aufwies.

3.8 BESTIMMUNG DER AUSBREITUNGSSYNDROME

Da keine eigenen Untersuchungen zu den Samenausbreitern durchgeführt wurden, mussten Angaben zum Ausbreitungssyndrom der Arten der Literatur (z. B. VAN ROOSMALEN 1985, GENTRY 1996, RIBEIRO ET AL. 1999) entnommen werden. Da nach WILLSON et al. (1989) die Art der Ausbreitung im Taxon bis auf einige Ausnahmen gleich ist, konnte bei Arten, zu denen keine Angaben über das Ausbreitungssyndrom gefunden wurden, die Angaben zu Gattung bzw. Familie übernommen werden. Dieses Merkmal wurde als eindeutig angesehen und als Artmerkmal angesehen, sobald nur ein Ausbreitungssyndrom je Gattung bzw. Familie angegeben war. Wenn einer Art mit Hilfe der Literatur kein Ausbreitungssyndrom zugeordnet werden konnte, diese Art jedoch im Untersuchungszeitraum Früchte trug, so wurde das Ausbreitungssyndrom nach VAN DER PIJL (1982) anhand der Frucht- bzw. Samenmerkmale zugeordnet.

3.9 MESSUNG DES SAMENEINTRAGES

Um den Sameneintrag auf den Untersuchungsflächen zu messen, wurden in den 15 Untersuchungsflächen (B1 bis B5, S1 bis S5, P1 bis P5) jeweils drei Netzfallen aufgestellt (Abb. 4 und 5).

Für die 45 Netzfallen wurde Gaze mit einer Maschenweite von 1 mm an 4 Pfählen in 30 cm Höhe angebracht (Abb. 5). Durch Abnäher an den Ecken wurde eine Trichterform erreicht, deren Öffnung 1 m² entsprach. Der Verlust von Samen durch Tierfraß aus der Falle heraus ist dabei sehr gering (CHAPMAN et al. 1994).

Von März 1996 bis August 1998 wurde am Monatsanfang und zur Monatsmitte die Streu und die Samen eingesammelt, in Papierbeutel gefüllt und im Trockenschrank drei Tage lang bei 65 °C getrocknet. Danach wurden die Samen von der Streu getrennt, nach Farbe, Form, Oberflächenstruktur sowie Größe sortiert und gezählt. Zur Identifizierung der Samen wurden Samen bekannter Arten gesammelt und eine Diasporensammlung angelegt.

und bestimmt. Bei anemochoren Diasporen konnte die Bestimmung z. T. mittels Zeichnungen aus normaler Bestimmungsliteratur (VAN ROOSMALEN 1985, GENTRY 1996) erfolgen.

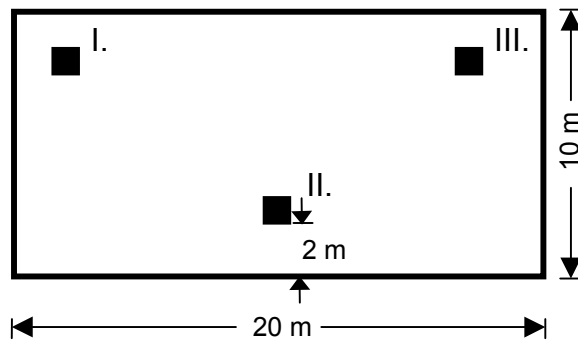


Abb. 4: Lage der Netzfalle (■) auf den Untersuchungsflächen.



Abb. 5: Netzfalle mit Flächengröße 1 m². (Beschreibung siehe Text)

3.10 UNTERSUCHUNG DER KEIMLINGSPOPULATIONEN

Für die Untersuchung der Keimlingspopulationen wurden an den kurzen Seiten jeder Untersuchungsfläche jeweils eine 2 m mal 1 m große Fläche abgesteckt und alle darin befindlichen Keimlinge gekennzeichnet, nummeriert und bestimmt. Als „Keimlinge“ wurden die Pflanzen definiert, die kleiner als 30 cm waren und bei denen es sich eindeutig nicht um vegetative Sprossbildung handelte. Da für die Regeneration der Vegetation nur die langfristige Keimlingsentwicklung von Interesse war, wurden die Keimlingsuntersuchungen 1995 bis 1998 einmal jährlich im Juli durchgeführt. Aufgenommen wurde sowohl das Vorkommen der neu ausgekeimten Individuen als auch die noch lebenden Keimlinge aus dem Vorjahr.

3.11 BESTIMMUNG DER KEIMFÄHIGKEIT UND DES KEIMLINGSWACHSTUMS VON PRIMÄRWALD-ARTEN UNTER *VISMIA GUIANENSIS*

Um den Effekt der *Vismia*-Bestände auf die Samenkeimung der Primärwald-Arten zu untersuchen, wurde die Keimfähigkeit von Samen des Primärwalds unter *V. guianensis* untersucht. Während der Aufnahmen zur Blüh- und Fruchtphänologie (Kap. 3.7) wurden Samen und Früchte gesammelt. Einige Samen wurden zur Identifizierung zurückbehalten und bei 65 °C getrocknet. Die übrigen Samen wurden auf äußere Schäden untersucht und sofort in zwei ca. 5 Jahre alte *Vismia*-Gebüsch ausbracht, indem sie einzeln unter die Streu gelegt wurden. Die Lage der Samen wurde markiert. Jeden Monat wurde überprüft, ob die Samen gekeimt sind, und die Keimlingshöhe von der Bodenoberfläche bis zur Sprossspitze gemessen.

3.12 AUFNAHMEN ZUR VEGETATIVEN REGENERATION UND AUSBREITUNG

Pflanzen regenerieren vegetativ an ihrem Wuchsort indem sie aus dem Stock neu austreiben. Meist ist ein mehrfacher Stockausschlag zu beobachten. Daher wurde zusammen mit den Vegetationsaufnahmen (siehe Kap. 3.3) in den Jahren 1996 und 1998 für jede markierte Pflanze die Anzahl der neu ausgetriebenen Sprosse gezählt. Die vegetative Ausbreitung der Pflanzen durch austreibende Seitenwurzeln oder – triebe wurde in Zeichnungen festgehalten.

3.13 UNTERSUCHUNG DES ZUSAMMENHANGS ZWISCHEN ARTENSZUSAMMENSETZUNG DER VEGETATIONSTYPEN UND DER REPRODUKTION UND REGENERATION DER ARTEN

Um den Zusammenhang zwischen den Artenspektren der Vegetationstypen und der Reproduktion und Regeneration der Arten zu untersuchen, wurde wiederum eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Die Grundmatrix besteht aus den Artenlisten der niederen und hohen Baumschicht die 1996 und 1998 aufgenommen wurden (Tab. 6). Die beiden Artenlisten der niederen und hohen Baumschicht wurden pro Untersuchungsfläche zu einer gemeinsamen Artenliste zusammengelegt. Die Arten wurden in den insgesamt 30 Artenlisten mit ihrer Individuenhäufigkeit je Untersuchungsfläche erfasst.

Zusätzlich zur Grundmatrix wurde eine 2. Matrix erstellt, in der jeder Artenliste die ermittelten Struktur- und Regenerationsparameter zugeordnet werden (Tab. 7). Diese Parameter werden als Pfeile dargestellt, wobei die Pfeilspitze in die Richtung des maximalen Wertes des Parameters weist. Mit der Länge des Pfeiles nimmt die Bedeutung des Parameters für die Erklärung der Unterschiede zu.

Tab. 6: Anzahl der Artenlisten aus den Vegetationsaufnahmen von 1996 und 1998. Je Untersuchungsfläche wurde eine gemeinsame Artenliste für die Niedere Baumschicht (N) und die Höhere Baumschicht (H) erstellt.

Vegetationstyp	Anzahl der Flächen	Anzahl der Artenlisten		
		1996	1998	Gesamt
		N+H	N+H	N+H
Brache	5	5	5	10
Sekundärwald	5	5	5	10
Primärwald	5	5	5	10
Gesamt		15	15	30

Tab. 7: Aufbau der Sekundärmatrix für die Hauptkomponentenanalyse

Parameter	Artenlisten				
	1	2	3	...	15
Parameter ₁					
Parameter ₂					
Parameter ₃					
⋮					
Parameter _n					

Folgende Parameter gehen für jede Untersuchungsfläche in die Hauptkomponentenanalyse ein:

- Vegetationsalter
- Anzahl der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm),
- Anzahl der fruchtenden Individuen
- Anzahl der fruchtenden Individuen je Ausbreitungssyndrom (Autochorie, Anemochorie, etc.),
- Anzahl der insgesamt eingetragenen Samen,
- Anzahl der eingetragenen Samen neuer Arten,
- Anzahl der eingetragenen Samen neuer Arten getrennt nach Ausbreitungstyp,
- Anzahl der eingetragenen Samen neuer Arten getrennt nach Herkunftsvegetation,
- Anzahl neuer Keimlinge,
- Anzahl der mindestens 1 Jahr alten Keimlinge,
- Anzahl der Individuen mit vegetativem Stockausschlag.

4 ERGEBNISSE

4.1 FLORISTISCHE UND STRUKTURELLE MERKMALE DER UNTERSUCHTEN VEGETATION

Die untersuchten Flächen unterscheiden sich in Vegetationsalter und Flächenvornutzung, während die übrigen Standortfaktoren wie Boden, Inklination und Klima gleich sind. Somit können Unterschiede in der Vegetation primär nur im Vegetationsalter und der Flächenvornutzung begründet sein. Eine unterschiedliche Vegetation verändert durch abweichende Beschattung weitere ökologische Faktoren, die das Vorkommen von Arten fördern oder hemmen. Diese Unterschiede in der Vegetation zeigen sich einerseits im differenzierten Auftreten der Arten, Gattungen und Familien sowie deren Individuenhäufigkeiten. Differierende Artenspektren führen zu unterschiedlichem Vegetationsaufbau und verschiedenen oberirdischen Phytomassen. Desweiteren beeinflussen sowohl die floristische Zusammensetzung als auch die Vegetationsstruktur entscheidend das weitere Etablieren von Arten und somit die weitere Vegetationsentwicklung.

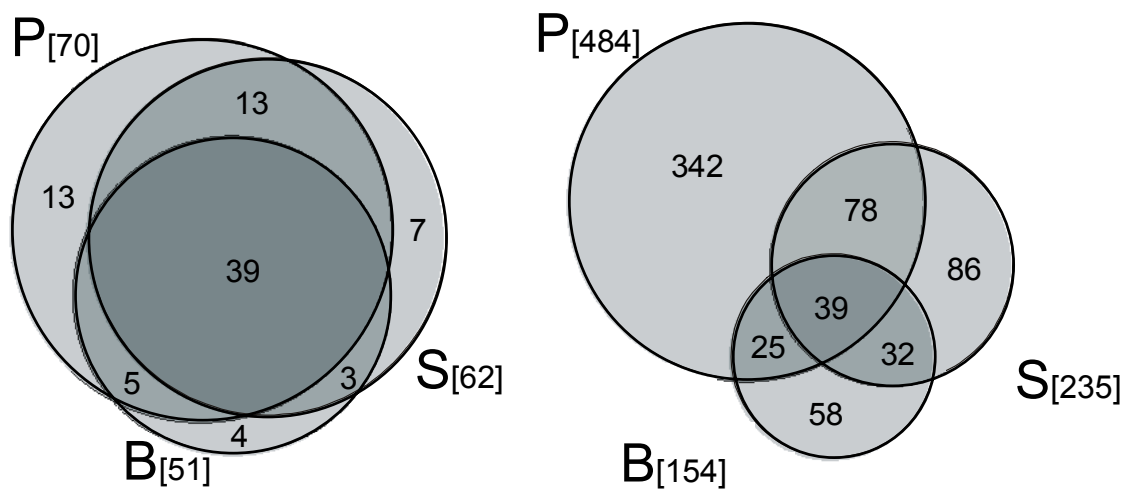
Durch eine Analyse der Verteilung der Arten in den unterschiedlichen Straten der Vegetation können zusätzlich Aussagen über die zukünftige Entwicklung der Vegetation getroffen werden, da sich im Unterwuchs die Jungpflanzen befinden, die später die oberen Straten ausbilden werden.

4.1.1 FLORISTISCHE ZUSAMMENSETZUNGEN DER BRACHE-, SEKUNDÄRWALD- UND PRIMÄRWALD-VEGETATION

Bei dem hohen Artenreichtum tropischer Waldvegetationen sind die vegetativen Merkmalen wie Blätter und Rinde häufig sehr ähnlich. Dieses erschwert die Identifizierung der Arten mit Hilfe von vegetativem Blattmaterial. Daher konnte in der Regel nicht das gesamte gesammelte Pflanzenmaterial aus den Aufnahmen identifiziert werden. Insgesamt wurden 3764 Individuen mit einem Stammdurchmesser ≥ 1 cm markiert. 0,3 % der Individuen konnten keiner Pflanzenfamilie zugeordnet werden. Von den übrigen Individuen konnten 86,3 % bis zur Art, 12,0 % bis zur Gattung und 1,4 % bis zur Familie bestimmt werden. Bei den Pflanzen des Unterwuchses (Stammdurchmesser < 1 cm) konnten viele Jungpflanzen von Bäumen nicht bestimmt werden. Daher gehen nur diejenigen Individuen des Unterwuchses in die Untersuchung ein, die bis zur Gattung oder Art identifiziert werden konnten. Dies waren insgesamt 957 Individuen. Davon wurden 72,6 % bis zur Art und 27,4 % bis zur Gattung bestimmt. Methodisch bedingt stellen die hier beschriebenen Artenspektren nur einen Ausschnitt des in den unterschiedlichen Vegetationstypen vorhandenen Artenspektrums dar.

4.1.1.1 Spektren der Pflanzenfamilien und -arten

Über den gesamten Untersuchungszeitraum wurden auf den jeweils 1000 m² der drei Vegetationstypen insgesamt 660 Arten von Spermatophyten und 8 Pteridophyten-Arten identifiziert. Im Folgenden konzentrieren sich die Untersuchungen nur auf die Spermatophyten. Auf die weitergehende Behandlung der 8 Farn-Arten wird verzichtet. Die 660 identifizierten Spermatophyten-Arten gehören 272 Gattungen und 84 Familien an. Die Familien und Arten verteilen sich auf die drei untersuchten Vegetationstypen in folgender Weise (Abb. 6):



Gesamt-Anzahl der Familien: 84

Gesamt-Anzahl der Arten: 660

Abb. 6: Taxonomische Ähnlichkeit auf Familien- und Artenebene der untersuchten Vegetationstypen Brachevegetation (B), Sekundärwald (S) und Primärwald (P), dargestellt in Form eines Schnittmengen-Diagramms.

Zahlen in den Schnittflächen der Kreise = Anzahl der gemeinsamen Familien bzw. Arten

Zahlen in [] = Anzahl der Familie bzw. Arten in den verschiedenen Vegetationstypen

Das Spektrum an Pflanzenfamilien ist in allen drei Vegetationstypen ähnlich. Auf den Untersuchungsflächen sind im Primärwald 70 Familien (83 % der Gesamtanzahl der Familien) anzutreffen. Mit 62 Familien (74 % der Gesamtanzahl) sind es im Sekundärwald etwas weniger. Die Brachevegetation besitzt mit 51 Familien (61 % der Gesamtfamilienzahl) die geringste Anzahl an Pflanzenfamilien. Auf den Untersuchungsflächen kommen 39 Familien in allen drei Vegetationstypen gemeinsam vor. Dies entspricht 46 % der Gesamtanzahl der gefundenen Pflanzenfamilien. Weiterhin gibt es Übereinstimmungen zwischen jeweils zwei der drei Vegetationstypen. So treten in Sekundärwald und Primärwald 13 Familien (15 % der Gesamtfamilienzahl) gleichzeitig auf, die nicht in der Brache vorkommen. Um ein Vielfaches kleiner sind die

Übereinstimmungen zwischen Brachevegetation und Primärwald (5 Familien bzw. 6 % der Gesamtfamilienzahl) und zwischen Brachevegetation und Sekundärwald (3 Familien bzw. 4 % der Gesamtfamilienzahl). Die Anzahl der Familien, die nur in einer der drei Vegetationstypen vorkommen, ist gering. Im Primärwald sind es 13 Familien (19 % der Gesamtfamilienzahl), im Sekundärwald 7 Familien (11 %) und in der Brache 4 Familien (8 %).

Bei den Artenspektren gibt es hingegen große Unterschiede zwischen den Vegetationstypen (Abb. 6). Über 50 % der Gesamtartenzahl (342 Arten) kommen ausschließlich im Primärwald vor, 13 % der Gesamtartenzahl (86 Arten) allein im Sekundärwald und 9 % der Gesamtartenzahl (58 Arten) lediglich in der Brache. Der Primärwald besitzt mit 484 Arten (73 % der Gesamtartenzahl) mit Abstand die meisten Arten. Im Sekundärwald wurden 235 Arten (36 % der Gesamtartenzahl) identifiziert, in der Brachevegetation 154 Arten (23 % der Gesamtartenzahl). In allen drei Vegetationstypen treten nur 39 Arten (6 % der Arten) gleichzeitig auf. Die Anzahl der Arten, die in zwei der drei Vegetationstypen gefunden wurden, ist gering. 78 Arten kommen gemeinsam im Primär- und Sekundärwald vor (12 % der Gesamtartenzahl), nicht jedoch in der Brache. Die Übereinstimmung zwischen Sekundärwald und Brachevegetation ist geringer (32 Arten bzw. 5 % der Gesamtartenzahl). Primärwald und Brachevegetation haben die wenigsten Arten gemeinsam (25 Arten bzw. 4 % der Gesamtartenzahl).

Die Ausgrenzung des Sekundärwaldes bei diesen 25 Arten beruht wahrscheinlich auf der hohen Artendiversität des Primärwaldes und der limitierten Größe der Untersuchungsflächen. Arten, die sowohl in der Brachevegetation und im Primärwald wachsen, könnten auch im Sekundärwald überleben.

4.1.1.2 Artenreiche Familien

Um das Artenspektrum näher zu charakterisieren und die taxonomische Heterogenität der verschiedenen Vegetationstypen zu demonstrieren, werden im folgenden die artenreichen Familien dargestellt.

Mit je 19 bis 24 Arten pro Familie erreichen die Pflanzenfamilien im Primärwald eine fast doppelt so hohe Artenvielfalt wie in der Brachevegetation und dem Sekundärwald (Tab. 8). Die hohen Artenzahlen je Familie werden außerhalb des Primärwaldes nur von den Melastomataceae im Sekundärwald mit 22 Arten erreicht. Ansonsten treten die Familien in der Brachevegetation mit maximal 6 bis 13 Arten und im Sekundärwald mit 9 bis 16 Arten auf. Die sechs Familien mit den häufigsten vorkommenden Arten machen 27 %

(Primärwald) bis 39 % (Brachevegetation) der Artendiversität in dem jeweiligen Vegetationstyp aus.

In allen drei Vegetationstypen gehören die Rubiaceae zu den sechs häufigsten Familien (Tab. 8). Ansonsten unterscheiden sich die drei Vegetationstypen in ihren artenreichen Familien. Allein die Brachevegetation zeigt noch Übereinstimmung mit den artenreichen Familien des Sekundärwaldes (Bignoniaceae und Melastomataceae) und Primärwald (Arecaceae). Weitere artenreiche Familien der Brachevegetation sind die Euphorbiaceae und Fabaceae. Im Sekundärwald zählen ebenfalls Annonaceae, Flacourtiaceae und Mimosaceae zu den häufigen Familien. Im Primärwald sind es die Caesalpiniaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae und Sapotaceae.

Tab. 8: Anzahl der Arten in den drei Vegetationstypen, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs artenreichsten Familien. Über einen Zeitraum von 2 Jahren (Brachevegetation und Primärwald) bzw. 4 Jahren (Sekundärwald) wurden in der Brachevegetation 51 Familien, im Sekundärwald 62 Familien und im Primärwald 70 Familien identifiziert (siehe Abb. 6).

n = Anzahl der Arten pro 1000 m²

% = Anteil der Familie an der Gesamtanzahl der Arten je Vegetationstyp

Familien	Brachevegetation		Sekundärwald		Primärwald	
	n	%	n	%	n	%
Annonaceae			11	5		
Arecaceae	6	4			20	4
Bignoniaceae	10	6	14	6		
Burseraceae					22	4
Caesalpiniaceae					24	5
Chrysobalanaceae					23	5
Euphorbiaceae	10	6				
Fabaceae	8	5				
Flacourtiaceae			9	4		
Melastomataceae	13	10	22	9		
Mimosaceae			10	4		
Rubiaceae	12	8	16	7	19	4
Sapotaceae					24	5
restliche Familien	94	61	152	65	352	73
gesamte Artenzahl	154	100	235	100	484	100

4.1.1.3 Individuenreiche Familien und Arten

Die Individuenhäufigkeit ist ein direktes Maß für das dominante Auftreten einer Pflanzenfamilie oder -art in einer Vegetation. Gleichzeitig zeigt die Häufigkeit der Individuen, welche Arten sich erfolgreich in der Vegetation reproduzieren bzw. regenerieren. Der Primärwald besitzt mit 1510 Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) pro 1000 m² Untersuchungsfläche die höchste Pflanzendichte (Abb. 7). Die Brachevegetation folgt mit 1269 Individuen pro 1000 m². Am niedrigsten ist die Individuenzahl im Sekundärwald (985 Individuen/1000 m²).

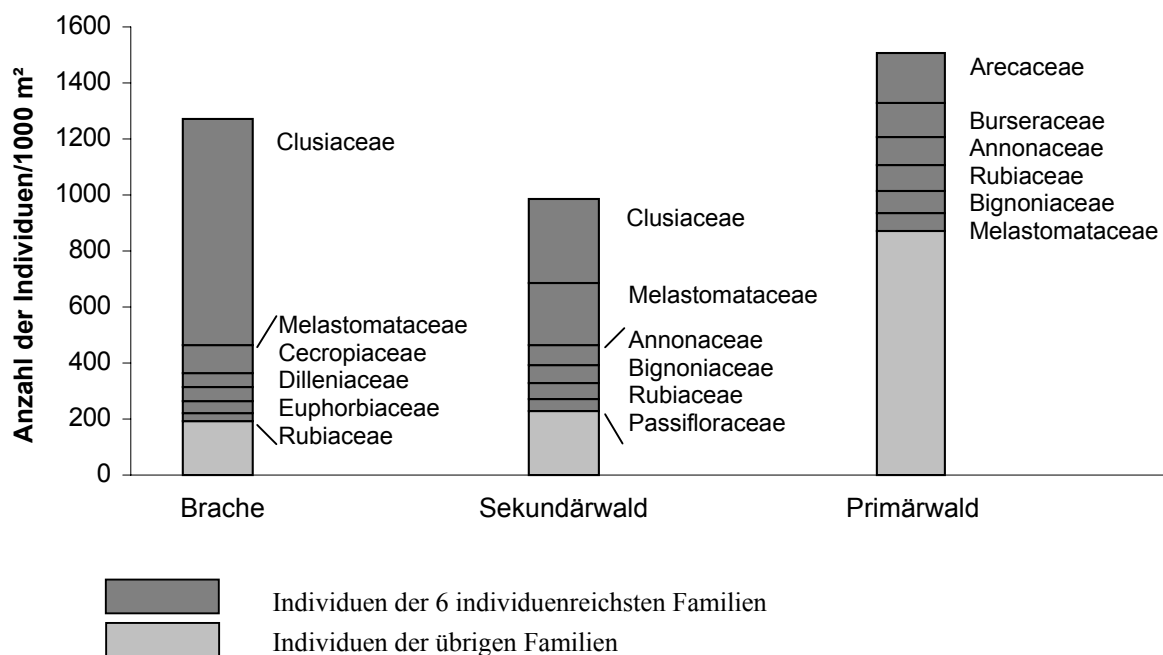


Abb. 7: Anzahl der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs individuenreichsten Familien.

Die drei Vegetationstypen werden in unterschiedlichem Maße von individuenreichen Familien geprägt. Die Brachevegetation wird vor allem durch Individuen der Clusiaceae (803 Individuen mit Stammdurchmesser ≥ 1 cm) gebildet (Abb. 7). Dies entspricht einem Anteil von über 60 % an der Gesamtindividuenzahl. Die Melastomataceae (103 Individuen) sind mit 8 % die zweithäufigste Familie. Alle anderen Familien bleiben jeweils unter 5 % der Individuenhäufigkeit. Im Sekundärwald sind die Clusiaceae und Melastomataceae ebenfalls die individuenreichsten Familien. Jedoch sind sie annähernd gleich häufig in der Vegetation vertreten. Zu den Clusiaceae gehören 300 Individuen (30 % der Gesamtindividuenzahl) und zu den Melastomataceae 223 Individuen (23 % der Gesamtindividuenzahl). Die übrigen Familien haben im Sekundärwald einen Anteil von

maximal 7 %. Die individuenreichste Familie des Primärwaldes sind die Arecaceae (183 Individuen) mit 12 % der Gesamtindividuenzahl, gefolgt von den Burseraceae (118 Individuen bzw. 8 %) und den Annonaceae (102 Individuen bzw. 7 %). Die Melastomataceae (68 Individuen bzw. 5 %) gehören auch im Primärwald zu den sechs individuenreichsten Familien.

Die hohe Individuenzahl einiger Familien in Brache und Sekundärwald wird durch einzelne Arten in diesen Familien hervorgerufen (Abb. 8). Besonders individuenreich sind die Clusiaceae, zu denen fast ausschließlich Individuen der Arten *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* gehören. In der Brache ist *Vismia guianensis* mit 571 Individuen bzw. 45 % der Gesamtindividuenzahl die häufigste Art, gefolgt von *V. cayennensis* mit 231 Individuen bzw. 18 % der Gesamtindividuenzahl. Im Sekundärwald ist *V. guianensis* mit 287 Individuen bzw. einem Anteil von 29 % der Gesamtindividuenzahl zwar nicht so stark vertreten wie in der Brache, aber sie ist noch immer die häufigste Art.

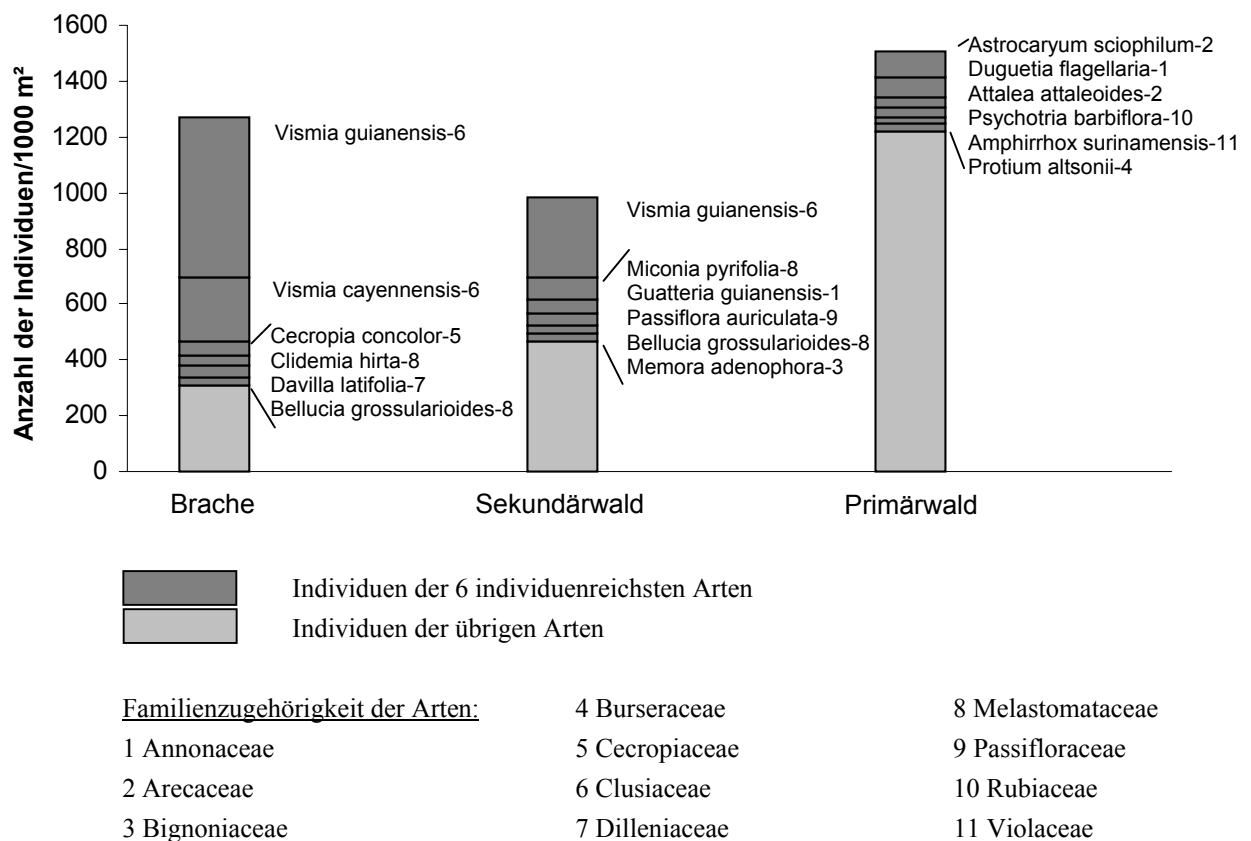


Abb. 8: Anzahl der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald, unter besonderer Berücksichtigung der jeweils sechs individuenreichsten Arten.

In der Brachevegetation gehören neben den beiden *Vismia*-Arten auch *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), *Clidemia hirta* und *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) sowie *Davilla latifolia* (Dilleniaceae) zu den individuenreichen Arten (Abb. 8). Mit jeweils weniger als 50 Individuen bzw. weniger als 4 % ist ihr Anteil an der Gesamtindividuenzahl in der Brache jedoch sehr gering. Im Sekundärwald zählen neben *V. guianensis*, *Miconia pyrifolia* und *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae), *Guatteria guianensis* (Annonaceae), *Passiflora auriculata* (Passifloraceae) sowie *Memora adenophora* (Bignoniaceae) ebenfalls zu den sechs häufigsten Arten. Ihr Anteil an der Gesamtindividuenzahl liegt jedoch nur zwischen 2 und 8 %. Der Primärwald wird durch keine Art im Besonderen dominiert. *Astrocaryum sciophilum* (Arecaceae) ist mit 100 Individuen, bzw. 7 % der Gesamtindividuenzahl dieses Vegetationstyps die individuenreichste Art. Als Nächste folgen *Duguetia flagellaria*, *Attalea attaleoides* (Arecaceae), *Psychotria barbiflora* (Rubiaceae), *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae) und *Protium altsonii* (Burseraceae) mit einem Anteil an der Gesamtindividuenzahl der Flächen des Primärwaldes zwischen 2 und 5 %.

4.1.1.4 Zusammenfassung zur floristischen Zusammensetzung

In Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald kommen 61 % der 84 gefundenen Pflanzenfamilien gemeinsam vor. Dabei besitzen die Melastomataceae in allen drei Vegetationstypen eine hohe Individuendichte. Von den 660 Arten treten nur 6 % in allen drei Vegetationstypen auf. Über 50 % der Arten kommen ausschließlich im Primärwald vor.

In der Brachevegetation wurden 154 Arten aus 51 Pflanzenfamilien identifiziert. Die artenreichste Familie bilden die Melastomataceae. *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* besitzen mit Abstand die höchsten Individuendichten.

Im Sekundärwald kommen 235 Arten aus 62 Pflanzenfamilien vor. Auch hier sind die Melastomataceae die artenreichste Familie. Wiederum ist *Vismia guianensis* die häufigste Art, jedoch nimmt die Dominanz der Melastomataceae, vor allem von *Miconia pyrifolia* und *Bellucia grossularioides*, gegenüber der Brachevegetation zu.

Im Primärwald wurden 484 Arten aus 70 Pflanzenfamilien gezählt. Artenreiche Familien sind z. B. Caesalpiniaceae, Sapotaceae und Chrysobalanaceae. Die Vegetation wird jedoch kaum von einer einzelnen Familie oder gar Art dominiert. Den höchsten Anteil an der Individuenzahl weisen die Arecaceae mit den stammlosen Palmen *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides* auf.

4.1.2 VEGETATIONSAUFBAU DER VEGETATIONSTYPEN

Die verschiedenen Artenspektren der Vegetationstypen gehen mit einem unterschiedlichen Vegetationsaufbau einher. Unterschiedliche oberirdische Phytomassen, vertikale und horizontale Vegetationsstrukturen sowie Artenverteilungen in den Vegetationsschichten können die Ausbreitung beeinflussen, indem z. B. Wind gebremst, oder unterschiedlichen Tieren Lebensraum gegeben wird. Zusätzlich sind durch die Verteilung der Pflanzenarten in den verschiedenen Vegetationsschichten Aussagen über den zukünftigen Sukzessionsverlauf der Vegetation möglich.

4.1.2.1 Entwicklung der oberirdischen Phytomasse

Die oberirdische Phytomasse einer Vegetation gibt die Mächtigkeit des Pflanzenbestandes eines Standortes an. Wegen der fortlaufenden Untersuchungen auf den Flächen wurde die Phytomasse nicht durch Rodung der Vegetation und Wiegen des pflanzlichen Materials bestimmt, sondern nach KIRA (1987) auf Basis gemessener Stammdurchmesser abgeschätzt.

In den Sekundärvegetationen, Brache und Sekundärwald, nimmt die oberirdische Phytomasse innerhalb von 2 Jahren kontinuierlich zu (Abb. 9). Im Primärwald nimmt sie im gleichen Zeitraum ab.

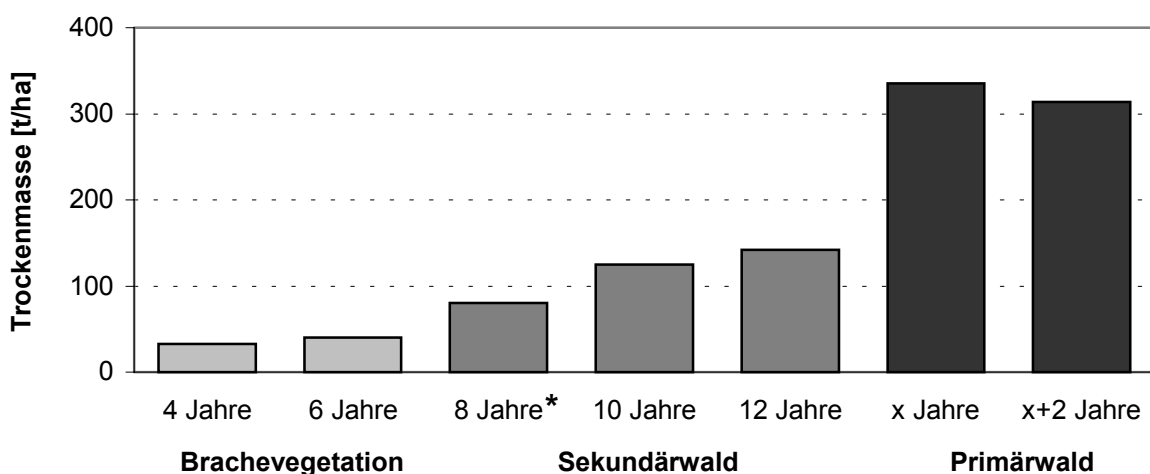


Abb. 9: Abschätzung der oberirdischen Phytomasse nach KIRA (1987) in den Vegetationstypen Brache (4 und 6 Jahre alt), Sekundärwald (8, 10 und 12 Jahre alt) und Primärwald (unbestimmten Alters und 2 Jahre später).

* Vegetationsaufnahmen von PREISINGER (unveröffentlicht)

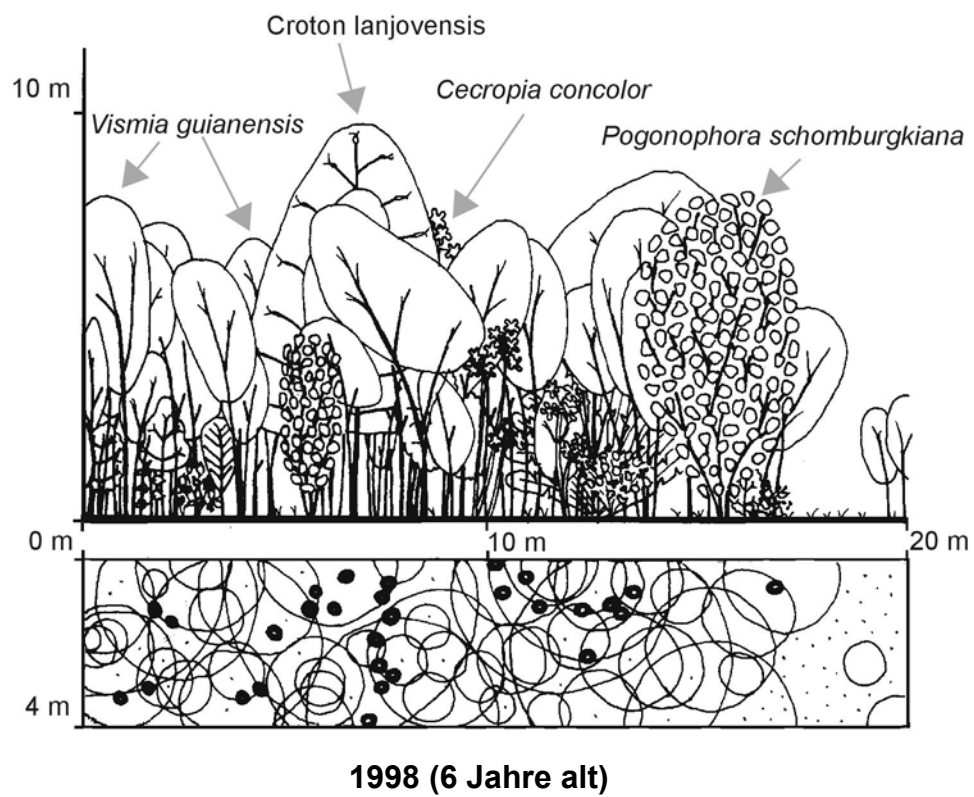
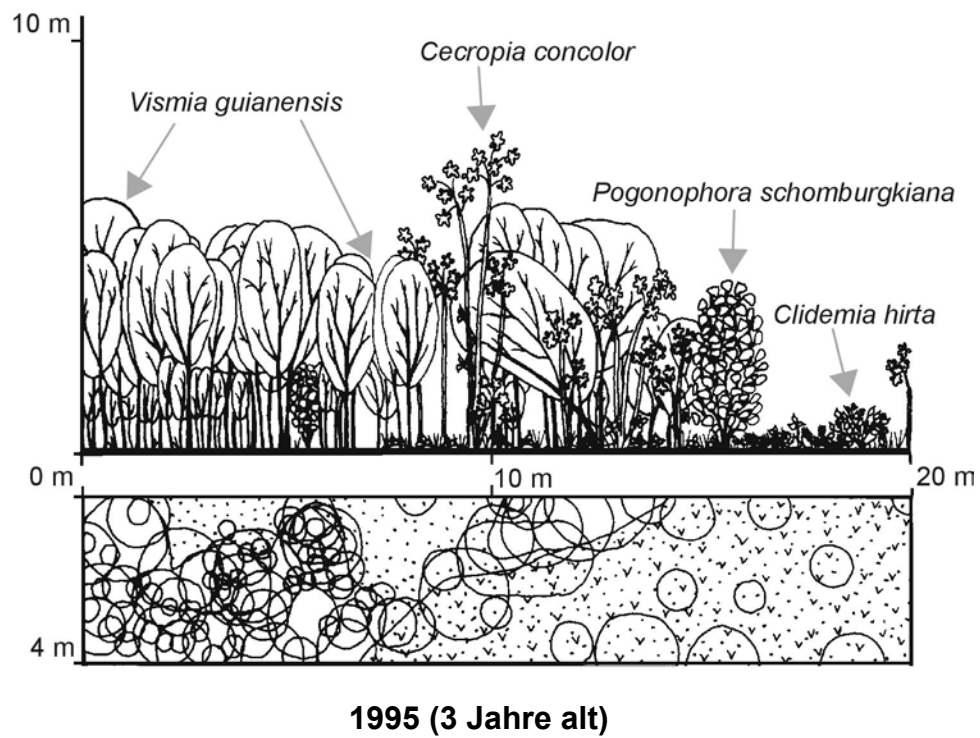
Die geschätzte Phytomasse der vier Jahre alten Brachevegetation beträgt 32 t/ha Trockenmasse und steigt innerhalb von 2 Jahren auf 40 t/ha Trockenmasse (Abb. 9). Der Sekundärwald hat im Alter von acht Jahren eine geschätzte oberirdische Phytomasse von 80 t/ha Trockenmasse. In Abständen von zwei Jahren steigt die oberirdische Phytomasse erst auf 125 t/ha und später auf 142 t/ha. Somit ist eine kontinuierliche Zunahme der oberirdischen Phytomasse von der 4-jährigen Brachevegetation bis hin zum 12-jährigen Sekundärwald zu beobachten.

Beim Primärwald schwankt die oberirdische Phytomasse zwischen 336 und 314 t/ha Trockenmasse (Abb. 9). Durch den sturmbedingten Fall eines großen Baumes, bei dem andere Bäume mitgerissen wurden, war die Phytomasse nach zwei Jahren geringer als bei der ersten Abschätzung. Die separat erhobene oberirdische Phytomasse der vielen stammlosen Palmen *Attalea attaleoides* und *Astrocaryum sciophilum* beträgt 4,6 t/ha Trockenmasse zum Stand der ersten Abschätzung und 4,4 t/ha zwei Jahre später. Sie haben somit keinen wesentlichen Anteil an der gesamten oberirdischen Phytomasse des Primärwaldes.

4.1.2.2 Vegetationsaufbau im Bestandesaufriss und Kronengrundriss

Ein Bestandesaufriss und Kronengrundriss stellen den vertikalen und horizontalen Vegetationsaufbau graphisch dar. Trotz der kleinen Fläche von 80 m² je Vegetationstyp werden Unterschiede zwischen den drei untersuchten Vegetationstypen deutlich. Bei Brachevegetation und Sekundärwald sind zusätzlich die Veränderungen der Vegetation im zeitlichen Verlauf von drei Jahren zu erkennen (Abb. 10 – 12). In den Bestandesaufrissen wurden nicht alle im Text genannten Arten gekennzeichnet werden, um eine übersichtliche Darstellung des Vegetationsaufbaus zu ermöglichen.

Die 3 Jahre alte Brachevegetation besteht aus dichten Gebüsch, dominiert durch *Vismia guianensis* (Clusiaceae), und offenen Grasflächen mit kleinen Sträuchern, z. B. *Clidemia hirta* (Melastomataceae) und am Boden liegenden Lianen, meist die krautige Leguminose *Pueraria phaseoloides* (Abb. 10, im Jahr 1995). Der Bestand hat eine Höhe von ca. 6 m. Am Gebüschrand oder in den Grasflächen, ist *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) bis auf 8 m Höhe herangewachsen. Mehrere Pflanzen zeigen Mehrfachtriebe pro Wurzel, vor allem *V. guianensis*, aber auch der Pionierbaum *C. concolor* und die gleichfalls im Primärwald wachsende *Pogonophora schomburgkiana* (Euphorbiaceae). Im Alter von 6 Jahren hat sich das Gebüsch zu den Seiten hin ausgedehnt (Abb. 10, im Jahr 1998). Entsprechend gehen Grasfläche und der *Pueraria*-Bestand zurück. Der Bestand erreicht eine Höhe von 8 bis 10 m. Der *Vismia*-Bestand ist lichter geworden, da vor allem die



Legende: ::: Gräser v v Lianen ● Basis abgestorbener *Vismia*-Stämme

Abb. 10: Maßstabsgetreue Darstellungen der Bestandesaufrisse und Kronengrundrisse einer 20 m mal 4 m großen Fläche in der Brachevegetation aus den Jahren 1995 und 1998.

kleineren Bäume abgestorben sind. Vereinzelt bleiben abgestorbene *Vismia*-Stämme stehen. Die *Vismia*-Bäume dominieren den Kronenbereich des Gebüsches. Im Unterwuchs keimen neue Arten wie z. B. *Protium* sp. (Burseraceae) aus und etablieren sich als 2 bis 3 m hohe Jungpflanzen. *Croton lanjovens* (Euphorbiaceae) ist innerhalb der drei Jahre vom Keimling zu einem 10 m hohen Baum herangewachsen. Im Gegensatz dazu ist die Pionierart *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) in diesem Zeitraum nicht weiter gewachsen und wird jetzt von anderen Pflanzen überragt.

Der Sekundärwald, zu Untersuchungsbeginn 9 Jahre alt, wird von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) dominiert (Abb. 11, im Jahr 1995). Bis in 10 m Höhe ist ein lückenhaftes Kronendach ausgebildet. Dies setzt sich aus *V. guianensis* und Arten wie *Goupia glabra* (Celastraceae), die ebenfalls mit mehreren Trieben aus der Wurzel regenerierte, zusammen. Eine mittlere Vegetationsschicht ist bis in 4 m Höhe zu erkennen. Sie wird vor allem von Jungpflanzen verschiedener Melastomataceen-Arten gebildet. Der lichte Unterwuchs besteht aus kleinwüchsigen Arten, wie *Miconia alata* (Melastomataceae) und *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae). Alle drei Vegetationsschichten werden von Lianen der Familien Passifloraceae und Bignoniaceae durchwachsen. Nach weiteren 3 Jahren, im Alter von 12 Jahren, erreicht das Kronendach des Sekundärwaldes eine Höhe von 11 m (Abb. 11, im Jahr 1998). Abgestorbene Individuen von *V. guianensis* hinterlassen Lücken im Kronendach. In den drei Jahren wuchsen vor allem die Melastomataceae, wie *Miconia tomentosa* und *Miconia pyrifolia*. Im Unterwuchs treten Jungpflanzen neuer Arten wie z. B. *Guatteria guianensis* (Annonaceae) auf.

Reiht man die Darstellungen der Brachevegetation (3 und 6 Jahre alt) sowie des Sekundärwaldes (9 und 12 Jahre alt) aneinander, so zeigen sich übereinstimmende Tendenzen. In beiden Vegetationstypen kommen Pflanzen mit Mehrfachtrieben vor. Dies betrifft vor allem Arten aus dem Primärwald. Mit zunehmendem Vegetationsalter nimmt die Anzahl der Individuen pro Fläche sowie die Dominanz von *Vismia guianensis* ab. Die Bestandeshöhe steigt parallel zum Vegetationsalter kontinuierlich. Gleichzeitig verändert sich die Artzusammensetzung sukzessive durch neu keimende Arten. Vor allem die Individuen der Melastomataceae nehmen zahlenmäßig zu und zeigen ein starkes Wachstum.

In der dargestellten Primärwaldfläche zeigten die Durchmesser- und Höhenmessungen sowie die Vegetationsaufnahmen nach drei Jahren nur geringfügige Veränderungen. Daher wurde auf eine zweite Darstellung der Vegetation verzichtet. Die Primärwald-Vegetation ist ca. 20 bis 25 m hoch (Abb. 12). *Chimarrhis barbata* (Rubiaceae) erreicht als Übersteher eine Wuchshöhe von 45 m. In der unteren Baumschicht, die bis in eine Höhe von 7 m

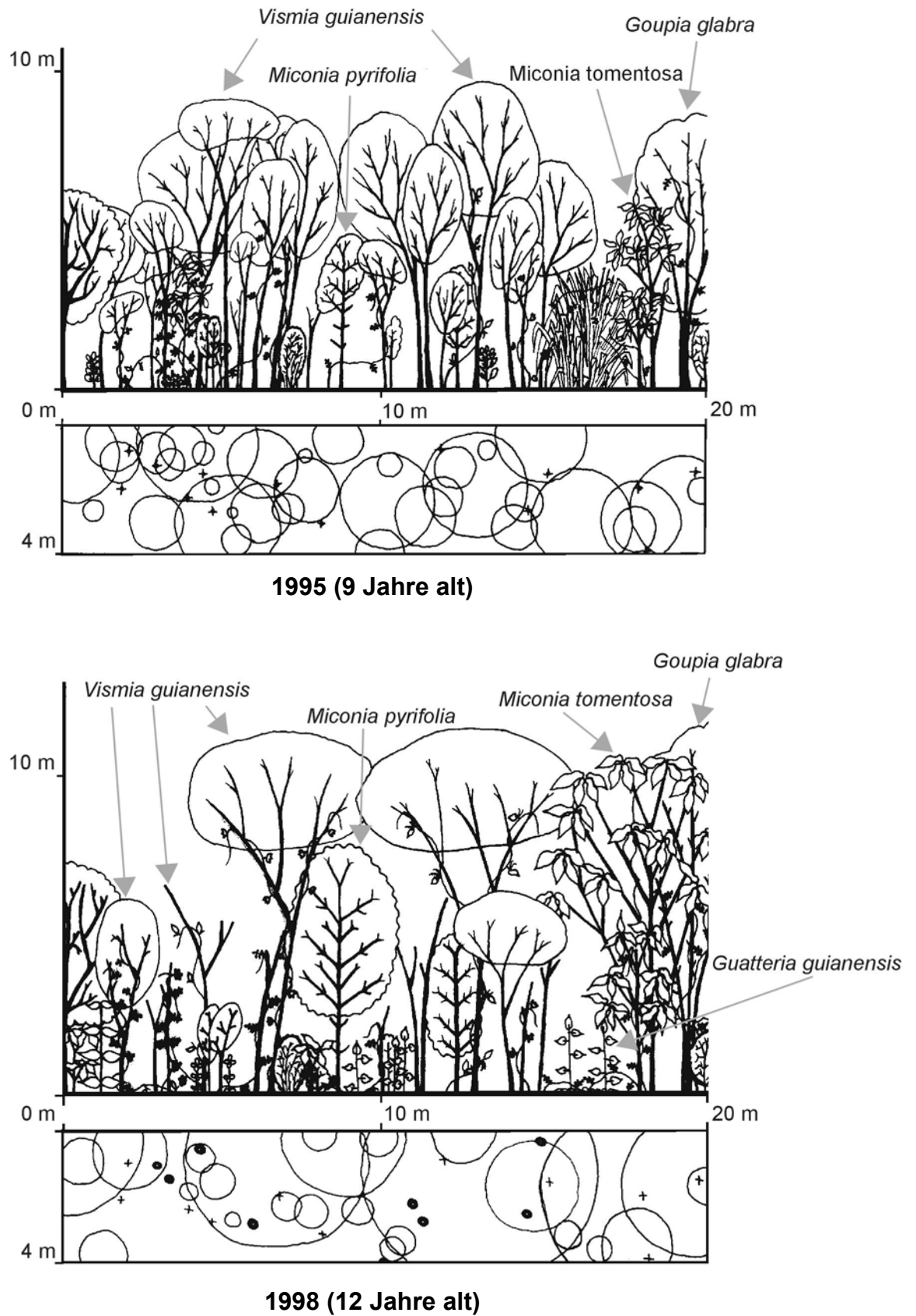
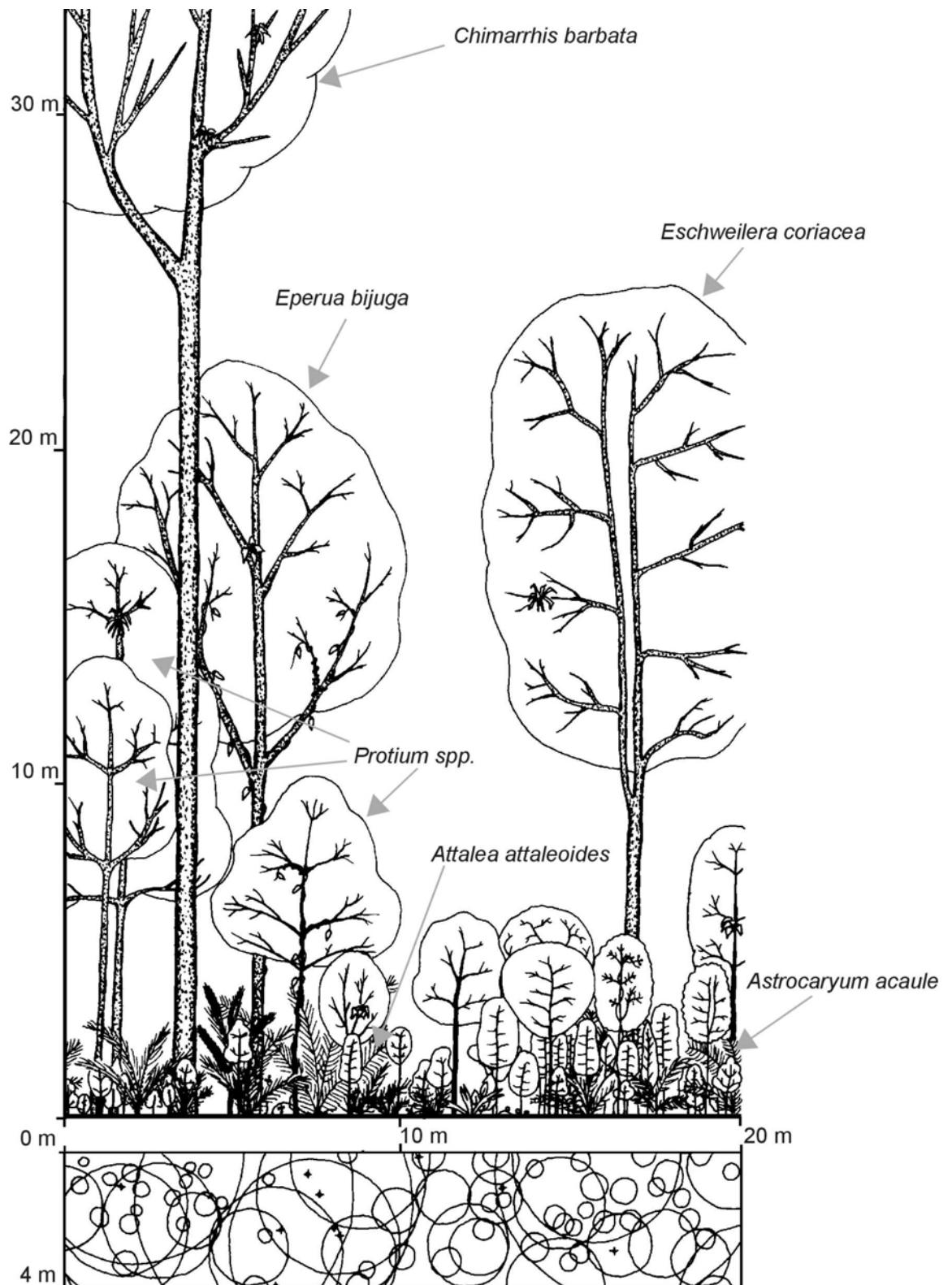


Abb. 11: Maßstabsgetreue Darstellungen der Bestandesaufrisse und Kronengrundrisse einer 20 m mal 4 m großen Fläche im Sekundärwald aus den Jahren 1995 und 1998.



Legende: ++ Stammbasis der Lianen

Abb. 12: Maßstabsgetreue Darstellung des Vegetationsprofils und des Kronengrundrisses einer 20 m mal 4 m großen Fläche im Primärwald aus dem Jahr 1995.

reicht, kommen neben den jungen Bäumen der großwüchsigen Arten auch kleinwüchsige Baumarten wie *Unonopsis stipitata* (Annonaceae), *Faramea capillipes* (Rubiaceae) und *Trymatococcus amazonicus* (Moraceae) vor. Bis in eine Höhe von 3 m dominieren die Palmen *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides*. Eine obere Baumschicht beginnt bei ca. 7 m und zeigt bis zum Kronendach keine weitere physiognomisch sichtbare Untergliederung. Die Gattung *Protium* (Burseraceae) ist in diesem Bereich häufig vertreten. Die Äste sind mit Epiphyten wie z. B. *Guzmania lingulata* (Bromeliaceae) und *Philodendron megalophyllum* (Araceae) bewachsen. Die Lianen der Bignoniaceae verzweigen sich zu einem unübersichtlichen Gewirr.

4.1.2.3 Verteilung der Arten in den verschiedenen Vegetationsschichten

Die vertikale Verteilung der Arten liefert einen Hinweis auf den Erfolg von Ausbreitung und Etablierung der Arten. Damit weist sie auf die zukünftige Entwicklung der Vegetation hin. Ein besonderes Augenmerk gilt hierbei dem Vorkommen der Arten in der unteren Vegetationsschicht. In dieser Schicht zeigen sich als erstes die Arten, die sich erfolgreich in der Vegetation etablieren konnten. Gleichzeitig entscheiden diese jungen Individuen über den weiteren Sukzessionsverlauf.

Die Ähnlichkeiten und Unterschiede der Artenspektren verschiedener Vegetationsschichten werden durch einen gegenseitigen Vergleich der Artenspektren mittels einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) deutlich. Zur besseren Übersicht wird das Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse in zwei Graphiken mit unterschiedlicher Kennzeichnung der Artenspektren dargestellt (Abb. 13 und 14).

In Abbildung 13 sind alle Artenlisten aus den unterschiedlichen Vegetationsschichten entsprechend dem Alter der Vegetation gekennzeichnet. Dabei wird deutlich, dass sich die drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald eindeutig hinsichtlich ihrer Artenspektren voneinander abgrenzen. Die Artenlisten des Primärwaldes liegen sehr nah beieinander, was auf eine hohe Ähnlichkeit der Artenspektren hinweist. Die Artenlisten der Brachevegetation und des Sekundärwaldes sind weiter voneinander entfernt. Somit sind die Artenspektren beider Vegetationstypen heterogener als die des Primärwaldes. Entsprechend des Vegetationsalters von 4 bis 12 Jahren ist eine Sequenz der Artenlisten parallel zur Y-Achse erkennbar. Folglich verändern sich die Artenspektren der Brachevegetation und des Sekundärwaldes sukzessive entsprechend ihres Vegetationsalters. Entsprechend des Eigen-Wertes werden 6 % der Unterschiede zwischen den Artenlisten durch das unterschiedliche Vegetationsalter erklärt. Die Artenlisten x, y, z des Primärwaldes lassen sich in diese Sequenz nicht einordnen. Eine Unterscheidung der Artenlisten nach dem Alter des Primärwaldes ist nicht möglich.

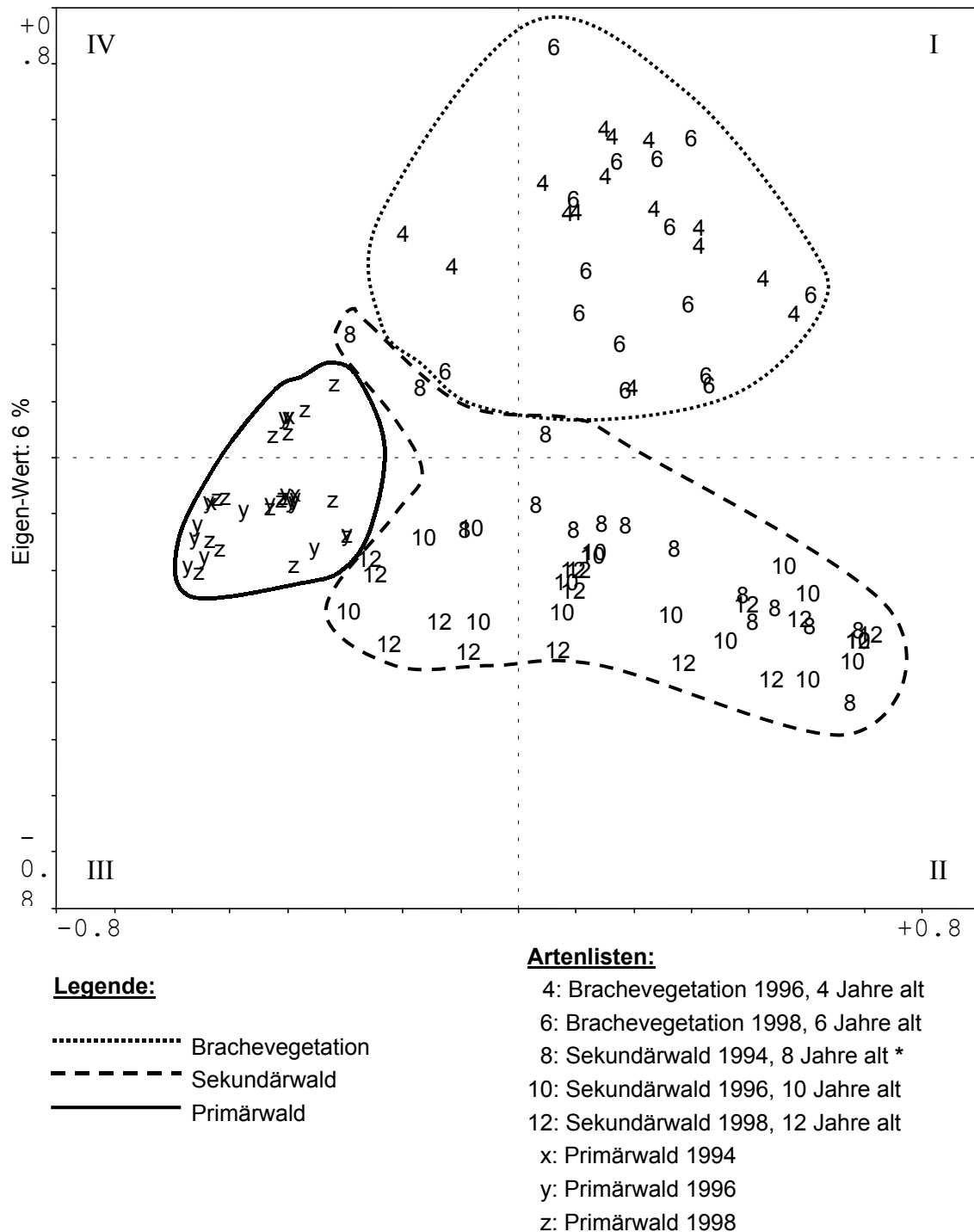


Abb. 13: Ordinationsmodell (PCA) der Artenbestände von je 5 Untersuchungsflächen à 10 mal 20 m in den Jahren 1994*, 1996 und 1998 (Hauptkomponentenanalyse) in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald, wobei die Artenbestände der Untersuchungsflächen getrennt für die Schichten Unterwuchs, niedere Baumschicht und höhere Baumschicht in die Analyse eingingen. (Voreinstellungen: Fokus skaliert auf Abstände zwischen den Untersuchungsflächen, keine Transformation, Norm-Standardisierung, Art-Zentrierung) Artenlisten sind entsprechend des Alters ihrer Vegetation gekennzeichnet.

* Daten von PREISINGER (UNVERÖFFENTLICHT)

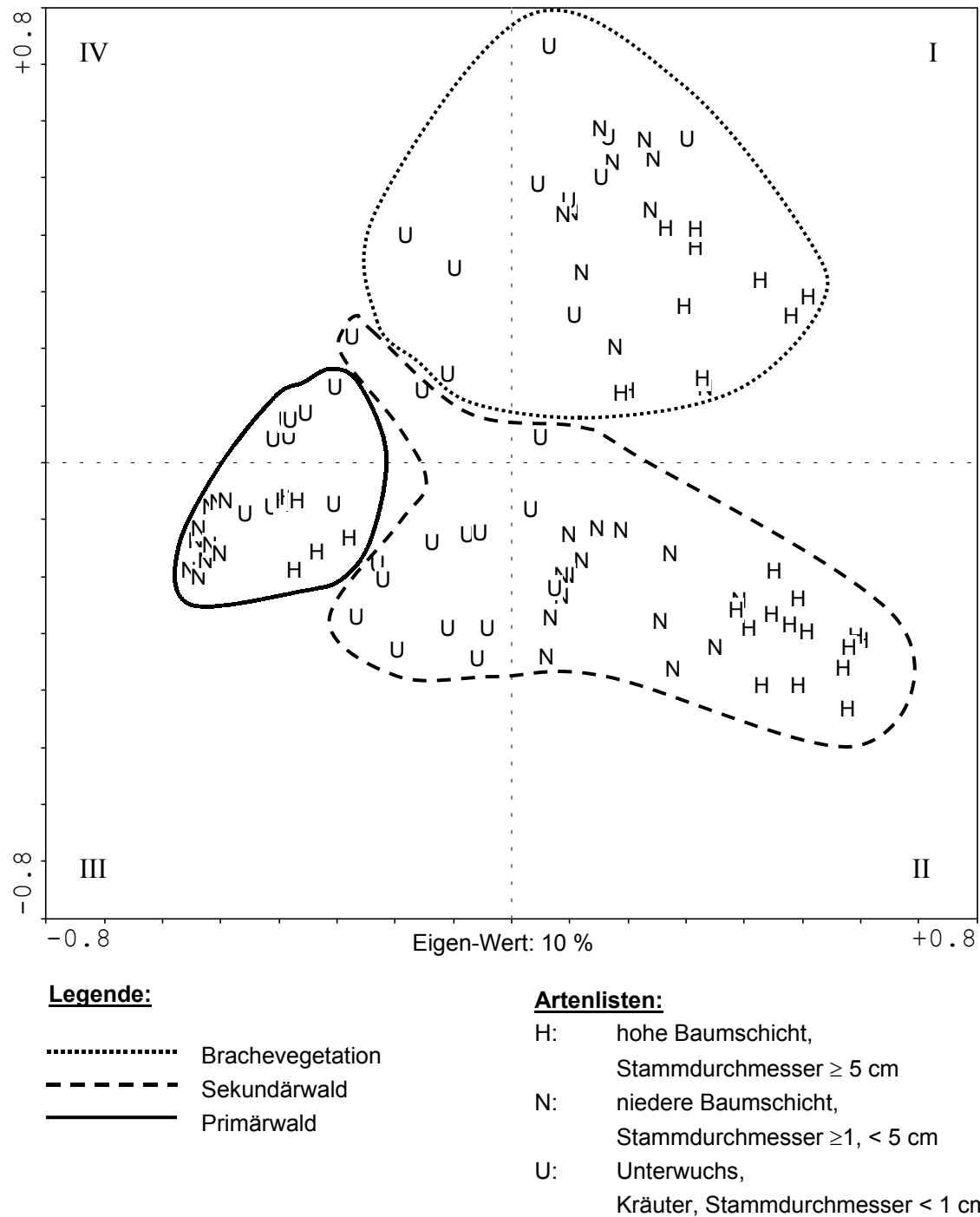


Abb. 14: Ordinationsmodell (PCA) der Artenbestände von je 5 Untersuchungsflächen à 10 mal 20 m in den Jahren 1994*, 1996 und 1998 (Hauptkomponentenanalyse) in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald, wobei die Artenbestände der Untersuchungsflächen getrennt für die Schichten Unterwuchs, niedere Baumschicht und höhere Baumschicht in die Analyse eingingen. (Voreinstellungen: Fokus skaliert auf Abstände zwischen den Untersuchungsflächen, keine Transformation, Norm-Standardisierung, Art-Zentrierung) Artenlisten sind entsprechend ihrer Vegetationsschicht gekennzeichnet. Die Zuordnung der Artenlisten zu den unterschiedlichen Vegetationstypen wurde von der Abb. 13 übernommen.

* Daten von Preisinger (unveröffentlicht)

In Abbildung 14 sind alle Artenlisten gemäß ihrer Vegetationsschicht als hohe und niedere Baumschicht sowie als Unterwuchs gekennzeichnet. Jetzt zeigt sich, dass sich innerhalb der drei Vegetationstypen auch die verschiedenen Vegetationsschichten in ihrem Artenspektrum unterscheiden. Im Primärwald trennen sich im besonderen die Aufnahmen der niederen Baumschicht von den Aufnahmen der übrigen beiden Vegetationsschichten ab. Dies weist auf ein für diese Schicht typisches Artenspektrum hin. Obwohl auch die Aufnahmen des Unterwuchses und der hohen Baumschicht typische Artenspektren aufweisen, ähneln sich in beiden Vegetationsschichten einige Artenlisten. Hier befinden sich gleiche Arten einmal als adulte Pflanzen in den Aufnahmen der hohen Baumschicht und als Jungpflanzen in den Aufnahmen des Unterwuchses.

Die Punkte der Brachevegetation und des Sekundärwaldes trennen sich entsprechend der verschiedenen Vegetationsschichten parallel zur x-Achse auf (Abb. 14). Die Artenlisten nähern sich von der hohen Baumschicht, über die niedere Baumschicht hin zum Unterwuchs den Artenlisten des Primärwaldes an. Dies deutet auf starke Übereinstimmungen zwischen den Artenlisten des Primärwaldes und denen des Unterwuchses der beiden anderen Vegetationstypen hin. Mit steigender Schichthöhe nimmt jedoch die Ähnlichkeit der Artenspektren mit denen des Primärwaldes ab. Laut dem Eigen-Wert werden 10 % der Unterschiede zwischen den Artenlisten durch die Vegetationsschichtung erklärt.

4.1.2.4. Zusammenfassung zum Vegetationsaufbau

Brachevegetation und Sekundärwald bilden eine Sequenz, in der mit zunehmendem Vegetationsalter die oberirdische Phytomasse ansteigt und sich die vertikalen und horizontalen Vegetationsstrukturen sowie die Artenverteilungen in den Vegetationsschichten kontinuierlich verändern. Der Primärwald lässt sich in diese Sequenz nicht einordnen. Die Artenspektren des Unterwuchses von Brachevegetation und Sekundärwald gleichen sich jedoch mit steigendem Alter dem Artenspektrum des Primärwaldes an.

In der Brachevegetation und dem Sekundärwald sind Pflanzen mit Mehrfachtrieben häufig. Dies betrifft ebenfalls Arten, die ansonsten auch im Primärwald wachsen. Für die Vegetationsentwicklung besitzt die Art *Vismia guianensis* eine besondere Bedeutung, da sie die ersten geschlossenen Baumbestände bildet. Diese *Vismia*-Bestände dünnen jedoch allmählich aus und andere Arten etablieren sich. Vor allem die Individuen der Melastomataceae nehmen im Verlauf der Zeit zahlenmäßig zu und zeigen ein starkes Wachstum.

Im Primärwald ist die oberirdischen Biomasse um ein Vier- bis Zehnfaches höher als in den Sekundärvegetationen. Der Primärwald zeigt sich als zeitlich stabile Vegetation, in der während des Untersuchungszeitraumes kaum sichtbare strukturelle Veränderungen stattfanden. Obwohl die Artenspektren der verschiedenen Schichten untereinander eine große Ähnlichkeit zeigen, lassen sie sich eindeutig voneinander abgrenzen. Dabei unterscheidet sich die Artenzusammensetzung der unteren Baumschicht am stärksten von den Artenspektren der Brachevegetation und des Sekundärwaldes.

4.2 REPRODUKTION UND REGENERATION DER ARTEN

Mit welchem Erfolg sich Pflanzen in einer Vegetation etablieren oder ausbreiten, hängt von ihren Möglichkeiten zur Reproduktion und Regeneration ab. Zur Reproduktion zählt sowohl die generative Bildung von Samen als auch der vegetative Austrieb aus ober- oder unterirdischen Ausläufern. Sowohl die vegetative als auch die generative Reproduktion dient der räumlichen Ausbreitung der Art. Durch die Regeneration können Pflanzen nach Abschlagen des Stammes, wie es bei der Feldarbeit in der tropischen Landwirtschaft typisch ist, vegetativ neu austreiben und so am Standort überleben.

4.2.1 BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE DER ARTEN

Die Ausbildung von Samen setzt Blüte und Fruchtproduktion voraus. Die Untersuchung des zeitlichen Ablaufs von Blüh- und Fruchtphasen macht daher erste, grundlegende Aussagen über das zeitliche und artspezifische Spektrum des Samenangebotes einer Vegetation. Die Blüh- und Fruchtphänologie einer Pflanze ist zum einen ein artspezifisches Merkmal, zum anderen ist sie abhängig von den zeitlich schwankenden, ökologischen Bedingungen des Standortes. Entsprechend ändert sich die Häufigkeit der Blüten- und Fruchtbildung sowie der Zeitpunkt und die Dauer der Blüte und der Fruchtbildung. Nicht immer finden die Arten in einer Vegetation die geeigneten Bedingungen, um Blüten und Früchte zu bilden. Andererseits können Arten ausschließlich als juvenile Individuen in einer Vegetation vorkommen und daher ebenfalls nicht zur generativen Reproduktion, d. h. Samenbildung gelangen.

4.2.1.1 Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten

Die Anzahl der blühenden Arten auf den jeweils 1000 m² großen Untersuchungsflächen liegt bei allen drei Vegetationstypen zwischen 34 und 49 Arten (Abb. 15), während die Anzahl der Arten insgesamt in der Brachevegetation bei 154 Arten, im Sekundärwald bei 235 Arten und im Primärwald bei 484 Arten liegt (siehe Kap. 4.1.1.1). Unter Berücksichtigung dieser auf den Flächen vorgefundenen Artendiversität wird deutlich, dass der Anteil der reproduktiven Arten generell unter 25 % der Gesamtartenzahl liegt. Von den 154 Arten der Brachevegetation bilden 24 % Blüten aus. Im Sekundärwald sind es 14 % von 235 Arten und im Primärwald nur 10 % von 484 Arten.

Nicht alle Arten, die von 1995 bis 1998 Blüten gebildet haben, produzieren anschließend auch reife Früchte (Abb. 15). So bilden in der Brache die Individuen von 2 Arten Blüten aber keine Früchte aus. Im Sekundärwald sind es 10 Arten und im Primärwald 18 Arten, deren Individuen nach der Blüte keine Früchte hervorbringen. Entsprechend sinkt die Rate der reproduktiv erfolgreichen Arten im Verhältnis zur Gesamtartenzahl. In der

Brachevegetation bilden nur 23 % der Arten Früchte aus. Im Sekundärwald sind dies 10 % und im Primärwald 7 % der Arten.

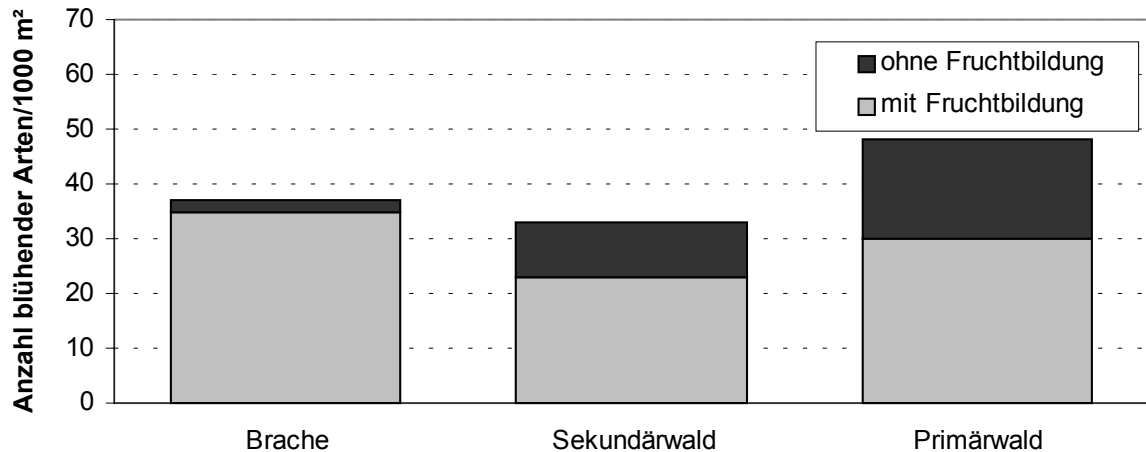


Abb. 15: Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten je 1000 m² in den Vegetationstypen Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

Die monatliche Anzahl blühender und fruchtender Arten schwankt in den drei Vegetationstypen über den Untersuchungszeitraum (Abb. 16 und 17). In der Brachevegetation blühen generell mehr Arten zur selben Zeit als in Sekundär- und Primärwald (Abb. 16). Von Oktober bis Dezember, zum Ende der trockeneren Jahreszeit, blühen in der Brachevegetation die meisten Arten. Dann stehen 12 bis 16 Arten in Blüte. In den Monaten März bis Juli, mit Ausklingen der Regenzeit, ist mit 3 bis 10 Arten die Anzahl blühender Arten am geringsten. Im Jahr 1997 schwankt die Zahl blühender Arten kurz vor und zu Beginn des Phänomens „El Niño“ extrem zwischen 14 Arten im April und 2 Arten im Juni.

Im Sekundärwald sind die jährlichen Blühmaxima nicht regelmäßig verteilt (Abb. 16). Sie liegen im Zeitraum August/September, zur Mitte der trockeneren Jahreszeit, oder im November/Dezember, am Ende der trockeneren Jahreszeit. Maximal stehen 6 bis 9 Arten gleichzeitig in Blüte. Ansonsten blühen 1 bis 4 Arten. Während des Phänomens „El Niño“ treten starke Schwankungen in der Anzahl der blühenden Arten auf. Diese sind jedoch, gegenüber der Schwankung in der Brachevegetation, um drei bis 4 Monate verzögert und betreffen die Monate August bis Oktober.

Im Primärwald ist keine ausgeprägte Jahresrhythmik in der Blühphänologie der Arten zu erkennen (Abb. 16). In der Regel blühen nur 1 bis 5 Arten oder es ist keine Blüte zu

beobachten. In den Jahren 1995 und 1997 bildet sich jeweils ein Blühmaximum in den Monaten September bis November aus. Dabei steigt die Anzahl blühender Arten auf 11 bzw. 10 Arten. Das Phänomen „El Niño“ zeigt keinen Einfluss auf die Blürrhythmik des Primärwaldes.

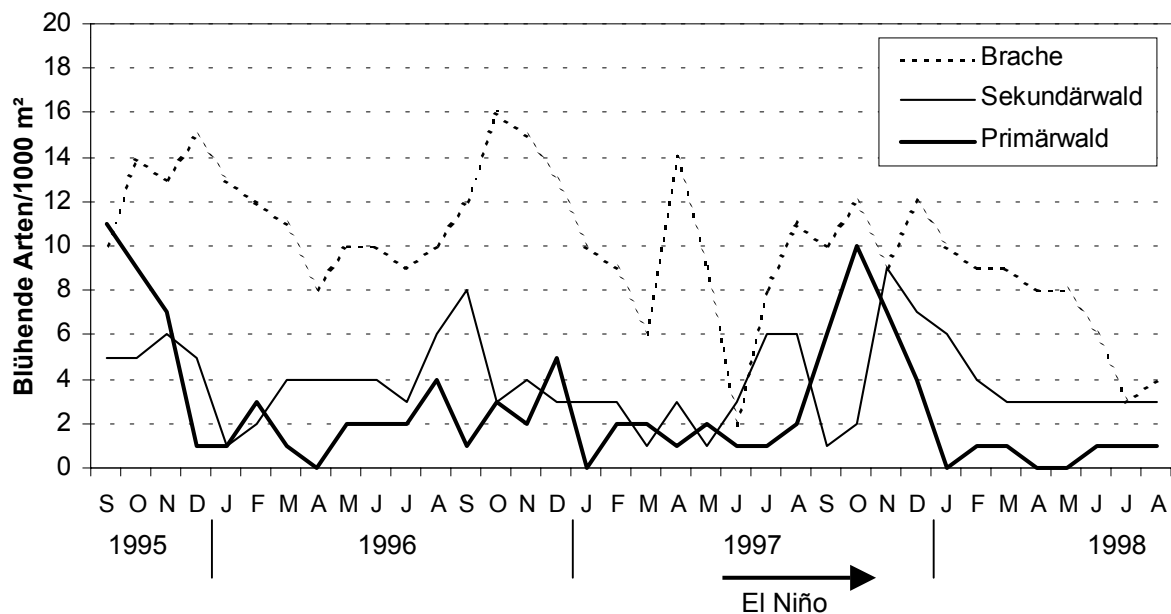


Abb. 16: Anzahl der blühenden Arten je 1000 m² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf. Wegen der starken und lang andauernden klimatischen Veränderung ist die Zeit des El Niño angegeben. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

Die Fruchtphänologie der Arten zeigt in den drei Vegetationstypen ähnliche Verläufe wie die Blühphänologie (Abb. 17). In der Brachevegetation liegen die Fruchtmaxima ca. 2 Monate nach den Blühmaxima, in der Zeit von Dezember bis Februar. Genau wie bei der Blütenbildung findet im Juni 1997, zu Beginn des Phänomens „El Niño“, kurzzeitig keine Fruchtbildung statt. Bei den Arten des Sekundärwaldes ist keine Regelmäßigkeit in der Fruchtbildung zu erkennen. Das Fruchtangebot schwankt unregelmäßig zwischen 1 und 8 Arten. Daher kann ein Einfluss des Phänomens „El Niño“ auf die Anzahl fruchtender Arten im Sekundärwald nicht erfasst werden. Im Primärwald fruchten die meisten Arten in den Monaten Januar bis März, ca. 4 Monate nach dem Blühmaximum. Während des Phänomens „El Niño“ werden in den Monaten Juni bis Oktober keine Früchte gebildet.

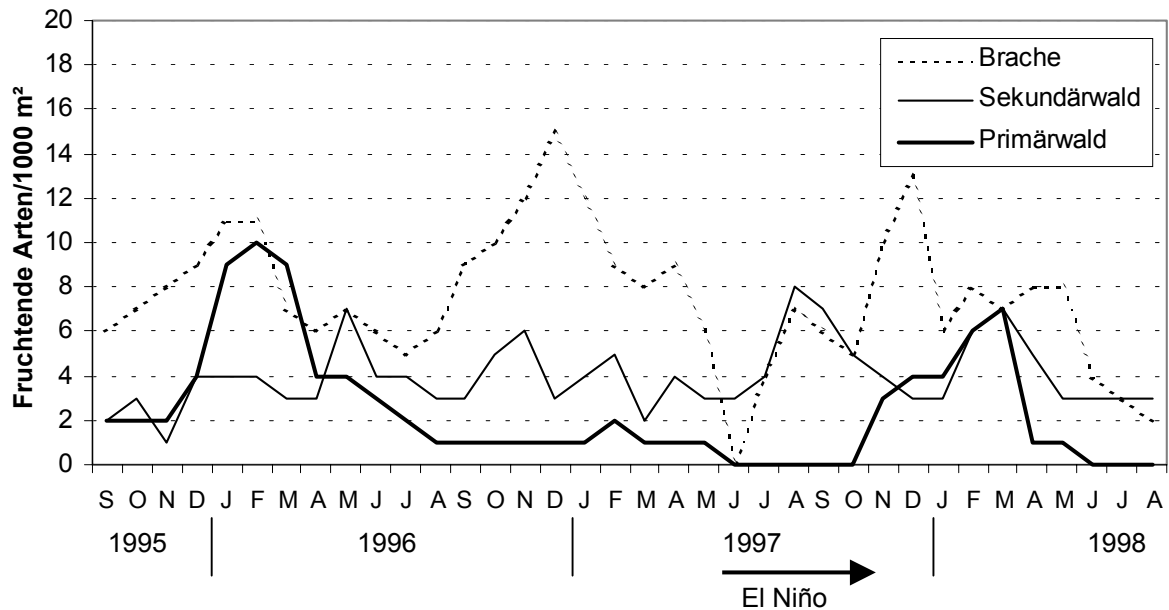


Abb. 17: Anzahl der fruchtenden Arten je 1000 m² in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald im zeitlichen Verlauf. Wegen der starken und lang andauernden klimatischen Veränderung ist die Zeit des El Niño angegeben. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

4.2.1.2 Anzahl der blühenden und fruchtenden Individuen

Im Gegensatz zu der ähnlichen Anzahl von blühenden und fruchtenden Arten in den drei Vegetationstypen, unterscheidet sich die Anzahl der blühenden und fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) auf den jeweils 1000 m² großen Untersuchungsflächen stark (Abb. 18 und 19). Dabei zeigen Brachevegetation und Sekundärwald im Jahresverlauf deutliche Schwankungen in der monatlichen Anzahl blühender und fruchtender Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm). Im Primärwald sind die monatlichen Unterschiede aufgrund der im Vergleich zu den anderen Vegetationstypen geringen Anzahl blühender und fruchtender Individuen nur schwach ausgeprägt.

Die Individuen der Brachevegetation zeigen ein ausgeprägtes Blühmaxima in den Monaten Oktober bis Dezember, zum Ende der Trockenzeit (Abb. 18). Dann blühen über 200 Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m². In der übrigen Zeit blühen nur bis zu 50 Individuen pro Monat. Unter Einfluss des Phänomens „El Niño“ fällt im Jahr 1997 das Blühmaximum aus. Gleichzeitig fällt die Anzahl blühender Individuen auf ca. 25 herab. Im Sekundärwald liegen die Blühmaxima bei 50 blühenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² in den Monaten September bis November. Ansonsten blühen ca. 10 Individuen pro Monat. Unter Einfluss des Phänomens „El Niño“ fällt auch im Sekundärwald das jährliche Blühmaximum aus, aber es blühen außerhalb der Blühmaxima nicht weniger Individuen als in den anderen Jahren. Der Primärwald hat in

den Jahren 1995 und 1997 schwache Blühmaxima in den Monaten September bis November mit über 10 blühenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m². In den 21 Monaten dazwischen blühen bis zu 5 Individuen je Monat.

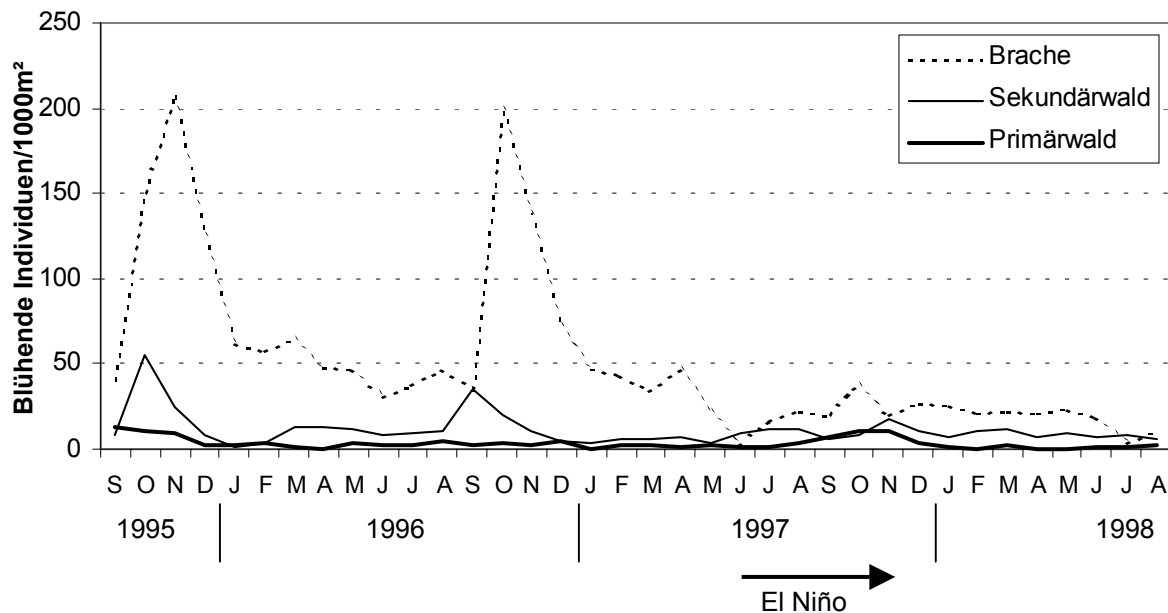


Abb. 18: Anzahl der blühenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² in den Vegetationstypen Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald im zeitlichen Verlauf. Wegen der starken und lang andauernden klimatischen Veränderung ist die Zeit des „El Niño“-Phänomens angegeben. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

Die Fruchtphänologie der Individuen verläuft in den drei Vegetationstypen ähnlich wie die Blühphänologie (Abb. 19). In der Brachevegetation reifen die Früchte der meisten Individuen in den Monaten Dezember bis Februar. Mit bis zu 160 Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² fruchten während des Fruchtmaximums nur etwa 75 % der Individuen des vorherigen Blühmaximums. Auch beim Sekundärwald fruchten beim Fruchtmaximum nur ca. 80 % der im vorhinein blühenden Individuen. Während der beiden zu beobachtenden Fruchtmaxima im Zeitraum November bis Januar fruchten monatlich 40 bis 50 Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m². Wegen der fehlenden Blüte tritt während des Phänomens „El Niño“ in der Brachevegetation und im Sekundärwald kein Fruchtmaximum auf. Im Primärwald sind mit monatlich etwa 10 fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² die beiden Fruchtmaxima in den Monaten Januar bis März der Jahre 1995 und 1997 sehr schwach ausgeprägt.

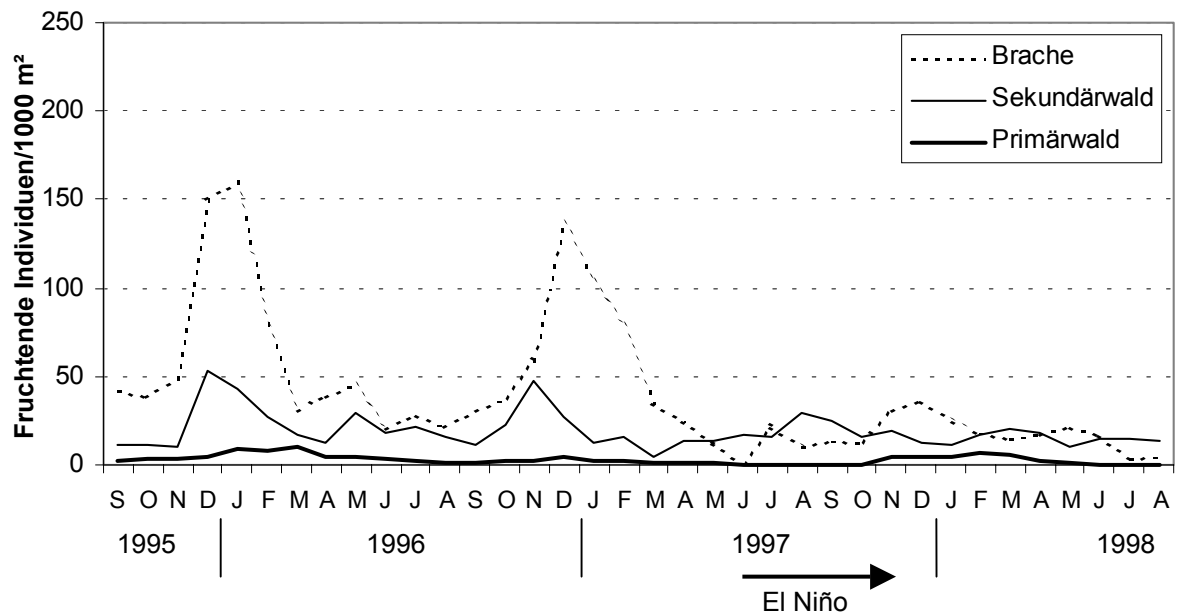


Abb. 19: Anzahl der fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) je 1000 m² in den Vegetationstypen Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald im zeitlichen Verlauf. Wegen der starken und lang andauernden klimatischen Veränderung ist die Zeit des „El Niño“-Phänomens angegeben. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998

Insgesamt weist die Brachevegetation mit 267 im Untersuchungszeitraum fruchtenden Individuen die meisten fruchtenden Individuen der drei Vegetationstypen auf (Tab. 9). Somit fruchten in der Brachevegetation 27 % der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) (siehe auch Kap. 4.1.1.3). Über 40 % der fruchtenden Individuen gehören zu *Vismia guianensis* (Clusiaceae). Weitere Arten mit zahlreichen fruchtenden Individuen sind *Clidemia hirta* (Melastomataceae), *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), *Vismia cayennensis* (Clusiaceae), *Davilla latifolia* (Dilleniaceae), *Lantana camara* (Verbenaceae) und *Piper hispidum* (Piperaceae). Der Anteil dieser Arten an den fruchtenden Individuen der Brache liegt nur bei jeweils 4,5 bis 12,7 %.

Im Sekundärwald fruchten insgesamt 93 Individuen, bzw. 9,5 % der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) (Tab. 9). Auch hier ist *V. guianensis* mit 30 fruchtenden Individuen (bzw. 32,3 %) am stärksten vertreten. Andere Arten mit mehreren fruchtenden Individuen sind *Psychotria adderleyi* (Rubiaceae) und die Melastomataceae *Clidemia hirta*, *Bellucia grossularioides*, *B. dichotoma*, *Leandra micropetala* und *Miconia dispar*.

Im Primärwald reifen nur bei 38 Individuen, bzw. bei 2,5 % der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm), Früchte heran (Tab. 9). Mit 3 fruchtenden Individuen bei *Eschweilera coriacea* (Lecythidaceae), jeweils 2 fruchtenden Individuen bei *Protium*

grandifolium, *P. nitidifolium*, *P. pilosissimum* (Burseraceae) sowie *Maieta guianensis* und *Tococa* ist keine Art besonders stark bei der Fruchtbildung vertreten.

Tab. 9: Anzahl fruchtender Individuen der jeweils sechs am meisten fruchtend angetroffenen Arten auf 1.000 m² von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald. Die Art mit den meisten fruchtenden Individuen ist für jeden Vegetationstyp hervorgehoben.

Art	Familie	Brache		Sekundärwald		Primärwald	
		n	%	n	%	n	%
<i>Bellucia dichotoma</i>	Melastomataceae			7	7,5		
<i>Bellucia grossularioides</i>	Melastomataceae			10	10,8		
<i>Cecropia concolor</i>	Cecropiaceae	23	8,6				
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae	34	12,7	10	10,8		
<i>Davilla latifolia</i>	Dilleniaceae	16	6,0				
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae					3	7,9
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	12	4,5				
<i>Leandra micropetala</i>	Melastomataceae			4	4,3		
<i>Maieta guianensis</i>	Melastomataceae					2	5,3
<i>Miconia dispar</i>	Melastomataceae			4	4,3		
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	12	4,5				
<i>Protium grandifolium</i>	Burseraceae					2	5,3
<i>Protium nitidifolium</i>	Burseraceae					2	5,3
<i>Protium pilosissimum</i>	Burseraceae					2	5,3
<i>Psychotria adderleyi</i>	Rubiaceae			8	8,6		
<i>Tococa guianensis</i>	Melastomataceae					2	5,3
<i>Vismia cayennensis</i>	Clusiaceae	15	5,6				
<i>Vismia guianensis</i>	Clusiaceae	113	42,3	30	32,3		
restliche Arten		57	17,6	20	21,5	25	65,8
gesamt		267	100	93	100	38	100

Aufgrund der generell hohen Anzahl von blühenden und fruchtenden Individuen in Brachevegetation und Sekundärwald kann ein negativer Einfluss des Phänomens „El Niño“ auf die Blüten- und somit Fruchtbildung eindeutig festgestellt werden. Wegen der durchweg geringen Anzahl blühender und fruchtender Individuen im Primärwald ist zum Einfluss des „El Niño“-Phänomens keine Aussage möglich.

4.2.1.3 Dauer der Fruchtbildung

Die Regelmäßigkeit, mit der Pflanzen Blüten und später Früchte ausbilden, ist sehr variabel und kann innerhalb einer Art entsprechend des Standortes oder veränderter Klimabedingungen unterschiedlich sein. Um trotzdem einen Überblick über das zeitliche Samenangebot der Arten zu bekommen, wurden diese nach der Anzahl ihrer Fruchtmonate im Jahr in folgende Klassen eingeteilt:

- seltene Fruchtbildung, Abstand zwischen zwei Fruchtperioden mindestens 2 Jahre;
- jährliche Fruchtbildung, jährlich eine Fruchtperiode, maximal 5 Monate;
- häufige Fruchtbildung, jährlich eine oder mehrere Fruchtperioden, Gesamtlänge mindestens 6 Monate im Jahr.

Diese Einteilung ist grob genug, um als Artmerkmal zu gelten, da kleine, klimatisch bedingte Unterschiede unbeachtet bleiben. Die Anzahl der Fruchtmonate zeigt an, inwieweit Samen einer Art für die Vegetationsentwicklung zur Verfügung stehen.

Die drei Vegetationstypen unterscheiden sich stark in der Fruchthäufigkeit der Arten (Abb. 20). In der Brachevegetation fruchten etwa 50 % der Arten mit Blüten häufig. Ca. 40 % fruchten einmal im Jahr. Nur ungefähr 10 % der fruchtenden Arten bilden alle zwei Jahre und seltener Früchte aus. Im Sekundärwald fällt der Anteil der Arten mit häufiger Fruchtbildung auf unter 10 %. Während der Anteil der Arten mit jährlicher Fruchtbildung wie in der Brachevegetation bei etwa 40 % liegt, steigt der Anteil selten fruchtender Arten auf beinahe 50 %. Im Primärwald ist der Anteil der Arten mit häufiger Fruchtbildung auf etwa 10 % gesunken, während der Anteil der Arten mit jährlicher Fruchtbildung auf etwa 50 % gestiegen ist.



Abb. 20: Häufigkeit der Fruchtbildung bei fruchtenden Arten in den Vegetationstypen Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

Im Primärwald setzt sich der Trend zur selteneren Fruchtbildung fort (Abb. 20). Arten mit häufiger Fruchtbildung sind nicht zu beobachten. Nur ca. 5 % der Arten mit Früchten produzieren diese einmal im Jahr. Fast 95 % fruchten alle 2 Jahre oder seltener.

Bei den fruchtend angetroffenen Individuen zeigt sich, dass in Brachevegetation und Sekundärwald die Individuen mit jährlicher Fruchtbildung mit über 60 % am zahlreichsten sind (Abb. 21). Desweiteren liegt in der Brachevegetation der Anteil der Individuen mit seltener Fruchtbildung bei 1 %. Ein Anteil von 35 % bildet häufiger Früchte. Im Sekundärwald ist hingegen der Anteil der Individuen mit seltener Fruchtbildung höher als in der Brache und liegt bei ca. 15 %. Häufige Fruchtbildung ist bei 25 % der Individuen mit Früchten zu beobachten. Im Primärwald fruchten fast 85 % der Individuen mit Früchten alle 2 Jahre oder seltener, nur ca. 15 % fruchten einmal im Jahr.

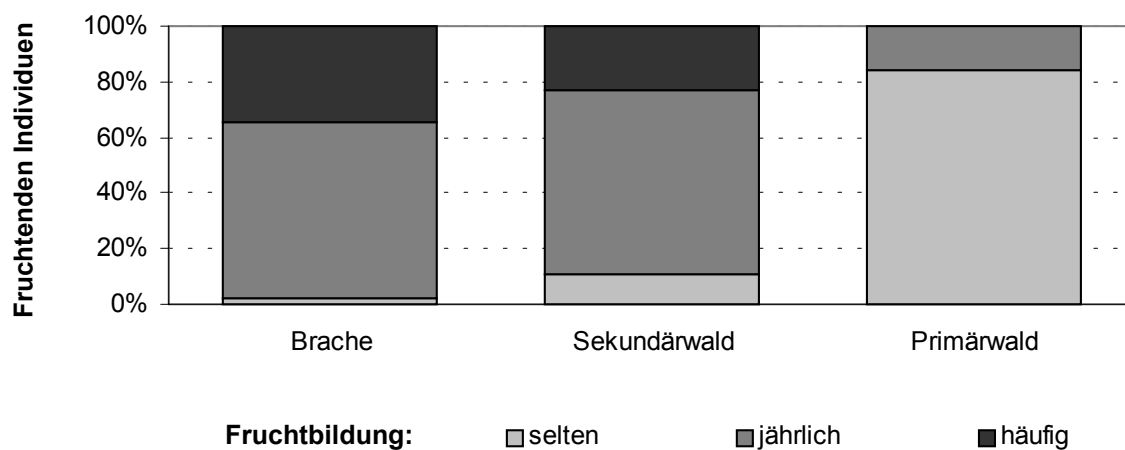


Abb. 21: Häufigkeit der Fruchtbildung bei fruchtenden Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) in den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald. Untersuchungszeitraum: September 1995 bis August 1998.

4.2.1.4 Zusammenfassung zur Blüh- und Fruchtphänologie der Arten

In den drei Vegetationstypen blühen weniger als 25 % der Arten bzw. weniger als 30 % der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm). Saisonale Schwankungen führen zu einem Blühmaximum am Ende der Trockenzeit und zu einem Fruchtmaximum in der Regenzeit. Während des „El Niño“-Phänomens kommt es in der Brachevegetation und im Sekundärwald nicht zur Ausbildung eines Blüh- und Fruchtmaximums.

In der Brache blühen und fruchten die meisten Individuen einmal jährlich oder häufiger. Die meisten fruchtenden Individuen gehören zu *Vismia guianensis*. Nur 2 blühende Arten gelangen nicht zur Fruchtbildung.

Im Sekundärwald blühen und fruchten die Individuen zumeist einmal im Jahr oder seltener. Wiederum ist *Vismia guianensis* die Art mit den meisten fruchtenden Individuen. Des weiteren fruchten vor allem Individuen aus der Familie der Melastomataceae. Insgesamt 10 Arten gelangen nach der Blüte nicht zur Fruchtbildung.

Im Primärwald blühen und fruchten Arten und Individuen meist nur in unregelmäßigen, mehrjährigen Abständen. Das Spektrum fruchtender Arten wird von keiner Art besonders dominiert. Zusätzlich bilden 18 Arten nach der Blüte keine Früchte aus.

4.2.2 AUSBREITUNG DER SAMEN

Um neue Flächen besiedeln zu können, muss der Same das Areal der Mutterpflanze verlassen. Der ganze Komplex, der die Mutterpflanze zur Ausbreitung der Samen verlässt, nennt sich Diaspore. Diese kann, wie bei *Piper*-Arten, ein ganzer Fruchtstand sein, aber auch die einzelne Frucht, wie die Beeren der *Vismia*-Arten, oder wie die einzelnen Samen bei vielen Leguminosen. Dazwischen gibt es Übergangsformen, bei denen unterschiedliche Gewebe zum Aufbau der Diaspore beitragen.

Die Pflanzen zeigen Diasporen mit ihren verschiedenen Anpassungen an unterschiedliche Ausbreitungsvektoren. Diese werden zu Ausbreitungssyndromen zusammen gefasst (VAN DER PIJL 1982). In den nachfolgenden Abbildungen werden die Ausbreitungssyndrome entsprechend der im folgenden eingeführten Kürzel angegeben. Die anemochoren Samen und Früchte (Ane) haben durch Flügel- oder Haarbildungen ihre Oberfläche vergrößert, so dass sie mit dem Wind fortgetragen werden können. Bei den Diasporen hydrochorer Arten (Hyd) sind ähnliche Strukturen ausgebildet, damit die Diasporen mit dem Wasser davon geschwemmt werden. Durch Ausbildung spezieller Reiß- und Bewegungsmechanismen können autochore Pflanzen (Aut) ihre Samen selbst ausbreiten. Bei den zoochoren Arten (Zoo) kommen unterschiedlichste Anpassungen an die Ausbreitung durch Tiere vor. Epizoochore Arten (Epi) weisen Haft- oder Klebevorrichtungen auf, mit denen die Diaspore im Fell oder Federkleid sitzend bei den Wanderungen der Tiere mitgeschleppt werden. Synchore Früchte (Syn) werden vor dem Verzehr verschleppt oder als Vorrat vergraben. Meist sind diese Früchte groß, hartschalig und enthalten langlebige Samen. Myrmekochore Diasporen (Myr) sind klein und besitzen häufig ein ölhaltiges Anhängsel, das Elaiosom. Diese Diasporen werden von Ameisen in ihre Nester getragen. Wirbeltiere fressen meist Diasporen mit mehr oder weniger weichen, nährstoffreichen Fruchtteilen. Dies wird Endozoochorie (End) genannt, wobei je nach ausbreitender Tiergruppe weiter unterschieden wird. Chiropterochore Diasporen (Chi) werden durch Fledermäuse ausgebreitet, ornithochore Diasporen (Orn) durch Vögel, primatochore (Pri) durch Affen, rodentochore (Rod) durch Nager sowie saurochore (Sau) durch Reptilien.

Da bei Vögeln der olfaktorische Sinn nur gering ausgeprägt ist, werden sie durch auffällige, besonders farbige Früchte angelockt. Großsamige Früchte, wie sie meist im Primärwald anzutreffen sind, verlangen eine gewisse Körpergröße des Vogels und ein gewisses Geschick bei der Handhabung der Frucht. Solche Pflanzen sind bei ihrer Samenausbreitung meist abhängig von bestimmten Agenten (HAMMOND et al. 1996). Kleinsamige Früchte, wie sie in Sekundärvegetationen vorkommen, können von Vögeln jeder Größe verzehrt werden. Daher unterscheidet sich die Vogelfauna des Primärwaldes mit spezialisierten Fruchtfressern von der Vogelfauna der Sekundärvegetation mit

Nahrungsgeneralisten, die neben den kleinsamigen Früchten auch Insekten fressen (WHITMORE 1983).

Im Gegensatz zu Vögeln werden Säugetiere stark durch den Geruch der reifen Früchte angelockt. Daher sind primato- und chiropterochore Früchte meist unscheinbar. Zusätzlich ist oft eine spezielle Handhabung zur Öffnung der Frucht notwendig, welche nur Primaten und Fledermäuse mit ihren freien Vorderextremitäten durchführen können. Die gut ausgebildeten Schneidezähne der Nager ermöglichen das Öffnen harter Fruchtschalen, welches ein typisches Merkmal synchorer Früchte ist. Daher sind synchore Früchte in der Regel auch rodentochor. Reptilien, vor allem Schildkröten, sind auf duftende und meist weiche Früchte angewiesen, die zu Boden fallen.

Feldbeobachtungen zeigen jedoch, dass diese Einteilung in die verschiedenen Ausbreitungssyndrome nicht strikt zu sehen ist, sondern dass eine Pflanzenart auf unterschiedliche Weise ausgebreitet werden kann (HOWE & SAMLLWOOD 1982, FISCHER & CHAPMAN 1993). Daher wird im Kap. 4.2.2.1 und 4.2.2.2 die Ausbreitung der Pflanzenarten nicht allein durch die oben beschriebenen Ausbreitungssyndrome bestimmt, sondern beruht hauptsächlich auf Literaturangaben (siehe Artenliste in Kap. 8). Anschließend wird im Kap. 4.2.2.3 bis 4.2.2.6 die tatsächlich erfolgte Ausbreitung durch den Sameneintrag in die drei Vegetationstypen dokumentiert.

4.2.2.1 Ausbreitungssyndrome der fruchtenden Arten und Individuen

Die verschiedenen Ausbreitungssyndrome wurden für die Arten und Individuen mit Fruchtbildung in den 3 Vegetationstypen untersucht. Insgesamt fruchteten in den drei Jahren 79 Arten und 405 Individuen in den drei Vegetationstypen. Da 9 Arten in jeweils zwei Vegetationstypen Früchte bilden, wurden diese für jeden der beiden Vegetationstypen separat gewertet.

Mit 45 fruchtenden Arten werden über die Hälfte der Arten durch Vögel ausgebreitet (Abb. 22). Zwischen 1 und 10 Arten entfallen jeweils auf die anderen Ausbreitungssyndrome, was weniger als 12 % der Gesamtartenzahl bedeutet. Auto-, Chiroptero- und Ornithochorie kommen in allen drei Vegetationstypen vor, ohne in einem Vegetationstyp besonders stark vertreten zu sein. Die übrigen Ausbreitungssyndrome verteilen sich ungleichmäßig auf die unterschiedlichen Vegetationstypen. Hydro- und Epizoochorie treten nur in der Brachevegetation auf. Hier kommen auch 80 % der anemochoren Arten vor. Die übrigen 20 % der anemochoren Arten sind im Sekundärwald vertreten. Die Synchorie ist hingegen auf den Primärwald begrenzt. Dort kommen auch

7 von den 8 fruchtenden, primatochoren Arten vor. Nur die Liane *Passiflora coccinea* der Brachevegetation wird ebenfalls durch Primaten ausgebreitet.

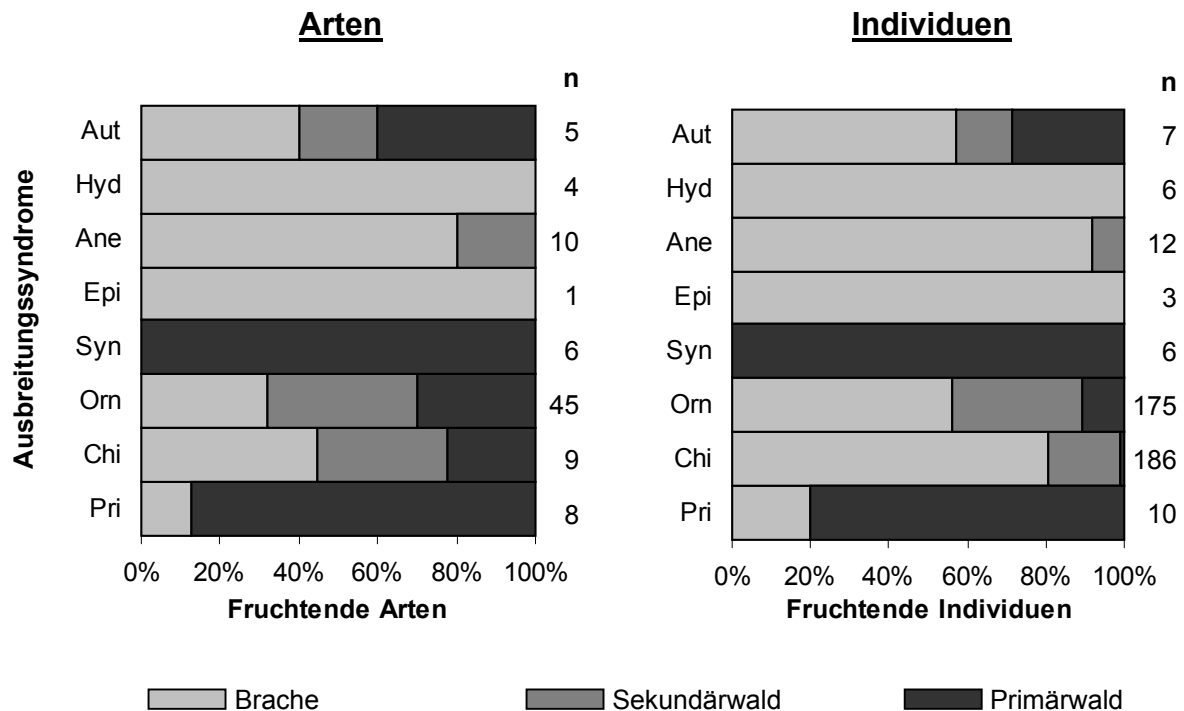


Abb. 22: Prozentuale Verteilung der unterschiedlichen Ausbreitungssyndrome auf die Arten und Individuen der drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald. Erklärung der Ausbreitungstypen siehe Text.

Von den 405 fruchtenden Individuen (mit Stammdurchmesser ≥ 1 cm in 30 cm Höhe) breiten 175 Individuen ihre Diasporen durch Vögel und 186 Individuen durch Fledermäuse aus (Abb. 22). Die ornithochoren Individuen besitzen somit einen Anteil an der Gesamtanzahl fruchtender Individuen von 44 % und die chiropterochoren Individuen einen Anteil von 47 %. Der größte Anteil der Individuen mit ornithochoren und chiropterochoren Früchten ist in der Brachevegetation zu finden. Das starke Auftreten der chiropterochoren Individuen in der Brachevegetation, gegenüber dem geringen Anteil an chiropterochoren Arten, wird durch die hohe Anzahl fruchtender *Vismia guianensis*-Individuen verursacht. Die übrigen Ausbreitungssyndrome sind auf 44 fruchtende Individuen verteilt. Analog zur Artverteilung treten Individuen mit hydrochoren und epizoochoren Diasporen nur in der Brachevegetation auf. Auch die meisten autochoren und anemochoren Individuen sind in diesem Vegetationstyp zu finden. Nur die synchoren und primatochoren Individuen sind entsprechend der Verteilung fruchtender Arten fast ausschließlich auf den Primärwald begrenzt.

4.2.2.2 Saisonale Veränderung der Ausbreitungssyndrome fruchtender Individuen

Das Spektrum der Ausbreitungssyndrome fruchtender Individuen zeigt in den drei Vegetationstypen saisonale Veränderungen (Abb. 23 bis 25). Saisonale Veränderungen sind vor allem für die zoochore Ausbreitung von Bedeutung, da Anzahl und Revierverhalten der Ausbreiter an das Fruchtangebot gekoppelt sind. Umgekehrt wird die Ausbreitung von der Anzahl und dem Revierverhalten der Ausbreiter beeinflusst. Für die übrigen Ausbreitungstypen sind die klimatischen Faktoren bestimmend, die sich saisonal ändern. So ist die Hydrochorie auf das Vorkommen von Wasser oder starken Regenfällen angewiesen. Anemochore Diasporen können bei Regen nicht fliegen und müssen trocken sein, um ihr spezifisches Gewicht zu verringern. Der Explosionsmechanismus mancher autochorer Pflanzen ist auf das Austrocknen der Zellwände angewiesen.

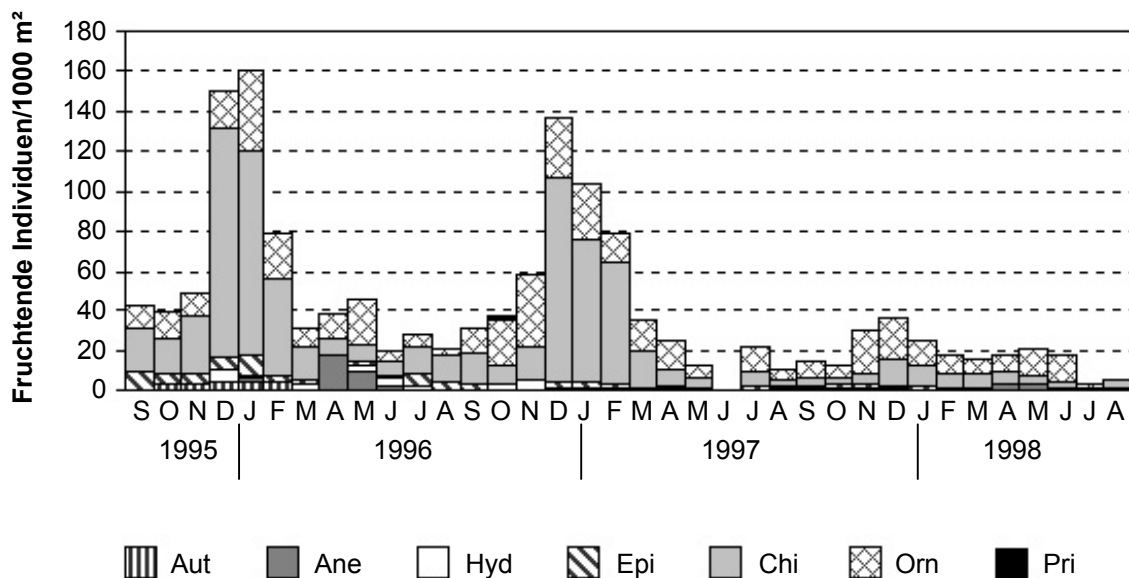


Abb. 23: Monatliche Anzahl fruchtender Individuen pro 1000 m² der Brachevegetation, aufgeteilt nach der Ausbreitung ihrer Diasporen. Aufnahmezeit von September 1995 bis August 1998. Erklärung der Ausbreitungssyndrome siehe Kap. 4.2.3.

In der Brachevegetation schwankt die Anzahl der monatlich mit Früchten anzutreffenden Individuen saisonal sehr stark (Abb. 23, siehe auch Kap. 4.2.1.2). Diese saisonalen Schwankungen werden vor allem durch die Individuen mit chiropterochoren Früchten, überwiegend *Vismia guianensis*, verursacht. In der Regenzeit steigt die Anzahl der fruchtenden Individuen mit chiropterochoren Früchten auf über 100 Individuen pro 1000 m² an. In der Trockenzeit fällt die Anzahl auf etwa 5 fruchtende Individuen. Während des Phänomens „El Niño“ fehlt das Maximum fruchtender Individuen mit

chiropterochoren Früchten. Dem gegenüber fallen die saisonalen Schwankungen bei den fruchtenden Individuen mit ornithochoren Früchten gering aus.

Während der Regenzeit wächst die Anzahl der fruchtenden Individuen mit ornithochoren Früchten auf 30 bis 40 Individuen je 1000 m² an. In der Trockenzeit geht die Anzahl auf 2 bis 4 fruchtende Individuen zurück. Auch das Phänomen „El Niño“ übt keinen starken Einfluss auf die Anzahl fruchtender Individuen mit ornithochoren Früchten aus. Primatochore Früchte treten nur im Oktober 1996 auf. Die Zahl der fruchtenden Individuen mit Epizoochorie und Hydrochorie schwankt unregelmäßig. Eine Saisonalität ist nicht zu erkennen. Die Anzahl der fruchtenden Individuen mit anemochoren Diasporen erhöht sich zum Ende der Regenzeit hin in den Monaten April und Mai. Individuen mit Autochorie fruchten verstärkt während der Trockenzeit bis in die ersten Wochen der Regenzeit. Während des Phänomens „El Niño“ sinkt die Anzahl fruchtender Individuen mit nicht zoochor ausgebreiteten Diasporen. Diese Pflanzen gehören meist krautigen Arten an.

Im Sekundärwald werden die saisonalen Schwankungen in der Anzahl fruchtender Individuen von den Individuen mit chiropterochoren Früchten ausgelöst (Abb. 24). Wie in der Brachevegetation sind dies vorwiegend Individuen der Art *Vismia guianensis*. Jedoch sind die Schwankungen geringer als in der Brachevegetation. In der Trockenzeit werden in mehreren Monaten keine chiropterochoren Früchte gebildet.

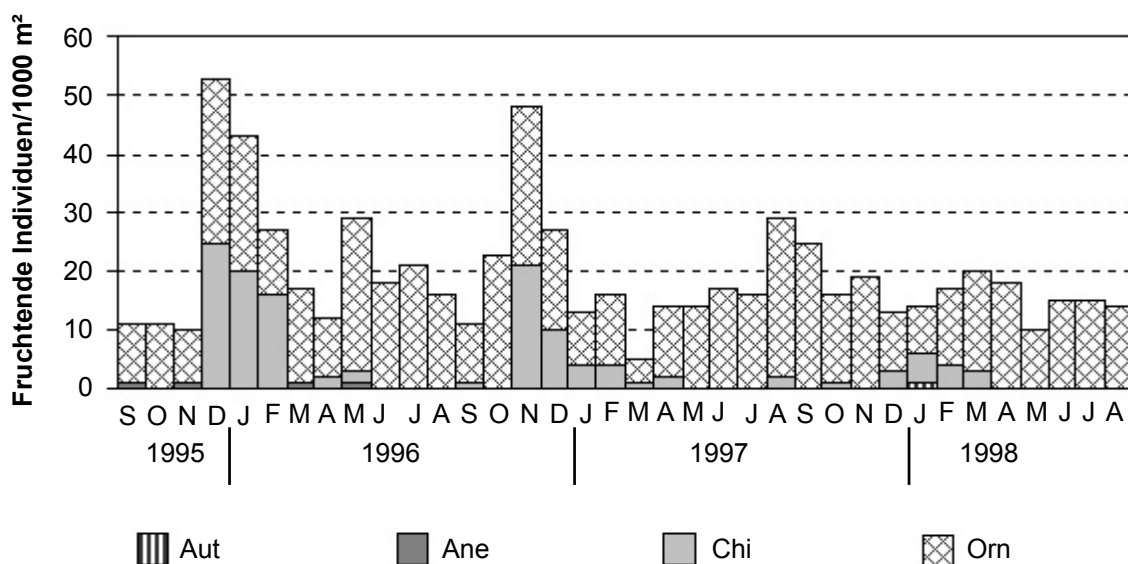


Abb. 24: Monatliche Anzahl fruchtender Individuen pro 1000 m² des Sekundärwaldes, aufgeteilt nach der Ausbreitung ihrer Diasporen. Aufnahmezeit von September 1995 bis August 1998. Erklärung der Ausbreitungssyndrome siehe Kap. 4.2.3..

Zum Beginn der Regenzeit, im November oder Dezember, steigt die Anzahl der Individuen mit chiropterochoren Früchten auf über 20 Individuen pro 1000 m². Wie schon in der Brachevegetation ist im „El Niño“-Jahr die Anzahl fruchtender Individuen mit chiropterochoren Früchten gering. Die Anzahl der Individuen mit ornithochoren Früchten schwankt zwischen 4 und 28 Individuen je 1000 m² und gleicht somit der Anzahl entsprechender Individuen in der Brachevegetation. Die Fruchtminima werden in den Monaten Januar, Februar oder März erreicht. Dagegen sind während der Trockenzeit, wenn in der Brachevegetation wenige Individuen ornithochore Früchte besitzen, im Sekundärwald hohe Mengen von fruchtenden Individuen mit ornithochoren Früchten zu beobachten. Nur in 4 Monaten zu Beginn der Untersuchung fruchten in geringer Anzahl Individuen mit anemochoren Diasporen. Ein Individuum bildet autochore Früchten im Januar 1998.

Durch die sehr geringe Menge fruchtender Individuen je 1000 m² ist im Primärwald die Verteilung fruchtender Individuen bei jedem Ausbreitungstyp sehr unregelmäßig (Abb. 25). Die größte Kontinuität zeigen die fruchtenden Individuen mit Ornithochorie, die trotz Unterbrechungen jährlich Früchte produzieren. Die Individuen mit primatochoren und synchoren Früchten fruchten nicht jedes Jahr. Alle drei Ausbreitungstypen haben ihr Fruchtmaximum in der Regenzeit. Während des 3 Jahre dauernden Untersuchungszeitraumes werden nur in zwei Monaten chiropterochore Früchte gebildet. Die Anzahl von Individuen mit autochoren Früchten ist gering und nicht saisonal verteilt.

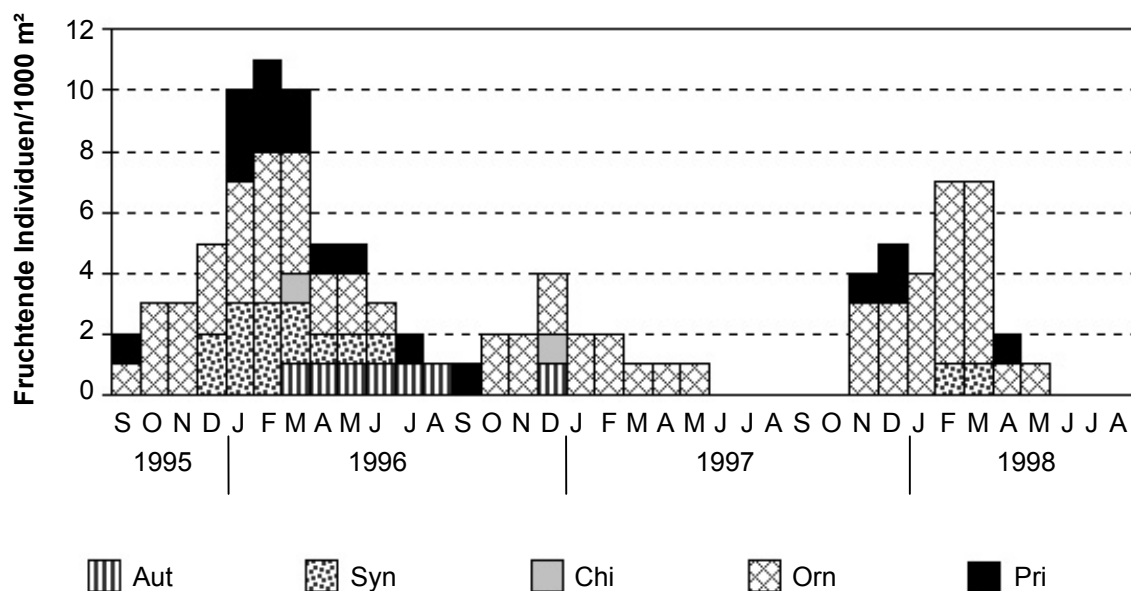


Abb. 25: Monatliche Anzahl fruchtender Individuen pro 1000 m² des Primärwaldes, aufgeteilt nach der Ausbreitung ihrer Diasporen. Aufnahmezeit von September 1995 bis August 1998. Erklärung der Ausbreitungssyndrome siehe Kap. 4.2.3.

4.2.2.3 Sameneintrag in die drei Vegetationstypen

Der Sameneintrag einer Vegetation umfasst die selbst produzierten Samen sowie diejenigen Samen, die aus anderen Vegetationstypen eingetragen werden. Die untersuchten Flächen stellen mit einer Gesamtgröße von 1.000 m² je Vegetationstyp nur einen Ausschnitt ihrer Vegetation dar. Beim Sameneintrag treten auch Samen von bisher nicht genannten Arten bzw. Gattungen auf, die nicht auf den Untersuchungsflächen aber in ihrer näheren Umgebung wachsen und Früchte bilden. Insgesamt wurden in 2 ½ Jahren 807.446 Samen gesammelt. Nach äußeren Merkmalen wurden 226 Samentypen unterschieden. 126 Samentypen, die zusammen nur 0,2 % der gesamten Samenmenge ausmachen, konnten taxonomisch nicht eindeutig zugeordnet werden. Von den identifizierten 100 Samentypen wurden 33 Typen bis zur Familie, 29 bis zur Gattung und 38 bis zur Art bestimmt. Der Sameneintrag der einzelnen Netzfalle wird stark von der Vegetation, die das Kronendach über der Netzfalle ausmacht, beeinflusst. Daher zeigt er extreme lokale Schwankungen. Die hier angegebenen Werte, die sich auf den Quadratmeter Bodenfläche beziehen, sind Mittelwerte aus 15 Samenfallen.

Der durchschnittliche Sameneintrag pro m² und Jahr unterscheidet sich in den drei Vegetationstypen um Größenordnungen (Abb. 26). In der Brachevegetation liegt der jährliche Sameneintrag bei 4.800 bis 6.400 Samen pro m², im Sekundärwald bei 16.800 bis 29.700 Samen pro m² und im Primärwald nur bei 100 bis 150 Samen pro m² und Jahr.

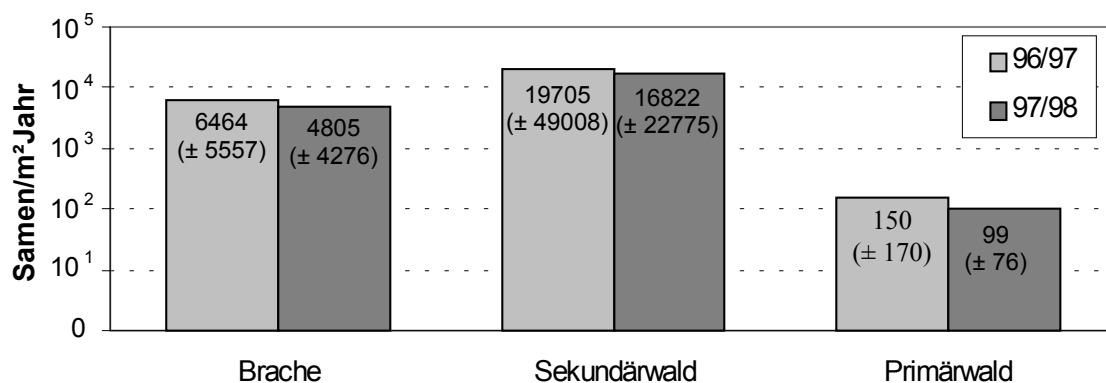


Abb. 26: Durchschnittlicher Sameneintrag je m² und Jahr in den drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald. Da sich die Werte um Größenordnungen unterscheiden, ist eine logarithmische Darstellung gewählt. Messzeiträume: August 1996 bis September 1997 und August 1997 bis September 1998.

In den Samenfallen wurden zwischen März 1996 und September 1998 vorwiegend Samen von Arten der Familie der Melastomataceae gefunden (Tab. 10). In der Brachevegetation

gehören 48 % der insgesamt 295.690 Samen zu *Vismia guianensis* (Clusiaceae). Weitere Arten mit hohem Sameneintrag in der Brachevegetation sind *Piper hispidum* (Piperaceae), *Clidemia hirta* (Melastomataceae), *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), *Mikania psilostachya* (Asteraceae) und *Clidemia rubra* (Melastomataceae).

Zwischen März 1996 und September 1998 enthält der Sameneintrag im Sekundärwald insgesamt 596.537 Samen (Tab. 10). Davon gehören 68,7 % der Samen zu *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) und 17,1 % der Samen zu *B. dichotoma*. Eine Frucht dieser beiden Arten enthält zwischen 500 und 2.500 Samen. Zudem fruchten viele Individuen dieser Arten im Sekundärwald (Kap. 4.2.1.2.), so dass die Samenfallen unter den Mutterpflanzen z. T. intakte Früchte enthalten, die zu dem hohen Sameneintrag von *Bellucia*-Samen führen. Einen hohen Sameneintrag im Sekundärwald zeigen ebenfalls *Miconia tomentosa* (Melastomataceae), *Vismia guianensis* (Clusiaceae), *Passiflora auriculata* (Passifloraceae) und *Miconia dispar* (Melastomataceae).

Tab. 10: Anzahl der Samen der jeweils sechs häufigsten Arten in den Samenfallen von Brache, Sekundär- und Primärwald. Untersuchungszeitraum von März 1996 bis August 1998. Die jeweils häufigste Art des Vegetationstyps ist hervorgehoben.

Art	Familie	Brache		Sekundärwald		Primärwald	
		n	%	n	%	n	%
<i>Bellucia dichotoma</i>	Melastomataceae			101744	17,1		
<i>Bellucia grossularioides</i>	Melastomataceae			409787	68,7		
<i>Cecropia concolor</i>	Cecropiaceae	21056	10,2			1180	22,6
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae	24420	11,9			500	9,6
<i>Clidemia rubra</i>	Melastomataceae	5692	2,8				
<i>Miconia dispar</i>	Melastomataceae			4945	0,8		
<i>Miconia</i> sp. (T 57)	Melastomataceae					406	7,8
<i>Miconia</i> sp. (T 153)	Melastomataceae					214	4,1
<i>Miconia tomentosa</i>	Melastomataceae			48900	8,2	393	7,5
<i>Mikania psilostachya</i>	Asteraceae	13228	6,4				
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	25638	12,5				
<i>Passiflora auriculata</i>	Passifloraceae			6538	1,1		
<i>Vismia guianensis</i>	Clusiaceae	98732	48,0	19590	3,3	238	4,6
restliche Arten		16924	8,2	5036	0,8	2288	43,8
gesamt		205690	100	596537	100	5219	100

Der Sameneintrag im Primärwald beträgt zwischen März 1996 und September 1998 insgesamt 5219 Samen (Tab. 10). Dabei herrschen Samen von Sekundärwald-Arten vor. Mit einem Anteil von 22,6 % sind Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) am häufigsten. Die fünf anderen häufigen Arten haben jeweils einen Anteil von unter 10 %. Hierzu gehören die Melastomataceen-Arten *Clidemia hirta*, *Miconia* sp. (Samentyp 57), *M. tomentosa*, *Miconia* sp. (Samentyp 153) sowie die Clusiaceae *Vismia guianensis*.

4.2.2.4. Eintrag von Samen neuer Arten

Für den weiteren Sukzessionsverlauf der Vegetation sind Samen entscheidend, die neue Arten in die Vegetation einbringen. In Kap. 4.1.1.1. und 4.1.1.2. wurde deutlich, dass die hier untersuchten Vegetationstypen sich eindeutig in ihrer floristischen Zusammensetzung unterscheiden. Daher kann mit Hilfe der Art-, Gattungs- oder Familienzugehörigkeit der Samen teilweise bestimmt werden, aus welcher Vegetation der Same stammt. Da die auf den Untersuchungsflächen ermittelten Arten jedoch nicht das vollständige Artenspektrum des jeweiligen Vegetationstyps wiedergibt, werden Samen von Arten aus der Umgebung entsprechend der Literatur (VAN ROOSMALEN 1985, GENTRY 1996, RIBEIRO et al. 1999) den unterschiedlichen Vegetationstypen zugeordnet. Eine genaue Bestimmung der Herkunft der verschiedenen Samen ist jedoch nicht bei allen Samen möglich. So gehen z. B. die 939 autochor ausgebreiteten Euphorbiaceen-Samen nicht in die Untersuchung ein, da anhand ihrer äußeren Merkmale keine genauere Gattungs- und Artbestimmung möglich ist. Zudem kommen adulte Pflanzen dieser Familie in allen drei Vegetationstypen vor. Somit kann die Herkunft der verschiedenen Euphorbiaceen-Samen nicht eindeutig bestimmt werden.

Im Untersuchungszeitraum von März 1996 bis August 1998 wurden 6662 Samen in den Netzfallen gefunden, deren Arten, Gattungen oder Familien durch keine adulten Pflanzen in der jeweiligen Vegetation vertreten sind. Dies entspricht einem Anteil von 0,8 % des gesamten Sameneintrages von 807.446 Samen.

In der Brachevegetation schwankt die Anzahl der Samen, die nicht aus der eigenen Vegetation stammen, zwischen 2 und 4 Samen pro m² und Jahr (Abb. 27). Der Anteil von Samen neuer Arten an dem gesamten Jahreseintrag der Brachevegetation liegt somit bei 0,06 bzw. 0,04 %. Der Eintrag fremder Samen in die Sekundärvegetation ist mit durchschnittlich 6 bis 14 Samen pro m² im Jahr ebenfalls gering. Dies entspricht einem Anteil von 0,03 bis 0,09 % am gesamten Sameneintrag des Sekundärwaldes. Jedoch kann der Sameneintrag neuer Arten lokal extrem hoch sein. So gelangten im Januar und Februar 1997 über 2050 Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) in eine einzelne Samenfalle. Im Primärwald treten im Schnitt 48 bis 113 Samen neuer Arten pro m² und Jahr auf. Der

Anteil fremder Samen aus Brachevegetation und Sekundärwald am gesamten Sameneintrag ist mit 48 bis 75 % sehr hoch.

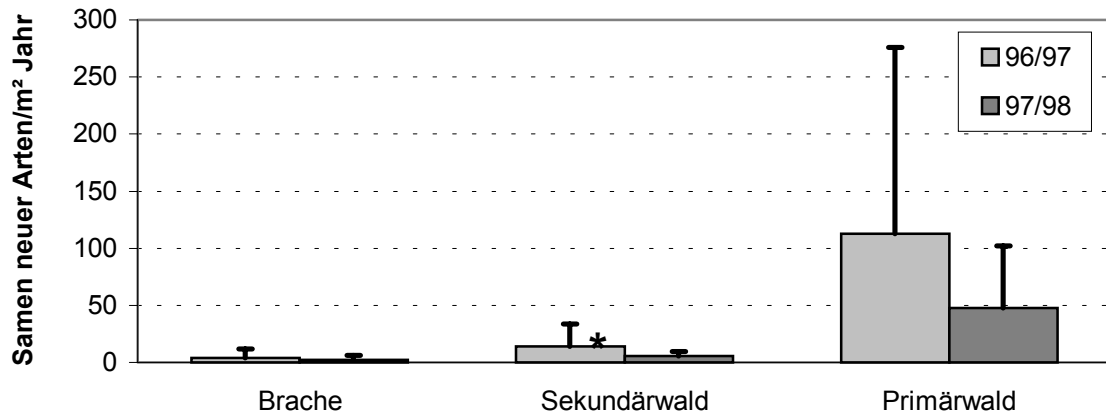


Abb. 27: Höhe des durchschnittlichen Sameneintrages neuer Arten je m² und Jahr in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald. Messzeiträume: September 1996 bis August 1997 und September 1997 bis August 1998. Mittelwerte und Standardabweichung aus 15 Samenfallen je Vegetationstyp.

* Die Samenzahl des Sekundärwaldes in Jahr 1996/97 wurde aus 14 Samenfallen ermittelt. Die andere Samenfalle enthielt von Anfang Januar bis Mitte Februar 1997 in tierischen Exkrementen 2050 Samen von *Cecropia concolor* (Clusiaceae). Wegen dieser extremen Abweichung vom Mittel wurde die Samenfalle bei der statistischen Auswertung von 1996/97 nicht berücksichtigt.

T: Standardabweichung

Der Eintrag von Samen neuer Arten wird durch Arten dominiert, die samenreiche Früchte ausbilden (Tab. 11). In der Brachevegetation ist dies *Bellucia dichotoma* (Melastomataceae) und im Sekundärwald und Primärwald ist dies *Cecropia concolor* (Cecropiaceae).

Zwischen März 1996 und August 1998 gelangen in die Brachevegetation 531 Samen von Arten, die dort adult nicht vorkamen (Tab. 11). Davon gehören 371 Samen bzw. 69,9 % der Samen neuer Arten zu *Bellucia dichotoma* (Melastomataceae). Des Weiteren gelangten Samen verschiedener *Miconia*-Arten (Melastomataceae) und einer nicht weiter bestimmten Rubiaceae neu in die Brachevegetation.

Im Sekundärwald stammen 2576 Samen von adulten Pflanzen außerhalb dieses Vegetationstypes (Tab. 6). Davon sind 2414 Samen bzw. 94 % allein von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae). Im Januar und Februar 1997 gelangten mit tierischen Ausscheidungen 2050 Samen dieser Art in eine einzelne Samenfalle. Diese Samenmenge macht den Großteil der von März 1996 bis August 1998 beobachteten Samenmenge aus,

die in den 15 Samenfallen des Sekundärwaldes gesammelt wurden. Ferner gelangten häufiger Samen von *Solanum* sp. (ST 3) (Solanaceae), *Piper hispidum* (Piperaceae), *Cecropia ulei* und *C. purpurascens* (Cecropiaceae) sowie einer Palme (ST 13) neu in den Sekundärwald.

Auch im Primärwald ist *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) mit 1180 Samen die häufigste Art ohne adulte Pflanzen in diesem Vegetationstyp (Tab. 11). Diese Art macht jedoch nur 33,2 % der im Primärwald gefundenen Samen neuer Arten aus. Entsprechend ist auch der Anteil weiterer neuer Arten hoch. Dies sind die Melastomataceae *Miconia* sp. (ST 57), *Clidemia hirta*, *M. tomentosa* und *Bellucia grossularioides* sowie die Art *Vismia guianensis* (Clusiaceae).

Tab. 11: Anzahl der Samen der jeweils sechs häufigsten Arten, die als Art neu in Brachevegetation, Sekundärwald oder Primärwald auftreten. Bei nicht genau bestimmten Samen ist die Nummer des Samentypes (ST) angegeben. Untersuchungszeitraum von März 1996 bis August 1998. Die jeweils häufigste Art des Vegetationstyps ist hervorgehoben.

Art	Familie	Brache		Sekundärwald		Primärwald	
		n	%	n	%	n	%
<i>Bellucia dichotoma</i>	Melastomataceae	371	69,9				
<i>Bellucia grossularioides</i>	Melastomataceae					208	5,9
<i>Cecropia concolor</i>	Cecropiaceae			2414	94,0	1180	33,2
<i>Cecropia purpurascens</i>	Cecropiaceae			9	0,4		
<i>Cecropia ulei</i>	Cecropiaceae			15	0,6		
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae					500	14,1
<i>Miconia tomentosa</i>	Melastomataceae	14	2,6			393	11,1
<i>Miconia</i> sp. (ST 57)	Melastomataceae	48	9,1			410	11,5
<i>Miconia</i> sp. (ST 76)	Melastomataceae	43	8,1				
<i>Miconia</i> sp. (ST 153)	Melastomataceae	15	2,8				
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae			22	0,9		
<i>Solanum</i> sp. (ST 3)	Solanaceae			36	1,4		
ST 13	Arecaceae			17	0,7		
ST 101	Rubiaceae	17	3,2				
<i>Vismia guianensis</i>	Clusiaceae					238	6,7
restliche Arten		23	4,3	55	2,1	626	17,5
gesamt		531	100	2568	100	3555	100

Der Eintrag von Samen neuer Arten in die Vegetationstypen zeigt starke zeitliche und räumliche Schwankungen (Abb. 28 und 29). In die Brachevegetation und in den Sekundärwald gelangen nur selten Samen neuer Arten. Der Durchschnittswert des monatlichen Eintrags von Samen neuer Arten pro m^2 liegt meist unter 1. Einzelereignisse können den Durchschnittswert in der Brache auf maximal 20 Samen neuer Arten je m^2 und Monat und im Sekundärwald auf 86 Samen neuer Arten je m^2 und Monat anheben. Im Primärwald ist der Eintrag von Samen neuer Arten kontinuierlicher. Selten fällt er unter 1 Samen je m^2 und Monat. An 7 Monaten beträgt im Primärwald der Sameneintrag aus Brachevegetation und Sekundärwald mindestens 10 Samen pro m^2 . Der Maximalwert liegt bei 42 Samen pro m^2 im September 1996.

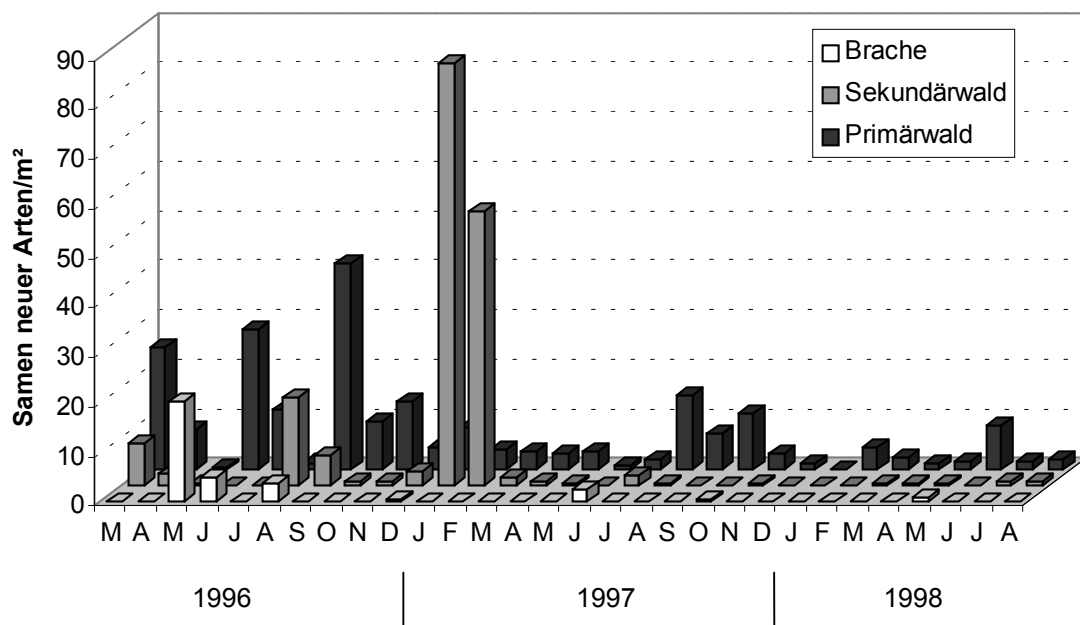


Abb. 28: Durchschnittlicher Eintrag von Samen neuer Arten je m^2 und Monat in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald. Ermittelt aus jeweils 15 Samenfallen. Wegen der großen Standardabweichungen sind die Einzelwerte in Abb. 29 dargestellt. Untersuchungszeitraum: März 1996 bis August 1998.

In der Brachevegetation und im Sekundärwald ist keine Saisonalität beim Eintrag von Samen neuer Arten zu erkennen (Abb. 28 und 29). Mit dem Eintreten des Phänomens „El Niño“ nimmt die Ausbreitung der Samen neuer Arten ab, da sowohl die Anzahl der Einzelereignisse, als auch die Anzahl der je Einzelereignis eingebrachten Samen abnehmen.

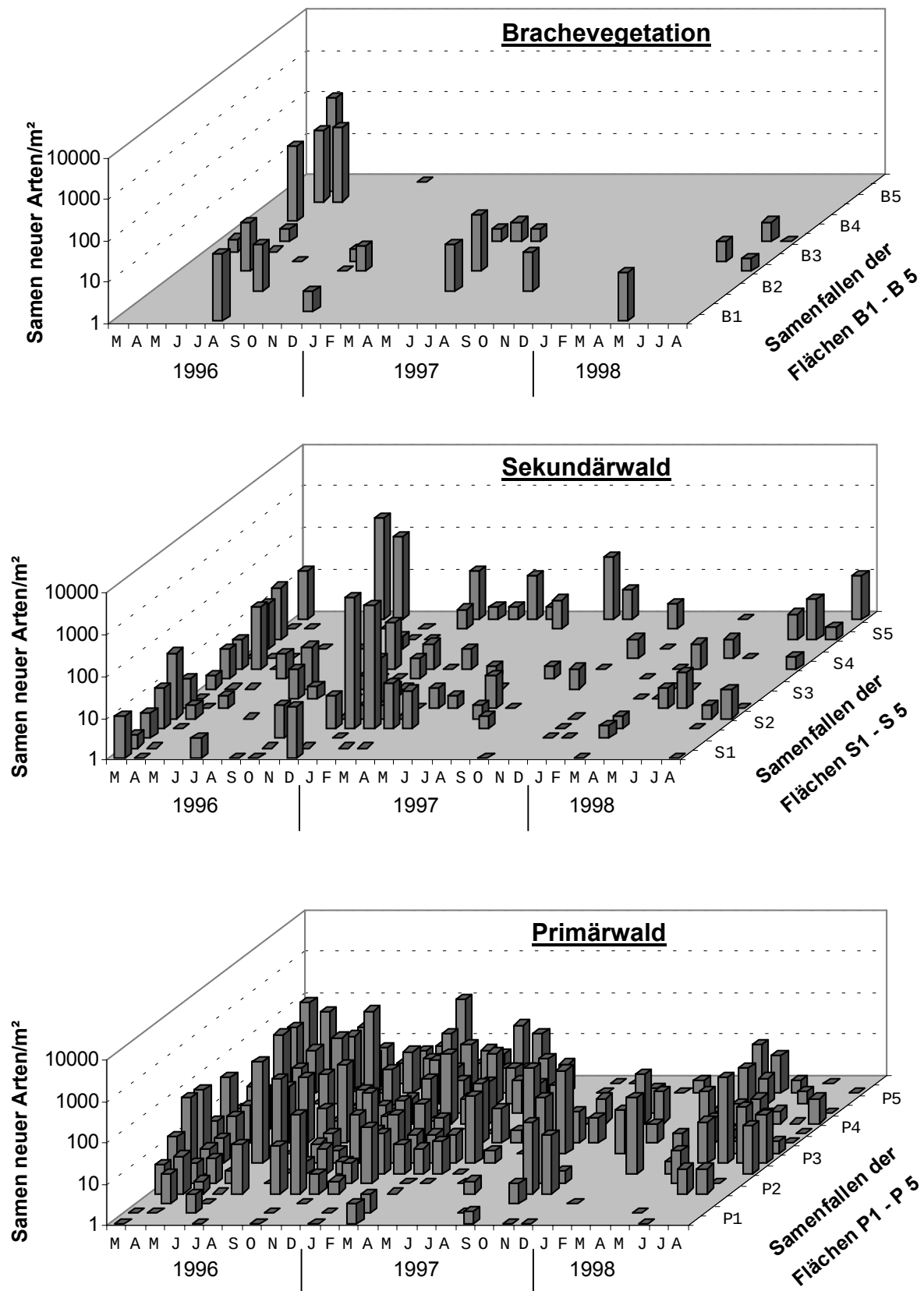


Abb. 29: Monatlicher Eintrag von Samen neuer Arten in den jeweils 15 Samenfallen der Brachevegetation, des Sekundär- und Primärwaldes. Je Untersuchungsfläche (B1 – B5, S1 – S5, P1 – P5) stehen 3 Samenfallen mit einer Größe von 1 m². Wegen der starken Unterschiede wird die logarithmische Skalierung genutzt.

4.2.2.5 Unterscheidung der Samen nach Ausbreitungssyndrom und Herkunft

Durch die Artzugehörigkeit der gesammelten Samen steht ihre potentielle Herkunft und die potentielle Art ihrer Ausbreitung fest. Beide Merkmale konnten für 804.817 Samen bestimmt werden. Dies sind 99,7 % aller in den Samenfallen gefundenen Samen. Mit 748.817 Samen liegt der Anteil ornithochor ausgebreiteter Samen bei über 93% (Abb. 30). Chiropterochore und anemochore Samen sind mit einem Prozentsatz von 2 % bzw. 4 % am zweit- bzw. dritthäufigsten. Schon bei den Samen epizoochorer Arten, dem vierthäufigsten Ausbreitungssyndrom, liegt der Anteil der gefundenen Samen an der gesamten Samenmenge unter 0,5 %.

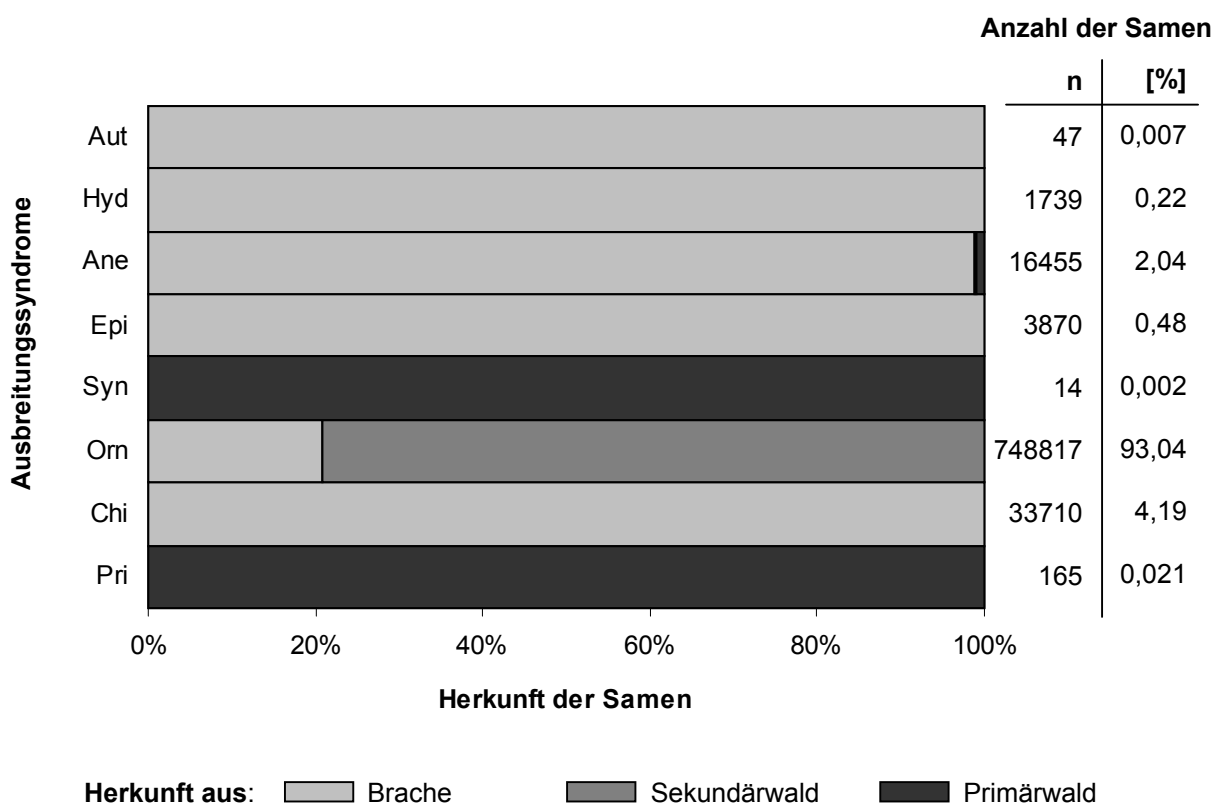


Abb. 30: Prozentuale Aufteilung der unterschiedlichen Ausbreitungssyndrome nach der Herkunft der Samen aus den Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.
Untersuchungszeitraum: März 1996 bis August 1998. n = 804.817 Samen.

Aus der Brachevegetation stammen Samen verschiedener Ausbreitungssyndrome (Abb. 30). Chiropterochore, epizoochore, hydrochore und autochore Ausbreitung sind auf Samen der Brachevegetation begrenzt. Alle Samen mit autochorer Ausbreitung stammen von der Leguminose *Pueraria phaseoloides*, da die vielen autochoren Euphorbiaceen-Samen bei dieser Auswertung nicht berücksichtigt werden. Auf die Schwierigkeit, die Herkunft dieser Euphorbiaceen-Samen zu bestimmen, wurde schon im vorherigen Kapitel

hingewiesen. Fast alle Samen mit anemochorer Ausbreitung stammen ebenfalls aus der Brachevegetation. Nur synchore und primatochore Ausbreitung sind bei Samen aus der Brache nicht vertreten.

Im Sekundärwald besteht der Sameneintrag fast ausschließlich aus Samen mit ornithochorer Ausbreitung (Abb. 30). Dieser Anteil macht 73 % aller in den Netzfällen gefundenen Samen aus. Ein sehr kleiner Anteil von 0,3 % der anemochor ausgebreiteten Samen stammen ebenfalls aus dem Sekundärwald.

Typisch für die Samen aus dem Primärwald sind synchore und primatochore Ausbreitung (Abb. 30). Jedoch stammen auch 0,9 % aller Samen mit anemochorer Ausbreitung und 0,1 % aller Samen mit ornithochorer Ausbreitung aus dem Primärwald. Der geringe Anteil der Samen des Primärwaldes bei der ornithochoren Ausbreitung täuscht darüber hinweg, dass 66 % der Samen aus dem Primärwald ornithochor ausgebreitet werden.

4.2.2.6 Abhängigkeit der Ausbreitungsrichtung von Diasporenherkunft und Ausbreitungssyndrom

Die meisten der 6662 Samen neuer Arten wurden von der Brachevegetation in den Sekundär- und Primärwald ausgebreitet (Abb. 31).

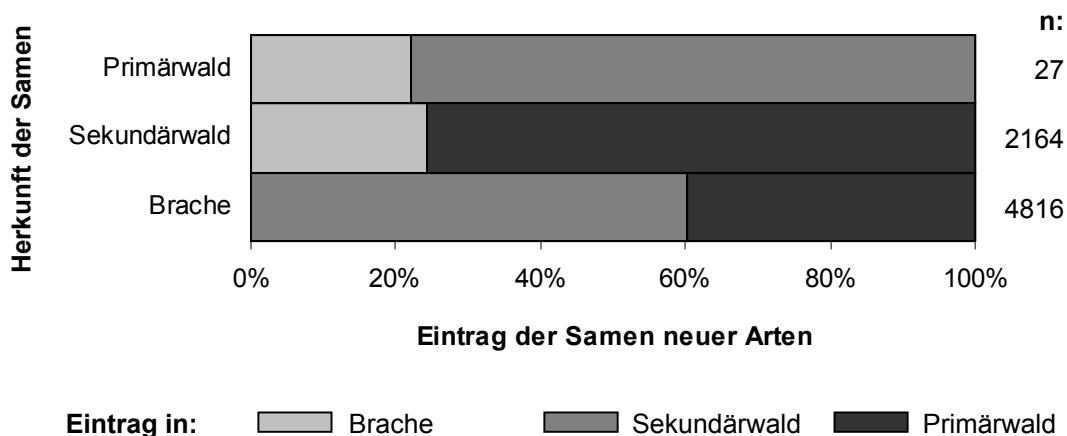


Abb. 31: Herkunft der 6662 Samen neuer Arten in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald.
Untersuchungszeitraum: März 1996 bis August 1998.

Von den 4816 Samen aus der Brachevegetation erreichen 2900 Samen bzw. 60 % den Sekundärwald und 1916 Samen bzw. 40 % den Primärwald (Abb. 31). Aus dem

Sekundärwald werden 2164 Samen in Brachevegetation und Primärwald ausgebreitet. Mit 1639 Samen treten 76 % im Primärwald auf. Nur 525 Samen bzw. 24 % gelangen aus dem Sekundärwald in die Brachevegetation. Die Ausbreitung aus dem Primärwald ist nur sehr schwach. Lediglich 27 Samen werden in die beiden anderen Vegetationstypen ausgebreitet. Davon erreicht mit 6 Samen ein Anteil von 22 % die Brachevegetation und mit 21 Samen ein Anteil von 78 % den Sekundärwald.

Am meisten werden chiropterochore und ornithochore Samen aus einer Vegetation in eine andere ausgebreitet (Abb. 32). So gelangen in die Brachevegetation ausschließlich Samen neuer Arten, die ornithochor ausgebreitet werden. Den Sekundärwald erreichen 64 % der zahlreichen, chiropterochor ausgebreiteten Samen. Diese machen den Hauptteil der Samen neuer Arten im Sekundärwald aus. Nur ein Anteil von 14 % der vielen Samen neuer, ornithochorer Arten gelangen ebenfalls dorthin. Auch 40 % der wenigen Samen mit Windausbreitung gelangen in den Sekundärwald. Hinzu kommen alle 5 Samen mit epizoochorer Ausbreitung und der Same einer primatochoren Art. Den Primärwald erreichen, mit 2143 Samen, vor allem von Vögeln ausgebreitete Samen. Somit ist er die vorherrschende Zielvegetation der ornithochoren Ausbreitung. Die chiropterochore Ausbreitung in den Primärwald ist nur halb so stark. Durch den Wind gelangen 31 Samen (bzw. 60 %) in den Primärwald.

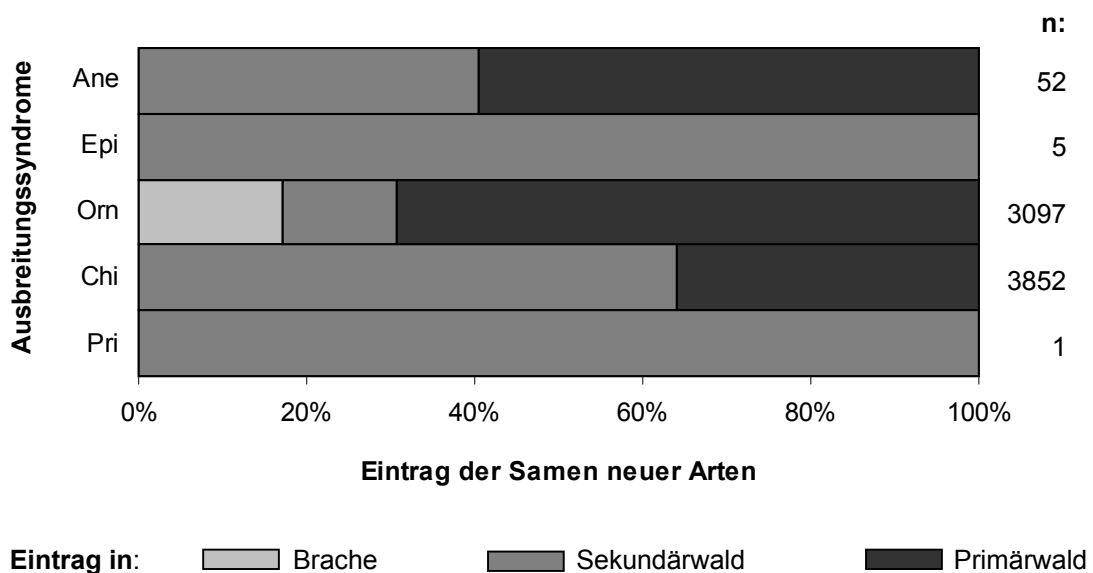


Abb. 32: Ausbreitungsrichtung der Samen neuer Arten, unterschieden nach den verschiedenen Ausbreitungssyndromen in die Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald.
Untersuchungszeitraum: März 1996 bis August 1998.

4.2.2.7 Zusammenfassung zur Samenausbreitung

In der Brachevegetation fruchten meist ornithochore und anemochore Arten. Durch die hohe Dichte fruchtender Exemplare von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) überwiegen jedoch die Individuen mit chiropterochorer Ausbreitung. Die Anzahl von fruchtenden Individuen mit chiropterochorer Ausbreitung schwankt saisonal sehr stark, während die Anzahl der fruchtenden Individuen mit ornithochorer Ausbreitung im Jahresverlauf recht konstant ist. Aus der Brachevegetation gelangen die Samen zu 60 % in den Sekundärwald und zu 40 % in den Primärwald. Der jährliche Sameneintrag liegt in der Brachevegetation bei 4.800 bis 6.400 Samen pro m². Fast 50 % davon gehören zu *V. guianensis*. Nur 2 bis 4 Samen pro m² und Jahr stammen von Arten des Sekundärwaldes, vorwiegend *Bellucia dichotoma* (Melastomataceae), selten von Arten des Primärwaldes. Diese Samen neuer Arten werden ausschließlich ornithochor ausgebreitet.

Im Sekundärwald fruchten meist ornithochore und chiropterochore Arten und Individuen. Während das Angebot chiropterochorer Früchte saisonal sehr stark schwankt, werden über das Jahr konstant Früchte mit ornithochorer Ausbreitung gebildet. Der jährliche Sameneintrag stammt vorwiegend von den *Bellucia*-Bäumen des Sekundärwaldes. Nur 6 bis 14 Samen pro m² und Jahr stammen von Arten aus der Brachevegetation und dem Primärwald. Dabei werden diese Samen, zu 94 % sind es Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), vorwiegend chiropterochor eingetragen. Der Eintrag neuer Samen ist nicht regelmäßig sondern durch wenige Einzelereignisse mit extrem hohem Sameneintrag geprägt. Aus dem Sekundärwald gelangen ausschließlich ornithochor ausgebreitete Samen in die beiden anderen Vegetationstypen, hauptsächlich jedoch in den Primärwald.

Im Primärwald fruchten meist Arten und Individuen mit ornithochorer, primatochorer und synchorer Ausbreitung. Dabei werden vor allem Samen ornithochorer Arten in den Sekundärwald ausgebreitet. Durch die geringe Anzahl von fruchtenden Individuen je 1000 m² werden bei keinem Ausbreitungssyndrom die Früchte das ganze Jahr hindurch gebildet. Der jährliche Sameneintrag ist im Primärwald besonders gering, enthält aber viele ornithochor und chiropterochor ausgebreitete Samen von *Cecropia concolor* und den Arten der Melastomataceae aus der Brachevegetation und dem Sekundärwald.

4.2.3 DYNAMIK DES KEIMLINGSBESTANDES

Auf den untersuchten 60 m² wurden insgesamt 1055 Keimlinge unterschiedlichen Alters, mit einer Wuchshöhe unter 30 cm kartiert. Davon konnten 378 Keimlinge nicht bestimmt werden, dies entspricht einem Anteil von 36 %. 79 Keimlinge wurden nur ihren Pflanzenfamilien zugeordnet. Von 185 Keimlingen wurde die Gattungszugehörigkeit bestimmt. Mit 411 Keimlingen wurde ein Anteil von 39 % bis zur Art identifiziert. Insgesamt wurden 48 Familien und 76 Arten unterschieden.

4.2.3.1 Häufige Familien des Keimlingsbestandes

In der Brachevegetation dominieren die Asteraceae mit 105 kartierten Keimlingen (Tab. 12). Sie stellen fast 20 % der kartierten Keimlinge in der Brache. Mit 83 Keimlingen bzw. 15,4 % liegt der Anteil der Piperaceae ebenfalls sehr hoch. Weiterhin gehören die Melastomataceae, Rubiaceae, Gentianaceae und Poaceae zu den Familien mit vielen Keimlingen auf den kartierten Bracheflächen. Jedoch liegt ihr Anteil am kartierten Keimlingsbestand der Brachevegetation jeweils nur bei 5 bis 6 %.

Im Sekundärwald gehören 25 kartierte Keimlinge zu den Rubiaceae (Tab. 12). Mit einem Anteil von 11,3 % am kartierten Keimlingsbestand im Sekundärwald ist diese Familie am häufigsten vertreten. Weitere häufige Familien sind die Melastomataceae, Vochysiaceae, Gentianaceae, Passifloraceae und Mimosaceae mit einem Anteil von 3 bis 8 % am Keimlingsbestand des Sekundärwaldes.

Im Keimlingsbestand des Primärwaldes sind Burseraceae und Mimosaceae fast gleich häufig vertreten (Tab. 12). Mit 30 bzw. 29 Keimlingen liegt ihr Anteil am kartierten Keimlingsbestand des Primärwaldes bei jeweils 10%. Danach folgen die Arecaceae, Convolvulaceae, Fabaceae und Moraceae mit einem Anteil von jeweils 3 bis 6 % am kartierten Keimlingsbestand des Primärwaldes.

Tab. 12: Anzahl der Keimlinge der jeweils sechs im kartierten Keimlingsbestand häufigsten Familien von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald. Die Daten wurden in jährlichen Untersuchungen von 1995 bis 1998 erhoben. Die jeweils häufigste Familie ist hervorgehoben.
(n: Keimlingszahl je 20 m²)

Familie	Brachevegetation		Sekundärwald		Primärwald		
	n	%	n	%	n	%	
Arecaceae	105	19,5			17	5,8	
Asteraceae					30	10,1	
Burseraceae							
Convolvulaceae							
Fabaceae					15	5,1	
Gentianaceae	30	5,6	13	5,9	11	3,7	
Melastomataceae	33	6,1	17	7,7			
Mimosaceae			8	3,6			
Moraceae			12	5,4			
Passifloraceae							
Piperaceae	83	15,4					
Poaceae	29	5,4	25	11,3	169	57,3	
Rubiaceae	31	5,8					
Vochysiaceae							
restliche Familien und unbestimmte Keimlinge	228	42,2	132	59,8	295	100	
gesamt	539	100	221	100	295	100	

4.2.3.2 Häufige Arten des Keimlingsbestandes

In der Brachevegetation und im Sekundärwald gehören die jeweils sechs häufigsten Arten zu den jeweils sechs häufigsten Familien des Keimlingsbestandes (Tab. 12 und 13). Im Primärwald gehören immerhin noch 5 der häufigsten Arten zu den häufigsten sechs Familien.

Die sechs häufigsten Arten des Keimlingsbestandes in der Brachevegetation sind *Mikania psilostachya* (Asteraceae), *Piper hispidum* (Piperaceae), *Irlbachia alata* (Gentianaceae), *Borreria alata* (Rubiaceae), *Homolepis aturensis* (Poaceae) und *Clidemia hirta* (Melastomataceae) (Tab. 13). Alle sechs Arten sind krautig oder nur leicht verholzt. Der Anteil von *Mikania psilostachya* und *Piper hispidum* am kartierten Keimlingsbestand der Brachevegetation liegt bei 18,7 bzw. 15,4 %. Die anderen vier Arten beträgt stellen jeweils 4 bis 6 %.

Tab. 13: Anzahl der Keimlinge der jeweils sechs im kartierten Keimlingsbestand häufigsten Arten von Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald. Die Daten wurden in jährlichen Untersuchungen von 1995 bis 1998 erhoben. Die jeweils häufigste Art ist hervorgehoben. Familienzugehörigkeit siehe Text.
(n: Keimlingszahl je 20 m²)

Art	Brachevegetation		Sekundärwald		Primärwald	
	n	%	n	%	n	%
<i>Borreria alata</i>	29	5,4				
<i>Clidemia hirta</i>	22	4,1	7	3,2		
<i>Homolepis aturensis</i>	29	5,4				
<i>Inga spp.</i>			8	3,6	24	8,1
<i>Irlbachia alata</i>	31	5,8	13	5,9		
<i>Machaerium spp.</i>					10	3,4
<i>Maripa spp.</i>					15	5,1
<i>Memora adenophora</i>					7	2,4
<i>Mikania psilostachya</i>	101	18,7				
<i>Oenocarpus minor</i>					8	2,7
<i>Passiflora auriculata</i>			12	5,4		
<i>Piper hispidum</i>	83	15,4				
<i>Protium spp.</i>					30	10,2
<i>Psychotria adderleyi</i>			14	6,3		
<i>Vochysia spp.</i>			14	6,3		
restliche Arten und unbestimmte Keimlinge	244	45,2	151	69,3	201	68,1
gesamt	539	100	221	100	295	100

Die häufigsten sechs Arten des untersuchten Keimlingsbestandes des Sekundärwaldes sind *Psychotria adderleyi* (Rubiaceae), *Vochysia spp.* (Vochysiaceae), *Irlbachia alata* (Gentianaceae), *Passiflora auriculata* (Passifloraceae), *Inga spp.* (Mimosaceae) und *Clidemia hirta* (Melastomataceae) (Tab.12). Diese Arten machen jeweils 3 bis 6 % des kartierten Keimlingsbestandes im Sekundärwald aus. Nur die Arten *Vochysia spp.* und *Inga spp.* sind Baumarten. Die übrigen Arten sind krautig oder nur leicht verholzt.

Im Primärwaldes sind *Protium spp.* (Burseraceae), *Inga spp.* (Mimosaceae), *Maripa spp.* (Convolvulaceae), *Machaerium spp.* (Fabaceae) und *Oenocarpus minor* (Arecaceae) häufige Arten der dominierenden Familien des Keimlingsbestandes (Tab. 13). Nur die Bignoniaceae *Memora adenophora* gehört auch zu den sechs häufigsten Arten im Keimlingsbestand des Primärwaldes. *Protium spp.* und *Inga spp.* haben einen Anteil von

10,2 bzw. 8,1 % am kartierten Keimlingsbestand des Primärwaldes. Der Anteil der übrigen vier Arten liegt bei 2 bis 5 %. Alle sechs Arten sind holzig.

4.2.3.4 Anzahl neuer Keimlinge im Keimlingsbestand

Im weiteren Verlauf der Untersuchungen wird die Art *Irlbachia alata* (Gentianaceae) nicht berücksichtigt: Da sie eine anuelle Pflanze ist, können durch die nur einmal jährlich durchgeführten Untersuchungen zur Dynamik des Keimlingsbestandes keine Aussagen zur Entwicklung der Keimlinge von *I. alata* gemacht werden.

In der Brachevegetation schwankt die Anzahl neu gekeimter Keimlinge räumlich und zeitlich sehr stark (Abb. 33). Die durchschnittliche Anzahl neuer Keimlinge schwankt zwischen 1 Keimling je m² im Jahr 1997 und 15 Keimlingen je m² im Jahr 1996. Diese starken zeitlichen Schwankungen gehen einher mit großen räumlichen Unterschieden, erkennbar an den z. T. sehr hohen Standardabweichungen.

Im Sekundärwald keimen jährlich etwa 1 bis 3 Keimlinge je m² neu aus (Abb. 33). Jedoch sind die räumlichen Unterschiede groß, da auch hier die Standardabweichungen z. T. viel größer sind als die Mittelwerte.

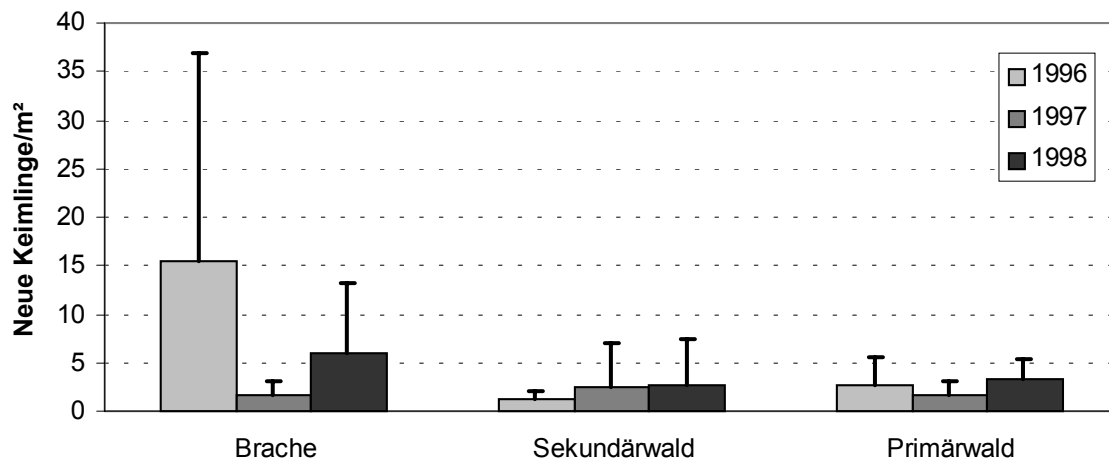


Abb. 33: Anzahl neuer Keimlinge je m² in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1996 bis 1998. Datengrundlage sind jährliche Aufnahmen der Keimlinge auf 20 m² je Vegetationstyp.

T: Standardabweichung

Die Anzahl neuer Keimlinge im Primärwald entspricht mit 1 bis 3 Keimlingen pro m^2 der des Sekundärwaldes (Abb. 33). Hier zeigt sich neben der zeitlichen Kontinuität auch eine größere räumliche Konstanz, was an den verhältnismäßig geringen Standardabweichungen zu erkennen ist.

4.2.3.4 Dichte des Keimlingsbestandes

In Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald zeigt die Dichte des Keimlingsbestandes, entsprechend der stark schwankenden Anzahl neuer Keimlinge, räumliche und zeitliche Schwankungen (Abb. 34). Ein stabiler Keimlingsbestand mit gekeimten Pflanzen, die mindestens ein Jahr alt werden und sich somit längerfristig etablieren, ist in den verschiedenen Vegetationstypen in unterschiedlichem Maße ausgebildet (Abb. 35).

In der Brachevegetation schwankt die durchschnittliche Keimlingsdichte je m^2 zwischen 2 Keimlingen im Jahr 1997 und 16 Keimlingen im Jahr 1996 (Abb. 34). Diese starken zeitlichen Schwankungen gehen einher mit großen räumlichen Unterschieden, erkennbar an den z. T. sehr hohen Standardabweichungen. Es gibt kaum einen stabilen Keimlingsbestand, da nur selten ein Keimling ein Jahr oder länger lebt (Abb. 35).

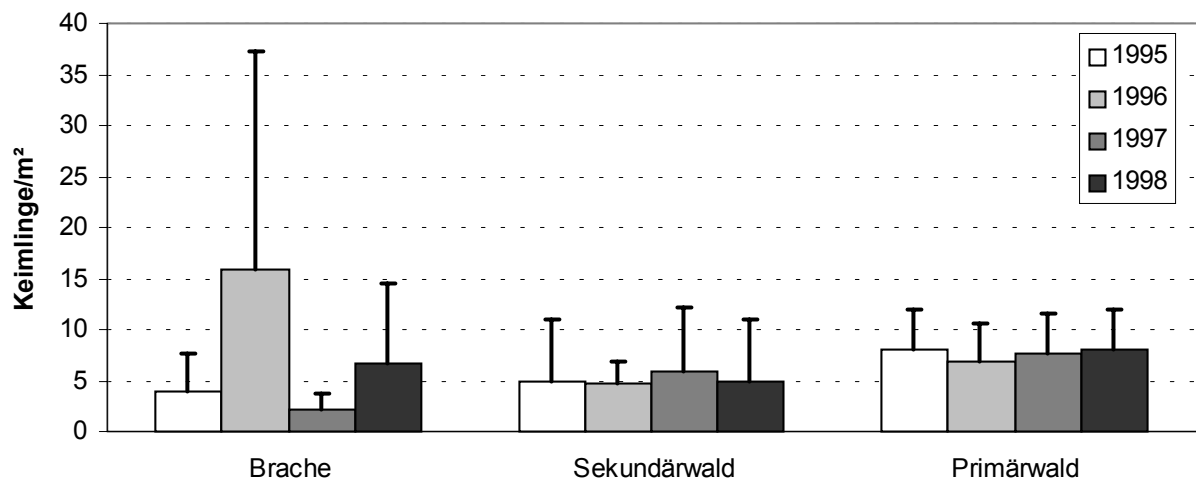


Abb. 34: Dichte der Keimlingsbestände in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1995 bis 1998. Datengrundlage sind jährliche Aufnahmen der Keimlinge mit einer Wuchshöhe unter 30 cm auf 20 m^2 je Vegetationstyp.

T: Standardabweichung

Im Sekundärwald liegt die Dichte des kartierten Keimlingsbestandes in den beobachteten vier Jahren bei 5 Keimlingen je m^2 (Abb. 34). Bei dieser zeitlichen Konstanz der Keimlingsdichte zeigen sich starke räumliche Unterschiede, so dass die Standardabweichungen meist über den errechneten Mittelwerten liegen. Der stabile Keimlingsbestand wird von 2 bis 4 mindestens ein Jahr alten Keimlingen je m^2 gebildet (Abb. 35).

Die Dichte des Keimlingsbestandes zeigt im Primärwald sowohl zeitliche als auch räumliche Konstanz (Abb. 34). Die Keimlingsdichte liegt von 1995 bis 1998 bei etwa 7 Keimlingen je m^2 . Die Standardabweichungen sind ca. halb so hoch wie die errechneten Mittelwerte. Der stabile Keimlingsbestand besteht aus 4 bis 6 Keimlinge je m^2 , die sich für mindestens ein Jahr etablieren (Abb. 35).

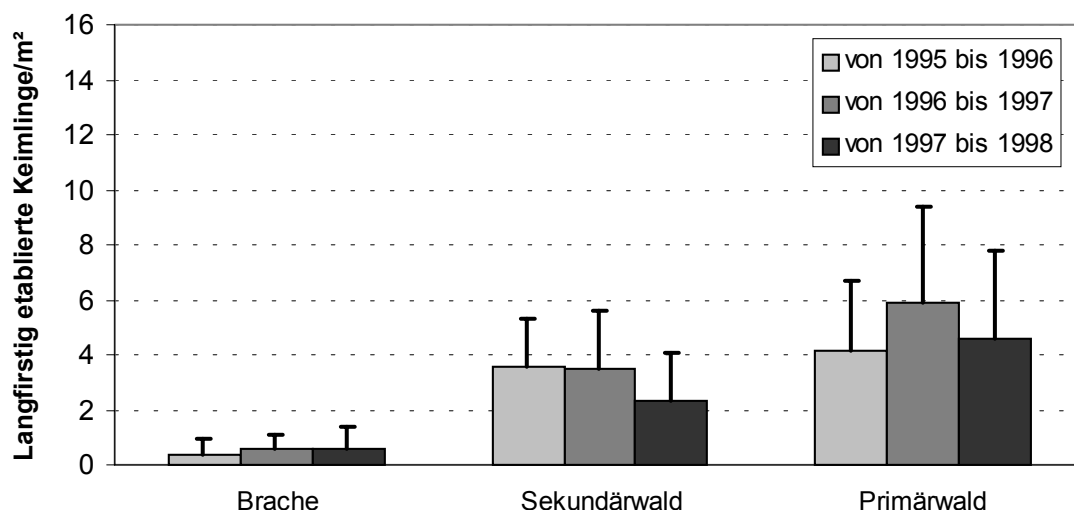


Abb. 35: Dichte der langfristig etablierten Keimlinge in Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald in den Jahren 1995 bis 1998. Datengrundlage sind jährliche Aufnahmen der Keimlinge mit einer Wuchshöhe unter 30 cm auf 20 m^2 je Vegetationstyp.

T: Standardabweichung

4.2.3.5 Keimung von Samen aus dem Primärwald unter *Vismia guianensis*

Manuell in *Vismia*-Gebüsche ausgebrachte Samen variieren stark in Keimung und Keimlingswachstum (Tab. 14). Von den 14 manuell ausgebrachten Arten keimten 4 Arten nicht aus. Die Samen von *Duckedendron cestroides* besitzen eine längere Dormanz und keimen erst nach einem Jahr. *Protium hebetatum*, *Eschweilera micrantha* und *E. coriacea* weisen die höchsten Keimungsraten auf. Im Laufe des ersten Jahres sterben durchschnittlich 12,3 % der Keimlinge. Dabei variiert die Sterberate ein Jahr nach der

Keimung von 0 % bei *Abuta grandifolia*, *E. coriacea*, *E. micrantha* und *Mimosa* sp. bis zu 100 % bei *Pouteria* sp.. Die übrigen 87,8 % der Keimlinge zeigen ein durchschnittliches Längenwachstum von 10,3 cm im ersten Lebensjahr. Das größte Wachstum mit 21 bzw. 16,7 cm weisen *Inga bourgoni* und *Protium hebetatum* auf.

Tab. 14: Keimlingsetablierung von Primärwaldarten, die manuell als Samen in zwei dichte, 5 Jahre alte *Vismia*-Bestände ausgebracht wurden.

* Die Samen von *Duckedendron cestroides* keimen erst im Folgejahr.

Art	Anzahl der Samen	Keimungsrate [%]	Sterberate 1 Jahr nach Keimung [%]	Wachstum 1 Jahr nach Keimung [cm]
<i>Abuta grandifolia</i>	8	62,5	0	2,1
<i>Astrocaryum munbaca</i>	4	0		
<i>Astrocaryum murumuru</i>	6	0		
<i>Corytophora alta</i>	36	36,1	23,1	3,0
<i>Couepia longipendula</i>	2	0		
<i>Duckedendron cestroides</i>	14	51,3*	12,5	7,2
<i>Erismia</i> sp.	3	66,7	50	7,0
<i>Eschweilera coriacea</i>	10	70	0	2,7
<i>Eschweilera micrantha</i>	4	75	0	5,7
<i>Inga bourgoni</i>	20	30	16,7	21
<i>Mimosa</i> sp.	38	26,3	0	14,3
<i>Pouteria</i> sp.	4	50	100	
<i>Protium hebetatum</i>	20	90	7,8	16,7
<i>Swartzia longistipitata</i>	5	0		
alle Arten zusammen	174	42	12,3	10,3

4.2.3.6 Zusammenfassung zur Dynamik des Keimlingsbestandes

Im Keimlingsbestand der Brachevegetation sind *Mikania psilostachya* (Asteraceae) und *Piper hispidum* (Piperaceae) die häufigsten Arten. Die Pflanzen beider Arten verholzen nur schwach. Der Keimlingsbestand weist in der Anzahl neuer Keimlinge starke räumliche und zeitliche Schwankungen auf. Er schwankt zwischen einem und 15 Keimlingen je m². Entsprechend liegt die Keimlingsdichte des Keimlingsbestandes zwischen 2 und 16 Keimlingen je m². Nur ein Keimling je m² lebt ein Jahr oder länger. Die z. T. zahlreichen neuen Keimlinge sterben meist kurz nach der Keimung ab. Samen von Primärwald-Arten, die manuell in *Vismia*-Gebüsch ausgebracht wurden, keimen dort zu 39 % aus und zeigen im ersten Jahr ein durchschnittliches Längenwachstum von über 10 cm.

Häufige Arten im Keimlingsbestand des Sekundärwaldes sind *Psychotria adderleyi* (Rubiaceae) und *Vochysia* spp. (Vochysiaceae). Weiterhin treten noch die Melastomataceae in größerer Anzahl auf. Sowohl *Vochysia* spp. als auch einige Melastomataceae sind Baumarten. *P. adderleyi* ist ein Strauch. Jährlich keimen pro m² nur ein bis 3 Keimlinge neu aus. Gleichwohl gibt es starke räumliche Unterschiede in der Zahl neu gekeimter Keimlinge. Entsprechend weist der Keimlingsbestand bei durchschnittlich 5 Keimlingen je m² eine hohe zeitliche Kontinuität, aber große räumliche Unterschiede auf. 2 bis 4 Keimlinge je m² leben ein Jahr und länger.

Der Keimlingsbestand des Primärwaldes weist eine hohe Anzahl von Keimlingen der Arten *Protium* spp. (Burseraceae) und *Inga* spp. (Mimosaceae) auf. Das sind Arten, die als adulte Pflanzen das Kronendach des Primärwaldes bilden. Nur 1 bis 3 Keimlinge je m² keimen jährlich neu aus. Mit geringen räumlichen und zeitlichen Unterschieden in der Anzahl finden sich durchschnittlich 7, meist ältere Keimlinge pro m².

4.2.4. VEGETATIVE REGENERATION

Die Erneuerung einer Vegetation durch die generative Reproduktion und Diasporenausbreitung findet vor, während und nach einer Vegetationszerstörung statt. Dabei ersetzen neu keimende Individuen die alten und abgestorbenen Individuen. Viele Pflanzen haben jedoch die Fähigkeit, eine Vegetationszerstörung als Wurzel im Boden zu überleben, um später daraus neu auszutreiben. Meist werden dann mehrere Triebe gleichzeitig an der Wurzel ausgebildet. Hierbei findet keine Ausbreitung in neue Flächen statt, sondern die alte Pflanze regeneriert vegetativ am Standort.

4.2.4.1 Vegetative Regeneration am Standort

Das Auftreten von mehrfachem Stockausschlag bei Pflanzen geht nicht immer auf eine vorherige Vegetationszerstörung zurück, sondern tritt auch spontan auf. Trotzdem kann eine hohe Zahl von Individuen mit mehrfachem Stockausschlag in der Vegetation als ein Indiz für vorherige vegetative Regeneration nach Zerstörung gewertet werden. Auf den jeweils 1.000 m² der Untersuchungsflächen der Brachevegetation, des Sekundär- und des Primärwaldes wurden zusammen 385 Individuen mit mehrfachem Stockausschlag gezählt. Davon konnten 2 Pflanzen nicht taxonomisch bestimmt werden. 4 Pflanzen wurden bis zur Familie identifiziert und weitere 28 Pflanzen bis zur Gattung. 351 Pflanzen wurden bis zur Art bestimmt. Insgesamt kamen 35 Familien, 61 Gattungen und 94 Arten vor.

Auf 1.000 m² der Brachevegetation zeigen 268 mehrfachen Stockausschlag (Tab. 15). Am häufigsten tritt dies bei den Baumarten *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* (Clusiaceae) auf. Zusammen machen sie über ein Drittel der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag aus. Weitere Arten mit häufigem, mehrfachem Stockausschlag sind die Liane *Davilla latifolia* (Dilleniaceae), die Sträucher *Clidemia hirta* (Melastomataceae), *Piper hispidum* (Piperaceae) sowie der Baum *Cecropia concolor* (Cecropiaceae). Alle 6 Arten sind nach VAN ROOSMALEN (1985), GENTY (1996) und RIBEIRO et al. (1999) Arten der Sekundärvegetation.

Im Sekundärwald finden sich 90 Individuen mit mehreren Sprossen pro 1.000 m² (Tab. 15). Jeweils 10 % gehören zu *Goupia glabra* (Celastraceae), einer Baumart, und *Memora adenophora* (Bignoniaceae), einer Lianenart. Die übrigen Arten mit häufigem mehrfachem Stockausschlag sind Baumarten wie *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae), *Ryania speciosa* (Flacourtiaceae), *Pogonophora schomburgkiana* (Euphorbiaceae) und auch *Vismia guianensis* (Clusiaceae). Nach VAN ROOSMALEN (1985), GENTY (1996) und RIBEIRO et al. (1999) ist nur *V. guianensis* eine Sekundärwald-Art. *G. glabra* ist im Primärwald und älteren Sekundärwäldern zu finden. Die übrigen 4 Arten sind Primärwaldarten.

Im Primärwald ist die Anzahl der Individuen mit mehreren Sprossen auf 1.000 m² Fläche mit 27 sehr gering (Tab. 15). Nur von den Arten *Siparuna guianensis* (Monimiaceae) und *Rinorea racemosa* (Violaceae) kommen 3 bzw. 2 Individuen mit mehrfachem Stockausschlag vor.

Tab.15: Arten deren Individuen am häufigsten mehrfachen Stockausschlag zeigen, jeweils für Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald. Die jeweils häufigste Art des Vegetationstyps mit mehrfachem Stockausschlag ist hervorgehoben.

(n: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag pro 1000 m²)

Art	Familie	Brache		Sekundärwald		Primärwald	
		n	%	n	%	n	%
Amphirrhox surinamensis	Violaceae			6	6,6		
Cecropia concolor	Cecropiaceae	18	6,7				
Clidemia hirta	Melastomataceae	29	10,8				
Davilla latifolia	Dilleniaceae	30	11,2				
Goupia glabra	Celastraceae			9	10		
Memora adenophora	Bignoniaceae			9	10		
Piper hispidum	Piperaceae	19	7,1				
Pogonophora schomburgkiana	Euphorbiaceae			5	5,6		
Rinorea racemosa	Violaceae					2	7,4
Ryania speciosa	Flacourtiaceae			5	5,6		
Siparuna guianensis	Monimiaceae					3	11,1
Vismia cayennensis	Clusiaceae	39	14,6				
Vismia guianensis	Clusiaceae	60	22,4	5	5,6		
restliche Arten		73	27,2	51	56,6	22	81,5
gesamt		266	100	90	100	27	100

Im Laufe von 2 Jahren nimmt in allen drei Vegetationstypen die Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag ab (Abb. 36). In der Brachevegetation fällt die Anzahl von 266 Individuen auf 151 um fast die Hälfte ab. Im Sekundärwald nimmt die Anzahl von 88 Individuen auf 63 um ein Viertel ab. Im Primärwald sinkt die Anzahl von 27 Individuen auf 24. Diese Abnahme betrifft vorwiegend Arten, die laut Literatur typisch für den Sekundärwald sind. Die Anzahl von Individuen mit mehrfachem Stockausschlag, die typischen Primärwaldarten angehören, liegt in der Brachevegetation bei 39 bzw. 32 Individuen und im Sekundärwald bei 54 bzw. 44 Individuen.

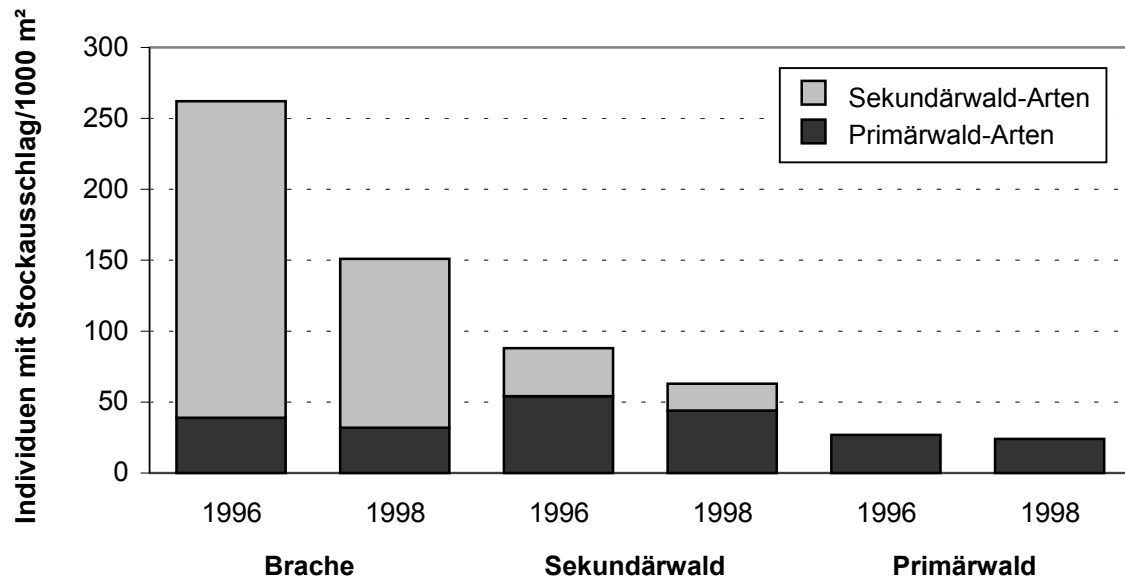


Abb. 36: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag pro 1.000 m² in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald der Jahre 1996 und 1998.

Sekundärwald-Arten: Arten, die nach VAN ROOSMALEN (1985), GENTY (1996) und RIBEIRO et al. (1999) in Sekundärvegetationen auftreten,

Primärwald-Arten: Arten, die nach VAN ROOSMALEN (1985), GENTY (1996) und RIBEIRO et al. (1999) im Primärwald auftreten.

4.2.4.2 Zusammenfassung zur vegetativen Regeneration

Die Brachevegetation besitzt mit 266 Pflanzen auf 1.000 m² eine hohe Anzahl von Individuen mit mehrfachem Stockausschlag. Während die Anzahl von Individuen mit mehrfachem Stockausschlag von typischen Primärwald-Arten nur gering abnimmt, sinkt die Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag typischer Sekundärwald-Arten nach 2 Jahren stark. Mehrfacher Stockausschlag tritt besonders häufig bei *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* (Clusiaceae) auf.

Im Sekundärwald liegt die Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag bei 90 Individuen auf 1.000 m². Auch hier fällt besonders die Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag von Sekundärwald-Arten stark ab. Bis auf *Vismia guianensis* (Clusiaceae) sind die Arten, die im Sekundärwald die meisten Individuen mit Stockausschlag aufweisen, typische Arten älterer Sekundär- oder Primärwälder.

Mit 27 Individuen ist im Primärwald die Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag auf 1.000 m² sehr gering. Nur bei zwei Arten zeigen 2 bzw. 3 Individuen mehrfachen Stockausschlag. Bei den übrigen 22 Arten wurde jeweils nur einmal ein mehrfacher Stockausschlag beobachtet.

4.3 AUSWIRKUNG DER ARTENZUSAMMENSETZUNG AUF REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE

Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald unterscheiden sich bezüglich ihrer Strukturmerkmale und ihrer Artenzahlen sowie den reproduktions- und regenerationsspezifischen Parametern (Kap. 4.1 und 4.2). Die gegenseitige Abhängigkeit der Parameter, die bisher einzeln untersucht wurden, wird im folgenden mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse beschrieben. Zunächst werden diese Abhängigkeiten für die untersuchten Vegetationstypen zusammenfassend dargestellt. Des weiteren werden die Parameter für die einzelnen Untersuchungsflächen der Vegetationstypen untersucht, um genauere Zusammenhänge aufzuzeigen und der Heterogenität der jeweiligen Vegetation Rechnung zu tragen.

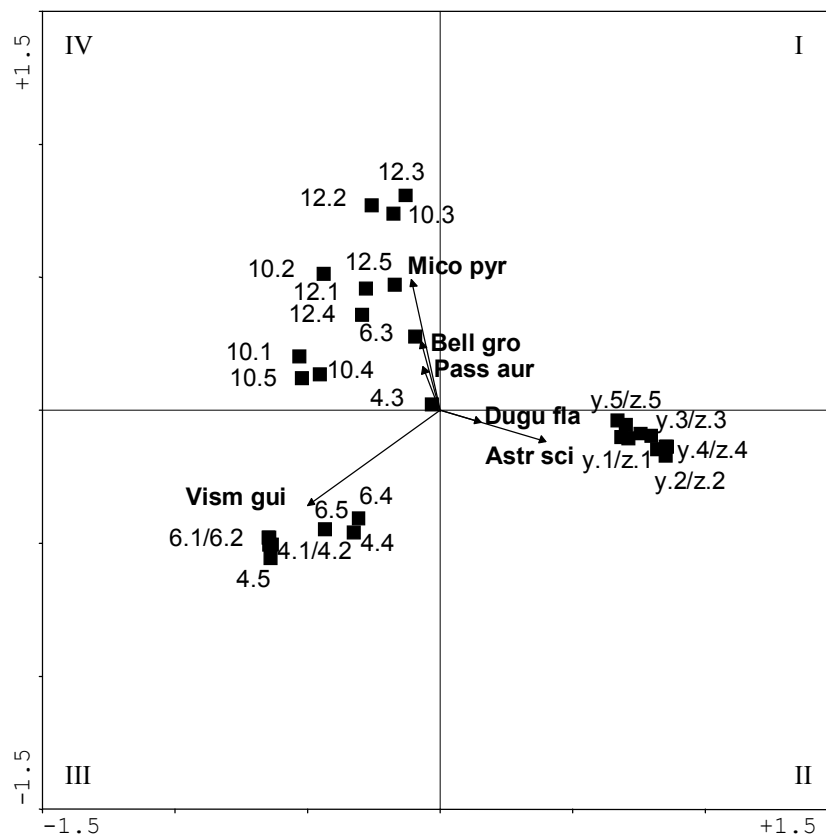
4.3.1 SYNOPSIS DER REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE IN DEN VEGETATIONSTYPEN (ABB. 37 a - c)

Artenspektren (Abb. 37 a)

Die Artenspektren aller untersuchten Flächen teilen sich in drei unterschiedliche Bereiche auf. Im Quadranten I befinden sich die Artenspektren der Flächen 1, 2, 4 und 5 der Brachevegetation im Alter von 4 bzw. 6 Jahren. Diese Vegetation wird stark von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) bestimmt, welche die individuenreichste Art auf den Bracheflächen darstellt (Kap. 4.1.1.3). Die beiden Artenzusammensetzungen der Brachefläche 3, einmal im Alter von 4 und einmal im Alter von 6 Jahren, liegen von den übrigen Bracheflächen getrennt, im Quadranten II. In diesem Quadranten befinden sich ebenfalls alle Artenspektren der fünf Flächen des Sekundärwaldes mit 10 bzw. 12 Jahre alter Vegetation. *Miconia pyrifolia* und *Bellucia grossularioides*, beide Melastomataceae, sind typische Arten auf diesen Flächen. Sie sind die individuenreichsten Arten des Sekundärwaldes (Kap. 4.1.1.3). Das Vorkommen von *V. guianensis*, im Sekundärwald die individuenreichste Art (Kap. 4.1.1.3), ist jedoch für die Charakterisierung der Artenzusammensetzung von untergeordneter Rolle. Die Artenspektren der Flächen des Primärwaldes befinden sich alle im Quadranten IV. Typische Arten sind *Astrocaryum sciophilum* (Arecaceae) und *Duguetia flagellaria* (Annonaceae). Beides sind die häufigsten Arten auf den Primärwaldflächen (Kap. 4.1.1.3).

Regenerationsspezifische Parameter (Abb. 37 b)

Die verschiedenen Reproduktions- und Regenerationsparameter sowie die Individuendichte der Flächen werden unterschiedlichen Quadranten zugeordnet. Somit unterscheiden sich die verschiedenen Artzusammensetzungen in ihren Parametern. Eine hohe Anzahl von Individuen mit mehrfachem Stockausschlag und von fruchtbildenden



37 a: Darstellung der Flächen und Arten

Abb. 37 a und Abb. 37 b/c (siehe folgende Seite):

Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten aus Brachevegetation, Sekundär- und Primärwald als zusammenfassende Darstellung des gegenseitigen Einflusses bzgl. Reproduktion und Regeneration der Arten.

Arten: *Astrocaryum sciophilum*, *Bellucia grossularioides*, *Duguetia flagellaria*, *Miconia pyrifolia* und *Vismia guianensis*.

Flächen: 4.1 bis 4.5: 4 Jahre alte Brachevegetation; 6.1 bis 6.5: 6 Jahre alte Brachevegetation; 10.1 bis 10.5: 10 Jahre alter Sekundärwald; 12.1 bis 12.5: 12 Jahre alter Sekundärwald; y.1 bis y.5: Primärwald 1996; z.1 bis z.5: Primärwald 1998.

Individuen: Ind: Anzahl der Individuen

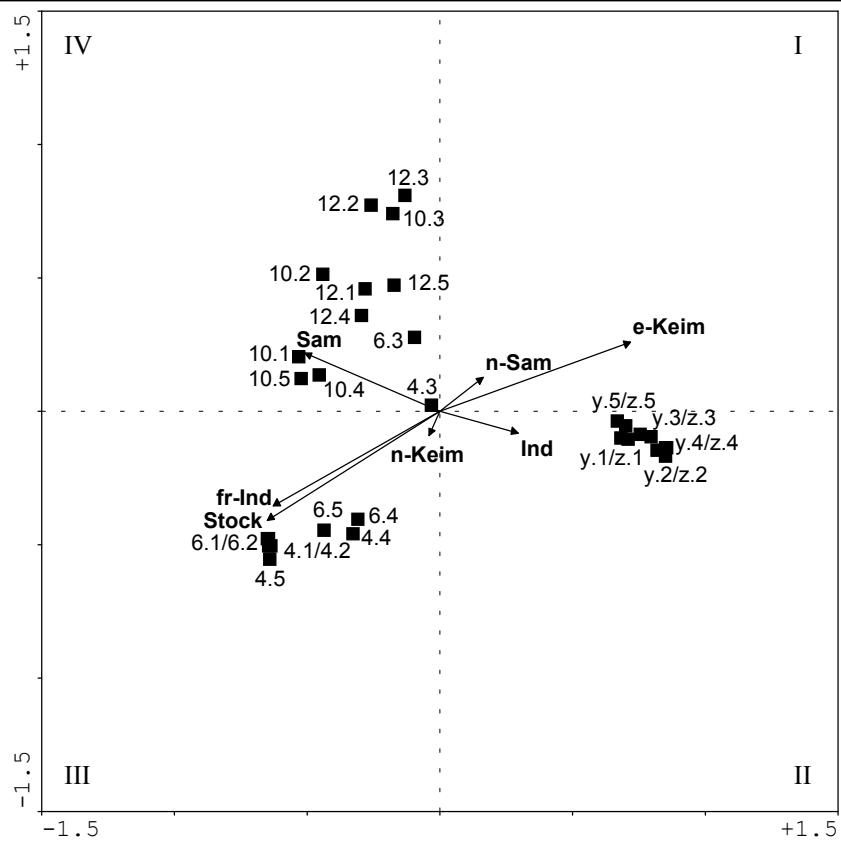
fr-Ind: fruchtende Individuen; frChi-Ind: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet; frOrn-Ind, vorwiegend ornithochor ausgebreitet; frPri-Ind: vorwiegend primatochor ausgebreitet; frSyn-Ind: vorwiegend synchor ausgebreitet

Samen: Sam: insgesamt eingetragene Samen

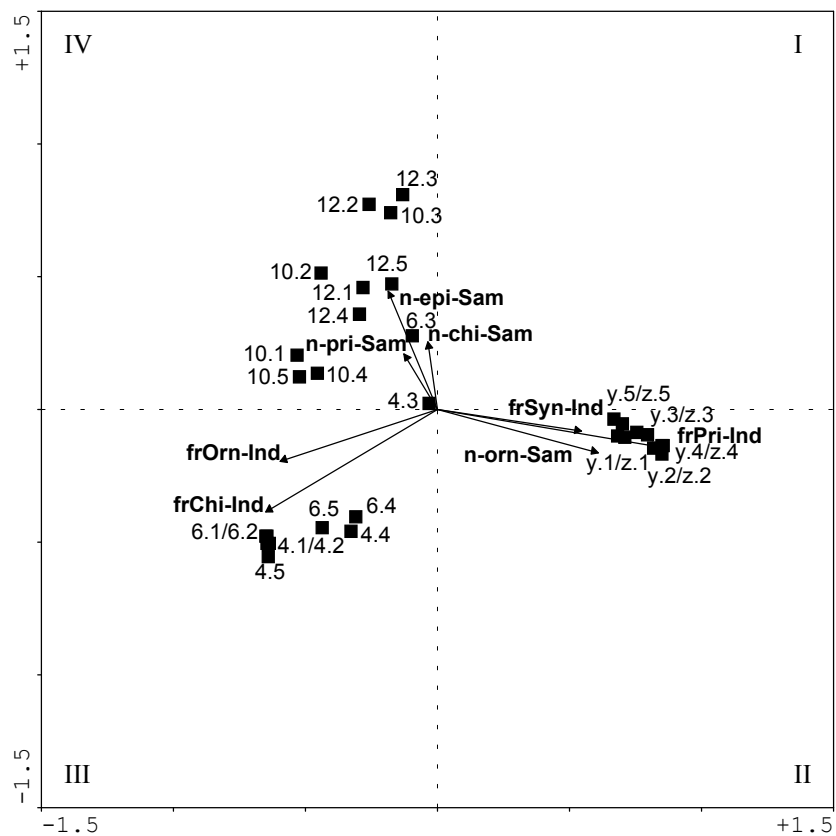
n-Sam: eingetragene Samen neuer Arten; n-chi-Sam: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet, n-epi-Sam: vorwiegend epizoochor ausgebreitet; n-orn-Sam: vorwiegend ornithochor ausgebreitet; n-pri-Sam: vorwiegend primatochor ausgebreitet

Keimlinge: n-Keim: im Jahr neu gekeimt; e-Keim: etabliert, mindestens ein Jahr alt

Stockausschlag: Stock: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag



37 b: Darstellung der Flächen und der regenerationsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 87)



37 c: Darstellung der Flächen und der ausbreitungsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 87)

Individuen weist die Vegetation der Bracheflächen 1, 2, 4 und 5 im Quadranten I auf. Beides sind Merkmale der mit vielen Individuen vertretenen Art *Vismia guianensis* (Clusiaceae) (Kap. 4.2.1.2 und 4.2.4.1).

Den höchsten Sameneintrag weist die Vegetation im Quadranten II auf. Dieses wurde allgemein für die Flächen des Sekundärwaldes im Kap. 4.2.2.3 aufgezeigt, da die dort wachsenden Bäume *Bellucia grossularioides* und *B. dichotoma* (Melastomataceae) samenreiche Früchte bilden und diese große Samenmengen produzieren. Der hohe Sameneintrag ist besonders für die 10 Jahre alte Sekundärvegetation charakteristisch. Die Abweichung der Flächen mit der 12 Jahre alten Sekundärvegetation wird durch eine geringere Fruchtbildung während des El Niño-Phänomens in Zusammenhang gebracht (Kap.4.2.1.2).

Die mit dem Alter der Vegetation zunehmende Ähnlichkeit des Artenspektrums der Brachefläche 3 mit den Artenspektren der Sekundärwaldflächen ist nur schwach mit einem zunehmenden Sameneintrag korreliert. In Richtung des Quadranten III nimmt die Dichte an älteren Keimlingen zu. Somit ist die Anzahl etablierter Keimlinge umgekehrt proportional zur Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag und/oder mit Fruchtbildung, d. h. umgekehrt proportional zur *V. guianensis*-Dichte. Entsprechend ist die Dichte älterer Keimlinge in den Flächen der Brachevegetation niedrig, in den Flächen des Sekundär- und Primärwaldes jedoch hoch (Kap. 4.2.3.2). Die Vegetation der Primärwaldflächen im Quadranten IV zeichnet sich durch keine bestimmten Reproduktions- bzw. Regenerationsparameter aus. Die übrigen Parameter Individuendichte, Sameneintrag neuer Arten und Anzahl neuer Keimlinge unterscheiden sich in den verschiedenen Vegetationstypen nur schwach.

Ausbreitungsspezifische Parameter (Abb. 37 c)

Beim Vergleich der für die Zoochorie relevanten Parameter „Fruchtbäume“ und „Sameneintrag neuer Arten“ zeigen die drei Vegetationstypen charakteristische Unterschiede. Die Vegetation der Bracheflächen im Quadranten I bildet ein großes Fruchtangebot für Vögel und Fledermäuse. Dort fruchten die meisten Individuen mit ornithochoren und chiropterochoren Früchten. Die Flächen im Quadranten II zeichnen sich durch den Eintrag von epizoochor, chiropterochor und ornithochor ausgebreiteten Samen neuer Arten aus. Das sind insbesondere die Flächen mit 12 Jahre altem Sekundärwald und die Brachefläche 3 mit 6 Jahre alter Vegetation. Allerdings wurden während des Untersuchungszeitraums weniger als 10 Samen in den Sekundärwald epizoochor und primatochor ausgebreitet. Hingegen wurden mehr als 2.000 chiropterochor ausgebreitete Samen, meist *Cecropia concolor* (Clusiaceae), eingetragen (Kap. 4.2.2.6). Im Primärwald fruchten vorwiegend die Individuen mit primatochorer und synchorer Fruchtausbreitung.

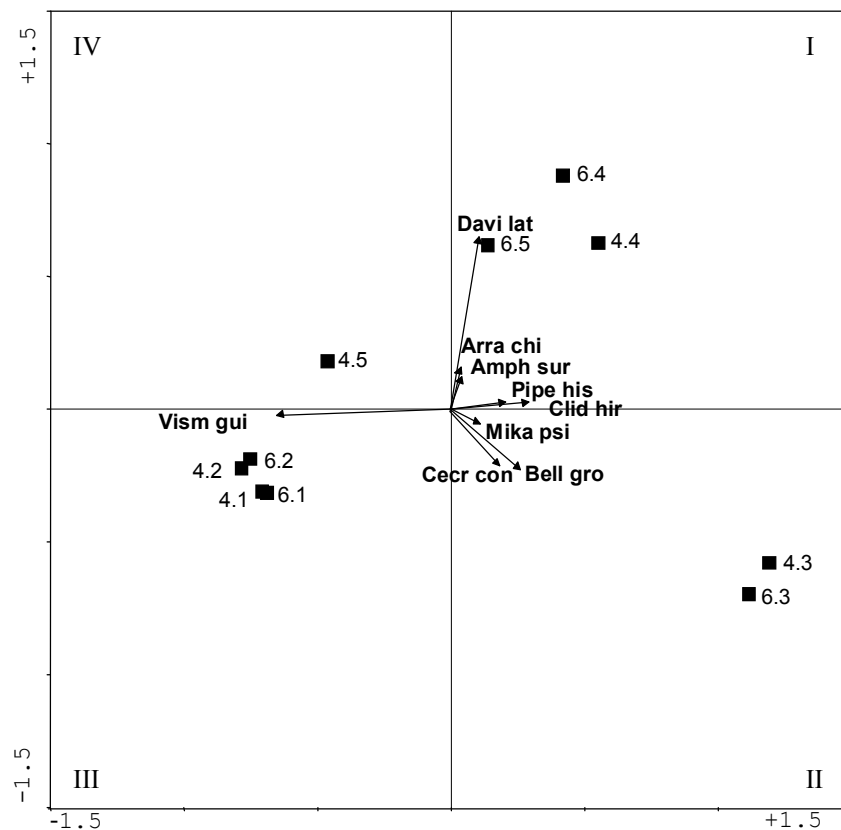
Trotzdem ist hier der größte Eintrag neuer Arten durch ornithochor ausgebreitete Samen, vor allem aus der Familie der Melastomataceae (Kap. 4.2.2.4), zu verzeichnen.

Beim direkten Vergleich mit allen drei Vegetationstypen geht die Heterogenität der Artzusammensetzungen auf den einzelnen Untersuchungsflächen verloren, da die großen Unterschiede zwischen den Vegetationstypen die kleineren Unterschiede innerhalb eines Vegetationstyps überdecken. Trotzdem wird anhand der Brachefläche 3 die Heterogenität der Artzusammensetzungen und die sich damit ändernden reproduktions- und regenerationsspezifischen Parameter innerhalb der Brachevegetation deutlich. Im folgenden wird der Zusammenhang zwischen den Artzusammensetzungen und der Reproduktion und Regeneration für die verschiedenen Vegetationstypen getrennt untersucht. Als zusätzlicher Parameter wird die Anzahl der aus anderen Vegetationstypen eingetragenen Samen untersucht.

4.3.2 REPRODUKTION UND REGENERATION IN DER BRACHEVEGETATION (ABB. 38 a - c)

Artenspektren (Abb. 38 a)

Die Untersuchungsflächen der Brachevegetation lassen sich im Ordinationsmodell in drei Gruppen gliedern. Die Artzusammensetzungen der Flächen 1 und 2 im Quadranten I werden stark von der Gebüsch bildenden *Vismia guianensis* (Clusiaceae) dominiert und zeigen nur geringe Veränderungen nach 2 Jahren. Die Artzusammensetzungen der Fläche 4 und mit dem Alter zunehmend auch der Fläche 5 im Quadranten III können durch die Liane *Davilla latifolia* (Dilleniaceae) charakterisiert werden. Auch *Miconia alata* (Melastomataceae) und die Lianen *Arrabidaea chica* (Bignoniaceae), *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae) und *Tynanthus spp.* (Bignoniaceae) sind für Vegetation auf diesen Flächen charakteristisch. Von den bisher genannten Bracheflächen heben sich, wie schon im vorherigen Kapitel erkennbar, die Artenlisten der Brachefläche 3 im Quadranten III ab. Ihre Vegetation wird sowohl im Alter von 4 als auch von 6 Jahren durch den Pionierbaum *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) bestimmt. Weitere typische Arten sind *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) und die nur gering verholzende Liane *Mikania psilostachya* (Asteraceae). Das Vorkommen der Liane *Piper hispidum* (Piperaceae) in der Brachevegetation ist umgekehrt proportional zum Vorkommen von *V. guianensis*. *P. hispidum* ist auf den Flächen 3 bis 5 anzutreffen.



38 a: Darstellung der Flächen und Arten

Abb. 38 a und Abb. 38 b/c (siehe folgende Seite):

Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen der Brachevegetation als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.

Arten: *Amphirrhox surinamensis*, *Arrabidaea chica*, *Cecropia concolor*, *Davilla latifolia*, *Mikania psilostachya*, *Tynanthus* spp. und *Vismia guianensis*.

Flächen: 4.1 bis 4.5: Flächen mit 4 Jahre alter Brachevegetation; 6.1 bis 6.5: gleiche Flächen mit 6 Jahre alter Brachevegetation.

Individuen: Ind: Anzahl der Individuen

fr-Ind: fruchtende Individuen; frChi-Ind: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet; frOrn-Ind, vorwiegend ornithochor ausgebreitet; frPri-Ind: vorwiegend primatochor ausgebreitet; frSyn-Ind: vorwiegend synchor ausgebreitet

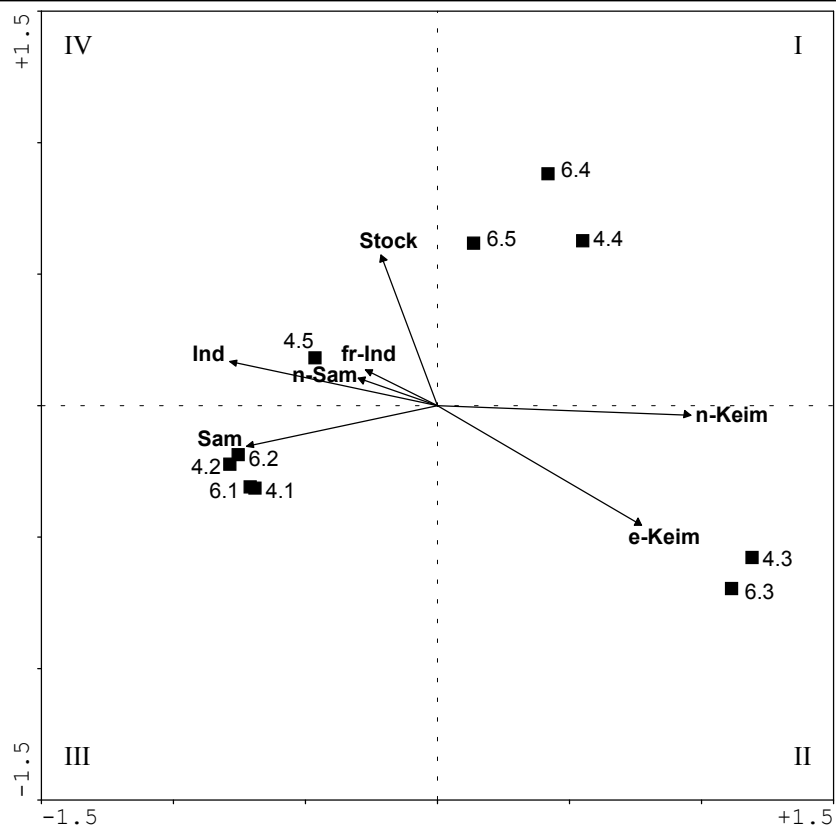
Samen: Sam: insgesamt eingetragene Samen

n-Sam: eingetragene Samen neuer Arten; n-orn-Sam: vorwiegend ornithochor ausgebreitet;

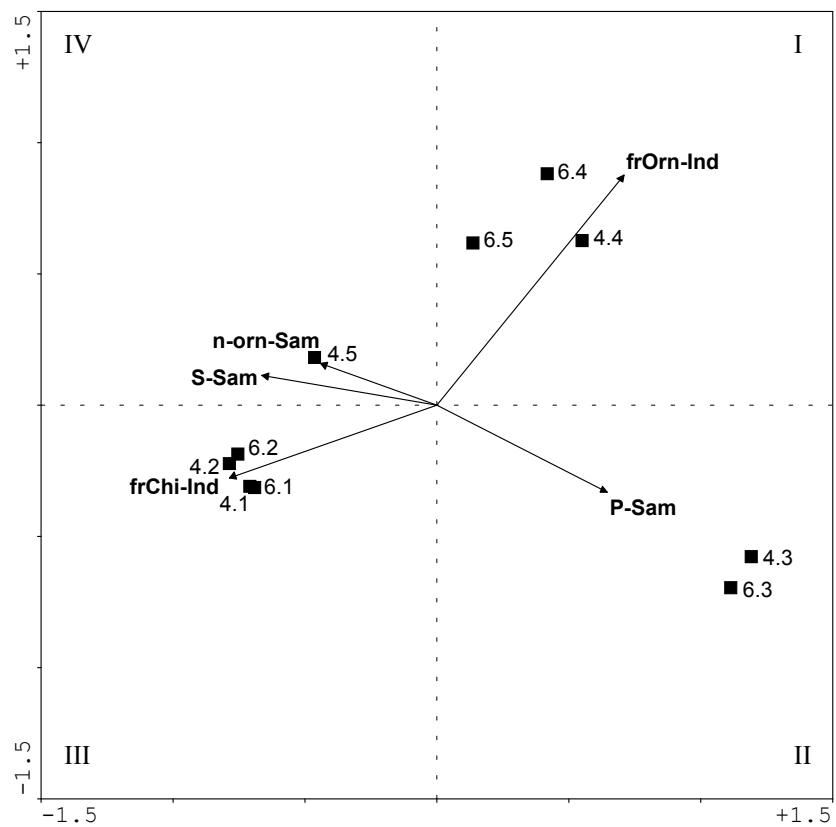
S-Sam: Samen aus dem Sekundärwald; P-Sam: Samen aus dem Primärwald

Keimlinge: n-Keim: im Jahr neu gekeimt; e-Keim: etabliert, mindestens ein Jahr alt

Stockausschlag: Stock: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag



38 b: Darstellung der Flächen und der regenerationsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 91)



38 c: Darstellung der Flächen und der ausbreitungsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 91)

Regenerationsspezifische Parameter (Abb. 38 b)

Der Vergleich der reproduktions- und regenerationsspezifischen Parameter zeigt, dass in der Brachevegetation die Anzahl fruchtender Individuen und die eingetragene Samenmenge neuer Arten proportional mit der Individuendichte steigt. Dies betrifft vor allem die von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) dominierten Gebüsche der Flächen 1 und 2. In diesen Flächen findet auch der höchste Sameneintrag statt. In der Fläche 5 starben im Untersuchungszeitraum vor allem Individuen von *V. guianensis* ab, so dass sich nach weiteren 2 Jahren die Artenzusammensetzung der Fläche 5 durch verringerte Individuenzahl und geringere Dominanz von *V. guianensis* den Artenzusammensetzungen von Fläche 4 angleicht. In den Flächen 1, 2, 4, und 5 ist mehrfacher Stockausschlag häufig. Sowohl bei *V. guianensis*, als auch bei *Davilla latifolia* (Dilleniaceae) und *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae) ist oftmals mehrfacher Stockausschlag zu beobachten (Kap. 4.2.4.1). Neue und etablierte Keimlinge treten jedoch besonders in der Fläche 3 auf, die sich vor allem durch die geringste Individuendichte, aber auch durch den geringsten Sameneintrag neuer Arten aller Bracheflächen auszeichnet. Somit ist das Auskeimen neuer Pflanzen korreliert mit dem Auftreten von *Piper hispidum* (Piperaceae) und *Mikania psilostachya* (Asteraceae). Diese Arten stellen die meisten neuen Keimlinge (Kap. 5.2.3.2), welche meist in der Nähe der Mutterpflanzen auflaufen. *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae), die im Sekundärwald die höchste Individuendichte erreicht, ist ebenfalls in diesen Flächen zu finden.

Ausbreitungsspezifische Parameter (Abb. 38 c)

In die Brachevegetation werden neue Arten nur durch ornithochor ausgebreitete Samen eingetragen, vorwiegend in die individuenreichen Flächen. Dies sind meist Samen aus dem Sekundärwald, während die Samen aus dem Primärwald vorwiegend in die offeneren Flächen eingetragen werden. Der Eintrag der ornithochor ausgebreiteten Samen ist unabhängig vom Vorkommen von Pflanzenindividuen mit ornithochoren Früchten in nächster Nähe, die sich meist in den Flächen mit *Davilla latifolia* (Dilleniaceae), selbst ornithochor ausgebreitet, finden. Die meisten fruchtenden Individuen mit chiropterochoren Früchten kommen hingegen in den Flächen 1 und 2 vor. Dies sind vor allem die Individuen von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) (Kap. 5.2.1.2).

4.3.3 REPRODUKTION UND REGENERATION IM SEKUNDÄRWALD (ABB. 39 a - c)

Artenspektren (Abb. 39 a)

Im Sekundärwald können die Flächen anhand ihrer Artenzusammensetzungen in drei Gruppen aufgetrennt werden. Die Artenzusammensetzungen der Flächen 1 und 5 werden sich mit zunehmendem Alter ähnlicher. Charakterisiert werden sie durch den Kautschukbaum *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae), Restbestand der ehemaligen

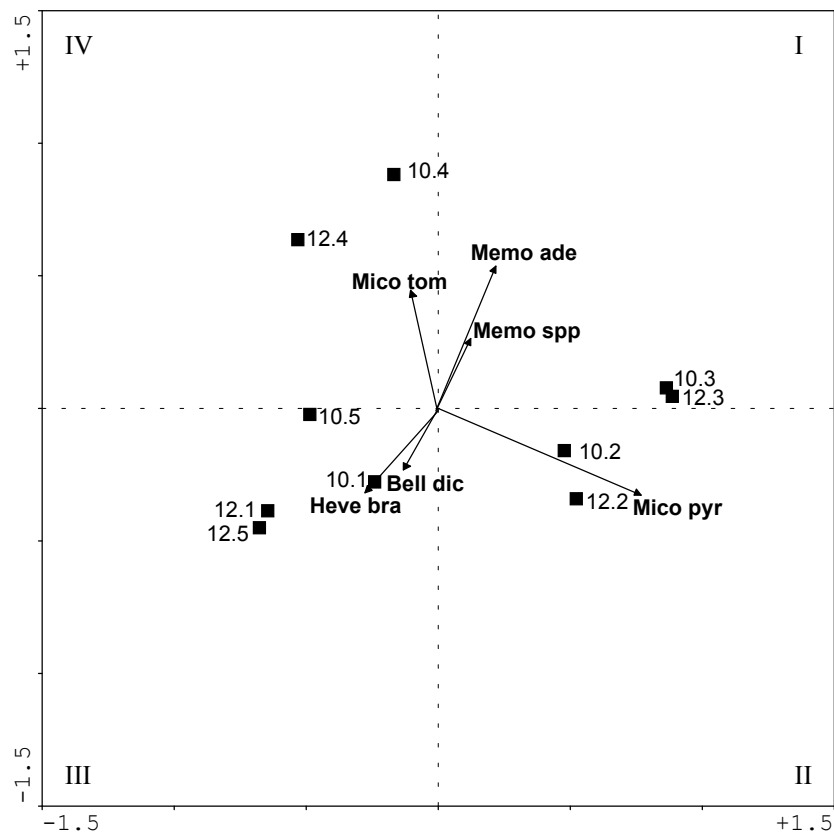
Kautschukplantage, sowie von *Miconia phanerostila* und *Bellucia dichotoma*, beides Melastomataceae. Die Artenzusammensetzung der Fläche 4 kann durch das Auftreten von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) und *Miconia tomentosa* (Melastomataceae) charakterisiert werden. Die Artzusammensetzungen der Flächen 2 und 3 werden besonders durch *Miconia pyrifolia* und *Bellucia grossularioides*, beides Melastomataceae, bestimmt. Das Vorkommen verschiedener *Memora*-Arten (Bignoniaceae), eine typische Lianen-Gattung des Primärwaldes, ist umgekehrt proportional zum Vorkommen des Nutzbaums *Hevea guianensis*. Von diesen die jeweilige Vegetation charakterisierenden Arten gehören *V. guianensis*, *Miconia pyrifolia*, *B. grossularioides* und *M. adenophora* zu den sechs individuenreichsten Arten auf den Sekundärwaldflächen (Kap. 4.1.1.3).

Regenerationsspezifische Parameter (Abb. 39 b)

Beim Vergleich der reproduktions- und regenerationsspezifischen Parameter im Sekundärwald wird deutlich, dass die Gesamtanzahl der Individuen umgekehrt proportional zur Anzahl von *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) ist. Des weiteren fallen zwei unterschiedliche Sektionen auf. In der ersten Sektion sind Stockausschlag, eingetragene Samenmenge und Anzahl fruchtender Individuen positiv miteinander korreliert. Somit ist diese Sektion auf der Fläche 4 bzw. nimmt mit steigender Anzahl von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) und *Miconia tomentosa* (Melastomataceae) zu. In der zweiten Sektion sind die Anzahl etablierter und neuer Keimlinge sowie die eingetragene Samenmenge neuer Arten positiv miteinander korreliert. Entsprechend sind diese Parameter besonders hoch in den Flächen 2 und 3.

Ausbreitungsspezifische Parameter (Abb. 39 c)

Im Sekundärwald steigt der Sameneintrag durch zoochore Ausbreitung mit abnehmendem Vorkommen der Individuen mit chiropterochoren Früchten. Der Sameneintrag ist nur schwach mit der Anzahl von Individuen mit ornithochr ausgebreiteten Früchten korreliert. Die Samen neuer Arten mit ornithochorem und chiropterochorem Ausbreitungssyndrom stammen vorwiegend aus der Brache. Die vollständige Übereinstimmung von Position und Richtung der Parameter „neue-ornithochore-Samen“ und „neue-chiropterochore-Samen“ weist auf identische Ausbreiter hin. Im Sekundärwald gehören die häufigsten Samen neuer Arten mit ornithochorer Ausbreitung zu *Solanum* spp. (Solanaceae) und die Samen mit chiropterochorer Ausbreitung sind von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) zuzuordnen (Kap. 4.2.2.4). Samen beider Gattungen können laut Literatur sowohl von Vögeln als auch von Fledermäusen ausgebreitet werden (BERG 1978, VAN ROOSMALEN 1985). Die wenigen Samen aus dem Primärwald werden im Sekundärwald unabhängig vom Vorkommen



39 a: Darstellung der Flächen und Arten

Abb. 39 a und Abb. 39 b/c (siehe folgende Seite):

Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen des Sekundärwaldes als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.

Arten: *Bellucia grossularioides*, *Hevea brasiliensis*, *Memora adenophora*, *Memora spp.*, *Memora longilinea*, *Miconia pyrifolia*, *Miconia tomentosa* und *Vismia guianensis*.

Flächen: 10.1 bis 10.5: Flächen mit 10 Jahre altem Sekundärwald; 12.1 bis 12.5: gleiche Flächen mit 12 Jahre altem Sekundärwald

Individuen: Ind: Anzahl der Individuen

fr-Ind: fruchtende Individuen; frChi-Ind: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet; frOrn-Ind, vorwiegend ornithochor ausgebreitet;

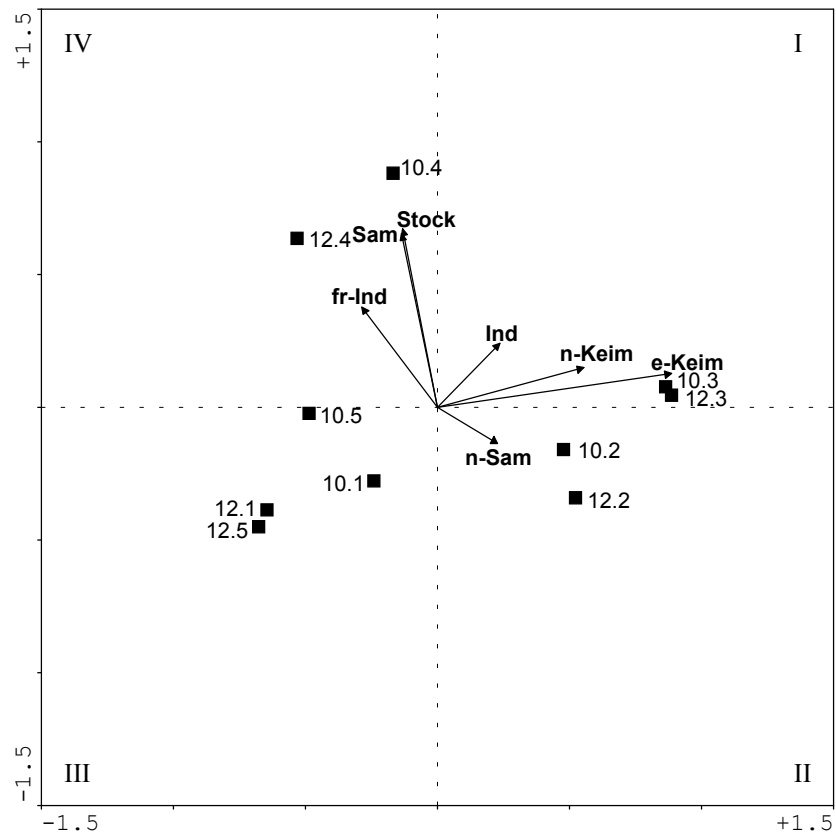
Samen: Sam: insgesamt eingetragene Samen

n-Sam: eingetragene Samen neuer Arten; n-chi-Sam: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet, n-epi-Sam: vorwiegend epizoochor ausgebreitet; n-orn-Sam: vorwiegend ornithochor ausgebreitet; n-pri-Sam: vorwiegend primatochor ausgebreitet

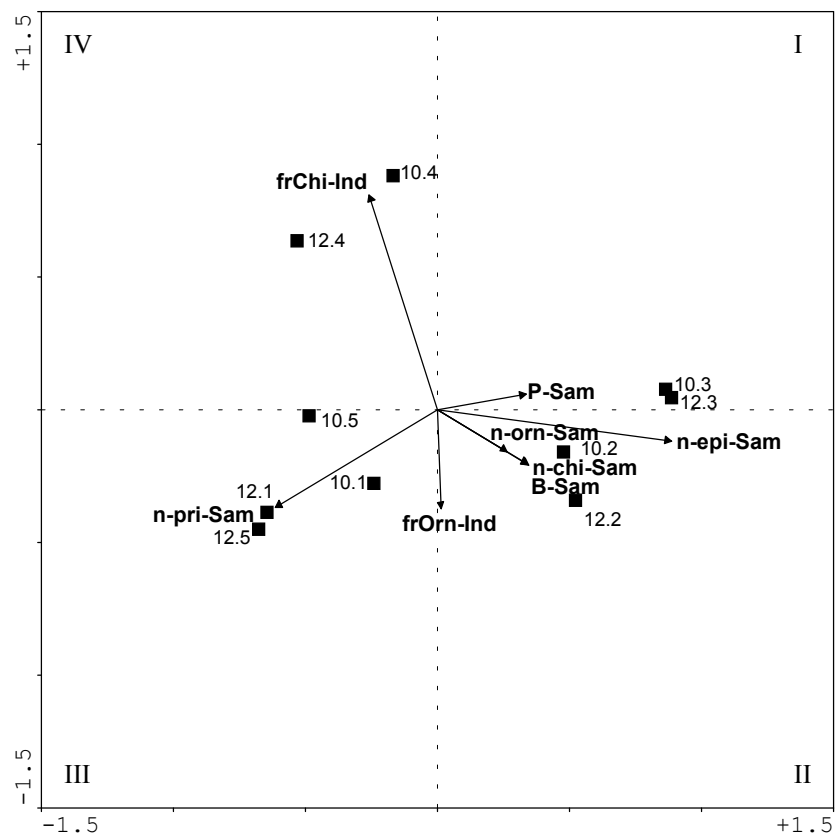
B-Sam: Samen aus der Brache, P-Sam: Samen aus dem Primärwald

Keimlinge: n-Keim: im Jahr neu gekeimt; e-Keim: etabliert, mindestens ein Jahr alt

Stockausschlag: Stock: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag



39 b: Darstellung der Flächen und der regenerationsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 95)



39 c: Darstellung der Flächen und der ausbreitungsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 95)

der fruchtenden Individuen ausgebreitet. Der einzige Samen mit primatochorer Ausbreitung gelangte, anders als die übrigen Samen aus dem Primärwald, in die Fläche 1. Diese Fläche liegt in einem Winkel des Sekundärwaldes, der in den Primärwald hinein ragt (Kap. 3.2, Abb. 2).

4.3.4 REPRODUKTION UND REGENERATION IM PRIMÄRWALD (ABB. 40 a - c)

Artenspektren (Abb. 40 a)

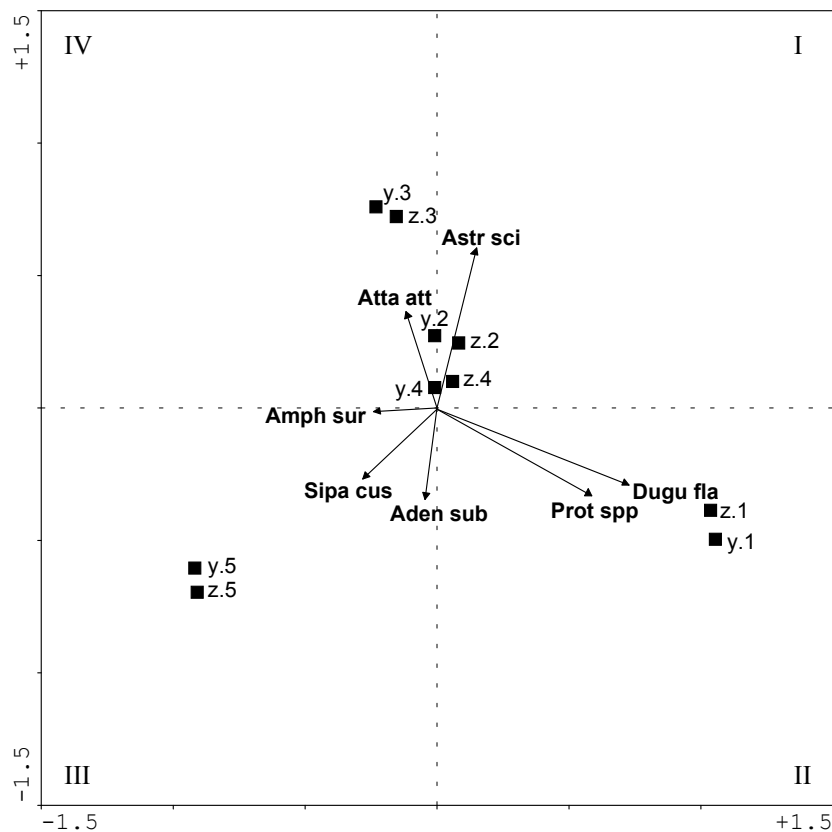
Die Artenzusammensetzungen der Untersuchungsflächen 1, 3 und 5 sind sehr unterschiedlich, während die Artenzusammensetzungen der Flächen 2 und 4 eine Mittelposition einnehmen. Die Artenzusammensetzungen der Fläche 5 werden von keiner Art im besonderen charakterisiert. Sie zeichnen sich jedoch generell durch eine hohe Artendiversität aus. Die Flächen 4, 2 und 3 werden zunehmend von Palmen bestimmt. *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides* sind die häufigen, stammlosen Palmen im Unterwuchs des Primärwaldes (Kap. 4.1.1.3). In der Fläche 1 sind *Duguetia flagellaria* (Annonaceae), die zweithäufigste Art auf den Flächen des Primärwaldes (Kap. 4.1.1.3), und *Protium* spp. (Burseraceae) typisch.

Regenerationsspezifische Parameter (Abb. 40 b)

Entsprechend der verschiedenen Artenspektren unterscheiden sich die Flächen in ihren reproduktions- und regenerationsspezifischen Parametern. Die Anzahl fruchtender Individuen und etablierter Keimlinge ist in der Fläche 1 am höchsten, wo *Protium* spp. und *Duguetia flagellaria* besonders häufig sind. Mit diesen beiden Parametern ist der Sameneintrag und der Eintrag von Samen neuer Arten negativ korreliert. Kein Zusammenhang besteht zwischen den vorher genannten Parametern und der Individuenzahl, dem Stockausschlag und der Anzahl neuer Keimlinge. Diese sind am höchsten in der Fläche 5.

Ausbreitungsspezifische Parameter (Abb. 40 c)

Bei der Untersuchung der zoochoren Ausbreitung im Primärwald korrelieren nur die fruchtenden Individuen mit chiropterochoren und synchoren Früchten miteinander. Die übrigen Ausbreitungssyndrome sind bei den fruchtenden Pflanzen nicht miteinander korreliert. Größere Übereinstimmungen zeigen jeweils die Parameter „Anzahl der Samen aus der Brache“ und „Samen neuer Arten mit chiropterochorer Ausbreitung“ sowie „Samenmenge aus dem Sekundärwald“ und „Samen neuer Arten mit ornithochorer Ausbreitung“. Die Samen neuer Arten aus dem Sekundärwald sind überwiegend Melastomataceae-Samen der Gattungen *Bellucia* und *Miconia* und werden ornithochor ausgebreitet (Kap. 4.2.2.4). Hingegen gehören die meisten Samen neuer Arten aus der Brache zu *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) und *Vismia guianensis* (Clusiaceae), die



40 a: Darstellung der Flächen und Arten

Abb. 40 a und Abb. 40 b/c (siehe folgende Seite):

Ordinationsmodell (PCA) der Artenlisten der unterschiedlichen Flächen des Primärwaldes als zusammenfassende Darstellung der Reproduktions- und Regenerationsprozesse.

Arten: *Astrocaryum sciophilum*, *Attalea attaleoides*, *Duguetia flagellaria*, *Protium* spp. und *Vismia guianensis*.

Flächen: y.1 bis y.5: Flächen des Primärwaldes 1996; z.1 bis z.5: Flächen des Primärwaldes 1998.

Individuen: Ind: Anzahl der Individuen

fr-Ind: fruchtende Individuen; frChi-Ind: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet; frOrn-Ind, vorwiegend ornithochor ausgebreitet; frPri-Ind: vorwiegend primatochor ausgebreitet; frSyn-Ind: vorwiegend synchor ausgebreitet

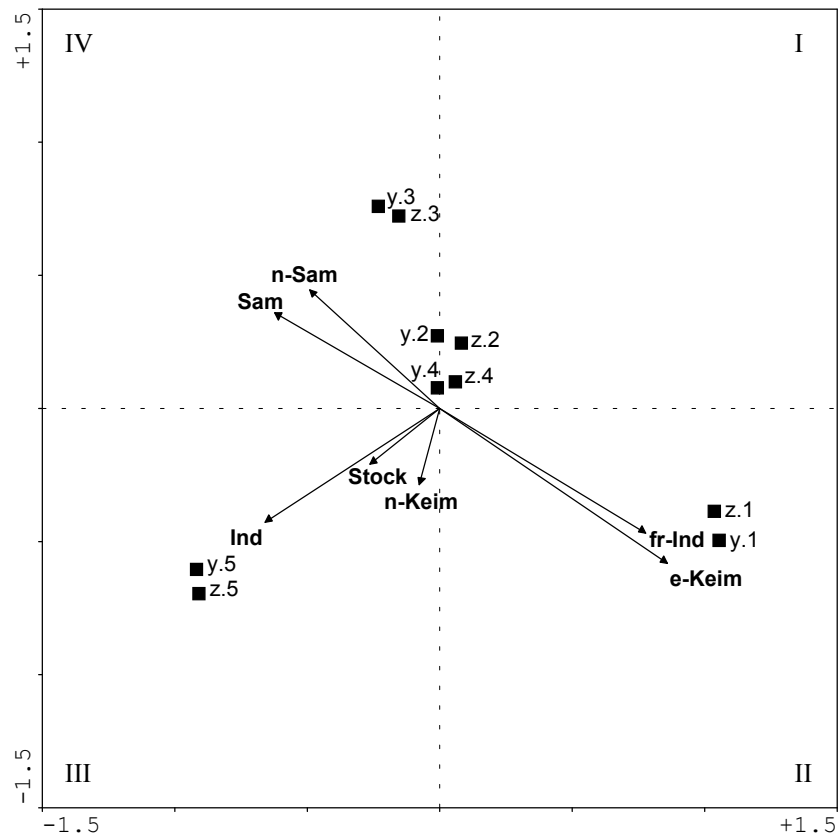
Samen: Sa: insgesamt eingetragene Samen

n-Samen: eingetragene Samen neuer Arten; n-chi-Sa: vorwiegend chiropterochor ausgebreitet, n-orn-Sa: vorwiegend ornithochor ausgebreitet;

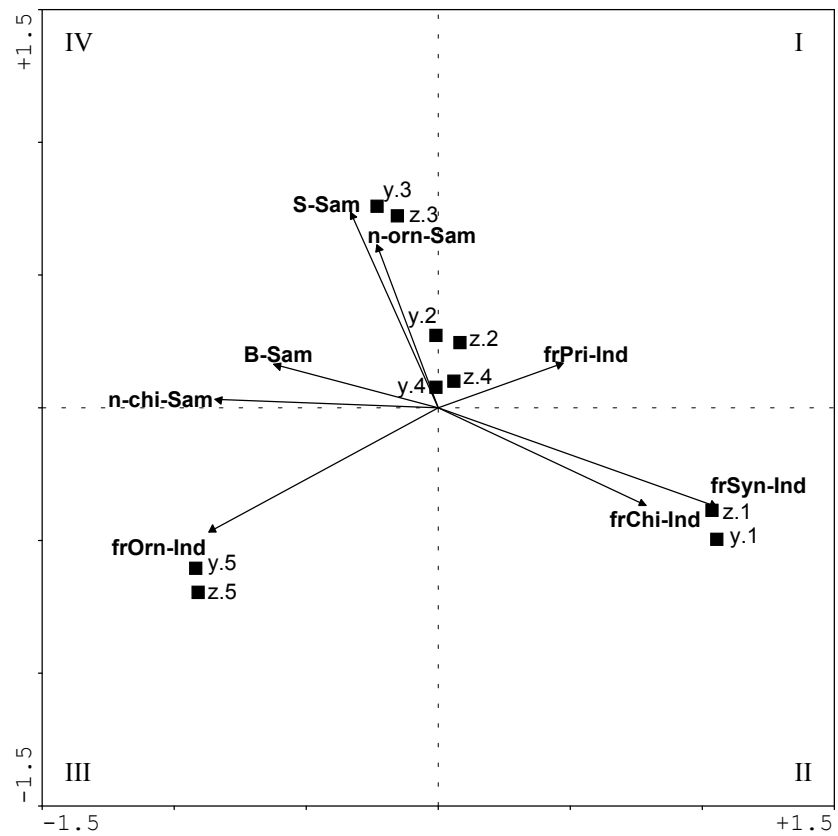
B-Samen: Samen aus der Brache; S-Samen: Samen aus dem Sekundärwald

Keimlinge: n-Keim: im Jahr neu gekeimt; e-Keim: etabliert, mindestens ein Jahr alt

Stockausschlag: Stock: Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag



40 b: Darstellung der Flächen und der regenerationsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 98)



40 c: Darstellung der Flächen und der ausbreitungsspezifischen Parameter
(Legende siehe S. 98)

vorwiegend chiropterochor ausgebreitet werden, sowie *Clidemia hirta* (Melastomataceae), deren Samen ornithochor ausgebreitet werden (Kap. 4.2.2.4). Das erklärt, warum die Übereinstimmung zwischen Samen aus der Brache und neue chiropterochor ausgebreitete Samen nicht so hoch ist wie bei den Samen aus dem Sekundärwald und den ornithochor ausgebreiteten Samen. Grundsätzlich zeigt sich, dass der Sameneintrag aus der Brache vorwiegend durch Fledermäuse erfolgt, der Sameneintrag aus dem Sekundärwald durch Vögel.

4.3.5 ZUSAMMENFASSUNG ZUR AUSWIRKUNG DER ARTENZUSAMMENSETZUNG AUF REPRODUKTIONS- UND REGENERATIONSPROZESSE

Im Vergleich der einzelnen Untersuchungsflächen zeigt sich auch innerhalb der einzelnen Vegetationstypen eine starke Heterogenität in der Artenzusammensetzung und den charakteristischen Reproduktions- und Regenerationsprozessen.

Die von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) dominierte Brachevegetation wird durch häufigen Stockausschlag und eine hohe Anzahl von fruchtenden Individuen mit chiropterochorer und ornithochorer Samenausbreitung charakterisiert. Neue Samen werden durch Vögel aus dem Sekundärwald eingetragen. Während in den Flächen mit dichten *Vismia*-Gebüschsen der Sameneintrag hoch ist, erfolgt jedoch die Keimung und Etablierung der Keimlinge vorrangig in den Flächen mit offenerer Brachevegetation.

In den durch Melastomataceae charakterisierten Sekundärwald werden Samen neuer Arten vor allem epizoochor und chiropterochor eingetragen. Primatochor ausgebreitete Samen gelangen nur bis zum äußersten Rand des Sekundärwaldes. Der Sameneintrag erfolgt hauptsächlich aus der Brache. Sowohl ornithochor als auch chiropterochor ausgebreitete Samen neuer Arten werden durch einen identischen Ausbreiter eingebracht. In der Fläche mit *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) ist die Reproduktion und Regeneration der natürlichen Vegetation schwächer ausgeprägt als auf den übrigen Flächen.

Für den durch die stammlose Palme *Astrocaryum sciophilum* charakterisierten Primärwald sind Individuen mit primatochor und synchor ausgebreiteten Samen sowie ein Eintrag ornithochor ausgebreiteter Samen typisch. Die ornithochor ausgebreiteten Samen, vorwiegend aus dem Sekundärwald, und die chiropterochor ausgebreiteten Samen aus der Brache werden durch unterschiedliche Ausbreiter eingetragen.

5 DISKUSSION

Standorte mit Terra-Firme-Wald werden in Amazonien immer häufiger in landwirtschaftliche Nutzung überführt, da die üppige Regenwaldvegetation eine hohe Fruchtbarkeit des Standortes suggeriert. Die meisten Böden sind jedoch nährstoffarm und nur die besonderen Anpassungen der Pflanzen, beispielsweise ein oberflächennahes Wurzelnetz und Symbiosen sowie langlebige und meist sklerophile Blätter, ermöglichen eine effiziente Nährstoffnutzung und dadurch die Entwicklung der vielschichtigen und dichten Vegetation (JORDAN 1985). Die meisten Kulturpflanzen der Landwirtschaft sind hingegen an die örtlichen Bedingungen nicht angepasst, so dass die landwirtschaftlich genutzten Flächen nach wenigen Jahren wegen mangelnder Produktivität aufgegeben werden und neue Primärwald-Flächen gerodet werden müssen. Der zu beobachtende steigende Flächenbedarf der Landwirtschaft führt dabei zur Zunahme von Brache- und Sekundärwald-Flächen (NEPSTAD et al. 1997).

In der vorliegenden Arbeit wurde die natürliche Regeneration nach landwirtschaftlicher Nutzung ursprünglich mit Terra-Firme-Wald bewachsener Flächen untersucht. Genauere Kenntnisse der Sukzession der Vegetation auf diesen anthropogen veränderten Flächen sowie der auftretenden Regenerationsprozesse erlauben eine bessere Beurteilung der Bedrohung der Primärwald-Arten und somit der regionalen Artendiversität durch die Landwirtschaft. Auf die Regenerationsprozesse benachbarter Vegetationstypen, nämlich die Campina Amazônica auf Sandböden, die Terra-Preta Vegetation auf Schwarzerden sowie die Várzea und der Igapó der unterschiedlichen Überschwemmungsbereiche, wird nicht eingegangen, da die unterschiedlichen Standortfaktoren und Artenspektren dort einen anderen Sukzessionsverlauf bewirken (Kap. 1.2).

5.1. ALLGEMEINE PROBLEMATIK

Den stärksten Einfluss auf die Sukzession besitzt die auf der Fläche und in ihrer Umgebung vorhandene Vegetation selbst (UHL & JORDAN 1984, Oberer Rio Negro, BUSCHBACHER et al. 1988, Paragominas). Dabei sorgen unterschiedliche Formen der Ausbreitung, Keimung und der Reproduktion der Arten für große lokale Unterschiede in den Artenspektren und Artfrequenzen (READER 1990). Eine unterschiedlich hohe Frucht- und Samenproduktion auf Individuen- und Bestandesebene beeinflusst die Samenausbreitung und somit die Anzahl möglicher Nachkommen (HOWE & SMALLWOOD 1982). Je nach Ausbreitungstyp wird der Samen unterschiedlich weit ausgebreitet (HAMRICK & LOVELESS 1989). Außerdem ist die Keimung von Samen vieler Pionierarten lichtinduziert, während viele Samen z. B. von Primärwald-Arten auch im Schatten

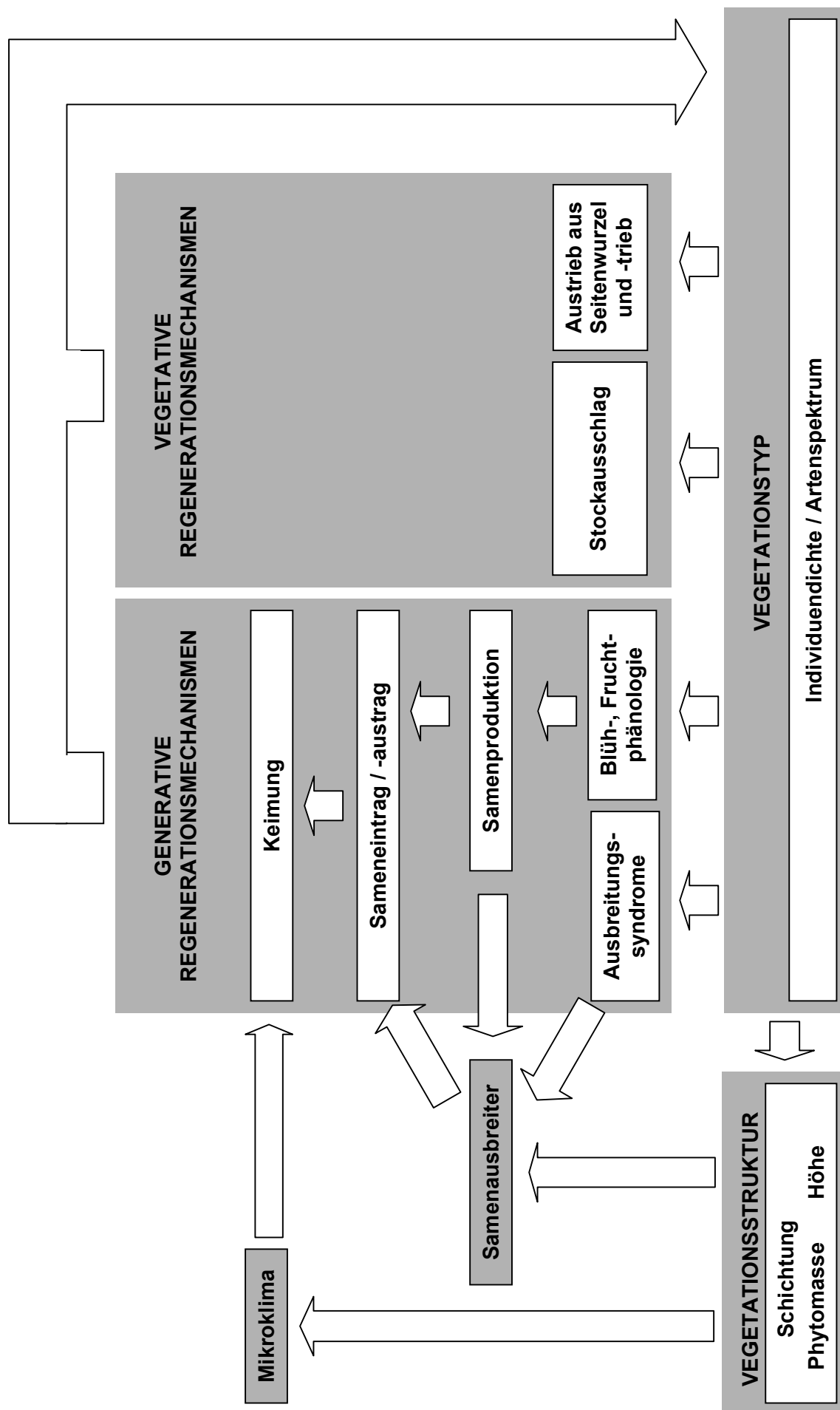


Abb. 41 : Ausgewählte Faktoren der vegetativen und generativen Regeneration in den drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald

keimen (PRIMACK 1990). Das Überleben der Keimlinge und Jungpflanzen wiederum kann z. B. durch Pathogene gefährdet sein, die z. T. unter Pflanzen der gleichen Art gehäuft auftreten (JANZEN 1970).

In Abbildung 41 sind die in dieser Arbeit untersuchten Faktoren sowie ihr gegenseitiger Einfluss dargestellt. Die Grundlage der Untersuchungen bildeten die verschiedenen Artenspektren und Individuendichten der drei Vegetationstypen Brache, Sekundär- und Primärwald. Diese variieren je nach Vegetationsalter und Intensität der Vornutzung und bestimmen die Vegetationsstruktur. In dieser Arbeit wurde die Vegetationsstruktur durch die Parameter „Wuchshöhe“, „Stratenbildung“ und „Biomasse“ erfasst. Gleichzeitig beeinflusst die Vegetation durch Artenspektrum und Individuendichte die mögliche generative und vegetative Regeneration.

Die generative Regeneration ist ein komplexer Ablauf unterschiedlicher Vorgänge. Durch artspezifische Ausbreitungssyndrome und die artspezifische Blüh- und Fruchtphänologie wird die Samenproduktion bestimmt, welche wiederum Einfluss auf den Samenauswurf und -eintrag hat, was letztendlich die Anzahl neuer Keimlinge bestimmt. Als „externe“ Faktoren greifen Mikroklima und Samenausbreiter, wie z. B. Tiere, Wind und Wasser, in mehrere Phasen der generativen Regeneration ein. Das Mikroklima wird vorwiegend durch die Vegetationsstruktur bestimmt. Das Vorkommen tierischer Samenausbreiter wird wesentlich durch die Ausbreitungssyndrome der Pflanzen und durch die Höhe der Samenproduktion beeinflusst.

Die vegetativen Regenerationsprozesse werden vorwiegend über Stockausschlag oder Austrieb aus Rhizomen vorangetrieben. Je nach Schnelligkeit und Stärke der vegetativen Regeneration können sich dann Arten nach Störung wieder etablieren. Zusätzlich können Pflanzen sich durch vegetativen Austrieb aus Seitenwurzeln und -trieben in die Umgebung ausbreiten. Somit ändern die generativen und vegetativen Regenerationsprozesse das Artenspektrum und die Individuendichte der Ausgangsvegetation und bewirken dadurch die Richtung der weiteren Regenerationsprozesse.

Die Untersuchung der komplexen Zusammenhänge der natürlichen Regeneration spontaner Vegetation nach landwirtschaftlicher Nutzung oder nach Brandrodungseinfluss stellt bei dem immer noch lückenhaften Kenntnisstand über die Flora und Fauna Amazoniens eine besondere Herausforderung dar. Der Vergleich der Ergebnisse aus den Vegetationsaufnahmen mit anderen Literaturaussagen und die Bestimmung der jeweiligen Samenausbreiter erweisen sich als besonders schwierig, da die Literaturangaben nicht

immer vollständig und z. T. auch widersprüchlich sind. Daher wird ihre jeweilige Problematik im Vorhinein diskutiert.

VERGLEICH DER ARTENSPEKTREN

Bei Vegetationsaufnahmen in den Tropen erweist sich der Vergleich der Ergebnisse mit anderen Arbeiten als schwierig, da sich keine Standardmethode etabliert hat und die Größe der aufgenommenen Pflanzen und der bearbeitete Fläche variieren. Aufgrund der hohen Artenvielfalt tropischer Lebensräume werden die untersuchten Pflanzen je nach Interessenschwerpunkt und die Aufnahmefläche je nach Durchführbarkeit ausgewählt. Um die Regenerationsprozesse zu untersuchen, wurden bei den Vegetationsaufnahmen dieser Arbeit alle Pflanzen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm in 30 cm Höhe) als Individuum erfasst. Die kleinen Pflanzen des Unterwuchses wurden als Arten aufgenommen. Dadurch wurden auch junge, neu aufwachsende Pflanzen von Baum- und Straucharten sowie kleinwüchsige Arten, die mit der aufwachsenden Vegetation in Wettstreit um Licht, Nährstoffe und Wasser stehen, in die Untersuchung integriert.

Auf den 1.000 m² je Vegetationstyp wurden insgesamt 660 Arten von Spermatophyten aus 272 Gattungen und 84 Familien gefunden. Diese Artenvielfalt entspricht den Werten anderer Arbeiten (KLINGE 1973, RIBEIRO et al. 1994) und zeigt, dass trotz der recht begrenzten Flächengröße ein fundierter Überblick über das lokale Artenspektrum des Primärwaldes sowie der Sekundär- und Brachevegetation gewonnen wurde. So wurden 1994 in dem nur 2 km entfernt liegenden, 100 km² umfassenden und über Jahrzehnte intensiv untersuchten Gebiet der Reserva Ducke, welches neben verschiedenen Sekundärvegetationen vorwiegend unterschiedliche Typen der Primärvegetation (Terra-Firme und Igapó) aufweist, Herbarexemplare von insgesamt 1.199 Gefäßpflanzen-Arten aus 510 Gattungen und 112 Familien bestimmt. Weitere 254 Arten konnten noch nicht eindeutig bestimmt werden (RIBEIRO et al. 1994).

Besonders im Primärwald kommt es durch die Aufnahme der krautigen und kleinwüchsigen, holzigen Arten zu einer höheren Artenanzahl als sie für andere Primärwaldflächen im Raum Manaus ermittelt wurden. Während in dieser Untersuchung 484 Arten pro 1.000 m² gefunden wurden, fanden PRANCE et al. (1976) 179 Arten pro Hektar bei einem Durchmesser in Brusthöhe (DBH) ab 15 cm und weitere 56 Arten auf einer Unterparzelle von 200 m² mit einem DBH zwischen 5 und 15 cm. In einer anderen Arbeit wurden auf einem Hektar 473 Arten mit einem Stammdurchmesser ab 5 cm DBH erfasst (PRANCE 1994). Etwa 40 km weiter östlich, am km 64 der Straße Manaus – Itacoatiara, bestimmte KLINGE (1973) auf einer 2.000 m² großen Primärwaldfläche 502 Arten aus über 50 Familien (untersuchte Größenklassen: >1,5 m bis 38,10 m Gesamthöhe). Die Arbeit von KLINGE (1973) integrierte damit auch kleinere Individuen

mit einem Durchmesser <5 cm und kommt am nächsten an die in dieser Studie ermittelte Artendiversität. Die durchgeführte Analyse der Artenspektren in den verschiedenen Vegetationsschichten zeigt, dass sich aber gerade die niedere Baumschicht (Stammdurchmesser von 1 bis 5 cm in 30 cm Höhe) von den Artenspektren des Unterwuchses und der höheren Baumschicht unterscheidet. In der niederen Baumschicht wachsen kleinwüchsige Arten, die an die schattigen Bedingungen des Standortes angepasst sind und ihn daher besonders charakterisieren. Somit ermöglichte die Ausdehnung der Vegetationsaufnahmen auf die kleinen Durchmesser einen umfassenden Überblick über das lokale Artenspektrum des Primärwaldes.

BESTIMMUNG DER TIERISCHEN SAMENAUSBREITER

Früchte können an Hand ihres Aussehens bestimmten Ausbreitungstypen zugeordnet werden (VAN DER PIJL 1982). Diese Zuordnung ist jedoch nur grob, da es keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Frucht und einzelnen tierischen Ausbreitern gibt (GAUTIER-HION et al. 1985, HOWE 1990). Trotz spezieller Pflanze-Tier-Wechselbeziehungen sind Form, Größe und Farbe der Frucht häufig Familienmerkmale, welche ungeachtet verschiedener ökologischer Bedingungen und unterschiedlicher Ausbreiterspektren ähnlich ausgebildet sind. Daher kann eine eindeutige Bestimmung der Samenausbreiter nur durch direkte Freilandbeobachtungen erfolgen (HERRERA 1986). Das geringe Vorkommen von potentiellen Samenausbreitern im Untersuchungsgebiet (GÖCKLER 1999) erfordert jedoch separate und zeitaufwendige Untersuchungen der Fauna, die nicht Gegenstand dieser Arbeit waren. Aus diesem Grund wurde für die Bestimmung der Ausbreitungssyndrome der auf den Untersuchungsflächen vorkommenden Pflanzen z. T. auf Literaturangaben aus anderen Regionen zurück gegriffen. Ursachen für die geringe Dichte der Fauna im amazonischen Primärwald sind zum einen der geringe Nährstoffgehalt der Blätter, zum anderen der hohe Holzanteil (98 %) der pflanzlichen Biomasse, der kaum von Tieren als Nahrungsgrundlage genutzt werden kann (SPONSEL 1986). In der nahe gelegenen Reserva Ducke wurden folgende Tiergruppen als potentielle Ausbreiter beobachtet (ARAUJO 1967): Beuteltiere, Fledermäuse, Gürteltiere, Nagetiere, Katzen, Huftiere, Primaten, Hühnervögel, Greifvögel, Papageien und Reptilien. Da der Primärwald in der Umgebung der Untersuchungsflächen noch weitgehend intakt ist und mit der Reserva Ducke über Korridore verbunden ist, kann für das Untersuchungsgebiet von einer ähnlichen Fauna ausgegangen werden.

5.2 CHARAKTERISIERUNG DER UNTERSUCHTEN VEGETATIONSTYPEN

Vegetationstypen können auf Grund ihrer Artenzusammensetzung und Vegetationsstruktur charakterisiert werden. Das Vorkommen von Arten im Unterwuchs weist dabei auf die zukünftige Vegetationsentwicklung hin (WEIDELT 1969).

ARTENSPEKTRUM UND VEGETATIONSSTRUKTUR

Brachevegetation

Nach der landwirtschaftlichen Nutzung wuchs eine Vegetation auf, die in ihrem Artenspektrum und ihrer Artendiversität stark von der ursprünglichen Primärwaldvegetation abwich. Die vier bis sechs Jahre alte Brachevegetation besaß mit 154 Arten pro 1.000 m² die geringste Artendiversität der untersuchten Vegetationstypen. Sie wurde vorwiegend von Pflanzen aus den Familien der Melastomataceae, Rubiaceae, Bignoniaceae und Euphorbiaceae gebildet. Nur 64 Arten aus dem ursprünglichen Primärwald wuchsen auch auf den Flächen der Brachevegetation.

Dominiert wurde die Gehölzvegetation der Brache durch die Arten *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* (Clusiaceae), die zusammen über 60 % der Individuen mit Stammdurchmesser ≥ 1 cm ausmachten. Diese *Vismia*-Gebüsche wechselten sich mit offenen, von Gräsern dominierten Flächen ab. Die Ungleichverteilung von *Vismia*-Gebüsch und Gräsern in der Brachevegetation wird nach UHL et al. (1981) durch folgende Faktoren verursacht: Beim Roden der Vegetation wird das geschlagene Holz nicht gleichmäßig auf der Fläche verteilt. In Bereichen mit unbedecktem Boden keimen dann vermehrt neu eingetragene Samen krautiger Arten, vor allem Gräser, aus. Die neu eingetragenen Gehölzsamen keimen hingegen eher auf den mit Restholz abgedeckten Böden. Dieser Effekt wurde auf den untersuchten Sekundärwald- und Bracheflächen durch den Einsatz von Raupenfahrzeugen erhöht, bei dem die obere Bodenauflage zur Seite geschoben wurde. Durch die unebene Bodenoberfläche wurden die Kuppen von der Bodenauflage befreit, während sich die Bodenauflage in kleinen Mulden ansammelte.

Nach vier Jahren betrug die geschätzte oberirdische Biomasse der Brachevegetation 32 t/ha Trockenmasse. In den weiteren zwei Jahren stieg sie auf 40 t/ha Trockenmasse an. Das entspricht einem jährlichen Biomassezuwachs von 4 t/ha. Dies ist relativ gering gegenüber den durchschnittlichen 6,8 t/ha, die in den ersten fünf Jahren der Sukzession nach drei Jahre dauernder traditioneller Slash-and-Burn Landwirtschaft ohne Maschineneinsatz auf einer ehemaligen Sekundärwaldfläche im Gebiet des Oberen Rio Negro festgestellt wurden (UHL 1987). Der geringe Biomassezuwachs kann Anzeichen einer intensiveren Vornutzung durch den Einsatz von Maschinen sein.

Sekundärwald

Im acht bis zwölf Jahre alten Sekundärwald lag die Artendiversität bei 235 Arten pro 1.000 m². Davon treten 117 Arten sowohl im Sekundärwald als auch im Primärwald auf. Wie in der Brachevegetation sind die Melastomataceae, Rubiaceae und Bignoniaceae die artenreichsten Familien. Weiter artenreiche Familien sind die Annonaceae, Mimosaceae und Flacourtiaceae.

Die Individuendichte der *Vismia*-Arten nahm im Vergleich zur Brachevegetation ab. Dennoch war *Vismia guianensis* auch im Sekundärwald die häufigste Art. Gleichzeitig stieg die Individuenzahl bei den Melastomataceae, wie z. B. von *Miconia pyrifolia*. Eine ähnliche Beobachtung machte UHL (1987) im Gebiet des Oberen Rio Negro auf einer Fläche nach traditioneller Landwirtschaft schon innerhalb der ersten fünf Jahre der Sukzession. Dieser schnelle Wechsel von *Vismia* spp. und Melastomataceae weist auf eine schnellere Sukzessionsabfolge hin. Die relativ langsame Abfolge der Sukzession auf den Untersuchungsflächen kann ebenfalls eine Auswirkung der intensiveren Vornutzung durch Maschineneinsatz verbunden mit Veränderungen der oberen Bodenschichten sein.

Primärwald

Mit 484 Arten pro 1.000 m² besitzt der Primärwald die höchste Artenvielfalt der untersuchten Vegetationstypen. Artenreiche Familien waren Caesalpiniaceae, Sapotaceae und Chrysobalanaceae. In den ersten floristischen Untersuchungen entlang der Straße Manaus-Itacoatiara in den 60er Jahren werden die Rosaceae, Lauraceae und erst dann die Sapotaceae und Lecythidaceae als artenreiche Familien genannt (RODRIGUEZ 1967). Dabei ordnete RODRIGUEZ (1967) unter „Rosaceae“ die Gattungen *Couepia*, *Hirtella* und *Licania* ein, die jedoch üblicherweise den Chrysobalanaceae zugeordnet werden (SILVA et al. 1977, GENTRY 1996, BOGGAN et al. 1992). Bei Untersuchungen, die KLINGE (1973) in der Nähe der in dieser Arbeit untersuchten Flächen durchführte, treten als besonders artenreiche Familien die Leguminosen, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Rubiaceae, Burseraceae, Annonaceae und Lecythidaceae auf. Das Auftreten unterschiedlicher artenreicher Familien weist auf die große Variabilität in den lokalen Artenspektren hin.

Die Arten der niederen Baumschicht (Stammdurchmesser, ≥ 1 cm und < 5 cm) sind für den Primärwald besonders charakteristisch. Sie kamen in den anderen Vegetationstypen nur sehr selten vor. In der niederen Baumschicht besaßen die Arecaceae die höchste Anzahl an Individuen. Insbesondere die stammlosen Palmen *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides* charakterisieren die dichte, niedere Baumschicht des Primärwaldes. Darüber hinaus trägt die hohe Individuenzahl von Sträuchern und kleinwüchsigen Bäumen zur dichten Ausbildung der niederen Baumschicht bei. Die Arten *Duguetia flagellaria* (Annonaceae), als Jungpflanzen lokal sehr stark auftretend, *Psychotria barbiflora* (Rubiaceae) und *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae) neben den Palmen *A. sciophilum* und *A. attaleoides* zählten zu den sechs häufigsten Arten im untersuchten Primärwald. Das Überleben dieser Pflanzen in der unteren Baumschicht wird durch das lückenhafte Kronendach, wie es auch auf anderen Flächen in der Region um Manaus beobachtet wurde (KLINGE 1973), ermöglicht, da genug Licht bis in die unteren Regionen gelangen kann. Nach RODRIGUES (1967) sind die meisten Primärwälder der Terra-firme hingegen sogenannte Hallenwälder mit geschlossenem Kronendach, wenig Unterwuchs und Lianen

sowie vielen Epiphyten. Ob der besondere Aufbau des Primärwaldes um Manaus mit seinem lichten Kronendach und der dichten unteren Baumschicht auf eine langzeitige, selektive Nutzung durch die Einwohner der Stadt zurückgeht oder durch besondere abiotische Standortfaktoren verursacht wird, kann hier nicht entschieden werden.

Die geschätzte Biomasse betrug im untersuchten Primärwald 314 bis 336 t/ha Trockenmasse. Dies ist im Vergleich zu den Daten für den Primärwald in der Manaus-Region von etwa 500 t/ha Trockensubstanz (KLINGE 1976) deutlich geringer, entspricht aber den Werten für die Region um Paragominas, Ostamazonien (UHL et al. 1988). Aufgrund der Nähe zur Stadt Manaus muss angenommen werden, dass über Jahrzehnte hinweg selektiv große Bäume aus dem Primärwald entnommen wurden. Ähnliches ist auch in der Region um Paragominas zu beobachten, wo sich gering genutzte Primärwälder mit „unberührten“ Wäldern abwechseln (UHL & KAUFMAN 1990). In der nur 2 km von den Untersuchungsflächen entfernten Reserva Ducke gab es schon in der Mitte des 20. Jahrhunderts kaum Bäume mit einem DBH von 50 bis 100 cm (LECHTHALER 1956). Ein weiterer Indikator für eine häufige Störung des Primärwaldes ist die hohe Anzahl von Melastomataceae, die sowohl auf den Sekundärwald-Flächen als auch im Primärwald mit hoher Individuendichte auftreten. Die Melastomataceae kommen vorwiegend in den Sekundärwäldern vor und haben im ursprünglichen Primärwald nur eine geringe Bedeutung (DUCKE & BLACK 1953). Obwohl in der Familie der Melastomataceae alle Lebensformen von Kraut bis hoher Baum und Epiphyt auftreten, sind die Samen, wie die vieler anderer kleinsamiger Arten, beim Keimen vom Licht abhängig. So sind Keimlinge der Melastomataceae 20 mal häufiger in den störungsbedingten Vegetationslücken anzutreffen als im geschlossenen Wald (ELLISON et al. 1993).

LANGFRISTIGER SUKZESSIONSVERLAUF

Die Sukzession vom Sekundärwald zum Primärwald durchläuft viele Zwischenstadien, wobei sich das Artenspektrum und auch die Verteilung der Lebensformen in den frühen Sukzessionsstadien grundlegend ändern (JANZEN 1975). In dieser Arbeit konnten die Vegetationstypen nur über einen Zeitraum von drei bis vier Jahren wiederholt untersucht werden. Somit sind direkte Aussagen zur langfristigen Sukzession innerhalb einer echten Zeitreihe nicht möglich. Jedoch besitzen die untersuchten Vegetationstypen ein unterschiedliches Alter. Die Brachevegetation ist im Untersuchungszeitraum 3 bis 6 Jahre alt, der Sekundärwald 8 bis 12 Jahre und der Primärwald ist als ursprüngliche Vegetation von weit höherem Alter. Reiht man nun die Untersuchungen der unterschiedlichen Vegetationsalter aneinander, so entsteht durch die parallele Beobachtung unterschiedlich alter Vegetationstypen eine „unechte Zeitreihe“. Werden innerhalb dieser unechten Zeitreihe Überschneidungen zwischen den unterschiedlichen Vegetationstypen gefunden,

kann angenommen werden, dass sie auseinander hervorgehen und somit zeitgleich unterschiedliche Phasen eines einzigen Sukzessionsverlaufs untersucht wurden.

Von der 4-jährigen Brachevegetation bis hin zum 12 Jahre alten Sekundärwald kommt es zu einer sukzessiven Änderung des Artenspektrums, insbesondere durch Artenzunahme bei den Melastomataceae und durch eine Abnahme der Individuendichte bei *Vismia guianensis*. Parallel zur sukzessiven Änderung der Artenspektren steigt die geschätzte oberirdische Phytomasse trotz Abnahme der Individuendichte von 32 t/ha Trockenmasse in der jungen Brachevegetation auf 142 t/ha Trockenmasse im 12 Jahre alten Sekundärwald.

Während eine sukzessive Entwicklung der Brachevegetation zum Sekundärwald an Hand von Biomasse und Artenzusammensetzung gut aufgezeigt werden kann, sind Übergänge vom Sekundärwald zum Primärwald lediglich in Ansätzen zu finden. In der Brachevegetation und im Sekundärwald werden die Artenspektren des Unterwuchses (Stammdurchmesser der Individuen < 1 cm) mit zunehmendem Vegetationsalter dem Primärwald ähnlicher, da sich Primärwald-Arten als Keimlinge und Jungpflanzen etablieren. Langfristig werden diese Primärwald-Arten in die niedere und höhere Baumschicht der Brachevegetation und des Sekundärwaldes hineinwachsen. Die Primärwald-Arten stammen aus der höheren Baumschicht und kommen auch im Unterwuchs des Primärwaldes vor, wo sich die Baumarten ebenfalls als Keimlinge und Jungpflanzen etabliert haben. Somit lassen die Arten der höheren Baumschicht eine stärkere generative Regeneration oder bessere Samenausbreitung vermuten als die Arten der unteren Baumschicht. Nach UHL (1987) bilden Arten aus dem Primärwald erst nach 50 Jahren wieder einen bedeutenden Anteil an der Sekundärvegetation. Leider standen Flächen in diesem Vegetationsalter auf der SHIFT-Untersuchungsfläche nicht zur Verfügung. Die hier in den drei Vegetationstypen parallel durchgeführten Untersuchungen können der direkten Angrenzung aneinander trotz der unterschiedlichen Vornutzung und des schwachen Übergangs zwischen Sekundär- und Primärwald als Beobachtung eines einzigen Sukzessionsverlaufs gewertet werden.

BEWERTUNG DER INTENSITÄT DER VORNUTZUNG VON BRACHEVEGETATION UND SEKUNDÄRWALD DURCH VERGLEICH MIT EHEMALIGEN WEIDEFLÄCHEN

Neben dem verschiedenen Alter unterscheiden sich die drei Vegetationstypen vor allem in der Intensität der Vornutzung. Die landwirtschaftlich genutzten Flächen waren einmal (Sekundärwald nach Kautschuk-Anzucht) bzw. zwei- bis dreimal (Brachevegetation nach Abrennen des Sekundärwaldes) gerodet und gebrannt worden. Im benachbarten Primärwald waren nur selten einzelne Bäume geschlagen und entfernt worden. Eine intensivere Vornutzung verlangsamt die nachfolgende Sukzession (UHL et al. 1981,

NEPSTAD et al. 1991) und verzögert dadurch die Ausbildung einer dem Primärwald ähnlichen Vegetation.

Im direkten Vergleich mit den Arbeiten von UHL et al. (1988) kann mittels Biomasse und Kronenschluss die Intensität der landwirtschaftlichen Vornutzung der hier untersuchten Flächen mit Sekundärvegetation bestimmt werden (Tab. 16). Zusätzlich werden bei UHL et al. (1988) Angaben über die Dauer der Sukzession bis zur Ausbildung einer primärwald-ähnlichen Vegetation gemacht. Der in der vorliegenden Arbeit untersuchte Primärwald entspricht der ursprünglichen Vegetation und wird trotz des selektiven Holzeinschlags als Vegetation ohne Vornutzung bewertet. Mit ermittelten 314 bzw. 336 t/ha Trockengewicht stimmt die Phytomasse des Primärwaldes auch in etwa mit der des von UHL et al. (1988) untersuchten Primärwaldes überein. Ein von FEARNESIDE et al. (1993) in der Nähe von Manaus untersuchter Primärwald wies ebenfalls mit durchschnittlichen 265 t/ha (± 110 t/ha) eine ähnliche oberirdische Phytomasse auf.

Tab. 16: Vergleich der Vegetationsentwicklung von Brache, Sekundärwald und Primärwald mit der Vegetationsentwicklung nach unterschiedlich intensiver Weidenutzung in Paragominas (Ostamazonien). Eigene Daten sind hervorgehoben, Vergleichsdaten von UHL et al. (1988) sind mit * gekennzeichnet.

Intensität der Nutzung	Alter der Vegetation	Phytomasse Trockengewicht [t/ha]	Kronendach	Biomasse des Primärwaldes erreicht in:
Primärwald	unbekannt	314-336	geschlossen	
Primärwald*	unbekannt	300	geschlossen	
leicht*	8 Jahre	88	geschlossen	100 Jahren
Sekundärwald	8 Jahre	80	geschlossen	ca. 100 Jahren
Brachevegetation	6 Jahre	40	teilw. geschlossen	ca. 150 Jahren
moderat*	8 Jahre	35	teilw. geschlossen	200 Jahren
schwer*	8 Jahre	4,7	< 1 Baum je 100 m ²	500 Jahren

Der untersuchte Sekundärwald nach Kautschukanzucht entspricht der leichten Nutzungsintensität nach UHL et al. (1988), da er nach acht Jahren ebenfalls ein geschlossenes Kronendach zeigte und eine Biomasse von 80 t/ha aufwies, ein Viertel der geschätzten ca. 320 t/ha des Primärwaldes (Tab. 16). Die Biomasse des Primärwaldes wird der Sekundärwald somit nach den Schätzungen von UHL et al. (1988) erst nach ca. 100 Jahren erreichen. Entscheidend für die geringe Nutzungsintensität ist eine frühe

Etablierung von Primärwald- und Sekundärwald-Arten zwischen den Kautschukbäumen schon während der Anbauphase.

Das Abbrennen des aufgewachsenen Sekundärwaldes erhöht die Nutzungsintensität annähernd auf das sogenannte moderate Niveau nach UHL et al. (1998) (Tab. 16). So weist die sechs Jahre alte Brachevegetation in großen Bereichen noch immer offene Grasflächen auf. Dabei sind die offenen Flächen vorwiegend in den Blöcken C, D, E der Versuchsfläche zu finden, wo die Sekundärvegetation nach der Plantagennutzung zwei Mal geschlagen und gebrannt wurde (Kap. 2.4). Auch die Biomasse von 40 t/ha ist zu gering um in den folgenden zwei Jahren auf 80 t/ha zu steigen. Die Biomasse eines Primärwaldes wird ausgehend von der untersuchten Brachevegetation erst nach etwa 150 Jahren erreicht.

5.3 VEGETATIVE REGENERATION

Eine vegetative Regeneration findet vorwiegend dann statt, wenn eine geringe Störung erfolgt, wie sie durch Tiere und umfallende Bäume im Primärwald zu beobachten ist, oder wenn regelmäßig ein totaler Biomasseverlust auf der Fläche auftritt (BELLINGHAM & SPARROW 2000). Einerseits war die spontane Vegetation auf den hier untersuchten Sekundär- und Bracheflächen durch Rodung und Brand einer kurzzeitigen, aber intensiven Störung mit totalem Biomasseverlust ausgesetzt. Andererseits bedeutet das regelmäßige Zurückschlagen der spontanen Vegetation während der Kulturphase geringe, aber sich regelmäßig wiederholende Störungen für die Pflanzen. Liegen zwischen zwei Störungen sehr kurze Intervalle von wenigen Jahren, so gelangen viele Bäume nicht zur Frucht- und Samenreife. Das Überleben einer Art wird dann allein durch das Vorkommen von Speicherreserven für den vegetativen Neuaustrieb bestimmt (BELLINGHAM & SPARROW 2000). Beide anthropogenen Störungsformen kommen unter natürlichen Bedingungen nicht vor und bedeuten einen besonderen Selektionsdruck, an den nicht alle Arten der spontanen Vegetation angepasst sind. Die anthropogenen Störungen verursachen daher eine Abweichung vom „normalen“ Sukzessionsverlauf, wie er z. B. bei umgestürzten Bäumen auftritt (siehe auch Kap. 1.2).

Den höchsten Anteil vegetativ regenerierter Individuen besitzt die Brachevegetation, in der auf 1.000 m² insgesamt 266 Pflanzen mehrfachen Stockausschlag aufwiesen. Dies sind etwa zehnmal mehr Pflanzenindividuen mit mehrfachem Stockausschlag als im untersuchten Primärwald, der nur gering gestörten Vergleichsvegetation. Besonders charakteristisch ist der Stockausschlag für die häufigen Pionierarten *Vismia guianensis*, *V. cayennensis* (Clusiaceae), *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), *Clidemia hirta* (Melastomataceae) und *Piper hispidum* (Piperaceae) sowie für mehrere Lianen. Von

Lianen ist in der Regel ein gutes Regenerationsvermögen durch Stockausschlag bekannt (JANZEN 1975). Bei den Pionierarten muss davon ausgegangen werden, dass sie sich im frühen Sekundärwald, vor dem letzten Brand, über Keimung etablierten und nach dem erneuten Roden und Abbrennen vegetativ austrieben. Für die vegetative Ausbreitung ist entscheidend, in welcher Höhe die Pflanzen Überdauerungsknospen ausbilden (BELLINGHAM & SPARROW 2000). Je näher die Überdauerungsknospen am Boden ausgebildet werden, desto leichter können sie das Schlagen und Brennen unbeschadet überstehen. Durch die Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung (Abb. 42) zeigen *V. guianensis*, *C. hirta* und *P. hispidum*, dass sie sogar im und am Boden geschützte Überdauerungsknospen ausbilden. Gleichzeitig wird deutlich, dass *V. guianensis* und *C. hirta* mit mehreren Trieben aus einer Überdauerungsknospe austreiben. Dadurch kann bei beiden Arten nicht eindeutig unterschieden werden, ob sich die Pflanzen über mehrfachen Stockausschlag oder über austreibende Seitenwurzeln etabliert haben. *C. concolor* zeigte keine vegetative Ausbreitung. In der Zona Bragantina, Ostamazonien, einem stark durch Shifting-Cultivation genutzten Gebiet, gehört die verwandte Art *C. palmata* zu den Arten, die regelmäßiges Schlagen und Brennen selten vegetativ überstehen und nur über Samenkeimung regenerieren (SKATULLA 1994). Daher kann davon ausgegangen werden, dass *C. concolor*, obwohl sie nach vereinzelttem Schlagen und Brennen vegetativ austreiben kann, eine erhöhte Schlag- und Brandfrequenz nicht überleben würde und bei intensiverer Nutzung im Untersuchungsgebiet seltener wird. So ist *C. concolor* auf den noch landwirtschaftlich genutzten Flächen des SHIFT-Experiments seltener anzutreffen.

Im Sekundärwald war der mehrfache Stockausschlag um zwei Drittel geringer als in der Brachevegetation. Dabei zeigten vorwiegend *Vismia guianensis* und einige Primärwaldarten mehrfachen Stockausschlag. Dieser geringe Anteil an vegetativ ausgetriebenen Pflanzen liegt daran, dass sich die lichtliebenden Pionierarten *Cecropia concolor*, *Clidemia hirta* und *Piper hispidum* im schattigen Unterwuchs nicht mehr etablieren konnten.

Im Primärwald zeigten nur 27 Pflanzen pro 1.000 m² mehrfachen Stockausschlag, wobei keine Art eine ausgeprägte Tendenz zur Bildung von mehrfachem Stockausschlag aufwies. Bei geringen Störungen, die z. B. durch Tiere und umfallende Bäume verursacht werden, sind Speicherorgane nicht notwendig. Somit regenerieren auch typische, sich obligat aussamende Arten vegetativ (BELLINGHAM & SPARROW 2000). Auf den Bracheflächen und im Sekundärwald überlebten einige typische Arten des ursprünglichen Primärwaldes trotz der mehrfachen Brandrodungen und dem regelmäßigen Zurückschlagen neu aufwachsender Sprosse während der Kulturphase. Das häufige Zerstören der oberirdischen

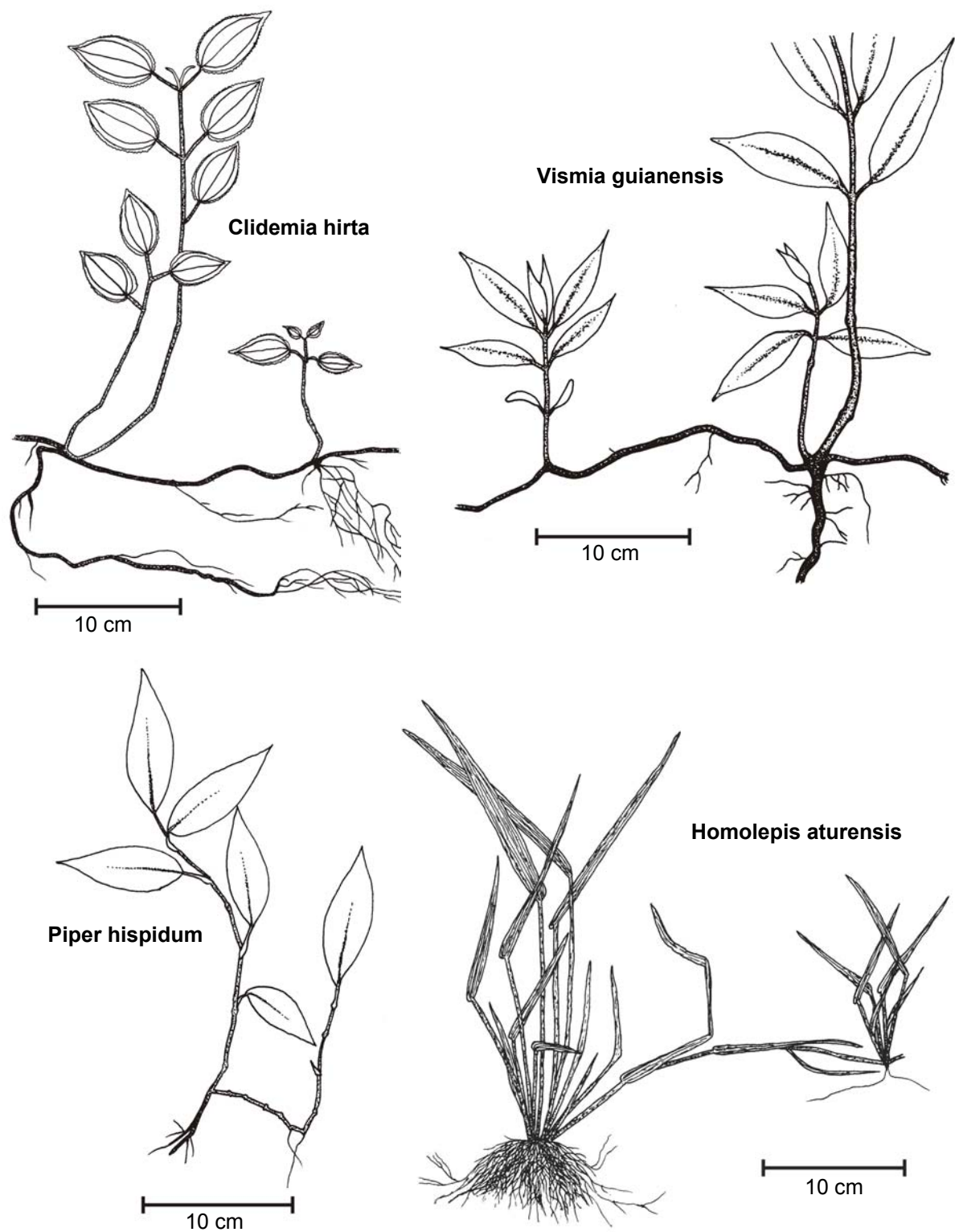


Abb. 42: Graphische Darstellung der vegetativen Ausbreitung bei *Clidemia hirta* (Melastomataceae), *Piper hispidum* (Piperaceae), *Vismia guianensis* (Clusiaceae) und *Homolepis aturensis* (Poaceae).

Biomasse verbraucht zunehmend die Energiereserven der Pflanzen und führt zum Absterben vieler Primärwald-Arten (PRANCE 1975b, UHL et al. 1981, UHL 1987, UHL et al. 1988). So ist die Anzahl der vegetativ regenerierten Individuen von einigen Primärwald-Arten wie *Goupia glabra* (Celastraceae) und *Memora adenophora* (Bignoniaceae) im Sekundärwald höher als in der Brachevegetation, die erst nach erneutem Roden und Abbrennen des Sekundärwaldes aufwuchs. Weitere Primärwald-Arten, wie *Amphirrhox surinamensis* (Violaceae), *Pogonophora schomburgkiana* (Euphorbiaceae) und *Rinorea racemosa* (Violaceae) ertragen auch mehrmalige Brandrodung und sind in der Brachevegetation und im Sekundärwald gleich häufig anzutreffen. In einer jungen Brachevegetation der EMBRAPA regenerierten nach einmaliger Brandrodung und landwirtschaftlicher Nutzung folgende Primärwald-Arten vegetativ: *Eschweilera odora*, *Pogonophora schomburgkiana*, *Swartzia corrugata*, *Brosimum rubescens*, *Pelthogyne caringae* subsp. *glabra*, *Pithecelobium racemosum*, *Caryocar villosum*, *Pouteria guianensis* und *Aspidospermum oblongum* (ALBUQUERQUE 1980). Bis auf *P. schomburgkiana* kommen diese Arten nur selten oder gar nicht auf den Bracheflächen oder im Sekundärwald vor. Nach GENTRY (1978) verhindert der Einsatz von Feuer eine vegetative Regeneration vieler Primärwald-Arten.

5.4 BLÜH- UND FRUCHTPHÄNOLOGIE DER ARTEN

Neben der vegetativen Regeneration können Pflanzen neue Standorte auf generativem Wege, d. h. über Frucht- und Samenproduktion, Samenausbreitung und Keimung besiedeln. Für die Besiedlung neuer Flächen ist die Ausbreitung der Samen die wichtigste Voraussetzung. Wie viele Samen ausgebreitet werden, hängt zum einen von der Anzahl blühender und fruchtender Individuen und Arten ab. Zum anderen ist die Form der Samenausbreitung von Bedeutung, da Samen von unterschiedlichen Ausbreitungsvektoren, wie z. B. Wind, Vögel oder Fledermäuse, in unterschiedliche Entfernung und in verschiedene Habitate ausgebreitet werden (HAMRICK & LOVELESS 1989).

BLÜTEN- UND FRUCHTANGEBOT

Im dreijährigen Untersuchungszeitraum blühten und fruchteten nur eine geringe Anzahl der gefundenen Arten. In jedem Vegetationstyp bildeten weniger als 25 % der gefundenen Arten Blüten aus. Während bei Pionierpflanzen die Bestäubung durch Wind und Insekten sowie die häufige Selbstbefruchtung eine hohe Fruchtbildung sichern (OPLER et al. 1980), kamen nur einige Primärwald-Arten nach der Blüte zur Fruchtreife. In der Brachevegetation gelangten 2 der 37 blühenden Arten während des Untersuchungszeitraumes nicht zur Fruchtreife. Im Sekundärwald waren es 10 der 34 blühenden Arten und im Primärwald 18 der 49 blühenden Arten. Eine Ursache für einen ausbleibenden Fruchtansatz ist die Diözie vieler tropischer Bäume (BAWA et al. 1990), da

an Pflanzen mit rein männlichen Blüten die Fruchtbildung nicht stattfindet und weibliche Individuen auf der Untersuchungsfläche nicht vorhanden waren. Die Abhängigkeit von spezialisierten Bestäubern wie Vögel und Fledermäuse und das Unvermögen zur Selbstbestäubung (OPLER et al. 1980) verringern bei den monözischen Pflanzen weiterhin die Befruchtungsrates der Blüten im Primärwald. Zusätzlich ist zu beobachten, dass viele bestäubte Blüten vor der Fruchtbildung absterben (BAWA et al. 1990). Hier dienen die Blüten, ähnlich wie rein männliche Blüten, nur als Pollenlieferant (BAKER et al. 1983).

Die Brachevegetation weist mit 321 blühenden Pflanzen die meisten blühenden Individuen der untersuchten Vegetationstypen während des Untersuchungszeitraumes auf. Dies entspricht einem Anteil von etwa 10 % aller Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) der untersuchten Brachevegetation. Aufgrund ihrer kurzen Lebensspanne sind Pionierarten auf eine frühe Blüte und Fruchtbildung, verbunden mit einer langen Blüh- und Fruchtdauer angewiesen (OPLER et al. 1980). Der zu beobachtende anuelle oder subanuelle Fruchtrhythmus der meisten Arten sichert darüber hinaus eine ganzjährige Frucht- und Samenproduktion. Nach UHL et al. (1981) blühten im Gebiet des Oberen Rio Negro die ersten krautigen Arten schon vier Monate nach Brandrodung, holzige Pflanzen nach zehn Monaten. Zusätzlich zur Anpassung an die kurze Lebensspanne der Pionierpflanzen sind die Pflanzen der Brachevegetation durch den vegetativen Neuaustrieb nach Abholzen der Vegetation physiologisch älter als auskeimende Individuen. Daher konnten in der Zona Bragantina (Ostamazonien) in der Brachevegetation bei Baumarten schon nach ein bis zwei Jahren eine Blüte an den regenerierten Trieben beobachtet werden (JACOBI 1997).

Im Lauf der Sukzession nimmt die Anzahl samenproduzierender Individuen ab. Im Sekundärwald blühten mit 127 Individuen nur 4 % der Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) im Untersuchungszeitraum. Zusätzlich nimmt die Anzahl der fruchtenden Individuen mit supra-annuellem Fruchtrhythmus zu. Trotz geringerer Blüh- und Fruchthäufigkeit werden im Sekundärwald das ganze Jahr über Früchte und Samen gebildet.

Im Primärwald blühten während der 3-jährigen Untersuchung nur 95 Individuen. Dies entspricht einem Anteil von 0,3 % aller Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) auf den untersuchten Primärwald-Flächen. Ursachen für das geringe Auftreten blühender Pflanzen sind die lange Juvenilphase der Bäume und das häufige Vorkommen des supra-annuellen Fruchtrhythmus mit unregelmäßigen, mehrjährigen Abständen. Die Abstände im supra-annuellen Fruchtrhythmus sind dabei oft genetisch vorbestimmt. Die meisten Lecythidaceae, wie in dieser Studie z. B. die Art *Eschweilera coriacea*, zeigen einen 2-jährigen Blüh- bzw. Fruchtrhythmus (ROTH 1987). Dabei minimiert die seltene und kurzzeitige Blüten- und Fruchtbildung den Prädatorenbefall (ROTH 1987). Durch die sehr seltene Blüten- und

Fruchtbildung war auf den untersuchten 1.000 m² des Primärwaldes keine über drei Jahre durchgängige Frucht- und Samenproduktion zu beobachten. Bei den hohen Bäumen zeigten sich hingegen saisonale Blüh- und Fruchtmaxima. Kleinwüchsige Arten der unteren Baumschicht blühten und fruchteten wiederum unabhängig von der Jahreszeit. Die unterschiedliche Blühphänologie wird durch ein jahreszeitlich schwankendes Mikroklima im Kronendach einerseits und durch ein gleichmäßiges Mikroklima in den unteren Vegetationsschichten andererseits verursacht (ROTH 1987).

CHARAKTERISIERUNG DER VEGETATIONSTYPEN ÜBER DIE SAMENAUSBREITUNG

In allen drei Vegetationstypen fruchteten im Untersuchungszeitraum meist Arten mit ornithochorer und chiropterochorer Ausbreitung. So werden 81,8 % aller holzigen Arten auf den Untersuchungsflächen durch Wirbeltiere ausgebreitet (Tab. 17). Dieser hohe Anteil der Ausbreitung durch Wirbeltiere ist nur für die feuchten Neotropen typisch, wo er nach HOWE & SMALLWOOD (1982) im Durchschnitt bei 85,5 % liegt. In anderen Klimazonen liegt der Anteil der durch Wirbeltiere ausgebreiteten Arten bei etwa 50 %.

Tab. 17: Verteilung holziger Arten auf die unterschiedlichen Ausbreitungstypen, im Vergleich zu verschiedenen Klimazonen. Eigene Daten sind hervorgehoben, Vergleichsdaten von HOWE & SMALLWOOD (1982) sind mit * gekennzeichnet.

Klimazone	Ausbreitungsvektor				
	Wirbeltiere	Wind	Wasser	Pflanze	andere
Gemäßigte Breiten*	48,5 %	21,0 %	0,0 %	0,0 %	30,5 %
Paläotropen*	53,4 %	27,1 %	0,0 %	0,0 %	19,5 %
Trockene Neotropen*	53,5 %	34,9 %	0,3 %	6,8 %	4,5 %
Feuchte Neotropen*	85,5 %	10,1 %	1,0 %	2,1 %	1,4 %
Manaus	81,8 %	12,3 %	0,9 %	5,0 %	0,0 %

Epizoochorie sowie die Ausbreitung durch Wind und Wasser kamen im Untersuchungsgebiet vorwiegend bei den fruchtenden Arten der Brachevegetation vor. Dennoch bildeten diese Ausbreitungstypen gegenüber der ornithochoren und chiropterochoren Ausbreitung auch in der Brachevegetation nur eine untergeordnete Rolle, da nur wenige Individuen (Stammdurchmesser ≥ 1 cm) diese Ausbreitungstypen ausbilden. Epizoochorie und Anemochorie sind typische Ausbreitungstypen der krautigen Arten in den Neotropen (UHL et al. 1981, BAKER et al. 1983). Krautige Individuen sind in dieser Arbeit aus methodischen Gründen nicht in ihrer Individuenhäufigkeit aufgenommen worden. Der Sekundärwald besaß neben den überall vorkommenden Ausbreitungssyndromen Ornitho- und Chiropterochorie keine weiteren Ausbreitungstypen.

Synchorie und Primatochorie, als weitere Formen der Samenausbreitung durch Wirbeltiere, waren hingegen typisch für die fruchtenden Arten des untersuchten Primärwaldes. Diese Verschiebung der Ausbreitungssyndrome innerhalb der Sukzession von der Brachevegetation, über den Sekundärwald hin zum Primärwald stimmt mit Ergebnissen anderer Arbeiten überein. Nach WILLSON et al. (1989) werden in den Neotropen Pionierarten der frühen Sukzession meist durch Fledermäuse und Vögel ausgebreitet, die Arten neotropischer Regenwälder hingegen vorwiegend durch Vögel und Säugetiere. Gleichzeitig ist in den Neotropen im Lauf der Sukzession eine allgemeine Zunahme der Arten mit Tierausbreitung zu beobachten (OPLER et al. 1980).

In der Brachevegetation und im Sekundärwald ist vor allem durch die vielen Arten der Melastomataceae ein regelmäßiges Nahrungsangebot für Vögel gewährleistet. Die häufigste blühende und fruchtende Art ist jedoch *Vismia guianensis*, eine chiropterochor ausgebreitete Art. Durch die ausgeprägten Fruchtmaxima von *V. guianensis* schwankt das Fruchangebot für Fledermäuse im Jahresverlauf besonders stark. Die Bildung von chiropterochoren Früchten ist vor allem im Sekundärwald fast ausschließlich auf die Regenzeit beschränkt, wo sie dann in großer Menge vorhanden sind. Nach der Fruit-Crop-Size-Hypothese werden durch ein größeres simultanes Fruchangebot der Pflanzen mehr potentielle Samenausbreiter angelockt und die Samen effizienter ausgebreitet. Hierbei ist nicht die Fruchtmenge des einzelnen Baumes entscheidend, sondern das Fruchangebot der lokalen Bestände (LASKA & STILES 1994, ORTIZ-PULIDO & RICO-GRAY 2000). Entsprechend ist für die Brachevegetation und den Sekundärwald eine effizientere Samenausbreitung anzunehmen als für den Primärwald.

5.5 FERNAUSBREITUNG DER SAMEN IN ANDERE VEGETATIONSTYPEN

Nach JANZEN (1969) erfüllt eine generative Diaspore folgende drei Funktionen: die genetische Rekombination, die Flucht vor möglichen Pathogenen und Prädatoren am Standort der Mutterpflanze sowie die Kolonisierung neuer Areale. Die Funktionen Flucht und Kolonisierung basieren auf einer erfolgreichen Fernausbreitung der Samen. Eine Fernausbreitung konnte in dieser Untersuchung nur für weniger als 1 % der insgesamt 807.446 gesammelten Samen eindeutig festgestellt werden, da sie von Arten stammten, die nicht in der Vegetation als adulte Pflanze auftraten. Über 99 % dieser Samen neuer Arten werden nach Literatur (siehe Artenliste in Kap. 8) durch Vögel und Fledermäuse ausgebreitet. Somit sind im Untersuchungsgebiet für die Fernausbreitung fast ausschließlich die Vögel und Fledermäuse verantwortlich.

Der insgesamt hohe Sameneintrag in die Brachevegetation, bestehend aus ca. 5.000 Samen pro m² und Jahr, stammte vorwiegend von Samen der eigenen Vegetation. Über 50 %

dieser Samen gehörten zu *Vismia guianensis*. Der Sameneintrag neuer Arten aus anderen Vegetationstypen war im Vergleich zu Sekundär- und Primärwald am geringsten. In die Brachevegetation gelangten aus diesen beiden Vegetationstypen nur durchschnittlich 2 bis 4 Samen pro m² und Jahr. Alle Samen neuer Arten stammten von Arten mit ornithochorem Ausbreitungssyndrom, meist waren es Samen von *Bellucia dichotoma* (Melastomataceae) aus dem Sekundärwald. Der sehr geringe Sameneintrag pro m² liegt an den Habitatpräferenzen der Samenausbreiter, z. B. für Nahrungssuche oder Schlafplatz. Die Tiere leben meist im Wald und besuchen Freiflächen nur kurzzeitig bei der Futtersuche. (CHARLES-DOMINIQUE 1986). Viele Samenausbreiter, die im Primärwald leben, meiden gänzlich Bereiche mit offener Vegetation (UHL et al. 1988, WILLSON & WHELAN 1990), wie dies bei der Brachevegetation mit niedriger Baumhöhe und offenen Grasflächen gegeben ist. Im Gegensatz dazu gelangen viele Samen aus den Bracheflächen in die benachbarten Wälder. So wurden aus der Brachevegetation die Samen zu 60 % in den Sekundärwald ausgebreitet und zu 40 % in den Primärwald. Da Vögel auf den Bracheflächen wegen des höheren Fruchtangebotes ihre Hauptnahrung finden und demnach kaum Nahrung in den Wäldern aufnehmen, können nur wenige Samen aus den Wäldern mit dem Fäzes in die offenen Areale ausgebreitet werden. Erschwerend kommt hinzu, dass die Bracheflächen von Kulturflächen der SHIFT-Plantage umgeben sind, auf denen Feldarbeiter bei den täglichen Arbeiten scheue Tiere abschrecken. Somit findet ein Austausch von Samen vorwiegend aus der Brachevegetation in die beiden Waldvegetationen statt. Nur wenig Samen werden in umgekehrter Richtung ausgebreitet.

Im Sekundärwald wurde der höchste Sameneintrag gemessen, bestehend aus ca. 18.000 Samen pro m² und Jahr. 85,8 % dieser Samen gehörten zur Gattung *Bellucia* (Melastomataceae). Nur 6 bis 14 Samen pro m² und Jahr stammten von Arten der Brachevegetation und des Primärwaldes. Der Sameneintrag variiert räumlich und zeitlich sehr stark. Zusammen mit tierischen Ausscheidungen gelangten allein im Januar und Februar 1997 in eine einzige Samenfalle des Sekundärwaldes 78,9 % des insgesamt gemessenen Sameneintrages des Vegetationstyps von 2½ Jahren. Hierbei handelte es sich um 2069 Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), die im Verlauf von 8 Wochen in den Samenfallen aufgefangen wurden. Der Baum über der Samenfalle muss einem größeren Wirbeltier oder einer kleinen Tiergruppe längere Zeit als Ruhe und Schlafplatz gedient haben. Nach JANZEN (1983) zeigen tierausgebreitete Arten generell einen Samenschatten mit streng lokalen Peaks unter Ruhe- und Schlafplätzen. Während vorwiegend Samen chiropterochor ausgebreiteter neuer Arten in den Sekundärwald eingetragen wurden, gelangten entsprechend des hohen Fruchtangebots fast ausschließlich ornithochor ausgebreitete Samen aus dem Sekundärwald in die beiden anderen Vegetationstypen. Mit einem geringeren Anteil von 24 % wurden Samen neuer Arten in die Brachevegetation ausgebreitet, während 76 % der Samen neuer Arten in den

Primärwald eingetragen wurden. Hier wird deutlich, dass auch die Ausbreiter des Sekundärwaldes die Brachevegetation meiden und bevorzugt den Primärwald aufsuchen.

Im Primärwald stammten die ca. 100 Samen pro m² und Jahr vorwiegend aus den beiden anderen Vegetationstypen. Entsprechend war die Fernausbreitung von Samen in den Primärwald mit einem jährlichen Sameneintrag von 48 bis 113 Samen neuer Arten pro m² aus Brache und Sekundärwald am stärksten. Dies sind vor allem durch Vögel ausgebreitete Samen der Gattungen *Bellucia*, *Clidemia* und *Miconia* (Melastomataceae). Die meisten Samen stammen jedoch von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae), die durch verschiedene Tiere ausgebreitet wird (siehe Artenliste in Kap. 8). Die meist chiropterochor ausgebreitete Art *Vismia guianensis* (Clusiaceae) macht nur einen Anteil von weniger als 5 % der im Primärwald gefundenen Samen aus. Eine Dominanz der Familie der Melastomataceae und der Gattung *Cecropia* während der frühen Regeneration ist allgemein bekannt. Die Samenbank eines Primärwaldes in Französisch-Guyana, der durchschnittlich 150 bis 200 Samen je m² enthielt, wurde durch die Gattung *Cecropia* dominiert, die mehr als 50 % der Samen ausmachte (CHARLES-DOMINIQUE 1986). Fledermauskot, der im amazonischen Regenwald Perus untersucht wurde, enthielt vorwiegend *Cecropia*-Samen aber auch Samen der Gattungen *Piper* und *Vismia* (GORCHOV et al. 1993). Gleichzeitig gesammelter Vogelkot hingegen enthielt zu 50 % Samen von Melastomataceae. Als ein extremes Beispiel für Früchte, die an die Ausbreitung durch unspezialisierte Generalisten angepasst sind, besitzt die häufigste Melastomataceen-Gattung *Miconia* eine besondere Bedeutung. Sie ist eine wichtige Nahrungsquelle für die kleinen fruchtfressenden Vögel in den ganzen Neotropen (SNOW 1981).

Generell ist die Ausbreitung von Samen in entgegengesetzter Richtung, vom Primärwald in die anderen Vegetationstypen, sehr gering. Zu 22 % gelangten die Samen aus dem Primärwald in die Brachevegetation und zu 78 % in den Sekundärwald. Für viele Primärwald-Arten ist eine geringe Fernausbreitung bekannt (ALVAREZ-BUYLLA & GARCÍA-BAIRROS 1991). Die Fernausbreitung der Samen ist für Primärwald-Arten von untergeordneter Bedeutung, da sie auch unter den Mutterpflanzen auskeimen, (VAN DER PIJL 1982). Die Abhängigkeit der Pflanzen von den Samenausbreitern steigt umgekehrt zur Fähigkeit der Keimlinge in dichten Ansammlungen zu überleben (HOWE 1990). Mit zunehmender Entfernung von der Mutterpflanze steigt für die Keimlinge die Wahrscheinlichkeit, schlechte Überlebensbedingungen vorzufinden. Eine Ausbreitung in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze, die ähnliche Bedingungen wie die Keimlinge benötigt, ist daher von Vorteil (GREENE 1986). Die geringe Ausbreitungsdistanz sorgt für die hohe lokale Variation im Artenspektrum des Primärwaldes. Die Änderung des Artenspektrums nimmt proportional zur Entfernung der Standorte zu (PIRES & PRANCE 1977). Im Gegensatz dazu schaffen die Pionierpflanzen durch Beschattung in ihrer Nähe

Standortbedingungen, in denen die eigenen Samen mit lichtinduzierter Keimung nicht auskeimen. Daher sind sie stärker auf die Ausbreitung ihrer Samen angewiesen (CHARLES-DOMINIQUE 1986).

Für die Samenausbreitung kann somit zusammenfassend festgehalten werden, dass der Austausch von Samen zwischen den drei verschiedenen Vegetationstypen fast ausschließlich von Vögeln und Fledermäusen geleistet wird. Die ornithochoren Samen verschiedener Melastomataceen-Arten und die chiropterochoren Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) werden am erfolgreichsten ausgebreitet. Die Samenausbreitung ist am effektivsten von der jeweils jüngeren Vegetation hin zur älteren, so dass der Sameneintrag neuer Arten in der Brachevegetation am geringsten und im Primärwald am höchsten ist. Eine Hauptursache für den geringen Sameneintrag in die Brachevegetation liegt am Verhalten der spezialisierten Ausbreiter der Samen von Primärwald-Arten, die offenen Vegetationsbereiche meiden. Die geringe Ausbreitungsdistanz der Primärwaldarten verursacht die bekannte hohe lokale Variation im Artenspektrum des amazonischen Regenwaldes (PIRES & PRANCE 1977).

5.6 KEIMUNG

Die generative Regeneration ist erst dann erfolgreich durchlaufen worden, wenn nach der Fruchtbildung und der Samenausbreitung eine Samenkeimung erfolgt und die Pflanzenart sich in der Vegetation etablieren kann. Die Samenkeimung wird stark von der standörtlichen Vegetation beeinflusst. Je nach deren Vegetationsstruktur herrscht am Boden ein Mikroklima, welches die Keimung von Samen begünstigt oder verhindert. Generell ist die Phase als Same bzw. Keimling in der Wechselwirkung mit biotischen und abiotischen Umweltfaktoren der schwierigste Abschnitt im Lebenszyklus der Pflanzen (HAMMOND & BROWN 1995).

KEIMUNG VON PIONIERARTEN IN DER BRACHEVEGETATION

Die Brachevegetation war eine offene Vegetation mit nur stellenweise geschlossenem Kronendach. Keimlinge waren meist in den offenen Bereichen der Flächen zu finden. Nach WALSH (1996) herrscht auf den offenen Grasflächen ein Mikroklima, welches im Vergleich zum Primärwald durch höhere Strahlungsintensität am Boden, vor allem im roten Wellenbereich, höhere Luft- und Bodentemperaturen mit starken Schwankungen an heißen Tagen, geringe relative Luftfeuchtigkeit und höhere Windgeschwindigkeit bestimmt wird. Die hohe Dichte neu auskeimender Individuen wurde vor allem von den Pionierarten, wie *Mikania psilostachya* (Asteraceae) und *Piper hispidum* (Piperaceae), gebildet. Die Keimung dieser Arten wird durch Licht mit hohem hellrot/dunkelrot Verhältnis sowie hoher Bodentemperatur gefördert (MURRAY 1986, PRIMACK 1990,

VLEESHOWERS et al. 1995). Obwohl Samen von Pionierarten in die *Vismia*-Gebüsche gelangten, keimen sie dort wegen des fehlenden Rotlichtanteils nicht aus. Keimlinge von Primärwald-Arten wurden weder in den Aufnahmeparzellen des Graslandes noch in denen der *Vismia*-Gebüsche gefunden

Die meisten Keimlinge der Pionierarten überlebten selten länger als ein Jahr, so dass nur wenige gekeimte Pioniere an der Vegetationsbildung der jungen Brachevegetation beteiligt waren. Vor allem das dichte Gras behindert die Etablierung der generell kleinen Keimlinge der Pionierarten. Pionierarten bilden kleine Samen und entsprechend Keimlinge von unter 1 cm Länge aus. Oft konnte beobachtet werden, dass die Wurzeln nicht schnell genug durch das dichte Gras zum Boden gelangten. Die Keimlinge vertrockneten dann aufgrund der geringen relativen Luftfeuchte und hohen Lufttemperatur. Eine hohe Keimlingssterblichkeit wurde auch von NEPSTAD et al. (1991) und UHL et al. (1981) am oberen Rio Negro beobachtet, wo 80 bis 99 % der Keimlinge der Pionierarten das erste Jahr nicht überleben und meist in der saisonalen Trockenheit absterben. READER (1990) beobachtete, dass sich Pionierarten meist nur an den grasfreien Stellen etablieren.

KEIMUNG VON PRIMÄRWALD-ARTEN IN DER BRACHEVEGETATION

Nach WHITMORE (1984) sterben die schattentoleranten Keimlinge der Primärwaldarten wegen des ungünstigen Mikroklimas auf großen Freiflächen, ähnlich den Grasflächen der Brachevegetation, ab. Daher wurden Samen des Primärwaldes experimentell in dichtes, fünf Jahre altes *Vismia*-Gebüsch ausgebracht. Dort keimten sie zu fast 40 % aus. Die Keimlinge zeigten im ersten Jahr ein durchschnittliches Längenwachstum von 10 cm. In der Brachevegetation sind die Keimungs- und Wachstumsbedingungen für Primärwald-Arten zumindest in den *Vismia*-Gebüsch gegeben. Das Fehlen von Keimlingen aus dem Primärwald unter den *Vismia*-Gebüsch der Brachevegetation kann daher grundsätzlich nicht auf unzureichende mikroklimatische Bedingungen zurückgeführt werden, sondern muss allein auf der schon beschriebenen fehlenden Samenausbreitung beruhen.

KEIMUNG IM SEKUNDÄR- UND PRIMÄRWALD

Trotz wenig neu auskeimender Individuen ist die Keimlingsdichte in Sekundär- und Primärwald höher als in der Brachevegetation. Im Sekundärwald lebten 2 bis 4 Keimlinge pro m² länger als ein Jahr. Als Keimlinge etablierten sich vorwiegend Arten der älteren Sekundärvegetation und des Primärwaldes, die als schattentolerante Arten im Unterwuchs des Sekundärwaldes bessere Keimungsbedingungen vorfinden als die Lichtkeimer der Brachevegetation. VIEIRA (1996, zitiert nach JACOBI 1997) fand in einem etwa gleich alten Sekundärwald 14,7 Keimlinge pro m², ein Vielfaches der hier gefundenen Keimlingsmenge.

Im Primärwald lag, trotz geringer Anzahl neuer Keimlinge, die Keimlingsdichte bei 4 bis 6 Keimlingen pro m². JACOBI (1997) fand in einem Primärwald der Zona Bragantina (Ostamazonien) 14 Keimlinge je m². Die meisten Primärwaldarten keimen sofort aus oder verbleiben nur kurze Zeit als Samen im Boden (VÁSQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1993). Die Keimlinge dienen im Primärwald als Regenerationspool, um nach lokalen Störungen die neue Vegetation auszubilden (VAN DER PIJL 1982). Die Möglichkeit längere Zeit im Keimlingsstadium zu verharren ersetzt bei 000den Waldarten die meist fehlende Fähigkeit zur Samenruhe, die für Samen der Pionierarten typisch ist. Die ausgeprägte Samenruhe ermöglicht den Samen der Pionierarten in der Samenbank des Bodens zu überdauern bis günstige Bedingungen für Keimung und Wachstum gegeben sind.

5.7 VEGETATIVE VS. GENERATIVE REGENERATION

Die Neubildung der Vegetation nach Störung ist nach BELLINGHAM & SPARROW (2000) immer ein Kompromiss zwischen der Investition in die vorhandene Pflanzengeneration (vegetativer Neuaustrieb) und der Investition in die zukünftige Generation (Samenkeimung). Zu wessen Gunsten dieser Kompromiss ausfällt, hängt von der Störungshäufigkeit und -stärke ab. Für die frühe Regeneration konnte in dieser Untersuchung die jeweilige Bedeutung der generativen und der vegetativen Regeneration der Vegetation nach landwirtschaftlicher Nutzung verfolgt werden.

Der hohe Anteil von Pflanzen mit mehrfachem Stockausschlag auf der Fläche der Brachevegetation weist darauf hin, dass die Sukzession der Baum- und Strauchvegetation vor Untersuchungsbeginn vorwiegend mit Stockausschlag begann. Das vorherige Abbrennen der Vegetation wirkt sich generell negativ auf die Regeneration aus. Das Feuer tötet die schon etablierten Keimlinge, verringert den Samenvorrat im Boden für die generative Regeneration und zerstört viele Überdauerungsknospen für die vegetative Regeneration (WITHMORE 1983). Durch ihre im Boden liegenden Überdauerungsknospen überleben die Individuen von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) und *Clidemia hirta* (Melastomataceae) den Brand. Ausgehend von den vegetativ regenerierten Individuen breiten sie sich dann über Wurzelsprossung schnell in die weitere Umgebung aus. Dies gilt im besonderen Maße für *V. guianensis*. Sie breitet sich besonders stark über lange Wurzelausläufer aus. Auf diese Weise weitete sich ein *Vismia*-Gebüsch während der Zeit des El-Ninño-Phänomens mit ausgeprägter Trockenheit (siehe Kap. 2.2) kreisförmig um 3 bis 5 m in eine Grasfläche hinein aus. Verbunden mit der Mutterpflanze, sind die Wurzelsprosse durch eine bessere Nährstoff- und Wasserversorgung den Keimlingen und Jungpflanzen gerade in der Trockenzeit überlegen (JANZEN 1975). Als Förderfaktor im Wettbewerb kommt dem Beitrag der Nährstoffversorgung über Mutterpflanzen eine hohe Bedeutung zu.

Gleichzeitig mit dem vegetativen Austrieb keimen vermehrt Arten, die außerhalb der Hyläa ihr natürliches Verbreitungsgebiet haben (DUCKE & BLACK 1953). Mit zunehmender Nutzung spielen während der Kulturphase und zu Beginn der Sukzession krautige Arten, die als Kosmopoliten und Kulturfolger vom Menschen eingeschleppt werden, eine wichtige Rolle (PIRES 1992). Der auf den Bracheflächen am stärksten vertretene Kulturfolger ist das Gras *Homolepis aturensis*, welches nach Brandrodung auskeimt und sich im Weiteren über Stolonen auf den freien Flächen ausbreitet (Abb. 42).

Im Laufe der ersten zehn Jahre der Sukzession nimmt die Bedeutung und Anzahl vegetativ regenerierter Individuen ab und die der gekeimten Individuen zu. Aufgrund der zunehmenden Beschattung sterben viele Sprosse von *V. guianensis* in den dichten Gebüsch ab und die Vegetation lichtet aus, was auch in anderen Regionen Amazoniens beobachtet wurde (UHL 1987).

Die starke Bedeutung der vegetativen Regeneration für die Vegetationsbildung nach landwirtschaftlicher Nutzung ist unter „natürlichen“, nicht anthropogenen Bedingungen nicht zu finden. In einem ungestörten amazonischen Primärwald in Peru stellten GORCHOV et al. (1993) 14 Monate nach dem Abholzen einer 4500 m² großen Fläche durchschnittlich 2,5 Stämmchen (Höhe > 2m) pro m² fest. Zu 72 % wuchsen die Stämmchen nach dem Schlagen der Vegetation aus neu gekeimten Samen. 19 % der Stämmchen regenerierten vegetativ und nur 9 % waren schon als Jungpflanzen vor dem Roden vorhanden. Die Stämmchen gekeimter Individuen gehörten meist zur Gattung *Cecropia* oder zur Familie der Melastomataceae. Das Verhältnis von generativer zur vegetativen Regeneration ist somit bei Störung durch Brand und landwirtschaftliche Nutzung gegenüber einem einfachen Abholzen in Richtung vegetativer Regeneration verschoben.

5.8 WECHSELWIRKUNGEN ZWISCHEN DEN REGENERATIONSBEEINFLUSSENDEN FAKTOREN

Zusammenhänge zwischen den regenerationsbeeinflussenden Faktoren konnten unter Verwendung der Multivariaten Analyse für jede einzelne Untersuchungsfläche untersucht werden. Auf diese Weise konnte ein stärkerer Bezug zwischen den einzelnen reproduktionsbeeinflussenden Faktoren und dem Artenspektrum der einzelnen Untersuchungsflächen hergestellt werden, so dass zuvor erzielte Einzelaussagen bestätigt und ihre charakteristische Bedeutung für den jeweiligen Vegetationstyp hervorgehoben werden konnten. Zusätzlich wurden neue Erkenntnisse zu einzelnen Regenerationsfaktoren gewonnen.

Brachevegetation

Die Regeneration der Vegetation auf den Bracheflächen wird durch das Vorkommen von *Vismia guianensis* (Clusiaceae) mit dem häufigen Stockausschlag bestimmt. Der mehrfache Stockausschlag ist eine effiziente Möglichkeit der Vegetation sich nach wiederholtem Roden und Abbrennen schnell wieder zu etablieren, da das Brennen der Vegetation Keimlinge und viele Samen zerstört (UHL et al. 1981). Mit Hilfe des häufigen Stockausschlags und der vegetativen Ausbreitung über Wurzelasläufer bildet *V. guianensis* die erste dichte Gehölzvegetation aus. Auf den Flächen mit *V. guianensis* etablieren sich zu Sukzessionsbeginn keine anderen Sekundärwald-Arten, da trotz hohem Sameneintrag die Pionierarten im Schatten der dichten *Vismia*-Vegetation nur selten keimen. Keimung findet hingegen vorwiegend auf den gehölzfreien, offenen Grasflächen statt, obwohl dort der Sameneintrag gering ist.

Die Brachevegetation bietet zahlreiche fruchtende Pflanzen als Nahrungsquellen für sowohl Vögel, als auch für Fledermäuse der Umgebung. Dennoch besteht der Sameneintrag aus der Umgebung in die Brachevegetation meist aus Samen, die durch Vögel ausgebreitet werden.

Sekundärwald

Charakteristisch für die Vegetation des Sekundärwaldes sind die zahlreichen Melastomataceae. Deren Früchte bilden ein großes Nahrungsangebot für Vögel. Durch den in der Multivariaten Analyse erstellbaren Vergleich von Fläche und Vegetation wird deutlich, dass die ornithochoren und chiropterochoren Samen aus der Brache identisch in die Flächen des Sekundärwaldes ausgebreitet werden. Weil viele Früchte Nahrung sowohl von Vögeln als auch von Fledermäusen sind (KUBITZKI 1985) und kleinsamige Früchte verschiedener Arten zur gleichen Zeit gefressen werden (STILES & WHITE 1986, LOISELLE 1990), muss von einem gemeinsamen Ausbreiter für den Eintrag beider Fruchttypen ausgegangen werden. Die zahlreichen fruchtenden, ornithochor ausgebreiteten Melastomataceae locken vor allem Vögel in den Sekundärwald. Da die meisten chiropterochoren Samen zur Gattung *Cecropia* (Cecropiaceae) gehören, deren Samen auch von Vögeln ausgebreitet werden (siehe Artenliste in Kap. 8), wird eine gemeinsame Ausbreitung durch Vögel angenommen.

In den Flächen mit stärkeren Restbeständen von *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) aus der früheren Kautschukanzucht ist die Reproduktion und Regeneration der natürlichen Vegetation schwächer ausgeprägt als in den übrigen Bereichen. Vegetativer Stockausschlag, Fruchtbildung, Sameneintrag und Keimung finden eher auf den anderen Flächen statt. Der Restbestand an *H. brasiliensis* entstand vermutlich aus den vitaleren Individuen der Kautschukanzucht, die auch länger genutzt werden konnten. Eine längere

Nutzung bedeutet aber auch immer eine längere Störung durch den Menschen. Somit wird deutlich, wie schon kleine Abweichungen in der Nutzung der Fläche die Regeneration und Reproduktion der umstehenden Vegetation tiefgreifend beeinflussen.

Primärwald

Die Primärwald-Flächen setzen sich deutlich von den ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen durch starkes Vorkommen der stammlosen Palme *Astrocaryum sciophilum* ab. Das Vorkommen dieser im Untersuchungsgebiet individuenreichste Palme steht stellvertretend für das Vorkommen aller Palmen, die auf den Flächen des Sekundärwald und der Brachevegetation nur sehr selten zu finden sind. Viele Palmen sind zur vegetativen Regeneration nicht in der Lage (BAKER ET AL. 1983) und sterben insbesondere durch Feuer ab (GENTRY 1978), so dass nach Rodung und Brand des Primärwaldes kaum Palmen überlebten. Diese Aussage wird durch den Befund gestützt, dass auch in einem an das Untersuchungsgebiet angrenzenden, über zwanzig Jahre alten Sekundärwald, dessen Fläche nur einmalig gebrannt und nicht weiter genutzt wurde, nur sehr selten Palmen vorkamen. Offensichtlich kann über Jahrzehnte hinweg eine ehemals gerodete Fläche anhand des geringen Vorkommens von Palmen leicht von der ursprünglichen Primärwald-Vegetation abgegrenzt werden.

Charakteristisch für den Primärwald ist die primatochore und synchore Ausbreitung der Samen vieler Arten. Der Sameneintrag besteht jedoch meist aus ornithochor ausgebreiteten Samen aus dem Sekundärwald und chiropterochor ausgebreiteten Samen aus der Brache. Die Ausbreitung beider Samentypen in den Primärwald verläuft unabhängig voneinander. Ob es sich allein um eine räumliche Trennung bei der Nahrungssuche handelt oder um unterschiedliche Ausbreiter, ist nicht nachweisbar. Der Sameneintrag ist unabhängig vom direkten Standort der Fruchtbäume für Vögel und Fledermäuse im Primärwald. Die Verteilung des Sameneintrags wird daher eher mit den bevorzugten Schlaf- und Ruheplätzen der Ausbreiter zusammenhängen (JANZEN 1983, SKATULLA 1994).

Ein Eintrag von Samen aus dem Primärwald in die Brache und den Sekundärwald konnte nur selten beobachtet werden. Daher muss der Sameneintrag in Richtung Primärwald durch andere Ausbreiter geleistet werden als die Samenausbreitung aus dem Primärwald heraus. Im Sekundärwald und im Unterholz des Primärwaldes ernähren sich kleine Vögel als unspezialisierte Fruchtfresser von kleinen samenreichen Früchten (KUBITZKI 1985) und bringen so einen Samenaustausch zwischen beiden Vegetationen zustande. Große Vögel wie z. B. Tukane, ernähren sich allein von Früchten mit großen Samen, die charakteristisch sind für hohe Bäume (KUBITZKI 1985). Auf den Freiflächen finden große Vögel kein passendes Nahrungsangebot und meiden diese Flächen. So gelangen keine für den Primärwald typischen großsamigen Arten in die Brachevegetation. Die unspezialisierten,

fruchtfressenden Vögel werden daher als bessere Samenausbreiter angesehen als die spezialisierten Fruchtfresser (STILES UND WHITE 1986).

5.9 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Wiederholtes Brennen und Schlagen vermindert die Artenvielfalt der spontanen Vegetation. Insbesondere sinkt die Anzahl der Primärwald-Arten, da sich die Energiereserven dieser Pflanzen durch wiederholtes Austreiben erschöpfen und gleichzeitig Keimlinge von Primärwaldarten in der frühen Sekundärvegetation fehlen. Die im Primärwald häufig auftretenden Palmen überleben nur selten. Ihr Fehlen zeigt über Jahrzehnte eine ehemalige Nutzung der Fläche an. Statt dessen steigt die Anzahl der Kulturfolger-Arten, vor allem Gräser und Kräuter.

Im Verlauf der Sukzession ändern sich die einzelnen Parameter der vegetativen und generativen Regeneration:

- Stockausschlag und Austrieb aus Seitenwurzeln und -trieben

Nach mehrmaliger Brandrodung regeneriert die Brachevegetation vorwiegend vegetativ durch Stockausschläge. Dies sind vorwiegend Pionierpflanzen wie *Vismia guianensis*, *V. cayennensis*, und *Cecropia concolor*, die sich schon vor der letzten Brandrodung etabliert hatten, und einige Primärwald-Pflanzen. *V. guianensis*, *Clidemia hirta*, *Piper hispidum* können sich darüber hinaus auch über austreibende Seitenwurzeln auf der Fläche ausbreiten. Im Sekundär- und Primärwald ist die vegetative Regeneration von untergeordneter Bedeutung.

- Phänologie und Samenproduktion

Die Arten der Brachevegetation zeichnen sich durch häufige oder lang andauernde Fruchtbildung und hohe Samenproduktion aus. Es sind vorwiegend Arten mit einer Samenausbreitung durch Fledermäuse und kleine Vögel. Mit zunehmendem Vegetationsalter nimmt die Anzahl fruchtender Pflanzen ab. Die Samenproduktion sinkt ebenfalls. Im Sekundärwald fruchten hauptsächlich Arten, die ihre Samen durch kleine Vögel ausbreiten. Im Primärwald hängen die fruchtenden Pflanzen bei der Samenausbreitung von Nahrungsspezialisten wie Großvögeln, Nagetieren und Primaten ab.

- Samenausbreitung

Der Austausch von Samen zwischen den verschiedenen Vegetationstypen wird fast ausschließlich von Nahrungsgeneralisten wie kleinen Vögeln und Fledermäusen geleistet. Meist sind es Samen von *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) und

verschiedenen Melastomataceae. Der Sameneintrag neuer Arten ist in der Brachevegetation am geringsten und im Primärwald am höchsten, so dass die Samenausbreitung am effizientesten von der jeweils jüngeren zur älteren Vegetation verläuft. Hauptursache ist die Habitatpräferenz der Ausbreiter, die offene Vegetationsbereiche nur kurzzeitig zur Futtersuche aufsuchen oder ganz meiden. Daher werden kaum Samen in die offene Brachevegetation eingebracht, jedoch gelangen die Samen der Brachevegetation in großen Mengen in den Primär- und Sekundärwald.

- **Keimung**

In der Brachevegetation gewinnt die generative Regeneration vor allem durch die keimenden, ornithochor ausgebreiteten Melastomataceen-Arten nach und nach an Bedeutung. Unter dichten *Vismia*-Beständen keimen selten Samen aus. Die Überlebensrate der übrigen Keimlinge ist sehr gering. Im Sekundärwald finden schattentolerante Keimlinge gute Überlebensbedingungen vor. Durch Absterben der vormals dominanten *V. guianensis* können weitere Baumarten, vorwiegend der Melastomataceae-Gattungen *Miconia* und *Bellucia*, aufwachsen. Im Primärwald selbst konnten nur Keimlinge typischer Primärwald-Arten beobachtet werden.

Der Primärwald auf Terra-Firme-Standorten zeichnet sich durch hohe Artendiversität aus. Die Primärwald-Arten zeigen eine Regenerationsstrategie, die nicht auf Massenvermehrung ausgerichtet ist, wie bei den Arten der beiden anderen Vegetationstypen. Die gegenseitige Abhängigkeit zwischen den Primärwald-Arten und ihren Ausbreitern führt dazu, dass der angrenzende Primärwald zumindest in den ersten zwölf Jahren der Sukzession nur einen geringen Beitrag zur Vegetationsentwicklung leistet.

Nach mehrmaliger landwirtschaftlicher Nutzung ist die Regenerations-Strategie der Primärwald-Arten im Vergleich zu den Pionier- und Sekundärwald-Arten weniger erfolgreich. Eine Ausweitung landwirtschaftlicher Nutzflächen und somit eine Zunahme von Sekundärwald-Flächen auf Kosten des Primärwaldes wird die Regeneration der Primärwald-Arten weiter verschlechtern. Das fehlende Nahrungsangebot für die spezialisierten Ausbreiter des Primärwaldes hat eine Abwanderung dieser Tiere zu Folge, wodurch die Regeneration des Primärwaldes zusätzlich behindert wird. Das führt zu weiteren Verlusten von Primärwald-Flächen und somit zu weiteren Abwanderungen der Samenausbreiter. Die Sukzession ist zu Anfang durch die Pionier- und Sekundärwaldarten gewährleistet, jedoch wird sie dann auf dem Niveau eines Sekundärwaldes verharren (RICO-GRAY & GARCÍA FRANCO 1992).

Um diese negative Rückkopplung zu durchbrechen, können durch Management-Maßnahmen in den Sekundärvegetationen Anreize für potentielle Ausbreiter der Primärwald-Arten geschaffen werden. Dies kann durch Ausbringen von Samen häufig fruchtender Primärwald-Arten in die *Vismia*-Gebüsche geschehen. Dabei erweist sich die Ausbreitung von Pflanzen und Samen durch den Menschen als schwierig, da spezielle Habitat- und Keimungsbedingungen für die erfolgreiche Ansiedlung der Pflanzen erfüllt werden müssen. Oft ist ein mehrmaliges Ausbringen über viele Jahre hinweg notwendig (PRIMACK & MIAO 1992), da die Sterberate im Lebenszyklus einer Pflanze als Samen oder Keimling am höchsten ist (HAMMOND & BROWN 1995). Ein spontan durchgeführtes Experiment, bei dem im Primärwald gesammelte Samen in *Vismia*-Gebüsche ausgebracht und beobachtet wurden, zeigte jedoch, dass Primärwaldarten unter *Vismia* keimen, überleben und wachsen. Die spätere, natürliche Auslichtung der Gebüsche durch das Absterben der *Vismia* gewährt dann gute Lichtbedingungen für das Wachstum der jungen Primärwaldpflanzen. Der aufwachsende Sekundärwald erhält somit auf lange Sicht gesehen seine Attraktivität für die speziellen Samenausbreiter des Primärwaldes. Es bleibt zu prüfen, ob durch gezielte Applikation von Mycorrhiza-Inokuli an die keimenden Samen der Primärwaldarten eine Verminderung der Sterberate erzielt wird. Bei der Anlage der Experimentalpflanzung wurden Hinweise darauf erzielt (FELDMANN et al. 1995).

6 ZUSAMMENFASSUNG – SUMMARY – RESUMO

6.1 ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde über vier Jahre hinweg die Sukzession auf ehemaligen Flächen einer Kautschukanzucht der Embrapa-CPAA in der Nähe von Manaus-AM, Brasilien untersucht. Dort standen Flächen mit unterschiedlicher Intensität der Vornutzung und unterschiedlichem Vegetationsalter (3 Jahre alter Brachevegetation und 9 Jahre alter Sekundärwald) sowie Primärwald-Flächen zum Vergleich zur Verfügung. Durch Untersuchungen zur generativen und vegetativen Regeneration wurden die Auswirkung unterschiedlicher Intensität der Vornutzung auf den Sukzessionsverlauf sowie der Einfluss des benachbarten Primärwaldes auf die Sukzession und Regeneration der Vegetation ermittelt. Dazu wurden die Vegetationstypen auf die floristische Zusammensetzung, die pflanzliche Biomasse, den Vegetationsaufbau, die Blüh- und Fruchtphänologie, die potentielle Samenausbreiter, den Sameneintrag auf die Flächen, die Etablierung der Keimlinge sowie die vegetative Regeneration der Arten untersucht. Die Ergebnisse zur floristischen Zusammensetzung der untersuchten Vegetationstypen sowie wichtige Parameter zur vegetativen und generativen Regeneration wurden in einer umfassende Artenlisten zusammengestellt.

In den drei Vegetationstypen wurden insgesamt 660 Arten aus 272 Gattungen und 84 Familien gefunden. In der Brachevegetation waren es 154 Arten je 1.000 m², im Sekundärwald 235 Arten und im Primärwald 484 Arten. Nur 39 Arten traten in allen drei Vegetationstypen gemeinsam auf. Mit dem Alter der Brachevegetation und des Sekundärwaldes steigt die oberirdische Biomasse, verändert sich sukzessive das Artenspektrum und etablieren sich mehr Primärwaldarten. Daher werden die hier dargestellten, parallel durchgeführten Untersuchungen in Brachevegetation, Sekundärwald und Primärwald als Beobachtung eines einzigen Sukzessionsverlaufs in unechter Zeitreihe gewertet.

Die Sukzession der **Brachevegetation** beginnt vegetativ mit Stockausschlag. Einige Arten können sich dann vegetativ durch Sprosse an Seitenwurzeln und -trieben auf der Fläche ausbreiten. Im Alter von 3 bis 6 Jahre wechseln sich dichte Gebüschinseln, dominiert von den Arten *Vismia guianensis* und *V. cayennensis* (Clusiaceae) mit offenen Grasflächen ab, auf denen sich einzelne Bäume und Sträucher etabliert haben. Die Arten der frühen Sukzession zeichnen sich durch Bildung mehrfachen Stockausschlags und Austrieb aus Seitenwurzeln oder oberirdischen Trieben und/oder durch hohe und lang andauernde Samenproduktion aus. Die Samen werden durch kleine Vögel und Fledermäuse effizient in die anderen Vegetationstypen ausgebreitet. Keimlinge der Pionier- und Sekundärwald-Arten überleben selten das erste Jahr. Eine Keimung von Primärwald-Arten wurde nicht

beobachtet, obwohl experimentell ausgebrachte Samen des Primärwaldes auskeimten und die Pflanzen sich über Jahre hinweg in den *Vismia*-Gebüschten etablieren konnten. Im Vergleich zum Sekundärwald wird durch die intensivere Vornutzung der Brachevegetation der Sukzessionsverlauf verzögert, da wiederholtes Schlagen und Brennen die vegetative Regeneration vieler Arten verhindert.

Im weiteren Verlauf der Sukzession nimmt der Anteil der vegetativen Regeneration an der Vegetationsbildung ab und der Anteil der generativen Regeneration zu. Im 9 bis 12 Jahre alten Sekundärwald sterben die *Vismia guianensis*-Individuen nach und nach ab. Trotzdem bleibt *V. guianensis* noch immer die Art mit der höchsten Individuendichte in der Vegetation. Gleichzeitig nimmt die Anzahl von Pflanzen aus der Familie der Melastomataceae zu, die sich generativ vermehren. Die Samenproduktion in den Sekundärwaldbeständen ist geringer als in der Brachevegetation. Die Samen werden meist durch kleine Vögel ausgebreitet und gelangen vorwiegend in den Primärwald und nur selten in die Brachevegetation. Als Keimlinge im Sekundärwald etablieren sich fast ausschließlich Arten aus dem älteren Sekundär- und Primärwald.

Der untersuchte **Primärwald** wird durch häufiges Auftreten von stammlosen Palmen wie *Astrocaryum sciophilum* und *Attalea attaleoides* charakterisiert. Artenreiche Familien sind Caesalpiniaceae, Sapotaceae und Chrysobalanaceae. Die Samenproduktion im Primärwald ist unregelmäßig und sehr gering. Die Samenausbreitung wird zumeist von Affen, Nagern und großen Vögeln geleistet, die offene Vegetationsbereiche meiden. Daher ist der Samenauswurf aus dem Primärwald in den Sekundärwald und in die Brachevegetation äußerst gering. Im Vergleich zu den anderen Vegetationstypen keimen nur wenig neue Pflanzen pro Jahr aus. Dafür ist die Dichte von Keimlingen, die sich langfristig etablieren können, am größten. Sie bilden einen starken Regenerationspool, aus dem sich die Vegetation nach Störung schnell neu bilden kann.

Die Samenausbreitung zwischen den verschiedenen Vegetationstypen geschieht vorwiegend von der jeweils jüngeren Vegetation hin zur älteren. Die Regenerationstrategie der Primärwald-Arten des amazonischen Regenwaldes ist auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen trotz direkter Nähe des Primärwaldes der Regenerationsstrategie der Pionier- und Sekundärwald-Arten deutlich unterlegen. Daher sind Primärwald-Arten in den ersten Jahren der Sukzession kaum an der Vegetationsneubildung beteiligt. Ein besonderes Problem stellt die gegenseitige Abhängigkeit zwischen den Primärwald-Arten und ihren Samenausbreitern dar. Die Ausbreiter meiden offene Landschaften und tragen dadurch kaum Samen in die Brachevegetation. Dem regionalen Verlust von Primärwald-Arten kann nur durch gezielte Management-Maßnahmen zur Anreicherung der Sekundärvegetation mit

Primärwaldarten entgegengewirkt werden, indem z. B. Samen aus dem Primärwald in die häufigen *Vismia*-Gebüsche, möglichst mit Mykorrhiza, eingebracht werden.

6.2 SUMMARY

In this study the succession on an area of a former rubber breeding plantation was analyzed over the duration of four years. The areas lie in the property of the Embrapa-CPAA near Manaus, Amazonas, Brazil. There are sites of different pre-use intensities and of different age of vegetation (a three-year old fallow vegetation and a nine-year old secondary forest) and also a site with primary forest. The effect of different pre-use intensities and the influence of the neighboring primary forest on the succession and the regeneration of the vegetation, was investigated by studying the generative and vegetative regeneration in the different vegetation types. Therefore the different vegetation types were analyzed by their floristic composition, their above ground plant biomass, their vegetation structure, the flowering and fruiting phenology, the potential seed dispersal agents, the seed rain, the establishment of seedlings, and the vegetative regeneration of the plant species. The species composition of the studied vegetation types and important parameters of the vegetative and generative regeneration were compiled in an extensive species list.

In the vegetation types 660 plant species of 272 genera, and 84 families were identified. 154 species were found in 1,000 m² of the fallow vegetation, 235 species in the secondary forest, and 484 species in the primary forest. Only 39 species grew in all three vegetation types. The species composition changes successively with the age of the fallow vegetation and the secondary forest, while the above ground plant biomass increases and more species of the primary forest get established. Therefore the studies realized parallelly in the fallow vegetation, secondary forest, and primary forest are considered as observations of the same succession.

The succession of the **fallow vegetation** begins with vegetative growth from the root stocks. Some plant species expand to nearby areas by sprouting from lateral roots and shoots. In the 3 years to 6 years old fallow vegetation dense thickets, dominated by the species *Vismia guianensis* and *V. cayennensis* (Clusiaceae) alternate with open grass areas with sole trees and bushes. The species of the early succession are characterized by vegetative sprouting from root stocks, lateral roots or shoots and/or by high and continuous seed production. The seeds are dispersed efficiently by small birds and bats into the other vegetation types. The seedlings of the pioneer and secondary forest species seldom survive the first year after germination. A germination of primary forest species was not observed, although experimentally disseminated seeds of the primary forest germinated and over years the young plants established themselves in the *Vismia*-thickets. In comparison to the

secondary forest the succession is delayed due to the more intensive pre-use of the fallow vegetation, because the repeated slash and burn activities inhibit the vegetative regeneration of many species.

During further succession the proportion of vegetative regeneration declines while the proportion of generative regeneration rises. In the nine to twelve years old **secondary forest** more and more individuals of *Vismia guianensis* die. At the same time the number of plants of the Melastomataceae family increases, which proliferate generatively by germinating seeds. The seed production in the secondary forest is less than in the fallow vegetation. The seeds are dispersed mainly by small birds and arrive predominantly at the primary forest and seldom at the fallow vegetation. Almost only species of older secondary and primary forest establish themselves in the secondary forest seedlings.

The studied **primary forest** is characterized by the frequent occurrence of stemless palms like *Astrocaryum sciophilum* and *Attalea attaleoides*. Plant families rich in species are Caesalpiniaceae, Sapotaceae and Chrysobalanaceae. The seed production is irregular and low. The seeds are dispersed mainly by monkeys, rodents and big birds, which avoid open vegetation. Hence the seed dispersal from primary forest into the secondary forest and fallow vegetation is very low. In comparison to the other vegetation types only few plants germinate each year. But the density of long-term established seedlings is highest. The seedlings build a regeneration pool, from which the vegetation can regrow fast after any disturbance.

The seed dispersal between the different vegetation types occurs predominantly from younger to older vegetation. For the regeneration of areas of further agricultural use, the regeneration strategy of primary forest species is inferior to the regeneration strategies of pioneer and secondary forest species, even if the primary forest is nearby. Therefore the primary forest species participate very little in the early successional stages. The main problem is the mutual dependence of the species of the primary forest and their seed dispersal agents. Additionally these dispersal agents avoid open areas and therefore only few seeds arrive in the fallow vegetation. Special management like the enrichment of the *Vismia*-thickets with primary forest species can counteract the occurrence of regional loss of primary forest species.

6.3 RESUMO

A sucessão da vegetação espontânea em áreas com um uso anterior de plantação de seringueira foi estudado durante quatro anos na propriedade da EMBRAPA-CPAA perto de Manaus-AM, Brasil. Áreas de diferentes intensidades do uso anterior e de diferentes idades da vegetação foram estudados: uma capoeira de 3 anos de idade, uma mata secundária de 9 anos e uma mata primária. Os efeitos de diferentes intensidades do uso anterior sob a sucessão e a influencia da mata primária vizinha foram pesquisados estudando a regeneração generativa e vegetativa das plantas. Analisados foram a composição florística, a biomassa da vegetação, a estrutura vegetal, a fenologia de flores e frutos, os dispersadores potenciais de sementes, a chuva de sementes, a estabelisação de plântulas e a regeneração vegetativa das espécies. Os resultados da composição florística dos tipos de vegetação estudados e importantes parâmetros da regeneração vegetativa e generativa são compilados numa lista de espécies.

Nos tres tipos de vegetação eram identificados 660 espécies de 272 generos e 84 famílias. Na capoeira foram encontrados 154 espécies em 1.000 m², na mata secundária 235 espécies e na mata primária 484 espécies. Somente 39 espécies compartilharam em todos os tres tipos de vegetação. A biomassa florestal aérea cresce, a composição de espécies se muda e o número de espécies da mata primária aumenta com a idade da capoeira e da mata secundária. Por esta razão os estudos realizados paralelamente em capoeira, mata secundária e mata primária são classificados como uma observação de uma sucessão única.

A sucessão na **capoeira** começa com brotos vegetativos na base de troncos cortados. Algumas espécies poden expandir adicionalmente na proximidade brotando de raízes e rebentos laterais. Na capoeira de 3 ate 6 anos altera mato denso dominado pelas espécies de *Vismia guianensis* e *V. cayennensis* (Clusiaceae) com áreas abertas de capim, onde árvores e arbustos isolados se estabeleceram. As espécies da sucessão nova estão caracterizadas por talhadia e rebotamento de raízes e rebentos laterais e/ou por alta e constante produção de sementes. As sementes estão dispersos eficientemente nos outros tipos de vegetação por aves pequenas e mocegos. Plântulas de espécies de espécies pioneiras e da mata secundária sobrevivem raramente o primeiro ano. Uma germinação de espécies da mata primária nao foi observada, embora sementes de mata primária disseminadas no mato de *Vismia* germinaram e as plantas estabelecerem se por anos. Em comparação com a mata secundária a sucessão na capoeira esta retardada causada por um uso anterior mais intensivo. Repetidas cortes e queimas impediram a regeneração vegetativa de muitas espécies.

No seguinte processo da sucessão diminui a parte da regeneração vegetativa no desenvolvimento da vegetação e a parte da regeneração generativa cresce. Na **mata secundária** de 9 até 12 anos morrem um por um os indivíduos de *Vismia guianensis*. Mas ainda continua *V. guianensis* como a espécie com a maior densidade de indivíduos na vegetação. Simultaneamente aumenta o número de plantas da família de Melastomataceae que se estabelecem generativamente. A produção de sementes é menor do que na capoeira. As sementes são dispersas por aves pequenas e chegam principalmente à mata primária e raramente à capoeira. As plântulas se estabelecem quase exclusivamente espécies das matas secundária mais velhas e da mata primária.

A **mata primária** estudada está caracterizada por uma alta ocorrência de palmeiras sem troncos como *Astrocaryum sciophilum* e *Attalea attaleoides*. Famílias de plantas com muitas espécies são Caesalpiniaceae, Sapotaceae e Chrysobalanaceae. A produção de sementes é irregular e muito baixa. A dispersão de sementes é realizada por macacos, roedores e aves maiores que evitam áreas abertas. Por isso poucas sementes da mata primária chegam à mata secundária e à capoeira. Em comparação com os outros tipos de vegetação estudados germinam poucas plantas. Mas a densidade de plântulas que se estabelecem ao longo prazo, é maior. As plântulas formam um pool de regeneração, de onde a vegetação pode regenerar de novo depois de uma destruição.

A dispersão de sementes entre os diferentes tipos de vegetação sucede principalmente da vegetação mais nova para a vegetação mais velha. Para a regeneração de antigas áreas agrícolas, a estratégia regenerativa das espécies de mata primária é inferior da estratégia regenerativa das espécies pioneiras e das espécies de mata secundária, mesmo quando a mata primária fica ao lado. As espécies da mata primária participam pouco na formação da vegetação dos primeiros anos da sucessão. Um problema especial representa a dependência mutual das plantas da mata primária com os seus dispersadores de sementes. Os dispersadores evitam áreas abertas e assim levam poucas sementes à capoeira. Manejos específicos para um enriquecimento de vegetação secundária com espécies da mata primária, p. e. disseminar sementes da mata primária em baixo de *Vismia*, podem efetuar contra a perda regional de espécies da mata primária.

7 LITERATURVERZEICHNIS

- AARSEN, L.W. (1992)** Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* **3**: 165-174.
- ADIS, J. (1984)** Seasonal igapó-forest of Central Amazonian black water rivers and their terrestrial arthropod fauna. IN: SIOLI, H. (ed.) *The Amazon, limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Junk Publishers, Dordrecht: 245-269.
- ALBUQUERQUE, J.M. DE (1980)** Identificação de plantas de cultura na região de Manaus. *Acta Amazonica* **10**: 47-95.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & GARCÍA-BAIROS, R. (1991)** Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the Neotropics. *The American Naturalist* **137**: 133-154.
- ANDERSON, A.B., PRANCE, G.T., & ALBUQUERQUE, B.W.P. DE (1975)** Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – III. A vegetação lenhosa da Campina da Reserva Biológica INPA-SUFRAMA (Manaus-Caracaráí, km 62). *Acta Amazonica* **5**: 225-246.
- ARAÚJO, V.C. DE (1967)** A Reserva Florestal Ducke (Manaus): Características e principais elementos florísticos e faunísticos protegidos. *Actas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* **7**: 57-68.
- BAKER, H.G., BAWA, K.S., FRANKIE, G.W. & OPLER, P.A. (1983)** Reproductive biology of plants in tropical forests. IN: GOLLEY, F.B. (ed.) *Tropical rainforest ecosystems – structure and function*. *Ecosystems of the World* 14a. Elsevier scientific publishing company, Amsterdam: 183-215.
- BALÉE, W. (1989)** The Culture of Amazonian Forests. *Advances in Economic Botany* **7**: 1-21.
- BAWA, K.S., ASHTON, P.S. & NOR, S.M. (1990)** Reproductive ecology of tropical forests plants: management issue. IN: BAWA, K.S. & HADLEY, M. (eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plants*. *Man and the biosphere series* Vol. 7, UNESCO, Paris: 3-13.
- BECHTOLD, G. (1982)** Terra preta do Índio: Anorganisch – chemische Kennzeichen eines brasilianischen Anthrohumoxes. Diplomarbeit am Geographischen Institut der Universität München: p. 421.
- BELLINGHAM, P.J. & SPARROW, A.D. (2000)** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *OIKOS* **89**: 409-416.

- BERG, C.C. (1978)** Espécies de *Cecropia* da Amazonia brasileira. *Acta Amazonica* **8**: 149-182.
- BOGGAN, J., FUNK, V., KELLOFF, C., HOFF, M., CREMERS, G. & FEUILLET, C. (1992)** Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). University of Guyana, Georgetown: pp 381.
- BRAGA, M.M.N. & BRAGA, P.J.S. (1975)** Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – IV. Estudos ecológicos na campina da Reserva Biológica INPA-SUFRAMA (Manaus-Caracará, km 62). *Acta Amazonica* **5**: 247-260.
- BRAGA, P.J.S. (1979)** Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. *Acta Amazonica* **9** (Suplement): 53-80.
- BRIENZA JUNIOR, S. & YARED, J.A.G. (1991)** Agroforestry systems as an ecological approach in the Brazilian Amazon development. *Forest Ecology and Management* **45**: 319-323.
- BUSCHBACHER, R.J., UHL, C. & SERRÃO, E.A.S. (1988)** Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* **76**: 682-699.
- CARVALHO, J.C. (1998)** The issue of the Amazon rainforest. IN: FREITAS, M. DE L.D. DE (ed.) *Amazonia: Heaven of a New World*, Editora Campus, São Paulo: 141-154.
- CHAPMAN, C.A., WRANGHAM, R. & CHAPMAN, L.J. (1994)** Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* **26**: 160-171.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1986)** Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. IN: ESTRADA, A. & FLEMING T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster: 119-135.
- CINTRA, R. & HORNA, V. (1997)** Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dypteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* **13**: 257-277.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. (1977)** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, Vol. 111, No **982**: 1119-1144.
- DANTAS, M. & RODRIGUES, J.A. (1980)** Plantas invasoras de pastagens cultivadas na Amazônia. EMBRAPA-CPATU, Boletim de Pesquisa 1, Belém: pp 23.
- DUCKE, A. & BLACK, G.A. (1953)**. Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **25**: 1-46.

- ELLISON, A.M., DENSLOW, J.S., LOISELLE, B.A., BENÉS (1993)** Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* **74**: 1733-1749.
- ELSTER, C (1993)** Reproduktionsbiologie und Regeneration in frühen Sukzessionsstadien der Sekundärvegetation Ostamazoniens. Diplomarbeit an der Justus-Liebig-Universität Gießen, Fachbereich Biologie: pp 141.
- EMBRAPA (1999)** Boletim Agrometeorológico 1997, EMBRAPA/CPAA, Manaus-AM: pp 19.
- FAO (1986)** Food and fruit-bearing forest species 3: Examples from Latin America. FAO Forestry Paper 44/3, Rome: pp 308.
- FEARNSIDE, P.M. & FERRAZ, J. (1995)** A conservation gap analysis of Brazil's Amazonian vegetation. *Conservation Biology* **9**: 1134-1147.
- FEARNSIDE, P.M. (1993a)** Deforestation in Brazilian Amazonia: The effect of population and land tenure. *AMBIO* **22**: 537-545.
- FEARNSIDE, P.M. (1993b)** Forests or fields? A response to the theory that tropical forest conservation poses a threat to the poor. *Land Use Policy* **10**: 108-121.
- FEARNSIDE, P.M. (1995a)** Agroforestry in Brazil's Amazonian development policy: The role and limits of a potential use for degraded lands. IN: CLUSENER-GODI, M. & SACHS J. (eds.) *Brazilian perspectives on sustainable development of the Amazon region*, UNESCO: 125-148.
- FEARNSIDE, P.M. (1995b)** Quem desmata a Amazônia os pobres ou os ricos? *Ciência Hoje*, **19**: 26-33.
- FEARNSIDE, P.M., LEAL, N.JR. & FERNANDES, F.M. (1993)** Rainforest burning and the global carbon budget: biomass, combustion efficiency, and charcoal formation in the Brazilian Amazon. *Journal of Geophysical Research* **98**: 16.733-16.743.
- FELDMANN, F., IDCZAK, E., MARTINS, G., NUNE, J., GASPAROTTO, L., PREISINGER, H., MORAES, V.H.F. & LIEBEREI, R. (1995)** Recultivation of degraded, fallow lying areas in Central Amazonia with equilibrated Polycultures: Response of useful plants to inoculation with VA-mycorrhizal fungi. *Applied Botany* **69**: 111-118.
- FERNANDES, E.C.M., BIOT, Y, CASTILLA, C., CANTO, A. DO M., MATOS J.C., GARCIA, S., PERIN, R. & WANDERLI, E. (1997)** The impact of selective logging and forest conversion for subsistence agriculture and pastures on terrestrial nutrient dynamics in the Amazon. *Ciência e Cultura* **49**: 34-47.
- FISCHER, K.E. & CHAPMAN, C.A. (1993)** Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. *OIKOS* **66**: 472-482.

- FORGET, P.-M. (1994)** Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* **26**: 408-419.
- FRISCH, R.O. (1988)** Fruchtbiologische Untersuchungen an einem amazonischen Regenwald der Terra Firme. Dissertation an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien.
- FUJISAKA, S., ESCOBAR, G. & VENEKLAAS, E. (1998)** Plant community diversity relative to human land uses in an Amazon forest colony. *Biodiversity and Conservation* **7**: 41 – 57.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C. (1985)** Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* **65**: 324-337.
- GENTRY, A.H. (1978)** Diversidade e regeneração da capoeira do INPA, com referência especial às Bignoniaceae. *Acta Amazonica* **8**: 67-70.
- GENTRY, A.H. (1996)** A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. The University of Chicago Press, Chicago: pp 895.
- GÖCKLER, K. (1999)** Prädation und Ausbreitung von Früchten und Samen durch terrestrische Kleinsäuger in drei Biotoptypen Zentralamazoniens (Manaus, Brasilien). Diplomarbeit an der Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Biologie: pp 84.
- GONZÁLEZ, J.E. (1990)** Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Revista de Biología Tropical*. **39**: 47-51.
- GORCHOV, D.L., CORNEJO, F., ASCORRA, C. & JARAMILLO, M. (1993)** The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* **107/108**: 339-349.
- GOTTSBERGER, G. (1978)** Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica*, **10**: 170-183.
- GREENE, D.F. & JOHNSON, E.A. (1986)** Dispersal capacity and seed production in anemochorous plants. *Oecologia* **68**: 629-631.
- GUEVARA, S. & LABORDE, J. (1993)** Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **107/108**: 319-338.
- HAFFER, J. (1969)** Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131-137.

- HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. (1995)** Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* **76**: 2544-2561.
- HAMMOND, D.S., GOURLET-FLEURY, S., HOUT, P. VAN DER, STEEGE H. TER & BROWN, V.K. (1996)** A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* **83**: 99-116.
- HAMRICK, J.L. & LOVELESS, M.D. (1989)** The genetic structure of tropical tree populations: Associations with reproductive biology. IN: BOCK, J.H., & LINHART, Y.B. (eds.) *The evolutionary ecology of plants*. Westview Press, Boulder, San Francisco, London: 129-146.
- HEGL, G (1998)** *Illustrierte Flora von Mitteleuropa: Pteridophyta, Spermatophyta*, Bd 1 und 2. Parey Buchverlag Berlin.
- HENDERSON, A. & SCARIOT, A. (1993)** A flórula da Reserva Ducke, I: Palmae (Arecaceae). *Acta Amazonica* **23**: 349-369.
- HERRERA, C.H. (1986)** Vertebrate-dispersal plants: Why they don't behave the way they should. IN: ESTRADA, A. & FLEMING T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster: 5-18.
- HOPKINS, H.C. & HOPKINS, M.J.G. (1983)** Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*. IN: SUTTON, S.L., WHITMORE, T.C. & CHADWICK, A.C. (eds.) *Tropical rain forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications Oxford: 197-209.
- HOWE, H.F. (1990)** Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography. IN: BAWA, K.S. & HADLEY, M. (eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the biosphere series Vol. 7, UNESCO, Paris: 191-218.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982)** Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecol. Syst.* **13**: 201-228.
- JACOBI, I. (1997)** Der Beitrag von Keimlingen zur Regeneration der Brachevegetation im östlichen Amazonasgebiet. Dissertation an der Universität Hamburg, Fachbereich Biologie: pp 148.
- JANZEN, D.H. (1969)** Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* **23**: 1-27.
- JANZEN, D.H. (1970)** Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104**: 501-528.

- JANZEN, D.H. (1975)** Ecology of plants in the tropics. The Institute of Biology's, Studies in Biology 58, Edward Arnold (pub). London: pp 66.
- JANZEN, D.H. (1983)** Food webs: Who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? IN: GOLLEY, F.B. (ed.) Tropical rain forest ecosystems – structure and function. Ecosystems of the world 14A. Elsevier scientific publishing company, Amsterdam: 167-182.
- JORDAN, C.F. (1985)** Soils of the Amazon Rainforest. IN: PRANCE, G.T. (ed.) Key Environments: Amazonia. 83-94.
- JULLIOT, C. (1995)** Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. International Journal of Primatology **17**: 239-258.
- JUNK, W.J. (1984)** Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian white water rivers. IN: SIOLI, H. (ed.) The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. : 215-243.
- JUNK, W.J. (1989)** Flood tolerance and tree distribution in Amazonian floodplains. IN: HOLM-NIELSEN, L.B., NIELSEN, I. C. & BALSLEV, H. (eds.) Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity, Academic Press, London: 47-64.
- KEEL, S.H.K. & PRANCE, G.T. (1979)** Studies of the vegetation of a white-sand black-water igapó (Rio Negro, Brazil). Acta Amazonica **9**: 645-655.
- KESSLER, B. (1993)** Zur Blüten- und Fruchtkökologie in einer Sekundärvegetation Ostamazoniens. Diplomarbeit an der Justus-Liebig-Universität Gießen, Fachbereich Biologie: pp 122.
- KIRA, T. (1978)** Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh forest, West Malaysia. IN: TOMLINSON, P.B. & M.H. ZIMMERMANN (eds.). Tropical Trees as living Systems. Cambridge University Press. 561-590.
- KLINGE, H. (1973)** Struktur und Artenreichtum des zentral-amazonischen Regenwaldes. Amazoniana **IV**: 283-292.
- KLINGE, H. (1976)** Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus). Vorläufige Daten. IN: MÜLLER, P. (ed.) Neotropische Ökosysteme: Festschrift zu Ehren von Prof. Dr. Sioli. Biogeographica **7**. Junk Publishers, The Hague: 59-77.
- KLINGE, H. (1989)** Amazonische Überschwemmungswälder. IN HARTMANN, G. (ed.) Amazonien im Umbruch. Dietrich Reimer Verlag: 199-213.

- KLINGE, H., ADIS, J. & WORBES, M. (1995)** The vegetation of a seasonal várzea forest in the Lower Solimões River, Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* **25**: 201-220.
- KÖPPEN, W. (1923)** Die Klimate der Erde. Grundriss der Klimakunde. Walter de Gruyter & Co, Berlin: pp 369.
- KUBITZKI, K. (1985)** The dispersal of forest plants. IN: PRANCE, G.T. & LOVEJOY, T.E. (eds.) Key environments Amazonia. Pergamon Press, Oxford: 192-206.
- KUBITZKI, K. (1989a)** Die Flora der amazonischen Überschwemmungswälder und ihre ökologischen Beziehungen. In: HARTMANN, G. (ed.) Amazonien im Umbruch. Reimer, Berlin: 215-224.
- KUBITZKI, K. (1989b)** The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* **162**: 285-304.
- LASKA, M.S. & STILES, E.W. (1994)** Effects of fruit crop size on the intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae). *OIKOS* **69**: 199-202.
- LECHTHALER, R. (1956)** Inventário das árvores de um hectare de Terra-firme da zona „Reserva Florestal Ducke“ Município de Manaus. *Botânica* **3**: pp 8.
- LIEBEREI, R. & GASPAROTTO, L. (1998)** Agroecological profile of plants used as production factors and as management components in tropical polyculture systems. IN: LIEBEREI, R., VOSS, K. & BIANCHI, H. (eds.) Proceedings of the Third SHIFT-Workshop Manaus March 15-19, 1998: 307-312.
- LISBÔA, P.L. (1975)** Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – II. Observações gerais e revisão bibliográfica sobre as campinas amazônicas de areia branca. *Acta Amazonica* **5**: 211-223.
- LOISELLE, B.A. (1990)** Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* **82**:494-500.
- LORENZI, H. (1992)** Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora plantarum, Nova Odessa, SP: pp 352.
- LUGO, A.E. (1988)** Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. IN: WILSON, E.O. & FRANCES, M.P. (eds.) Biodiversity. National Academic Press, Washington DC: 58-70.
- MARQUES, A. DA S.J. & CAMPOS, M.A.A. (1995)** Análise estrutural de florestas secundárias (capoeiras), com diferentes idades, como subsídio básico para o manejo florestal, visando o uso múltiplo. Relatório final apresentado ao PIBIC, Manaus: pp. 31.

- MORAN, E.F. (1974)** The adaptive system of the Amazonian caboclo. IN: WAGLEY, C. (ed.) *Man in the Amazon*. The University Press of Florida: 136-159.
- MORI, S.A. & BROWN, J.L. (1994)** Report on wind dispersal in a lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia* **46**: 105-125.
- MURRAY, G. (1986)** Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. IN: ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 187-198.
- NEPSTAD, D.C., KLINK, C.A., UHL, C., VIEIRA, I.C., LEFEBURE, P., PEDLOWSKI, M., MATRICARDI, E. NEGREIROS, G., BROW, I.F., AMARAL, E., HOMMA, A. & WALKER, R. (1997)** Land-use in Amazonia and the Cerado of Brazil. *Ciência e Cultura* **49**: 73-86.
- NEPSTAD, D.C., UHL, C., SERRÃO, E.A.S. (1991)** Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *AMBIO* **20**: 248-255.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. (1980)** Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica*, **12** (Supplement): 40-46.
- ORTIZ-PULIDO, R. & RICO-GRAY, V. (2000)** The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *OIKOS* **91**: 523-527.
- PIRES, J.M. & PRANCE, G.T. (1977)** The Amazon forest: A natural heritage to be preserved. IN: PRANCE, G.T. (ed.) *Extinction is forever*. New York Botanical Garden: 158-194.
- PIRES, J.M. & PRANCE, G.T. (1985)** The Vegetation types of the Brazilian Amazon. IN: PRANCE, G.T. & LOVEJOY, D. (eds.) *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford: 109-145.
- PIRES, J.M. (1973)** Tipos de vegetação da Amazonia. O Museu Goeldi nos anos do sesquicentenário, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém: 178-202.
- PIRES, J.M. (1976)** Aspectos ecológicos da floresta amazônica. *Anais II Congresso Brasileiro de Florestas Tropicais. Colecao Mossoroense* **55**: 235-287.
- PIRES, M.J. (1992)** A check-list on the invasive species of forestry plantations in Lower Amazon. *Acta Amazonica* **22**: 3-15.
- PRANCE, G.T. & MORI, S.A. (1983)** Dispersal and distribution of Lecythidaceae and Chrysobalanaceae. *Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **7**: 163-186.

- PRANCE, G.T. (1973)** Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3: 5-28.
- PRANCE, G.T. (1975a)** Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – I. Introdução a uma série de publicações sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. *Acta Amazonica* 5: 207-209.
- PRANCE, G.T. (1975b)** The history of the INPA capoeira based on ecological studies of Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 5 (3): 261 – 263.
- PRANCE, G.T. (1977)** The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves. In: PRANCE, G.T. (ed.) *Extinction is forever*, Botanical Garden, New York: 195-213.
- PRANCE, G.T. (1979)** Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of forest subject to inundation. *Brittonica*, 31: 26-38. (Portuguese version: PRANCE, G.T. (1980) A terminologia dos tipos de florestas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica* 10: 495-504.
- PRANCE, G.T. (1980)** A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica* 10: 495-504.
- PRANCE, G.T. (1989)** American tropical forests. In: LIETH, H.; WERGER, M. J.A. (eds.) *Tropical rainforest Ecosystems. Ecosystems of the World 14B*. Elsevier scientific publishing company, Amsterdam: 99-132.
- PRANCE, G.T. (1994)** A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the Neotropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 345: 89-99.
- PRANCE, G.T. (1995)** Biodiversity. IN: NIERENBERG, W.A. (ed.) *Encyclopaedia of Environmental Biology* Vol. 1. Academic Press, London: 183-193.
- PRANCE, G.T., RODRIGUES, W.A. & SILVA, M.F. DA (1976)** Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6: 9-35.
- PRIMACK, R.B. (1990)** Seed physiology, seed germination and seedling ecology – commentary. IN: BAWA, K.S. & HADLEY, M. (eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series Vol. 7*, UNESCO, Paris: 233-236.
- PRIMACK, R.B. & MIAO, S.L. (1992)** Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513-519.

- RAVEN, P.H. (1988)** Our diminishing tropical forests. IN: WILSON, E.O. & FRANCES, M.P. (eds.) Biodiversity. National Academic Press, Washington DC: 119-122.
- READER, R.J. (1990)** Relationship between seedling emergence and species frequency on a gradient of ground cover density in an abandoned pasture. *Canadian Journal of Botany* **69**: 1397-1401.
- RIBEIRO, J.E.L. DA S., HOPKINS, M.J.G., VICENTINI, A., SOTHERS, C.A., COSTA, M.A. DA S., BRITO, J.M. DE, SOUZA, M.A.D. DE, MARTINS, L.H.P, LOHMANN, L.G., ASSUNÇÃO, P.A.C.L., PEREIRA, E. DA C., SILVA, C.F. DA, MESQUITA, M.R. & PROCÓPIO, L.C. (1999)** Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, Manaus: pp 816.
- RIBEIRO, J.E.L.S.; NELSON, B.W.; SILVA, M.F. DA; MARTINS, L.S.S.; HOPKINS, M. (1994).** Reserva Florestal Ducke: Diversidade e composição da flora vascular. *Acta Amazonica* **24**: 19-30.
- RICO-GRAY, V. & GARCÍA-FRANCO, J.G. (1992).** Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3**: 617-624.
- RODRIGUES, W.A. (1967)** Inventário florestal piloto ao longo da estrada Manaus-Itacoatiara, Estado do Amazonas: Dados preliminares. Atas do Simpósio sobre a biota Amazônica **7**: 257-267.
- RODRIGUES, W.A. (1974)** Subsídios para o estudo das Lecythidaceae da Amazônia. *Acta Amazonica* **IV** (Separata): 5-16.
- ROPELEWSKI, C.F. & HOLPERT, M.S. (1987)** Global and regional scale precipitation patterns associated with the El Niño / Southern Oscillation. *Monthly Weather Review* **115**: 1606-1626.
- ROTH, I. (1987)** Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types. IN: LIETH, H. & MOONEY, H.A. (eds.) Tasks of vegetation science 17 Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: pp 324.
- ROTH, R. (1962)** Konstruktive und thermodynamische Eigenschaften des Piche-Evaporimeters. IN: MÖRIKOFER, W. & STEINHAUSER, F. (eds.) Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Serie B, Bd. 11, Wien: 108-125.
- RUDLOFF, W. (1981)** World-Climates: With tables of climatic data and practical suggestions. Books of the Journal Naturwissenschaftliche Rundschau. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart: pp 632.
- SAMPAIO, A.J. (1942)** A Flora Amazonica. *Revista Brasileira de Geografia* **4**: 313-332.

- SAVONEN, C. (1990) Ashes in the Amazon. *Journal of Forestry* **88**: 20-25.
- SCHROTH, G., SILVA, L.F. DA, SEIXAS, R., TEIXEIRA, W.G., MACÊDO, J.L.V. & ZECH, W. (1999) Subsoil accumulation of mineral nitrogen under polyculture and monoculture plantations, fallow and primary forest in a ferrallitic Amazonian upland soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **75**: 109-120.
- SILVA, M.F. DA, LISBÔA, P.L.B. & LISBÔA, R.C.L. (1977) Nomes vulgares de plantas amazônicas, INPA, Belém: pp 222.
- SIOLI, H. (1965) Bemerkung zur Typologie amazonischer Flüsse. *Amazoniana* **I**: 74-83.
- SIOLI, H. (1983) Amazonien, Grundlagen der Ökologie des größten tropischen Waldlandes. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart: pp 64.
- SKATULLA, M. (1994) Sukzession nach Dauerkultur und Shifting-Cultivation: Bedeutung der Reproduktionsbiologie holziger Arten für die Regeneration der Brachevegetation in Ostamazonien. Diplomarbeit an der Justus-Liebig-Universität Gießen, Fachbereich Biologie: pp 103.
- SMITH, N.H. (1980) Anthrosols and human carrying capacity in Amazonia. *Annals of the Association of American Geographers* Vol. 70: 555-566.
- SNOW, D.W. (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* **13**: 1-14.
- SPONSEL, L.E. (1986) Amazon ecology and adaptation. *Annual Review of Anthropology* **15**: 67-97.
- STILES, E.W. & WHITE, D.W. (1986) Seed deposition patterns: influence of season, nutrients and vegetation structure. IN: ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 45-54.
- UHL, C. & JORDAN, C.F. (1984) Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* **65**: 1476-1489.
- UHL, C. & KAUFMAN, J.B. (1990) Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the Eastern Amazonia. *Journal of Ecology* **71**: 437-449.
- UHL, C. (1987) Factors controlling succession following slash and burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**: 377 – 407.
- UHL, C., BUSCHBACHER, R., SERRÃO, E.A.S. (1988) Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**: 663 – 681.
- UHL, C., CLARK, H., CLARK, K. & MAQUIRINO, P. (1982) Successional patterns associated with slash-and-burn-agriculture in the Upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. *Biotropica* **14**: 249-254.

- UHL, C., CLARK, K., CLARK, H. & MURPHY, P.(1981)** Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* **69**: 631 – 649.
- VAN DER PIJL, L. (1982)** Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin: pp 214.
- VAN ROOSMALEN, M.G.M. (1985)** Fruits of the Guianan flora. Institute of Systematic Botany. Utrecht University: pp 483.
- VAN ROOSMALEN, M.G.M., BARDALES, M. DE P.D. & GARCIA O.M. DE C.G. (1996)** Frutos da floresta Amazônica. Parte I: Myristicaceae. *Acta Amazonica* **26**: 209-264.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. (1993)** Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual. Review of Ecol. Syst.* **24**: 69-87.
- VLEESHOUWERS, L.M., BOWMEESTER, H.J. & KARSEN, C.M. (1995)** Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* **83**: 1031-1037.
- WALSH, R.P.D. (1996)** Microclimate and hydrology. IN: RICHARDS, P.W. (ed.) *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge: 206-236.
- WEAVER, J.E. & CLEMENTS, F.E. (1938)** *Plant Ecology*. Mc Graw-Hill Book Company, New York: pp 601.
- WEIDELT, H.J. (1969)** Struktur und Dynamik von Sekundärwäldern – dargestellt an Sukzessionsserien in Brasilien. *Forstarchiv* **40**: 124-132.
- WHITMORE, T.C. (1983)** Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts* **44**: 767-779.
- WHITMORE, T.C. (1984)** *Tropical rainforests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford: pp 352.
- WILDI, O. (1986)** Analyse vegetationskundlicher Daten - Theorie und Einsatz statistischer Methoden. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 90. Heft: pp. 226.
- WILLSON, M.F., IRVINE, A.K. & WALSH, N.G. (1989)** Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica* **21**: 133-147.

- WILLSON, M.F. & WHELAN, C.J. (1990)** Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *OIKOS* **57**: 191-198.
- WORBES, M. (1983)** Vegetationskundliche Untersuchungen zweier Überschwemmungswälder in Zentralamazonien – vorläufige Ergebnisse. *Amazoniana* **VIII**: 47-65.
- WORBES, M., KLINGE, H., REVILLA, J.D. & MARTIUS, C. (1992)** On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* **3**: 553-564.
- ZECH, W. (1986)** CPMAS-¹³C-NMR-Spektren von Oxisol- und Terra preta-Humus. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* **45**: 167-172.
- ZECH, W. (1997)** Tropen – Lebensraum der Zukunft. *Geographische Rundschau* **49**: 11-17.
- ZECH, W., PABST, E. & BECHTOLD, G. (1979)** Analytische Kennzeichnung der Terra preta do indio. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* **29**: 709-716.

8 ARTENLISTE MIT AUSBREITUNGSBIOLOGISCHEN PARAMETERN

Die Artenliste enthält Angaben zum Vorkommen der Arten in den untersuchten Vegetationstypen und Vegetationsschichten sowie als Samen oder Keimling. Außerdem werden Aussagen zur vegetativen Regeneration, Keimung, Blüh- und Fruchtphänologie und Ausbreitung der Arten gemacht. Ausbreitungstyp und Samenmenge je Ausbreitungseinheit sind vorwiegend der Literatur entnommen. Die Referenzliteratur ist jeweils angegeben.

Legende:

BRA = Brachevegetation
SEK = Sekundärwald
PRI = Primärwald

Vorkommen der Arten:

H = Hohe Baumschicht, Individuen mit Stammdurchmesser ≥ 5 cm in 30 cm Höhe
K = als Keimling in den 2 m² Keimlingsparzellen
N = Niedere Baumschicht, Individuen mit Stammdurchmesser ≥ 1 < 5 cm in 30 cm Höhe
S = als Samen in den 1 m² großen Samenfallen
U = Unterwuchs, Individuen mit Stammdurchmesser < 1 cm in 30 cm Höhe

Vegetative Ausbreitung:

Anzahl der Individuen mit mehrfachem Stockausschlag

Keimungsexperiment:

S: Anzahl der unter *Vismia* ausgebrachten Samen
K: Anzahl der gekeimten Keimlinge

Blüten- und Fruchtbildung:

B = Blütenbildung beobachtet
F = Fruchtbildung beobachtet
h = häufige Blütenbildung, mindestens 6 Monate im Jahr Blütenbildung beobachtet
j = jährliche Blütenbildung, in aufeinander folgenden Jahren, jeweils maximal 5 Monate Blütenbildung beobachtet
s = seltene Blütenbildung, nie in aufeinander folgenden Jahren Blütenbildung beobachtet

Ausbreitung:

S/AE = Samen pro Ausbreitungseinheit

Ane = Anemochorie, Ausbreitung durch Wind
Aut = Autochorie, Ausbreitung durch die Pflanze, z. B. Explosionsmechanismen
Chi = Chiropterochorie, Ausbreitung durch Fledermäuse, spezielle Form der Syn- und Endochorie
End = Endozoochorie, Ausbreitung durch Frucht und Samen fressende Tiere
Epi = Epizoochorie, Ausbreitung durch Haften an Tierkörpern
Hyd = Hydrochorie, Ausbreitung durch Schwimmen und Regen
Myr = Myrmekochorie, Ausbreitung durch Ameisen
Orn = Ornithochorie, Ausbreitung durch Vögel, spezielle Form der Syn- oder Endochorie
Pri = Primatochorie, Ausbreitung durch Affen, spezielle Form der Syn- oder Endochorie
Rod = Rodentochorie, Ausbreitung durch Nager, spezielle Form der Syn- oder Endochorie
Sau = Saurochorie, Ausbreitung durch Echsen, spezielle Form der Endochorie
Syn = Synchronie, Ausbreitung durch Verschleppen und/oder Vergraben

* eigene Beobachtung

° aus Literatur als Familien- und/oder Gattungsmerkmal entnommen

Referenzliteratur zur Ausbreitung:

1. VAN ROOSMALEN (1985), 2. FRISCH (1988), 3. FAO (1986), 4. HAMMOND et al. (1996), 5. JULLIOT (1995), 6. GUEVERA & LABORDE (1993), 7. FORGET (1994), 8. GONZALVES (1990), 9. MORI & BROWN (1994), 10. HOPKINS & HOPKINS (1983), 11. KESSLER (1993), 12. ELSTER (1993), 13. BERG (1978), 14. UHL et al. (1981), 15. RODRIGUES (1974), 16. PRANCE & MORI (1983), 17., VAN DER PIJL (1982), 18. GOTTSBERGER (1978), 19. HEGI (1998), 20. CINTRA & HORNA (1997), 21. HAMMOND & BROWN (1995), 22. VAN ROOSMALEN et al. (1996), 23. HENDERSON & SCARIOT (1993), 24. LORENZI (1992), 25. RIBEIRO et al. (1999), 26. GENTRY (1996)

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Abarema laeta</i> (Poepp. & Endl.) Barn. & Gr.	Caesalpiniaceae			N									mehrere°	End (Orn, Pri)°	25
<i>Abuta grandifolia</i> (Mart.) Sandw.	Menispermaceae			N U S				8	5				1*	End (Pri)	1
<i>Abuta panurensis</i> Eichl.	Menispermaceae		U	N									1	End/Syn°	1, 25, 26
<i>Abuta rufescens</i> Aubl.	Menispermaceae		N U	U									1	End	1
<i>Abuta</i> sp. 2	Menispermaceae			N									1°	End/Syn°	1, 25, 26
<i>Abuta</i> spp.	Menispermaceae	U	U	U K									1°	End/Syn°	1, 25, 26
<i>Abuta velutina</i> Gleason	Menispermaceae			N									1°	End/Syn°	1, 25, 26
<i>Aciotis anomala</i> Brade	Melastomataceae	U											1°	Ane°	25, 26
<i>Aciotis circaeifolia</i> (Bonpl.) Triana	Melastomataceae	U											1	Ane	25
<i>Aciotis</i> spp.	Melastomataceae	U											1°	Ane°	25, 26
<i>Adenocalymna subincanum</i> Huber	Bignoniaceae		N U	N U		1							1°	Ane°	25, 26
<i>Aechmea mertensii</i> (Mey.) Schult. f.	Bromeliaceae		U											End°	26
<i>Aechmea</i> sp. 1	Bromeliaceae		U											End°	26
<i>Alchornea schomburgkii</i> Klotzsch	Euphorbiaceae	N											1	Aut	25
<i>Alchorneopsis floribunda</i> (Benth.) Muell. Arg.	Euphorbiaceae	U					K						1°	Aut°	1, 25
<i>Allophyllus</i> spp.	Sapindaceae		U	N											
<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	Rubiaceae		N										zahlr.	End	1
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	Rubiaceae		U	N U									zahlr.	End	1
<i>Amaioua</i> spp.	Rubiaceae	H	U	N U	1								zahlr.°	End°	1, 26
<i>Ambelania acida</i> Aubl.	Apocynaceae	N		H U									109*	End	1
<i>Amphirrhox</i> spp.	Violaceae		N	N											
<i>Amphirrhox surinamensis</i> Eichl.	Violaceae	N U	N U	K N U	5	9					j B		zahlr.	End (Chi, Pri)	1, 2
<i>Anacampta rigida</i> (Miers.) Markgr.	Apocynaceae	N	N	N U	1						j BF	s BF	27	End (Orn)	2
<i>Anacardium parviflora</i> Duce	Anacardiaceae			H									1°	End°	1, 25, 26
<i>Andira parvifolia</i> Duce	Fabaceae			N									1°	Syn (Rod, Chi)°	1, 25, 26
<i>Andira</i> spp.	Fabaceae			U									1°	Syn (Rod, Chi)°	1, 26
<i>Andropogon leucostachyus</i> Kunth	Poaceae	U									h BF		1°	Ane (Epi, End)°	25, 19
<i>Aniba ferrea</i> Kubitzki	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Aniba hostmanniana</i> (Nees) Mez	Lauraceae			H N U									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Aniba panurensis</i> (Meissn.)	Lauraceae			H N				6	0				1	End (Orn, Pri)	1
<i>Aniba</i> spp.	Lauraceae			U									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Anisophyllea manausensis</i> Piers & W. Rodr.	Anisophylleaceae	N		N U			1						1		25, 26
<i>Annona foetida</i> Mart.	Annonaceae			N U									zahlr.	End	1
<i>Annona</i> spp.	Annonaceae		U	H								s BF	zahlr.*	End*	
<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Lindl.	Araceae		U											End (Orn)	25
<i>Aparisthium cordatum</i> (Adr. Juss.) Baill.	Euphorbiaceae	N U	H N U			1					s BF		1*	Aut*	
<i>Aristolochia</i> sp.	Aristolochiaceae	U S		S						j BF			1*	Aut°	26
<i>Arrabidaea chica</i> (Humb. & Bonpl.) Verl.	Bignoniaceae	N U	U	N U	5								1	Ane	1, 9
<i>Arrabidaea</i> spp.	Bignoniaceae	N U	N	N U	1					s BF			1*	Ane°	26
<i>Arrabidaea trailii</i> Sprague	Bignoniaceae			N									1°	Ane	9
<i>Aspidosperma carapanauba</i> Pichon	Apocynaceae		U	H									1°	Ane	9, 26
<i>Aspidosperma discolor</i> A. DC.	Apocynaceae			H N U									1°	Ane	24, 26
<i>Aspidosperma</i> spp.	Apocynaceae		U K	S									1°	Ane°	1, 26
<i>Astrocaryum munbaca</i> Mart.	Arecaceae		N	N U S				4	0		s BF		1*	Syn (Pri, Rod)	1, 20, 23
<i>Astrocaryum murumuru</i> Mart.	Arecaceae		N	H						s B			1	Syn (Pri, Rod)	20, 23
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miqu.) Pulle	Arecaceae			N U K				6	0		s BF		1*	Syn (Rod, Pri)	1
<i>Astrocaryum</i> spp.	Arecaceae	N U													
<i>Attalea attaleoides</i> Barb. Rodr.	Arecaceae			N							s BF		1	Syn (Pri, Rod)	1, 23
<i>Bactris humilis</i> (Wallace) Burret	Arecaceae			N							s B		1	End (Orn)	1, 23
<i>Bactris</i> spp.	Arecaceae	U		N									1°	End (Orn)°	1
<i>Banisteriopsis</i> sp.	Malpighiaceae			N									(1-)-3°	Ane°	1, 26
<i>Bauhinia</i> sp. 1	Caesalpiniaceae			N									1°	Aut	1
<i>Bauhinia</i> sp. 2	Caesalpiniaceae			N U									1°	Aut	1
<i>Bauhinia</i> spp.	Caesalpiniaceae			N U			1						1°	Aut	1
<i>Bellucia dichotoma</i> Cogn.	Melastomataceae	N S	H N S	S	2					j BF			1200*	End (Orn, Pri, Myr)	1, 2

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	Melastomataceae	H N U S K	H N U S		1	2				j BF	j BF		1300*	End (Orn, Pri, Myr)*	
<i>Bisboecklera</i> spp.	Cyperaceae			U									1°	Hyd (Ane, Epi, End)°	25, 19
<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R. E. Fries	Annonaceae	H N U	H N U	H N U	2								2	End (Orn)	2
<i>Bocageopsis</i> spp.	Annonaceae		N	N		1							1-2 (-4)°	End°	25, 26
<i>Bocoa viridiflora</i> (Ducke) Cowan	Caesalpiniaceae		N	H											
<i>Bombacopsis macrocalyx</i> (Ducke) A. Robyns	Bombacaceae			H N									zahlr.°		1
<i>Borreria alata</i> (Aubl.) DC.	Rubiaceae	U K	U							h BF			2*	Hyd*	
<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K. Schum.	Rubiaceae	U S								j BF			2*	Hyd	12
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	Rubiaceae	N U S								h BF			2*	Hyd	12
<i>Brachiaria brizantha</i> (Hochat) Stapf.	Poaceae	U											1°	Ane (Epi, End)°	25, 19
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae		N U										1	End (Orn, Pri)	1, 4
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C. C. Berg	Moraceae			N									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	Moraceae			N U								s B	1	End (Orn, Pri)	1, 4
<i>Brosimum</i> spp.	Moraceae	U	U		K								1 (wenige)°	End (Orn, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Brunfelsia</i> spp.	Solanaceae			N U										End°	1, 26
<i>Buchenavia congesta</i> Ducke	Combretaceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1,
<i>Buchenavia</i> sp.	Combretaceae			H									1°	End (Orn, Pri)°	1,
<i>Buchenavia</i> sp. 1	Combretaceae		U										1°	End (Orn, Pri)°	1,
<i>Byrsonima chrysophylla</i> Kunth	Malpighiaceae		N U										(1-)3°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Byrsonima crispa</i> Adr. Juss	Malpighiaceae		H N			1							(1-)3°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Byrsonima</i> spp.	Malpighiaceae	N U	H N U	N									(1-)3°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Byrsonima stipulacea</i> Adr. Juss	Malpighiaceae	N											(1-)3°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Calathea altissima</i> (Poepp. & Endl.) Krn.	Marantaceae	U		N U									1°	End (Orn, Myr)°	25
<i>Calathea</i> spp.	Marantaceae			U									1°	End (Orn, Myr)°	25
<i>Calathea taeniosa</i> Joriss.	Marantaceae			U									1°	End (Orn, Myr)°	25

[illegible]

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Moraceae			U									1	End (Pri, Orn)	1, 21
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	Moraceae		U	N U									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	Melastomataceae	N U S K	N U S K		29					h BF	h BF		108*	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Clidemia novemnervia</i> (DC.) Triana	Melastomataceae		N U										zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Clidemia rubra</i> (Aubl.) Mart.	Melastomataceae	N U S K	N U		4					h BF			zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Clidemia</i> sp.	Melastomataceae		N										zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Clusia</i> sp. 1	Clusiaceae			N									zahlr.°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Clusia</i> spp.	Clusiaceae	N U											zahlr.°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Coccoloba</i> sp. 1	Polygonaceae			N			1						1°	End (Orn, Pri) Hyd°	1, 26
<i>Coccoloba</i> spp.	Polygonaceae			N U									1°	End (Orn, Pri) Hyd°	1, 26
<i>Codonanthe crassifolia</i> (Focke) C. Morton	Gesneriaceae		U										zahlr.°	End (Orn)°	25
<i>Commelina</i> spp.	Commelinaceae			U											
<i>Compsoeura ulei</i> Warb.	Myristicaceae			N									1	End (Pri)	22
<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae			N									1	Aut (Myr)	1, 2
<i>Conceveiba martiana</i> Baill.	Euphorbiaceae			U									1°	Aut°	1, 25
<i>Condylocarpon amazonicum</i> (Markgr.) Ducke	Apocynaceae			N U									1°	Hyd°	1, 26
<i>Connarus erianthus</i> Benth. Ex Baker	Connaraceae			H N U									1	End (Orn)	1
<i>Connarus ruber</i> (Poepp. & Endl.) Planch	Connaraceae		N k										1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Connarus</i> sp. 1	Connaraceae		N	N U									1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Connarus</i> sp. 2	Connaraceae			N									1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Connarus</i> spp.	Connaraceae	U		N			1						1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	Boraginaceae			N U								s BF	1	End (Orn, Pri)	1, 11, 21
<i>Cordia sellowiana</i> Chamb.	Boraginaceae			N									1	End	24
<i>Cordia</i> spp.	Boraginaceae			H U									1-4°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Corytophora alta</i> R. Knuth	Lecythydaceae	N U	N	N	1			36	18				1-2	Syn (Rod, Aut)	2, 25
<i>Corytophora</i> sp.	Lecythydaceae	H			1									Syn (Rod, Pri)°	25, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Couepia bracteosa</i> Benth.	Chrysobalanaceae			N U									1	Syn (Rod, Chi)	1, 3, 16
<i>Couepia habrantha</i> Standley	Chrysobalanaceae			N U									1°	Syn (Rod, Chi, Pri)°	1, 25, 26
<i>Couepia longipendula</i> Pilger	Chrysobalanaceae			H N				2	0			s BF	1	End (Chi, Rod)	2, 3, 16
<i>Couepia racemosa</i> Benth. ex Hook f.	Chrysobalanaceae			N									1	Syn (Rod, Chi, Pri)°	1, 16, 25, 26
<i>Couepia</i> spp.	Chrysobalanaceae		U	U									1°	Syn (Rod, Chi, Pri)°	1, 25, 26
<i>Couepia ulei</i> Pilger	Chrysobalanaceae		U										1°	Syn (Rod, Chi, Pri)°	1, 25, 26
<i>Couratari</i> sp.	Lecythidaceae			S											
<i>Crepidospermum glaziovii</i> Swart.	Burseraceae			N										End°	1, 25
<i>Crepidospermum goudotianum</i> (Tul.) Triana & Planch	Burseraceae		U	H U										End°	1, 25
<i>Crepidospermum rhoifolium</i> (Benth.) Triana & Planch	Burseraceae			H N U										End°	1, 25
<i>Crepidospermum</i> spp.	Burseraceae			N U										End°	1, 25
<i>Croton lanjovensii</i> Jablonski	Euphorbiaceae	H N U S K	S	S	1								1	Aut	25
<i>Croton miguelensis</i> Ferg.	Euphorbiaceae	U								j BF			1*	Aut*	
<i>Ctenitis protensa</i>	Dryopteridaceae			U									1°	Ane°	25
<i>Cupania hispida</i> Radlk.	Sapindaceae		N	N									(2-) 3°	End (Orn, Pri)°	26
<i>Cybianthus</i> sp. 2	Myrsinaceae		U										1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Cybianthus</i> spp.	Myrsinaceae		U										1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Cymbopetalum</i> spp.	Annonaceae			N U										End°	25
<i>Dacryodes</i> sp.	Burseraceae			H									1°	End°	25, 26
<i>Davilla kunthii</i> A. St. Hill	Dilleniaceae	N U	N		1					j BF			1 (2)*	End (Orn)	1, 11
<i>Davilla latifolia</i> Casar	Dilleniaceae	N U			30								1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Davilla nitida</i> (Vahl) Kubitzki	Dilleniaceae		U										1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Davilla</i> spp.	Dilleniaceae	N S K		S	1								1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Derris floribunda</i> (Benth.) Ducke	Fabaceae	N		N									1°	Ane°	1, 26
<i>Derris</i> sp.	Fabaceae			N									1°	Ane°	1, 26
<i>Desmoncus</i> spp.	Arecaceae		K	N U									1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	Caesalpiniaceae		U	N U									1 (2)	End (Pri)	1, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Dicella conwayi</i> Rusby	Malpigiaceae		N	H										Ane°	26
<i>Dichapetalum pedunculatum</i> (DC.) Baill.	Dichapetalaceae			N			1						1 (2)	Syn	1
<i>Dichapetalum rugosum</i> (Vahl) Prance	Dichapetalaceae	N			1								1 (2)	Syn	1, 11
<i>Dicranostyles laxa</i> Ducke	Convolvulaceae			N									1 (-4)°	End°	1, 25, 26
<i>Dicypellium manauense</i> W. Rodr.	Lauraceae			H N U									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Didymopanax</i> sp.	Araliaceae						K								
<i>Dilkea</i> sp.	Passifloraceae			N										End (Pri, Rod, Chi Orn)	25
<i>Dimorphandra</i> spp.	Caesalpiniaceae	H		U										Aut°	25
<i>Dioscorea dodecaneura</i> Vell.	Dioscoreaceae	U													
<i>Diospyros</i> sp.	Ebenaceae			N									1°	End (Pri)°	1, 25
<i>Diplasia karataefolia</i> L. C. Rich.	Cyperaceae		N U										1°	Hyd (Ane, Epi, End)°	25, 19
<i>Diploptropis</i> spp.	Fabaceae	H N U			1								1°	Aut°	26
<i>Dipteryx punctata</i> (Blake) Amsh.	Fabaceae			N									1	Syn (Rod, Chi)	1
<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	Dilleniaceae		H N	N		1							1-2	End	1
<i>Doliocarpus</i> sp. 1	Dilleniaceae			N U									1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Doliocarpus</i> sp. 2	Dilleniaceae			N									1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Doliocarpus</i> spp.	Dilleniaceae	U		N									1-2°	End (Orn)°	1, 25
<i>Drymonia</i> spp.	Gesneriaceae		U										zahlr.°		25, 26
<i>Duckedendron cestroides</i> Kuhlm.	Duckedendraceae	U	U	S				14	8				1*	Syn*/End (Rod)	2
<i>Duckesia verrucosa</i> (Benth.) Cuatr.	Humiriaceae			U									1-5°	End (Chi)°	25
<i>Duguetia flagellaria</i> Huber	Annonaceae			H N U									9	End	2
<i>Duguetia guianensis</i> R. E. Fries	Annonaceae		U										- 20	Syn (Pri)	1
<i>Duguetia</i> spp.	Annonaceae		U											End°	1, 25
<i>Duguetia uniflora</i> (Dum.) Mart.	Annonaceae			H								s BF	1*	End (Orn)*	
<i>Duroia macrophylla</i> Huber	Rubiaceae	N			3								zahlr.	End (Orn)	2
<i>Duroia saccifera</i> (Mart.) Hook. f.	Rubiaceae		U										zahlr.°	End (Pri, Orn)°	1, 26
<i>Duroia</i> sp.	Rubiaceae		N										zahlr.°	End (Pri, Orn)°	1, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Duroia</i> sp. 1	Rubiaceae			N									zahlr.°	End (Pri, Orn)°	1, 26
<i>Duroia</i> sp. 2	Rubiaceae			U									zahlr.°	End (Pri, Orn)°	1, 26
<i>Ecclinusa abbreviata</i> Ducke	Sapotaceae			U										End (Pri, Orn)°	1
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Sapotaceae			H U S									1*	End (Pri)	2
<i>Elizabetha</i> spp.	Caesalpiniaceae		U										1°	Aut°	26
<i>Emmotum</i> spp.	Icacinaceae	U											3°	End°	1, 25, 26
<i>Endlicheria</i> sp.	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatr.	Humiriaceae	U		H S								s BF	1*	End (Pri*)	
<i>Entherolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	Mimosaceae		N										10-15	End (Pri, Orn)	1, 2, 4
<i>Eperua bijuga</i> Mart. ex Benth.	Caesalpiniaceae			H N								s B	1	Aut (Rod)	2
<i>Eperua duckeana</i> Cowan	Caesalpiniaceae			N U									1°	Aut°	1, 26
<i>Ephedranthus amazonicus</i> R. E. Fries	Annonaceae		N	H N									8-14	End (Orn)	2
<i>Erismia</i> spp.	Vochysiaceae			U S				3	2				1*	Ane°	1
<i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav.	Erythroxylaceae			N U									1	End	1
<i>Erythroxylum mucronatum</i> Benth.	Erythroxylaceae			N									1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Erythroxylum</i> spp.	Erythroxylaceae	N	U	N K									1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Eschweilera bracteosa</i> (Poepp. ex Berg) Miers	Lecythidaceae			H N			1							Syn (Rod, Pri)°	1
<i>Eschweilera coriacea</i> (A. P. DC.) Mori	Lecythidaceae			H N U S				10	7			s BF	1 (2)*	Syn (Pri)	1, 4, 11
<i>Eschweilera decolorans</i> Sandw.	Lecythidaceae		U	N									1	Syn (Rod, Pri)	1, 4, 21
<i>Eschweilera micrantha</i> Miers	Lecythidaceae			H N				4	3			s BF	1 (2)*	Syn *	
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers	Lecythidaceae			H								s BF		Syn (Pri)	11
<i>Eschweilera rodriguesiana</i> Mori	Lecythidaceae			N										Syn (Rod, Pri)°	1
<i>Eschweilera</i> spp.	Lecythidaceae			H U K								s BF	1*	Syn*	
<i>Eugenia egensis</i> DC.	Myrtaceae			N									1	End (Orn, Pri)	1, 2
<i>Eugenia patrisii</i> Vahl	Myrtaceae		N	H N		1	1						1	End (Pri, Chi, Orn)	1, 11, 21
<i>Eugenia</i> sp. 1	Myrtaceae			N U									1 (-4)°	End (Pri, Orn)°	1
<i>Eugenia</i> sp. 2	Myrtaceae			N									1 (-4)°	End (Pri, Orn)°	1

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Eugenia</i> spp.	Myrtaceae		U	N U									1 (-4)°	End (Pri, Orn)°	1
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	Myrtaceae			H N									1 (-4)°	End (Pri, Orn)°	1
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae			N									1	End (Orn)	24
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	Arecaceae			U K									1	End (Orn)	24
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	Arecaceae	U	U	U									1	End (Pri, Orn)	1, 3, 23
<i>Faramea capillipes</i> Muell. Arg.	Rubiaceae			N									1°	End°	1, 26
<i>Faramea multiflora</i> A. Rich.	Rubiaceae			N									1	End	1
<i>Faramea sessiliflora</i> Aubl.	Rubiaceae			N									1°	End°	1, 26
<i>Faramea</i> spp.	Rubiaceae		U				K						1°	End°	1, 26
<i>Ficus trigona</i> L. f.	Moraceae			N										End (Pri)	1
<i>Fusaea longifolia</i> (Aubl.) Safford	Annonaceae			H									> 50	End (Pri)	1
<i>Geissospermum laevis</i> (Vell.) Miers	Apocynaceae		N	N		1							2	End (Pri, Orn)	1
<i>Geissospermum sericeum</i> (Sagot) Benth & J. D. Hook	Apocynaceae	N U	H N	N	1								2	Syn (Pri)	1, 21
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	Arecaceae			N U								s B	1°	End°	1, 26
<i>Geonoma baculifera</i> (Poit.) Kunth	Arecaceae			N U									1	End	1
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Arecaceae		N U	N U									1	End	1, 23
<i>Geonoma</i> spp.	Arecaceae	N					K						1°	End°	1, 26
<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	Euphorbiaceae		H N										1	End (Pri, Chi, Orn)	1, 4
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Celastraceae	S	H N U	N S		9						s B	2-5	End (Orn, Pri)	1, 4, 5
<i>Guapira</i> spp.	Nyctaginaceae			N U										End (Orn, Pri)°	1
<i>Guarea duckei</i> C. DC.	Meliaceae			N U										End°	1
<i>Guarea kunthiana</i> Adr. Juss.	Meliaceae			H N									4-8	End (Pri)	1
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Meliaceae			N									4-10	End (Pri, Orn)	1
<i>Guarea</i> spp.	Meliaceae			H N U										End°	1
<i>Guatteria discolor</i> R. E. Fries	Annonaceae			N									1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Guatteria guianensis</i> (Aubl.) R. E. Fries	Annonaceae	N U	N U	H N U		2							1	End (Orn)	1
<i>Guatteria olivaceae</i> R. E. Fries	Annonaceae		U										1	End (Orn)	2
<i>Guatteria recurvisepala</i> R. E. Fries	Annonaceae	N											1°	End (Orn)°	1, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Guatteria</i> spp.	Annonaceae		N U K	H N									1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Gurania huebneri</i> Cogn.	Cucurbitaceae		U										zahlr.°	End°	25, 26
<i>Gustavia elliptica</i> Mori	Lecythidaceae	U		U									wenige°	Syn (Rod) End (Pri)°	1, 25, 26
<i>Guzmania lingulata</i> (L.) Mez	Bromeliaceae			U									1°	Aut°	26
<i>Heisteria insculpta</i> Sleumer	Olacaceae		U										1°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Heisteria</i> sp. 1	Olacaceae		U	N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Heliconia acuminata</i> L. C. Rich.	Heliconiaceae	U	U	U						h BF	j B		2-3*	End (Orn) *	
<i>Heliconia</i> spp.	Heliconiaceae	U		U								s B	3°	End°	26
<i>Heliocostylis scabra</i> (Macbr.) C. C. Berg	Moraceae	U											mehrere°	End (Pri)°	1
<i>Heliocostylis</i> spp.	Moraceae		U										mehrere°	End (Pri)°	1
<i>Heliocostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) C. C. Berg	Moraceae	N		H									7*	End (Orn, Pri)	1, 2
<i>Henriettella caudata</i> Gleason	Melastomataceae			N U								j BF	zahlr.	End (Orn)	1
<i>Heteropsis integrifolia</i> Schott	Araceae			U										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Heteropsis longispathaceae</i> Engl.	Araceae			U										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Heteropsis</i> spp.	Araceae			U										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Heteropsis spruceana</i> Schott	Araceae			U										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Hevea brasiliensis</i> (Adr. Juss.) Muell. Arg.	Euphorbiaceae	H N	H N										1	Aut (Rod)	1, 3, 18
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae			N S K								s BF	1*	Aut (Rod)	1
<i>Himathanthus sucuba</i> (Spruce ex Muell. Arg.) Woodson	Apocynaceae	H											zahlr.	Ane	1, 11
<i>Hippocratea</i> sp.	Hippocrateaceae			N									1°	Ane°	26
<i>Hippocratea</i> sp. 1	Hippocrateaceae			N									1°	Ane°	26
<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	Chrysobalanaceae			H N									1	End	1, 2
<i>Hirtella burchellii</i> Britton	Chrysobalanaceae			N U								s BF	1-2*	End (Pri)*	
<i>Hirtella duckei</i> Huber	Chrysobalanaceae			N									1°	End°	1
<i>Hirtella hispidula</i> Miq.	Chrysobalanaceae			N									1	End	1
<i>Hirtella myrmecophila</i> Pilger	Chrysobalanaceae			H N U									1°	End°	1
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Chrysobalanaceae			N									1	End (Orn)	1, 11, 16
<i>Hirtella</i> sp.	Chrysobalanaceae			N									1°	End°	1

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Homolepis aturensis</i> (Kunth) Chase	Poaceae	U S K	U							h BF			1*	Ane (Epi)°	19
<i>Humirastrum cuspidatum</i> (Benth.) Cuatr.	Humiriaceae			N									1-5°	End°	25, 26
<i>Hymenachne</i> spp.	Poaceae		U										1°	Ane (Epi, End)°	25, 19
<i>Hymenobium</i> spp.	Fabaceae	N	S	S K									1*	Ane	26
<i>Inga alba</i> (Swartz) Willd.	Mimosaceae			N U									5-10	End (Pri, Orn)	1, 4, 11
<i>Inga bourgoni</i> (Aubl.) DC.	Mimosaceae		U	H N U				20	6		j BF		9*	End (Pri)	1
<i>Inga bracteosa</i> Benth.	Mimosaceae			N											
<i>Inga cayennensis</i> Sagot ex Benth.	Mimosaceae	N U											mehrere	End (Pri)	1
<i>Inga falcistipula</i> Ducke	Mimosaceae		U										mehrere°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Inga leiocalycina</i> Benth.	Mimosaceae		U	N U									12	End (Pri, Orn)	1, 21
<i>Inga</i> sp. 1	Mimosaceae			N									mehrere°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Inga</i> sp. 2	Mimosaceae			N									mehrere°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Inga</i> sp. 3	Mimosaceae		N			1							mehrere°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Inga</i> spp.	Mimosaceae		N U	K H U S K									mehrere°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Ipomoea asarifolia</i> (Desr.) Roem. & Schult.	Convolvulaceae	U													
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	Arecaceae		U	U									1°	End°	1, 26
<i>Irlbachia alata</i> (Aubl.) Maas	Gentianaceae	U K	U K							h BF	j BF		1*	Ane	12
<i>Iryanthera elliptica</i> Ducke	Myristicaceae			N			1						1	End (Orn, Pri)	2, 22
<i>Iryanthera gurandis</i> Ducke	Myristicaceae			N			1						1°	End (Pri, Orn)°	1, 25, 26
<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	Myristicaceae			H N									1°	End/Syn (Orn, Pri)	1, 22
<i>Iryanthera</i> spp.	Myristicaceae						K								
<i>Iryanthera ulei</i> Warb.	Myristicaceae		U	N								s B	1°	End (Pri)	22
<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Krn.	Marantaceae			N U			1					s B	1°	End (Orn, Myr)°	25, 26
<i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Krn.	Marantaceae	U		N U			1			s BF			1*	End (Orn, Myr)°	25
<i>Ischnosiphon ovatus</i> Koern.	Marantaceae			U			1						1°	End (Myr, Orn)°	25, 26
<i>Ischnosiphon</i> spp.	Marantaceae			U									1°	End (Myr, Orn)°	25, 26
<i>Ixora francavillana</i> Muell. Arg.	Rubiaceae			N									1-2°	End (Orn, Chi)°	25, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	Bignoniaceae	U	S	S									1	Ane	24
<i>Jessenia bataua</i> (Mart.) Burret	Arecaceae		U	N S									1	End°	1, 3, 23, 26
<i>Lacistema aggregatum</i> (Bergius) Rusby	Lacistemataceae		U	N									1	End (Orn)	1, 11
<i>Lacistema grandifolium</i> Schnitzlein	Lacistemataceae		U										1 (-3)°	End (Orn)^°	1, 25
<i>Lacunaria jenmani</i> (Oliver) Ducke	Quiinaceae			K N									35	End (Pri)	1
<i>Laetia corymbulosa</i> Spr. Ex Benth	Flacourtiaceae	N U													
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichl.	Flacourtiaceae		H												
<i>Laetia</i> spp.	Flacourtiaceae		H N			1									
<i>Lagenocarpus verticillatus</i> (Spreng.) T. Koyama & Maguire	Cyperaceae			U									1*	Hyd (Ane, Epi, End)°	25, 19
<i>Lantana camara</i> L.	Verbenaceae	N U S K			4					h BF			1*	End (Orn*)	6
<i>Leandra micropetala</i> (Naud.) Cogn.	Melastomataceae		N U	N							h BF		230*	End*	
<i>Lecythis pisonis</i> Mori	Lecythidaceae	N		H N								s B	wenige	Syn (Chi, Pri)	16, 24
<i>Leonia cymosa</i> Mart.	Violaceae		U												
<i>Leonia glycyarpa</i> Ruiz & Pav.	Violaceae			N									mehrere	End (Pri)	1, 25
<i>Leucocalanthe aromatica</i> Barb. Rodr.	Bignoniaceae	U	N	N U									1°	Ane°	25, 26
<i>Licania bracteata</i> Prance	Chrysobalanaceae			N									c	Syn (Rod, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Licania canescens</i> Benoist	Chrysobalanaceae			N									1	Syn (Rod)	1
<i>Licania discolor</i> Pilger	Chrysobalanaceae			N									1	Syn (Rod)	1
<i>Licania gracilipes</i> Taub.	Chrysobalanaceae			N									1°	Syn (Rod, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	Chrysobalanaceae			N									1	End/Syn (Orn, Rod)	1, 2
<i>Licania kunthiana</i> J. D. Hook	Chrysobalanaceae			N									1	Syn (Rod)	1
<i>Licania laevigata</i> Prance	Chrysobalanaceae			H N									1°	Syn (Rod, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Licania laxiflora</i> Fritsch	Chrysobalanaceae			N									1	Syn (Rod)	1, 4

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. Ex Poem. & Schult.) Kuntze	Chrysobalanaceae			H N									1	Syn (Rod)	1, 2
<i>Licania</i> spp.	Chrysobalanaceae			K H N U K									1°	Syn (Rod, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Licania sprucei</i> (J. D. Hook.) Fritsch	Chrysobalanaceae			N									1°	Syn (Rod, Pri, Chi)°	1, 25, 26
<i>Licaria aritu</i> Ducke	Lauraceae			H									1	End (Orn)	2
<i>Licaria cannella</i> (Meissn.) Kosterm.	Lauraceae			N									1	End (Orn, Pri)	1, 4
<i>Licaria rodriguesii</i> Kurz	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Licaria</i> sp.	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Licaria</i> sp. 1	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Licaria</i> sp. 2	Lauraceae			H									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Loreya spruceana</i> Benth. ex Triana	Melastomataceae		H N								s BF		zahlr.*	End (Orn)*	
<i>Mabea speciosa</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae			N U									1°	Aut°	1, 26
<i>Mabea</i> spp.	Euphorbiaceae	N S	S	H N U S									1°	Aut°	1, 26
<i>Machaerium amplum</i> Benth.	Fabaceae			U									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium castaneiflorum</i> Ducke	Fabaceae			N U									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium hoehnearum</i> Ducke	Fabaceae	U	N U	U									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium madeirense</i> Pittier	Fabaceae	N	N U		2	1							1	Ane	1
<i>Machaerium multifoliolatum</i> Ducke	Fabaceae			H N U									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium quinata</i> (Aubl.) Sandw.	Fabaceae			N									1	Ane	1
<i>Machaerium</i> sp. 1	Fabaceae			N									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium</i> sp. 2	Fabaceae		N	N U									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium</i> sp. 3	Fabaceae			N									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium</i> sp. 4	Fabaceae		N										1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Machaerium</i> spp.	Fabaceae	N U		K H N U S K		1							1*	Ane*	
<i>Macrolobium limbatum</i> Spruce ex Benth.	Caesalpiniaceae			N									1°	Ane, Hyd°	1, 26
<i>Maieta guianensis</i> Aubl.	Melastomataceae			N U							j BF			End (Orn)	11

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) Chevalier	Sapotaceae			N U										End (Pri)°	1, 25
<i>Manilkara</i> sp.	Sapotaceae			H										End (Pri)°	1, 25
<i>Mapania sylvatica</i> Aubl.	Cyperaceae			U									1*	Hyd (Ane, Epi, End)°	25, 19
<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	Moraceae			H									1*	End (Pri, Orn)	1
<i>Maquira</i> spp.	Moraceae	N U		N									1°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Maripa</i> sp. 1	Convolvulaceae			N U									1-4°	End(Pri)°	1
<i>Maripa</i> sp. 2	Convolvulaceae			N									1-4°	End(Pri)°	1
<i>Maripa</i> sp. 3	Convolvulaceae			N									1-4°	End(Pri)°	1
<i>Maripa</i> spp.	Convolvulaceae		U K	N U K									1-4°	End(Pri)°	1
<i>Markea coccinea</i> L. C. Rich.	Solanaceae		U											End (Orn, Chi)	1, 11
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae			N									(1-)-3	End	1
<i>Matayba</i> sp.	Sapindaceae			N									(1-)-3°	End°	1
<i>Melothria pendula</i> L.	Cucurbitaceae	U								s BF				End (Orn)*	
<i>Memora adenophora</i> Sandw.	Bignoniaceae	N U	N	N U	1	7							1°	Ane°	25, 26
<i>Memora cladotricha</i> Sandw.	Bignoniaceae		N			2							1°	Ane°	25, 26
<i>Memora longilinea</i> A. Samp.	Bignoniaceae	N	N	N		2					s B		1°	Ane°	25, 26
<i>Memora moringifolia</i> (DC)Sandw.	Bignoniaceae	N U	N U	N U	2						s BF		1*	Ane*	
<i>Memora</i> sp. 2	Bignoniaceae		U										1°	Ane°	25, 26
<i>Memora</i> spp.	Bignoniaceae	U	N U	H N U		1							1°	Ane°	25, 26
<i>Mendoncia hoffmannseggiana</i> Nees	Mendonciaceae		U	U									1°	End (Orn, Pri)	1, 25
<i>Mendoncia</i> spp.	Mendonciaceae		U										1°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Mendoncia sprucei</i> Lindau	Mendonciaceae		U	U									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Mezilaurus itauba</i> (Meissn.) Taub. ex Mez	Lauraceae			H									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Mezilaurus</i> sp.	Lauraceae		N										1	End (Orn)	25, 26
<i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.	Melastomataceae	N U S K	N U S K		2					j BF	s BF		85*	End (Orn)	11
<i>Miconia argyrophylla</i> DC.	Melastomataceae		H N	H N U		1						s B	zahlr.	End (Orn)	1
<i>Miconia astrophocama</i> Donn. Smith	Melastomataceae		N U										zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia crassinervia</i> Cogn.	Melastomataceae		H N								j BF		30*	End (Orn)°	1

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Miconia dispar</i> Benth.	Melastomataceae	U S	H N U S	U S							j BF		zahlr.°	End (Orn)°	1
<i>Miconia gratissima</i> Benth. ex Triana	Melastomataceae		H U	H N U		1							zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia hypoleuca</i> (Benth.) Triana	Melastomataceae		H N	N									zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia lepidota</i> DC.	Melastomataceae	N	U K										12	End (Orn)	1
<i>Miconia longispicata</i> Triana	Melastomataceae			H									zahlr.	End (Orn, Myr)	2
<i>Miconia phanerostila</i> Pilger	Melastomataceae		H N										zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don	Melastomataceae	U											zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia pyrifolia</i> Naud.	Melastomataceae	N U K	H N U K	H N		4					s B		zahlr.	End (Orn, Myr)	2
<i>Miconia</i> sp. 1	Melastomataceae			N									zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia</i> sp. 2	Melastomataceae			H									zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia splendens</i> (Swartz) Griseb.	Melastomataceae		U	K									zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia</i> spp.	Melastomataceae	U S K	H N U S K	N S									zahlr.°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC	Melastomataceae	S	H N U S	N		2					j BF		187*	End (Orn)	1
<i>Micropholis egensis</i> (A. DC.) Pierre	Sapotaceae			N								s B	1	End (Pri, Orn)	1
<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	Sapotaceae		U	N									1	End (Pri, Orn)	1, 4
<i>Micropholis</i> spp.	Sapotaceae		U										1°	End (Pri, Orn)	1
<i>Micropholis trunciflora</i> Ducke	Sapotaceae			H N									1°	End (Pri, Orn)°	1
<i>Micropholis williamii</i> Aubrév et Pellegrin	Sapotaceae			N									1°	End (Pri, Orn)°	1, 25
<i>Mikania congesta</i> DC.	Asteraceae	U											1°	Ane°	25
<i>Mikania psilostachya</i> DC.	Asteraceae	S K	U								j BF		1*	Ane*	
<i>Mikania</i> spp.	Asteraceae	N U K				1							1°	Ane°	25
<i>Mimosa</i> spp.	Fabaceae		U	H N K									1*	Ane*	
<i>Mimosa spruceana</i> Benth.	Fabaceae	N S	S	S							j BF		1*	Ane*	
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Olacaceae			H N U K									1	End (Pri, Orn)	1, 2, 5
<i>Mollinedia</i> sp.	Monimiaceae			H									1°	End (Orn, Chi, Pri)°	1, 25, 26
<i>Mollinedia</i> sp. 1	Monimiaceae		H	N									1°	End (Orn, Chi, Pri)°	1, 25, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Mouriri duckeana</i> Morley	Melastomataceae			N									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Mouriri lunanthera</i> Morley	Melastomataceae			N									1-12°	End (Orn, Pri)°	1
<i>Mouriri</i> sp. 1	Melastomataceae			N									1-12°	End (Orn, Pri)°	1
<i>Mouriri</i> spp.	Melastomataceae		U				K						1-12°	End (Orn, Pri)°	1
<i>Mouriri trunciflora</i> Ducke	Melastomataceae			N									1-12°	End (Orn, Pri)°	1
<i>Moutabea guianensis</i> Aubl.	Polygalaceae			H N								s BF	1*	End (Pri)	1, 5, 11
<i>Mussatia priewei</i> (DC.) Bureau ex K. Schum.	Bignoniaceae			N									1°	Ane°	25, 26
<i>Mussatia</i> sp.	Bignoniaceae		N										1°	Ane°	25, 26
<i>Myrcia bracteata</i> (L. C. Rich.) DC.	Myrtaceae			U									1	End (Orn, Pri)	1, 11
<i>Myrcia fallax</i> (L. C. Rich.) DC.	Myrtaceae			N									1	End (Orn)	1
<i>Myrcia</i> sp. 1	Myrtaceae			H									1-3°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Myrcia</i> spp.	Myrtaceae	N		U									1-3°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Naucleopsis caloneura</i> (Hub.) Ducke	Moraceae			N U			K						1	End (Pri, Orn)	2
<i>Neea ovalifolia</i> Spruce	Nyctaginaceae			H									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Neea</i> sp.	Nyctaginaceae			H										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Neea</i> sp. 2	Nyctaginaceae			N										End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Neojobertia cuprea</i> (Huber) J. M. Pires	Bignoniaceae			U									1°	Ane°	25, 26
<i>Ocotea fasciculata</i> (Nees) Mez	Lauraceae			N									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Ocotea guianensis</i> Aubl.	Lauraceae			N									1	End (Orn, Pri)	1, 4, 11
<i>Ocotea</i> sp. 1	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Ocotea</i> sp. 2	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Ocotea</i> sp. 3	Lauraceae			N									1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Ocotea</i> spp.	Lauraceae	N U		H U			K						1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Ocotea tabacifolia</i> (Meissn.) Rohwer	Lauraceae		U										1°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Odontadenia funigera</i> Woodson	Apocynaceae		N U	U									1°	Ane / Hyd°	1, 25
<i>Odontadenia</i> sp.	Apocynaceae			H									1°	Ane / Hyd°	1, 25
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Arecaceae		U	H U									1	End (Orn, Pri)	1, 2, 3, 23, 24
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	Arecaceae	U	U	H N U			K						1	End (Orn)	2, 23

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK-AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT-BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	Fabaceae			N									1-2	End (Orn)	1
<i>Ormosia</i> sp.	Fabaceae	N											1-3°	End (Orn)°	1
<i>Oryza latifolia</i> Desv.	Poaceae			U									1°	Ane (End, Epi)°	25, 19
<i>Ouratea</i> spp.	Ochnaceae		U										1°	End (Orn)°	1, 25, 26
<i>Pachira</i> sp.	Bombacaceae			H									zahlr.°	Syn (Rod)°	1
<i>Pachyptera alliacea</i> (Lam.) A. Gentry & W. Rodr.	Bignoniaceae		N										1	Hyd/Ane	1
<i>Pachyptera kerere</i> (Aubl.) A. Gentry	Bignoniaceae	U	U										1	Hyd	1
<i>Palicourea calophylla</i> DC.	Rubiaceae		N U			1							2	End (Orn)	1, 11
<i>Palicourea condensata</i> Standl.	Rubiaceae			N U									2-4°	End(Orn, Chi)°	1, 25
<i>Palicourea corymbifera</i> (Muell. Arg.) Standl.	Rubiaceae	U	N U	N		1					s BF		1	End (Orn)	2
<i>Palicourea grandifolia</i> (Willd. ex R. & S.) Standl.	Rubiaceae	N U	H N U			1					j BF		4-6*	End (Orn)*	
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	Rubiaceae			N										End (Orn)	11
<i>Palicourea</i> spp.	Rubiaceae		N U	K									2-4°	End(Orn, Chi)°	1, 25
<i>Panicum rudgei</i> Roem. & Schult.	Poaceae	U S											1*	Ane (Epi,End)°	25, 19
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Mimosaceae			H									12	Syn (Rod)	10, 24
<i>Parkia</i> spp.	Mimosaceae		U										mehrere°	Syn (Rod), End(Pri, Orn)°	1, 25
<i>Paspalum maritimum</i> Trin.	Poaceae	U									s BF		1°	Ane (End, Epi)°	25, 19
<i>Passiflora acuminata</i> DC.	Passifloraceae		N										zahlr.°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Passiflora alata</i> Sims.	Passifloraceae		N										zahlr.°	End (Orn, Pri)°	1 25
<i>Passiflora auriculata</i> Kunth	Passifloraceae	N U S K	N U S K	S							j BF	s BF	40*.	End (Orn, Pri)	1
<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	Passifloraceae	N U	U								h BF	s BF	232*	End (Pri, Chi, Orn)	1, 11
<i>Passiflora longiracemosa</i> Ducke	Passifloraceae		N										zahlr.°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Passiflora nitida</i> Kunth	Passifloraceae		N										zahlr.	End (Pri)	1
<i>Paullinia</i> sp. 2	Sapindaceae		U										(1-)3°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Paullinia</i> spp.	Sapindaceae	N	U										(1-)3°	End (Orn, Pri)°	1, 25, 26
<i>Pausandra macropetala</i> Ducke	Euphorbiaceae			N	K								1°	Aut°	1, 25
<i>Paypayrola grandiflora</i> Tul.	Violaceae	N U	U	N U	1								mehrere°	End (Orn)	1, 25

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Paypayrola</i> sp.	Violaceae		N			2							mehrere°		1
<i>Pera</i> sp.	Euphorbiaceae			H									3°	End (Orn)	1, 25
<i>Petrea insignis</i> Schau.	Verbenaceae			N									1-8°	End°	1, 25
<i>Phenakospermum guyannense</i> (L. C. Rich.) Endl. ex Miq.	Strelitziaceae	N U											132	End/Syn (Orn, Pri)	1, 11
<i>Philodendron distantilobum</i> Krause	Araceae			U									1- mehrere°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Philodendron linneai</i> Kunth	Araceae			U									1- mehrere°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Philodendron megalophyllum</i> Schott	Araceae		U										1- mehrere°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Philodendron</i> spp.	Araceae			U									1- mehrere°	End (Orn, Pri)°	1, 25
<i>Piper aduncum</i> L.	Piperaceae	U												End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper bartlingianum</i> (Miq.) C. DC.	Piperaceae			N U			1							End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper dactylostigmum</i> Yuncker	Piperaceae	U												End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper dilatatum</i> L. C. Rich.	Piperaceae			N										End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper hispidum</i> Swartz	Piperaceae	N U S K	U S K		18					h BF			1500	End (Chi, Orn)°	1, 6
<i>Piper manauense</i> Yuncker	Piperaceae		N U	N		1					j BF			End (Chi, Orn)°	
<i>Piper</i> sp. 2	Piperaceae			N										End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper</i> sp. 3	Piperaceae			N										End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper</i> sp. 4	Piperaceae			N			1							End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piper</i> spp.	Piperaceae	U	U K	N K										End (Chi, Orn)°	1, 26
<i>Piptadenia minutiflora</i> Ducke	Mimosaceae			N U									1	Ane°	1
<i>Piptadenia</i> spp.	Mimosaceae		U	N U S K									1*	Ane*	
<i>Piptadenia suaveolens</i> Miq.	Mimosaceae		U	N									1	Ane	1, 4
<i>Pithecellobium racemosum</i> Ducke	Mimosaceae			N U									13-15	Hyd/End (Orn, Pri, Chi)	1, 2, 4
<i>Pityrogramma</i> sp.	Pteridaceae		U											Ane°	25
<i>Pleurostachys pauciflora</i> Steud.	Cyperaceae	U	U										1°	Hyd (Ane, Epi, End)°	25, 19
<i>Poecilanthe amazonica</i> Ducke	Fabaceae			N									1°	Ane°	26
<i>Poecilanthe</i> spp.	Fabaceae		N	N									1°	Ane°	26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers. ex Benth.	Euphorbiaceae	H N U	H N		9	5				s B			1	Aut, Myr	1, 2, 25
<i>Pogonophora</i> sp.	Euphorbiaceae		N										1°	Aut°	1
<i>Polypodium</i> sp.	Polypodiaceae		U										1	Ane°	25
<i>Pourouma minor</i> Benoist	Cecropiaceae		N	H N U										End (Pri, Orn, Sau)	1
<i>Pourouma</i> spp.	Cecropiaceae	U	N U K	U K										End (Pri, Orn, Sau, Chi)°	1
<i>Pourouma tomentosa</i> Miq.	Cecropiaceae			N										End (Pri, Orn, Sau, Chi)°	1
<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	Sapotaceae		U											End (Pri)°	25
<i>Pouteria anomala</i> (Pires) Penn.	Sapotaceae			N										End (Pri)°	25
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Sapotaceae		N										1-5	End (Pri, Orn)	1, 2, 3
<i>Pouteria campanulata</i> Baehni	Sapotaceae			H N										End (Pri)°	25
<i>Pouteria cladantha</i> (Sandw.)	Sapotaceae			U									1-2	End (Pri, Orn)	1, 21
<i>Pouteria francletella</i> Penn.	Sapotaceae			N			1							End (Pri)°	25
<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	Sapotaceae			N U										End (Pri)°	25
<i>Pouteria guianensis</i> (Aubl.) March.	Sapotaceae			N									2	End (Pri)	1, 2, 4, 21
<i>Pouteria jariensis</i> Pires & Penn.	Sapotaceae			N										End (Pri)°	25
<i>Pouteria macrophylla</i> (Lam.) Eyma	Sapotaceae			N										End (Pri)°	25
<i>Pouteria opposita</i> (Ducke) Penn.	Sapotaceae			N										End (Pri)°	25
<i>Pouteria</i> spp.	Sapotaceae			H N U										End (Pri)°	25
<i>Protium altsonii</i> Sandw.	Burseraceae	U	N U	N U									2-3	End (Orn, Pri)	1
<i>Protium apiculatum</i> Swart	Burseraceae			N U									1-5	End (Orn, Pri)	1, 2
<i>Protium aracouchini</i> (Aubl.) March.	Burseraceae	N	N U	N U									1-4	End (Orn, Pri)	1
<i>Protium divaricatum</i> Engl.	Burseraceae			N									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium ferrugineum</i> (Engl.) Engl.	Burseraceae			N									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Protium grandifolium</i> Engl.	Burseraceae	N U										s BF	1-2*	End (Pri)*	
<i>Protium guianense</i> (Aubl.) March.	Burseraceae		U	N U								s BF	1-3	End (Orn, Pri)	1
<i>Protium hebetatum</i> Daly	Burseraceae			H S				20	17			s BF	3-5*	End (Orn)*	
<i>Protium nitidifolium</i> (Cuatr.) Daly	Burseraceae			H N								s BF	1-3*	End (Orn)*	
<i>Protium opacum</i> Swart	Burseraceae	U		N									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium paniculatum</i> Engl.	Burseraceae		U										1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium pilosissimum</i> Engl.	Burseraceae			N								s BF	1-2*	End (Orn)*	
<i>Protium polybotryum</i> (Turcz.) Engl. (b25)	Burseraceae			H N			1					s BF	1-2	End (Pri, Orn)	1
<i>Protium sagotianum</i> March.	Burseraceae		U	H N								s BF	1-3	End (Orn, Pri)	1
<i>Protium</i> sp. 1	Burseraceae			U									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium</i> sp. 2	Burseraceae			N									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium</i> sp. 3	Burseraceae			H N U									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium</i> spp.	Burseraceae	N U	N U S K	H N U S K									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium trifoliolatum</i> Engl.	Burseraceae												1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Protium unifoliatum</i> Engl.	Burseraceae			U S									1-5°	End (Orn, Pri, Chi, Sau)°	1, 25
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) Macbr.	Moraceae			N									1	End (Orn, Pri)	1
<i>Pseudoxandra coriacea</i> R. E. Fries	Annonaceae			H									1°	End°	26
<i>Psychotria adderleyi</i> Steyerem.	Rubiaceae	N U S	N U S K	H N U S							h BF	s BF	1-2*	End° (Orn*)	1
<i>Psychotria barbiflora</i> DC.	Rubiaceae			N			1					s BF	1 (2)*	End° (Orn*)	1
<i>Psychotria iodotricha</i> Muell. Arg.	Rubiaceae	U	N U	U							j BF		1-2*	End°	1
<i>Psychotria marcgravii</i> Spreng.	Rubiaceae		U										1-2	End°	1, 26
<i>Psychotria oliginosa</i> Sw.	Rubiaceae			N									1-2	End°	1, 26
<i>Psychotria prancei</i> Steyerem.	Rubiaceae		U										1-2	End°	1, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER V/SM/A		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Psychotria</i> spp.	Rubiaceae	U	K	N U K									1-2	End°	1, 26
<i>Pterocarpus</i> sp.	Fabaceae			N S									1*	Ane*	
<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae	U S K	U							j BF			1*	Aut*	
<i>Qualea paraensis</i> Ducke	Vochysiaceae	U											1°	Ane	1, 2, 26
<i>Qualea</i> spp.	Vochysiaceae			H N K									1°	Ane°	1, 26
<i>Quiina amazonica</i> A. C. Smith	Quiinaceae			N									1-4°	End (Pri)°	1, 26
<i>Quiina pteridophyta</i> (Radlk.) Pires	Quiinaceae			N									1-4°	End (Pri)°	1, 26
<i>Quiina</i> spp.	Quiinaceae		U	U									1-4°	End (Pri)°	1, 26
<i>Radlkoferella macrocarpa</i> (Hub.) Aubr.	Sapotaceae			N											
<i>Randia</i> spp.	Rubiaceae			H N									zahlr.°	End(Pri, Chi, Rod)°	1, 26
<i>Rhabdodendron macrophyllum</i> (Sp. ex Benth) Huber	Rhabdodendraceae			U									1°	End (Orn)	1, 25
<i>Rheedia acuminata</i> (Ruiz & Pav.) Planch & Triana	Clusiaceae			N									3-5	End (Pri)	1
<i>Rhigospira quadrangularis</i> (Muell. Arg.) Miers.	Apocynaceae			N										End (Pri, Orn)	25
<i>Richardella manaoensis</i> Aubr. & Pellegrin	Sapotaceae			H											
<i>Rinorea macrocarpa</i> (Mart. ex Eichl.) Kuntze	Violaceae			N								s BF		Aut*	
<i>Rinorea racemosa</i> (Mart. Et Zucc.) Kuntze	Violaceae	H N	N U	H N U	2	2	2				s B		1°	Aut°	1, 25, 26
<i>Rinorea</i> sp. 1	Violaceae			N U									1°	Aut°	1, 25, 26
<i>Rinorea</i> sp. 2	Violaceae			N									1°	Aut°	1, 25, 26
<i>Rinorea</i> sp. 3	Violaceae			N									1°	Aut°	1, 25, 26
<i>Rinorea</i> spp.	Violaceae		H N	H N U K									1°	Aut°	1, 25, 26
<i>Rolandra fruticosa</i> Kuntze	Rubiaceae	N U S K		S						h BF			1*	Epi	17
<i>Rollinia edulis</i> Tr. & Pl.	Annonaceae		H N										zahlr.	End (Pri, Orn)°	1
<i>Roucheria punctata</i> Ducke	Linaceae		U	N U K										End	25
<i>Rourea cuspidata</i> Bentham ex Baker	Connaraceae			N U									1°	End (Orn)°	1, 26

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Rourea puberula</i> Baker	Connaraceae			N									1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Rourea</i> spp.	Connaraceae	N U		U K	1								1°	End (Orn)°	1, 26
<i>Rourea surinamensis</i> Miq.	Connaraceae		N										1	End (Orn)	1
<i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne	Orchidaceae			U									1	Ane°	25, 26
<i>Ryania speciosa</i> Vahl	Flacourtiaceae	N U	N U	H N	2	5	1					s B	25-150°	End°	1
<i>Ryania</i> spp.	Flacourtiaceae		N	N		1							25-150°	End°	1
<i>Sabicea amazonensis</i> Wernh.	Rubiaceae	N U	U							h BF			230*	End° (Orn)*	1
<i>Sacoglottis amazonica</i> Mart.	Humiriaceae			U									1(-3)°	End (Chi, Pri)°	1
<i>Sacoglottis ceratocarpa</i> Ducke	Humiriaceae	N											1(-3)°	End (Chi, Pri)°	1, 2
<i>Sacoglottis</i> spp.	Humiriaceae	U											1(-3)°	End (Chi, Pri)°	1
<i>Salacea</i> spp.	Hippocrateaceae			N U										End (Pri)°	1
<i>Sapium</i> spp.	Euphorbiaceae	H N			2								1-3°	End (Orn)°	1
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire	Araliaceae		U	N										End (Orn)	1, 4
<i>Schefflera</i> spp.	Araliaceae		U											End (Orn)°	1, 25
<i>Sciadotenia duckei</i> Mold.	Menispermaceae			N									1°	End (Pri, Chi)°	1, 25
<i>Scleria pterota</i> Presl.	Cyperaceae	U S K	S K							h BF			1*	Hyd (Ane, Epi, End)°	19, 25
<i>Sclerolobium</i> sp.	Caesalpiniaceae	N U	N U											Ane°	1, 26
<i>Sclerolobium</i> sp. 1	Caesalpiniaceae			N U										Ane°	
<i>Scleronema micranthum</i> Ducke	Bombacaceae			H N U									1-2	Aut	2
<i>Scleronema</i> spp.	Bombacaceae			U									1°	End (Pri)°	1, 26
<i>Sebastiana corniculata</i> (Vahl) Muell. Arg.	Euphorbiaceae	U													
<i>Securidaca bialata</i> Benth.	Polygalaceae			U S									1*	Ane*	
<i>Securidaca</i> spp.	Polygalaceae	N U		N	1		1						1°	Ane°	1, 26
<i>Selaginella</i> sp.	Selaginellaceae		U											Ane°	25
<i>Serjania circumvallata</i> Radlk.	Sapindaceae			U									1°	Ane°	1, 26
<i>Serjania</i> sp. 1	Sapindaceae			N									1°	Ane°	1, 26
<i>Serjania</i> spp.	Sapindaceae		U S K										1*	Ane°	1, 26
<i>Simaba polyphylla</i> (Cav.) Thomas	Simaroubaceae			N U									1-6°	End°	1

[illegible]

ART	FAMILIE	VORKOMMEN			MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA	SEK	PRI	BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
<i>Spathelia excelsa</i> (Krause) Cowan & Brizicky	Rutaceae			H										Ane°	26
<i>Sphaeropteris</i> sp.	Cyatheaceae		N										1	Ane°	25
<i>Sterculia parviflora</i> (Ducke) E. Taylor	Sterculiaceae			N									1°	Aut, Syn (Rod, Pri)°	1, 25, 26
<i>Sterculia</i> sp. 2	Sterculiaceae			U								s B	1°	Aut, Syn (Rod, Pri)°	1, 25, 26
<i>Sterculia</i> spp.	Sterculiaceae			H U									1°	Aut, Syn (Rod, Pri)°	1, 25, 26
<i>Strychnos guianensis</i> (Aubl.) Mart.	Loganiaceae			U									1-3	End (Pri)	1
<i>Strychnos</i> sp. 1	Loganiaceae			N										End (Pri)°	1
<i>Strychnos</i> sp. 2	Loganiaceae			N										End (Pri)°	1
<i>Strychnos</i> sp. 3	Loganiaceae			U										End (Pri)°	1
<i>Stryphnodendron</i> spp.	Mimosaceae			H N U										End°	1
<i>Swartzia corrugata</i> Benth.	Fabaceae			N									1	Aut	2
<i>Swartzia cuspidata</i> Spruce ex Benth.	Fabaceae			H N									1-12°	End°	1, 26
<i>Swartzia ingifolia</i> Ducke	Fabaceae			H N									1-12°	End°	1, 26
<i>Swartzia longistipitata</i> Ducke	Fabaceae			N				5	0				1-12°	End°	1, 26
<i>Swartzia</i> sp. 1	Fabaceae			H N									1-12°	End°	1, 26
<i>Swartzia</i> spp.	Fabaceae			U									1-12°	End°	1, 26
<i>Swartzia ulei</i> Harms	Fabaceae			N									1-12°	End°	1, 26
<i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Beccari	Arecaceae			N									1	Sym	1, 23
<i>Symphonia globuliferam</i> L. f.	Clusiaceae			H N U										End (Pri, Chi)	4, 11, 21
<i>Tabebuia</i> spp.	Bignoniaceae		U										1°	Ane°	25, 26
<i>Tachigali myrmecophila</i> (Ducke) Ducke	Caesalpiniaceae			N											
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	Caesalpiniaceae		U	N									1	Ane	1
<i>Tachigali</i> spp.	Caesalpiniaceae			N										Ane°	26
<i>Talisia guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae			N									1(-3)	End (Orn-Pri)	1, 2
<i>Talisia macrophylla</i> (Mart.) Radlk.	Sapindaceae			N			1						1-3°	End (Pri)°	1, 26
<i>Talisia</i> sp. 2	Sapindaceae			N									1-3°	End (Pri)°	1, 26

[illegible]

ART	FAMILIE	VORKOMMEN						MEHRFACHER STOCK- AUSSCHLAG			KEIMUNG UNTER VISMIA		BLÜTEN- UND FRUCHT- BILDUNG			AUSBREITUNG		
		BRA		SEK		PRI		BRA	SEK	PRI	S	K	BRA	SEK	PRI	S/AE	Typ	Ref.
	Quiinaceae					K		K										
	Rhabdodendraceae							K										
	Rubiaceae		K		N	K		N		K								
	Sapindaceae					K												
	Sapotaceae				N	K		N		K								
	Simaroubaceae							S		K								
	Smilacaceae					K												
	Tiliaceae									K								
	Verbenaceae		K															
	Violaceae					K				K								
	Vochysiaceae					K												
	nicht identifiziert	N	S	K	N	S	K	N	S	K	2							

DANKSAGUNG - AGRADECIMENTOS

Die erfolgreiche Durchführung einer Doktorarbeit braucht viel Unterstützung. In diesem Sinne möchte ich Herrn Prof. Dr. R. Lieberei und Herrn Prof. Dr. G. Gottsberger danken, die beide immer für meine Dissertation eingetreten sind und mir die Möglichkeit gaben, diese Doktorarbeit nach meinen Interessen und Vorstellungen durchzuführen. Darüber hinaus danke ich Herrn Prof. Dr. R. Lieberei für das rege Interesse, welches er meinem Forschungsbereich entgegenbrachte, und für die vielen hilfreichen Anregungen bei der schriftlichen Ausarbeitung.

Dr. H. Preisinger danke ich für seine Unterstützung in Manaus, die mir den Beginn der Arbeit in Brasilien sehr erleichterte. Unsere vielen anregenden, manchmal auch kontrovers geführten Diskussionen halfen mir bei der thematischen Orientierung der Arbeit sehr.

Ich danke meinen Kollegen der Arbeitsgruppe hier in Hamburg für das gute Arbeitsklima. Sie bauten mich auf, wenn ich ausgepowert und ideenlos am Computer saß, und ertrugen mich, wenn ich im Erfolgsrausch ganz aus dem Häuschen war.

Vielen Freunden und Kollegen bin ich für die Korrektur des Dissertationstextes zu großem Dank verpflichtet. Während Angelika, Esther, Jessica, Silke, Vera und Wolfgang sich mit kleinen Häppchen begnügten, arbeiteten sich Jens, Helmut und Aldi durch das ganze Skript. Martina danke ich für die stetige Hilfe beim Kampf mit den Computerprogrammen.

Na equipe brasileira, agradeço ao Dr. Luadir Gasparotto e aos funcionários do laboratório de fitopatologia e da biblioteca da Embrapa/CPAA, em Manaus, pela cordial recepção e pelo apoio prestado em todas as fases do meu trabalho, ajudando-me sempre a superar as dificuldades que surgiram no decorrer do meu trabalho.

Agradeço em especial ao Sr. Luiz F. Coelho, funcionário do herbário do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), pela sua valiosa contribuição identificando as amostras de plantas e pelos ensinamentos ministrados, aproveitando cada oportunidade para mostrar-me a beleza da natureza Amazônica.

E, finalmente, agradeço às amigas Marlene e Cássia Regina pela amizade que iniciou em Manaus e cresceu mais ainda quando retornei à Alemanha.

Finanziert wurde diese Arbeit im Rahmen des bilateralen SHIFT-Programms (Studies on Human Impact on Forest and Floodplains in the Tropics) des Bundesministeriums für Bildung und Forschung sowie durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst und die Rudolf und Erika Koch-Stiftung.

W I S S E N S C H F T L I C H E R W E R D E G A N G

Martina Skatulla

geboren am 03. Mai 1966 in Unna

Okt. 1988 – Sept. 1994:	Studium der Biologie an der Justus-Liebig-Universität in Gießen
Juli 1991 – Sept. 1991:	Praktikum an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Pakuan in Bogor, Indonesien
Sept. 1994:	Diplom Diplomarbeit zum Thema: „Bedeutung der Reproduktionsbiologie holziger Arten für die Regeneration der Brachevegetationen in Ostamazonien“
April 1995 – März 1996:	Stipendium des Deutschen Akademischen Auslandsamtes im Doktorandenprogramm HSP II/AUFE
Juli 1996 – Juni 2001:	Wissenschaftliche Mitarbeit am Institut für Angewandte Botanik der Universität Hamburg im Rahmen eines deutsch-brasilianischen Projektes in Manaus, Brasilien
Jan. 2002:	Abgabe der Dissertation
April 2002:	Disputation