

**DIE PHYTOGEOGRAFISCHEN EINHEITEN VON PARANÁ,
BRASILIEN**

Luciano Farinha Watzlawick

Leif Nutto

Peter Spathelf

Albert Reif

Marcos Vinicius Winckler Caldeira

Carlos Roberto Sanquetta

INHALT

1. EINLEITUNG	7
2. UMWELT UND VEGETATION VON PARANÁ	8
2.1 KLIMAREGIONEN.....	8
2.2 GEOLOGIE UND BÖDEN.....	9
2.3 PHYTOGEOGRAFISCHE UND PHYTOÖKOLOGISCHE GLIEDERUNG.....	13
3. PHYTO-ÖKOLOGISCHE REGIONEN VON PARANÁ	18
3.1 ÜBERBLICK.....	18
3.2 KÜSTENNAHE VEGETATION.....	19
3.2.1 <i>Mangrove</i>	20
3.2.2 <i>Campos salinos</i>	24
3.2.3 <i>Vegetationskomplex sandiger Strände: "Restingas"</i>	25
3.2.4 <i>Übergang zwischen den Restingas und regionalen Klimaxwäldern</i>	30
Gesellschaftsdynamik: Eine Fallstudie aus dem Staatswald "Palmito".....	30
3.3 TROPISCHE REGEN- ODER FEUCHTWÄLDER (FLORESTA OMBRÓFILA DENSA).....	31
3.3.1 <i>Planare tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas)</i>	32
3.3.1.1 Standort.....	33
3.3.1.2 Vegetation.....	33
3.3.1.3 Übergang zu Sumpfwald.....	34
3.3.1.4 Nutzung und Gefährdung.....	34
3.3.2 <i>Tropische Regenwälder des submontanen Lagen (Floresta Ombrófila Densa Submontana)</i>	35
3.3.2.1 Standort.....	35
3.3.2.2 Vegetation.....	35
3.3.2.3 Gesellschaftsdynamik.....	37
3.3.3 <i>Montane tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa Montana)</i>	38
3.3.3.1 Standort.....	38
3.3.3.2 Vegetation.....	39
3.3.4 <i>Hochmontane tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa Altomontana)</i>	40
3.3.4.1 Standort.....	40
3.3.4.2 Vegetation.....	41
3.3.4.3 Nutzung und Gefährdung.....	42
3.3.5 <i>Araukarien-dominierte Regenwälder (Floresta Ombrófila Mista)</i>	43
3.3.5.1 Palaeogeografie und frühere Verbreitung.....	43
3.3.5.2 Standorte.....	43
3.3.5.3 Biologie der Araukarie (<i>Araucaria angustifolia</i>).....	44
3.3.5.4 Vegetation.....	44
3.3.5.5 Nutzungsgeschichte und Gefährdung.....	47
3.4 CAMPOS DE ALTITUDE (SUBALPINE HÖHENKAMPS).....	51
3.4.1 Standort.....	51
3.4.2 Vegetation.....	52
3.4.3 <i>Pflanzengesellschaften des Vegetationskomplexes</i>	52
3.4.4 Nutzung und Gefährdung.....	54
3.5 GRAS-BUSCH-STEPPE (CAMPOS).....	54
3.5.1 Standort.....	54
3.5.2 Vegetation.....	54
3.5.3 Nutzung und Gefährdung.....	56
3.6 SAVANNE (CERRADO) UND BUSCHWALD (CERRADÃO).....	56
3.6.1 Standort.....	56
3.6.2 Vegetation.....	57
3.6.3 Nutzung und Gefährdung.....	58

3.7 SAISONALER HALBIMMERGRÜNER WALD (FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL)	59
3.7.1. Standort.....	59
3.7.2 Vegetation	60
3.7.3 Böden.....	61
3.7.4 Nutzung und Gefährdung.....	62
3.8 SUKZESSIONSSTADIEN ALS HALBNATÜRLICHE ERSATZGESELLSCHAFTEN	62
3.8.1 Verlauf der Sukzession	62
3.8.2 Nutzung und Gefährdung einzelner Sukzessionsstadien.....	65
3.9 VEGETATION DER FLUßAUEN (VÁRZEAS)	65
3.9.1 Flussnahe Auenbereiche.....	66
3.9.1.1 Pioniervegetation.....	67
3.9.1.2 Schizolobium parahyba-Pionierwälder	67
3.9.2 Randbereiche der Auen	67
3.9.2.1 Wasser- und Sumpfvegetation	68
3.9.2.2 Caxetais - Bruchwälder mit <i>Tabebuia cassinoides</i>	68
3.9.3 <i>Calophyllum brasiliensis</i> -Wald.....	71
3.9.4 Alluviale Araukarien-Wälder.....	72
3.9.5 Nutzung und Gefährdung der alluvialen Standorte.....	73
4 AUSBLICK ÜBER DIE ZUKÜNFTIGE ENTWICKLUNG DER VEGETATION IN PARANÁ	75
4.1 KULTIVIERTE ARTEN IN DER LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT	75
4.2 ZIERPFLANZEN DER GÄRTEN UND PARKS	77
4.3 UNKRÄUTER DER LANDWIRTSCHAFT	77
4.4 RUDERALARTEN IN DER STADT.....	78
4.5 WASSERPFLANZEN.....	78
4.6 ZUSAMMENFASSENDE WERTUNG	78
LITERATURVERZEICHNIS	80
ALPHABETISCHE LISTE DER PFLANZENARTEN IN DEN JEWEILIGEN PHYTOGEOGRAPHISCHEN EINHEITEN	84

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1: Klimaregionen von Paraná (nach CAMARGO, 1998, verändert)	8
Abbildung 2: Geologische Karte von Paraná.....	10
Abbildung 3: Die Hauptbodenarten im Bundesstaat Paraná	12
Abbildung 4: Vegetationskarte von Brasilien mit den phytogeografischen Einheiten des Bundesstaates Paraná (nach IBGE, 1995, geändert).....	16
Abbildung 5: Schematische Darstellung der Höhenstufen der Haupt-Vegetationseinheiten (nach Roderjan, 1995)	17
Abbildung 6: Schematisches Profil einer niederen Mangrove (nach RODERJAN et al. 1997).....	22
Abbildung 7: Schematisches Profil einer hohen Mangrove . (nach RODERJAN et al. 1997).....	22
Abbildung 8: Gezeitenbeeinflusste Pionierformation (Mangrove bei Ebbe).....	23
Abbildung 9: Luftwurzeln der hohen Mangrove (Amazonasgebiet).....	23
Abbildung 10: Atemwurzeln und Wurzelbrut der Mangrove.....	24
Abbildung 11: Campo salino mit einer dichten Population des Schlickgrases <i>Spartina montevidensis</i>	25
Abbildung 12: Vegetation der direkt am Meer gelegenen, krautigen "Restinga herbácea" am Pontal do Paraná.	29
Abbildung 13: Aufriss eines Bestandes der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" (nach RODERJAN et al. 1996)	33
Abbildung 14: Schematischer Bestandauftritt in einem submontanen tropischen Regenwald (nach RODERJAN et al. 1997)	36
Abbildung 15: Bestandauftritt in einem montanen tropischen Regenwald (RODERJAN 1994). Der Bestand wird in der Oberschicht zu 70 bis 80% von <i>Ilex paraguariensis</i> , <i>Ocotea catharinensis</i> , <i>Cabranea canjerana</i> , <i>Slonea lasiocoma</i> , <i>Dicksonia sellowiana</i> , <i>Trichipteris sp.</i> , <i>Weinmania discolor</i> , <i>Ilex taubertiana</i> und <i>Drimys brasiliensis</i> geprägt.	39
Abbildung 16: Hochmontaner tropischer Regenwald am Hang des Berges Capivarí bei Campina Grande do Sul mit <i>Ilex microdonta</i> (caúna), <i>Weinmania humilis</i> (graminha-miúda) e <i>Siphoneugenia reitzii</i> (cambu).	40
Abbildung 17: Aufriss eines hochmontanen Regenwaldes (RODERJAN 1994). Der "Krummholz-Bestand" ist einschichtig, mit 4.418 Individuen mit einem Durchmesser in 1,30m Höhe größer als 10 cm je ha extrem stammzahlreich und dicht geschlossen.	42
Abbildung 18: Montaner Araukarien-betonter Regenwald.....	46
Abbildung 19: Aufgelichteter "Campo-Wald" auf dem Gelände der Firma Pizzato bei General Carneiro.....	48
Abbildung 20: Araukarienwälder in der offenen Campo-Landschaft	49
Abbildung 21: Araukarieninsel inmitten der Kulturlandschaft - Feld und Weide	49
Abbildung 22: Vereinzelte Araukarie am Steilabfall der Serra do Mar.....	50
Abbildung 23: Höhenkamp mit caratuva (<i>Chusquea pinifolia</i>)	53
Abbildung 24: Gras-Busch-Steppe.....	55
Abbildung 25: Dessertifizierte Flächen bei der Gemeinde São Francisco de Assis – RS.....	55
Abbildung 26: Campo Cerrado.	57
Abbildung 27: Cerradão.....	58
Abbildung 28: Hydromorphe Savanne (vereda).....	59
Abbildung 29: <i>Aspidosperma polyneuron</i> (peroba-rosa), eine vorherrschende Baumart aus der Familie der Apocynaceae im submontanen saisonalen halbimmergrünen Wald.....	61
Abbildung 30: Capoeira. Frühes Sukzessionsstadium auf aufgegebenen landwirtschaftlichen Flächen mit , einschichtigen Bestand der Melastomataceae <i>Tibouchina</i>	63
Abbildung 31: Anthropogen beeinflusster Capoeirão mit vorherrschender <i>Vochysia bifalcata</i> (guaricica). Diese opportunistische Baumart ist durch rasches Wachstum sowie helles, leicht zu bearbeitendes Holz gekennzeichnet. Sie kommt auch in anderen Sukzessionsstadien vor und ist häufig mit <i>Tibouchina pulchra</i> (jacatirão) vergesellschaftet.....	64
Abbildung 32: Profil eines Aluvialbodens.....	66
Abbildung 33: Bestand mit dem Rohrkolben <i>Typha domingensis</i> (taboa) in einer "Várzea"	68
Abbildung 34: Querprofil einer überschwemmungsbeeinflussten Bruchwaldes mit der Hauptart <i>Tabebuia cassinoides</i> und anderen Arten wie <i>Syagrus romanzoffiana</i> , <i>Tabebuia umbelliflora</i> , <i>Inga edulis</i> und <i>Ilex dumosa</i> (RODERJAN et al. 1997).	69
Abbildung 35: Epiphyten sind in den "Caxetais" stark vertreten	70
Abbildung 36: <i>Calophyllum brasiliensis</i> (guanandi) erhebt sich über <i>Tabebuia cassinoides</i> (caxeta).....	71
Abbildung 37: Flussbegleitender Araukarienwald.....	73
Abbildung 38: Flächenanteile in tausend Hektar der wichtigsten in Paraná angebauten Feldfrüchte im Wirtschaftsjahr 1998/1999 (nach SEAB, 2000).....	76

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 1: Übersicht über die zonale und azonale Vegetation in Abhängigkeit von der Küstennähe, der Meereshöhe, und der Ozeanität des Klimas.....	15
Tabelle 2: Geografische Lage und Höhenzonierung der Tropische Regen- oder Feuchtwälder (Floresta Ombrófila Densa). Es liegen nur wenige bzw. keine längerfristigen Beobachtungen des Klimas in diesen Waldformationen vor. Die Angaben sind nur von lokaler Gültigkeit und nicht repräsentativ.	32
Tabelle 3: Höhenzonale Gliederung der Araukarienwälder in Paraná (nach VELOSO 1991).....	45
Tabelle 4: Ursprüngliche Flächenanteile (vor 1850) der araukariendominierten Waldformationen im Bundesstaat Paraná (nach CASTELA et al. 2001)	47

Vorwort

Der brasilianische Bundesstaat Paraná weist eine interessante Vielfalt von pflanzengeografischen Regionen auf, welche Ausdruck der klimatischen, topografischen, geomorphologischen und pedologischen Variationen des Landes sind. Hieraus resultiert eine beeindruckende biologische Vielfalt, die es zu studieren, erhalten und gegebenenfalls auch nachhaltig zu nutzen gilt.

Bedauerlicherweise ist ein bedeutender Teil der natürlichen Wälder von Paraná während der Periode der Besiedlung zerstört worden. In diesem historischen Prozess wurden die Waldflächen in Acker- und Weideland bzw. Siedlungsflächen umgewandelt. Eine große Anzahl von Pflanzen- und Tierarten ist dabei verschwunden, ohne je untersucht worden zu sein.

Das Bewusstsein für die Notwendigkeit des Schutzes und der nachhaltigen Nutzung der Naturgüter entstand in Brasilien zu Beginn der 80er Jahre des vergangenen Jahrhunderts, als die Brasilianer sich des drohenden Verlustes ihrer natürlichen Ressourcen durch eine irrationale und zerstörerische Nutzung klar wurden. Die verstärkte Hinwendung zum Ressourcenschutz wurde durch die UN-Konferenz in Rio de Janeiro im Jahre 1992 unterstützt. Rio 92 war Ausgangspunkt zum Teil neuer, revolutionärer Ideen hinsichtlich einer nachhaltigen Entwicklung der natürlichen Ressourcen.

Der Rio-Folgeprozess gab einen starken Anstoß zur Erforschung der biologischen Vielfalt der brasilianischen Wälder. Trotz großer Anstrengungen zahlreicher Wissenschaftler bei der Beschreibung der Flora von Paraná ist noch erheblicher Forschungsbedarf zu konstatieren. Dies gilt insbesondere für die detaillierte pflanzengeografische Beschreibung der Regionen Paraná's.

Die vorliegende Arbeit möchte zu einem vertieften Verständnis der pflanzengeografischen Einheiten Paraná's beitragen. Wir sind überzeugt, dass die Arbeit interessierte Leser finden wird, sowohl Studierende, die einen Einstieg in die Materie bekommen möchten als auch Spezialisten, die ihre Kenntnisse vertiefen wollen.

Die Autoren wünschen eine interessante Lektüre.

Luciano Farinha Watzlawick

Leif Nutto

Peter Spathelf

Albert Reif

Marcos Vinicius Winckler Caldeira

Carlos Roberto Sanquetta

1. Einleitung

Im Bundesstaat Paraná im Süden Brasiliens kommt, bedingt durch die dort hohe geomorphologische Vielfalt sowie verschiedene Klimazonen, eine Vielzahl an Pflanzenformationen vor.

In diesem Buch werden auf der Grundlage der verfügbaren Literatur die wichtigen phytogeografischen Einheiten anhand von Leitarten, der floristischen Zusammensetzung, dem strukturellen Aufbau, den geomorphologischen Beschaffenheiten und den vorherrschenden klimatischen Verhältnissen beschrieben. Böden, Nährstoffkreisläufe, Sukzessionsstadien und morphologische Anpassungen wichtiger Leitarten werden einbezogen. Auch nur lokal und kleinflächig auftretende reliktsche Vegetationstypen werden berücksichtigt.

Der Süden Brasiliens wird von den Bundesstaaten Paraná, Santa Catarina und Rio Grande do Sul gebildet. Zusammen nehmen sie eine Fläche von 577.800 km² ein (davon Paraná: 199.709 km²). Im Norden wird das Gebiet von den Bundesstaaten São Paulo und Mato Grosso do Sul begrenzt, im Westen von Paraguay und Argentinien, im Süden von Uruguay, und im Osten vom Atlantischen Ozean.

Etwa 558.700 km² der Fläche dieser drei Bundesstaaten sind landfest. Waldformationen bedeckten ursprünglich etwa 60% der Fläche, Pionierformationen, Gras- und Buschländer etwa 40%. Etwa 19.100 km² der Fläche stellen Gewässer dar (LEITE & KLEIN 1990).

Das vegetationskundliche Wissen über den Süden Brasiliens beruht auf einer langen Geschichte voneinander isolierter und oft lokal sehr begrenzter Forschungen (LEITE & KLEIN 1990). Die methodischen Ansätze sind hierbei sehr vielfältig und heterogen. Ökologische, physiologische und morphologische Ansätze untersuchen Arten, Lebensgemeinschaften, Pflanzenformationen und Landschaften. Eine einheitliche Charakterisierung der Vegetation der Region ist daher kaum möglich (WISNIEWSKI *et al.* 1997). Für manche Arten oder Vegetationstypen wurden viele Details im Hinblick auf Standort, Artenzusammensetzung, Struktur oder Dynamik systematisch untersucht. Bei anderen fehlt einfachstes Grundlagenwissen. Wechselseitige Beeinflussungen, die grundlegend für das Verständnis der Funktionsweise von Ökosystemen sind, sind kaum erforscht. Überlagert werden die natürlichen Wechselbeziehungen von verschiedenen anthropogenen Einflüssen, deren Bedeutung im Einzelfall nur schwer einzuschätzen ist.

Die vorliegende Arbeit stellt das vorhandene Wissen über die Pflanzenformationen des Bundesstaates Paraná im Süden Brasiliens zusammen. Die abiotischen Einflussfaktoren und biotischen Wechselbeziehungen, die zu den heutigen Pflanzenformationen geführt haben, werden aufgezeigt. Die phytogeografischen Einheiten Südbrasilien werden vorgestellt, ein Überblick über die wichtigsten vorkommenden Vegetationseinheiten wird vermittelt.

2. Umwelt und Vegetation von Paraná

2.1 Klimaregionen

Die Lage am Rand der Tropen sorgt in weiten Teilen Südbrasilens für ein Klima, das als humid mit milden Wintern und heißen Sommern zu bezeichnen ist, mit einer nur mäßig ausgeprägten Trockenzeit (HUECK 1966). Mit zunehmender Höhenlage, südlicher Breite sowie Entfernung vom Ozean steigt die winterliche Frostgefährdung an. Der Südwinter kann eine relative Niederschlagsarmut aufweisen. In Paraná können nach CAMARGO (1998) vier Klimaregionen unterschieden werden:

(1) In der subtropisch-feuchten, atlantisch geprägten Klimaregion ("clima subtropical úmida marítima") liegt die mittlere Jahreslufttemperatur zwischen 18 und 22° C (Abb. 1). Die relativ gleichmäßig über das Jahr verteilten Niederschläge erreichen einen Mittelwert von 2.000 mm, dies bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von durchschnittlich 86%. Diese Region umfasst die gesamten Küstenniederungen und wird von der Serra do Mar abgegrenzt, an der sich die durch die warmen Meeresströmungen sehr feuchten Luftmassen stauen und abregnen.

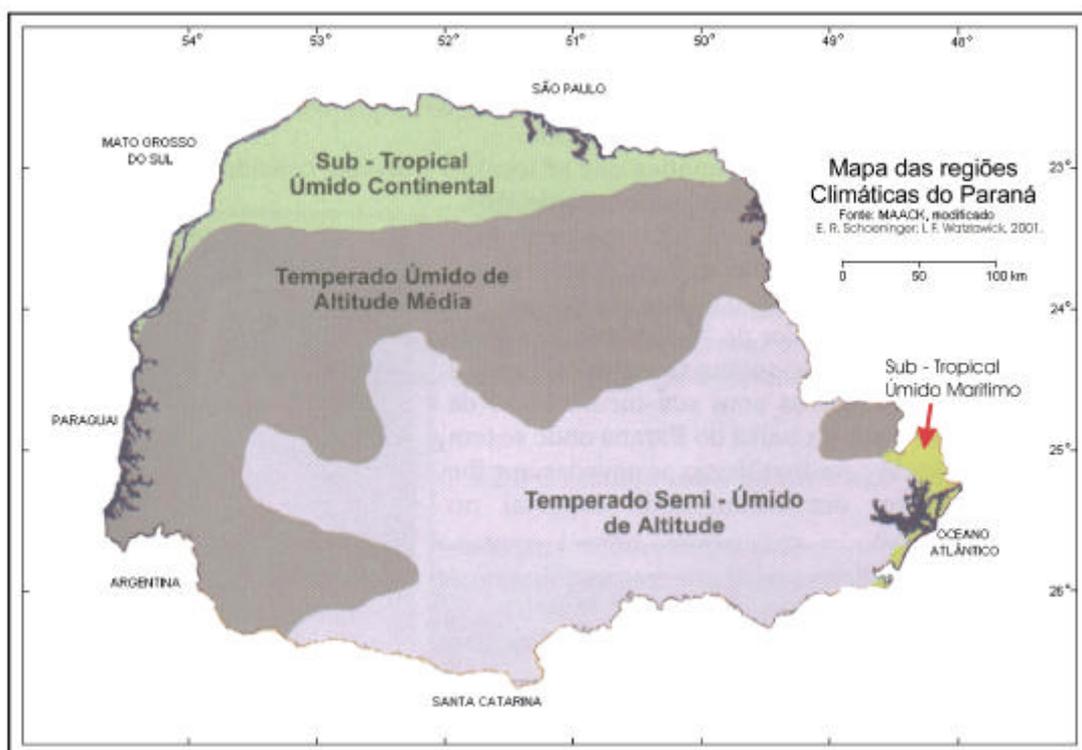


Abbildung 1: Klimaregionen von Paraná (nach CAMARGO 1998, verändert)

(2) Das subtropisch-feuchte Kontinentalklima (subtropical úmido continental) weist ebenfalls mittlere Jahreslufttemperaturen zwischen 18° C und 22° C auf. Der mittlere Jahresniederschlag liegt jedoch mit

1.900 mm etwas niedriger und auch die mittlere Luftfeuchtigkeit ist mit 76% etwas geringer. Die Niederschläge treten gehäuft in den Sommermonaten (Dezember bis März) auf, da in diesem Zeitraum polare Luftmassen aus der Antarktis mit tropischen Luftmassen aus der Äquatorregion zusammentreffen, wodurch heftige Regenfälle ausgelöst werden.

(3) Die gemäßigte, semi-feuchte Klimaregion der Hochlagen (*região temperada semi-úmida de altitude*) zeichnet sich durch eine mittleren Jahresslufttemperatur von 16°C bis 17°C und kühle Winter aus. Die kältesten Monate weisen hier nur eine mittlere Temperatur von unter 11°C auf, Herbst- und Winterfröste und gelegentliche Schneefälle kommen vor. Der mittlere Jahresniederschlag liegt mit 1.350 mm deutlich unter dem der subtropischen Zonen, da die atlantischen Luftmassen hier stark an Einfluss verlieren.

(4) Die feucht-gemäßigten Klimazonen der mittleren Lagen (*região temperada semi-úmida de altitude média*) sind geprägt durch warm-feuchte Sommermonate und kühl-trockene Winter. Die mittlere Jahresslufttemperatur liegt auch hier zwischen 18 und 22°C. Der mittlere Jahresniederschlag beträgt 1480 mm und fällt hauptsächlich in den Sommermonaten.

2.2 Geologie und Böden

Geologie

Die in Paraná vorkommenden geologischen Zeitalter reichen 2,8 Mio. Jahre zurück bis in die Gegenwart. Prinzipiell lassen sich zwei geologische Haupteinheiten ausscheiden: das Paranábecken und der Paranáschild (vgl. Abb. 2).

Der Schild wird von magmatischem und metamorphem Gestein gebildet, von denen die ältesten auf etwa 570 Mio. Jahre zurückdatiert werden können. Dieser Schild ist teilweise von Vulkangestein sowie paläozoischen und mesozoischen Sedimenten bedeckt, die das Paranábecken bilden. Diese Deckschichten wurden teilweise wegerodiert, bedingt durch die Anhebung der Kontinentalplatte im Osten, wodurch der Schild stellenweise freigelegt wurde. Heute bedecken den Schild und das Becken teilweise relativ junge Sedimente.

Unter dem Paranábecken versteht man die zweite und dritte Hochebene von Paraná, die die größte Fläche des Bundesstaates ausmachen. Wie bereits erwähnt handelt es sich um ein sedimentär geprägtes Becken, das sich vor etwa 400 Mio. Jahren im Devon und der Kreidezeit auf der südamerikanischen Plattform gebildet hat. Die leichte aber stetige Absenkung des Beckens erlaubten die Ablagerung von bis zu 5.000m mächtigen Sedimentschichten.

Böden

Die Böden von Paraná sind durch lange, ungestörte Bodenentwicklung, durch die Basenarmut der Ausgangsgesteine und das subtropisch-tropische Klima geprägt. Folgende Bodentypen können unterschieden werden (RACHWAL & CURCIO 1994):

(a) Podsole

In Paraná herrschen Podsole mit sandiger Textur (Sandgehalt > 85 %) vor. Sie kommen vor allem an dem Küstenstreifen und den vorgelagerten Inseln vor (RACHWAL & CURCIO 1994). Neben einem

eluvierten A-Horizont (A_{eh}) findet sich ein mit Huminstoffen, Eisen- und/oder Aluminium-Sesquioxiden angereicherter B_h - oder B_{ir} -Horizont. In küstennahen Senken und Muldenlagen gehen Podsole in hydromorphe Böden (Gley-Podsol, Gley) bis hin zu Stagnogley über.

Aufgrund der Auswaschungserscheinungen sind Podsole sehr arm an Nährstoffen und im Unterboden durch Ortsteinbildung (= Ausfällung der Sesquioxide) zum Teil wasserundurchlässig und nicht durchwurzelbar.

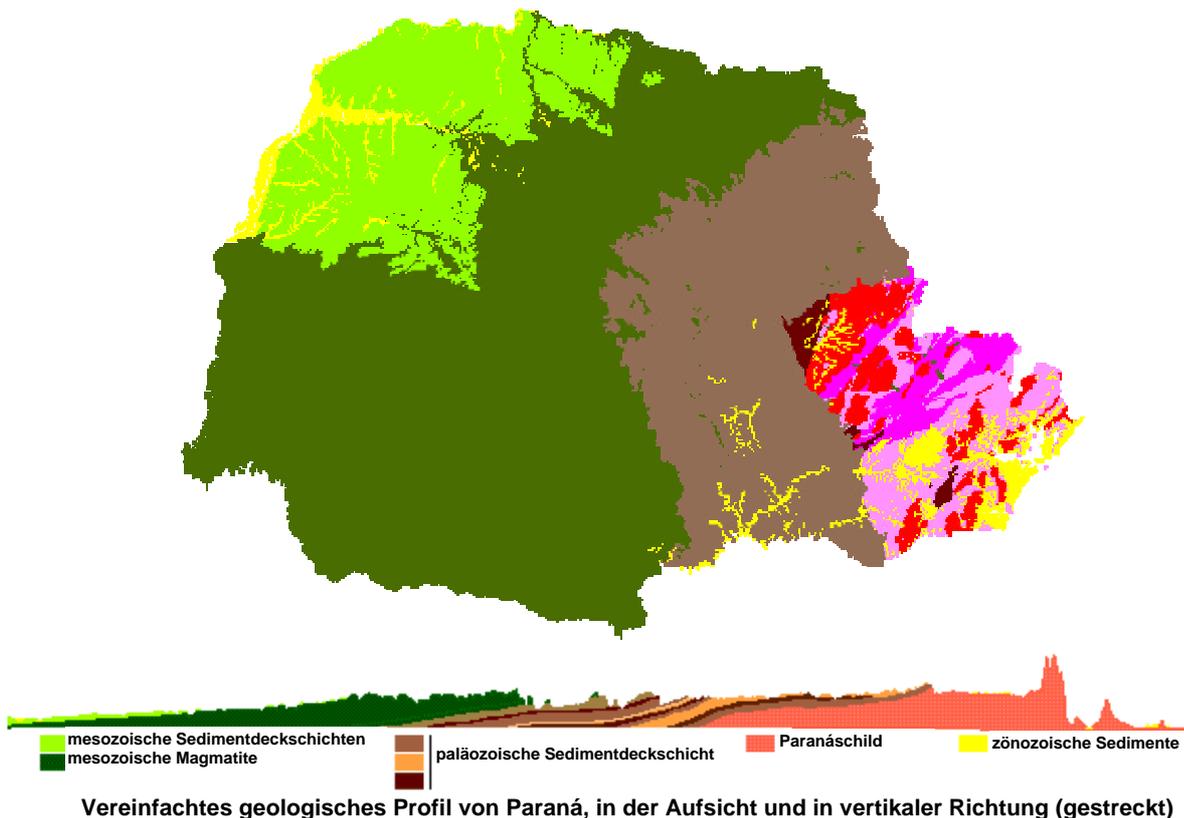


Abbildung 2: Geologische Karte von Paraná

(b) Gleye

Gleyböden sind hydromorphe mineralische Böden, die aus alluvialen oder kolluvialen Ablagerungen hervorgegangen sind und vor allem in Muldenlagen vorkommen. Sie zeichnen sich durch einen hydromorphen Oberboden mit auffällig grauem Gleyhorizont aus, der aus der Reduktion oder Auswaschung von Eisen aus den oberen 50cm hervorgerufen wird. Sie sind von einer sandigen bis lehmigen Textur und je nach Ausgangssubstrat wechselnder Fruchtbarkeit. Sie kommen vor allem in der Nähe von Flüssen, zusammen mit Alluvialböden, und in Senken vor.

(c) Organische Böden

Böden aus organischem Material (Torf) entstehen durch ein Überwiegen des Aufbaues von Biomasse gegenüber den abbauenden Prozessen (RACHWAL & CURCIO 1994), bedingt durch anaerobe Verhältnisse aufgrund von Vernässung, Basenarmut sowie niedrige pH-Werte.

Sie besitzen eine geringe Dichte von nur 0,1 bis 0,3 g/cm³ und einen Karbonatgehalt < 8%. Dies begünstigt die Entstehung von Anmoor (= Gehalt an Mineralboden im Oberboden zwischen 15 und 30 %) und Torf (< 15 % Mineralbodenanteil im Oberboden). Torfböden kommen in Paraná vor allem in Senken der Niederungen des Küstenstreifens ("Caxetais", mindestens 40 cm bis mehrere Meter mächtig), kleinstandörtlich in Senken der "Restinga" und in den tropischen Hochlagen ("Campos de Altitude") vor.

(d) Lithosole

Die Lithosole sind schwach entwickelte mineralische Böden, die sich aus unterschiedlichen Ausgangsgesteinen entwickelt haben. In Paraná sind sie hauptsächlich aus basischem und saurem Gestein vulkanischen Ursprungs hervorgegangen. In Silikatfelsregionen entwickelten sich die Lithosole zu flachgründigen Rankern mit geringer Wasserspeicherfähigkeit mit einem schwach ausgeprägten A-Horizont über einem mächtigen C-Horizont. Diese Böden sind im Allgemeinen sehr anfällig für Erosion und sollten nicht landwirtschaftlich genutzt werden, da die Erhaltung in hohem Maße von der Intaktheit der natürlichen Vegetation abhängt.

e) Alluvialböden

Diese Böden werden von alluvialen Sedimenten gebildet und kommen hauptsächlich an Flussufern vor. Sie setzen sich aus einem flachen A-Horizont und verschiedenen Schichten mit stark variierender physikalischer und chemischer Eigenschaften zusammen. Da der Materialeintrag über die wechselnden Wasserstände der Flüsse erfolgt, haben sie mit dem Ausgangsgestein vor Ort in der Regel wenig zu tun. Abhängig von der Bodenentwicklung sind sie in der Regel sehr fruchtbar und von wechselnder Textur.

Böden der Mangroven. In den Mangroven herrschen sandig-tonige Böden sedimentären Ursprungs mit hohem Silikatgehalt vor, die reich an organischem Material sind. Durch die marine Beeinflussung sind sie stark salzhaltig, hydromorph und besitzen eine hohe Kationenaustauschkapazität. Die Schleppekraft des Wassers beim Gezeitenwechsel macht diese Böden instabil und von dem Schutz der sie bedeckenden Vegetation abhängig.

(f) Terra Rossa ("Terra Roxa") und Terra Bruna

Bei der Terra Rossa und Terra Bruna handelt es sich um mineralische Böden, die sich auf diabasischem Ausgangsgestein oder Basalt entwickelt haben. Sie zeichnen sich durch einen stark tonhaltigen B₁-Horizont aus. Durch den hohen Eisenanteil sind sie rötlich bis rotbraun, woher auch der Name "Terra Rossa" (Terra Roxa) oder "Terra Bruna" herrührt. Im Allgemeinen besitzen diese gut strukturierten Böden eine hohe Fruchtbarkeit. Die Terra Rossas werden in Paraná mehr mit tieferen Lagen assoziiert (unter 800m NN), wo das warme Klima eine intensivere Verwitterung verursacht und der Eisengehalt der Böden damit höher ist. Die Terras Brunas finden sich dagegen in der Regel auf Höhenlagen über 800m NN.

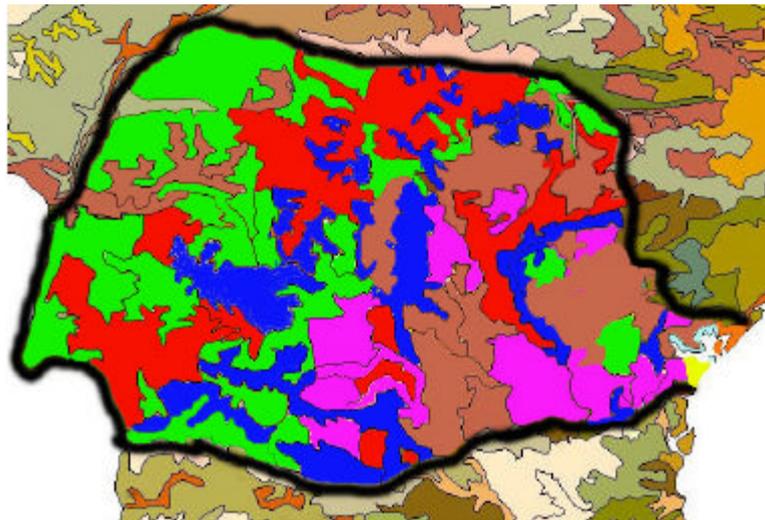
(g) Ferralsole oder Latosole

Die Ferralsole oder Latosole, im englischsprachigen Raum auch Oxisole genannt, sind intensiv tiefgründig verwitterte mineralische Böden der Tropen und Subtropen. Sie können aus nahezu allen Ausgangsgesteinen hervor gehen, da die klimatischen Bedingungen und die langen Entwicklungszeiträume die tiefgründige Verwitterung ausmachen. Neben Eisen- und Aluminiumoxiden bestehen sie praktisch nur noch aus Kaolinit. Durch den Vorgang der Desilifizierung sind alle Alkali- und Erdalkalitionen sowie Kieselsäuren ausgewaschen, die Böden besitzen nur geringe Kationenaustauschkapazität. In Paraná kommen sie hauptsächlich in schwach hügeligem Gelände,

gelegentlich aber auch in dem Gebirge "Serra do Mar" vor. Es werden hier vier Latosole ausgeschieden:

- Roter Latosol (Latossolo Roxo)
- Brauner Latosol (Latossolo Bruno)
- Dunkelroter Latosol (Latossolo Vermelho-Escuro)
- Gelbroter Latosol (Latossolo Vermelho-Amarelo)

Bei den beiden ersten handelt es sich um Böden deren Ausgangsgestein aus Basalt besteht, die letzten beiden kommen über Graniten, Magmatiten und Sandstein vor. Sie unterscheiden sich durch die Farbe die weitgehend von der Form und dem Anteil der sich darin befindlichen Eisenoxide abhängt.



 Cambisole, überwiegend Braunerden (Cambissolos)	 Quartzige Sande (Areia Quartzosa)
 Gleyböden (Solos Gley)	 Lithosole (Solos Litolicos)
 Halosole (Solos Salinos)	 Terra Rossa (Terra Roxa)
 Ferralsole (Latosolos)	 Podsol (Podzol)
 Podsolierte Böden (Solos Podzolicos)	

Abbildung 3: Die Hauptbodenarten im Bundesstaat Paraná

(h) Cambisole

Bei den Cambisolen in Paraná handelt es sich um schwach entwickelte, mineralische und nicht hydromorphe Böden mit, je nach Ausgangssubstrat, sehr unterschiedlichen Eigenschaften. Der B-Horizont ist cambisch, d.h. er unterscheidet sich von dem darüber befindlichen Horizont und vom Ausgangsmaterial durch eine Veränderung der Farbe oder der Struktur. Oft kommen sie im kleinräumigen Wechsel gemeinsam mit Podsolon, Latosolen und Litosolen vor. Fruchtbarkeit und Bodenstabilität hängen stark von der Gründigkeit und dem Relief ab. Ein Großteil der Cambisole in Paraná sind den Braunerden zuzuordnen.

(i) Quartzige Sande

Das Substrat der quartzigen Sande besteht zu über 85% aus der Korngrößenfraktion Sand, in der Regel stark silikathaltig. Sie sind sehr nährstoffarm und besitzen eine geringe Wasserspeicherfähigkeit, beide Faktoren hängen stark von der Menge an organischem Material ab. Je nach Lage kann es sich dabei auch um hydromorphe Böden handeln. In Paraná kommen sie an der Küste vor oder in den Regionen, wo Sandsteine an der Erdoberfläche anstehen.

2.3 Phytogeografische und phytoökologische Gliederung

Die Arbeiten von MAACK (1968) und VELOSO et al. (1991) bilden die Grundlage für eine phytogeografische Gliederung des Bundesstaates Paraná.

Einst waren etwa 83% der Oberfläche des brasilianischen Bundesstaates Paraná mit Wald bedeckt. Die restlichen 17% wurden von den savannenartigen "campos", Dünenvegetation, Mangroven und den Verlandungszonen der "várzeas" eingenommen (MAACK 1968).

Eine Vegetationsformation kann im weiteren Sinne als **Wald** bezeichnet werden, wenn sie von Bäumen aufgebaut ist, eine Mindestgröße besitzt und sich somit ein eigenes Bestandesklima herausbildet.

Eine Vegetationsformation kann in einem engeren Sinn als Wald bezeichnet werden, wenn folgende Kriterien erfüllt sind:

- Stratifizierung: Wälder werden meist von mehr als einem Vegetationsstratum aufgebaut. Neben dem Kronendach kommen oft 1 bis 2 weitere Schichten sowie ein Unterstand hinzu.
- Altersklassenverteilung: In Wäldern sind Individuen verschiedener Größe und verschiedenen Alters vorhanden. Die Durchmesserspreitung ist breit, was mit dem Vorhandensein verschiedener Straten bzw. Altersklassen zusammenhängt.
- In reiferen Waldstadien kommt ein hoher Epiphytenbesatz vor (Ausnahme: Mangrove).

Flächige Bestände mit niedrig wachsenden Gehölzen können als **Buschwälder** (mit stammbildenden Bäumen) oder als **Gebüsche** (mit basitonem Sträuchern in Mischung mit Stockausschlägen von Bäumen) bezeichnet werden.

Savannen sind (sub-)tropische Grasländer, die von einer lockeren Gehölzschicht überstellt sein können. Demgegenüber sind **Steppen** temperierte Grasländer mit Winterkälte.

Aus phytogeografischer Sicht kann die Vegetation von Paraná in sechs Gruppen von Pflanzenformationen unterteilt werden (MAACK 1968):

(1) Die Wälder der "**Floresta Atlântica**" erstreckten sich entlang der gesamten Atlantikküste vom Amazonasgebiet bis in den Süden Brasiliens. In Paraná findet man sie im östlichen Teil des Bundesstaates, begrenzt durch das Gebirge "Serra do Mar" und den Atlantik.

(2) Die Regen- oder Feuchtwälder der "**Floresta Ombrofila Densa**" besiedeln Meereshöhen unterhalb 500 m NN im Norden und Osten sowie im Becken des Paraná und seiner Nebenflüsse. Die Flora wird durch eine kurze Trockenzeit beeinflusst, in der 20 bis 50% der Bäume ihr Laub abwerfen.

(3) **Araukarienwälder** nehmen den östlichen Teil der "Serra do Mar", also die Hochebenen des Bundesstaates in Meereshöhen von 500 bis 1200 m ü. NN ein. Der ozeanische Einfluss des Klimas ist hierbei bereits reduziert.

(4) Die "**Campos limpos**" oder "**Campos campestres**" sind von Gräsern geprägte Savannen und Strauchsavannen. Sie bedecken etwa 14% des Bundesstaates, vorzugsweise in den höheren Regionen der drei Hochebenen.

(5) Die "**Campos cerrados**" sind Baumsavannen in den nördlichen und nordöstlichen Landesteilen mit einem Flächenanteil von nur etwa 1%.

(6) **Mangroven**, "**Restingas**", **Röhrichte**, "**Várzeas**", "**Campos alpinos**" und **Felsfluren** auf flachgründigen Böden kommen als azonale Pflanzengesellschaften nur sehr lokal und zerstreut vor.

Die Techniken der Fernerkundung haben in den siebziger Jahren die Kartierung der brasilianischen Vegetation revolutioniert (RODERJAN et al. 1993). Große Fortschritte wurden vor allem mit dem Projekt RADAMBRASIL erzielt. Dieses sollte die Ressourcen der brasilianischen Naturräume Brasiliens mit möglichst hoher Genauigkeit erfassen. Die damals neuen Radartechnologien brachten im Bereich der Subformationen so viele neue Erkenntnisse, dass die bisherigen Klassifikationen überdacht und eine Neugliederung der Vegetationsformationen des Bundesstaates Paraná durchgeführt wurde (VELOSO et al. 1991). Die phytogeografischen Regionen von Paraná wurden nach dem Standard des Brasilianischen Institutes für Geografie und Statistik (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística = IBGE) 1992 und nach VELOSO et al. (1991) neu ausgeschieden (Abb. 4, leicht abgeänderte Fassung).

Dennoch kamen RODERJAN et al. (1993) nach einer vergleichenden Analyse zu dem Schluss, dass die phytogeografische Einteilung des Bundesstaates Paraná, wie sie von MAACK (1968) in den fünfziger Jahren durchgeführt wurde, noch weitgehend Gültigkeit hat. Sie beruht auf einer Analyse von Luftbildern die zur groben Ausscheidung von phytogeografischen Einheiten genutzt wurde. Durch terrestrische Erhebungen erfolgte die Gliederung in Untereinheiten. Es wurde dabei kein systematisches Inventurverfahren angewendet.

Die phytogeografische und phytoökologische Klassifizierung der Vegetation richtet sich nach den vorgegebenen Standards der IBGE (1992). Die Klassifikation wird anhand einer hierarchischen Untergliederung der potenziell natürlichen Vegetation vorgenommen, beginnend bei der Formation (Vegetationsklasse) bis hin zu feineren Untereinheiten ("Subformationen"). Auf der Ebene der Pflanzengesellschaften liegen genaue Kartierungen im Maßstab 1:25.000 und feiner vor. Diese basieren vorrangig auf phytosoziologischen Kriterien, in einigen Fällen ergänzt durch ökologische Studien. Hierdurch können phytoökologische Regionen unterschieden werden. In diesen werden neben den potenziell-natürlichen Vegetationstypen auch nutzungsbedingte anthropogene Ersatzgesellschaften unterschieden.

Tabelle 1: Übersicht über die zonale und azonale Vegetation in Abhängigkeit von der Küstennähe, der Meereshöhe und der Ozeanität des Klimas

		ZONAL	AZONAL			Anthropogene und azonal-reliktische Formationen		
			gewässer-begleitend	Düne	Gezeitenzone	Campos	Estepe (lenhosa)	Gehölz- od. Baum-savanne
ATLANTISCH GEPRÄGT	Hochmontan >1500 m	Floresta ombrófila densa alto montana				Campos alpinos /de altitude		
	Montan 500-1500 m	Floresta ombrófila densa montana						
	Submontan 100-500 m	Floresta ombrófila densa submontana	Floresta ombrófila densa aluvial					
	Planar (terras baixas) <100 (5-50) m	Floresta ombrófila densa das terras baixas	Floresta ombrófila densa aluvial Várzea Caxeta	Restinga	Mangrove Campo salino			
SUBATLANTISCH - KONTINENTAL	Hochmontan >1000 m	Floresta ombrófila mista alto montana						
	Montan 400-1000 m	Floresta ombrófila mista montana -Floresta estacional semidecidual montana	Floresta ombrófila mista aluvial (Galeriewälder)				Campos (Estepe gramíneo – Lenhosa)	Cerrado (Savanna)
	Submontan 50-400 m	Floresta ombrófila mista submontana -Floresta estacional semidecidual submontana (=Floresta tropical subcaducifolia submontana)	-Floresta ombrófila mista aluvial (Galeriewälder) -Floresta estacional semidecidual aluvial					

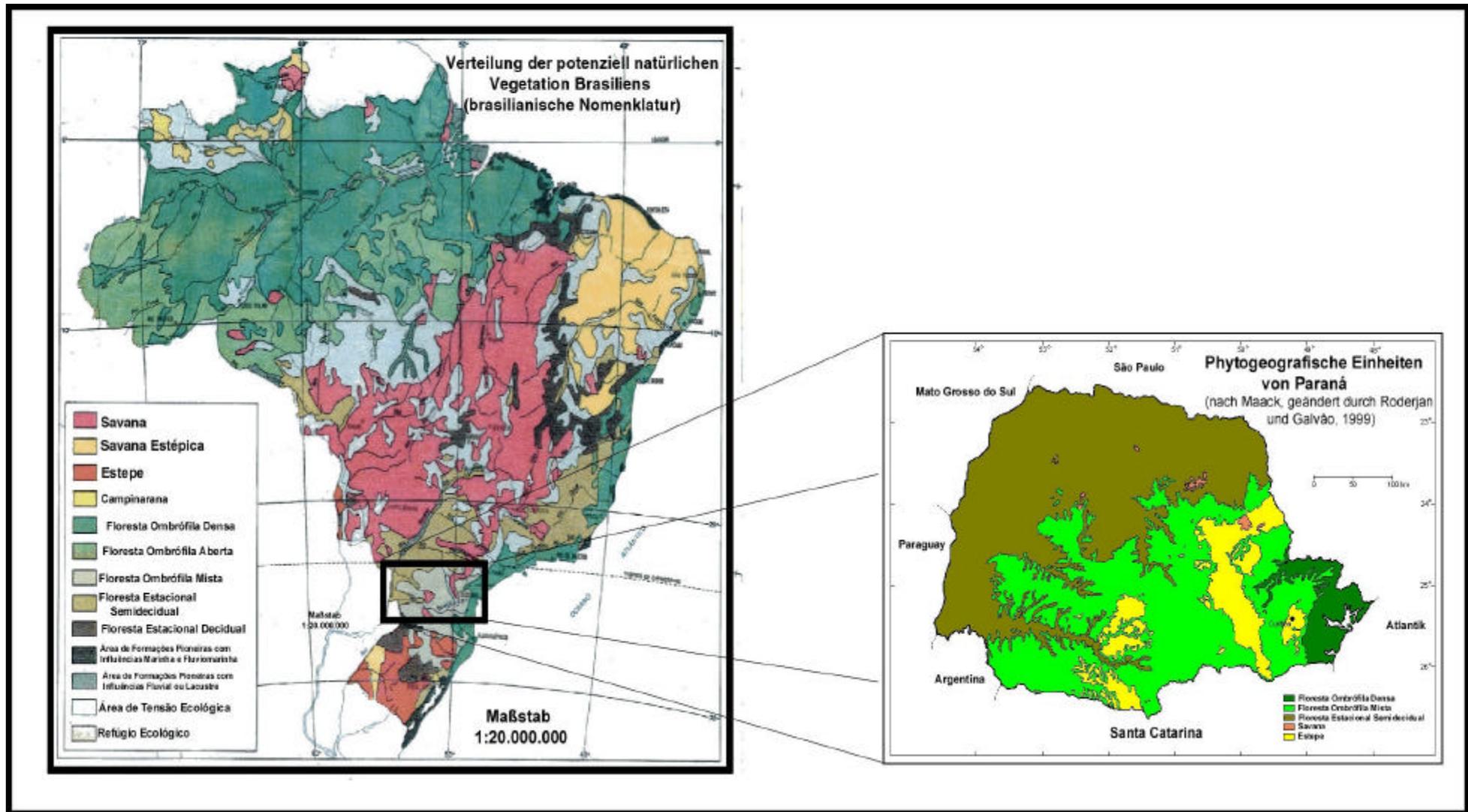


Abbildung 4: Vegetationskarte von Brasilien mit den phytogeographischen Einheiten des Bundesstaates Paraná (nach IBGE 1995, geändert)

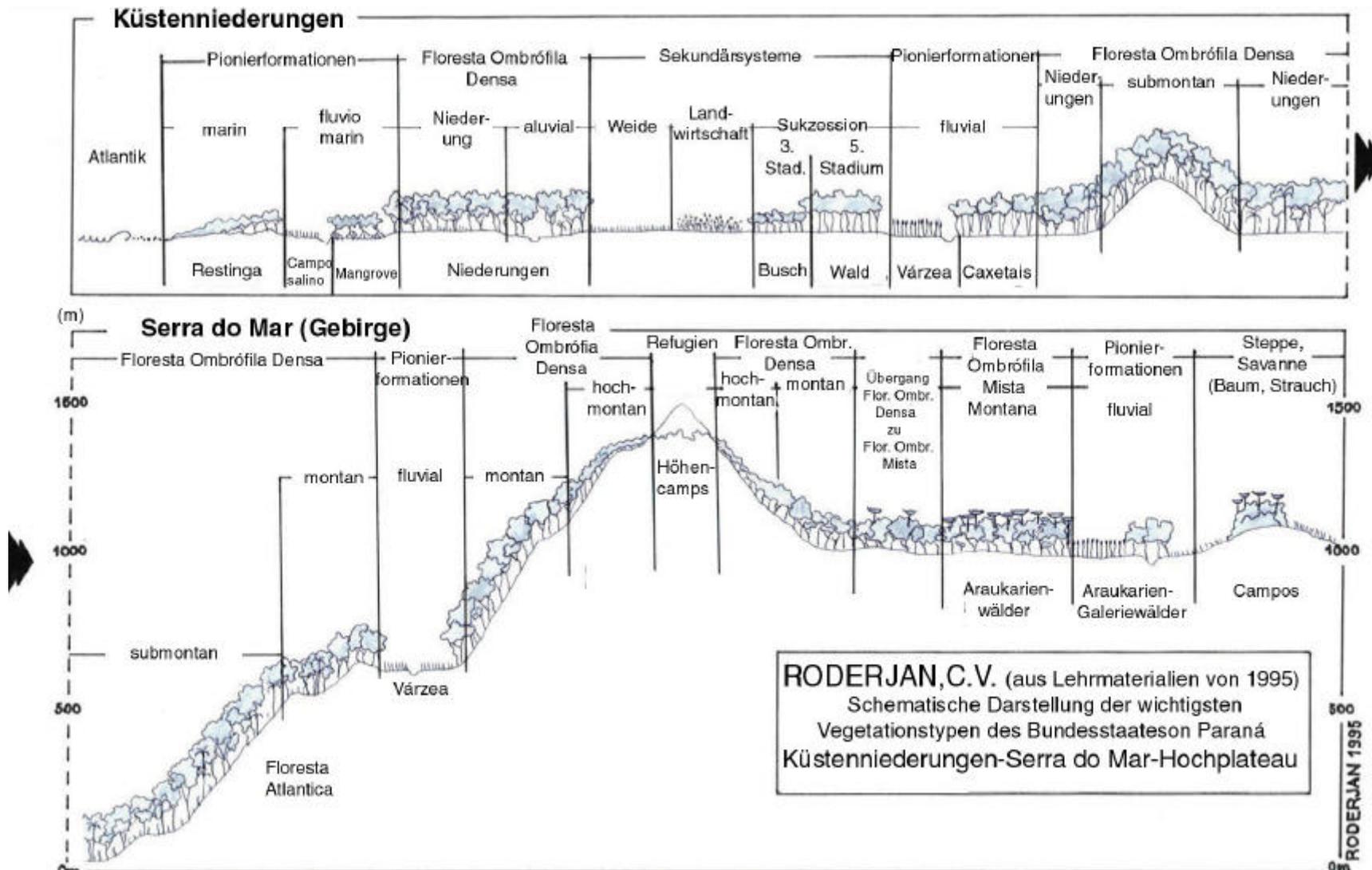


Abbildung 5: Schematische Darstellung der Höhenstufen der Haupt-Vegetationseinheiten (nach RODERJAN 1995)

3. Phyto-ökologische Regionen von Paraná

3.1 Überblick

Pionierformationen besiedeln weitgehend vegetationsfreie Flächen (IBGE 1992), sie stehen damit am Anfang **primärer Sukzessionen**. Aufgrund extrem unterschiedlicher Entstehungs- und Entwicklungsprozesse sowie Artenzusammensetzungen sind in dem Begriff der "Pionierformationen" jedoch ökologisch sehr heterogene Lebensräume mit verschiedener Art und Frequenz von Störungen sowie Standortseigenschaften zusammengefasst (LEITE 1994).

Pioniervegetation kann sehr schnell und kurzfristig als Resultat natürlicher oder anthropogener Störeinflüsse entstehen. Pionierformationen treten beispielsweise in der Anfangsphase von Sukzessionen wenig dauerhafter Ökosysteme in "Ungleichgewichtslandschaften" auf, in denen Lebensräume ständig ge- und zerstört werden (z.B. durch Erosion oder menschliche Einflüsse wie Bodenbruch) und neu entstehen.

Als Pioniervegetation werden auch die sich einstellenden Pflanzengesellschaften bezeichnet, die in geologisch langen Zeiträumen Extremstandorte wie etwa Felsen in einer sehr langsam verlaufenden Sukzession besiedeln. Pionierarten übernehmen dabei als Erstbesiedler eine wichtige Rolle bei der Bodenvorbereitung und Ansiedlung anspruchsvoller oder weniger an Freilandbedingungen angepasster Arten.

Beispiele für Pionierarten sind Moos- und Flechtenarten auf Gesteinen, die sich nach Bodenbildung zu Felsfluren und Gebüsch weiter entwickeln. Ähnlich einzustufen sind Mangroven, welche die Anlandung und damit Einwanderung weiterer Arten fördern.

Eine ökologische Gliederung von Pionierformationen kann durch das CRS-Modell nach GRIME (1988) vorgenommen werden. Demnach führen verschiedene Intensitäten von Störung und Stress zur Ausbildung entsprechender Pflanzengesellschaften, in denen jeweils Arten mit spezifischen Lebensformen zur Vorherrschaft gelangen:

Störungsintensität	Intensität von Stress	
	Niedrig	Hoch
Niedrig	Competitors: Konkurrenzstarke, langlebige, schattentolerante Arten; relativ große Samen, oftmals tierverbreitet.	Stress-tolerators: Langsamwüchsige, langlebige, wenig schattentolerante, dafür an ungünstige Standorte wie Nährstoffarmut, Salz, Nässe, Trockenheit speziell angepasste Arten
Hoch	Ruderals: Kurzlebige, licht- und nährstoffliebende, schnellwüchsige Arten mit vielen kleinen leichten Samen und schneller Ausbreitung.	(lebensfeindlich)

Auf allen "**Normalstandorten**" mit mittlerer Wasser- und Nährstoffversorgung setzen sich im Laufe der Zeit konkurrenzstarke Arten durch ("**C-Strategen**"). Schattentolerante Baumarten überwachsen und verdrängen die lichtliebenden Gehölze. Hierdurch entstehen die zonalen Waldgesellschaften, in Paraná durch die Höhenlage und den atlantischen Ozean beeinflussten Formationen der Tropischen Feuchtwälder (Floresta Ombrófila) und der saisonalen halbimmergrünen Wälder (Floresta Estacional Semidecidual).

Extremstandorte mit physiologisch ungünstigen Wuchsbedingungen wie Nährstoffarmut, Salz, Nässe, oder Trockenheit zeichnen sich durch lichtbedürftige Arten mit hoher spezifischer Anpassung aus. Mit zunehmend stärkerem Stress geht die Artenzahl zurück. Aufgrund der Selektion bilden relativ wenige **stresstolerante Arten ("S-Strategen")** die Vegetation (LEITE *et al.* 1974 in LEITE 1994).

Entlang der Küste und in alluvial beeinflussten Senken (Sümpfen und Lagunen) kommen spezifische Pflanzengesellschaften als frühe natürliche Sukzessionsstadien auf instabilen, meeresbeeinflussten Böden vor. Hierzu zählen gezeitenbeeinflusste marine Pionierformationen mit Mangrovenwäldern, Dünenvegetation ("Restingas") und Salzwiesen ("Campos salinos").

In stehenden und fließenden Süßgewässern kommen ebenfalls eine Vielzahl von Wasserpflanzen vor. Ein in 2002 zusammengestellter Katalog über in Gewässer lebenden Pflanzen des Botanischen Instituts der Staatlichen Universität von Paraná geht von 32 Arten aus 28 Gattungen und 22 Familien aus.

Gestörte Standorte unter weniger extremen Umweltbedingungen, also auf fruchtbaren Böden bei guter Wasser- und Nährstoffversorgung, zeichnen sich durch eine relativ große Anzahl kurzlebiger **Pionierarten mit Ruderalstrategie ("R-Strategen")** aus. Derartige Vegetationstypen kommen zwar auch in der Naturlandschaft vor, doch entstanden die meisten derartigen Flächen heute durch **menschliche Einflüsse**.

Die Ruderalvegetation von Paraná zeichnet sich durch Pflanzen mit Pioniercharakter und an extreme Umweltbedingungen angepasste Überlebensstrategien aus. Dazu gehören vor allem die lange Überlebensfähigkeit der Samen im Boden, extrem rasches Sprosswachstum und hohe Vermehrungsrate. Viele weisen eine nur kurze Lebensdauer auf, wobei ein hoher Ausnutzungsgrad an verfügbarem Wasser, Nährstoffen und Licht besteht. Viele dieser Pflanzenarten weisen Schutzmechanismen wie Dornen, Stacheln, Gifte oder unangenehmen Geruch auf. In den Städten, den landwirtschaftlichen Nutzflächen und den Viehweiden gesellen sich zunehmend eingeschleppte Arten zu der heimischen Vegetation und verursachen große wirtschaftliche Probleme, die oftmals nur mit Herbizideinsatz zu lösen sind. Auf dieses Thema wird in dem Kapitel Ausblick näher eingegangen.

Die meisten Pflanzengesellschaften finden sich jedoch auf Standorten, die Störungen "mittlerer" Frequenz und / oder Intensität unterliegen und in denen ein physiologischer Stressfaktor wirksam ist. Alle Kombinationen hiervon sind denkbar. Auf diese Weise entsteht die Vielfalt an ökologischen Nischen, die teilweise standörtlich bedingt sind, teilweise auf Störungen unterschiedlicher Regelmäßigkeit und Intensität zurückzuführen sind.

Ein Beispiel für naturnahe Vegetation sind die **Auenwälder**, in denen Hochwasser zu Substratverlagerungen führt, jedoch auch periodische Sauerstoffarmut im Boden die nicht überflutungstoleranten Arten zurückdrängt.

Selbst im Bereich scheinbar langfristig stabiler Zonalwälder zeigen sich bei genauerer Betrachtung unterschiedliche standörtliche Einflüsse (also Stressintensitäten) und Störungen, etwa durch **Windwurf**. Kurzlebige Pionierarten oder "opportunistische" langlebige Arten mit Pioniereigenschaften sind daher auch im "Klimaxwald" mit Schattbaumarten vergesellschaftet.

3.2 Küstennahe Vegetation

Unter den gezeitenbeeinflussten Pionierformationen des Bundesstaates Paraná finden sich die Mangrove und der "Campo salino". Diese Vegetationseinheiten kommen überwiegend an den Mündungen von kleinen Flussläufen oder Kanälen in Meeresbuchten vor, in denen sich durch den Gezeitenwechsel bedingt Süß- und Salzwasser abwechseln.

Die Arten dieser Standorte sind stresstolerante fakultative Halophyten. Sie ertragen hohen Salzgehalt in einem gezeitenbeeinflussten, periodisch überschwemmten Lebensraum.

3.2.1 Mangrove

Allgemeine Ökologie

Mangroven finden sich an warmen Meeresküsten von Afrika, Asien und Australien sowie im pazifischen Raum sind sie häufige Besiedler schwebstoffreicher Küsten und Flussmündungen (RIZZINI 1992; SCHUHMACHER 1982).

Weltweit existieren nur 20 Gattungen mit 56 Arten die zu den Mangroven gezählt werden. Durch etwas sukkulente Blätter, Absalzdrüsen, Stelzwurzelbildung und Viviparie sind sie an ihren Extremlebensraum angepasst (TOMLINSON 1986).

Aufgrund des Extremstandortes und ihrer Armut an Gefäßpflanzenarten ist allen Mangrovebeständen eine einfache Bestandesstruktur gemeinsam. Nach dem Klassifizierungssystem des IBGE (1992) handelt es sich nicht um "Wald", sondern um eine gezeiten- und süßwasserbeeinflusste Pionierformation, da nach den Kriterien des IBGE ein Kriterium für die Klassifikation "Wald" die Stufigkeit der Vegetationsform durch Kraut-, Strauch- und Baumschicht ist (IBGE 1992). Phytionmisch werden Mangroven jedoch von Bäumen mit Stammbildung und akrotonem Wachstum aufgebaut, sind daher grundsätzlich als Waldformationen anzusprechen.

Die meisten Mangroven stellen einschichtige Bestände dar, in einigen Mangrovetypen können durch die unterschiedlichen Ausprägungen der drei Mangrovenarten zwei Schichten ausgeschieden werden, wobei ein und dieselbe Art einen mehr baum- oder strauchförmigen Habitus aufweisen kann (CAMARGO *et al.* 1972). Epiphyten fehlen praktisch völlig. Neben einer reichhaltigen Vogelwelt finden vor allem viele Krustaceen und Fische einen Lebensraum.

In Brasilien selbst findet man Mangroven zwischen dem 2° nördlicher und 30° südlicher Breite, immer gebunden an das Vorkommen warmer Meeresströmungen. Mangroven fehlen in Rio Grande do Sul, dem südlichsten Bundesstaat Brasiliens, aufgrund der dort aus dem Süden kommenden kalten Meeresströmung der "Malvinas".

Böden

Die Bodengenese wird stark von den warmen Meeresströmungen und den lokalen Sedimentationsbedingungen beeinflusst (RACHWAL & CURCIO 1994; RODERJAN *et al.* 1997). Mangroven gedeihen bevorzugt entlang von Wasserläufen und ruhigen Buchten in Grenzbereichen von Süß- und Salzwasser. Während der Flut stehen die meernahen Bereiche vollständig unter Wasser. Bei einsetzender Ebbe bleibt ein feiner und sehr nährstoffreicher Schlamm von Süß- und Salzwassersedimenten im Feinwurzelwerk zurück. Durch das geringe Gefälle der Gewässer werden kaum sandige Kornfraktionen transportiert und sedimentiert, der überwiegende Teil ist Schluff und vor allem Ton. Die dadurch entstehenden Böden haben daher eine hohe Kationenaustauschkapazität. Die pH-Werte reichen von 4,0 bis 8,8. Die Böden sind stark salzhaltig und weisen einen geringen Sauerstoffgehalt auf.

In Mangroven herrschen überwiegend Gleye vor, bei denen der Gehalt an organischem Material 40% erreichen kann.

Neben der allochthonen Streu werden große Mengen von in Flüssen oder Bächen antransportiertem organischem Material abgelagert. Untersuchungen zu Zersetzungszyklen und Nährstoffbilanzen in Mangroven haben gezeigt, dass ca. 2 bis 8 Tonnen/ha/Jahr tote Trockenbiomasse im System verbleiben und nicht durch das bei Gezeitenwechsel abfließende Wasser weggeschwemmt werden (GALVÃO, mündliche Mitteilung).

Ein Großteil der Streu (zwischen 70 und 80 %) wird von den relativ kurzlebigen Blättern gebildet, der Rest setzt sich aus kleinen Ästen und abgestorbenen Bäumen zusammen. Die Zersetzung des organischen Materials vollzieht sich bei Sauerstoffzutritt durch den hohen Feuchtegehalt zumeist sehr schnell, im Durchschnitt innerhalb von 30 Tagen. Bei toniger Überdeckung von organischen Ablagerungen sowie im Unterboden hemmt Staunässe die Zersetzung, die

Oberböden können sehr humos werden. Durch die anaerobe bakterielle Sulfatreduktion entstehen große Mengen an Schwefelwasserstoffgas und damit der charakteristisch unangenehme Geruch in Mangrovenwäldern.

Flora

Die Mangroven Brasiliens werden nur von drei Arten aufgebaut: *Laguncularia racemosa* (mangue-branco; Combretaceae), *Rhizophora mangle* (mangue-vermelho; Rhizophoraceae) und *Avicennia schaueriana* (siriúba; Verbenaceae).

Die Mangroven weisen zwei Wurzeltypen auf, von denen den Feinwurzeln die Aufgabe zukommt, die nährstoffhaltigen Substrate bei ablaufendem Wasser zurückzuhalten, während die groben, nach oben wachsenden Luftwurzeln bei Flut die Pflanze ausreichend mit Sauerstoff versorgen müssen. Zwei Faktoren verdeutlichen besonders den hohen Spezialisierungsgrad der Mangroven: zum einen kommen die Pflanzen mit dem mittelstarken Salzgehalt der durch die Durchmischung von Süß- und Salzwasser bedingt ist zurecht, zum anderen überleben die Bäume den Sauerstoffmangel, der durch periodische Überflutung mit sehr warmem und fast stehendem Wasser hervorgerufen wird.

Die Mangroven grenzen sich in der Regel relativ gut von anderen Vegetationsformen ab. "Übergangsstandorte" im engeren Sinne gibt es lediglich dort wo die Landgewinnung durch das Wurzelsystem der Mangroven fortgeschritten ist und ein Verlandungsprozess einsetzt. Dort fassen nach und nach auch Arten der floresta ombrófila das terras baixas ein. An den Grenzen zu der Mangrove finden sich andere Pflanzenformationen mit weniger salztoleranten Arten anderer Lebensräume, vor allem *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae), *Spartina ciliata* (Poaceae) und *Maytenus alaternoides* (Celastraceae).

Bestandesstruktur

In den Mangrovebeständen von Paraná schwanken die Baumzahlen im Mittel um 2.000 bis 3.000 Individuen pro Hektar (>5 cm BHD). Im Extremfall können 13.000 Bäumchen/ha überschritten werden. Im Normalfall liegt die Grundfläche zwischen 5 bis 12 m²/ha. Auf manchen Standorten können Werte um 30 m²/ha erreicht werden, in einem Fall wurde sogar die als extrem hoch zu bezeichnende Grundfläche von 80 m²/ha gemessen.

Mangrovebestände können nach der mittleren Höhe ihres Kronendachs in die "niedere" und "hohe" Mangrove eingeteilt werden (RODERJAN *et al.* 1997). Innerhalb der Mangroven findet eine "Zonenbildung" statt. In Abhängigkeit von der Entfernung und der Überflutungshöhe bei Flut, ändert sich die Zusammensetzung der 3 Mangrovenarten. Im Vergleich zu *Laguncularia racemosa* und *Rhizophora mangle* zeigt die Art *Avicennia schaueriana* ein überlegenes Höhenwachstum und bildet die Bestände der so genannten "hohe Mangrove" in den Zonen mit geringerem Einfluss von Ebbe und Flut. Die beiden anderen Arten bilden die "niedere Mangrove" in den Bereichen mit stärkerem Einfluss der Gezeiten.

Für die **niedere Mangrove** ist die Einschichtigkeit, damit verbunden das Fehlen einer Kraut- und Strauchschicht, bei einer mittleren Bestandeshöhe von 3 bis 5 m kennzeichnend (Abb. 6). Im Mittel kommen 2700 Bäume/ha vor, dies bei einer Grundfläche von 21 m²/ha.

Die vorherrschende Art ist *Laguncularia racemosa* (mangue-branco), die 84 % der Baumschicht ausmacht. Aus dem meist stark geneigten oder fast horizontalen Stamm gehen in der Regel drei oder mehr vertikale Triebe ab. Die Arten *Avicennia schaueriana* (mangue-siriúba) und *Rhizophora mangle* (mangue-vermelho) kommen nur vereinzelt vor, gekennzeichnet durch relativ geringe Durchmesser und ein unregelmäßiges Kronendach.

Für die Bodenbildung besitzt *Laguncularia racemosa* (mangue-branco) eine für Mangrovenbiotope wichtige Eigenschaft: die Wurzeln, die zu Lebzeiten eine hohe Atmungsaktivität aufweisen, werden nach ihrem Absterben nicht in organische Materie zersetzt, sondern silifizieren und hinterlassen ein grobporiges, sandartiges Substrat, wodurch der Gasaustausch (Sauerstoff-Versorgung) erleichtert und Lebensraum für die Ansiedlung weiterer Pflanzenarten geschaffen wird.

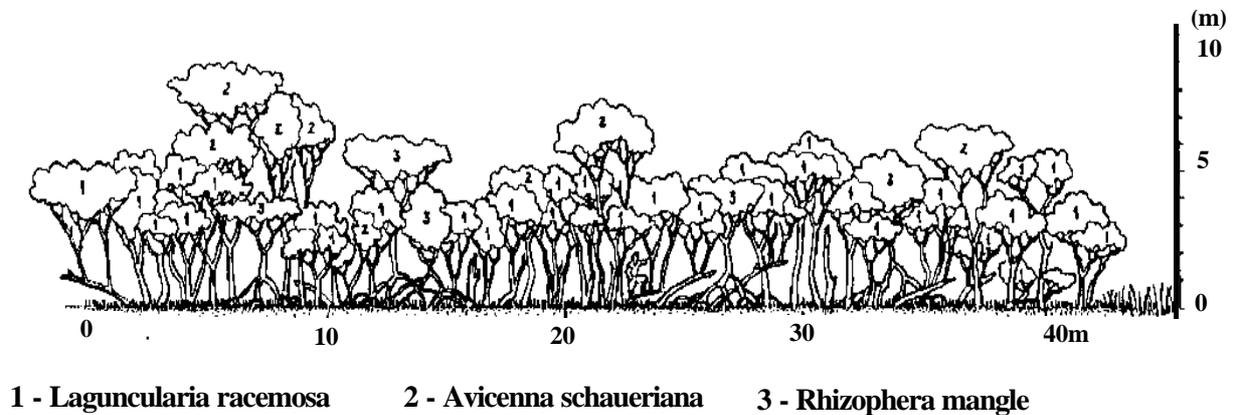


Abbildung 6: Schematisches Profil einer niederen Mangrove (nach RODERJAN et al. 1997)

Die Bestände der **hohen Mangrove** sind zweischichtig aufgebaut. Die Bestände erreichen eine durchschnittliche Oberhöhe zwischen 9 bis 10 Metern (Abb. 7). Die Individuenzahl wird mit 1445 Bäumen/ha bei einer Grundfläche von 24 m²/ha angegeben (RODERJAN et al. 1997). Dominierende Art des Kronendaches ist *Avicennia schaueriana*. Darunter gedeihen *Laguncularia racemosa* und *Rhizophora mangle*.

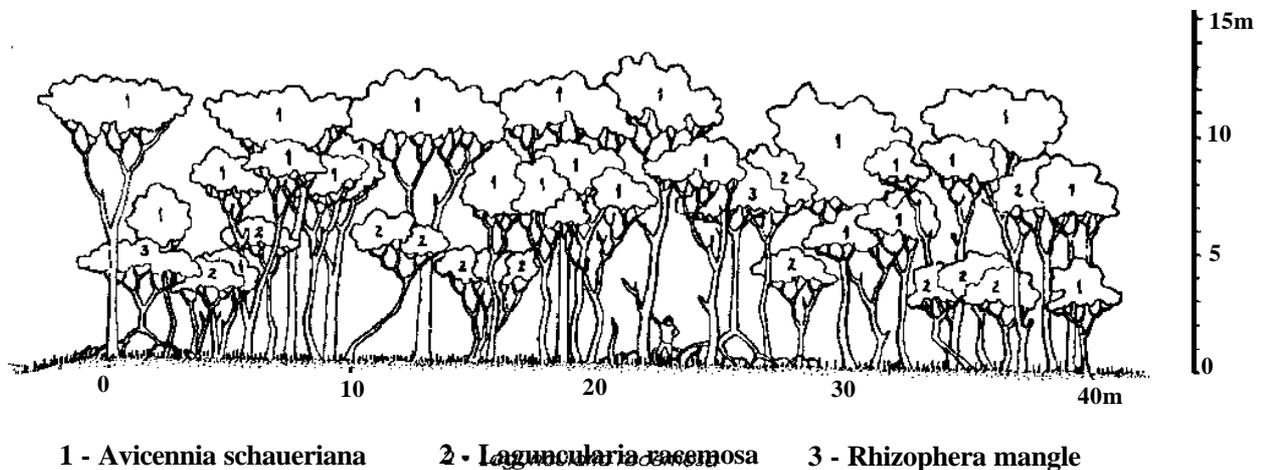


Abbildung 7: Schematisches Profil einer hohen Mangrove (nach RODERJAN et al. 1997)



Abbildung 8: Gezeitenbeeinflusste Pionierformation bei Ponatl do Parná (Mangrove bei Ebbe)



Abbildung 9: Luftwurzeln der hohen Mangrove (Amazonasgebiet)



Abbildung 10: Atemwurzeln und Wurzelbrut der Mangrove bei Pontal do Paraná

Nutzung und Gefährdung

Je nach Standort ist das Wachstum der Mangroven extrem unterschiedlich. Im Bundesstaat Paraná wurden extrem geradschaftige Exemplare von *Avicennia schaueriana* mit 30 cm Durchmesser und bis

zu 14 m Höhe gefunden, die ein sehr rasches Wachstum aufwiesen. Das Holz der Mangroven wurde in Brasilien bisher nicht genutzt. Die Nutzung des Ökosystems beschränkte sich auf das intensive Fangen von Krebsen, sodass strenge Schonzeiten eingeführt werden mussten. Nach Kahlschlag von Mangroven besteht die Gefahr der Bodenerosion im Gezeitenstrom. Für den Erhalt ist die ständige Bedeckung durch Gehölze notwendig. Das dichte Flechtwerk an Wurzeln hält den Boden zusammen und verhindert den Austrag von Material. Die Mangrove stellt somit eine Stabilisierung von Uferbereichen in Buchten, Flüssen und Kanälen dar. Jede Störung dieses labilen Systems führt schnell zur Zerstörung der Bestände.

Die großflächige Zerstörung der Mangroven wird durch Trockenlegungen zu Konstruktionszwecken voran getrieben. Viele Mangrovenbestände mussten den Strandsiedlungen und Bootsanlegestellen weichen. Heute sind die Mangroven in Paraná unter strengen Schutz gestellt.

3.2.2 Campos salinos

Salzwiesen der "**campos salinos**" spielen in Paraná flächenmäßig eine nur unbedeutende Rolle. Sie besiedeln salzhaltige Ebenen im Mündungsbereich von Flüssen, oftmals vorgelagert der Mangrove. Die Bestände werden durch dichte Populationen von *Spartina montevidensis* (Abb. 11, praturá; Poaceae) und *Crinum salsum* (ceboleiro; Amaryllidaceae) aufgebaut, wobei letztere eine krautige Pflanze von

1,0 bis 1,5 Meter Höhe darstellt, die speziell an Flussmündungen auftritt. Charakteristisch sind die großen Samenkapseln und die weiße, auffällige Blüte (alva). Des weiteren kommen vor der Brackwasserfarn *Acrostichum aureum*, die Queller-Art *Salicornia virginica* (Chenopodiaceae), der Strandflieder *Limonium brasiliense* (Plumbaginaceae), sowie die Hirsen-Art *Paspalum vaginatum* (Poaceae).



Abbildung 11: Campo salino mit einer dichten Population des Schlickgrases *Spartina montevidensis* bei Pontal do Paraná

3.2.3 Vegetationskomplex sandiger Strände: "Restingas"

Der Begriff "Restinga" wird in Brasilien häufig mit sehr unterschiedlichen Bedeutungen verwendet. Nach der Klassifikation der IBGE (1992) umfassen Restingas "Pionierformationen mit maritimem Einfluss". Teils wird damit die Vegetationsform, teils das gesamte Ökosystem einschließlich der edafischen und klimatischen Verhältnisse bezeichnet (SUGUIO & MARTIN 1990). Der von RODERJAN *et al.* (1997) verwendete Sammelbegriff "Restinga" umfasst einen Vegetationskomplex des sandigen Strandgürtels, der Wanderdünen und festgelegten Dünen, der Dünentälchen, sowie meeresspiegelnahe Terrassen. Aufgrund der lebensfeindlichen und instabilen Verhältnisse sind die einzelnen Pflanzengesellschaften sehr artenarm. Doch führt die reiche standörtliche Gliederung zu einer hohen Landschaftsdiversität (γ -Diversität).

Die Restinga ist geprägt durch die ungünstigen Umweltbedingungen, insbesondere arme, sandige Böden mit hohem Salzgehalt (RODERJAN *et al.* 1997). Die Vegetation wird durch Springfluten oder Sprühstaub von Salz beeinflusst. Im Unterschied zur Mangrove fehlt der Einfluss von Süßwasser aus fließenden Gewässern. Mechanische Einflüsse wie die Schleppekraft der Gezeitenströmungen und

äolische Windverlagerung verhindern eine Bodenentwicklung und führen zu Wanderdünenbildung. Vor allem grobsandige Böden besitzen eine geringe nutzbare Wasserspeicherkapazität.

Die Art *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae) ist geradezu eine Zeigerpflanze für tiefliegenden Grundwasserspiegel. Ist dieser niedrig, steigt das Vorkommen dieser Art sprunghaft an.

Ebenfalls unter dem Begriff der "Restinga" subsumiert werden Pflanzengesellschaften auf Küstenfelsen und Röhrichte an Grundwasseraustrittsstellen. Damit wird die ökologisch extreme Heterogenität dieses Begriffs deutlich.

Geologie und Geomorphologie

Die Gesteine der Küstenebenen entstanden vorwiegend aus tertiären und quartären Sedimenten marinen oder kontinentalen Ursprungs (SUGUIO & TESSLER 1984). Diese wurden häufig im Mündungsbereich von großen Flüssen oder flachen Küstenabschnitten abgelagert. Zum Teil werden diese durch eingeschobene präkambrische Felsformationen unterbrochen, über denen manchmal aus dem Paläozoikum (Erdaltertum), dem Mesozoikum (Erdmittelalter) und Känozoikum (Erdneuzeit) stammende Sedimentschichten abgelagert sind, zum Teil auch vulkanischen Ursprungs (VILLWOCK 1994 in MENEZES-SILVA 1998). Geomorphologisch sind die eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Strandverläufe bis heute als Terrassen sichtbar (WISNIEWSKI *et al.* 1997).

Quarzsandböden kommen auch weiter im Landesinneren vor, bedingt durch den früher höheren Meeresspiegel. Die Böden haben sich zu sehr nährstoffarmen Podsolen mit mächtigen Rohhumus-Auflagen entwickelt, die Standorte sind bewaldet.

Dünenentstehung

Die Entstehungsgeschichte der Dünen ist stark an die Aktivitäten des Meeres und des Windes gekoppelt. Durch Substratverlagerung vegetationsfreier Bodenoberflächen findet eine Korngrößensortierung statt, bei der die feineren Partikel wie Schluffe weiter entfernt verfrachtet werden, die Sande weniger weit transportiert werden. Dementsprechend bestehen die Quarzsande der Restingas zu 85% aus den Kornfraktionen von 200 bis 2000 μ m, stellen also Mittel- bis Grobsande dar. Das Einzelkorngefüge der Sandböden erleichtert die schnelle Auswaschung der Nährstoffe und erklärt die hohe Anfälligkeit für hydrische und äolische Erosion.

Die Benennung der Dünen im Bundesstaat Paraná richtet sich nach der äußeren Form und Lagerung des Sandes. Unterschieden wird zwischen **Wanderdünen**, bei denen der Sand noch in Bewegung ist, sowie festgelegten, **stabilisierten Dünen** mit länglich-linearer Form.

- **Wanderdünen** kommen regelmäßig an Sandküsten vor. Sie sind in aktiver Bewegung, ihre Lockersande sind fast vegetationsfrei.
- Die festgelegten, **stabilisierten Dünen** mit länglich-linearer Form erstrecken sich 5 bis 7 km landeinwärts und sind auf Luftbildern sehr leicht zu erkennen. Sie zeugen davon, dass das Meer einst bis in das Landesinnere des Küstenstreifens vorgedrungen ist und es dort zu großen Sandablagerungen kam.
Auf den im Durchschnitt etwa 2,50 m über dem Meeresspiegel liegenden holozänen (nacheiszeitlichen) Hochterrassen, die entlang des äußeren Randes der pleistozänen (eiszeitlichen) Terrassen verlaufen, ist die Linienform der zwischen 10 und 100 m langen und etwa 1 m hohen Dünenstreifen noch deutlich erkennbar (ANGULO 1992). Die Linienstruktur ist an vielen Stellen von Erosion und formenden biologischen Aktivitäten beeinflusst worden, daher nicht mehr überall sichtbar.

- In den Senken zwischen einzelnen Dünen kann der Grundwasserspiegel angeschnitten werden. In diesen **Dünentälchen** kann es zu Vernässung bis hin zu einer schwachen Torfbildung kommen.

Böden

Die Böden der Küstenebene sind **Locker-Syroseme** (Rohböden aus Quarzsand), hydromorphe und nicht hydromorphe **Podsole**, sowie organische **Anmoor-** und **Moorböden** (RACHWAL & CURCIO 1994). Die Locker-Syroseme und Podsole sind Mineralböden, die je nach ihrem Wasserhaushalt hydromorph und nicht-hydromorph geprägt sein können. Quarzsandböden sind äußerst nährstoffarm und können nur wenig Wasser speichern. Fast alle Nährstoffe, die Wasserspeicherung sowie die Hauptwurzelschichten befinden sich – sofern ausgebildet und vorhanden – in oder dicht unter der organischen Auflage und dem humosen Oberboden (RACHWAL & CURCIO, 1994).

Podsole auf sandigen Ausgangssubstraten zeigt in der Regel die Horizontenabfolge A₁, A₂, B_h oder B_{ir} oder auch B_{hir} auf, gefolgt von einem C-Horizont (EMBRAPA, 1984). Als Diagnosehorizont dient der B-Horizont. Die Böden weisen eine geringe Basensättigung und einen hohen toxischen Aluminiumgehalt auf. Der A₂-Horizont ist von hellerer Farbe und sandiger Konsistenz. Der B-Horizont weist eine hohe Konzentration organischer Materie auf, aber auch an Eisen und Aluminium. Die Huminsäuren, Aluminium- und Eisenoxide führen zu Verbackungen (Ortstein) und damit sehr unterschiedlichen Härten und Färbungen im Unterboden. Die Farben variieren von schwarz (im B_h) bei starker Humusanreicherung bis hin zu dunkelrot oder gelb (im B_{ir}), wenn Eisenoxide dominieren.

Die **organischen Böden** der Küste sind immer hydromorph, da nur hohe Grundwasserstände zu anaeroben Böden und Mineralisierungshemmung (Anmoor- und Torfbildung) führen.

Hydromorphie: Die Bildung hydromorpher und nicht-hydromorpher Böden ist nicht nur an das Kleinrelief (Dünenkäme und -Senken) gebunden, sondern auch an die Höhe des Grundwasserspiegels, der in den Restingaregionen stark schwankend ist. Weiterhin wichtig für den Wasserhaushalt ist die Konsistenz des B-Horizontes (B_h oder B_{ir}). Ein tonreicher, dichter, wasserstauer B-Horizont kann **Pseudovergleyung** zur Folge haben. Dies ist vor allem auf den Sandböden mit geringer Wasserspeicherkapazität ökologisch sehr bedeutsam (Rocha 1987; Iapar 1994; Prata 1995; in WISNIEWSKI *et al.* 1997).

Ökologie und Artenzusammensetzung

Da die Niederschläge vor allem auf den Dünenkämmen sofort versickern, sind viele Arten xeromorph gebaut. Das Wurzelsystem ist im Allgemeinen weit verzweigt und flach an der Oberfläche streichend. Einige Arten zeichnen sich auch durch tiefreichende Wurzeln aus, die vor allem einer besseren Verankerung dienen. Trotzdem kann auf flachstreichende Wurzeln nicht verzichtet werden, da die Nährstoffe und das pflanzenverfügbare Wasser sich weitgehend in den oberflächennahen Bodenschichten befinden.

In den als "Restinga" bezeichneten Pionierformationen kommen grasartige und krautige Arten, Sträucher und kleine Bäume vor. Die häufigsten Arten sind das Schlickgras *Spartina montevidensis*, die Hirsen-Art *Panicum reptans* (capim-das-dunas), der stickstoff-fixierende Strauch *Sophora tomentosa* (feijão-de-praia; Fabaceae), *Scaevola plumieri* (mangue-de-praia; Goodeniaceae) und *Cordia verbenacea* (camarina; Boraginaceae).

In der "Restinga" Paranas kommen auch Pflanzenarten vor, die ihren Schwerpunkt nicht auf sandigen Böden haben. Sie wandern entlang von Flüssen, Seen und Lagunen aus dem Hinterland ein. Als Beispiel dafür kann *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) genannt werden, die normalerweise in den Überschwemmungsbereichen der Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa) als Pionier in Sukzessionsstadien vorkommt. In der "Restinga" ist sie eine häufig vorkommende Art, die besonders auf den Wanderdünen eine wichtige Rolle bei der Fixierung des Bodens übernimmt.

Von der eigentlichen Meeresküste bis ins Hinterland ohne marinen Einfluss lassen sich eine Reihe ökologisch und floristisch höchst unterschiedlicher Standorte finden. Entsprechend der **Zonierung vom Strand zum Hinterland** sind verschiedene Vegetationstypen in einem Gradienten angeordnet:

(a) Die **Strandvegetation** in direkter Meeresnähe unterliegt immer wieder marinen Überflutungen sowie dem permanenten Eintrag salzhaltigen Sprühstaubes. Charakteristische Gattungen sind der Queller *Salicornia*, Hirse-Arten der Gattung *Paspalum*, Wassernabel (*Hydrocotyle*, Apiaceae), Strand-Winde (*Ipomoea*, Convolvulaceae) und *Canavalia maritima* (Fabaceae), die als rankende und kletternde Pflanze auch die Dünen überzieht und zu deren Fixierung beiträgt.

In dem speziellen Fall besiedelt eine krautige "Restinga" am Pontal do Paraná einen quarzreichen, nicht hydromorph beeinflussten Sand, der den charakteristisch orangegelben Farbton stark ausgewaschener Böden aufweist. Ein schwach ausgebildeter A-Horizont grenzt direkt an den sehr mächtigen C-Horizont (Sand). Das Wasser versickert extrem schnell, sofern nicht geomorphologisch bedingt ein hoher Grundwasserspiegel vorliegt.

(b) In Küstenabschnitten ohne Dünenbildung werden die an den Strand angrenzenden **Küstenterrassen** von gelegentlichen Springfluten oder bei starken Stürmen noch mit Meerwasser überflutet. Hier bilden die Schlickgrasart *Spartina ciliata* und *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) mosaikartige Rasen, zusammen mit der Tamariske *Reaumuria* auch kleine Gebüsche.

(c) Bei starker Sandanlandung durch das Meer bilden sich durch Sandverwehung in einiger Entfernung vom Ufer Dünen aus. Diese **Wanderdünen** sind zunächst noch in Bewegung, ihre Sande noch kalkreich. Gelangen die Dünen zur Ruhe, dann werden sie von stresstoleranten Pioniergattungen wie *Acicarpa* aus der südamerikanischen Familie der Calyceraceae (Dipsacales), *Achyrocline* (marcela, Asteraceae), einer Kreuzblume (*Polygala*) und Schlickgras (*Spartina*) besiedelt.

(d) Hinter den wandernden Primärdünen folgt eine Zone festgelegter, **stabilisierter Dünen**. Der Sand ist dichter gelagert, und Entkalkung als bodenbildender Prozess beginnt. Die Ausbildung humoser Oberböden verbessert die Wasserspeicherkapazität. Einwandernde Sträucher und Bäume tragen zur Festigung und Stabilisierung der Dünen bei. Es entstehen Wälder mit Arten wie *Schinus terebinthifolius* (aroeira-vermelha; Anacardiaceae), *Ilex theezans* (caúna; Aquifoliaceae), *Psidium cattleianum* (araçá; Myrtaceae), *Weinmania paulliniaefolia* (gramiunha; Cunoniaceae, eine den Saxifragaceae nahestehende Familie) und *Rapanea parvifolia* (capororoca-da-praia; Myrsinaceae) aufgebaut (LEITE 1994 in RODERJAN *et al.* 1997). Die direkt dem Wind ausgesetzten Gehölze unterliegen der "Windschur", sie sind stark deformiert und deutlich kleinwüchsig.

In den von RODERJAN *et al.* (1997) durchgeführten Studien in dem Naturschutzgebiet von Guaratuba (Área de Proteção Ambiental - APA) werden die Baumgesellschaften der Restinga als einschichtige, nur 2 bis 5 m hohe, stark vom Wind geformte Bäume beschrieben, die hauptsächlich von den Arten *Schinus terebinthifolius* (aroeira), *Tapirira guianensis* (cupiúva), *Ternstroemia brasiliensis* (vermelho), *Gomidesia schauriana* (rapa-goela ou papa-goela), *Psidium cattleianum* (araçá), *Andira anthelmintica* (jacarandá-lombriga), *Pithecellobium* sp. (timbauva) und *Ocotea pulchella* (canela-lageana) gebildet werden.

Begleitend kommen in den Buschwäldern entkalkter Dünen Orchideen-Arten wie *Epidendrum fulgens*, *Epidendrum latilabra*, *Oncidium barbatum*, *Cyrtopodium paranaensis*, die Bromelien *Dyckia encholirioides* und *Aechmea gamosepala*, Flechten-Arten wie *Cladonia didyma*, *Cladina confusa*, Moose wie *Rhacopilum tomentosum*, *Pyrrhobryum spiniforme* und Farne der Gattung *Rumohra* sp. vor (RODERJAN *et al.* (1997).

(e) In **Dünentälchen** zwischen den einzelnen Dünenzügen gedeihen Sauergräser aus der Familie der Cyperaceae und andere Arten. Sind die Sande bereits ausgewaschen (basenarm), kommen fleischfressende Sonnentau-Arten (*Drosera* sp.) vor.

(f) Auch in den Dünentälchen nimmt die Zahl an Strauch- und Baumarten mit zunehmender Entfernung vom Meer beständig zu. Zuerst siedeln sich genügsame, niedrigwüchsige Straucharten wie *Gaylussacia brasiliensis* (camarinha, Ericaceae) und *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) an. Später kommen Bäume hinzu, und Wäldchen mit Baumarten wie *Ilex theezans* (Aquifoliaceae) und *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) entstehen.

(g) Nicht mehr den eigentlichen "Restingas" zuzuordnen, doch räumlich eng verzahnt, gedeihen im Einflussbereich von Süßwasserquellen **Röhrichte** aus Rohrkolben (*Thypha* sp.).

(h) Eine ökologische Sonderstellung nehmen auch die **Felsküsten** ein. Auf den sehr flachgründigen Böden unterscheidet sich die Vegetation deutlich von den Dünengesellschaften. Leitart ist *Clusia criuva* (Clusiaceae), daneben kommen Kakteen der Gattungen *Cereus* und *Opuntia* vor. Im Süden des Bundesstaates Paraná sind auch Bromelien der Gattungen *Vriesea*, *Bromelia*, *Canistrum* und *Aechmea* felsbewohnend. Arten wie *Tibouchina* sp. (Melastomataceae) besitzen ledrige, mit feinen Härchen bedeckte Blätter, mit denen sie in der Lage sind, an trockenen Standorten mit hoher Sonneneinstrahlung zu überleben.



Abbildung 12: Vegetation der direkt am Meer gelegenen, krautigen "Restinga herbácea" am Pontal do Paraná

Nutzung und Gefährdung

Ein für die Restinga typischer Farn ist die *Rumohra* sp., der gerne von Gärtnereien kultiviert wird. Eine weitere typische Pflanzenart ist *Clusia criuva* (Clusiaceae), die als Heilpflanze im Kampf gegen den Krebs detailliert untersucht wurde.

3.2.4 Übergang zwischen den Restingas und regionalen Klimaxwäldern

Übergang auf terrestrischen Böden (Podsolen)

Fortgeschrittene Bodenbildung auf ehemaligen sandigen Substraten ermöglicht die Herausbildung von Pflanzengesellschaften, die intermediäre Übergangsformen zwischen "Restinga" (Pionierformation) und der regionalen Klimaxvegetation der "Floresta Ombrófila das Terras Baixas" darstellen. In diesem Übergangsbereich kommen etwa 20 bis 30 Baumarten vor. Anfangs dominieren noch die typischen Arten der Restinga, nach und nach werden diese durch Arten aus den angrenzenden Küstenregenwäldern ersetzt (MELO *et al.* 1991). Xeromorph gebaute Arten verschwinden völlig. Die Grundflächen liegen um die 20 bis 25 m²/ha, die Baumzahlen betragen um 2.500 bis 3.000 Individuen/ha.

Der Übergang ist graduell und durch das Verschwinden einer bodendeckenden Vegetation mit gleichzeitig steigender Streu- und Humusaufgabe charakterisiert, wodurch die Wasserspeicherfähigkeit zunimmt. Bei der Vegetation der "Restinga" liegt die Rückhaltefähigkeit von Regenwasser bei maximal 25%, in den dortigen Waldökosystemen sind es immerhin 30 %.

Die Streuschicht im "Übergangswald" ist als Rohhumus ausgebildet. Der Anteil des organischen Materials an dieser Schicht liegt bei 4 bis 5 Tonnen pro Hektar, in den Feuchtwäldern der Niederungen dagegen bei 7 bis 8,5 to/ha. Die Zersetzungsraten der Streu sind im Sommer größer, der Laubanteil der Streu liegt in diesem Zeitraum bei 50 bis 60%.

Entsprechende Übergangswälder wurden im Küstenstreifen von Guaratuba, der Region westlich der Insel Cardoso, von VELOSO & KLEIN (1961) aufgenommen.

Übergang auf alluvialen Böden (Auen)

Auf überschwemmten Böden in der "Restinga" entstehen gelegentlich kleine Wäldchen in denen die dominierende Baumart *Calophyllum brasiliensis* (Guttiferae) Höhen von 10 bis 15 m erreicht (MELO *et al.* 1991). In den Übergangsformationen zu den Regenwäldern des Küstenstreifens erheben sich die Bäume bis zu Höhen von 20 m.

Gesellschaftsdynamik: Eine Fallstudie aus dem Staatswald "Palmito"

In Auen des Staatswalds von Palmito wurden aus nebeneinander liegenden Standorten und Beständen eine zeitliche Sukzessionsreihe mit drei verschiedene Sukzessionsstadien konstruiert (ZILLER 1997):

(1) Eine "niedere Restinga" weist eine noch lückige und wenig differenzierte Vegetation auf. Zwischen offenen Bereichen besiedeln langsamwüchsige, aus Stockausschlägen stammende Pionierbäumchen in heckenförmiger Anordnung die langgestreckten Uferwälle. Die Durchmesser der Stämmchen lagen im Mittel bei 5 cm, die Höhen bei 5 m. In diesen einschichtigen Pionierwäldchen herrscht die Art *Ilex theezans* (Aquifoliaceae) vor. Die Humus- und Bodenbildung befindet sich erst im Initialstadium, es gibt noch viele offene Sandflächen.

(2) Im nächsten Sukzessionsstadium haben sich bereits gut entwickelte, zweischichtige Wälder herausgebildet, eine dritte Schicht beginnt sich auszudifferenzieren. Die Oberschicht wird von mehreren Baumarten gebildet, darunter *Ilex theezans* (caúna, Aquifoliaceae), *Rapanea umbellata* (Carpororocão, Myrsinaceae), *Gomidesia schaueriana* (papagoela, Myrtaceae), *Clusia criuva* (mangue-do-mato, Clusiaceae) und *Psidium cattleianum* (araçá, Myrtaceae). Das Kronendach weist eine mittlere Höhe von 12,5 m auf, während die 2. Schicht mit 8 m deutlich niedriger liegt. Im Unterholz finden sich viele Bromeliaceae und auf dem Boden befindet sich eine geschlossene Streuschicht von bis zu 20 cm Dicke. Die Biodiversität ist in dieser Phase wesentlich größer, bei floristischen Aufnahmen wurden 23 Arten aus 15 Familien erfasst. Durch das Einwandern einer 3. Schicht wird der Unterwuchs reich an Bromeliaceae, Araceae, Polypodiaceae, an Lianen und Kletterpflanzen.

(3) In einem dritten Sukzessionsstadium nimmt die Dichte des Waldes weiter zu. Das Unterholz erreicht höhere Deckungen. Die Diversität steigt gegenüber den vorangegangenen Stadien auf 50 Baumarten aus 27 Familien an (Lauraceae, Aracaceae, Myrtaceae, Myrsinaceae und Clusiaceae, unter anderen). Die organische Auflage kann bis zu 30 cm betragen und gibt dem Waldboden eine sehr weiche und feuchte Konsistenz. Hier verjüngt sich auch die Baumart *Calophyllum brasiliense* (guanandi) und bildet aufgrund des suboptimalen Standorts nur schwache, geradlinige Stämmchen mit Höhen von nur 3 bis 5 m.

3.3 Tropische Regen- oder Feuchtwälder (Floresta Ombrófila Densa)

Tropische Regen- oder Feuchtwälder ("Floresta Ombrófila Densa") gedeihen in perhumiden Klimaten mit gleichmäßig über das Jahr verteilten Temperaturen und Niederschlägen. Das Kronendach wird von großen bis mittleren Bäumen gebildet. Die etwa 700 Baumarten und ihre Anpassung an verschiedene Lichtbedingungen und Stockwerke des Waldes weisen auf die sehr große Biodiversität dieser Wälder hin (LEITE & KLEIN 1990, nach vorangegangenen Arbeiten in Südbrasilien von KLEIN 1960 sowie LEITE & SOHN (zitiert nach LEITE & KLEIN 1990). Die Hälfte dieser Baumarten ist auf die Waldformation der "Floresta Ombrófila Densa" beschränkt.

Tropische Regen- oder Feuchtwälder wurden erstmals von ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1956) als "Floresta Ombrófila Densa" bezeichnet. Dieser Begriff ersetzte die bis dahin gültige Bezeichnung "Floresta Pluvial". Die Wörter "Pluvial" (lateinischer Herkunft) und Ombrófila (griechischer Herkunft) haben beide die gleiche Bedeutung, nämlich "regen-liebend", während der Zusatz "densa" dicht oder geschlossen bedeutet (IBGE 1992). Die vorgeschlagene Änderung von ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1956) setzte sich nach und nach durch, weil sie die physischen Einheiten des tropischen Regenwaldes im Amazonasbeckens und die tropischen Küstenwälder Brasiliens in eine Einheit zusammenfasst.

Innerhalb der "Floresta Ombrófila Densa" werden holzige Lianen und Epiphyten zur floristischen Differenzierung in fünf Waldformationen verwendet (IBGE 1992; Tab. 2). Standortlich unterscheiden sie sich im Klima (geographische Breite, Meereshöhe) mit einer planaren, submontanen, montanen und hochmontanen Stufe.

Eine entsprechende Höhenstufengliederung wurde bereits durch HUMBOLDT (1806) vorgenommen. Hinzu kommt als "Sonderfall" in den Flußauen die Überflutung und Substratverlagerung (RADAMBRASIL). Die tropischen Regenwälder der Flußauen ("Floresta Ombrófila Densa Aluvial") werden als azonale Vegetation als Bestandteil der Várzea gesehen und dort abgehandelt.

Die submontanen und montanen tropischen Regenwälder der brasilianischen Küstenkordilliere besitzen eine hohe Diversität an Arten und Lebensformen (LEITE & KLEIN 1990). Im Vergleich zu den planaren Wäldern sind sie arm an Lianen, jedoch relativ reich an Epiphyten, insbesondere Bromelien.

Differenzierende Baumarten der submontanen und montanen Stufe gegenüber den planaren Wäldern sind figueira-da-folha-miúda (*Ficus organensis*), tapiá-guaçu (*Alchornea triplinervia*), guanandi (*Calophyllum brasiliense*), ipê-amarelo (*Tabebuia umbellata*), guaçá-de-leite (*Pouteria venosa*), baguaçu (*Talauma ovata*), leiteiro (*Brosimum lactescens*) und der guamirim-ferro (*Myrcia glabra*).

Die Baumarten canela-preta (*Ocotea catarinensis*), laranjeira-do-mato (*Sloanea guianensis*), peroba-vermelha (*Aspidosperma olivaceum*), pau-óleo (*Copaifera trapezifolia*), canela sassafrás (*Ocotea pretiosa*), bicuíba (*Virola oleifera*), caxeta-amarela (*Chrysophyllum viride*), canela-amarela (*Nectandra lanceolata*), guarajuba (*Buchenavia kleinii*), guapeva (*Pouteria torta*) und der palmiteiro (*Euterpe edulis*) prägen mit Anteilen zwischen 70 und 80 % die submontanen und montanen Wälder. Die Grundflächen liegen bei den submontanen und montanen Wäldern im Mittel um 57 m²/ha und um 30m²/ha bei der hoch-montanen, RODERJAN 1996).

Tabelle 2: Geografische Lage und Höhenzonierung der Tropische Regen- oder Feuchtwälder (Floresta Ombrófila Densa). Es liegen nur wenige bzw. keine längerfristigen Beobachtungen des Klimas in diesen Waldformationen vor. Die Angaben sind nur von lokaler Gültigkeit und nicht repräsentativ.

Höhenstufe der Waldformation	geografische Lage	Bereich der Meereshöhen (m über NN)	Mittlere Jahrestemperatur (in °C)	Mittlere Jahresniederschläge (in mm)
planar	4° Nord bis 16° Süd ab 16° bis 24° Süd ab 24° bis 32° Süd	5 bis 400m 5 bis 100m 5 bis 50m	>18°C	trockenster Monat über 60 3400
submontan	4° Nord bis 16° Süd ab 16° bis 24° Süd ab 24° bis 32° Süd	100 bis 600m 50 bis 500m 30 bis 400m	k.A.	k.A.
montan	4° Nord bis 16° Süd ab 16° bis 24° Süd ab 24° bis 32° Süd	600 bis 2000m 500 bis 1500m 400 bis 1000m	k.A.	k.A.
hochmontan	oberhalb der montanen Formationen		13 – 14	2100 (bis 7000)

k.A. = keine Angaben

3.3.1 Planare tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas)

Diese planare Waldformation der Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas wird in Brasilien auch "Floresta Atlântica de Planície" oder "Planície Litorânea" genannt, was soviel wie Atlantischer Wald der Ebenen oder Küstenniederungen bedeutet. Flächenmäßig nehmen sie den größten Teil der Küstenebene in einer Meereshöhe um 30 m ein (LEITE 1994). Floristische Trennarten gegenüber den submontanen Regenwäldern sind Baumarten der Gattungen *Ficus* (Moraceae), *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Tabebuia* (Bignoniaceae) und *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae).

3.3.1.1 Standort

Standorte der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" sind die quartären Terrassen der Küstenebenen in 5 bis 50 m Meereshöhe (RODERJAN et al. 1996). Diese werden gebildet von Abtragungssedimenten der Küstengebirge. Ihre Topographie verdankt sich dem Wechsel zwischen Meeresstransgression und Hebungsphase. Die Standorte sind geprägt durch hydromorphe Podsole, damit etwas trockenere Verhältnisse als bei den Sumpfwäldern.

Die Böden im Park von Palmito sind in der Regel sehr nährstoffarm, meist Podsole auf Quarzsanden (ZILLER 1997). Dennoch hinterlassen die Wälder einen sehr wuchsfreudigen Eindruck. Dies liegt am sehr effizienten Nährstoffrecycling dieses Ökosystems, aus dem es kaum Austräge gibt. Die Wurzeln sind überwiegend flachstreichend und nehmen Wasser und Nährstoffe in der oberflächennahen Humusschicht auf. So werden Verluste durch Auswaschungen weitgehend vermieden.

3.3.1.2 Vegetation

Das Kronendach dieser Wälder ist etwa 15 bis 24 m hoch. Die häufige *Calophyllum brasiliense* (guanandi; Clusiaceae) und *Hyeronima alchorneoides* (licurana; Euphorbiaceae) sind charakteristische Baumarten hydromorpher Podsole. Die Baumschicht wird weiterhin gebildet von *Tapirira guianensis* (cupiúva; Anacardiaceae), *Nectandra rigida* (canela-garuva; Lauraceae), *Ficus luschnatiana* (Moraceae), *Coussapoa microcarpa* (figueiras; Cecropiaceae), *Ocotea aciphylla* (canela-amarela; Lauraceae), und *Myrcia glabra* (guamirim-ferro; Myrtaceae).

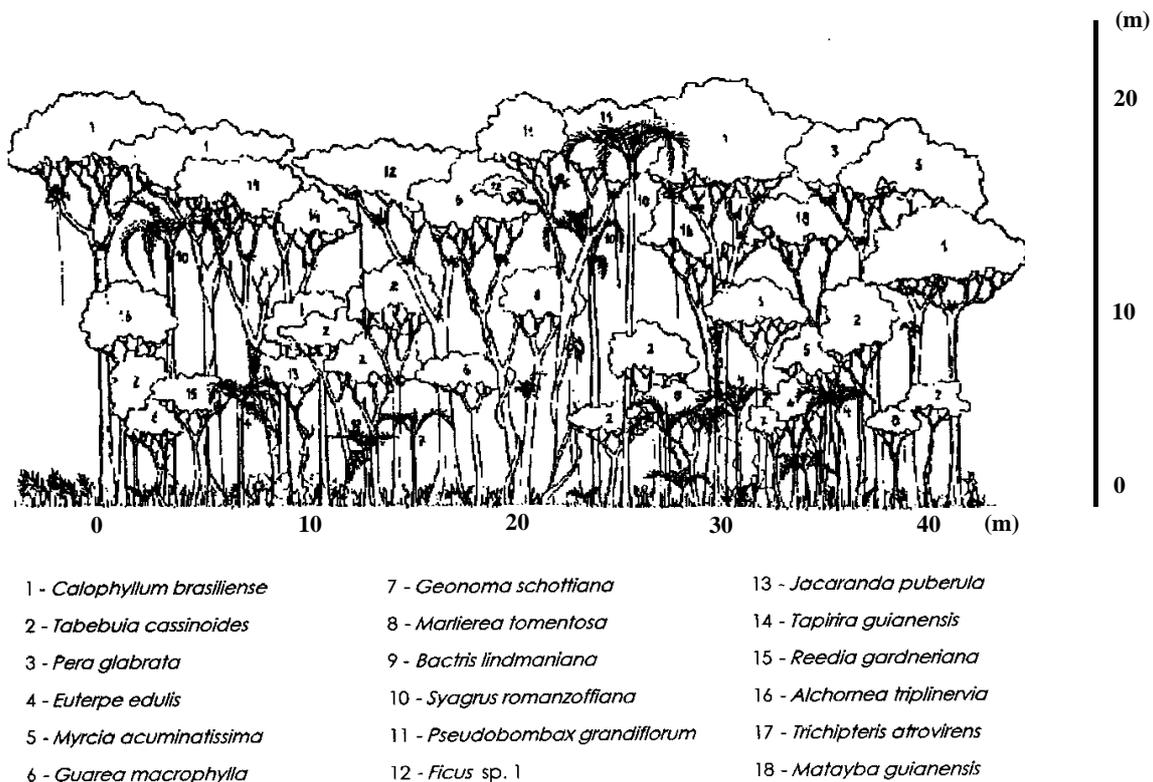


Abbildung 13: Aufriss eines Bestandes der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" (nach RODERJAN et al. 1996)

Aus der Gruppe der Palmen finden sich *Syagrus romanzoffiana* (gerivá), ein größerer Baum mit großen, hängenden Fiederblättern, und *Attalea dubia* (indaiá) mit großen, fein gefiederten Wedeln.

In der Zwischen- und Unterschicht kommen die Palme *Euterpe edulis* (palmito), *Guarea macrophylla* (catiguá-morcego; Meliaceae), *Pera glabrata* (tabocuva; Euphorbiaceae), *Guatteria dusenii* (cortiça; Annonaceae) und *Psychotria nuda* (grandiúva-d'anta; Rubiaceae) vor.

Der Unterwuchs ist offen, nur stellenweise werden krautige Arten vorherrschend.

Nach den Erhebungen von RODERJAN *et al.* (1997) im Naturschutzgebiet von Guaratuba liegt das Kronendach dieser Waldformation bei etwa 20 bis 24 m und wird weitgehend von Baumarten der Familien Clusiaceae, Anacardiaceae, Lauraceae, Bombacaceae, Myrtaceae, Moraceae und Sapindaceae gebildet (Abbildung 14). In der Zwischenschicht dominieren Arten der Familien der Bignoniaceae, Arecaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae und Araliaceae mit Höhen zwischen 14 und 20 Metern. In der untersten Baumschicht, also unter 14 m Höhe, dominieren die Familien der Rubiaceae, Arecaceae, Myrtaceae, Celastraceae, Malpighiaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Thymelaeaceae sowie Baumfarne. Die Strauch- und Krautschicht wird überwiegend von den Familien der Bromeliaceae, Marantaceae (caetés), Rubiaceae, Acanthaceae, Piperaceae, Zingiberaceae und Farnen gebildet.

3.3.1.3 Übergang zu Sumpfwald

Vegetationsunterschiede innerhalb der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" sind in erster Linie auf unterschiedliche Grundwasserstände zurückzuführen. In zeitweise unter Wasser stehenden Wäldern sind Phytionomie, Struktur und Artenzusammensetzung relativ einförmig. Das Kronendach ist mit 15 bis 20 Metern Höhe niedriger. Dominierende Baumarten sind *Calophyllum brasiliense* (guanandi), deren Verbreitungsgebiet ab dem Bundesstaat São Paulo südwärts bis nach Santa Catarina hineinreicht, sowie die Feigenart *Ficus organensis*, deren Vorkommen bis südlich der Lagoa dos Patos in Rio Grande do Sul reichen (IBGE 1992). Hinzu kommen *Alchornea triplinervia* (tápia; Euphorbiaceae), *Manilkara subsericea* (maçaranduba; Sapotaceae) und *Andira anhelmithica* (jacarandá-lombriga; Fabaceae).

Die Entwicklung der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" wird von vielen Autoren als Sukzession durch Auflandung versumpfter Böden der *Tabebuia cassinoides* (caxeta)-Wälder gesehen.

- RODERJAN *et al.* (1997) lassen diese Waldformation an den Grenzen der Pionierformationen der "Caxetais" und "Restingas" beginnen, die demzufolge nach Auflandung durch fortschreitende Sukzession ihre typische Zusammensetzung nach und nach verloren haben.

- Nach GALVÃO *et al.* (1999) beginnt die Initialphase der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" an dem Punkt, an dem *Tabebuia cassinoides* (caxeta) der caxetais aus dem herrschenden Kronendach ausscheidet und sich deren Struktur und Zusammensetzung durch die Einwanderung anderer Arten verändert. Hierbei werden die arten- und strukturarmen Pionierwälder durch die artenreichere und stärker strukturierte Waldformation der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" abgelöst. Die Etablierung dieser Waldformation kann nach GALVÃO *et al.* (1999) an dem Vorkommen von *Cecropia* sp. (embaúvas) festgestellt werden, einem Zeiger für Podsol auf Quarzsand, der Auen und organische Böden meidet.

Allerdings dürfte eine derartige Sukzession vom "caxetais" zur "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" nur an wenigen Stellen real ablaufen. Bodentypologisch müssten an derartigen Standorten Sande über Torfen lagern. An vielen Standorten der Küstenterrasse verursachen die topographischen Niveauunterschiede eine ökologische Differenzierung der Waldgesellschaften.

3.3.1.4 Nutzung und Gefährdung

Die Wälder dieser Formation sind in ihrer Artenzusammensetzung, Aufbau und Struktur sehr heterogen. Auf Probeflächen des IBGE (1992) wurden mittlere Baumzahlen von 2315 Individuen pro Hektar sowie eine Grundfläche von 47 m²/ha gemessen, wobei die vorherrschende *Calophyllum*

brasiliense (guanandi) 9,95 m²/ha (21%) der Grundfläche ausmachte. Solche Wälder sind nur mit viel Aufwand wirtschaftlich rentabel und ökologisch nachhaltig zu bewirtschaften. Zudem kommt eine große Anzahl schnellwachsender Baumarten mit weichem Holz geringer Dichte vor, das für höherwertige Holzverwendungen nicht brauchbar ist. Daher mussten die meisten planaren Regenwälder der "Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas" anderen Landnutzungsformen wie Ackerbau und Viehzucht weichen, zumal das wenig bewegte Relief und die klimatischen Bedingungen dieser Regionen dafür bestens geeignet sind.

Im Nationalpark von Palmito des Bundesstaates Paraná konnten repräsentative Bestände erhalten werden. Hier finden sich auch einige Nutzpflanzen wie die Palmen *Bactris lindmaniana* (tucum), aus deren Blättern Pflanzenfasern gewonnen werden, oder *Euterpe edulis* (palmito), welche die schmackhaften Palmherzen hervorbringt.

3.3.2 Tropische Regenwälder des submontaner Lagen (Floresta Ombrófila Densa Submontana)

Submontane tropische Regenwälder kommen an Gebirgshängen sowie auf Hochebenen vor. Sie sind in der Regel stufig aufgebaut, die höchsten Bäume können Oberhöhen bis 35 m erreichen. Das Kronendach ist durch nahezu gleich hohe Bäume geprägt. Der Unterstand beherbergt zahlreiche kleinwüchsige Palmen- sowie Lianenarten (IBGE, 1992).

3.3.2.1 Standort

Submontane tropische Regenwälder besiedeln stabile, nicht hydromorphe Böden wie Cambisole und Podsole (RODERJAN et al. 1997).

- Cambisole treten häufig an den Gebirgshängen auf. Die Lage am Hang und das Ausgangsmaterial bestimmen den Entwicklungszustand und damit die Tiefgründigkeit dieser Böden (RACHWAL & CURCIO 1994). Je nach Gründigkeit unterscheidet man flachgründige (<0,5 m), mittelgründige (0,5-1 m) und tiefgründige (>1 m) Cambisole. Cambisole können mit Latosolen, Podsolen und Lithosolen vergesellschaftet sein.
- Podsole sind meist tiefgründig entwickelte Böden mit unterschiedlichem Tongehalt. Sie sind durch einen Eluvial- sowie einen Illuvial-Horizont ("Ortstein") gekennzeichnet. Der häufig vorkommende Texturgradient dieser Böden mit sandigem Oberboden (A_{eh}) und lehmig-tonigem Unterboden führt nach Entwaldung zu starker Erosion. In Paraná werden je nach Farbe und Ausmaß der Fe-Konkretionen tiefrote, gelbrote und graubraune Podsole unterschieden.

3.3.2.2 Vegetation

Die wichtigsten Arten der Oberschicht dieser Wälder sind *Ocotea catharinensis* (canela-preta; Lauraceae), *Sloanea guianensis* (laranjeira-do-mato; Elaeocarpaceae), *Alchornea triplinervia* (tapiá; Euphorbiaceae), *Schizolobium parahyba* (guapuruvu; Caesalpiniaceae), *Nectandra rigida* (canelagaruva; Lauraceae), *Aspidosperma olivaceum* (peroba-vermelha; Apocynaceae), *Virola oleifera* (bocuva; Myristicaceae). In den unteren Straten dominieren *Bathysa meridionalis* (macaqueiro), *Euterpe edulis* (palmito), *Mollinedia* spp (pimenteira), *Psychotria suterella* (grandiúva-d'anta, café-d'anta), *Geonoma gamiova* (palha) und *Clusia criuva* (mangue-do-mato) (RODERJAN et al. 1997).

In einer Vegetationsaufnahme im Naturschutzgebiet von Guaratuba ("Apa de Guaratuba") fanden RODERJAN et al. (1997) 138 Baumarten aus 34 Pflanzenfamilien. Am stärksten verbreitet waren die Myrtaceae mit 26 Arten, gefolgt von den Rubiaceae (16 Arten), Lauraceae (9 Arten), Euphorbiaceae (8 Arten) und Moraceae (7 Arten). Das

Kronendach in diesem Bestand befindet sich in 20 bis 24 m Höhe und wird gebildet von Bäumen der Lauraceae, Euphorbiaceae, Myristicaceae und Chrysobalanaceae. Im mittleren Bestandesstratum mit Höhen zwischen 12 und 20 m überwiegen die Arecaceae, Clusiaceae, Meliaceae, Mimosaceae und Proteaceae. Im Unterstand mit Höhen im Bereich von 4 bis 12 m konzentrieren sich schattentolerante Baumarten der Rubiaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae und Euphorbiaceae. Im Naturverjüngungsvorrat finden sich immergrüne Strauch- und Baumarten der Caesalpiniaceae, Proteaceae, Elaeocarpaceae, Myristicaceae und Myrtaceae. Standortsvage Bäumchen und Sträucher der Monimiaceae, Arecaceae, Rubiaceae, Myrtaceae und Piperaceae sowie Lianen der Familie Dilleniaceae, Smilacaceae und Bignoniaceae wurden erfasst. Im Unterwuchs gedeihen krautige Pflanzen wie "caetés" (Marantaceae), "caetés-banana" (Strelitziaceae), Bromeliaceae, Acanthaceae, "samambaias" und "xaxins" (Farne). Epiphyten sind Moose, Peridophyten, Bromeliaceae, Araceae, Piperaceae sowie Orchideen.

Strukturell gesehen kommen in den submontanen Wäldern von "Apa de Guaratuba" 1836 Individuen je ha vor ($d_{1,3} > 15\text{cm}$). Die meisten Arten kommen in der Mittel- und Unterschicht vor. Hervorzuheben sind hier *Euterpe edulis* (6,8 %), *Rheedia gardneriana* (6,0 %), *Marlierea obscura* und *Psychotria mapourioides* (2,5 %) (Abb. 14). Zusammen mit *Sloanea guianensis* sind diese Arten räumlich gleichmässig verteilt. Die Dominanz (ausgedrückt durch die Grundfläche je ha) beträgt $57\text{ m}^2/\text{ha}$, mit einer Durchmesser-Amplitude von 4,8 bis 84,4 cm. Die Arten mit der größten Dominanz - gleichzeitig die durchmesserstärksten und höchsten Arten - sind *Alchornea triplinervia*, *Cryptocarya moschata* und *Heisteria silvianii*. Die individuenreichsten Arten sind *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana*, *Alchornea triplinervia* und *Cryptocarya moschata*.

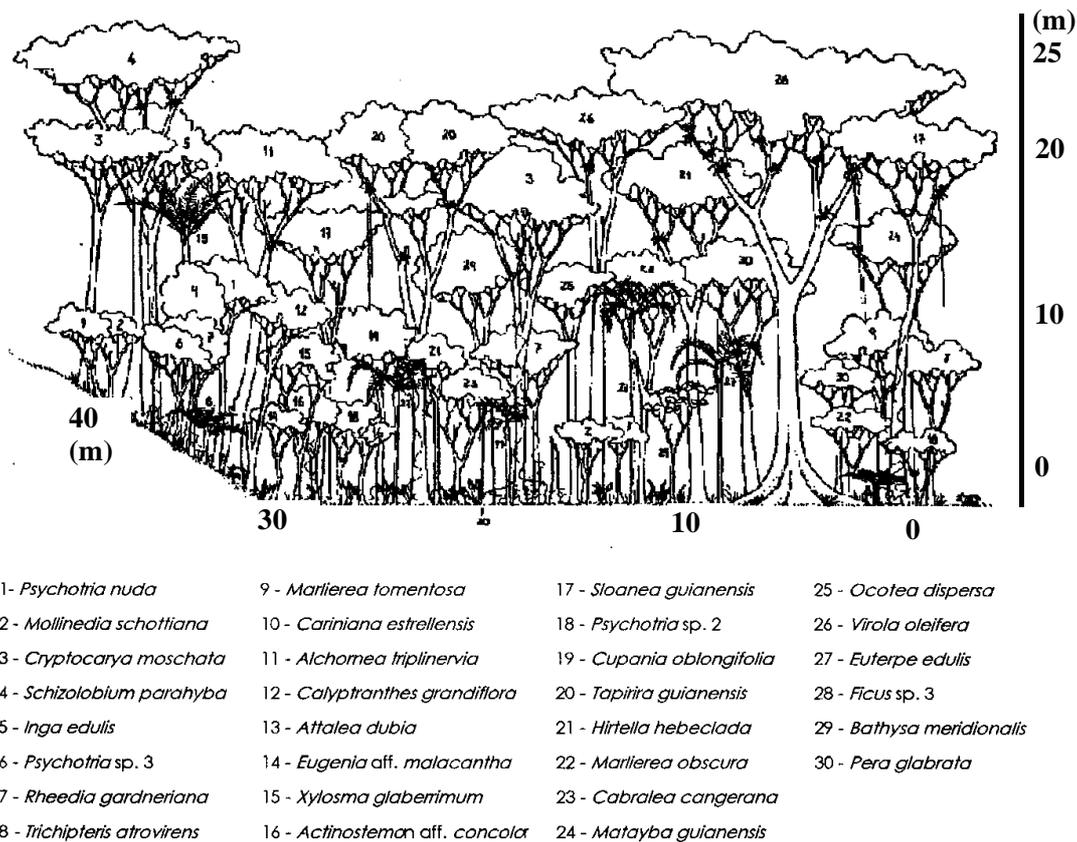


Abbildung 14: Schematischer Bestandaufriß in einen submontanen tropischen Regenwald (nach RODERJAN et al. 1997)

3.3.2.3 Gesellschaftsdynamik

In einer pflanzensoziologischen Studie in vier Sukzessionsstadien eines submontanen tropischen Regenwaldes in Guaraqueçaba (Paraná) fand ATHAYDE (1997) 304 Baumarten verteilt auf 91 Familien und 195 Gattungen. 185 Arten gehören den Bäumen, 50 den Sträuchern, 43 den krautigen Pflanzen, 12 den krautigen Schlingpflanzen, 3 den holzigen Schlingpflanzen, 8 den Epiphyten und 3 den Hemiparasiten an. Zu den wichtigsten botanischen Familien zählen die Myrtaceae (33 [= Artenzahl]), Asteraceae (30), Melastomataceae (19), Rubiaceae (18), Lauraceae (11) und Euphorbiaceae (9). In der Kraut- und Strauchschicht sind die Asteraceae und Melastomataceae besonders hervorzuheben. Die Untersuchungsfläche ist gekennzeichnet durch 1 bis 3 Jahre alte Naturverjüngung von *Desmodium leiocarpum* (Fabaceae), deren Gruppen eine Höhe von bis zu 2,5 m erreichen.

(1) Kürzlich gebrannte Flächen: Auf kürzlich gebrannten Flächen findet sich eine große Anzahl toter Baumindividuen von *Eupatorium laevigatum*. Die Art mit dem größten Importance Value ist *Jacaranda puberula*, häufig aus Stockausschlag hervorgegangen. Unter den wichtigsten Arten befindet sich ebenfalls *Tibouchina clavata* und *Clidemia neglecta*, letztere in der Kraut- und Strauchschicht dominierend. Die höchste Dichte, verbunden mit niedrigen Frequenz- und Dominanzwerten wurde bei *Diodia radula* gefunden. Die geringsten Frequenzen finden sich bei folgenden Arten: *Adenocalymma dusenii*, *Bacharis semiserrata* var. *elaegnoides*, *Clethra scabra*, *Guatteria australis*, *Hyptis pectinata* und *Psidium guajava*.

(2) 8 bis 10 Jahre nach einem Feuer: Nach Beginn der Sukzession finden sich in der dichten Strauchschicht Elemente des Initialstadiums einer Baumschicht (Höhe 3-4 m) mit 2 Straten. In dieser Phase konnten 54 Baumarten in 36 Gattungen und 25 Familien gefunden werden, darunter mit den höchsten Dichte- und Frequenzwerten *Clidemia neglecta* (Melastomataceae) sowie *Jacaranda puberula*. Folgende Arten besitzen eine Frequenz von 100 %: *Clidemia neglecta*, *Jacaranda puberula*, *Rapanea ferruginea* und *Ossaea amygdaloides*. Sie dominieren die Baumschicht, in der frühen Initialphase nach allmählichem Verschwinden der Sträucher ergänzt durch *Tibouchina sellowiana* sowie *Cecropia pachystachya*.

(3) 15 bis 20 Jahren nach einem Feuer: In der Übergangsphase der Verdrängung der initialen Baumschicht der Pioniere in eine weiter entwickelte Baumschicht wurden 78 Arten in 61 Gattungen und 40 Familien festgestellt. Es sind deutlich drei Straten zu erkennen: eine Oberschicht mit 10 m, eine Mittelschicht mit 7 m und eine Unterschicht mit 5 m. *Tibouchina pulchra* dominiert in der Oberschicht, kommt jedoch auch in der Mittelschicht vor und stellt damit die in dieser Sukzessionsphase wichtigste Art dar. In der Oberschicht sind ebenfalls hervorzuheben: *Vernonia puberula*, *Symplocos laxiflora*, *Hyeronima alchomeoides*, *Cecropia pachystachya*, *Senna multijuga* und *Rapanea ferruginea*. Die höchste Dichte in der Unterschicht weisen *Cupania oblongifolia*, *Peschiera catharinensis*, *Aegiphilla selowiana*, *Miconia dosecandra* sowie *Cecropia pachystachya* auf. Die repräsentativsten botanischen Familien sind die Melastomataceae und Myrtaceae, letztere in großer Artenzahl jedoch geringerer Dichte vorkommend.

(4) In der am weitesten entwickelten Sukzessionsphase kommen trotz der Entnahme von *Euterpe edulis* immer noch großdimensionierte Baumindividuen vor. Hier wurden 137 Arten, verteilt auf 102 Gattungen und 49 Familien gefunden. 3 deutlich voneinander abgegrenzte Straten sind zu beobachten: Oberschicht mit 15 m Höhe, Mittelschicht mit 9,5 m und Unterschicht mit 5,5 m Höhe. Das

Kronendach ist durch eine geringe Individuendichte mit geringen Frequenzen gekennzeichnet. Die am häufigsten vorkommenden Arten sind *Ocotea odorifera*, *Sloanea guianensis*, *Brosimum lactecens* und *Vernonia puberula*. Die Mittelschicht ist u.a. geprägt von *Calyptanthes grandifolia* var. *grandifolia*, *Rheedia gardneriana*, *Guapira opposita*, *Calyptanthes lucida* und *Peschiera catharinensis*. Die Unterschicht weist die höchste Individuendichte auf; die Charakterarten dort sind *Rheedia gardneriana* sowie *Trichipteris corcovadensis*, *Coussarea contracta* und (trotz Nutzung immer noch) *Euterpe edulis*.

Bei einer von RODERJAN *et al.* (1997) im Guaratuba-Gebiet durchgeführten Arbeit wurde eine Dichte von 1836 Individuen je ha festgestellt. Die meisten Arten kommen in der Mittel- und Unterschicht vor. Hervorzuheben sind dabei *Euterpe edulis* (6,8 %), *Rheedia gardneriana* (6,0 %), *Marlierea obscura* und *Psychotria mapourioides* (2,5 %) (Abb. 14). Zusammen mit *Sloanea guianensis* sind diese Arten räumlich gleichmäßig verteilt. Die Dominanz (ausgedrückt durch die Grundfläche je ha) beträgt 57 m²/ha, mit einer Durchmesser-Amplitude von 4,8 bis 84,4 cm. Die Arten mit der größten Dominanz - gleichzeitig die durchmesserstärksten und höchsten Arten - sind *Alchornea triplinervia*, *Cryptocarya moschata* und *Heisteria silvianii*. Hervorzuheben ist, dass die am häufigsten vorkommenden Arten dieser Formation *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana*, *Alchornea triplinervia* und *Cryptocarya moschata* sind.

Submontane Regenwälder - Potenzieller Nutzen und Gefahren

Auch hier sind die Wälder als sehr heterogen zu bezeichnen, woraus sich dieselben Probleme für eine Bewirtschaftung ergeben. Solche Wälder sind nur mit viel Aufwand wirtschaftlich rentabel und ökologisch nachhaltig zu bewirtschaften, allerdings kommt hier eine größere Anzahl kommerziell nutzbarer Arten vor.

3.3.3 Montane tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa Montana)

Montaner tropischer Regenwald kommt in Paraná zwischen 500 und 1.500 m Höhe vor (IBGE 1992). Physionomisch gesehen existiert kein großer Unterschied zwischen den Wäldern der submontanen und montanen Stufe. Der Übergang ist kontinuierlich und von der Exposition beeinflusst. Bei (der südhemisphärisch wärmeren) Nordexposition sind submontane Arten und Vegetationstypen in größerer Höhe anzutreffen als bei Südexposition.

3.3.3.1 Standort

Aufgrund der zunehmenden Meereshöhe liegen die mittleren Jahrestemperaturen mit 15°C etwas niedriger als im Einflussbereich der Küste, die mittleren Niederschläge haben auf 2500 mm/Jahr zugenommen. Das Klima wird als feucht gemäßigt (Typ Cfa nach Köppen) beschrieben, aus biologischer Sicht gibt es hier keine Periode mit Wasserdefizit.

Die Berghänge in der montanen Stufe sind meist stark zerklüftet. Die montanen Standorte sind geprägt von skelettreichen, lehmig-tonigen Böden mit wechselnder Gründigkeit. Je nach Relief sind die Böden tiefgründig (z.B. bei Kolluvien am Unterhang), meist jedoch flachgründiger als in der Submontanstufe und damit weniger entwickelt. Diese Faktoren bedingen eine im Vergleich zur submontanen Stufe anders zusammengesetzte Vegetation.

In einer Untersuchung entlang einer Bodencatena in einem montanen tropischen Regenwald am Morro de Anhangava in Quatro Barras (Paraná) fand RODERJAN (1994) eine Veränderung der Bestandesstruktur und der Artenzusammensetzung mit dem Übergang von flachgründigen Lithosolen zu tiefergründigen Cambisolen. Auf Cambisolen sind beispielsweise höhere und stärkere Bäume zu finden.

3.3.3.2 Vegetation

Charakteristisch für montane Regenwälder sind Gymnospermen der Gattung *Podocarpus* ("Steineibe"), eine der wenigen natürlich vorkommenden Nadelbäume in den Neotropen. Sie baut zusammen mit den Lorbeer-Bäumen der Gattungen *Ocotea* und *Nectandra* die Waldbestände in der herrschenden Schicht auf und prägt das Erscheinungsbild. In der zweiten Schicht findet sich der eigentliche Artenreichtum.

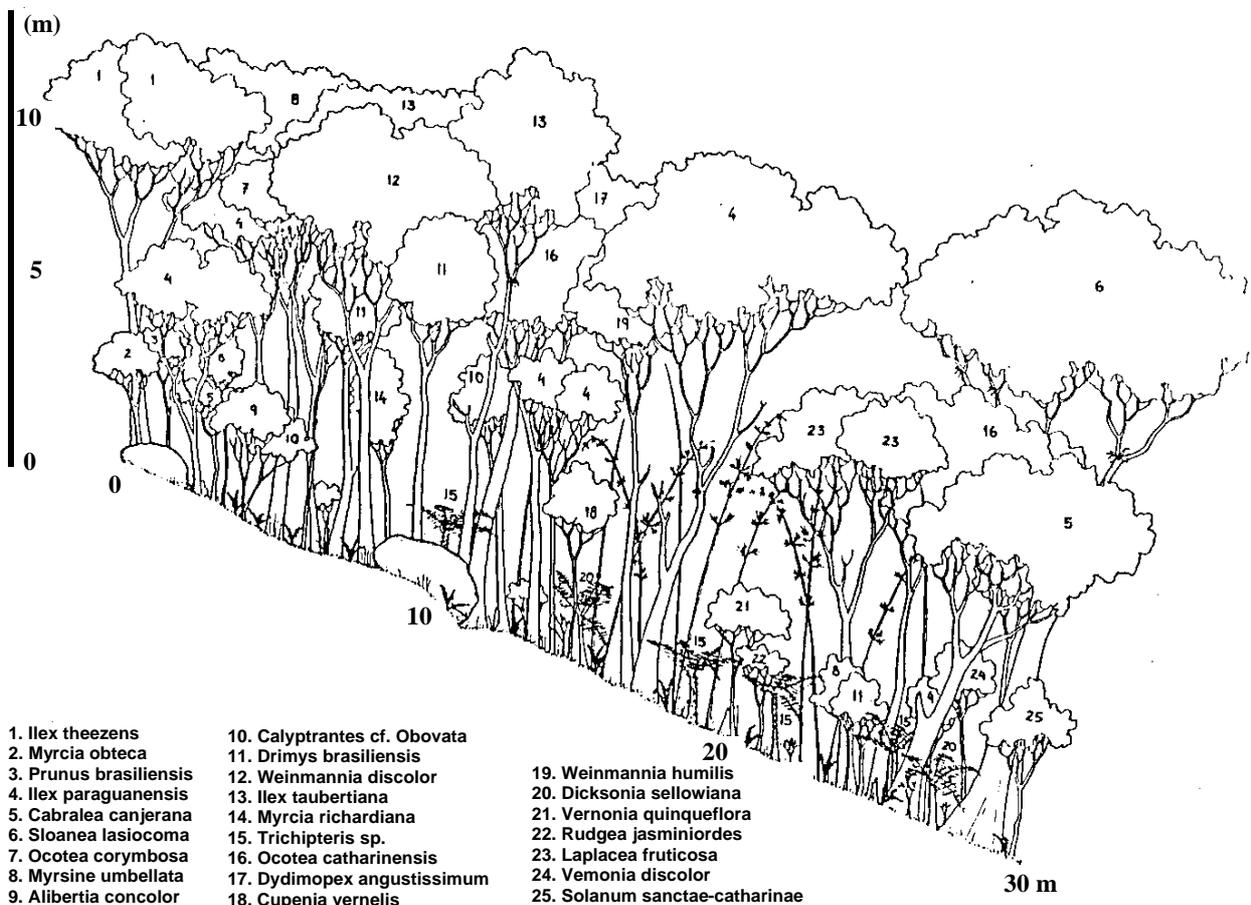


Abbildung 15: Bestandaufriß in einem montanen tropischen Regenwald (RODERJAN 1994). Der Bestand wird in der Oberschicht zu 70 bis 80% von *Ilex paraguariensis*, *Ocotea catharinensis*, *Cabralea canjerana*, *Sloanea lasiocoma*, *Dicksonia sellowiana*, *Trichipteris sp.*, *Weinmannia discolor*, *Ilex taubertiana* und *Drimys brasiliensis* geprägt

Die Zusammensetzung montaner Wälder am Morro de Anhangava (Quatro Barras, Paraná) wird durch die Arten *Ilex paraguariensis*, *Ocotea catharinensis*, *Cabralea canjerana*, *Sloanea lasiocoma*, *Trichipteris sp.*, *Weinmannia discolor*, *Ilex taubertiana*, *Drimys brasiliensis* und den Baumfarn *Dicksonia sellowiana* geprägt (RODERJAN 1994; Abb. 15).

Das Kronendach ist dort zwischen 14 und 22 m hoch. Die dort am häufigsten vorkommenden botanischen Familien sind die Lauraceae, gefolgt von den Aquifoliaceae und Baumfarne der Cythaeaceae (RODERJAN 1994). Insgesamt konnten 1393 Baumindividuen (inklusive Baumfarne) mit einer Grundfläche von 57 m² je ha gefunden werden. Die höchste Grundfläche erreichte *Sloanea lasiocoma* (Elaeocarpaceae) mit 7,65 m²/ha. Die höchsten Individuenzahlen hatte der Baumfarn *Dicksonia sellowiana* mit 125 Baumindividuen je ha, gefolgt von *Ilex paraguayensis* mit 112,5.

LEITE & KLEIN (1990) heben hervor, dass in den montanen (und submontanen) tropischen Regenwäldern im Vergleich zu den Tieflagen mehr Möglichkeiten zur Einnischung und damit Herausbildung physionomisch unterschiedlicher Organismen existieren, die zur Ausprägung von Unterarten oder gar neuen Arten führen können oder geführt haben.

3.3.4. Hochmontane tropische Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa Altomontana)

In der hochmontanen Stufe der Gebirge von Paraná überlagern sich Effekte des kühler werdenden Klimas mit einer zunehmenden Flachgründigkeit der Böden. Kondensierte Feuchtigkeit tritt häufig in Form von Nebel auf (IBGE 1992), die hochmontanen tropischen Regenwälder (Floresta Ombrófila Densa Altomontana) sind Nebelwälder.



Abbildung 16: Hochmontaner tropischer Regenwald am Hang des Berges Capivarí bei Campina Grande do Sul mit *Ilex microdonto* (caúna), *Weinmania humilis* (graminha-miúda) e *Siphoneugenia reitzii* (cambuí)

3.3.4.1 Standort

Die hochmontanen Regenwälder befinden sich nahe den Gipfelregionen der brasilianischen Küstenkordilliere.

Die mittleren Jahrestemperaturen liegen zwischen 13 und 14 °C, gemessen an der Klimastation am Morro do Anhangava (RODERJAN & GRODZKI 1999). Die Maximaltemperatur liegt bei 30 °C, die Minimaltemperatur bei -5 °C. Der mittlere Jahresniederschlag beträgt rund 2.100 mm und erreicht in Extremlagen 7000 mm. Die hohe Epiphytendichte führt zu einer zusätzlichen Aufnahme von atmosphärischer Feuchtigkeit ("Auskämmen des Nebels") sowie Nährstoffen.

Die zusätzliche Wasseranreicherung durch "Auskämmen von Nebel" beläuft sich auf 10 % oder mehr des normalen Niederschlags, in extrem trockenen Jahren sogar bis zu 60 %. Erhöhte Transpirationsverluste aufgrund hoher Windgeschwindigkeiten werden dadurch mehr als ausgeglichen. Die Strahlungsintensität (Sonnenscheindauer) ist aufgrund der Nebelhäufigkeit gering.

Die mittlere Luftfeuchtigkeit liegt bei etwa 90 %. Die Winde sind generell stark, viele Bestände zeigen eine Kronendeformation ("Windschur").

Die Böden sind geprägt durch Flachgründigkeit, Lithosole stellen den häufigsten Bodentyp. Die Zersetzungsrate ist aufgrund der kühleren Temperaturen vergleichsweise langsam. Dies führt an vernässten Standorten zur Bildung von anmoorigen Böden bis Moorböden mit einem hohen C/N-Verhältnis. An mäßig steilen Hanglagen kommen Cambisole vor. An den steilsten Passagen stehen Felsen an (RODERJAN 1994).

3.3.4.2 Vegetation

Die Flachgründigkeit der Böden führt zu einem deutlichen Rückgang der Baumhöhen. Die Bestandeshöhen der häufig nur mehr einschichtigen Bestände überschreiten selten 8 m. Das Kronendach ist gleichförmig und homogen (LEITE & KLEIN 1990). An flachgründigen Standorten in exponierten Lagen haben die einschichtigen Bestände mit einer Höhe von etwa 3,5 m den Charakter eines Krummholzes ("Elfenwald", "Koboldwald"), so am Morro do Anhangava (RODERJAN 1994). Nur in günstigen Lagen werden Baumhöhen bis zu 20 m erreicht. Die Wälder werden aufgebaut von gering dimensionierten Bäumen mit kurzen, dünnen und stark verzweigten Schäften, dicker und rauher Rinde und kleinen, lederartigen Blättern (Abb. 16). Dadurch ist der Biomasseanteil der Äste mit 25 % sehr hoch. Die Äste sind meist vollständig mit Moos und Epiphyten besetzt. Die Epiphyten tragen mit bis zu 4 % zur Gesamtbiomasse bei.

Bei der Untersuchung der Blatt- und Streuzersetzung von fünf Baumarten aus der hochmontanen Stufe des brasilianischen Küstenregenwaldes im Staat Paraná stellten PORTES & GALVÃO (im Druck) fest, dass *Ilex microdonta* die Baumart mit der höchsten Zersetzungsrate ist. Ihr k-Koeffizient ist >1, was im Mittel 203 Tagen entspricht, bis 50 % der Blätter zersetzt sind. Die übrigen Arten weisen einen k-Koeffizienten von <1 auf (in fallender Reihenfolge): *Ilex microdonta* > *Weinmannia humilis* > *Siphoneugena reitzii* > *Podocarpus sellowii* > *Drimys brasiliensis*.

An der Blattbiomasse von 63 % (2,8 t/ha/Jahr) hat *Ilex microdonta* einen Anteil von 40 % (1,4 t/ha/Jahr). Der Blattfall erfolgt zwischen September und November, wenn das Klima heißer und feuchter wird. Sowohl die Konzentrationen als auch die Mengen an Makronährelementen in jeder Biomassefraktion lassen sich wie folgt reihen: N > Ca > K > Mg > P, wobei in der Rinde und den Ästen Ca > N.

Die jährliche Streuproduktion in hochmontanen tropischen Regenwäldern beläuft sich auf 4,5 t/ha/Jahr. Die Streu beinhaltet 57,0 des N, 3,2 des P, 13,7 des K, 57,9 des Ca und 9,8 des Mg (Kg/ha/Jahr), wobei die Blätter mit 65 % des N, 60 % des P, 66 % des K, 61 % des Ca und 77 % des Mg die größte Menge an Makronährstoffen beinhalten.

Floristisch gesehen werden die Wälder von 25 Baumarten aus 15 Pflanzenfamilien aufgebaut. Die Myrtaceae stellen die am meisten vertretene Familie mit 4 Gattungen und 6 Baumarten, gefolgt von den Aquifoliaceae, Lauraceae und Melastomataceae mit jeweils 2 Arten. *Ilex microdonta* (Aquifoliaceae) und *Siphoneugena reitzii* (Myrtaceae) sind die am häufigsten vertretenen Arten. Sie

stellen zusammen etwa 56 % der Individuen des Baumstratums. Weiterhin häufig sind *Blepharocalyx salicifolius* und *Gomidesia sellowiana* (Myrtaceae), *Drimys brasiliensis* (Winteraceae), *Tabebuia catarinensis* (Bignoniaceae), *Weinmannia humilis* (Cunoniaceae) sowie *Myrsine parvifolia* (Myrsinaceae).



Abbildung 17: Aufriss eines hochmontanen Regenwaldes (RODERJAN 1994). Der "Krummholz-Bestand" ist einschichtig, mit 4.418 Individuen mit einem Durchmesser in 1,30 m Höhe größer als 10 cm je ha extrem stammzahlreich und dicht geschlossen (Morro do Ahangava)

In einer anderen Untersuchung am Morro do Ahangava (KOEHLER et al. im Druck) bestanden die Wälder aus nur einer Schicht mit einer Höhe von 4,5 m und einem mittleren Durchmesser von 9 cm. Einige wenige dickere Bäume erreichten Durchmesser bis zu 33 cm. Die Bäume waren krummschaftig und wiesen intensive Kronenverzahnungen auf. Die Bestände wurden aus 24 Baumarten von 13 Pflanzenfamilien aufgebaut. Am häufigsten waren die Myrtaceae, Lauraceae, Aquifoliaceae und die Cunoniaceae. Die Individuendichte war mit 4.830 je ha sehr hoch und entsprach einer Bestandesgrundfläche von 41,87 m²/ha. Die wichtigste Baumart war *Ilex microdonta* (Aquifoliaceae), sie stellte 27 % der Baumindividuen und 46 % der Grundfläche des Bestandes.

3.3.4.3 Nutzung und Gefährdung

Fast alle hochmontanen Regenwälder in der brasilianischen Küstenkordilliere Paraná sind noch weitgehend intakt. Eine Umwandlung in landwirtschaftliche Flächen wäre aufgrund der flachgründigen Böden zum Scheitern verurteilt. Waldnutzung scheidet weitgehend aus, da die Bäume wegen schlechter Schaftqualitäten kaum verwertbar sind.

3.3.5 Araukarien-dominierte Regenwälder (Floresta Ombrófila Mista)

Die Koniferen-Laubholz-Wälder der "Floresta Ombrófila Mista" sind flächenmäßig die bedeutendste Waldformation von Paraná. Nur wenige Waldökosysteme Brasiliens wurden bisher so intensiv untersucht und ausführlich beschrieben wie diese Waldformation. Vielfach war sie als natürlicher Mischwald mit der Konifere *Araucaria angustifolia* ausgebildet. Heute sind die "Floresta Ombrófila Mista" weitestgehend zerstört und durch land- und forstwirtschaftlich geprägte Ökosysteme ersetzt. Dennoch kann anhand von inselartigen Restvorkommen ihre natürliche Verbreitung und ihre Ökologie rekonstruiert werden.

3.3.5.1 Palaeogeografie und frühere Verbreitung

Nach WEGENER (1912 in SCHNELL 1971 und HURLEY 1976) hatte die Gattung *Araucaria* in der Kreide eine weite Verbreitung. Infolge der Kontinentaldrift und der Abspaltung zwischen Südamerika und Afrika bildeten sich durch Standortsveränderung und Selektionsdruck neue Arten heraus. So entwickelten sich auf dem südamerikanischen Kontinent die Gattungssektion *Columbidae*, welche sich in *Araucaria angustifolia* (Brasilien) und *Araucaria araucana* (Chile, Argentinien) differenzierte. Sieben weitere Araukarien-Arten bildeten sich in Südostasien sowie Australien heraus.

Die paläogeografische Verbreitung der Gattung *Araucaria* in Brasilien erstreckte sich weit über das heutige Areal bis nach Nordbrasilien. Diese Hypothese wurde durch mehrere Fossilienfunde (Stengelfragmente) jurassischer Araukarien in Nordostbrasilien bestätigt (IBGE, 1992). Fossile Reste fanden sich auch an den Rändern des Planalto, so in Mata im geografischen Zentrum von Rio Grande do Sul. Von einigen Autoren werden die schirmartige Kronenform des Baumes und die Struktur des Araukarien-Waldes als reliktsche Anpassung für das frühere Klima auf den Hochlagen des Planalto in Südbrasilien angesehen (LEITE & KLEIN 1990).

Wälder mit mehr oder weniger großen Anteilen der Araukarie (*Araucaria angustifolia*) waren früher charakteristisch für die südbrasilianische Landschaft. Die Fläche der ursprünglich mit Araukarie als herrschender Baumart bestockten Naturwälder kann auf etwa 200.000 km² geschätzt werden. Der Bundesstaat Paraná hatte einen großen Anteil an dieser Waldformation. 40 % des Gebietes waren früher von Araukarienwäldern bedeckt, in Santa Catarina 13% und in Rio Grande do Sul 25 %. In den nördlicher gelegenen Bundesstaaten São Paulo (3 %) sowie Minas Gerais und Rio de Janeiro (zusammen 1 %) kamen Araukarienwälder nur auf kleinen Flächen vor (CARVALHO 1994). Daneben gibt es kleine Restvorkommen im nördlichen Teil der argentinischen Provinz Misiones sowie in Südwest-Paraguay (KLEIN 1960; HUECK 1952, 1972).

3.3.5.2 Standorte

Die Wälder der "Floresta Ombrófila Mista" befinden sich vor allem im östlichen und mittleren Abschnitt des südbrasilianischen Berglandes zwischen 18 und 30° südlicher Breite (HUECK 1952). In den südlichen Bundesstaaten Paraná, Santa Catarina und im Norden von Rio Grande do Sul bildeten sie in den küstenferneren Regionen die zonale Vegetation. In den nördlicheren Bundesstaaten Sao Paulo, Rio de Janeiro und Minas Gerais existierten kleine Vorkommen in den obersten Bergregionen.

Araukarienwälder bleiben immer 20 bis 40 km von der Küste entfernt, sie erreichen an keiner Stelle das Meer (WACHTEL 1990). Im Süden des großen Hochplateaus des Planalto liegt die Untergrenze des Araukarienwaldvorkommens bei 500 bis 600 m NN. Sie steigt zum Norden hin an und erreicht am nördlichen Arealrand Meereshöhen von etwa 1200 m NN. Die höchsten Vorkommen befinden sich in der Serra da Mantiqueira bei Campos do Jordão, wo die Araukarie in 1800 m über Meereshöhe die Waldgrenze bildet (HUECK 1952, 1966).

Entsprechend der geographischen Verbreitung ist das Klima subtropisch, feucht-gemäßigt und ohne ausgeprägte Trockenzeiten. Die mittleren Jahrestemperaturen liegen zwischen 12 und 18° C. Im ganzen Araukariengebiet werden jährlich von April bis September zwischen 10 und 25 Frosttage registriert (REITZ & KLEIN 1966). Die mittleren Jahresniederschläge betragen zwischen 1200 und 2400 mm.

3.3.5.3 Biologie der Araukarie (*Araucaria angustifolia*)

Araucaria angustifolia kommt in 12 Varietäten vor, ein Zeichen für ein breites genetisches Spektrum und ein hohes Anpassungspotenzial. Als zweihäusige Art sitzen männliche und weibliche Blüten auf unterschiedlichen Bäumen. Die Art ist mit 30 bis 40 m Höhe die höchste Baumart der "Floresta Ombrófila Mista" (KLEIN 1960; WACHTEL 1990). Alte Bäume erreichen Durchmesser von 80 bis 120 cm. In verschiedenen Landesteilen gibt es mächtige Bäume mit über 2,50 m Durchmesser, deren Alter auf über 500 Jahre geschätzt wird. Die Araukarie ist durch ihre charakteristische Kronenform selbst auf große Entfernungen leicht von anderen Baumarten zu unterscheiden. Das Kronendach der Araukarie hebt sich einige Meter von der nächsten darunter liegenden Kronenschicht ab.

Araucaria angustifolia ist eine relativ schnellwüchsige Baumart mit Pioniercharakter (WACHTEL 1990). Der jährliche Derbholzzuwachs liegt bei etwa 10 – 15 m³ pro Hektar.

3.3.5.4 Vegetation

Der Araukarien-dominierte Wald ist durch eine Mischung von Angiospermen und Gymnospermen (Koniferen) bzw. die Mischung von austral-antarktischen mit amerikanischen Florenelementen im tropischen Regenwaldklima geprägt (LEITE & KLEIN 1990). In den 90er Jahren wurde einer der letzten verbliebenen Araukarien-Naturwälder im Bundesstaat Santa Catarina exploitiert. Seine Baumarten-zusammensetzung, Struktur und Verjüngungsdynamik wurde von WACHTEL (1990) untersucht.

Baumarten: *Araucaria angustifolia* bildet in diesen gemischten Wäldern die Oberschicht mit dunkelgrünen, regenschirmartigen Kronen.

- Im Unterstand eines sehr naturnahen Waldes bei Rio Passo Fundo (Rio Grande do Sul) befindet sich ein Stratum innig mit einander gemischter Laubbäume wie z.B. *Cedrela fissilis* (Meliaceae), *Cupania vernalis* (Sapindaceae), *Apuleia leiocarpa* (Caesalpinaceae), *Parapiptadenia rigida*, *Tabebuia alba* sowie einige Arten der Familie de Myrtaceae. Weitere häufige Baumarten der "Floresta Ombrófila Mista" sind die Lauraceae *Ocotea porosa*, *O. pretiosa*, *O. catarinensis*, der "Matete-Baum" *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae), *Balfourodendrum riedelianum*, *Cabrlea canjerana* (Meliaceae), *Holocalyx balansae*, *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae) und *Vernonia discolor* (Asteraceae) (LONGHI 1997).
- In einem Naturwald in Santa Catarina fand WACHTEL (1990) im Unterstand folgende Baumarten als wichtigste Begleitarten *Ocotea pulchella*, *Casearia decandra*, *Allophylus quaraniticus*, *Nectandra megapotamica*, *Banara*

tomentosa, *Capsicodendron dinisii*, *Myrceugenia cucullata*, *Myrcianthes pungens*, *Cupania vernalis* sowie der Baumfarn *Dicksonia sellowiana*.

Struktur: Im Araukarien-Naturwald kommen etwa 45 Baumarten (BHD ≥ 20 cm) vor (LONGHI 1980). Im Mittel wurden Werte von 236 Stämme/ha, eine Grundfläche von 23 m²/ha sowie ein Vorrat von etwa 200 m³/ha gemessen. Auf der 9 Hektar großen Parzelle prägend war die Araukarie (100 Individuen/ha; 11 m² G/ha; 68 % des nutzbaren Holzvolumens). Hinzu kamen *Ilex dumosa* (dominant unterhalb 10 m), *Matayba eleagnoides*, *Capsicodendron dinisii*, *Nectandra grandiflora*, *Ocotea porosa*, *Campomanesia xanthocarpa* (LONGHI 1980). In der Untersuchung von WACHTEL (1990) wurden 106 Stämme/ha bei einer Grundfläche von 31 m²/ha gemessen.

Verjüngung: Bezüglich der Baumartenverjüngung wurden von LONGHI (1980) 24000 Individuen/ha gezählt. Die Araukarie stellte nur 3 % davon.

Die Theorien über die Verjüngung der Araukarie sind von 2 Phänomenen geprägt (WACHTEL 1990):

- In bestehenden Wäldern sind Araukarien in den unteren Durchmesserklassen nur sehr schwach vertreten, "verjüngen sich also kaum".
- Inselartig eingesprengte Niedergrasfluren ("Campos") werden häufig von einzelnen Araukarien besiedelt.

Hieraus schließen Hueck sowie Klein auf einen reliktschen Charakter der Araukarienwälder: Diese wären Relikte eines früheren trockeneren Klimas. Demnach werden diese Waldformationen heute von Laubbäumen unterwandert. Eine ökologisch-aktualistische Erklärung sieht die Araukarie als störungsangepasste Baumart (SOARES 1980). Mäßige Störungen begünstigen die "Intermediärbaumart" Araukarie, so etwa nach Waldbränden oder durch Windwurf. Die Verjüngung der Araukarie verläuft phasenartig, damit analog existierender Urwaldmodelle (WACHTEL 1990).

Vegetationsgliederung: Analog der Unterteilung der perhumiden Regenwälder ("Floresta Ombrófila Densa") kann auch der "Floresta Ombrófila Mista" in drei Höhenstufen unterteilt werden (VELOSO 1991; Tab. 5). Hinzu kommen alluviale Wälder an Flüssen.

Tabelle 3: Höhenzonale Gliederung der Araukarienwälder in Paraná (nach VELOSO 1991)

Höhenstufe	Bereich der Meereshöhen (in m NN)	Vergesellschaftete Baumarten
alluvial	entlang von alten Flussterrassen	<i>Podocarpus lambertii</i> , <i>Drimys brasiliensis</i> , verschiedene Gattungen der Lauraceae
submontan	50 bis 400 m; selten, nur entlang von Steilabfällen oder Schluchten mit ausgeprägt kühlem Lokalklima	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (jerivá) (Palme)
montan	400 bis 1.000 m	<i>Ocotea porosa</i> (Lauraceae)
hochmontan	oberhalb von 1.000 m	<i>Podocarpus lambertii</i> , <i>Drimys brasiliensis</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , verschiedene Gattungen der Lauraceae und Myrtaceae

Im Bundesstaat Paraná sind montane Wälder der Floresta Ombrófila Mista am häufigsten, gefolgt von den hochmontanen (IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística 1990).

Die **montanen** Araukarien-dominierten Regenwälder (Floresta Ombrófila Mista Montana) kamen in einer Meereshöhe zwischen 400 und 1000 Metern vor. Sie hatten in der natürlichen Vegetation von

Paraná den größten Flächenanteil, sind jedoch heute bis auf wenige reliktsche Bestände verschwunden. Die Araukarie bildet in der Montanstufe Mischbestände mit *Ocotea pulchella* und dem Mate-Strauch *Ilex paraguayensis*. *Cryptocarya aschersoniana* und *Nectandra megapotamica* (Lauraceae) befinden sich im Unterstand. Im Norden von Santa Catarina und im Süden von Paraná war *Araucaria angustifolia* mit Imbuia (*Ocotea porosa*) assoziiert und bildete dort charakteristische Bestandesbilder (IBGE 1992).



Abbildung 18: Montaner Araukarien-betonter Regenwald bei General Carneiro

Abhängig von den klimatischen Faktoren, können nach LEITE und KLEIN (1990) zwei Waldtypen mit Araukarie und Lorbeer-Bäumen ausgeschieden werden:

(1) Die Lauraceae-Baumarten Imbuia (*Ocotea porosa*), canela-amarela (*Nectandra lanceolata*), canela-preta (*Nectandra megapotamica*), canela-fogo oder canela-pururuca (*Cryptocarya aschersoniana*) bilden mit 70 bis 90 % Deckung das Kronendach im Hauptbestand, begleitet von Sapopema (*Sloanea monosperma*; Elaeocarpaceae), lokal häufig auch von Guabirobeira (*Campomanesia xanthocarpa*; Myrtaceae) und Erva-mate (*Ilex paraguayensis*). In diesem Fall sind bei Höhenlagen von 500 bis 800 mittlere Jahreslufttemperaturen von $> 20^{\circ}\text{C}$ und gleichmäßig über das Jahr verteilte Niederschläge die bestimmenden Faktoren.

(2) Die Araukarie bildet eine dominierende Schicht mit 60 bis 80 % Deckung über einer zweiten Baumschicht aus den Lauraceae-Bäumen canela-lageana (*Ocotea pulchella*), canela-amarela (*Nectandra lanceolata*), canela-guaicá (*Ocotea puberula*), canela-fedida (*Nectandra grandiflora*), camboatá-vermelho (*Cupania vernalis*) und camboatá-branco (*Matayba elaeagnoides*), begleitet von

casca-de'anta (*Drimys brasiliensis*), pinheirinho (*Podocarpus lambertii*), pimenteira (*Capsicodendron dinissi*), guabirobeira (*Campomanesia xantocarpa*) und weiteren Myrtaceae und Aquifoliaceae. Araukarien bilden einen lockeren Oberstand. Der für diese Formation bestimmende klimatische Faktor ist eine kältere Periode bei der die mittlere Jahreslufttemperatur auf ein Niveau von $< 15^{\circ}\text{C}$ gedrückt wird, in Kombination mit geringeren Niederschlägen.

Neben *Araucaria* ist oftmals auch *Podocarpus* zu finden. Nach HUECK (1972) variiert die Dominanz dieser beiden Gattungen stark nach den Bodenbedingungen. Während die Araukarie besser mit den trockeneren Böden der Hochebenen zurecht kommt, ist *Podocarpus* mehr auf den feuchteren und tiefgründigeren Böden der gewässernahen Senken und Täler anzutreffen.

3.3.5.5 Nutzungsgeschichte und Gefährdung

Ein wachsender Bedarf an Flächen für Land- und Viehwirtschaft sowie die hervorragenden Holzeigenschaften der Araukarie haben seit der Mitte des 19. Jahrhunderts dazu geführt, dass Araukarienwälder wie sonst kein anderes südamerikanisches Waldökosystem exploitiert bzw. gerodet wurden. Die Existenz der Araukarienwälder erleichterte oder vielmehr ermöglichte erst die intensive Kolonisierung weiter Landstriche. Das Holz der Araukarie mit seinen hervorragenden Eigenschaften und der breiten Verwendungsmöglichkeit für Bau- und Konstruktionszwecke bildete die Basis für den Aufbau einer florierenden Wirtschaft.

- Bei der letzten großen Waldinventur 1977 wurden für ganz Brasilien noch 5.600 km^2 Araukarienwälder ausgewiesen. Davon waren nur mehr etwa 1.200 km^2 naturnah (FUPEF 1978; PÉLLICO NETTO 1984).
- Die letzte vom Brasilianischen Institut für Waldentwicklung (IBDF) vorgelegte Statistik von 1984 weist noch eine Fläche natürlicher Araukarienwälder von 2.700 km^2 für Paraná aus.
- WACHTEL (1990) konnte in seiner Doktorarbeit nach langer Suche nur mehr einen natürlichen Bestand ausfindig machen – in den meisten "Naturwäldern" waren die großen und kleinen Baumindividuen bereits geerntet worden.

Tabelle 4: Ursprüngliche Flächenanteile (vor 1850) der araukariendominierten Waldformationen im Bundesstaat Paraná (nach CASTELA et al. 2001)

Ausprägungsform	Fläche (km^2)	prozentualer Anteil an der Fläche des Bundesstaates Paraná (199.723 km^2)
"Campo"-Wälder	32.934	16,5 %
Geschlossene Araukarienwälder	82.957	41,5 %

Wie aus Tabelle 3 hervorgeht, waren ursprünglich 58% der Landesfläche von Paraná mit einer araukariendominierten Waldformation bestockt.

Größere Rodungen der Araukarienwälder begannen in Paraná bereits um 1850 (WACHTEL 1990). Um 1895 setzte eine systematische Rodung und Exploitation der Wälder ein, als Paraná noch etwa 167825 km^2 Urwälder besaß, von denen 73800 km^2 geschlossene araukariendominierte Wälder waren (MAACK 1968). Im Jahr 1968 waren hiervon nur mehr 70530 km^2 aufgelichtete "Campo-Wälder" übrig geblieben, charakterisiert durch einen Wechsel aus vereinzelter Araukarien oder Bauminseln in einer mehr oder weniger offenen Graslandschaft (Abbildungen 19 bis 22).



Abbildung 19: Aufgelichteter "Campo-Wald" auf dem Gelände der Firma Pizzato bei General Carneiro, Paraná

- 1930 waren die Araukarienwälder in Paraná bereits auf die Hälfte ihres Areals zurückgedrängt (WACHTEL 1990).
- Um das Jahr 1974 war in Paraná noch eine Fläche von 3200 km² oder 4,3 % der ehemaligen Araukarienwälder in ihrem Ursprungszustand zu finden (LAVALLE 1974), im Jahr 1980 waren davon nur noch 3 % übrig geblieben.
- TERRA (1999) geht nach inoffiziellen Angaben davon aus, dass in Paraná die Fläche der natürlichen Araukarienwälder heute auf unter 1 % des ursprünglichen Vorkommens reduziert ist.
- Für das Jahr 2001 finden sich detaillierte Angaben über die heutigen Restbestände an Araukarienwäldern in Paraná bei DE CASTELA et al. (2001; Tab. 3).



Abbildung 20: Araukarienwälder in der offenen Campo-Landschaft



Abbildung 21: Araukarieninsel inmitten der Kulturlandschaft - Feld und Weide



Abbildung 22: Vereinzelte Araukarie am Steilabfall der Serra do Mar (Estrada da Graciosa, Paraná) mit der Bambusart Caratua im Vorderfrund (siehe S. 52)

Eine um 1965 beginnende **Wiederaufforstung** der gerodeten und degradierten Flächen wurde zum größten Teil mit schnellwachsenden Plantagenbaumarten wie *Pinus elliottii*, *Pinus taeda* und verschiedenen *Eucalyptus*-Arten durchgeführt, die wesentlich höhere Erträge als die Araukarie und andere Naturwaldarten versprachen. Die gesetzlich vorgeschriebene flächenmäßige Berücksichtigung der Araukarie bei den Wiederaufforstungen war begleitet von Misserfolgen. Grund war teils die Unkenntnis über die biologischen Besonderheiten dieser Art, oftmals führte aber auch mangelndes wirtschaftliches Interesse zu grober Missachtung grundlegender waldbaulicher Kenntnisse bei der Bestandesbegründung. Im kurzumtriebigen Plantagenwald fruktifiziert die Araukarie nur in geringem Umfang. Die Verjüngung und somit der langfristige Erhalt des Araukarienanteils in Plantagen ist deshalb fraglich.

Die heute noch verbliebenen naturnahen Araukarienbestände unterliegen von Seiten der brasilianischen **Umweltschutzbehörde** IBAMA strengen Restriktionen, die eine forstliche Nutzung nicht mehr zulassen. Gerade im Bereich des bäuerlichen Privatwaldbesitzes führt dies zu Zielkonflikten, da der Wald als Einnahmequelle ausfällt. Weder sind die nötigen Kenntnisse einer nachhaltigen Naturwaldbewirtschaftung unter solch schwierigen waldbaulichen Bedingungen vorhanden, noch

wären die aufwändigen behördlichen Genehmigungen finanziell und technisch für Kleinbauern zu bewältigen.

Eine Konsequenz daraus ist eine **agroforstliche Nutzung** der zugänglichen Naturwälder in Form von Waldweide und dem Sammeln der als Nahrungsmittel und für die Viehmast sehr begehrten Araukariensamen.

Eine nachhaltige und naturnahe Bewirtschaftung dieser Waldformationen könnte eine Alternative zu den momentanen Erhaltungsbemühungen darstellen, da mit einer wirtschaftlichen Nutzung und der Steigerung der Wertleistung das Interesse der Waldbesitzer an einem Erhalt ihrer Einnahmequelle geweckt würde. Wegen der heterogenen Strukturen dieser Waldformationen gibt es bisher jedoch keine klaren Bewirtschaftungskonzepte, die das Fortbestehen dieser Wälder sichern könnten.

Für forstliche Großbetriebe sind die Naturwälder momentan aufgrund ihrer geringen Zuwachsleistung und der Nutzungsaufgaben uninteressant. Von großem Interesse hingegen ist eine Produktion von hochwertigem Säge- oder Furnierholz, das die geringere Volumenleistung der Araukarie gegenüber den raschwüchsigen Pinusarten wertmäßig auszugleichen oder gar zu übertreffen vermag.

3.4 Campos de altitude (Subalpine Höhenkamps)

In den subtropischen Bergregionen Südbrasilens oberhalb von etwa 1200 m Meereshöhe wird der höhenzonale Wald an exponierten Lagen durch Gebüsch und Grasfluren ersetzt. Je nach Boden wechseln sich Felsen, Gesteinsfluren, hochhalmige Rasengesellschaften und Vermoorungen ab. Eingestreut sind niedere Gebüsch mit Sträuchern und Zwergsträuchern. Dieser standörtlich und floristisch heterogene Vegetationskomplex ist unter dem Namen Höhenkamps (campos de altitude) bekannt und bildet eine charakteristische Landschaftseinheit auf den südbrasilianischen Hochebenen westlich des Küstengebirges (HUECK 1978; RIZZINI 1979).

Die Höhenkamps werden als Relikte einer grasartigen Vegetation aus einer kälteren, trockeneren Vergangenheit angesehen. Höhere Durchschnittstemperaturen sowie höhere Niederschläge würden heute eine Wiederbewaldung auch auf diesen Hochflächen ermöglichen. Gleichwohl wird heute eine nennenswerte sukzessionale Ausbreitung des (Araukarien-bestimmten) Waldes durch Feuer und Viehverbiss verhindert. Eine andere Theorie der Entstehung der Höhenkamps betont die Rolle des periodisch wiederkehrenden Feuers aufgrund einer höheren natürlichen Gewittertätigkeit in den früher häufigeren Trockenperioden (HUECK 1978; RIZZINI 1979).

Als Konsequenz beider Hypothesen ist die Vegetation der Höhenkamps ein Relikt früherer Umweltbedingungen; ihre verbliebenen Standorte sind Refugien für als bedroht einzustufende Arten und Lebensgemeinschaften.

3.4.1 Standort

Das Klima im Bereich der Campos de Altitude wird durch die Höhenlage sowie das Mesoklima der Gipfelregionen geprägt; das Klima ist warm-gemäßigt (Typ Cfa nach Köppen) (RODERJAN 1999). In diesen Lagen stauen sich in den Senken die feuchten ozeanischen Luftmassen, die die permanenten

Aufwinde von der Küste herantreiben und bilden häufig dichte Nebelbänke. Die exponierteren Lagen wie Kuppen weisen eine starke Einstrahlungsintensität auf. Die mittlere Jahrestemperatur liegen bei 15°C, im kältesten Monat sinkt sie auf 10° C ab. Aufgrund der Gipfellage gibt es häufig starke Winde. Die relative Luftfeuchtigkeit liegt bei 85 %, die Niederschläge bei 1800 mm.

Die Böden sind geringmächtige, flach- bis mittelgründige Rohböden oder Lithosole mit stellenweise ausstreichenden Gesteinspartien. Auf Plateaulagen, in Sätteln und Muldenlagen verhindert Vernässung den Streuabbau, es entstehen Anmoor- und Moorböden mit einer Torfmächtigkeit von bis zu 80 cm (RODERJAN 1999). Die Basensättigung ist wegen des kristallinen Ausgangssubstrates sehr gering.

3.4.2 Vegetation

Die Vegetation der Campos de Altitude wird vor allem durch Gräser, Sauergräser (Cyperaceae), hemikryptophytische Stauden und einige Geophyten aufgebaut. Zwergsträucher (Chamaephyten) bilden kleine Strauchgruppen und Gebüsche. Die in Paraná häufigsten Gehölze der Höhenkamps sind *Croton splendidus* (Euphorbiaceae), *Chusquea pinifolia* (Poaceae), *Machaerina austrobrasiliensis* (Cyperaceae), das Gras *Cortaderia modesta*, Cyperaceen und *Mimosa congestifolia* (Mimosaceae). Auf flachgründigen Böden stellen sich einschichtige Rasengesellschaften mit Gräsern der Gattung *Axonopus* sowie *Lagenocarpus triquetrus* (Cyperaceae) ein.

Bei mehreren von RODERJAN (1999) durchgeführten Erhebungen im Bereich der Vegetationsrefugien der "Serra dos Órgãos und Capivari" im brasilianischen Bundesstaat Rio de Janeiro wurden 128 Arten aus 50 botanischen Familien erfasst. Die meisten Arten fanden sich in den Familien der Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae, Rubiaceae, Orchidaceae, Bromeliaceae, Ericaceae und Melastomataceae.

In weiteren von RODERJAN 1999 durchgeführten Vegetationserhebungen in den hochmontanen Vegetationsrefugien über 1300 m Meereshöhe im Bereich der Berggipfel von Itapiroca, Capivari Grande, Camapuã, Ciririca, Taipabuçu, Paraná, Tucum und Agudo da Cotia konnten trotz einer augenfälligen Homogenität der Pflanzenbestände 64 Arten aus 29 botanischen Familien identifiziert werden. Die artenreichsten Familien sind die Poaceae (9 = Arten), Melastomataceae (7), Asteraceae (6), Cyperaceae (5), Ericaceae (4), Bromeliaceae und Flechten der Cladoniaceae (3). Die am weitesten verbreitete Art ist der bodenvage *Bambus caratua* (*Chusquea pinifolia*), der in kleinen Gruppen bis größeren Vegetationskomplexen in unterschiedlichen Expositionen und Neigungen der beschriebenen Vegetationsrefugien vorkommt. Darüber hinaus kommen vor: *Croton splendidus*, *Dychya reitzii*, *Eryngium koehneanum*, *Machaerina austrobrasiliensis*, *Rynchospora cf rugosa*, Rentier-Flechten der Cladoniaceae, das Torfmoos *Sphagnum recurvum* und *Siphoneugena reitzii*.

3.4.3 Pflanzengesellschaften des Vegetationskomplexes

Im Rahmen einer Untersuchung der hochmontanen bis subalpinen Vegetation des "morro dos perdidos" in Paraná unterteilten SANTOS & HATSCHBACH (1998) in RODERJAN (1999) den subalpinen Vegetationskomplex der Höhenkamps in Rasengesellschaften sowie "Krautvegetation auf felsigen Böden". Hinzu kommt eine Beschreibung der Vegetation kleiner hochmontan-subalpiner Wäldchen, basierend auf RODERJAN 1999 und damals durchgeführten Vegetationserhebungen in den hochmontanen Vegetationsrefugien über 1300 m Meereshöhe im Bereich der Berggipfel von Itapiroca, Capivari Grande, Camapuã, Ciririca, Taipabuçu, Paraná, Tucum und Agudo da Cotia.

Gebüsche und Wäldchen: Die Gehölze *Ilex microdonta* (Aquifoliaceae), *Weinmannia humilis* (Cunoniaceae) und *Tabebuia catarinensis* (Bignoniaceae) bilden kleine Wäldchen (RODERJAN 1999).

In der Krautschicht dominieren *Machaerina austrobrasiliensis* und das Schnabel-Ried *Rynchospora cf rugosa* (Cypraceae), dazu kommen einzelne Individuen des Grases *Axonopus* sp. und *Lagenocarpus triquetrus*. Unter der Krautschicht befindet sich eine bodendeckende Schicht von *Cladonia*-Arten und des Torfmooses *Sphagnum recurvum*. Lediglich vereinzelt kommen *Eriocaulon ligulatum* (Eriocaulaceae), *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae), *Lobelia campestris* (Lobeliaceae), *Utricularia reniformis* (Lentibulariaceae) sowie *Altroemeria apertiflora* vor.

Höhenkamps mit Bambus und Sauergräsern: Bei pflanzensoziologischen Erhebungen im Rahmen der Erstellung eines Managementplanes für den "Parque Estadual Pico do Marumbí" (PARANÁ 1996) bestimmten in den Rasengesellschaften der Höhenkamp-Refugien das grasartige Schneide-Ried (*Cladium ficticium*) und der Bambus *Chusquea pinifolia* den Aspekt. Hinzu kamen die Gehölze *Croton splendidus*, *Mimosa congestifolia*, *Tabebuia catarinensis*, sowie *Achyrocline satureoides*, *Drosera* sp und *Baccharis* sp.



Abbildung 23: Höhenkamp mit caratuva (*Chusquea pinifolia*)

Felsen und Gesteinsfluren: Auf den felsigen Böden kommen Gesteinsfluren mit den Arten *Mandevilla atropurpurea* (Apocynaceae), *Sinningia cardinalis* (Gesneriaceae) und *Bifrenaria harrisoniae* vor. Auf überrieseltem anstehendem Gestein tritt der insektenvertilgende Sonnentau *Drosera montana* (Droseraceae) auf.

Quellsümpfe an Hängen: Die Vegetation an quelligen Hängen besteht aus sehr charakteristischen Arten wie *Burmannia discolor* (Burmanniaceae; den Orchideen nahestehende Familie), *Cladium ficticium* (Cyperaceae), den insektivoren Wasserschlauch-Arten *Utricularia reniformis* und *U. aurea*

(Lentibulariaceae), der Orchidee *Oncidium blanchetii*, dem Gras *Andropogon ternatus* und dem Baldrian *Valeriana ulei*.

3.4.4 Nutzung und Gefährdung

Aufgrund des schwierigen Zugangs waren die Höhenkamps lange Zeit uninteressant für ökonomische Aktivitäten sowie Industrialisierung. Lange Zeit wurde diesen Pflanzenformationen nur begrenzte wissenschaftliche Aufmerksamkeit gewidmet. Aufgrund dieses Desinteresses sind diese Landschaften zusammen mit den montanen tropischen Regenwäldern sowie Mangroven die noch am besterhaltenen im Bundesstaat Paraná (RODERJAN 1999). Auch heute besteht nur ein geringer Nutzungsdruck auf die Höhenkamps, da die klimatischen und edaphischen Bedingungen für eine anthropogene Nutzung wenig geeignet sind. Eine nicht zu vernachlässigende Gefahr besteht in dem zunehmenden Besuch von Touristen, die immer häufiger durch Unachtsamkeit Feuer verursachen.

3.5 Gras-Busch-Steppe (campos)

Die südbrasilianische Gras-Busch-Steppe ist gekennzeichnet durch Gras- und Kraut-Formationen mit geringwüchsigem Habitus, Hemikryptophyten und Geophyten mit xeromorphen Anpassungsmechanismen wie behaarten Blättern oder Halmen. Die sogenannten wald- und strauchfreien Kamps (campos limpos) haben während der trockenen Periode eine gräulich-braune Farbe (LEITE & KLEIN 1990).

In den humiden Subtropen Südbrasilien herrscht zu keiner Jahreszeit ein Wasserbilanzdefizit. Die Durchschnittstemperatur im Winter sinkt auf etwa 15° C und ist begleitet von kalten Winden mit polarer Südluft und vereinzelt Frostereignissen.

Der Terminus Steppe kommt aus dem Russischen und bedeutet umgangssprachlich Wüste und wurde ursprünglich für trocken-kalte Grasgebiete des arktischen Florenreiches mit einer humiden und einer ariden Jahreszeit verwendet.

3.5.1 Standort

Die "campos" werden mit weiten Ebenen oder exponierten Hochlagen assoziiert, die starken Luftströmungen ausgesetzt sind. Dadurch zeichnen sie sich durch einen hohen Evapotranspirations-Index aus, insbesondere in den Sommermonaten. Dies führt zu starken Austrocknungen der Bodenoberfläche, die häufig Schäden an der Vegetation verursachen und die landwirtschaftliche Nutzungen dieser Standorte erschweren. In den Wintermonaten sorgen Luftmassen polaren Ursprungs für vereinzelte Frostereignisse (LEITE & KLEIN).

3.5.2 Vegetation

Die "campos" werden dominiert von Grasarten der Gattungen *Stipa*, *Andropogon*, *Aristida* und *Erianthus*. Nach LEITE & KLEIN (1990) sind capim-caninha (*Andropogon lateralis*, *A. sellowianus*) und capim-touceira (*Sporobolus indicus*, *Eragrostis baiensis*) die häufigsten Arten.



Abbildung 24: Gras-Busch-Steppe bei Ponta Grossa, Paraná



Abbildung 25: Dessertifizierte Flächen bei der Gemeinde São Francisco de Assis – RS

3.5.3 Nutzung und Gefährdung

Gras-Busch-Steppen weisen häufig aufgrund von Trittschäden durch Weidevieh sowie periodisch wiederkehrenden Feuern Bodenverdichtungen auf (IBGE, 1992). Die landwirtschaftliche Nutzung in Form von Soja- und Maisanbau wird oft durch die Austrocknung erschwert. Nach der Ernte kommt es auf landwirtschaftlichen Nutzflächen vielfach zu äolischer Erosion. Die fortschreitende Desertifizierung aufgrund nicht angepasster Landnutzung und sandigem Ausgangssubstrat kann eindrucksvoll auf mehreren Hundert km² im Südwesten von Rio Grande do Sul bei Alegrete und Itaquí beobachtet werden ("Wüste von Alegrete").

3.6 Savanne (cerrado) und Buschwald (cerradão)

Mit zunehmender Entfernung von der Küste werden cerrados häufiger (HUECK 1966). Der Flächenanteil des cerrado am Staat Paraná beträgt lediglich 0,5 %. Der "Parque Estadual do Cerrado" befindet sich nordöstlich der Stadt Jaguariaíva auf dem sogenannten zweiten Planalto auf Höhen zwischen 800 und 900 m.

Die cerrados in Paraná können vergleichbar den Höhenkamps als reliktsche, im Rückzug begriffene Vegetationsformen interpretiert werden. Rein räumlich besteht kein Kontakt mit den großflächigen und floristisch verschiedenen Savannen in den saisonal geprägten Gebieten Zentral- und Nordostbrasilien.

Der **cerrado** ist eine subtropische Grassavanne, die von tief wurzelnden, xeromorph gebauten Sträuchern mit einem Deckungsgrad von 10-30 % und einer Höhe von 1-2 m locker überstellt sein kann (UHLMANN et al. 1997).

Der **cerradão** weist einen deutlich höheren Deckungsgrad (bis zu 70 %) an Sträuchern und kleinwüchsigen Bäumen (Höhe 3-4 m) auf. 70 % der Baumindividuen haben nur geringe Stammdurchmesser zwischen 5 und 10 cm.

3.6.1 Standort

Das Klima im Bereich des südbrasilianischen cerrado wird nach dem Typ *Cfb* (nach Köppen) zugeordnet. Dies bedeutet subtropisch humid mit mittleren Temperaturen über 10° C im kältesten und unter 22° C im wärmsten Monat. Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 1400 mm, mit einer trockeneren Periode im Herbst / Winter und einer feuchteren in der sich 60 bis 70 % Niederschläge konzentrieren im Frühling / Sommer (EITEN 1994).

Die Artenzusammensetzung und Struktur des cerrado sind stark von der Geomorphologie und dem Wasserhaushalt der Böden beeinflusst. Häufig zeigt sich ein standortsabhängiger Übergang von offenen (campo limpo bis campo cerrado = cerrado *sensu stricto*) zu geschlossenen Savannenformationen (cerradão = cerrado *sensu lato*).

- Auf besseren, tiefgründigen Standorten der konvexen Unterhänge finden sich eher Strauch- bis Waldformationen als auf den flachgründigen Oberhangstandorten, wo der cerrado *sensu stricto* vorherrscht.
- Bei zahlreichen Untersuchungen in ebenen bzw. leicht welligen Lagen fand man jedoch auch tiefgründig verwitterte Latosol-Böden mit ausgeprägten "waldartigen" cerradãos.
- Völlig wald- bzw. strauchfreie cerrado-Flächen (vereda) sind meist Folge von staunassen Böden wie Gleyen oder Stagnogleyen.

- Bei extremer Wasserbeeinflussung gehen diese Substrate in hydromorphe Böden mit unterschiedlich dicker Torfschicht über.

Ein wesentlicher Faktor für die Ausprägung der Vegetation ist das Feuer. Natürliche Brände während des trockenen Winters sind heute von zunehmenden menschlichen Nutzungen und vermehrten Feuerfrequenzen überlagert.



Abbildung 26: Campo cerrado nördlich von Ponta Grossa

3.6.2 Vegetation

Die Flora des südbrasilianischen **Cerrados** besteht aus etwa 450 Gefäßpflanzenarten. Die Vegetation wird von einer Schicht von Gräsern und Grasartigen beherrscht. Diese weisen xeromorphe Anpassungen auf, da sie aufgrund der geringen Bewurzelungstiefe stark unter dem Wasserdefizit in der physiologisch trockenen Kälteperiode leiden. Die Halme mancher Arten sind wasserspeichernd. Durch stomatare Regulation der Evapotranspiration wird dem Trockenstress entgegengewirkt (UHLMANN et al. 1997). Den Winter und dann aufkommende Feuer überstehen sie durch ihre unterirdischen Rhizome.

Bei einer Inventur im Parque Estadual do cerrado wurden die 18 im cerrado identifizierten Arten mehr oder weniger auch im cerradão gefunden. In Letzterem konnten weitere 15 Gehölzarten lokalisiert werden. Die dominierenden Gehölze dieses cerrado waren *Stryphnodendron adstringens* (Mimosaceae), *Byrsonima coccolobifolia* (Malpighiaceae), *Couepia grandiflora* (Chrysobalanaceae), *Annona crassiflora* (Annonaceae), *Acosmium subelegans* und *Anadenanthera peregrina*. Weiterhin

kamen vor *Dalbergia miscolobium* (Fabaceae), *Symplocos lanceolata* und *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae).



Abbildung 27: Cerradão nördlich von Ponta Grossa, Paraná

Die wichtigsten Arten im **Cerradão** sind *Byrsonima coccolobifolia*, *Anadenanthera peregrina*, *Couepia grandiflora*, *Stryphnodendron adstringens*, *Acosmium subelegans* und *Lafoensia densiflora*. Unter den Baumarten finden sich *Tabebuia ochracea*, *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae), *Annona crassiflora*, *Stryphnodendron adstringens*, *Austroplenckia populnea*, *Cinnamomum sellowianum*, *Miconia sellowiana* und *Dalbergia miscolobium*. Diese Arten sind feuerresistent und haben eine gute Stockausschlagfähigkeit.

3.6.3 Nutzung und Gefährdung

Ein wichtiger ökosystemerhaltender Umweltfaktor in der Savanne ist das Feuer. Zahlreiche Savannenpflanzen und vor allem Grasarten sind feuerresistent. Die meisten Strauch- und Waldbäume hingegen sind feuerempfindlich und werden deshalb an ihrer Verbreitung gehindert. Bei Ausbleiben des Feuers würde eine Verbuschung und Bewaldung einsetzen und die cerrado-Arten verdrängen.



Abbildung 28: Hydromorphe Savanne (vereda)

3.7 Saisonaler halbimmergrüner Wald (Floresta Estacional Semidecidual)

3.7.1 Standort

Im Süden Brasiliens ist das Klima stärker jahreszeitlich geprägt als in den nördlichen Regionen. Auf einen subtropisch warmer und regenreicher Sommer, der durch eine etwa einmonatige Trockenzeit beendet wird, folgt ein kühler Winter mit monatlichen Durchschnittstemperaturen unter 15°C. Dabei können vor allem die nächtlichen Temperaturen stellenweise unter den Gefrierpunkt fallen. Einige Theorien gehen davon aus, dass dadurch eine "physiologische Trockenheit" hervorgerufen wird, die einige Baumarten zum Abwurf der Blätter veranlassen. Da aber nicht alle Baumarten die Blätter abwerfen und an geschützteren Orten auch keine Fröste vorkommen, sehen andere Hypothesen die Kambialruhe und den Laubwurf als ein Relikt aus kälteren Zeiten an. Hierdurch entsteht ein saisonaler halbimmergrüner Wald der feuchten Subtropen ("Floresta Estacional Semidecidual" oder "Floresta Tropical Subcaducifolia"). Geografisch gesehen liegt sein Schwerpunkt in den Bundestaaten/Regionen Espírito Santo, Südbahia, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Nord- und Südwest-Paraná und im Süden von Mato Grosso do Sul.

3.7.2 Vegetation

Im saisonalen halbimmergrünen Wald der feuchten Subtropen ("Floresta Estacional Semidecidual" oder "Floresta Tropical Subcaducifolia") werfen zwischen 20 und 50 % der bestandesbildenden Bäume ihr Laub vollständig ab (LEITE & KLEIN 1990). Auch im saisonalen halbimmergrünen Wald ändert sich die Vegetation mit der Meereshöhe. Allerdings kommt in Paraná nur der **submontane** saisonale halbimmergrünen Wald vor. Dieser besiedelt die Hänge im Innern der Serra da Mantiqueira und der Serra dos Órgãos sowie die durch Arenite aus Jura- und Kreideformationen geformte zentrale Hochebene mit sandigen Böden (IBGE 1992).

Die im saisonalen halbimmergrünen Wald am häufigsten vorkommenden laubabwerfenden Baumgattungen sind *Cedrela*, *Parapiptadenia* und *Cariniana*. Sie sind auch im Atlantischen Küstenregenwald zu finden. Ebenfalls charakteristische Gattungen sind *Hymenaea*, *Copaifera*, *Peltophorum*, *Astronium* und *Tabebuia*. Die auf dem Planalto Paranaense und im Süden São Paulos am häufigsten vorkommende Gattung ist *Aspidosperma* (Apocynaceae) mit ihrem wichtigsten Vertreter *Aspidosperma polyneuron* (peroba-rosa) (Abb. 29).

Eine phytosoziologische Studie in einem submontanen Wald im Parque Estadual "Mata dos Godoy" (Londrina, Paraná) ergab eine Individuenzahl von 1417 je ha in 36 Familien, 63 Gattungen und 100 Arten (SILVA 1990). Die am häufigsten vorkommenden Individuen gehören zur Familie der Meliaceen, gefolgt von den Euphorbiaceen, Lauraceen, Arecaceen, Myrtaceen, Apocynaceen und Mimosaceen. Am dominantesten ist *Aspidosperma polyneuron* (peroba), gefolgt von *Ficus luschanatiana*, *Croton floribundus*, *Galesia gorarema*, *Nectandra megapotamica*, *Alchornea glandulosa*, *Cabrlea canjerana* und dem palmito *Euterpe edulis*. Hinzu kommen *Trichilia clausenii*, *Ficus luschanatiana*, *Actinostemon concolor*, *Galesia gorarema* sowie *Inga marginata*. Der untersuchte Bestand wies deutlich zwei Schichten auf:

- Das Kronendach bilden die Bäume (emergentes) *Aspidosperma polyneuron* (peroba-rosa), *Ficus luschanatiana* (figueira-branca), *Galesia gorarema* (pau d'alho), *Alchornea glandulosa* und *Machaerium minutiflorum* (tapiá), *Tetrorchidium rubrivenium* (canemão), *Anadenanthera colubrina* (angico), *Syagrus romanzoffiana* (gerivá) und *Casearia gossyplosperma* (guaçatunga).
- Der Unterstand (< 8 m) wird gebildet von gering dimensionierten Bäumen, vor allem *Trichilia elegans* (pau-de-ervilha), *Actinostemon concolor* (laranjinha-do-mato), *Solanum argenteum* (joá-manso), *Sorocea bonplandii* (cincho), *Mollinedia clavigera*, *Picramnia ramiflora*, *Cestrum intermedium* (coerana), *Justicia brasilliana* (junta-de-cobra-vermelha) sowie *Prockia crucis*.
- Daneben gibt es Baumarten, die in beiden Straten vorkommen, so *Croton floribundus* (capixingui), *Nectandra megapotamica* (canela-preta), *Cabrlea canjerana* (canjerana), *Holocalyx balansae* (alecrim), *Balfourodendron riedelianum* (pau-marfim), *Cedrela fissilis* (cedro), *Bougainvillea spectabilis* (primavera), *Ocotea silvestris* (canela), *Campomanesia xanthocarpa* (guabiroba), *Chorisia speciosa* (paineira) und *Myrocarpus frondosus* (cabreúva). Dazu gehören auch seltene Baumarten wie *Campomanesia eugenioides*, *Citronella megaphylla*, *Heliocarpus popayanensis*, *Coudenbergia warmingiana* und *Cinnamomum sellowianum*.

Bei einer Untersuchung eines Fragmentes des submontanen jahreszeitlich beeinflussten laubabwerfenden Waldes im "Parque Estadual de Vila Rica do Espírito Santo" (Fênix, Paraná) fand BORGIO (1999) 1550 Baumindividuen je ha, verteilt auf 36 Familien und 83 Arten. Die artenreichste Familie waren die Lauraceen, gefolgt von den Meliaceen, Myrtaceen, Fabaceen und Mimosaceen, welche zusammen 36 % der Arten umfassten.

Die Baumart mit dem höchsten "Importance value" (VI) war *Galesia integrifolia* (VI = 42,79), gefolgt von *Euterpe edulis* (VI = 33,98), *Sorocea bonplandii* (VI = 30,78) und *Guarea kunthiana* (VI = 24,47). Die grosskronige *Galesia* war mit 32,98 % 4,3 mal so dominant wie *Euterpe edulis* (7,62 %). *Cabrlea canjerana*, ebenfalls eine sehr grosskronige Baumart mit hohem Wertholzpotenzial, kam bei der Dominanz auf Platz 3 (7,02 %), obwohl sie in einer geringen Dichte auftrat. *Sorocea bonplandii* war besonders häufig im Unterstand zu beobachten, begleitet von *Citrus sinensis*, *Trichilia catigua*, *Eugenia moraviana* und *Trichilia pallida*. Auffällig ist das häufige Vorkommen von Lianen (32 Arten). Die Epiphyten kommen mit 20 Arten verteilt über alle Straten des Bestandes vom Boden bis zu den Baumkronen vor. Die wichtigsten Kletterpflanzen waren neben zahlreichen Mimosaceen *Byttneria australis* (Sterculiaceae) und *Pisonia aculeata* (Nyctaginaceae).



Abbildung 29: *Aspidosperma polyneuron* (peroba-rosa), eine vorherrschende Baumart aus der Familie der Apocynaceae im submontanen saisonalen halbimmergrünen Wald (Westabfall der Serra da Graciosa, Paraná)

3.7.3 Böden

Die saisonalen halb-immergrünen Laubwälder Paranas stocken überwiegend auf mineralischen Böden, die sich auf diabasischem Ausgangsgestein oder Basalt entwickelt haben. Sie zeichnen sich durch einen stark tonhaltigen B₁-Horizont aus. Durch den hohen Eisenanteil sind sie rötlich bis rotbraun, woher auch der Name "Terra Rossa" (Terra Roxa) oder "Terra Bruna" herrührt. Im Allgemeinen besitzen diese gut strukturierten Böden eine hohe Fruchtbarkeit. Die Terras Rossas werden mehr mit tieferen Lagen assoziiert (unter 800 m NN), wo das warme Klima eine intensivere Verwitterung verursacht. Die Terras Brunas finden sich dagegen in der Regel auf Höhenlagen über 800 m über NN.

3.7.4. Nutzung und Gefährdung

Die ursprüngliche Verbreitung dieser Waldformation beträgt nur noch Bruchteile des potenziellen Verbreitungsgebiets. Dies ist vor allem auf die fruchtbaren Böden dieser Regionen zurück zu führen. Schon früh wurden die Wälder abgeholzt und in landwirtschaftliche Nutzflächen oder Weideland umgewandelt.

Eine forstliche Nutzung dieser Waldformation ist mit einem von der Umweltbehörde IBAMA genehmigten Bewirtschaftungsplan erlaubt. Die geringe Häufigkeit wertvoller Baumarten und die aufwändige Inventur machen eine Nutzung jedoch ökonomisch gesehen wenig lukrativ. Dagegen kommen vor allem im kleinbäuerlichen Bereich immer wieder illegale Rodungen oder kleinflächige Brandrodungen vor, die mit den existierenden staatlichen Kontrollinstitutionen kaum erfasst werden können. Dadurch könnten sich die verbleibenden Flächen dieser Waldformation in Zukunft weiter in nicht unerheblichem Maße verringern.

3.8 Sukzessionsstadien als halbnatürliche Ersatzgesellschaften

In Südbrasilien ist nur mehr ein relativ kleiner Teil der Wälder erhalten. Ersetzt wurden sie durch ausgedehnte Degradationsstadien sekundärer Savannen bis hin zu gehölzfreien Grasfluren (HUECK 1966). Die landwirtschaftliche Nutzung fand ohne Berücksichtigung der schwach gepufferten Bodeneigenschaften statt. Dies führte oftmals zu einer Erosion des Oberbodens, zur Degradation der Standorte und schließlich Aufgabe der Nutzung. Auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen sind häufig durch Sukzession so genannte Sekundärwälder entstanden.

3.8.1 Verlauf der Sukzession

Dauer, Art und Intensität der landwirtschaftlichen Vornutzung modifizieren den Verlauf der Sukzession. Diese verläuft in Anlehnung an IBGE (1992) in fünf Stadien:

(1) **Adlerfarn-Imperata-Grasland**: Das Pionierstadium ist gekennzeichnet durch die Dominanz des Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*), der sich gern auf ausgelaugten Rohböden ansiedelt, sowie des Grases *Imperata brasiliensis*. Diese Pioniere setzen den Prozess der Akkumulation der Phytomasse und damit der Renaturierung einer vegetationslosen Fläche in Gang. Allerdings ist die Streu des Adlerfarns sehr nährstoffarm und benötigt bis zu 20 Jahren für ihre Zersetzung. Bald finden sich auch erste Holzgewächse ein.

Diese erste Sukzessionsphase ist sehr kritisch. Die sich ansammelnden Streumengen fördern Brände, wodurch die Nährstoffverarmung fortgesetzt wird. Nur in wenigen Fällen findet eine echte Weiterentwicklung zu Gehölzformationen statt.

(2) **"Capoeirinha"**: Nicht bei allen Vornutzungen setzt die Sukzession mit einem Adlerfarn-Imperata-Stadium ein. Der Beginn des Sukzessionsprozesses hängt sehr vom Zustand der Standorte nach der Aufgabe der anthropogenen Nutzung ab. Auf weniger degradierten Böden führen im Stadium der "capoeirinha" hemikryptophytische Stauden der Gattungen *Solanum*, *Mikania* und *Vernonia* und Gräser die Sukzession weiter. Hinzu kommen Zwergsträucher und niedrige Sträucher.

Am Ende dieses Stadiums treten verstärkt holzige Pflanzen wie *Baccharis* (Asteraceae), *Leandra*, *Miconia* und *Tibouchina* aus der Familie der Melastomataceen auf, die nach und nach zu einer Veränderung des Mikroklimas und des Kleinstandortes führen und Voraussetzung für die Etablierung der großwüchsigen Baumarten in den nachfolgenden Sukzessionsstadien sind.



Abbildung 30: "Capoeira". Frühes Sukzessionsstadium auf aufgegebenen landwirtschaftlichen Flächen mit einschichtigem Bestand der Melastomataceae *Tibouchina*

(3) "**Capoeira rala**": Das Stadium der "capoeira rala" ist durch die Dominanz der Gattung *Baccharis* (Asteraceae) und anderer Holzpflanzen gekennzeichnet (IBGE 1992). Die Pflanzen in diesem Stadium sind klein- bis mittelwüchsig und erreichen maximal 3 m Höhe. Mit der Zeit beginnen verholzte Arten der Gattung *Veronica* die *Baccharis* zu ersetzen.

(4) "**Capoeira sensu stricto**": In der "Capoeira sensu stricto" dominieren nach VELOSO (1945) Gehölze bis zu einer Höhe von 5 m. In Gebirgslagen der Bundesstaaten Paraná und Santa Catarina findet man häufig *Tibouchina pulchra* (während in staunassen, sumpfigen Lagen *Tibouchina multiceps* dominiert) oder *Miconia cinnamomifolia*. Die Arten des Unterstandes aus der vorangegangenen Sukzessionsphase erreichen das Kronendach und ersetzen die Pioniere mit kurzer Lebensdauer. Dadurch wird die Bestandesstruktur komplexer und die Artenvielfalt größer. Die ersten Epiphyten signalisieren ein fortgeschrittenes Entwicklungsstadium.



Abbildung 31: Anthropogen beeinflusster "capoeirão" mit vorherrschender *Vochysia bifalcata* (guaricica). Diese opportunistische Baumart ist durch rasches Wachstum sowie helles, leicht zu bearbeitendes Holz gekennzeichnet. Sie kommt auch in anderen Sukzessionsstadien vor und ist häufig mit *Tibouchina pulchra* (jacatirão) vergesellschaftet

(5) "**Capoeirão**": Im Verlauf der weiteren Sukzession entstehen Sekundärwälder mit bis zu 15 m hohen Bäumen. Die Bestände vom Typ der "Capoeirão" sind relativ heterogen aufgebaut und enthalten bereits zahlreiche Lianen und Epiphyten. Drei vertikale Bestandesschichten können bereits unterschieden werden. Wichtige, schnellwüchsige Pionierbaumarten sind *Vochysia bifalcata* (guaricica) und *Tibouchina pulchra* (jacatirão).

Kommen in einem Wald starke Baumindividuen vor, ist ein gut strukturiertes, geschlossenes und heterogenes Kronendach bei großem Artenreichtum in der Ober- und Mittelschicht vorhanden, kommen viele Epiphyten und Lianen vor, spricht man vom Sekundärwald ("floresta secundária").

3.8.2 Nutzung und Gefährdung einzelner Sukzessionsstadien

Sukzessionsprozesse werden mancherorts in die Plantagenforstwirtschaft integriert. Aufgrund ihrer hohen Wachstumsgeschwindigkeit kann guaricica (*Vochysia bifalcata*) leicht in Mischung mit schnellwachsenden exotischen Baumarten wie die der Gattung *Eucalyptus* kombiniert werden. Daneben werden vor allem großflächige Aufforstungen mit Pinus und vereinzelt auch Araukarien durchgeführt. Für eine erfolgreiche Plantagenwirtschaft ist in der Regel eine tiefe Bodenbearbeitung (40 cm) mit anschließender Düngung notwendig.

Forstliche Nutzungen der Naturwälder sind nur noch mit einem genehmigten Nutzungsplan der Umweltbehörde erlaubt. Da die Sukzessionswälder im Süden Brasiliens jedoch bereits stark exploitiert sind, ist diese Form der Nutzung finanziell wenig attraktiv.

In Paraná werden nur sehr geringe Anteile von Sukzessionsflächen für Weide oder Waldweide verwendet. Vereinzelt werden Sukzessionsflächen von ländlichen Kleinbauern abgebrannt um Mais, Soja oder Bohnen anzubauen. Da die Böden aber bereits stark verarmt sind, lässt diese Form der Nutzung immer mehr nach.

3.9 Vegetation der Flußauen (Várzeas)

Böden und Vegetation der Flußauen ("várzeas") von Paraná sind durch den Wechsel von Überflutungen während der Regenzeiten sowie Niedrigwasserständen in den trockeneren "Sommermonaten" charakterisiert.

Die Klassifikation von Alluvialböden ist aufgrund der komplexen Interaktionen zwischen verschiedenen Sedimentationsbedingungen und unterschiedlich gestörten Entwicklungsverläufen schwierig. Auenböden sind charakterisiert durch die Einflüsse des Wassers. Damit einher gehen Substratverlagerung und Sedimentation sowie ein Nährstoffeintrag während der Überflutungsphasen.

Während der Überflutungsphasen werden Sedimentfrachten verschiedener Farbe und Körnung abgelagert. Jede einzelne Bodenschicht hat eine eigene Bildungs- und Entwicklungsgeschichte, bedingt durch die Hochwasserschübe, die Fließ- und Schleppgeschwindigkeiten des Wassers, aber auch die Verlagerungen von ganzen Flussbetten (Abb. 32). Nach Auflandung führt die einsetzende Bodenentwicklung zu Humusanreicherung im Oberboden und einem humosen A-Horizont (RACHWAL & CURCIO 1994).

Die geländeformende Aktivität eines Flusses hängt stark von seinem Gefälle ab, dieses wiederum vom Relief der jeweiligen Region. Eine höhere Fließgeschwindigkeit geht einher mit einer höheren Schleppkraft des Wassers, was sich wiederum direkt auf die Korngrößen des verlagerten und sedimentierten Substrates auswirkt. In schnellfließenden Gewässern finden sich meist nur grobe Gerölle (Grobkies). Je geringer die Fließgeschwindigkeit ist, desto eher werden auch Partikel der Sand-, Schluff- und Tonfraktion abgelagert.

Der gewässerbegleitenden Vegetation kommt in diesem Zusammenhang eine besondere Bedeutung zu. Bereits etablierte Vegetation bremst bei Überflutungen die Fließgeschwindigkeit des Wassers und führt so zur verstärkten weiteren Ablagerung von Sedimenten ("Auflandung"). Durch die Reduktion der Fließgeschwindigkeit des Hochwassers in Auenwäldern besitzen diese eine beträchtliche Retentionsfunktion und wirken daher ausgleichend auf die Hochwasserspitzen.



Abbildung 32: Profil eines Aluvialbodens

Je nach Dauer der Überflutung, nach Substratverlagerung und Boden Neubildung sowie der Bodenart sind verschiedene Pflanzengesellschaften ausgebildet. Neben krautigen Pionierformationen kommen sukzessionale Gebüsch und Wälder vor. Ökologisch gesehen können **flussnahe Auenbereiche** von den **Randbereichen der Auen** mit der Tendenz zu Grundwasseraustritten und Versumpfung unterschieden werden. Die standörtlich stärker aufgelandeten und **sukzessional weiterentwickelten Wälder** der "varzéas" ähneln physionomisch den immergrünen tropischen Tieflandregenwäldern, sie werden daher als "Floresta Ombrófila Densa Aluvial" bezeichnet (IBGE 1992).

Unter dem Begriff der tropischen Regenwälder ("Floresta Ombrófila Densa") wird ein sehr breites Spektrum ökologisch höchst unterschiedlicher Waldformationen zusammengefasst. Überschwemmungsgeprägte Auenwälder werden "Floresta Ombrófila Densa Aluvial", "Floresta Aluvial" oder "Floresta Ciliar" genannt (IBGE 1992). Als Galeriewälder ("Floresta de Galeria") werden sie bezeichnet, wenn sie landseitig an Offenland angrenzen.

Weiter im Landesinneren ändert sich auch die Vegetation der Flußauen aufgrund gelegentlich auftretender Fröste, es entstehen im Bereich der Araukarien-Wälder alluviale Wälder der Formation "Floresta Ombrófila Mista".

3.9.1. Flussnahe Auenbereiche

Flussnahe Auenbereiche sind geprägt durch einen ausgeprägten Wechsel der Wasserstände und großer Substratdynamik. Direkt neben der Hauptrinne gibt es kaum hydromorphe Böden, da das Bodenwasser während der Niedrigwasserperioden schnell wieder an den Fluss abgegeben wird. Unmittelbar neben

der Hauptflutrinne nimmt die Strömungsgeschwindigkeit am stärksten ab. Dies führt zur Ausfällung der mitgeführten Sedimente und der Ausbildung von Uferwällen und Uferterrassen, deren Lebensdauer jedoch oftmals durch die Erosion späterer Überflutungen begrenzt ist.

Die neu entstandenen Böden werden durch eine ausgeprägte Pioniervegetation besiedelt. Je nach Dauer des Trockenfallens setzen sich krautige oder holzige Arten durch.

3.9.1.1 Pioniervegetation

Tiefliegende Bereiche in Flusstälern werden in der Regenzeit oft viele Monate überflutet. Auf neu entstandenen Böden können sich nach dem Abfluss des Hochwassers Pionierformationen entwickeln (IBGE 1992).

Typische Pioniervegetation auf lehmigen Böden der Flußauen setzt sich aus den Gattungen *Acacia* und *Mimosa*, sowie zahlreichen Vertretern der Pionierfamilien Solanaceae, Compositae und Myrtaceae zusammen.

An Stellen, an denen das Wasser schneller abfließt, kommt es zu einem schnelleren Trockenfallen. Dort entwickeln sich kleiner "Campos", also **Überflutungssavannen**, in denen Gräser der Gattungen *Panicum* und *Paspalum* sowie die Marantaceae *Thalia* dominieren.

3.9.1.2 Schizolobium parahyba-Pionierwälder

In Flußauen kommen viele kurzlebige Pionierbaumarten vor, die auf neu entstandenen Sedimenten in kurzer Zeit zu Gebüsch und kleinen Wäldchen heranwachsen.

Auf etwas höher gelegenen Terrassen siedeln sich auf neu entstandenen Böden Gehölze der Gattungen *Acacia* und *Mimosa bimucronata* (marica; Mimosaceae) an und bilden zusammen mit weiteren Pionierpflanzen aus den Familien der Solanaceae, Asteraceae und Myrtaceae **Pioniergebüsche** aus. Auch die Baumart *Cytharexylum miriantum* (jacataúva; Verbenaceae) kommt schwerpunktmäßig auf periodisch überfluteten Auenböden vor, besiedelt jedoch auch andere Standorte.

Eine der am häufigsten vorkommenden Baumarten ist *Schizolobium parahyba* (guapuruvú; Caesalpiniaceae), ein charakteristischer Pionierbaum der Uferbereiche. Im Unterholz der *Schizolobium parahyba*-**Pionierwälder** finden sich vor allem *Bathysa meridionalis* (queima-casa, Rubiaceae) und *Psychotria nuda* (Rubiaceae), sie gelten als Indikatoren für Pionierwälder in Auen.

3.9.2 Randbereiche der Auen

Mit zunehmender Entfernung vom Fluss nimmt der direkte Einfluss des Überflutungswassers ab. Bei Hochwasser überströmt nur mehr langsam fließendes, daher sedimentarmes und klareres Flusswasser die versumpften Randbereiche der Auen. Während der Niedrigwasserperioden bewirken hohe Grundwasserstände bis hin zu quelligen Stellen die Fortführung der Vernässung. Die Vegetation dieser Nassböden wird daher neben der Dauer der Überflutung durch die Höhe der (Grund-)wasserstände differenziert.

3.9.2.1. Wasser- und Sumpfvegetation

In verlandenden Altwässern in lange überschwemmten Ebenen sowie am Rande von verlandenden Seen ist die Zeit des Trockenfallens zu kurz für die Stabilisierung von Waldformationen. Hier siedeln sich Algen, untergetaucht lebende ("submerse") Wasserpflanzen und Schwimmblattpflanzen an. Zu Letzteren gehören die Farne *Salvinia auriculata*, *Azolla filiculoides* sowie *Eichhornia crassipes* (aguapé; Pontederiaceae).



Abbildung 33: Bestand mit dem Rohrkolben *Typha domingensis* (taboa) in einer "várzea" in den Küstenniederungen von Paraná

Nach der erfolgreichen Besiedlung bilden sich kleine Verlandungsbereiche heraus, die sogenannten "Várzeas" (Abb. 33), die den Verlandungsprozess mit ihrer Biomasseproduktion noch beschleunigen. Auf den entstehenden Nass-Gleyen siedeln sich oftmals sehr großflächig krautige oder strauchartige, wasserliebende Pflanzen wie der Rohrkolben *Typha domingensis* (taboa; Typhaceae), *Fuirena umbellata* (Cyperaceae) und das Schneide-Ried *Cladium jamaicensis* (tiririca; Cyperaceae) an (RODERJAN *et al.* 1997). Diese Arten fördern die Biomasseakkumulation (Torfbildung) und weitere Auflandung während der Überflutungsphasen.

3.9.2.2 Caxetais - Bruchwälder mit *Tabebuia cassinoides*

An Auflandung in Überflutungsbereichen können schwimmfähige Samen von *Tabebuia cassinoides* anlanden und keimen. In der Folgezeit können sich einzelne Individuen oder kleine Gruppen von

Tabebuia cassinoides (caxeta; Bignoniaceae) etablieren (Abb. 35). Diese breitet sich in der Regel sehr rasch und gleichmäßig aus, wobei sie die ursprüngliche krautige Vegetation stark beschattet und den lichtbedürftigen Pionierpflanzen die Lebensgrundlage entzieht. Auf den nassen, anmoorigen bis hin zu moorigen Böden entwickeln sich Baumgruppen, schließlich **Sumpf- und Bruchwälder**.

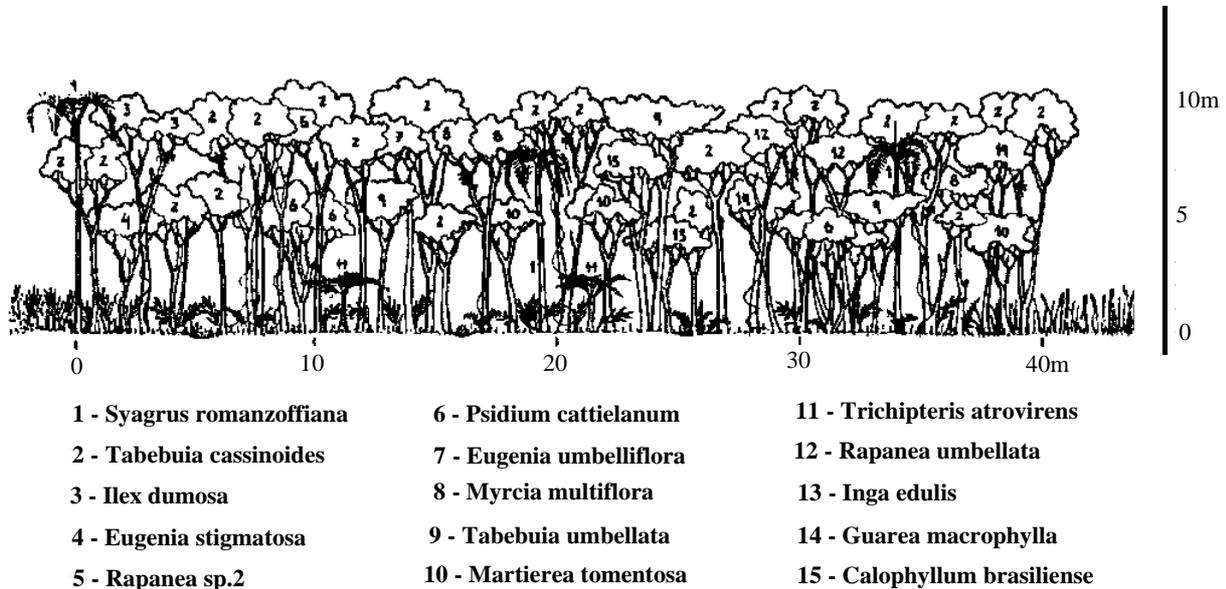


Abbildung 34: Querprofil eines überschwemmungsbeeinflussten Bruchwaldes mit der Hauptart *Tabebuia cassinoides* und anderen Arten wie *Syagrus romanzoffiana*, *Tabebuia umbelliflora*, *Inga edulis* und *Ilex dumosa* (RODERJAN et al. 1997)

Standort

Tabebuia cassinoides (caxeta) kommt überwiegend auf organischen Naßböden vor. Diese Gleyböden haben einen hohen oder mittleren Tongehalt und eine sehr wechselhafte Fruchtbarkeit (RACHWAL & CURCIO 1994). Der hohe Tongehalt fördert die Staunässe und damit die Reduktion von Eisen (Fe_3 zu Fe_2), mit der eine bläulich-graue Färbung der obersten 50 cm des Bodens einhergeht. Mit zunehmendem Bodensauerstoffgehalt stellt sich ein eher rötlicher Farbton ein.

Man unterscheidet humose, schwach humose und Moorgleye. Der humose Gley unterscheidet sich von dem schwach humosen vor allem durch den ausgeprägten, tief schwarzen A-Horizont mit hohem Karbonatgehalt. Die Anmoor- oder Moorgleye haben eine bis zu 30 cm starke Torfaufgabe mit 15 bis 30 % organischem Material in den oberen Horizonten.

Stockt *Tabebuia cassinoides* auf Podsolen, ist von einem Übergangs- oder Umwandlungsstadium auszugehen. Gelegentlich kommt sie auch auf hydromorphen quarzigen Sanden vor.

Floristische Zusammensetzung

Dominierender Baum der "Caxeta" ist *Tabebuia cassinoides*.

Die caxeta (*Tabebuia cassinoides*) gehört zu der Familie der Bignoniaceae, deren Vertreter in Brasilien weitgehend auf organischen Böden siedeln. Sie findet sich jedoch auch auf Gleyböden, wobei in diesen Fällen von einem sich im Wandel befindlichen "Übergangsstadium" ausgegangen werden kann. Sie ist eine endemische Art der Küstenregionen Brasiliens, die durch ihre auffälligen Atemwurzeln die anaeroben Bodenverhältnisse zu kompensieren versucht. Caxeta weist eine starke Disposition zur vegetativen Vermehrung auf. Während

Überflutungsphasen neigen sich die Äste Richtung Boden und bilden Wurzeln aus, die sich später im Boden verankern. Die Fruktifikation fällt meist spärlich aus, wobei aber in den wenigen Samenkapseln enorme Mengen an Samen ausgebildet werden. Während der Überschwemmungsphasen können große Mengen von Sämlingen im Wasser treibend beobachtet werden, die, durch das Wasser verbreitet, zur Ansiedlung neuer "Caxetas" führen.



Abbildung 35: Epiphyten sind in den "Caxetais" stark vertreten

Begleitende Baumarten sind die Palme *Syagrus rommanzoffiana* (jerivá; Arecaceae), *Inga marginata* (ingá-feijão; Mimosaceae), *Inga sessilis* (ingá-macaco; Mimosaceae), *Marlierea tomentosa* (guapurunga; Myrtaceae) und *Cytharexylum myrianthum* (jacataúva). Im Unterwuchs gedeiht die Palme *Euterpe edulis* (palmito). Epiphyten sind stark vertreten (Abb. 35).

Nach einer phytosoziologischen Studie von GALVÃO *et al.* (1999) über die Artenzusammensetzung in den "Caxetais" wurden 35 Familien mit über 100 Baumarten gefunden. Neben den Bignoniaceae kommen auch Vertreter der Fabaceae und Myrtaceae in allen "Caxetais" vor. Mit geringerer Häufigkeit, aber dennoch von großer Bedeutung für diese Ökosysteme, kommen auch Baumarten der Familien der Moraceae, Arecaceae, Aquifoliaceae, Melastomataceae, Clusiaceae und Euphorbiaceae vor.

Nach Erhebungen von RODERJAN *et al.* (1997) in dem Naturschutzgebiet von Guaratuba wurden 52 Baumarten aus 26 Familien gefunden. Anteilmäßig machten dabei die Myrtaceae 26 % und die Myrsinaceae 5 % aus. Die Bäume der "caxetais" waren dabei mit Höhen zwischen 8 und 12 m, in Ausnahmefällen bis 16 m, durchweg niedriger als in den anderen Waldformationen der Niederungen. Unter dem Kronendach fand sich eine Mittelschicht mit Baumhöhen zwischen 5 bis 8 m sowie eine Unterschicht mit 2 bis 5 m Höhe.

3.9.3 *Calophyllum brasiliensis*-Wald

Mit zunehmender Auflandung der Auen- und Sumpfwälder erfolgt ein starker floristischer Wechsel. Eingeleitet wird dieser, wenn *Calophyllum brasiliensis* (guanandi; Clusiaceae) *Tabebuia cassinoides* im Höhenwachstum übertrifft und zusammen mit häufig vorkommenden Arten wie *Ficus* spp., *Pseudobombax grandiflorum* (Bombacaceae), *Tapirira guinensis* (Meliaceae) und der Palme *Syagrus rommanzoffiana* (gerivá) die herrschende Schicht übernimmt. In den Randbereichen der Auen wird *Tabebuia cassinoides* (Bignoniaceae) in die untere Baumschicht abgedrängt (GALVÃO *et al.* 1999) und mit der Zeit vollständig verdrängt. Hierdurch geht die ursprüngliche Struktur der "Caxetais" verloren.



Abbildung 36: *Calophyllum brasiliensis* (guanandi) erhebt sich über *Tabebuia cassinoides* (caxeta) in den Küstenniederungen von Paraná

Calophyllum brasiliensis (guanandi) weist eine oftmals konische bis manchmal flaschenförmige ("wasserspeichernde") Stammform mit starken Brettwurzeln sowie eine glatte Rinde auf. Standörtlich kommt sie in den Auenwäldern aller tiefer gelegenen Becken Brasiliens vor. Im Süden reicht ihr Areal bis in die zentralen Küstenregionen des Bundesstaates Santa Catarina. In diesen Überschwemmungswäldern beherrscht sie das Kronendach, dringt aber mit Hilfe ihrer schwimmfähigen, durch das Wasser verbreiteten Samenkapseln auch in die *Tabebuia cassinoides*-Wälder der "caxetais" ein. Aufgrund der Endhöhen von über 20 m ist *Calophyllum brasiliensis* in der

Lage, *Tabebuia cassinoides* nach und nach auszudunkeln und aus dem System zu verdrängen. In solchen Übergangsstadien beherrscht in der Regel *Marlierea tomentosa* (guapurunga) die Unterschicht. Im Kronendach des *Calophyllum brasiliensis*-Waldes kommen viele verholzte und unverholzte Lianen vor, dazu eine große Anzahl an Epiphyten und einige Hemiparasiten der Mistelgewächse (Loranthaceae).

In der unteren Baumschicht gedeihen oftmals Palmen. Die Palmengattungen *Mauritia* und *Euterpe* kommen in den wärmeren nördlichen Auenwäldern vor. Beispielsweise reicht das Verbreitungsgebiet der durch die Gewinnung der "Palmherzen" bekannten *Euterpe edulis* von Pernambuco bis Rio Grande do Sul. In Zentralbrasilien kommt sie bis zu den Flüssen Paraná und Iguaçu vor.

Im standörtlichen Übergang und der weiteren Sukzession zu terrestrischen Wäldern finden sich Arten wie die Gymnosperme *Podocarpus sellowii* (pinheiro-bravo; Podocarpaceae), *Cabralea canjerana* (canjerana; Meliaceae), *Guarea* sp. (Meliaceae) und *Marlierea tomentosa* (guapurunga; Myrtaceae) ein. Umgekehrt greifen Arten der Auen- und Sumpfwälder wie *Calophyllum brasiliense* auch in die tropischen Regenwälder der Niederungen (Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas) über und mischen sich dort mit anderen Baumarten.

3.9.4. Alluviale Araukarien-Wälder

Im Bereich der landeinwärts gelegenen Planalto kommen zunehmend gelegentliche Winterfröste vor. Hier ändert sich die zonale Vegetation von der "Floresta Ombrófila Densa" hin zur "Floresta Ombrófila Mista". Dementsprechend ändert sich auch die Vegetation der Flußauen. Bei periodischen Überflutungen auf rezenten Flusssedimenten vergesellschaftet sich die Araukarie mit branquilho (*Sebastiania commersoniana*; Euphorbiaceae), der Palme jerivá (*Arecastrum romanzoffianum*), murta (*Blepharocalyx salicifolius*), corticeira-do-brejo (*Erythrina crista-galli*), tarumã (*Vitex megapotamica*), açoita-cavalo (*Luehea divaricata*), salgueiro (*Salix humboldtiana*) sowie der aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius*) und weiteren Arten der Myrtaceae (LEITE & KLEIN 1990).

- In der **submontanen Stufe** treten verschiedene Angiospermen, insbesondere der Familie der Lauraceae hervor, darunter die Gattungen *Ocotea*, *Cryptocarya* und *Nectandra*, und die Häufigkeit der Araukarie ist noch selten.

- Auf den **Schotterterrassen der Gebirgsbäche** gedeihen Galeriewälder, umgeben von gerodetem Land, in denen neben der Araukarie (*Araucaria angustifolia*) Arten wie *Podocarpus lambertii* und *Drimys brasiliensis* vorkommen (IBGE 1992).

- In **Südbrasilien** ist der flussbegleitende Galeriewald im Wesentlichen bestimmt durch *Araucaria angustifolia*, *Luehea divaricata* (Tiliaceae) und *Blepharocalyx longipes* (Myrtaceae) im Oberstand und durch *Sebastiania commersoniana* (Euphorbiaceae) im Unterstand.



Abbildung 37: Flussbegleitender Araukarienwald östlich von Ponta Grossa, Paraná

3.9.5 Nutzung und Gefährdung der alluvialen Standorte

Auenböden sind zumeist außerordentlich fruchtbar. Die flussbegleitenden Wälder unterliegen daher einem ständigem Nutzungsdruck von außen und sind stark von Rodungen bedroht. Nach der Abholzung kommt es nicht selten zu Winderosion sowie kompletten Uferabbrüchen bei Hochwasser. Die ufernahen Bereiche sind deshalb gesetzlich vor jeglicher Art von Nutzung geschützt (áreas de preservação permanente). Es mangelt jedoch an einer effizienten Kontrolle und Durchsetzung dieser Gesetze.

Eine Holznutzung der Auenwälder hängt stark von der Zusammensetzung der Baumarten ab. In der alluvialen Ausprägung der "Floresta Ombrófila Mista" wurde hauptsächlich die Araukarie exploitiert. In den alluvialen Formationen der "Floresta Ombrófila Densa" kommen hauptsächlich Pionierbaumarten mit sehr weichem und weniger wertvollem Holz vor. Die Zerstörung geht hier von der illegalen Brennholzgewinnung, der Nutzung von *Euterpe edulis* zur Palmherzgewinnung und der in großem Umfang stattfindenden Nutzung von Zierpflanzen aus. Daneben gibt es großflächige illegale Kahlschläge zur Umwandlung in land- und viehwirtschaftliche Nutzfläche, die sich sogar bis in die Schutzgebiete erstreckt.

Für die "Caxetais" stellt sich die Situation etwas anders dar. So wurden hier Baumzahlen von bis 3600 Individuen/ha mit Grundflächen von 36,81 m²/ha gefunden, von denen vor allem die Hauptbaumart von kommerziellem Wert ist. Ausgewachsene *Tabebuia cassinoides* erreichen Durchmesser von 60 bis 80 cm und Höhen um die 15 m. Da sich das *Tabebuia*-Holz hervorragend zur **Herstellung von Bleistiften** eignet, wurde es seit etwa 1930 und aufgrund des zunehmendem Schutzes der bisher zu diesem Zweck verwendeten cedro americano stark genutzt.

Während des Ersten Weltkrieges wurde *Tabebuia* als geeignet für die Bleistiftproduktion entdeckt und bis 1980 fast bis zur vollständigen Ausrottung geplündert. Als eine Verknappung des Rohstoffes eintrat, wurden als Ersatz Kiefern (*Pinus* sp.) und *Gmelina arborea* auf diesen Standorten angepflanzt und vollendeten vielerorts die Zerstörung dieser Wälder.

Eine andere Bedrohung für die "Caxetais" stellt der ursprünglich aus dem tropischen Asien als Zierpflanze in dieses Ökosystem eingeführte Neophyt *Hedychium coronarium* (lírio-do-brejo, Zingiberaceae) dar. Diese auch in Deutschland unter dem Namen Schmetterlingslilie bekannte Staude hat sich sehr stark ausgebreitet und verdrängt die heimische Vegetation. Die Art besetzt in etwa die gleiche ökologische Nische wie *Typha domingensis* (taboa), ist jedoch in ihrer Anpassung wesentlich plastischer als diese und besiedelt auch trockenere Standorte, verändert damit die Sukzession zur Ausbildung der Caxetais.

Holznutzung führte und führt in vielen Fällen zu anschließender **Umwandlung in Weideland**. Bis heute werden viele Standorte der "caxetais" drainiert und anschließend als Weide neu eingesät. In der Regel zeigen die organischen Nassböden nach Entwässerung bei entsprechender Bearbeitung und Düngung eine relativ hohe Produktivität. Doch ist auf organischen Böden mit hohen Grundwasserständen oftmals nur ein sehr oberflächliches, flachstreichendes Wurzelsystem ausgebildet. Bei unsachgemäßer Drainage aufgrund landwirtschaftlicher Nutzung wird oft das ganze Wasser abgeleitet. Nach RACHWAL & CURCIO (1994) neigen diese Böden aufgrund ihres Tongehaltes und ihrer organischen Struktur nach Entwässerung außerordentlich zur Verdichtung und zum Absacken. Sobald das in ihnen gespeicherte Wasser durch Drainage entzogen wird, setzt eine intensive Mineralisierung ein. Die Drainage kann einen so starken Kollaps der Bodenstruktur zur Folge haben, dass es zu einer irreversiblen Verdichtung und einem ausgeprägten Wechsel mit Nass- und Trockenphasen kommt. Während letzterer kann nachfolgend eine starke Winderosion eintreten.

Eine landwirtschaftliche Nutzung der Sumpf- und Auenwälder sollte daher zu Gunsten der wichtigen ökologischen Funktion dieser Standorte unterbleiben. In Brasilien plädieren viele Stimmen für eine Unterschutzstellung der Flußauen (Varzéas), zumindest im direkte Uferbereich von Flüssen. Ein Erhalt der "Caxetais", deren ausgleichende Funktion auf die schwankenden Wasserstände bei den periodischen Überflutungen unbestritten ist, wird weithin für unverzichtbar gehalten. Nach den heutigen Erkenntnissen müssen diese unter permanenten Schutz gestellt werden und nur in Ausnahmefällen sollten die "caxetais" in einer möglichst pfleglichen Weise bewirtschaftet werden.

4 Ausblick über die zukünftige Entwicklung der Vegetation in Paraná

Eine Veränderung und Gefährdung ihres Arteninventars erfahren bestehende Lebensgemeinschaften durch die **Einbürgerung** fremdländischer Arten. Allerdings ist für viele dieser Arten nach wie vor unklar, inwieweit sie sich dauerhaft werden halten können. Viele fremdländische Arten sind Kulturpflanzen (Ergasiophyten). Andere sind auf ständige menschliche Einflussnahme (Störungen) angewiesen, zum Beispiel lichtliebende Ruderalarten (Epökophyten). Nur relativ wenige eingeführte Arten vermögen sich in der Natur selbständig anzusiedeln und auszubreiten. Diese werden als Agriophyten bezeichnet (KNOERZER 1998; KOWARIK 1988, 1995). Vor allem Letztere haben oftmals unerwünschte Wirkungen und können sich zur "Plage" entwickeln.

Auch in Paraná hat der Mensch eine Vielzahl an Pflanzen- und Tierarten eingeführt oder eingeschleppt. Viele davon können nur durch ständige Bewirtschaftung und Pflegeingriffe überleben. Hierzu gehören die Nutzpflanzen in den Bereichen der Land- und Forstwirtschaft, jedoch auch viele Zierpflanzen der Gärten und Parks. Eine Vielzahl von fremdländischen Arten kann sich zwischenzeitlich selbstständig vermehren und eigenständig Lebensräume der Natur- oder Kulturlandschaft besiedeln.

Der Anbau und insbesondere die spontane Ausbreitung fremdländischer Arten kann **unerwartete und unerwünschte Auswirkungen** haben, **schwer kontrollierbar** werden und mit hohen **Risiken** verbunden sein. Ursprünglich beheimatete und speziell angepasste Art können verdrängt werden. Neue Arten bieten zunächst nur wenigen Tieren Lebensraum und Nahrung, es entstehen artenarme Lebensräume. Abiotische Ressourcen können gefährdet werden (Wasser). Vor allem in Ökosystemen mit langlebigen Arten wie Wäldern ist mit Veränderungen noch nach Jahrhunderten zu rechnen. Die langfristigen Folgen einer Einbürgerung sind damit nur sehr schwer abzuschätzen.

Fremdländische Arten wurden bis heute und werden auch künftig eingeführt. Manche werden absichtlich gepflanzt, viele gelangen zufällig in neue Gebiete. In der Regel sind weder deren Verjüngungsverhalten noch die biozönotischen Interaktionen bekannt und langfristig kalkulierbar. Selbst eine Diskussion hierüber findet kaum statt. Bis heute beschränken sich die Folgenabschätzung und Forschungsschwerpunkte zumeist auf den waldbaulichen, waldwachstumskundlichen und ökonomischen Bereich.

4.1. Kultivierte Arten in der Land- und Forstwirtschaft

Die in Brasilien vergleichsweise hohe Fruchtbarkeit der Böden in Paraná führte schon früh zum Anbau von Kulturpflanzen. Nach Einschätzung der EMBRAPA (Brasilianisches Institut für land- und viehwirtschaftliche Forschung) ist bis auf kleine Ausnahmen die gesamte Landfläche des Bundesstaates Paraná für Land- oder Viehwirtschaft nutzbar. Jährlich werden von der knapp 200000 km² großen Landesfläche von Paraná 35 % ackerbaulich genutzt, auf 42 % wird Weide- und Viehwirtschaft betrieben, und 18 % nehmen Natur- und Wirtschaftswälder ein. Die verbleibenden 5 % machen die Straßen, Siedlungen, Städte oder Wasserflächen aus.

Der Anbau von Ackerfrüchten unterliegt in der Regel starken Schwankungen, da in der Landwirtschaft je nach Marktsituation schon innerhalb eines Jahres auf verschiedene Nachfragesituationen reagiert werden kann. Dies ist auch in Paraná der Fall. Um einen Überblick über die wichtigsten Kulturpflanzen

der Landwirtschaft des Bundesstaates zu geben, werden in Abb. 38 die flächenmäßig wichtigsten Feldfrüchte für das Jahr 1998/99 dar gestellt.

Die am häufigsten angebaute Feldfrucht in Paraná ist das Soja (*Glycine hispida*, Fabaceae), gefolgt von Mais (*Zea mays*, Poaceae/Gramineae), Weizen (*Triticum sativum*, Poaceae/Graminae), Schwarzen Bohnen (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae), Zuckerrohr (*Saccharum officinarum*, Poaceae), Manjok (*Manihot utilissima* Pohl. (*Manihot esculenta* ranz), Euphorbiaceae), Obstanbau, Baumwolle (*Gossypium* spp., Malvaceae), Kartoffel (*Solanum tuberosum*, Solanaceae), Kaffee (*Coffea arabica*, Rubiaceae) und Tabak (*Nicotiana tabacum*, Solanaceae). Im Obstanbau dominieren mit 55% Flächenanteil die Zitrusfrüchte Mandarine (*Citrus nobilis*) und Orange (*Citrus sinensis*, Rutaceae), gefolgt von Melonen (10%) und Bananen (9%). In höheren Lagen gedeihen auch Äpfel und Tafeltrauben. Bei der als "Schwarze Bohnen" bezeichneten Feldfrucht handelt es sich um ein in Brasilien wichtiges Grundnahrungsmittel. Dabei gibt es über 20 Varietäten dieser Bohnen, deren Farbe von verschiedenen Brauntönen in Schwarz übergehen kann, wobei auch gepunktete Früchte vorkommen. Die Größe kann ebenfalls stark variieren.

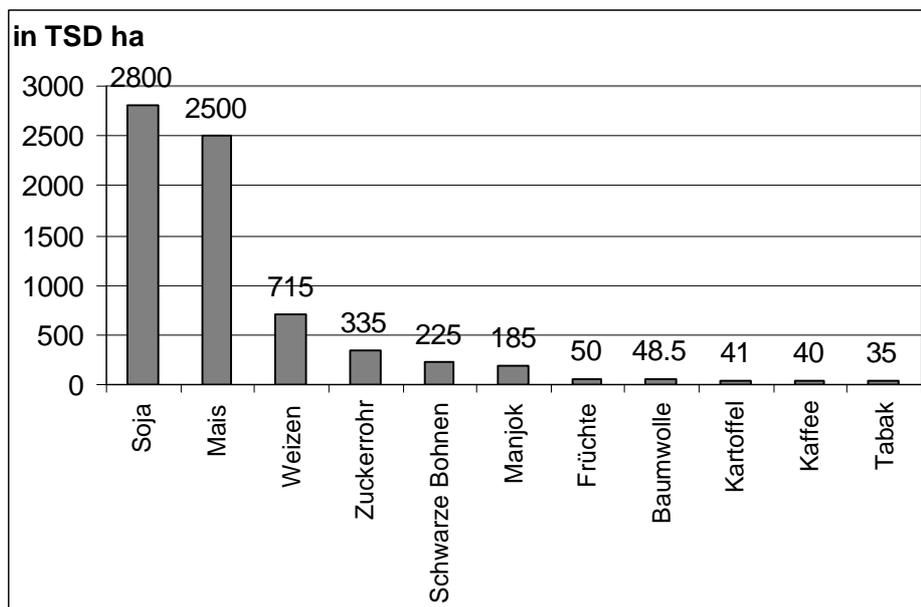


Abbildung 38: Flächenanteile in tausend Hektar der wichtigsten in Paraná angebauten Feldfrüchte im Wirtschaftsjahr 1998/1999 (nach SEAB 2000)

In der Plantagen-Forstwirtschaft werden in Paraná überwiegend Baumarten der Gattungen *Pinus* (Pinaceae) und *Eucalyptus* (Myrtaceae) angebaut. Bei den Pinusarten handelt es sich überwiegend um *Pinus taeda*, gefolgt von *Pinus elliottii*. Weniger oft werden *Pinus oocarpa*, *Pinus chiapensis*, *Pinus tecunumannii* und *Pinus maximinoi* kultiviert, wobei letzterer wegen ihrer hohen Produktivität in Zukunft wohl mehr Bedeutung zugemessen wird. An Eukalyptusarten wird verbreitet *Eucalyptus grandis* angebaut, gefolgt von *Eucalyptus urophylla* oder dem natürlich vorkommenden Hybriden der beiden Arten. In frostgefährdeten Regionen wird auch *Eucalyptus dunnii*, *E. viminalis*, *E. citriodora* und *E. camaldulensis* gepflanzt. Viele der in Brasilien eingeführten Eukalyptusarten bastardisieren auf natürliche Weise und bilden fruchtbare Nachkommen.

Von den 1,84 Mio. ha der in Brasilien gepflanzten Kiefernplantagen befinden sich 605000 ha (33 %) im Bundesstaat Paraná. Die in diesem Bundesstaat vorkommenden 67000 ha Eukalyptusplantagen (in Brasilien 3 Mio. ha) sind dagegen von geringerer Bedeutung. Weitere Plantagenflächen gibt es in geringem Umfang mit der heimische *Aracuarua angustifolia* (Araucariaceae), sowie den eingeführten Arten *Melia azedarach* (Meliaceae) und verschiedenen Arten der Gattung *Acacia* (Fabaceae).

Die Plantagen-Forstwirtschaft dürfte bei dem wachsenden Rohstoffbedarf der Cellulose- und Holzindustrie in Zukunft an Bedeutung gewinnen. Da die verbleibenden Naturwaldflächen weitestgehend geschützt sind, werden bei dem zunehmenden Landbedarf der Forstindustrie Weideflächen und landwirtschaftliche Grenzertragsböden aufgeforstet. Große Unternehmen der Forst- und Holzindustrie sind technisch und finanziell in der Lage, auch relativ ertragsschwache Böden durch intensive Bodenbearbeitung und Düngung in produktive Standorte umzuwandeln.

Den fremdländischen Baumarten und Sträuchern *Pinus elliottii*, *P. taeda*, *Casuarina equisetifolia* (casuarina, Casuarinaceae), *Melia azedarach* (cinamomo, Meliaceae), *Tecoma stans* (amarelinho, Bignoniaceae), *Psidium guajava* (goiabeira, Myrtaceae) und *Dodonaea viscosa* (vassoura vermelha, Sapindaceae) wird ein invasiver Charakter zugeschrieben. Diese Arten wurden teils als Zierbäume, teils als raschwüchsige Arten für die Plantagenwirtschaft in Brasilien eingeführt. Bedenklich ist die starke natürliche Verjüngung und Ausbreitung der eingeführten Kiefernarten, die zusätzlich durch ihren Pioniercharakter in den Anbaugebieten immer schneller brachliegende Felder, Straßenränder und Störzonen erobern. Zudem stellen sie eine Gefahr für die wenigen verbleibenden, durch Araukarien geprägten Naturwälder dar, die sie mit der Zeit unterwandern. Die Arten der Gattung *Eucalyptus* zeigen dagegen eine nur geringe Konkurrenzkraft gegenüber der heimischen Vegetation. Werden in den Beständen keine Pflegemaßnahmen durchgeführt, stellt sich schon innerhalb kurzer Zeit eine natürliche Vegetation unter dem Schirm der Eukalypten ein.

4.2 Zierpflanzen der Gärten und Parks

In Brasilien gibt es in Parks und den botanischen Gärten eine Vielzahl eingeführter Zierpflanzen, obwohl das Land durch seine vielen Klimazonen mit der entsprechenden Flora mit sehr schönen einheimischen Arten für diese Zwecke aufwarten kann. Unter den eingeführten Arten sind zwei besonders hervorzuheben: *Impatiens walleriana* (maria-sem-vergonha, Balsaminaceae), die auch bei uns unter dem Namen "Fleißiges Lieschen" bekannt ist, und die bereits erwähnte *Hedychium coronarium* (lirio-do-brejo, Zingiberaceae). Von den baum- und strauchartigen sind die Japankirsche *Hovenia dulcis* (uva-do-japão, Rhamnaceae) und die Ligusterart *Ligustrum japonicum* (alfeneiro, Oleaceae) zu nennen. Diese Arten verdrängen in den natürlichen Ökosystemen einheimische Pflanzen und sind praktisch nicht mehr auszurotten.

4.3 Unkräuter der Landwirtschaft

Auf landwirtschaftlichen Nutzflächen stellen sich ebenfalls Ruderalgesellschaften ein. Alleine für das in Paraná angebaute Soja wird von dem Staatlichen Institut für Agrarforschung (EMBRAPA) eine Liste mit 78 so genannten "Unkräutern" herausgegeben (unter anderem aus den Familien der *Asteraceae*, *Amaranthaceae*, *Poaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae* und *Solanaceae*). Es handelt sich dabei um krautige Pflanzen, die das Wachstum und den Ertrag von Feldfrüchten schmälern und mit Herbiziden bekämpft werden. Ähnliche Probleme finden sich auch bei dem Anbau von Bohnen (Feijão), Mais und Hackfrüchten.

Auf Viehweiden finden sich häufig "R-Strategen" ein, von denen einige eingeschleppte Arten ernsthafte wirtschaftliche und ökologische Schäden hervorrufen können. Da die Viehwirtschaft in Brasilien aufgrund des hohen Weideangebotes sehr extensiv betrieben wird, gibt es weniger Trittschäden oder hohe Stickstoffeinträge durch Exkremate. Auf den Weideflächen breiten sich in Paraná besonders Arten der Gattungen *Melinis* und *Brachiaria* (Poaceae) aus. Besonders

problematisch wird im Hinblick auf Produktionseinbußen die Gattung *Eragrostis* (Poaceae) gesehen, da das Vieh diese Grasart nicht abäst und sie sich damit überproportional stark vermehren kann. Vergiftungen und Todesfälle unter den Viehbeständen treten immer wieder durch *Pteridium aquilinum* (samambaia = Adlerfarn, *Dennstaedtiaceae*) auf, der zunehmend Weideflächen besiedelt.

4.4 Ruderalarten in der Stadt

Über die Ruderalvegetation Brasiliens gibt es bisher nur wenige Studien. In der Regel stellt sich entlang von Straßen, Bahngleisen und auf nicht versiegelten Flächen eine Ruderalvegetation ein. Dabei sind Städte mit ihrer Vielzahl an Zierpflanzen aus Privathaushalten und Parks oft der Ausgangsort für Pflanzen mit Invasionscharakter. In den Städten kommen hauptsächlich Vertreter der Familien *Poaceae*, *Aceraceae*, *Fabaceae*, *Cyperaceae*, *Convolvulaceae*, *Amaranthaceae*, *Euphorbiaceae* und *Malvaceae* vor. Es handelt sich dabei sowohl um einheimische als auch exotische Arten. Eine in Studien über Ruderalvegetation in Städten häufig auftretende Art ist die vermutlich aus Afrika stammende *Rhicinus communis* (Euphorbiaceae).

4.5 Wasserpflanzen

Durch zunehmende Eutrophierung stehender und fließender Gewässer kommt es immer häufiger zu einer explosionsartigen Vermehrung von Algen und größeren schwimmenden Pflanzen wie *Eichhornia crassipes* (águapés, Pontederiaceae) und *Pistia stratiotes* (alface-d'água, Araceae), die einen stark invasiven Charakter haben. Die starke Vermehrung von Wasserpflanzen führt vor allem bei der Energiegewinnung aus Wasserkraft zu größeren Problemen. Immer häufiger müssen Turbinen für die Reinigung der verstopften Siebe und Rechen abgeschaltet werden und Taucher die Anlagen reinigen. Durch die Abschaltungen und verminderte Fließgeschwindigkeit des Wassers wird bei einigen Wasserkraftwerken von Produktionsverlusten von bis zu 30 % ausgegangen.

Daneben führt vor allem die Vermehrung von Algen in eutrophierten Gewässern zu einem reduzierten Sauerstoffgehalt im Wasser, was wiederum ein Fischsterben in dem betroffenen Gewässers nach sich ziehen kann.

4.6 Zusammenfassende Wertung

Eingeführte Pflanzenarten mit Invasionscharakter sind heute, gleich nach dem Menschen, die zweitgrößte Gefahr für die Erhaltung natürlicher Ökosysteme und der Biodiversität. Sie besitzen ein großes Potenzial, natürliche Ökosysteme nachhaltig zu gefährden und zu verändern. Deshalb wurde 1997 von der UNO und weiteren nationalen und internationalen Organisationen das Programm GISP (Global Invasive Species Programme) ins Leben gerufen, das sich mit diesem Problem befassen soll. Die größten Schwierigkeiten bereitet momentan die Erfassung, Katalogisierung und Einschätzung des Gefährdungspotenzials exotischer Arten. In der Regel wird kurz- und mittelfristigen ökonomischen und politischen Interessen den Vorrang vor der Erhaltung der Biodiversität eingeräumt.

Folgende Empfehlungen seien hinsichtlich des Umgangs mit fremdländischen Arten gegeben:

- Angesichts der eingeschränkten Prognostizierbarkeit ökologischer Prozesse sollten **fremdländische Arten** nicht oder nur **sehr restriktiv ausgebracht** werden. Bis heute beschränkt sich die Folgenabschätzung zumeist auf den ökonomischen Bereich. **Als**

ursprünglich anzusehende Arten und Lebensgemeinschaften sind möglichst zu erhalten.

- Ungeplante **Naturverjüngung fremdländischer Arten** darf **sich nicht in angrenzenden Lebensräumen** und insbesondere nicht in Naturschutzgebieten einnischen. Gegebenenfalls sind ausreichend große Pufferzonen vorzusehen.
- Müssen **Pflegemaßnahmen** zur Entfernung sich einbürgernder fremdländischer Arten in naturschutzfachlich wertvollen Lebensräumen durchgeführt werden, so dürfen hierdurch die **standortsheimischen Arten nicht gefährdet** werden.
- Eine Ausrottung unerwünschter, fest eingebürgerter Populationen fremdländischer Arten ist oftmals nicht mehr möglich. In diesen Fällen ist eine Bekämpfung beispielsweise manuell oder mit Herbiziden sinnlos. Allerdings sollte eine **weitere Ausbreitung** nach Möglichkeit **verhindert werden**. Eine lokale Zurückdrängung ist denkbar, beispielsweise um Schutzgebiete in ihrem Zustand zu erhalten.
- Die Pflanzung fremdländischer Arten auf nicht der Produktion dienenden Standorten in der freien Landschaft sollte unterbleiben (Zierpflanzen an Straßenrändern).
- Werden Anpflanzungen fremdländischer Baumarten als unvermeidbar erachtet, so sollten diese sich **in das naturnahe Waldbild einfügen**. Mischbestände sind Reinbeständen vorzuziehen. Bei entsprechender waldbaulicher Behandlung können arten- und struktureiche Waldbilder entstehen, in denen die standortsheimischen Arten ebenfalls vorkommen.

Literaturverzeichnis

- ADEGAS, F.S. (2002): Manejo integrado de plantas daninhas em plantio direto no Paraná. EMATER. <http://www.emater.pr.gov.br/HPPGraos/Paginas/Textecni/Mipdpdpr.htm>. 5 S.
- ANGULO, R.J. (1992): Geologia da planície costeira do estado do Paraná. 1992. 334 S. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo: Instituto de Geociências.
- ATHAYDE, de S. F. (1997): Composição Florística e Estrutura em Quatro Estágios Sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa Submontana como Subsídio ao Manejo Ambiental – Guaraqueçaba – PR. Dissertação (mestrado). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 163 S.
- BORGO, M. (1999): Caracterização do componente arbóreo de um remanescente de floresta estacional semidecidual submontana no Parque Estadual de Vila Rica do Espírito Santo, Fênix – PR. Monografia (obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Paraná. 41 S.
- BRITEZ, R.M.; SILVA, S.M.; SOUZA, W.S.; MOTTA, J.T.W. (1995): Levantamento florístico em Floresta Ombrófila Mista, São Mateus do Sul, Paraná, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 38 (4), S.1147-1161.
- CABREIRO, A.M. & IRGANG, B.E. (1999): Colonização vegetal em aterro sanitário na região periurbana de Porto Alegre, RS, Brasil. *Rev. Fac. Zootec. Vet. Agro. Uruguiana* 5/6 (1), S. 21-28.
- CAMARGO, J.C.G.; PINTO, S.A.P.; TROPPEMAYER, H. (1972): Estudo fitogeográfico e ecológico da bacia hidrográfica paulista do rio da Ribeira. *Biogeografia* 5, S. 1-30.
- CAMARGO, J. B. (1998): Geografia Física, Humana e Econômica do Paraná. 2ª Edição: Gráfica e editora Chichetec. 207 S.
- CARVALHO, P.E.R. (1994): Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Colombo: EMBRAPA-CNPQ; Brasília: EMBRAPA-SPI, 1994. 640 S.
- CASTELA, P.R.; BRITEZ, R.M.; TIEPOLO, G.; PIRES, L.A. (2001): Conservação do bioma floresta com araucária. Relatório final: Diagnóstico dos Remanescentes Florestais 1/2. PROBIO-MMA/BANCO MUNDIAL/GEF/CNPq/FUPEF. 456 S.
- CENTRO DE PESQUISAS FLORESTAIS / FUNDAÇÃO DE APOIO A TECNOLOGIA (1990): Inventário florestal da fazenda Tupy - Nova Prata, RS. Santa Maria.
- EITEN, G. (1994): Vegetação. In: PINTO, N.M. Cerrado: caracterização, ocupação e perspectiva. 2º Ed. Brasília: Universidade de Brasília. S.17-73
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – SNLCS. (1984): Levantamentos de reconhecimento dos solos do estado do Paraná. Curitiba: EMBRAPA, SNLCS/SUDESUL/IAPAR.
- FÄHSER, L. (1981): Die Bewirtschaftung der letzten Brasilkiefer-Naturwälder - eine Entwicklungspolitische Aufgabe. *Forstarchiv* 52, S. 22-26.
- FUPEF (1978): Inventário Florestal do Pinheiro no Sul de Brasil. Curitiba: Fundação de Pesquisas Florestais de Pesquisas Florestais do Paraná (FUPEF), 382 S.
- GALVÃO, F.; RODERJAN, C.V.; KUNIYOSHI, Y.S.; ZILLER, S.R. (im Druck): Composição florística e fitossociológica de caxetais do litoral do Estado do Paraná – Brasil.
- GRIME, P. (1988): Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Allen & Unwin. 742 S.
- HUECK, K. (1952): Verbreitung und Standortansprüche der brasilianischen Araukarie (*Araucaria angustifolia*). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 71, S. 272-289.
- HUECK, K. (1972): As florestas da América do Sul. São Paulo: Polígono, 1972. 466 S.

- IBDF (1984): Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. Inventário Nacional. Florestas Nativas –Paraná e Santa Catarina. Brasília, 345 S.
- IBGE (1990) Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Vegetação e geografia do Brasil – Região Sul. Rio de Janeiro 2, 419 S.
- IBGE (1991): Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE/DERMA, 124 S.
- IBGE (1992): Manual técnico da vegetação brasileira: série manuais técnicos em geociências 1. Rio de Janeiro, 92 S.
- IBGE (1995): Mapa da vegetação do Brasil. Rio de Janeiro, Maßstab 1:20.000.000.
- KLEIN, R.M. (1960): O aspecto dinâmico do pinheiro-brasileiro. *Sellowia* 12 (12), S.17-48.
- KNOERZER, D. (1998): Zum Status nichtheimischer (Baum-)Arten – von der Notwendigkeit begrifflicher Klärung. - *AFJZ* 169, S. 41-46.
- KÖPPEN, W. (1936): Das geographische System der Klimate. In: *Handbuch der Klimatologie*, (eds Köppen W, Geiger, R) Band 5, Teil C, Gebrüder Bornträger, Berlin.
- KOWARIK, I. (1988): Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. – *Schriftenr. Fachber. Landschaftsentwicklung TU Berlin* 56, 280 S.
- KOWARIK, I. (1995): Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten als Problem des Naturschutzes? S. 33-56 in: BÖCKER, R.; GEBHARDT, H.; KONOLD, W.; SCHMIDT-FISCHER, S. (Hrsg): *Gebietsfremde Pflanzenarten*. Ecomed-Verlag, Landsberg, 215 S.
- KOEHLER, A.; PORTES, M.C.O.; GALVÃO, F.; RODERJAN, C.V. (im Druck): Floresta ombrófila densa altomontana, caracterização florística, estrutural e fisionômica, 7 S.
- LACERDA, A.E.B. (1999): Levantamento florístico e estrutura de vegetação secundária em área de contato da Floresta Ombrófila Densa e Mista-PR. Curitiba. Tese (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Paraná, 114 S.
- LAVALLE, A.M. (1974): A madeira na economia paranaense. Curitiba: Grafipar, 111 S.
- LEITE, P.F. (1994): As diferenças unidades fitoecológicas da Região Sul do Brasil. Proposta de classificação. Curitiba. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal do Paraná, 160 S.
- LEITE, P.F.; KLEIN, R.M. (1990): Vegetação. In: *Geografia do Brasil – Região Sul*. Rio de Janeiro: IBGE. S.113-150.
- LEITE, P.F.; SOHN, S. (im Druck): Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos economicos. *Estudos Fitogeograficos*. In: *Folha SG-22*, Curitiba, Iguape, IBGE,
- LINDMAN, C.A.M; FERRI,M.G. (1974): A vegetação do Rio Grande do Sul. São Paulo: Universidade de São Paulo, 377 S.
- LONGHI, S.J. (1980): A estrutura de una floresta natural de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze., no sul do Brasil. – Dissertação de M.Sc. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 198 S.
- LONGHI, S.J. (1997): Agrupamento e análise fitossociológica de comunidades florestais na sub-bacia hidrográfica do rio Passo Fundo – RS. Curitiba. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, 198 S.
- MAACK, R. (1968): Geografia física do Estado do Paraná. Curitiba: Livraria José Olympio, 442 S.
- MELO, M.M.R.F.; BARROS, F.; WANDERLEY, M.G.; KIRIZAWA, M.; JUNG-MENDAÇOLLI, S.L.; CHIEA, S.A.C. (1991): Flora fanarogâmica da Ilha do Cardoso: caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. São Paulo: Instituto de Botânica, Editora: Hucitec, São Paulo, 181 S.
- MENEZES-SILVA, S. (1998): As formações vegetais da planície litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil: composição florística e principais características estruturais. Tese (doutorado). Campinas: Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, 262 S.

- NUTTO, L. (2000): Wachstumspotenziale einheimischer Baumarten am Beispiel der Araukarie. *Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald* 17, S. 899-901.
- PÉLLICO NETTO, S. (1984): Inventário florestal nacional, florestas nativas: Paraná / Santa Catarina. Brasília: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF). 309 S.
- PORTES, M.C.O.; KOEHLER, A.; GALVÃO, F. (im Druck): Floresta ombrófila densa altomontana, avaliação da deposição de sarapilheira e de nutrientes.
- PORTES, M.C.O.; GALVÃO, F. (im Druck): Floresta ombrófila densa altomontana, avaliação da decomposição foliar de cinco espécies arbóreas e da serapilheira.
- RACHWAL, M.F.G.; CURCIO, G.R. (1994): Principais tipos de solos do Estado do Paraná, suas características e distribuição na paisagem. In: *A vegetação natural do estado do Paraná*. IPARDES, 5 S.
- RAMBO, S.J.B. (1956): Der Regenwald am oberen Uruguay. *Sellowia - Anais Botânicos do HBR* 7, S. 183-233.
- RAMBO, S.J.B. (1957): Regenwald und Kamp in Rio Grande do Sul. *Sellowia - Anais Botânicos do HBR* 8, S. 257-297.
- REITZ, R.; KLEIN, R.M. (1966): *Araucariáceas. Flora Ilustrada Catarinense*, Itajaí. 1966.
- RIZZINI, C.T. (1997): *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Âmbito Cultural Edições Ltda., 2ª edição, 747 S.
- RODERJAN, C.V.; KUNIYOSHI, Y.S.; GALVÃO, F. (1993): As regiões fitogeográficas do estado do Paraná. *Acta Forestalia Brasiliensis* 1, Curitiba: SBCTF, S. 1-3.
- RODERJAN, C.V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y.S.; HATSCHBACH, G.; KIRCHNER, F.F. (1996): Levantamento da vegetação da área de proteção ambiental de Guaratuba – APA de Guaratuba. Universidade Federal do Paraná: Departamento de Silvicultura e Manejo. Relatório Técnico, 78 S.
- RODERJAN, C.V. (1994): O gradiente da Floresta Ombrófila Densa no Morro Anhangava, Quatro Barras, Pr – Aspectos climáticos, pedológicos e fitossociológicos. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal)-Universidade Federal do Paraná, 119 S.
- RODERJAN, C.V.; GRODZKI, L. (1999): Acompanhamento meteorológico em um ambiente de floresta ombrófila densa altomontana do Morro Anhangava, Município de Quatro Barras – PR, ano de 1993. *Caderno da Biodiversidade* 2 (1), S. 27–34.
- RODERJAN, C.V. (1999): Caracterização da vegetação dos refúgios vegetacionais altomontanos (campos de altitude) nas serras dos Órgãos e do Capivarí no Estado do Paraná. Relatório apresentado ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, Relativo a Bolsa Produtividade em Pesquisa – biênio, Curitiba, 36 S.
- SCHUHMACHER, H. (1982): *Korallenriffe. Ihre Verbreitung, Tierwelt und Ökologie*. 2. Aufl., BLV München – Wien – Zürich, 294 S.
- SEAB (2000) - Secretaria da Agricultura e do Abastecimento do Paraná. Aspectos da Agropecuária do Paraná, <http://www.pr.gov.br/seab/>, 19.S.
- SEITZ, R. (1983): Hat die Araukarie in Brasilien noch Zukunft. *Allgemeine Forstzeitschrift* 38, S. 177-181.
- SEITZ, R. (1986): Erste Hinweise für die waldbauliche Behandlung von Araukarienwäldern. *Annales des Sciences Forestières* 43, S. 327-338.
- SILVA, L.H.S. (1990): Fitossociologia arbórea da porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina – Pr. Dissertação (mestrado). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 197 S.
- STÖHR, G.W.D., DE HOOGH, R.J. (1979): Probleme bei der Wiederaufforstung exploitierter Waldflächen Brasiliens am Beispiel des Bundesstaates Paraná. *Allgemeine Forstzeitschrift* 29, S. 780-784.

- SUGUIO, K.; MARTIN, L. (1987): Geomorfologia das restingas. In: ACIESP, SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA, Cananéia. Anais 3, S. 182-205.
- SUGUIO, K.; TESSLER, M. G. (1984): Planície de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: ACIESP, SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA, Cananéia. Anais. 71, S. 185-206.
- TERRA (1999): Volta ao mundo 8 (1), São Paulo: Ed. Abril, S.15.
- TOMLINSON, P.B. (ed) (1986): The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, Cambridge, 419 S.
- UHLMANN, A.; CURCIO, G.R.; GALVÃO, F.; SILVA, S.M. (1997): Relações entre a distribuição de categorias fitofisionômicas e padrões geomórficos e pedológicos em uma área de savana (cerrado) no estado do Paraná, Brasil. Arq. Biol. Tecnol. 40 (2), S. 473-483.
- UHLMANN, A.; GALVÃO, F.; SILVA, S. M. (1998): Análise da estrutura de duas unidades fitofisionômicas de savana (cerrado) no sul do Brasil. Acta. Bot. Bras. 12 (3), S. 231-247.
- VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.; LIMA, J.C.A. (1991): Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, 123 S.
- VELOSO, H. P.; KLEIN, R. M. (1961): As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. Sellowia 13, S. 205-260.
- VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.; LIMA, J.C.A. (1991): Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, 123 S.
- WACHTEL, G. (1990): Untersuchungen zu Struktur und Dynamik eines Araukarien-Naturwaldes in Südbrasilien. Universität Freiburg, 180 S.
- WISNIEWSKI, C.; ZILLER, S.R.; CURCIO, G.R.; RACHWAL, M.F.; TREVISAN, E. SOUZA, J.P. (1997): Caracterização do ecossistema e estudo das relações solo-cobertura vegetal em planície pleistocênica do litoral paranaense. Departamento de solos/UFPR/Projeto integrado-CNPq: Relatório final. 55 S.
- ZILLER, S.R. (1997): Composição florística e estrutura fitosociológicas dos estratos arbóreos e arbustivos. In: WISNIEWSKI, C.; ZILLER, S.R.; CURCIO; G.R.; RACHWAL, M.F.; TREVISAN, E.; SOUZA, J.P. Caracterização do ecossistema e estudo das relações solo-cobertura vegetal em planície pleistocênica do litoral paranaense. Departamento de solos/UFPR/Projeto integrado-CNPq: Relatório final, S. 18-28.
- ZILLER, S.R. (2001): Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. Ciência Hoje, 30 (178). S. 77-79.

PHYTOGEO- GRAFISCHE EINHEITEN	Pionierformationen <i>Formações de Influência Pioneira</i>			Tropische Regenwälder <i>Floresta Ombrófila Densa</i>					Vegetationsrefugien - <i>Refúgios Vegetacionais</i>	Feuchte- liebende Mischwälder <i>Floresta Ombrófila Mista</i>		<i>Estepe Gramíneo-Lenhosa</i>	Baum- savanne <i>Savana</i>		Teilweise laubwerfender Submontaner Regenwald - <i>Floresta Estacional Semidecidual Submontana</i>	
	Gezeitenbeeinflusst - <i>Fluviomarinha</i>	Salzwasserbeeinflusst - <i>Marinha</i>	Fluvial	Überschwemmungsbeeinflusst - <i>Aluvial</i>	der Niederungen - <i>Terras Baixas</i>	Submontan - <i>Submontana</i>	Montan - <i>Montana</i>	Hochmontan - <i>Altomontana</i>		Montan - <i>Montana</i>	Überschwemmungsbeeinflusst - <i>Aluvial</i>		<i>Campo Cerrado</i>	<i>Cerrado sensu stricto</i>		
																1
<i>Ilex paraguariensis</i>								X		X						
<i>Nectandra lanceolata</i>								X		X						
<i>Drimys brasiliensis</i>								X	X	X	X					
<i>Gomidesia sellowiana</i>									X							
<i>Myrsine parvifolia</i>									X							
<i>Weinmannia humilis</i>									X							
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>									X		X					
<i>Ilex microdonta</i>									X	X						
<i>Siphoneugena reitzii</i>									X	X						
<i>Tabebuia catarinensis</i>									X	X						
<i>Achyrocline satureoides</i>										X						
<i>Altroemeria apertiflora</i>										X						
<i>Andropogon ternatus</i>										X						
<i>Axonopus sp</i>										X						
<i>Bifrenaria harrisoniae</i>										X						
<i>Burmania discolor</i>										X						
<i>Chusquea pinifolia</i>										X						
<i>Cladium ficticium</i>										X						
<i>Croton splendidus</i>										X						
<i>Drosera montana</i>										X						
<i>Dychya reitzii</i>										X						
<i>Eriocaulon ligulatum</i>										X						
<i>Eryngium koehneanum</i>										X						
<i>Gaylussaceae brasiliensis</i>										X						
<i>Lagenocarpus triquetrus</i>										X						
<i>Lobelia campestris</i>										X						
<i>Machaerina austrobrasiliensis</i>										X						
<i>Mandevilla atropurpurea</i>										X						
<i>Mimosa congestifolia</i>										X						
<i>Oncidium blanchetii</i>										X						
<i>Rynchospora cf rugosa</i>										X						

PHYTOGEO- GRAFISCHE EINHEITEN	Pionierformationen <i>Formações de Influência Pioneira</i>			Tropische Regenwälder <i>Floresta Ombrófila Densa</i>				Vegetationsrefugien - <i>Refúgios Vegetacionais</i>	Feuchte- liebende Mischwälder <i>Floresta Ombrófila Mista</i>		<i>Estepe Gramíneo-Lenhosa</i>	Baum- savanne <i>Savana</i>		Teilweise laubwerfender Submontaner Regenwald - <i>Floresta Estacional Semidecidual Submontana</i>	
	Gezeitenbeeinflusst - <i>Fluviomarinha</i>	Salzwasserbeeinflusst - <i>Marinha</i>	Fluvial	Überschwemmungsbeeinflusst - <i>Aluvial</i>	der Niederungen - <i>Terras Baixas</i>	Submontan - <i>Submontana</i>	Montan - <i>Montana</i>		Hochmontan - <i>Altomontana</i>	Montan - <i>Montana</i>		Überschwemmungsbeeinflusst - <i>Aluvial</i>	<i>Campo Cerrado</i>		<i>Cerrado sensu stricto</i>
	1	2	3	4	5	6	7		8	9		10	11		12
<i>Sinningia cardinalis</i>								X							
<i>Sphagnum recurvum</i>								X							
<i>Utricularia aurea</i>								X							
<i>Utricularia reniformis</i>								X							
<i>Valeriana ulei</i>								X							
<i>Apuleia leiocarpa</i>									X						
<i>Capsicodendron dinissi</i>									X						
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>									X						
<i>Cupania vernalis</i>									X						
<i>Nectandra grandiflora</i>									X						
<i>Ocotea porosa</i>									X						
<i>Paraptadenia rigida</i>									X						
<i>Slonea monosperma</i>									X						
<i>Tectona alba</i>									X						
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>									X						X
<i>Cedrela fissilis</i>									X						X
<i>Nectandra megapotamica</i>									X						X
<i>Araucaria angustifolia</i>									X	X					
<i>Podocarpus lambertii</i>									X	X					
<i>Arecastrum romanzoffianum</i>										X					
<i>Blepharocalyx longipes</i>										X					
<i>Erythrina cristagalli</i>										X					
<i>Luehea divaricata</i>										X					
<i>Salix humboldtiana</i>										X					
<i>Sebastiania commersoniana</i>										X					
<i>Vitex megapotamica</i>										X					
<i>Andropogon lateralis</i>												X			
<i>Andropogon sellowianus</i>												X			
<i>Axonopus fissifolius</i>												X			
<i>Eragrostis baiensis</i>												X			

