

Entwicklung eines Monitoringverfahrens auf
pollenanalytischer Basis zur Charakterisierung
ökologischer Einheiten im Bereich der
südbrasilianischen Mata Atlântica und
Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte
des Pró-Mata Gebietes

Dissertation

Zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

Martin Ebner

aus
Tübingen

2005

Tag der mündlichen Prüfung: 11.11.2005

Dekan: Prof. Ph. D. Klaus-Georg Nickel

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Volker Mosbrugger

2. Berichterstatter: Dr. Anita Roth-Nebelsick

Danksagung:

Mein Dank gilt in erster Linie Prof. Dr. Volker Mosbrugger. Er hat mir nicht nur ein interessantes Thema überlassen, sondern auch viele gute Ideen mit auf den Weg gegeben. Trotz seines sehr engen Terminplans und unzähliger anderer Projekte, in die er involviert ist, erfuhr ich eine erstklassige wissenschaftliche Betreuung. Ich habe Volker Mosbrugger außerdem als einen zuverlässigen Chef mit einem gutem Gespür für die Schwächen und Stärken seiner Mitarbeiter kennen gelernt. Finanziert wurde diese Arbeit über weite Strecken aus Geldern des von im gewonnenen Leibnitz Preises.

Des weiteren gilt mein Dank Dr. Rahman Ashraf und Prof. Dr. Ari Roisenberg, zwei sehr weltoffenen und herzlichen Männern, die mir den Start in Brasilien ermöglichten und mir während dieser Arbeit mit Rat und Tat bei wissenschaftlichen und anderen Fragen zur Seite standen. Ari Roisenberg ermöglichte außerdem den Versand meiner Proben, Rahman Ashraf die Installation von Pollenfallen.

Dr. Rainer Radtke danke ich für viele wertvolle Hinweise, Gespräche und den seelischen Beistand der auf der abgelegenen Pró-Mata Feldstation manchmal nötig ist, Mirko Solé, Birgit Harter, Martin Sattler, Eric Burgert, Ricardo Mello und Julia Hermann für Impulse aus anderen Fachrichtungen, Fernando Poli für die Unterstützung bei der Feldarbeit.

Der PUCRS danke ich für die Möglichkeit im Pró-Mata Gebiet arbeiten zu können, allen Angestellten, die während dieser Zeit auf der Forschungsstation tätig waren für einen hervorragenden Service und dem LPB-Team für die Nutzung der Laboreinrichtung und der VW-Busse.

Maria Luisa Lorscheitter (UFRGS) danke ich für die Hilfe bei der Bestimmung von Pollentypen, Christopher Traiser für die Hilfe bei der multivariaten statistischen Analyse meiner Daten, Mark Hermann für die Einführung in die TILIA-Programme und meinem Bruder Stephan Ebner für die Programmierung eines MATLAB-Moduls zur Konstruktion von Pollenkonzentrationsflächen und –isolinen.

Diese Doktorarbeit entstand im Rahmen des FAPERGS-DLR-IB-Projekt BRA 99/045 „Beiträge zur Umweltdiagnostik des Araukarienplateaus“. DAAD und POBRAL unterstützten Teile dieser Dissertationsarbeit finanziell durch die Vergabe von Stipendien.

Meinen Eltern danke ich für die finanzielle und moralische Unterstützung während des gesamten Studiums und dieser Dissertationsarbeit.

Zuletzt will ich Tatiana Dos Santos Miranda danken. Sie hat mir nicht nur tatkräftig bei dieser Arbeit beiseite gestanden und mich ständig neu motiviert, sondern während dieser Zeit auch unsere Tochter Nashara zur Welt gebracht, einem heute 2jährigen lebhaften „Sonnenschein“.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	
2. Untersuchungsgebiet	
2.1 Geographische Lage	6
2.2 Klima	7
2.3 Geologie	7
2.4 Böden	10
2.5 Vegetation	10
2.5.1 Atlantischer Regenwald	11
2.5.2 Araukarienwald	12
2.5.3 Capões, Waldrand- und Waldsaumgesellschaften	13
2.5.4 Grasland	13
2.5.5 Baccharisbuschland	14
2.5.6 Tibouchinasekundärwald	14
2.6 Anthropogene Einflüsse	18
3. Material und Methoden	
3.1 Ausweisung von ökologischen Einheiten	19
3.2 Auswahl der Probenahmepunkte	19
3.3 Charakterisierung der Probenahmepunkte	20
3.4 Entnahme von Oberflächenproben	21
3.5 Installation von Pollenkollektoren	21
3.6 Entnahme von Bohrkernen aus Böden und Mooren	21
3.7 Aufbereitung der Proben zur Isolierung von Palynomorpha	21
3.8 Isolierung von Pollen und Sporen aus den Kollektoren	22
3.9 Lichtmikroskopische Bestimmung von Pollenspektren	22
3.10 Statistische Auswertung und Darstellung der Ergebnisse	22
3.10.1 Ordinationsverfahren	23
3.10.2 Clusteranalysen	23
3.12 Messung von physikalisch-chemischen Bodenparametern	24
3.12.1 Trockenraumdicke und Wasserhaltekapazität	24
3.12.2 pH-Wert	24
3.12.3 C/N - Verhältnisse	24
3.12.4 C13/C12 - Isotopenverhältnisse	24
3.13 Zusammenfassendes Schema zur Methodik des Monitoringverfahrens	25
4. Ergebnisse	
4.1 Identifizierte Pollen- und Sporentypen	26
4.2 Abbildung von ökologischen Einheiten des Pró-Mata Gebietes durch multivariate Analyse rezenter Pollenspektren	27
4.2.1 Abbildung von Hauptvegetationstypen in Stechzylinderoberflächenproben	27

4.2.1.1	Ökologische Einordnung durch Ordinationsverfahren	27
4.2.1.2	Überprüfung durch Clusteranalyse	29
4.2.2	Untergliederung der Waldökotypen durch PCA von Pollenspektren aus Stechzylinderoberflächenproben	32
4.3	Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder-, Streu- und Kollektorproben	
4.3.1	Abbildung von Hauptvegetationstypen in palynologischen Spektren aus der Bodenstreu	34
4.3.2	Abbildung von Hauptvegetationstypen in palynologischen Spektren aus Pollenkollektoren	35
4.3.3	Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder- und Streuproben durch Vektoren im Ordinationsraum	36
4.4	Anteile einzelner Pollentypen an den Spektren verschiedener ökologischer Einheiten und Probenotypen	37
4.4.1	Pollenkonzentrationen in Stechzylinderproben verschiedener ökologischer Einheiten	37
4.4.2	Pollenkonzentrationen in verschiedenen Probenahmetypen	46
4.4.3	Signifikanz einzelner Pollentypen zur Abgrenzung von Ökotypen	48
4.4.4	Korrelationen zwischen den Pollentypen	49
4.5	Beschreibung der Vegetationszusammensetzung	50
4.5.1	Pollen-Vegetations-Verhältnisse für dominante Florenelemente	53
4.5.2	Diversitätsindices von Pollenspektren	55
4.7	Abbildung der Wald-Graslandgrenze durch Pollenspektren	55
4.7	Charakterisierung der ökologischen Einheiten Pró-Matas durch Bodenparameter in Oberflächenproben	57
4.7.1	Physikalisch-chemische Bodenparameter der Stechzylinderoberflächenproben	57
4.7.2	Abgrenzung von ökologischen Einheiten des Pró-Mata Gebietes durch multivariate Analyse von Bodenparametern	61
4.7.3	Direkte Gradientenanalyse zur Abgrenzung der ökologischen Einheiten durch Palynomorpha und Bodenparameter.	62
4.8	Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte von Pró-Mata durch Analyse fossiler palynologischer Spektren aus Bodenprofilen	63
4.8.1.	Beschreibung der Bodenprofile	79
4.8.2.	Beschreibung der Moorprofile	72
4.8.3.	Ökologische Einordnung fossiler Pollenspektren aus Moor- und Bodenprofilen anhand von Ordinationsverfahren	73
4.8.4	Vergleich der Boden- und Moorprofile aus Grasland und Araukarienwald	74
4.9	Fallbeispiel: Abbildung der zeitlichen und räumlichen Entwicklung von Waldinseln (Capões)	75

4.9.1 Konstruktion von Konzentrationsflächen und Palynoisolinien zur Abbildung von Waldinseln (Capões)	75
4.9.2 Rekonstruktion der zeitlichen und räumlichen Entwicklung von Capões	77
5. Diskussion	
5.1 Abbildung rezenter ökologischer Einheiten des Pró-Mata Gebietes durch palynologische Spektren im Oberboden	85
5.1.1 Charakterisierung der Hauptvegetationstypen durch palynologische Spektren	85
5.1.2 Abbildung der Wald-Graslandgrenze durch palynologische Spektren	87
5.1.3 Untersuchung des Einflusses des geologischen Untergrundes und der Topographie innerhalb der Hauptvegetationstypen durch Analyse von Pollenspektren	88
5.2 Vergleich von palynologischen Spektren aus Stechzylindern, Bodenstreu und Pollenkollektoren	89
5.2.1 Eignung verschiedener Probenahmetypen zur Gewinnung rezenter Pollenspektren und Abbildung ökologischer Einheiten	89
5.2.2 Vektoren im Ordinationsraum zur Beschreibung von Sukzessionsabläufen und taphonomischen Prozessen	90
5.3 Faktoren, die die Zusammensetzung rezenter palynologischer Spektren beeinflussen	92
5.3.1 Einfluss der Vegetationszusammensetzung	92
5.3.2 Einfluss des Ausstreupotentials der Florenelemente	93
5.3.3 Einfluss von Bodenprozessen	94
5.4 Pollenspektren als Indikator für biologische Diversität	96
5.4.1 Eignung palynologischer Spektren zur Abbildung von Biodiversität	96
5.4.2 Biodiversitätsmuster und –mechanismen in der südlichen Mata Atlântica	97
5.4.2.1 <i>Raumaspekte der Biodiversität</i>	97
5.4.2.2 <i>Zeitaspekte der Biodiversität</i>	98
5. 5 Beziehungen zwischen klimatischen Faktoren und Vegetationstypen der südlichsten Mata Atlântica	100
5.5.1 Licht	100
5.5.2 Temperatur	100
5.5.3 Wasser	100
5.5.4 Wind	100
5.5.5 Feuer	101
5. 6 Beziehungen zwischen Böden, geologischem Untergrund, Klima und Vegetation von Pró-Mata	104
5. 6.1 Beziehungen zwischen Boden und klimatischen Bedingungen	105

5.6.2 Beziehungen zwischen Böden und Ausgangsgestein	105
5.6.3 Beziehungen zwischen Böden und Vegetation	106
5.6.4 Beschreibung von Bodenprozessen der einzelnen Ökotypen	106
5.6.4.1 atlantischer Regenwald	106
5.6.4.2 Araukarienwald	107
5.6.4.3 Waldrandgesellschaften	107
5.6.4.4 Grasland	108
5.7 Beschreibung und Bewertung des auf der Analyse von Oberflächenproben basierenden Monitoringverfahrens zur Charakterisierung und Klassifizierung terrestrischer Ökosysteme	109
5.8 Rekonstruktion der Vegetations- und Klimageschichte von Pró-Mata	111
5.8.1 Ableitung der Vegetationsgeschichte verschiedener Vegetationstypen aus Pollenprofilen, Trajektorien im Ordinationsraum und C13/C12 Isotopenverhältnissen	111
5.8.2 Zusammenfassende Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte und Klimageschichte des Pró-Mata Gebietes	113
5.8.3 Eignung von Bodenprofilen zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte	115
5.8.4 Auswirkung der Vegetationsdynamik Pró-Matas auf den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt	117
5.8.5 Ableitung von Sukzessionsmodellen für das Pró-Mata-Gebiet	117
5.9 Ökologische Rolle von <i>Araucaria angustifolia</i> im Spannungsfeld zwischen Atlantischem Regenwald und Grasland	119
5.9 Biogeographische Verbindung der südlichen Mata Atlântica mit anderen Wäldern Südamerikas	120
5. 10 Rekonstruktion der räumlichen und zeitlichen Dynamik von Capões - Waldmikrokosmi in einem Meer aus Gras	122
6. Zusammenfassung	125
7. Literaturverzeichnis	132
Anhang I Beschreibung der Pollen- und Sporentypen	147
Anhang II Pollenkonzentrationen	156
Anhang III Beschreibung der Untersuchungspunkte	160
Anhang VI Bodenparameter	165

1. Einleitung

Viele Fragestellungen, die das komplex vernetzte Geo-, Bio- und Atmosphärensystem der Erde betreffen, erfordern eine Charakterisierung der Vegetation, jener strukturbildenden biotischen Komponente terrestrischer Ökosysteme, die am Anfang aller Energieflüsse und Stoffkreisläufe steht (BONAN 1995). Die Zusammensetzung der Vegetation ist nicht nur ein wichtiger Indikator für die in einem bestimmten Gebiet herrschenden Umweltbedingungen (WALTER 1991), sondern stellt auch einen Basisparameter für die immer noch schwer „greifbare“ Größe Biodiversität dar (HAMILTON 2005, TERBORGH 1993). Durch die Untersuchung der Vegetationsdynamik können außerdem zeitlich instationäre Prozesse in Ökosystemen beschrieben werden, die durch Änderungen der Außenbedingungen wie Klimawechsel hervorgerufen werden (HASTINGS 1994, MIEHE 1996, PENG 2000).

Eine flächendeckende Erfassung der Vegetationsdecke wird heute in erster Linie über Fernerkundungsmethoden, wie Luft- und Satellitenbildanalyse realisiert (FERREIRA 2003, TRODD 1998, HUETE 2002, LÜDEKE 1995). Diese sind in ihrem lateralen und vertikalen Auflösungsvermögen beschränkt (INGRAM 2005). Zur Eichung und Kontrolle („Ground truth“) von Vegetationskarten, die über Luft- oder Satellitenbilder erstellt wurden, sind daher Aufnahmen am Boden unabdingbar (SCHMIDTLEIN 2004).

Die klassische Form von Vegetationsaufnahmen, bei der Florenelemente qualitativ und quantitativ erfasst werden (BRAUN-BLANQUET 1964), gestaltet sich in tropischen Waldökosystemen sehr schwierig.

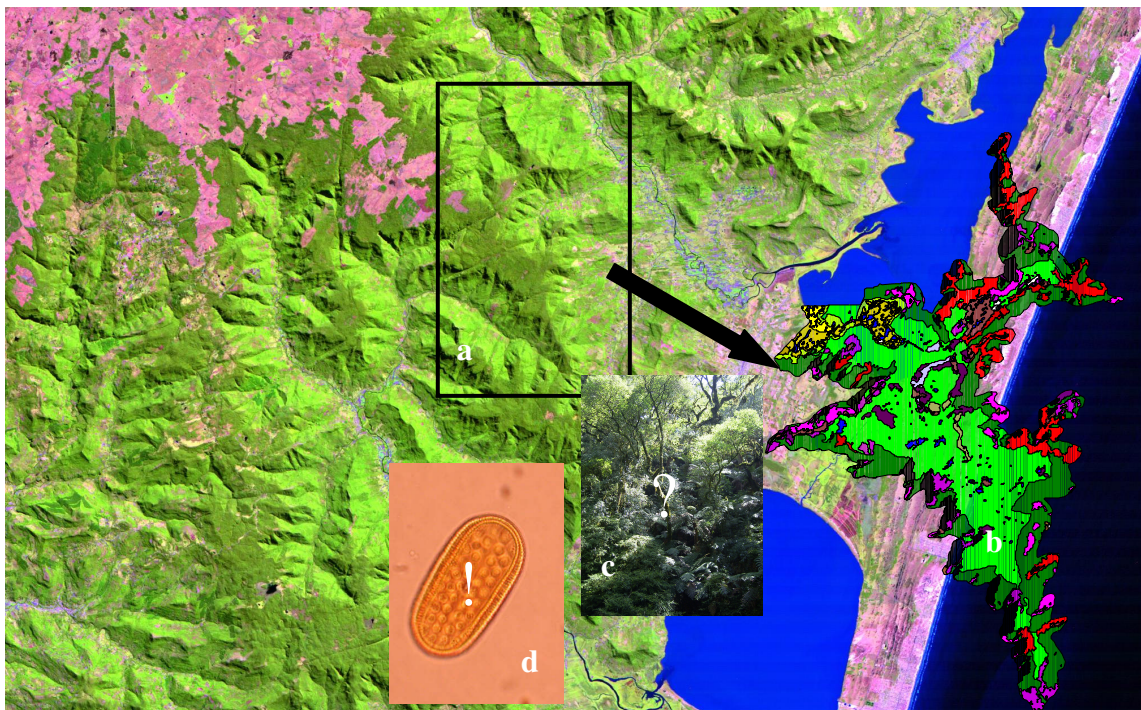


Abb.1.1: Satellitenphoto LANDSAT-5R5G4B3 (a) und Vegetationskarte BAASKE 2001 (b) des Projektgebietes Pró-Mata in Südbrasilien. Im Rahmen dieser Arbeit soll durch Pollenanalysen (d) überprüft werden, ob die Vegetationszusammensetzung (c) mit der aus Fernerkundungsdaten abgeleiteten Karte übereinstimmt.

Dies liegt nicht nur in der außergewöhnlich hohen, meist unzureichend bekannten Artenvielfalt (WHITHMORE 1990) und den oftmals schwierigen Geländebedingungen begründet (schlechte Erschließung, feuchtheißes Klima, Tropenkrankheiten wie Malaria, politische Krisenherde u.a.), sondern vor allem daran, dass sich ein großer Teil der Pflanzen und der Bestimmungsmerkmale in der schwer zugänglichen Kronenregion befindet (WHITHMOORE 1990).

Ein Schlüssel zur Lösung dieses Problems könnte die Analyse von Pollen und Sporen darstellen, die von unseren Pflanzen seit ihrem Landgang im Silur ausgestreut werden und seither die Atmosphäre durchsetzen. Wenn diese Verbreitungs- und Reproduktionseinheiten nicht zielgerichtet durch Bestäuber von einer Blüte zur nächsten getragen werden, setzen sie sich der Gravitation folgend später wieder auf der Erdoberfläche ab. Dieser biologische „Fallout“, der sich an jedem Punkt der Erdoberfläche unterscheidet, wird gemeinhin als Pollenregen oder „pollen-rain“ bezeichnet. Er wird in erster Linie von der Vegetation im betreffenden Areal bestimmt und lässt damit Rückschlüsse auf deren Zusammensetzung zu.

Diese Arbeit beruht auf der Annahme, dass Vegetationstypen, die in ihrer Artzusammensetzung ähnlich sind, vergleichbare palynologische Spektren produzieren und daher wie ein „Fingerabdruck“ dazu verwendet werden können, um sie gegen andere Vegetationstypen abzugrenzen. Die Biosphäre, die den Erdball wie ein Film überzieht, ist in ihrer Zusammensetzung nicht nur räumlich sehr heterogen, sondern erfährt auch einen zeitlichen Wandel. Dies gilt vor allem für unser jetziges Erdzeitalter, das sich durch schnelle klimatische Wechsel auszeichnet. Mit dem Auftreten des modernen Menschen, der mittlerweile einen Großteil der Erdoberfläche für seine Zwecke nutzt, ist eine weitere wichtige Einflussgröße entstanden, die auf das System Geosphäre-Biosphäre-Atmosphäre einwirkt. Pollenanalytische Untersuchungen eignen sich auch zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte, da Palynomorpha durch eine extrem widerstandsfähige Außenschicht in vielen Sedimenten fossil erhalten bleiben. Dem Prinzip des Aktualismus folgend können fossile Pollenspektren durch das Wissen über heutige Vegetations-Pollenbeziehungen ökologisch eingeordnet werden.

Pollen und Sporen, die von der rezenten Vegetation ausgestreut werden, reichern sich in unterschiedlichem Maß im Boden an, der eine Schnittstelle zwischen den verschiedenen biotischen und abiotischen Komponenten eines Ökosystems darstellt. Böden können daher auch noch hinsichtlich vieler anderer, ökologisch relevanter Parameter untersucht werden. Bodenoberflächenproben stellen nach dieser Vorstellung eine Art Mikrochip dar, auf dem alle wichtigen Informationen über das umliegende Ökosystem gespeichert vorliegen. Daraus ergibt sich die Möglichkeit zur Entwicklung von Monitoringverfahren, die die ökologische Charakterisierung größerer Gebiete erlauben.

Ein tropisches Ökosystem, das in letzter Zeit verstärkt von Bio- und Geowissenschaftlern untersucht wird, stellt die brasilianische Mata Atlântica dar, ein Gürtel tropischen Regenwaldes, der sich über fast 4.000 km entlang der atlantischen Küstengebirge von Nord nach Süd erstreckt (POR 1992). Dieses einzigartige Waldgebiet entwickelt sich dort wahrscheinlich schon seit der Öffnung des Südatlantiks im oberen Jura (VELOSO 1982). Die Mata Atlântica bildet damit eine der Elternfloraen, die das stammesgeschichtlich viel jüngere

Amazonasgebiet nach Ende der lakustrinen Phase befruchtete (POR 1992). Es beinhaltet wie dieses Areal mit außergewöhnlich hoher Biodiversität (RIZZINI 1979, MORI 1983). Dieser biologische Reichtum ist heute stark gefährdet: - Von den ursprünglich 500.000 bis 1.000.000 Quadratkilometern, die die Mata Atlântica einst einnahm, bestehen nur noch 5 bis 10 Prozent (POR 1992). Auf den verbliebenen Restarealen lastet durch die Nähe zu den Ballungsräumen ein extrem hoher anthropogener Druck. Auf quartäre Klimawechsel reagierte der Atlantische Regenwald durch die Gebirgslage mit einer eigenen Dynamik: Während sich nach der Meinung von vielen Wissenschaftlern der Wald in den südamerikanischen Tieflandbecken während der trockenen Glazialphasen auf Inseln innerhalb einer savannenähnlichen Landschaft zurückzog (HAFFER 1969), konnte die Waldvegetation der Mata Atlântica in höhere, niederschlagsreichere Lagen ausweichen (AB´SABER 1979). Dennoch kam es seit der letzten Glazialzeit vor allem im südlichsten Teil der Mata Atlântica, wo diese Arbeit angesiedelt ist, zu ökologischen Umwälzungen erheblichen Ausmaßes (BIGARELLA 1982). Der Brasilstrom, der tropisches Wasser aus Äquatornähe bis weit über den südlichen Wendekreis hinaus nach Süden führt, trifft vor der dortigen Küste auf den Falklandstrom mit kaltem Wasser aus der Antarktis und auch die terrestrischen Ökosysteme werden trotz eines insgesamt ausgeglichenen Ostseitenklimas sowohl von tropischen als auch von antarktischen Luftmassen beeinflusst (GOLTE 1993). Dies schlägt sich auch in der Zusammensetzung der Vegetation des Küstengebirges nieder: Araukarienwälder, die sonst einem kühl-gemäßigten Klima zuzuordnen sind, verzahnen sich an der östlichen Randstufe der Serra Geral mit dem tropischen Atlantischen Regenwald (Abb. 1.3), der entlang der Küste bis in diesen Bereich vordringt. Kontinentwärts lösen sich diese Wälder zunehmend auf und machen Grasländern Platz. Die Folge ist ein komplexes Mosaik (Abb. 1.2 und 1.4) bei dem sich die einzelnen Vegetationsformen durchdringen (KLEIN 1975). Vor allem das gleichzeitige Vorkommen der antagonistischen Vegetationsformen Wald und Grasland war schon immer Gegenstand kontroverser Debatten. Manche Vegetationsökologen betrachten den anthropogenen Einfluss von Beweidung und Feuer als steuernde Faktoren im Wald-Grasland-Mosaik (PILLAR 1997), während es von anderen als Folgeerscheinung spätquartärer Klimawechsel in diesem Gebiet gesehen wird (BEHLING 2001). Die Rekonstruktion des Klimas aus der Vegetationsgeschichte war daher das Thema zahlreicher Arbeiten, bei denen Bohrkerne aus Mooren dieser Region pollenanalytisch untersucht wurden (BEHLING 1993, LORSCHETTER 1985).

Viele die Mata Atlântica betreffenden Fragestellungen, angefangen von der Funktion der Böden als Schnittstelle zwischen unterschiedlichen Ausgangsgesteinen und der Vegetation (EBNER 2001), über die Auswirkungen der anthropogenen Fragmentierung auf die Biodiversität, bis hin zum Einfluss lokaler und globaler Klimawechsel auf die Dynamik der Ökosysteme, erfordern das Wissen über die Vegetationszusammensetzung und -dynamik größerer Areale. Diese Arbeit zielt darauf ab, im Projektgelände von „Pró-Mata“ (Abb. 1.1) ein einfaches Biomonitoringverfahren auf der Basis palynologischer Analysen zu entwickeln, mit dem die Mata Atlântica hinsichtlich ihrer Vegetationszusammensetzung untersucht und deren Vegetationsgeschichte rekonstruiert werden kann. Die Grundlage dafür bildet eine anhand multivariater statistischer

I. Einleitung

Verfahren erstellte Transferfunktion zwischen der rezenten Vegetation und palynologischen Spektren aus Oberflächenproben. Diese Transferfunktion soll später zum einen auf Gebiete außerhalb des Eichareals und zum anderen auf fossile Spektren aus Bohrkernen angewendet werden. Weitere Aspekte dieser Arbeit betreffen die Eignung von Pollenspektren als Indikator für Biodiversität, die Abbildung von Wald-Grasland-Grenzen, den Vergleich von Pollenspektren aus verschiedenen Oberflächenprobentypen mit Pollenkollektoren und die Messung verschiedener Bodenparameter zur Beschreibung von Zusammenhängen zwischen der Vegetationszusammensetzung und der auf sie einwirkenden Standortfaktoren.



Abb. 1.2: Wald-Graslandmosaik im Araukarienhochland Rio Grande do Sul

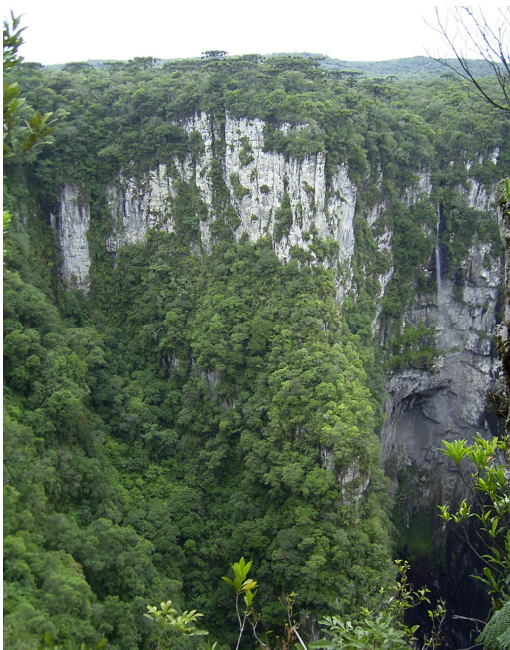


Abb. 1.3: Übergang vom Atlantischen Wald zum Araukarienwald



Abb. 1.4: Übergang vom Grasland zum Araukarienwald

Zusammenfassung der Fragestellungen:

Werden die Vegetationstypen und -übergänge des Projektgebietes Pró-Mata durch Pollenspektren im Oberboden abgebildet und lassen sie sich so gegeneinander abgrenzen und geometrisch festlegen?

Lassen sich aus dem Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder-, Streu- und Kollektorproben Bodenprozesse und Sukzessionsabläufe ableiten?

Lässt der Vergleich von Vegetations- und Pollendaten Rückschlüsse über das Ausbreitungs- und Abbildungspotential einzelner Florenelemente zu?

Lassen sich die ökologischen Einheiten von Pró-Mata über einfach messbare Bodenparameter charakterisieren, die Zusammenhänge zwischen Bodeneigenschaften, Klimabedingungen, geologischem Untergrund und der Vegetation erklären?

Lässt sich die Vegetationsgeschichte und -dynamik Pró-Matas durch pollenanalytische Analyse verschiedener Bodenprofile in Verbindung mit C13/C12 Isotopenverhältnissen räumlich hochauflösend rekonstruieren?

Kann die räumliche und zeitliche Dynamik von kleinen Waldinseln im Grasland von Pró-Mata durch ein auf Pollenanalysen basierendes Monitoringverfahren rekonstruiert werden?

II. Untersuchungsgebiet

2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

2.1 Geographische Lage

Das Projektgebiet Pró-Mata liegt zwischen $29^{\circ} 27'$ und $29^{\circ} 35'$ südlicher Breite und $50^{\circ} 08'$ und $50^{\circ} 15'$ westlicher Länge in Rio Grande do Sul, dem südlichsten Bundesstaat Brasiliens. Das ca. 5.000 ha große Areal befindet sich an der östlichen Randstufe des Serra Geral Küstengebirges. Es umfasst zum einen Hochflächen, die etwas über 900 m ü.NN liegen, und zum anderen steile Hänge und Felswände am ozeanseitigen Abbruch.

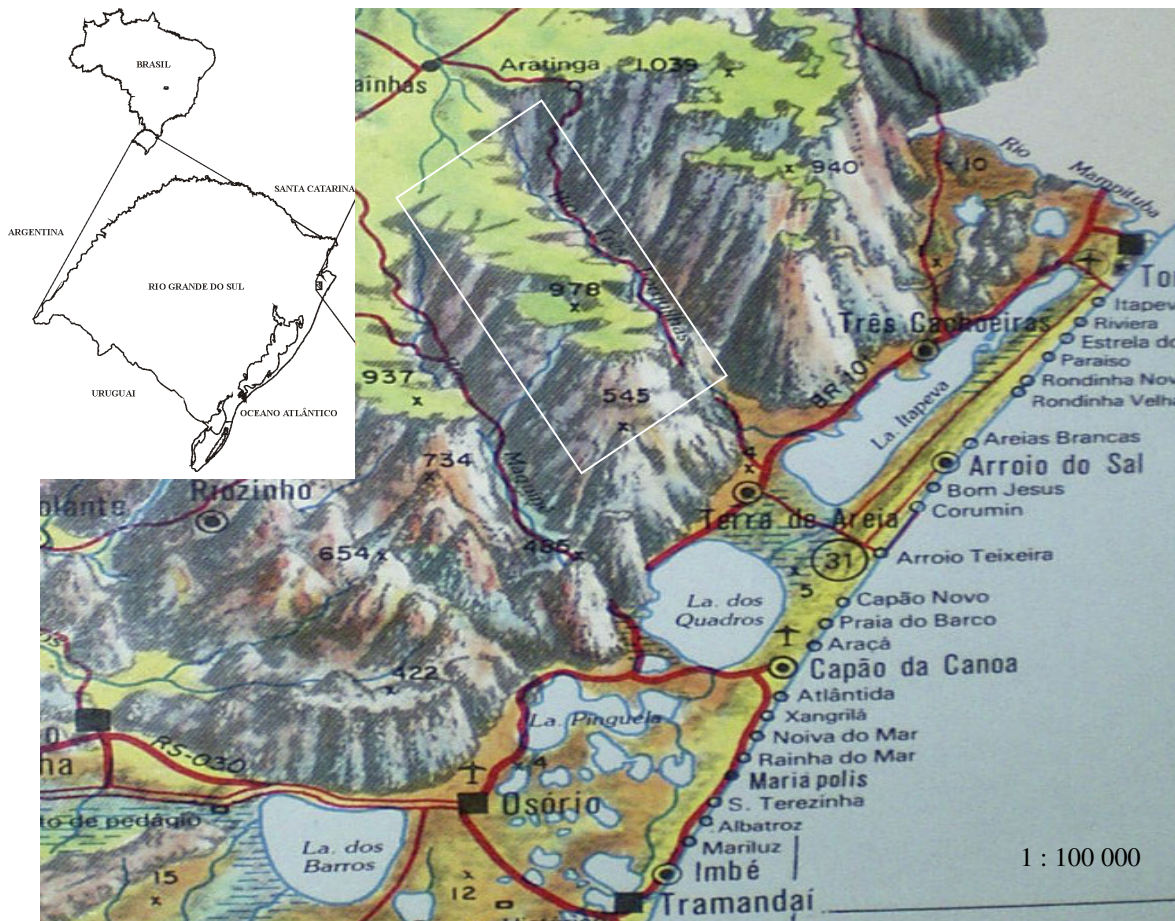


Abb. 2.1: Geographische Lage Pró-Matas an der östlichen Randstufe des Serra Geral - Küstengebirges von Rio Grande do Sul (Brasilien). Reliefkarte nach Divisão Geografia e Cartografia: Planejamento e Exicução: MIRON ZAIONS 1994, Aerophoto Cruzeiro.

II. Untersuchungsgebiet

2.2 Klima

Das Klima Südbrasilien wird von FÄHSER (1985) als subtropisch und feucht-gemäßigt ohne ausgeprägte Trockenzeiten beschrieben. GOLTE (1993) bezeichnet das Klima Rio Grande do Suls als Ostseitenklima mit einem Übergang von einem tropischen zu einem außertropisch-gemäßigten Klima. Am Niederschlagsgeschehen sind sowohl außertropische Zyklonalniederschläge, als auch tropische Zenitalregen und maritim gewordene Passatwinde beteiligt (IBGE 1986, FRÄNZLE 1976). Die Zirkulation wird dabei vorwiegend vom südatlantischen Antizyklon bestimmt, dessen Hochdrucksystem ganzjährig atlantische Luftmassen über den Kontinent transportiert (NIMER 1989, HASTENRATH 1991). Ein weiterer wichtiger Klimafaktor sind die Strömungsverhältnisse entlang der südamerikanischen Atlantikküste. Der Brasilstrom, der tropisches Wasser aus Äquatornähe bis weit über den Wendekreis hinaus nach Süden führt, trifft vor der Küste Rio Grande do Suls auf den Falklandstrom mit kaltem Wasser aus der Antarktis. So dominieren in pelagischen Sedimenten bis zum 35. Breitengrad antarktische Diatomeen, nördlich davon subtropische und tropische Vertreter dieser planktonischen Einzeller (ROMERO 2002). Die Kontaktzone zwischen den beiden Meeresströmungen ist nicht statisch, sondern wird innerhalb einer jahreszeitlichen Rhythmik entlang der Breitengrade verschoben (ASSIREU 2003).

Das Klima des Untersuchungsgebietes ist durch die höchsten Niederschlagsraten in Südbrasilien gekennzeichnet. In São Francisco de Paula, der nächstgelegenen Wetterstation, wird eine mittlere jährliche Niederschlagsmenge von 2.456 mm bei einer mittleren Jahrestemperatur von 14,5 °C verzeichnet (NIMER 1989). Die hohen Niederschlagsmengen erklären sich daraus, dass das südliche Serra-Geral Hochland die erste orographische Barriere für wassergesättigte Luftmassen bildet, die aus südöstlicher Richtung gegen das Festland treffen. Störungen in diesem Muster können durch das Vordringen polarer Luftmassen hervorgerufen werden. In Folge können die Temperaturen teilweise bis unter den Gefrierpunkt fallen. Beim Zusammentreffen mit tropischen Luftmassen führt das außerdem zu starken Regenfällen. Die außergewöhnlich hohen Regenfälle in Südbrasilien können außerdem mit El-Nino Ereignissen in Verbindung gebracht werden (MARTIN 1993, McGLONE 1992, RATISBONA 1976).

Die Niederschlagsmengen im Pró-Mata Gebiet können durch die Lage im Übergangsbereich von den ozeanseitigen Steilabbrüchen zur Planaltohochfläche die Werte von San Francisco de Paula sogar noch weit übersteigen (IBGE 1986). Das dortige Mikroklima ist außerdem durch häufige Nebelbildung und zum Teil starken Winden aus südöstlicher Richtung gekennzeichnet.

2.3 Geologie und Geomorphologie

Südbrasilien wird von marinen, lakustrinen und fluviatilen Sedimenten des Paranábeckens dominiert, das sich durch epirogene Deformation innerhalb des brasilianischen Schildes einsenkte. Diese Sedimente devonischen bis jurassischen Alters sind durch eine fortschreitende Änderung von marinen zu kontinentalen Ablagerungsbedingungen charakterisiert, die mit einer krustalen Aufwärtsbewegung einherging (ALMEIDA 1980). Zum Abschluss der Beckenentwicklung formierten sich im oberen Jura die Sandsteine der Botucatu-Formation

II. Untersuchungsgebiet

innerhalb einer kontinentalen Wüste im Zentrum des Südkontinents Gondwana. Die Sedimente des Paranábeckens werden durch die Plateau-Vulkanite der Serra-Geral-Formation abgedeckt, die sich bei der sukzessiven Öffnung des Südatlantiks vor 120 – 80 Millionen Jahren bildeten. Sie erreichen eine maximale Mächtigkeit von 1.500 m. Paläomagnetische Untersuchungen haben gezeigt, dass die Ausflussraten mit bis zu 700 m in weniger als einer halben Million Jahren sehr hoch waren (BELLIENI 1983).

Der geologische Untergrund des Untersuchungsgebietes setzt sich fast ausschließlich aus diesen Serra-Geral-Vulkaniten zusammen, während man darunterliegenden Botucatu-Sandstein lediglich vereinzelt in den Talsohlen unterhalb von 100 m vorfindet. Typisch für diese quarzreichen Sandsteine sind eine sehr gute Sortierung und Schrägschichtungsblätter, die auf eine äolische Ablagerung in Form von Sicheldünen hinweisen. Die Sandkörner sind mäßig bis gut gerundet, die Korngrößen streuen von feinem Mittel- bis feinem Grobsand. Diese Eigenschaften in Verbindung mit einer großen Mächtigkeit und weitflächiger Verbreitung machen den Botucatu-Sandstein zum wichtigsten Aquifersystem in der Region. Die geringe Verfestigung führt zu einer geringen Erosionsbeständigkeit. Die im Untersuchungsgebiet dominierenden Vulkanitserien weisen hinsichtlich ihrer Entstehungsgeschichte, Struktur, mineralogischen Zusammensetzung und geochemischen Eigenschaften einen bimodalen Charakter auf (ROISENBERG 1989) Sie setzen sich aus basischen bis intermediären Flutbasalten und sauren Ignimbritdecken zusammen. Dementsprechend lassen sie sich in tholeiitisch-andesitische Basalte und Rhyolit-Dazitite unterteilen. Rhyodazitite sind struktureich und weisen ein porphyrisches Gefüge mit makroskopisch erkennbaren Einsprenglingen von Kalifelspat und Klinopyroxenen auf. Sie unterscheiden sich von den Basalten in erster Linie durch einen höheren SiO_2 - Gehalt. Die mittlere Konzentration von Proben aus dem Pró-Mata-Gebiet lag bei 68 % (SCHINKO & NASS 2005). Im untersten und obersten Bereich der Ignimbritdecken treten außerdem vulkanische Brekzien und Obsidian auf. Insgesamt sind die sauren vulkanischen Einheiten verwitterungsresistenter als die Basaltdecken. Basalte sind strukturarm und feinkristallin. Sie weisen einen höheren Anteil an Klino- und Orthopyroxenen, Amphibolen, Olivin und Erzen auf als Rhyodazitite und damit auch einen höheren Gehalt an Kalzium, Magnesium und Eisen. Der mittlere SiO_2 - Gehalt von Proben aus dem Pró-Mata-Gebiet betrug 55% (SCHINKO & NASS 2005). Innerhalb der Basalteinheiten lassen sich verschiedene Lavaströme abgrenzen, die an der Oberseite blasenreiche Zonen aufweisen („bubbles“). Die Blasen entstanden beim Austritt der Laven, durch Gase die dort eingeschlossen waren und wurden sekundär meist mit Quarz verfüllt (VEIGA 1973).

Die horizontal übereinandergelagerten, tektonisch wenig beanspruchten Vulkanite verschiedener Verwitterungsbeständigkeit führen zur Ausbildung einer Schichtstufenlandschaft mit treppenartigem Charakter. Die verwitterungsbeständigeren Rhyolite und Rhyodazitite der sauren, SiO_2 -reichen Fazies bilden im Projektgebiet Plateaus mit steilen Abbrüchen zwischen 540 m und 780 m sowie oberhalb von 890 m (SCHINKO & NASS 2005). Diese Grenzen konnten in annähernd gleicher Höhenlage auch im 30 km entfernten Maquinè-Tal festgelegt werden (EBNER 2001).

II. Untersuchungsgebiet

Die Serra Geral unterliegt dem Einfluss einer aggressiven Erosion was zu einer starken Zergliederung der Landschaft mit tiefen Canyons und Inselbergen führt. Dies ist auf ein geringes Infiltrationsvermögen der Gesteine in Verbindung mit hohen Niederschlagsmengen und einem starken Gefälle zum nur 20 km entfernten Atlantik zurückzuführen. Das Abflusssystem orientiert sich dabei an zwei rechtwinklig zueinander NE-SW bzw. SE-NW stehenden Störungssystemen.

Durch Extensionsbeanspruchung im Zuge der Öffnung des Atlantiks kam es im Untersuchungsgebiet außerdem zu geringen vertikalen Störungsversätzen. Dadurch wurden Rhyolite der Hochfläche in die Ebene der oberen Basalteinheit eingerückt.

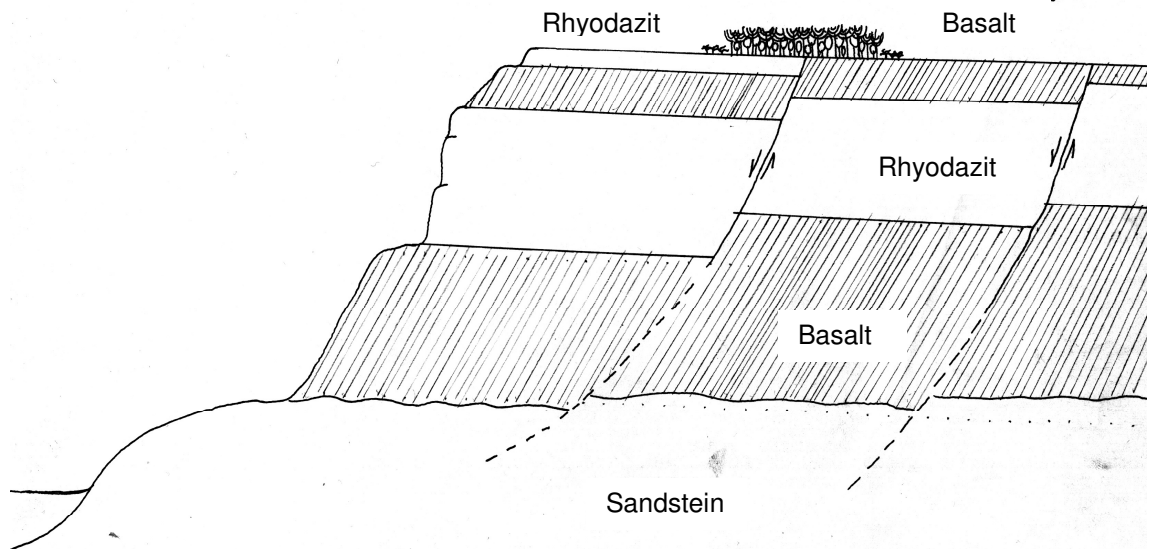


Abb. 2.2: Schematisches Nord-Süd-Profil durch das Pró-Mata Gebiet (Ebner 2005). Der Botucatu-Sandstein wird von Basalten und Rhyodaziten der Serra-Geral Formation überdeckt. Extensionsbewegungen im Zuge der Öffnung des Südatlantiks führten zu vertikalen Störungsversätzen entlang listrischer Flächen.

II. Untersuchungsgebiet

2.4 Böden

Die Böden auf der Hochfläche des Pro-Mâta-Gebietes setzen sich aus Cambisolen, Leptosolen und Histosolen zusammen (IRSLINGER 1997). Die tiefgründigen Cambisole zeichnen sich durch einen hohen Humusgehalt und einen markanten Farbwechsel aus (STRECK 2002). Leptosole beschreiben einen flachgründigen A-C Boden mit hohem Skelettanteil, bei dem der Wurzelraum nach unten hin scharf abgeschnitten ist. Die feuchten Senken werden meist von *Sphagnum*-Flachmooren eingenommen, die den Charakter von Niedermoorgleyen aufweisen. All diese Böden haben eine hohe Bodenazidität, natürliche Nährstoffarmut und niedrige Basensättigung gemeinsam. Den insgesamt humusreichen schwarzen Böden der Hochfläche stehen in niedrigeren Lagen humusarme, tonreiche Böden gegenüber, die durch rote Farben gekennzeichnet sind (EBNER 2001). Ob dies auf Unterschiede im Ausgangsgestein, den klimatischen Bedingungen, der Vegetationszusammensetzung oder einer Kombination dieser Faktoren zurückzuführen ist, konnte bisher nicht zufriedenstellend geklärt werden.



Abb. 2.3: Typisches Bodenprofil im Araukarienwald auf der Hochfläche des Pró-Mata-Gebietes. Auffallend ist der mächtige Rohhumushorizont.

2.5 Vegetation

Das Untersuchungsgebiet Pró-Mata zeichnet sich durch eine große Vielfalt an Vegetationstypen aus und eignet sich daher zur Entwicklung und Eichung des angestrebten Monitoringverfahrens. Atlantische Wälder an den ozeanseitigen Steilhängen verzahnen sich beim Übergang auf die Hochfläche mit Araukarienwäldern. Diese wiederum werden mit zunehmender Entfernung von der Küstenlinie von Graslandflächen ersetzt. Die Folge ist ein komplexes Mosaik, in dem sich die einzelnen Vegetationsformen gegenseitig durchdringen (KLEIN 1975). Vor allem das gleichzeitige Vorkommen der antagonistischen Vegetationsformen Wald und Grasland war dabei schon immer Gegenstand kontroverser Debatten. Durch vorangegangene menschliche Eingriffe sind außerdem eine Vielzahl von Sukzessionsstadien vorhanden. Folgende Gliederung orientiert

II. Untersuchungsgebiet

sich an der Vegetationskartierung von BAASKE (2001). Diese basiert auf der brasilianischen Vegetationsklassifizierung nach IBGE (1986). Sie unterscheidet sich von dieser dadurch, dass die von *Tibouchina sellowiana* dominierten Sekundärwaldtypen zu einem Vegetationstyp zusammengefasst und zusätzlich eine Waldsaumgesellschaft ausgewiesen wurde. Die einzelnen Vegetationstypen sind in Abb. 4.2 als Landschaftsbild links und im Detail rechts dargestellt.

2.5.1 Atlantischer Regenwald (Floresta Ombrofila Densa)

BERTOLETTI & TEXEIRA (1995) beschreiben die atlantischen Küstenregenwälder als einen Vegetationstyp, der als schmaler Streifen der Atlantikküste folgend, von Nordostbrasilien bis nach Rio Grande do Sul reicht. Sie verdanken ihre Existenz den Küstengebirgen, an denen vom Ozean herangetragene wassergesättigte Luftmassen kondensieren. Der Waldgürtel, der sich über 4000 km in Süd-Nord-Richtung erstreckt, weist eine bemerkenswerte Homogenität auf. Es gibt nur sehr sanfte und allmähliche Veränderungen in der biotischen Zusammensetzung. Ein bemerkenswert gleichbleibendes Klimaregime und eine lange gemeinsame geologische Geschichte könnte dieses Paradoxon erklären. Der warme Brasilstrom reduziert die für das Binnenland charakteristische Abkühlung im Winter, so dass der Regenwald bis in außertropische Regionen vordringen konnte. Das Untersuchungsgebiet befindet sich in diesem südlichsten Teil des atlantischen Küstenregenwaldes.

Nach der Klassifikation von BEARD (1955) ist der Atlantische Regenwald eine Bergwaldformation mit höhenorientierten Untereinheiten. Er unterscheidet sich vom klassischen Tieflandregenwald vor allem dadurch, dass er nur zwei Stockwerke besitzt. Das obere Stockwerk bildet eine kontinuierliche Baumkrone in 20 bis 30 m Höhe ohne weit darüber hinausreichende Einzelbäume. Die Bäume des Atlantischen Regenwaldes haben im Vergleich zu den Amazonas-tieflandwäldern weniger häufig Stützen und sind seltener kauliflor. Die Beblätterung beginnt weiter unten. Die Stämme haben eine hellere Farbe und der ganze Wald wirkt in einem strahlenderem Grün. Es gibt viele Bäume mit starker Blütenentwicklung. Die Epiphytenflora, vor allem die der Bromelien und Orchideen, ist in der Mata Atlântica viel reicher entwickelt als am Amazonas, außerdem die der Baumfarne. Lianen sind dagegen nicht so häufig.

So wie das Amazonasgebiet ist auch die Mata Atlântica ein Zentrum biologischer Vielfalt (PRANCE 1989). HUECK (1966) weist mehr als 300 Holzarten auf einem 50 km langen Streifen aus. RIZZINI (1979) schätzt, dass es ca. 1000 Holzpflanzen auf einer Fläche weniger als 100 Quadratkilometer gibt und MORI (1983) traf in einem Wald in Bahia 178 Baumarten auf einer Fläche von nur 0.67 Hektar an. Endemismus auf Artniveau ist nach MORI (1981) mit 53.5 % sehr hoch. Obwohl sich der atlantische Regenwald weit bis über den südlichen Wendekreis hinaus ausbreitet, behält er im Süden eine Diversität an Bäumen bei, die mit anderen neotropischen Wäldern vergleichbar ist.

Im atlantischen Wald des Pró-Mata Areal sind nach BAASKE (2001) *Cabralea canjerana*, *Cedrela fissilis*, *Chrysophyllum viride* und *Ocotea preciosa*. wichtige Differenzialarten der Baumschicht. Schwache Differenzialarten sind *Matayba guianensis*, *Syagrus romanzoffiana* und *Erythrina falcata*. In der

II. Untersuchungsgebiet

zweiten Baumschicht ist *Sorocea bonplandii* wichtig, dazu gesellen sich mit abnehmender Stetigkeit *Caesearia* sp., *Miconia rigidulosa* und *Solanum sanctae catharinae*. Wichtige Differenzialarten der Strauchschicht sind *Psychotrea* sp., *Inga sessilis* und *Alsophila elegans*. In der Baumschicht der Höhenlagen unterhalb 700 m sind außerdem *Alchornea triplinerva*, *Nectandra oppositifolia* und *Pseudobombax grandiflorus* gute Differenzialarten. An gestörten Stellen tritt *Cecropia* cf. *glaziovii* auf. In der zweiten Baumschicht ist *Inga marginata* häufig, außerdem *Euterpe edulis* und *Virola bicuhyba*. *Prunus sellowii*, *Trichilia* cf. *pallenscens*, *Trema micrantha* und *Lonchocarpus* sp. kommt seltener vor. Gute Differentialarten der Strauchschicht sind die Palmen *Bactris lindmania* und *Geonoma gamiova*.

Die obere Höhenstufe des Atlantischen Regenwaldes ist durch Arten wie *Ocotea catharinensis*, *Calyptrothos grandifolia*, *Lamanonia speciosa* und *Cinnamomum glaziovii* gekennzeichnet. Diese kommen zwar auch im Araukarienwald vor, haben ihren Verbreitungsschwerpunkt aber im montanen Bereich des atlantischen Waldes. Im Araukarienwald sind diese Arten meist unterständig, wenig vital und erreichen nur geringe Deckungsgrade. Auf der anderen Seite kommen dort auch Vertreter des Araukarienwaldes wie *Daphnopsis fasciculata* und *Dicksonia sellowiana* vor.

2. 5. 2 Araukarienwälder (Floresta Ombrofila Mista)

Mit dem Übergang von den Steilhängen zur Hochebene ändert sich parallel zur Abbruchkante der physiognomische Charakter des Waldes. Das erste Baumstockwerk wird von den kronleuchterförmigen Kronen der Brasilkiefer (*Araucaria angustifolia*) bestimmt, der Charakterart der gleichnamigen Waldgesellschaft. Der Araukarienwald wirkt weniger üppig als der atlantische Küstenregenwald, was auf das Vorherrschen von kleinblättrigen, hartlaubigen Gehölze zurückzuführen ist (BAASKE 2001). Ein weiteres charakteristisches Merkmal ist der Behang mit Bartflechten. Araukarienwälder lassen sich vom floristischen und faunistischen Standpunkt aus dennoch oft nur unklar von den atlantischen Wäldern trennen. Vor allem auf schmalen Bergrücken und dort, wo sich Täler durch rückschreitende Erosion in die Planalto-Hochfläche einschneiden, gehen diese Waldgesellschaften fließend ineinander über. Araukarienwälder werden deshalb von vielen Autoren als eine spezielle Höhenvariante der Mata Atlântica betrachtet (KLEIN 1960, VANZOLINI 1970), die an niedrigere Temperaturen, stärkere Saisonalität und höhere Niederschläge gebunden sind.

Araukarienwälder sind auf der einen Seite an atlantischen Elementen verarmt, weisen auf der anderen Seite aber Arten aus dem kühl-gemäßigten, andinen Bereich auf. *Araucaria angustifolia* ist vor allem auf feuchten Böden sehr häufig mit *Podocarpus lambertii* vergesellschaftet, während die anderen Baumarten, die in diese Wälder einstrahlen, aus den oberen Höhenstufen der regenreichen Osthänge entstammen.

BAASKE (2001) führt für die Araukarienwälder Pró-Matas *Myrcia arborescens* als wichtige Differenzialart gegenüber dem atlantischen Küstenregenwald auf. Weitere hochstete Differenzialarten sind *Siphoneugenia reitzii*, *Ilex microdonta*, *Vernonia discolor* und *Weinmannia paulliniifolia*. *Drymis brasiliensis*, *Piptocarpha notata* und *Myrcia obtecta* sind Differenzialarten in der zweiten Baumschicht, *Miconia cinarescens*, *Nectandra grandiflora* und *Solanum*

II. Untersuchungsgebiet

inodorum in der Krautschicht. Die Strauchschicht enthält meist *Drymis*, *Berberis*, *Fuchsia*, *Schinus*, *Jacaranda semiserrata* und eine Fülle von Melastomataceen (*Tibouchina*, *Miconia*) und Myrtaceen (*Eugenia*). Außerdem gehören dazu die beiden Baumfarne *Dicksonia sellowiana* und *Alsophila elegans*. Die Krautschicht wird hauptsächlich von Cyperaceen gebildet, in die Gramineen, Kompositen, Rubiaceen, Labiatae, Polygalaceen, Solanaceen, Verbenaceen und Oxalidaceen eingestreut sind.

2. 5. 3 Capões, Waldrand- und Waldsaumgesellschaften

Die Außenränder der Araukarienwälder, die gegen das offene Grasland meist scharf abgeschnitten sind, unterscheiden sich nicht nur in ihrer floristischen Zusammensetzung, sondern vor allem in ihrem physiognomischen Charakter von der oben beschriebenen zentralen Gesellschaft. Dieser Vegetationstyp beinhaltet nicht nur die Wälder im Verzahnungsbereich zwischen Araukarienwäldern und Grasland, sondern auch Waldinseln im Grasland. Diese werden als Capões bezeichnet. Der 4 - 12 Meter hohe Vegetationstyp wirkt insgesamt sehr homogen. Die Mehrheit der Bäume ist krummschäftig und verzweigt, was diesem Vegetationstyp den Charakter eines Elfenwalds verleiht. Differentialarten der 1. Baumschicht sind *Siphoneugenia reitzii*, *Myrcia obtecta*, *Myrcia arborescens*, *Podocarpus lambertii* und *Ilex microdonta*. Mit geringeren Stetigkeiten treten *Roupala brasiliensis*, *Gordonia fruticosa*, *Vernonia discolor*, *Piptocarpha axillaris* und *Vitex megapotamica* auf. Auch Araukarien sind selten. In der Strauchschicht kommen *Myrsine coreacea*, *Lithra brasiliensis*, *Miconia hyemalis*, *Leandra sublanata*, *Psidium cattleianum*, *Acca sellowiana* und *Clethra uleana* vor. Ein geschlossener, homogener Teppich des Sauergrases *Rhynchospora* bildet meist die Krautschicht dieses Waldtyps.

Die Wälder werden an den Grenzen zum Grasland durch einen Waldsaum aus Sträuchern abgeschlossen. Neben *Baccharis uncinella* wird dieser Saum von *Miconia cinarescens*, *Drymis brasiliensis*, *Calea phyllolepis*, *Baccharis trimera* und *Croton* sp. aufgebaut. Stellenweise bildet auch der Adlerfarn dichte Bestände.

2. 5. 4 Grasland (Campos)

Die südbrasilianischen Grasländer haben im Gegensatz zu den allesamt edaphisch bedingten Savannen des tropischen Südamerikas Steppencharakter und weisen große Ähnlichkeit zur argentinischen Pampa auf (BREDENKAMP 2002). Beide Graslandtypen sind wahrscheinlich auf trockenere Klimabedingungen während des frühen Holozäns zurückzuführen (PRIETO 2000). Das Wald-Graslandmosaik Südbrasilien erklärt sich aus Wechselwirkungen zwischen Wasserhaushalt, Feuerereignissen und Beweidung (PILLAR 1997).

Im Untersuchungsgebiet können „Campo limpo“ (durch Brennen offengehaltenes Grasland), „Campo sujo“ (verbuschendes Grasland), und „Campo rupestre“ (Grasland felsiger Standorte) voneinander unterschieden werden. Absolut dominant ist das Horstgras *Andropogon lateralis*. Es wird von anderen Poaceen wie *Axonopus* sp, *Paspalum* sp. *Schizachyrium* sp. und *Briza* sp. begleitet. In die verbuschenden Graslandflächen Pró-Matas sind außerdem viele Kleinsträucher der Gattung *Baccharis* eingestreut.

II. Untersuchungsgebiet

2. 5. 5 Baccharisbuschland (Capoeira)

Aufgelassene Kahlschlagflächen auf der Hochfläche des Pró-Mata Gebietes werden in erster Linie von *Baccharis uncinella* eingenommen. Einzelne Exemplare von *Tibouchina sellowiana*, *Rapanea umbellata*, *Drymis brasiliensis*, *Weinmannia pauliniifolia*, *Daphnopsis fasciculata* und *Araucaria angustifolia* überragen die 2 - 4 m hohe Strauchschicht (NOACK 1998). Es handelt sich dabei um Waldarten, die eine Entwicklungsrichtung über Sekundär- zu Araukarienwald anzeigen. Auch viele in der Strauchschicht vorhandene Arten wie *Gordonia fruticosa*, *Lamanonia speciosa*, *Ilex paraguarensis* und *Cedrela fissilis* zeigen diese Tendenz. Hochstete und gute Trennarten finden sich nach BAASKE (2001) vor allem in der Krautschicht. Dazu gehört *Holcus lanatus*, *Acaena myriophylla*, *Coccothrypsium reitzii*, *Paspalum* cf. *guenoarum*, *Relbunium hypocarpium* und *Rhynchospora* cf. *marsiculus*. Weitere typische Elemente sind *Eryngium horridum*, *Baccharis* sp., *Verbena alata* und *Eupatorium serratum*.

2. 5. 6 Tibouchinasekundärwald (Floresta Secundaria)

Tibouchina sellowiana Wald nimmt mehr als 20 Prozent von Pró-Mata ein und ist damit der am weitesten verbreitete Sekundärwaldtyp im Projektgebiet. Diese Wälder sind sowohl an den Hängen als auch auf der Hochfläche anzutreffen. Die dominante *Tibouchina sellowiana* wird in der Baumschicht von *Piptocarpha axillaris*, *Vernonia discolor*, *Nectandra megapotamica*, *Gordonia fruticosa*, *Myrsine umbellata*, *Sapium glandulatum* und *Lamanonia speciosa* begleitet. Typisch für die Strauchschicht sind neben *Daphnopsis fasciculata* dichte Bambusbestände. Die *Tibouchina*-Wälder lassen sich zum einen in einen Typ der Hochlagen und zum anderen in einen Typ der mittleren Hanglagen unterteilen und zum anderen in eine Sonnhang- und eine Schatthangvariante (BAASKE 2001). In den Hochlagen wird *Tibouchina* von *Myrcia arborescens*, *Calyptanthes grandifolia*, *Miconia cinarescens* und *Nectandra grandifolia* begleitet. Die Schatthangvariante besitzt mit *Weinmannia paulliniifolia*, *Ilex paraguarensis*, und *Drymis brasiliensis* gute Differenzialarten. Die Sonnhangvariante beherbergt hingegen *Zanthoxylum rhoifolium*, *Cryptocarya aschersonia*, *Roupala brasiliensis*, *Vitex megapotamica* und *Inga sessilis*.

Den Tibouchinawäldern der mittleren Höhenlagen sind *Myrsine coriacea*, *Casearia sylvestris*, *Rollinia rugulosa*, *Cupania vernalis*, *Trema micrantha*, *Roupala brasiliensis*, *Psidium cattleianum* und *Zanthoxylum rhoifolium* beige-mischt. Die Schatthangvariante ist hier durch *Alsophylla edulis* und die Sonnhangvariante durch *Tecoma stans*, *Machaerium stipitatum*, *Ficus luschnathiana* und *Gymnanthes concolor* gekennzeichnet.

Abb. 2.4: Landschaftsbild (links) und Detailaufnahmen (rechts) der Vegetationstypen Pró-Matas. Photos von EBNER (2003-2005).

Atlantischer Wald



Transitionswald



Araukarienwald



Waldrand & Capões



II. Untersuchungsgebiet

Waldsaum



Grasland



Baccharissukzessionsflächen



Tibouchinasekundärwald



II. Untersuchungsgebiet

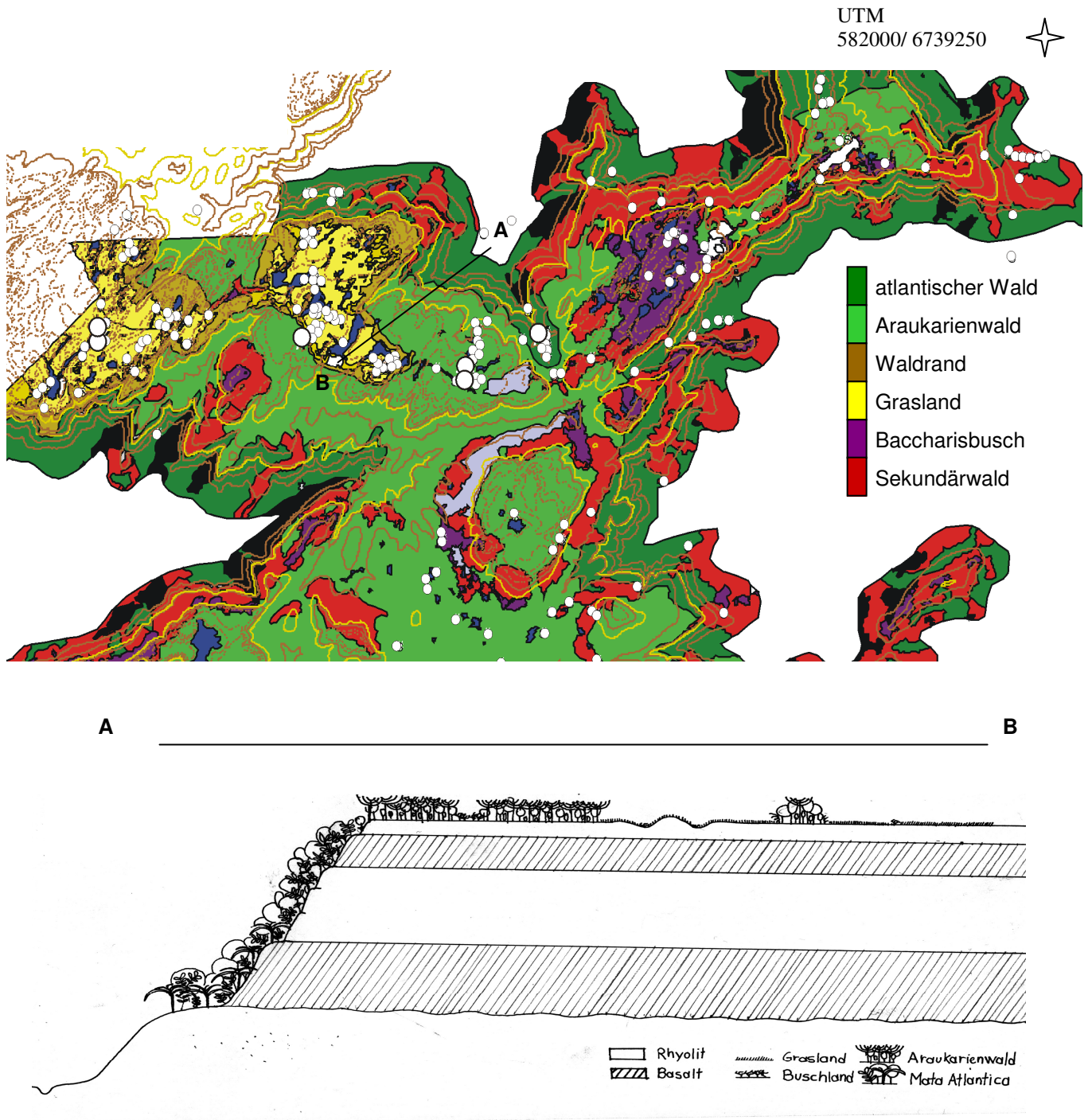


Abb 2.6: Untersuchungspunkte (Kleinkreise) und Bohrpunkte (Großkreise) im Pró-Mata Gebiet. Vegetationskarte nach BAASKE (2001) oben, Schematisches Profil nach EBNER (2004) unten.

2.6 Anthropogene Einflüsse im Projektgebiet

Die indianische Bevölkerung Rio Grande do Sul lässt sich in 3 große Gruppen unterteilen: Die Guaranis im Litoral, die Pampeanos in der Zentraldepression und die Gês (Kaingangues) im Planalto (MOURE 1999). Dazu gehörten auch die Botocudos, die wahrscheinlich die Hochfläche von Pró-Matas besiedelten. Diese waren waldbewohnende Jäger und Sammler. Eine der wichtigsten Nahrungsquellen waren Araukariensamen. Nach der Unabhängigkeit 1822 sollte das bisher relativ unerschlossene Südbrasilien planmäßig besiedelt werden. Die deutsche Besiedlung begann 1824 am Rio dos Sinos und breitete sich von dort über die Hänge der Serra bis an den Rand des Planaltos aus (NOACK 1998). Ab 1874 wurden von italienischen Einwanderern in höher gelegenen Bereichen, die mit Araukarienwald bedeckt waren, neue Kolonien gegründet. Durch diese Besiedlung wurde eine großflächige Zerstörung der Wälder eingeleitet. In den 60er Jahren exportierte Brasilien eine Million m³ Holz pro Jahr. Davon entfielen ca. 90 % auf die Araukarie (HUECK 1966). Auch das Pró-Mata Gebiet war von diesem Raubbau betroffen. Vor dem Ankauf des Geländes war das Land zwischen 32 Grundbesitzern aufgeteilt, die dort Forst- und Viehwirtschaft betrieben. Die Reste eines alten Sägewerks, Baumstümpfe alter Araukarien, und Weidezäune zeugen von diesen Nutzungsformen. Ehemalige und heutige Nutzungsformen des Pró-Mata Areals und angrenzender Gebiete sind in Abb 2.7 dargestellt.



Abb. 2.6: Ehemalige und heutige Landnutzung in Pró-Mata und angrenzenden Gebieten.
A) Übergang von unbewirtschaftetem Grasland Pró-Matas zum Weideland der benachbarten Farm Três Estrelas.
B) Überreste eines alten Sägewerks zur Verarbeitung von Araukarienholz im Zentrum Pró-Matas.

3. Material und Methoden

3.1 Ausweisung von ökologischen Einheiten

Die in dieser Arbeit untersuchten ökologischen Einheiten wurden auf der Basis einer Vegetationskarte ausgewiesen. Zur Erstellung dieser Karte transferierte BAASKE (2001) pflanzensoziologische Daten von einzelnen Untersuchungsflächen anhand von Luftbildern auf die Gesamtfläche von Pró-Mata. Nach einer ersten Feldkampagne, die zur Erschließung des Geländes und einer stichprobenhaften Überprüfung der Karte diente, wurden für diese Arbeit einige der Vegetationstypen zu größeren Einheiten zusammengefasst, und andere weiter untergliedert. Innerhalb der Hauptvegetationstypen wurde neben dem Einfluss der topographischen Lage auch Unterschiede im Ausgangsgestein berücksichtigt. Daraus ergab sich folgendes Klassifikationsschema:

A) Hauptvegetationstypen

atlantischer Wald (Matl) Wald auf Bergrücken Wald in Taleinschnitten	Transitionswald (Trans) Wald auf Bergrücken Wald in Tälern	Araukarienwald (Arauk) Wald über Basalt Wald über Rhyodazit
Waldrand (Rand) Echte Waldränder Capões	Waldsaum (Saum)	Grasland (Gras) waldnahes Grasland waldfernes Grasland

B) Sukzessionsstadien

Baccharisbuschland (Bacch) **Tibouchinasekundärwälder (Tib)**

3.2 Auswahl der Probenahmepunkte

Es wurden ca. 250 Punkte im Projektgebiet von Pró-Mata und in der näheren Umgebung untersucht. Diese verteilen sich gleichmäßig über die vorher festgelegten ökologischen Einheiten und orientieren sich wie in Abb. 2.6 ersichtlich entlang von SO-NW und NO-SW verlaufenden Pfaden in Pró-Mata und angrenzenden Gebieten. Es wurden Flächen ausgewählt, die im Bezug auf das Vegetationsbild, Bodentyp und topographischer Lage für die jeweilige ökologische Einheit repräsentativ erschienen. Zur Untersuchung der Wald-Graslandgrenze wurden Transekte angelegt, die 20 m ins Grasland und 20 m in den Wald reichen. Die Probenahme erfolgte entlang eines Maßbandes in 10 m langen Intervallen.

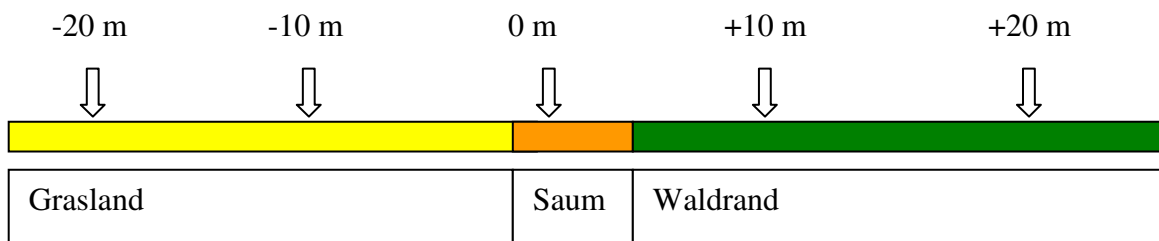


Abb. 3.1: Beprobungsschema in Form von Transekten zur Untersuchung der Wald-Grasland-Grenze

Zur Untersuchung von Waldinseln wurden 5 Capões ausgewählt, die ca. 30 m breit und 50 m lang sind. Die Beprobung erfolgte entlang von orthogonal zueinander stehenden N-S und O-W orientierten Transekten, die sich im Zentrum der Capões treffen und in jeder Himmelsrichtung 20 m ins Grasland hinein reichen.

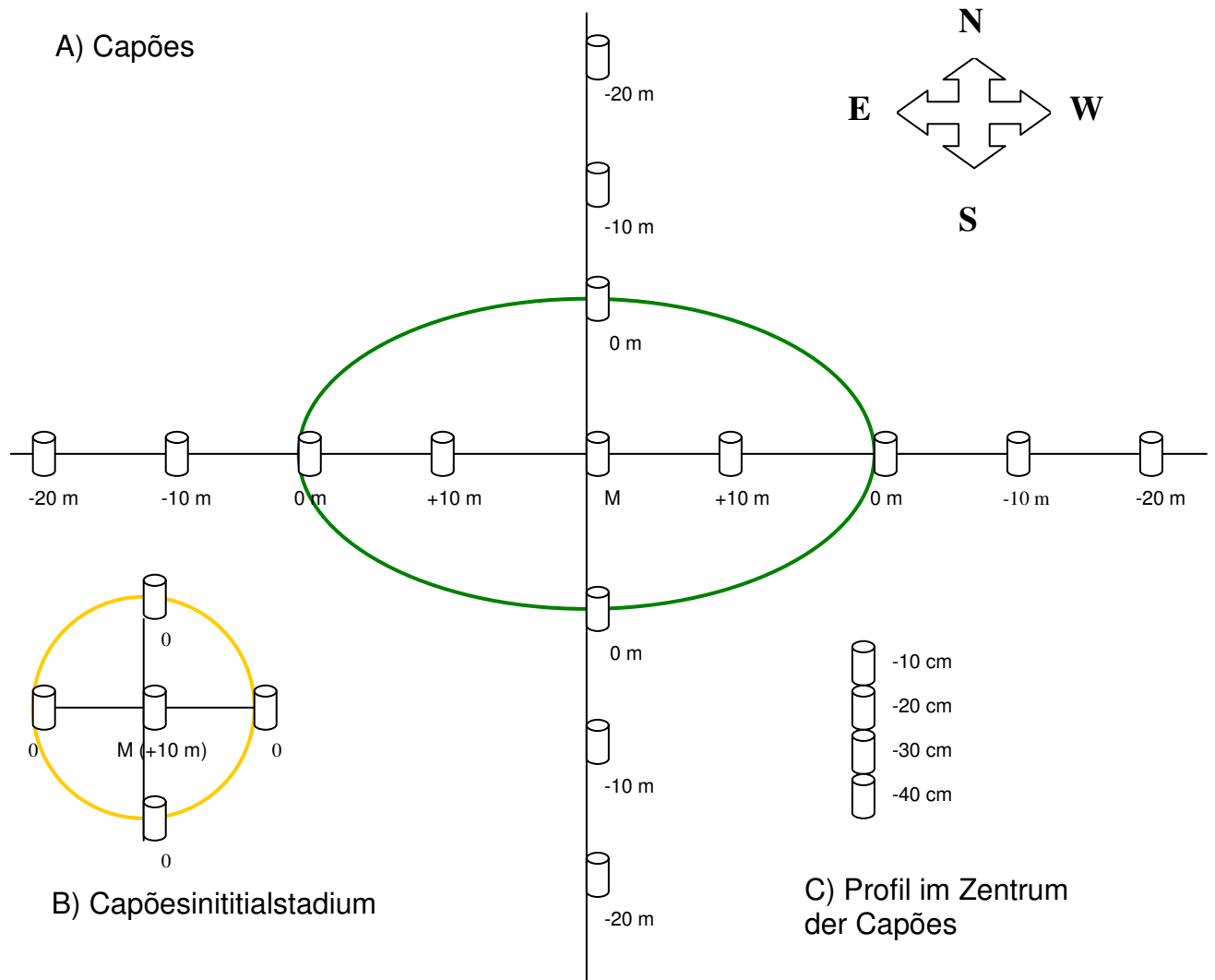


Abb. 3.2: Beprobungsschema zur Untersuchung von Capões im Grasland von Pró-Mata.

3.3 Charakterisierung der Probenahmepunkte

3.3.1 Geographische Lage & Geologie

Die geographischen Koordinaten der Probenahmepunkte wurden mit dem Hand-GPS GARMIN GPS 12 aufgenommen und später mit Hilfe des GIS Programms ARCVIEW GIS 3.2 auf dem in digitaler Form vorliegenden Höhenmodell, der Vegetationskarte und den Luftbildern eingetragen. Im näheren Umfeld der Untersuchungsflächen wurden Gesteinsproben entnommen und den dort vorkommenden geologischen Einheiten Rhyodazit oder Basalt zugeordnet.

3.3.2 Vegetation

Die Beschreibung der Vegetation an den Probenahmepunkten erfolgte nach einer vereinfachten Methode von BRAUN-BLANQUET (1964). Dabei wurde die Vegetation innerhalb von Flächenkreisen mit dem Probepunkt im Zentrum aufgenommen. Der Radius dieser Kreise wurde, aufgrund der Erfahrungen vorangegangener vegetationskundlicher Arbeiten, im Grasland auf 2 m, im Buschland auf 5 m und im Wald auf 20 m festgelegt. Die Aufnahme beschränkte sich auf Florenelemente, die auch in den Pollenspektren vertreten sind. Deckungsgrade wurden folgendermaßen bemessen:

75-100 %:	5	50-75%:	4	25-50%:	3	5-25%:	2
2-5%:	1	0.5-2%:	0.5	vereinzelt:	0.1		

Diese ordinalen Angaben zum Deckungsgrad bildeten die Grundlage zur Berechnung von Mittelwerten, Vegetations-Pollen-Indices und Vegetations-Pollen-Korrelationen.

3.4 Entnahme der Oberflächenproben

Die Entnahme von Oberflächeproben erfolgte durch Stechzylinder, mit denen die obersten 7 cm des Bodens erfasst werden. Bei Seitenlängen von 2,5 cm und 5 cm betrug das Zylindervolumen insgesamt 87,5 cm³. Die Stechzylinder wurden mit Hilfe eines schweren Gummihammers bis zur Geländeoberkante eingeschlagen. An jedem Punkt wurden 3 Stechzylinderproben entnommen: eine diente der palynologischen Analyse, die anderen bodenphysikalischen und bodenchemischen Untersuchungen. Parallel dazu wurde an vielen der Punkte auf einer Fläche von 10 cm² Bodenstreu eingesammelt. Sie wurde mit einem flachen Messer am Fermentationshorizont abgenommen.

3.5 Installation von Kollektoren

Zum Bau der Pollenfallen wurden 50 ml Falcon-Tubes mit einer Öffnungsweite von 2 cm verwendet. Diese wurden mit einem synthetischen Faserstoff versehen und mit 20 ml einer 1:1 Glycerin / H₂O dest. - Mischung angefüllt. Zur Unterdrückung von Pilz- und Bakterienfall wurde außerdem 5 Tropfen einer 30%igen Formalinlösung hinzugefügt. Damit keine Insekten, Laubfall oder grobe Partikel in die Fallen geraten, wurden sie mit einem synthetischen Netz der Maschenweite 2 mm überspannt. Die Installierung der Kollektoren im Gelände erfolgte mit verzinktem Draht an Holzpflocken, so dass sich die Öffnung der Kollektoren in 10 cm Höhe über dem Boden befand.

3.6 Entnahme von Bohrkernen aus Mooren und Böden

Bohrkerne aus Flachmooren und Böden in den verschiedenen Vegetationseinheiten einschließlich der Capões wurden mit einem einfachen Bohrstock entnommen.

3.7 Aufarbeitung der Bodenproben zur Anreicherung von Palynomorpha

Die Proben wurden nach der Entnahme mit einem Messer aus den Stechzylindern entfernt, zerkleinert und auf Aluminiumschalen im Trockenschrank bei 50°C 48 h lang getrocknet. Die groben Bestandteile der Streuproben wurden vorher entfernt. Das getrocknete Material wurde mit Hilfe eines Mörsers weiter zerkleinert und homogenisiert. 10 Gramm der Probe wurden mit 2 Tabletten des *Lycopodium*standards No. 124961, der Firma DUMA in ein Becherglas eingewogen und mit 100 ml H₂O dest. durch Rühren und Erwärmen in Suspension gebracht. Zur Oxidation von Huminstoffen

wurden 5 Gramm KOH-Pellets zugefügt. Dieser Vorgang wurde nach 5 Minuten durch 50 ml 30% HCl gestoppt. Im Folgenden wurde der Ansatz durch Sieben unter Zufuhr von Wasser auf die Fraktion zwischen 6 µm und 250 µm eingengt. Das verbleibende Material wurde vom 6 µm Sieb mit einer gesättigten ZnCl-Lösung abgespült und in Zentrifugengläsern aufgefangen. Die Zentrifugation erfolgte 5 min bei 1200 rpm. Der Überstand wurde erneut in die Siebvorrichtung gegossen und mit H₂O gewaschen. Die Herstellung von Dauerpräparaten erfolgte durch Glyceringelatine mit Phenolzusatz.

Das Bohrkernmaterial wurde noch in der Schiene in 5 cm Intervalle unterteilt und wie die Oberflächenproben aufgearbeitet.

3.8 Isolierung von Pollen- und Sporen aus den Kollektoren

Die Falcon Tubes wurden nach einer Inkubationszeit von einem Jahr im Gelände eingesammelt. Sie wurden mit Deckeln verschlossen, von den Pfosten abgenommen und bis zur Präparation bei 4°C im Kühlschrank gelagert.

Die Watte wurde mit einer Pinzette aus den Kollektoren entfernt und in einem Becherglas mit einer 0,9%igen NaCl-Lösung aus einer Spritzflasche durchgespült.

Gleichzeitig wurden die Falcon-Tubes bei 3000 rpm zentrifugiert und der Überstand verworfen. Das Pellet wurde mit der aus der Watte ausgespülten Lösung vereinigt, in dieser suspendiert und erneut bei 3000 rpm zentrifugiert. Dieser Schritt wurde zweimal wiederholt. Ein Teil des Pellets wurde mit steriler Glyceringelatine auf einer Impföse aufgenommen und auf einen Objektträger übertragen. Der Rest des Pellets wurde für weiterführende Untersuchungen in einem Puffer gelöst.

3.9 Lichtmikroskopische Analyse der Präparate

Die Proben wurden mit einem ZEISS-Standard-LAB-Mikroskop bei 400facher Vergrößerung bis zu einer Anzahl von mindestens 300 Palynomorpha gezählt. Eine Ausnahme bildeten die Kollektorproben, die z.T. einen sehr geringen Pollengehalt aufwiesen. Die Palynomorpha wurden bei der Auszählung 51 verschiedenen Typen zugeteilt. Die Bestimmung erfolgte anhand einer Referenzsammlung, die ca. 200 dominante Sporen- und Pollentypen aus dem Projektgebiet Pró-Mata umfasst. Außerdem wurde folgende Bestimmungsliteratur verwendet: ERDTMAN (1952), LORSCHETTER (1999, 1999, 2001, 2002), BEHLING (1993), COLIVINEAUX (1999).

3.10 Statistische Auswertung und Darstellung der Ergebnisse

Die statistische Auswertung erfolgte uni- und multivariat mit Hilfe der Computerprogramme SPSS 11.5, CANOCO 4.0 und EXCEL 2000. Mediane, Quartile und Extremwerte wurden in Form von Boxplots dargestellt, Korrelationskoeffizienten wurden nach Pearson berechnet, statistische Tests erfolgten durch eine einseitige Anova. Die multivariate statistische Analyse erfolgte in erster Linie durch Ordinationsverfahren, zusätzlich wurden aber auch Clusteranalysen durchgeführt.

Zur Konstruktion von Konzentrationsflächen und Palynoisolinien, sowie zur Rekonstruktion der Dynamik von Capões wurde das Programm MATLAB 6.1 verwendet. Es wurde für diesen Zweck eine Anwendung auf der Basis kubisch glättender Interpolationsverfahren programmiert. Die Computerprogramme TILIA 2.0.b.4 und TILIAGRAPH 2.0.b.4 dienten zur Darstellung von palynologischen Datensätzen.

3.10.1 Ordinationsverfahren

Multivariate statistische Analysen wurden bei dieser Arbeit in erster Linie anhand von Ordinationsverfahren durchgeführt. Diese ermöglichen es, die Gesamtheit der Palynomorpha gleichzeitig zu untersuchen und einen Bezug zu Umweltparametern herzustellen. Sie wurden schon bei zahlreichen Arbeiten erfolgreich zur Analyse rezenter und fossiler Pollenspektren eingesetzt (DE BUSK 1997). Die untersuchten Proben werden bei Ordinationsverfahren auf der Basis der palynologischen Zusammensetzung entlang von Achsen „eingesortiert“, die Umweltgradienten repräsentieren. Das Ziel der Ordination ist, die Punkte so anzuordnen, dass diejenigen Punkte, die nahe zusammenliegen mit Orten korrespondieren, die in ihrer Artzusammensetzung ähnlich sind (JONGMAN et al. 1995). Daten aus einem vieldimensionalen Merkmalsraum, der durch die betreffenden Variablen (Palynomorpha) gebildet wird, wurden bei dieser Arbeit auf eine zweidimensionale Ebene projiziert, die von den ersten beiden Ordinationsachsen aufgespannt wird. Die Folge ist eine Reduktion von vielen auf wenige – jedoch dominante – Merkmalsdimensionen. Die so projizierten Daten können graphisch dargestellt und sowohl qualitativ als auch quantitativ analysiert werden (TRAISER 2004).

Um ein adäquates Ordinationsverfahren auszuwählen, wurden die untersuchten Daten auf ihr statistisches „response model“ (monoton, unimodal, bimodal) hin untersucht (JONGMAN et al. 1995). Maßgeblich für das jeweilige „response model“ ist die Länge der Umweltgradienten im untersuchten Datensatz. Die Gradientenlänge wird in „standard deviation units of species turnover (*SD*)“ ausgedrückt (TER BRAAK 1998): Bei einer Gradientenlänge von $4 > SD$ liegt eine deutliche unimodale Verteilungsform der Daten vor; bei Werten von $4 < SD$ liegt eine monotone Verteilungsform der Daten vor. Die für die palynologischen Datensätze in dieser Arbeit ermittelten Werte liegen immer bei < 4 . Aufgrund dieser relativ kurzen Umweltgradienten wurde als Ordinationsverfahren die „principal component analysis“ (PCA) gewählt (TER BRAAK 1998). Die PCA nimmt eine lineare Korrelation der analysierten Parameter an und repräsentiert eine kanonische Form der Hauptkomponentenanalyse. Diese Methode zählt zu den indirekten Ordinationsverfahren. „Redundancy Analysis“ (RDA) hingegen, ein direktes Ordinationsverfahren diente zur Verknüpfung von palynologischen und bodenkundlichen Datensätzen. Beide Verfahren wurden mit dem Statistik-Programm „CANOCO 4.02“ durchgeführt.

3.10.2 Clusteranalysen

Alternativ zu Ordinationsverfahren wurde zur multivariaten statistischen Untersuchung der Pollenspektren Clusteranalysen durchgeführt. Dadurch sollten die Ergebnisse aus der Ordination überprüft und eine Klassifikation der Proben auf der Basis der palynologischen Vergesellschaftung durchgeführt werden. Unter palynologischen Gesellschaften ist eine Gemeinschaft von Pollen und Sporen zu verstehen, die für eine bestimmte ökologische Einheit typisch ist. Sie entsprechen dem Konzept von „Pflanzengesellschaften“ in der Pflanzensoziologie, die als typische Vergesellschaftung von Pflanzen mit einer charakteristischen Artenkombination innerhalb eines Habitats definiert sind.

Durch Clusteranalyse kann die qualitative palynologische Zusammensetzung verschiedener Vegetationstypen analysiert und auf signifikante Unterschiede hin geprüft werden. Sie ermöglicht darüber hinaus eine Abschätzung

der palynologischen Diversität verschiedener ökologischer Einheiten. Es wurde eine hierarchische Clustermethode (JONGMAN et al. 1995) mit dem Statistikprogramm „SPSS 10.0“ durchgeführt, wobei die „quadrierte Euklidische Distanz“ als Distanzmaß und „Ward’s method“ als Fusionsregel benutzt wurden.

3.11 Messung von Bodenparametern

Mit Stechzylindern entnommene Oberflächenproben wurden hinsichtlich einfach messbarer Bodenparametern untersucht. Die Analysen erfolgten neben dieser Dissertation im Rahmen einer Diplomarbeit (ECKENFELS 2004).

3.11.1 Trockenraumdichte & Wasserhaltekapazität

Die Messung der Trockenraumdichte (TRD), des Wassergehaltes (NG) und der Wasserrückhaltekapazität (WK) wurde an ungestörten Bodenproben durchgeführt. Diese wurden mit den oben beschriebenen Stechzylindern (Einstichtiefe 7 cm, Volumen 87,5 cm³) entnommen. Überstehendes Material wurde mit einem flachen Messer abgestochen und die Zylinder von außen gesäubert. Die Proben wurden oben und unten mit Alufolie bespannt und zur vollständigen Sättigung für 12 Stunden bis zur Oberkante in ein Wasserbad gestellt. Danach wurden sie gewogen und für 24 h bei 105 °C in einem Trockenschrank getrocknet. Anschließend wurden sie erneut gewogen. Die Differenz aus diesen Werten und dem Tara Gewicht des Zylinders ergab die maximale Wasserhaltekapazität (NG) und die Trockenraumdichte (TRD) des Bodens. Der Quotient aus diesen Werten wiederum ergab die Wasserrückhaltekapazität pro Gramm Trockenmasse (WK).

3.11.2 pH-Wert

Zur Messung des pH-Wertes wurden 10 Gramm lufttrockene Feinerde aus homogenisierten Oberflächenproben mit 25 ml H₂O dest. versetzt und nach einer Stunde bei abgedeckter Lagerung mittels eines pH-Meters bestimmt. Die Menge des Lösungsmittels musste in Proben mit einem hohen Anteil an hygroskopischer organischer Substanz verdoppelt werden. Die Messung erfolgten zum einen direkt auf der Prö-Mata Feldstation und zum anderen im Rahmen einer Diplomarbeit (ECKENFELS 2004) mit dem Gerät pH 540 GPL der Firma WTW in Tübingen.

3.11.3 C/N-Verhältnisse

Kohlenstoff- (C) und Stickstoff- (N) Elementaranalysen wurden an 150 Oberflächenproben im Rahmen einer Diplomarbeit durchgeführt (ECKENFELS 2004). Die Proben wurden getrocknet, unter dem Binokular von Streuresten gereinigt, analysefein gemahlen und zusammen mit den Standards zur Analyse eingewogen. Die Analyse erfolgte mit dem Elementaranalysengerät „Elementar vario EL“ der Firma Elementar Analysensysteme GmbH in Hanau.

3.11.4 C13/C12-Isotopenverhältnisse

12 Oberflächenproben und 2 Bodenprofile wurden im Rahmen der Diplomarbeit von ECKENFELS (2004) aufgearbeitet und vom Mineralogischen Institut der Eberhardt-Karls-Universität, Tübingen hinsichtlich der C13/C12 Isotopenverhältnisse analysiert.

Die Proben wurden durch Schwereretrennung und durch Auslesen unter dem Binokular von Streu, Wurzeln und tierischen Bestandteilen gereinigt und

III. Material & Methoden

mit 10% HCl entkalkt. Zur Analyse wurde ein Massenspektrometer des Typs Delta Plus XL, der Firma ThermoQuest verwendet.

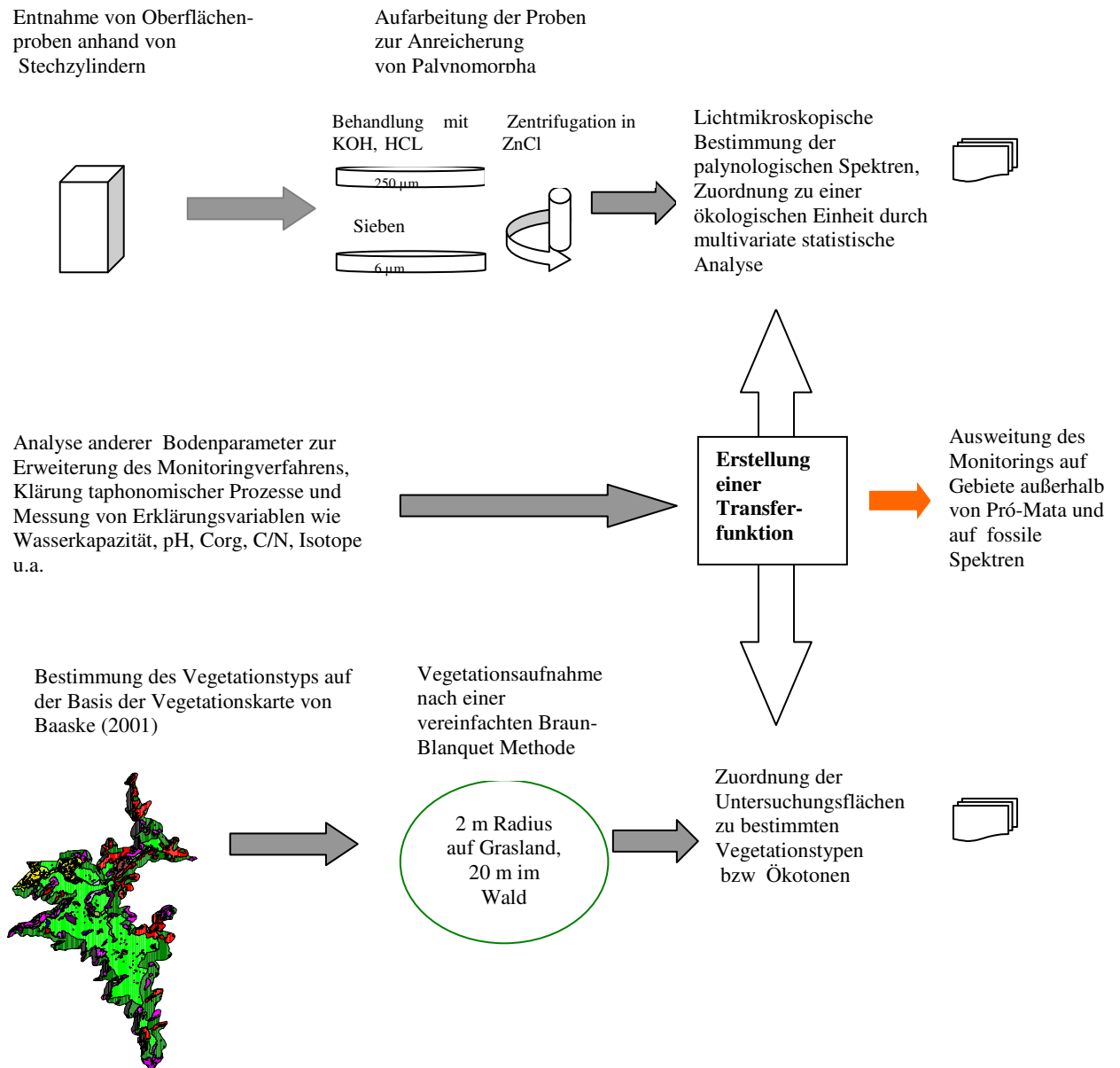


Abb. 3.3: Zusammenfassendes Schema zum Monitoringverfahren

4. Ergebnisse

4.1 Identifizierte Pollen- und Sporentypen

Diese Arbeit basiert auf der Analyse von Pollenspektren. Die aus Oberflächenproben, Pollenkollektoren und Bodenprofilen isolierten Palynomorpha wurden in 62 leicht voneinander zu unterscheidende taxonomische und morphologische Gruppen unterteilt (Tab. 1). So wurde ein schnelles und leicht reproduzierbares Monitoringverfahren ermöglicht. Pollen und Sporen mit starken Degradationserscheinungen und unbekannte Palynomorpha wurden als unbestimmte Pollen oder Sporen gezählt. Beschreibungen und Abbildungen der einzelnen Typen sind im Anhang I aufgeführt.

Tab. 1: Pollen- und Sporentypen.

Marker (Lycopodium)

Sporen

Sporen unbestimmt	(Spor unb)
Alsophila	(Also)
Asplenium	(Aspl)
Cyathea	(Cyath)
Dennstedtia	(Denn)
Dicksonia fragmentiert	(Dicksfrag)
Dicksonia intakt	(Dicks)
Huperzia	(Hup)
Lycopodium	(Lyco)
Nephelea	(Neph)
Sphagnum	(Sphag)

Trilete Sporen unbestimmt	(Tril)
Monolet-baculate Sp.	(Bac)
Monolet-psilate Sp. > 40 µm	(Psilat)
Monolet-psilate Sp. < 40 µm	(Keinpsil)
Monolet-reticulate Sp.	(Retic)
Monolet-skabrate Sp. > 40 µm	(Skabrat)
Monolet-skabrate Sp. < 40 µm	(Kleinscab)
Monolet verrucate Sp.	(Verrucat)

Pilze

Pilz 1
Pilz 2
Pilz 3
Pilz 4
Alge
Undef. 1 (Raute)
Undef. 2 (Fingerabdruck)
Undef. 3 (Fußball)

Pollen

Pollen unbestimmt	(Pol unb)
Acanthaceae	(Ac)
Araucaria	(Arauc)
Asteraceae	(Aster)
Baccharis	(Bacch)
Bromeliaceae	(Brom)
Cabralea	(Cabr)
Croton	(Croton)
Cunnoniaceae	(Cun)
Cyperaceae	(Cyperac)
Daphnopsis	(Daph)
Drymis	(Drymis)
Eryngium	(Eryng)
Fuchsia	(Fuchs)
Ilex	(Ilex)
Lauraceae	(Laurac)
Leguminosae	(Leg)
Matayba	(Matayb)
Melastomataceae	(Mel)
Mimosa	(Mim)
Myrsine	(Myrs)
Myrtaceae	(Myrt)
Nothofagus	(Notho)
Palmae	(Palm)
Pinus	(Pinus)
Piperaceae	(Pip)
Poaceae	(Poac)
Podocarpus	(Podo)
Rubiaceae	(Rubiace)
Sapotaceae	(Sapot)
Vernonia 1	(Vern1)
Vernonia 2	(Vern2)
3colporat2	(3colp2)
3colporat1	(3colp1)

4.2 Abbildung von ökologischen Einheiten des Pró-Mata-Gebietes durch multivariate Analyse rezenter Pollenspektren

Die zentrale Fragestellung bei dieser Arbeit war, ob sich verschiedene ökologische Einheiten von Pró-Mata durch Pollenspektren charakterisieren und voneinander abgrenzen lassen. Zur Klärung dieser Frage wurden Pollen- und Sporengesellschaften aus dem Oberboden verschiedener Vegetationstypen Pró-Matas isoliert und quantitativ analysiert. Zur multivariaten statistischen Analyse dieser Spektren wurden PCA-Verfahren (Principal component analysis) und Clusteranalysen eingesetzt. So sollte ermittelt werden, ob pflanzensoziologisch unterscheidbare Assoziationen durch palynologische Spektren abgebildet werden.

4.2.1 Abbildung von Hauptvegetationstypen in Stechzylinderproben

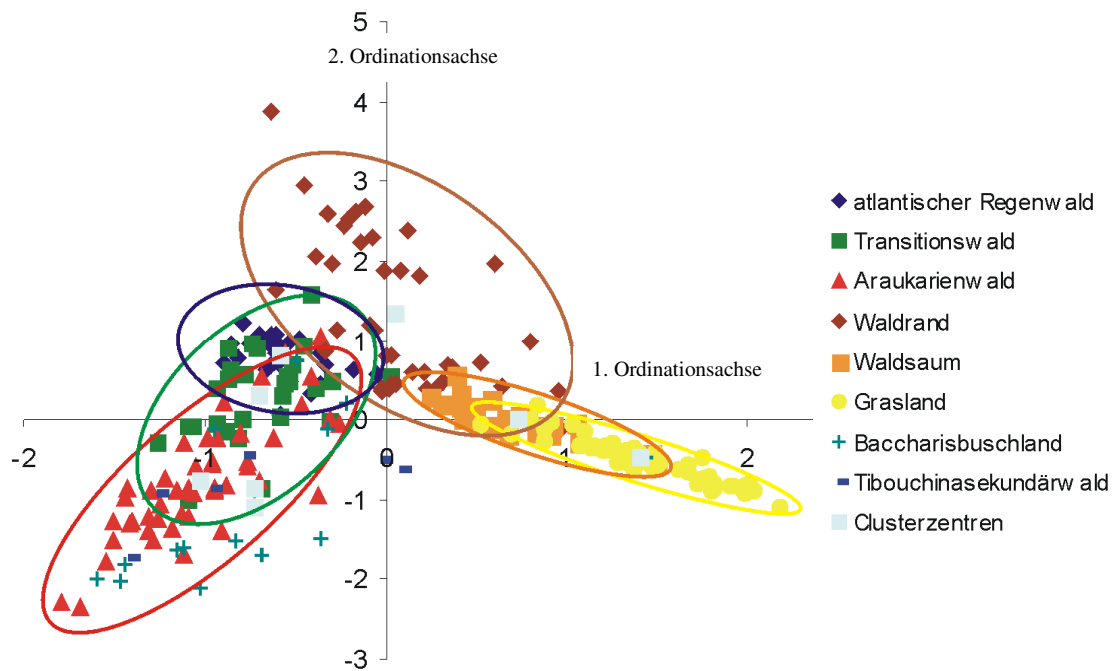
4.2.1.1 Ökologische Einordnung durch PCA

Die statistische Auswertung von Pollenspektren aus Stechzylinderproben durch PCA (Abb. 4.1), hat gezeigt, dass sich die Ordinationspunkte in Abhängigkeit von den Hauptvegetationstypen Atlantischer Regenwald, Araukarienwald und Grasland in Clustern gruppieren, also voneinander abgrenzbare Bereiche im Ordinationsraum einnehmen. Nicht nur diese ökologischen Einheiten selbst, sondern auch die Übergänge dazwischen, werden durch Pollenspektren abgebildet. Die Graslandspektren bilden eine sehr dichte Clustergruppe, die weit im positiven Bereich der ersten Ordinationsachse liegt. Die Spektren des Waldsaums schließen sich in Richtung auf die Waldgesellschaften eng daran an, und leiten über die relativ weit gestreuten Spektren des Waldrandes zu den eigentlichen Wäldern über. Auch innerhalb der Waldgruppe kommt es zu einer Entmischung. Die Araukarienwälder der Hochfläche lassen sich von den atlantischen Regenwäldern der ozeanseitigen Hänge abgrenzen. Dabei kommt es zu einem allmählichen Übergang, der von einem zwischen 800 und 900 Meter ü. NN. liegenden Transitionswald vermittelt wird. Die untersuchten Sukzessionsstadien lassen sich durch Pollenspektren aus Stechzylinderproben nicht von den Waldgesellschaften abgrenzen, aus denen sie hervorgegangen sind. Die Spektren der *Tibouchina*-Sekundärwälder liegen genauso wie die von *Baccharis uncinella* dominierten Kahlschlagflächen im Bereich der Araukarienwaldspektren.

Die wichtigsten Pollentypen, die das Ordinationsfeld aufspannen (Abb. 4.1 B) sind Poaceenpollen auf der einen Seite und Sporen des Baumfarns *Dicksonia* auf der anderen. Sie charakterisieren die antagonistischen ökologischen Einheiten Grasland und Araukarienwald. Eine vermittelnde Stellung mit starker Ausrichtung in Richtung der 2. Ordinationsachse nimmt *Ilex* ein, der wichtigste Pollentyp im Bereich des Waldrandes. Psilate monoletete Sporen, Pilze, Leguminosen, Palmen und Sporen von *Asplenium* und des Baumfarnes *Nephelea* bestimmen die palynologischen Spektren des Atlantischen Regenwaldes, während monoletete scabrate Sporen und trilete Sporen der Gattungen *Huperzia* und *Dennstedtia* neben Pollen von *Cabralea*, *Mimosa*, Melastomataceen und Cunnoniaceen den Transitionswald charakterisieren. Wichtige Pollentypen im Bereich des Araukarienwaldes sind verrucate Sporen und Pollen der Gattungen *Araucaria*, *Podocarpus* und *Daphnopsis*. Myrtaceen sind neben *Ilex* für den Waldrandbereich typisch, Asteraceen, Cyperaceen und *Lycopodium* hingegen für den Waldsaum.

IV. Ergebnisse

A) Untersuchte Punkte (Site scores)



B) Taxa (Species scores)

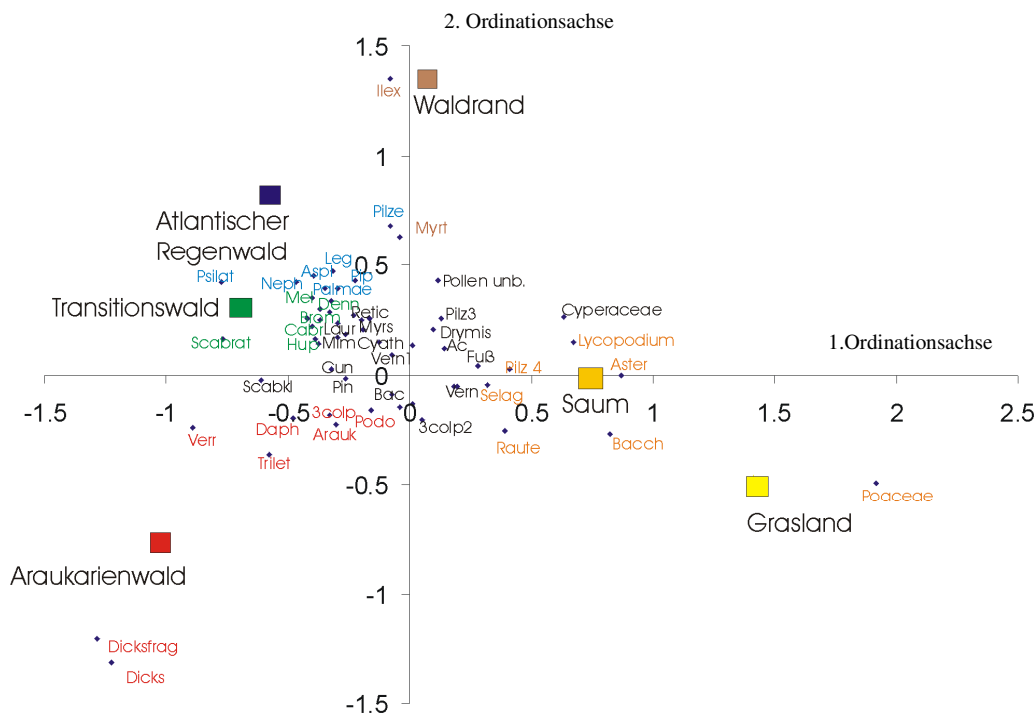
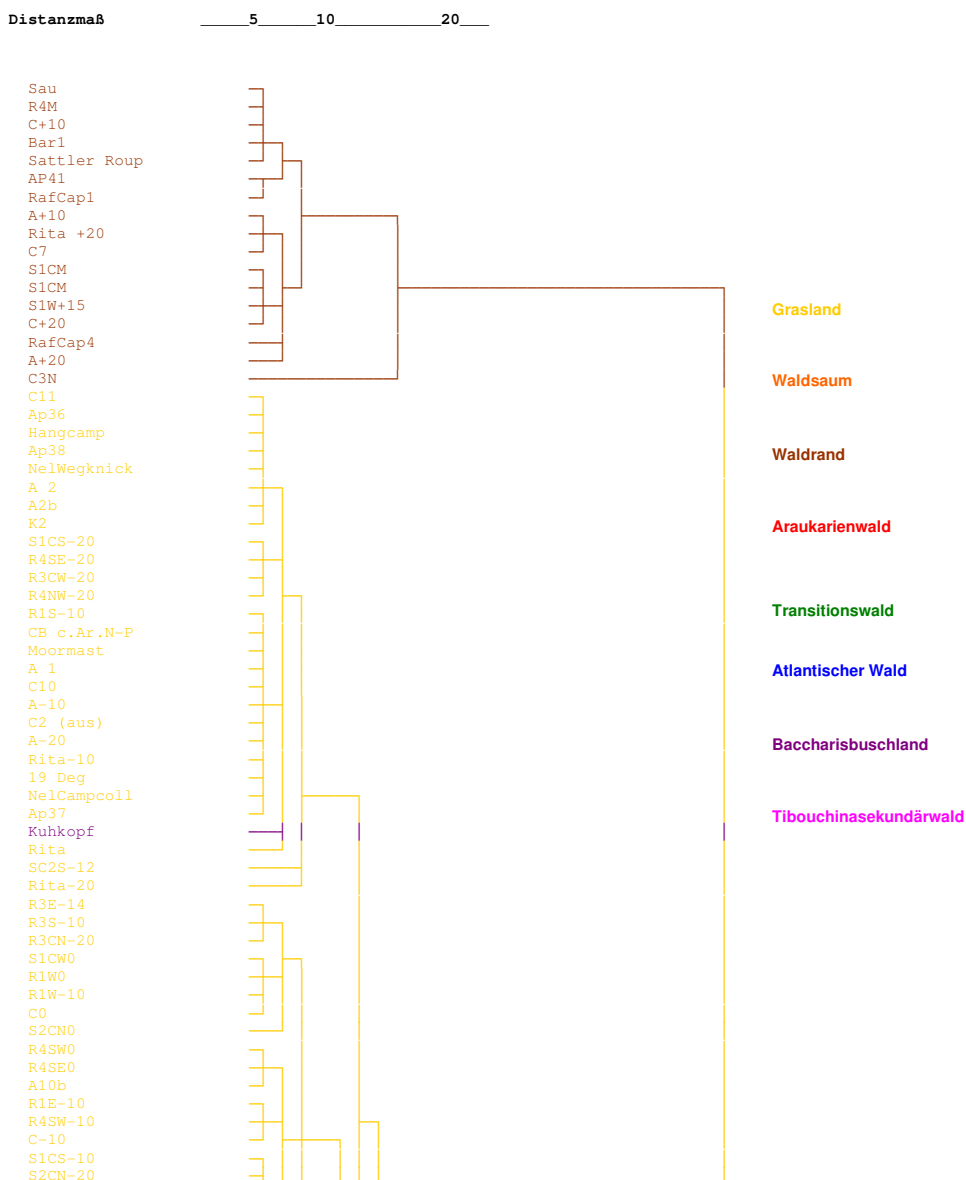


Abb. 4.1: Multivariate Analyse rezenter Pollenspektren durch PCA. Die ökologischen Einheiten des Pró-Mata Gebietes werden durch palynologische Spektren abgebildet, die sich in Abhängigkeit von den Hauptvegetationstypen in Clustern gruppieren. Die Clustergruppen werden hier durch Ellipsen definiert, die den 95 % Konfidenzbereich einschließen. Die erste Ordinationsachse erklärt 43,47 % der Varianz, die zweite 18,46 %. Das Ordinationsfeld wird von *Dicksonia*, *Poaceae* und *Ilex* aufgespannt. Wichtige Taxa sind entsprechend der ökologischen Einheit, die sie charakterisieren, farbig unterlegt und gegen die jeweiligen Clusterzentren ausgeplottet.

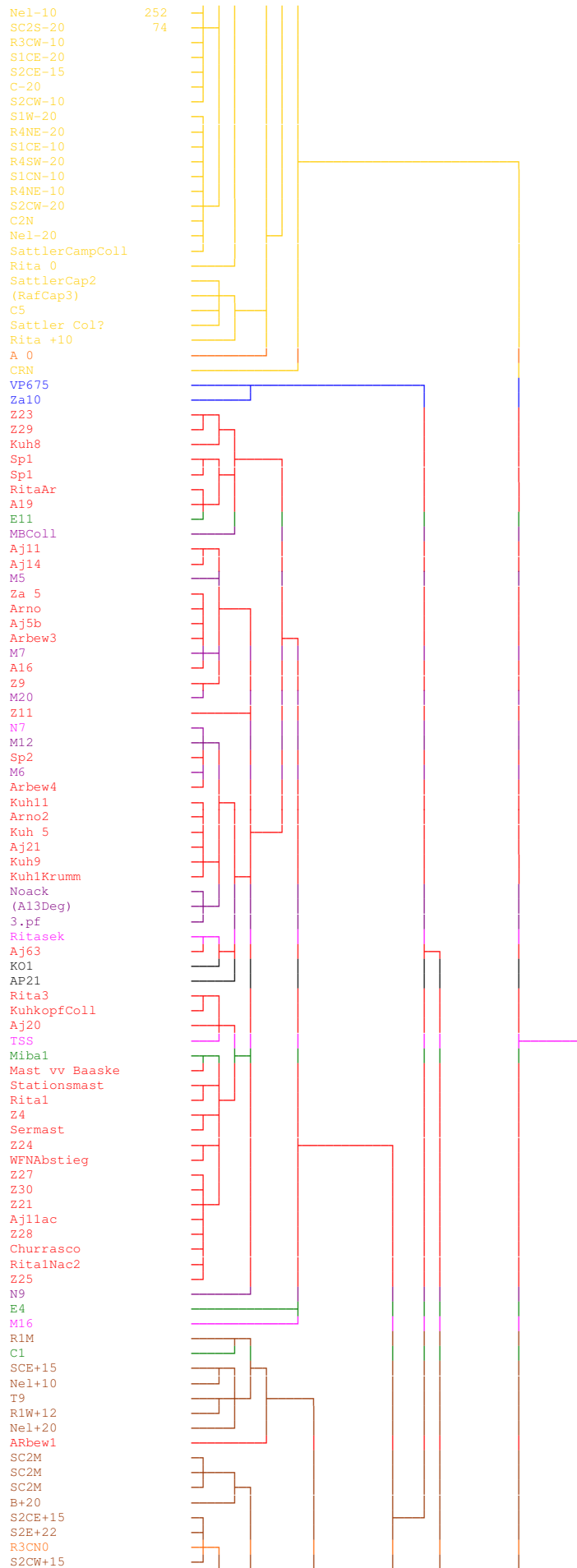
4.2.1.2 Ökologische Einordnung von Pollenspektren aus Stechzylinderproben durch Clusteranalyse

Zur Überprüfung des Ordinationsverfahrens wurden die Pollenspektren zusätzlich durch eine Clusteranalyse verglichen und in einem Dendrogramm dargestellt (Abb. 4.2). Die im Projektgebiet ausgewiesenen ökologischen Einheiten trennen sich bei einem Distanzmaß von 17 in eine Waldrandeinheit, eine Graslandeinheit, eine Araukarienwaldeinheit und eine weitere Waldeinheit, die neben den Spektren des Atlantischen Regenwaldes und des Transitionswaldes weitere Waldrandspektren und Spektren des Waldsaums umfasst. Bei einem Distanzmaß von 14 wird diese Gruppe weiter in Atlantischen Regenwald, Transitionswald und eine Waldrandeinheit untergliedert, die mit den Spektren des Waldsaums assoziiert sind. Die Spektren der Sukzessionsgesellschaften sind unbestimmt innerhalb der Waldcluster verteilt. Die Spektren des Waldsaums besetzen Positionen auf den Zweigen des Graslandes und des Waldrandes.

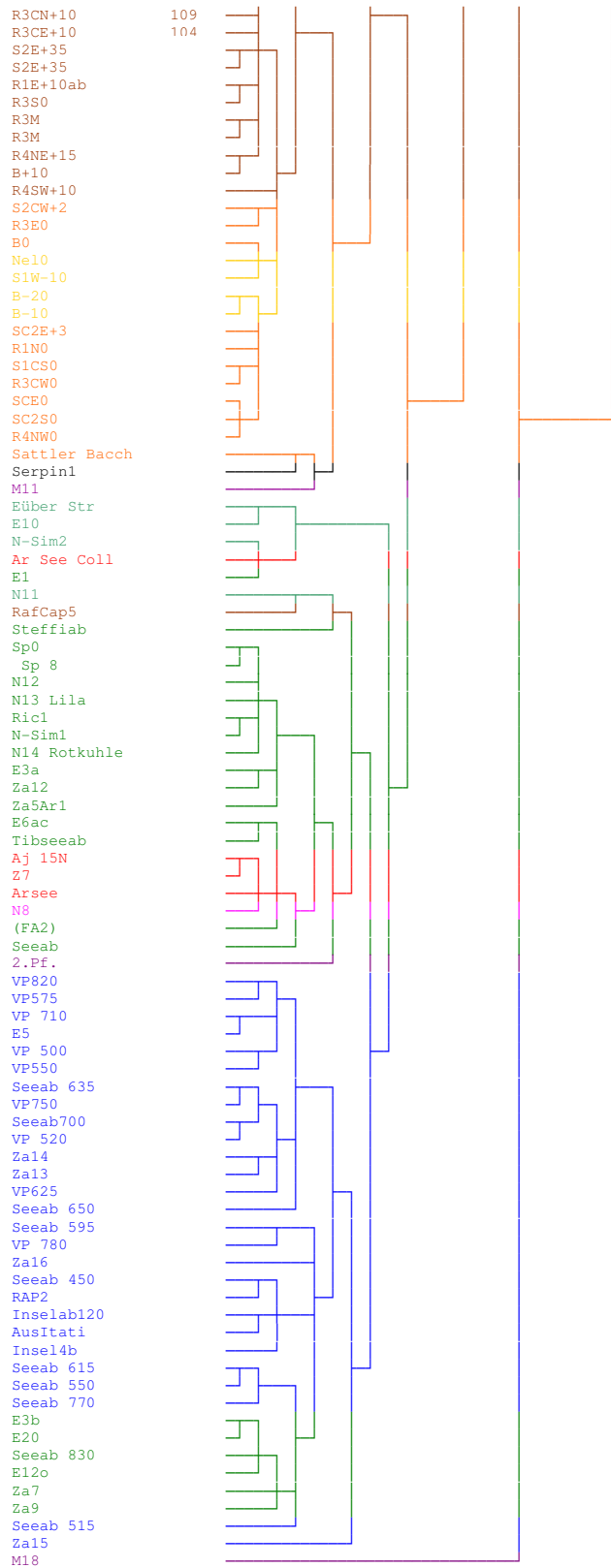
Abb. 4.2: Clusteranalyse von Pollenspektren zur Abgrenzung verschiedener ökologischer Einheiten von Pró-Mata.



IV. Ergebnisse



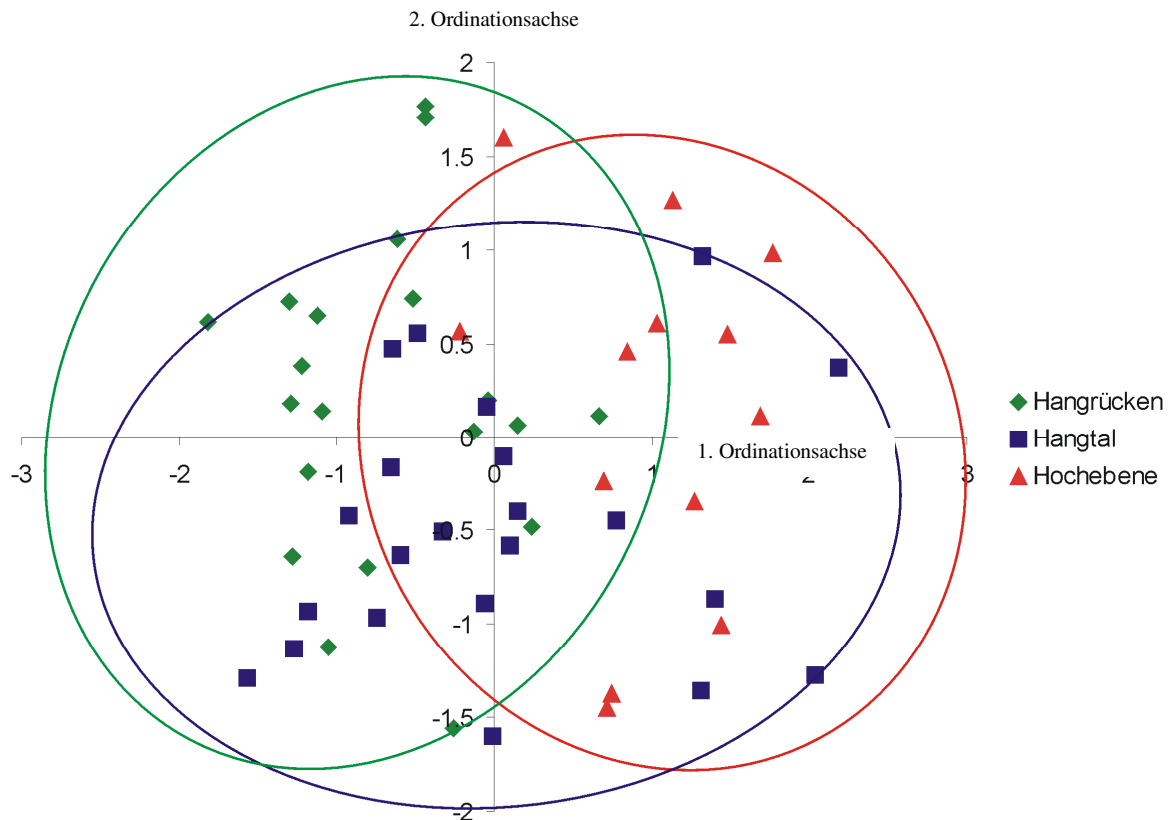
IV. Ergebnisse



4.2.2 Untergliederung der Waldökotypen durch PCA von Pollenspektren aus Stechzylinderoberflächenproben

Nachdem nachgewiesen werden konnte, dass die Hauptvegetationstypen Pró-Matas durch Pollenspektren im Oberboden abgebildet werden, wurde außerdem untersucht, ob sich anhand von pflanzensoziologischen Daten ausgewiesene ökologische Einheiten weiter untergliedern lassen. Es wurde geprüft, ob sich Pollenspektren in PCA-Diagrammen in Abhängigkeit von der topographischen Lage und vom geologischen Untergrund in Clustergruppen anordnen.

Abb 4.3: PCA der Pollenspektren aus dem atlantischen Regenwald und dem Transitionswaldes in Abhängigkeit von der topographischen Lage auf der Planaltohochfläche. Von Flüssen eingeschnittene Tälern an den Hängen können von dazwischen liegenden Rücken unterschieden werden. Die Clustergruppen werden durch Ellipsen definiert, die den 95 % Konfidenzbereich einschließen. Die erste Ordinationsachse erklärt 26,06 % der Varianz, die zweite 21,29 % .



Die Pollenspektren des Atlantischen Regenwaldes entmischen sich in Abhängigkeit von der topographischen Lage (Abb. 4.3.). Zum einen zeigt sich eine Höhenzonierung, die zur Ausweisung des Transitionswaldes als eigenem Ökotyp führte, zum anderen gibt es Unterschiede zwischen den Taleinschnitten und den dazwischenliegenden Rücken. Die Pollengesellschaften der Täler unterscheiden sich von den Rücken dadurch, dass sie viel weiter streuen. Die Punktwolke ist dabei in Richtung auf die Spektren der Hochebene ausgerichtet. Die Täler scheinen also zwischen Transitionswald und unterer Mata Atlântica zu vermitteln.

Eine Korrelation im Bezug auf das Ausgangsgestein konnte hingegen weder im Araukarienwald noch im atlantischen Wald festgestellt werden (Abb. 4.4. und 4.5.). Die Ordinationspunkte trennen sich in Abhängigkeit von Rhyodazit oder Basalt nicht auf.

IV. Ergebnisse

Abb. 4.4: PCA der Pollenspektren aus dem atlantischen Wald in Abhängigkeit von unterschiedlichem Ausgangsgestein Die erste Ordinationsachse erklärt 26,07% der Varianz, die zweite 21,29 %. Die gegensätzlich orientierten Ellipsen zeigen die 95 % Intervalle für die beiden Gruppen. Die Clusterzentren der Rhyolit- (RZ) und Basaltgruppe (BZ) liegen sehr nahe zusammen.

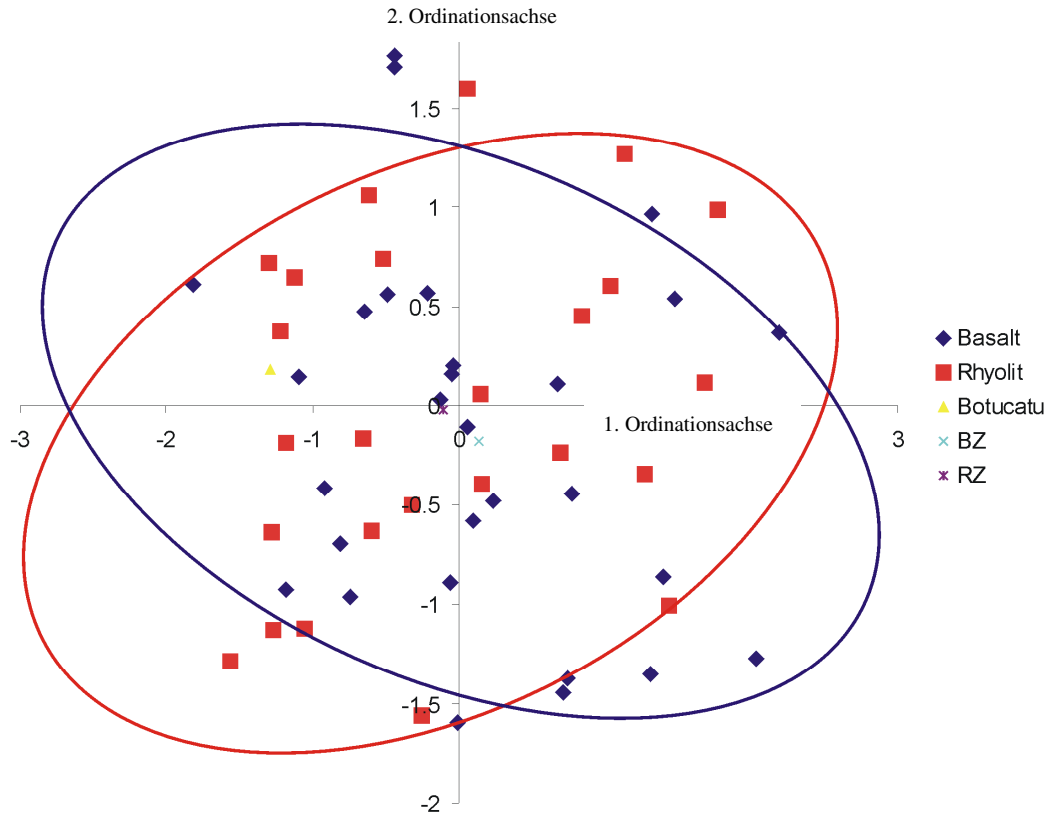
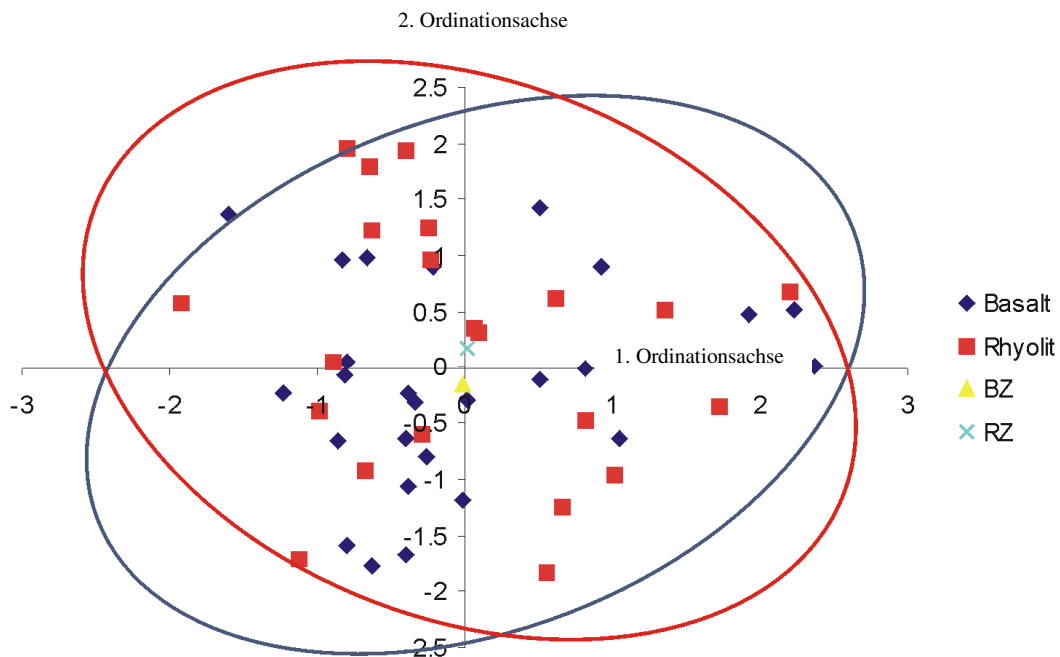


Abb. 4.5: PCA der Pollenspektren aus dem Araukarienwald in Abhängigkeit von unterschiedlichem Ausgangsgestein der Untersuchungspunkte. Die erste Ordinationsachse erklärt 49,7 % der Varianz, die zweite 18,23 %. Die graphische Darstellung entspricht Abb 4.4.



4.3 Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder-, Streu- und Kollektorproben

4.3.1 Abbildung von Hauptvegetationstypen in palynologischen Spektren aus der Bodenstreu

Parallel zu den Stechzylinderproben wurde an vielen der Untersuchungspunkte die Bodenstreu untersucht. Dadurch sollte ermittelt werden, welche Art der Probenahme zur Abgrenzung ökologischer Einheiten am geeignetsten ist. Die palynologischen Spektren aus der Bodenstreu wurden mit dem gleichen Ordinationsverfahren ausgewertet wie die Spektren aus den Stechzylindern.

Abb. 4.6: PCA von Pollenspektren aus der Bodenstreu. Die Clustergruppen werden durch Ellipsen dargestellt, die die 95 % Konfidenzintervalle definieren. Atlantischer Wald, Araukarienwald und Sekundärwald lassen sich durch Pollenspektren aus der Bodenstreu nicht voneinander abgrenzen. Die Spektren aus dem Baccharisbuschland und dem Grasland hingegen trennen sich von den Waldtypen. Die erste Ordinationsachse erklärt 28,03 % der Varianz, die zweite 19,4 %.

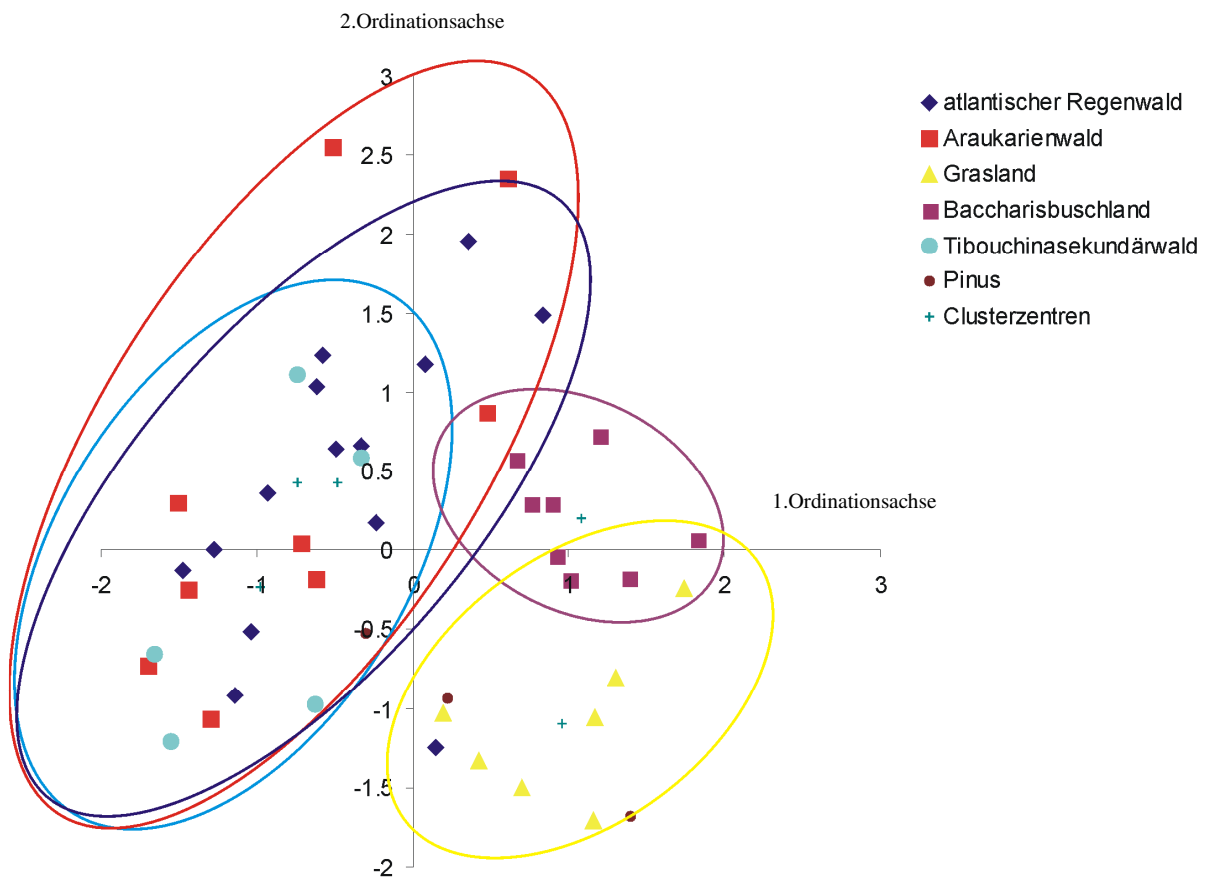
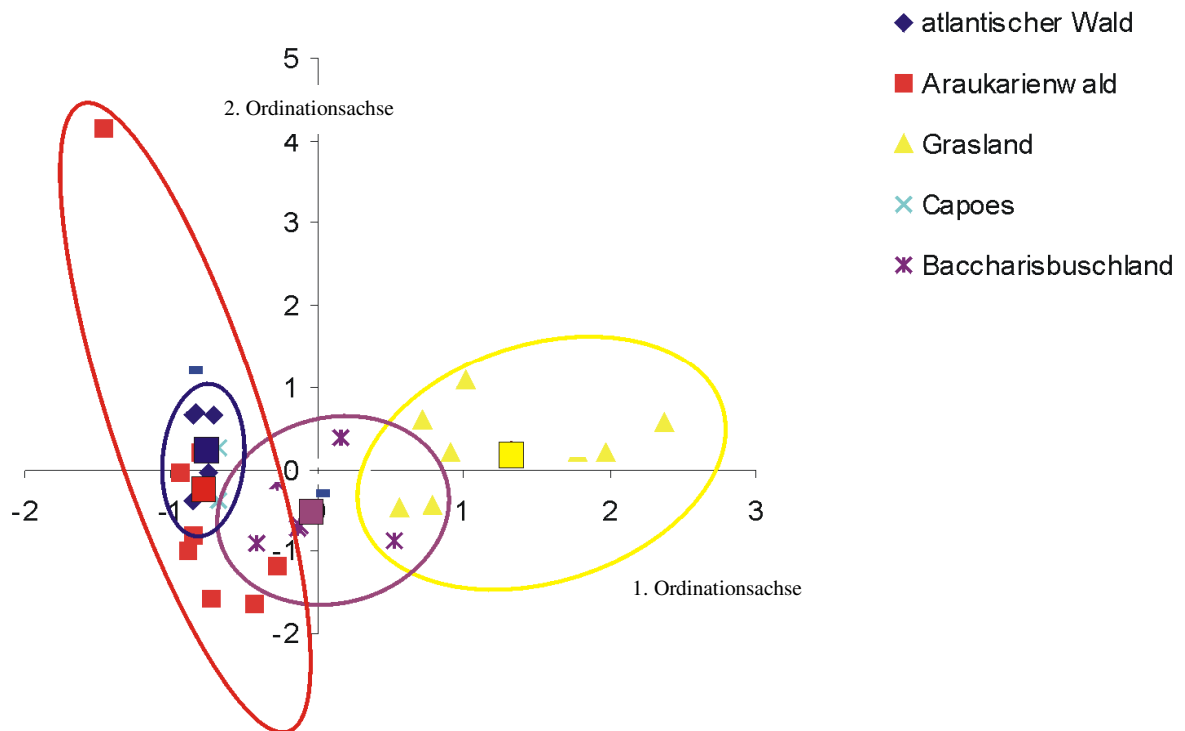


Abb. 4.6 zeigt, dass Pollenspektren, die aus der Bodenstreu gewonnen wurden, im Ordinationsdiagramm eine höhere Streuung aufweisen, als Spektren aus Stechzylinderproben. Die Waldökotypen lassen sich auf diese Weise nicht auftrennen. Die Cluster überdecken sich in weiten Bereichen, die Clusterzentren liegen sehr nahe beieinander. Die Graslandspektren bilden zwar auch bei den Streuproben eine eigene Clustergruppe, diese ist aber nicht so weit von den Waldgesellschaften getrennt, wie es die Analyse der Stechzylinderproben zeigt. Das Sukzessionsstadium des Baccharisbuschlandes hingegen lässt sich auf diese Weise klar vom Araukarienwald trennen, aus dem es hervorgegangen ist. Es nimmt eine Mittelstellung zwischen Wald und Grasland ein.

4.3.2 Abbildung von Hauptvegetationstypen in palynologischen Spektren aus Pollenkollektoren

Zur Untersuchung rezenten Pollenregens werden häufig Pollenfallen analysiert. Diese Methode hat den Vorteil, dass der Zeitraum des Pollen- und Sporenniederschlags genau festgelegt werden kann. Zum Vergleich mit Oberflächenproben wurden am 17. Dezember 2003 an einigen der Untersuchungspunkte Pollenkollektoren aufgestellt und nach einem Jahr hinsichtlich der palynologischen Zusammensetzung untersucht. Die statistische Auswertung erfolgte ebenfalls durch Ordinationsverfahren.

Abb. 4.7: PCA von Pollenspektren, die aus Pollenkollektoren extrahiert wurden. Die Clustergruppen beschreiben verschiedene ökologische Einheiten von Pró-Mata und werden durch Ellipsen dargestellt, die 95% Konfidenzintervalle definieren. Die Spektren des Atlantischen Regenwaldes weisen die geringste Streuung auf und liegen innerhalb des Araukarienwaldclusters. Spektren aus *Baccharis*-dominiertem Sukzessionsbuschland vermittelt zwischen Waldgesellschaften und dem Grasland, die sich entlang der ersten Ordinationsachse auftrennen. Die erste Ordinationsachse erklärt 48,28% der Varianz, die zweite 13,74% .



Palynologische Spektren aus Pollenfallen zeigen im Ordinationsdiagramm (Abb. 4.7) ein ähnliches Muster wie die Spektren aus der Bodenstreu. Die Waldspektren lassen sich nicht voneinander trennen, während das Baccharisbuschland zu den Graslandspektren überleitet. Auffällig ist die geringe Streuung bei den Spektren des atlantischen Regenwaldes im Vergleich zu den Spektren des Araukarienwaldes.

4.3.3 Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder- und Streuproben durch Vektoren im Ordinationsraum

Zum Vergleich von palynologischen Spektren aus Stechzylindern und Bodenstreu wurde das Konzept von Vektoren im Ordinationsraum angewendet. Diese verbinden die Ordinationspunkte von Stechzylinderproben in Richtung von Ordinationspunkten von Streuproben, die an der gleichen Stelle entnommen wurden.

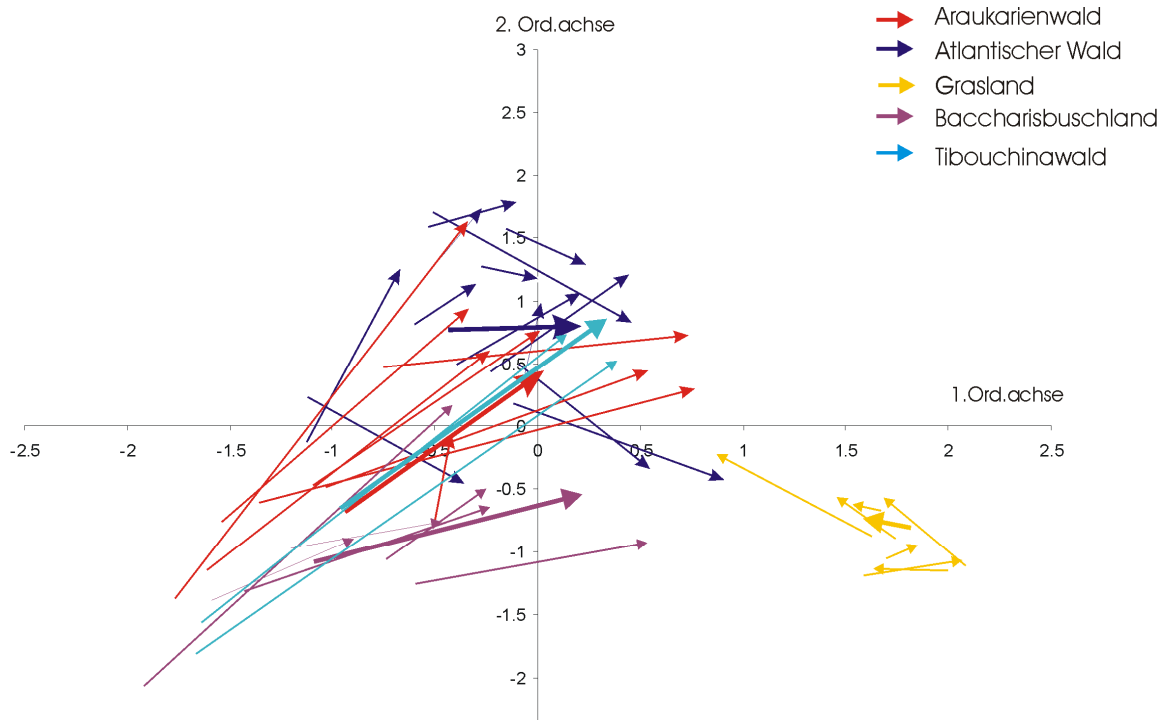


Abb. 4.8: Vektoren im Ordinationsfeld zur Beschreibung von Sukzessions- und taphonomischen Prozessen: Die Vektoren verbinden Ordinationsplots von Pollenspektren aus Stechzylinderproben mit Ordinationsplots von Pollenspektren aus der Bodenstreu. Die Vektoren sind entsprechend der dazugehörigen ökologischen Einheiten farblich unterlegt. Die dick dargestellten Pfeile sind Vektoren, die die Clusterzentren von Stechzylinder- und Streuproben verbinden und bilden damit die Resultierende aller Vektoren eines Ökotyps.

Das Muster der Ordinationsvektoren der 3 Hauptökotypen Atlantischer Regenwald, Araukarienwald und Grasland (Abb. 4.8), lässt sich wie folgt beschreiben: Die Vektoren des Araukarienwaldes weisen mit Beträgen von mehr als 1 in Richtung positiver Werte der ersten und zweiten Ordinationsachse. Sie beginnen im negativen Bereich beider Achsen und enden im positiven Bereich. Dort liegen die Spektren des heutigen Atlantischen Waldes. Die Vektoren des atlantischen Waldes weisen im Mittel mit Werten von 0,7 in Richtung der ersten Ordinationsachse auf positive Werte. Beide Waldökotypen haben damit eine starke Komponente in Richtung der Graslandspektren. Die Ordinationsvektoren des Graslandes haben sehr kurze Beträge und zeigen ein sehr chaotisches Muster. Die Resultierende weist eine Ausrichtung entlang der ersten Ordinationsachse auf kleinere Werte auf. Die Ordinationsvektoren der *Baccharis*flächen zeigen mit Beträgen von mehr als 1,2 vom Araukarienwaldcluster in Richtung des Graslandclusters. Sie sind entlang der ersten Ordinationsachse in Richtung auf positive Werte orientiert und lediglich leicht in Richtung positiver Werte der 2. Ordinationsachse ausgelenkt. Die Vektoren der Sekundärwälder zeigen, mit Beträgen von 1,5 in Richtung auf positive Werte der ersten und zweiten Ordinationsachse. Sie sind damit gleich orientiert wie die Vektoren des Araukarienwaldes.

4.4 Zusammensetzung der Pollenspektren verschiedener ökologischer Einheiten und Probenotypen

4.4.1 Anteile einzelner Pollentypen in Stechzylinderproben verschiedener ökologischer Einheiten

Die Ergebnisse aus der multivariaten statistischen Analyse stehen im Einklang mit der Betrachtung einzelner Pollentypen (Abb. 4.10). Die durch PCA identifizierten Indikatorotypen dominieren auch im Pollendiagramm die entsprechenden Vegetationstypen. Mittelwerte und Standardabweichungen für die einzelnen Pollentypen finden sich im Anhang II. Die statistischen Kennwerte für die wichtigsten Pollen und Sporen sind in Form von Boxplots in Abb. 4.9 dargestellt.

Charakteristisch für Pollenspektren aus Stechzylindern des **Atlantischen Regenwalds** sind trilete Sporen des Baumfarnes *Nephelea* (7,44 %), während *Dicksonia* (3,04 %) unterrepräsentiert ist. Monolete psilate Sporen (8,58 %) Sporen der *Asplenium*-Typs (4,09 %) und Pilze (15,78 %) erreichen hier ihre höchsten Anteile. Häufig auftretende Pollentypen sind Leguminosae (2,53 %), Palmae (0,73 %), Melastomataceae und Piperaceae.

Der **Transitionswald** im Übergang zwischen Atlantischem Regenwald und Araukarienwald wird vor allem durch das ansteigende Verhältnis von *Dicksonia* (12,68 %) zu *Nephelea* (3,18 %) angezeigt. Außerdem erreichen hier monolet-scabrate Sporen (13,31 %) und monolet-verrucate Sporen (7,27 %) ihre höchsten Anteile. Psilate Sporen (8,0 %), *Asplenium* (1,59%) und Pilze nehmen zum Araukarienwald hin langsam ab, während trilete Sporen des *Dennstedtia*- (0,56 %) und Huperziumtyps (1,07 %) hier ihr Maximum aufweisen. Auch in den Pollentypen zeigt sich der Übergang zum Araukarienwald durch erstes Auftreten von *Araucaria*, *Ilex*, *Drymis* und *Daphnopsis*. Leguminosen und Palmen nehmen hingegen ab. Myrtaceen, Bromeliaceen und Pollen von *Cabralea canjerana* weisen hier ein relatives Maximum auf.

Der **Araukarienwald** wird von intakten (16,0 %) und fragmentierten (19,5 %) Sporen des Baumfarnes *Dicksonia sellowiana* dominiert. Sporen des *Nephelea*-Typs (0,26 %) kommen nur noch vereinzelt vor. Verrucate (6,55 %) und scabrate (9,66 %) monolete Sporen sind wie im Transitionswald sehr häufig, während psilate (2,1 %) und *Asplenium*sporen (0,07 %) nur noch einen geringen Anteil einnehmen. Pollen von *Araucaria* erreichen hier im Vergleich zu anderen Vegetationstypen zwar wie erwartet ein Maximum (0,8 %), sind aber insgesamt unterrepräsentiert. *Myrsine*, *Drymis* und *Ilex* (2,16 %) sind häufiger als im atlantischen Wald, steigen aber im Waldrand weiter an. Auch die Taxa des Graslandes wie Poaceen und Asteraceen sind hier häufiger. *Daphnopsis*, *Podocarpus*, Fingerabdruck und 3colporate Pollen Typ 2 erreichen im Araukarienwald ein Maximum.

Der **Waldrand** ist durch sehr hohe Anteile von *Ilex* (28,16 %) gekennzeichnet, während *Dicksonia*sporen (2,05 %) in den Hintergrund treten. Monolete Sporen nehmen geringere Anteile ein als in den anderen Waldgesellschaften. Poaceenpollen (19,38 %) nehmen hier erwartungsgemäß zu, was dem Übergangscharakter dieses Vegetationstyps entspricht. Auch andere Taxa des Busch- und Graslandes wie *Lycopodium*, Cyperaceen und Asteraceen mit der dominanten Gattung *Baccharis* nehmen hier langsam zu. Myrtaceen, *Drymis* und *Myrsine* erreichen hier ein Maximum, während charakteristische Pollen des Araukarienwaldes in ihren Anteilen reduziert sind (*Araucaria*, *Podocarpus*, *Daphnopsis*).

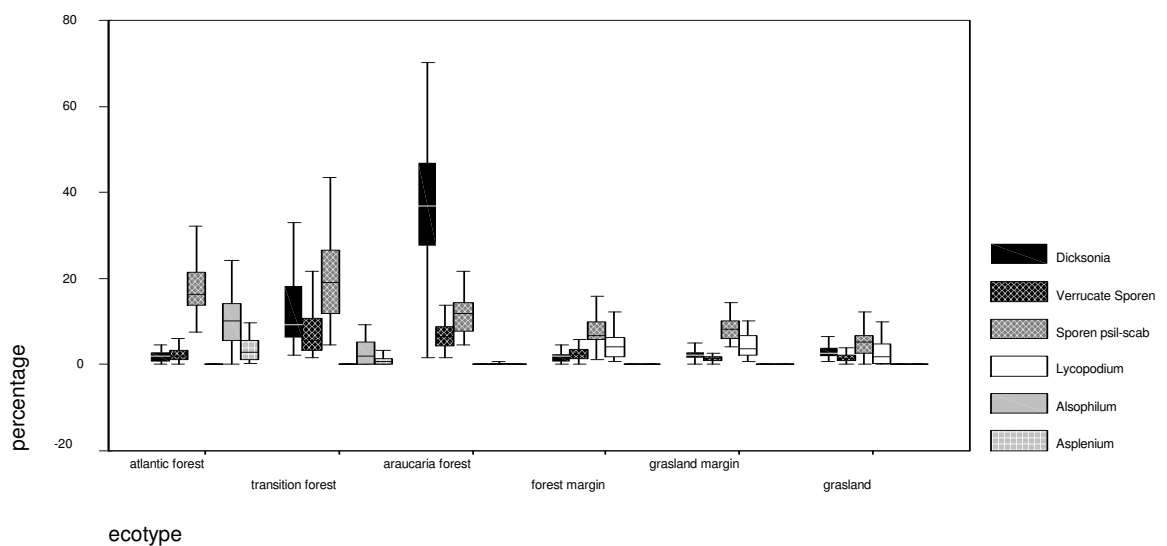
Der nur wenige Meter breite **Waldsaum** ist durch hohe Anteile von Sporen des *Lycopodium*typs und durch ein Maximum bei den Asteraceenpollen (14 %) gekennzeichnet. Davon konnte die Hälfte der Gattung *Baccharis* zugeordnet werden.

IV. Ergebnisse

Poaceenpollen (35,56 %) nehmen hier weiter zu, was sich aus der Nähe zu den angrenzenden Grasländern erklärt.

Die **Grasländer** werden von Poaceenpollen dominiert, die ca. die Hälfte (52,15 %) der Pollenspektren einnehmen. Die Standardabweichung ist mit 16, 23 relativ gering. Asteraceenpollen (5,39 %) und insbesondere die Gattung *Baccharis* (2,82 %) sind daneben die häufigsten Pollentypen. Die unbestimmten Palynomorpha „Fußball“ und „Rautenmuster“ erreichen hier ebenfalls ihr Maximum. Der Anteil unbestimmter Pollen ist sehr hoch. Bei den Sporen sind Pilze (8,14 %) und *Lycopodium* (1,22%) von Bedeutung. Interessant ist, dass immer wieder Baumfarnsporen der Gattung *Dicksonia* (0,81 %) auftauchen. Die Abbildungen 4.11 und 4.12 zeigen die Zusammensetzung der Pollenspektren aus Streu- und Kollektorproben. Nachdem sich diese Arbeit auf Stechzylinderproben konzentriert, wird auf eine detaillierte Beschreibung verzichtet.

1. Sporen



2. Pollen

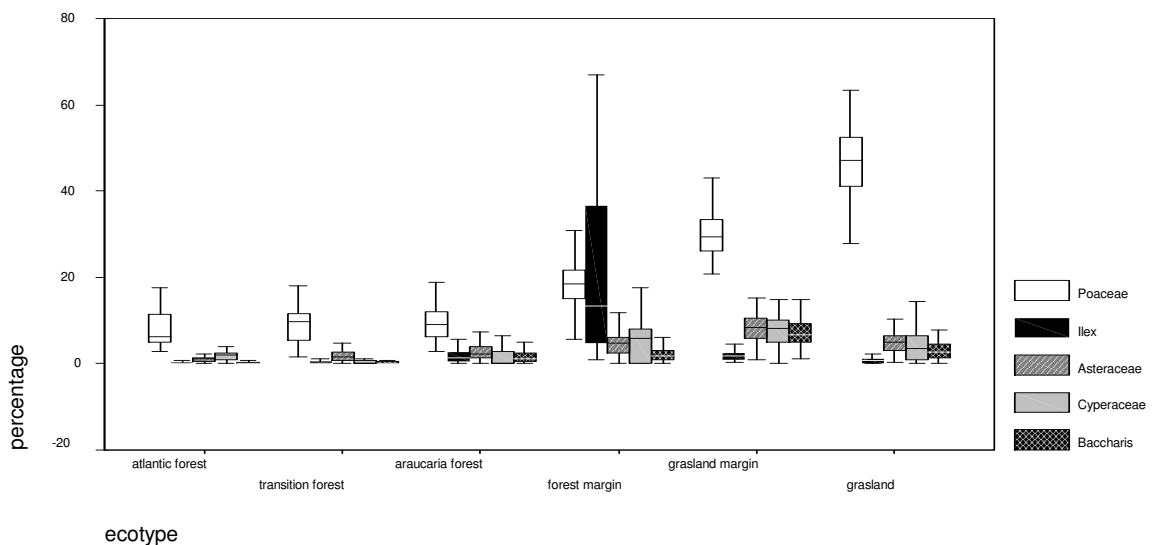
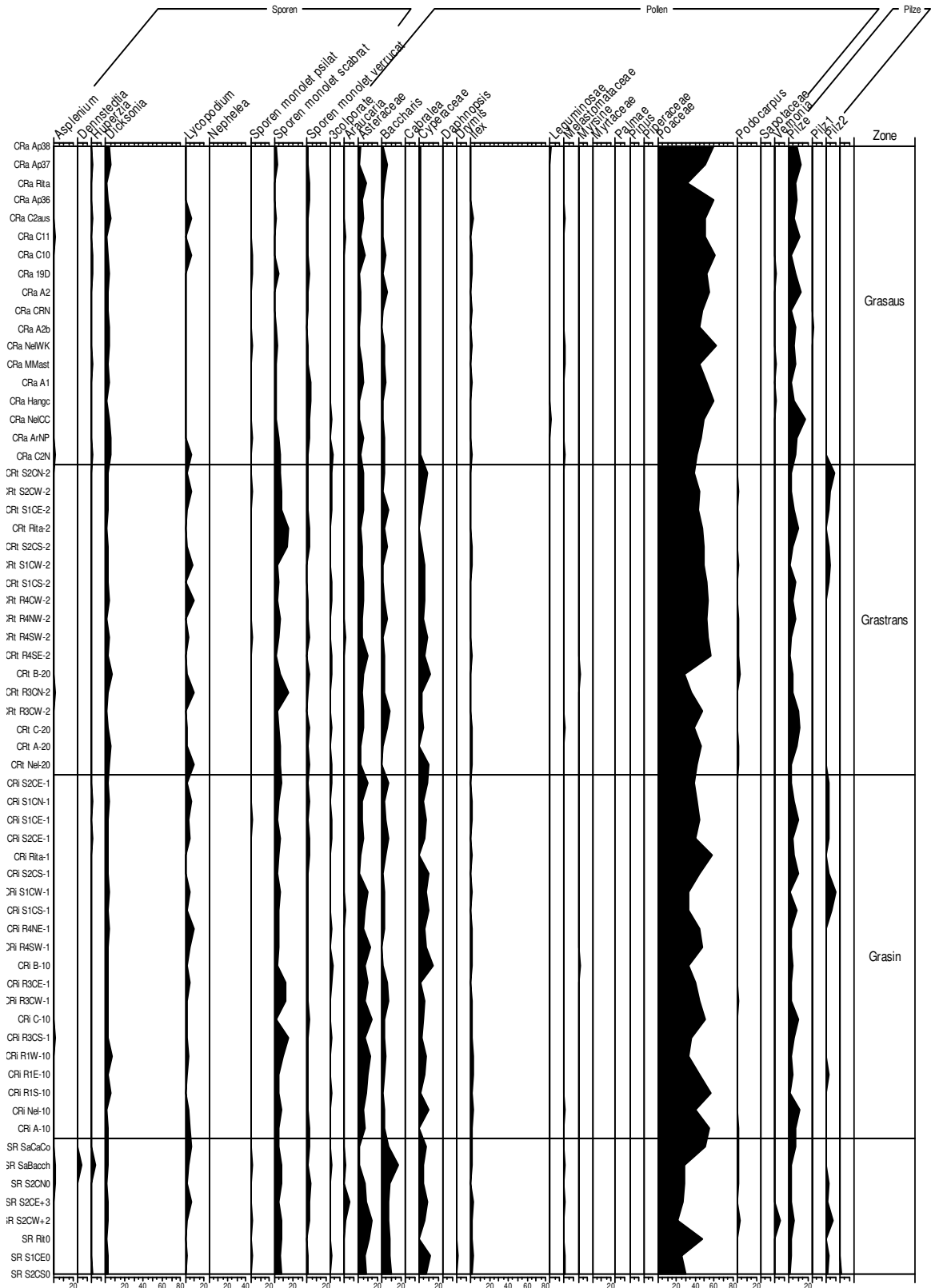


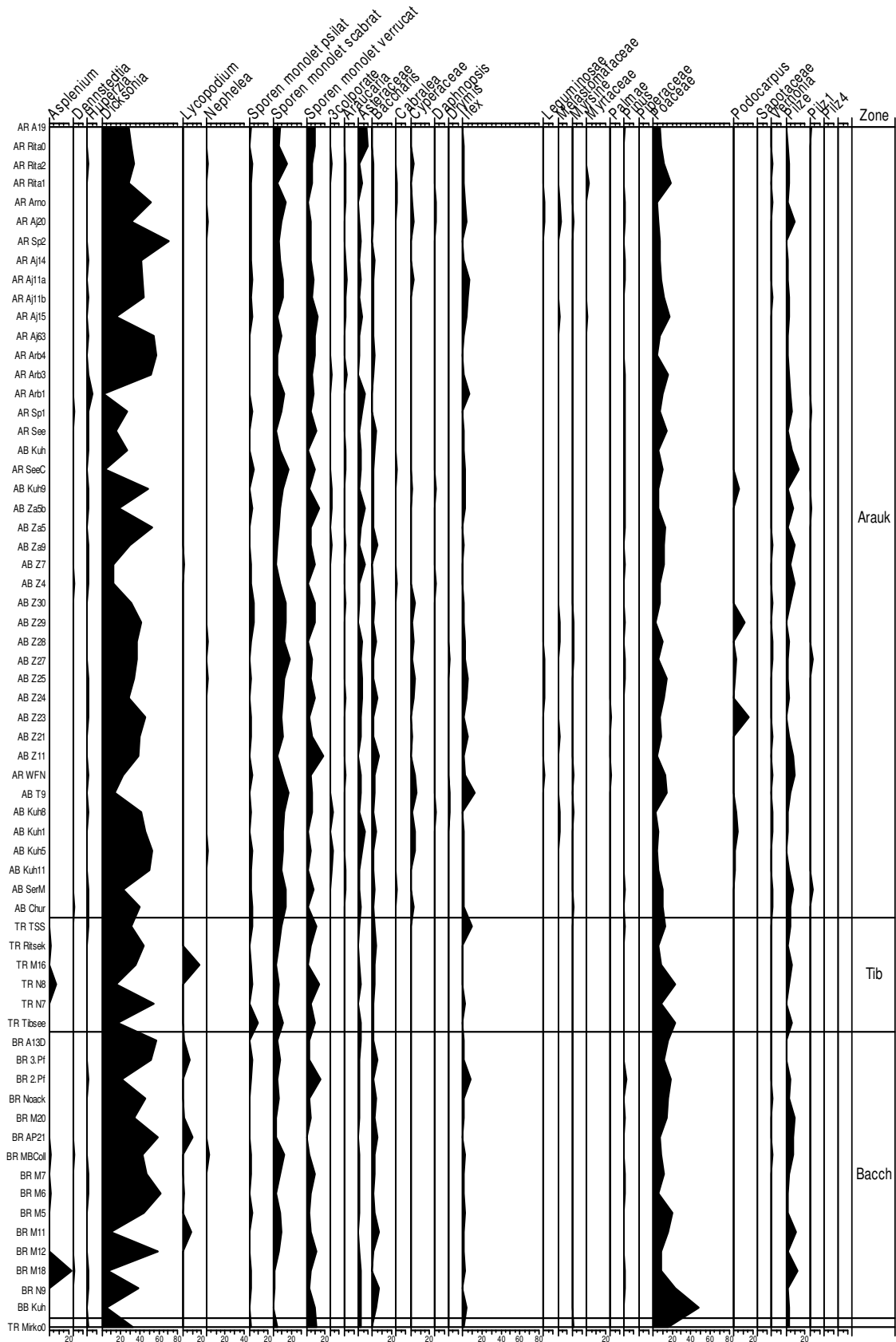
Abb. 4.9: Statistische Kennwerte (Median, Quartile, Extremwerte) der wichtigsten Sporen- und Pollentypen in palynologischen Spektren aus Stechzylindern anhand von Boxplots. Die Taxa sind entlang eines Transekts vom atlantischen Wald (atlantic forest) über den Transitionswald (transition forest), Araukarienwald (araucaria forest), Waldrand (forest margin) und Waldsaum (grasland margin) bis zum Grasland (grasland) dargestellt.

IV. Ergebnisse

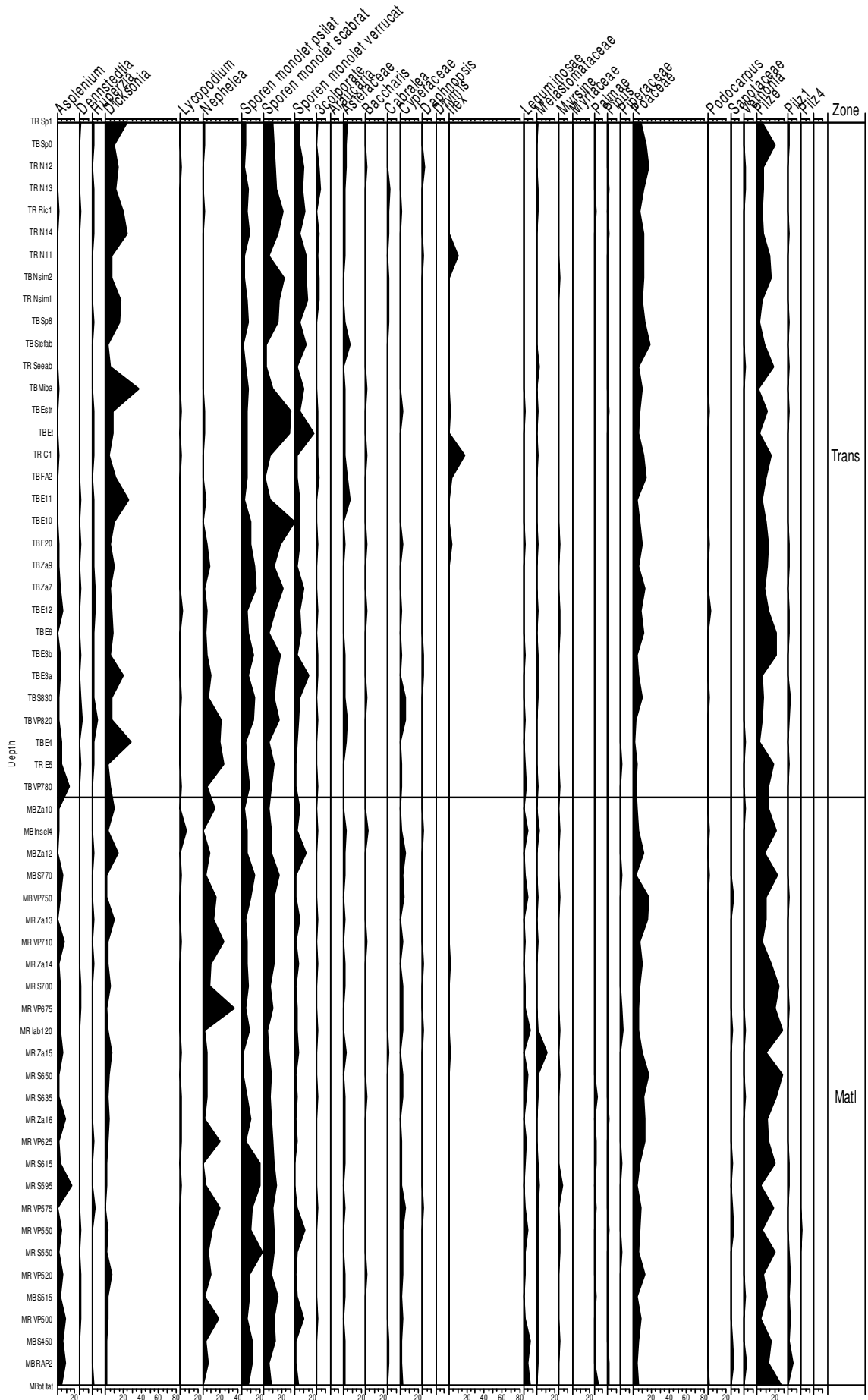
Abb. 4.10: Pollendiagramm von Stechzylinderoberflächenproben entlang eines Transektes durch das Pró-Mata Gebiet. Der Transekt verläuft vom atlantischen Wald (Matl) über den Transitionswald (Trans), Araukarienwald (Arauk), Waldrand (Rand), Waldsaum (Saum), Grasland in Waldnähe (Grasin), Grasland im Übergangsbereich (Grastrans) und waldfernem Grasland (Grasaus). Die Proben (links) innerhalb dieser Einheiten sind nach der Meereshöhe in aufsteigender Reihenfolge angeordnet.



IV. Ergebnisse

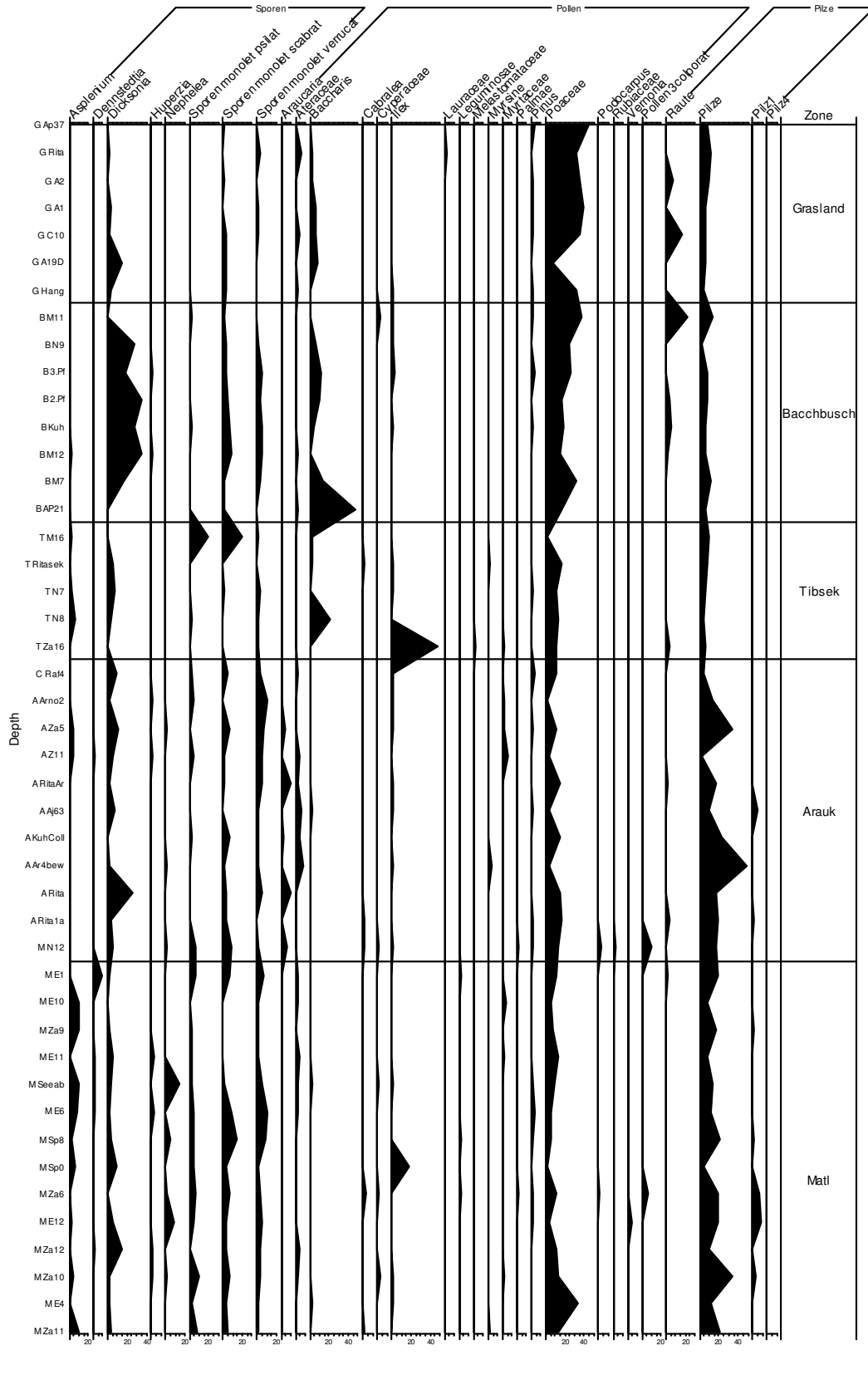


IV. Ergebnisse



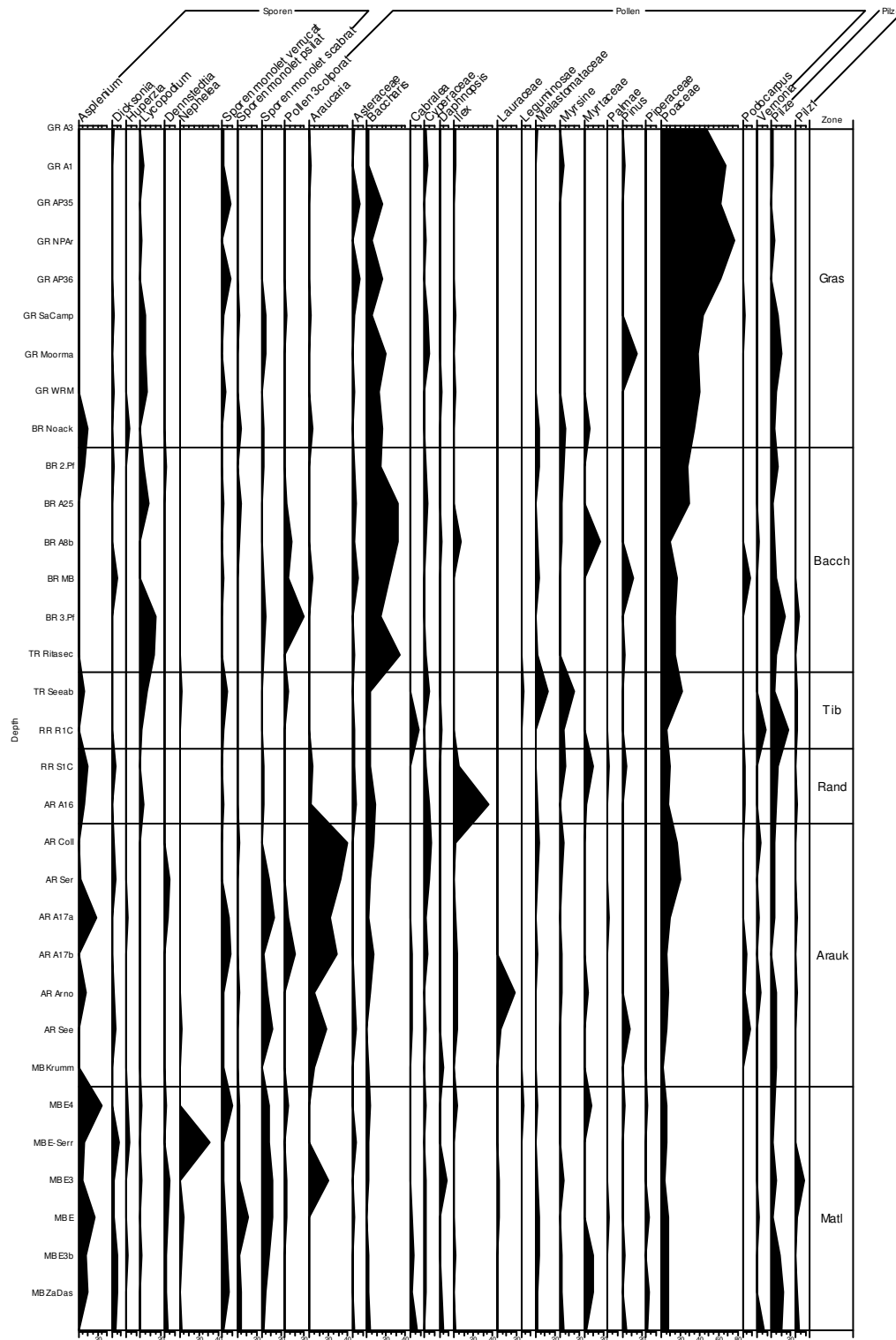
IV. Ergebnisse

Abb. 4.11: Pollendiagramm von Streuproben entlang eines Transektes durch das Pró-Mata Gebiet. Der Transekt verläuft vom atlantischen Wald (Matl) über den Araukarienwald (Arauk), Baccharisbuschland (Bacchbusch) und Tibouchinasekundärwald (Tibsek) bis hin zum Grasland. Die Proben (links) innerhalb dieser Einheiten sind nach der Meereshöhe in aufsteigender Reihenfolge angeordnet.



IV. Ergebnisse

Abb. 4.12: Pollendiagramm von Kollektorproben entlang eines Transektes durch das Pró-Mata Gebiet. Der Transekt verläuft vom atlantischen Wald (Matl) über den Araukarienwald (Arauk), Baccharisbuschland (Bacch) und Tibouchinasekundärwald (Tib) bis hin zum Grasland (Gras). Die Proben (links) innerhalb dieser Einheiten sind nach der Meereshöhe in aufsteigender Reihenfolge angeordnet.



IV. Ergebnisse

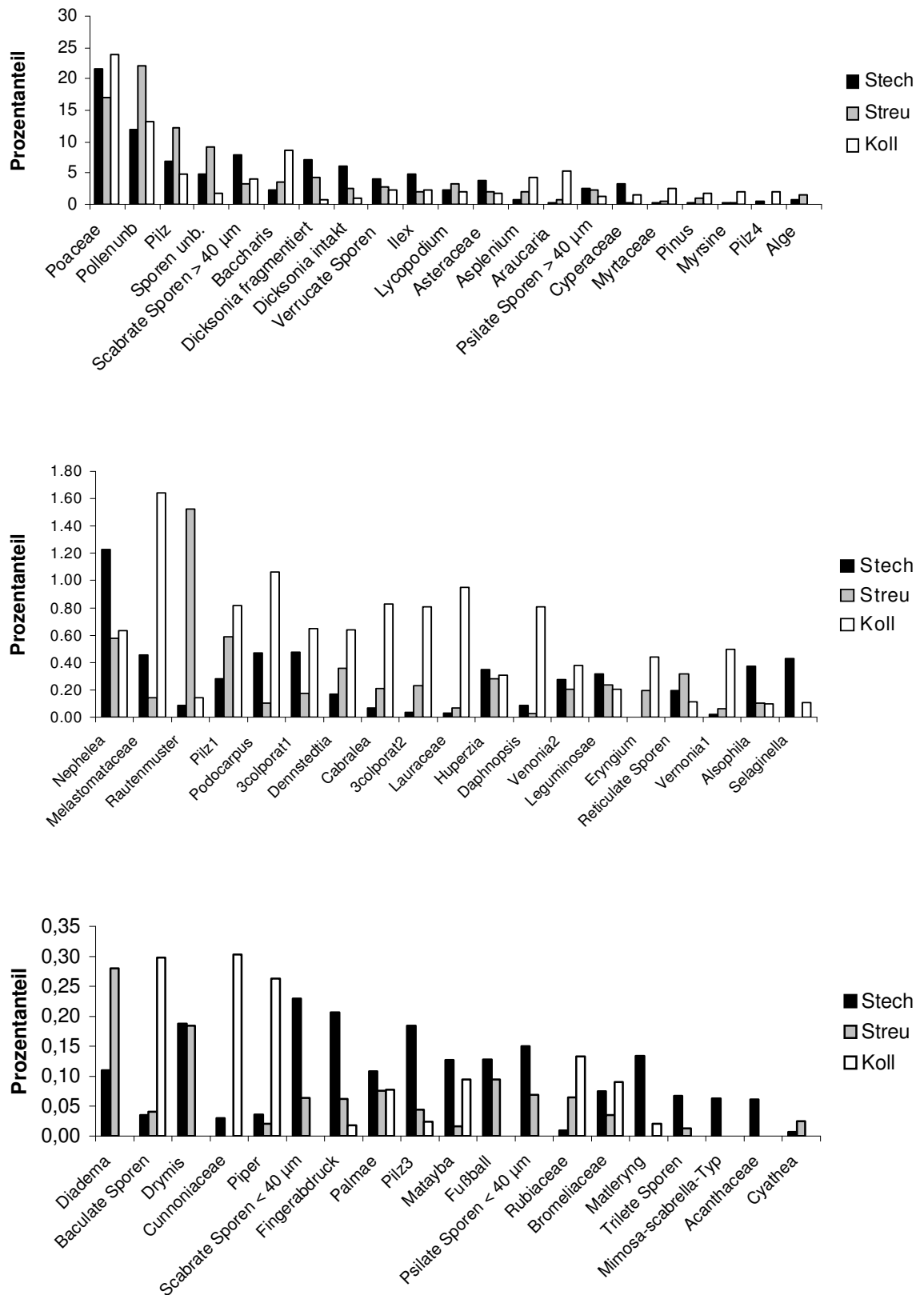


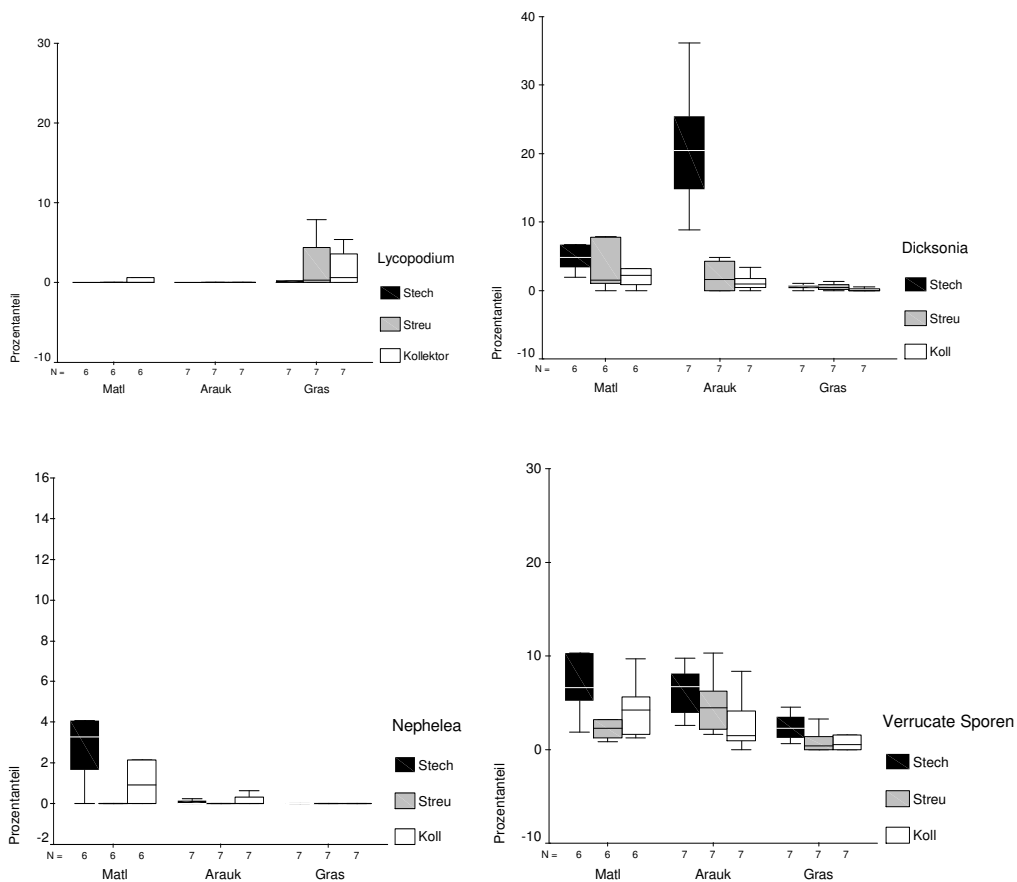
Abb. 4.13: Vergleich der mittleren Prozentanteile einzelner Palynomorpha für Stechzylinder- Streu- und Kollektorproben.

IV. Ergebnisse

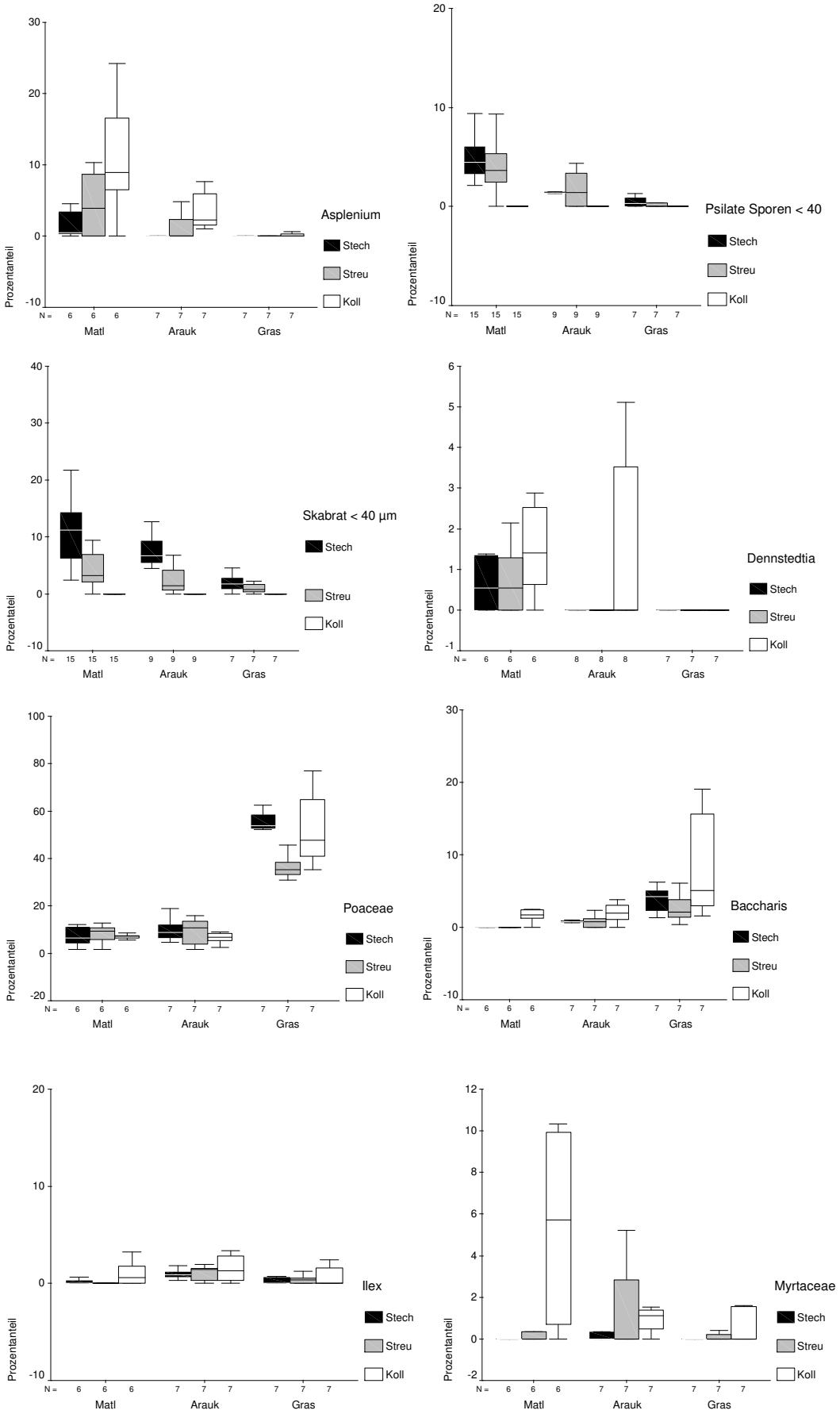
4.4.2 Anteile von Pollentypen in verschiedenen Probenahmetypen

Der auf multivariatem Weg erstellte Vergleich zwischen Stechzylinder- und Streuproben kann erst durch die Betrachtung bestimmter Pollentypen hinreichend interpretiert werden. Stechzylinder, Bodenstreu und Pollenkollektoren wurden daher hinsichtlich des Vorkommens einzelner Palynomorpha verglichen. Die mittleren Anteile in den verschiedenen Probenahmetypen sind in Abb. 4.13 dargestellt.

Asplenium, *Baccharis*, Myrtaceen, *Myrsine*, *Daphnopsis*, *Pinus*, Pilz 1, *Dennstedtia*, 3colperate Pollen Typ 2, *Cabranea*, *Vernonia* Typ 1, baculate Sporen, Rubiaceen und vor allem die dünnwandigen Araukarien- und Lauraceenpollen nehmen von den Stechzylinderproben über die Streuproben zu den Kollektorproben hin zu. Die Anteile von *Dicksonia*, *Nephelea*, scabraten, psilaten und verrucaten monoleten Sporen, die alle über eine dickwandige Außenschicht verfügen, nehmen zusammen mit *Ilex*, *Drymis*, Leguminosae und *Palmae* in umgekehrter Reihenfolge ab. Pilze und unbestimmte Palynomorpha sind in der Bodenstreu am häufigsten. Poaceenpollen, *Lycopodium*, *Huperzia*, *Vernonia* Typ 2, 3colperate Pollen Typ1, Bromeliaceen und Palmen sind relativ gleichmäßig über die drei Probenotypen verteilt. Die statistische Verteilung wichtiger Pollen- und Sporentypen in Stech-, Streu und Kollektorproben ist in Abb. 4.14 in Form von Boxplots dargestellt. Die mittlere Standardabweichung für die Gesamtheit der identifizierten Pollentypen nimmt von den Stechzylinderproben 1,58 (1,91) über die Streuproben 2,42 (1,93) zu den Kollektorproben 3,97 (2,22) hin zu.



IV. Ergebnisse



IV. Ergebnisse

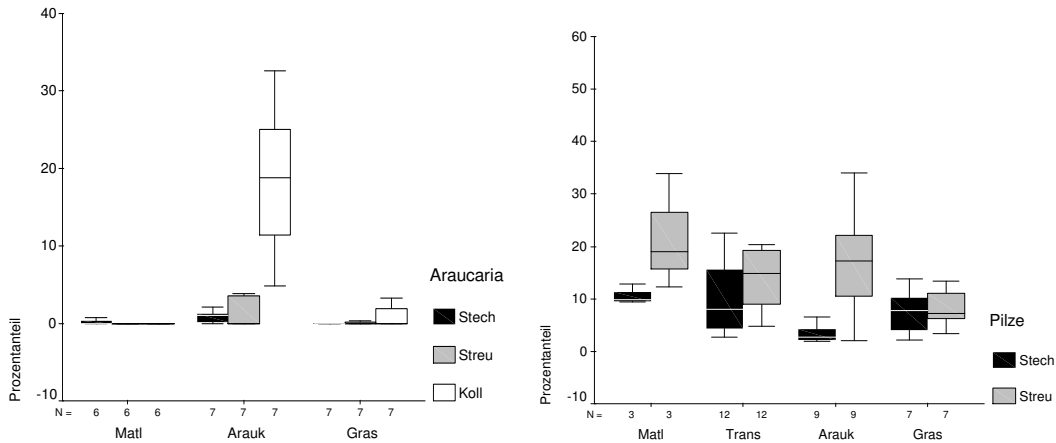


Abb. 4.14: Vergleich der statistischen Kennwerte (Mediane, Quartile, Extremwerte) aus Stechzylinder- Bodenstreu- und Kollektorproben anhand von Boxplots für wichtige Pollentypen im Atlantischer Regenwald, Araukarienwald und Grasland.

4.4.3 Signifikanz einzelner Pollentypen zur Abgrenzung von Ökotypen

Zur Ausweisung von indikativen Pollentypen wurden für die häufigsten Pollentypen Signifikanztests durch eine einseitige ANOVA durchgeführt (Tab. 4.2.). *Nephelea*, *Asplenium* und Pilze sind demnach zur Abtrennung des Atlantischen Regenwaldes vom Transitionswald, Araukarienwald und den offenen Vegetationstypen (Grasland, Waldsaum) geeignet. Monolete Sporen und *Dicksonia* eignen sich zur Unterscheidung der Waldtypen, während Poaceen, Asteraceen und *Baccharis* bei der gegenseitigen Abgrenzung der offenen Vegetationstypen wichtig sind. Der Waldrand unterscheidet sich von den anderen Vegetationstypen signifikant durch *Ilex* und Myrtaceen.

Tab. 4.2: Signifikanz der Mittelwerte wichtiger Pollentypen zur Unterscheidung verschiedener Vegetationstypen von Pró-Mata. Der statistische Test wurde anhand einer einseitigen ANOVA durchgeführt. P-Werte < 0.01 sind hervorgehoben.

	Neph	Aspl	Pilz	Verruc	Psi/sca	Dicks	Arauk	Bacch	Aster	Ilex	Myrt	Poac
Matl/Trans	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Matl/Arauk	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Matl/Rand	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Matl/Saum	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Matl/Gras	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Trans/Arauk	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05
Trans/Rand	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Trans/Saum	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Trans/Gras	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Arauk/Rand	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Arauk/Saum	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	> 0.05	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Arauk/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01
Rand/Saum	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Rand/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Saum/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01

IV. Ergebnisse

4.4.4 Korrelationen zwischen verschiedenen Pollentypen in den Stechzylinderproben

Eine Korrelationstabelle nach Pearson bestätigt die aus der PCA abgeleiteten Vergesellschaftungen verschiedener Pollentypen (Tab. 4.3.). *Lycopodium* ist demnach mit Poaceen, Cyperaceen, *Baccharis* und Asteraceen korreliert, die auch im Ordinationsdiagramm (Abb. 4.1) sehr nahe zusammenliegen. Diese Pollentypen charakterisieren die offenen Vegetationstypen Grasland und Waldsaum. *Nephelea*, die Leitspore des Atlantischen Regenwaldes ist mit *Asplenium* (0.52), *Dennstedtia* (0.46) monoleten psilaten-scabraten Sporen (0.34) Pilzen (0.36) *Huperzia* (0.3), Palmen (0.27), Bromelien (0.47) und Lauraceen (0.21) korreliert, *Dicksonia*, die Leitspore des Araukarienwaldes hingegen, mit verrucaten Sporen (0.37), *Araucaria* (0.31) und *Daphnopsis* (0.3). *Ilex*, charakteristisch für den Waldrand ist mit Myrtaceen (0.3) korreliert und diese wiederum mit *Drymis* (0.33).

Tab. 4.3: Korrelationstabelle nach Pearson. Korrelationswerte > 0.2 sind hervorgehoben

	Lyc	Dicks	Neph	Verr	Aspl	Denns	Pilz	Poac	Bacch	Arauk	Ilex	Myrt
Lycopodium	1.00	-0.36	-0.24	-0.31	-0.18	-0.19	-0.24	0.32	0.30	-0.09	0.11	0.11
Sporen unb.	-0.15	-0.05	0.03	0.22	0.02	0.02	0.17	-0.21	-0.23	-0.12	-0.10	-0.08
Dicksonia	-0.36	1.00	-0.09	0.37	-0.14	-0.03	-0.28	-0.44	-0.21	0.31	-0.20	-0.13
Nephelea	-0.24	-0.09	1.00	-0.01	0.52	0.46	0.36	-0.33	-0.28	-0.14	-0.16	-0.09
Selaginella	0.11	-0.12	-0.07	-0.15	-0.06	-0.05	-0.16	0.14	0.24	-0.04	-0.05	-0.04
Spoverr	-0.31	0.37	-0.01	1.00	-0.05	0.03	-0.07	-0.44	-0.29	0.08	-0.10	0.03
Sporbac	-0.10	0.05	0.10	0.10	0.00	0.14	0.09	-0.12	-0.08	0.13	-0.05	-0.02
Sporpsilscab	-0.29	0.11	0.34	0.29	0.43	0.40	0.25	-0.56	-0.30	-0.06	-0.19	-0.03
Asplenium	-0.18	-0.14	0.52	-0.05	1.00	0.33	0.30	-0.32	-0.24	-0.13	-0.12	0.01
Dennstedtia	-0.19	-0.03	0.46	0.03	0.33	1.00	0.16	-0.27	-0.01	-0.08	-0.14	-0.07
Huperzia	-0.12	0.02	0.30	0.16	0.11	0.46	0.07	-0.24	0.01	-0.06	-0.13	-0.07
Pilz	-0.24	-0.28	0.36	-0.07	0.30	0.16	1.00	-0.18	-0.26	-0.10	-0.17	-0.11
Poaceae	0.32	-0.44	-0.33	-0.44	-0.32	-0.27	-0.18	1.00	0.41	-0.12	-0.14	-0.10
Cyperaceae	0.46	-0.31	-0.14	-0.31	-0.17	-0.12	-0.25	0.22	0.32	-0.03	0.00	-0.01
Asteraceae	0.41	-0.27	-0.30	-0.26	-0.29	-0.23	-0.35	0.37	0.41	-0.03	-0.07	0.01
Baccharis	0.30	-0.21	-0.28	-0.29	-0.24	-0.01	-0.26	0.41	1.00	0.07	-0.05	-0.03
Vernonia	0.06	-0.08	0.06	-0.08	0.06	0.02	0.05	-0.05	0.04	-0.04	-0.08	-0.02
Araucaria	-0.09	0.31	-0.14	0.08	-0.13	-0.08	-0.10	-0.12	0.07	1.00	0.00	0.00
Ilex	0.11	-0.20	-0.16	-0.10	-0.12	-0.14	-0.17	-0.14	-0.05	0.00	1.00	0.33
Myrtaceae	0.11	-0.13	-0.09	0.03	0.01	-0.07	-0.11	-0.10	-0.03	0.00	0.33	1.00
Drymis	0.27	-0.06	-0.12	-0.06	-0.10	-0.11	-0.16	-0.03	0.10	0.03	0.08	0.30
Daphnopsis	-0.16	0.30	-0.01	0.05	-0.04	0.05	0.02	-0.23	-0.11	0.09	-0.05	-0.07
Myrsine	0.07	0.01	-0.09	0.01	0.14	-0.09	-0.06	-0.15	-0.05	0.08	0.06	0.20
Melastom	-0.06	0.09	0.07	-0.03	0.27	0.10	0.02	-0.36	-0.11	0.08	0.10	0.08
3colporat	0.06	0.17	-0.16	0.06	-0.11	-0.06	-0.17	-0.04	0.06	-0.02	-0.10	-0.07
Rubiaceae	-0.04	-0.06	0.15	-0.04	0.54	0.05	0.10	-0.14	-0.09	-0.06	-0.06	-0.02
Lauraceae	-0.13	0.02	0.21	-0.05	0.29	0.14	0.24	-0.19	-0.13	-0.05	-0.08	-0.07
Bromeliaceae	-0.16	-0.02	0.47	-0.02	0.21	0.37	0.30	-0.24	-0.16	-0.02	-0.10	-0.06
Cabralea	-0.18	0.06	0.04	0.21	0.09	0.10	0.12	-0.21	-0.18	-0.02	-0.10	-0.04
Palmae	-0.14	-0.08	0.29	-0.03	0.25	0.14	0.38	-0.21	-0.15	-0.05	-0.05	-0.03
Piper	-0.10	-0.11	0.28	-0.11	0.27	0.13	0.44	-0.19	-0.14	-0.04	-0.01	-0.03
Cunnoniaceae	-0.10	0.14	0.11	0.04	0.06	0.07	0.05	-0.17	-0.10	0.12	0.00	-0.03
Acanthaceae	-0.11	-0.05	0.13	0.03	0.01	0.07	0.19	0.05	-0.13	-0.03	0.06	0.03
Leguminosae	-0.16	-0.15	0.37	-0.07	0.51	0.20	0.56	-0.25	-0.21	-0.09	-0.13	-0.04
Pinus	-0.24	0.03	0.15	0.19	0.26	0.17	0.25	-0.20	-0.21	-0.01	-0.11	-0.09
Podocarpus	0.08	0.19	-0.10	0.02	-0.07	-0.08	-0.21	-0.08	0.01	-0.01	-0.02	0.08

4.5 Vegetationszusammensetzung

Zum direkten Vergleich der Pollenspektren mit der aktuellen Vegetation im Pró-Mata Gebiet wurden 222 Flächen nach einem vereinfachten System von Braun-Blanquet aufgenommen. Es wurden nur dominante und für das Pollenspektrum relevante Vegetationselemente aufgezeichnet. Tabelle 4.4. zeigt, dass Farne, *Cabralea canjerana*, Palmen, Leguminosen, Melastomataceen, Euphorbiaceen und Baumfarne hohe Deckungsgrade (>1) im atlantischen Wald und im Transitionswald einnehmen. Araukarien, *Podocarpus*, Myrtaceen, baumartige Asteraceen, Melastomataceen, *Myrsine* und *Daphnopsis fasciculata* dominieren den Araukarienwald. Im Waldrand steigt der Deckungsgrad von Myrtaceen in der Baumschicht und Cyperaceen in der Krautschicht auf ein absolutes Maximum an. Weitere wichtige Elemente sind *Ilex*, *Drymis* und *Podocarpus*, Araukarien, Melastomataceen und *Myrsine*. Wichtigstes Element des Waldsaums ist *Baccharis*. Außerdem steigt der Deckungsgrad von Poaceen und *Calea* auf Werte zwischen 1 und 2 an.

Poaceen sind im Grasland absolut deckend. Daneben sind *Calea*, *Baccharis* und Cyperaceen wichtig. Bei Transekten, die vom Grasland bis in das Innere von Waldinseln führen, wiederholt sich die Abfolge vom Waldrand über den Waldsaum bis ins Grasland. Kahlschlagflächen werden in den ersten Sukzessionsstadien von *Baccharis uncinella* dominiert später von *Tibouchina sellowiana*.

IV. Ergebnisse

Tab. 4.4: Mittlere Braun-Blanquet-Werte für wichtige Vegetationselemente in den verschiedenen ökologischen Einheiten Pró-Matas. Untersuchungspunkte im Grasland werden weiter in walddah (Grasin) und walddern (Grasaus) unterteilt, Untersuchungspunkte im Tibouchina-sekundärwald wurden weiter in Araukarienwaldstandorte (Tibar) und Standorte im Atlantischen Regenwald (Tibmatl) aufgliedert. Capões wurden getrennt aufgenommen.

	Transekt							Capões				Sukzessionsstadien		
	Matl	Trans	Arauk	Rand	Saum	Grasin	Grasaus	Grasa	Grasin	Saum	Rand	Bacch	Tibar	Tibmatl
Araucaria	0.00	0.00	2.79	0.76	0.16	0.02	0.05	0.00	0.13	0.62	1.22	0.36	0.40	0.01
Podocarpus	0.00	0.00	0.78	0.23	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.50	0.05	0.00	0.00
Myrtgesamt	0.81	0.72	1.40	3.55	1.26	0.02	0.05	0.00	0.00	1.92	3.50	0.05	0.40	0.00
Cabralea	1.28	1.32	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.44
Vernonia	0.10	0.15	0.46	0.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.58	0.08	0.10	0.00
Alsophila	0.17	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Dicksonia	0.12	0.44	0.30	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.25
Ilex	0.00	0.05	0.30	0.55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.08	0.26	0.00	0.00	0.00
Melastom	0.78	0.58	0.39	1.73	1.13	0.16	0.11	0.01	0.10	0.55	1.48	0.72	3.75	3.01
Inga	0.83	0.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Myrsine	0.16	0.22	0.77	0.95	0.33	0.00	0.00	0.00	0.13	1.10	0.77	0.22	0.40	0.10
Drymis	0.00	0.00	0.22	0.92	1.20	0.00	0.00	0.00	0.10	1.04	1.41	0.08	0.00	0.00
Cunnoniaceae	0.00	0.14	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.01	0.40	0.01
Daphnopsis	0.05	0.17	0.97	0.46	0.00	0.00	0.05	0.00	0.10	0.50	1.50	0.00	1.10	0.13
Bambus	0.29	0.88	0.97	0.42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	3.30	0.50
Cedrela fissilis	0.63	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Nectandra	0.24	0.05	0.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mimosa	0.11	0.17	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00
Molinia	0.31	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Psychotrea	0.00	0.13	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Trichilia	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cupania	0.84	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Baccharis	0.00	0.00	0.18	0.00	2.58	1.18	0.75	2.96	1.05	3.70	0.29	4.11	0.70	0.00
Eryngium	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.46	0.13	0.40	0.18	0.02	0.00	0.17	0.40	0.00
Calea	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.30	0.78	1.80	2.26	1.09	0.21	0.50	0.00	0.00
Poaceae	0.14	0.00	0.05	0.48	2.00	4.36	5.00	4.60	5.00	1.54	1.01	1.47	0.00	0.56
Cyperaceae	0.00	0.05	0.48	3.17	0.17	0.25	0.13	0.17	0.00	0.94	2.23	0.00	0.00	0.00
Farne	1.93	0.92	0.80	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.45	0.90	0.00	0.02	0.58
Adlerfarn	0.00	0.05	0.00	0.10	0.70	0.04	0.25	0.17	0.53	1.04	0.00	0.75	0.25	0.25
Blechnum	0.00	0.00	0.18	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.20	0.00
Bromelien	0.06	0.09	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Palmae	1.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Piper	0.13	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00
Lycopodium	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00
Marsella	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.19	0.07	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
Polygala	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
Verbena	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Trichocline	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Erica	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Croton	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.01	0.00	0.00
Myriophyllum	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cecropia	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Lianen	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
Begonia	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Acanthaceae	0.17	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Rhipsalis	0.05	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Philodendron	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sphagnum	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	21	24	30	15	7	12	16	15	20	25	12	12	5	8

IV. Ergebnisse

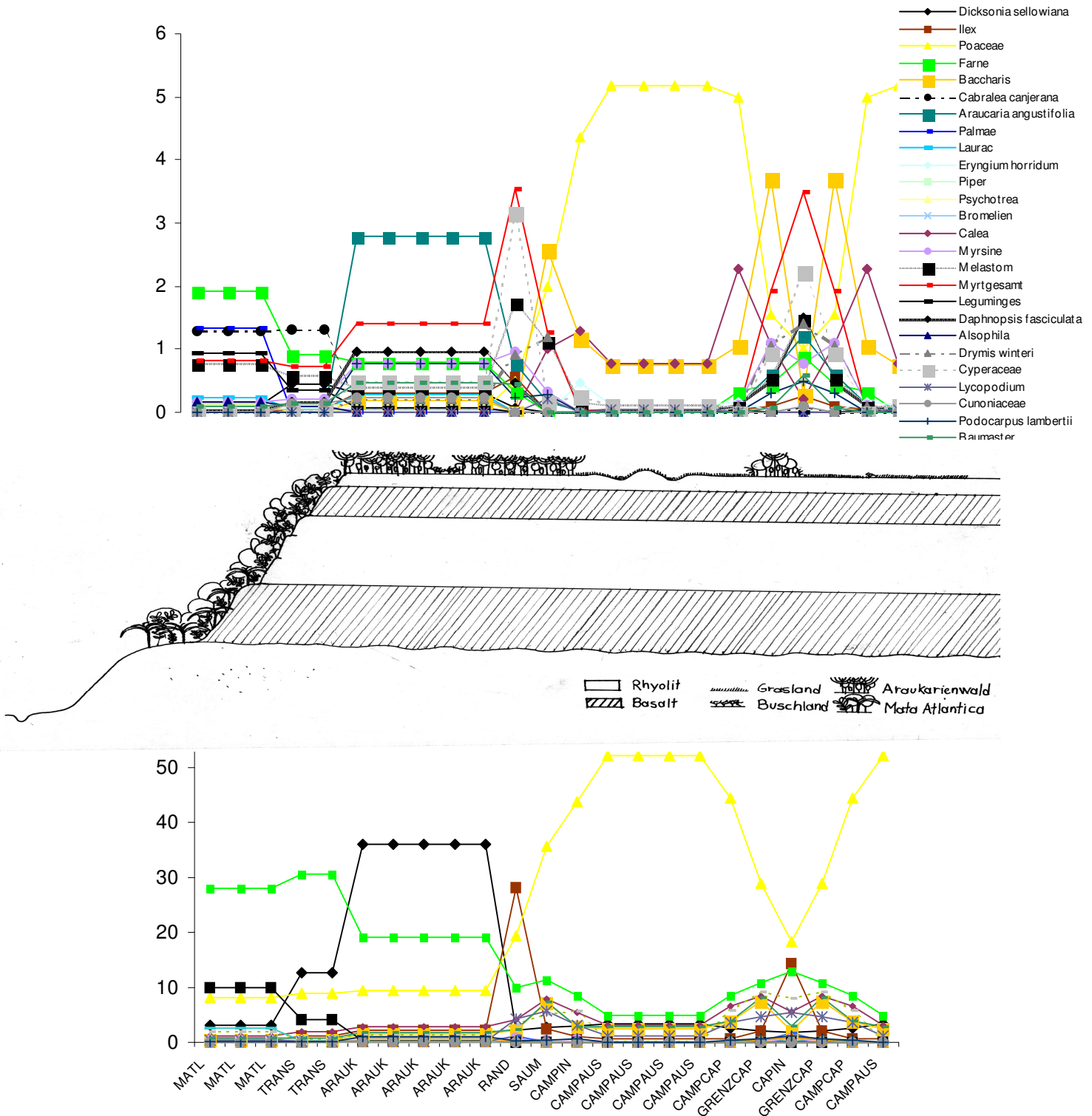


Abb. 4.15: Mittlere Deckungsgrade nach Braun-Blanquet (oben) und Prozentanteile im Pollenspektrum (unten) von dominanten Florenelementen entlang eines schematischen Transektes durch die verschiedenen ökologischen Einheiten des Projektgebietes Prö-Mata.

4.5.1 Pollen-Vegetations-Beziehungen für dominante Florenelemente

Eine wichtige Frage, die sich bei der Abbildung von Öko- bzw. Vegetationstypen durch palynologische Spektren stellt, ist wie stark einzelne Florenelemente in der Vegetationsdecke mit entsprechenden Pollentypen im Pollenspektrum korrelieren. Korrelationskoeffizienten nach Pearson wurden zu diesem Zweck aus Deckungsgraden nach Braun-Blanquet und entsprechenden Prozentanteilen im Pollenspektrum berechnet.

Von Bedeutung ist außerdem wie stark einzelne Florenelemente im Pollenbild durchschnittlich vertreten sind. Zur quantitativen Beschreibung des Pollen-Vegetations-Verhältnisses wurde ein Index erstellt, der es ermöglicht Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet mit palynologischen Spektren zu vergleichen. Der Prozentanteil der untersuchten Taxa wird dafür durch den ordinalen Braun-Blanquet Wert für den Deckungsgrad dividiert. Zur Erstellung der Indices für die einzelnen Taxa wurden die Mittelwerte der verschiedenen ökologischen Einheiten verwendet.

Tab. 4.5: Verhältniswerte und Korrelationskoeffizienten (Pearson) zwischen Braun-Blanquet-Deckungsgraden und prozentuellen Anteilen im Pollenspektrum für dominante Florenelemente im Pró-Mata Gebiet.

	Stechzylinder			Kollektoren		
	Vegetations- Pollen- Verhältnis	Vegetations- Pollen- Korrelation	Korrelations- signifikanz	Vegetations- Pollen- Verhältnis	Vegetations- Pollen- Korrelation	Korrelations- signifikanz
Araucaria	0.68	0.296	0.001	7.35	0.889	0.000
Asteraceae	8.91	0.400	0.000	10.02	-0.091	0.712
Baccharis	4.32	0.399	0.000	20.57	-0.157	0.548
Bromeliaceae	4.07	0.083	0.294	2.80	-0.090	0.731
Cabrlea	0.36	0.464	0.000	1.84	0.771	0.003
Cunnoniaceae	0.22	0.274	0.002	0.19	0.288	0.262
Cyperaceae	10.61	0.255	0.000	2.12	-0.002	0.993
Daphnopsis	0.76	0.054	0.430	1.57	-0.145	0.578
Dicksonia	50.65	0.239	0.005	9.56	0.209	0.400
Drymis	1.88	0.437	0.000	0.00		
Farne	18.26	0.244	0.004	24.92	-0.245	0.300
Ilex	29.19	0.713	0.000	26.51	0.594	0.012
Lauraceae	0.55	0.163	0.057	14.35	-0.058	0.824
Leguminosae	1.13	0.280	0.001	1.30	-0.065	0.804
Lycopodium	26.22	-0.062	0.470	64.61		
Melastom.	0.66	0.362	0.000	1.59	-0.005	0.989
Myrsine	0.83	0.090	0.295	3.71	0.515	0.034
Myrtaceae	0.42	0.408	0.000	2.05	0.502	0.040
Nephelea	52.64	0.263	0.002	0.34		
Palmae	0.54	0.448	0.000	14.71		
Piper	1.50	0.230	0.007	17.15		
Poaceae	40.17	0.629	0.000	15.63	0.863	0.000
Podocarpus	1.60	0.340	0.002	5.65	-0.044	0.866
Rubiaceae	0.43	-0.019	0.830	4.83		
Vernonia	3.92	0.000	0.996	2.52	-0.039	0.883
n	220	126	126	50	17	17

Taxa mit hohen Deckungsgraden und geringer Pollenüberlieferung kamen geringe Werte (<1) zu, Taxa mit geringen Deckungsgraden und hoher Pollenüber-

IV. Ergebnisse

lieferung hohe (> 5) und Taxa, die entweder gleichzeitig über einen geringen Deckungsgrad und geringe Pollenüberlieferung oder hohen Deckungsgrad und hohe Pollenüberlieferung verfügen, mittlere Werte von 1 bis 5. Cunniaceen, *Cabralea*, Myrtaceen, Rubiaceen, Palmen, Lauraceen, Melastomataceen, Araukarien, Daphnopsis, Myrsine und Leguminosen sind mit Verhältniswerten von < 1,13 in den Pollenspektren des Oberbodens unterrepräsentiert. *Alsophila*, *Dicksonia*, *Lycopodium*, Farne, Poaceen, Cyperaceen und *Ilex* sind mit > 8,9 überrepräsentiert. *Piper*, *Podocarpus*, *Drymis*, *Vernonia*, Bromeliaceen und Asteraceen mit der *Baccharis* nehmen Werte zwischen 1 und 5 ein. In den Pollenkollektoren hingegen, sind neben *Dicksonia*, Farnen, *Lycopodium*, Poaceen und *Ilex* auch Palmen, Lauraceen, Araukarien, *Piper*, *Podocarpus* und *Baccharis* überrepräsentiert. Auch Myrtaceen, *Cabralea*, *Daphnopsis* sind mit mittelhohen Werten vertreten. *Alsophila* hingegen ist im Gegensatz zu den Oberflächenproben unterrepräsentiert. Auch Cunniaceen, Leguminosen und *Drymis* fallen in diese Kategorie.

Die Bemessung der Korrelation zwischen Vegetationsdeckungsgraden und Pollenkonzentrationen erfolgte über Koeffizienten nach Pearson und der Signifikanz (p) dieses Koeffizienten. Für die Stechzylinderproben weisen Asteraceen, *Cabralea*, *Drymis*, Myrtaceen und Palmen einen Koeffizienten von > 0,4 auf. Die höchste Korrelation zeigen *Ilex* mit 0,713 und Poaceen mit 0,629. Die Korrelationen zwischen Vegetation und Pollen in den Pollenkollektoren liegen insgesamt niedriger oder existieren überhaupt nicht. Lediglich Araukarien (0,889), *Cabralea* (0,771) und Poaceen (0,863) weisen hohe Korrelationen auf. *Ilex* (0,594) *Myrsine* (0,515) und Myrtaceen (0,502) zeigen dort mittlere Korrelationen.

Beziehungen zwischen Vegetation und Pollenspektren

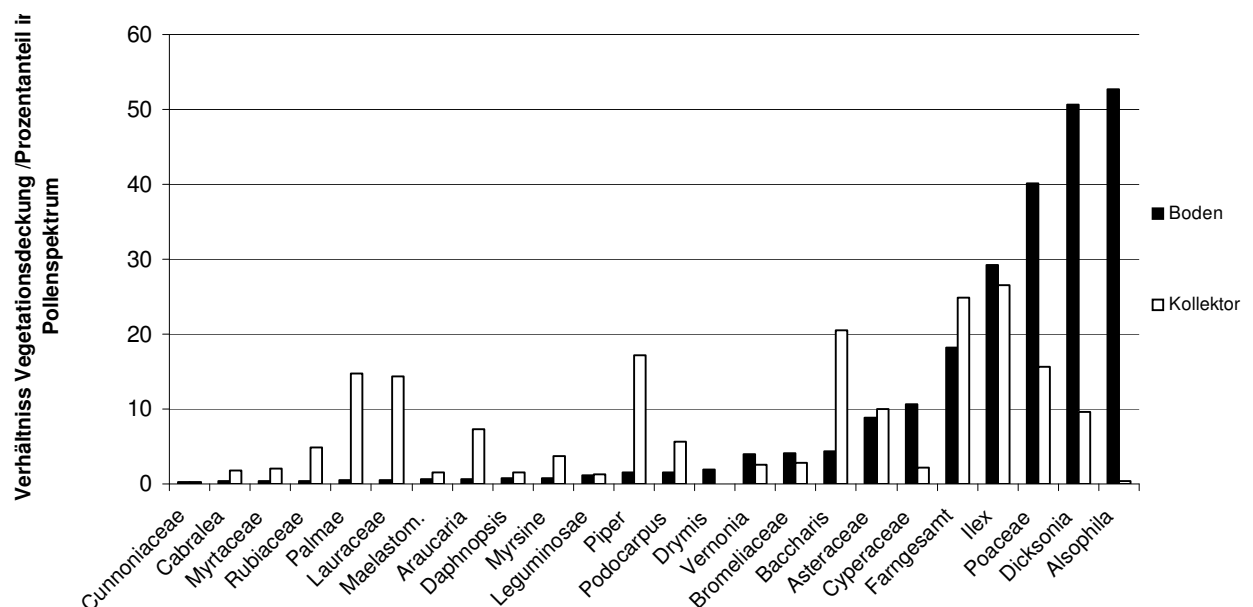


Abb. 4.16: Vergleich der Vegetations-Pollen-Verhältnisswerte einzelner Florenelemente für Stechzylinder und Kollektoren. Der Verhältniswert für Kollektoren ist ein Maß für das Ausstreupotential des entsprechenden Florenelements, Der Verhältniswert für Stechzylinder ist ein Maß für das Abbildungspotential im Boden.

4.6 Diversitätsindices von Pollenspektren

Zur Bemessung der Pollendiversität wurde aus den untersuchten Pollenspektren der Index nach SHANNON (1976) berechnet.

Bei den Stechzylinderproben nimmt der aus für jeden Vegetationstyp gemittelte Shannonindex vom Atlantischen Regenwald über den Transitionswald, Araukarienwald, Waldrandgesellschaften und Waldsaum bis zum Grasland hin ab. Dieser Trend zeigt sich bei den Pollenkollektoren noch deutlicher, bei den Streuproben hingegen relativ undeutlich. Innerhalb der Sukzessionsreihe Campos-Baccharisbuschland-Tibouchinasukzessionswald-Araukarienwald nimmt die Diversität in den Stechzylinderproben erwartungsgemäß zu. Auch bei den Pollenkollektoren zeigt sich dieser Trend, während die Diversität im Baccharisbuschland bei den Streuproben höher ist als im Tibouchinasekundärwald.

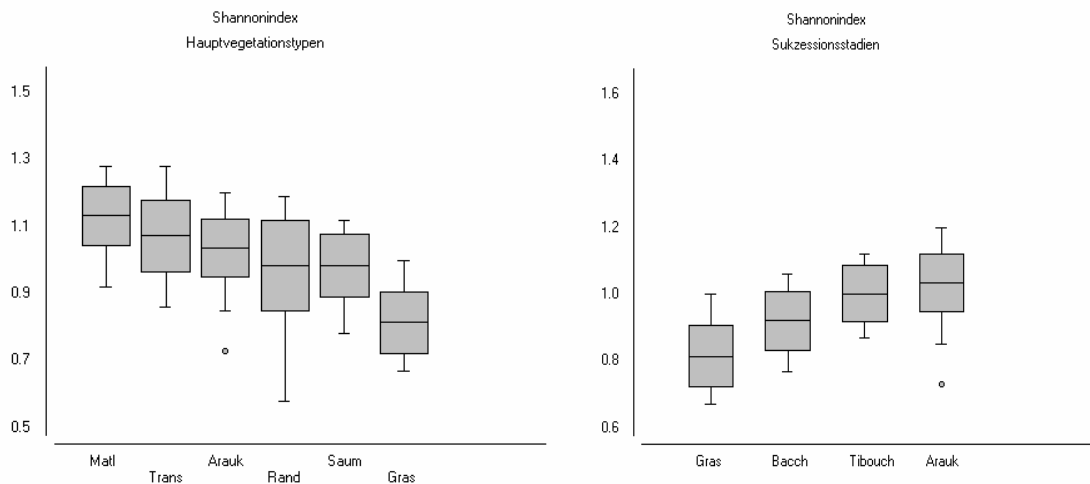


Abb. 4.17: Boxplots zur Darstellung der Mediane, Quartile und Extremwerte der Shannonindices für verschiedene Vegetationstypen Pró-Matas. Der Shannonindex ist ein Maß für Biodiversität. Er nimmt entlang der Hauptvegetationstypen vom atlantischen Wald bis zum Grasland ab und innerhalb der Sukzessionsreihe vom Grasland über Baccharisbuschland, Tibouchinawälder bis zu den Araukarienwäldern hin zu.

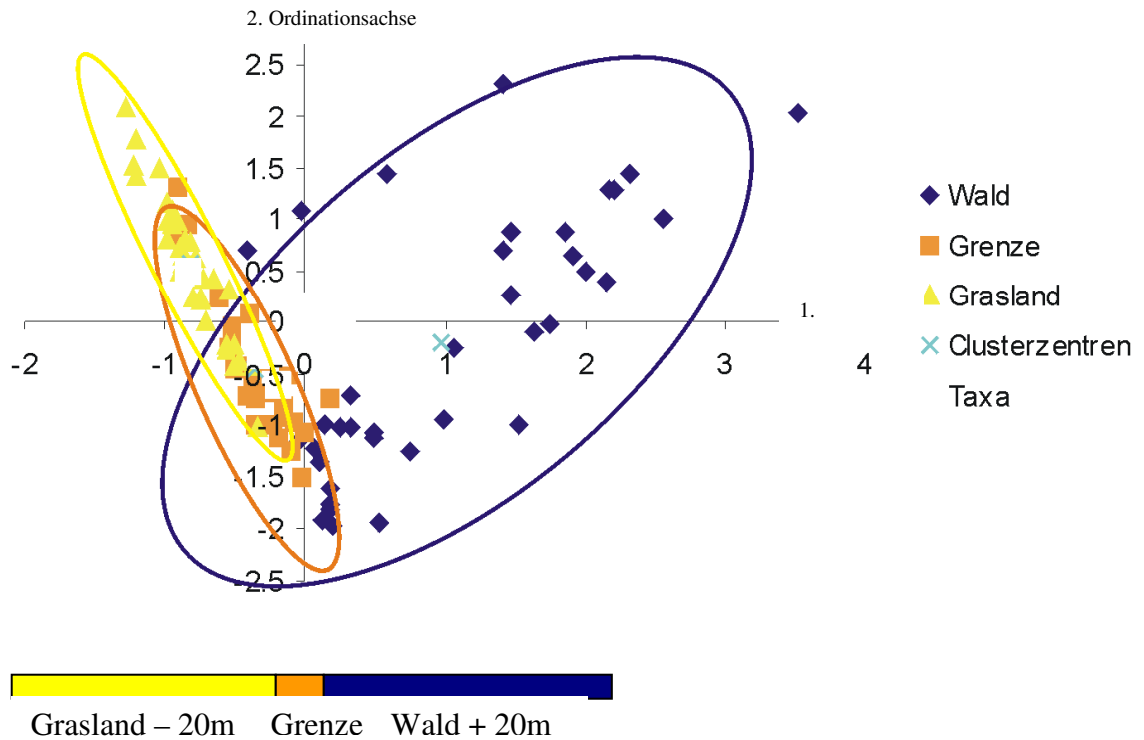
4.7 Abbildung der Wald-Graslandgrenze durch Pollenspektren

Die Übergangszone zwischen Wald und Grasland ist für Fragestellungen, die die Raumstruktur und Dynamik im Wald-Graslandmosaik betreffen, von besonderem Interesse. Es wurden daher mehrere Transekte angelegt, die die Grenze zwischen diesen antagonistischen Vegetationstypen schneiden. Oberflächenproben wurden in 10 m großen Intervallen entlang dieser Transekte entnommen (Abb. 3.1.) und hinsichtlich der Pollenzusammensetzung untersucht. Dadurch konnte ein genau definierter räumlicher Bezug zwischen der Vegetation und der palynologischen Zusammensetzung im Oberboden hergestellt werden. Die multivariate statistische Analyse durch PCA zeigte, dass sich die Zusammensetzung der Pollenspektren an der Wald-Graslandgrenze innerhalb von nur 20 m stark verändert. Das in Abb. 4.14 dargestellte PCA-Diagramm zeigt verschiedene Clustergruppen, die den Vegetationstypen Grasland, Waldsaum und Waldrand entsprechen. Das Ordinationsfeld wird von Poaceen und *Ilex* aufgespannt. Die Konzentration von *Ilex* steigt zum Wald hin rapide an,

IV. Ergebnisse

während sich der Anteil der Gräser dort stark dezimiert. Weitere wichtige Taxa des Waldes sind Myrtaceen, *Daphnopsis*, *Myrsine*, *Drymis*, *Podocarpus*, Melastomataceen und monoete verrucate Sporen während der Übergang zum Grasland durch Asteraceen, Cyperaceen, *Baccharis* und *Lycopodium* bestimmt wird.

A: Einordnung der untersuchten Punkte



B: Palynomorpha

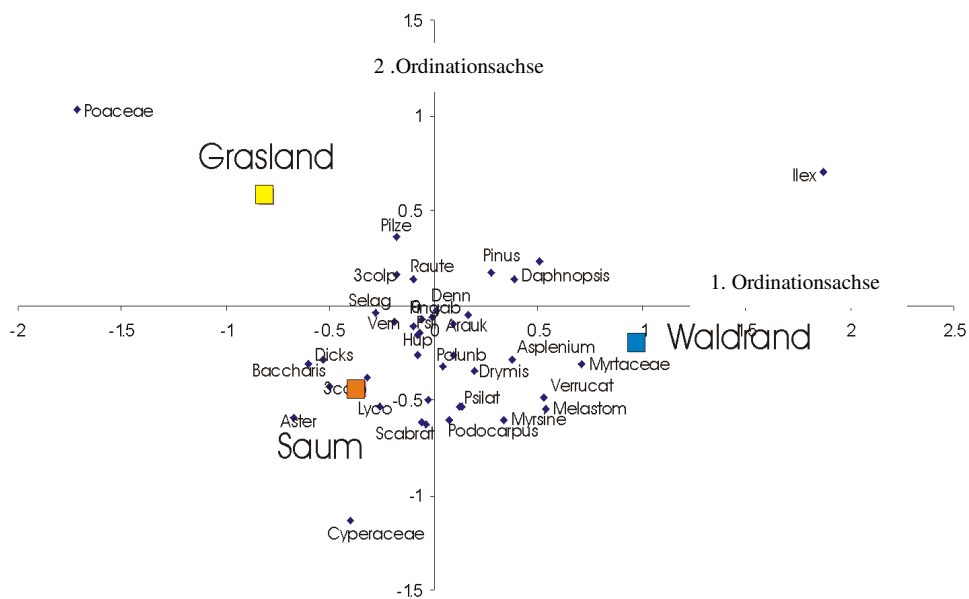


Abb. 4.18: PCA von palynologischen Spektren aus dem Wald-Graslandökoton. Die Ellipsen definieren die 95% Konfidenzintervalle der untersuchten Vegetationstypen. Die erste Ordinationsachse erklärt 60,4 % der Varianz, die zweite lediglich 16,02 %.

4. 7 Charakterisierung der ökologischen Einheiten Pró-Matas durch Bodenparameter in Oberflächenproben

4.7.1 Physikalisch-chemische Bodenparameter der Oberflächenproben

Parallel zur palynologischen Zusammensetzung wurden in 120 der Oberflächenproben einfach zu bestimmende physikalisch-chemische Parameter gemessen. Dadurch sollten zum einen weitere Klassifikationskriterien gewonnen und zum anderen Zusammenhänge zwischen Ausgangsgestein, Klima, Böden und Vegetation aufgedeckt werden.

Tab. 4.6: Mittelwerte und Standardabweichung für Trockenraumdichte (TRD), Nassgewicht bei Sättigung (NG), Wasserhaltekapazität (WK), pH-Wert (pH), Kohlenstoffgehalt (C), Stickstoffgehalt (N), Kohlenstoff-Stickstoffverhältnis (C/N) und Delta C13 Werte.

		TRD (g)	NG (g)	WK	PH	C/N	C (%)	N (%)	C13 / C12 (‰)
atlantischer Wald	Mittel	80.37	173.04	2.19	4.76	11.61	9.2	0.79	-25.5250
	Stab	15.52	16.23	0.24	0.81	1.75	4.79	0.35	0.6107
Transitionswald	Mittel	111.38	213.61	1.97	4.4	11.37	8.22	0.72	
	Stab	24.82	19.93	0.41	0.29	1.5	3.92	0.33	
Araukarienwald	Mittel	60.88	166.66	3	3.98	13.67	14.53	1.03	-25.5843
	Stab	22.32	22.92	0.87	0.39	1.17	5.51	0.37	0.6272
Waldrand	Mittel	56.88	175.77	2.84	4.2	16.57	25.65	1.55	
	Stab	11.62	11.42	0.58	0.38	0.67	3.23	0.18	
Waldsaum	Mittel	66.45	186.26	2.61	4.49	17.28	21.2	1.22	
	Stab	16.85	17.28	0.44	0.47	2.67	7.22	0.19	
Grasland innen	Mittel	72.51	181.38	2.54	4.3	17.18	19.81	1.16	
	Stab	29.16	68.7	1.01	0.49	0.66	4.92	0.29	
Grasland außen	Mittel	71.22	196.84	2.25	4.3	16.54	18.94	1.15	-14.4933
	Stab	21.03	11.19	0.61	0.36	1.97	5.45	0.32	0.1973
<u>Geo.typ</u>									
Rhyodazit	Mittel	66.94	170.59	2.78	4.29	16.47	20.92	1.27	
	Stab	24.16	23.71	0.75	1.21	1.76	5.47	0.31	
Basalt	Mittel	84.43	185.56	2.28	4.54	12.01	9.90	0.81	
	Stab	22.14	19.47	0.42	1.84	1.79	3.94	0.28	

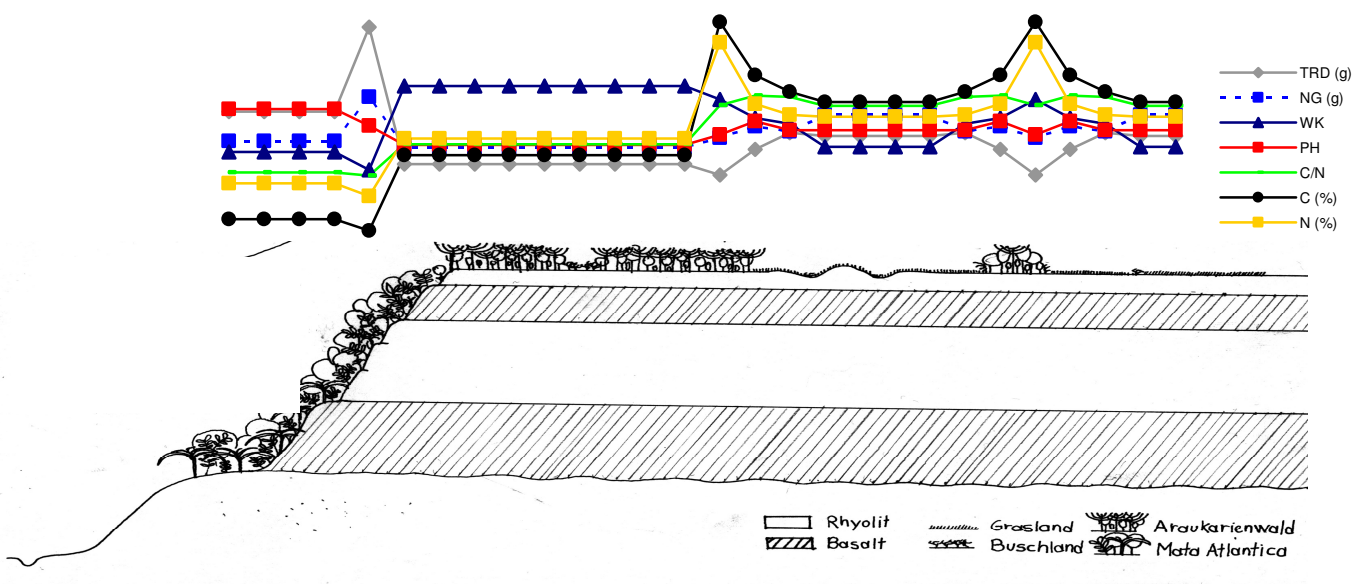


Abb. 4.19: Verlaufskurven verschiedener gemittelter und normierter Bodenparameter entlang eines schematischen Ost-West-Transektes durch das Pró-Mata Gebiet.

IV. Ergebnisse

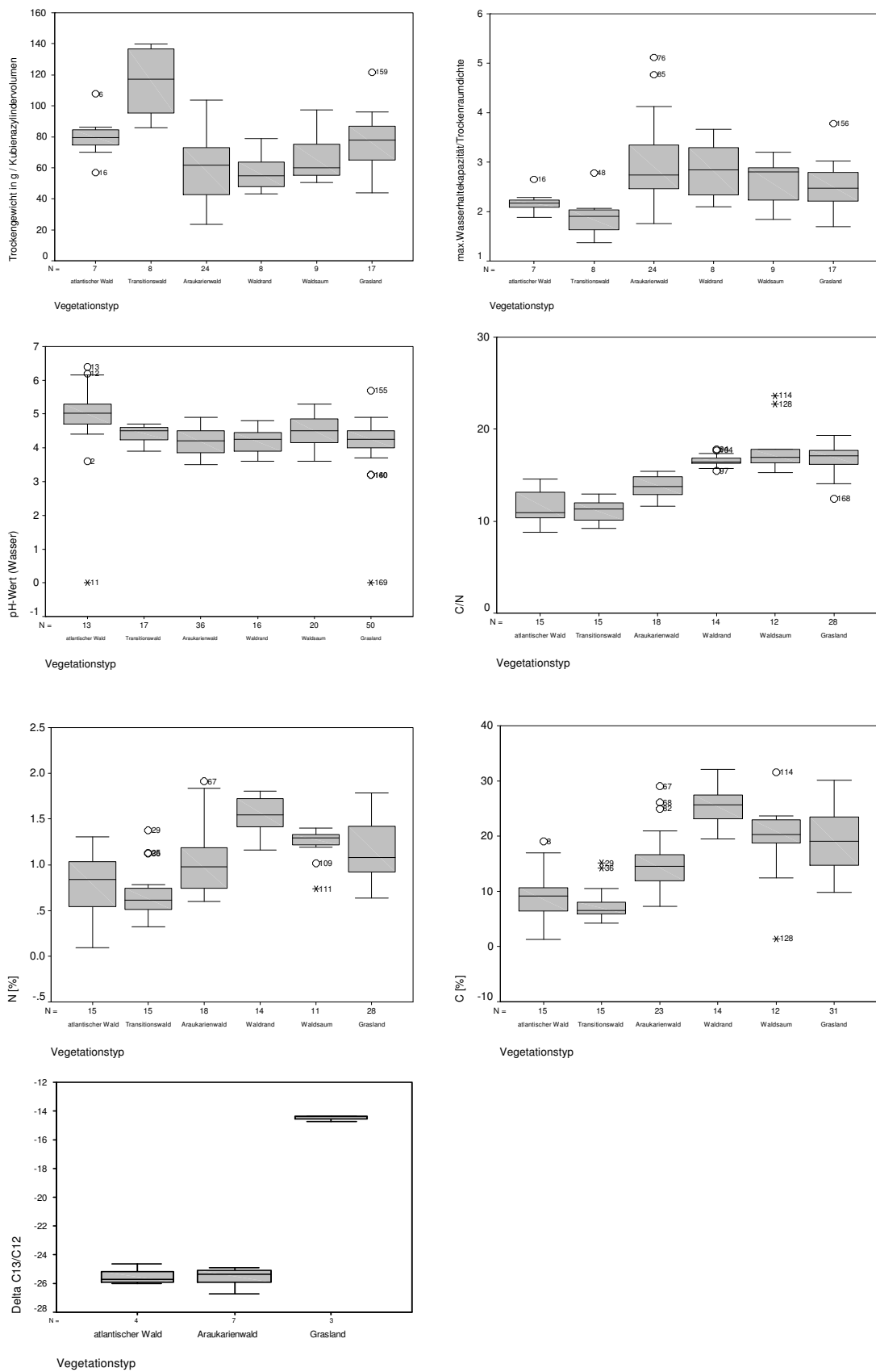


Abb. 4.20: Boxplots zur Darstellung statistischer Kennwerte (Mediane, Quartile, Extremwerte) für verschiedene Bodenparameter in Stechzylinderproben. Die Werte wurden für aufeinander folgende ökologische Einheiten entlang eines Transektes durch das Projektgebiet ermittelt.

IV. Ergebnisse

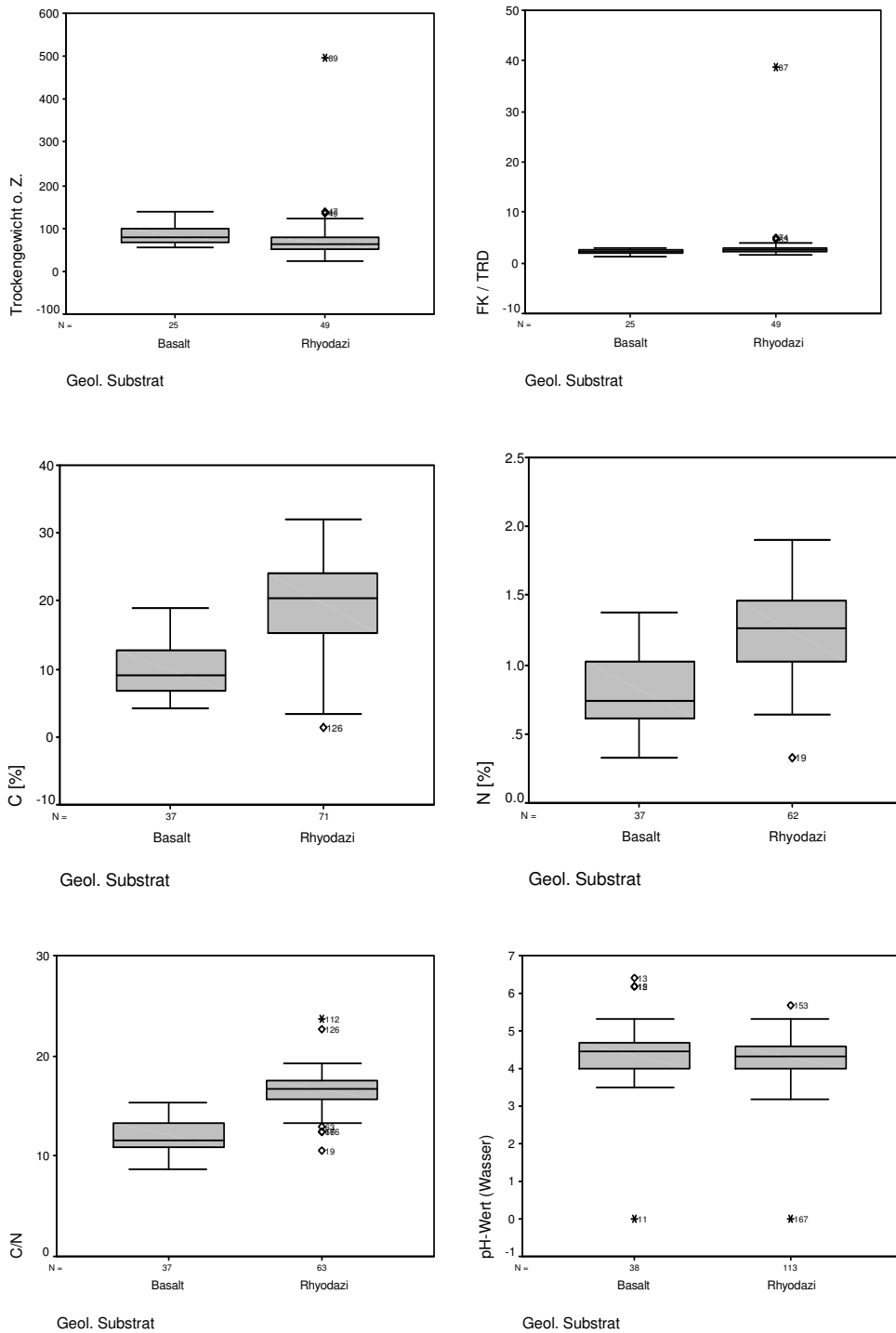


Abb. 4.21: Boxplots zur Darstellung statistischer Kennwerte (Mediane, Quartile, Extremwerte) für verschiedene Bodenparameter in Stechzylinderproben in Abhängigkeit vom Ausgangsgestein.

Tab. 4.7: Signifikanz der Mittelwerte von Bodenparametern zur Abgrenzung von Vegetationseinheiten von Pró-Mata. Die statistischen Tests erfolgten durch einen einseitigen ANOVA Signifikanztest.

	TG	NG	WK	pH	C	N	CN	C13/C12
Matl/Arauk	< 0.01	> 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	> 0.05
Matl/Rand	< 0.05	< 0.01	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	
Matl/Saum	> 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.05	< 0.01	
Matl/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Arauk/Rand	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	
Arauk/Saum	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	> 0.05	< 0.01	
Arauk/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.01	> 0.05	< 0.01	< 0.01
Rand/Saum	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	
Rand/Gras	> 0.05	< 0.05	> 0.05	> 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05	
Saum/Gras	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	> 0.05	
Bas/Rhyo	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	

In Tab 4.6 sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der gemessenen Bodenparameter in den verschiedenen ökologischen Einheiten angegeben. Abb. 4.19 zeigt den Verlauf normierter Mittelwerte entlang eines Transektes durch das Projektgebiet. Die statistischen Kennwerte der Bodenparameter in Abhängigkeit vom Vegetationstyp und vom Ausgangsgestein sind außerdem in Abb. 4.20 und Abb. 4.21 in Form von Boxplots dargestellt. Tab. 4.9. zeigt wie signifikant sich die Mittelwerte zwischen den einzelnen Vegetationstypen und dem geologischen Ausgangsgestein unterscheiden.

Die mittlere **Trockenraumdichte** des Oberbodens ist im Atlantischen Regenwald (80 g) und im Transitionswald (111 g) signifikant höher als im Araukarienwald (61 g) und in den Waldrändern (56 g). Zum Grasland hin steigt sie über den Waldsaum (66 g) dann wieder auf 72 g an.

Die maximale **Wasserhaltekapazität** ist im Araukarienwald mit 3 signifikant höher als im atlantischen Wald (2,16) und im Transitionswald (1,97). Zum Grasland hin wird dieses Verhältnis über den Waldrand mit 2,84, den Waldsaum mit 2,61 bis zum Grasland mit 2,4 wieder ungünstiger.

Die **Bodenacidität** nimmt mit zunehmender Höhe vom Atlantischen Regenwald mit mittleren Werten von pH 4,7 über die Transitionsnebelwälder mit 4,3 bis zum Araukarienwald mit 4,1 ab. Er steigt dann an der Wald-Graslandgrenze auf 4,2 im Waldrand und 4,5 im Waldsaum an. Im Grasland beträgt er durchschnittlich 4,3. Die Werte weisen eine sehr große Streuung auf und sind nicht signifikant.

Der **Kohlenstoffgehalt** des Atlantischen Regenwaldes ist signifikant geringer als im Araukarienwald (14,53 %). Der Transitionswald (8,22 %) weist die geringsten Werte auf. In den Waldrandgesellschaften erreichen die C-Gehalte mit 25, 65 % ein absolutes Maximum und fallen dann wieder über 21, 2 % im Waldsaum und 19,81 % im walddahen Grasland bis hin auf 18, 49 % im walddahen Grasland ab. Das Grasland weist aber insgesamt immer noch signifikant höhere Werte auf als der Araukarienwald. Die Stickstoffkonzentrationen korrelieren mit den Kohlenstoffkonzentrationen.

C/N-Verhältnisse werden entlang des Transektes vom Transitionswald (11,37) und Atlantischen Regenwald (11,61) über den Araukarienwald (13,67) bis hin zum Grasland (17,18) immer ungünstiger. Das weiteste C/N-Verhältnis weist der Waldsaum auf (17,28).

Ein weiterer interessanter Bodenparameter, von dem bekannt ist, dass er maßgeblich von der Vegetationszusammensetzung beeinflusst wird, sind

C13/C12 Isotopenverhältnisse. Diese sind in den Waldgesellschaften mit -25% signifikant niedriger als im Grasland mit -14% . Araukarienwald und atlantischer Wald lassen sich auf diese Weise nicht voneinander unterscheiden.

Signifikante Unterschiede gibt es auch im Bezug auf das Ausgangsgestein: Während die Mittelwerte der Trockenraumdichten und pH-Werte in Böden über Basalt gegenüber Böden über Rhyodazit nur unwesentlich erhöht sind, weisen die Kohlenstoff- und Stickstoffkonzentrationen dort deutlich niedrigere Werte auf. Ähnlich verhält es sich mit den C/N Verhältnissen.

4.7.2 Abgrenzung von ökologischen Einheiten des Pró-Mata Gebietes durch multivariate Analyse von Bodenparametern

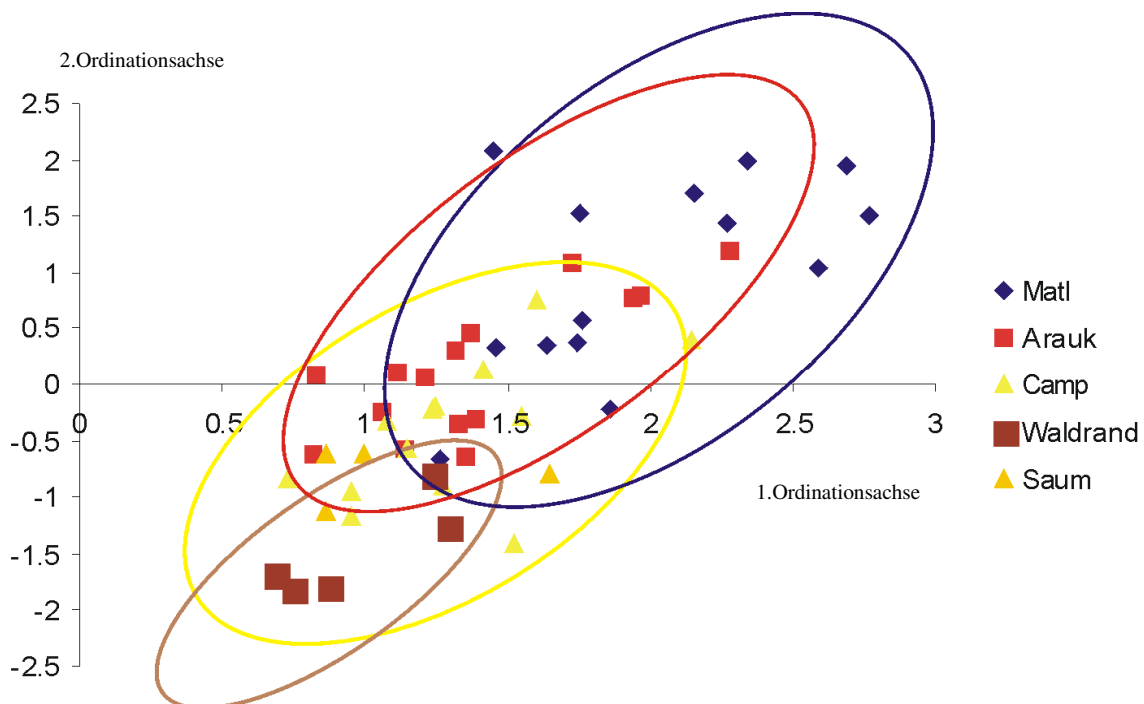


Abb. 4.22: PCA von über ihren Mittelwert normierten Bodenparametern (pH, N, C, C/N, TRD, NK und FK) in Abhängigkeit von verschiedenen ökologischen Einheiten von Pró-Mata. Die Ellipsen umranden die 95% Konfidenzbereiche. Die erste Ordinationsachse erklärt 66,9 % der Varianz, die zweite 15,99 %.

Neben Pollenspektren sollten auch Bodenparameter zur Charakterisierung und Abgrenzung verschiedener ökologischer Einheiten von Pró-Mata herangezogen werden. Die multivariate Analyse mehrerer Bodenparameter wurde ebenfalls über PCA realisiert.

Die Clustergruppen trennen sich entlang einer Diagonale, die eine Hauptkomponente in Richtung der 1. Ordinationsachse und eine kleinere in Richtung der 2. Ordinationsachse aufweist. Die weit streuende Clustergruppe des atlantischen Waldes ist dabei am weitesten im positiven Bereich beider Achsen angeordnet. Sie wird dicht von der Araukarienwaldgruppe gefolgt, die sich in weiten Bereichen mit dem atlantischen Regenwald überschneidet. Darauf folgen die Punkte aus dem Grasland und dem Waldsaum, die hier in einem Cluster zusammengefasst werden. Diese ebenfalls weit streuende Gruppe vermittelt zwischen den eigentlichen Waldgesellschaften und dem klar davon ab-

getrennten Waldrand. Dessen relativ eng gefasstes Cluster liegt am weitesten im negativen Bereich der Diagonale.

Die verschiedenen ökologischen Einheiten Pró-Matas lassen sich durch multivariate Analyse von Bodenparametern nicht so klar gegeneinander abgrenzen wie durch Analyse von Pollenspektren.

4.7.3 Direkte Gradientenanalyse zur Abgrenzung der ökologischen Einheiten durch Palynomorpha und Bodenparameter.

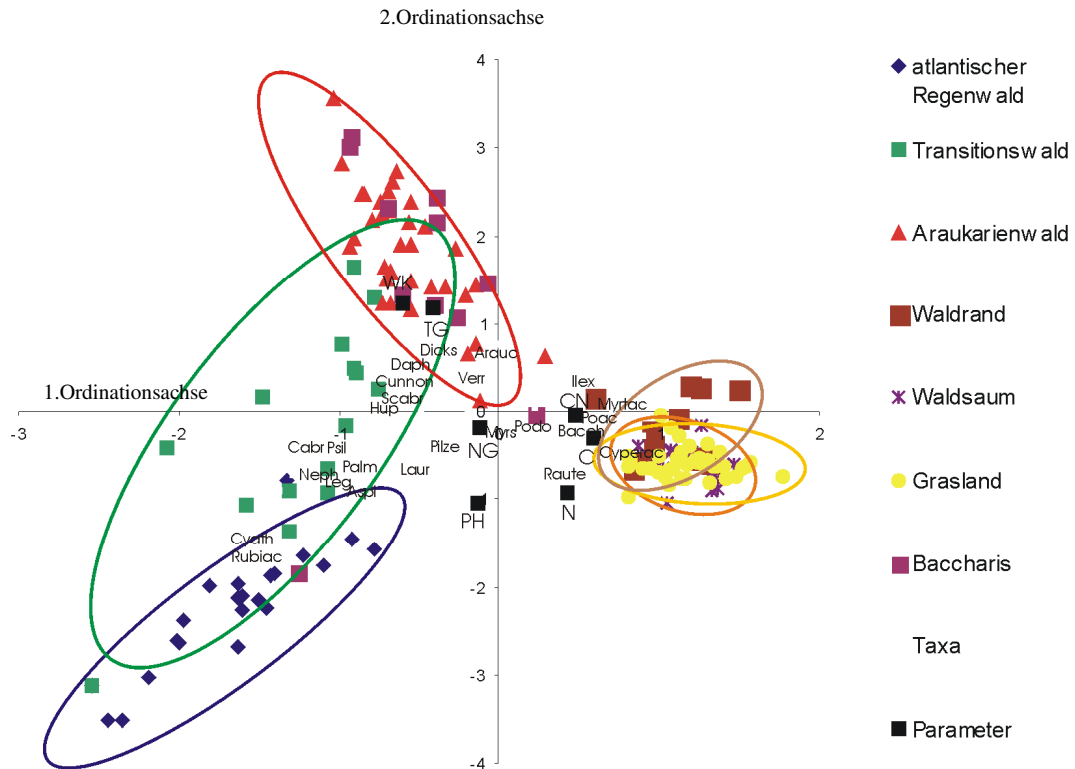


Abb. 4. 23: RDA-Ordinationsdiagramm zur Darstellung der Beziehungen zwischen Palynomorpha und Bodenparametern. Die Werte für Ortspunkte, Taxa und Bodenparameter sind hier im Triplot dargestellt. Die Ellipsen beschreiben die 95% Konfidenzbereiche. (Bod.parameter: TG=Trockenraumdichte, WK=Wasserhaltekapazität, NG=Nassgewicht bei Sättigung, N=Stickstoffgehalt, C=Kohlenstoffgehalt, C/N, PH). Die erste Ordinationsachse erklärt 25,36 % der Varianz, die zweite 13, 15 %.

Die Synthese von palynologischen Datensätzen mit Bodenparameter erfolgte über RDA- (Redundancy analysis) Verfahren. Durch dieses Ordinationsverfahren zur direkten Gradientenanalyse lassen sich die Beziehungen aller identifizierten Palynomorpha und untersuchten Bodenparameter gleichzeitig analysieren.

Grasland,- Waldsaum- und Waldränder werden entlang der ersten Ordinationsachse vollständig von den Waldtypen getrennt. Grasland,- Waldsaum- und Waldrand hingegen entmischen sich nur unvollständig.

So wie bei der indirekten Gradientenanalyse liegen die Punkte der Baccharissukzessionsflächen innerhalb des Araukarienwaldclusters.

Araukarienwald und Atlantischer Regenwald auf der anderen Seite trennen sich entlang der 2. Ordinationsachse vollständig in separate Cluster auf. Das Übergangsfeld wird vom Transitionswald eingenommen.

Die Waldtypen lassen sich also bei gleichzeitiger Betrachtung von Pollenspektren und Bodenparameter durch RDA klarer gegeneinander abgrenzen, die

offenen Vegetationstypen Grasland Waldsaum und Waldrand hingegen durch ausschließliche Betrachtung von Pollenspektren durch PCA.

Wichtige Pollentypen, die in Richtung des Atlantischen Regenwaldes und Transitionswaldes orientiert sind, sind Rubiaceen, *Asplenium*, *Cabrlea*, *Nephelea*, *Alsophila* u.a. Wichtige Taxa im Araukarienwald sind *Dicksonia*, *Araucaria*, *Daphnopsis* und verrucate Sporen. Der Grasland-Waldsaumbereich wird durch Poaceen, *Baccharis*, Asteraceen, *Lycopodium*, *Selaginella* u.a. definiert, die sich in Richtung der zweiten Ordinationsachse mit Taxa des Waldrandes wie Myrtaceen und *Drymis* vermischen. Definiert wird diese Gruppe durch *Ilex*, das weiter im positiven Bereich der zweiten Ordinationsachse angeordnet ist. Der Vektor des Kohlenstoffgehalts ist in Richtung der ersten Ordinationsachse zu den Clustergruppen des Graslandes und Waldsaums hin orientiert und hat seinen Endpunkt in der Nähe der Poaceen, Asteraceen und *Baccharis*, die diese Gruppen definieren. Das C/N Verhältnis wird durch einen ähnlichen Vektor beschrieben, der leicht in Richtung von *Ilex* ausgelenkt ist. *Ilex* charakterisiert die Waldrandgruppe. Der Vektor des pH-Wertes zeigt in Richtung der 2. Ordinationsachse in Richtung negativer Werte und ist damit ein Faktor der zur Trennung des atlantischen Regenwaldes vom Araukarienwald beiträgt. Trockenraumdichte und maximale Wasserhaltekapazität hingegen sind in positiver Richtung der 2. Ordinationsachse und in negativer Richtung der 1. Ordinationsachse ausgerichtet. Sie definieren damit die Araukarienwaldgruppe. Die Endpunkte dieser Bodenparameter kommen in der Nähe von *Dicksonia* zu liegen. Der Vektor des Stickstoffgehaltes zeigt in entgegen gesetzter Richtung entlang der 2.Ordinationsachse.

4.8 Analyse palynologischer Spektren aus Bohrkernen zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte von Pró-Mata

Neben dem heutigen kleinräumigen Vegetationsmosaik Pró-Matas sollte auch die Vegetationsgeschichte des Projektgebietes räumlich hochauflösend rekonstruiert werden. Dazu wurden mehrere Bohrkern aus Böden und flachen Mooren in den verschiedenen ökologischen Einheiten Pró-Matas entnommen und palynologisch untersucht. In Abb. 4.19 werden die untersuchten Profile in Pollendiagrammen dargestellt.

In den Bodenprofilen aus dem Grasland und aus dem Araukarienwald wurden außerdem C13/C12 Isotopenverhältnisse bestimmt, die heute vielfach zur Untersuchung von Vegetationsdynamik herangezogen werden.

Das Isotopenverhältnis C13/C12 ist an die biochemischen Reaktionen, die während der Photosynthese ablaufen, gekoppelt und wird daher maßgeblich vom Verhältnis von C3-Pflanzen zu C4-Pflanzen beeinflusst (DENIES 1980). Durch eine Arbeit in Südostbrasilien konnte z.B. gezeigt werden, dass selbst ein erst vor 10 Jahren angelegter Galeriewald ein Signal in Form eines erniedrigten Delta C12/C13 Wertes an den Boden schickt (ALCÂNTARA 2004). Isotopenverhältnisse im Araukarienwald- und Graslandprofil sind in Abb. 4.20 neben dominierenden Pollentypen und Bodenparametern dargestellt.

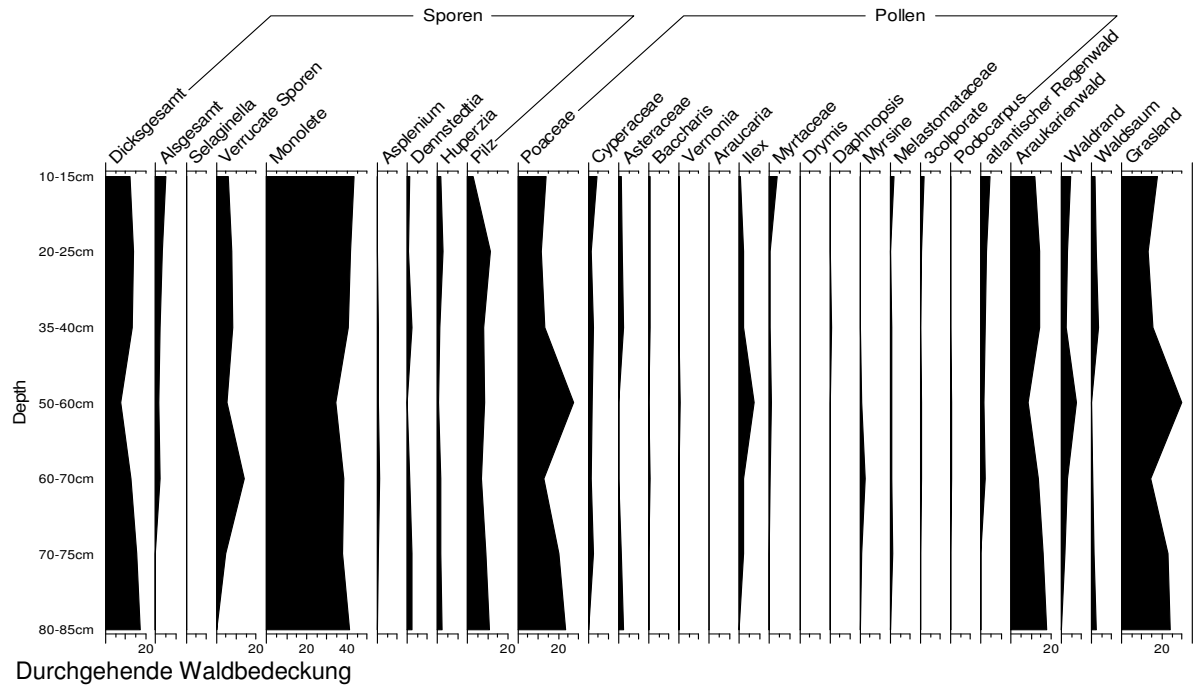
IV. Ergebnisse

Abb. 4.24: Diagramme zur Darstellung der Pollenüberlieferung in Boden- und Moorprofilen von unterschiedlichen Vegetationstypen in Pró-Mata.

Bodenprofile

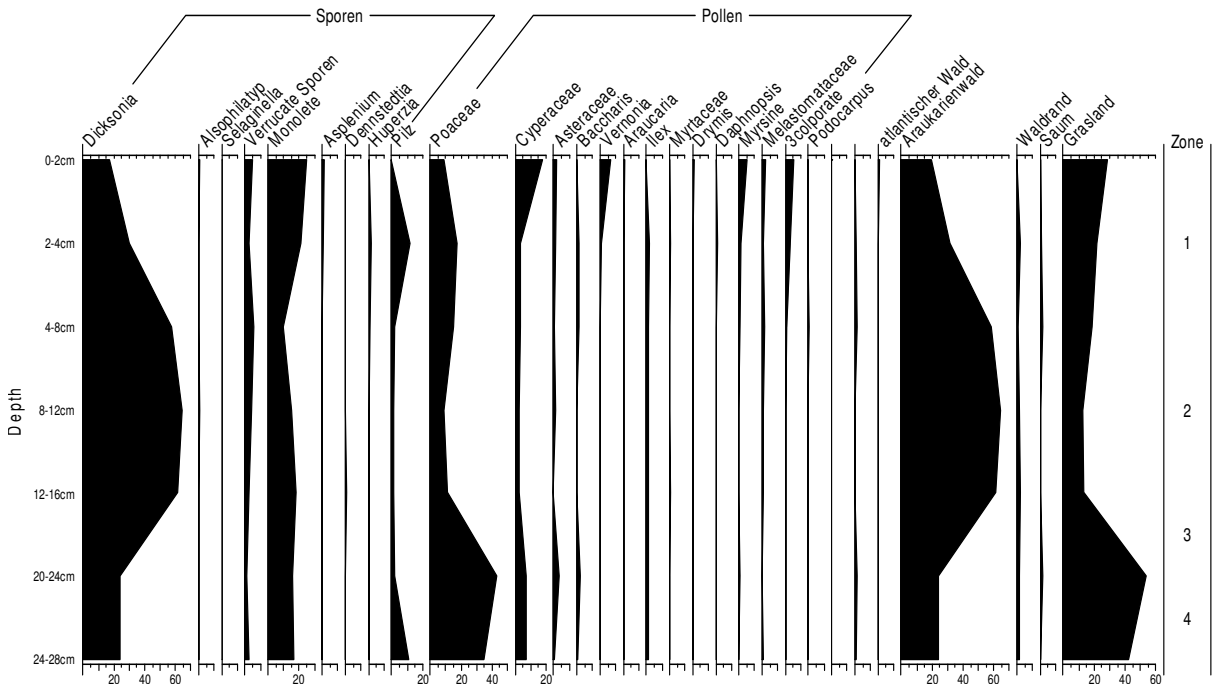
E1 - oberer Atlantischer Regenwald (Transitionswald)

UTM 578679
6737827
Höhe 860 m



W0- Araukarienwald

UTM 578045
6737515
Höhe 925 m



Zone 4: Graslanddominierte Umgebung mit hohen Anteilen von Poaceen (40 %), Cyperaceen (8 %) und Pilzen (10%). Asteraceen und *Baccharis* sind ebenfalls leicht erhöht.

Zone 3: Übergang von Graslanddominierter zu Araukarienwalddominierter Umgebung

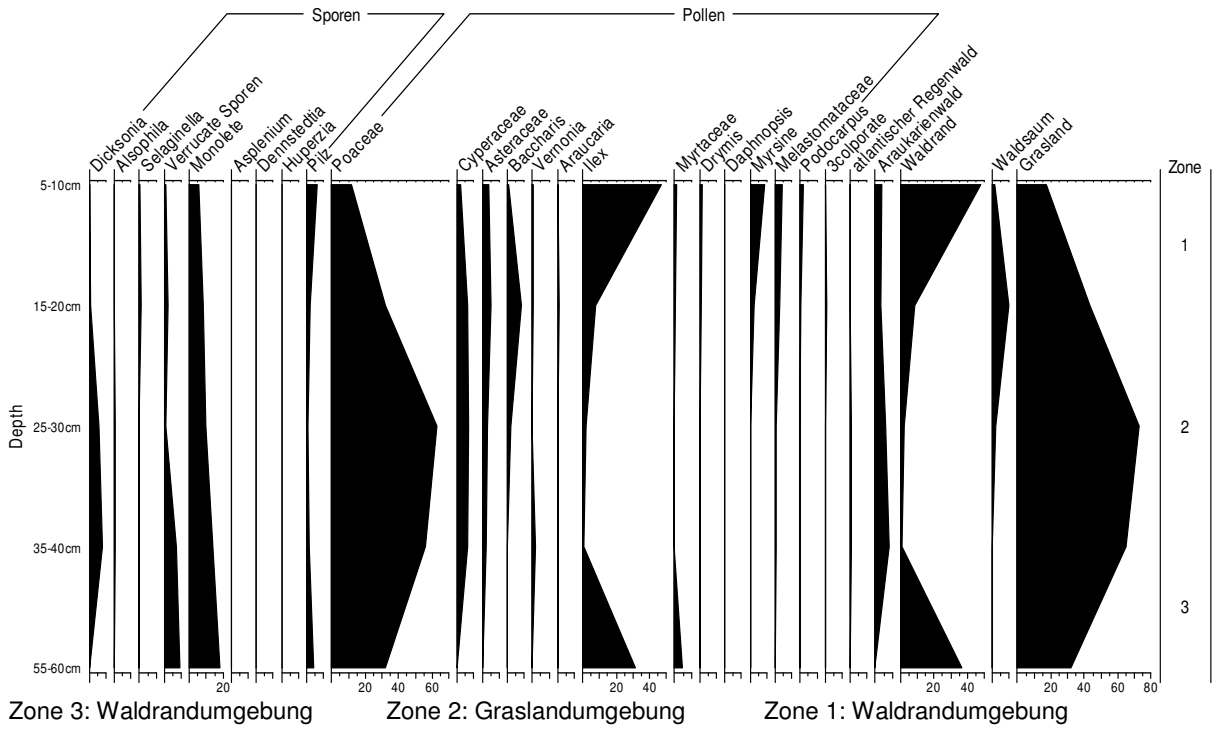
Zone 2: Araukarienwalddominierte Umgebung mit hohem *Dicksonia*anteil

Zone 1: heutige Situation

IV. Ergebnisse

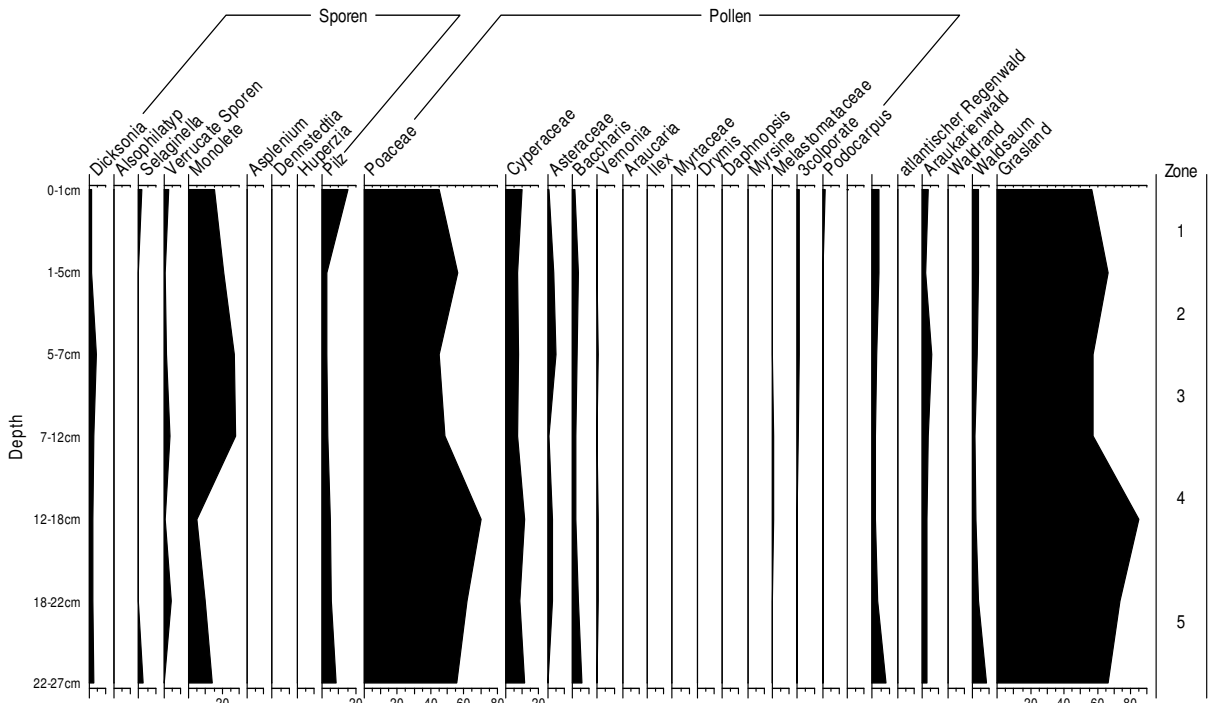
S1-Waldrand

UTM 576718
6737796
Höhe 937 m



C0 – Grasland

UTM 576820
6737893
Höhe 923 m

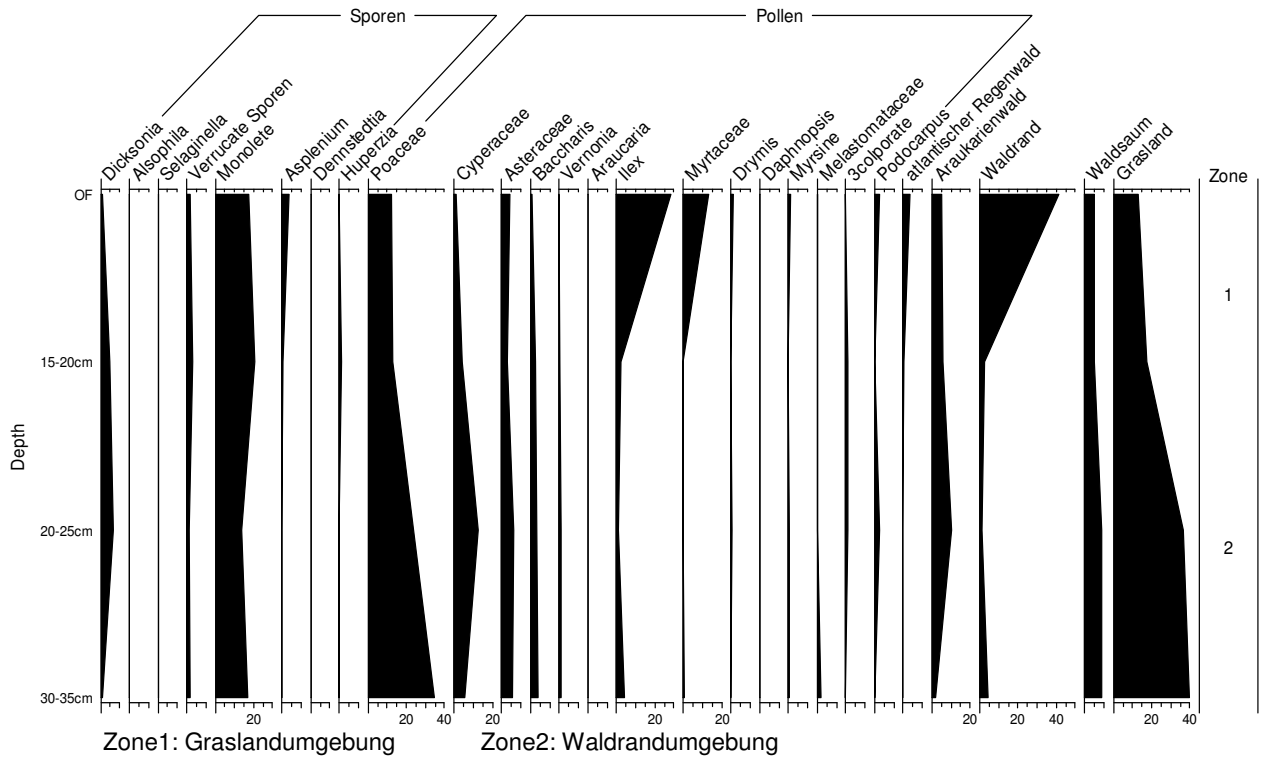


- Zone 5: Hoher Graslandanteil mit einem Anstieg von 65 auf 80 %
- Zone 4: Rückgang des Graslandanteils auf 50 %, Anstieg monoletter Sporen
- Zone 3: Plateau mit relativ geringen Graslandanteilen von 50%, hoher Anteil monoletter Sporen
- Zone 2: Erneuter Anstieg des Graslandanteils auf über 60 %, leichter Rückgang monoletter Sporen
- Zone 1: Heutige Verhältnisse. Leichter Rückgang des Graslandanteils, der von einem erhöhten Anteil von Pilzen ausgeglichen wird

IV. Ergebnisse

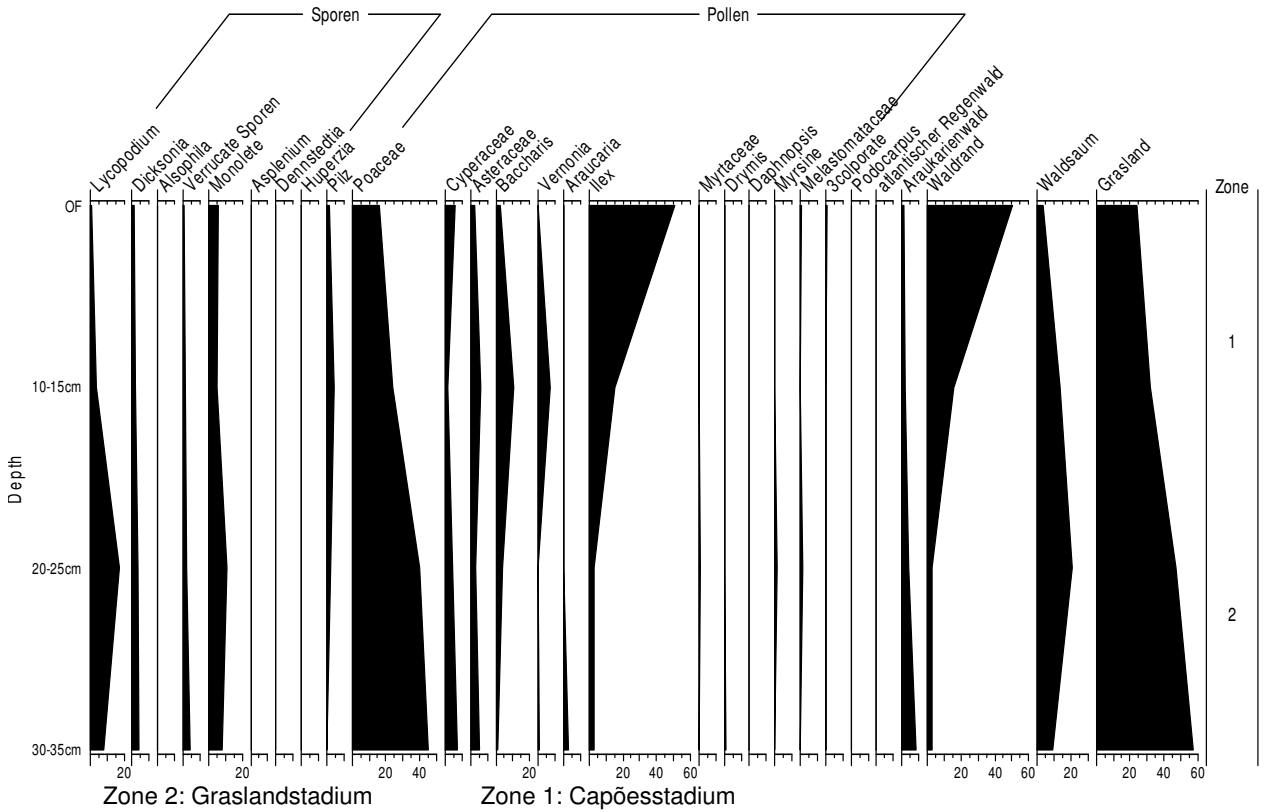
R1C – Capões

UTM 577392
6737572
Höhe 935 m



S1C – Capões

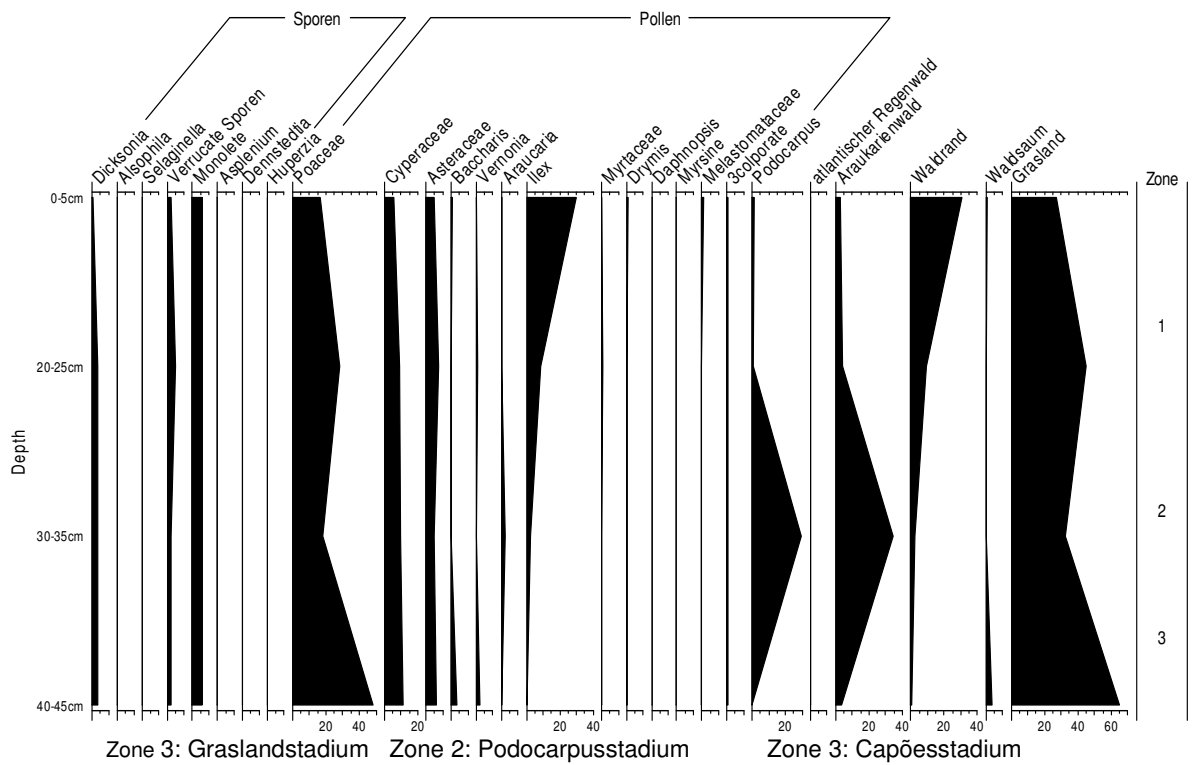
UTM 576823
6737887
Höhe 930 m



IV. Ergebnisse

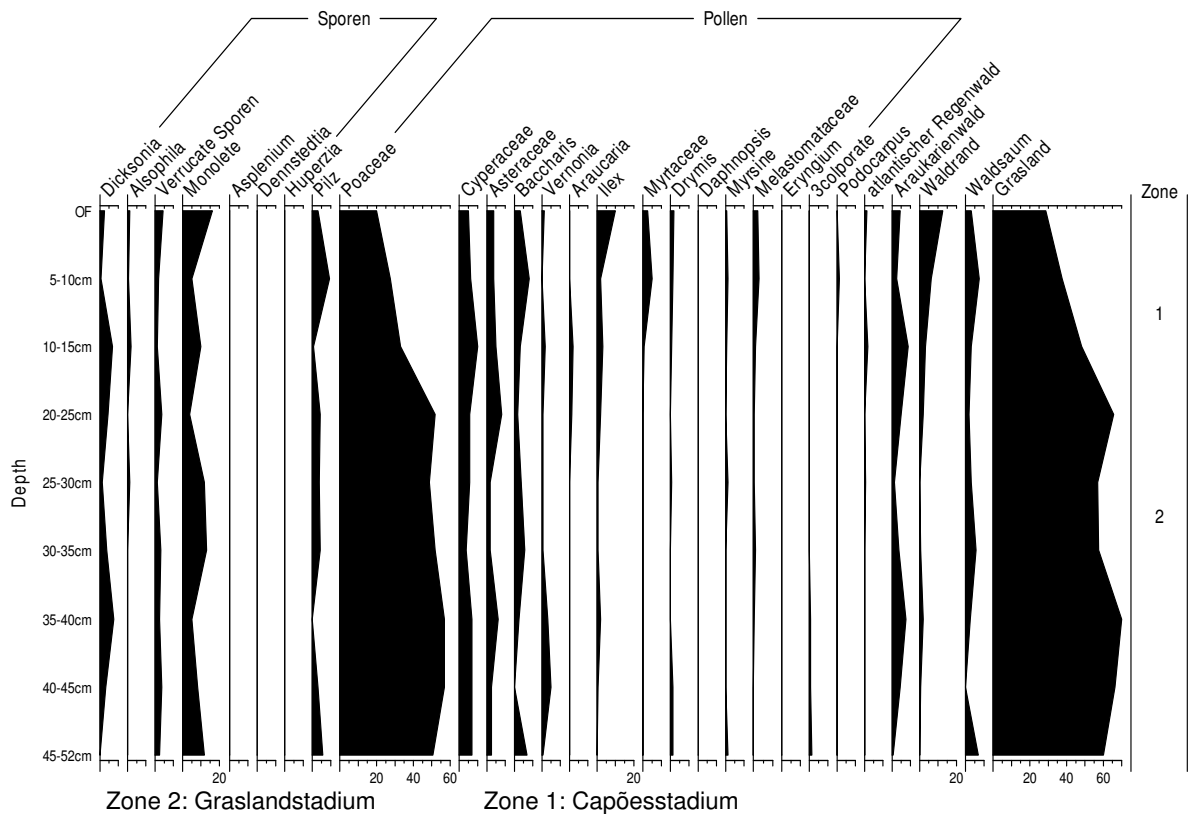
R4C – Capões

UTM 576702
6738550
Höhe 926 m



S2C – Capões

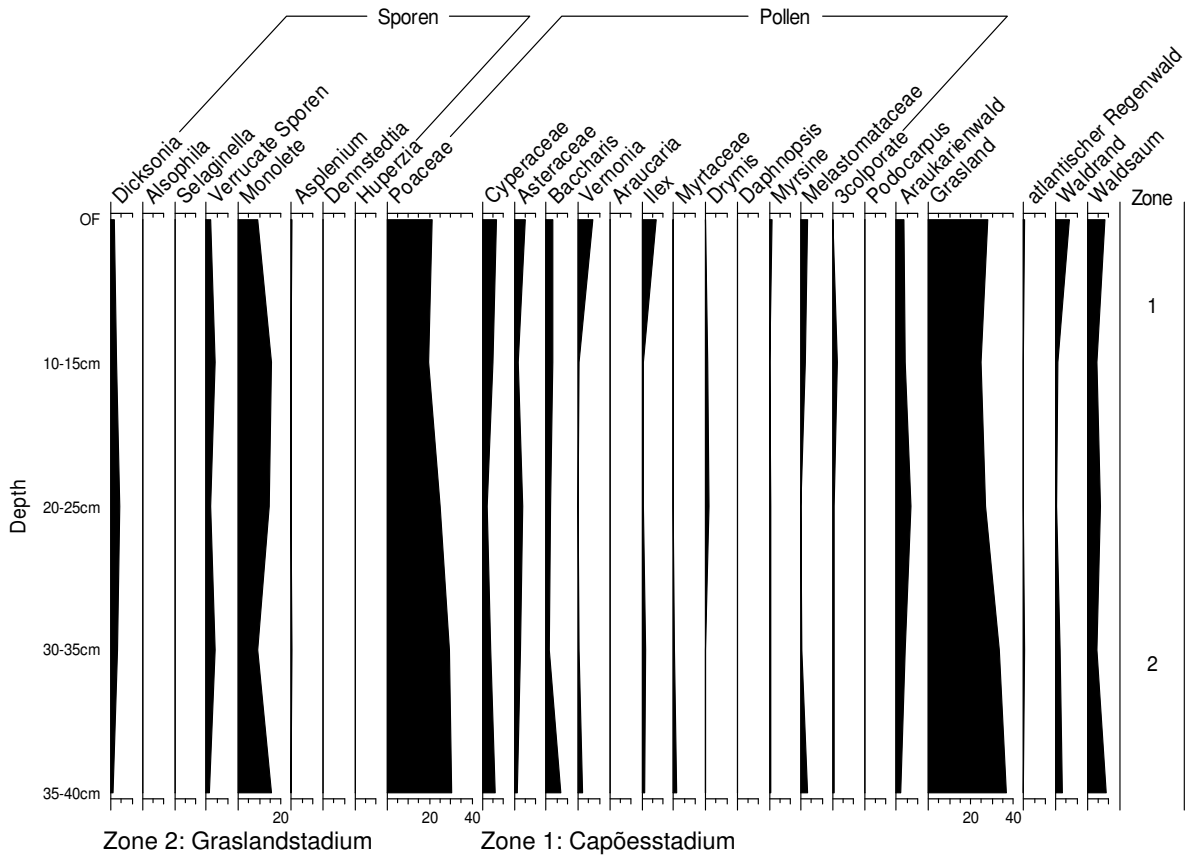
UTM 576973
6738960
Höhe 932 m



IV. Ergebnisse

R3C – Capões

UTM 576820
6738285
Höhe 920m

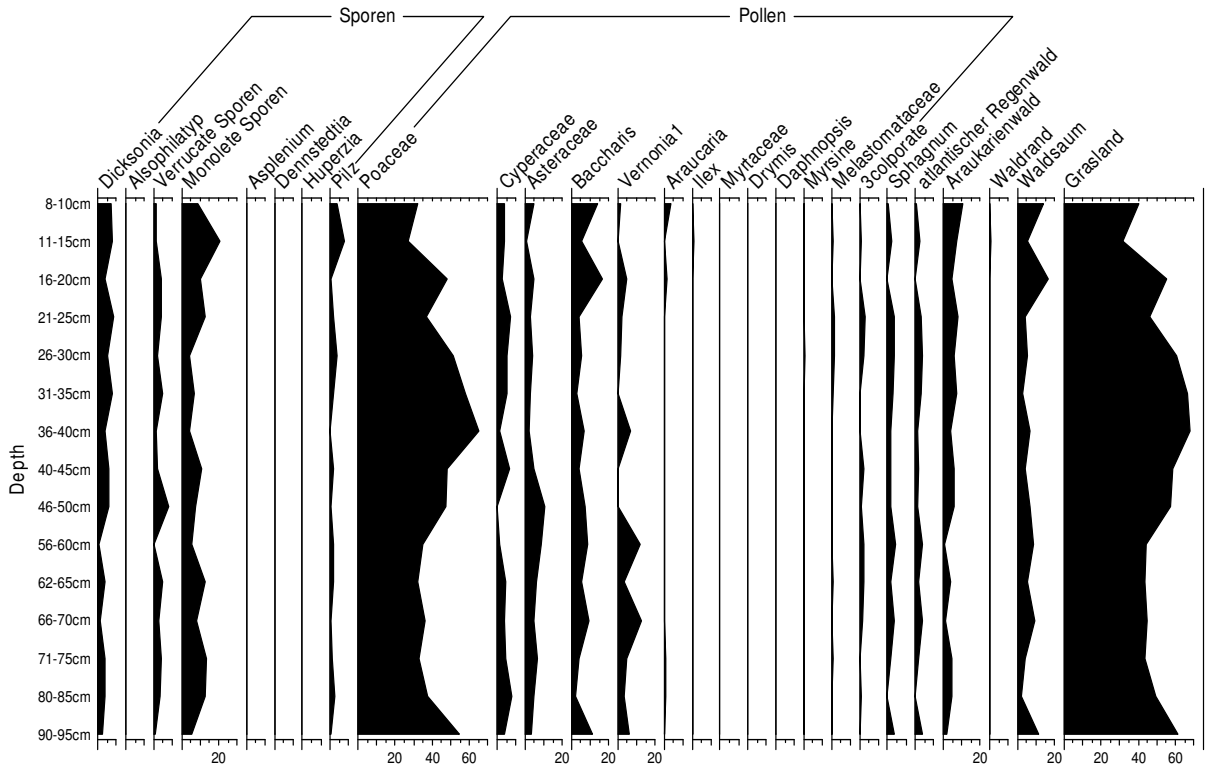


IV. Ergebnisse

Moorprofile

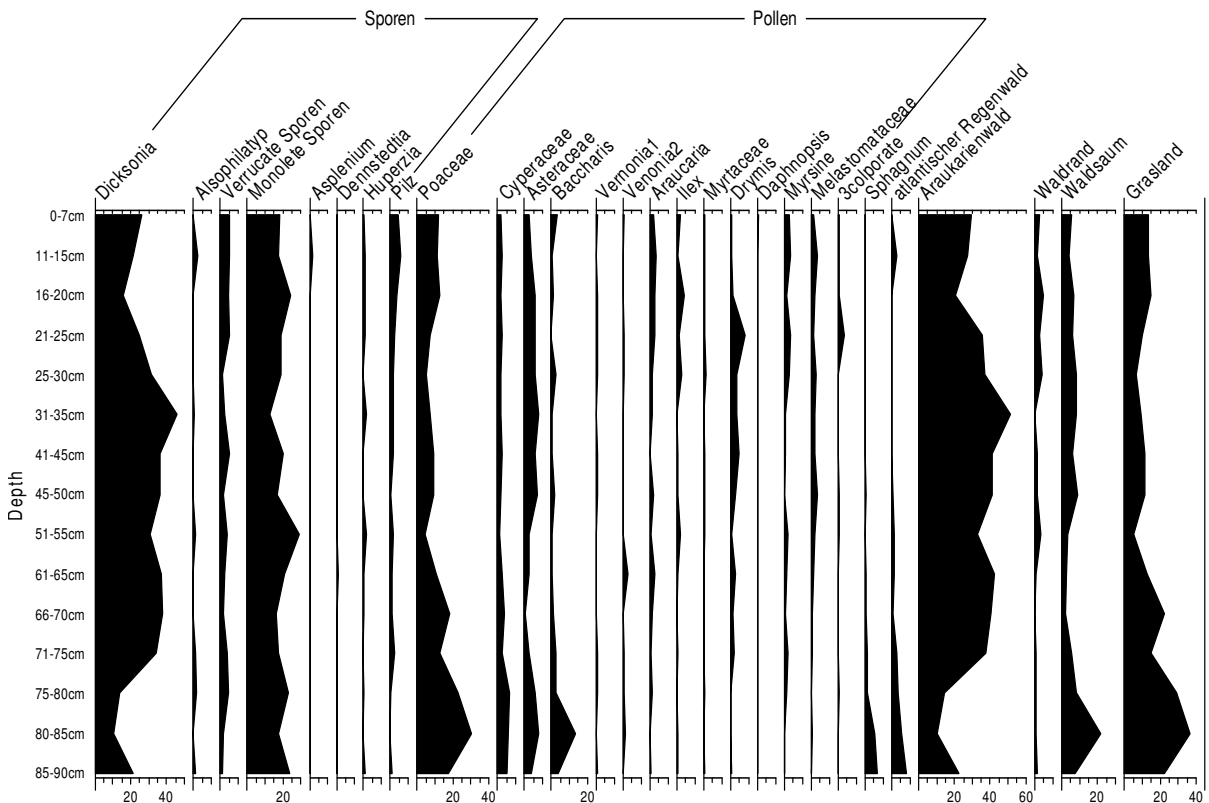
M11 – Graslandprofil

UTM 575043
6737789
Höhe 918 m



SM – Araukarienwald

UTM 578072
6737575
Höhe 925 m



4.8.1 Beschreibung der Bodenprofile

Profil E1, das im oberen **Atlantischen Regenwald** entnommen wurde, zeigt eine relativ konstante Verteilung von Grasland- und Waldtypen. Diese werden im Wesentlichen durch Poaceen und *Dicksonia* repräsentiert. Beide weisen einen Anteil zwischen 15 und 20 % auf. Lediglich bei einer Profiltiefe von 50 cm ist der Anteil der Poaceen höher (30 %), während der Anteil von *Dicksonia* leicht zurückgeht (7%). *Ilex* weist dort mit 4 % ebenfalls einen etwas höheren Anteil auf. Monolete scabrata und psilate Sporen, die alle Spektren mit ca. 40. % dominieren, sind dort leicht reduziert (32 %). Monolete verrucate Sporen hingegen haben schon im Intervall von 60-70 cm mit 15 % ihr Maximum, während sie im tiefsten Teil nicht vorhanden sind. Von 50 cm bis zur Oberfläche pendeln sie sich bei ca 5 % ein. *Alsophila*, eine Charakterart des Atlantischen Regenwaldes, nimmt innerhalb des Profils von 0 % bei 70 cm konstant bis auf 4 % an der Oberfläche zu. Myrtaceen zeigen das gleiche Muster. Pilzsporen sind in allen Intervallen mit über 10 % vorhanden.

Das Profil W0, das in einem **Araukarienwald** entnommen wurde, zeigt einen klaren Übergang vom Grasland zum Araukarienwald. Dieser wird zwischen 16 und 24 cm durch einen Anstieg von *Dicksoniasporen* von 20 % auf 65 % und eine Reduktion des Poaceenanteils von 42 % auf 12 % angezeigt. Andere Pollentypen des Araukarienwaldes, wie *Araucaria*, 3colporate Sporen, Melastomataceae, *Myrsine*, *Daphnopsis*, *Drymis* und *Vernonia*, treten oft erst im oberen Bereich des Profils ab 8 cm Tiefe auf. Monolete verrucate, skabrata und psilate Sporen, *Ilex*, Asteraceen und *Baccharis* sind gleichmäßig über das Profil verteilt, während typische Sporen des atlantischen Waldes, wie *Alsophila*, *Huperzia* und *Dennstedtia* überhaupt nicht auftreten. Cyperaceen steigen in den letzten 4 cm des Profils von 5 % auf 18 % an. Pilze zeigen im Intervall von 2-4 cm ein Maximum. Die C13 / C12 Fraktionierung im Araukarienwaldprofil beträgt unten -19 ‰ und geht dann allmählich auf -25 ‰ zurück. Dies entspricht einem Rückgang von Poaceenpollen, der durch einen starken Anstieg von *Dicksoniasporen* kompensiert wird.

Das Profil S1, das im **Waldrand** entnommen wurde, zeigt im untersten und im oberen Bereich hohe Anteile von *Ilex* (> 40 %). Poaceenpollen, die im mittleren Bereich des Profils bis über 50 % des Spektrums einnehmen sind im unteren Bereich auf 30 % und im oberen auf 20 % reduziert. Waldrandtypische Myrtaceen treten ebenfalls nur im untersten und oberen Bereich des Profils in Erscheinung. Waldsaumtypische *Baccharis*pollen haben kurz vor dem Anstieg von *Ilex* ein Maximum von 5 %. Vertreter des Waldes wie *Myrsine*, Melastomataceen, *Drymis* und *Podocarpus* treten nur in der oberen Hälfte des Profils auf. Monolete verrucate, skabrata und psilate Sporen nehmen innerhalb des Profils konstant von unten nach oben ab, *Dicksonia* tritt lediglich im Bereich von 40 bis 20 cm mit Anteilen von unter 5 % auf. Pilze und Cyperaceen sind gleichmäßig über das Profil verteilt.

Das **Grasland**profil C0 wird in allen Intervallen mit über 50 % von Poaceen dominiert, was für offene Graslandschaften typisch ist. Dies wird von konstanten Anteilen von Cyperaceen (10 %), Asteraceen und *Baccharis* untermauert. *Dicksonia* hingegen bleibt immer unter 2 %, andere Vertreter des Waldes treten überhaupt nicht in Erscheinung. Monolete Sporen sind mit durch-

schnittlich 17 % in allen Intervallen vorhanden und zeigen im Verlauf über das Profil mit 7 % ein Minimum bei 12-18 cm, um danach auf ein Maximum von 30 % bei 7-12 cm anzusteigen. Damit verläuft die Kurve phasenverschoben zu den Graslandtypen, die ein Maximum mit fast 80 % bei 12-80 cm aufweisen, gefolgt von einem Minimum mit 50 % bei 12-5 cm. Pilzsporen steigen in den letzten 5 cm des Profils von 5 auf 15 % an. Auch die Delta C13 Fraktionierungswerte, die sich im Graslandprofil im Bereich von -15 pro Mille bewegen, zeigen eine Vorherrschaft von C4 Pflanzen über den gesamten Zeitraum an. Dies korrespondiert mit den hohen Anteilen von Poaceenpollen in allen Intervallen des Bohrkerns.

Das Profil R1C, das in einer Waldinsel in unmittelbarer Nähe zu einem geschlossenen Araukarienwaldbestand entnommen wurde, wird durch einen kontinuierlichen Rückgang von Poaceen von 38 % auf 18 % innerhalb des Gesamtprofils und einem unvermittelten Anstieg von *Ilex* und Myrtaceen in den letzten 7 cm gekennzeichnet. *Ilex* nimmt von weniger als 5 % auf über 30 % zu, Myrtaceen von 0 auf 12 %. Dies entspricht dem Übergang von einer Grasland- zu einer Waldrandumgebung. Vertreter des Waldsaums wie Asteraceen, *Baccharis* und Cyperaceen sind mit relativ gleichbleibenden Anteilen in allen Profilabschnitten vorhanden, während Vertreter des Waldes wie *Drymis*, *Myrsine* und *Podocarpus* nur vereinzelt auftreten. Monolete verrucate, skabrate und psilate Sporen sind ebenso wie *Dicksonia* gleichmäßig über das Profil verteilt. *Asplenium* steigt in den obersten 20 cm gleichmäßig von 0 auf 3 % an.

Das Capões-Profil S1C, zeigt in der Pollenüberlieferung ein ähnliches Muster wie R1C. Der Anteil der Poaceen nimmt von 45 % auf 20 % kontinuierlich ab, während *Ilex* in der oberen Hälfte des Profils von < 5 % auf 50 % ansteigt. Der Waldsaumvertreter *Baccharis* vermittelt diesen Übergang mit einem Maximum von 10 % bei 10-15 cm, Monolete verrucate, skabrate und psilate Sporen sind wie Cyperaceen, Asteraceen und Pilze gleichmäßig über das Profil verteilt. Vertreter des Waldes treten in den Hintergrund.

Das Profil aus dem Capões R4C zeigt zwar den für Waldinseln typischen Anstieg von *Ilex* in der zweiten Hälfte des Profils auf 30 %, während die Poaceen insgesamt von 60 % auf 30 % abnehmen, weicht aber insofern vom üblichen Capões-Muster ab, dass in einer Profiltiefe von 30-35 cm *Podocarpus* mit fast 30 % auftritt. Auch *Araucaria* taucht nur in dieser Profiltiefe auf (1 %). Monolete scabrate, psilate und verrucate Sporen, *Dicksonia* (2 %), Cyperaceen (11 %) und Asteraceen (4 %) sind gleichmäßig über das Profil verteilt, während die Waldtypen *Drymis*, 3colporate Pollen und Melastomataceen nur peripher in Erscheinung treten.

Das bis in eine Tiefe von 50 cm reichende Capões-Profil S2C zeigt zwar den für Waldinseln typischen Rückgang der Poaceenpollen von 66 auf 30 % in den oberen 25 cm des Profils, weist aber nur einen geringfügigen Anstieg von *Ilex* von 2 auf 9 % in den letzten 5 cm auf. *Dicksonia*, Monolete Sporen, Pilze, Cyperaceen, Asteraceen, *Baccharis* und *Vernonia* zeigen in ihrem Verlauf zwar zyklische Schwankungen, sind aber insgesamt gleichmäßig über das Profil verteilt. Myrtaceen treten in den letzten 15 cm des Profils auf.

Auch das Capões-Profil R3C weist nur einen geringfügigen Anstieg von *Ilex*pollen in den letzten 7 cm von 0 auf 7 % auf und gleicht damit dem Profil S2C. Poaceen werden nur leicht von 32 auf 20 % reduziert und auch alle anderen identifizierten Taxa zeigen einen gleichmäßigen Verlauf über das Profil.

4.8.2 Beschreibung der Moorprofile

Das aus dem **Grasland** stammende, bis in eine Tiefe von fast 1 m reichende Moorprofil M11, wird so wie das benachbarte Bodenprofil C0 in allen Intervallen von Poaceen dominiert. Diese weisen bei 95 cm ein Maximum von 58 % und bei 40 cm von fast 70 % auf, während sie zwischen 80 cm und 60 cm sowie zwischen 20 cm und 0 cm auf unter 40 % reduziert sind. Dieser Rückgang wird von *Baccharis* (oberer Bereich), *Vernonia* (unterer Bereich) und monoleten Sporen kompensiert. *Dicksonia*, Cyperaceen, 3colporate Sporen und *Sphagnum* sind relativ gleichmäßig über das Profil verteilt, Pilze haben bei 10-15 cm ein Maximum.

Das aus dem **Araukarienwald** stammende Profil SM zeigt wie das benachbarte Bodenprofil W0 einen Übergang von Poaceendominierten Grasländern zu *Dicksonia*dominierten Araukarienwäldern. Der Anteil von *Dicksonia* steigt zwischen 70 cm und 80 cm Tiefe von 10 % auf 45 %, während die Poaceen von 30 % auf 10 % zurückgehen. Dieser Wechsel wird von einem Rückgang von Asteraceen (8 % auf 3%), *Baccharis* (17 % auf 3 %), Cyperaceen (8 % auf 4 %) und *Sphagnum* (9 % auf 1 %) begleitet. Viele der für Wälder typischen Vertreter wie *Huperzia*, *Asplenium*, *Araucaria*, *Ilex*, *Drymis*, *Myrsine* und 3 colporate Pollen tauchen hingegen nur oberhalb des Grasland-Waldübergangs auf.

Im oberen Teil des Profils ab 30 cm bis zur Oberfläche kommt es zu einem erneuten Rückgang von *Dicksonia* auf ca 15 %, der von anderen Vertretern des Waldes und Pilzen ausgeglichen wird. Monoletete Sporen zeigen eine relativ gleichmäßige Verteilung im Profil.

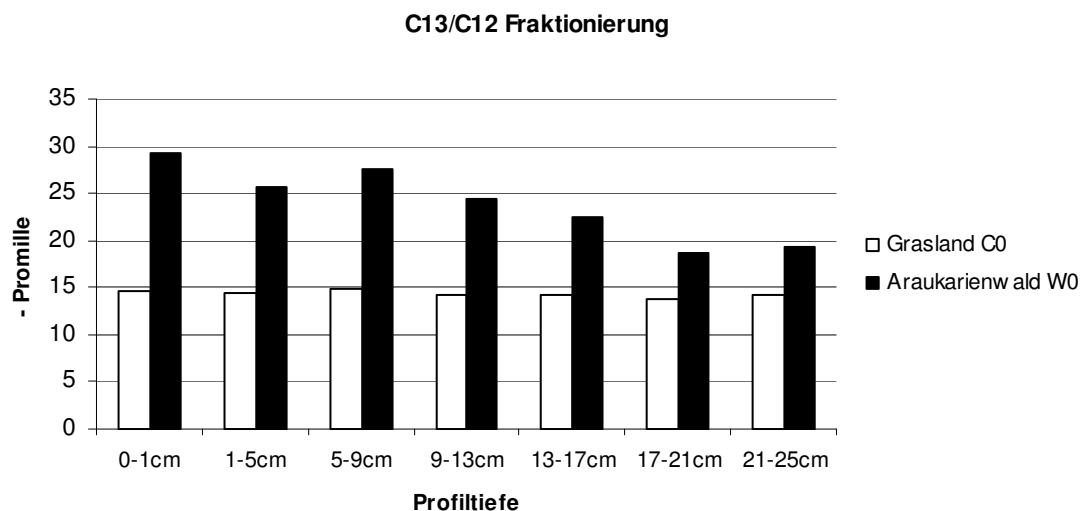


Abb. 4.26: C13/C12 Isotopenverhältnis aus dem Grasland- und Araukarienwaldbodenprofil im Vergleich

4.8.3 Ökologische Einordnung fossiler Pollenspektren aus Moor- und Bodenprofilen anhand von Ordinationsverfahren

Fossile Pollenspektren aus Moor- und Bodenprofilen wurden anhand der gleichen Ordinationsverfahren wie die Oberflächenproben analysiert. Durch den Vergleich mit rezenten Pollenspektren konnten diese ökologisch eingeordnet werden.

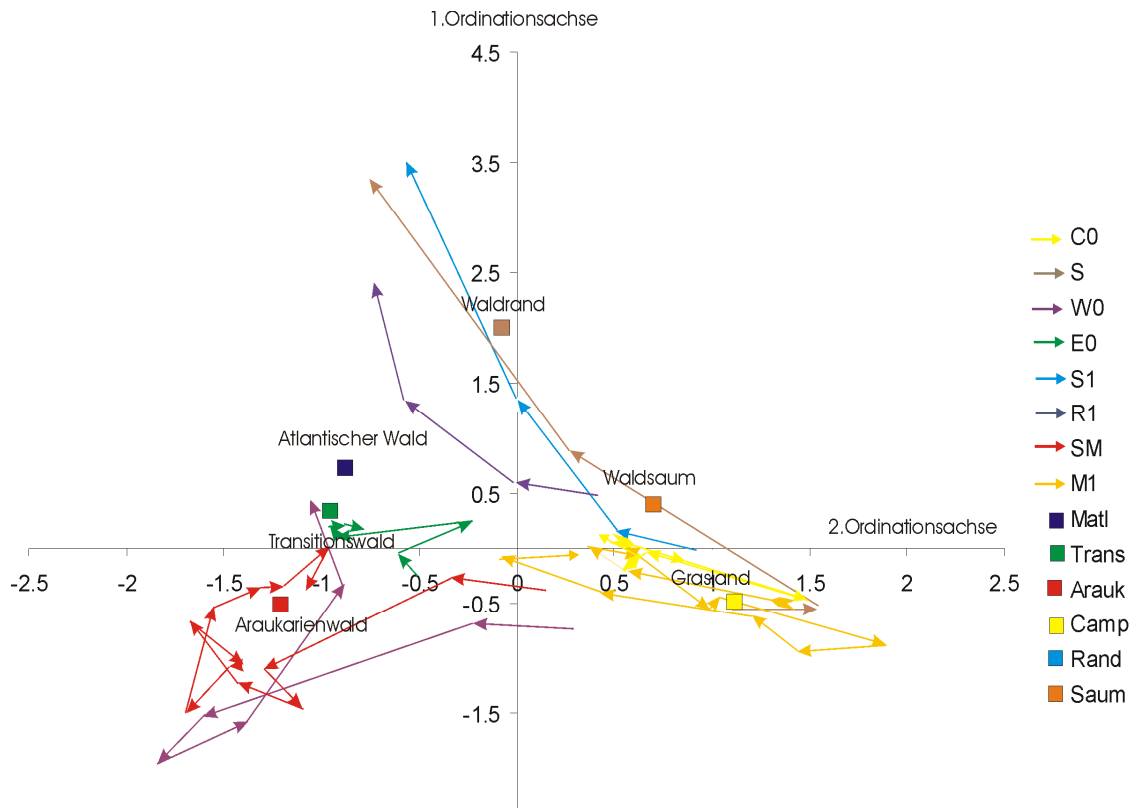


Abb. 4.27: Einordnung fossiler Spektren durch PCA . Trajektorien verbinden die fossilen Pollenspektren aus Moor- und Bodenprofilen verschiedener Ökotypen entsprechend ihrer zeitlichen Abfolge.

Die Einordnung fossiler Spektren anhand von Ordinationsverfahren in das Diagramm der Rezentproben zeigt, dass sich diese zumindest im oberen Teil der Profile im gleichen Bereich liegen wie die Rezentproben aus dem Ökotyp, aus dem das Profil stammt. Sie nähern sich in Richtung auf die Gegenwart meist zunehmend dem Clusterzentrum des entsprechenden Ökotyps an. Dies ist ein wichtiger Hinweis darauf, dass sich die im Rezenten aufgestellten Transferfunktionen auch auf fossile Pollenspektren anwenden lassen. Wenn man die Ordinationspunkte der fossilen Spektren innerhalb eines Profils in ihrer zeitlichen Abfolge durch Pfeile miteinander verbindet, erhält man eine Trajektorie, die die Vegetationsdynamik beschreibt (BEHLING 2004, ORLÓCI 2002). Insgesamt beginnen alle Trajektorien im oder in der Nähe des Graslandclusters. Die Ordinationspunkte der fossilen Spektren des Graslandprofils verbleiben dort während des gesamten überlieferten Zeitraums. Die Trajektorie beschreibt dabei einen chaotischen Pfad. Die Pfade der Waldprofile hingegen bewegen sich rasch aus der Nähe des Graslandclusters in Richtung auf die Clusterzentren des Araukarien- und Transitionswaldclusters, aus dem die entsprechenden Kerne stammen. Im oberen Teil ändert sich die Richtung des

Pfades erneut in Richtung der 2. Ordinationsachse auf niedrigere Werte. Der Pfad des Araukarienwaldprofils ist wesentlich länger als der des Profils aus dem Transitionswald. Während der Araukarienwald nach diesem Befund aus dem Grasland hervorgegangen ist, liegen alle Ordinationspunkte aus dem Profil E innerhalb des Transitionswaldclusters. Auffallend ist, dass der Pfad des Araukarienwaldprofils direkt aus der Nähe des Graslandclusters zum Cluster der rezenten Araukarienwaldoberflächenproben läuft, ohne in Richtung der zweiten Ordinationsachse auf das Waldrandcluster ausgelenkt zu werden. Die Pfade der Bodenprofile aus dem Waldrand und den Capões weisen hingegen eine Hauptkomponente in Richtung von positiven Werten der 2. Ordinationsachse und eine geringere in Richtung negativer Werte der 1. Ordinationsachse auf. Sie haben ihren Ursprung im Graslandcluster und verlaufen in Richtung des Clusterzentrums des Waldrandes. Trajektorien aus Moor- und Graslandprofilen weisen in ihrem Verlauf Ähnlichkeiten auf.

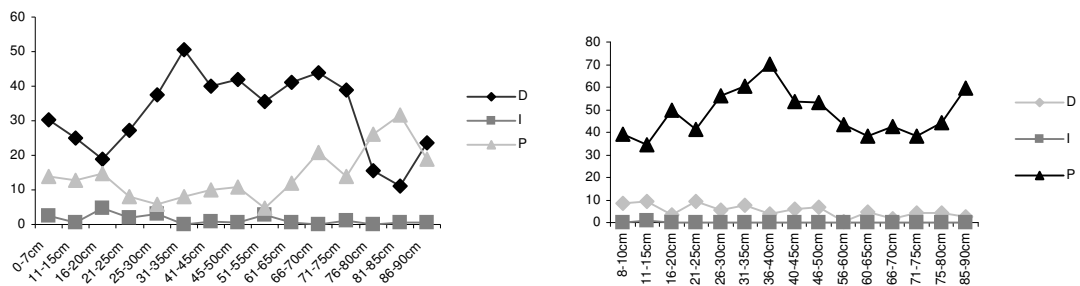
4.8.4 Vergleich der Boden- und Moorprofile aus Grasland und Araukarienwald

Sowohl im Araukarienwald als auch im Grasland wurden in unmittelbarer Nähe zu Probepunkten in Flachmooren Bohrkerne aus Böden entnommen. Die Pollenkerne entlang dieser Profile zeigen für die wichtigsten Indikatorarten Poaceae und *Dicksonia*, sowohl im Grasland als auch im Araukarienwald einen ähnlichen Verlauf. Die Profile der Graslandkerne sind im Vergleich zum Araukarienwald um den Faktor 3-6 gestaucht.

Moorprofile

Araukarienwald

Grasland



Bodenprofile

Araukarienwald

Grasland

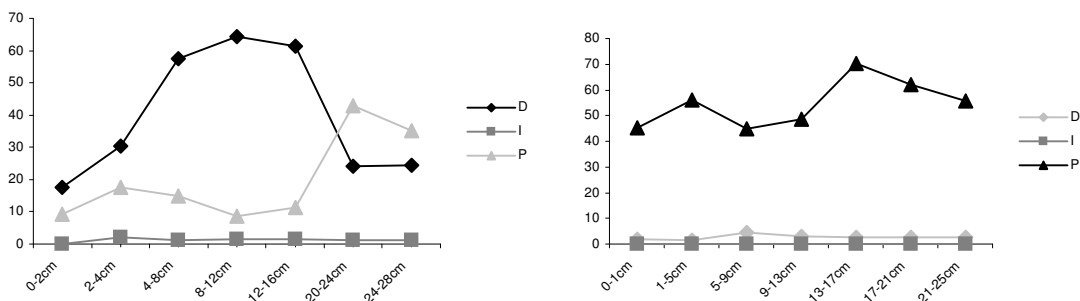


Abb. 4. 28 : Vergleich von Moor- und Bodenprofilen im Grasland und im Araukarienwald. Die prozentualen Anteile der Indikatorarten *Dicksonia* (D), *Ilex* (I) und Poaceae (P) sind gegeneinander aufgetragen. Sowohl die Araukarienwaldprofile als auch die Bodenprofile zeigen einen ähnlichen Verlauf, wobei die Bodenprofile im Vergleich zu den Moorprofilen um den Faktor 3 gestaucht sind.

4.9. Fallbeispiel: Abbildung der zeitlichen und räumlichen Entwicklung von Capões

Zur Erstellung eines Modells, das die räumliche und zeitliche Dynamik der Vegetation im Projektgebiet widerspiegelt, wurden zum Abschluss dieser Arbeit kleine Waldinseln im Grasland von Pró-Mata untersucht. Diese Waldinseln (Abb. 2.4 unten) werden Capões genannt. Sie sind meist an leicht geneigten Hängen in der Nähe von zusammenhängenden Araukarienwaldbständen situiert, weisen durch eine hangparallele Auslängung eine ovale Form auf und überschreiten an der langen Seite im Durchmesser selten 50 m. Durch die geringe Größe und die definierten Graslandrandbedingungen kommt diesen Waldinseln ein Modellcharakter zu. Sie stehen repräsentativ für die Situation im Wald-Grasland-Mosaik des sübrasilianischen Hochlandes.

4.9.1. Konstruktion von Konzentrationsflächen und Palynoisolinien zur räumlichen Abbildung rezenter Waldinseln (Capões)

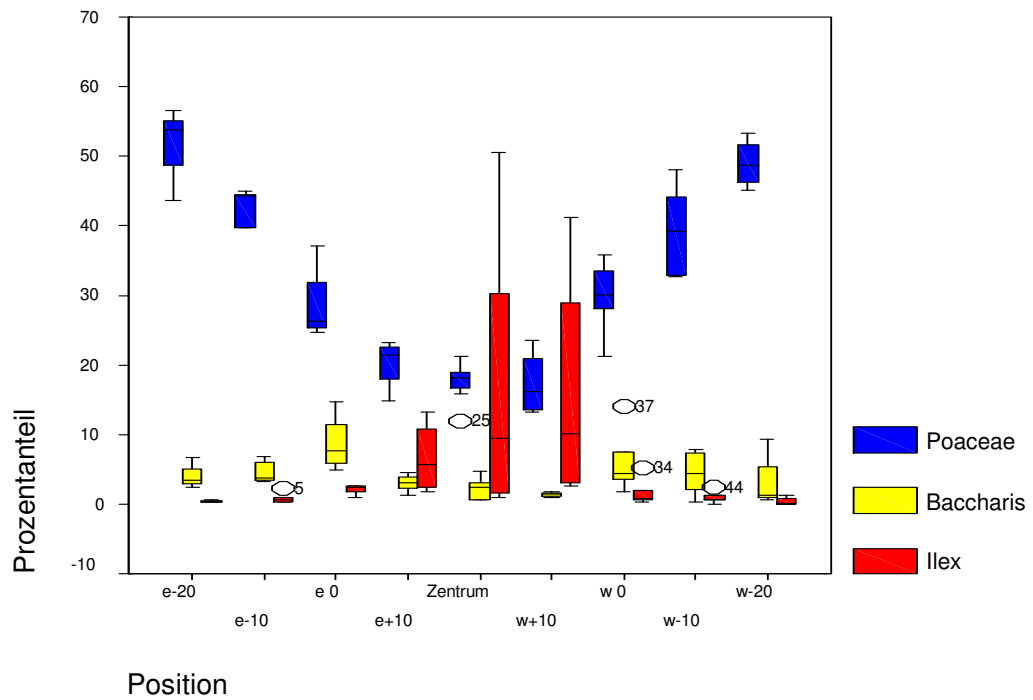
Fünf Capões wurden entsprechend dem Schema in Abb. 3.2 pollenanalytisch untersucht. Damit sollte das räumliche Auflösungsvermögen eines Monitoringverfahrens getestet werden, das auf der palynologischen Analyse von Oberflächenproben basiert. Die Probenahme erfolgte mit Stechzylindern entlang von OW und SN orientierten Transekten, die sich im Capõeszentrum treffen. Die Abstände zwischen den Untersuchungspunkten betragen 10 m. Daraus ergaben sich für jede der 5 Waldinseln 15 verschiedene Positionen.

An diesen Positionen wurde der prozentuale Anteil von Poaceen, *Baccharis* und *Ilex* ermittelt. Diese Pollentypen hatten sich bei der multivariaten Analyse von Pollenspektren an der Wald-Graslandgrenze als indikativ für die verschiedenen Vegetationsformen erwiesen, die sich dort gegenüberstehen (Abb. 4.18). Abbildung 4.28 zeigt die statistischen Kennwerte dieser indikativen Pollentypen an jeder der 15 untersuchten Positionen. Die Konzentration der Poaceen nimmt zum Wald hin schnell ab, *Ilex* steigt dazu entgegengesetzt an, und *Baccharis* weist an der Wald-Grasland-Grenze ein Maximum auf. Sowohl der Nord-Süd als auch der Ost-West Transekt zeigt diesen Verlauf. Der Nord-Süd Transekt weist eine leichte Assymetrie auf.

An jeder der 15 Positionen wurde für die indikativen Pollentypen Poaceen, *Baccharis* und *Ilex* der Mittelwert aus den verschiedenen untersuchten Capões berechnet. Diese Mittelwerte dienten dann als Basis zur Konstruktion von Flächen, die den prozentualen Anteil dieser Pollentypen an jedem Punkt über der Waldinsel wiedergeben. Die Interpolation erfolgte computergestützt nach einem kubisch glättenden Verfahren mit einem eigens dafür programmierten MATLAB Modul. Die Konzentration wird bei dieser Darstellung nicht nur als Fläche wiedergegeben, sondern auch als Konturlinien, die Punkte mit gleichem Anteil am Spektrum verbinden. Die Darstellungen in Abb. 4.29 zeigen diese Flächen und Isolinien für *Ilex*, Poaceen und *Baccharis*.

IV. Ergebnisse

A) Ost – West Transekt



B) Nord-Süd Transekt

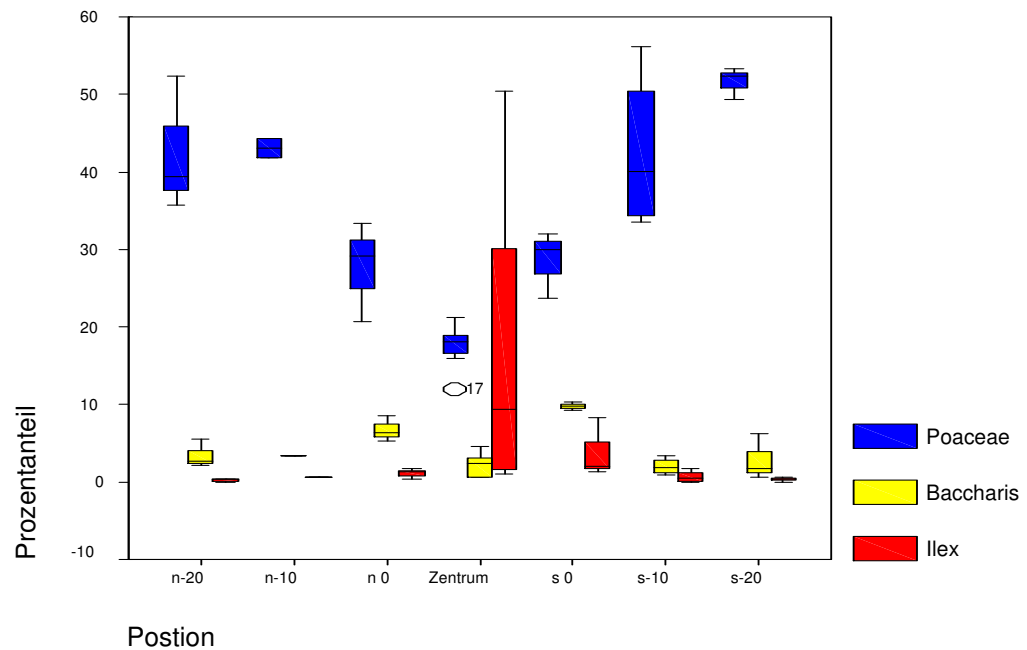


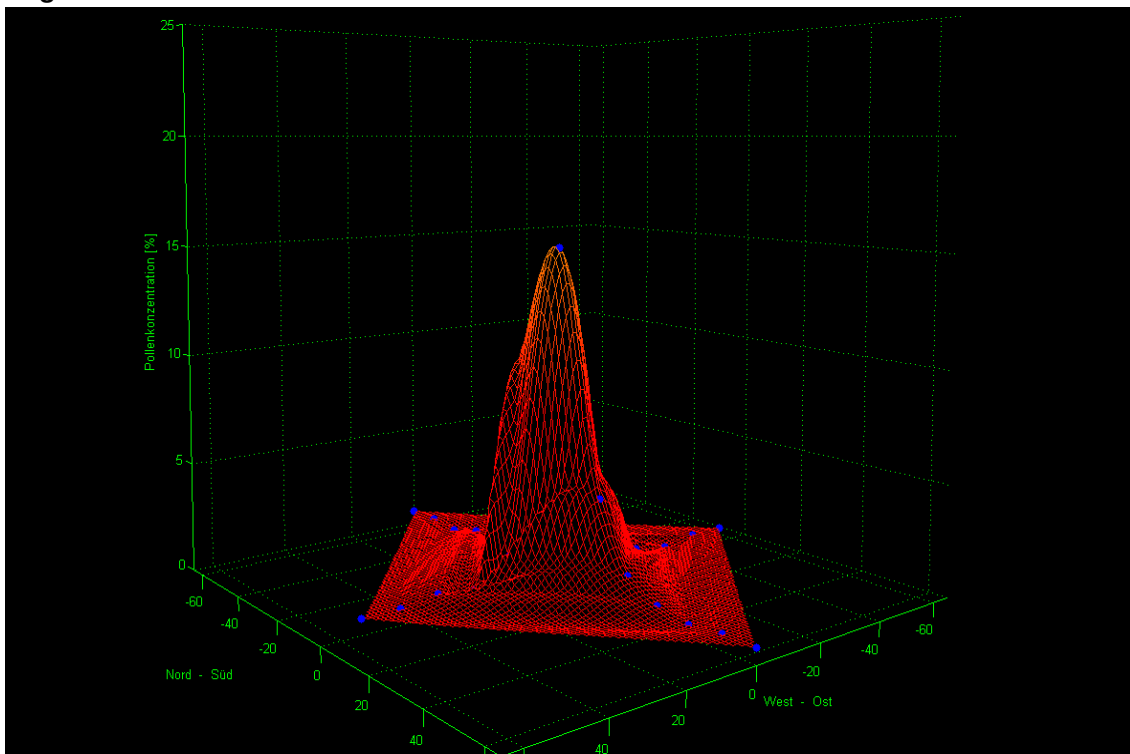
Abb. 4.28: Boxplots zur Darstellung statistischer Kennwerte (Mediane, Quartile, Extremwerte) für die Indikatorarten *Poaceae*, *Baccharis* und *Ilex* in fünf Capões entlang von N-S und O-W Transekten. Die Transekte reichen in jeder Himmelsrichtung 20 m bis ins Grasland und treffen sich in der Mitte der Capões. + gibt eine Position im Wald und – eine Position im Grasland an.

4.9.2 Rekonstruktion der zeitlichen und räumlichen Entwicklung von Capões

Die Analyse von Oberflächenproben hat gezeigt, dass Capões durch palynologische Spektren geometrisch genau abgebildet werden. Konsequenterweise stellte sich die Frage, ob auch die zeitliche Dynamik im Bezug auf den Raum rekonstruiert werden kann.

Die Basis für diese Überlegung bildeten neben der palynologischen Analyse von Bodenprofilen aus dem Zentrum der Waldinseln, (Abb. 3.2 C) die Untersuchung eines mutmaßlichen „Capõesinitialstadiums“. Bei diesem Initialstadium handelt es sich wie in Abb. 5.3 (Mitte) dargestellt um eine fleckenhafte Ansammlung von Sträuchern im Grasland, aus denen wenige Bäume hervorragen. Dieses Vorwaldstadium wurde gemäß des Schemas in Abb. 3.2 B beprobt und durch Ordinationsverfahren ökologisch eingeordnet. Die Pollenprofile aus den Capões S1C, S2C, R1C, R3C und R4C, sind in Abb. 4.24 dargestellt und wurden in Kap. 4.8.1 ausführlich beschrieben. Der Anteil der Poaceenpollen nimmt in allen Profilen von unten nach oben ab, während *Ilex*pollen in den obersten Profilabschnitten zum Teil stark zunehmen. *Lycopodium* und *Baccharis* vermitteln diesen Übergang durch ein kurzzeitiges Maximum. Auch die in Abb. 4.21 dargestellte multivariate Analyse der fossilen Pollenspektren aus diesen Bodenprofilen zeigte in allen Fällen einen Übergang von einer Grasland- zu einer Waldgesellschaft. Dieser entspricht dem in Abb. 4.23 dargestellten aktuellen räumlichen Übergang vom Grasland zu einer Waldinsel.

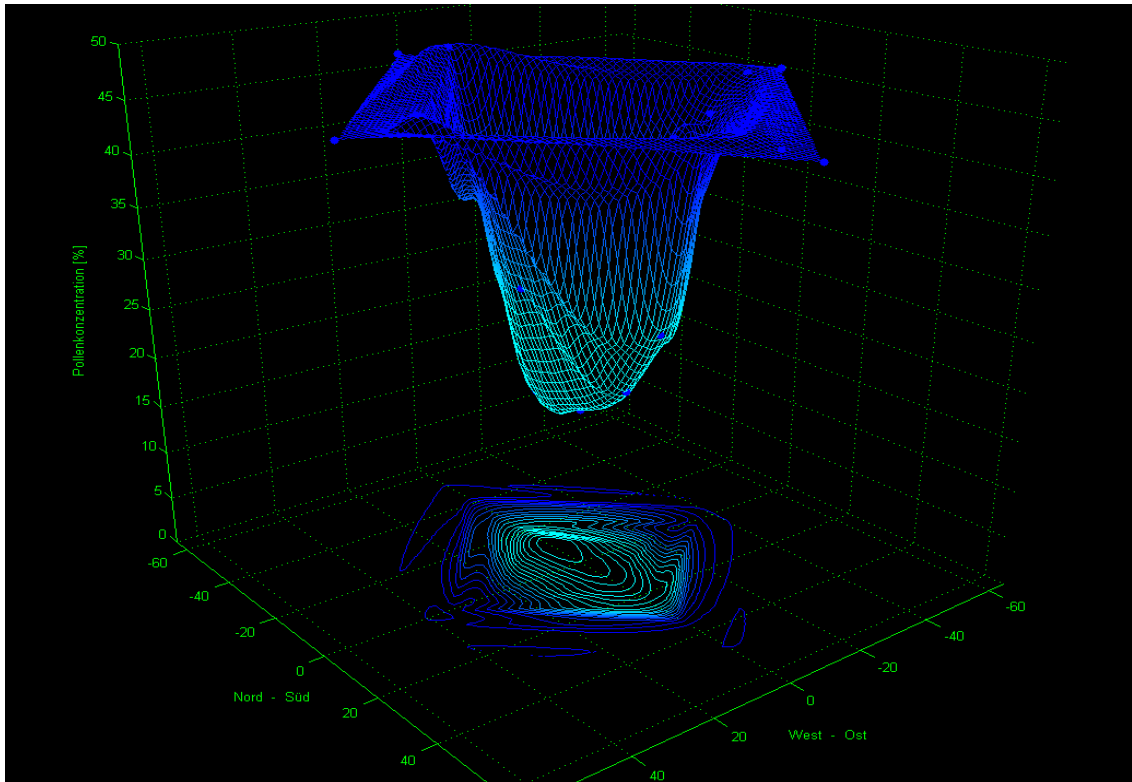
Abb. 4.29: Konzentrationsflächen und Palynoisolinien indikativer Pollentaxa der Capões. Die blauen Punkte geben die untersuchten Positionen entlang des Ost-West und Nord-Süd Transekts an, die sich im Zentrum treffen. Sie sind entlang der X und Y-Achse aufgetragen und in Metern bemessen.



Ilex

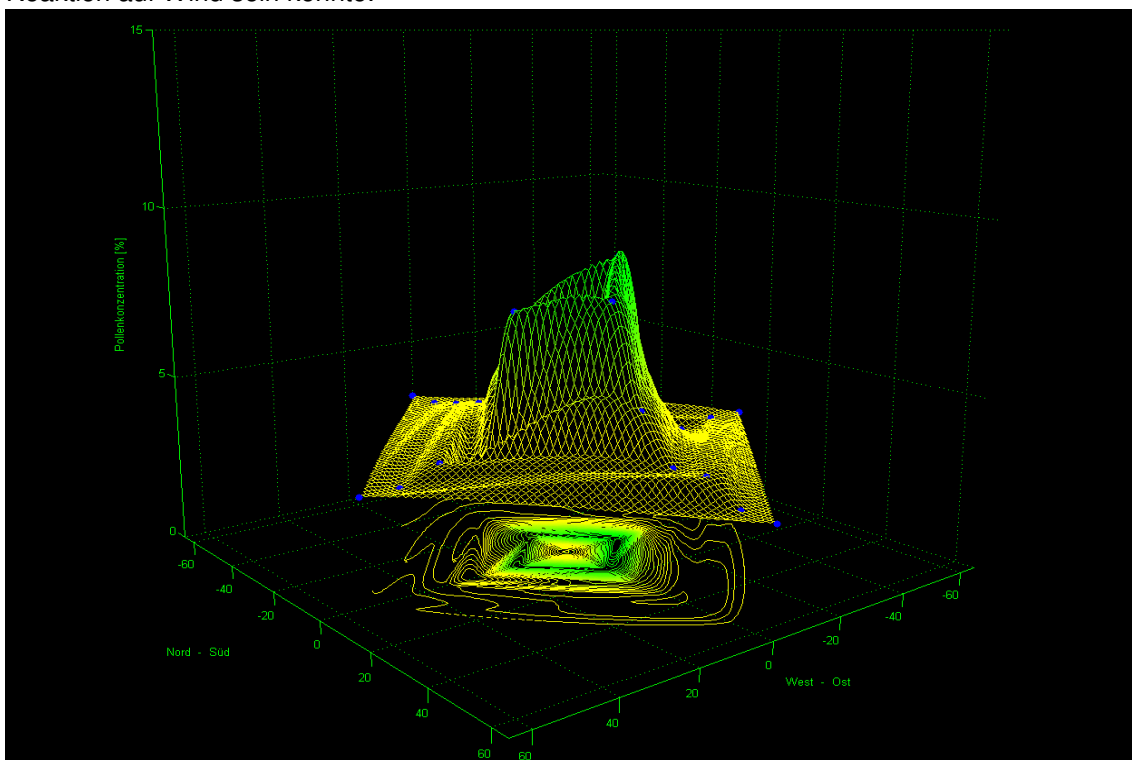
Charakteristischer Pollentyp des Waldrandes und der Waldinseln. Nimmt in den Graslandspektren nur einen sehr geringen Anteil ein und steigt in den Capões auf Werte von bis zu 30 % an. Die Konzentrationsfläche wölbt sich aus diesem Grund über den Capões sehr stark auf.

IV. Ergebnisse



Poaceae

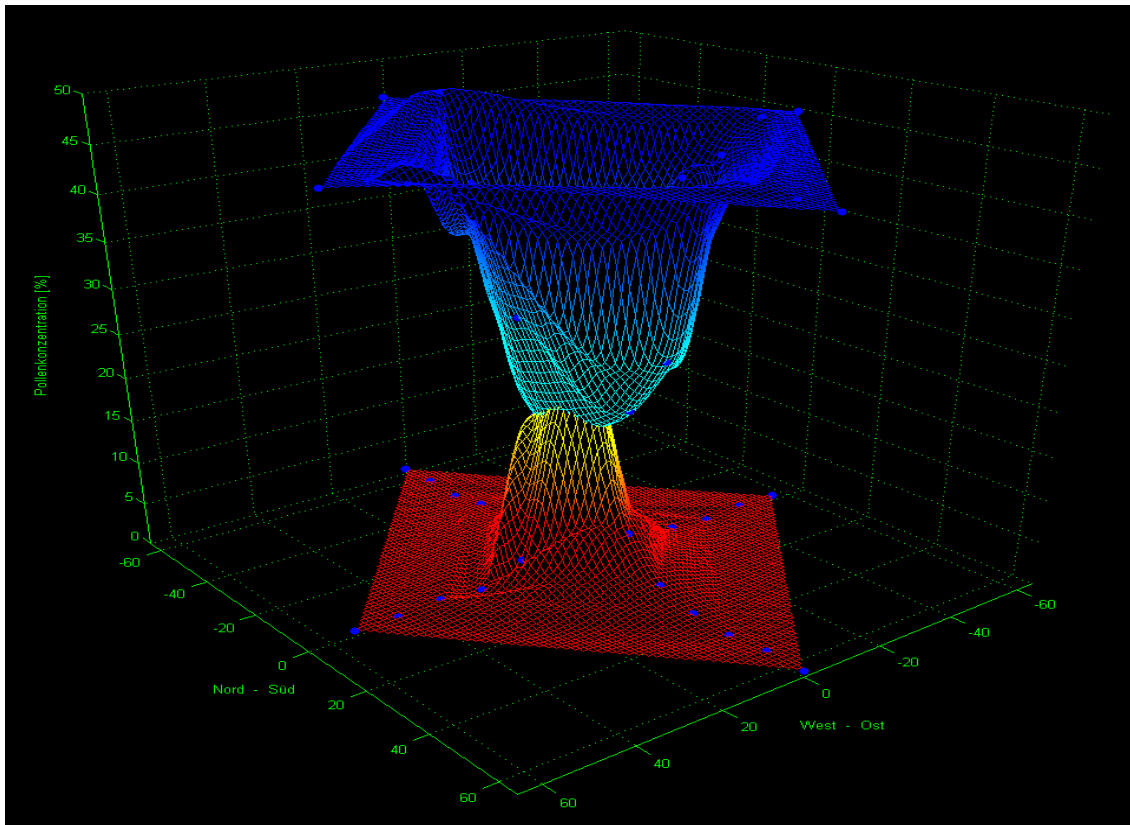
Charaktertyp der Grasländer. Kommt in allen Vegetationseinheiten vor, dominiert aber nur die Grasländer mit einem Prozentanteil mit fast 50 %. Gegen das Innere der Capões nimmt ihr Anteil am Spektrum stark ab. Die Konzentrationsfläche senkt sich über den Capões ein, was zu einer charakteristischen Delle führt. Die Form des Absenkrichters ist asymmetrisch, was eine Reaktion auf Wind sein könnte.



Baccharis

Charakterart des Waldsaums. Dominiert Sukzessionsstadien und Wald-Grasland Übergangsbereiche. Das Maximum befindet sich daher am Waldsaum, woraus sich ein Ring ergibt.

IV. Ergebnisse



Poaceae (blau) und Ilex (rot): Die Konzentrationsflächen der antagonistischen Charaktertypen des Graslandes und der Waldinseln überschneiden sich über dem Zentrum der Capões.

Die ökologische Einordnung der Pollenspektren aus Oberflächenproben des Capõesinitialstadiums anhand von multivariaten Ordinationsverfahren hat gezeigt, dass diese sowohl räumlich als auch zeitlich in den Graslandbereich fallen. Die Pollenspektren des Vorwaldstadiums lassen sich in der Linie vom Grasland zu den Capões im unteren Bereich einordnen und können somit als ein frühes Zwischenstadium von einem reinen Grasland zu den Capões angesehen werden.

Da das Capõesinitialstadium physiognomisch und pflanzensoziologisch dem Waldsaum gleicht, wurde es bei dieser Betrachtung zeitlich in der Mitte zwischen Grasland und heutigen Capões eingestuft. Diese zeitliche Einordnung steht im Einklang mit dem Verlauf der Pollenprofile. Diese zeigen, dass die Capõesentwicklung sehr lange im Graslandbereich verbleibt.

Das in Abb. 4.30 visualisierte Modell zur raumzeitlichen Entwicklung von Capões beruht auf drei zeitlichen Ebenen, die durch jeweils 15 Raumpositionen definiert werden.

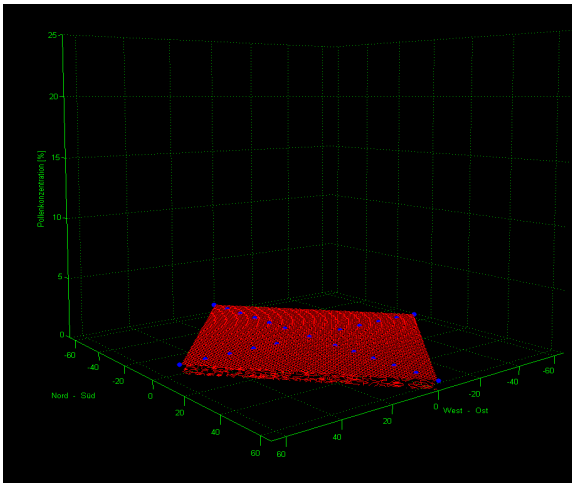
Die Positionen der Ausgangsebene 1 wurden über Pollenkonzentrationen aus dem Grasland definiert. Dafür wurden die Mittelwerte der Prozentanteile von Poaceen, *Baccharis* und *Ilex* aus allen Oberflächenproben aus dem Grasland berechnet. Ebene 2 bezieht sich auf die Positionen des Capõesinitialstadiums. Ebene 3 bezieht sich auf die Positionen aktueller Capões. Die Werte wurden aus fünf Capões gemittelt.

Nachdem oben beschriebenen kubisch glättenden Interpolationsverfahren wurden für alle drei Stadien Konzentrationsflächen konstruiert. Zur Modellierung der räumlichen und zeitlichen Dynamik von Capões wurden die Werte zwischen diesen drei Stadien linear interpoliert.

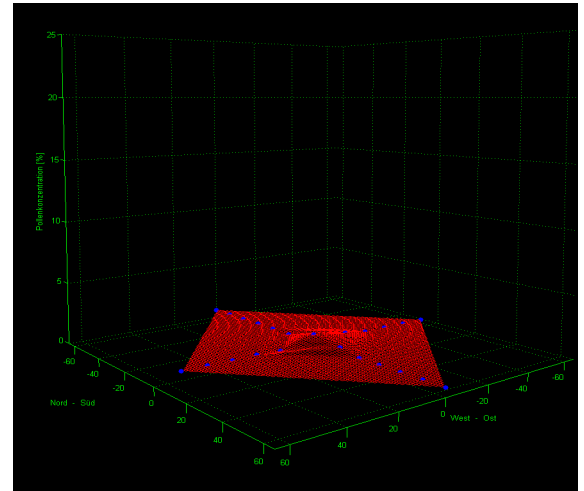
IV. Ergebnisse

Abb. 4.30 : Modell zur Beschreibung der raumzeitlichen Vegetationsdynamik von Capões. Die zeitlichen Abstände zwischen den verschiedenen Stufen sind immer gleich lang. Die räumliche Darstellung entspricht Abb. 4.29 bis 4.31.

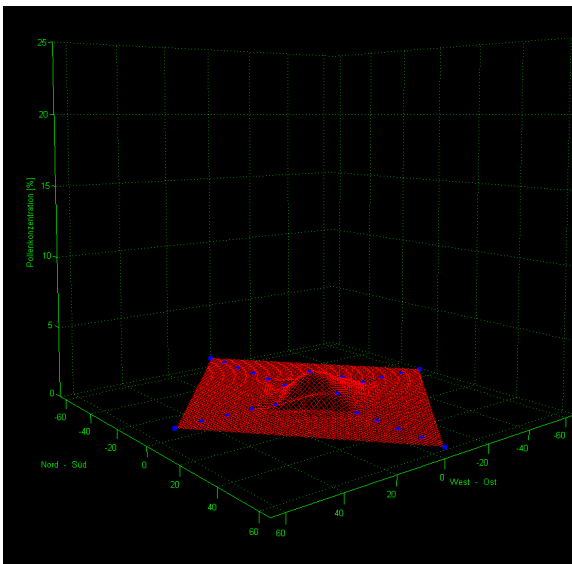
Ilex



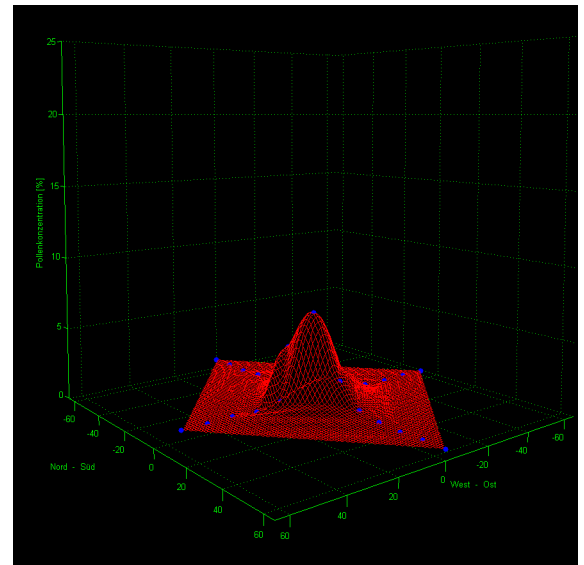
Zeitstufe 1



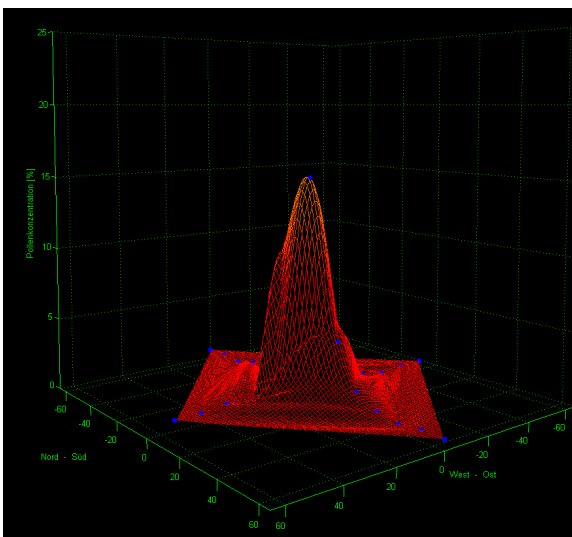
Zeitstufe 2



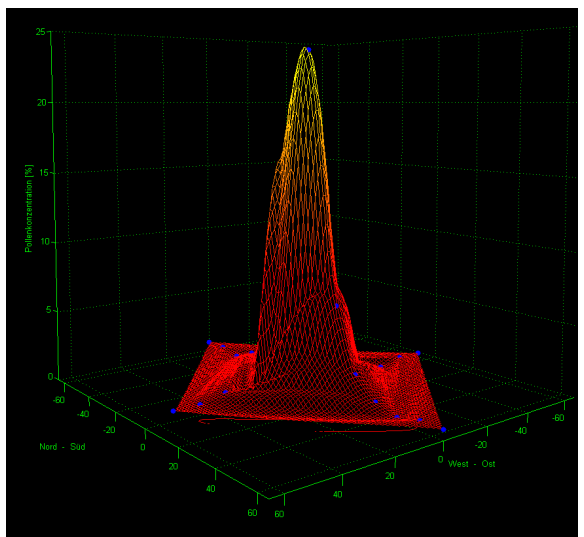
Zeitstufe 3



Zeitstufe 4



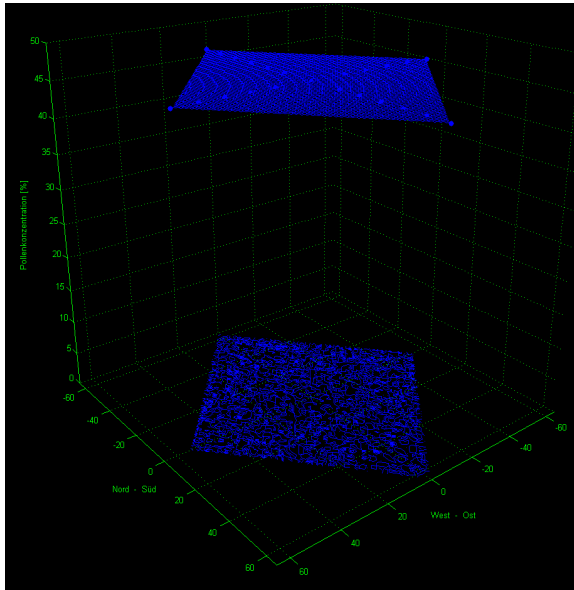
Zeitstufe 5



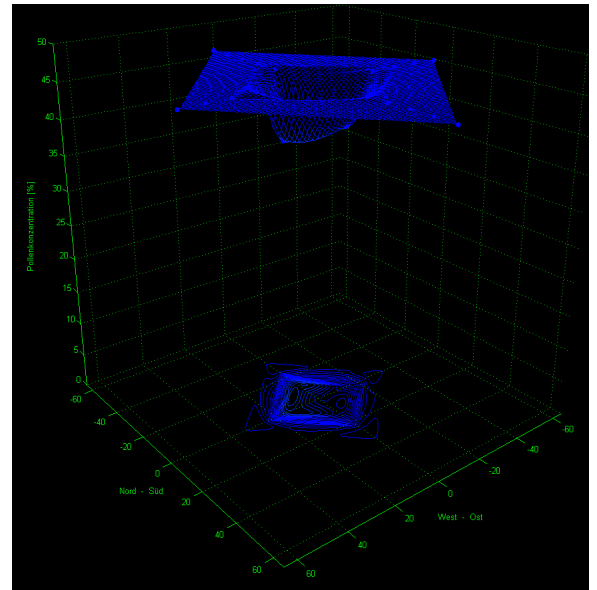
Zeitstufe 6

IV. Ergebnisse

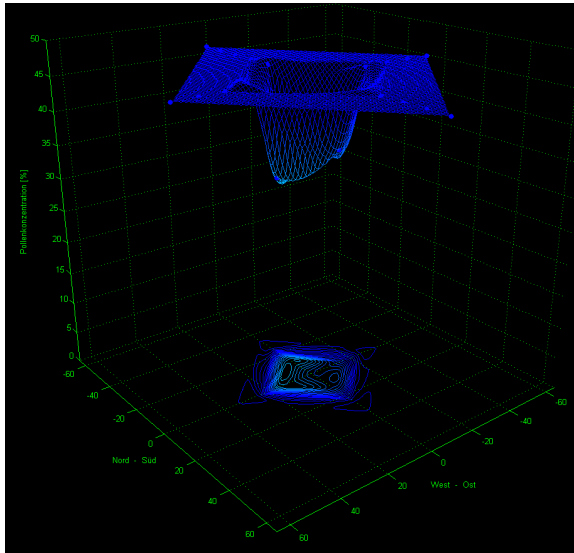
Poaceae



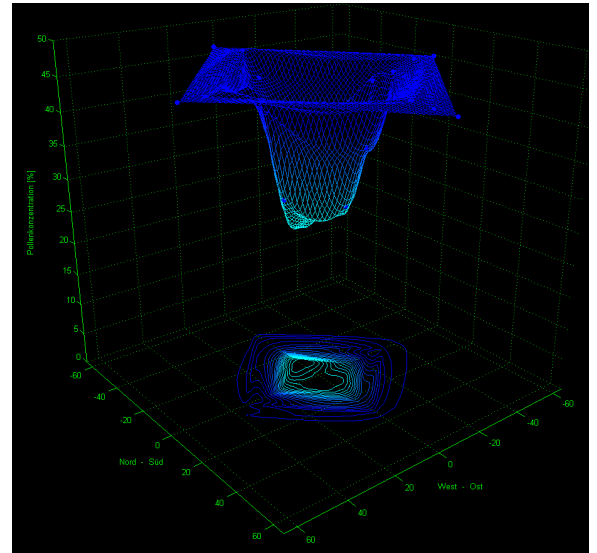
Stufe 1



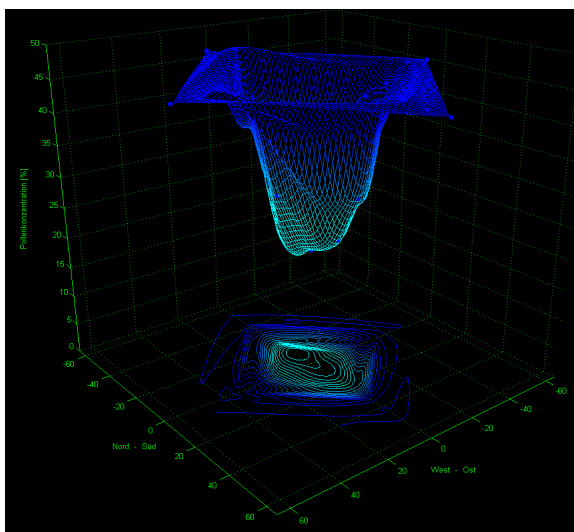
Stufe 2



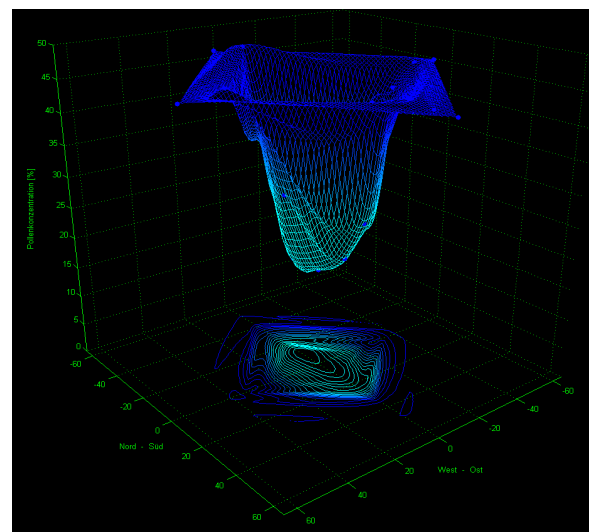
Stufe 3



Stufe 4



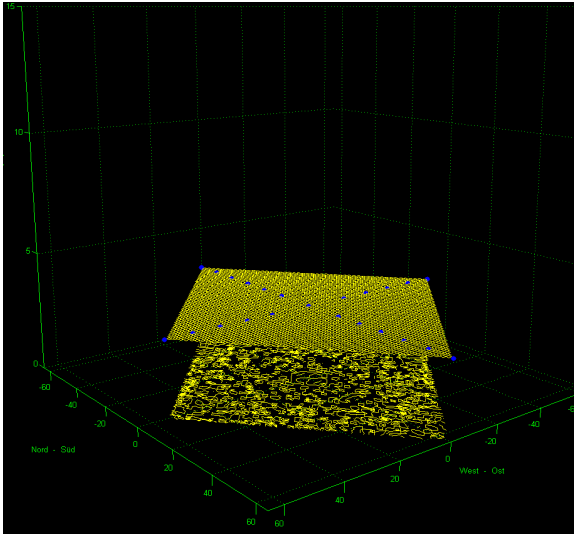
Stufe 5



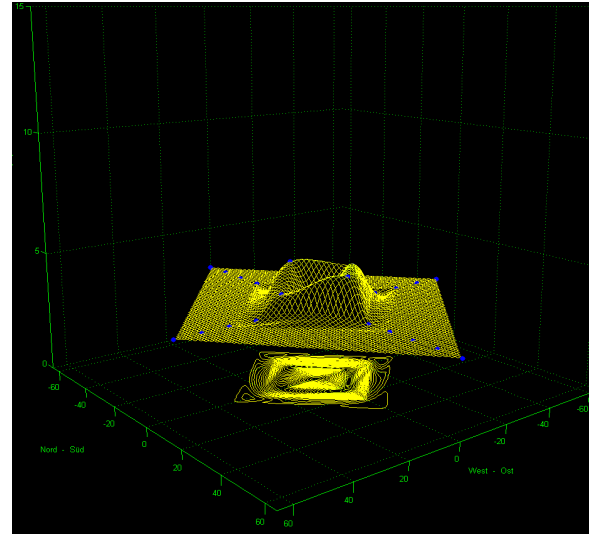
Stufe 6

IV. Ergebnisse

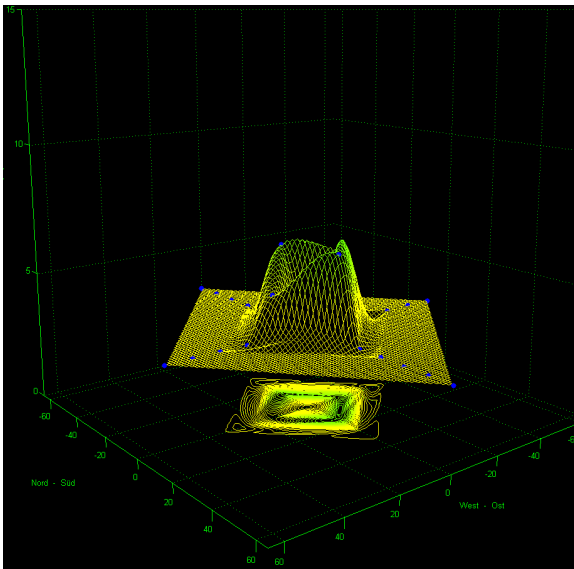
Baccharis



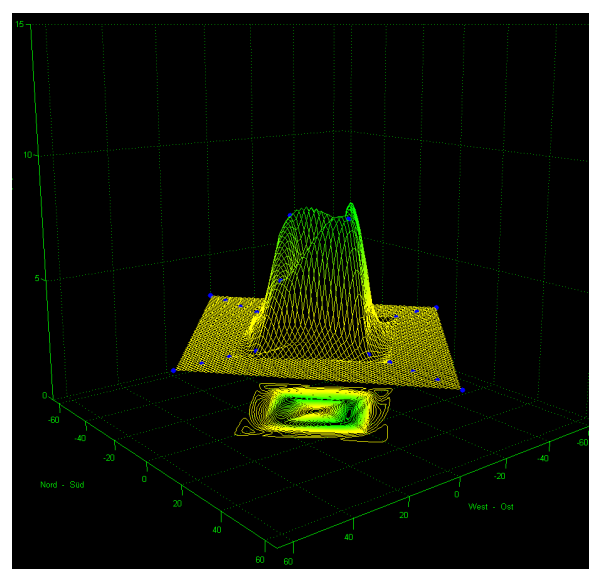
Stufe 1



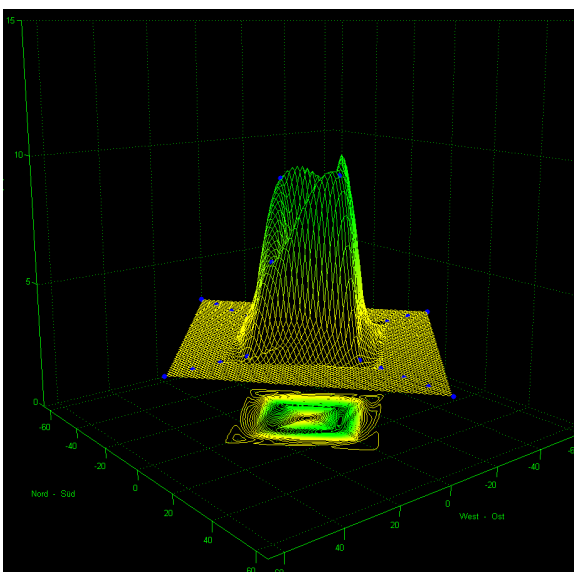
Stufe 2



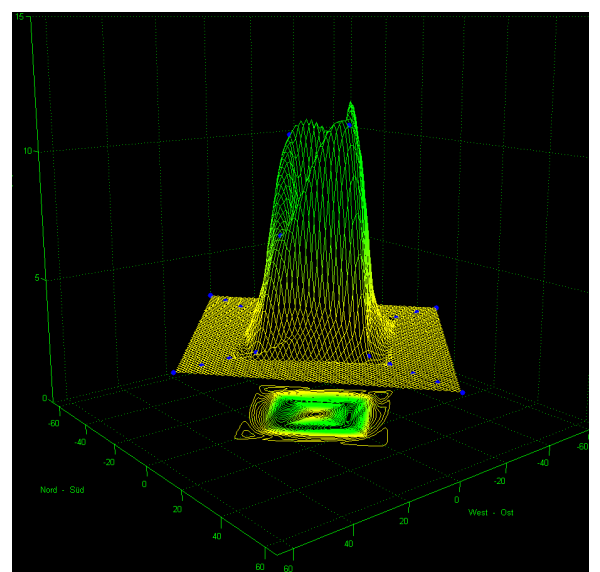
Stufe 3



Stufe 4



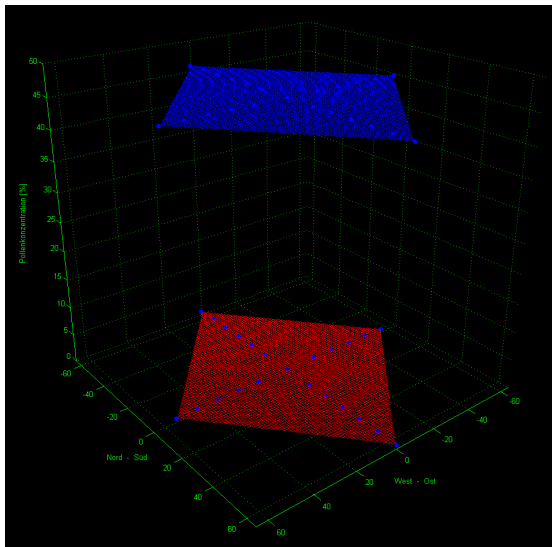
Stufe 5



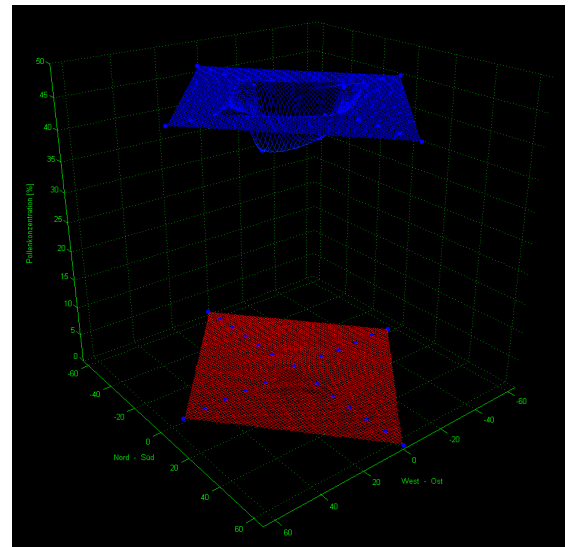
Stufe 6

IV. Ergebnisse

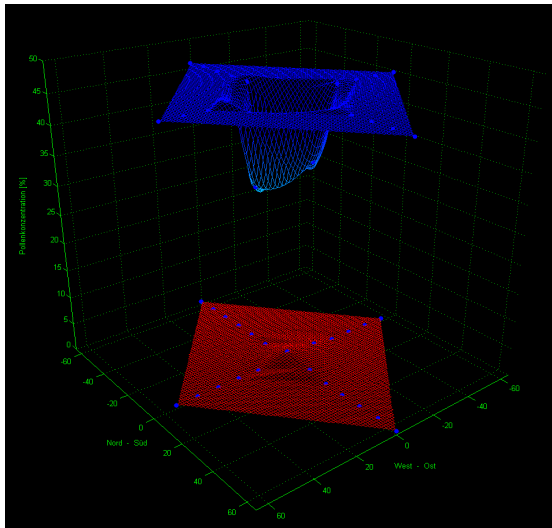
Poaceae (blau) & Ilex (rot)



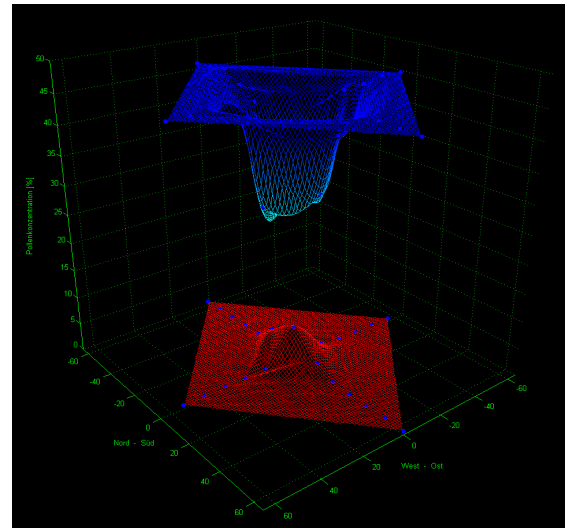
Stufe 1



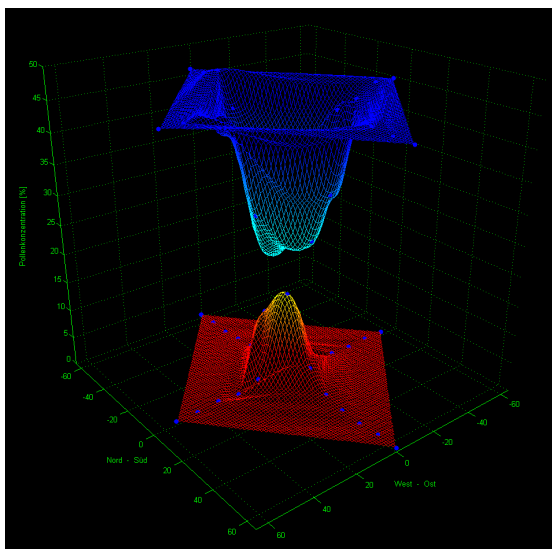
Stufe 2



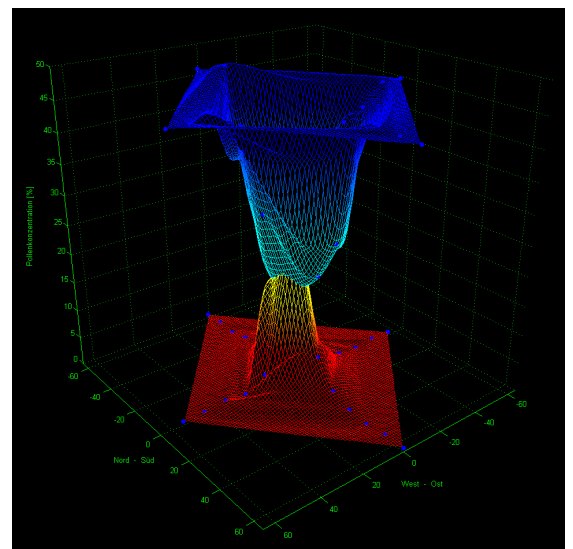
Stufe 3



Stufe 4



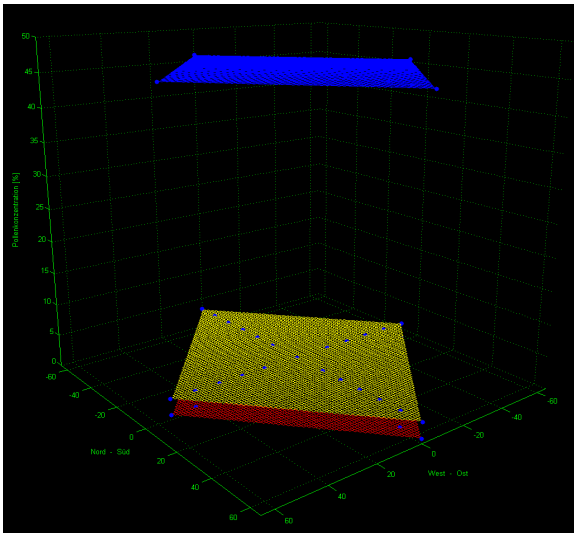
Stufe 5



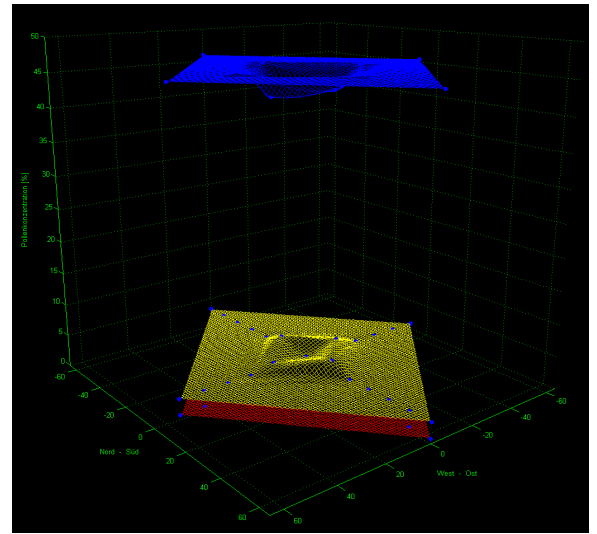
Stufe 6

IV. Ergebnisse

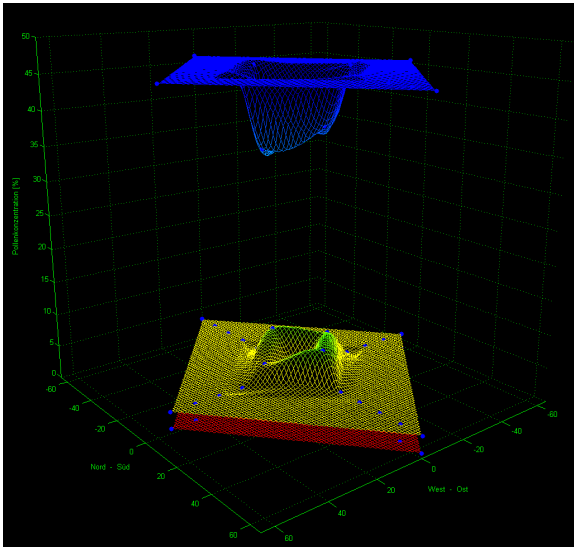
Poaceae (blau) & Ilex (rot) & Baccharis (gelb)



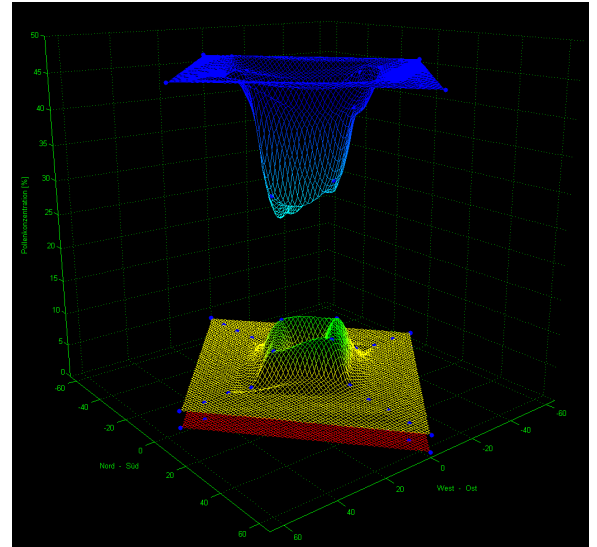
Stufe 1



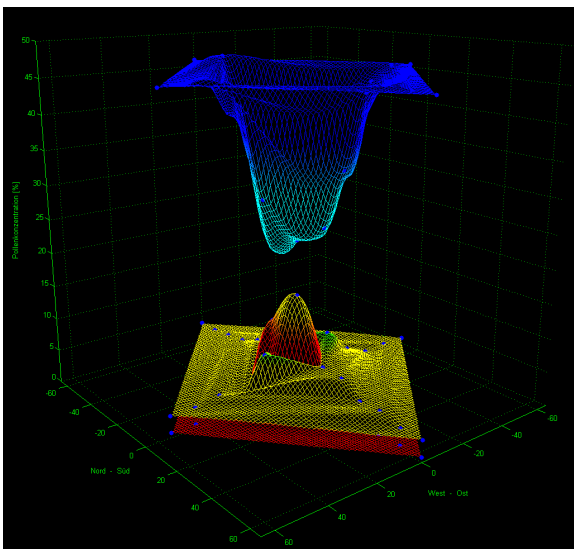
Stufe 2



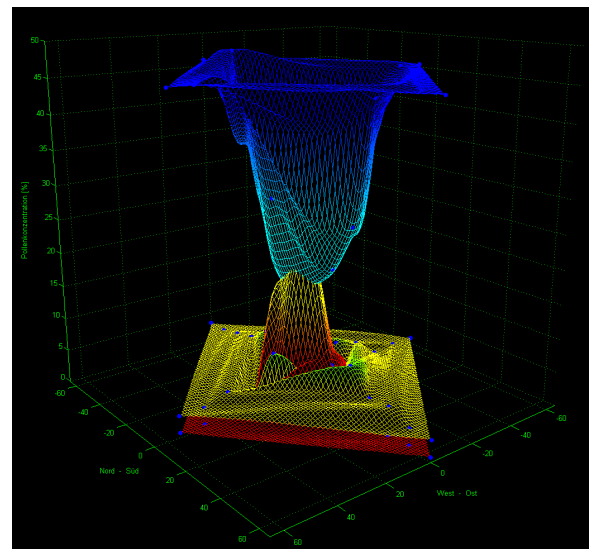
Stufe 3



Stufe 4



Stufe 5



Stufe 6

5. Diskussion

5.1 Abbildung rezenter ökologischer Einheiten des Pró-Mata Gebietes durch palynologische Spektren im Oberboden

5.1.1 Charakterisierung und Abgrenzung von Vegetationstypen im Pró-Mata Gebiet durch Pollenspektren in Oberflächenproben

Die Grundhypothese für diese Arbeit bestand darin, dass ökologische Einheiten der südlichen Mata Atlántica durch palynologische Spektren im Oberboden abgebildet werden.

Enge Beziehungen zwischen Vegetation und Pollenspektren konnten bereits in verschiedenen geographischen Zonen der Erde nachgewiesen werden. ELENGA et al. (2000) zum Beispiel zeigten solche Zusammenhänge für Wälder Zentralafrikas auf, El GHAZALI (1998) für die Sahel Zone und GAJEWSKI (2002) für die Vegetationszonen Gesamtafrikas. HICKS (2001) konnte über den Pollenniederschlag die Lage von Baumgrenzen definieren und BRUCE (1996) nutzte Pollenanalysen von Oberflächenproben sogar als Werkzeug zur Identifizierung rezenter Vegetationstypen in den forensischen Wissenschaften. HOFMANN (2002) untersuchte die Pollenzusammensetzung rezenter Sedimente im Orinokodelta, QINGHAI (2005) von Oberflächensedimenten in einem See in der Mongolei und VAN CAMPO (2004) von Mangrovensümpfen in Kamerun. MINCKLEY (2000) deckte Raummuster im aktuellen Pollenniederschlag Oregons auf und YU (2004) Beziehungen zwischen der Vegetation und dem Pollenniederschlag in China. RODGERS (1996) untersuchte rezente Pollenspektren in Costa Rica und MARCHANT (2001) konnte über Pollenanalysen Biome entlang eines Höhengradienten in Kolumbien definieren.

Als Untersuchungsgebiet wurde das Pró-Mata Areal ausgewählt, da dort auf engem Raum verschiedenste Vegetationstypen aufeinander treffen. Die Zuordnung der Untersuchungspunkte zu pflanzensoziologisch definierten Einheiten erfolgte auf der Basis einer durch Luftbildanalyse erstellten Vegetationskarte des Projektgebietes (BAASKE 2001). So konnte untersucht werden, ob Pollenspektren eine Schnittstelle zwischen Vegetations- und Fernerkundungsdaten darstellen. Pollen und Sporen wurden aus Bodenoberflächenproben extrahiert, lichtmikroskopisch ausgezählt und anhand von PCA und Clusteranalysen analysiert. In Abhängigkeit von den Hauptvegetationstypen gruppierten sich die dazugehörigen Pollenspektren in klar voneinander abgrenzbare Clustergruppen. Bei gleichzeitiger Berücksichtigung aller Pollentypen ist es also möglich, eine Transferfunktion zwischen der Vegetation und den von ihr ausgestreuten Pollenspektren zu erstellen. Es bestätigte sich damit auch, dass sich Pollenspektren im Oberboden wie ein Fingerabdruck zur Identifizierung ökologischer Einheiten eignen.

PCA erwies sich als ein sehr robustes statistisches Verfahren zur Bearbeitung und graphischen Darstellung palynologischer Datensätze. Die in den Pollenspektren enthaltene Information über einen Untersuchungspunkt wird bei diesem Verfahren in einem von Ordinationsachsen aufgespannten Diagramm auf eine Position reduziert (GAUCH 1982). Für die einzelnen Pollentypen wird anhand ihrer Frequenz und Häufigkeit innerhalb der untersuchten Spektren ein Indikatorwert errechnet, der ihre Position im Ordinationsdiagramm festlegt (JONGMAN 1995). Pollenspektren können so ökologisch eingeordnet werden. Die untersuchten Pollenspektren trennten sich entlang der ersten Ordinationsachse in eine Wald- und eine Graslandgruppe auf (Abb. 4.1). Eine Waldrand-

und eine Waldsaumgruppe vermitteln zwischen diesen Extremen. Der Übergang vollzieht sich auf der Hochebene und lässt sich dementsprechend nicht direkt auf Unterschiede im Klima oder Ausgangsgestein zurückführen. Er erklärt sich vielmehr aus einem dynamischen Kräftegleichgewicht zwischen den antagonistischen Vegetationstypen Wald und Grasland. Beweidung und Feuer kommen als maßgebliche Kontrollfaktoren in Frage. Steile mikroklimatische und edaphische Gradienten, die sich an der Wald-Grasland Phasengrenze einstellen, führen zu einer abrupten Änderung der Vegetationszusammensetzung. Diese Grenze wird durch Pollenspektren im Oberboden klar abgebildet.

Die Pollenspektren des Atlantischen Regenwaldes und des Araukarienwaldes entmischen sich entlang der 2. Ordinationsachse, wobei ein zwischen 800 m und 900 m gelegener Waldtyp mit Transitionscharakter zwischen diesen Vegetationstypen vermittelt. Diese entlang eines Höhengradienten angeordneten ökologischen Einheiten könnten sich aufgrund abnehmender Temperaturen oder zunehmenden Niederschlagsmengen auftrennen. Eine ähnliche Situation konnte entlang eines an zunehmende Meereshöhe gekoppelten Feuchtigkeitsgradienten in den Western Ghats von Südindien beobachtet werden. Durch PCA von Pollenspektren konnten dort immergrüne von saisonalen Regenwäldern abgegrenzt werden. Der Übergang tritt bei 1000 m auf (ANUPAMA 2000). Die Änderung der Zusammensetzung von Pollenspektren entlang eines Höhengradienten in Uganda hingegen wird auf abnehmende Temperaturen zurückgeführt (VINCENS 1997).

Eine Einschränkung, die sich aus der multivariaten Analyse von Pollenspektren aus Stechzylindern ergibt ist, dass sich die Sukzessionsstadien, die im Pró-Mata Gebiet ausgewiesen wurden, nicht klar von den Waldgesellschaften abgrenzen lassen, aus denen sie hervorgegangen sind.

Die Anordnung der Clustergruppen im PCA-Diagramm von Pró-Mata kann durch ein Spannungsfeld erklärt werden, das von einem Feuchtigkeitsgradienten dominiert und außerdem von einem Temperaturgradienten beeinflusst wird. Entlang eines von nass nach trocken ausgerichteten Feuchtigkeitsgradienten, der durch die erste Ordinationsachse repräsentiert wird, verläuft die Reihe vom Araukarienwald über den Transitionswald zum atlantischen Wald und dann weiter über den Waldrand und Waldsaum bis hin zum Grasland. Der Eintrag von Wasser ist in den Araukarienwäldern am höchsten, da sich diese im Bereich des Kondensationsniveaus befinden. Außerdem konnte im weiteren Verlauf dieser Arbeit gezeigt werden, dass die humusreichen Böden der Hochfläche über hohe Wasserhaltekapazitäten verfügen. Die mutmaßliche Temperaturreihe hat ihr Maximum im Waldrand und verläuft dann absteigend auf der einen Seite über den Waldsaum bis zum Grasland und auf der anderen Seite über den Atlantischen Regenwald über den Transitionswald bis zum Araukarienwald. Diese Reihe orientiert sich an der zweiten Ordinationsachse.

Das in Abb. 4.1 (B) dargestellte Ordinationfeld wird von Poaceenpollen auf der Graslandseite und *Dicksoniasporen* auf der Araukarienwaldseite aufgespannt. *Ilex*, die wichtigste Gruppe im Bereich des Waldrandes vermittelt zwischen diesen Extremen und zieht das Feld in Richtung der 2. Ordinationsachse auseinander.

Die in Abb. 4.10 dargestellte Analyse von einzelnen Pollentypen bestätigte die Ergebnisse der multivariaten statistischen Analyse. Entlang eines Transektes vom atlantischen Wald über den Transitionswald, Araukarienwald, Waldrand und Waldsaum bis zum Grasland zeichnen sich für viele dieser Pollentypen charakteristische und signifikante Übergänge ab. So nimmt der

Anteil der Poaceen entlang dieses Transekts kontinuierlich zu, während viele Sporentypen (*Asplenium*, *Alsophyllum*, verrucate Sporen u.a.) in gleicher Richtung abnehmen. *Dicksonia* erreicht im Araukarienwald ein Maximum, *Ilex* im Waldrand und *Baccharis* im Waldsaum.

Das Ordinationsverfahren wurde in den wesentlichen Zügen durch die in Abb. 4.2 dargestellte Clusteranalyse bestätigt. Auch hier trennen sich die Graslandspektren von den Waldspektren, die sich wiederum in Gruppen aufspalten, in denen sich der Araukarienwald, der Atlantische Regenwald und der Transitionswald formiert. Auffallend ist die Sonderstellung der Waldrandspektren. Diese Gruppe spaltet sich auf, wobei sich ein Teil schon am Anfang von allen anderen Spektren absondert. Der verbleibende Teil bildet zusammen mit den Waldsaumspektren eine Clustergruppe. Die Spektren aus den *Baccharis*flächen verteilen sich wie bei der PCA frei im Araukarienwaldcluster.

Auch in anderen Regionen Südamerikas konnten Vegetationstypen durch multivariate Analysen von Pollenspektren voneinander abgegrenzt werden. Eine Arbeit in der Lancandon-Region in Südmexiko (DOMINGUEZ-VÁZQUEZ 2004) zeigt, dass sich verschiedene Waldgesellschaften, die dort entlang eines Höhengradienten angeordnet sind, durch Pollenspektren abgrenzen lassen. Der Übergang von tropischen zu gemäßigten Wäldern konnte ähnlich wie der Übergang von atlantischem Wald zu Araukarienwald durch PCA und Clusteranalysen definiert werden. Pollenspektren aus Oberflächenproben im Bereich der Küstenlagune von Mar Chiquita in Argentinien (STUTZ 2003) zeigen innerhalb weniger Kilometer einen scharfen Übergang von Steppenvegetation über Süßwassergesellschaften und psammophytischen Gesellschaften bis hin zu halophytischen Gesellschaften an.

Insgesamt stehen die Ergebnisse aus dieser Arbeit also im Einklang mit anderen Studien, die darauf abzielen, Beziehungen zwischen Vegetation und Pollenspektren zu beschreiben. Verschiedene pflanzensoziologisch definierte Vegetationstypen des Pró-Mata Gebietes, die durch Luftbildanalyse auf die Gesamtfläche übertragen wurden und repräsentativ für die Region der südlichen Mata Atlántica stehen, konnten durch Analyse von Pollenspektren voneinander abgegrenzt werden.

5.1.2 Abbildung der Wald-Graslandgrenze durch Pollenspektren

Nachdem nachgewiesen werden konnte, dass die ökologischen Einheiten Pró-Matas durch palynologische Spektren im Oberboden abgebildet werden, sollte in einem weiteren Schritt geprüft werden, ob sich auch die Grenzen zwischen verschiedenen Vegetationstypen auf diese Weise festlegen lassen. Geometrische Beziehungen zwischen der räumlichen Anordnung von Vegetationstypen und Pollenniederschlag wurden bereits im tropischen Nordostaustralien nachgewiesen (WALKER 2000). Der Pollentransfer zwischen Regenwald, Trockenwald und offenen Vegetationstypen beschränkte sich dort auf einen Bereich von weniger als 100 m. Auch in den zentralen Rocky Mountains werden kleinräumige Unterschiede der Vegetationsdecke durch Pollenspektren in Seesedimenten abgebildet (LYNCH 1996). Im Vegetationsmosaik des südbrasilianischen Hochlandes ist die Phasengrenze zwischen den antagonistischen ökologischen Einheiten Wald und Grasland von besonderem Interesse. Die Mechanismen, die der Ausbildung dieser Phasengrenze zugrunde liegen, sind bis heute unverstanden. So konnten im Pró-Mata Gebiet beim Übergang vom Wald zum Grasland keine wesentlichen Unterschiede in der Bodentextur festgestellt werden. Diese rufen sonst oft scharfe Grenzen zwischen Wald und Grasland

hervor (KIMMINS 1993). Mehrere Transekte wurden vom Wald ins Grasland gelegt und in 10 m langen Intervallen anhand von Stechzylindern beprobt. Das in Abb. 4.18 dargestellte PCA-Diagramm von aus Oberflächenproben extrahierten Pollenspektren zeigt, dass sich die Wald–Graslandgrenze auf diese Weise bis auf wenige Meter genau abbilden lässt. Es konnten außerdem Indikatorrentypen identifiziert werden, die an dieser Grenze signifikant zu- oder abnehmen. Der Waldrand ist durch hohe Anteile von *Ilex*, Myrtaceen und verrucaten Sporen gekennzeichnet, während im Grasland der Anteil der Poaceen stark ansteigt. Der Waldsaumbereich, der zwischen den beiden vermittelt, weist hohe Anteile von *Asteraceen*, *Baccharis* und *Lycopodium* auf. Pollenanalysen sind also ein geeignetes Mittel zur Untersuchung von Raumaspekten im Wald-Graslandmosaik.

5.1.3 Untersuchung des Einflusses des geologischen Untergrundes und der Topographie innerhalb der Hauptvegetationstypen durch Analyse von Pollenspektren

Zudem sollte durch Ordinationsverfahren untersucht werden, ob sich Unterschiede im geologischen Untergrund und der Topographie auf die Zusammensetzung der Pollen und Sporen im Oberboden auswirken. So konnte ELENGA (2000) durch PCA von Pollenspektren aus Oberflächenproben des tropischen Afrikas zeigen, dass sich diese in Abhängigkeit von hydrologischen und chemischen Eigenschaften des Bodens auftrennen. In Abhängigkeit von der Meereshöhe oder Niederschlagsmenge konnte hingegen keine Korrelation nachgewiesen werden.

Zur Untersuchung des Einflusses des Ausgangsgesteins wurden Pollenspektren aus Böden über Basalt mit Pollenspektren aus Böden über Rhyodazit verglichen. Die Spektren des Atlantischen Regenwaldes lassen sich aufgrund von Unterschieden im Ausgangsgestein nicht voneinander trennen. Dies lässt sich aus der Hanglage dieses Vegetationstyps erklären: Zum einen wird die Zusammensetzung der Vegetation durch steile klimatische Gradienten entlang der Höhenstufen dieser Hänge bestimmt. Der Einfluss unterschiedlicher Ausgangsgesteine wird dadurch überprägt. Zum anderen werden die Böden entlang dieser Hänge ständig von oben nach unten verlagert (ROISENBERG 2002, pers. Mitt.). Der Chemismus der Böden ist damit nicht mehr an das darunter liegende Gestein gekoppelt. Palynomorpha werden dadurch außerdem von ihrem Ablagerungsort entfernt. Auf dem Araukarienplateau hingegen ließen sich diese Höheneffekte eliminieren

Tektonische Ereignisse führten zu vertikalen Störungsversätzen, wodurch basaltische neben rhyodazitische Vulkanite gerieten. Dies ermöglichte die Entnahme von Proben über unterschiedlichem Ausgangsgestein bei ansonsten gleichen Randbedingungen. Auch in diesem Fall kam es zu keiner Auftrennung der Pollenspektren.

Der geologische Untergrund scheint die Pollenzusammensetzung in den Oberböden also nicht signifikant zu beeinflussen. Bei genauerer Betrachtung fällt jedoch auf, dass sich die Pollenspektren von Basaltböden in ihrer Gesamtheit im Ordinationsdiagramm anders anordnen als die Pollenspektren von Rhyodazitböden. Die Ellipsen, die für beide Fälle die 95%-Konfidenzbereiche beschreiben, sind orthogonal zueinander ausgerichtet.

Des Weiteren wurden die Pollenspektren aus Oberflächenproben hinsichtlich der topographischen Lage ihrer Herkunftsorte untersucht. Innerhalb des Atlantischen Regenwaldes konnten Berggrücken und tief eingeschnittene

Flusstäler unterschieden werden. Die Pollenspektren aus Flusstälern unterscheiden sich von denen der Hangrücken durch eine höhere Streuung. Die Clustergruppe der Flusstäler ist dabei in Richtung auf die Pollenspektren des Hochlandes ausgerichtet. Die Täler scheinen also zwischen Transitionswald und unterem atlantischen Wald zu vermitteln. Dieser Effekt kann durch die floristische Zusammensetzung der Bachbetten zustande kommen: Sie weisen ein gegenüber den Wäldern in Rückenlage feuchteres und thermisch ausgeglicheneres Mikroklima auf und sind daher reicher an Baumfarnen und Epiphyten. Diese Schluchtwälder könnten vielen Pflanzen als Wanderweg zwischen oben und unten dienen. Die Streuung, die das Talcluster nach oben ausweitet, kann außerdem durch Auswaschungs- und Erosionsprozesse erklärt werden, die in diesen Tälern am intensivsten ist. Die Umlagerung der Böden führt zu einer Vermischung der Pollenfloren.

5.2 Vergleich von palynologischen Spektren aus Stechzylindern, Bodenstreu und Pollenkollektoren

5.2.1 Eignung verschiedener Probenahmetypen zur Gewinnung rezenter Pollenspektren und Abbildung ökologischer Einheiten

An vielen Probepunkten wurden parallel zu den Stechzylinderproben Bodenstreu entnommen und Pollenkollektoren installiert. So sollte geprüft werden, welche Art der Probenahme zur Abbildung ökologischer Einheiten durch Pollenspektren am geeignetsten ist. Es zeigte sich, dass die Pollenspektren der Streu- und Kollektorproben im PCA-Diagramm viel weiter streuen als die Spektren der Stechzylinderproben. Die Cluster der verschiedenen Waldformationen Pró-Matas überdecken sich außerdem weitgehend. Streu- und Kollektorproben eignen sich also nur bedingt zur gegenseitigen Abgrenzung dieser Vegetationstypen. Das auf Pró-Mata angetroffene Sukzessionsstadium des *Baccharis*-buschlandes hingegen, hebt sich so deutlich von den Waldgesellschaften ab. Sie vermitteln entlang der ersten Ordinationsachse zu den Graslandspektren, die auch bei Streu- und Kollektorproben ein eigenes Cluster bilden.

Die Streuung der Pollenspektren nimmt von den Stechzylindern über die Bodenstreu zu den Kollektoren hin zu, was zu einer Abnahme des Auftrennungsvermögens in gleicher Reihenfolge führt. Auch im tropischen atlantischen Regenwald des Volta Velha Schutzgebietes in Südbrasilien konnte eine hohe Streuung in Pollenfallen innerhalb einheitlicher Vegetationstypen festgestellt werden (BEHLING 1997). Bei diesen Betrachtungen muss vor allem berücksichtigt werden, dass Streu- und Kollektorproben ein viel kleineres Zeitfenster abdecken als Stechzylinderproben. Mehrjährige Versuche in Bulgarien (TONKOV 2001) und Estland (KOFF 2001) haben gezeigt, dass es von einem Jahr zum anderen zu erheblichen zeitlichen Variationen im Pollenregen kommen kann. Durch die Analyse von "pollen-rain", der sich über einen längeren Zeitraums ansammelt, können statistische Ausreißer eliminiert werden. Stechzylinderproben erfüllen zwar diese Voraussetzung, haben aber den Nachteil, dass sich Ökosysteme innerhalb des großen Zeitraums, der dieser Probenahmetyp umfasst, verändern können. So lassen sich kurzzeitig bestehende Sukzessionsstadien, wie die ca. 10 jährigen *Baccharis*buschländer und die darauf folgenden *Tibouchinasekundärwälder*, durch Pollenspektren aus Stechzylindern nicht von den Waldgesellschaften abgrenzen, aus denen sie nach einer Störung durch den Menschen hervorgegangen sind. Die Zeit reicht nicht aus, um Stechzylinderproben, die in solchen Sukzessionsgesellschaften entnommen werden,

einen eigenen Fingerabdruck aufzuprägen. Im Fall des *Baccharisbuschlandes* senden sie allenfalls ein schwaches Signal in Richtung des Graslandes aus.

Ein wichtiger Punkt, der für die Verwendung von Stechzylinderproben bei diesem Monitoringverfahren spricht, sind methodische Schwierigkeiten, die bei der Analyse von Bodenstreu und Pollenkollektoren auftreten. Bodenstreu enthält sehr viel organisches Material, das sich nur schwer von der Pollenfraktion trennen lässt. Die mikroskopischen Präparate enthalten daher sehr viele Partikel, was die Auszählung von Palynomorphen erschwert. Kollektoren haben nicht nur den Nachteil einer langen Inkubationszeit und eines hohen Arbeitsaufwandes für die Installation, sondern enthielten oft auch nur sehr wenige Palynomorpha. Die hohen Niederschlagsmengen scheinen einen Großteil der Pollenfracht wieder auszuwaschen. Darüber hinaus wurden viele Fallen von Pilzen befallen. Die Anwendung von Pollenkollektoren sollte dennoch weiterverfolgt werden. Zum einen lässt sich dadurch das betrachtete Zeitfenster genau festlegen, zum anderen bietet sich dadurch die Möglichkeit, DNA aus den Pollen und Sporen zu isolieren. Pflanzenspezifische Sequenzbereiche können dann durch PCR (Polymerase Chain Reaction) amplifiziert und bestimmt werden. Damit eröffnet sich die Möglichkeit, Pollenspektren in Form genetischer Fingerabdrücke darzustellen. Dies wiederum erlaubt eine Identifizierung der Florenelemente bis auf die Art und führt damit zu einer viel höheren Auflösung. Dieser Ansatz wurde anfangs parallel zur lichtmikroskopischen Analyse verfolgt. Gesamt-DNA wurde aus Pollenfallen extrahiert und unter Verwendung von ITS-Primern in PCR Experimente eingesetzt.

5.2.2 Vektoren im Ordinationsraum zur Beschreibung von Sukzessionsabläufen und Bodenprozessen

Der Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinder- und Bodenstreuproben des selben Ortspunktes, der anfangs zur Etablierung einer geeigneten Probenahmemethode dienen sollte, kann auch wertvolle Informationen über Prozesse im Boden und jüngste Veränderungen der Vegetationszusammensetzung liefern. Zum Vergleich von Stechzylindern mit der Bodenstreu wurde in dieser Arbeit das Konzept von Vektoren im Ordinationsraum verwendet. Diese Vektoren verbinden die Ordinationsortspunkte von Stechzylinderproben in Richtung der Ordinationsortspunkte von am gleichen Ortspunkt entnommenen Streuproben. Bei der Interpretation dieser Vektoren ist zum einen zu beachten, dass die Palynomorpha in den Stechzylinderproben über einen längeren Zeitraum abgelagert wurden als in der Bodenstreu und zum anderen, dass während dieses Zeitraum eine Vielzahl von Bodenprozessen auf die Pollenspektren einwirken.

Wenn ausschließlich der Ablagerungszeitraum betrachtet und Bodenprozesse ausgeschlossen werden, dann beschreiben die Vektoren zeitliche Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung. Daraus lassen sich wiederum Schlussfolgerungen über die Intensität und Richtung von Sukzessionsprozessen ableiten. Die Vektoren zeigen an, dass sich die Wälder Pró-Matas in jüngster Zeit stark verändert haben, während die Vegetationszusammensetzung des Graslandes relativ konstant geblieben ist.

Die Vektoren für den Araukarienwald sind mit großen Beträgen in Richtung auf den Atlantischen Regenwald der oberen Höhenstufe gerichtet, was für eine schnelle Veränderung der floristischen Zusammensetzung spricht. Die mit geringeren Beträgen ausschließlich entlang der ersten Ordinationsachse gerichteten Vektoren des atlantischen Waldes zeigen hingegen geringere Sukzessionsraten in Richtung auf das offene Grasland an.

In einem Ordinationsfeld, das in erster Linie von einem Feuchtigkeitsgradienten bestimmt wird, wäre die treibende Kraft für die Sukzession in den Wäldern zunehmende Trockenheit. Die in ihrer Richtung stark streuenden, kurzen Ordinationsvektoren des Graslandes können auf verschiedene Entwicklungsrichtungen in verschiedenen Mikrohabitaten zurückgeführt werden. Die Sukzession wird nach dieser Vorstellung durch Feuer oder andere Störfaktoren immer wieder unterbrochen. Die Resultierende der Graslandvektoren zeigt in Richtung auf feuchtere Umweltbedingungen. Das Grasland würde sich also ohne den Einfluss von Störungen in Busch- und Waldland umwandeln. Dies trifft auf das Pró-Mata Projektgebiet zu. Es wird seit 10 Jahren nicht mehr bewirtschaftet. Beim Vergleich von Wald mit Grasland muss berücksichtigt werden, dass die analysierten Pollenspektren nur einen Bruchteil des tatsächlich vorhandenen Artinventars erfassen, und die in den Spektren vorhandenen Arten außerdem zu großen Gruppen zusammengefasst wurden. Die vermeintliche Stagnation im Grasland beispielsweise könnte dadurch zustande kommen, dass die diesen Ökotyp dominierenden Süßgräser und Asteraceen zu Gruppen zusammengefasst wurden. Verschiebungen innerhalb dieser Gruppen (wie zum Beispiel von C4 zu C3-Gräsern) werden nicht erfasst.

Die Richtung der Vektoren aus *Baccharis*-dominierten Sukzessionsflächen in Richtung auf trockenere Bedingungen lässt sich leicht durch die vielen graslandtypischen Poaceen und Asteraceen erklären, die sich dort vorübergehend etablieren. Diese sind in der Streu gegenüber der Stechzylinderbodenprobe angereichert. Dort ist dagegen hauptsächlich die palynologische Information enthalten, die der ehemalige Araukarienwald ausgesendet hat.

Der Unterschied zwischen palynologischen Spektren aus Stechzylinder- und Streuproben muss aber nicht zwangsläufig an einer Veränderung der Vegetationszusammensetzung liegen. Auch Prozesse im Boden und eine damit verbundene An- oder Abreicherung einzelner Palynomorpha in verschiedenen Horizonten des Oberbodens können diese Unterschiede herbeiführen. In diesem Fall beschreiben die Vektoren im Ordinationsraum die Intensität und Richtung von Bodenprozessen. Die Intensität dieser Prozesse würde demnach vom Araukarienwald über *Baccharis*flächen und atlantischen Wald zum Grasland hin abnehmen. Die Bedeutung der Ordinationsachsen bleibt dabei im Unklaren. Pilzsporen z.B. konzentrieren sich in der Streu, da sich dort der Großteil der zersetzbaren toten Biomasse befindet. Bei dieser Form der multivariaten Analyse wurden sie daher aus den Spektren ausgeschlossen. Des Weiteren kann Auswaschung und selektive Degradation zur Modifikation der Spektren führen. Farnsporen beispielsweise weisen im allgemeinen eine relativ dicke Exine auf und können sich daher in älteren, tieferen Bodenschichten gegenüber dünnwandigen Pollen anreichern. Tatsächlich sind dickwandige Sporen in den Stechzylinderproben häufiger als in der Bodenstreu, während einige der dünnwandigen Pollentypen wie *Araucaria* oder Lauraceen dort seltener vorkommen. Ob diese durch taphonomische Prozesse angereichert wurden, oder Zeugen eines feuchteren Klimas sind, konnte nicht aufgeklärt werden.

5.3 Faktoren, die die Zusammensetzung rezenter palynologischer Spektren beeinflussen

Verschiedene Faktoren beeinflussen die Zusammensetzung der palynologischen Spektren im Oberboden. Die wichtigsten sind neben der Zusammensetzung der Vegetation die Ausbreitungsmechanismen der beteiligten Vegetationselemente, Bodenprozesse und der Ablagerungszeitraum.

5.3.1 Einfluss der Vegetationszusammensetzung

Vorraussetzung für eine vom Ökotyp abhängige Auftrennung in palynologische Clustergruppen ist eine Anordnung der Vegetationselemente in diskrete Pflanzengesellschaften. Einzelne Florenelemente setzen sich nach diesem Konzept (ELLENBERG 1986, DIERSCHKE 1994) zu Gruppen zusammen, die in ihrer Zusammensetzung und Struktur auf Änderung von Umweltparametern reagieren. Es gibt verschiedene Möglichkeiten von Pflanzen, sich entlang solcher Gradienten anzuordnen (KIMMINS 1993): Wenn dominante Vegetationselemente stark mit untergeordneten Vegetationselementen assoziiert sind, und die dominanten Arten scharf umrissene Segmente innerhalb eines Gradienten einnehmen, bilden sich Pflanzengesellschaften, die sich gegenseitig ausschließen. Der gegenseitige Ausschluss kommt durch Wettbewerb zustande. Jede dominante Art, die entlang eines Gradienten eine bestimmte Sektion einnimmt, schafft dabei ein bestimmtes Habitat, in der sich eine charakteristische Gruppe von untergeordneten Arten etabliert. Dieses Muster ist für steile Umweltgradienten charakteristisch. Steile Umweltgradienten bestehen im Vegetationskomplex von Pró-Mata vor allem an der Phasengrenze zwischen Wald und Grasland. Im Ordinationsdiagramm für die Pollenspektren kommt dies durch eine klare Trennung des Graslandclusters von den Waldspektren zum Ausdruck. Bei flacheren Umweltgradienten, wie sie zwischen Atlantischem Regenwald und Araukarienwald bestehen, kann es hingegen zur Überlappung kommen. In den Pollenspektren wird dies durch einen allmählichen Übergang, der durch einen Transitionswald vermittelt wird, angezeigt. Dieser Befund deckt sich mit vegetationsökologischen Untersuchungen (MELLO 2005). Zwischen Flächen, die in ihrer Gehölzzusammensetzung der Floresta Ombrofila Mista (Araukarienwald) und der Floresta Ombrofila Densa (atlantischer Wald) entsprechen, wurden auch in dieser Arbeit Flächen identifiziert, die einen Transitionscharakter aufweisen. Diese Flächen befinden sich im Bereich der Abbruchkante. Der Araukarienwald wird hier neben *Araucaria angustifolia* durch *Myrcia retorta* charakterisiert, der obere atlantische Regenwald durch *Cabralea canjerana* und *Calypthranthes grandifolia* (MELLO 2005). Wichtige Sporentypen zur Untergliederung der Waldökosysteme sind *Nephelea* im atlantischen Wald und *Dicksonia* im Araukarienwald. Im Transitionswald kommt es zu einer Durchmischung. Dieser Befund wird durch eine Untersuchung von Holzpflanzen in Rio Grande do Sul (REITZ 1983) bestätigt, die viele *Nephelea*-*Alsophila*- und *Cyathea*-Arten den ozeanseitigen Abbrüchen zuordnet, *Dicksonia* hingegen dem Araukarienhochland.

Ein Durchmischungseffekt zwischen ökologischen Pflanzengruppen kann in Wäldern auch dann eintreten, wenn Elemente einzelner Vegetationsstockwerke stark untereinander konkurrieren, unter den Stockwerken aber nur schwache Wechselwirkungen bestehen (KIMMINS 1993). Die dominanten Arten der Oberschicht könnten z.B. in erster Linie auf klimatische Faktoren reagieren, während die Arten der Krautschicht von lokalen Standortfaktoren ab-

hängig sind. Im Fall einer derartigen Entkopplung ist es mit dem hier angewendeten System schwierig, Pflanzengesellschaften entlang von Umweltgradienten auszuweisen. Pollen aus allen Baumstockwerken werden auf die Ebene der hier analysierten oberen Bodenschicht reduziert.

Im Gegensatz zu GLEASON (1926) der zeigt, dass sich Pflanzenarten unabhängig voneinander entlang von Umweltgradienten verteilen, bestätigt diese Arbeit im großen ganzen die Meinung europäischer Schulen der Pflanzensynökologie, die lehren, dass Arten in charakteristischen Gruppen angeordnet sind (BRAUN-BLANQUET 1964). Diese schließen sich allerdings nicht gänzlich gegenseitig aus und etablieren sich im Fall der Wälder auch nicht innerhalb scharfer Grenzen.

Die Ergebnisse aus dem pollenanalytischen Ansatz bestätigt für die Hauptvegetationstypen die Richtigkeit der Vegetationskarte von Baaske (BAASKE 2001). Pilze wurden bei der palynologischen Analyse mit aufgenommen, da sie in terrestrischen Ökosystemen eine elementare Rolle spielen. Zum einen nehmen sie die Funktion von Destruenten ein und sind zum anderen als Symbiosepartner für einen Großteil der Pflanzen wichtig, mit denen sie Mykorrhiza bilden. So wurde von BREUNINGER (2001) und ZANDAVALLI (2004) die Wichtigkeit der Pilzgattung *Glomus* für das Wachstum von *Araucaria angustifolia* nachgewiesen. Sporen von Mykorrhizapilzen fördern bei multivariater Analyse von palynologischen Spektren eine Auftrennung in Abhängigkeit von Vegetationstypen, da sie eng mit der Pflanzengesellschaft assoziiert sind. Der Anteil saprophytischer Pilze hingegen wird in erster Linie von bodeninternen Faktoren wie Bodenacidität, Bodenwasserhaushalt, Redoxniveau und vor allem der Zusammensetzung des organischen Materials bestimmt, die nur indirekt mit der Vegetation zusammenhängen. Dies kann einer Clustergruppenbildung in Abhängigkeit vom Vegetationstyp entgegenwirken.

5.3.2 Einfluss des Ausstreupotentials auf die Zusammensetzung der Pollenspektren

Der bedeutendste Filter, der zwischen die Vegetation und den in Böden vorhandenen Pollenspektren geschaltet ist, sind die Verbreitungsmechanismen der einzelnen Florenelemente. Zur quantitativen Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Vegetation und Pollenspektren wurden die Verhältnisse zwischen Deckungsgraden einzelner Vegetationselemente nach Braun-Blanquet und Prozentanteilen im dazugehörigen Pollenspektrum berechnet. Als Maß für das Ausstreupotential wurden diese Verhältniswerte für Pollenspektren in Pollenkollektoren ermittelt. Die in Tab. 4.6, Abb. 4.11 und Abb. 4.12 dargestellten Ergebnisse zeigen wie erwartet, dass die Vegetation nicht 1:1 durch palynologische Spektren abgebildet wird. *Ilex*, *Baccharis*, Asteraceen, Palmen, Poaceen und Farne sind in den Kollektorspektren überrepräsentiert, *Drymis*, Cunnoniaceen, *Alsophila*, Melastomataceen, *Cabralea* und Myrtaceen sind unterrepräsentiert. Der wichtigste Faktor, der dieses Abbildungsverhältnis beeinflusst, sind die Mechanismen, durch die einzelne Florenelemente Pollen und Sporen verbreiten.

Während Farne als Vertreter der evolutionär ältesten Pflanzen noch über keine spezifische Bestäubungsmechanismen verfügen und deshalb stark ausstreuen, sind andere Gruppen mit hohem Ausstreupotential, wie die windbestäubten Poaceen, sekundär zu dieser Strategie zurückgekehrt. Auch Pioniere der Waldentwicklung wie Asteraceen und *Ilex* gehören zu dieser Gruppe. Die

Besiedlung von offenen Flächen wird von wenigen dominanten Pionierarten bewerkstelligt, die keine spezifischen Bestäubungsmechanismen benötigen.

Unterrepräsentierte Arten hingegen sind meist Arten der artenreichen tropischen Waldgesellschaften. Eine effektive Bestäubung ist dort für eine erfolgreiche Reproduktion unerlässlich. So ist bekannt, dass Melastomataceen und ebenfalls häufig im Gebiet vorkommende Solanaceen über prokathere Antheren verfügen (GLOVER 2004). Die Ausbreitungsdistanz wiederum wird neben den physikalischen Eigenschaften der Palynomorpha von den Windverhältnissen beeinflusst. Eine weitere wichtige Einflussgröße, die die Zusammensetzung palynologischer Spektren beeinflusst, sind taphonomische Prozesse im Boden.

5.3.3 Einfluss von Bodenprozessen auf die Zusammensetzung der Pollenspektren

Bodenprozesse verändern im Laufe der Zeit die Zusammensetzung der dort abgelagerten Pollen und Sporen. So wie Ausbreitungsmechanismen haben sie die Wirkung eines Filters, durch den Palynomorpha im Vergleich zur Vegetation dezimiert oder angereichert werden.

Als Maß für das Gesamtpotential eines Florenelements im Boden in Form von Palynomorpha überliefert zu werden, wurde das Verhältnis vom Deckungsgrad in der Vegetation zum Prozentanteil im Pollenspektrum von den entsprechenden Stechzylinderoberflächenproben berechnet. Der Vergleich mit den Verhältniswerten für Pollenkollektoren, die das Ausstreupotential beschreiben, ermöglicht es, den Einfluss von Bodenprozessen abzuschätzen. Die dickwandigen Sporen der Baumfarne *Alsophila* und *Dicksonia* sind gegenüber den Kollektoren in Bodenproben angereichert, während die oft dünnwandigen Pollentypen von Myrtaceen, Rubiaceen, Palmen, Lauraceen, Melastomataceen, Araukarien, *Podocarpus*, *Daphnopsis*, *Myrsine* und *Baccharis* im Boden abgereichert sind. Dies spricht für einen nicht unerheblichen Einfluss von Bodenprozessen auf die Zusammensetzung der Pollenspektren.

Zu den physikalischen Prozessen, die auf Pollenspektren im Boden einwirken, gehört die vertikale und laterale Verlagerung durch Auswaschung. Diese ist abhängig von der Intensität der Niederschläge, der Porengröße der Böden und der Größe und Oberflächenstruktur der Palynomorpha. Kleine Pollen werden in grobporigen Böden bei intensiven Niederschlägen leicht ausgewaschen und mit dem Wasser verlagert. Die Oberflächengröße und -beschaffenheit der Außenschicht ist ebenfalls wichtig. Sie bestimmt, wie stark die Adhäsionskräfte sind, mit der die Palynomorpha an der Bodenmatrix anhaften. So kann es zu einem chromatographischen Effekt kommen, durch den die Palynomorpha aufgrund ihrer Größe und Oberflächenbeschaffenheit aufgetrennt werden. Nachdem sowohl die Rohhumusböden des Planaltos als auch die tonreichen Roterdeböden der Hanglagen kaum Wegsamkeiten für Palynomorpha bieten und diese darüber hinaus stark binden, ist nicht anzunehmen, dass die Spektren im Boden durch Auswaschungsprozesse stark beeinflusst werden. Die Streuschicht der Araukarienwälder kann davon allerdings betroffen sein.

Eine Auftrennung in verschiedene Bodenhorizonte kann durch Bioturbation wieder aufgehoben werden. Die vertikale Vermischung der Bodenhorizonte führt zur Störung der zeitlichen Abfolge, die sonst in sich aufbauenden Böden entstehen würde. Nachdem der niedere pH-Wert umwälzende Bodenorganismen wie Regenwürmer hemmt, ist anzunehmen, dass auch diese Prozesse im

Pró-Mata Gebiet relativ langsam ablaufen. Von Bedeutung im Projektgebiet sind Verlagerungen des gesamten Bodens. Diese treten vor allem an den steilen Hängen entlang der Flussläufe auf. Dies liefert eine Erklärung dafür, dass dort keine Höhengliederung durch Pollenspektren möglich ist.

Palynomorpha sind außerdem biologischen und chemischen Degradationsprozessen ausgesetzt (GABARAYEVA 2003). Sporopollenin, die Substanz aus der sich die Exine der meisten Pollen und Sporen aufbauen, ist zwar extrem resistent gegenüber Säuren, kann aber unter Anwesenheit von Luftsauerstoff oxidativ angegriffen werden. Diese Reaktionen werden meist von Mikroorganismen katalysiert. Die Intensität dieser Degradationsprozesse ist vom Redoxpotential, dem Wasserhaushalt, dem pH-Wert und anderen Bodenparametern abhängig, und unterscheidet sich daher zwischen verschiedenen Bodentypen. Sie ist aufgrund höherer Temperaturen in Verbindung mit den für Mikroorganismen günstigeren pH- und Redoxbedingungen in den Roterdeböden der niedrigeren Lagen stärker als in den schwarzen Böden der Hochfläche.

Degradationsprozesse wirken sich selektiv auf die Zusammensetzung der Palynomorpha aus: Je nach Dicke und Beschaffenheit der Exine werden diese unterschiedlich schnell abgebaut. Dies ist eine Erklärung dafür, daß dünnwandige Lauraceen in den Pollenspektren der Oberflächenproben kaum vorkommen. Araukarienpollen wurden dort ebenfalls viel seltener angetroffen als in Pollenkollektoren. Dickwandige Sporen werden hingegen angereichert. Dies erklärt den hohen Anteil von *Dicksonia* in den Araukarienwaldoberflächenproben. Ein Großteil der nicht identifizierten Pollen und Sporen weist starke Korrosionserscheinungen auf – ein weiterer Hinweis darauf, dass Degradation eine wichtige Rolle spielt. Unterschiedliche Intensität taphonomischer Prozesse in den verschiedenen ökologischen Einheiten, kann Unterschiede in den Pollenspektren wie im Fall von Araukarienwald und atlantischem Wald verstärken.

5.4. Pollenspektren als Indikator für biologische Diversität

Biodiversität ist ein Schlagwort, das immer wieder im Zusammenhang mit tropischen Waldökosystemen wie der brasilianischen Mata Atlântica angeführt wird (GARAY 2001). Der Schutz von Biodiversität ist zu einem zentralen Thema des globalen Umweltschutzes geworden, da durch deren Verlust nicht nur die Funktion der Ökosysteme gefährdet ist, sondern den Menschen auch viele potentiell wertvolle Naturstoffe für immer verloren gehen. Dazu gehören neben Nahrungsmitteln (FOWLER 1990) vor allem pharmazeutisch wirksame Substanzen (BALICK 1995).

Die Definition des Begriffes Biodiversität bereitet oftmals Schwierigkeiten. Während sich Gamma- und Beta-Diversität auf die Vielfalt der Lebensräume im regionalen und lokalen Maßstab bezieht, beschreibt die Alpha-Diversität die biologische Vielfalt innerhalb einer ökologischen Einheit. Schon ein erster Blick auf die Vegetationskarte von BAASKE (2001) zeigt, dass die Beta- oder Habitatsdiversität im Projektgebiet sehr hoch ist. Dies ist vor allem auf das extreme Relief am ozeanseitigen Abbruch der Serra Geral zurückzuführen, was zu steilen klimatischen und edaphischen Gradienten führt. Bei dieser Arbeit wurde versucht die Alpha-Diversität verschiedener ökologischer Einheiten zu bemessen. Die quantitative Erfassung von biologischer Diversität ist bis heute ein ungelöstes Problem. Die Beschreibung der Gesamtdiversität, die alle biologischen Arten umfasst, ist in den meisten Ökosystemen schlichtweg unmöglich (WILSON 1995), und selbst die Aufnahme einzelner Gruppen, wie höhere Pflanzen oder Insekten, kann in tropischen Wäldern Jahre in Anspruch nehmen. Es besteht daher die Notwendigkeit Indikatoren aufzuspüren, die die biologische Vielfalt widerspiegeln.

5.4.1 Eignung palynologischer Spektren zur Abbildung von Biodiversität

Die Diversität der Konsumenten und Destruenten in einem Ökosystem steht durch Nahrungsbeziehungen in einem engen Bezug zur Vegetation. Diese bildet nicht nur die Basis der Nahrungsnetze terrestrischer Ökosysteme, sondern bestimmt auch deren Raumstruktur. So wird die Anzahl der ökologischen Nischen in einem Wald maßgeblich von der vertikalen und horizontalen Anordnung der Pflanzen sowie deren Altersstruktur beeinflusst (Lücken im Krondach, Bäume verschiedener Größe und Alters, stehendes und liegendes Totholz, das sich in verschiedenen Abbaustadien befindet u.a.). Die Zusammensetzung der Vegetation stellt also einen die Biodiversität beeinflussenden Basisparameter mit einem hohen Indikatorwert dar.

Nachdem sich die Aufnahme der Vegetation in tropischen Ökosystemen schwierig und zeitraubend gestaltet, stellte sich die Frage, ob es möglich ist, die Diversität der Pflanzen durch Pollenspektren abzubilden. Um Anzahl und Verteilung der Pollen- und Sporentypen in den Pollenspektren gleichzeitig zu erfassen wurden für die einzelnen Untersuchungspunkte Indices nach SHANNON (1976) berechnet.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Pollendiversität zum einen vom Atlantischen Regenwald über den Transitionswald, Araukarienwald und Waldrandbereich zum Grasland hin zu und innerhalb der Sukzessionsreihe *Baccharis*-buschland – *Tibouchinasekundärwald* - Araukarienwald abnimmt. Das Pollen-Diversitätsmuster im Pró-Mata Gebiet entspricht damit dem Diversitätsmuster, das in vorangegangenen vegetationskundlichen Arbeiten (BAASKE 2001, NOACK 1998, MAIER 1998) beobachtet wurde.

Der Vergleich mit diesen Arbeiten zeigte allerdings auch, dass Diversitätsgradienten zwischen den untersuchten Vegetationstypen bei Pollenspektren flacher verlaufen als bei Pflanzengesellschaften. Die Ermittlung von Vegetations-Pollen-Verhältnissen für einzelne Florenelemente ergab, dass viele der an der Vegetationsdecke beteiligten Pflanzen in den Pollenspektren nicht vertreten sind. Pollenspektren eignen sich also zur Beschreibung von Biodiversitätstrends, absolute Angaben über die Gesamtbiodiversität hingegen lassen sich nur indirekt ableiten.

5.4.2 Biodiversitätsmuster und –mechanismen in der südlichen Mata Atlântica

Das beobachtete Pollendiversitätsmuster entspricht in vielen Punkten vorangegangenen Arbeiten zur Biodiversität der Mata Atlântica. So bestätigt die verminderte Pollendiversität in Oberflächenproben des Araukarienwaldes gegenüber dem atlantischen Wald die These von KLEIN (1960), die besagt, dass es sich bei den Araukarienwäldern um eine verarmte Variante des Atlantischen Regenwaldes handelt. Dieser Trend läuft auch konform mit dem bisher bekannten globalen Muster der biologischen Diversität. Demnach nimmt die Alpha Diversität vom tropischen Tiefland in Richtung auf höhere Breiten und zunehmende Meereshöhe ab (TERBORGH, 1993). Es stellt sich die Frage nach den Faktoren, die die Biodiversität steuern. Diese können raum- oder zeitbezogen sein.

5.4.2.1 Raumaspekte der Biodiversität

Der wichtigste raumbezogene Aspekt ist die starke Zergliederung der Mata Atlântica. Sie kommt zum einen durch naturräumliche Barrieren wie tiefeingeschnittene Canyons und steile Felswände und zum anderen durch anthropogene Fragmentierung zustande. Auf isolierte Waldbestände wird von HARRIS (1984) die Inseltheorie von MACARTHUR & WILSON (1976) angewendet, die einen Gleichgewichtszustand zwischen Einwanderung und Auslöschung annimmt. Dieser Gleichgewichtszustand hängt von der Größe einer „Insel“ und ihrer Entfernung zum „Festland“ ab. Inseln entsprechen bei dieser Betrachtung isolierten Waldbeständen, das Festland geschlossenen Waldformationen. Größere Waldinseln erzielen demnach größere Artenzahlen als kleine, die weit von geschlossenen Beständen entfernt liegen. Bei Unterschreiten einer Mindestgröße wird nicht nur der Gen-Pool mancher Arten gefährdet, sondern die Funktion des gesamten Systems. Eine zunehmende anthropogene Fragmentierung der Mata Atlântica wirkt sich demnach negativ auf die Biodiversität aus (TABARELLI 1999). Auf der anderen Seite kann langandauernde Fragmentierung zur Radiation biologischer Arten führen. So gilt eine glazigene Habitatfragmentierung als mögliche Erklärung für die hohe Diversität im Amazonasgebiet (HAFFER 1969). Auch Nachbarschaftseffekte können die Diversität in reich gegliederten Landschaften positiv beeinflussen. Durch das Nebeneinander von sehr vielen verschiedenen ökologischen Einheiten kommt es zu vielen Grenzflächen an denen ein Austausch erfolgen kann.

Unterschiede in der Artenvielfalt korrelieren nicht selten mit der eingestrahelten Lichtmenge. Dies könnte die Abnahme der Artenvielfalt oberhalb des Kondensationsniveaus erklären. Häufige Nebel- und Wolkenbildung schwächt dort die Einstrahlung ab. Auf der anderen Seite zeigen Studien von GENTRY (1982, 1986, 1988), dass sich größere Niederschlagsmengen im Amazonasgebiet positiv auf die Höhe der Biodiversität auswirken können. Ein derartiger Zusammenhang konnte im Pró-Mata Gebiet nicht festgestellt werden. Die

Evolutionsrate wird bei hohen Temperaturen, wie im Atlantischen Regenwald beschleunigt. Schnellere Wachstumsraten und fehlende saisonale Unterschiede erlauben bei tropischen Bedingungen eine schnellere Generationenfolge und Populationsgrößen (KIMMINS 1993). Dadurch wird der zwischenartliche Wettbewerb gesteigert, was auf der anderen Seite wiederum Artbildungsprozesse und damit Biodiversität fördert .

Natürliche Selektion wird unter tropischen Bedingungen stärker von biotischen Faktoren gesteuert als in gemäßigten oder kühlen Regionen (DOBZANSKY 1950). Dadurch werden positive Feedback-Mechanismen zwischen den verschiedenen Komponenten eines Ökosystems gefördert. Die Folge ist auch hier eine Erhöhung der biologischen Diversität. Die größere Anzahl an Räubern und Parasiten, die man in tropischen Regionen vorfindet, reduziert den Wettbewerb zwischen den Beuteorganismen (PAINE 1966). Das erlaubt die Koexistenz einer größeren Anzahl von Beutearten. So wird angenommen, dass Samenräuber zum Artenreichtum unter den Baumarten in tropischen Wäldern beitragen, indem sie im näheren Umkreis eines Mutterbaumes alle abgeworfenen Samen vertilgen (JANZEN 1970).

5.4.2.2 Zeitaspekte der Biodiversität

Bei der Diskussion um die Entstehung von Biodiversität stehen heute die Gleichgewichtstheorien den Nichtgleichgewichtstheorien gegenüber.

Die „stability-time hypothesis“ (SANDERS 1969, HUSTON 1994) besagt, dass Vielfalt im Raum und Vielfalt in der Zeit senkrecht aufeinander stehen (TREPL 1987). Je geringer die zeitliche Dynamik, der ein System ausgesetzt ist, um so vielfältiger ist dieses in räumlicher Hinsicht. Die Artenvielfalt tropischer Wälder ist demnach auf eine lange ungestörte Entwicklung zurückzuführen, während der sich biologische Arten wie in einem Museum ansammeln konnten. Dies könnte auch für den atlantischen Wald im Projektgebiet zutreffen. Pollenprofile aus Pró-Mata zeigen an, dass die tieferen Lagen während des gesamten Ablagerungszeitraums mit Wald bestanden war. Eine Nischendiversifikation konnte dort also abgesehen von lokalen Störungen über einen langen Zeitraum hin voranschreiten. Das Hochland hingegen war während der Glazialzeiten von erheblichen ökologischen Umwälzungen betroffen. Die Pollenüberlieferung zeigt, dass sich Araukarienwälder dort wahrscheinlich erst vor weniger als 2000 Jahren entwickelten (BEHLING 2004). Die Zeit hat dort also nicht ausgereicht um eine Lebensgemeinschaft auszubilden, die mit dem atlantischen Regenwald im Hinblick auf Artenreichtum und Stabilität vergleichbar ist. Auch die beobachtete Pollendiversität innerhalb der Sukzessionsreihe von Baccharisbuschland über Tibouchinasekundärwälder zum Araukarienwald kann durch zunehmendes Alter des Systems nach einer Störung erklärt werden.

Im Gegensatz dazu nehmen Ungleichgewichtstheorien einen positiven Effekt von Klimaveränderungen oder anderen drastischen Störungen für die Artenvielfalt an. So geht HAFFER (1969) davon aus, dass eine glazigene Habitatsfragmentierung in den Tropen zu Radiationen einzelner Arten in den entsprechenden Refugien und damit zu einem Anwachsen der Biodiversität geführt hat. Im Falle des Amazonasgebietes wurde von beiden wissenschaftlichen Lagern versucht, die jeweiligen Theorien durch pollenanalytische Untersuchungen zu untermauern. COLINVAUX (2000, 2001) vertritt bei dieser Diskussion die Gleichgewichtstheorie, VAN DER HAMEN (2000) die Ungleichgewichtstheorie.

Die „moderate disturbance hypothesis“ von CONNELL (1978) schlägt die Brücke zwischen diesen beiden gegensätzlichen Betrachtungsweisen. Demnach ist extremer Artenreichtum wie in tropischen Regenwäldern oder Korallenriffen besonders dort zu finden, wo moderate Störungen in nicht zu engen, aber auch nicht zu großen Abständen auftreten. Diese Theorie kann den Artenreichtum im Atlantischen Regenwald hinreichend erklären. Insgesamt ständig unter dem Einfluss von feuchten und warmen Luftmassen, waren die ozeanseitigen Hänge nicht im gleichen Maße den Katastrophen ausgesetzt, die sich während der Glazialzeiten im Hochland und in der Küstenebene abspielten. Im Hochland herrschten kalte und trockene Klimabedingungen (BEHLING 2002a), während die Küstenebene von Meeresspiegelschwankungen betroffen war (LORSCHREITER 1985). Die für die „moderate disturbance hypothesis“ erforderlichen kleinräumigen Störungen, wurden an den Hängen durch das Umstürzen alter Bäume und Massenverlagerungen des Bodens hervorgerufen. Auch der Mensch hat dazu schon in vorkolumbianischer Zeit durch das Abbrennen und die Bewirtschaftung einzelner Parzellen beigetragen.

5.5 Beziehungen zwischen klimatischen Faktoren und Vegetationstypen der südlichsten Mata Atlântica

Im Projektgebiet von Pró-Mata verzahnen sich unterschiedlichste Öko- und Vegetationstypen auf engem Raum. Diese werden durch Pollenspektren in Oberflächenbodenproben abgebildet und können so gegeneinander abgegrenzt werden. Es stellt sich die Frage, welche Faktoren die kleinräumige Heterogenität im Projektgebiet von Pró-Mata bewirken. Neben dem Einfluss des Menschen und des Ausgangsgesteins kommen dafür vor allem verschiedene Klimafaktoren in Frage. Der maßgebliche Faktor für eine klimatische Differenzierung in Pró-Mata ist das ausgeprägte Relief am Ostabfall der Serra Geral. Temperaturen und Niederschlagsmengen variieren dort in Abhängigkeit von der Höhe und in geringerem Ausmaß auch von der Entfernung zur ozeanseitigen Abbruchkante. Auch die Exposition und die topographische Lage in Flusstälern oder auf Bergrücken hat einen Einfluss auf die klimatischen Bedingungen.

5.5.1 Licht

Licht als Außenfaktor hat auf die Zusammensetzung der Ökosysteme Pró-Matas sicher keinen starken direkten Einfluss. Die Variationen, die entlang der Höhen transekts auftreten, werden durch starke Wolkenbildung und hohe Luftfeuchtigkeit wieder abgeschwächt. Innerhalb der Wälder Pró-Matas kann Licht allerdings zu einem begrenzenden, internen Faktor werden, der zwischen den verschiedenen Vegetationstypen stark variiert. Wenn es in die Kronschicht einfällt, wird es nicht nur in der Intensität abgeschwächt, sondern verändert sich durch Reflektion, Absorption und Transmission auch in der spektralen Zusammensetzung (ENDLER 1993). Sowohl die Reduktion der Intensität, als auch die Verschiebung der spektralen Zusammensetzung, ist im atlantischen Laubwald ausgeprägter als im Araukarienwald. Die Baumkronen der Araukarien sind lichtdurchlässiger und verhalten sich aufgrund der opaken Nadelblätter im Bezug auf die Veränderung der spektralen Anteile neutral. Viele der im Unterwuchs des Araukarienwalds vorkommenden Florenelemente weisen aus diesem Grund einen derben Wuchs auf. Pflanzen im Unterwuchs des atlantischen Waldes hingegen sind groß- und zartblättrig. Während die Verjüngung im atlantischen Wald Schattentoleranz erfordert, können in den Araukarienwäldern

auch Arten mit höheren Lichtansprüchen aufwachsen. *Araucaria angustifolia* selbst wird von HUECK (1966) als Lichtart beschrieben, die sich unter dichtem tropischem Laubwald nicht verjüngen kann.

5.5.2 Temperatur

Metabolismusraten verdoppeln sich bei Pflanzen bei einem Temperaturanstieg von 10°C um das 2 bis 3-fache. Im Temperaturoptimum einer Pflanze sind deren metabolischen Funktionen am besten synchronisiert (KIMMINS 1993). Die Konkurrenz mit anderen Arten beschränkt sie meist auf diesen Bereich. Die Lufttemperaturen nehmen von der Küstenebene bis zur Planaltohochebene, dem Gesetz der adiabatischen Abkühlung folgend um 6 bis 10 Grad ab. Dieser Gradient reicht für eine Auftrennung in Gruppen mit verschiedenen Temperaturansprüchen aus.

Rio Grande do Sul weist außerdem ausgeprägte saisonale Temperaturunterschiede auf. Hohen Sommertemperaturen stehen vor allem in den Hochlagen der Serra Geral im Winter mehrere Frostwechseltage gegenüber. Frostadaptierte Pflanzen haben dort somit Selektionsvorteile. So wird für *Araucaria angustifolia* das Vorkommen von Kälteresistenzgenen (HAMPP 2000) angenommen.

5.5.3 Wasser

Die Serra Geral weist durch seine Nähe zum Ozean, von dem über das ganze Jahr hinweg feuchte Luft herangeführt wird, einen insgesamt sehr ausgeglichenen Wasserhaushalt auf. Pró-Mata erhält über 2.000 mm Niederschlag im Jahr, die vermehrt im Sommer fallen. Im Winter kann es zu trockenen Phasen mit negativen Wasserspannungen im Boden kommen, ausgeprägte Trockenzeiten treten aber nie auf. Die starke Zergliederung des Gebietes mit ausgeprägten Höhen- und damit auch Temperaturdifferenzen, wirkt sich auf den Wasserhaushalt aus. Den maximalen Eintrag von Wasser erfährt sicher der Bereich der Abbruchkante im Übergang von den Steilhängen zur Hochfläche. Dort kommt es zur Kondensation der an den Hängen aufsteigenden Wolken, womit hohe Niederschlagsmengen und Nebelbildung verbunden sind (NIMER 1989). In Richtung auf den Kontinent wird es dann wieder zunehmend trockener. Nebelniederschlag ist für Wälder in höheren Lagen vor allem in Küstengebieten eine wichtige Eintragsquelle für Wasser. Nebelpartikel (0,01- 0,1 mm) schlagen sich dort auf den Vegetationsoberflächen nieder. Es wird angenommen, dass der Wassereintrag im Wald bei Nebelwetter 30 bis 50 % über dem offener Gebiete liegt (KIMMINS 1993).

5.5.4 Einfluss des Windes

Wind hat eine ganze Reihe ökologischer Effekte, angefangen vom Transport von Wasser, Staub und organischen Partikeln, der für die räumliche Umverteilung von Elementen innerhalb biogeochemischer Kreisläufe wichtig ist, bis zur Gewitterbildung, die durch Reibung bei der turbulenten Bewegung von Luftmassen entsteht. Durch die daraus resultierenden elektrischen Entladungen entstehen nicht nur ein großer Teil der für die Ökosysteme wichtigen Stickstoffoxide, sondern auch natürliche Brände, die die Dynamik vieler Ökosysteme steuern. Winde lassen die Transpirations- und Evaporationsraten im Quadrat ihrer Geschwindigkeit ansteigen, so dass Pflanzen austrocknen können. Sie beschleunigen den O₂ und CO₂- Gasaustausch zwischen Pflanzen und Atmosphäre, da Luft über die Stomata in die Blätter hinein- und hinausgepumpt wird.

Durch Windfall kommt es zu Lücken in der Baumkrone, was nachhaltige Konsequenzen auf die strukturelle Diversität und Sukzession von Wäldern hat. Auch die Bodenentwicklung wird dadurch beeinflusst, da es zum Anheben unterer Bodenhorizonte und einer Vermischung kommt. Winde transportieren außerdem Pollen und Sporen, die Gegenstand dieser Arbeit sind, und schon deshalb bei der Interpretation der Ergebnisse mit in Betracht gezogen werden müssen. Neben überregionalen Windsystemen, die Luft aus südöstlicher Richtung vom Atlantik auf den Kontinent führt, kann das Pró-Mata Areal auch durch kleinräumige Winde beeinflusst werden, die die Unterschiede zwischen dem warmen, feuchten atlantischen Küstenstreifen und dem kälteren, trockeneren Hochland ausgleichen. Spannungen, die durch windverursachte Schwingungen in den hohen Bäumen des Atlantischen Regenwaldes entstehen, können durch Wachstum von Leisten zwischen dem Stamm und den großen Wurzeln abgefangen werden. Die Araukarien des Hochlandes hingegen sind laut HUECK (1966) nicht an Winde adaptiert. Die symmetrischen Baumkronen stellen durch ihre exponierte Lage über dem schützenden Blätterdach der anderen Bäume geradezu einen Windfang dar und weisen keine Ausrichtung entgegen der vorherrschenden Windrichtung auf. Untersuchungen am Wurzelsystem dieser Bäume haben allerdings gezeigt, dass sie sich über Pfahlwurzeln sehr effektiv im Unterboden verankern und so starke mechanische Beanspruchungen abfangen können (SATTLER 2005).

Insgesamt könnten sich stärkere Windintensitäten negativ auf das Vorkommen von *Araucaria angustifolia* im Hochland auswirken. Klimaphasen, die von häufigen starken Winden begleitet werden, würden Araukarienwälder nach dieser Vorstellung in windgeschützte Täler zurückdrängen. Die Erfahrung der letzten Jahre hat gezeigt, dass es an der östlichen Randstufe der Serra Geral zu heftigen Stürmen kommen kann. So wurde eine Anlage zur Gewinnung von Windenergie auf Pró-Mata gleich in der ersten Nacht durch einen Sturm wieder zerstört. Eine Zunahme des Gradienten zwischen tropischen und kalten Luftmassen könnte die Ursache für das Auftreten von Wirbelstürmen sein, die die letzten beiden Jahre in Folge Rio Grande do Sul heimsuchten. Die Windgeschwindigkeiten über offenem Grasland sind höher als im Wald. An den Phasengrenzen im Wald-Grasland-Mosaik kommt es dadurch zu Turbulenzen. Der Araukarienwald schützt sich durch eine spezielle Randgesellschaft, die das Eindringen des Windes in den Wald verhindert oder dessen Wirkung abpuffert.

5.5.5 Einfluss des Feuers

Feuer ist ein natürlicher ökologischer Faktor, der die Struktur der meisten terrestrischen Ökosysteme dieser Erde mitbestimmt. Mit Ausnahme der feuchtesten, trockensten und kältesten Gegenden, spielt es praktisch überall auf der Erde eine Rolle (KIMMINS 1993). Wie Kohlepartikel in alten Sedimenten zeigen, waren Feuer schon lange vor der Nutzung durch den Menschen ökologisch wichtig. Die Rekonstruktion der Feuergeschichte Papua Neuguineas weist darauf hin, dass auch in feuchttropischen Wäldern immer wieder natürliche Feuer vorkommen (HABERLE 2001). Natürliche Feuer werden hauptsächlich durch Blitzschlag ausgelöst. Täglich kommt es weltweit zu schätzungsweise 40.000 Gewittern (SCHONLAND, 1950), und allein in Kanada kam es über einen Zeitraum von 10 Jahren zu fast 10.000 Waldbränden, die auf Blitzschlag zurückgeführt wurden (BENNETT 1960). Auch über dem Projektgebiet von Pró-Mata kommt es durch das Aufsteigen warmer Luftmassen vom Atlantik häufig zu Gewittern. BEHLING (2002a) hat durch das Auftreten von Kohlepartikeln

Feuerereignisse schon bei Ausklang der letzten Eiszeit auf dem südbrasilianischen Planalto nachgewiesen. Ab 7.000 v. h. konnte eine verstärkte Frequenz festgestellt werden. Feuer ist also ein Faktor, der für die Steuerung der Dynamik im Wald-Grasland-Mosaik maßgeblich sein könnte. Heute werden praktisch alle Graslandflächen des Planalto immer wieder gezielt abgebrannt, um den Neuaustrieb von Weidegräser zu fördern. Der pH-Wert und die Basensättigung des Bodens werden dadurch erhöht. Diese Effekte konnten auch bei der Umwandlung von Wald in Grasland im Amazonasgebiet nachgewiesen werden (MÜLLER 2004) Dass sich Graslandbrände aber auch ohne Zutun des Menschen rasch ausbreiten können, hat ein von mir persönlich beobachtetes Feuerereignis im Pró-Mata-Gebiet gezeigt, das durch einen Defekt an einem Strommasten entstanden ist. Dieser war mit einem Blitzschlag vergleichbar, und entfachte einen oberflächlichen Grasbrand, der sich schnell entlang eines Rückens ausbreitete. Interessant dabei war, dass dieses Ereignis trotz nassen Bodens eintrat, da es kurz vorher geregnet hatte. Bei längerer Trockenheit hätte der Brand ein verheerendes Ausmaß angenommen. Nach diesem Brand wurde auch ersichtlich, dass viele der Florenelemente des Graslandes an Feuer adaptiert sind. Die Mehrzahl der betroffenen Sträucher der Familien Ericaceae, Asteraceae und Apiaceae und auch die Gräser regenerierten sich innerhalb weniger Wochen. Nur die obersten 2/3 der Grasschicht war betroffen und bildete einen Filz, der die bodennahe Schicht vor der Hitzeeinwirkung abschirmte.

Viele Florenelemente der Campos zeigen eine Adaption an Feuer. So haben Aussaatexperimente im brasilianischen Cerrado gezeigt, dass es erhebliche Unterschiede in Bezug auf die Feuerresistenz von Wald- und Savannenarten gibt (HOFFMANN 2000). Keiner der Sämlinge der drei untersuchten Waldarten überlebte den Brand in den ersten zwei Lebensjahren, während sich acht von neun untersuchten Savannenarten in dieser frühen Lebensphase nach Feuerereignissen regenerierten. Im Cerrado wurden außerdem Anpassungen von etablierten Holzpflanzen gegenüber Feuer nachgewiesen, die auch im südbrasilianischen Hochland vorkommen (HOFFMANN 2003). Feuer können Baumkeimlinge, die ins Grasland eindringen, auf der anderen Seite aber auch fördern, indem sie die starke Wurzelkonkurrenz der Gräser um Bodenwasser reduziert (KUCERA 1962) Außerdem wird Mulch aus dem totem Gras entfernt. Dadurch werden zum einen Nährstoffe frei und zum anderen toxische organische Substanzen in der Streu zerstört (WEAVER 1951).

Auch die Struktur der Waldrand- und Waldsaumgesellschaften kann durch den Einfluss von Feuern erklärt werden, die immer wieder vom Grasland auf den Wald übergreifen. Sie werden von hartlaubigen Myrtaceen mit einer sich abschälender, sehr regenerationsfähigen und daher feuerresistenten Borke dominiert. Sie haben außerdem die Fähigkeit neue Sprosse ausgehend von unter der Erde liegenden Knospen anzulegen und so zerstörte oberirdische Teile zu ersetzen (KIMMINS 1993).

Die Feuerresistenz von Myrtaceen wurde vor allem in Wäldern Australiens mit der dominierenden Gattung *Eucalyptus* untersucht. GILBERT (1959) und GILL (1975) führen das Auftreten dieser Gattung in nassen Wäldern Australiens auf Feuerereignisse zurück, die dort durchschnittlich nur alle 350 Jahre auftreten. Ohne diese Feuerereignisse würde *Eucalyptus* durch *Nothofagus* und *Dicksonia* ersetzt. *Dicksonia*, die Baumfarngattung die sich bei dieser Arbeit als wichtigste Leitart für Araukarienwälder erwiesen hat, tritt in den Waldrandgesellschaften Pró-Matas nur selten auf. Dies könnte auch die über lange Zeit statischen Waldgrenzen erklären, die in den Pollenspektren abgebildet werden.

Nach diesem Szenario halten immer wieder auftretende Feuer den Wald in Schach, der unter den dortigen klimatischen Bedingungen eigentlich das Grasland verdrängen würde. Nach diesem Modell dringen zwar Pionierarten des Waldes aufs Grasland vor, werden aber dann durch Feuer wieder eliminiert. Bei sich ändernden klimatischen Randbedingungen ändert sich die Lage des feuerregulierten Gleichgewichts zwischen Wald und Grasland. Bei trockeneren Klimabedingungen würde nach diesem Modell vor allem die Frequenz destruktiver Bodenfeuer zunehmen, was den Druck der Grasländer auf den Wald erhöht. Höhere Niederschläge hingegen würden das Vordringen des Waldlandes fördern. Dieser Prozess ist negativ rückgekoppelt, da die vermehrte Produktion von Biomasse die Wahrscheinlichkeit für ein Feuer erhöht. Nachdem Blitzschlag unter natürlichen Umständen meist die Aktivierungsenergie für einen Brand liefert, ist bei dieser Betrachtung außerdem die Gewitterhäufigkeit zu berücksichtigen.

Das Kräfteverhältnis zwischen den Florenelementen an der Wald-Graslandgrenze wird momentan von der AG Vegetationsökologie der TU München untersucht. Auch diese geht von Feuer als einem wichtigen systeminternen Faktor für die Dynamik im Wald-Grasland-Mosaik aus.



Abb. 4.1 : Feuer (A) und Windwurf (B) als mögliche Kontrollfaktoren im Wald-Graslandmosaik des Hochlandes von Rio Grande do Sul

5.6 Beziehungen zwischen Böden, geologischem Untergrund, Klima und Vegetation von Pró-Mata

Böden stellen die Schnittstelle zwischen den biotischen und abiotischen Komponenten terrestrischer Ökosysteme dar. Sie weisen in Abhängigkeit vom Ausgangsgestein, den Klimabedingungen und der Vegetationsbedeckung charakteristische Merkmale auf (SCHEFFER 1992). Vor allem im Bereich der Bodenoberfläche spielen sich eine Vielzahl der Prozesse ab, die für die Stoffkreisläufe und Energieflüsse in einem Ökosystem wichtig sind.

Es konnte im Verlauf dieser Arbeit nicht nur nachgewiesen werden, dass die unterschiedlichen ökologischen Einheiten von Pró-Mata durch palynologische Spektren im Oberboden abgebildet werden, sondern auch durch Bodenparameter, die sich in Oberflächenproben messen lassen. Diese Parameter können wertvolle Hinweise über die Zusammenhänge zwischen Klima, geologischem Untergrund, Böden und Vegetation liefern. Durch direkte Gradientenanalyse wurde versucht Bodeneigenschaften und Pollenkonzentrationen gleichzeitig für eine ökologische Klassifizierung zu nutzen. Außerdem sollten Beziehungen zwischen diesen Parametern hergestellt werden.

Der atlantische Wald lässt sich durch RDA (Redundancy analysis), in die Pollendaten und Bodenparameter gleichzeitig eingehen, deutlicher vom Araukarienwald abgrenzen als durch PCA, bei der nur Pollendaten miteinander verrechnet werden. Das RDA-Diagramm ist in Abb. 4.26 dargestellt. Die auf dem Hochland angesiedelten ökologischen Einheiten des Waldrandes, des Waldsaums und des Graslandes werden hingegen durch diese Art der multivariaten Analyse nur unklar aufgetrennt. Die RDA zeigte außerdem, dass eine schwache Korrelation zwischen hohem Kohlenstoffgehalt im Oberboden und offenen Graslandgesellschaften besteht. Waldrandgesellschaften zeichnen sich durch hohe C/N Verhältnisse aus, Atlantische Regenwälder durch relativ hohe Stickstoffgehalte, Trockenraumdichten und pH-Werte. Araukarienwälder hingegen korrelieren mit hohen Wasserhaltekapazitäten. Die Menge und Zusammensetzung der organischen Substanz spielt bei diesem Zusammenspiel eine Schlüsselrolle. So ist die Fähigkeit organischen Materials Wasser zu speichern (RAWLS 2003) wahrscheinlich maßgeblich für die hohen Wasserspeicherkapazitäten auf den schwarzen Böden der Planaltohochfläche. Ähnliches wurde bei humusreichen Andisololen im Hochland Mexikos festgestellt (DUBROEUCQ 2002). Es wird befürchtet, dass die momentane Zerstörung des Graslandes, der zur Akkumulation des organischen Materials geführt hat, den Wasserhaushalt der Region nachhaltig beeinflusst. Die niederen pH-Werte, die in den humusreichen Böden Pró-Matas gemessen wurden sind zum Teil auf organische Fulvo- und Huminsäuren zurückzuführen, die bei der unvollständigen Degradation organischen Materials entstehen (SCHEFFER 1992). Eine Studie in Grasland- und Waldökosystemen der Türkei zeigte, dass der Gehalt an organischem Kohlenstoff im Boden negativ mit pH-Werten und Trockenraumdichten und positiv mit Porosität und Wasserkapazität korreliert ist (EVRENDILEK 2004). Die Frage nach den Parametern, die zur Akkumulation organischen Materials führen, ist also zur Klärung der Zusammenhänge zwischen Böden, Vegetation, Klima und geologischem Untergrund sehr wichtig. Dafür müssen verschiedene Komponenten des Ökosystems gleichzeitig berücksichtigt werden.

5.6.1 Beziehungen zwischen Boden und klimatischen Bedingungen

Unterschiedlich hohe Niederschlagsmengen führen zur unterschiedlich starken Auswaschung von Stoffen, Erosionsintensitäten und Nachlieferung von Bodenwasser. Bodenwasser dient als Medium für die meisten im Boden stattfindenden chemischen Reaktionen (SCHEFFER 1992). Die zur Küstenebene hin steigenden Temperaturen führen zu einer Beschleunigung vieler Bodenprozesse, in kalten Hochlandlagen hingegen werden diese gebremst.

Der Einfluss des Klimas auf den Boden wird indirekt auch über die Biosphäre vermittelt. Zum einen hängt die Aktivität streuzersetzer Bodentiere, biodegradierender Mikroorganismen und die von ihnen katalysierten biochemischen Reaktionen stark von Bodentemperatur und Bodenwassergehalt ab (BROCK 1997), zum anderen wird die Zusammensetzung der Vegetation von Licht-, Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen gesteuert. Pflanzen beeinflussen die Böden über ihr Wurzelsystem, durch das die physikalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften des Bodens modifiziert werden. Außerdem bestimmen sie als Primärproduzenten die Menge und Zusammensetzung der in den Boden eingetragenen Streu.

5.6.2 Beziehungen zwischen Böden und Ausgangsgestein

Der geologische Untergrund von Pró-Mata setzt sich aus Basalten und Rhyodaziten zusammen. Diese Vulkanite unterscheiden sich nicht nur in ihrer Struktur, sondern auch in ihren mineralogischen und geochemischen Eigenschaften (ROISENBERG 1989). Dies macht sich in erster Linie durch einen höheren SiO_2 -Gehalt von Rhyodazit gegenüber Basalten bemerkbar. Der saure Charakter von Rhyodaziten bewirkt eine hohe Verwitterungresistenz. Dies schlägt sich nicht nur im steilen Relief des Küstengebirges nieder, sondern auch in der Bodenbildung. Die Böden die sich über den Rhyodaziten der Hochfläche formieren, weisen mangels verwitterungsfähiger Minerale einen geringen Tongehalt auf. Das Ergebnis sind oftmals A-C Böden, bei denen der humusreiche A-Horizont direkt über dem Ausgangsgestein lagert. Auch die starke Versauerung und Anreicherung organischer Substanz in den Böden des Planaltos kann zum Teil auf den sauren Charakter des rhyodazitischen Ausgangsgesteins zurückgeführt werden. Dieses weist so gut wie keine Pufferkapazität gegenüber organischen Säuren auf, die bei der partiellen Degradation der Kohlenstoffverbindungen in diesen Böden entstehen.

Böden über Basalt hingegen weisen einen höheren Tongehalt und Pufferkapazität auf. Die Bodenreaktion ist basischer und der Anteil an Nährstoffkationen Mg und Ca ist höher (ECKENFELS 2004). Dies lässt sich auf den höheren Anteil an Pyroxenen und Feldspäten im Ausgangsgestein zurückführen (EBNER 2001, SCHINKO 2005). Diese verwittern unter den gegebenen Klimabedingungen leicht zu zweischichtigen Tonmineralien (SCHEFFER 1992). Die Bedingungen für Pflanzenwachstum und mikrobielle Aktivität sind dadurch insgesamt günstiger. Die dadurch hervorgerufene Beschleunigung der Stoffkreisläufe verhindert die Akkumulation von organischer Substanz. Die Untersuchung von Oberböden des gleichen Vegetationstyps über unterschiedlichem Ausgangsgestein hat gezeigt, dass Basaltböden geringere Kohlenstoffgehalte und günstigere CN-Verhältnisse aufweisen. Unterschiede im pH-Wert hingegen sind nicht signifikant.

5.6.3 Beziehungen zwischen Böden und Vegetation

Der Einfluss des Klimas und des Ausgangsgestein auf den Boden wird oft über die Vegetation vermittelt. Viele der physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse, die die Eigenschaften eines Bodens prägen, spielen sich im Bereich der Rhizosphäre ab. Wurzeln dringen in den Gesteinsverband ein und brechen diesen auf. Durch Kationenaustausch werden dem Boden Nährstoffionen entzogen und H^+ Ionen freigesetzt, die zur Versauerung beitragen. Außerdem ist die Konzentration vieler Bodenmikroorganismen dort erhöht. Dies gilt nicht nur für Mykorrhizapilze, die dort organischen Stickstoff, Phosphor und andere Stoffe mobilisieren um sie ihren Symbiosepartnern zuzuführen, sondern auch für viele Bodenbakterien die in Dreiecksbeziehungen zu Pilzen und Pflanzen stehen. Sie katalysieren dabei viele Stoffumsetzungen, die im Boden stattfinden. Der dichte oberflächliche Wurzelfilz des Graslandes steht dabei dem lockeren tiefgreifenden Wurzelwerk der Wälder gegenüber.

Die zweite Möglichkeit der Vegetation auf die Böden einzuwirken ist der Eintrag von organischer Substanz. Dieser erfolgt im Grasland hauptsächlich unterirdisch über abgestorbenes Wurzelwerk und in Waldgesellschaften über die Streu (KIMMINS 1993). Die Menge und Zusammensetzung der organischen Substanz ist vor allem für die Eigenschaften der oberen Bodenhorizonte sehr wichtig. Nicht nur der Kohlenstoffgehalt sondern auch das C/N-Verhältniss wird dadurch beeinflusst. So hängt der höhere C-Gehalt und das günstigere C/N Verhältnis im atlantischen Wald gegenüber den Araukarienwälder neben anderen Faktoren mit der Zusammensetzung des Falllaubs zusammen. Für das zartblättrige Falllaub des Atlantischen Regenwaldes ist ein höherer Stickstoffgehalt anzunehmen als für das hartblättrige Falllaub des Araukarienwaldes. Dieses wird außerdem langsamer zersetzt, reichert sich deshalb an und führt so zu einem hohen Gehalt an organischem Kohlenstoff.

5.5.4 Beschreibung von Bodenprozessen den einzelnen Ökotypen

5.6.4.1 Atlantischer Regenwald

Die niederen Kohlenstoffgehalte des oberen atlantischen Waldes können auf ständig feuchte und trotzdem noch warme Klimabedingungen zurückgeführt werden. Es ist anzunehmen, dass die Streuzersetzung dort im Vergleich zu den Araukarienwäldern und Grasländern des kälteren Hochlandes schneller und effektiver abläuft. Enge CN-Verhältnisse sprechen für eine leicht zersetzbare Streu mit hohen Stickstoffanteilen.

Die Mineralisierung der organischen Substanz durch Mikroorganismen wird dadurch positiv beeinflusst. Basalte, die den größten Teil der Unterlage des atlantischen Regenwaldes bilden, unterscheiden sich in ihrer geochemischen Zusammensetzung von den oben liegenden Rhyoliten vor allem durch geringere SiO_2 -Gehalte und höheren Anteilen von Ca, Mg und K-reichen Pyroxenen. Dies führt zu ton- und basenreicheren Böden mit günstigen Lebensbedingungen für Mikroorganismen.

5.6.4.2. Araukarienwald

Die kälteren und in Richtung auf den Kontinent auch trockeneren Klimabedingungen bewirken eine Verlangsamung biochemischer Abbaureaktionen. Die Streu, die in Araukarienwäldern anfällt, ist durch den hohen Gehalt an Phenolen und Terpenen (FONSECA 1979) außerdem schwerer zersetzbar als die des Atlantischen Regewaldes. Beides fördert die Versauerung der Böden, da abgestorbene Biomasse nur noch unvollständig bis auf die Stufe organischer Humin- und Fulvosäuren abgebaut wird. Eine stärkere Versauerung von Wald- gegenüber Graslandböden konnte auch in anderen Regionen Brasiliens festgestellt werden (MÜLLER 2004). Die Bodenazidität ihrerseits stellt eine weitere wichtige Einflussgröße dar die auf den biologischen Abbau und die Zusammensetzung der Vegetation einwirkt. Durch die zunehmende Versauerung wird die biologische Degradation organischer Komponenten weiter verlangsamt, da Bodenbakterien bei sauren Umweltbedingungen gehemmt werden (SCHEFFER 1992). Das mikrobielle Spektrum wird dann von Pilzen dominiert, die ihrerseits wieder hauptsächlich organische Säuren produzieren. Insgesamt handelt es sich also um einen sich selbst verstärkenden Prozess, der mit der Podsolisierung in der borealen Nadelwaldzone vergleichbar ist. Das Ausgangsgestein, das auf dem Planalto hauptsächlich aus SiO₂-reichen, sauren Rhyolithen besteht, vermag es nicht, die Säuren des organischen Oberbodens abzupuffern, so dass die pH-Werte in den Araukarienwäldern auf Werte von bis unter 4 abfallen. In diesem pH-Bereich kann es bereits zur Mobilisierung von Aluminium und anderen toxischen Metallen kommen (SCHEFFER 1992). Insgesamt führt das zu einer Anreicherung organischer Substanz und der Bildung mächtiger Rohhumusböden.

5.6.4.3 Waldrandgesellschaften

Schwieriger ist es sich den Übergang vom Araukarienwald ins Grasland zu erklären. Im Waldrand trifft man auf sehr hohe Kohlenstoffgehalte bei ungünstigen C/N-Verhältnissen. Die mikroklimatischen Verhältnisse mit intensiver Einstrahlung und Trockenheit, die von den angrenzenden Grasländern ausgehen, können dort diesen Randeffekt herbeiführen. Der Abbau wird dadurch gebremst. Nachdem die Streu dort außerdem schlecht zersetzbar ist kann das zur Anreicherung von organischer Substanz im Boden führen. Die hohen C-Gehalte im Boden könnten sich auch durch vom Wind verwehte Asche erklären, die an den Waldrändern ausgekämmt wird. Es ist bekannt, dass Feuer einen sehr effektiven Mechanismus zur Umverteilung von Nährstoffen in einem Ökosystem darstellen. Hohe C-Werte führen zu höheren Wasserhaltekapazitäten was dann wiederum die Feuerschutzwallfunktion des Waldrandes verstärkt. Die ungünstigen C/N-Werte hingegen, könnten sich aus der Abreicherung von N erklären, der bei Feuern über 300 °C beobachtet wird (KIMMINS 1993).

5.6.4.4 Grasland

In den Oberböden der untersuchten Graslandflächen wurden durchschnittlich höhere Kohlenstoffgehalte und ungünstigere CN-Verhältnisse wie in den Araukarienwäldern gemessen. Die pH-Werte hingegen sind höher. Nachdem an der Wald-Grasland Grenze weder ein klimatischer noch ein geologischer Unterschied besteht, ist davon auszugehen, dass dieser Übergang von systeminternen Faktoren verursacht wird.

Neben dem Einfluss von Weidetieren muss vor allem der Einfluss von gelegten und natürlichen Bränden diskutiert werden. Sie könnten beispielsweise die dort gemessenen höheren pH-Werte erklären. Wenn organische Komponenten durch Feuer oxidiert werden, gehen Elemente, die Anionen formen (N, P, Cl) in viel größeren Mengen verloren als Elemente wie Ca, K und Mg, die als Kationen auftreten. Die zurückbleibende Asche besteht zum Großteil aus löslichen Oxiden dieser Alkalierden. Sie werden schnell zu Karbonaten umgewandelt, die alkalisch reagieren und neutralisierend auf Säuren im Boden wirken (KIMMINS 1993). Als Folge steigt der pH-Wert des Bodens. Von vielen Ökosystemen ist bekannt, dass Feuer die Mineralisierung fördern (WALTER 1991). Der im Vergleich zu den Wäldern höhere pH-Wert kann aber auch auf die unterschiedlichen Wurzelsysteme der beiden Vegetationstypen zurückgeführt werden. Baumwurzeln pumpen zum Austausch gegen Nährstoffkationen viel konstanter H^+ Ionen in die Rhizosphäre als Gräser.

Auch die höhere Trockenraumdichte und schlechtere Wasserhaltekapazität des Graslandes gegenüber den Araukarienwäldern kann auf Brände zurückgeführt werden. Bei tiefgreifenden Bodenfeuern, können organische Kolloide zerstört werden, was zu einer Reduktion der Porosität führt. (FULLER 1955). Bei weniger destruktiven Feuern kann der gleiche Effekt durch ein Verschluss von Makroporen mit Asche und der Entstehung einer wasserabweisenden, hydrophoben Schicht entstehen. Die 2. Variante ist wahrscheinlicher, da wiederholte tief greifende Bodenfeuer im Widerspruch zum hohen Kohlenstoffgehalt der Grasländer stehen. Eine Verdichtung des Bodens kann auch durch Tritt von Weidetieren und Eigenheiten des Wurzelwerks verursacht werden.

Der insgesamt höhere C-Gehalt des Graslandes kann auch im Zusammenhang mit der Vegetationsgeschichte der Grasländer gesehen werden. Demnach gab es im südbrasilianischen Hochland noch lange nach der letzten Eiszeit steppenähnliche Grasländer (BEHLING 2002a). Es entwickelten sich Böden, die mit den Schwarzerden der asiatischen Steppen vergleichbar sind und heute noch als Relikt vorhanden sind.

5.7 Bewertung des auf der Analyse von Oberflächenproben basierenden Monitoringverfahrens zur Charakterisierung und Klassifizierung terrestrischer Ökosysteme

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass über die Vegetationszusammensetzung definierte Ökotypen durch Pollenspektren in Oberflächenproben abgebildet werden und diese Ökotypen darüber hinaus charakteristische physikalisch-chemische Bodeneigenschaften aufweisen.

Durch RDA eröffnet sich die Möglichkeit terrestrische Ökosysteme anhand eines Monitoringverfahrens zu untersuchen, das auf der Kombination dieser Merkmale beruht. Dieses multivariate Analyseverfahren zur direkten Gradientenanalyse hat gezeigt, dass sich die reinen Waldökotypen bei gleichzeitiger Betrachtung der Pollentypen und Bodenparameter genauer klassifizieren lassen. Die Abgrenzung vom Grasland gegen den Waldsaum und Waldrand hingegen weicht auf, wenn Bodenparameter miteinbezogen werden.

Der größte Vorteil palynologischer Untersuchungen von Böden ist, dass diese flächendeckend verbreitet sind und daher an jedem Ortspunkt beprobt werden können. Die biologische Information vieler Jahre liegt dort integriert vor, wodurch statistische Ausreißer ausgeglichen werden. Des Weiteren kommt es zu einer räumlichen Integration der Pollenfracht aus verschiedenen Baumstockwerken auf die Erdoberfläche. Dies hat den großen Vorteil, dass die botanische Vielfalt, die sich in tropischen Waldökosystemen vor allem auf den Bereich der Baumkronen beschränkt und damit schwer zugänglich ist, auf die oberen Bodenschichten projiziert wird und daher in „greifbare“ Nähe rückt.

Ein auf der Vegetations- und damit Pollenzusammensetzung basierendes Klassifizierungsverfahren setzt allerdings auch voraus, dass die verschiedenen Stockwerke pflanzensoziologisch aneinander gekoppelt sind.

Ein weiterer großer Vorteil dieses Systems ist, dass die Analytik nicht vor Ort erfolgen muss und nach der Probenahme auch zu jedem beliebigen Zeitpunkt durchgeführt werden kann.

Durch eine einmalige Feldkampagne können auf diese Weise große Areale abgedeckt werden. Die Analysen werden im Labor durchgeführt, was gegenüber langwierigen botanischen Aufnahmen in malariagefährdeten Gegenden oder politischen Krisengebieten unschätzbare Vorteile hat. Leider befindet sich heute ein großer Teil der tropischen Wälder in solchen Regionen.

Ein Nachteil dieses Systems ist, dass biologische Diversität nicht direkt abgebildet wird. Die Ermittlung von Vegetations-Pollen-Verhältnissen für einzelne Florenelemente hat gezeigt, dass viele der an der Vegetationsdecke vorhandenen Pflanzen in den Pollenspektren nicht vertreten sind. Gerade in artenreichen tropischen Wäldern bestand für Angiospermen der Selektionsdruck in Koevolution mit tierischen Bestäubern so effektive Bestäubungsmechanismen zu entwickeln, dass sie nicht zum Pollenregen beisteuern.

Durch pollenanalytische Untersuchungen von Bienenhonig könnte dieser Effekt reduziert werden. Dies zeigen verschiedene Arbeiten aus Brasilien bei denen Pollenspektren aus Honig von Apiden und Meliponiden isoliert wurden (IWAMA 1979, BARTH 1971, SANTOS 1961).

Das Auflösungsvermögen bei lichtmikroskopischen Pollenanalysen ist beschränkt und auch bei Anwendung rasterelektronischer Aufnahmen ist eine Bestimmung der Palynomorpha mangels Referenzen bis zur Gattung oder Art oft nicht möglich.

Dies ist vor allem in Graslandgesellschaften der Fall, die von morphologisch schwer zu unterscheidenden Graspollen dominiert werden

Im Falle einer Erhaltung der in lebenden Pollen vorhandenen DNA, könnte man dieses Problem durch einen molekulargenetischer Ansatz lösen. So könnte DNA aus Moospolstern oder Kollektoren durch Sequenzvergleiche nach PCR mit ITS-Primern bis zur Gattung oder Art bestimmt werden. Für Gräser der Familie Avenae wurde mit diesen Primern bereits ein molekularer Stammbaum erstellt (GREBENSTEIN 1997). Eine Alternative zu Pollenanalysen ist die Untersuchung von Phytoliten, Siliziumplättchen, die in Pflanzenzellen produziert werden und durch artspezifische Formen vor allem bei Gräsern zur taxonomischen Diagnose eingesetzt werden können (PIPERNO 1989) Jüngere Studien haben gezeigt, dass Phytolitgesellschaften Pflanzengesellschaften repräsentieren (ALEXANDRE 1997, BARBONI 1999), und werden seither vor allem zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte von Grasländern verwendet (SCOTT 2001, STRÖMBERG 2001, BLINNIKOV 2001).

5.8 Rekonstruktion der Vegetations- und Klimageschichte von Pró-Mata

Zur räumlich hochauflösenden Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte Pró-Matas wurden im Untersuchungsgebiet mehrere Boden- und Moorprofile entnommen und pollenanalytisch untersucht. Die Transferfunktion, die durch Ordinationsverfahren zwischen heutigen Vegetationstypen und Pollenspektren in Oberflächenproben erstellt wurde, ermöglichte es die fossilen Spektren ökologisch einzuordnen. Dieser Ansatz wurde in den letzten Jahren bereits bei anderen Arbeiten (SALZMAN 1998, STUTZ 2003 u.a.) verfolgt. Die Ordinationspunkte der fossilen Spektren wurden gemäß ihrer zeitlichen Abfolge durch Vektoren miteinander verbunden. Die daraus resultierenden Trajektorien können zur Beschreibung der Vegetationsdynamik herangezogen werden (ORLÓCI, 2002). Auf diese Weise wurde in jüngst erschienenen Arbeiten die spätquartäre Vegetationsgeschichte des küstennahen Hoch- (BEHLING 2004) und meerfernen Tieflandes (BEHLING 2005) von Rio Grande do Sul aufgezeichnet.

Um die durch Pollenanalysen gewonnenen Erkenntnisse zu untermauern, wurden in 2 Profilen außerdem C13/C12 Isotopenverhältnisse gemessen. Abnehmende C13/C12 Verhältnisse sprechen für eine Zunahme von C3 Pflanzen gegenüber C4 Pflanzen, wie sie bei der Formierung von Waldgesellschaften beobachtet wird. So weist eine Studie die an verschiedenen Lokalitäten in Südost- und Zentralbrasilien durchgeführt wurde, auf einen Wechsel von C4 zu C3 dominierten Vegetationstypen während des Holozäns hin (GOUVEIA, 2002).

Untersuchungen in verschiedenen Regionen der Erde haben gezeigt, dass von C4-Pflanzen dominierte Grasländer ein C13/C12 Signal von mehr als -15 ‰ im Boden erzeugen (LIU 2004, CONTE 2002, CONNIN 2001). Waldökosysteme hingegen, die von C3-Pflanzen dominiert werden, weisen ein C13/C12 Isotopenverhältnis von weniger als -20 ‰ auf (OMETTO, 2002).

Im Folgenden werden die Ergebnisse aus der pollenanalytischen und isotopengeochemischen Analyse der Boden- und Moorprofile untereinander verglichen. Nach Abgleich mit Profilen aus der näheren und fernerer Umgebung soll daraus die Vegetationsgeschichte des Projektgebietes abgeleitet werden. Die Pollenprofile sind in Abb. 4.24 dargestellt, die Trajektorien in Abb. 4.27 und die Isotopenverhältnisse in Abb. 4.26.

5.8.1 Ableitung der Vegetationsgeschichte verschiedener Vegetationstypen aus Pollenprofilen, Trajektorien im Ordinationsraum und Isotopenverhältnissen

Das Pollendiagramm E aus dem oberen Atlantischen Regenwald ist über die gesamte Profillänge durch relativ gleich bleibende prozentuelle Anteile der wichtigsten Pollentypen gekennzeichnet. Nachdem der Anteil monoletter Sporen den Anteil der Graspollen immer um das 2-3 fache übertrifft, kann man davon ausgehen, dass die Hänge Pró-Matas während des gesamten überlieferten Zeitraums mit Wald bestanden waren. Die Vektoren, die die Ordinationspunkte der fossilen Pollenspektren dieses Profils verbinden, sind dementsprechend kurz. Die Trajektorie bewegt sich innerhalb des rezenten Transitionswaldclusters und beschreibt dabei eine Änderung der floristischen Zusammensetzung innerhalb des Waldökosystems. Diese verläuft in Richtung des unteren atlantischen Waldes.

In der Mitte des Profils zeigt ein leicht erhöhter Anteil des Poaceenanteils auf Kosten von monoleten Sporen und *Dicksonia* eine kurzzeitige Störung der

Walddynamik an. Die Ursache könnte neben sich ändernden Klimabedingungen (KLEIN 1960) eine Verlagerung des Bodens sein, die an diesen Hängen häufig vorkommt. Intensive Denudation und Erdbeben treten vor allem in Zeiten mit saisonal starken Regenfällen auf (NOACK 1998).

Die Profile aus dem Araukarienwald W0 und SM weisen im ältesten Abschnitt einen sehr hohen Anteil an Poaceenpollen auf, während der Anteil von *Dicksoniasporen* relativ niedrig liegt. Dieses Verhältnis kehrt sich bereits im unteren Drittel des Profils um. Daraus lässt sich ein Übergang von einer Grasland- zu einer Waldumgebung ableiten. Die Trajektorie die aus dem Araukarienwaldprofil abgeleitet wurde, verläuft am Anfang gerichtet mit großen Entwicklungsraten und tritt dann im oberen Profilabschnitt in eine chaotische Phase ein. Nach BEHLING (2004) entspricht dies dem Verlauf einer Trajektorie aus dem nur 70 km entfernten Cambara do Sul. Zwischen 5091 und 1736 Jahren v.h. verläuft diese Trajektorie chaotisch und ungerichtet. Danach folgt bis vor ca. 1.000 Jahren eine gerichtete Phase mit zum Teil großen Distanzen zwischen den Zeitschritten. Die letzten 1000 Jahre verläuft die Trajektorie dann wieder ungerichtet und chaotisch. Die Pollenüberlieferung beider Profile sprechen dafür, dass die Vegetationsdynamik im südbrasilianischen Hochland ein komplexes System mit einem Wechselspiel von gerichteten und chaotischen Phasen darstellt. Der Übergang von Grasland zu Wald wird auch durch eine Abnahme des C13/C12 Isotopenverhältnisses von -19‰ auf -25‰ angezeigt. Eine Transgression von Araukarienwald über Grasland wurde durch Pollenanalysen an vielen Stellen im brasilianischen Hochland nachgewiesen (BEHLING 1993, 2002; HERMANN 2003). So wurde auch im weniger als 50 km entfernten São Fransisco de Paula in vergleichbarer geographischen Lage ein Moorprofil untersucht (BEHLING 2001). Der Übergang vom Grasland zum Araukarienwald wurde dort auf 1.100 Jahre datiert. Dieses Profil kann somit zur zeitlichen Einordnung der Pró-Mata Profile dienen.

Bodenprofile aus dem Bereich der heutigen Waldrandes und Waldinseln zeigen ebenfalls einen Übergang von einer Grasland- zu einer Waldgesellschaft. Dieser vollzieht sich erst im oberen Bereich der Profile und wird durch die Zunahme von *Ilex* angezeigt. Auffallend ist, dass der Pfad des Araukarienwaldprofils direkt aus der Nähe des Graslandclusters zum Cluster der rezenten Araukarienwaldoberflächenproben läuft, ohne in Richtung der ersten Ordinationsachse auf das Waldrandcluster ausgelenkt zu werden. Die Pfade der Bodenprofile aus dem Waldrand und den Capões verlaufen hingegen ganz klar dorthin. Eine Erklärung dafür könnte der zeitliche Rahmen darstellen: Die Entwicklung vom Grasland zum Araukarienwald wäre nach dieser Vorstellung so schnell verlaufen, dass sich ein Waldrandstadium nur kurzzeitig oder gar nicht etablieren konnte. Die Wald-Graslandgrenze verschob sich schlagartig von Ostabfall des Küstengebirges bis auf das Planalto, wobei sich ein schmaler Streifen Araukarienwald entlang der Kanten entwickelte. Innerhalb kurzer Zeit stellte sich ein neues Wald-Graslandgleichgewicht innerhalb der heute bekannten Grenzen ein. Es verblieb dort dann im weiteren Verlauf genug Zeit um ein Signal in Form eines speziellen Waldrandspektrums zu senden. Ähnlich verlief die Entwicklung von Waldinseln ausgehend von Inhomogenitäten im Grasland als Kondensationskern.

Die nur wenige 100 Meter von der Waldgrenze entfernten Graslandprofile werden über alle Intervalle von Poaceenpollen dominiert. Dies spricht dafür, dass der westlichste Teil von Pró-Mata schon immer mit Grasland bedeckt war und nicht, wie früher angenommen durch menschliches Zutun entstanden ist

(KLEIN 1975, ENGELS 2004, pers. Mitteilung). Dies wird durch den Verlauf der Graslandtrajektorie bestätigt, die sich die ganze Zeit innerhalb des heutigen Graslandclusters bewegt und dabei einen chaotischen Pfad beschreibt. Oben erwähnte Arbeiten (BEHLING 2004, 2005) zeigen ein ähnliches Muster für die Graslandphasen während des frühen Holozäns. Ein zufälliger, chaotischer Verlauf mit geringen euklidischen Distanzen zwischen den Zeitschritten wird dort als Indikator für trockene, stabile Klimabedingungen gedeutet. Die Vegetationsdynamik verlangsamt sich demnach unter kühleren trockeneren Klimabedingungen und beschleunigt sich in wärmeren Perioden.

5.8.2 Zusammenfassende Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte und Klimageschichte des Pró-Mata Gebietes

Zusammenfassend lässt sich die Vegetationsgeschichte Pró-Matas durch das in Abb. 5.1 dargestellte Szenario beschreiben: Während die zum Litoral abfallenden Hänge während des gesamten untersuchten ca. 2.000 Jahre umfassenden Zeitraumes mit Wald bestanden waren, zeichnet sich die Hochfläche durch eine Transgression von Araukarienwald über Grasland aus. Das Fehlen von Übergangsstadien im Fossilbericht spricht dafür, dass sich die Ausbreitung des Araukarienwaldes auf dem Hochland sehr schnell bis zu den heute bekannten Grenzen vollzog. Dort bildete sich dann über einen längeren Zeitraum ein Waldrandstadium aus, das die beiden antagonistischen Ökotypen gegeneinander abgrenzt. Ein sehr wichtiger Faktor, der die Verteilung von Wald und Grasland seither bestimmt, könnten immer wieder auftretende Feuer sein. Nach dieser Vorstellung verhindern diese eine Ausbreitung des Waldes trotz dafür günstiger klimatischer Bedingungen. Der Wald andererseits kann sich durch eine adaptierte Waldrandgesellschaft vor dem Eindringen von Feuer schützen.

Durch die Kalibrierung mit datierten Profilen aus der näheren Umgebung ließ sich der Übergang von Grasland zu Wald auf vermutlich 1.100 Jahre festlegen. Nach BEHLING (2004) ist die Ausbreitung des Araukarienwaldes auf einen Klimawechsel in Richtung auf feuchtere Bedingungen zurückzuführen. Die Niederschlagsmengen waren davor nicht nur geringer, sondern auch ungleichmäßig über das Jahr verteilt. Dies führte zu einer Trockenzeit von bis zu 3 Monaten.

Die Transgression von Araukarienwald über Grasland betraf nur den Ostteil Pró-Matas, während der Westteil über den gesamten untersuchten Zeitraum den Charakter einer offenen Vegetationsgesellschaft beibehielt. Die Grasländer wechselten dabei ihren Charakter mehrmals von reinem Grasland (Campo limpo) zu Grasland, dem Sträucher beigemischt sind (Campo sujo). Auch die Hänge Pró-Matas waren trotz durchgehender Waldbedeckung Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung unterworfen. Diese waren tendenziell von Araukarienwäldern auf atlantische Wälder gerichtet.

Der Einfluss des Menschen auf die südliche Mata Atlântica reicht sicher schon in präkolumbianische Zeit zurück. So könnten die Araukarien als wichtige Nahrungsquelle für die im Hochland lebenden Indianer bewusst von diesen gefördert worden sein. Die Ankunft der Portugiesen bedeutete nicht nur das Aus für die Guarani-Indianer in diesem Gebiet, sondern auch eine Umwälzung der damals bestehenden Landschaftsstruktur. Zur Rinderwirtschaft wurden nicht nur bereits bestehende Graslandflächen genutzt, sondern auch Wald gerodet. Dies könnte den steigenden Anteil von Graspollen in den oberen Teilen der Profile erklären. Eine andere Erklärung wäre, dass sich die fast zeitgleich einsetzende „kleine Eiszeit“ auch hier ausgewirkt hat und sich das Grasland in

dieser Zeit wieder ausbreiten konnte. Im letzten Jahrhundert wurde die Zerstörung der Wälder durch den Export von Araukarienh Holz, als einer der damals wichtigsten Devisenquellen weiter beschleunigt (MAACK 1931, SEITZ 1986). Dieser Einschlag hat auf jeden Fall auch das Projektgebiet von Pró-Mata direkt und nachhaltig beeinflusst. Davon zeugen die vielen Baumstümpfe geschlagener Araukarien und die alte Dampfmaschine im Zentrum Pró-Matas (Abb 2.6), mit der früher eine Sägerei betrieben wurde. Schon ein oberflächlicher Vergleich mit unbewirtschafteten Araukarienwäldern zeigt, dass sich das Ökosystem noch lange nicht von diesem Eingriff erholt hat.

Die Entwicklungen der jüngsten Vergangenheit wurden anhand des oben beschriebenen Vergleichs von Stechzylinder- mit Streuproben rekonstruiert. Die Ordinationsvektoren, die als Maß für Richtung und Intensität von Sukzessionsprozessen herangezogen wurden, zeigen dass sich die Araukarienwälder in ihrer Pollenzusammensetzung in Richtung auf den Transitionswald verändern und dieser in Richtung auf den Atlantischen Regenwald.

Dieser Befund deckt sich mit Untersuchungen zur Änderung des Artenspektrums von Amphibien im Projektgebiet (KWET 1998, 1999, 2001). Die Zusammensetzung der Anuren, die im Nahrungsnetz der Ökosysteme Pró-Matas eine äußerst wichtige Position einnehmen (MIRANDA 2005b), wurde seit 1995 kontinuierlich von verschiedenen Herpetologen dokumentiert (KWET 1999, SOLÉ 2002, MIRANDA 2005a). *Phyllomedusa distincta*, ein typischer Vertreter der tieferen Lagen, der zu Beginn dieser Arbeiten im Projektgebiet nicht registriert wurde, bevölkert heute mehrere Tümpel auf der Hochfläche (KWET 2004).

Neben anthropogenen Einflüssen kann das Vordringen von atlantischen Elementen auf das Araukarienplateau durch eine Veränderung des Regional Klimas in Richtung auf trockener und wärmer verursacht werden.

Relativ zu den Waldökosystemen verblieb das Grasland in einem Zustand der Stagnation. Die Resultierende der Ordinationsvektoren weist einen minimalen Betrag in Richtung der Wälder auf. Dies ist ein Hinweis auf die Verbuschungstendenz im Projektgebiet, das seit 10 Jahren nicht mehr beweidet oder gebrannt wird. Die Verbuschung konnte nicht nur von Vegetationsökologen mittels Luftbildauswertungen nachgewiesen werden, sondern auch von Zoologen. Es zeigt sich, dass sich Anuren mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den Grasländern langsam aus dem Projektgebiet zurückziehen. Für bestimmte Arten, die 1995 im Projektgebiet noch regelmäßig anzutreffen waren, konnte ab 1998 (*Odontophrynus americanus*) und 2000 (*Hyla pulchella*) kein Nachweis mehr erfolgen. Für weitere ehemals häufige Arten wie *Physalaemus* sp. und *Elachistocleis bicolor*, konnte ein starker Rückgang der Populationen dokumentiert werden. Auf den genutzten Graslandflächen außerhalb Pró-Matas sind diese Arten noch so häufig wie zu Beginn der Untersuchungen.

Nachdem viele der negativen Auswirkungen der Waldvernichtung mittlerweile bekannt sind, werden heute weite Teile der Mata Atlântica einschließlich der Araukarienwälder geschützt und können sich regenerieren. Inwieweit sich diese Entwicklung in der Pollenüberlieferung niederschlägt, könnte mit Pollenfallen untersucht werden.

5.8.3 Eignung von Bodenprofilen zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte

Ein wichtiges Ergebnis dieser Untersuchung ist, dass sich die Vegetationsgeschichte Pró-Matas durch pollenanalytische Untersuchung mehrerer Bodenprofile kleinmaßstäblich auflösen lässt. Sie zeichnet sich durch zeitliche und räumliche Heterogenität aus, die durch eine partielle Transgression von Araukarienwald über Grasland hervorgerufen wurde.

Die Untersuchung von Bodenprofilen hat gegenüber Moorprofilen mehrere Vorteile: Böden sind flächendeckend im Gebiet verbreitet und können damit an jeder Stelle untersucht werden. So kann beispielsweise die Vegetationsdynamik an der Wald-Graslandgrenze rekonstruiert werden. Moore hingegen sind nicht nur räumlich auf wenige Stellen begrenzt, sondern stellen auch Sonderstandorte mit hydrologischen und mikroklimatischen Sondereigenschaften dar. Diese beeinflussen die Zusammensetzung der Vegetation und modifizieren das Pollensignal, das von der Umgebung ausgesendet wird. Daraus erklären sich beispielsweise die von BEHLING (1993) verzeichneten hohen Anteile von *Eryngium*. *Eryngium* ist in Mooren sehr häufig, im Grasland hingegen selten anzutreffen (MAIER 1998). Andererseits gibt es auch eine Reihe von Faktoren, die die pollenanalytische Untersuchung von Bodenprofilen erschweren: Wie bereits oben erwähnt, werden palynologische Spektren durch bodeninterne Faktoren modifiziert. Der Anteil der Pilzsporen in verschiedenen Bodentiefen ist hauptsächlich von den Milieubedingungen im Boden abhängig. Pilze sind dort am häufigsten, wo am meisten zersetzbare tote Biomasse lagert oder ein Kontakt mit den Feinwurzeln von Pflanzen in Form von Mykorrhiza möglich ist. Nachdem ein hoher Anteil an Pilzsporen in Oberflächenproben auf der anderen Seite auch den Atlantischen Regenwald tieferer Lagen charakterisiert, können sie aus dem Spektrum nicht einfach ausgeklammert werden. Des Weiteren muss berücksichtigt werden, dass es in Böden zu Verlagerungsprozessen durch Auswaschung, Bioturbation und Solifluktion kommt. So wurden an der Basis der Araukarienwaldprofile, die aufgrund eines Poaceenanteils von 50 % einer Graslandumgebung zugeordnet wurden, auch sehr viele *Dicksoniasporen* registriert. Dies ist untypisch für Graslandgesellschaften und wird daher mit einer Durchmischung der Bodenhorizonte in Zusammenhang gebracht. Die gegenüber reinem Grasland erniedrigten C13/C12 Isotopenverhältnisse in diesen Intervallen sprechen ebenfalls für eine derartige Vermischung.

Außerdem wirken Degradationsprozesse auf die Palynomorpha ein: Viele der von BEHLING (1993) in Moorprofilen registrierten Taxa, treten in Böden nicht auf. Dies betrifft auch *Araucaria*, die bei BEHLING (1993) als Indikatorart fungiert, während sie bei dieser Arbeit nur vereinzelt vorkommt.

Nachdem keine Datierungen durchgeführt wurden, warf die zeitliche Korrelierung der Daten aus den verschiedenen Bohrkernen Probleme auf: Die Sedimentationsraten unterscheiden sich von einem Ort zum anderen. Je nach topographischer Lage ist sie in Mulden höher als auf Hochlagen. Dort können sogar erosive Prozesse wirken. Flachmoore wachsen durch die Eigendynamik von *Sphagnum*-Moosen schneller an als benachbarte Bodenprofile, und Waldböden entwickeln sich anders als Graslandböden. Es ist also nicht möglich, die Pollenspektren gleicher Tiefenintervalle an unterschiedlichen Punkten miteinander zu vergleichen. Diesem Problem wurde dadurch begegnet, dass die einzelnen Pollenkurven so gestaucht, gedehnt oder versetzt wurden, dass charakteristische Peaks aufeinanderfallen. Sowohl im Grasland als auch im Araukarienwald wurden Kerne aus Flachmooren in unmittelbarer Nähe zu Bodenprofilen entnommen. Die Pollendiagramme der Bodenprofile weisen insge-

samt ein ähnliches Muster auf wie die Moorprofile, sind gegenüber diesen allerdings um den Faktor 3 gestaucht (Abb. 4.28).

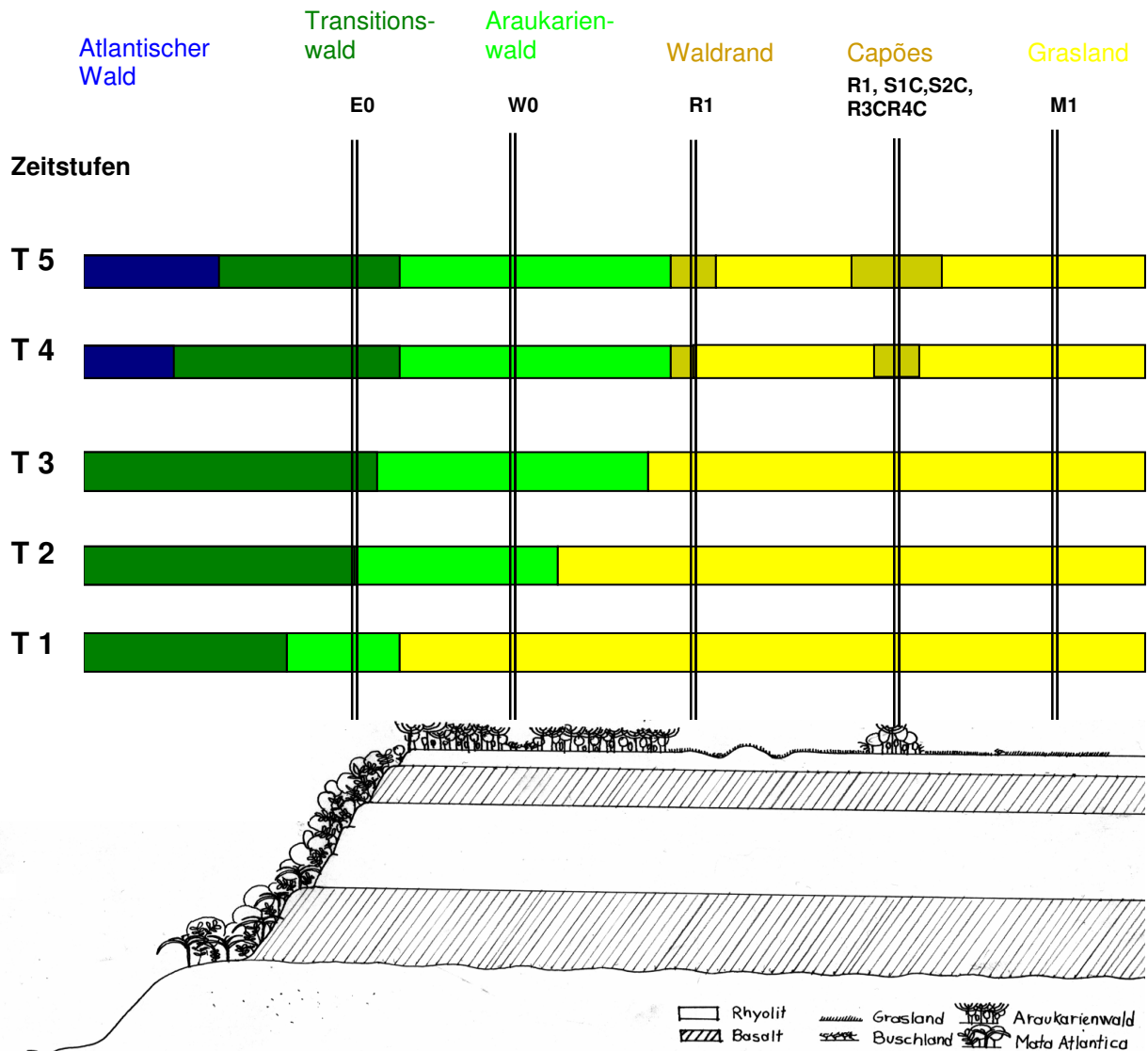


Abb. 5.2: Szenario zur Vegetationsentwicklung Pró-Matas:

Stufe T1: Graslandstadium auf dem gesamten Hochland, Wald war auf die tieferen Lagen und Flussufer beschränkt.

Stufe T2: Schnelles Vorrücken von Araukarienwäldern auf den Ostteil Pro-Matas, im Westteil verbleiben Grasländer. Diese Transgression lässt sich durch Kalibrierung mit benachbarten Profilen auf 1200 Jahre datieren

Stufe T3: Die Transgression des Araukarienwaldes rückt bis zu seinen heutigen Grenzen vor. Gleichzeitig wird er an den Hängen vom Transitions-wald aus den tieferen Lagen verdrängt.

Stufe T4: Im Grenzbereich von den Araukarienwäldern zum Grasland beginnt sich eine Waldrandgesellschaft herauszubilden. Gleichzeitig beginnen sich Waldinseln im Grasland zu entwickeln.

Stufe T5: aktuelle Situation

5.8.4 Auswirkung der Vegetationsdynamik Pró-Matas auf den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt

Der Wasser- und Kohlenstoffhaushalt terrestrischer Ökosysteme ist im Zusammenhang mit globalen und regionalen Klimaveränderungen in den Blickpunkt öffentlichen Interesses geraten. Nachdem ein enger Zusammenhang zwischen den Speicherkapazitäten für diese Stoffe und der Vegetationsdecke besteht, ist die Aufklärung der Vegetationsdynamik sehr wichtig. Im Folgenden werden Konsequenzen dieser Dynamik auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt beschrieben:

Die Ausbreitung von Araukarienwäldern würde sich sowohl für die Wasser- als auch für die Kohlenstoffspeicherkapazitäten günstig auswirken. Gemäß einer Arbeit über die Kohlenstoffanreicherung in neotropischen Waldsystemen während des Holozäns (BEHLING 2002b) wird die Kohlenstoffspeicherung bei der Transgression von Araukarienwald über Grasland um über 100 % gesteigert. Durch jüngere Untersuchungen im Pró-Mata Gebiet (HAAG 2001, ECKENFELS 2004) wird diese These in Frage gestellt. Der im Oberboden gemessene Kohlenstoffgehalt des Graslandes übertrifft den Kohlenstoffgehalt des Araukarienwaldes und auch die mittlere Mächtigkeit des A-Horizontes steht nicht hinter den Wäldern zurück. Lediglich die stehende Biomasse ist geringer.

Das Eindringen des Atlantischen Regenwaldes in die Araukarienwälder der Hochfläche hingegen würde die Kohlenstoffspeicherkapazitäten reduzieren. Der Kohlenstoffgehalt des Oberbodens beträgt nur die Hälfte von Araukarienwäldern bei vergleichbarer stehender Biomasse.

Die Wasserspeicherkapazitäten im Boden stehen in engem Zusammenhang mit dem Kohlenstoffgehalt. Diese würde durch eine Verdrängung des Araukarienwaldes durch atlantischen Wald reduziert und durch eine Transgression von Araukarienwald über Grasland leicht erhöht werden. Die leicht erhöhte Wasserkapazität von Araukarienwaldböden hängt mit einer geringeren Lagerungsdichte und höherem Porenvolumen von Waldböden gegenüber verdichteten Graslandböden zusammen.

5.8.5 Ableitung von Sukzessionsmodellen für das Pró-Mata-Gebiet

Pollenanalytische Untersuchungen sollten auch dazu dienen, aktuelle Sukzessionsprozesse zu beschreiben. Im Gegensatz zu Veränderungen, die auf der Langzeitwirkung von sich ändernden Außenbedingungen wie Klimawechsel beruhen, beschreibt Sukzession kurzzeitige Veränderungen in Zusammensetzung und Struktur der Ökosysteme bei gleich bleibenden Außenbedingungen. Diese werden höchstens von Veränderungen im Mikroklima und den Bodeneigenschaften begleitet. Nach einer Störung in einem bestehenden System bildet sich eine charakteristische Sequenz von Lebensgemeinschaften aus, die nacheinander ein Gebiet besiedeln und sich dabei mit der Zeit gegenseitig ersetzen. Wenn sich die Gemeinschaften nur noch sehr langsam verändern, oder die Zusammensetzung der Biota irgendwann über längere Zeiträume fast konstant bleibt, spricht man von einer Klimaxgemeinschaft. Die treibende Kraft für Sukzession geht meist von der Lebensgemeinschaft selbst aus, die die physikalische Umwelt zu ihrem Nachteil und zum Vorteil einer anderen Lebensgemeinschaft verändert (KIMMINS 1993). Die im Verlauf dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse sprechen dafür, dass sich ein Großteil des Projektgebietes im Zustand der Sukzession befindet.

Vor allem der Vergleich von Stechzylinder- mit Bodenstreuproben weist darauf hin, dass diese Prozesse nicht nur in den *Baccharis*buschlandflächen

und Sekundärwaldgesellschaften ablaufen, die durch jüngste menschliche Eingriffe entstanden sind, sondern auch in den bisher oft als stabil angesehenen Vegetationseinheiten des Atlantischen Regenwaldes und des Araukarienwaldes. Dies zeigen Vektoren im Ordinationsfeld, die hier als Maß für Richtung und Intensität der Sukzession angesehen werden. Lediglich das Grasland scheint nach diesem Ansatz relativ stabil zu sein. Die Waldgesellschaften hingegen weisen hohe Sukzessionsraten entlang der ersten Ordinationsachse in Richtung auf die Grasländer auf. Die Araukarienwälder ändern sich in ihrer Zusammensetzung außerdem entlang der zweiten Ordinationsachse in Richtung auf den atlantischen Wald. Es ist also fraglich, ob es im Pró-Mata-Gebiet überhaupt Klimaxstadien gibt.

Autogene Sukzession wird von der Lebensgemeinschaft selbst initiiert: in den Wäldern Pró-Matas meist durch Baumfall. Allogene Sukzession wird durch Außenfaktoren hervorgerufen: an den mit Atlantischem Regenwald bestandenen Steilhängen durch ständige Umlagerungsprozesse des Bodens und auf der Hochebene bis zur Gründung von Pró-Mata durch verschiedene Formen der Forst- und Viehwirtschaft.

Die Monoklimaxtheorie (CLEMENTS 1916) besagt, dass die Artzusammensetzung und die Struktur der Endgemeinschaft immer vom regionalen Makroklima bestimmt wird. Diese Theorie erlaubt zwar Verzögerungen in der Entwicklung, die durch Bodeneinflüsse, Tiere, Feuer oder andere Umweltfaktoren entstehen, fordert aber immer eine definierte lineare Entwicklung in Richtung auf eine klimatisch gesteuerte Klimax. Aus dieser Theorie lässt sich eine ökologische Konvergenz von Ökosystemen in gleichen Klimaregionen ableiten. Ein Schwachpunkt dieser Theorie ist, dass sich das Klima oft schneller ändert, als sich Lebensgemeinschaften daran anpassen könnten (DAVIS 1987, 1989, WEBB et al. 1985).

Die Polyklimaxtheorie (TANSLEY 1920, 1935) hingegen postuliert, dass es viele Faktoren gibt, die das Erreichen einer klimatischen Klimax verhindern können. Dazu gehören z.B. häufig auftretende natürliche Feuer (Feuerklimax), grasende Tiere (biotische Klimax) oder Böden, die sich über unterschiedlichen Ausgangsgesteinen oder topographischer Lage entwickeln (edaphische Klimax). Die Polyklimaxtheorie sieht die Vegetation einer Region als ein Mosaik von Gemeinschaften in verschiedenen Sukzessionsstadien, von denen einige die klimatische Klimax sehr schnell erreichen, andere sich aber durch die Wirkung oben genannter Faktoren so langsam in diese Richtung entwickeln, dass sich das Klima meist ändert bevor dieses Stadium erreicht wird.

Nachdem das regionale Klima Rio Grande do Suls heute ganz klar einem Waldklima entspricht, werden die Graslandflächen von vielen als Relikt einer anderen Klimaepoche gesehen. Die Monoklimaxtheorie fordert, dass diese vom Wald überall dort zurückgedrängt werden, wo der Mensch das nicht durch Beweidung und Abbrennen verhindert.

Die Befunde der palynologischen Analyse von Oberflächenproben aus Stechzylindern, die dem Waldrandbereich entnommen wurden, widersprechen dieser Sichtweise. Das Pollenbild des Waldes unterscheidet sich ganz klar vom Pollenbild des benachbarten Graslandes. Nachdem Stechzylinderproben ein großes Zeitfenster abdecken, würde im Falle einer Transgression vom Wald aufs Grasland, die Grenze zwischen diesen beiden Formationen im Pollenbild aufweichen.

Ein Mechanismus, der das Paradoxon von Grasland innerhalb eines Waldklimas erklären kann, sind natürlich auftretende Feuer, die den Wald

immer wieder in seine Grenzen verweisen. Dies würde in diesem Fall für das Zutreffen der Polyklimaxtheorie sprechen.

Der Übergang vom Atlantischen Regenwald zu den Araukarienwäldern ist hingegen fließend und stützt damit die Monoklimaxtheorie. Nach dieser Vorstellung kommt es zu einer Transgression des atlantischen Regenwaldes in den Araukarienwald, die auf Änderungen der Klimabedingungen zurückzuführen ist. Es ist dabei unklar, ob sich die Wälder im Moment auf einen klimatischen Wechsel in der Vergangenheit einstellen oder ob der Klimawechsel selbst noch in Gang ist. Insgesamt entspricht dieses Modell den Beobachtungen aus anderen Arbeiten (KIMMINS 1993), wonach sich die Polyklimaxtheorie besser in trockenen Gebieten mit hoher Frequenz an Störungsereignissen und kleiner autogener Sukzessionsrate anwenden lässt, während die Monoklimaxtherie besser in Gebiete mit einem feuchten Klima und daher schneller autogener Sukzession passt. Häufige Störungen sind dort eher lokal begrenzt (Windwurf), während großflächige Eingriffe durch Schädlinge oder Feuer nur selten vorkommen.

5.9 Ökologische Rolle von *Araucaria angustifolia* im Spannungsfeld zwischen atlantischem Regenwald und Grasland

Laut GOLTE (1993) ist das Auftreten von *Araucaria angustifolia* eng an klimatische Faktoren gekoppelt. Araukarien kommen danach nur in Gebieten mit mehr als 1400 mm Niederschlag im Jahr vor und ertragen keine ausgeprägten Trockenzeiten (HUECK 1966). Bemerkenswert ist vor allem, dass es *Araucaria* zusammen mit *Podocarpus* als einzige Konifere vermag, in Laubwaldgesellschaften der feuchten Tropen einzudringen. Mit Ausnahme vereinzelter Vorkommen bei São Paulo, Rio de Janeiro und Minas Gerais ist sie allerdings auf den randtropischen Bereich Südamerikas beschränkt. Oft bildet sie eigene Waldgesellschaften, die gürtelförmig zwischen den subtropischen Feuchtwäldern in den tieferen Lagen und den Grasländern in den hochgelegenen Bereichen des südbrasilianischen Planaltos angesiedelt sind. Viele Vegetationskundler gehen daher davon aus, dass die Araukarie eine Pionierart darstellt und sich nur in der Kampfzone zwischen den Antagonisten Wald und Grasland zu etablieren vermag (HUECK 1966). Auch die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten multivariaten Analysen durch PCA- und RDA-Verfahren zeigen, dass *Araucaria angustifolia* im Spannungsfeld zwischen Grasland und Atlantischem Regenwald angesiedelt ist.

Durch die im Gegensatz zu den Laubbäumen höhere ökologische Amplitude in Bezug auf Klima- und Bodenfaktoren schafft *Araucaria angustifolia* es, gegen das Grasland vorzurücken und drängt dieses unter den gegebenen klimatischen Bedingungen immer weiter zurück. Gleichzeitig ist sie als Lichtart, die Probleme hat, sich im Schatten eines Laubwaldes zu verjüngen, gegenüber den Holzpflanzen der Mata Atlântica nicht konkurrenzfähig. Dies entspricht der Vorstellung von KLEIN (1975), der annimmt, dass sich unter den momentanen Klimabedingungen der atlantische Regenwald über den Araukarienwald vorschiebt und dieser wiederum die Prärien des Hochlands verdrängt. Während der kälteren und trockeneren Glazialphasen wurde dieser Prozess revertiert, und der Araukarienwald bedeckte Areale der heutigen Mata Atlântica. Die alten Araukarien, die isoliert in den nördlicheren Staaten gefunden und von dichtem Regenwald umgeben werden, sind lebende Relikte von einer vorhergegangenen, historischen Ausbreitung der Pinh o-Wälder. Unter diesen Bedin-

gungen werden sehr alte Baumgiganten gefunden, während der Rand der Araukarienwälder in Richtung auf die Grasländer viele junge Bäume aufweist. Man könnte also spekulieren, dass die 300 Jahre alten, isoliert im Regenwald stehenden Araukarien Relikte der „kleinen Eiszeit“ sind.

Araukarien scheinen in Bezug auf die Verhältnisse im Boden wenig anspruchsvoll zu sein. Sie kommen im Projektgebiet auf Böden vor, die sich über basaltischem und rhyodazitischem Ausgangsgestein entwickelt haben. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass die mit den Bäumen assoziierten Mykorrhizapilze der Gattung *Glomus* so wie die Bäume selbst stammesgeschichtlich sehr alt sind und damit wenig spezifisch sein dürften.

5.10 Biogeographische Verbindung der südlichen Mata Atlântica mit anderen Wäldern Südamerikas

Die südamerikanische Hauptdisjunktion (BRIEGER 1969, VANZOLINI 1981, JACKSON 1978) aus Cerrados und Caatingas, die sich in SW-NE Richtung vom bolivianischen Chaco bis an die Küste von Rio Grande do Norte erstreckt, gibt es schon seit dem Eozän. Die anderen Regenwälder der Neotropen bilden mehr oder weniger ein Kontinuum, das sich bis Mittelamerika erstreckt. Während sich die Wälder dort floristisch oft lokal sehr unterscheiden (PRANCE 1989), ist der atlantische Wald bemerkenswert homogen. Wegen morphologischer und klimatischer Bedingungen bildet der atlantische Wald eine Erweiterung des tropischen Waldbioms bis jenseits des tropischen Wendekreises und hat Verbindungen zu subtropischen und temperaten südamerikanischen Wäldern.

Während Rückzug und Wiederausbreitung der Waldbiota während der im Wechsel trockenen und feuchten Phasen des Pleistozäns die biogeographischen Muster innerhalb der großen Waldblöcke zu erklären vermag, stellt die Überquerung der breiten transkontinental-ariden südamerikanischen Disjunktion ein Problem dar. ANDRADE-LIMA (1966) nehmen eine mögliche Verbindung entlang der Nordküste an, die die Amazonaswälder von Maranhão mit den nördlichsten atlantischen Wäldern verband. Andere Autoren wie BRIEGER (1969), MARTINS (1971), VANZOLINI (1981) und BROWN (1987) glauben, dass der Faunenaustausch auch direkt durch die südamerikanische Disjunktion erfolgte, wobei feuchte Waldinseln als Sprungbrett dienten. Die Biota, die in den Cerrados anzutreffen sind, zeigen eher atlantischen als amazonischen Einfluss.

Außerdem bilden die Feucht- und Galeriewälder des Rio Parana und Rio Paraguay eine ökologische Brücke, die als „südliche Umgehungsstraße“ benutzt werden konnte. Entlang dieser war ein Austausch zwischen der südlichen Mata Atlântica und Westamazonien immer möglich (BROWN 1987). Dies könnte erklären, dass viele der Gattungen, die GENTRY (1993) für Kolumbien, Ecuador und Peru beschrieben hat, auch im Pró-Mata Gebiet vorkommen. ANDRADE-LIMA (1969) spricht von einer Pteridophytenverteilung, die einer SE-NW-Linie, die über das Planalto von Minas Gerais bis an den Rio Paraguay folgt und dann den Rio Madeira im Westen trifft. Die meisten dieser Arten sind im Amazonastiefland nicht anzutreffen (TYRON 1982). Die Verteilung von *Cariniana estrellensis* (Lecythydaceae) zeigt ebenfalls eine Verbreitung die vom Atlantischen Regenwald durch die Galeriewälder des Cerrado bis nach Westamazonien reicht (PRANCE 1985). Während der nördliche Küstenkontakt nur

während klimatischer Optima am Ende der Glaziale stattfinden konnte, war die Südstraße bis zu einem gewissen Grad immer zugänglich.

Eine jüngst erschienene Arbeit (BEHLING et al. 2005) weist auf der anderen Seite darauf hin, dass küstenferne Gebiete im Paraná-Becken während des Holozäns von der südlichsten Mata Atlântica ausgehend mit subtropischen Florenelementen besiedelt wurden. Der südliche Teil des Atlantischen Regenwaldes liegt außerhalb des tropischen Klimas. Während der kälteren Glazialzeiten hat es eine wiederholte Expansion temperater Bergwaldbiota aus den Anden gegeben. Die Araukarienwälder mit einer ganzen Serie von andinen Floren- und Faunenelementen bezeugen diese wichtige biogeographische Verbindung. Auch RAMBO (1951) und HUECK (1966) weisen bei der Beschreibung der Vegetation des südbrasilianischen Hochlandes auf diese Verbindung hin. Auch die Graslandflächen des südbrasilianischen Hochlandes weisen andine Elemente aus dem Bereich der Paramos auf (KLEIN 1975).

Viele Gattungen, die GENTRY (1993) als hochandine Nebelwaldelemente beschreibt, sind in den Araukarienwaldgesellschaften Pró-Matas nicht nur als Florenelemente sondern auch in den Pollenspektren anzutreffen. Dazu gehören nicht nur *Podocarpus*, *Ilex*, *Drymis*, *Fuchsia*, *Gordonia*, *Siphoneugenia* und *Acca*, sondern auch die Sukzessionszeiger *Baccharis* und *Tibouchina*.

Pró-Mata weist also insgesamt ein sehr differenziertes biogeographisches Muster auf. Im Verzahnungsbereich der atlantischen Regenwälder mit den Araukarienwäldern treffen Florenelemente aufeinander, die über verschiedene Wanderwege aus dem Amazonasgebiet und aus den Anden hier eingewandert sind.

5.11 Fallstudie: Rekonstruktion der räumlichen und zeitlichen Dynamik von Capões - Waldmikrokosmi in einem Meer aus Gras

Capões, kleine Waldinseln im Grasland Pró-Matas, erwiesen sich als hervorragende Studienobjekte zur Überprüfung des räumlichen und zeitlichen Auflösungsvermögens des Monitoringverfahrens. Sie stehen repräsentativ für die Situation im Wald-Grasland-Mosaik des südbrasilianischen Hochlandes und lassen sich durch ihre geringe Größe flächendeckend erfassen. Fünf Capões wurden gemäß des Schemas in Abb. 3.2 beprobt und pollenanalytisch untersucht. Die mittleren prozentuellen Anteile von Poaceen, *Baccharis* und *Ilex*, die an diesen 15 Positionen ermittelt wurden, diente als Grundlage zur Konstruktion der in Abb. 4.24 dargestellten Pollenkonzentrationsflächen und der daraus abgeleiteten Palynoisolinien. Daraus lässt sich der Prozentanteil der entsprechenden Pollentypen an jedem Punkt über der Waldinsel ableiten. Die dafür erforderliche Interpolation erfolgte computergestützt nach einem kubisch glättenden Verfahren.

Die Konzentrationsflächen und Konturlinien spiegeln insgesamt die radiale bzw. ovale Symmetrie der Capões wieder. Während die Graslandkonzentrationsfläche über dem Zentrum der Waldinsel abgesenkt ist, weist die Fläche von *Ilex* dort eine Aufwölbung auf. Die Konzentrationsfläche von *Baccharis* hingegen markiert die Ränder der Capões durch ein Maximum über dem Waldsaum.

Durch pollenanalytische Untersuchungen von Bodenprofilen im Zentrum der Capões konnte außerdem die Vegetationsgeschichte dieser Waldinseln rekonstruiert werden. Der Anteil der Poaceenpollen nimmt in allen Profilen von unten nach oben ab, während *Ilex*pollen in den obersten Profilabschnitten zum Teil stark zunehmen. Dies spricht für einen Übergang von einer Grasland- zu einer Waldumgebung.

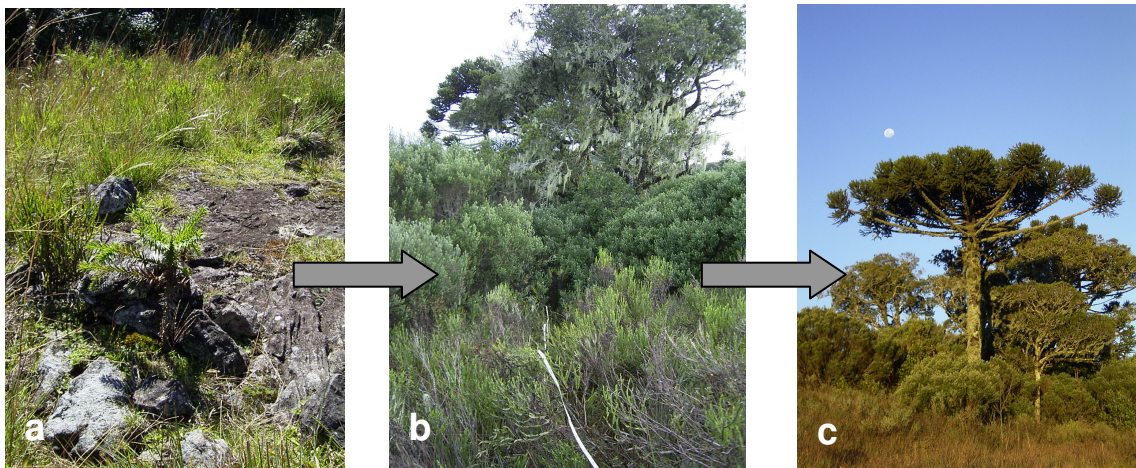


Abb. 5.3.: Szenario zur Entwicklung von Capões:

- a) Initialphase:** Heterogenitäten im Grasland, etwa Felsblöcke, bieten Pionierarten des Waldes die Möglichkeit, sich gegen das dichte Wurzelgeflecht der Gräser durchzusetzen
- b) Vorwaldstadium:** Einzelne Bäume schaffen es, im Schutz von Sträuchern, heranzuwachsen. Es formiert sich ein Waldsaum, indem die Eigenschaften des Bodens so modifiziert werden, dass ein Vordringen des Waldes möglich ist.
- c) Capõesstadium:** Im Inneren des Capões entwickelt sich langsam ein echtes Waldklima, so dass auch anspruchsvollere Baumarten Fuß fassen können. Die Waldinsel wächst an den Rändern und nimmt im Inneren zunehmend die Eigenschaften eines Araukarienwaldes an, bis sie mit ihm verschmilzt.

Zur Erstellung eines Modells, das die räumliche und zeitliche Dynamik dieser Waldinseln beschreibt, wurde wie in Kap. 4.9.2 dargelegt, Konzentrationsflächen für drei verschiedene Zeitstufen konstruiert. Zeitstufe 1 entspricht bei diesem Modell einer reinen Graslandumgebung, Zeitstufe 2 einem Capõesinitialstadium, das auf den Pollenprofilen zwischen Wald und Grasland eingeordnet werden konnte und Zeitstufe 3 den heutigen Waldinseln. Aus diesen 3 Stadien wurde wie in Abb. 4.30 gezeigt, die Entwicklung der Konzentrationsflächen linear interpoliert.

Das Modell zeigt schon in der Initialphase eine Absenkung der Poaceenkonzentrationsfläche über dem Zentrum der Waldinsel. Diese Absenkung erfolgt sehr schnell und weist in Nord-Süd-Richtung eine Asymetrie auf. Diese könnte durch die Einwirkung von regionalen und lokalen Winden hervorgerufen werden. Die Transportenergie des Windes reduziert sich im Lee von Reibungskörpern, wie Waldinseln, so dass sich dort vermehrt äolisch transportierte Partikel wie Poaceenpollen ablagern. Die Absenkungsgeschwindigkeit der Poaceenkurve verlangsamt sich im letzten Drittel der betrachteten Zeitspanne. Die *Baccharis*konzentrationsfläche reagiert von Anfang an gegenläufig zur Poaceenkurve durch eine Aufwölbung im Zentrum. Die maximale Aufwölbung verlagert sich dann sehr schnell auf die Ränder. Die Konzentrationsfläche gleicht einer Welle, die sich radial vom Zentrum der Waldinseln weg ausbreitet. Die Amplitude nahm vom Beginn der Capõesentwicklung bis zum aktuellen Zustand ständig zu. Das Maximum lag dabei immer im Bereich der Waldgrenze. Das Modell zeigt, dass der Hauptwelle in regelmäßigen Abständen kleine Nebenwellen vorangehen. Ob diese Nebenwellen einen biologischen Hintergrund haben oder auf mathematische Artefakte zurückzuführen sind, konnte nicht geklärt werden. Muster in der räumlichen Anordnung und zeitlichen Abfolge der Vegetation können auf abiotische Faktoren, Konkurrenz oder positive Interaktionen zwischen den Vegetationselementen zurückgeführt werden (DALE 1999). Die Konzentrationsfläche von *Ilex* reagiert zeitverzögert durch eine Aufwölbung im Zentrum der Capões. Diese beschleunigt sich explosionsartig in einem fortgeschrittenen Stadium der Capõesentwicklung und gleicht damit den Rückgang des Poaceenanteils im Zentrum aus. Das zeitverzögerte Einsetzen spricht dafür, dass *Ilex* kein Pionier der ersten Generation ist und erst bei Umweltbedingungen, die denen eines Waldes entsprechen, zur Vorherrschaft gelangen kann.

Die hangparallele Auslenkung der Capões, die sich mit der Zeit immer mehr verstärkt, lässt sich durch einen steilen Gradient in den Bodeneigenschaften quer zu den Hängen erklären, an denen die Capões situiert sind. Die Gründigkeit nimmt dort von oben nach unten innerhalb weniger Zehnermeter von <10 cm bis >100 cm zu. Die Wasserspeicherkapazitäten am Oberhang sind im Vergleich zum Unterhang sehr gering. Dieser ist fast ständig wassergesättigt. Capões könnten somit ökologisch zwischen Bedingungen eingespannt sein, die am Oberhang und Unterhang Waldausbreitung durch zu trockene und zu nasse Bodenverhältnisse reduzieren. Die Waldausbreitung ist nach Erreichen dieser ungünstigen Randbedingungen auf die hangparallele Richtung eingeschränkt. Dies führt zu einer zunehmenden Ovalisierung der Capões. Vegetationsökologische Feldstudien im Grasland des Projektgebietes erlauben Mutmaßungen zur Initiierung der Capõesentwicklung. So scheint sich *Araucaria angustifolia* als Pionier des Waldes vermehrt an hervorstehenden Felsen anzusiedeln. Der sonst durchgehend dichte Grasfilz und das Wurzelgeflecht der

Poaceen ist dort unterbrochen. Durch Ausschluss der starken Konkurrenz der Poaceen wird das Aufkeimen von Holzpflanzen ermöglicht. Diese Felsen könnten außerdem einen geschützten Ruheort für Samenausbreiter wie dem Rabenvogel „Gralha Azul“ darstellen, die dort vermehrt (in Exkrementen eingeschlossene) Araukariensamen hinterlassen (ASHRAF 2003, pers. Mitteilung). Diesem Initialstadium folgt ein Vorwaldstadium, das sich neben Einzelbäumen aus Asteraceensträuchern zusammensetzt. Diese Sträucher verändern die Boden- und Klimabedingungen soweit, dass ein Aufkommen von weiteren Waldbäumen möglich wird. Die Capões wachsen dann im weiteren Verlauf an den Rändern und nehmen im Inneren zunehmend den Charakter eines Araukarienwalds an. Dort können dann auch anspruchsvollere Waldarten wie *Ilex* Fuß fassen. Eine weitere Ausbreitung der Capões würde irgendwann zur Verschmelzung mit benachbarten Araukarienwaldbeständen führen, wenn diese nicht durch Außenfaktoren wie Feuerereignisse oder Weidetiere behindert werden.

Durch diese Fallstudie konnte nicht nur gezeigt werden, dass sich die Geometrie von Vegetationsstrukturen durch Pollenspektren kleinmaßstäblich abbilden lässt, sondern auch, dass deren Dynamik durch Analyse von Bodenprofilen rekonstruiert werden kann. Capões sind demnach als Vegetationseinheiten zu betrachten, die eigenständig aus dem Grasland hervorgegangen sind, und nicht wie vielfach angenommen, durch jüngst erfolgte Eingriffe des Menschen von größeren Waldbeständen abgetrennt wurden.

6a. Zusammenfassung

Bei dieser Arbeit wurden Pollenanalysen als Werkzeug zur Charakterisierung und Abgrenzung verschiedener ökologischer Einheiten der südlichen Mata Atlántica genutzt. Beziehungen zwischen Vegetation und Pollenspektren sollten zur Entwicklung eines Monitoringverfahrens dienen, mit dem zum einen rezente Raumpunkte ökologisch präzise eingeordnet und zum anderen Pollenspektren aus dem Fossilbericht bestimmten Ökotypen zugewiesen werden können.

Zur Kalibrierung dieses Monitoringverfahrens wurde das Projektgebiet Pró-Mata ausgewählt, da dort die antagonistischen Vegetationseinheiten Grasland, Atlantischer Wald und Araukarienwald auf engem Raum aufeinandertreffen. Die Auswahl der Probepunkte erfolgte auf der Basis einer Vegetationskarte von BAASKE (2001), für deren Erstellung pflanzensoziologisch definierte Flächen durch Luftbildanalyse auf das gesamte Pró-Mata Areal übertragen wurden. Pollenspektren wurden aus Oberflächenproben isoliert, lichtmikroskopisch analysiert und anhand uni- und multivariater statistischer Methoden untersucht.

An zahlreichen Untersuchungspunkten wurde außerdem die Zusammensetzung der Vegetation und einfach zu bestimmende Bodenparameter wie pH-Wert, Trockenraumdichte, Wasserhaltekapazität, C-Gehalt, N-Gehalt und C/N-Verhältnis aufgenommen. Die Rekonstruktion der jüngeren Vegetationsdynamik erfolgte über einen Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylinderproben und aus der Bodenstreu, die Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte über fossile Pollenspektren aus Bodenprofilen in Verbindung mit C12/C13 Isotopenverhältnissen.

Es zeigte sich nicht nur, dass die verschiedenen Vegetationstypen Pró-Matas durch Pollenspektren abgebildet werden, sondern auch, dass die Übergänge zwischen diesen Einheiten genau definiert werden können. So konnte nicht nur ein Transitionswaldtyp zwischen dem Atlantischen Wald und dem Araukarienwald ausgewiesen, sondern auch die für das Hochland charakteristischen Wald-Graslandgrenzen bis auf wenige Meter genau festgelegt werden. Jeder ökologischen Einheit konnten charakteristische Pollentypen zugewiesen werden. Die Pollendiversität nimmt entlang eines Transektes vom Atlantischen Wald über den Araukarienwald zum Grasland und innerhalb der Sukzessionsreihe vom *Baccharis*buschland über *Tibouchinasekundärwälder* zu den Primärwäldern hin zu. Pollenspektren aus den Taleinschnitten vermitteln zwischen dem unteren Atlantischen Wald und der Hochebene. Es zeigte sich keine Beeinflussung der Pollenspektren durch den geologischen Untergrund. Die Ergebnisse laufen konform mit vorangegangenen pflanzensoziologischen Untersuchungen im Projektgebiet, insbesondere mit der luftbildgestützten Vegetationskartierung von BAASKE (2001). Pollenspektren können also wie ein „Fingerabdruck“ zur Identifizierung von Vegetationstypen herangezogen werden und stellen eine Schnittstelle zwischen Vegetations- und Fernerkundungsdaten dar. Nachdem die botanische Vielfalt, die sich in tropischen Waldökosystemen auf den Bereich der Baumkronen konzentriert, durch Pollenspektren in Oberflächenproben auf eine überschaubare Anzahl von Pollentypen reduziert, und darüber hinaus auf die oberen Bodenschichten projiziert wird, bietet dieses Monitoringverfahren eine einfach und schnell durchzuführende Alternative zu

klassischen Vegetationsaufnahmen. Stechzylinderproben erwiesen sich zur Abbildung von in der Klimax befindlichen Vegetationstypen am geeignetsten, Bodenstreu und Kollektoren zur Abgrenzung von kurzlebigen Sukzessionsstadien. Der Vergleich von Pollenspektren aus Stechzylindern und Bodenstreu durch Vektoren im Ordinationsraum lässt Rückschlüsse über Bodenprozesse und Sukzessionsabläufe im Ökosystem zu. Die palynologische Zusammensetzung des Araukarienwaldes ändert sich demnach stark in Richtung auf den atlantischen Wald, während das Grasland in seinem Zustand stagniert. Ein direkter Vergleich vom Deckungsgrad einzelner Florenelemente mit den dazugehörigen Pollentypen zeigte, dass die Zusammensetzung der Pollenspektren nicht nur von der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft, sondern auch vom Ausstreupotential der beteiligten Florenelemente, von Bodenprozessen und vom Zeitraum abhängig ist, in dem sich die Palynomorpha im Boden ansammeln. Es konnte außerdem gezeigt werden, dass die verschiedenen ökologischen Einheiten Pró-Matas charakteristische physikalisch-chemische Bodeneigenschaften aufweisen. In Verbindung mit Pollendaten können diese Bodenparameter zur Klassifizierung terrestrischer Ökosysteme genutzt werden, die außerdem Zusammenhänge zwischen Klima, geologischem Untergrund, Böden und Vegetation erklärt.

Auch fossile Pollenspektren konnten durch die Transferfunktion, die zwischen aktuellen Vegetationstypen und Pollenspektren in Oberflächenproben erstellt wurde, ökologisch eingeordnet werden. Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass die zur Küstenebene abfallenden Hänge während des gesamten überlieferten Zeitraumes mit Wald bestanden waren. Auf der Hochfläche hingegen kam es zu einer Transgression von Araukarienwald über Grasland. Die Ausbreitung des Araukarienwaldes vollzog sich sehr schnell bis zu den heute bekannten Grenzen und bildete dort dann über einen längeren Zeitraum hinweg ein stabiles Waldrandstadium aus. Die Transgression von Araukarienwald über Grasland betraf nur den Ostteil Pró-Matas. Der Westteil hingegen behielt die ganze Zeit den Charakter einer offenen Graslandschaft bei. Die Ergebnisse konnten durch C13/C12 Fraktionierungswerte in den Bodenprofilen untermauert werden. Durch die Kalibrierung mit datierten Profilen aus der näheren Umgebung (BEHLING 2001) ließ sich der Übergang von Grasland zu Wald auf 1000-1500 Jahre vor heute festlegen.

Zur Erstellung eines Modells, das die spatiotemporäre Dynamik der Vegetation im Projektgebiet widerspiegelt, wurden zum Abschluss dieser Arbeit kleine Waldinseln im Grasland von Pró-Mata, sogenannte Capões untersucht. So konnte das räumliche und zeitliche Auflösungsvermögen des Verfahrens getestet werden. Es zeigte sich, dass diese im Durchmesser höchstens 50 m messenden Strukturen durch manche Pollentypen sehr scharf abgebildet werden. Die Darstellung erfolgte anhand von Konzentrationsflächen und daraus abgeleiteten Konturlinien, die computergestützt aus gemessenen Positionen interpoliert wurden.

Insgesamt konnte gezeigt werden, dass sich das hier aufgezeichnete Monitoringverfahren zur Untersuchung der kleinräumigen Vegetationsstruktur, und -dynamik in naturräumlich heterogenen Regionen, wie dem Vegetationsmosaik am Ostabfall der südbrasilianischen Küstengebirge, eignet.

6b. Abstract

Pollen analysis have been used in this study as a tool for the characterization and delimitation of different ecological units of the southern brazilian Mata Atlântica. The objective of this approach has been the development of a monitoring technique, which enables the ecological classification of recent study sites on the one side and the interpretation of fossil pollen spectra on the other side.

The monitoring procedure have been calibrated in the Pró-Mata area, where the antagonistic vegetation units grassland, atlantic rain forest and araucaria forest are interlocked which each other. Selection of approximately 250 investigation sites was based on the vegetation map of BAASKE (2001). This map have been produced by phytosociological registers of single plots which have been transferred to the entire Pró-Mata area by aerial photos. Pollen spectra have been isolated from soil surface samples, determined with light microscope and analyzed by uni- and multivariate statistical methods. Composition of the vegetation cover and soil parameters (pH, soil density, soil capacity, carbon content, nitrogen content and carbon-nitrogen ratio) have been additionally analyzed at many investigation sites. Recent vegetation dynamics have been reconstructed by comparison of pollen spectra from soil surface and pollen spectra from soil litter. Vegetation history have been reconstructed by analysis of soil perfils in connection with C13/C12 isotope ratios.

The results not only indicate that the different vegetation units of Pró-Mata are depicted by pollen spectra, but also that the transitions between that units can be defined. The borderline between forest and grassland, which are characterizing the highlands of southern Brazil could be fixed with a precision of few meters. Pollen diversity is steadily decreasing along a transect from the atlantic forest of the lower elevations across the araucaria forests to the grasslands of the highlands. Within the succession series from baccharis shrub land, tibouchina secondary forest to araucaria primary forest the diversity is increasing. Pollen spectra from valleys, which are cutted deeply into the volcanic rocks are mediating between the atlantic forest of the lower elevations and the forests of planalto. Pollen spectra did not show an influence from different geological basements.

The results are confirming former botanical studies, which have been carried out in the Pró-Mata area, especially the vegetation mapping of BAASKE (2001). Pollen spectra can therefore be applied like a „fingerprint“ for the identification of vegetation types and represent a interface between remote sensing and vegetation data. This monitoring procedure, which is based on pollen analysis offers a favorable alternative to classical botanical surveys. The botanical diversity, which in most tropical forests is concentrated in the tree canopies is projected to the forest floor by pollen spectra and can be reduced to few pollen types. Soil samples taken by cylinders proved to be suited for depiction of vegetation types, being in a state of climax, while soil litter samples and pollen collectors turned out to be more appropriate for characterization of succession stages.

The comparison of pollen spectra from soils and from litter by vectors in ordination space allow conclusions about soil processes and succession trends at the investigated sites. According to that vectors the palynological composition of araucaria forests is changing in the direction of the atlantic forests, while campos are stagnating. A direct comparison from vegetation cover of individual floral elements with the corresponding pollen types indicates that the composition of pollen spectra is not only depending on the plant association but also on the dispersion properties of the floristic elements involved, soil processes and the accumulation period. Furthermore it has been showed that the soils of Pró Mata have physical and chemical soil properties, which are characteristic for different ecological units of the Pró-Mata area. In combination with pollen data this parameters can make up the base for classification of terrestrial ecosystems. Fossil pollen spectra from soil perfiles as well can be classified ecologically by a transfer function between actual vegetation types and pollen spectra from soil surface samples. The results show that the ocean directed slopes continuously have been covered by forest, while the planalto on the other side has been affected by an transgression of araucaria forest displacing the grasslands. The araucaria forests extended relatively fast up to the actual boundaries. In the transition zone between araucaria forest and grassland a special forest type developed.

The transgression of araucaria forest only affected the eastern part of the Pró-Mata area, while the western part always maintained the character of an open grassland. The results from pollen analysis could be confirmed by C13/C12 fractionation values. The transition period, when grassland changed into forest has been dated on 1000-1500 years by calibration with neighboring profiles (BEHLING 2001). Capões, small forest islands in the grasslands of the Pró-Mata, have been studied for the creation of a model, which reflects the spatiotemporal dynamics of the vegetation on the planalto. In this way the spatial and temporal resolution potential of the monitoring procedure could be tested.

The results showed that Capões, having less than 50 m in diameter, are clearly depicted by some pollen types. Visualization of forest islands versus grassland was realized by pollen concentration planes. This planes and corresponding contour lines, have been interpolated computer-aided from measured positions. Dynamics of Capões could be derived from pollen spectra of soil surface samples and soil profiles and visualized by concentration planes. To sum it up it can be said that the monitoring procedure, which have been developed within the scope of this dissertation work, is suitable for the investigation of the complex vegetation pattern of the southern Mata Atlântica on a small scale.

6c. Resumo

Neste estudo foram usadas análises de pólen, como ferramenta para a caracterização e delimitação de várias unidades ecológicas da Mata Atlântica meridional. Relações entre vegetação e espectros de pólen, serviram para o desenvolvimento de um procedimento de monitoramento. Este procedimento possibilitou por um lado a classificação precisa de pontos espaciais da Mata Atlântica atual e por outro lado, a correlação ecológica dos espectros de pólen fósseis.

A calibração do monitoramento foi feita na área do Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (Pró-Mata), situado no município de São Francisco de Paula. Nesta área se intercalam os mais variados tipos de vegetação em um local restrito. A Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica), que cresce das encostas da Serra Geral em direção ao litoral é substituído pela Floresta Ombrófila Mista (Mata com Araucária) no planalto. As florestas dominadas por araucárias se dissolvem em áreas de campos.

Cerca 250 pontos de investigação foram escolhidos baseado em um mapa de vegetação criado por BAASKE (2001). Este mapa foi criado a partir de registros fitosociológicos que foram extrapolados através de fotos aéreas, para toda a área do Pró Mata. Pólen e esporos foram extraídos das amostras da superfície do solo, determinados, contados com microscópio ótico e analisados através de técnicas de estatística uni- e multivariada. Além disso, em muitos destes pontos, foi registrada a composição da vegetação e parâmetros de solo como pH, densidade, capacidade de reter água, porcentagem de carbono, porcentagem de nitrogênio e a proporção entre carbono e nitrogênio. A reconstrução da dinâmica da vegetação recente foi realizada através da comparação dos espectros de pólen da superfície do solo, que foram coletados com cilindros, e de espectros de pólen que foram extraídos do folheto. A história de vegetação foi reconstruída através de espectros de pólen fósseis de perfis de solo, combinado com valores da proporção dos isótopos C13/C12.

Os resultados mostraram que não só os vários tipos de vegetação do Pró-Mata são retradados através dos espectros de pólen, mas também as transições entre estas unidades de vegetação. Os limites entre floresta e campo, que caracterizam o planalto do sul do Brasil, poderiam ser estipulados com uma precisão de poucos metros de variância. A Floresta Ombrófila Densa, além disso, poderia ser subdividida através de espectros de pólen da superfície do solo. A diversidade dos pólen diminui ao longo de um transecto da Floresta Ombrófila Densa sobre a Floresta Ombrófila Mista até os Campos. E dentro da raia de sucessão, a diversidade aumenta de Capoeira com *Baccharis* para Florestas secundárias com *Tibouchina* até as florestas primárias. Espectros de pólen das incisões no vale, serviram de mediação entre o Floresta Ombrófila Densa inferior e o floresta do planalto. Não existe uma correlação entre o subsolo geológico e a composição palinológica da superfície dos solos. Os resultados em geral confirmaram os estudos fitosociológicos que foram feitos na área do Pró-Mata, particularmente o mapeamento da vegetação de BAASKE (2001), que foi baseado em sensoriamento remoto. Espectros de pólen, por consequência, podem ser empregados como „impressão digital“

para a identificação de tipos de vegetação da Mata Atlântica e representam uma interfase entre dados de vegetação e sensoriamento remoto.

A técnica de monitoramento desenvolvida nesta dissertação, oferece uma alternativa favorável e rápida para registros clássicos da vegetação em florestas tropicais. A diversidade botânica, de todos os níveis de camadas da floresta é projetado para a superfície do solo, e pode ser reduzido para poucos tipos de pólen significantes (grãos de pólen que indicam um determinado tipo de vegetação).

As amostras de solo provaram ser mais adequadas para retradar tipos de vegetação no estado de clímax, enquanto que as amostras de folhiço e dos coletores de pólen, se prestam para a caracterização dos estados de sucessão de curta duração. A comparação de espectros de pólen dos solos e do folhiço, através de vetores no espaço de ordenação, permitem conclusões sobre processos dos solos e da evolução da sucessão nos ecossistemas. Estes vetores indicaram que a composição palinológica da Floresta Ombrófila Mista se transforma em direção à Floresta Ombrófila Densa, enquanto que nos campos estagnam-se.

Uma comparação direta entre a porcentagem da cobertura dos elementos florísticos e tipos de palinomorfos correspondentes, indicou que a composição dos espectros de pólen não só dependem da composição da sociedade de plantas, mas também do poder de dispersão dos elementos florísticos envolvidos nos processos do solo e do período de acumulação.

Além disso, pode ser mostrado que os solos do Pró-Mata apresentam parâmetros físico-químicos que são característicos para as diferentes unidades ecológicas do Pró-Mata. Em combinação com dados de pólen, estes parâmetros de solo podem formar a base para a classificação dos ecossistemas terrestres.

Espectros de pólen fósseis de perfis de solo, também poderiam ser classificados ecológicamente através de uma função de transferência, entre tipos de vegetação atuais e espectros de pólen da superfície dos solos.

Os resultados indicaram que os declives em direção ao litoral, foram cobertos com floresta durante todo o período analisado. No planalto ao contrário aconteceu uma transgressão da Floresta com Araucária para cima dos campos. A Floresta com Araucária se estendeu muito rápido até as fronteiras hoje conhecidas, e formou um tipo de vegetação especial localizado entre a Floresta Ombrófila Mista e os campos, a vegetação de borda.

A transgressão da Floresta com Araucária somente afetou a parte oriental da Pró-Mata. A parte ocidental, ao contrário, ficou em estado de campos abertos. As análises de pólen poderiam ser baseadas em valores de fracionamento de C13/C12. Por calibração com perfis datados na vizinhança do Pró-Mata, o período transitório de campos para o de floresta, poderia ser estimado entre 1000 - 1500 anos atrás. Para o desenvolvimento de um modelo, que refletisse a dinâmica espaço-temporal da vegetação no Planalto das Araucárias, pequenas ilhas de florestas (capões) nos campos do Pró-Mata foram investigadas. Para que desta forma, fosse testado o poder de resolução temporal e espacial desta técnica de monitoramento.

Os resultados mostraram, que estes capões, com tamanho máximo de 50 metros de diâmetro, são retradados claramente através de alguns tipos de

pólens. A representação foi feita através de planos de concentração. Esses planos e as isolíneas que são projetadas deles, foram interpolados de posições medidas assistidas por um computador. Transições entre vários tipos de vegetação puderam ser definidos até poucos metros. Em um estágio avançado, a dinâmica espacial e temporal dessas ilhas de florestas, puderam ser modeladas através de dados de pólen de amostras de superfície e de perfis do solo.

Em adição a esta dissertação, foi provado que a técnica de monitoramento proposta aqui, é adequada para investigar um padrão de vegetação dinâmica e complexa, como a do mosaíco de vegetação da serra geral do sul do Brasil, em uma escala de pouca extensão.

7. Literatur

Ab`Saber, A.N. (1979): Os mecanismos da desintegração das paisagens tropicais no Pleistoceno. *Paleoclimas*. São Paulo, 8, 1-11.

Alcântara, F.A., Buurman, Furtini Neto, A.E., Curi, N., Roscoe, R. (2004): Conversion of grassy cerrado into riparian forest and its impact on soil organic matter dynamics in an Oxisol from southeast Brazil. *Geoderma*, Vol. 123, Issues 3-4, 305-317.

Almeida (1980): Tectônica da Bacia do Paraná do Brasil. 187 p., Paulipetro, São Paulo.

Andrade-Lima, D. (1966): Contribuição ao estudo do paralelismo da flora Amazônica-Nordestina. *Bol. Tecn. Inst. Pesq. Agron. Recife*, n.s. 19, 1-30.

Andrade-Lima, D. (1969): Pteridófitas que ocorrem nas floras extra-Amazônica e Amazônica do Brasil. *Anais 20 Cong. Nac. Bot.* 33-40

Anupama, K., Ramesh, B. R., Bonnefille, R. (2000): Modern pollen rain from the Biligirirangan–Melagiri hills of southern Eastern Ghats, India. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 108, Issues 3-4, 175-196.

Alexandre, A., Meunier, J.-D., Lézine, A.-M., Vincens, A., Schwartz, D. (1997): Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 136. Issues 1-4, 213-229.

Assireu, A. T., Stevenson, M. R., Stech, J. L. (2003): Surface circulation and kinetic energy in the SW Atlantic obtained by drifters. *Continental Shelf Research*. Vol. 23, Issue 2, 145-157.

Baaske, R. (2000): Vegetationskartierung des Forschungsgebietes Pró-Mata, Rio Grande do Sul unter Verwendung von CIR-Luftbildern. Fachhochschule Rottenburg.

Balick, M.J., Elisabetsky, E., Laird, S. (1995): Medicinal Resources of the Tropical Forest: Biodiversity and its importance to human health. Columbia University Press, New York.

Barboni, D., Bonnefille, Alexandre, A., Meunier, J. D. (1999): Phytoliths as paleoenvironmental indicators, West Side Middle Awash Valley, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol 152, Issues 1-2, 87-100.

Barth, O.M. (1970): Análise microscópica de algumas amostras de mel; 4, espectro polínico de algumas amostras de mel do Estado Rio de Janeiro. *Rev. Bras. Biol.*, 30 (4), 575-582.

- Barth, O.M., Barbosa, A.F. (1971):** Catálogo sistemática dos pólen das plantas arbóreas do Brasil Meridional XII. Palmae. –Mem. Inst. Oswaldo Cruz 69 (3), 425-433.
- Beard, J.S. (1955):** The classification of the tropical American vegetation types. Ecology, 36 (1), 89-100.
- Behling, H. (1993):** Untersuchungen zur spätpleistozänen und holozänen Vegetations- und Klimageschichte der tropischen Küstenwälder und Araukarienwälder in Santa Catarina (Südbrasilien). - Dissertationes Botanicae, Band 206, J. Cramer Berlin & Stuttgart.
- Behling, H., Negrelle, R. R. B., Colinvaux, P. A. (1997):** Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rain forest, Reserva Volta Velha, South Brazil. Review of Palaeobotany and Palynology . Vol. 97, Issues 3-4 , September 1997, 287-299.
- Behling, H., Bauermann, S., Pereira Neves, B.C. (2001a):** Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. Journal of South American Earth Sciences 14, 631-639.
- Behling, H., Negrelle, R. (2001b):** Tropical Rain Forest and Climate Dynamics of the Atlantic Lowland, Southern Brazil, during the Late Quaternary. Quaternary Research. Vol. 56, Issue 3 , 383-389
- Behling, H. (2002a):** South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology 2710, 1-9.
- Behling, H. (2002b):** Carbon storage increases by major forest ecosystems in tropical South America since the Last Glacial Maximum and the early Holocene. Global and Planetary change 33, 107-116.
- Behling, H., Pillar, V., Orlóci, L., Bauermann, S. (2004):** Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 203, 277-297.
- Behling, H., Pillar, V., Bauermann, S. (2005):** Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). Review of Palaeobotany and Palynology, Volume 133, Issues 3-4, 235-248.
- Bellieni, G., Brotzu, P., Comin-Chiaramonti, P., Ernesto, M., Melfi, A., Pacca, I.G., Piccirillo, E.M. (1983):** Flood Basalts to the Suites in the Southern Parana Plateau (Brazil): Palaeomagnetism, Petrogenesis and Geodynamic implications. Journal of Petrology, Volume 25, Part 3, 579-618 (1984).

- Bennett, W.D. (1960):** Survey of lightning fire occurrences in Canada's forests: 1950-1959. Pulp Pub. Res. Inst. Can. Tech. Rept. 212.
- Bertoletti, Texeira (1995):** Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata: Termo de Referência. Divulgações do Museo de Ciências e Tecnologia. EDIPUCRS, UEBA/PUCRS, Porto Alegre.
- Bigarella, J.J., Andrade-Lima, D. (1982):** Paleoenvironmental changes in Brazil. In: G.T. Prance (ed.) Biological Diversification in the Tropics, Columbia University Press, 27-44.
- Bonan, G. B. (1995):** Land-Atmosphere interactions for climate system Models: coupling biophysical, biogeochemical, and ecosystem dynamical processes Remote Sensing of Environment. Vol. 51, Issue 1, January 1995, 57-73.
- Braun-Blanquet, J. (1964):** Pflanzensoziologie. Springer Verlag: Berlin, Wien, New York.
- Breuninger, M. (2001):** Mykorrhizierung von *Araucaria angustifolia*; Forschungsprojekt Araukarienwald; Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Eberhardt-Karls-Universität Tübingen.
- Brock, T.D., Madigan, M.T., Martinko, M.M., Parker J. (1997):** Biology of microorganisms. Eighth Edition. Prentice Hall, London.
- Brown, K.S. (1987):** Conclusions, Synthesis and Alternative Hypothesis. In Whithmore, T.C. and Prance, G.T.: Biogeography and Quarternary History in Tropical America. Clarendon Press, Oxford, 175-194.
- Blinnikov, M., Busacca, A., Whitlock, C. (2001):** Reconstruction of the late Pleistocene grassland of the Columbia basin, Washington, USA, based on phytolith records in loess. *Palaeo*, 177.
- Bredenkamp, G.J., Spada, F., Kazmierczak, E. (2002):** On the origin of northern and southern hemisphere grasslands, *Plant Ecology* 163, 209-229.
- Brieger, F.G., (1969):** Patterns of Evolutionary and Geographical Distribution of Neotropical Orchids. *Biol. J. Linnean Soc.*:197-217.
- Bruce, R. G., Dettmann, M. E. (1996):** Palynological analyses of Australian surface soils and their potential in forensic science. *Forensic Science International*. Volume 81, Issues 2-3, 77-94.
- Clements, F. E. (1916):** Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Wash. Publ. 242, 512 p.
- Colinvaux, P., Oliveira, P.E. (1999):** Amazon Pollen Manual and Atlas, harwood academic publishers.
- Colinvaux, P. A. , Oliveira, M. B., Bush, M. B. (2000):** Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity

and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*. Volume 19, Issues 1-5, 141-169.

Colinvaux, P. A., Oliveira, P. (2001): Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* Vol. 166, Issues 1-2, 51-63.

Connin, S.L. (2001): Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem. *Soil Biol. Biogeochem.* 33, 41-51.

Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.

Conte, M.H, Weber, J.C. (2002): Plant biomarkers in aerosols record isotopic discrimination of terrestrial photosynthesis. *Nature* 417, 639-641.

Dale, M. R. T. (1999): *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press.

Davis, M. B. (1987): Invasions of forest communities during the holocene: Beech and hemlock in the Great lakes, 373-393. In Gray, A.J., Crawley, M. J., Edwards, P.J.: *Colonization, Succession, Stability*. Blackwell Science. Publ. Oxford.

Davis, M.B. (1989): Insights from paleoecology on global change. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 70, 222-228.

DeBusk, G.H. Jr. (1997): Lake Malawi, Africa, and the transport of pollen in large lakes. *Review of Palaeobotany and Palynology* . Vol 97, Issues 1-2 , July 1997, 123-153.

Denies, P. (1980): The isotopic composition of reduced organic compounds, *Handbook of Environmental Geochemistry. The Terrestrial Environment vol.1* Elsevier, Amsterdam (1980), 329-406.

Dubroeuq, D., Geissert, D., Barois, I., Ledru, M. (2002): Biological and mineralogical features of Andisols in the Mexican volcanic highlands. *CATENA*. Vol 49, Issue 3 , 183-202.

Dierschke, H. (1994): *Pflanzensoziologie*. Stuttgart: Ulmer.

Dobzansky, T. (1950): Evolution in the tropics. *Amer. Sci* 38, 209-221.

Dominguez-Vázquez, G., Islebe, G. A., Villanueva-Gutierrez, R. (2004): Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Volume 131, Issues 1-2, 105-116.

Ebner, M. (2001): Geologische Kartierung im oberen Maquinetal (Rio Grande do Sul, Südbrasilien) im Hinblick auf Bodenbildung und Vegetationszusammensetzung. Diplomkartierung. Geologisches Institut, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.

- Eckenfels, B. (2004):** Abgrenzung von Ökotypen durch Bodenparameter im Waldschutzgebiet Pró-Mata, Südbราซิลien. Diplomarbeit. Institut für Geowissenschaften, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.
- Elenga, H., Namur, C., Vincens, A., Roux, M., Schwartz, D. (2000):** Use of plot sto define pollen-vegetation relationships in densely forested ecosystems of Tropical Africa. Review of Palaeobotany and Palynology. Vol 112, Issues 1-3, 79-96.
- El Ghazali, G.E.B., Moore, P.D. (1998):** Modern lowland pollen spectra and contemporary vegetation in the eastern Sahel Vegetation Zone, Sudan. Review of Palaeobotany and Palynology. Vol. 99, Issues 3-4 , March 1998, 235-246.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D. (1986):** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18. 248 S.
- Endler, J. A. (1993):** Te colour of light in forests and its implications. Ecol. Monogr.63, 1-27.
- Erdman, G. (1952):** Pollen morphology and plant taxonomy. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- Evrendilec, F., Celik, I., Kilic, S. (2004):** Changes in soil organic carbon and other physical soil properties along adjacent Mediterranean forest, grassland, and cropland ecosystems in Turkey. Journal of Arid Environments. Vol. 59, Issue 4 , 743-752.
- Fähser, L. (1985):** Enzoklopädie der Holzgewächse: *Araucaria angustifolia*. Landsberg a. L..
- Ferreira, L. G., Yoshioka, H., Huete , A., Sano, E. E. (2003):** Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian Cerrado: An analysis within the Large-Scale Biosphere–Atmosphere Experiment in Amazônia (LBA). Remote Sensing of Environment. Volume 87, Issue 4 , 15 November 2003, Pages 534-550. Large Scale Biosphere Atmosphere Experiment in Amazonia.
- Folwer, C., Mooney, P. (1990):** Food, Politics and the Loss of Genetic Diversity. University of Arizona Press.
- Fonseca, S.F., Nielsen, L. T., Rúveda, E.A. (1979):** Lignans of *Araucaria angustifolia* and ¹³C NMR analysis of some phenyltetralin lignans. Phytochemistry. Volume 18, Issue 10, 1703-1708.
- Fränzle, O. (1976):** Die Schwankungen des pleistozänen Hygroklimas in Südost-Brasilien und Südost-Afrika. In: Biogeographica 7, 143-162.
- Fuller, W.H., Shannon, S., Burgess, P.S. (1955):** Effect of burning on certains forest soils of northern Arizona. For.Sci.1, 44-50.

- Gabarayeva, N.J., Blackmore, S., Rowley, J.R. (2003):** Observations on the experimental destruction and substructural organisation of the pollen wall of some selected Gymnosperms and Angiosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol 124, Iss. 3-4, 203-226.
- Garay, I., Dias, B.F.S. (2001):** Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais. Editora Vozes, Petrópolis, RJ.
- Gauch H. G. Jr. (1982):** Multivariate analysis and community structure. – Cambridge University Press, 298 S.
- Gajewski, K., Lézine, A., Vincens, A., Delestan, A., Sawada, M. (2002):** Modern climate–vegetation–pollen relations in Africa and adjacent areas. *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21, Issues 14-15, August 2002, 1611-1631.
- Gentry, A. H. (1993):** A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) Conservation International, Washington, DC.
- Gentry, A.H., (1982):** Patterns of neotropical plant species diversity. In: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary Biology*, Vol. 15. Plenum Press, New York, 1–84.
- Gentry, A.H., (1986):** Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas. Físicas y Naturales* 16, 61, 101–116.
- Gentry, A.H., (1988):** Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals Missouri Bot. Garden* 75, 1–34.
- Gilbert, J. M. (1959):** Forest succession in the Florentine Valley, Tasmania. *Pap. Proc. Royal Soc. Tasmania* 93: 129-151.
- Gill, A. M. (1975):** Fire and the Australian flora: A review. *Aust. For.* 38, 1-25.
- Gleason, H. A. (1926):** The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53:7-26.
- Grebenstein, B.(1997):** Molecular systematics of *Avenae*. *Theor. Appl. Genet.* 90: 1101-1105.
- Glover, B. J., Bunnewell, S., Martin, C. (2004):** Convergent evolution within the genus *Solanum*: the specialised anther cone develops through alternative pathways. *Gene*, Volume 331, 28 April 2004, 1-7.
- Golte, W. 1993** Araucaria. Verbreitung und Standortansprüche einer Coniferengattung in vergleichender Sicht. – In: Steiner, *Erdwissenschaftliche Forschung*, Bd. 27, Stuttgart.

- Gouveia, S. E. M., Pessenda, L. C. R., Aravena, R., Boulet, R., Scheel-Ybert, R., Bendassoli, J. A., Ribeiro, A. S., Freitas, H. A. (2002):** Carbon isotopes in charcoal and soils in studies of paleovegetation and climate changes during the late Pleistocene and the Holocene in the southeast and centerwest regions of Brazil.
- Haag, R. (2001):** Der Humusvorrat als Basisindikator für den Grad der Bodendegradation in anthropogen veränderten Araukarienwäldern in Rio Grande do Sul (Südbrasilien). Diplomarbeit. Fakultät für Geowissenschaften, Ruhr Universität, Bochum.
- Haberle, S. G., Hope, G. S., van der Kaars, S. (2001):** Biomass burning in Indonesia and Papua New Guinea: natural and human induced fire events in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Volume 171, Issues 3-4, 259-268.
- Haffer, J. (1969):** Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- Hamilton, A. J. (2005):** Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management*, Volume 75, Issues 1, 89-92.
- Hampp, R., Mertz, A., Schaible, R., Schwaigerer, M. (2000):** Distinction of *Araucaria angustifolia* seeds from different locations in Brazil by a specific DNA sequence. *Trees* 14, 429-434.
- Harris, A.S., Farr, W.A. (1984):** The fragmented forest. *Island Biogeography Theory and the preservation of Biotic diversity*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 211 p.
- Hastenrath, S. (1991):** Climate dynamics of the tropics. Cluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Netherlands, 488 p.
- Hastings, D. A., Di, L. (1994):** Modelling of global change phenomena with GIS using the global change data base. II: Prototype synthesis of the AVHRR-based vegetation index from terrestrial data. *Remote Sensing of Environment* Volume 49, Issue 1, July 1994, 13-24.
- Herrmann, M., Ashraf, A. R., Mosbrugger, V., Toigo, M.M. (2003):** Late glacial and Holocene vegetation and climate reconstruction of the Planalto in Rio Grande Do Sul, South Brazil – preliminary results. *Phytologia Balcanica* 9 (2), 233-247.
- Heusser, C.J. (1971):** Pollen and spores of Chile. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. – Tucson, Arizona.
- Hicks, S. (2001):** The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol.117, Issues 1-3, 1-29.

- Hofmann, C. (2002):** Pollen distribution in sub-Recent sedimentary environments of the Orinoco Delta (Venezuela) – an actuo-palaeobotanical study *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 119, Issues 3-4 , 191-217.
- Hoffmann, W. A. (2000):** Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica* 32(1): 62-69.
- Hoffmann, W. A., Solbrig, O. T. (2003):** The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* Volume 180, Issues 1-3 , 17 July 2003, 273-286.
- Hooghiemstra, H. (1984):** Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3,5 million years. – *Dissertationes Botanicae*.
- Hueck, K. (1966):** Die Wälder Südamerikas, Fischer Verlag Stuttgart.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., Ferreira, L. G. (2002):** Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*. Volume 83, Issues 1-2 , November 2002, 195-213.
- Huston, M. (1994):** Biological diversity. – 681 S., Cambridge.
- IBGE (1986):** Levantamento de recursos naturais. Volume 33. Rio de Janeiro.
- Irslinger, R. (1997):** Arbeitspapier zur Standortskartierung im Pró-Mata Gebiet, Rio Grande do Sul / Brasilien. unveröff., Fachhochschule Rottenburg.
- Ingram, F. C., Dawson, T. P., Whittaker, R. J. (2005):** Mapping tropical forest structure in southeastern Madagascar using remote sensing and artificial neural networks *Remote Sensing of Environment*. Volume 94, Issue 4 , 28 February 2005, 491-507.
- Iwama, S., Melhem, T. S. (1979):** The pollen spectrum of the honey of *Tetragonisca angustula angustula* La Treille (Apidae, Meliponinae). *Apidologie*, 1979, 10 (3), 275-295.
- Jackson, J. (1978):** Differentiation in the Genera *Enyalis* and *Strobilurus* (Iguanidae): Implications for Pleistocene Climatic Changes in Eastern Brazil. *Arq. De Zool. S.Paulo* 30, 1-79.
- Janzen, D. H. (1970):** Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.* 104: 501-528.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O. F. R. (1995):** Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge university press.
- Kimmins, J. P. (1993):** Forest ecology. The University of British Columbia. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

- Klein, R.M. (1960):** O aspeto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia*, 12:17-44.
- Klein, R. M. (1975):** Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper quarternary climatic changes in the floristic distribution. – *Boletim Paranense de Geociências* 33: 76-88.
- Klein, R.M. (1984):** Aspectos dinamicos da vegetacao original do sul do Brasil. *Sellowia* 36, 5-54.
- Koff, T. (2001):** Pollen influx into Tauber traps in Estonia in 1997–1998: Review of Palaeobotany and Palynology. Volume 117, Issues 1-3 , October 2001, Pages 53-62.
- Kucera, C. L., Ehrenreich, J. H. (1962):** Some effects of annual burning on central Missouri prairie. *Ecology* 43:334 - 336.
- Kwet, A., Di-Bernardo, M. (1998):** *Elachistocleis erythrogaster*, a new microhylid species from Rio Grande do Sul, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.* 33(1), 7-18.
- Kwet, A., Di-Bernardo, M. (1999):** Pró-Mata – Anfíbios. *Amphibien. Amphibians.* Porto Alegre: Edipucrs, 1999. 107 p.
- Kwet, A. (2001):** Frösche im brasilianischen Araukarienwald: Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung. Münster: Natur-und-Tier-Verlag, 2001, 192.
- Kwet, A. (2004):** Frösche im brasilianischen Araukarienwald. *Biol. Unserer Zeit.* 34. Jahrgang 2004 (3), 170-178.
- Liu, W., Yang, H., Cao, Y., Ning, Y., Li, L., Zhou, J., An, Z. (2004):** Did an extensive forest ever develop on the Chinese Loess Plateau during the past 130 ka?: a test using soil carbon isotopic signatures, *Applied geochemistry.* *Applied geochemistry.* Vol 20, Issue 3, 191-201.
- Lorscheiter, M.L., Ashraf, A.R., Bueno, R.M., Mosbrugger, V. (1998):** Pteridophyte Spores of Rio Grande do Sul flora, Part I. –*Palaeontographica* Abt. B, 246, 1-113, Stuttgart.
- Lorscheiter, M.L., Ashraf, Windisch, P.G., R.M., Mosbrugger, V. (1999):** Pteridophyte Spores of Rio Grande do Sul flora, Part II. –*Palaeontographica* Abt. B, 251, 71-235, Stuttgart.
- Lorscheiter, M.L., Ashraf, Windisch, P.G., R.M., Mosbrugger, V. (2001):** Pteridophyte Spores of Rio Grande do Sul flora, Part III. –*Palaeontographica* Abt. B, 260, 1-165, Stuttgart.

- Lorscheiter, M.L., Ashraf, Windisch, P.G., R.M., Mosbrugger, V. (2002):** Pteridophyte Spores of Rio Grande do Sul flora, Part IV. –Palaeontographica Abt. B, 263, 1-159, Stuttgart.
- Lorscheiter, M.L. & Romero, E.J. (1985):** Palynology of Quarternary sediments of the core 15, Rio Grande Cone, South Atlantic, Brazil. – Quarternary of South America and Antarctic Peninsula 3, 55 –90.
- Lüdeke, M. K. B., Ramage, P. H., Kohlmaier, G. H. (1995):** The use of satellite NDVI data for the validation of global vegetation phenology models: application to the Frankfurt Biosphere Model. Ecological Modelling. Vol 91, Issues 1-3, 255-270.
- Lynch, E. A. (1996):** The ability of pollen from small lakes and ponds to sense fine-scale vegetation patterns in the Central Rocky Mountains, USA. Review of Palaeobotany and Palynology. Volume 94, Issues 3-4, 197-210.
- Maack, R. (1931):** Urwald und Savanne im Landschaftsbild des Staates Paraná. In: Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 3 / 4, 95-116.
- MacArthur, R.H, Wilson, E. O. (1967):** The Theory of Island Biogeography. 203 p., Princeton, NJ.
- Maier, W. (1998):** Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen einer ehemaligen Weidefläche im südbrasilianischen Araukarienwaldgebiet. Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- Marchant, R., Berrio, J.C., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Helmens, K., Hooghiemstra, H., Kuhry, P., Melief, B., E. Schreve-Brinkman, Geel , B.V., Reenen, G., Van der Hammen, T. (2001):** A reconstruction of Colombian biomes derived from modern pollen data along an altitude gradient. Review of Palaeobotany and Palynology 117 (2001), 79-92.
- Markgraf, V. & D ´Antoni, H. L. (1978):** Pollen flora of Argentina; Modern spore and pollen types of Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. Tucson.
- Martin, L., Fournier, M. Mourguiart, P., Siefeddine, A., Turcq, B. (1993) :** Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. Quaternary Research. 39, 338-346.
- Martins, U.R. (1971):** Monografia da tribo Ibdionini (Coleoptera, Cerambycidae). VI. Distribuição Geográfica. Arq. Zool. S.Paulo 16(6): 1343-1508.
- McGlone, M.S., Kershaw, A.P., Markgraf, V. (1992):** El Nino / Southern Oscillation climatic variability in Australasien and South american paleoenvironmental records. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 435-462.

- Mello, R. (2005):** Diversity pattern of tree communities in a contact zone of two montane Atlantic rainforests in Rio Grande do Sul, South Brazil (unpublished).
- Miehe, G. (1996):** On the connexion of vegetation dynamics with climatic changes in High Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Volume 120, Issues 1-2, February 1996, Pages 5-24. Environmental Changes in the Tibetan Plateau and Surrounding Areas.
- Minckley, T., Whitlock, C. (2000):** Spatial variation of modern pollen, in Oregon and southern Washington, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* Volume 112, 1-3, 97-123.
- Miranda, T., Ebner, M., Solé, M., Kwet, A. (2005):** Estimativa populacional de *Pseudis cardosoi* (Anura, Hylidae), com emprego de Método Fotográfico para reconhecimento individual. *Biociências* Volume 13 n.1 Pages.
- Miranda, T., Ebner, M., Solé, M., Kwet, A. (2005):** Alimentation patterns of *Pseudis cardosoi* in the araucaria plateau of Rio Grande do Sul - Spatial, temporal and intrapopulational variations in diet composition, volume and diversity. Em prep.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalho, A. M., Dos Santos, T.S. (1983):** Southern Bahian Moist Forests. *Bot.Rev* 48(2): 155-233.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Prance, G.T. (1981):** Distribution patterns and conservation of Eastern Brazilian Coastal Forest tree species. *Brittonia*, 33(2):233-245.
- Moure, T.R. (1999):** Os grupos indígenas e sua distribuição. <http://www.paginogaucha.com.br/indi/grupo.htm>.
- Müller, M.M.L., Guimarães, M.F., Desjardins, T., Mitja, D. (2004):** The relationship between pasture degradation and soil properties in the Brazilian Amazon: a case study. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Vol 103. Issue 2, 279-288.
- Nimer, E. (1989):** *Climatologia do Brasil*, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, Brasil.
- Noack, W. (1998):** Synökologische Untersuchung der Sekundärvegetation auf ehemaligem Weideland im Pró-Mata Projekt-Gebiet, Rio Grande do Sul / Brasilien. Diplomarbeit. Fachhochschule für Forstwirtschaft, Rottenburg.
- Ometto, P.H.B., Flanagan, L.B., Martinelli, L.A., Moreira, M.Z., Higuchi, N., Ehleringer, J.R. (2002):** Carbon isotope discrimination in forest and pasture ecosystems of the Amazon Basin, Brazil. *Global Biogeochem.Cycles* 16 (2002), p. 1109.
- Orlói, L., Pillar, V.D., Anand, M., Behling, H. (2002):** Some interesting characteristics of the vegetation process. *Commun. Ecol.* 3, 125-146.

- Paine, R.T. (1966):** Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100:65-75
- Peng, C. (2000):** From static biogeographical model to dynamic global vegetation model: a global perspective on modelling vegetation dynamics *Ecological Modelling*. Vol.135, Issue 1, 33-54.
- Pillar, V.D. & De Quadros, F. L. F. (1997) :** Grassland – Forest boundaries in southern Brazil. *Coenosis* 12 (2&3), 119-126.
- Piperno, D. R. (1989):** The occurrence of phytoliths in the reproductive structures of selected tropical angiosperms and their significance in tropical palaeoecology, paleoethnobotany and systematics. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol 61. Iss 1-2, 147-173.
- Por, F.D. (1992):** Sooretama, the Atlantic rain forest of Brazil. SPB Academic Publishing.
- Prance, G.T. (1989):** American Tropical Forests. In: H. Lieth and Werger, M.J.A.: *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier, 267-285.
- Qinghai, X., Yuecong, L., Xiaolan, Y., Jule, X., Wendong, L., Yanija, P. (2005):** Source and distribution of pollen in the surface sediment of Daihai Lake, inner Mongolia Quaternary International. Volume 136, Issue 1, 33-45.
- Rambo, B. (1957):** Regenwald und Kamp in Rio Grande do Sul. – *Sellowia* 8, 257-298.
- Rambo, B. (1951):** O elemento Andino no pinhal riograndense. –*Anais Botânicos do Hérbario “Barbarosa Rodrigues”* 3, 7-39.
- Ratisbona, L.R. (1976).** The climate of Brazil. In: *Schwerdtfeger.W. Climates of central and South America. World Survey of Climatology*. Vol.12. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands pp. 219-293.
- Rawls, W.J., Pachepsky, Y.A., Ritchie, J.C., Sobecki, T.M., Bloodworth, H. (2003):** Effect of soil organic carbon on soil water retention. *Geoderma*. Vol 116, Issues 1-2 , September 2003, Pages 61-76.
- Reitz, R., Klein, R.M., Reis, A.(1983):** Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. *Sellowia*. N.os 34-35.
- Rizzini, C.T. (1979):** *Tratado de Fitogeografia do Brasil* Edit. HUGITEC and Edit. Univ S. Paulo, 374 p.
- Rodgers, J. C. Horn, S. P. (1996):** Modern pollen spectra from Costa Rica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol 124, Issues 1-2, 53-71

- Roisenberg, A. (1989):** Petrologia e geoquímica do vulcanismo ácido mesozoico da província meridional da bacia do Parana: Curso de pós-graduação, UFRGS, 270 p., Porto Alegre, RS, Brasilien
- Romero, O., Hensen, C. (2002):** Oceanic control of biogenic opal and diatoms in surface sediments of the Southwestern Atlantic. *Marine Geology*, Volume 186, Issues 3-4, 263-280.
- Salzmann, U., Waller, M. (1997):** The Holocene vegetational history of the Nigerian Sahel based on multiple pollen profiles. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Volume 100, Issues 1-2, 39-72.
- Salgado-Labouriau, M.L. (1973):** Contribuição à palinologia das Cerrados. – Acad. Brasileira. Ciências, Rio de Janeiro, Brazil.
- Sanders, H. L. (1969):** Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis.- *Brookhaven Symposium on Biology* 22, 17-81.
- Santos, C. F. O. (1961):** Morfologia e valor taxonômico do pólen das principais plantas apícolas. Thesis. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Quieroz”, Piracicaba. Sao Paulo, 92 p.
- Sattler, M. (2005):** Wurzelsysteme von *Araucaria angustifolia*. Diplomarbeit. Fachhochschule Rottenburg. Unveröffentlicht.
- Scheffer, F., Schachtschabel, P. (1992):** Lehrbuch der Bodenkunde, 13. Auflage. Ferdinand Enke Verlag.
- Schinko, W., Nass, H. (2005):** Geologische Kartierung des Arroio de Padre und Teilen von Pró-Mata. Diplomkartierung. Institut für Geowissenschaften, Eberhardt-Karls-Universität, Tübingen.
- Schmidtlein, S., Sassini, J. (2004):** Mapping of continuous floristic gradients in grasslands using hyperspectral imagery *Remote Sensing of Environment* Volume 92, Issue 1, 15 July 2004, 126-138.
- Schonland, B.F.J. (1950):** The flight of the Thunderbolt. Oxford Univ. Press, Oxford Univ. Press, Oxford. 152 pp.
- Scott, L. (2001):** Grassland development under glacial and interglacial conditions in southern Africa: review of pollen, phytolith and isotope evidence. *Palaeo* 177, 47-57.
- Shannon, C.E. (1976):** Mathematische Grundlagen der Informationstheorie.- 143 S., München, Wien.
- Seitz, R.A.: (1986):** Erste Hinweise für die waldbauliche Behandlung von Araukarienplantagen. In: *Annales des sciences forestières* 43 (3), 327-338

- Solé, M., Ketterl, J., Di-Bernardo, M., Kwet, A. (2002):** Ant and Termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an Araucaria Forest in Rio Grande do Sul, Brasil. Herpetological Bulletin 79, 14-17.
- Stutz, S., Prieto, A. R. (2003):** Modern pollen and vegetation relationships in Mar Chiquita coastal lagoon area, southeastern Pampa grassland, Argentina. Review of Palaeobotany and Palynology, Volume 126, Issues 3-4, 183-195.
- Streck, E.V. (2002):** Solos do Rio Grande do Sul. EMATER/RS; UFRGS, 2002.
- Strömberg C. A. E. (2001):** The origin and spread of grass-dominated ecosystems in the late Tertiary of North America: preliminary results concerning the evolution of hypsodonty. Palaeo 177. 59-75.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C. A. (1999) :** Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. Biological Conservation. Vol. 91, Issues 2-3, 119-127.
- Tansley, A.G. (1920).** The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol.8, 118-149.
- Tansley, A.G. (1935):** The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecol. 16, 284-307.
- Terborgh, J. (1993):** Lebensraum Lebenswald : Zentrum der biologischen Vielfalt. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin, Oxford.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P. (1998):** CANOCO reference manual and users guide to CANOCO for windows. Centre for Biometry; Wageningen.
- Tonkov, S., Hicks, S., Bozilova, E., Atanassova, J. (2001):** Pollen monitoring in the central Rila Mountains, Southwestern Bulgaria: comparisons between pollen traps and surface samples for the period 1993–1999 . Review of Palaeobotany and Palynology. Vol.117, Issues 1-3 , 167-182.
- Traiser, C. (2004):** Blattphysiognomie als Indikator für Umweltparameter: Eine Analyse rezenter und fossiler Floren. Dissertation. Geowissenschaftliche Fakultät der Eberhardt-Karls-Universität, Tübingen.
- Trepl, L. (1987):** Natur im Griff – Landschaft als Ökoparadies.- Garten und Landschaft 3/87, 37-44.
- Trodd, N. M., Dougill, A. J. (1998):** Use and limitations of Earth observation data to characterize vegetation structure. Vol.18, Issue 4 , 315-330.
- Tyron, R.M., Tyron, A.F (1982):** Ferns and Allied plants, with Special Reference to Tropical America. Springer. 857 pp.
- Van Campo, E., Bengo, M. D. (2004):** Mangrove palynology in recent marine sediments off Cameroon. Marine Geology,. Vol. 208, Issues 2-4, 315-330.

- Van der Hammen, T., Hooghiemstra, H. (2000):** Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*. Vol. 19, Issue 8 , 725-742.
- Vanzolini, P.E., Williams, E.E. (1981):** The Vanishing Refuge: A mechanism for Ecogeographic Speciation. *Pap. Avulsos Mus. Zool. S.Paulo*, 34 (23), 251-255.
- Veiga, P. (1973):** estrudo arenitos "intertrapps" na formação Serra Geral da região de Santa Maria, RS. –Curso depos – graduacao em geociencias, UFRGS. Dissertação de mestrado.
- Veloso, H.P., Barth, O.M. (1962):** Catálogo sistemático dos pólenes das plantas arbóreas do Brasil Meridional I. Magnoliaceae, Annonaceae, Lauraceae, e Myristicaceae. – *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 60 (1), 59-93.
- Vincens, A., Ssemmanda, I., Roux, M., Jolly, D. (1997):** Study of the modern pollen rain in Western Uganda with a numerical approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 96, Issues 1-2, 145-168.
- Walker, D., Sun, X. (2000):** Pollen fall-out from a tropical vegetation mosaic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 110, Issues 3-4, 229-249.
- Walter, H., Breckle, S-W. (1991):** Ökologie der Erde, Band 1. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. Gustav Fischer Verlag.
- Weaver, J. E. (1951):** Fire as an ecological factor in the southwestern ponderosa pine forest. *J. For.*, 49, 93-98.
- Webb, T., Kutzbach, J.E., Street-Perrot, F.A. (1985):** 20.000 years of global climate change: Paleoclimatic research plan. Pp. 182-218. In Malone, T.F., Roederer, J.G.: *Global change*: Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Wilson, E. O. (2005):** Der Wert der Vielfalt – Die Bedrohung des Artenreichtums und das Überleben des Menschen. Piper, München, Zürich.
- Whithmore, T.C. (1990):** An introduction to tropical rainforests. Clarendon Press. Oxford.
- Yu, G., Ke, X. Xue, B., Ni, J. (2004):** The relationships between the surface arboreal pollen and the plants of the vegetation in China. *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol.129, Issue 4 , 187-198.
- Zandavalli, R. B., Dillenburg, L. R., D. d. Souza, P. V. (2004):** Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Appl. Soil. Ecology*, Vol. 25, 245-255.

A) Sporentypen

1. Taxonomische Gruppen

- Alsophila:** Trilet, microreticulat, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht dreieckig mit konkaven Seiten, D 36,5 – 70, 5 µm, Ex 2-4 µm, En 0,5 µm, Laesurae 18,5 – 32 µm lang mit 2 – 5,5 µm breitem Margo. Lit.: BEHLING (1993).
- Cyathea:** Trilet, verrucate, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht dreieckig mit konvexen Seiten, D 52-68 µm, Ex 3-5 µm, En 0,5 – 1 µm, Verrucae 2,5 – 4,5 µm dick, Laesurae 18 – 28 µm lang mit 4-9 µm breitem Margo. Lit.: BEHLING (1993).
- Dicksonia:** Trilet, verrucate, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht dreieckig mit geraden oder leicht konvexen Seiten, D 60-80 µm. En 0,5 – 1 µm, Ek 1,5 – 4 µm und im Bereich der Ecken 4 – 8 µm, Laesurae 29,5 – 36 µm lang mit maximal 3,5 – 8 µm breitem Margo, distal schmaler werdend. Lit.: MARKGRAF & DÁNTONI (1978).
- Lycopodium:** Trilet, foveolat-reticulat, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht kreisförmig oder dreieckig mit konvexen Seiten, D 37,5-52 µm. Ex 1,5-8 µm, En 0,5-1 µm. Laesurae 20-30 µm lang, ohne Margo. Lit.: HOOGHMSTRA (1984).
- Nephelea:** Trilet, psilate, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht mit konvexen Seiten, D 44 – 54,5 µm, Laesurae 24 – 34 µm lang, schmal und ohne Margo, Sp ist mit dünnen psilaten Perispor-Fäden umhüllt, Perispor löst sich leicht ab. Lit.: LORSCHMITTER (1989).
- Sphagnum:** Trilet, psilate bis verrucate, trisymmetrisch, Umriss in Polansicht fast dreieckig mit konvexen Seiten, D 27 – 50 µm, Ex 1-3 µm, Laesurae 6,5 – 20 µm lang, ohne oder mit feinem Margo. Lit.: HOOGHMSTRA (1984).

2. Morphologische Gruppen

Monolet baculate

Monolet reticulat

Monolet verrucate

Monolet scabrate < 40 µm **Monolet scabrate** > 40 µm

Monolet psilate < 40 µm **Monolet psilate** > 40 µm **Trilet**

B) Pollentypen

1. taxonomische Gruppen

- Acanthaceae:** Monad, isopolar-radiosymmetrisch, tricolpat, heterocolpat, syncolpat, diporat, stephanoporat, dicolporat, tricolporat, syncolporat, syncolpat, stephanocolporat.
Jacobina-Typ I: Dicolporat, supra-reticulat, prolat, P 66 µm, Ä 32 µm. Ex 2,5 µm im Polbereich und 3,5 µm im Intercolpium. En 1 µm, Tectum kräftig. Lit.: BEHLING (1993).
- Araucaria:** Inaperturat, scabrat, sphäroidisch, D 66-82 µm. Ex 2 – 2,5 µm, En 0,5 µm, intectat. Lit. : MARKGRAF & D´ANTONI (1978).
- Asteraceae:** Monad, isopolar-radiosymmetrisch bis apolar-asymmetrisch, tricolporat, 4-colporat, fenestrat, Exine tektat, Sexine echinat.
- Baccharis:** Tricolporat, echinat, sphäroidisch, D 23 – 29,5 µm, Ex 4,5 – 6 µm, En 0,5 – 1 µm, Collumellae kurz, Echini mit relativ schmaler Basis 2 – 3 µm breit und 3,5 bis 5 µm lang, Anzahl der Echini über 25. Lit.: MARKGRAF & D´ANTONI (1978), SALGADO-LABOURIAU (1982).
- Bromeliaceae:** Diporat oder dicolporat, reticulat, im Umriss elliptisch. Ex 1-1,5 µm, En 0,5 µm, Reticulum gleichmäßig. Lit.: BEHLING (1993).
- Cunnoniaceae:** *Lamanonia*-Typ: Dicolporoidat, microreticulat, prolat bis subprolat, Umriss in Polansicht kreisförmig, P 9 – 12,5 µm, Ä 9,5 – 10,5 µm. Ex 0,5 µm. Lit.: BARTH & SILVA (1963); *Weinmannia*-Typ: Tricolporoidat, microreticulat bis psilat, prolat, Umriss in Polansicht kreisförmig, P 9,5 – 14,5 µm, Ä 5 – 8,5. Ex 0,5 µm, Microreticulum nur bei hoher optischer Auflösung sichtbar. Bei korrodierten PK sind die Poren nicht mehr zu erkennen. Lit.: BARTH & SILVA (1963)
- Cyperaceae:** Periporat, scabrat, im Umriss rund bis dreieckig, D 23 – 47 µm. Ex etwa 1 µm, Poren undeutlich.
- Daphnopsis:** Periporat (P 8), baculat, sphäroidisch, D 21,5 – 25,5 µm. Ex 1,5 µm, intectat, Baculae kurz, kantig und in regelmäßiger Anordnung, Po 1,5 – 2,5 µm, elliptisch. Lit.: BEHLING (1993).
- Drymis:** Tetraden, EPK monoporat, reticulat, Tetraden im D 47 – 57 µm. Ex variabel 2,5 – 4 µm, Reticulum unregelmäßig, Lumina max 5 µm breit und im Verbindungsbereich der EPK kleiner, Muri 1 µm breit und 3-4 µm hoch, Po 7-8 µm, kreisförmig und elliptisch mit unregelmäßigen Rändern, Anulus 2,5 – 3 µm dick und 4,5 – 5,5 µm breit. Lit.: VELOSO & BARTH (1962).

- Eryngium:** Tricolporat, psilat bis scabrat, perprolat, Umriss in Polansicht fast kreisförmig und in Äquatorialansicht oval bis rechteckig und gelegentlich mit schwacher äquatorialer Einschnürung, P 31 – 41 μm , \ddot{A} 16 – 21,5 μm . Ex 1 – 1,5 μm , En 0,5 μm , Columellae dünn, Colpen lang und schmal, Po 2-4 μm , Poren viereckig und äquatorial verlängert. Lit.: HEUSSER (1971).
- Fuchsia:** Triporat, psilat, suboblat, Umriss in Polansicht dreieckig mit konvexen Seiten, \ddot{A} 70,5 – 80 μm . Ex 2,5 – 4 μm , En 1 μm , Po 12 – 17,5 μm . Lit.: MARKGRAF & D'ANTONI (1978).
- Ilex:** Tricolporoidat, clavat, subprolat bis prolat, P 27 – 39 μm (Mw 34,2 μm), \ddot{A} 18,5 – 25,5 μm . Ex 2 – 3,5 μm , Clavae variabel, 1-3 μm lang, Colpen mit schmalem Margo Lit.: MARKGRAF & D'ANTONI (1978), SALGADO-LABOURIAU (1973).
- Leguminosae:** Polyaden (16 EPK), psilat, im Umriss kreisförmig, D 40 – 56 μm , EPK im D 13 – 17 μm . Ex 1 μm , En 0,5 μm , tectat, Columellae undeutlich, Poren nicht erkennbar. Lit.: ERDMANN (1952).
- Matayba:** Syncolpat- tricolporat, microreticulat, oblat, Umriss in Polansicht dreieckig mit schwach konvexen bis schwach konkaven Seiten. \ddot{A} 23 – 28 μm . Ex 1 – 1,5 μm . Lit.: BEHLING (1993).
- Melastomataceae:** Heterocolporat (tricolporat mit 3 Pseudocolpen), psilat, prolat bis perprolat, D 15 – 28 μm , \ddot{A} 8 – 20 μm . Ex unter 1 – 1,5 μm , tectat columellae undeutlich, Colpen lang mit glatten Rändern. Lit.: BARTH & BARBOSA (1975).
- Mimosa scabrella:** Tetraden, periporat, psilat bis fein scabrat, D 8-12 x 12 – 15 μm , EPK im D 8-9 μm . Ex 0,5 μm , intectat, Po bis 1 μm , rundlich.
- Myrsine:** Monad, isopolar-radiosymmetrisch, tectat und semitectat, tricolporat, manchmal mit 4 Öffnungen, Sexine reticulat, manchmal psilat, Ex 1 – 2,5 μm .
- Myrtaceae:** Monad, isopolar-radiosymmetrisch, tectat. Tricolporat (syncolpat), psilat bis scabrat, peroblat, Umriss in Polansicht dreieckig, P 5,5 – 8,5 μm , \ddot{A} 11 – 21 μm , Ex 0,5 – 1 μm , PK häufig mit dreieckigen Apicalfeldern. Lit.: BARTH & BARBOSA (1972).
- Nothofagus:** Stephanoaperturat, microechinat, oblat bis suboblat, Umriss in Polansicht kreisförmig, \ddot{A} 31 – 33 μm . Ex unter 1 μm , Anzahl der Poren 5 – 6, Anulus 1,5 – 2,5 μm dick und 1 – 1,5 μm breit Lit.: HEUSSER (1971), MARKGRAF & D'ANTONI (1978).
- Palmae:** Monocolpat, psilat bis scabrat, Umriss in Polansicht elliptisch, in Äquatorialansicht bikonvex oder plano-konvex, D 21 – 27 x 40 – 47 μm . Ex 1 – 1,5 μm , Tectum perforat, Columellae dünn, Colpus meist gerade und mit glatten Rändern. Lit.: BEHLING (1993).

- Pinus:** Vesiculat, bisacat, D 80 – 112 µm, Corpus 50 – 64 µm lang und 41 – 64 µm breit, Luftsack 39 – 51 µm lang und 55 – 68 µm breit. Ex 2 – 2,5 µm auf der proximalen Seite und abnehmend bis auf unter 1 µm auf der distalen Seite. Lit.: BEHLING (1993).
- Piperaceae:** Monocolpat, psilat, Umriss in Polansicht elliptisch, D 8 – 11 x 12 – 17 µm, Ex unter 1 µm, intectat, fein gekörnt. MARKGRAF & D'ANTONI (1978), BARTH & BARBOSA (1975).
- Poaceae:** Monoporat, psilat bis scabrat, sphäroidisch, D 22 – 56 µm, Ex 1-1,5 µm, tectat, Columellae undeutlich, Po 1,5 – 5,5 µm, kreisförmig, Poren mit 1,5 – 4 µm dickem und 1,5 – 4 µm breitem Anulus.
- Podocarpus:** Vesiculat, bissacat, D 48 – 80 µm, Corpus 29 – 46 µm lang und 28 – 36 µm breit, Luftsack 29 – 46 µ lang und 26 – 37 µm breit. Ex 1,5 – 3,5 µm auf der proximalen Seite und unter 1 µm auf der distalen Seite. Die Oberfläche der proximalen Seite zeigt eine unterschiedlich stark ausgebildete wellenartige Struktur. Lit.: BEHLING (1993).
- Rubiaceae :** *Psychotria alba*-Typ: Tricolpat oder tricolporoidat, reticulat, späroidisch, D 37 – 46 µm, Ex 1,5 µm, En unter 0,5 En. Lit.: BEHLING (1993).
- Sapotaceae:** *Chrysophyllum viride*-Typ
Stephanocolperat, psilat, subprolat bis prolat, Umriß in Polansicht kreisförmig, P 25 – 29 µm, Ä 18,5 – 22,5 µm. Ex 1 – 1,5 µm und im Bereich des Äquators bis 3,5 – 5 µm, En 0,5 µm, tectat, Columellae undeutlich. Lit.: BEHLING (1993).

Pilztypen

Pilze: monolet, Durchmesser > 100 µm, mächtige, vielschichtige Exine > 5 µm.

Pilz 1: monolet, Durchmesser 40-70 µm, große langgezogene Echini.

Pilz 2: sphäroidisch, Durchmesser 20-50 µm, schlauchförmige Ausstülpungen.

Pilz 3: sphäroidisch, Durchmesser 20-40 µm, nadelförmige Echini.

Pilz 4: sphäroidisch, Durchmesser 20-40 µm, Oberfläche mit Mikroechini.

Pteridophyta



Verrucate Spore



Dicksonia



Nephrolepis



Alsophila



Alsophila-gerieft



Huperzia



Scabrate Spore >40µm



Lycopodium



Asplenium



Baculate Spore



Psilate Spore < 40 µm

Gymnospermae



Araucaria angustifolia



Podocarpus



Pinus

Monocotylydonae



Poaceae - Andropogon



Poaceae - Axonopus



Poaceae - Briza



Poaceae - Holcus

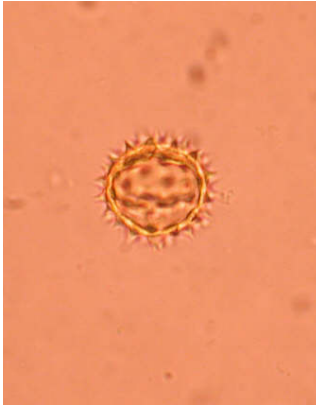


Cyperaceae - Luzula

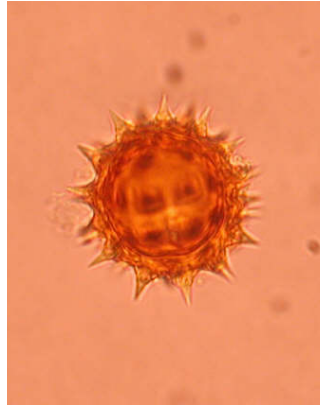


Palmae - Euterpe

Dicotylidoneae



Asteraceae- Baccharis



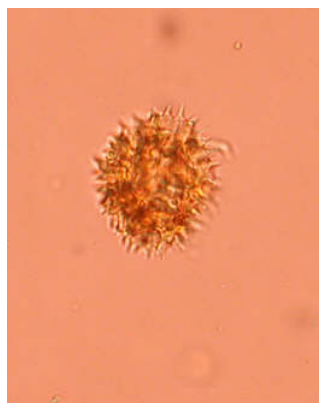
Asteraceae - Calea



Asteraceae –Eupatorium I



Crotón



Vernonia I



Vernonia II



Acanthaceae



Cabralea canjerana



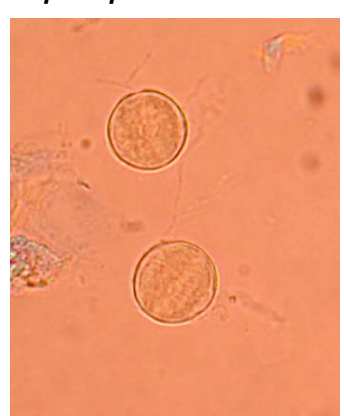
Daphnopsis fasciculata



Drymis winterii



Ilex microdonta



Melastomataceae

Anhang I: Pollen- und Sporentypen



Mimosa



Myrtaceae



Myrsine



Lauraceae



Piper



Gunnera



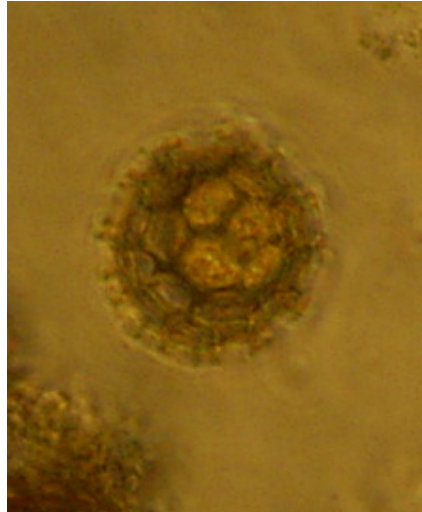
Rubiaceae - Psychotrea



Bromeliaceae - Vriesia



Fingerabdruck



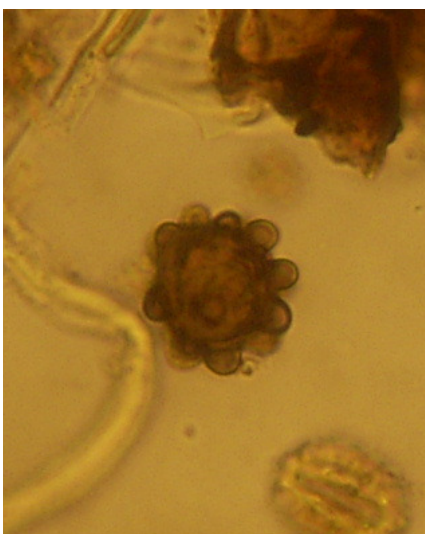
Fußball



Dennstedtia



Pollen unbestimmt



Pilz 2



Pilz 4

Abb. Ia: Wichtige Sporen- und Pollentypen aus Bodenproben des Pró-Mata Gebietes. Die Abbildungen sind 600fach vergrößert.

Anhang II: Pollenkonzentrationen

Tab IIa.: mittlere Konzentration (Mittel) und Standortabweichung (Stab) der wichtigsten Palynomorpha in den Stechzylinderproben (Prozentanteile im palynologischen Spektrum).

	MATL		TRANS		ARAUK		RAND		SAUM		GRASIN		GRASAUS	
	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab
Lycopodium	0,35	1,58	0,16	0,39	0,10	0,37	4,28	4,11	5,63	8,62	3,09	6,34	1,22	4,81
Sporen unb.	4,75	4,16	8,20	5,64	4,45	5,32	4,02	2,49	2,82	3,33	4,01	4,48	3,98	4,04
Dicksonia intakt	1,10	1,81	6,83	5,38	16,40	11,91	1,59	2,77	2,38	3,37	3,00	3,76	0,81	2,11
Dicksonia fragmentiert	1,94	3,15	5,85	5,42	19,55	13,99	0,56	1,22	0,28	1,16	0,00	0,00	2,56	2,90
Nephelea	7,44	8,43	3,18	4,35	0,26	0,70	0,00	0,00	0,06	0,26	0,00	0,00	0,03	0,24
Cyathea	0,05	0,19	0,00	0,00	0,01	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Alsophila	2,41	4,17	0,99	2,54	0,02	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Matayba	0,85	2,30	0,12	0,35	0,02	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Trilite Sporen	0,13	0,46	0,04	0,14	0,25	0,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,24
Selaginella	0,05	0,31	0,01	0,07	0,02	0,15	0,03	0,19	6,67	12,24	0,21	0,95	0,00	0,00
Verrucate Sporen	3,22	4,45	7,27	4,82	6,55	4,77	3,78	5,97	1,15	1,13	2,30	1,53	1,81	2,38
Baculate Sporen	0,03	0,12	0,01	0,06	0,04	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Reticulate Sporen	1,15	2,84	0,30	0,52	0,15	0,65	0,00	0,00	0,07	0,29	0,00	0,00	0,02	0,17
Skabratsporen > 40 µm	9,16	3,84	12,90	8,08	9,08	4,45	5,37	5,20	8,16	5,45	6,18	7,40	2,28	3,76
Skabratsporen < 40 µm	0,66	1,06	0,41	1,01	0,58	1,37	0,01	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Psilatsporen > 40 µm	8,00	7,14	6,04	3,40	1,95	1,65	0,69	1,00	0,53	1,42	0,00	0,00	0,52	0,97
Psilatsporen < 40 µm	0,58	0,93	0,47	1,35	0,16	0,48	0,00	0,00	0,07	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00
Asplenium	4,09	4,77	1,59	2,67	0,07	0,22	0,05	0,16	0,13	0,35	0,00	0,00	0,07	0,50
Dennstedtia	0,53	0,88	0,56	0,71	0,11	0,39	0,00	0,00	0,63	2,60	0,00	0,00	0,00	0,00
Huperzia	0,39	0,83	1,07	1,12	0,41	1,20	0,08	0,34	0,63	2,60	0,00	0,00	0,14	0,46
Alge	0,58	1,17	0,93	0,92	0,91	1,65	0,60	1,35	0,63	2,60	0,00	0,00	1,55	2,16
Pilz	15,78	9,58	10,24	6,07	4,18	3,72	5,74	3,30	4,32	4,39	7,61	6,94	8,14	9,01
Pollenunb	14,76	7,29	14,48	7,41	11,38	11,90	10,38	7,64	4,95	3,68	12,19	14,69	14,33	16,48
Poaceae	8,14	5,34	8,96	4,40	9,40	5,49	19,38	13,13	35,56	15,09	43,80	18,59	52,15	16,67
Cyperaceae	1,94	1,82	0,64	1,42	1,37	2,63	3,23	6,58	5,22	7,95	5,67	12,62	0,11	0,97
Asteraceae	1,12	0,99	1,99	1,91	2,86	3,22	4,17	4,63	7,86	7,01	5,39	7,02	3,11	4,35
Baccharis	0,33	0,67	0,43	0,68	1,60	2,16	2,25	2,37	7,28	8,04	2,82	3,87	2,51	3,87
Vernonia1	0,02	0,11	0,01	0,07	0,05	0,32	0,01	0,10	0,13	0,35	0,00	0,00	0,03	0,24
Vernonia2	0,44	0,87	0,35	0,54	0,13	0,40	0,08	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31	1,06
Araucaria	0,03	0,12	0,12	0,27	0,80	1,19	0,45	1,10	0,12	0,33	0,00	0,00	0,06	0,38
Ilex	0,22	0,61	1,22	3,56	2,16	3,59	28,16	22,94	2,44	2,28	1,08	1,69	0,62	1,86
Myrtaceae	0,09	0,24	0,15	0,32	0,13	0,53	1,10	1,78	0,00	0,00	0,03	0,23	0,02	0,17
Drymis	0,00	0,00	0,02	0,08	0,17	0,57	0,44	1,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,24
Daphnopsis	0,11	0,35	0,10	0,35	0,31	0,86	0,01	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrsine	0,36	1,03	0,12	0,27	0,39	0,79	0,76	1,66	0,36	0,84	0,55	2,54	0,07	0,32
Melastomataceae	0,78	1,06	0,39	0,56	0,60	0,98	0,46	0,94	0,12	0,32	0,14	0,64	0,12	0,52
Eryngium	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00
3colporat1	0,13	0,33	0,65	0,94	0,54	0,99	0,39	0,81	0,78	0,90	0,70	1,87	0,28	0,84
3colporat2	0,04	0,20	0,04	0,16	0,11	0,37	0,00	0,00	0,06	0,26	0,00	0,00	0,05	0,48
Rubiaceae	0,07	0,27	0,02	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Lauraceae	0,17	0,43	0,04	0,16	0,04	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Bromeliaceae	0,23	0,44	0,31	0,73	0,07	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cabrlea	0,12	0,31	0,30	0,54	0,05	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Matleryng	1,01	1,49	0,18	0,33	0,05	0,16	0,01	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Palmae	0,73	1,26	0,11	0,32	0,06	0,25	0,08	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Piper	0,24	0,65	0,07	0,17	0,00	0,00	0,04	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cunnoniaceae	0,06	0,24	0,04	0,15	0,08	0,35	0,03	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Acanthaceae	0,02	0,16	0,13	0,27	0,03	0,17	0,12	0,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	1,29
Pilz1	0,88	1,61	0,68	0,78	0,32	0,96	0,12	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,70
Leguminose	2,53	2,85	0,29	0,61	0,07	0,38	0,08	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,38
Mimosa-scabrella-Typ	0,31	0,89	0,08	0,28	0,07	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,17
Diadema	0,63	1,51	0,09	0,32	0,06	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,42
Fußball	0,29	0,62	0,06	0,16	0,03	0,14	0,32	0,90	0,00	0,00	0,31	1,45	0,35	1,65
Pinus	0,41	0,65	0,32	0,40	0,23	0,46	0,20	0,51	0,07	0,29	0,00	0,00	0,31	0,94
Podocarpus	0,07	0,24	0,11	0,39	0,99	4,16	0,29	0,86	0,35	0,60	0,66	2,03	0,03	0,24
Rautenmuster	0,01	0,09	0,02	0,09	0,02	0,12	0,14	0,65	0,00	0,00	0,07	0,49	0,59	1,57
Pilz3	0,12	0,37	0,12	0,28	0,08	0,41	0,43	1,15	0,35	1,18	0,14	0,63	0,15	0,90
Fingerabdruck	0,12	0,40	0,15	0,37	0,45	1,11	0,06	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	1,09	9,52
Pilz4	0,06	0,24	0,02	0,09	0,01	0,09	0,00	0,00	0,12	0,52	0,03	0,24	0,00	0,00
Nothofagus	0,02	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sphagnum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Probengröße N	25		32		49		19		9		10		18	

Anhang II: Pollenkonzentrationen

	CAPÕES						SUKZESSIONSSTADIEN					
	Grasland		Waldsaum		Capões		Bacchbusch.		Tibouchsek		Arauk	
	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab
Lycopodium	3,58	7,27	4,70	7,21	5,43	6,32	2,39	4,66	3,20	9,91	0,10	0,37
Sporen unb.	3,27	5,22	4,42	4,10	5,08	3,48	4,10	3,62	6,21	6,17	4,45	5,32
Dicksonia intakt	0,67	1,26	0,55	1,06	0,64	0,75	18,44	14,55	13,46	15,81	16,40	11,91
Dicksonia fragmentiert	1,97	2,37	1,50	1,77	1,22	1,51	20,76	16,67	19,03	9,59	19,55	13,99
Nephelea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,43	0,00	0,00	0,26	0,70
Cyathea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06
Alsophila	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,15
Matayba	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,09
Trilete Sporen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,60
Selaginella	0,66	5,00	1,63	5,29	0,21	0,49	0,29	1,38	0,00	0,00	0,02	0,15
Verrucate Sporen	1,25	1,68	1,56	2,00	3,04	3,97	5,91	5,01	7,82	6,82	6,55	4,77
Baculate Sporen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,38	1,80	0,06	0,20	0,04	0,22
Reticulate Sporen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,23	0,05	0,19	0,15	0,65
Skabratsporen > 40 µm	6,79	9,11	7,80	5,72	8,01	6,05	5,45	3,04	6,78	4,00	9,08	4,45
Skabratsporen < 40 µm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,58	1,37
Psilatsporen > 40 µm	0,48	0,97	0,79	1,33	1,41	1,57	1,61	1,42	3,34	5,03	1,95	1,65
Psilatsporen < 40 µm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,48
Asplenium	0,03	0,22	0,15	0,69	0,34	1,25	1,85	7,72	1,38	4,23	0,07	0,22
Dennstedtia	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,24	0,06	0,20	0,11	0,39
Huperzia	0,02	0,22	0,51	2,01	0,12	0,35	0,26	0,56	0,11	0,39	0,41	1,20
Alge	0,29	0,90	0,69	3,13	0,42	0,95	1,31	1,70	1,84	1,92	0,91	1,65
Pilz	4,63	6,82	3,76	4,19	3,68	3,15	4,68	4,71	4,01	3,56	4,18	3,72
Pollenunb	11,42	8,84	10,91	8,87	12,85	5,86	8,28	7,41	11,08	5,44	11,38	11,90
Poaceae	44,40	16,68	28,86	10,60	18,33	5,05	16,25	13,18	14,38	12,62	9,40	5,49
Cyperaceae	5,82	6,00	9,19	6,95	7,98	6,73	0,07	0,23	0,00	0,00	1,37	2,63
Asteraceae	6,62	7,13	8,41	6,12	5,58	3,77	1,55	1,34	1,37	1,87	2,86	3,22
Baccharis	3,71	5,95	7,47	7,49	2,09	1,98	2,84	2,70	2,16	1,42	1,60	2,16
Vernonia1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,32
Vernonia2	0,11	0,55	0,67	3,40	0,85	3,03	0,05	0,15	0,00	0,00	0,13	0,40
Araucaria	0,21	1,00	0,52	2,49	0,08	0,36	0,12	0,27	0,00	0,00	0,80	1,19
Ilex	0,66	1,59	2,06	4,17	14,27	25,16	1,70	2,56	2,06	5,98	2,16	3,59
Myrtaceae	0,01	0,14	0,27	0,77	1,66	4,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,53
Drymis	0,04	0,26	0,40	1,43	0,93	1,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,57
Daphnopsis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,22	0,17	0,59	0,31	0,86
Myrsine	0,05	0,29	0,06	0,28	0,74	1,81	0,05	0,15	0,17	0,43	0,39	0,79
Melastomataceae	0,00	0,00	0,18	0,61	0,98	1,52	0,14	0,36	0,00	0,00	0,60	0,98
Eryngium	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3colporat1	0,52	1,19	0,71	0,98	0,58	0,95	0,21	0,39	0,28	0,47	0,54	0,99
3colporat2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,37
Rubiaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Lauraceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,16
Bromeliaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,20
Cabralea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,16
Matleryng	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,16
Palmae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,25
Piper	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cunnoniaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,35
Acanthaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,11	0,12	0,43	0,03	0,17
Pilz1	0,04	0,26	0,17	0,91	0,07	0,22	0,05	0,23	0,06	0,21	0,32	0,96
Leguminosae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,38
Mimosa-scabrella-Typ	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,33	0,06	0,20	0,07	0,33
Diadema	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,26	0,00	0,00	0,06	0,28
Fußball	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,14
Pinus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,69	0,11	0,39	0,23	0,46
Podocarpus	0,44	1,24	0,62	1,40	1,16	2,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,99	4,16
Rautenmuster	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	1,20	0,05	0,19	0,02	0,12
Pilz3	0,08	0,43	0,13	0,59	0,43	1,06	0,17	0,49	0,55	1,53	0,08	0,41
Fingerabdruck	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,19	0,45	1,11
Pilz4	2,26	7,42	1,31	4,46	1,81	4,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09
Nothofagus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sphagnum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Probenanzahl N	27		16		21		15		8		48	

Anhang II: Pollenkonzentrationen

Tab IIb.: Mittelwerte und Standardabweichungen für Pollentypen aus der Bodenstreu.

	Hauptvegetationstypen						Sukzessionsstadien					
	TRANS		ARAUK		CAMP		BACCH		TIBOUCH.SEK		ARAUK	
	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab
Lycopodium	0,21	0,46	0,00	0,00	5,21	10,19	8,67	14,95	9,19	17,87	0,00	0,00
Sporen unb.	9,34	5,68	12,36	9,36	7,06	3,49	4,93	4,06	10,58	6,49	12,36	9,36
Dicksonia intakt	2,11	2,52	2,47	2,38	0,54	0,50	6,83	3,64	1,90	2,30	2,47	2,38
Dicksonia fragmentiert	1,69	1,91	4,44	5,49	1,23	1,35	15,15	10,06	2,55	1,94	4,44	5,49
Nephelea	1,74	3,12	0,18	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,35
Cyathea	0,08	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Alsophila	0,29	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Matayba	0,05	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Trilete Sporen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Selaginella	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Verrucate Sporen	3,60	2,95	4,48	2,79	0,93	1,22	2,95	1,86	1,80	1,75	4,48	2,79
Baculate Sporen	0,04	0,15	0,11	0,31	0,06	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Reticulate Sporen	0,90	2,26	0,04	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,19	0,04	0,12
Scabrate Sporen > 40 µm	4,61	4,16	2,64	2,55	0,98	0,88	3,90	2,87	5,30	9,91	2,64	2,55
Scabrate Sporen < 40 µm	0,11	0,44	0,11	0,31	0,06	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Psilate Sporen > 40 µm	3,87	2,42	1,71	1,64	0,58	1,23	0,66	0,61	5,98	9,51	1,71	1,64
Psilate Sporen < 40 µm	0,13	0,35	0,11	0,31	0,06	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Asplenium	4,07	3,97	1,06	1,83	0,00	0,00	0,55	0,83	2,73	2,79	1,06	1,83
Dennstedtia	1,02	2,32	0,18	0,50	0,05	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,50
Huperzia	0,59	1,19	0,31	0,52	0,06	0,16	0,18	0,33	0,00	0,00	0,31	0,52
Alge	1,96	2,86	0,76	0,82	2,02	1,41	1,25	0,85	1,19	1,49	0,76	0,82
Pilz	15,52	7,20	18,85	14,16	8,36	3,57	6,81	3,00	6,61	2,87	18,85	14,16
Pollenunb	25,47	12,18	27,65	13,41	19,95	8,59	10,43	3,88	28,47	17,71	27,65	13,41
Poaceae	10,92	7,69	9,14	5,54	36,39	5,01	19,51	7,45	10,71	6,43	9,14	5,54
Cyperaceae	0,43	0,79	0,00	0,00	0,42	1,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Asteraceae	1,62	1,19	3,29	2,84	2,16	2,07	1,30	0,63	0,55	0,37	3,29	2,84
Baccharis	0,36	0,65	0,81	0,77	2,74	2,16	12,80	14,68	6,70	10,15	0,81	0,77
Vernonia1	0,10	0,26	0,11	0,31	0,06	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Vernonia2	0,41	0,97	0,19	0,52	0,14	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,52
Araucaria	0,44	1,44	2,89	3,77	0,29	0,62	0,00	0,00	0,00	0,00	2,89	3,77
Ilex	1,43	4,46	0,91	0,72	0,38	0,46	0,75	1,36	0,68	0,82	0,91	0,72
Myrtaceae	0,53	1,23	1,33	1,78	0,15	0,27	0,00	0,00	0,37	0,43	1,33	1,78
Drymis	0,10	0,37	0,09	0,25	0,05	0,13	0,08	0,23	1,39	2,54	0,09	0,25
Daphnopsis	0,07	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Myrsine	0,04	0,15	0,53	0,98	0,05	0,14	0,00	0,00	0,60	0,79	0,53	0,98
Melastomataceae	0,17	0,37	0,00	0,00	0,05	0,14	0,15	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00
Eryngium	0,00	0,00	0,77	1,57	0,15	0,27	0,09	0,16	0,18	0,21	0,77	1,57
3colporat1	0,46	1,20	0,11	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
3colporat2	0,73	1,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rubiaceae	0,21	0,61	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Lauraceae	0,00	0,00	0,11	0,31	0,33	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Bromeliaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cabralea	0,42	1,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,12	0,42	0,83	0,00	0,00
Matleryng	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Palmae	0,18	0,47	0,11	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Piper	0,00	0,00	0,11	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,31
Cunnoniaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Acanthaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pilz1	1,40	2,71	0,64	1,81	0,05	0,13	0,04	0,12	0,00	0,00	0,64	1,81
Leguminosae	0,76	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mimosa-scabrella-Typ	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Diadema	0,19	0,51	0,00	0,00	0,30	0,62	0,44	1,24	1,27	2,07	0,00	0,00
Fußball	0,00	0,00	0,04	0,11	0,43	0,82	0,15	0,28	0,00	0,00	0,04	0,11
Pinus	0,91	0,79	0,98	1,31	1,72	0,80	0,75	1,11	0,45	0,53	0,98	1,31
Podocarpus	0,25	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rautenmuster	0,43	1,18	0,16	0,45	6,73	9,41	1,60	2,24	0,00	0,00	0,16	0,45
Pilz3	0,00	0,00	0,16	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,30
Fingerabdruck	0,08	0,21	0,08	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,58	0,08	0,21
Pilz4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Nothofagus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sphagnum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Probenanzahl N	15		11		8		6		8		5	

Anhang II: Pollenkonzentrationen

Tab. IIc.: Mittelwerte und Standardabweichungen für die Taxa aus Pollenkollektorspektren

	HAUPTVEGETATIONSTYPEN								SUKZESSIONSSTADIEN					
	<i>TRANS ARAUK CAPOËSCAMP</i>								<i>BACCH TIBOUCHARAUK</i>					
	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab	Mittel	Stab
Lycopodium	0,37	0,66	0,05	0,12	0,99	1,40	2,22	2,33	5,57	6,54	3,87	4,11	0,05	0,12
Sporen unb.	4,29	5,97	1,34	1,03	0,95	1,34	1,23	1,24	1,01	0,95	1,97	0,39	1,34	1,03
Dicksonia intakt	2,74	2,88	1,25	1,18	1,42	2,01	0,30	1,03	0,86	1,75	0,42	0,60	1,25	1,18
Dicksonia fragmentiert	1,45	1,66	0,57	1,01	0,63	0,89	0,36	0,78	0,48	0,67	0,48	0,68	0,57	1,01
Nephelea	3,08	5,66	0,31	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,60	0,31	0,58
Cyathea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Alsophila	0,54	1,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Matayba	0,42	1,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00
Trilete Sporen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Selaginella	0,00	0,00	0,05	0,12	0,00	0,00	0,14	0,23	0,30	0,38	0,00	0,00	0,05	0,12
Verrucate Sporen	4,43	3,09	2,87	3,18	0,49	0,70	2,41	2,71	0,34	0,61	2,60	2,31	2,87	3,18
Baculate Sporen	0,98	1,11	0,23	0,48	0,49	0,70	0,00	0,33	0,10	0,26	0,48	0,68	0,23	0,48
Reticulate Sporen	0,37	0,66	0,23	0,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,48
Scabrate Sporen > 40 µm	6,99	3,47	7,73	4,40	1,93	0,06	1,74	1,60	1,74	1,66	1,33	0,52	7,73	4,40
Scabrate Sporen < 40 µm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Psilate Sporen > 40 µm	4,24	3,37	0,78	1,07	0,32	0,45	0,69	0,94	1,30	1,57	0,00	0,00	0,78	1,07
Psilate Sporen < 40 µm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Asplenium	10,83	8,43	5,35	6,54	7,69	2,51	1,14	3,92	1,42	2,53	3,45	3,51	5,35	6,54
Dennstedtia	1,48	1,10	1,74	2,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,24	0,00	0,00	1,74	2,30
Huperzia	0,97	1,31	0,18	0,48	0,00	0,00	0,37	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,48
Alge	0,27	0,66	0,05	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,12
Pilz	6,37	4,96	3,59	1,91	6,25	1,86	3,25	3,01	5,56	4,55	9,79	10,25	3,59	1,91
Pollenunb	15,81	5,22	19,89	23,81	14,10	4,59	9,03	5,09	9,02	4,22	16,57	13,85	19,89	23,81
Poaceae	7,09	0,98	8,10	5,72	8,99	1,56	52,51	25,05	18,51	7,25	14,23	11,03	8,10	5,72
Cyperaceae	0,70	0,65	1,56	1,74	2,92	1,45	1,47	1,60	1,79	2,14	2,54	3,60	1,56	1,74
Asteraceae	1,55	1,26	0,66	1,16	2,92	1,45	2,32	2,61	1,97	1,71	0,91	0,08	0,66	1,16
Baccharis	1,60	0,92	2,42	2,22	5,37	3,57	10,07	6,23	22,43	10,82	2,40	0,21	2,42	2,22
Vernonia1	0,54	1,02	0,41	1,09	0,32	0,45	0,00	0,21	0,38	0,50	3,70	5,23	0,41	1,09
Vernonia2	0,91	1,90	0,23	0,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	1,05	1,55	0,99	0,23	0,48
Araucaria	0,00	0,00	18,46	10,45	2,23	1,76	0,80	1,33	6,00	14,55	0,00	0,00	18,46	10,45
Ilex	1,05	1,32	1,55	1,42	20,29	22,01	0,79	11,53	1,32	2,68	0,00	0,00	1,55	1,42
Myrtaceae	5,40	4,82	1,25	1,29	6,03	5,74	1,21	3,28	2,98	6,59	0,48	0,68	1,25	1,29
Drymis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Daphnopsis	1,27	1,54	1,79	3,11	0,00	0,00	0,16	0,41	0,51	0,87	1,13	1,59	1,79	3,11
Myrsine	1,85	1,91	1,66	1,35	3,17	3,09	1,12	2,24	1,68	1,63	9,72	7,83	1,66	1,35
Melastomataceae	2,11	1,59	0,76	1,04	1,30	0,95	0,65	1,03	2,26	1,46	6,78	9,59	0,76	1,04
Eryngium	0,00	0,00	0,05	0,12	0,32	0,45	0,85	1,08	0,79	0,97	0,42	0,60	0,05	0,12
3colporat1	0,52	0,97	1,32	2,54	0,00	0,00	0,00	0,00	1,02	2,70	1,27	1,80	1,32	2,54
3colporat2	0,12	0,29	0,52	1,25	0,00	0,00	0,07	0,17	3,20	6,85	0,00	0,00	0,52	1,25
Rubiaceae	0,34	0,59	0,00	0,00	0,63	0,89	0,00	0,43	0,12	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00
Lauraceae	0,48	1,17	3,88	6,52	0,32	0,45	0,00	0,21	0,10	0,26	0,48	0,68	3,88	6,52
Bromeliaceae	0,12	0,29	0,14	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,48	0,68	0,14	0,36
Cabralea	2,36	2,86	0,68	0,72	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,18	5,91	0,68	0,72
Palmae	0,12	0,29	0,18	0,48	0,32	0,45	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,48
Piper	1,14	1,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cunoniaceae	0,00	0,00	0,76	1,21	0,32	0,45	0,00	0,21	0,62	1,04	0,00	0,00	0,76	1,21
Acanthaceae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pilz1	1,20	1,55	1,55	3,16	0,99	1,40	0,00	0,67	0,61	1,38	1,55	0,99	1,55	3,16
Leguminosae	0,64	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,52	0,00	0,00
Mimosa-scabrella-Typ	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Diadema	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fußball	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pinus	1,80	1,66	1,60	3,08	1,74	2,45	2,08	3,87	2,34	4,02	0,48	0,68	1,60	3,08
Podocarpus	0,44	0,52	2,10	3,08	2,90	0,09	0,17	1,27	1,50	2,80	0,48	0,68	2,10	3,08
Rautenmuster	0,12	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pilz3	0,13	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fingerabdruck	0,10	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pilz4	0,63	1,20	2,15	1,93	3,67	2,40	2,33	4,70	1,50	2,39	4,49	2,75	2,15	1,93
Nothofagus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Probenanzahl N	8		7		2		7		6		2		7	

Anhang III. Untersuchungspunkte

	Vegetation	Geologie	Hochwert (UTM)	Rechtswert (UTM)	Höhe (m)
Itati	Matl	Bot	584002	6742155	60
RAP2	Matl	Bas			350
Seeab 450	Matl	Bas	582300	6739220	450
VP 500	Matl	Bas	580200	67378920	500
Seeab 515	Matl	Bas	582492	6739240	515
VP 520	Matl	Bas	580120	67378915	520
Seeab 550	Matl	Rhyo	582600	6739205	550
VP550	Matl	Rhyo	880050	67378900	550
VP575	Matl	Rhyo	580000	67378890	575
Seeab 595	Matl	Rhyo	582805	6739197	595
Seeab 615	Matl	Rhyo	582759	6739198	615
VP625	Matl	Rhyo	579905	67378835	625
Seeab 635	Matl	Rhyo	582700	6739198	635
Seeab 650	Matl	Rhyo	582648	6739198	650
Inselab120	Matl	Bas	579223	6739080	670
VP675	Matl	Rhyo	579399	6737509	675
Seeab700	Matl	Rhyo	582596	6739036	700
Za14	Matl	Rhyo	579040	6735621	700
VP 710	Matl	Rhyo	579855	6737500	710
Za13	Matl	Rhyo	579440	6735802	725
VP750	Matl	Rhyo	579880	6737800	750
Seeab 770	Matl	Bas	582540	6738744	770
Za12	Matl	Bas	579850	6736133	770
Insel4b	Matl	Bas	579395	6738801	800
Za10	Matl	Bas	577825	6736186	840
Sp 8	Trans	Bas	579038	6736402	890
FA2	Trans	Bas	575255	6737531	880
C1	Trans	Bas	574202	6737220	880
E1	Trans	Bas	578758	6737479	880
E10	Trans	Bas	578679	6737827	870
E11	Trans	Bas	578683	6737770	870
E12	Trans	Bas	578692	6737647	860
E20	Trans	Bas	578692	6737714	865
E3a	Trans	Bas	578621	6737803	840
E3b	Trans	Bas	578621	6737803	845
E4	Trans	Bas	578578	6737846	820
E5	Trans	Bas	578529	6737987	790
E6	Trans	Bas	578829	6736299	850
EStr	Trans	Bas	578750	6737488	880
Miba1	Trans	Bas	580023	6738845	880
N11	Trans	Bas	580982	6739966	900
N12	Trans	Rhyo	580961	6739801	905
N13 Lila	Trans	Rhyo	580942	6739730	903
N14	Trans	Bas	580912	6739541	900
N-Sim1	Trans	Rhyo	580968	6739632	899
N-Sim2	Trans	Rhyo	580989	6739617	899
Ric1	Trans	Rhyo	580431	6738734	900
Seeab880	Trans	Bas	582538	6738410	880
Seeab 830	Trans	Bas	852565	6738410	830
Sp0	Trans	Bas	578820	6736171	905
Sp1	Trans	Rhyo	578808	6736186	910
Mirk0	Trans	Rhyo	579992	6738488	910
Steffiab	Trans	Bas	577500	6735000	880
VP 780	Trans	Bas	579700	67378730	780

Anhang III. Untersuchungspunkte

	Vegetation	Geologie	Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
VP820	Trans	Bas	579650	6736650	820
Za7	Trans	Bas	578430	673605	860
Za9	Trans	Bas	577813	6736229	860
Churrasco	Arauk	Bas	578716	6735612	890
Sermast	Arauk	Bas	578800	6737500	890
Kuh11	Arauk	Bas	579356	6734410	904
Kuh 5	Arauk	Bas	579446	6734376	905
Kuh1	Arauk	Bas	57940	6734323	905
Kuh8	Arauk	Bas	579627	6734142	905
T9	Arauk	Bas	575610	6737804	905
WFN	Arauk	Bas	575794	6738787	905
Z11	Arauk	Bas	578650	6735450	905
Z21	Arauk	Bas	577769	6735926	905
Z23	Arauk	Bas	577675	6735870	905
Z24	Arauk	Bas	577692	6735793	905
Z25	Arauk	Bas	577931	6735557	905
Z27	Arauk	Bas	578188	6735447	905
Z28	Arauk	Bas	578309	6735212	905
Z29	Arauk	Bas	578303	6734858	905
Z30	Arauk	Bas	578883	6735687	905
Z4	Arauk	Bas	578000	6735000	905
Z7	Arauk	Bas	579100	6735233	905
Z9	Arauk	Bas	579000	6734333	905
Za 5	Arauk	Bas	578883	6735687	905
Za 5b	Arauk	Bas	578881	6735682	905
Kuh9	Arauk	Bas	579537	6734201	906
ArSeeColl	Arauk	Rhyo	581112	6739345	907
KuhColl	Arauk	Rhyo	579699	6734011	907
Arsee	Arauk	Rhyo	581172	6739346	909
Sp1	Arauk	Rhyo	578808	6736186	910
Arbew1	Arauk	Rhyo	575243	6738512	913
Arbew3	Arauk	Rhyo	575120	6738630	913
Arbew4	Arauk	Rhyo	574812	6739417	913
Aj63	Arauk	Rhyo	578111	6737825	914
Aj15N	Arauk	Rhyo	578103	6737892	915
Aj11a	Arauk	Rhyo	578115	6737678	915
Aj11b	Arauk	Rhyo	578128	6737735	915
Aj14	Arauk	Rhyo	578121	6737846	916
Sp2	Arauk	Rhyo	578721	6736102	920
Aj20	Arauk	Rhyo	578098	6737648	924
Arno2	Arauk	Rhyo	578113	6737704	924
Rita1a	Arauk	Rhyo	578096	6737405	924
Rita1b	Arauk	Rhyo	578096	6737405	924
Rita	Arauk	Rhyo	578045	6737515	924
A19	Arauk	Rhyo	578089	6737458	925
Aj21	Arauk	Rhyo	578080	6737610	925
Aj5b	Arauk	Rhyo	578072	6737575	925
Arno1	Arauk	Rhyo	578111	6737690	925
A17	Arauk	Rhyo	577776	6737547	925
Rita3	Arauk	Rhyo	578108	673795	925
A16	Arauk	Rhyo	577921	6737439	940
A+10	Rand	Rhyo	575462	6737029	913
B+10	Rand	Rhyo	575705	6737722	924
C+10	Rand	Rhyo	577434	6737606	920

Anhang III. Untersuchungspunkte

	Vegetation	Geologie	Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
Nel+10	Rand	Rhyo	576790	6738000	912
R1E+10ab	Rand	Rhyo	577363	6737542	915
R1W+12	Rand	Rhyo	577357	6737541	915
R3CE+10	Rand	Rhyo	576782	6738238	915
R3CN+10	Rand	Rhyo	576770	6738261	920
R4NE+15	Rand	Rhyo	576710	6738557	926
R4SW+10	Rand	Rhyo	576696	6738542	926
Rita +10	Rand	Rhyo	575543	6737876	933
S2CE+15	Rand	Rhyo	576720	6738925	929
S2CW+15	Rand	Rhyo	576936	6737931	932
A+20	Rand	Rhyo	577467	6735349	913
B+20	Rand	Rhyo	575704	6737730	925
C+20	Rand	Rhyo	577437	6737595	920
Nel+20	Rand	Rhyo	576791	6738010	912
Rita +20	Rand	Rhyo	575534	6737971	934
S1W+15	Rand	Rhyo	576790	6737866	930
S2E+22	Rand	Rhyo	576728	6738925	931
SCE+15	Rand	Rhyo	576765	6737852	930
RafCap3	Rand	Rhyo	576772	6738250	927
AP41	Rand	Rhyo	575198	6737596	936
Bar1	Rand	Rhyo	575876	6737965	917
C3N	Rand	Rhyo	574482	6737344	920
C5	Rand	Rhyo	574550	6737395	920
C7	Rand	Rhyo	574843	6737352	920
R1M	Rand	Rhyo	577344	6737537	915
R3Ma	Rand	Rhyo	576772	6738250	920
R3Mb	Rand	Rhyo	576772	6738250	920
R4Ma	Rand	Rhyo	576702	6738550	926
R4Mb	Rand	Rhyo	576702	6738550	926
RafCap1	Rand	Rhyo	576775	6737852	935
RafCap4	Rand	Rhyo	576702	6738550	926
RafCap5	Rand	Rhyo	574851	6737684	920
S1CMa	Rand	Rhyo	576775	6737852	930
S1CMb	Rand	Rhyo	576775	6737852	930
S2E+35a	Rand	Rhyo	576735	6738925	931
S2E+35b	Rand	Rhyo	576735	6738925	931
Sattler Col	Rand	Rhyo	576765	6737852	937
Sattler Roup	Rand	Rhyo	576718	6737796	937
SattlerCap2	Rand	Rhyo	576925	6738925	932
SC2Ma	Rand	Rhyo	576925	6738925	932
SC2Mb	Rand	Rhyo	576925	6738925	932
SC2Mc	Rand	Rhyo	576925	6738925	932
A 0	Saum	Rhyo	575457	6738017	913
Nel0	Saum	Rhyo	576791	6737990	912
R1W0	Saum	Rhyo	577333	6737535	915
R1N0	Saum	Rhyo	577352	6737550	916
R3S0	Saum	Rhyo	576774	6738238	918
C0	Saum	Rhyo	577432	6737615	919
R3CW0	Saum	Rhyo	576784	6737825	920
R3E0	Saum	Rhyo	576751	6738238	920
R3CN0	Saum	Rhyo	576770	6738264	921
A10b	Saum	Rhyo	576611	6738004	924
B0	Saum	Rhyo	575715	6737735	924
R4SE0	Saum	Rhyo	576744	6738535	925

Anhang III. Untersuchungspunkte

	Vegetation	Geologie	Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
R4SW0	Saum	Rhyo	576685	6738535	925
R4NW0	Saum	Rhyo	576685	6738565	926
S1CS0	Saum	Rhyo	576795	6737856	929
S1CW0	Saum	Rhyo	576803	6737870	929
SC2S0	Saum	Rhyo	576925	6738905	930
SCE0	Saum	Rhyo	576755	6737852	930
Rita 0	Saum	Rhyo	575552	6737968	932
S2CW+2	Saum	Rhyo	576952	6737928	932
SC2E+3	Saum	Rhyo	576710	6738925	932
S2CN0	Saum	Rhyo	576918	6737929	934
Sat Bacch	Saum	Rhyo	576731	6737802	937
SatCampColl	Saum	Rhyo	576865	6737953	938
A-10	Camp	Rhyo	575461	6738010	912
Nel-10	Camp	Rhyo	576792	6737980	912
R1S-10	Camp	Rhyo	577356	6737525	914
R1E-10	Camp	Rhyo	577389	6737542	915
R1W-10	Camp	Rhyo	577323	6737532	915
R3S-10	Camp	Rhyo	576775	6738228	916
C-10	Camp	Rhyo	577426	6737621	919
R3CW-10	Camp	Rhyo	576671	6738238	920
R3E-14	Camp	Rhyo	576742	6738241	920
B-10	Camp	Rhyo	575721	6737743	924
R4SW-10	Camp	Rhyo	576678	6738527	924
R4NE-10	Camp	Rhyo	576730	6738572	927
S1CS-10	Camp	Rhyo	576795	6737847	928
S1W-10	Camp	Rhyo	576770	6737870	928
SC2S-12	Camp	Rhyo	576925	6738895	928
Rita-10	Camp	Rhyo	575561	6737964	930
S2CE-15	Camp	Rhyo	576690	6738925	930
S1CE-10	Camp	Rhyo	576747	6737854	931
S1CN-10	Camp	Rhyo	576772	6737886	931
S2CW-10	Camp	Rhyo	576982	6738925	932
Nel-20	Camp	Rhyo	576793	6737970	912
A-20	Camp	Rhyo	575456	6737996	913
C-20	Camp	Rhyo	577421	6737627	919
R3CW-20	Camp	Rhyo	576661	6738238	920
R3CN-20	Camp	Rhyo	576770	6738270	922
B-20	Camp	Rhyo	575729	6737754	923
R4SE-20	Camp	Rhyo	576760	6738520	923
R4SW-20	Camp	Rhyo	576670	6738520	924
R4NW-20	Camp	Rhyo	576670	6738581	926
R4NE-20	Camp	Rhyo	576740	6738580	928
S1CS-20	Camp	Rhyo	576795	6737835	928
S1W-20	Camp	Rhyo	576760	6737870	928
SC2S-20	Camp	Rhyo	576925	6738885	928
Rita-20	Camp	Rhyo	575563	6737955	930
S1CE-20	Camp	Rhyo	576731	6737802	932
S2CW-20	Camp	Rhyo	576972	6737932	933
S2CN-20	Camp	Rhyo	576912	6737946	936
C2N	Camp	Rhyo	574525	6737229	912
NP Ar	Camp	Rhyo	575249	6738477	913
NelCampColl	Camp	Rhyo	575178	6738408	916

Anhang III. Untersuchungspunkte

	Vegetation	Geologie	Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
Hangcamp	Camp	Rhyo	575718	6737906	917
A 1	Camp	Rhyo	574995	6738026	918
Moormast	Camp	Rhyo	576991	6737751	919
NelWegknick	Camp	Rhyo	575228	6738469	919
A2b	Camp	Rhyo	575480	6737893	920
CRN	Camp	Rhyo	574005	6738995	920
A 2	Camp	Rhyo	575045	6737893	923
19 Deg	Camp	Rhyo	577251	6737610	925
C10	Camp	Rhyo	575021	6737754	927
C11	Camp	Rhyo	574841	6737634	928
C2 aus	Camp	Rhyo	575216	6738738	930
Ap36	Camp	Rhyo	575382	6737774	933
Rita	Camp	Rhyo	575640	6737951	933
Ap37	Camp	Rhyo	575340	6737757	934
Ap38	Camp	Rhyo	575313	6737720	934
Kuhkopf	Bacch	Bas	579537	6733095	903
N9	Bacch	Rhyo	581496	6739155	908
M18	Bacch	Rhyo	579697	6738577	910
M12	Bacch	Rhyo	579808	6738551	916
M11	Bacch	Rhyo	579769	6738598	918
M5	Bacch	Rhyo	580015	6738397	918
M6	Bacch	Rhyo	579905	6738255	918
M7	Bacch	Rhyo	580012	6738322	918
MBColl	Bacch	Rhyo	579762	6738592	918
AP21	Bacch	Rhyo	576737	6737807	920
M20	Bacch	Rhyo	579684	6738550	920
Noack	Bacch	Rhyo	579531	6738263	921
2.Pf.	Bacch	Rhyo	579815	6738320	924
3.pf	Bacch	Rhyo	579708	6738226	924
A13Deg	Bacch	Rhyo	577401	67737605	928
Za16	Tib	Rhyo	580150	6735599	630
Za15	Tib	Rhyo	579095	6735605	665
Tibseeab	Tib	Bas	581830	6739113	900
N7	Tib	Rhyo	580928	6739022	909
N8	Tib	Rhyo	581163	6739128	910
M16	Tib	Rhyo	578165	6738595	915
Ritasek	Tib	Rhyo	578382	6738701	916
TSS	Tib	Rhyo	579054	6737629	918

Bodenprofile		Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
Trans		578679	6737827	
Arauk		578045	6737515	
Rand		576718	6737796	
Gras		575045	6737893	
R3CM		576820	6738285	
R4C		576702	6738550	
R1C		577392	6737572	
S2C		576973	6738960	
S1C		576823	6737887	
Moorprofile		Hochwert	Rechtswert	Höhe (m)
Gras		575043	6737789	
Arauk		578072	6737575	

Anhang IV. Bodenparameter

Geo	Vegtyp	Probe	TG	NG	WK	pH	C/N	C [%]	N [%]
Bas	Matl	Inselab-120				4.40	14.23	7.64	0.54
Bas	Matl	Inselkuhle	82.82	171.94	2.08	3.60	8.75	9.56	1.09
Bas	Matl	Seeab450					11.25	6.85	0.61
Bas	Matl	Seeab475					10.94	9.15	0.84
Bas	Matl	Seeab770	86.37	180.63	2.09		12.16	10.66	0.88
Bas	Matl	Seeab650	107.64	202.45	1.88		13.00	16.96	1.30
Bas	Matl	Seeab700	79.22	172.93	2.18		10.38	10.63	1.02
Bas	Matl	See635	70.20	160.22	2.28		14.61	19.10	1.31
Bas	Matl	Za11					9.96	7.47	0.75
Bas	Matl	Za16					10.90	5.94	0.54
Bas	Matl	RAP2				6.20			
Bas	Matl	Seeab595	79.52	172.21	2.17	6.40			
Bas	Matl	VP500				5.02			
Bas	Matl	VP520				6.17			
Bas	Matl	VP575	56.84	150.87	2.65	5.30			
Bas	Matl	Vp750				4.70			
Bo	Matl	Ausltati				4.70	13.54	1.26	0.09
Bo	Matl	TresForquillias					10.24	5.01	0.49
Rhyo	Matl	Seeab615					13.27	13.88	1.05
Rhyo	Matl	Seeab550				5.16	10.50	3.46	0.33
Rhyo	Matl	VP550				5.21			
Rhyo	Matl	VP625				4.99			
Bas	Trans	E5					10.40	10.42	1.00
Bas	Trans	Za20	106.40	212.54	2.00	4.70	9.25	6.50	0.66
Bas	Trans	Za9 Matl				4.70	9.34	10.57	1.13
Bas	Trans	E4				4.70	9.94	6.12	0.62
Bas	Trans	E11				4.50	10.02	7.05	0.70
Bas	Trans	Wf0				4.60	11.37	8.22	0.72
Bas	Trans	E5				4.50	11.00	15.11	1.37
Bas	Trans	EColl	128.20	234.90	1.83		12.46	5.00	0.38
Bas	Trans	E20	88.85	183.13	2.06	4.10	10.87	5.00	0.40
Bas	Trans	Sp8					11.53	5.89	0.51
Bas	Trans	Sp1	101.70	202.00	1.99	4.24	12.96	4.17	0.32
Bas	Trans	E10b				4.40	11.32	6.94	0.61
Bas	Trans	E1	139.93	215.06	1.37	4.40	12.67	6.93	0.55
Bas	Trans	E3a					12.67	14.25	1.12
Bas	Trans	E2					11.59	5.91	0.51
Bas	Trans	E6					11.31	8.86	0.78
Bas	Trans	E13					10.17	6.17	0.61
Bas	Trans	Ba1				4.70	11.37	8.22	0.72
Bas	Arauk	Z30	77.94	189.44	2.43	3.90	14.86	17.00	1.25
Bas	Arauk	Kuh8	75.43	182.56	2.51	4.80	13.64	10.87	0.80
Bas	Arauk	Z29	103.66	181.88	1.75	4.40	12.12	7.27	0.60
Bas	Arauk	Kuh9	68.52	177.34	2.59	4.00	11.59	16.00	1.17
Bas	Arauk	Z27	53.21	162.46	3.05	3.50	15.33	14.00	0.70
Bas	Arauk	Z25	65.99	180.84	2.74	3.70	15.39	11.41	0.74
Bas	Arauk	Z24	67.29	184.67	2.74	4.60	13.26	12.66	0.95
Bas	Arauk	Z28	80.83	193.80	2.40	4.30	13.26	8.39	0.63
Bas	Arauk	Churrasko	53.19	164.34	3.09	4.00	12.05	14.50	1.12
Bas	Arauk	Kuh6	65.68	179.94	2.74	4.90	15.35	15.40	1.00
Bas	Arauk	Z22	96.05	191.73	2.00	4.30	13.83	9.98	0.72
Bas	Arauk	KuhColl	100.34	203.86	2.03	3.60			
Bas	Arauk	Z21	64.29	168.59	2.62	4.70			
Bas	Arauk	Z23	86.07	201.25	2.34	4.30			

Anhang IV. Bodenparameter

Geo	Vegtyp	Probe	TG	NG	WK	pH	C/N	C [%]	N [%]
Rhyo	Arauk	Aj11	57.81	150.11	2.60	3.90	13.73	16.30	1.19
Rhyo	Arauk	Aj22				4.30	12.87	11.49	0.89
Rhyo	Arauk	Aj23	44.11	157.44	3.57	3.80	14.21	17.39	1.22
Rhyo	Arauk	Aj63					13.67	15.05	1.10
Rhyo	Arauk	RitaAr4					15.21	29.05	1.91
Rhyo	Arauk	Rita3					14.20	26.08	1.84
Rhyo	Arauk	Sp3b					12.50	13.97	1.12
Rhyo	Arauk	A15b	56.71	168.50	2.97		13.91	12.33	0.89
Rhyo	Arauk	A19	38.27	129.25	3.38	4.50			
Rhyo	Arauk	ArSim1				4.20			
Rhyo	Arauk	A16				3.90			
Rhyo	Arauk	ArSim3				4.60			
Rhyo	Arauk	Aj20				4.90			
Rhyo	Arauk	Ap29	23.70	121.20	5.11	4.72			
Rhyo	Arauk	Ap34b	59.00	147.00	2.49	4.20			
Rhyo	Arauk	Arbew1				4.20			
Rhyo	Arauk	Arbew3				3.80			
Rhyo	Arauk	ArWolf				4.00			
Rhyo	Arauk	As3	41.33	137.40	3.32	3.90			
Rhyo	Arauk	Kuh11				4.10			
Rhyo	Arauk	A17				4.80			
Rhyo	Arauk	N3				4.50			
Rhyo	Arauk	ArSim1	36.81	175.66	4.77	3.70			
Rhyo	Arauk	ArSim2	33.51	138.15	4.12	4.17			
Rhyo	Arauk	ArSim3	36.82	148.53	4.05	4.40			
Rhyo	Rand	T9	67.05	169.16	2.52	3.80			
Rhyo	Rand	Z5c				3.80			
Rhyo	Rand	R4NE+15				4.40	16.84	22.46	1.33
Rhyo	Rand	S1CW+15				4.00	16.38	27.01	1.65
Rhyo	Rand	S2CE+35				4.30	16.29	28.10	1.72
Rhyo	Rand	S2E+15	49.83	152.23	3.05	4.50	17.79	32.11	1.80
Rhyo	Rand	R1E+10				4.30	16.56	23.37	1.41
Rhyo	Rand	S2E+22				4.70	16.46	23.83	1.45
Rhyo	Rand	Bar1	43.21	152.47	3.53	3.80	15.45	27.53	1.78
Rhyo	Rand	SC1E+10	56.88	175.77	2.84	4.80	16.79	23.06	1.37
Rhyo	Rand	S2CM	78.77	165.76	2.10	4.20	16.31	25.17	1.54
Rhyo	Rand	R1N+12				4.00	15.71	26.22	1.67
Rhyo	Rand	R1M				4.70	17.38	30.17	1.74
Rhyo	Rand	R4SW+10				4.40	15.92	23.15	1.45
Rhyo	Rand	AS5	65.89	147.15	2.23	4.00	16.33	19.50	1.16
Rhyo	Rand	R3CE+10	56.88	175.77	2.84	3.60	17.70	27.38	1.55
Rhyo	Rand	Ap21	54.10	164.00	3.03	3.63	16.57	25.65	1.55
Rhyo	Rand	NelTrans1+20	61.65	164.00	2.66	4.20	16.57	25.65	1.55
Rhyo	Rand	R3SW+10				3.80	16.57	25.65	1.55
Rhyo	Rand	TD+10	46.13	168.86	3.66	4.40	16.57	25.65	1.55
Rhyo	Saum	R4Sw0				3.60	17.84	18.17	1.02
Rhyo	Saum	R4NW0				4.70	17.74	23.49	1.32
Rhyo	Saum	Raf4Se0				3.70	16.94	12.46	0.74
Rhyo	Saum	S2CE+2				4.00	15.27	19.20	1.26
Rhyo	Saum	R3N0	50.62	141.89	2.80	4.80	16.87	23.65	1.40
Rhyo	Saum	CS2N0				4.80	23.65	31.56	1.33
Rhyo	Saum	S2W+3				3.80	16.37	22.42	1.37
Rhyo	Saum	TB0	97.37	179.03	1.84	4.70	17.04	22.03	1.29
Rhyo	Saum	R3CS0	55.24	147.25	2.67	5.00	16.38	19.52	1.19

Anhang IV. Bodenparameter

Geo	Vegetationstyp	Probe	TG	NG	WK	pH	C/N	C [%]	N [%]
Rhyo	Saum	R1W0	50.57	162.00	3.20	5.10	15.62	20.31	1.30
Rhyo	Saum	R1N0				4.60	16.32	20.34	1.25
Rhyo	Saum	M1CN0				4.40	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	M1CS0				5.30	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	M1CW0	75.00	160.39	2.14	4.50	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	M1CM				4.40	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	Tnel0	88.40	197.50	2.23	4.90	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	S1CW0	57.54	165.77	2.88	4.10	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	S2CS0				4.90	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	S2CW0	63.31	178.89	2.83	4.40	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Saum	SC1S0				4.50	22.75	1.40	1.22
Rhyo	Saum	TD0	60.00	176.20	2.94	4.20	17.28	21.20	1.22
Rhyo	Camp	R4NW-10				4.80	16.90	30.15	1.78
Rhyo	Camp	R4SE-10				4.20	17.09	12.40	0.73
Rhyo	Camp	R4SE-20				4.40	16.03	14.51	0.91
Rhyo	Camp	R4SW-10				4.50	17.39	20.65	1.19
Rhyo	Camp	R4SW-20				3.70	17.94	15.73	0.88
Rhyo	Camp	R4NE-10	68.90	185.00	2.69	4.20	17.08	17.40	1.02
Rhyo	Camp	R4NW-20				4.60	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S1CN-10	64.92	180.82	2.79	3.90	16.34	19.51	1.19
Rhyo	Camp	S1CW-20	88.66	184.42	2.08	4.50	17.61	18.81	1.07
Rhyo	Camp	R3CN-20				3.90	17.09	21.48	1.26
Rhyo	Camp	R3W-10				3.20	18.02	26.91	1.49
Rhyo	Camp	R1E-10	74.40	185.44	2.49	3.90	17.59	14.83	0.84
Rhyo	Camp	R1S-10	58.15	172.56	2.97	4.10	15.87	24.33	1.53
Rhyo	Camp	S2W-10				4.30	17.48	19.05	1.09
Rhyo	Camp	S2W-24				4.30	17.80	17.28	0.97
Rhyo	Camp	R3CS-10				4.50	17.48	24.17	1.38
Rhyo	Camp	R1S-20				3.90	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	R1W-10				4.20	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S1CW-10				4.30	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S1CW-10	80.00	180.01	2.25	4.20	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S2-10				4.40	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S2S-20				4.80	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S2CS-12				3.70	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	S2N-20				4.50	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	SC1S-20				4.80	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	SC1N-20				5.70	17.18	19.81	1.16
Rhyo	Camp	A1	43.92	166.05	3.78	4.70	14.80	21.55	1.46
Rhyo	Camp	A2	77.71	175.43	2.26	4.60	15.70	11.00	0.64
Rhyo	Camp	Moormast				4.20	14.07	13.14	0.93
Rhyo	Camp	TB4b	121.68	205.64	1.69	4.80	16.68	14.63	0.88
Rhyo	Camp	Ap36				3.20	16.82	24.16	1.44
Rhyo	Camp	R3S-10	59.34	179.35	3.02	4.60	17.53	24.63	1.40
Rhyo	Camp	S2E-15	69.53	183.31	2.64	4.20	19.34	18.42	0.95
Rhyo	Camp	R3S-20	62.53	181.37	2.90	4.60	18.60	19.66	1.06
Rhyo	Camp	TB4	95.40	176.26	1.85	3.70	16.72	26.86	1.61
Rhyo	Camp	TB0	95.90	181.60	1.89	4.40	17.53	24.63	1.40
Rhyo	Camp	Dcamp				4.20	18.20	22.94	1.26
Rhyo	Camp	A2C	77.71	175.43	2.26	4.80	15.76	22.00	1.57

Anhang IV. Bodenparameter

Geo	Vegetationstyp	Probe	TG	NG	WK	pH	C/N	C [%]	N [%]
Rhyo	Camp	SemiaridMast				4.80	12.44	9.80	0.79
Rhyo	Camp	Ap38Camp				4.70	18.33	17.44	0.95
Rhyo	Camp	A3	79.65	196.90	2.47	4.90	18.33	17.44	0.95
Rhyo	Bacch	3.Pf				2.70	13.73	11.27	0.82
Rhyo	Bacch	A8bBach				3.60	15.96	21.16	1.33
Rhyo	Bacch	M5				3.70	13.44	9.55	0.71
Rhyo	Bacch	MB					13.91	11.95	0.86
Rhyo	Bacch	2.Pf				4.20			
Rhyo	Bacch	M12Bacch				4.20			
Rhyo	Bacch	M13				4.20			
Rhyo	Bacch	M17				4.60			
Rhyo	Bacch	M21Bacch				4.30			
Rhyo	Bacch	M7Bach				4.50			
Rhyo	Bacch	N9	83.14	170.00	2.04	4.90			
Rhyo	Bacch	Sattler Bacch	82.00	194.18	2.37	4.50			
Rhyo	Tibouch	M16				4.20	13.39	10.86	0.81
Rhyo	Tibouch	M6Tib				4.20	16.23	14.84	0.91
Rhyo	Tibouch	M8Tib				0.00	15.54	15.13	0.97