

Die Wälder Amazoniens

Von Wolfgang Schmidt und Oliviero De Simone

Die Flussebenen des Amazonas werden einmal in Jahr langandauernd und mit hoher Amplitude überschwemmt, wodurch die Verfügbarkeit von Sauerstoff und Nährstoffen drastisch verändert wird. Die Bäume der Wälder Amazoniens haben verschiedene Strukturen und Mechanismen entwickelt, die eine Anpassung an dieses variable Habitat erlauben. In einem multidisziplinären Forschungsansatz werden die Auswirkungen des Flutpulses auf das Leben im Amazonasgebiet untersucht

Amazon floodplains are a habitat that poses severe stress conditions to the biota that inhabit it. The monomodal flood pulse causes drastic changes in oxygen levels and the bioavailability of nutrients. Tree species occurring in this area have had to evolve mechanisms that allow for an adaptation to both desiccation of soils and partial or full submergence.



Links oben: Rio Solimões und Rio Negro vereinigen sich bei Manaus zum Amazonas. Rechts oben: Während der aquatischen Phase zeigen die Bäume der *várzea* ein unterschiedliches Laubwurfverhalten. Links unten: Anfang Dezember ist der Waldboden noch trocken. Rechts unten: Im Januar sind die Wälder bereits hoch überflutet. (Fotos: Nicole Armbrüster, Holger Teichert) (Abb. 1)

Trockenen Fußes sind die Wälder im Einzugsgebiet des Amazonas nur wenige Monate zu betreten. Mit dem Einsetzen der Regenzeit im Dezember lassen hohe Niederschlagsmengen und Schmelzwasser aus den Anden den Amazonas und seine Nebenflüsse über die Ufer treten, wodurch die anliegenden Wälder in extensive Überflutungslandschaften verwandelt werden. Nirgendwo sind Wälder länger oder mit höheren Amplituden überschwemmt. Nahe Manaus (Brasilien) beträgt die durchschnittliche Dauer des Flutpulses etwa zehn Monate, wobei ein Pegel von mehr als zehn Metern erreicht werden kann. Auf Basis ihrer hydrochemischen Eigenschaften werden die betroffenen Bereiche in Weißwasser- und Schwarzwasserüberflutungsgebiete unterteilt, die mit den lokalen Namen *várzea* und *igapó* bezeichnet werden. Bei Manaus vereinigen sich der Rio Negro und der Rio Solimões zum Amazonas (Abb. 1 oben). Während die Gebiete der *várzea* durch einen hohen Anteil an Mineralstoffen und organischen Bestandteilen sehr nährstoffreich

sind, weisen die *igapó*-Bereiche nur einen sehr geringen Gehalt beider Stoffgruppen auf. Pflanzengesellschaften der *igapó* sind daher oft artenreicher als vergleichbare *várzea*-Gesellschaften. Durch die gute Nährstoffversorgung der Pflanzen sind *várzea*-Gebiete jedoch durch eine sehr viel höhere Produktivität gekennzeichnet, die auch große wirtschaftliche Bedeutung erlangen könnte.

Metamorphose eines Ökosystems

Die saisonalen Schwankungen zwischen terrestrischer und aquatischer Phase stellen extreme Anforderungen an die Tier- und Pflanzenwelt und erfordern vor allem von den ortsgebundenen Pflanzen besondere Mechanismen, um beiden Situationen gewachsen zu sein. Im Gegensatz zu nicht-tropischen Gebieten ist im Einzugsbereich des Amazonas die Periode der für Landpflanzen ungünstigen Wachstumsverhältnisse mit guten äußeren Bedingungen für alle anderen Lebewesen verbunden.

Die im Jahresverlauf gleichbleibend hohen Temperaturen bieten invasiven Mikroorganismen und anderen Schädlingen beste Voraussetzungen. In der terrestrischen Phase des Ökosystems, die etwa den Zeitraum von September bis Dezember umfasst, entsprechen die physiko-chemischen Bedingungen im Boden weitgehend denen nährstoffreicher Wälder auf grundwasserbeeinflussten Böden. Aber auch diese Verhältnisse setzen adaptive Mechanismen voraus, um den Wasser- und Nährstoffbedarf zu decken und einen Schutz vor Pathogenen zu gewährleisten. Beim Auflaufen des Wassers, in der Regel im Laufe des Dezembers, wird der Sauerstoff aus den Bodenkapillaren verdrängt. Durch den Verbrauch des gelösten Sauerstoffes durch Mikroorganismen und die langsame Diffusionsrate von Sauerstoff in Wasser wird die Atmung der Wurzeln stark eingeschränkt. Auch die Nährstoffverhältnisse werden drastisch geändert: Metalle wie Mangan und Eisen werden reduziert und damit in leicht lösliche Verbindungen überführt, die toxische Konzentrationen erreichen können. Die Verfügbarkeit von Stickstoff, dem für die Pflanzen wichtigsten Nährstoff, wird dagegen durch Denitrifikation deutlich verrin-

gert und schädliches Nitrit kann sich im Boden anreichern. Der Anstieg des Wasserpegels erfolgt sehr rasch, ab Januar sind die Wälder dann nur noch mit dem Boot zu befahren.

Tropische Bäume auch in Oldenburg

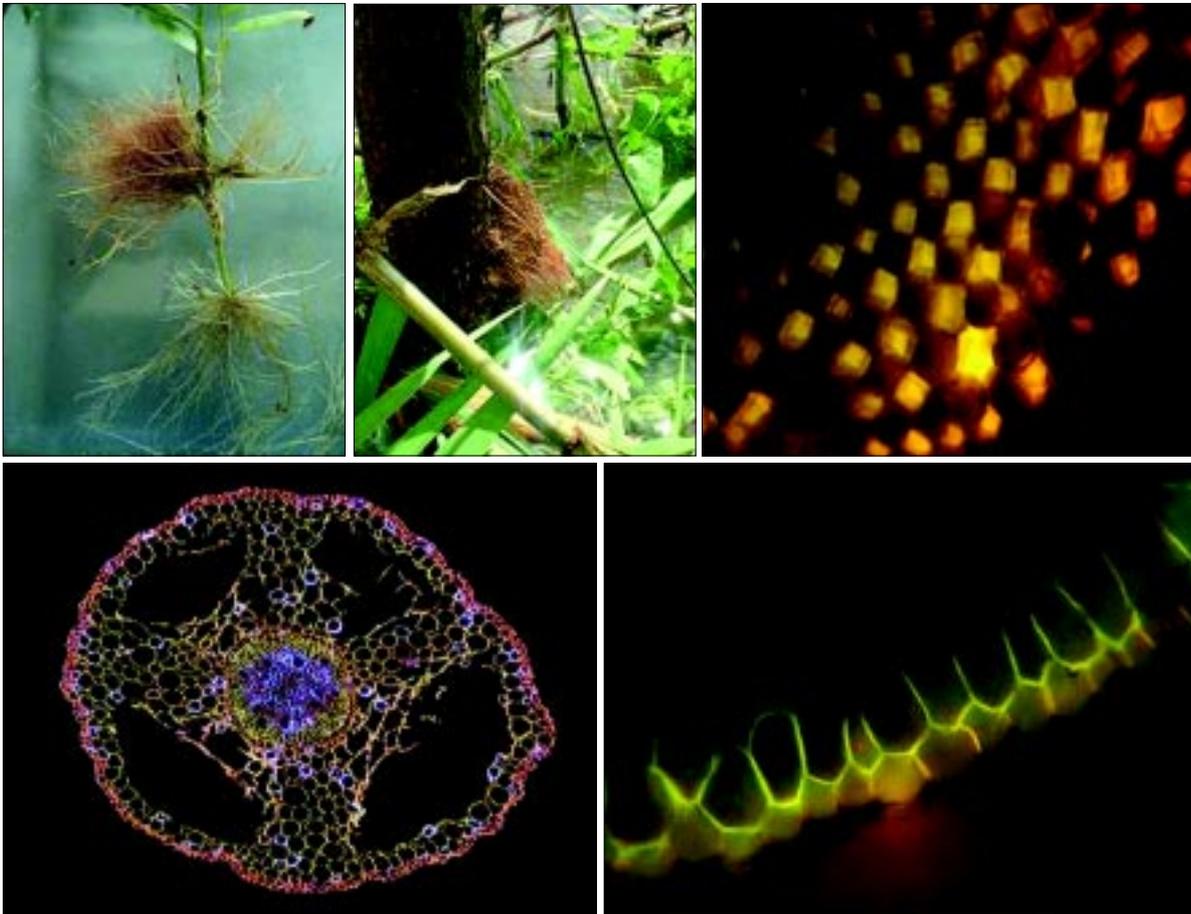
Die aus flachen Seen, Kanälen und überschwemmten Flusstälern bestehenden zentralamazonischen Überschwemmungsgebiete stellen ein sehr fragiles System von großer ökologischer und sozio-ökonomischer Relevanz dar. Seit Mitte der 50er Jahre werden die Konsequenzen des Flutpulses für die Organismen des Überschwemmungsgebiete in einer Kooperation zwischen dem Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) in Manaus und der tropenökologischen Abteilung des Max-Planck Institutes für Limnologie in Plön untersucht. Koordiniert von Prof. Dr. Wolfgang Junk entwickelte sich ein multidisziplinärer Forschungsprojekt, an dem sich zur Zeit eine Reihe von verschiedenen Organisationen beteiligen (www.mpil-ploen.mpg.de/). Von Seiten der Universität Oldenburg wird das Projekt seit 1999 mit Untersuchungen zu Anpassungsstrategien von Bäumen aus der

várzea ergänzt. In den teils vor Ort, teils im Labor durchgeführten Arbeiten wird die morphologische, ökologische und molekularbiologische Grundlage der adaptiven Prozesse beleuchtet.

In den Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Universität Oldenburg befinden sich zur Zeit insgesamt etwa fünfzig Exemplare von sieben aus Samen gezogenen, zentralamazonischen Baumarten. Für die Kultivierung der empfindlichen Pflanzen wurde ein über 20 Quadratmeter großes Tropenzelt mit einem dem natürlichen Lebensraum entsprechenden Temperatur- und Luftfeuchtigkeitregime eingerichtet. Der Export von Pflanzen aus dem Amazonasgebiet ist seit dem Diebstahl des Gummibaumes aus Angst vor Biopiraterie fast vollständig eingestellt. Somit befindet sich die größte Ansammlung amazonischer Bäume der *várzea* außerhalb Südamerikas in den Gewächshäusern der Universität Oldenburg.

Die Wurzeln des Erfolgs

Aufgrund ihrer Größe von ein bis zwei Metern sind die Bäume jedoch für physiologische Experimente im Labor ungeeignet. Deshalb werden zunächst aus Achsel-



Oben von links nach rechts: Die tropische Weide *Salix martiana* bildet sowohl im Labor als auch in situ Adventivwurzeln auf Höhe des Wasserlevels. Zwischen den Wurzelzellen von *Crateva bentami* werden luftgefüllte Hohlräume (Interzellularen) gebildet, die die Versorgung mit Sauerstoff erleichtern. Links unten: Aerenchyme in *Salix* Wurzeln. Rechts unten: Suberineinlagerungen in der Rhizodermis und Hypodermis von *Tabernaemontana juruana* Wurzeln. (Abb. 2)



Amazonische Bäume im Labor. Oben: Teflonküvette zur Messung volatiler organischer Substanzen, die über die Blätter der Bäume bei Überflutung emittiert werden. Unten: Messung des Sauerstoffgehaltes im Wurzelgewebe und im Wurzelraum durch Mikroelektroden. (Abb. 3)

knospen Stecklinge gewonnen, sterilisiert und in der Klimakammer vermehrt. Durch Hormone wird die Bewurzelung der Stecklinge induziert. Die Pflanzen werden dann in belüfteter Hydrokultur unter verschiedenen Bedingungen weiterkultiviert. Sauerstoffmangel im Wurzelmilieu wird dabei durch Begasung mit Stickstoff oder durch partielle Submergenz in Aquarien simuliert. Schon kurze Zeit nach Überführung auf sauerstoffarmes Medium zeigen einige der untersuchten Arten, wie die tropische Weide *Salix martiana*, die Bildung eines zusätzlichen Wurzelsystems, das dem Spross knapp über der Wasseroberfläche entspringt. Auch *in situ* ist diese ständige Neubildung der Wurzeln zu beobachten (Abb. 2). Als Pionierart in den Waldgesellschaften der *várzea* besiedelt *Salix* lichtexponierte Standorte und ist an die dort vorherrschenden Verhältnisse gut angepasst. Die durch programmierten Zelltod verursachte Bildung von luftgefüllten Hohlräumen (*Aerenchymen*) in den neu gebildeten Adaptivwurzeln ermöglichen den longitudinalen Transport von Sauerstoff bis zur Wurzelspitze (Abb. 2 u.l.). Das Absterben der Zellen im Cortex der Wurzeln verringert die Zahl der sauerstoffverbrauchenden Zellen und ermöglicht durch einen verbesserten Gastransport die Aufrechterhaltung des Energiestatus der Wurzelzellen. Dies spiegelt sich in hohen ATP-Gehalten, geringen Gärungsraten und einem kaum eingeschränkten Metabolismus wider. Durch den hohen Sauerstoffgehalt in den Wurzeln ist *Salix* in der Lage, die Rhizosphäre zu

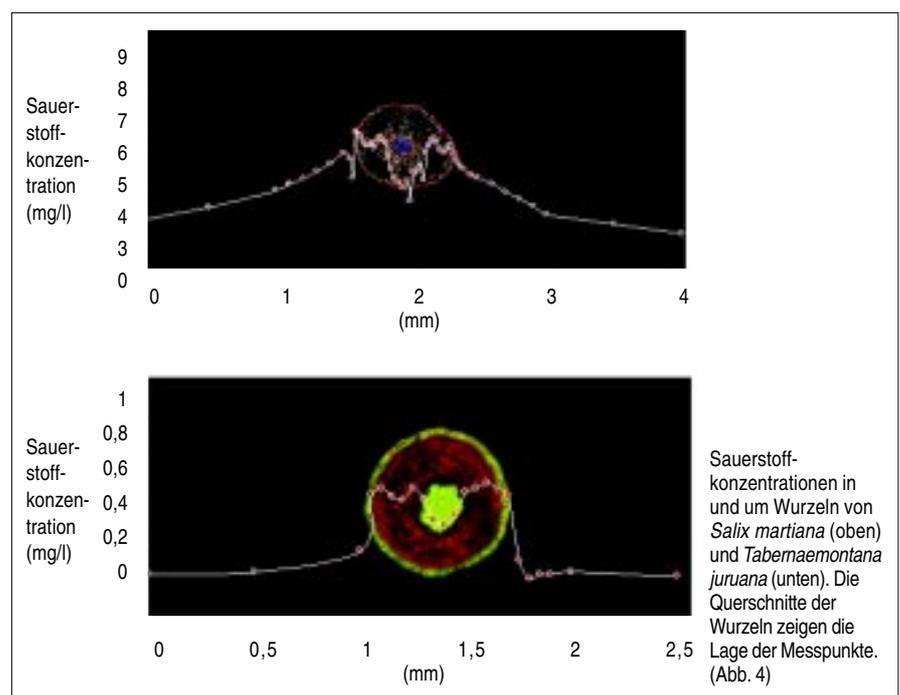
oxidieren und potenziell phytotoxische Substanzen, die während der aquatischen Phase im Wurzelraum akkumulieren, durch Überführung in weniger gut lösliche Verbindungen unschädlich zu machen.

In Zusammenarbeit mit Dr. Karen Haase vom Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön wird die Sauerstoffverteilung in und um die Wurzeln mit Mikroelektroden exakt bestimmt. Mit einem Durchmesser von etwa 20 µm erlauben die mittels Mikromanipulatoren bewegten Elektroden neben der Bestimmung

der Sauerstoffkonzentration einzelner Gewebetypen auch eine Bewertung der physiologischen Bedeutung verschiedener Zellwandstrukturen. *Salix*-Wurzeln sind relativ gut permeabel für Sauerstoff und weisen dementsprechend geringe Verstärkungen in den Wänden der peripheren Gewebe

auf. Die sehr hohen Sauerstoffkonzentrationen im Inneren der Wurzel sind auch in der Nähe der Oberfläche messbar (Abb. 4).

Ganz anders stellt sich die Wurzelanatomie von *Tabernaemontana juruana*, einem immergrünen Strauch der *várzea*, im mikroskopischen Bild dar. Als erst spät in der Sukzession der Waldgesellschaften auftretender K-Strategie (Pflanze mit nur wenigen, dafür aber besonders gut entwickelten und damit konkurrenzfähigen Nachkommen) setzt diese Art auf einen sparsamen Umgang mit den vorhandenen Ressourcen und auf eine verstärkte Abwehr von Pathogenen. Im dicht besiedelten Habitat wird hierdurch die interspezifische Konkurrenzfähigkeit erhöht. Die deutliche Autofluoreszenz der äußeren Zellschichten im mikroskopischen Bild ist durch Auflagerungen von gasundurchlässigem Suberin verursacht (Abb. 2 u.), wodurch ein radialer Verlust von Sauerstoff nahezu vollständig verhindert wird. Dabei bleiben die äußeren tangentialen Wände der an die Rhizosphäre grenzenden Epidermis frei von Suberin, um eine Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen zu ermöglichen. Auch die enzymatische Ausstattung der Zellen entspricht diesem Muster; immunocytologische Untersuchungen zeigen, dass die Dichte der die Aufnahmeprozesse energetisierenden H⁺-ATPase in den Plasmamembranen der nicht-suberinisierten Zellwände am höchsten ist. Die Wirksamkeit der Suberinbarriere wird durch die Messung des Sauerstoffprofils deutlich. Im Vergleich zu *Salix* sind die Sauerstoffgehalte



Sauerstoffkonzentrationen in und um Wurzeln von *Salix martiana* (oben) und *Tabernaemontana juruana* (unten). Die Querschnitte der Wurzeln zeigen die Lage der Messpunkte. (Abb. 4)

nicht nur in den Wurzeln niedriger; unmittelbar hinter der Wurzeloberfläche ist kein Sauerstoff mehr messbar (Abb. 4).

Die Suberinisierung spielt in der Überlebensstrategie von *Tabernaemontana* eine wichtige Rolle. Neben der Funktion als Permeabilitätsbarriere, die den Verlust von Sauerstoff beschränkt, verhindert die Verstärkung der Zellwände den Eintritt phytotoxischer Substanzen und pathogener Mikroorganismen. Ferner verleiht sie den Wurzeln Resistenz gegen Austrocknung während der terrestrischen Phase. Der im Gegensatz zu *Salix* sparsame Umgang mit Sauerstoff wird auch durch andere anatomische Charakteristika reflektiert. Die Wurzeln von *Tabernaemontana* weisen nur relativ kleine, in Abbildung 2 durch Inkubation mit Öl im Fluoreszenzmikroskop gelb leuchtende Hohlräume zwischen den Zellen des Rindenparenchyms auf, die nur eine unvollständige Versorgung der Wurzelgewebe mit Sauerstoff ermöglichen.

Viele Wege, ein Ziel

S*alix* und *Tabernaemontana* repräsentieren typische Vertreter für die Entwicklung unterschiedlicher, fast gegensätzlicher Überlebensstrategien. Doch nicht nur im Labor, sondern auch vor Ort sind solche Unterschiede in den Anpassungen an die Bedingungen der *várzea* zu beobachten. Vor allem der Mangel an Sauerstoff, aber auch die vollständige Überflutung von Keimlingen und jungen Pflanzen während der aquatischen Phase stellen Faktoren dar, denen nicht alle Pflanzen gewachsen sind. Unterschiede in den Anpassungen sind während der Überschwemmungsperiode schon auf den ersten Blick deutlich; eine Vielzahl der tropischen Bäume überdauert diese Zeit im Zustand der Dormanz, deutlich erkennbar am kompletten Abwurf der Laubkrone. Andere Arten sind jedoch in der Lage, ihren Metabolismus das ganze Jahr über aufrecht zu erhalten und behalten auch während der für das Wachstum ungünstigen Phase eine voll beblätterte Krone (Abb. 1). In Kooperation mit dem brasilianischen Institut INPA führen wir im Amazonasgebiet neben Untersuchungen zur Nährstoffdynamik in den Böden auch Studien zum Blattwurfverhalten der Bäume durch. Laubwerfende Arten, wie *Crateva benthami* und *Vitex cymosa*, zeigen kaum deutliche Anpassungen an ihr Habitat. Vor allem das Fehlen von Suberinbarrieren in den Zellwänden der äußeren Wurzelbereiche ist auffällig. Nach dem Beginn der aquatischen Phase kann die Kombination aus Sauerstoffverlust der Wurzeln und dem Anstieg der Konzentration phytotoxischer Substanzen in der Rhizosphäre den Metabolismus der Pflanzen erheblich einschränken. Wie vie-

le andere Baumarten der *várzea* vermeiden *Vitex* und *Crateva* die Periode ungünstiger Wachstumsbedingungen ohne belaubte Krone in einer Art Ruhezustand. Dieser 'physiologische Winter' wird mit dem Beginn der terrestrischen Phase durch eine rasche Neubildung von Blättern unterbrochen. Die in tropischen Gebieten sonst nicht gebildeten Jahresringe im Holz der Bäume sind Zeugen dieses periodischen Wechsels. Einige Arten haben in Bezug auf das Laubwurfverhalten ein anderes Anpassungsmuster entwickelt. Bei der in der *várzea* häufig vorkommenden Baumart *Laetia corymbulosa* beobachteten wir eine überraschend schlechte morphologisch/anatomische Ausstattung, wie z.B. das Fehlen von Interzellularräumen und das Unvermögen zur Bildung von Adventivwurzeln. Während der aquatischen Phase verliert *Laetia* zwar ständig Blätter, ist aber in der Lage, die Blattkrone laufend zu erneuern, so dass sich ein Gleichgewicht mit einem schnellen Turnover der Blätter einstellt. Die Energie hierfür wird durch hohe Gärungsraten und durch die neu gebildeten Blätter selbst zur Verfügung gestellt. Die durch die photosynthetische Aktivität der Blätter produzierten Kohlenhydrate werden in den Wurzeln zu Alkohol vergoren und so zur Energiegewinnung verwendet. Um eine Akkumulation des Endproduktes der Gärung im Wurzelraum zu vermeiden, wird der auch für Pflanzen giftige Alkohol nur zum Teil in die Rhizosphäre ausgeschieden. Ein weit größerer Teil wird mit dem Transpirationsstrom zu den Blättern transportiert, oxidiert und als Acetaldehyd durch die Spaltöffnungen emittiert. Die Größe des Gebietes und die durch die ganzjährig hohen Temperaturen hohe metabolische Aktivität der Bäume führen zu einer beträchtlichen Emissionsrate, die auch für das Weltklima von Relevanz sein könnte. Zur Zeit untersuchen wir im Zusammenarbeit mit dem Max-Planck-Institut für Chemie in Mainz das Spurengas-Austauschverhalten von Bäumen der *várzea*. Die unter kontrollierten Bedingungen ermittelten Werte werden mit vor Ort gewonnenen Daten verglichen, wodurch ein möglicher Einfluss auf den Klima-haushalt abgeschätzt werden kann. Dabei ist auch die Art der Gärung von entscheidender Bedeutung. So wird z.B. von *Laetia*-Wurzeln ein großer Teils der Kohlenhydrate nicht, wie bei vielen anderen Arten, durch das Enzym Alkohol-Dehydrogenase zu Ethanol vergoren, sondern via Alanin-Aminotransferase zur Aminosäure Alanin umgewandelt, das in den Wurzelzellen verbleibt. Viele andere Anpassungen, wie zum Beispiel die noch unerforschte Rolle pflanzlichen Hämoglobins und die Funktion der für den Wasserhaushalt und damit für das

Blattwurfverhalten wichtigen Wasserkanäle (Aquaporine) in den Zellmembranen, bilden den Gegenstand aktueller Untersuchungen in den Labors des Arbeitskreises Physiologische Ökologie.

Große Ursache, große Wirkung

Die vorliegenden Daten legen den Schluss nahe, dass die Artenvielfalt der zentralamazonischen Überschwemmungswälder sich in einer Vielzahl von Überlebensstrategien der hier lebenden Organismen widerspiegelt. Die Verbreitung der Arten ist neben den individuellen physiologischen und morphologischen Adaptationen von sehr unterschiedlichen Faktoren wie dem Lebenszyklus der Arten, dem Sukzessionsstadium der Pflanzengesellschaft sowie geologischen und klimatischen Faktoren abhängig. Durch die enorme Größe des Gebietes können Eingriffe durch den Menschen oder Schwankungen der Umweltbedingungen dramatische Auswirkungen auf das Klima, die Flora und Fauna und die im Amazonasgebiet beheimateten Menschen haben. Die von uns durchgeführten Arbeiten sollen dazu beitragen, ein besseres Verständnis dieses komplexen Ökosystems zu erreichen und die Prognostizierbarkeit von Auswirkungen anthropogener oder umweltbedingter Änderungen erleichtern.

Die Autoren



Dr. Wolfgang Schmidt (li.) studierte Biologie und Völkerkunde in Berlin und Oldenburg, wo er im Fach Biologie 1992 promovierte und sich 1998 habilitierte. Seitdem arbeitet er als Privatdozent in der Arbeitsgruppe Pflanzenökologie des Fachbereichs Biologie, Geo- und Umweltwissenschaften. Seine Forschungsaktivitäten umfassen neben amazonischen Bäumen Transportprozesse an Membranen und die Aufklärung von Signaltransduktionswegen bei Pflanzen.

Oliviero De Simone studierte Biologie in Oldenburg und schloss das Studium 1999 mit einer Diplomarbeit in der Arbeitsgruppe Pflanzenökologie ab. Er war dann als Doktorand Mitarbeiter der tropenökologischen Arbeitsgruppe des Max-Planck-Institutes für Limnologie in Plön. Gegenwärtig schreibt er in Oldenburg an seiner Dissertation.