

**Halophytenvegetation im Chaco Boreal, Paraguay -  
Pflanzengeographie, Ökologie und Dynamik in Zeiten des  
Klima- und Landnutzungswandels**

Dissertation

zur Erlangung des mathematisch-naturwissenschaftlichen Doktorgrades

"Doctor rerum naturalium"

der Georg-August-Universität Göttingen

im Promotionsprogramm Biologie

der Georg-August University School of Science (GAUSS)

vorgelegt von

M.Sc. Christian Vogt

aus Filadelfia, Paraguay

Göttingen, März 2014

## **Betreuungsausschuss**

Prof. Dr. Erwin Bergmeier, Abteilung Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

Prof. Dr. Hermann Behling, Abteilung Palynologie und Klimadynamik, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

## **Mitglieder der Prüfungskommission**

Referent: Prof. Dr. Erwin Bergmeier, Abteilung Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

Korreferent: Prof. Dr. Hermann Behling, Abteilung Palynologie und Klimadynamik, Albrecht-von-Haller Institut für Pflanzenwissenschaften

Prof. Dr. Ralph Mitlöhner, Abteilung Waldbau und Waldökologie der Tropen, Burckhardt-Institut, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie

Prof. Dr. Christoph Leuschner, Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

Prof. Dr. Markus Hauck, Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften

Prof. Dr. Holger Kreft, Free Floater Nachwuchsgruppe - Biodiversität, Makroökologie und Biogeographie

**Meinen Eltern gewidmet**

# Inhaltsverzeichnis

<i>Abbildungsverzeichnis</i> .....	<i>iii</i>
<i>Tabellenverzeichnis</i> .....	<i>iv</i>
<i>Danksagung</i> .....	<i>v</i>
<b>1. Einleitung</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1. Problemstellung und Motivation</b> .....	<b>1</b>
<b>1.2. Aktueller vegetationskundlicher Kenntnisstand im Untersuchungsgebiet</b> .....	<b>2</b>
<b>1.3. Zielsetzung und Aufbau der Arbeit</b> .....	<b>4</b>
<b>2. Naturräumliche Charakterisierung des Untersuchungsgebietes</b> .....	<b>5</b>
<b>2.1. Geografische Lage des Gran Chaco und des Chaco Boreal</b> .....	<b>5</b>
<b>2.2. Geologische Verhältnisse und Böden im Chaco Boreal</b> .....	<b>5</b>
<b>2.3. Hydrologie</b> .....	<b>6</b>
<b>2.4. Klimatische Verhältnisse</b> .....	<b>8</b>
<b>2.5. Engeres Untersuchungsgebiet</b> .....	<b>11</b>
2.5.1. Untersuchungsorte im Departamento Alto Paraguay.....	13
2.5.2. Untersuchungsorte im Departamento Presidente Hayes .....	13
<b>3. Phytogeographische Charakterisierung und Lebensformen-spektrum der Flora salzbeeinflusster Habitate im Chaco Boreal, Paraguay</b> .....	<b>16</b>
<b>3.1. Einleitung</b> .....	<b>16</b>
<b>3.2. Methoden</b> .....	<b>17</b>
3.2.1. Checkliste der Gefäßpflanzen im paraguayischen Chaco .....	17
3.2.2. Artenliste der salzbeeinflussten Habitate im paraguayischen Chaco.....	17
3.2.3. Lebensformenspektrum.....	17
3.2.4. Phytogeographische Einordnung .....	18
<b>3.3. Ergebnisse</b> .....	<b>19</b>
3.3.1. Taxonomische Diversität .....	19
3.3.2. Lebensformenspektrum.....	20
3.3.3. Phytogeographische Charakterisierung.....	22
<b>3.4. Diskussion</b> .....	<b>24</b>
3.4.1. Biologische Diversität im überregionalen Vergleich.....	24
3.4.2. Phytogeographische Charakterisierung.....	25
<b>4. Klassifikation und ökologische Charakterisierung der Salz-marschen im Chaco von Paraguay</b> .....	<b>28</b>
<b>4.1. Einleitung</b> .....	<b>28</b>
<b>4.2. Methoden</b> .....	<b>29</b>
4.2.1. Vegetationsaufnahmen.....	29
4.2.2. Bodenanalysen .....	29
4.2.3. Datenauswertung .....	29
<b>4.3. Ergebnisse</b> .....	<b>30</b>
4.3.1. Klassifikation und Beschreibung der Gesellschaften.....	30

4.3.2.	Ökologie und Dynamik der Salzmarschen.....	37
<b>4.4.</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>41</b>
4.4.1.	Halophytengesellschaften im überregionalen Vergleich.....	41
4.4.2.	Syntaxonomische Einordnung der Gesellschaften.....	42
4.4.3.	Ökologische Eigenschaften der Salzsteppen.....	43
<b>5.</b>	<b><i>Gesellschaften und strukturelle Diversität der Gehölzvegetation salzhaltiger Standorte im paraguayischen Chaco.....</i></b>	<b>46</b>
<b>5.1.</b>	<b>Einleitung .....</b>	<b>46</b>
<b>5.2.</b>	<b>Methoden.....</b>	<b>47</b>
5.2.1.	Vegetationsaufnahmen.....	47
5.2.2.	Bodenanalysen .....	47
5.2.3.	Datenauswertung .....	48
<b>5.3.</b>	<b>Ergebnisse .....</b>	<b>49</b>
5.3.1.	Klassifikation und Beschreibung der Gesellschaften.....	49
5.3.2.	Ökologische Eigenschaften der Gesellschaften .....	64
5.3.3.	Strukturelle Zusammensetzung der Gesellschaften .....	66
<b>5.4.</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>72</b>
5.4.1.	Vegetationseinheiten im regionalen Vergleich .....	72
5.4.2.	Syntaxonomische Einordnung .....	74
5.4.3.	Strukturelle Vergleiche .....	75
5.4.4.	Ökologische Eigenschaften.....	76
<b>6.</b>	<b><i>Abschließende Diskussion und Empfehlungsansätze .....</i></b>	<b>78</b>
<b>6.1.</b>	<b>Diskussion der wichtigsten Forschungsergebnisse .....</b>	<b>78</b>
6.1.1.	Pflanzengeographische Stellung und Artenzusammensetzung der Vegetation salzbeeinflusster Standorte... ..	78
6.1.2.	Pflanzensoziologische, ökologische und strukturelle Eigenschaften der salzbeeinflussten Vegetation.....	79
<b>6.2.</b>	<b>Offene Fragen und zukünftige Forschungsansätze .....</b>	<b>80</b>
<b>6.3.</b>	<b>Entwicklungsprognosen der salzbeeinflussten Habitate im paraguayischen Chaco.....</b>	<b>81</b>
6.3.1.	Klimatische Veränderungen und ihre Auswirkung auf die Salzgebiete.....	81
6.3.2.	Auswirkungen des immer stärker werdenden Landnutzungswandels.....	82
6.3.3.	Alternative Nutzungsmethoden und notwendige Naturschutzmaßnahmen .....	83
<b>7.</b>	<b><i>Zusammenfassungen .....</i></b>	<b>85</b>
<b>7.1.</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>85</b>
<b>7.2.</b>	<b>Summary .....</b>	<b>87</b>
<b>7.3.</b>	<b>Resumen .....</b>	<b>89</b>
<b>8.</b>	<b><i>Abkürzungsverzeichnis und Glossar .....</i></b>	<b>91</b>
<b>8.1.</b>	<b>Abkürzungen .....</b>	<b>91</b>
<b>8.2.</b>	<b>Glossar .....</b>	<b>93</b>
<b>9.</b>	<b><i>Literaturverzeichnis .....</i></b>	<b>95</b>
<b>10.</b>	<b><i>Anhang.....</i></b>	<b>104</b>

# Abbildungsverzeichnis

Abb. 2-1:	Der Gran Chaco Americano.....	5
Abb. 2-2:	Landstreifen mit Bodenversalzungphänomenen im Chaco Boreal.....	7
Abb. 2-3:	Mittlerer Jahresniederschlag im paraguayischen Chaco.....	8
Abb. 2-4:	Klimadiagramm für Loma Plata, Zentraler Chaco.....	9
Abb. 2-5:	Jahresniederschläge in Loma Plata (1932-2012).....	10
Abb. 2-6:	Untersuchungsgebiet mit den einzelnen Untersuchungsorten.....	12
Abb. 2-7:	Salzhaltiges Flussbett des Riacho Curupaty.....	13
Abb. 2-8:	Salzstandorte in der Umgebung der Laguna Ganso.....	14
Abb. 2-9:	Riacho Yakaré Sur im Naturschutzreservat Campo Maria.....	14
Abb. 2-10:	Die Laguna Flamenco im Ramsargebiet Chaco Lodge.....	14
Abb. 3-1:	Verteilung der Arten nach mittleren Jahresniederschlag im parag. Chaco und den Saladares...	20
Abb. 3-2:	Lebensformenspektrum nach Raunkiaer im paraguayischen Chaco und im Untersuchungsgebiet.....	21
Abb. 3-3:	Lebensformenspektrum der Arten im Untersuchungsgebiet.....	21
Abb. 4-1:	<i>Ruppia maritima</i> im Riacho Yakaré Sur.....	32
Abb. 4-2:	<i>Setaria geminata</i> -Gesellschaft im Naturreservat Chaco Lodge.....	32
Abb. 4-3:	DCA – Ordinationsdiagramm der krautigen Halophytengesellschaften.....	33
Abb. 4-4:	PCA – Ordinationsdiagramm des <i>Leptochloa-Sarcocornia-Sesuvium</i> Komplexes.....	33
Abb. 4-5:	Vegetationsprofil am Ufer einer Salzlagune.....	34
Abb. 4-6:	<i>Sarcocornia ambigua</i> -Gesellschaft im Naturreservat Chaco Lodge.....	35
Abb. 4-7:	<i>Spartina spartinae</i> -Gesellschaft am Riacho González.....	35
Abb. 4-8:	Vegetationsprofil einer typischen Salzpflanze.....	36
Abb. 4-9:	<i>Sesuvium portulacastrum-Sporobolus pyramidatus</i> -Gesellschaft auf Sedimentaufschüttungen	36
Abb. 4-10:	<i>Heterostachys ritteriana</i> -Gesellschaft in einem salzhaltigen und ausgetrockneten Flussbett....	36
Abb. 4-11:	Abgestorbene <i>Heterostachys ritteriana</i> -Population.....	37
Abb. 4-12:	Ordinationsdiagramm der häufigsten Salzmarsch-Gesellschaften in einer indirekten Gradientenanalyse mit den Bodenarten.....	38
Abb. 4-13:	Ordinationsdiagramm der häufigsten Salzmarsch-Gesellschaften in einer indirekten Gradientenanalyse mit den chemischen Bodenparametern.....	38
Abb. 4-14:	CCA – Ordinationsdiagramm der signifikanten Bodenparameter.....	39
Abb. 4-15:	Charakterisierung der Standorte einiger Halophyten.....	40
Abb. 5-1:	<i>Parkinsonia aculeata-Copernicia alba</i> -Gesellschaft an der Laguna Rojas Silva.....	49
Abb. 5-2:	DCA – Ordinationsdiagramm der Gehölzgesellschaften auf salzhaltigen und periodisch überfluteten Böden.....	50
Abb. 5-3:	<i>Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus</i> -Gesellschaft am Riacho González.....	51
Abb. 5-4:	<i>Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides</i> -Gesellschaft in der Reserva Yaguarete Porã	51
Abb. 5-5:	<i>Lycium americanum-Cyclolepis genistoides</i> -Gesellschaft am Rand der Salzpflanzungen im Naturreservat Chaco Lodge.....	52
Abb. 5-6:	<i>Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa</i> -Gesellschaft in der Reserva Natural Fortín Salazar.....	53
Abb. 5-7:	PCA – Ordinationsdiagramm der Waldgesellschaften auf schwach bis mäßig drainierten Böden.....	54
Abb. 5-8:	<i>Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis</i> -Gesellschaft.....	55
Abb. 5-9:	<i>Schinopsis cornuta-Elionurus muticus</i> -Gesellschaft im Ramsargebiet Laguna Rojas Silva.....	56
Abb. 5-10:	Stark verarmte <i>Schinopsis cornuta-Elionurus muticus</i> -Gesellschaft bei Laguna Ganso.....	56
Abb. 5-11:	Vegetationsprofil am Riacho Yakaré Sur.....	57
Abb. 5-12:	DCA – Ordinationsdiagramm der Gehölzgesellschaften 10 bis 18 in einer indirekten Gradientenanalyse mit den Bodenparametern.....	64
Abb. 5-13:	CCA – Ordinationsdiagramme der signifikanten Bodenparameter.....	65

Abb. 5-14: Absolute Frequenz der Höhen-Verteilung in den jeweiligen Gesellschaften.....	67
Abb. 5-15: Absolute Frequenz der BHD-Verteilung in den jeweiligen Gesellschaften.....	67

## Tabellenverzeichnis

Tab. 2-1: Chemische Eigenschaften des Oberflächenwassers einiger periodisch wasserführenden Flusssysteme im Untersuchungsgebiet.....	11
Tab. 3-1: Einteilung des Niederschlagsgradienten im paraguayischen Chaco.....	17
Tab. 3-2: Phytogeographische Elemente.....	18
Tab. 3-3: Die wichtigsten Familien im paraguayischen Chaco und den salzbeeinflussten Standorten.....	19
Tab. 3-4: Floristischer Status der Arten im paraguayischen Chaco und den salzbeeinflussten Standorten.....	20
Tab. 3-5: Phytogeographische Einordnung der salzbeeinflussten Standorte und der Salzmarschen.....	22
Tab. 3-6: Lebensformenspektrum für die jeweiligen phytogeographischen Elemente	23
Tab. 3-7: Verteilung der phytogeographischen Elemente unter den am häufigsten vorkommenden Lebensformen.....	23
Tab. 4-1: Synoptische Tabelle der krautigen Vegetationseinheiten mit Stetigkeitsangaben.....	31
Tab. 5-1: Synoptische Tabelle der Gehölzvegetation mit Stetigkeitsangaben.....	58
Tab. 5-2: Absolute Abundanz und absolute Dominanz der Gehölzarten mit einem BHD $\geq 10$ cm in den jeweiligen Vegetationseinheiten.....	69
Tab. 5-3: Bedeutungswert-Index der häufigsten 20 Gehölzarten im Untersuchungsgebiet.....	71

## Danksagung

Mein größter Dank gebührt meinem Betreuer Prof. Dr. Erwin Bergmeier für sein persönliches Engagement in der Betreuung meiner Arbeit. Er hat mir in meinem Forschungsvorhaben Freiheit und Vertrauen geschenkt und mich in allen Phasen meiner Arbeit mit wertvollen Ratschlägen unterstützt.

Bedanken möchte ich mich bei meinem Zweitbetreuer Prof. Dr. Hermann Behling und bei Prof. Dr. Ralph Mitlöhner für Unterstützung und wertvolle Ratschläge. Außerdem danke ich Prof. i.R. Hartmut Dierschke, mit dem ich ein Büro teilen durfte, für interessante Hinweise und das angenehme Arbeitsklima.

Ein besonderer Dank gilt dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für das Promotionsstipendium, welches mir den Aufenthalt und das Studium in Deutschland ermöglicht hat.

Des Weiteren will ich mich beim Hochschulrat der *Universidad Nacional de Asunción* und beim Fakultätssrat der *Facultad de Ciencias Químicas* bedanken, die für meinen Studienaufenthalt eine Beurlaubung von meinen Aufgaben als Wissenschaftlicher Mitarbeiter bewilligt haben.

An dieser Stelle sei den Dekanen der *Facultad de Ciencias Químicas* (FCQ), Prof. Dr. Andrés Amarilla, der *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales* (FaCEN), Prof. Lic. Constantino Guefos und der *Facultad de Ciencias Agrarias* (FCA), Prof. Ing. Agr. Lorenzo Meza López für die vielseitige Unterstützung gedankt. Von der *Facultad de Ciencias Químicas* wurden die Kosten der Laboranalysen der Wasserproben übernommen. Die *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales* stellte mir einen Geländewagen für mehrere Feldforschungsreisen ins Untersuchungsgebiet zur Verfügung und übernahm die gesamten Kosten dieser Reisen. Außerdem wurde ein großer Anteil der Kosten für die Laboranalysen der Bodenproben von der *Facultad de Ciencias Agrarias* übernommen.

Besonderer Dank gilt den Kollegen und Studenten, die mir bei den Geländearbeiten geholfen haben: Ana Rivarola, Marcelo Dujak, Maria Vera, Renata Araújo und Bernardo Cañiza.

Für den Zugang zu den verschiedenen Untersuchungsorten und Unterstützung während der Feldarbeiten möchte ich mich bei folgenden Personen bedanken: Ewald Friesen und Albert Unrau der Kooperative Chortizer Komitee (Reserva Natural Campo María und Laguna Capitán), Peter Dürksen und Wilfried Giesbrecht (Sitio Ramsar Chaco Lodge), Jakob Derksen sowie Heinz Theodor und Judith Friesen (Laguna Ganso), Heinz Löwen (Reserva Natural Riacho Florida), Marcelo Bastos Feraz (Reserva Natural Yaguareté Porá) und Roberto Eaton (Reserva Natural Fortín Salazar).

Ein großer Dank gilt ebenfalls Lic. Ana Maria Macedo der *Red Paraguaya de Conservación en Tierras Privadas*, für die Bereitstellung von Informationen und Kontaktaufnahmen mit den Landeigentümern. Bei Ing. For. Clara Echeverría bedanke ich mich für die Anfertigung der Satellitenkarten.

Des Weiteren bedanke ich mich bei meinen Kollegen vom *Departamento de Botánica*, insbesondere bei Gloria Delmás und Rosa Degen. Gloria war für mich die rechte Hand an der



Universität in Paraguay und hat mich auf vieler Art und Weise unterstützt. Bei ihr möchte ich mich außerdem für die Profilzeichnungen bedanken.

Allen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen der Abteilung Vegetationanalyse und Phytodiversität danke ich herzlich! Die Kaffeepausen, Austauschrunden und netten Mensabesuche haben ganz sicher zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. In diesem Zusammenhang möchte ich mich ganz besonders bei Florian, Inga, Charlotte, Parastoo, Oliver, Naveed, Brigitte und Ute für die Unterstützung und Hilfestellungen bedanken.

Darüber hinaus möchte ich mich ganz besonders bei meinen Freunden und meinem Hauskreis für die gemeinsame Zeit, Gebete und mutmachende Worte bedanken. Auch meinem Onkel Adolfo gilt ein großer Dank für die vielseitige Unterstützung.

Nicht zuletzt danke ich ganz herzlich meinen Eltern, die mich in meinem Vorhaben immer unterstützt haben. Ohne ihre mentale, finanzielle und logistische Unterstützung wäre die Durchführung dieser Arbeit nicht möglich gewesen.

# 1. Einleitung

## 1.1. Problemstellung und Motivation

Regionen mit hohen Salzgehalten in den Böden sind weltweit verbreitet und liegen einerseits in Meeresküstennähe und andererseits insbesondere in ariden Gebieten und Beckenlandschaften (Breckle 1976). Der Gran Chaco, das ausgedehnteste Trockengebiet in Südamerika, ist mit seinen besonderen geologischen und klimatischen Verhältnissen sehr anfällig für Boden- und Oberflächenversalzung. Die geringen Niederschläge einerseits und die hohen Verdunstungsraten andererseits verhindern die Auswaschung der leichtlöslichen Salze und fördern so die Entstehung von Salzböden. In Verbindung mit den klimatischen Verhältnissen werden in einigen Gebieten extreme Salzanreicherungen im Oberboden durch hohe Grundwasserstände und kapillar aufsteigendes, salzhaltiges Wasser begünstigt. Hinzu kommt das sehr geringe Gefälle der Chaco-Ebene, das den Oberflächenabfluss des Wassers und der Salze hemmt und bei Überschwemmungen zu lokalen Neuverteilungen der Salze führt.

Im Chaco Boreal von Paraguay sind laut Abrol et al. (1988) 20.000.000 ha der Böden salzbeeinflusst. In der Übergangszone von den regelmäßig überschwemmten Flächen des Bajo Chaco zum trockenen Zentralen Chaco kommen großflächige Salzstandorte vor, die man als „saladares“ oder „salitrales“ bezeichnet. Versalzungen, die in dieser Region auf natürliche Weise entstehen, treten hier im Bereich von Niederungen und Unterläufen periodisch wasserführender Flüsse auf und stehen in enger Verbindung zum hochanstehenden salzigen Grundwasser (Bender 1961). Diese Standorte werden von einer halophilen bis halotoleranten Vegetation besiedelt, die eine klare Zonierung entlang eines Salz- und Feuchtigkeitsgradienten von salzsteppenartiger Offenland-Vegetation über halophile Gebüschvegetation bis zum xeromorphen Trockenwald aufweist.

Die Vegetation der salzbeeinflussten Standorte im paraguayischen Chaco wurde bisher nur auf Formationsebene untersucht. Die floristische und strukturelle Zusammensetzung der Vegetation und die ökologische Anpassung einzelner Arten und der vorkommenden Pflanzengesellschaften an diese Standorte wurden bisher nicht untersucht. Vor dem Hintergrund massiver anthropogener Eingriffe und der sichtbaren Zunahme von Versalzungserscheinungen fehlten bisher Erkenntnisse bezüglich der ökologischen Aussagekraft und der Dynamik der Halophytenvegetation.

Der Mangel an ökologisch-pflanzensoziologischer Grundlagenforschung im paraguayischen Chaco und die daher fehlenden Erkenntnisse ökologischer Zusammenhänge an den Salzstandorten haben den Verfasser motiviert, diese Arbeit anzufertigen. Die Salzvegetation soll geobotanisch mit ihren floristischen, strukturellen und ökologischen Merkmalen charakterisiert und die Anpassung einzelner Arten und der vorkommenden Pflanzengesellschaften an den Standort herausgearbeitet werden. Eine Voraussetzung für dieses Vorhaben war eine kommentierte Liste der Pflanzenarten des paraguayischen Chaco, die der Verfasser in den letzten Jahren zusammengestellt und publiziert hat, die jedoch nicht in diese Dissertation integriert worden ist.

## 1.2. Aktueller vegetationskundlicher Kenntnisstand im Untersuchungsgebiet

Zu Beginn dieser Arbeit lagen für die Salzstandorte im paraguayischen Chaco keine vegetationskundlichen Untersuchungen auf floristisch-pflanzensoziologischer Grundlage vor. Es standen nur grobe Vegetationsgliederungen der Formationen nach physiognomisch-ökologischen Gesichtspunkten zur Verfügung. Insgesamt gibt es in Paraguay, und insbesondere im paraguayischen Chaco, bisher nur einige wenige pflanzensoziologische Untersuchungen nach der Methode von Braun-Blanquet (1964).

Pflanzengeographisch gehört der paraguayische Chaco zum nördlichen Teil des Gran Chaco, der von Cabrera (1970) und Cabrera & Willink (1973) als Florenprovinz („Provincia Chaqueña“) innerhalb der Chaco-Florenregion („Dominio Chaqueño“) beschrieben wurde. Diese Florenprovinz entspricht auch der „Chacoan Province“ nach Takhtajan (1986) und den „Waldregionen des Chaco und seiner Randgebiete“ nach Hueck (1966).

López et al. (2006) untersuchte die Zusammenhänge zwischen den Trockenfloren Südamerikas und fand, dass der Chaco eine große floristische Ähnlichkeit mit der südlichen Trockenflora aufweist und zugleich eine gewisse Verbindung zwischen der südlichen und der nördlichen Flora zu bilden scheint.

In neueren biogeographischen Ansätzen von Prado & Gibbs (1993) und Prado (2000) werden die Neotropischen Saisontrockenwälder („Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales“), die als disjunkte Reliktvorkommen des Pleistozäns verstanden werden können, als separate Florenregion für die Neotropis genannt. Laut Prado (2000) und Oakley & Prado (2011) sind diese Wälder in Paraguay hauptsächlich durch das „Misiones-Kerngebiet“ in Ostparaguay und teilweise auch im feuchten Chaco vertreten.

Untersuchungen zur Diversität der paraguayischen Dendroflora sind unter anderen von Bernardi (1984, 1985) und Spichiger et al. (1995) durchgeführt worden. Spichiger et al. (2004, 2005) haben die typischen Chacogehölze und -landschaftskomplexe anhand ihrer Verbreitung mit dem laubabwerfenden Paranáwaldes einerseits und den Neotropischen Saisontrockenwäldern andererseits verglichen und so biogeographisch charakterisiert.

Im Gran Chaco insgesamt wurden in einer ökoregionalen Auswertung (The Nature Conservancy et al. 2005) 53 terrestrische ökologische Systeme definiert, die in 44 ökologische Systemkomplexe eingeordnet wurden.

Laut Esser (1982) kann der paraguayische Chaco in drei Vegetationszonen geteilt werden: eine Überschwemmungsvegetation („Várzea“) in der Tal-Aue des Río Paraguay, einen regenrünen Wald und einen Trockenwald. Ramella & Spichiger (1989) und Spichiger et al. (1991) teilen die Vegetation entlang des Niederschlagsgradienten in ein Wald-Palmensavannen-Mosaik im feuchten Ostchaco und einen Trockenwald im trockenen Westchaco. Aufgrund des Übergangscharakters von mesophiler zu xerophiler Vegetation und zur Abtrennung von den xerophilen Wäldern im trockenen Chaco verwenden Spichiger et al. (1991) für die Wälder im feuchten Chaco den Begriff „xeromesophil“. Laut Spichiger et al. (2005) sind die Arten dieser xeromesophilen Wälder weniger frosttolerant als die des trockenen Chaco; jedoch sind mehr Generalisten vertreten. Die Benennung „xeromesophil“ wird von Mereles & Degen (1998) und Mereles (2005) aufgegriffen und für die großräumige

Landschaftseinteilung verwendet. So teilen diese Autoren den paraguayischen Chaco in einen xeromesophilen und einen xerophilen Landschaftskomplex.

In einem neuen pflanzengeographischen Ansatz unterscheiden Spichiger et al. (2006) im paraguayischen Chaco den trockenen Chaco und den trockenen Chaco mit psammophiler Fazies als homogene Landschaften und den feuchten Chaco als ökotonale Landschaft.

Auf Formationsebene wurde die Chacovegetation von Tortorelli (1966), Esser (1982), Spichiger et al. (1991), Huespe et al. (1991), Prado (1993b), Mereles & Degen (1998) und Mereles (2005) untersucht. Spichiger et al. (1991) nennen sowohl für den trockenen als auch für den feuchten Chaco jeweils zonale, extrazonale und azonale Formationen. Von Huespe et al. (1991) werden zwölf Vegetationsformationen unterschieden und jeweils der Flächenanteil angegeben. In Anlehnung an Spichiger et al. (1991) und Mereles & Degen (1998) klassifiziert Mereles (2005) für den paraguayischen Chaco 24 Vegetationsformationen und unterscheidet diese nach ihren hydrologischen und edaphischen Eigenschaften.

Einzelne Untersuchungen haben sich mit der Struktur und Artenzusammensetzung spezifischer Vegetationsformationen auseinandergesetzt. So untersuchten Pérez de Molas (1994) die Baumsavannen auf fossilen mit Sand gefüllten Flusssystemen im zentralen Chaco und Mereles (1998) das Wald-Palmensavannen-Mosaik im feuchten Ostchaco.

Ökologische Untersuchungen der Vegetation im paraguayischen Chaco sind auf einige wenige beschränkt. Von Mitlöhner (1990) wurde die Konkurrenz der Holzgewächse entlang des Niederschlagsgradienten untersucht. Zu den ersten Untersuchungen bezüglich der Beziehung zwischen Bodeneigenschaften und einzelner Gesellschaften entlang des Niederschlagsgradienten gehört die Arbeit von Navarro et al. (2011) im Biosphärenreservat im nördlichen Teil des Chaco.

Pflanzensoziologische Studien sind im paraguayischen Chaco bis heute ebenfalls nur einige wenige durchgeführt worden. Von Galán de Mera & Navarro (1992) wurden erstmals die Wasserpflanzengesellschaften beschrieben und syntaxonomisch klassifiziert. Zur Gehölzvegetation insgesamt wurden einzelne Untersuchungen von Galán de Mera (2001) sowohl im trockenen als auch im feuchten Chaco und von Navarro (2005) und Navarro et al. (2006) entlang des Niederschlagsgradienten im Biosphärenreservat des nördlichen Teil des paraguayischen Chaco durchgeführt.

Im Gran Chaco insgesamt beschränken sich die pflanzensoziologischen Studien meist auf einzelne Landschaftsabschnitte und Gebiete oder weit verbreitete Vegetationsformationen. Der bolivianische Chaco ist diesbezüglich begünstigt da von Navarro & Fuentes (1999) und Fuentes & Navarro (2000) flächendeckende pflanzensoziologische Studien durchgeführt wurden. Außerdem wurde von Navarro & Maldonado (2002) eine syntaxonomische Synopsis für den bolivianischen Chaco angefertigt. Im argentinischen Chaco gehen die ersten pflanzensoziologischen Studien zwar auf die Mitte des 20. Jahrhunderts zurück, doch ist bis heute keine flächendeckende Übersicht der vorkommenden Gesellschaften bekannt. So wurden von Cabido et al. (1991) die Wälder im Chaco Serrano und von Zak & Cabido (2002) die Chacovegetation im Zentrum Argentiniens untersucht. Pflanzensoziologische Untersuchungen in salzbeeinflussten Gebieten im argentinischen Chaco wurden in den Salinas Grandes (Ragonese 1951, Ruiz Posse et al. 2007, Karlin et al. 2011) und in der Provinz Santa Fe (Lewis et al. 1990, Hilgert et al. 2003) durchgeführt.

### 1.3. Zielsetzung und Aufbau der Arbeit

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, die Vegetation salzbeeinflusster Standorte im Chaco Boreal pflanzengeographisch, pflanzensoziologisch und ökologisch zu charakterisieren und ihre Stellung im südamerikanischen Kontext zu untersuchen. Im Mittelpunkt der Betrachtungen stehen die Artenzusammensetzung und Struktur der Vegetation entlang eines Gradienten von stark salzhaltigen bis zu mäßig salzbeeinflussten Standorten und die daraus resultierende vegetationsökologische Charakterisierung. Des Weiteren soll diese Arbeit eine Entwicklungsprognose der Binnenlandsalzstellen und ihrer Vegetation unter aktuellen Klimawandel- und Landnutzungsszenarien geben und so eine Hilfestellung für den angewandten Naturschutz leisten.

Die Arbeit besteht aus drei Ergebniskapiteln, die in unterschiedlichen Ansätzen die Vegetation der salzbeeinflussten Standorte im Chaco Boreal charakterisieren und beschreiben:

- *Phytogeographische Charakterisierung und Lebensformenspektrum* (Kapitel 3): Ziel dieses Kapitels ist es die Artenzusammensetzung der untersuchten Salzstandorte pflanzengeographisch zu charakterisieren und mit den im paraguayischen Chaco vorkommenden Arten bezüglich des Lebensformenspektrums und der geographischen Verbreitung zu vergleichen. Grundlage für diese Vergleiche ist die vorab vom Verfasser angefertigte Checkliste der Gefäßpflanzen im paraguayischen Chaco (Vogt 2011, 2012, 2013).
- *Klassifikation und ökologische Charakterisierung der Salzmarschen* (Kapitel 4): In diesem Kapitel wird die in den Salzpflanzen und angrenzenden salzhaltigen Randbereichen dominierende Offenland-Vegetation mit halophilen Zwergsträuchern und Kräutern pflanzensoziologisch und ökologisch charakterisiert.
- *Gesellschaften und strukturelle Diversität der Gehölzvegetation* (Kapitel 5): Das Ziel dieses Kapitels besteht darin, die im Untersuchungsgebiet dominierende salzbeeinflusste Gehölzvegetation anhand pflanzensoziologischer, ökologischer und struktureller Untersuchungen zu klassifizieren und die Dynamik ansatzweise zu beschreiben.

Abschließend werden im 6. Kapitel themenübergreifende Diskussionspunkte aufgegriffen und einige Schlussfolgerungen gezogen. Die Empfehlungsansätze und Entwicklungsprognosen sollen als Denkanstöße für zukünftige Nutzungs- und Naturschutzmaßnahmen sowie für weitere Untersuchungen verstanden werden.

## 2. Naturräumliche Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

### 2.1. Geografische Lage des Gran Chaco und des Chaco Boreal

Der Gran Chaco als geographischer Großraum (Abb. 2-1) mit 1.066.000 km<sup>2</sup> liegt im Zentrum des südamerikanischen Kontinents und ist auf vier Länder verteilt: Argentinien (62,2%), Paraguay (25,4%), Bolivien (11,6%) und Brasilien (0,8%). Mit einer Nord-Süd-Ausdehnung von tropischen Breitengraden (18°S) bis zu subtropischen Gegenden (31°S) weist diese Ökoregion eine breite Vielfalt von Naturräumen auf (The Nature Conservancy et al. 2005). Im Westen wird der Gran Chaco von den Anden, im Osten vom Río Paraguay, im Norden vom bolivianischen Chiquitos-Bergland und im Süden vom Río Salado (Argentinien) begrenzt.

Paraguay wird durch den Río Paraguay in eine östliche und eine westliche Region geteilt. Mit 246.925 km<sup>2</sup> hat die westliche Region (Chaco) einen Flächenanteil von 61% des Territoriums von Paraguay. Die Bevölkerungsdichte beträgt nur 0,7 Einwohnern/km<sup>2</sup> (DGEEC 2013). Politisch-administrativ ist der paraguayische Chaco in drei Departamentos geteilt: Alto Paraguay, Boquerón und Presidente Hayes.



Abb. 2-1: Der Gran Chaco Americano. (entnommen aus The Nature Conservancy et al. 2005)

### 2.2. Geologische Verhältnisse und Böden im Chaco Boreal

Das Chaco-Becken ist ein epikontinentaler Trog, der zwischen dem Brasilianischen Schild und den Kordillern liegt und regional-tektonisch das „Vorland“ der gefalteten Ketten der bolivianischen und argentinischen Anden darstellt (Putzer 1962).

Der tiefere Untergrund des Chaco-Trogs besteht aus über 2000 m mächtigen marinen Sedimenten in geosynklinaler Fazies, die im Silur und Devon (Paläozoikum) im Chaco abgelagert worden sind. Das marine Paläozoikum wird von 500 m bis 2500 m mächtigen rötlichen kontinentalen Sedimenten, den sogenannten Red Beds, überlagert. Sie werden mit Vorbehalt dem großen Zeitabschnitt vom Ober-Karbon bis zur Trias zugerechnet. Über den Red Beds folgen bis 500 m mächtige junge, halb- bis nichtverfestigte festländische Gesteine

des Känozoikum (Tertiär und Quartär), die das nach Korngrößen geordnete Abtragsmaterial aus den Anden darstellen (Putzer 1962).

Die heutige Ebene des Chacos dürfte ihren Ursprung im späten Tertiär mit der Heraushebung der Anden sowie einer intensiven Abtragung des Materials in das östliche Vorland, den Chaco, haben. Im westlichen gebirgsnahen Teil befindet sich das gröbere Abtragsmaterial aus den Anden, während Feinsand, Löss und Ton entsprechend der Transportenergie der Flüsse und des Windes weiter über die Ebene verteilt sind (Bender 1961).

Die steinlose Ebene des paraguayischen Chaco steigt vom Ufer des Río Paraguay – im Norden bei 120 m, im Süden bei 55 m über dem Meeresspiegel beginnend – nach Westen an und erreicht an der bolivianischen Grenze eine Höhe von über 300 m.

Die Böden im Chaco Boreal sind im allgemeinen sehr jung und tiefgründig durchwurzelbar. Die Bodenentwicklung hängt sehr stark vom Ausgangsmaterial und von den Niederschlägen bzw. von der Bodendurchfeuchtung ab (Kruck et al. 1998). Die Bodenausgangsgesteine sind schluffige Tone sowie tonige bis schluffige Feinsande fluviatilen und äolischen Ursprungs (Lüders 1962).

Während im semiariden Westen des Chacos die Böden nur sehr schwach entwickelt sind (Arenosole, Regosole), überwiegen im östlichen Teil tonreiche und staunasse Böden (Gleye, Vertisole) (Kruck et al. 1998, González Erico 2007). Im zentralen Chaco sind die Böden grundwasserferner Standorte überwiegend den Luvisolen und Cambisolen zuzuordnen. Sie zeichnen sich durch eine schluffig-tonige Textur, einen tonreichen B-Horizont, eine neutrale bis schwach alkalische Bodenreaktion sowie eine hohe Basensättigung aus. Grundwassernahe Standorte dagegen zeichnen sich durch hohe Salzgehalte im Bodenkörper aus. Diese Böden lassen sich den Salz-Natrium-Böden (Solonetz, Solonchak) zuordnen, die neben hohen Salzgehalten auch eine hohe Natriumsättigung am Austauscherkomplex aufweisen. Die tonig-schluffige Textur, die im Tiefenverlauf zunehmend toniger wird, sowie die geringe Ausbildung an Grobporen verhindern eine ausreichende Dränage bei starken Niederschlägen, so dass es zu Überstauungen des Oberbodens kommen kann (Wiebe 2003).

### 2.3. Hydrologie

Die Landschaften der Chaco-Ebene sind nach Ramella & Spichiger (1989) Ausdruck des Wassers, das sowohl als klimatischer als auch als morphologischer Faktor angesehen werden kann. Nach ihren Ursprüngen können drei verschiedene oberirdische hydrographische Systeme im Chaco unterschieden werden:

- a) *Andiner Ursprung*: Die drei in den Anden entspringenden Flüsse, die große Teile des andinen Regenwassers in die Chaco-Ebene bringen, sind der Río Bermejo (Argentinien), Río Pilcomayo (Bolivien, Argentinien und Paraguay) und Río Parapití (Bolivien). Nur die ersten beiden durchqueren den Gran Chaco von Westen nach Osten. Für die Landschaftsbildung im Chaco Boreal sind hauptsächlich der Río Pilcomayo und der Río Parapití verantwortlich.
- b) *Ursprung im Pantanal*: Obwohl der Río Paraguay nicht als Chaco-Fluss bezeichnet werden kann, bildet er die östliche Grenze der Florenprovinz und nimmt das Wasser der hydrographischen Chaco-Systeme auf.

c) *Ursprung im Chaco*: Bestimmend für die hydrographischen Systeme, die im Chaco entspringen, sind die Niederschläge in den Sommermonaten. Das geringe Relief der Chaco-Ebene bedingt, dass weite Gebiete nicht oder nur wenig entwässert werden. Im trockenen Chaco kommen zahlreiche fossile Flusstäler vor, die zugeschüttet und aus der Luft als trockengelegte oder stumpfe Flussmäander (endorheische Flusssysteme) erkennbar sind. Im feuchten Chaco trifft man überwiegend langgestreckte Lagunen und ausgedehnte Sümpfe als Relikte einstiger Talauen sowie aktive und exorheische Flüsse die den Río Paraguay erreichen (wie z.B. Río Montelindo, Río Verde, Río Confuso, Río Negro). Wegen des fehlenden Gefälles dieser Region sind vor allem im zentral-östlichen Chaco zahlreiche abflusslose Mäander und Lagunen anzutreffen (Ramella & Spichiger 1989).

Laut Junker & von Hoyer (1998) ist der Chaco geologisch ein riesiger Schwemmfächer von Flusssedimenten (Alluvionen), die aus den Anden in das südöstliche Vorland transportiert wurden. Hydrogeologisch handelt es sich also um eine stark alternierende Wechselfolge von Wasserleitern und Wasserstauern unterschiedlicher Qualität. Das Gebiet des zentralen und westlichen Chaco bis zum Río Pilcomayo umfasst das Paläodelta des Pilcomayo. Feinsand, Schluff und Ton in lateralem wie vertikalem Wechsel wurden hier vom Fluss abgelagert. Der flachen Neigung der alten Deltafläche folgend fließt das Grundwasser langsam von West nach Ost mit Fließgeschwindigkeiten zwischen 0,6 und 1,8 m/Jahr.

Ein interessantes Problem stellt der Salzgehalt der oberen Schichten der Chaco-Sedimente dar. Salinare Ablagerungen sind in der Schichtenfolge bisher nicht bekannt, doch wurde nachgewiesen, dass alles tiefere Grundwasser versalzen ist, während im zentralen und westlichen Chaco Boreal das oberflächennahe Grundwasser auch Süßwasser-Linsen enthält (Putzer 1962). Geoelektrische Messungen (Bender 1961) zeigten große Unterschiede in den Salzgehalten des Grundwassers, so dass davon ausgegangen wird, dass es im ersten Grundwasser-Stockwerk keinen zusammenhängenden Grundwasserstrom gibt, sondern sich um Senken, Taschen und rinnenförmige Vertiefungen handelt, die Reste eines Entwässerungssystems darstellen. Unterhalb der ersten Sohlschicht befindet sich ein geschlossener zweiter Grundwasserkörper, der hochgradig versalzen ist (bis 60 mS/cm). Im zentral-östlichen Chaco wird aufgrund der abnehmenden Mächtigkeit des Oberbodens das zweite Grundwasser-Stockwerk örtlich in Niederungen angeschnitten (Wiebe 2003). In diesem ungefähr 75 km breiten und 500 km langen Landstreifen kommen häufig Bodenversalzungsfänomene vor (Wiens 1998, Glatzle et al. 2000) (Abb. 2-2).



**Abb. 2-2:** Landstreifen mit Bodenversalzungsphänomenen im Chaco Boreal. (entnommen aus Wiens 1998).



## 2.4. Klimatische Verhältnisse

Durch seine Lage am südlichen Wendekreis herrscht im Chaco Boreal tropisch-subtropisches Übergangsklima vor. Durch die Barriere der Anden ist Zentral-Südamerika vom pazifischen Einfluss abgeriegelt. Da die äquatoriale und subantarktische Zone durch keine Klimaschranken getrennt sind, ist das Klima durch jederzeit mögliche Wetterstürze wechselhaft (Esser 1982).

Laut Grassi et al. (2005) herrscht nach der Klimaklassifikation von Köppen im östlichen Chaco ein tropisches Savannenklima und im zentral-westlichen Teil ein tropisches Steppenklima.

Wetterbestimmend für den Chaco sind wechselnde Windrichtungen. Die im Sommer vorherrschenden Nordwinde bringen warme Luftmassen und sind häufig mit Tiefdruckgebieten verbunden. Südwinde bringen im Gegensatz dazu kalte und trockene Luftmassen und sind meist mit Hochdruckgebieten assoziiert. Wetterwirksame Ost- und Westwinde treten kaum in Erscheinung. Winde mit einer Geschwindigkeit von mehr als 22 km/h wehen nach Wiebe (2003) zu 80% aus nördlichen und nordöstlichen Richtungen.

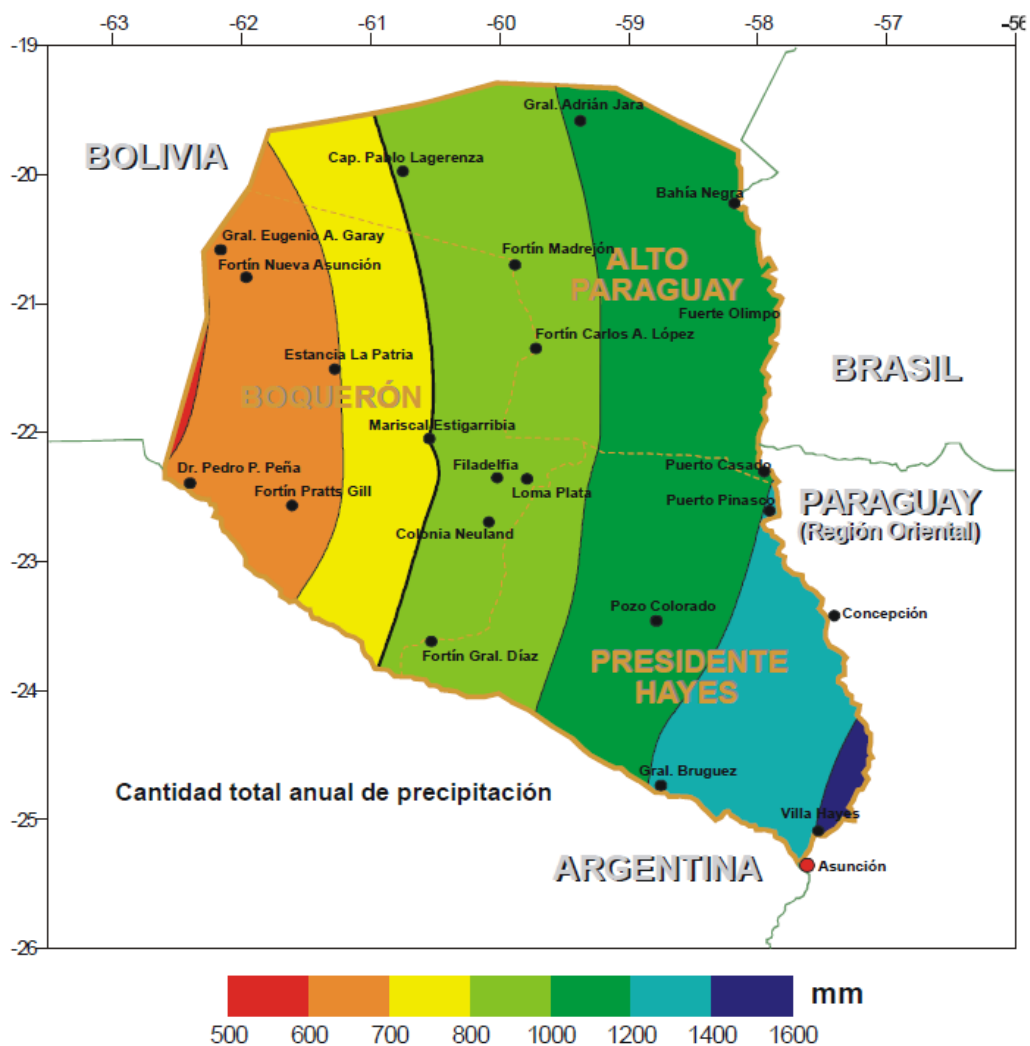
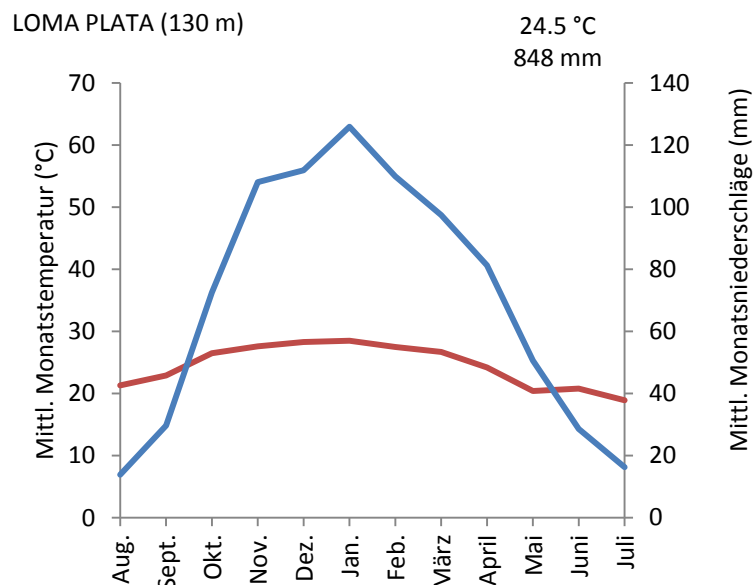


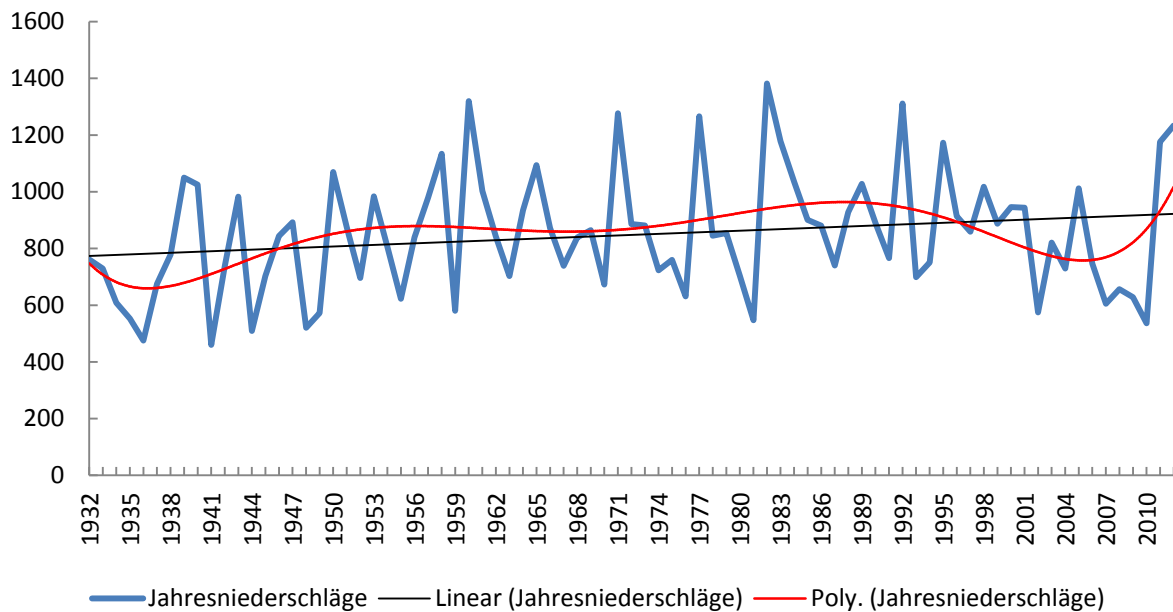
Abb. 2-3: Mittlerer Jahresniederschlag im paraguayischen Chaco (entnommen aus Grassi et al. 2005).

Auffälligstes Merkmal des Klimas im Chaco ist ein ausgeprägter Feuchtegradient vom Río Paraguay (1400 mm mittlerer Jahresniederschlag) zum westlichen semiariden Chaco (unter 500 mm mittlerer Jahresniederschlag)(Abb. 2-3). Nicht nur die Niederschlagssummen nehmen ab, sondern auch die Anzahl der Trockenmonate nimmt zu. Während in der Talebene des Río Paraguay ein wirklicher Trockenmonat fehlt, hat der Zentrale Chaco bereits vier bis fünf, der westliche semiaride Chaco sogar zehn Trockenmonate (Gorham 1973, Esser 1984). Zum Klima im Chaco gehören die extrem heißen Sommer und die gemäßigten Winter. Es gibt eine bedeutende Amplitude zwischen der mittleren Tagestemperatur im Januar (28,5 °C) und der mittleren Tagestemperatur im Juli (18,9 °C). Im Frühling und Sommer kann es zu Höchsttemperaturen von 46°C kommen und in den Wintermonaten, besonders im Juli, können Tiefsttemperaturen von -7°C gemessen werden. Die Amplitude dieser Extremtemperaturen überschreitet 50°C (Grassi et al. 2005). Das Klimadiagramm für Loma Plata im zentralen Chaco Boreal (Abb. 2-4) zeigt die mittlere Monatstemperatur und die mittleren Monatsniederschläge und legt eine 4-5 monatige Dürrezeit nahe. Die kühleren Monate (Mai bis September) stellen eine niederschlagsarme bis niederschlagsfreie Periode dar, während in den Sommermonaten (Oktober bis April) kurzandauernde heftige Niederschläge fast den gesamten Jahresniederschlag ausmachen.

Wie die Niederschlagsmengen der letzten 81 Jahre in Loma Plata (Abb. 2-5) zeigen, gibt es eindeutige Variationen, die auf klimatische Zyklen hindeuten. Besonders hohe Jahresniederschläge, wie z. B. in den Jahren 1982/83, stehen meist mit dem El Niño-Phänomen in Verbindung. Es kann außerdem eine tendenzielle Niederschlagszunahme beobachtet werden. Die steigende Tendenz in den Niederschlägen wurde nach Grassi et al. (2005) auch für andere Orte im Chaco beobachtet.



**Abb. 2-4:** Klimadiagramm (nach Walter 1955) für Loma Plata, Zentraler Chaco. Gezeigt werden die mittleren Monatsniederschläge (1932-2012) und die mittlere Monatstemperatur (1982-1991). Die Daten wurden vom Centro de Formación Profesional und von Herrn Johann J. Sawatzky aufgenommen.



**Abb. 2-5:** Jahresniederschläge in Loma Plata (1932-2012) mit Niederschlagstendenzen (linear und polygonisch)

Die potentielle Evapotranspiration liegt nach Harder et al. (2004) im zentralen Chaco um 1700 mm. Nach der Klimaklassifikation von Thornthwaite, die auf der potentiellen Evapotranspiration und den Niederschlägen basiert, kann das Klima im zentral-östlichen Chaco als trocken subhumid und im zentral-westlichen Teil als semiarid eingestuft werden. Da die potentielle Evapotranspiration im paraguayischen Chaco die 1140 mm übersteigt, wird das Klima zusätzlich als megathermisch charakterisiert (Grassi et al. 2005).

Globale Klimaschwankungen wie das Phänomen El Niño-Südliche Oszillation (ENSO) hat in Südamerika wiederholt zu extremen Niederschlägen und Überschwemmungen geführt (Grimm & Tedeschi 2009). Erste Überlieferungen einer ungewöhnlichen Serie mehrerer Überschwemmungen in Südamerika, die womöglich auf das ENSO-Phänomen zurückzuführen ist, gehen laut Contreras et al. (2010) auf die Jahre 1525/26 zurück. In Paraguay sind EL Niño-Überschwemmungsphänomene meist mit extremen Hochwasserständen im Paraguay-Paraná-Becken verbunden und daher auch überliefert worden.

Die Phasen dieser Klimaschwankungen, wie „El Niño“ und das Gegenteil „La Niña“ führen nach Barros et al. (2008) zu unterschiedlichen Niederschlagstendenzen im südlichen Südamerika. Im Chaco Boreal kommt es daher einerseits zu periodischen Zunahmen an Niederschlägen und andererseits zu extrem niederschlagsarmen Jahren. Besonders intensive El Niño-Phänomene wurden im Zentralen Chaco in den Jahren 1982/83, 1992, 1998 und 2012 beobachtet. In den Jahren 1981, 2002 und 2010 wurden im Gegensatz dazu extrem niedrige Niederschlagsmengen verzeichnet.

Basierend auf Mittelwerten von vier globalen Klimamodellen (aus Solomon et al. 2007) prognostizieren Bidegain et al. (2012) für den paraguayischen Chaco einen Temperaturanstieg von 1,0°C bis 1,3°C für 2020, 2,0°C bis 2,5°C für 2050 und 4,0°C bis 4,8°C für 2080. Niederschlagsprognosen zeigen für 2020 eine Zunahme von 3% im Süden des paraguayischen

Chaco und eine Abnahme von 6% im nördlichen Chaco. Für 2050 werden Änderungen im Niederschlagsregime von +5% bis -9% und für 2080 von -5% bis -20% prognostiziert. Die höchsten Temperaturanstiege und Niederschlagsreduzierungen würden jeweils im nördlichen Chaco und dem oberen Flussgebiet des Río Paraguay registriert werden.

## 2.5. Engeres Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (Abb. 2-6) liegt in der Zone der Binnenlandsalzstandorte im Chaco Boreal zwischen 20°44' – 23°13' S und 58°40' – 59°40' W. Das Gebiet weist einen Feuchtegradienten in Ost-West-Richtung und einen Temperaturgradienten in Nord-Süd-Richtung auf. Im Untersuchungsgebiet befinden sich mehrere periodisch wasserführende Flüsse mit einer großen Anzahl von Salzlagenen, Mäandern und salzreichen Einschwemmsenken. Aufgrund der vielen repräsentativen Salzstandorte und seiner Lage in der teilweise stark versalzungsgefährdeten Übergangszone (Abb. 2-2) von den regelmäßig überschwemmten Flächen des Bajo Chaco zum trockenen Zentralen Chaco wurde dieses Gebiet für die Untersuchungen ausgewählt. Zwischen den Breitengraden 22° und 23°S werden die natürlichen Versalzungsprozesse sehr stark von anthropogener Nutzung beeinflusst, während die Versalzungsphänomene im nördlichen Gebiet größtenteils rein natürlichen Ursprungs sind.

Die Tabelle 2-1 zeigt die chemischen Eigenschaften des Oberflächenwassers einiger periodisch wasserführenden Flusssysteme im Untersuchungsgebiet. Die Wasserproben wurden während der Geländearbeiten 2011 und 2012 aus den jeweiligen Gewässern entnommen und im Labor der Facultad de Ciencias Químicas der Nationalen Universität von Asunción analysiert. Laut Wiebe (2003) spiegelt die Salzzusammensetzung der Lagunenstandorte die Salze des Grundwassers wieder, wo der Gesamtanteil der Natriumsalze über 80% steigen kann. Die Hauptsalze im Boden der höher gelegenen Flächen sind Chloride und Sulfate des Natriums, Calciums und Magnesiums, wobei auch die Natriumsalze die Hauptfraktion bilden.

**Tab. 2-1:** Chemische Eigenschaften des Oberflächenwassers einiger periodisch wasserführenden Flusssysteme im Untersuchungsgebiet.

	Datum	pH	Elek. Leit. (mS/cm)	Härte (mg CaCO <sub>3</sub> /l)	Calcium (mg /l)	Magnesium (mg /l)	Chlorid (mg /l)	Sulfat (mg /l)	Natrium (mg/l)
Riacho Florida	25.11.2011	6.3	27.0	9485.0	3095.0	425.0	9139.0	8167.0	
Riacho Curupayty	17.01.2012	6.5	6.5	654.5	148.7	68.8	1751.8	750.5	1024.6
Riacho Mosquito	17.01.2012	6.7	7.5	670.6	155.1	68.8	1982.3	761.6	1319.4
Campo Maria	15.11.2012	9.2	37.1	3604.0	407.0	629.0	9710.0	7471.8	5804.5
Chaco Lodge	25.11.2012	9.0	53.7	5321.9	678.4	881.6	16021.5	12065.9	5914.3
Riacho González	22.11.2012	8.9	101.6	12889.6	1051.5	2495.4	33985.0	36654.8	12528.2
Rio Verde	13.01.2012	6.9	3.5	476.7	80.8	66.8	714.6	549.4	636.3



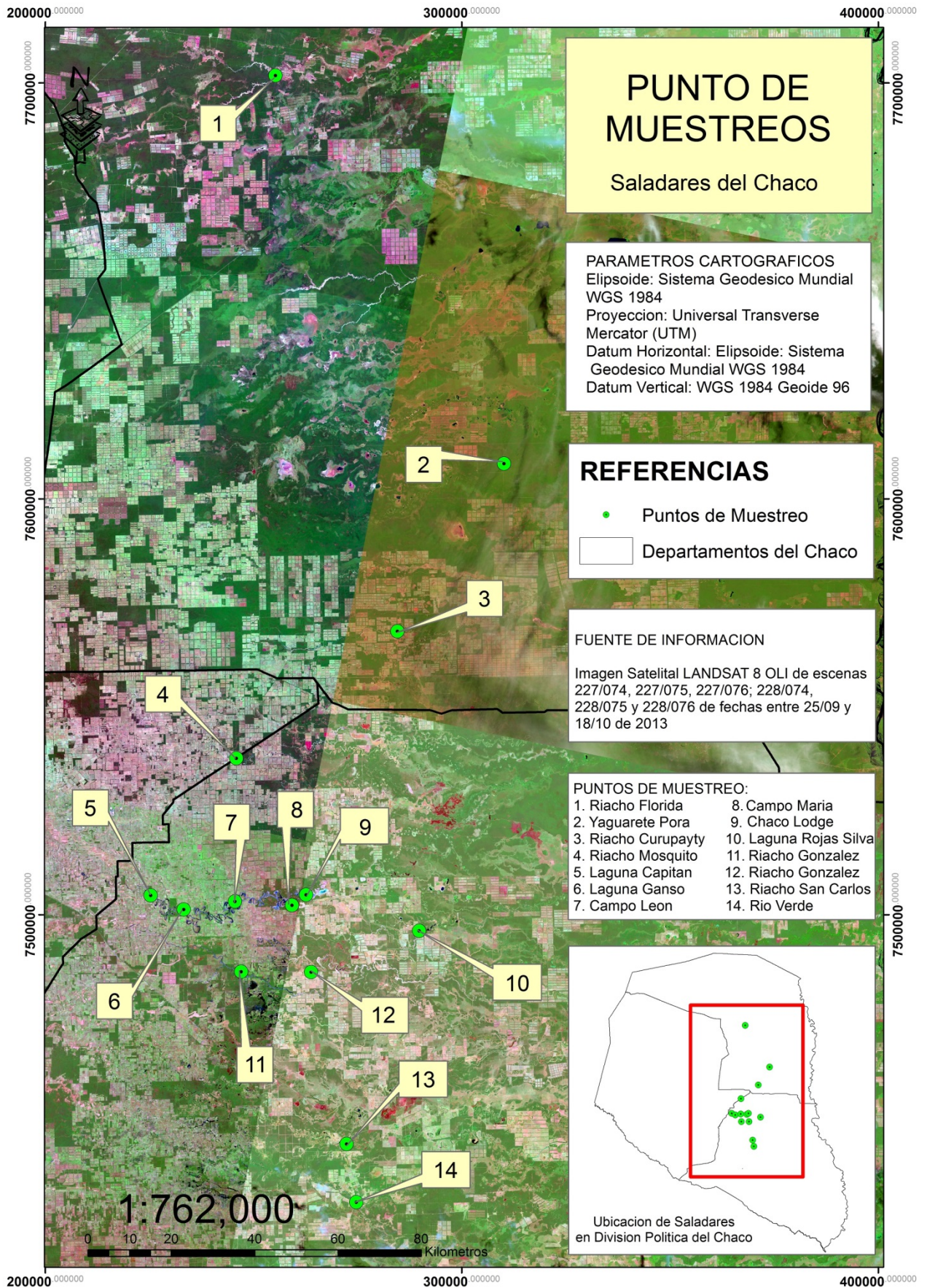


Abb. 2-6: Untersuchungsgebiet mit den einzelnen Untersuchungsorten (Satellitenkarte LANDSAT 8 OLI)

### 2.5.1. Untersuchungsorte im Departamento Alto Paraguay

- *Reserva Natural Riacho Florida*: Das private Naturschutzreservat, das der Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (DeSdelChaco) gehört, hat eine Größe von 1075 ha und befindet sich am südlichen Flussarm des periodisch wasserführenden Riacho Florida (20°46'03''S; 59°21'03''W). Größtenteils aus salzbeeinflussten Standorten bestehend, repräsentiert das Naturreservat die nördliche Grenze der Binnenlandsalzstandorte im paraguayischen Chaco. Nach ersten Bestandsaufnahmen in den Jahren 2007/2008 wurde beim Nationalen Umweltsekretariat die Anerkennung des Status „Reserva Natural Privada“ beantragt.
- *Reserva Natural Yaguarete Porã*: Das seit 2008 staatlich anerkannte private Naturreservat der Firma Yaguarete Porã S.A. ist Teil des Biosphärenreservats des paraguayischen Chaco (21°37'00''S; 58°50'03''W). Mit einer Größe von 27.508 ha wird in diesem Gebiet eine naturbelassene und repräsentative Fläche der Binnenlandsalzstandorte unter Schutz gestellt. Aufgrund hoher Niederschläge während der Geländearbeiten konnten hier nur salzbeeinflusste Randgebiete untersucht werden.
- *Riacho Curupayty, Zone Centinela* (21°58'39,74''S; 59°05'12,78''W): In der Umgebung des Polizeistützpunktes Centinela wurden mehrere Salzstellen des periodisch wasserführenden Riacho Curupayty untersucht (Abb 2-7).



Abb. 2-7: Salzhaltiges Flussbett des Riacho Curupayty

### 2.5.2. Untersuchungsorte im Departamento Presidente Hayes

- *Riacho Mosquito, Zone Estancia Pozo Azul* (22°14'52,87''S; 59°27'56,47''W): am periodisch wasserführenden Riacho Mosquito wurden die Probeflächen aufgrund mangelnder Zugangsmöglichkeiten direkt an einer verkehrsreichen Straße angelegt.
- *Laguna Capitán* (22°32'33''S; 59°40'15''W) ist ein kleinflächiges Naturreservat der Genossenschaft Chortizer Komitee. Geprägt von starken anthropogenen Einflüssen, wie Abdämmung und großflächige Weiden, weist dieser Ort extrem versalzene Standorte auf. Laguna Capitán gehört zusammen mit Laguna Ganso, Campo León, Campo María, Chaco Lodge und Laguna Rojas Silva zum Feuchtgebiet des Riacho Yakaré Sur.



- *Laguna Ganso* (22°34'27''S; 59°35'39''W) ist ein aus Privatinitiative geschütztes Gebiet, das den Familien Derksen und Friesen gehört. Umringt von großen Weideflächen, bietet dieses ca. 1000 ha große Reservat eine Schutzzone für die typische Flora und Fauna der salzbeeinflussten Habitats am Riacho Yakaré Sur (Abb. 2-8).



**Abb. 2-8:** Salzstandorte in der Umgebung der Laguna Ganso

- *Campo León und Umgebung* (22°33'31''S; 59°28'28''W): hier wurden verschiedene Salzstellen untersucht, die unter starken anthropogenen Einflüssen, wie Wegebau und Weideflächen, stehen.

- *Reserva Natural Campo Maria* (59°20'22" W, 22°34'09" S) ist ein privates Naturschutzreservat der Genossenschaft Chortizer Komitee mit einer Größe von 3829 ha. In diesem Naturschutzgebiet befinden sich eine große Anzahl von Mäandern und kleinen Salzlagenen, die Teil des Riacho Yakaré Sur sind (Abb. 2-9)



**Abb. 2-9:** Riacho Yakaré Sur in der Reserva Natural Campo Maria

- *Reserva Natural Chaco Lodge* (59°18'00" W, 22°33'03" S) ist ein 2500 ha großes Feuchtgebiet, das am 20. Oktober 2003 als Ramsar-Gebiet Nr. 1330 erklärt wurde. Die Salzlage „Laguna Flamenco“ im Schutzgebiet zählt mit einer Größe von 500 ha zu den größten dieser Art im Chaco Boreal (Abb. 2-10).



**Abb. 2-10:** Die Laguna Flamenco im Ramsargebiet Chaco Lodge war im Februar 2010 größtenteils ausgetrocknet.

- *Laguna Teniente Rojas Silva* (22°37'42''S; 59°02'44''W) ist seit 2004 als Ramsar-Gebiet international anerkannt. Das 8.470 ha große Reservat gehört der Indianersiedlung von Pozo Amarillo.
- Der *Riacho González* ist ein extrem salzhaltiges Flussbett, das sich südlich des Riacho Yakaré Sur befindetet. Probeflächen wurden in der Zone des Dorfes Loma Verde (22°42'40''S; 59°27'45''W) und der Indianersiedlung Anaconda (22°42'52''S; 59°17'58''W) angelegt und untersucht.
- *Reserva Natural Fortín Salazar*: Das seit 2008 staatlich anerkannte private Naturreservat der Firmen ARPA S.A.C.I.A und EATON & CIA S.A, befindet sich an der Ruta Transchaco in der Zone des Kilometersteins 320 (23°05'20''S; 59°13'22''W). In dem 12.450 ha großen Schutzgebiet werden typische hydromorphe alkali- und salzbeeinflusste Standorte am Riacho San Carlos geschützt.
- *Rio Verde, Ruta Transchaco am Kilometerstein 300* (23°12'55''S; 59°12'07''W): der Rio Verde sieht mit seinen steilen Uferhängen ganz anders aus als die meisten periodisch wasserführenden Flusssysteme im trockenen Chaco. Doch auch in der untersuchten Zone führt er nur zu Regenzeiten Wasser. Während im Flussbett typische Salzmarsch-Gesellschaften auftreten, ist die Ufervegetation hauptsächlich von Xerophyten geprägt.



### **3. Phytogeographische Charakterisierung und Lebensformenspektrum der Flora salzbeeinflusster Habitats im Chaco Boreal, Paraguay**

#### **3.1. Einleitung**

Die klassische biogeographische Einteilung Lateinamerikas von Cabrera & Willink (1973) ist bis heute wohl die am häufigsten verwendete Klassifikation der Ökoregionen. Weitere klassische biogeographische Klassifikationsansätze des südamerikanischen Subkontinents wurden von Hueck (1966), Udvardy (1975), Takhtajan (1986) und Dinerstein et al. (1995) veröffentlicht. Jedoch wurden von diesen Autoren die disjunkt verbreiteten Saisontrockenwälder in der Mitte Südamerikas nicht als eigenständige Florenregion behandelt. Erst in neueren Ansätzen (Prado & Gibbs 1993, Prado 2000) werden die Neotropischen Saisontrockenwälder, die als disjunkte Reliktvorkommen des Pleistozäns verstanden werden können, als separate Florenregion für die Neotropis genannt.

In Anlehnung an Cabrera (1970), Cabrera & Willink (1973), Prado (2000) und Oakley & Prado (2011) wird die Flora Paraguays von drei Florenregionen geprägt: Chaco-Florenregion („Dominio Chaqueño“), Amazonas-Florenregion („Dominio Amazónico“) und die Florenregion der Neotropischen Saisontrockenwälder („Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales“).

Laut Spichiger et al. (2005) ist Paraguay als ein Übergangsgebiet anzusehen, in dem mehrere Floren und Vegetationstypen konkurrieren. Die fehlende Isolation und die damit verbundene geringe Artbildung sind auf die biogeographische Lage des Paraguay-Paraná Beckens und das schwach ausgeprägte topographische Relief zurückzuführen. Die großen Flüsse wie der Río Paraná, der Río Paraguay oder der Río Pilcomayo und einige ihrer Nebenflüsse dienten der heutigen Flora und Fauna als Migrationswege (Bernardi 1984).

Klimatisch und floristisch wird der paraguayische Chaco meist in einen trockenen Teil, den „Chaco seco“, und einen feuchten Teil, den „Chaco húmedo“, geteilt (Ramella & Spichiger 1989, Spichiger et al. 1991, 1995, 2005). Da die Flora und Vegetation sehr eng mit der Alkalinität, Salinität und Textur des Bodens verbunden sind, kann die Chacovegetation als edaphoklimatisch definiert werden (Spichiger et al. 1995).

Die floristische Komposition salzhaltiger Standorte ist selbst in unterschiedlichen Regionen recht ähnlich, jedoch werden die Übergangszonen, in denen die Salinität abnimmt, hauptsächlich von der jeweiligen phytogeographischen Region geprägt (Nebbia & Zalba 2007).

Im folgenden Kapitel wird die Flora der salzbeeinflussten Standorte im paraguayischen Chaco anhand der taxonomischen Diversität, des Lebensformenspektrums und der phytogeographischen Einordnung untersucht. Zum direkten Vergleich wird dafür die Checkliste der Gefäßpflanzen des paraguayischen Chaco (Vogt 2011, 2012, 2013) verwendet.

## 3.2. Methoden

### 3.2.1. Checkliste der Gefäßpflanzen im paraguayischen Chaco

Die Liste der im paraguayischen Chaco vorkommenden Pflanzenarten wurde mit Hilfe des Gefäßpflanzen-Katalogs vom Cono Sur (Zuloaga et al. 2008), der Flora del Paraguay, des Catalogus Hasslerianus (Ramella 2008, 2009, 2010, 2011) und den Online-Herbar Datenbanken (CHG 2013; IRIS 2013; KEW 2013; NHM 2013; NYBG 2013 und Tropicos 2013) erstellt. Die Checkliste der Gefäßpflanzen des paraguayischen Chacos wurde in drei Teilen veröffentlicht: Pteridophyta und Monocotyledoneae (Vogt 2011), Dicotyledoneae: Acanthaceae – Fabaceae (Vogt 2012) und Dicotyledoneae: Gesneriaceae – Zygophyllaceae (Vogt 2013).

Die Nomenklatur der Pflanzenfamilien richtet sich nach Stevens 2001 [continuously updated]) und Angiosperm Phylogeny Group (2009) und der Arten nach Zuloaga et al. (2008).

Für jede Art wurde der floristische Status nach folgenden Kriterien ermittelt: heimische Arten (NAT), endemische Arten des Südkegels (Cono Sur) von Südamerika (ENDCS), endemische Arten vom Gran Chaco (ENDGC), endemische Arten vom paraguayischen Chaco (END), und eingebürgerte Arten (Natur).

Anhand von Herbaraufsammlungen, floristischen Beschreibungen und eigenen Beobachtungen wurden den Arten je nach Verbreitung die jeweilige Einteilung des Niederschlagsgradienten im paraguayischen Chaco (Tab. 3-1) zugeordnet.

**Tab. 3-1:** Einteilung des Niederschlagsgradienten im paraguayischen Chaco.

Abkürzung	Niederschlagszone	Mittlere Jahresniederschläge	Abgrenzung
H	Feuchter Chaco	1000–1400 mm	Ostgrenze ist der Rio Paraguay
S	Trockener Chaco	700–1000 mm	Ostgrenze: 59°W
A	Semiarider Chaco	400–700 mm	Ostgrenze: 61°W

### 3.2.2. Artenliste der salzbeeinflussten Habitate im paraguayischen Chaco

Grundlage für die Artenliste des Untersuchungsgebietes (Anhang 3-2) sind 236 randomisierte Vegetationsaufnahmen in der Gehölzvegetation salzbeeinflusster Standorte und 162 Vegetationsaufnahmen in den Offenland-Salzstellen. Von den Arten wurden Herbarbelege angefertigt, die im Herbarium FCQ (Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción) nachbestimmt und hinterlegt wurden. Dubletten werden zudem in den Herbarien CTES, FACEN, G und GOET hinterlegt.

### 3.2.3. Lebensformenspektrum

Für die Arten im paraguayischen Chaco wurde erstmalig eine Charakterisierung der Lebensformen nach Ellenberg & Mueller-Dombois (1967) vorgenommen. Wie von diesen

Autoren vorgeschlagen, wurde aufgrund des tropisch-subtropischen Klimas für die Chamaephyten eine maximale Höhe von 1 m verwendet.

### 3.2.4. Phytogeographische Einordnung

In Anlehnung an Floren und Online-Datenbanken (in 3.2.1. zitiert) wurde für jede Art die heutige geographische Verbreitung ermittelt und so die phytogeographische Einordnung (Tab. 3-2) definiert.

**Tab. 3-2:** Phytogeographische Elemente in Anlehnung an Cabrera & Willink (1973), López & Beck (2002) und Oakley & Prado (2011).

<b>Phytogeographische Verbreitung</b>	<b>Definition</b>
Kosmopolitisch (KOS)	Weite geographische Verbreitung in mehreren Kontinenten
Paläotropisch (PAL)	Ursprung in tropischen und subtropischen Gebiete der Alten Welt
Pantropisch (PAN)	Tropische und subtropische Gebiete in mindestens zwei Kontinenten
Amerikanisch (AMER)	Weite Verbreitung in Amerika (auch gemäßigte Gebiete)
Amphitropisch (AMPHI)	Disjunkte Verbreitung in subtropischen und gemäßigten Gebieten Nord- und Südamerikas, jedoch fehlend in den Tropen dazwischen. In den meisten Fällen handelt es sich um Arten der Trockengebiete
Neotropisch (NEO)	Mittel- und Südamerika einschließlich der südlichen außertropischen Gebiete sowie Westindien
Disjunkt Neotropisch (DISNEO)	Disjunkte Verbreitung in der Neotropis, mindestens in zwei Florenregionen
Florenregionen südlich des Amazonas (SURAMA)	In mindestens zwei Florenregionen südlich des Amazonas in: Paraguay, Süd- und Südostbrasilien, Uruguay, Nord- und Zentralargentinien, Nordchile, Bolivien und Südperú
Meridionales Andenvorland (VORAND)	Mindestens in zwei Florenregionen im östlichen Andenvorland in der Mitte Südamerikas. Folgende Florenprovinzen gehören dazu: Gran Chaco, Monte, Pedemonte, Prepuna, Puna
Florenregion Neotropische Saisontrockenwälder (DOMNSTW)	Der sogenannte Pleistozän-Bogen reicht von den Caatingas im Nordosten Brasilien über den Südosten Brasiliens bis zum Zusammenfluss der Flüsse Paraguay und Paraná, dem Südwesten Boliviens und Nordwesten Argentinien und erstreckt sich sporadisch in die trockenen Andentälern Perus und an die Westküste Ecuadors
Florenregion Chaco (DOMCHA)	Südlichste Florenregion der Neotropis bestehend aus den Florenprovinzen Chaco, Espinal, Monte, Pampa und Prepuna
Gran Chaco (CHA)	Umfasst die gesamte Chaco-Florenprovinz

### 3.3. Ergebnisse

#### 3.3.1. Taxonomische Diversität

Die Checkliste vom paraguayischen Chaco enthält 1680 Arten und 68 Unterarten, die in 652 Gattungen und 126 Familien verteilt sind (Vogt 2011, 2012, 2013). An salzbeeinflussten Standorten wurden davon 318 Arten (18,9 %), 214 Gattungen (38,1 %) und 63 Familien (50 %) gefunden. Die gattungs- und artenreichsten Familien sind Fabaceae, Poaceae, Asteraceae und Malvaceae (Tab. 3-3, Anhang 3-1 & 3-2). Die Rangordnung der Familien beider Listen ist recht ähnlich. Die Familien Cyperaceae und Orchidaceae haben einen hohen Stellenwert im feuchten Chaco und wurden daher an salzbeeinflussten Standorten kaum gefunden. Die hohe Rangordnung der Kakteen und Bromelien an Salzstandorten geht auf weitverbreitete Arten im Chaco zurück.

165 Arten (10,1 %) der heimischen Arten im paraguayischen Chaco sind Regionalendemiten; davon wurden 28 (17 %) an den Salzstandorten gefunden. Von den 45 Endemiten des paraguayischen Chaco kommen 5 (11,1 %) in den salzbeeinflussten Habitaten vor (Tab. 3-4).

**Tab. 3-3:** Die wichtigsten Familien im paraguayischen Chaco (a) und den salzbeeinflussten Standorten (Saladares) (b).

#### a) Paraguaysischer Chaco

Familien: 126  
Gattungen: 652  
Arten: 1680

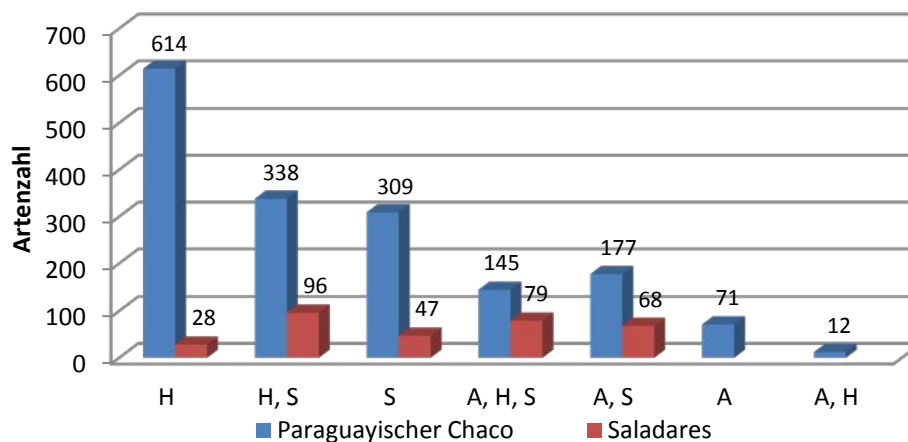
#### b) Saladares

Familien: 63  
Gattungen: 214  
Arten: 318

Familie	N° Sp.	%	N° Gen.	%	Familie	N° Sp.	%	N° Gen.	%
Fabaceae	177	10.5	60	9.2	Fabaceae	43	13.5	27	12.6
Poaceae	171	10.2	55	8.4	Poaceae	25	7.9	19	8.9
Asteraceae	164	9.8	64	9.8	Asteraceae	21	6.6	17	7.9
Malvaceae	107	6.4	28	4.3	Malvaceae	21	6.6	12	5.6
Euphorbiaceae	75	4.5	18	2.8	Cactaceae	16	5.0	11	5.1
Solanaceae	56	3.3	14	2.1	Euphorbiaceae	16	5.0	9	4.2
Cyperaceae	53	3.2	14	2.1	Bromeliaceae	16	5.0	6	2.8
Apocynaceae	51	3.0	23	3.5	Solanaceae	13	4.1	5	2.3
Amaranthaceae	47	2.8	15	2.3	Amaranthaceae	12	3.8	8	3.7
Convolvulaceae	41	2.4	9	1.4	Apocynaceae	10	3.1	7	3.3
Verbenaceae	38	2.3	10	1.5	Acanthaceae	10	3.1	5	2.3
Cactaceae	37	2.2	14	2.1	Convolvulaceae	8	2.5	5	2.3
Acanthaceae	32	1.9	9	1.4	Bignoniaceae	7	2.2	4	1.9
Rubiaceae	30	1.8	21	3.2	Boraginaceae	7	2.2	3	1.4
Bromeliaceae	30	1.8	9	1.4	Cyperaceae	6	1.9	4	1.9
Orchidaceae	27	1.6	21	3.2	Verbenaceae	5	1.6	4	1.9
Bignoniaceae	27	1.6	12	1.8	Nyctaginaceae	5	1.6	3	1.4
Polygonaceae	24	1.4	7	1.1	Passifloraceae	5	1.6	2	0.9
Passifloraceae	23	1.4	3	0.5	Capparaceae	4	1.3	4	1.9
Sapindaceae	22	1.3	12	1.8	Sapindaceae	4	1.3	3	1.4

Bezüglich des westwärts abnehmenden mittleren Jahresniederschlags im paraguayischen Chaco kann eine Abnahme der Artenzahlen beobachtet werden (Abb. 3-1). 36,9 % der Arten kommen nur im feuchten Chaco vor, 18,5 % nur im trockenen Chaco, und 4,3 % der Arten sind auf den semiariden Chaco beschränkt. 20,3 % wachsen sowohl im feuchten als auch im trockenen Chaco, 10,6 % kommen sowohl im trockenen Chaco als im semiariden Chaco vor und nur 8,7 % der Arten wurden in allen drei Niederschlagszonen gefunden.

Die Salzstandorte sind in einem Übergangsbereich vom feuchten zum trockenen Chaco verbreitet. 30,2 % der vorkommenden Arten wachsen sowohl im feuchten als auch trockenen Chaco, 24,8 % kommen in den drei Zonen des Niederschlagsgradienten vor und 21,4 % sind auf den trockenen und semiariden Teil des Chacos reduziert (Abb. 3-1).



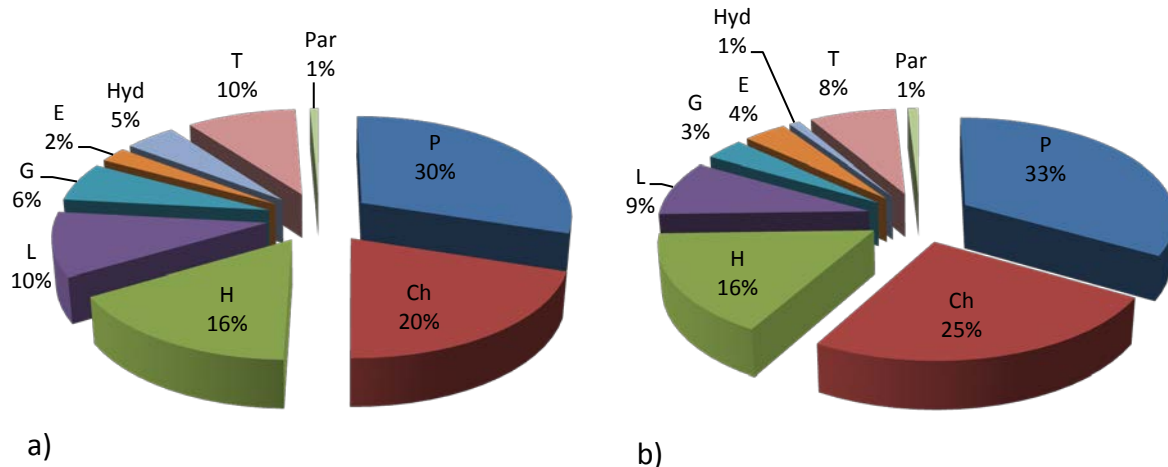
**Abb. 3-1:** Verteilung der Arten nach mittleren Jahresniederschlag im paraguayischen Chaco und den Saladares: **H**) feuchter Chaco (1000-1400 mm), **S**) trockener Chaco (700-1000 mm) und **A**) semiarider Chaco (400-700 mm).

### 3.3.2. Lebensformenspektrum

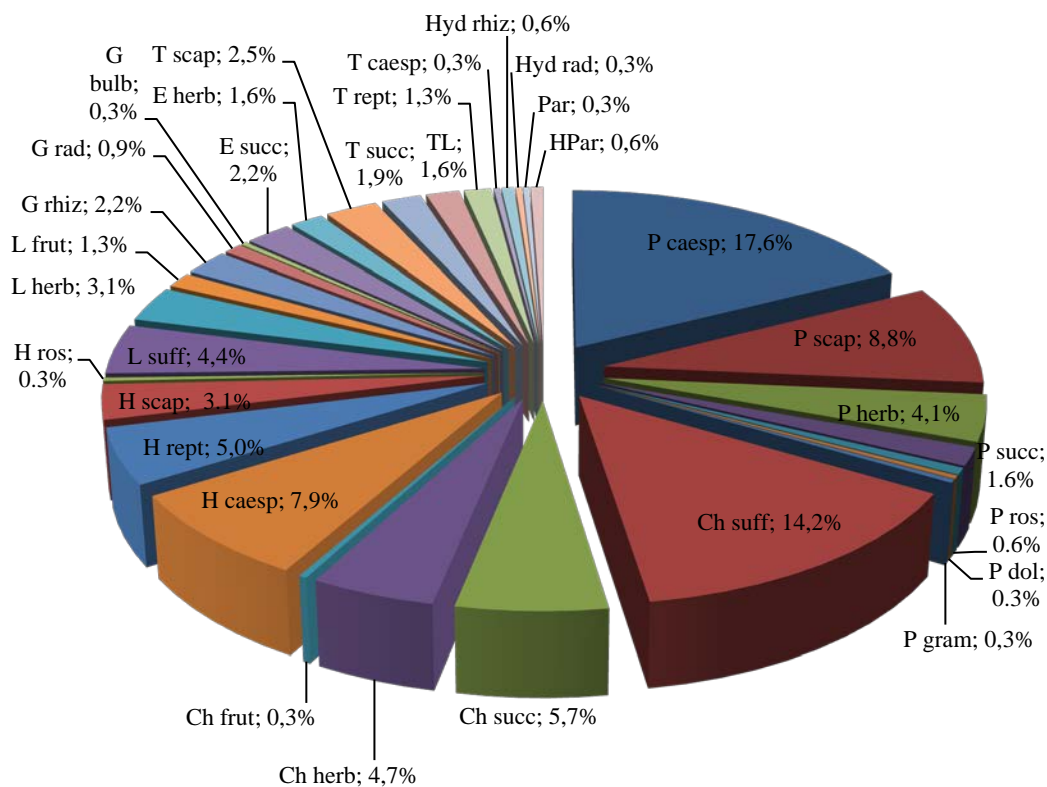
Im paraguayischen Chaco dominieren die Phanerophyten (30 %), gefolgt von den Chamaephyten (20 %), Hemikryptophyten (16 %) und Lianen (10 %). Die gleiche Rangordnung konnte auch im Untersuchungsgebiet der salzbeeinflussten Habitats mit jeweils 33 %, 25 %, 16 % und 9 % beobachtet werden (Abb. 3-2). In den Salzmarschen dominieren Hemikryptophyten (32 %) gefolgt von Chamaephyten (20 %) und Therophyten (18 %).

**Tab. 3-4:** Floristischer Status der Arten im paraguayischen Chaco (a) und den salzbeeinflussten Standorten (Saladares) (b): Heimisch (Nat), Endemisch im Conosur von Südamerika (EndCS), Endemisch im Gran Chaco (EndGC), Endemisch im paraguayischen Chaco (End) und eingebürgerte Arten (Natur).

	a) Chaco PY		b) Saladares	
	N° Sp	%	N° Sp	%
<b>Nat</b>	1421	84.6	277	87.1
<b>EndCS</b>	120	7.1	14	4.4
<b>EndGC</b>	45	2.7	14	4.4
<b>End</b>	45	2.7	5	1.6
<b>Natur</b>	49	2.9	8	2.5
<b>Total</b>	1680	100	318	100



**Abb. 3-2:** Lebensformenspektrum nach Raunkiaer im paraguayischen Chaco (a) und im Untersuchungsgebiet (b): Phanerophyten (P), Chamaephyten (Ch), Hemikryptophyten (H), Lianen (L), Geophyten (G), Epiphyten (E), Hydrophyten (Hyd), Therophyten (T) und Parasiten (Par).



**Abb. 3-3:** Lebensformenspektrum nach Ellenberg & Mueller-Dombois (1967) der Arten im Untersuchungsgebiet: **Phanerophyten (P):** Bäume (scap), Sträucher (caesp), Hochstauden (herb), hohe Sukkulenten (succ), rosettenartig (ros), Flaschenbäume (dol), graminoid (gram); **Chamaephyten (Ch):** halb-holzige Zwergsträucher (suff), niedrige Sukkulenten (succ), krautig (herb), holzige Zwergsträucher (frut); **Hemikryptophyten (H):** horstig (caesp), niederliegend (rept), aufrecht (scap), rosettenförmig (ros); **Lianen (L):** halb-verholzt (suff), krautig (herb), holzig (frut); **Geophyten (G):** Rhizomgeophyten (rhiz), Wurzelgeophyten (rad), Knollengeophyten (bulb); **Epiphyten (E):** sukkulent (succ), krautig (herb); **Therophyten (T):** aufrecht (scap), sukkulent (succ), rankend (TL), niederliegend (rept) und verzweigt (caesp); **Hydrophyten (Hyd):** Rhizomhydrophyten (rhiz), Wurzelhydrophyten (rad); **Parasiten:** Holoparasiten (Par) und Hemiparasiten (HPar).

Im Untersuchungsgebiet dominieren die Sträucher (*P caesp*) mit 17,6 % und die halbh Holzigen Zwergsträucher (*Ch suff*) mit 14,2 % der Arten. Wichtige Anteile kommen außerdem den Bäumen (*P scap*) mit 8,8 %, den horstigen Hemikryptophyten (*H caesp*) mit 7,9 % und den niedrigwüchsigen Sukkulente n (*Ch succ*) mit 5,7 % zu (Abb. 3-3).

### 3.3.3. Phytogeographische Charakterisierung

In den salzbeeinflussten Habitaten im paraguayischen Chaco dominieren pantropische Gattungen (30,8 %), gefolgt vom neotropischen (25,2 %) und kosmopolitischen (19,6 %) Element. Auf Artenebene kommt dem Chaco-Element der größte Anteil zu (30,6 %), gefolgt vom neotropischen Element (14,2 %) und den Arten mit Verbreitung im Andenvorland (11,3 %) (Tab. 3-5).

In den Salzmarschen ist das phytogeographische Spektrum größtenteils von kosmopolitischen (40 %) und pantropischen (37,5 %) Gattungen geprägt. Auf Artenebene ist keine klare Dominanz bestimmter phytogeographischer Elemente zu beobachten, dennoch wird die Rangordnung vom Chaco-Element (15,9 %) sowie vom neotropischen (13,6 %) und amphitropischen Element (13,6 %) angeführt. Wenn die neotropischen Teilelemente summiert werden, ist mit 61,4 % eine klare Dominanz der neotropischen Arten zu erkennen (Tab. 3-5).

Das Lebensformenspektrum nach Raunkiaer für die jeweiligen phytogeographischen Elemente wird in Tabelle 3-6 dargestellt. Die in den salzbeeinflussten Habitaten dominierenden Chacoelemente werden mit 42,1 % von den Phanerophyten und 33,7 % von den Chamaephyten repräsentiert. Wichtige Bestandteile der neotropischen Elemente sind die Chamaephyten (34,1 %) und die Phanerophyten (22,7 %). Die Elemente des Andenvorlandes, die dritte Gruppe in der Rangordnung, besteht mit 51,4 % aus Phanerophyten. Anders sieht es bei den pantropischen, paläotropischen und amerikanischen Elementen aus, die hauptsächlich von den Hemikryptophyten repräsentiert werden. Kosmopolitische Arten im Untersuchungsgebiet sind größtenteils Therophyten.

**Tab. 3-5:** Phytogeographische Einordnung des Untersuchungsgebietes der salzbeeinflussten Standorte (Saladares) (a) und der Salzmarschen (b). Dargestellt werden die Gattungen und Arten mit der jeweiligen Anzahl und dem prozentualen Anteil. Arten, die nur bis zur Gattungsebene bestimmt werden konnten, wurden nicht berücksichtigt. Definitionen für die jeweiligen phytogeographischen Elemente befinden sich in Tab. 3-2.

	a) Saladares				b) Salzmarschen			
	N° Gen	%	N° Sp	%	N° Gen	%	N° Sp	%
<b>KOS</b>	42	19.6	5	1.6	16	40	3	6.8
<b>PAN</b>	66	30.8	13	4.2	15	37.5	2	4.5
<b>AMER</b>	12	5.6	7	2.3	1	2.5	3	6.8
<b>AMPHI</b>	1	0.5	10	3.2	1	2.5	6	13.6
<b>NEO</b>	54	25.2	44	14.2	3	7.5	6	13.6
<b>DISNEO</b>	9	4.2	20	6.5	1	2.5	5	11.4
<b>SURAMA</b>	7	3.3	28	9		0	3	6.8
<b>VORAND</b>	9	4.2	35	11.3	2	5	1	2.3
<b>DOMNSTW</b>	4	1.9	22	7.1		0	1	2.3
<b>DOMCHA</b>	2	0.9	28	9		0	5	11.4
<b>CHA</b>	6	2.8	95	30.6		0	7	15.9
<b>PAL</b>	2	0.9	3	1	1	2.5	2	4.5
<b>Total</b>	214	100	310	100	40	100	44	100

**Tab. 3-6:** Lebensformenspektrum für die jeweiligen phytogeographischen Elemente (%). Darstellt werden Lebensformen nach Raunkiaer: Phanerophyten (P), Chamaephyten (Ch), Hemikryptophyten (H), Lianen (L), Geophyten (G), Epiphyten (E), Hydrophyten (Hyd), Therophyten (T) und Parasiten (Par). Definitionen für die jeweiligen phytogeographischen Elemente befinden sich in Tab. 3-2.

	<b>P</b>	<b>Ch</b>	<b>H</b>	<b>L</b>	<b>G</b>	<b>E</b>	<b>Hyd</b>	<b>T</b>	<b>Par</b>	<b>TOTAL</b>
<b>KOS</b>					20.0		20.0	60.0		100.0
<b>PAN</b>	15.4	7.7	46.2			7.7		23.1		100.0
<b>AMER</b>	14.3		42.9		14.3			28.6		100.0
<b>AMPHI</b>	10.0	30.0	30.0		10.0		10.0	10.0		100.0
<b>NEO</b>	22.7	34.1	6.8	15.9	6.8	2.3	2.3	6.8	2.3	100.0
<b>DISNEO</b>	20.0	35	30	5.0				10.0		100.0
<b>SURAMA</b>	25.0	17.9	21.4	25.0	3.6	3.6		3.6		100.0
<b>VORAND</b>	51.4	14.3	11.4	14.3	2.9	2.9		2.9		100.0
<b>DOMNSTW</b>	66.7	14.3	4.8	9.5		4.8		13.8		100.0
<b>DOMCHA</b>	31.0	24.1	13.8	3.4	3.4	3.4		2.1	6.9	100.0
<b>CHA</b>	42.1	33.7	10.5	4.2	1.1	6.3				100.0
<b>PAL</b>			100.0							100.0

**Tab. 3-7:** Verteilung der phytogeographischen Elemente unter den am häufigsten vorkommenden Lebensformen (%). Lebensformen nach Ellenberg & Mueller-Dombois (1967): Sträucher (P caesp), Bäume (P scap), Hochstauden (P herb), halbholzige Zwergsträucher (Ch suff), niedrigwüchsige Sukkulenten (Ch succ), krautige Chamaephyten (Ch herb), horstige Hemikryptophyten (H caesp), niederliegende Hemikryptophyten (H rept) und halbholzige Lianen (L suff). Die Definition der phytogeographischen Elemente befinden sich in Tab. 3-2.

	<b>P caesp</b>	<b>P scap</b>	<b>P herb</b>	<b>Ch suff</b>	<b>Ch succ</b>	<b>Ch herb</b>	<b>H caesp</b>	<b>H rept</b>	<b>L suff</b>
<b>PAN</b>		3.6	7.7				16.7	7.1	
<b>AMER</b>	1.8						8.3	7.1	
<b>AMPHI</b>	1.8			2.2		14.3	8.3	7.1	
<b>NEO</b>	10.7	10.7		22.2	5.6	28.6	4.2	7.1	23.1
<b>DISNEO</b>	3.6	3.6	7.7	8.9	5.6	7.1	12.5	21.4	
<b>SURAMA</b>	8.9		15.4	4.4	11.1	7.1	16.7		23.1
<b>VORAND</b>	16.1	10.7	23.1	11.1			8.3		15.4
<b>DOMNSTW</b>	8.9	25.0	15.4	4.4	5.6		4.2		15.4
<b>DOMCHA</b>	8.9	7.1	15.4	4.4	5.6	28.6	8.3	14.3	
<b>CHA</b>	39.3	39.3	15.4	40.0	66.7	14.3	8.3	21.4	23.1
<b>PAL</b>				2.2			4.2	14.3	
<b>TOTAL</b>	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Sträucher und halbholzige Zwergsträucher, die dominierenden Lebensformen im Untersuchungsgebiet, werden mit jeweils 39,3 % und 40 % vom Chacoelement repräsentiert (Tab. 3-7). Die vorkommenden Baumarten gehören größtenteils zum Chacoelement (39,3 %) und zum Element der neotropischen Saison-trockenwälder (25 %). 66,7 % der vorkommenden niedrigwüchsigen



Sukkulente sind nur im Gran Chaco verbreitet. Im Gegensatz dazu sind die Hemikryptophyten und die halbholzigen Lianen größtenteils überregionalen phytogeographischen Elementen zugeordnet.

## **3.4. Diskussion**

### **3.4.1. Biologische Diversität im überregionalen Vergleich**

Im paraguayischen Chaco wurden 9,5 % aller Gefäßpflanzenarten im Conosur (Zuloaga et al. 2008), 24 % der geschätzten Artenvielfalt in Paraguay (Mereles 2007) und ungefähr die Hälfte der nach The Nature Conservancy et al. (2005) für den Gran Chaco geschätzten Pflanzenarten gefunden. Sowohl die Größe als auch die Artenzahl des paraguayischen Chacos lassen sich sehr gut mit dem im Norden angrenzenden Pantanal (Pott et al. 2011) vergleichen.

Binnenlandsalzstandorte sind meist artenarm, wie Studien aus Argentinien (Ragonese 1951, Cantero 1999) und Nordamerika (Ungar 1972) belegen. An den untersuchten salzbeeinflussten Standorten wurden 18,9 % und in den Salzmarschen nur 2,6 % der Arten vom paraguayischen Chaco gefunden.

Fabaceae, Poaceae und Asteraceae sind die artenreichsten Familien sowohl im paraguayischen Chaco als auch im Gebiet der salzbeeinflussten Habitats. Die gleichen Familien, jedoch in unterschiedlicher Rangordnung, weisen auch im Conosur (Zuloaga et al. 2008), in Chile (Moreira-Muñoz 2007), in Argentinien (Zuloaga et al. 1999), in den argentinischen Salinas Grandes (Ragonese 1951) und im argentinischen Chaco Serrano der Provinz Córdoba (Giorgis et al. 2011) die höchste taxonomische Diversität auf.

Weltweit gehören die meisten Halophyten und salztoleranten Pflanzen, nach Schätzungen von Yensen (2008), den Chenopodioideae (Subfamilie der Amaranthaceae), Poaceae, Asteraceae und Fabaceae an. In den untersuchten Salzmarschen im Chaco sind die Gräser vorherrschend. Die Chenopodioideae sind nur mit drei Arten repräsentiert, diese kommen jedoch in sehr hoher Frequenz in den Salzmarschen vor. Im überregionalen Vergleich sind in der Salzflora an den Küsten der Bahía Blanca (Argentinien) (Nebbia & Zalba 2007), in der Saladoniederung in der Provinz Buenos Aires (Vervoorst 1967), in den Salzstandorten im Zentrum Argentiniens (Cantero 1999) und im Salar Ascotán in den nordchilenischen Anden (Teillier & Becerra 2003) die Poaceae und Asteraceae vorherrschend, während in der Halophytenvegetation der argentinischen Provinz Mendoza die Chenopodioideae dominiert (Therburg 1997).

Die Binnenlandsalzstellen sind sich physiognomisch nach Ungar (1972) weltweit ausgesprochen ähnlich. Nach Untersuchungen in Nordamerika und Europa überwiegen in diesen Standorten hauptsächlich Hemikryptophyten und Therophyten (Ungar 1972). In Binnensalzstellen der argentinischen Pampa kommen nach Cantero (1999) überwiegend Rhizomgeophyten und Hemikryptophyten vor. Die azonale Salzflora im Salar Ascotán in den nordchilenischen Anden wird nach Teillier & Becerra (2003) auch von Hemikryptophyten dominiert, während die angrenzenden Berghänge überwiegend von Nanophanerophyten besiedelt werden.

Im Untersuchungsgebiet kommen im Gegensatz dazu viele Sträucher in den salzbeeinflussten Standorten vor. Das Lebensformenspektrum hängt jedoch vom Versalzungsgrad des Bodens ab. In den Salzmarschen sind Hemikryptophyten und Chamaephyten vorherrschend und die angrenzenden salzbeeinflussten Standorte werden hauptsächlich von Sträuchern besiedelt. Ragonese (1951) weist darauf hin, dass das Lebensformenspektrum der halophilen Gesellschaften der Salinas Grandes überwiegend von Phanerophyten und Hemikryptophyten geprägt ist, während in den Salzgesellschaften der Pampa die Therophyten und Hemikryptophyten vorherrschend sind. Ähnlicher Nord-Süd-Unterschied wurde von Therburg (1997) auch in der Monte-Florenprovinz (Provinz Mendoza) beschrieben. Während im Nordosten der Provinz hauptsächlich Sträucher und Halbsträucher aspektbildend sind, kommen im Süden überwiegend Hemikryptophyten und Geophyten vor. Therburg (1997) vermutet, dass mit zunehmender Aridität auch der Anteil der Phanerophyten zunimmt. Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Phanerophyten sind jedoch größtenteils Chaco-Elemente (Tabelle 3-7) und weisen somit eine klare Verbindung zur phytogeographischen Umgebung auf. Ausgehend vom überregionalen Vergleich ist daher anzunehmen, dass zunehmende Sonneneinstrahlung und Mitteltemperatur zu einem höheren Anteil der Phanerophyten in salzbeeinflussten Standorten führen.

### **3.4.2. Phytogeographische Charakterisierung**

Die untersuchten salzbeeinflussten Standorte werden auf Gattungsebene von pantropischen und neotropischen Gattungen dominiert (Tab. 3-5). *Prosopis*, *Acacia* und *Croton* gehören zu den pantropisch verbreiteten Gattungen mit den meisten Vertretern im Untersuchungsgebiet, während *Tillandsia* die artenreichste neotropische Gattung im Untersuchungsgebiet ist.

Die neotropischen Trockengebiete weisen laut Sarmiento (1975) und López et al. (2006) eine klare floristische Diskontinuität in den zentral-peruanischen Anden auf und können in einen nördlichen tropischen und einen südlichen subtropisch-gemäßigten Teil getrennt werden. Obwohl der Chaco nach López et al. (2006) floristisch eine sehr große Ähnlichkeit mit der südlichen Trockenflora hat, scheint er eine gewisse Verbindung zwischen der südlichen und der nördlichen Flora zu bilden. Dieses wird im Untersuchungsgebiet durch den hohen Anteil, sowohl auf Gattungs- als auch auf Artenebene, des neotropischen Elementes bestätigt. Andererseits weist das Gebiet durch das Auftreten von Arten der Chaco-Florenregion (DOMCHA) und des Andenvorlandes (VORAND) Ähnlichkeit zu den südlichen subtropisch-gemäßigten Trockenregionen auf.

Auf Artenebene ist das Chacoelement mit 30,6 % im Untersuchungsgebiet vorherrschend. Die hier verwendete Florenprovinz des Gran Chaco (CHA) entspricht der „Provincia Chaqueña“ nach Cabrera & Willink (1973), der „Chacoan Province“ nach Takhtajan (1986) und den „Waldregionen des Chaco und seiner Randgebiete“ nach Hueck (1966). Die im trockenen Chaco verbreiteten xeromorphen Wälder und Gebüsche bestehen größtenteils aus Arten vom Gran Chaco (Prado 1993b). Es handelt sich nach Spichiger et al. (2004) um eine Klimaxvegetation mit einer einheitlichen Artenzusammensetzung als Folge der salzbeeinflussten Böden. Der feuchte Chaco ist nach Spichiger et al. (1995, 2005, 2006) ein Ökoton, in dem mehrere Elemente vermischt sind: Baumarten vom trockenen Chaco, Arten der Feuchtsavannen, mesophile weit verbreitete Arten und einige Elemente von den

neotropischen Saisontrockenwäldern. In der Verteilung der Arten entlang des Niederschlagsgradienten wurde daher auch eine sehr hohe Artenanzahl im feuchten Chaco gefunden (Abb. 3-1).

Interessant sind die Taxa der neotropischen Saisontrockenwälder im Untersuchungsgebiet. Nach der sogenannten Theorie des Pleistozän-Bogens (Prado & Gibbs 1993, Prado 2000) sind die heutigen Neotropischen Saisontrockenwälder als Reliktvorkommen einer mehr oder weniger kontinuierlichen Verbreitung während des Pleistozäns zu verstehen. Die Klimaveränderungen während des Pleistozäns waren nach Caetano & Naciri (2011) in Südamerika nicht so stark wie auf den Kontinenten der Nordhalbkugel, weshalb die Vereisung nicht die Tiefen erreicht hat. Es wird daher angenommen, dass es Substitutionen zwischen den Vegetationstypen (wie z.B. Regenwälder und Trockenvegetation) gegeben hat. Der sogenannte Pleistozän-Bogen reicht laut Prado & Gibbs (1993) von den Caatingas (Caatingas-Kerngebiet) im Nordosten Brasiliens über den Südosten Brasiliens bis zum Zusammenfluss der Flüsse Paraguay und Paraná (Misiones-Kerngebiet), dem Südwesten Boliviens und Nordwesten Argentiniens (Subanden Piemont-Kerngebiet) und erstreckt sich sporadisch in den trockenen Andentälern Perus und der Westküste Ecuadors. Laut Oakley & Prado (2011) sind diese Wälder in Paraguay hauptsächlich durch das „Misiones-Kerngebiet“ in Ostparaguay und teilweise im feuchten Chaco vertreten. *Phyllostylon rhamnoides*, *Geoffroea spinosa*, *Cordia americana* und *Pterogyne nitens* sind typische Baumarten der neotropischen Saisontrockenwälder (Oakley & Prado 2011), die im Untersuchungsgebiet gefunden wurden. In dieser Arbeit wurden auch krautige und strauchige Arten dieser Florenregion zugeordnet. Einige dieser Arten sind *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*, *Tournefortia rubicunda*, *Schaefferia argentinensis* und *Achatocarpus praecox*. An den salzbeeinflussten Standorten wurden eine Gattung und zehn Arten mit amphitropischer Verbreitung gefunden. Amphitropische Taxa sind nach Raven (1963) disjunkt in subtropischen und gemäßigten Gebieten (meist Trockengebiete) in Nord- und Südamerika verbreitet, kommen jedoch in den tropischen Gebieten dazwischen nicht vor. Von Moreira-Muñoz (2007) wurde daher der Begriff „antitropisch“ verwendet. Verschiedene Autoren haben sich mit Gründen dieser disjunkten Verbreitung beschäftigt (wie z.B. Johnston 1940, Raven 1963, Solbrig 1972, Werger 1973, Carlquist 1983 und Moore et al. 2006). Die wohl anerkanntesten Theorien sind:

- a) *Fernverbreitung*: disjunkte Verbreitung durch Zugvögel (Raven 1963, Werger 1973, Carlquist 1983). Im Fall einiger *Ruellia*-Arten, wie z.B. *Ruellia simplex* und *R. erythropus*, könnte laut Escurra (1993) aufgrund der Sameneigenschaften die Epizoochorie durch Zugvögel zu der Verbreitung geführt haben.
- b) *Migration*: Verbreitung der Urpopulationen durch die Tropen über die Trockengebiete entlang der pazifischen Küste oder der Anden (Werger 1973, Carlquist 1983). *Cressa truxillensis* kommt nach Austin (2000) hauptsächlich in salzhaltigen Standorten im Süden der USA und Mexiko und im Zentrum Argentiniens vor. Einzelne Aufsammlungen entlang der Anden (Ecuador, Peru und Chile) könnten aber eine mögliche Migration durch diese Trockengebiete erklären.
- c) *Polytopischer Ursprung*: parallele Artbildung sehr ähnlicher an Trockenheit angepasster Taxa von tropisch kontinuierlich verbreiteter Vorfahren (Johnston 1940, Werger 1973).

Die Gattung *Trichloris* ist in den subtropisch-gemäßigten Trockengebieten Nord- und Südamerikas beheimatet und wurde aufgrund ihrer amphitropischen Verbreitung von Burkart (1969) auch als „bizentrisch“ bezeichnet. Die ebenfalls amphitropisch verbreitete *Trichloris crinita* ist sowohl trocken- als auch salztolerant.

Insgesamt wird die floristische Zusammensetzung der untersuchten Salzstandorte sehr stark von der phytogeographischen Florenprovinz geprägt, da die gesamte Chacovegetation sehr eng mit der Alkalinität, Salinität und Textur des Bodens verbunden ist. Der größte Unterschied zur Flora des paraguayischen Chaco sind die azonalen Vegetationseinheiten, insbesondere der Salzmarschen, die hauptsächlich auf Gattungsebene große Ähnlichkeiten mit anderen tropischen und extratropischen Salzstandorten aufweisen.

## **4. Klassifikation und ökologische Charakterisierung der Salzmarschen im Chaco von Paraguay**

### **4.1. Einleitung**

Die Vegetation salzhaltiger Standorte weist selbst in unterschiedlichen geographischen Regionen ähnliche Eigenschaften auf. Die azonalen Gesellschaften werden hauptsächlich von den Bodeneigenschaften und sekundär von anderen Umweltfaktoren beeinflusst (Nebbia & Zalba 2007). Wasserverfügbarkeit und Salinität sind die bestimmenden ökologischen Faktoren bei der Verbreitung halophiler Arten und Gesellschaften (Cantero 1999, Kataria 2008). Diskontinuitäten in der Vegetation entlang eines Gradienten hängen nach Cantero et al. (1998b) größtenteils von der Tiefe und Salinität des Grundwassers ab, welche wiederum die Bodensalinität kontrollieren. Komplexe Interaktionen zwischen Hydromorphie und Halomorphie bestimmen daher die Verbindungen zwischen salzhaltigen Standorten und den jeweiligen floristischen Gruppen.

Halophyten können laut Le Houérou (1993) nach der Wasserverfügbarkeit im Boden in Xerohalophyten (hohe Salz- und Trockentoleranz), Mesohalophyten (mäßig trocken tolerant), Hygrohalophyten (dulden keine Bodentrockenheit), Phreatohalophyten (wurzeln im salzhaltigen Grundwasser), Sprayhalophyten (sind mit Küsten verknüpft) und Hydrohalophyten (salztolerante Wasserpflanzen) klassifiziert werden. Bezüglich der Textur und Dichte des Bodens kann nach dem gleichen Autor folgende Unterscheidung gemacht werden: Psammohalophyten (in sandigen Salzböden), Siltohalophyten (in schluffigen Salzböden), Pelohalophyten (in tonigen Salzböden), Petrohalophyten (auf steinig salzhaltigen Substraten) und Chasmohalophyten (in salzhaltigen Steinspalten).

Im Chaco Boreal wird nach Mereles (2005) die Vegetation in der Nähe salzhaltiger Einschwemmsenken und Lagunen vom wechselnden Salzgehalt im Boden beeinflusst. Entlang des Salzgradienten verändert sich die Vegetation von Salzfluren und niedrigen Halophytengebüsch in der Nähe der Niederungen bis hin zum typischen xerophilen Trockenwald. Die krautige und holzige Halophytenvegetation im paraguayischen Chaco wird von den meisten Autoren in eine Vegetationsformation zusammengefasst. Spichiger et al. (1991) definieren die „Estepas halófitas“ als azonale Einheiten und edaphische Formationen auf salzigen und trockenen Böden. Laut Huespe et al. (1991) hat der „Matorral de salinar“ im Chaco Boreal eine Ausdehnung von 272.473 ha. Mereles (2004, 2005, 2007) bezeichnet die Halophytenvegetation im paraguayischen Chaco als „Matorral de saladar“, „Matorrales marginales de los riachos y lagunas saladas“ und „Sabanas de saladares“. In den Beschreibungen wird zwar auf die strukturelle und biologische Heterogenität dieser Formation hingewiesen, jedoch fehlte bisher eine Differenzierung nach floristischen, ökologischen und strukturellen Kriterien sowie eine pflanzensoziologische Klassifikation der einzelnen Halophytengesellschaften.

Anhand originaler pflanzensoziologischer Vegetationsaufnahmen werden in diesem Kapitel die Gesellschaften der Salzmarschen im paraguayischen Chaco beschrieben und ökologisch charakterisiert.

## **4.2. Methoden**

### **4.2.1. Vegetationsaufnahmen**

In den Sommermonaten 2010 - 2012 wurden in den Salzmarschen (einzelne Untersuchungsorte im Kapitel 2.5) 162 stratifiziert-randomisierte Probeflächen von 16 m<sup>2</sup> in physiognomisch unterscheidbarer homogener Vegetation angelegt und pflanzensoziologisch untersucht (Anhang 4-1). Der Mindestabstand einzelner Probeflächen voneinander betrug zehn Meter. In jeder Untersuchungsfläche wurde der Deckungsgrad sowie die maximale Höhe der Vegetation geschätzt. Zudem wurden die Deckung der Streuschicht und des offenen Bodens notiert. Von jeder Probefläche wurde eine Artenliste angefertigt mit genauen Angaben zur Wuchsform und Artmächtigkeit jeder Art nach der erweiterten Braun-Blanquet-Skala (Braun-Blanquet 1964, Wilmanns 1998).

### **4.2.2. Bodenanalysen**

In 41 Probeflächen wurden jeweils ein 40 cm tiefes Bodenprofil angelegt, um Bodenproben von den jeweiligen Bodenhorizonten zu entnehmen (Anhang 4-3).

Die Analysen der Bodenproben wurden im Departamento de Suelos y Ordenamiento Territorial der Fakultät für Agrarwissenschaften (Universidad Nacional de Asunción) durchgeführt. Von den Bodenproben wurden jeweils die Korngrößenverteilung, pH-Wert, Organische Substanz, Calcium-, Magnesium- und Natriumgehalt sowie die Elektrische Leitfähigkeit analysiert.

Die Bestimmung der Korngrößenverteilung erfolgte durch das Aräometer-Verfahren nach Bouyoucos (1962). Der Gehalt an organischer Substanz wurde durch die Walkley-Black-Methode (Lichterfelder Methode) mit nasser Veraschung der organischen Substanz mittels eines Gemisches aus Kaliumdichromat und Schwefelsäure ermittelt (nach Soil Survey Staff 1996).

Mittels eines pH-Meters wurde die Bodenreaktion (pH-Wert) potentiometrisch in destilliertem Wasser gemessen. Die elektrische Leitfähigkeit (Salinität) wurde in konstanter Temperatur von 25°C konduktometrisch mit einem Leitfähigkeitsmessgerät ermittelt. Die Bestimmung der Anteile wasserlöslicher Kationen (Calcium, Magnesium und Natrium) erfolgte mittels Atomabsorptionsspektrometrie.

Für die statistische Auswertung wurden die analysierten Bodenparameter der Horizonte eines jeden Profils proportional in eine jeweils 20 cm mächtige obere und untere Bodenschicht umgerechnet.

### **4.2.3. Datenauswertung**

Die im Gelände aufgenommenen Artdaten wurden in die Vegetationsdatenbank Turboveg (Hennekens & Schaminée 2001) eingetragen. Die Klassifikation der Vegetationseinheiten wurde mit der in JUICE (Tichý 2002) enthaltenen und nach Roleček et al. (2009) modifizierten TWINSPAN-Analyse (two-way indicator species analysis; Hill 1979) durchgeführt. Damit die TWINSPAN-Analyse eine Gewichtung von sehr abundanten Arten

gegenüber den weniger abundanten vornehmen konnte, wurden Pseudospecies und Cut Levels gesetzt. Die 4 Cut Levels wurden auf 0, 5, 25 und 50 % Deckungsgrad festgelegt.

Mit dem Programm CANOCO, Version 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002) wurde mittels Ordinationen die Klassifikation der Vegetationseinheiten überprüft und eventuelle Zusammenhänge zwischen der Artenzusammensetzung bzw. den Vegetationsaufnahmen und den standörtlichen Parametern untersucht.

Um herauszufinden, wie hoch die Variabilität und Heterogenität in der Artenzusammensetzung der Vegetationsaufnahmen ist, wurden Korrespondenzanalysen (DCA - Detrended Correspondence Analysis, Hill & Gauch 1980) durchgeführt. Dabei wurden seltene Arten abgewichtet und eine log-Transformierung vorgenommen. Bei Datensätzen mit einer Gradientenlänge  $\leq 3$  wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA – principal component analysis) verwendet.

Um bei der direkten Gradientenanalyse (CCA – Canonical Correspondence Analysis, ter Braak 1987) herauszufinden, wie signifikant die Bodenparameter mit der Artenzusammensetzung in den Aufnahmen in Verbindung standen, wurde ein unbeschränkter Monte-Carlo-Permutationstest mit 999 Permutationen durchgeführt. Die Parameter wurden schrittweise reduziert und auf ihren Zusammenhang mit der Artenverteilung getestet. Wie Leyer & Wesche (2007) vorschlagen, wurden dabei nur diejenigen in das Regressionsmodell einbezogen, die einen signifikanten Beitrag ( $p \leq 0,05$ ) zur Erklärung der Artenverteilung lieferten.

Die univariat-statistischen Analysen wurden mit den Programmen *Excel* und *R* durchgeführt.

### **4.3. Ergebnisse**

#### **4.3.1. Klassifikation und Beschreibung der Gesellschaften**

Großflächige krautige Halophytenfluren kommen im Untersuchungsgebiet an den Ufern von Salzpflanzen und -lagunen und in salzhaltigen periodisch überfluteten Niederungen vor. Periodische langandauernde Überschwemmungen und hohe Salzgehalte im Boden verhindern die Etablierung von Gehölzen und tragen außerdem zur Ausdehnung der Halophytenfluren bei.

An den Salzstellen wurden anhand originaler Vegetationsaufnahmen neun Vegetationseinheiten unterschieden. In den meisten kommt nur eine Pflanzenart zur Vorherrschaft. Die differenzierten Gesellschaften kommen entlang eines Gradienten unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit vor. Der Gradient reicht von der hydrohalophilen *Ruppia maritima*-Gesellschaft (Einheit 1, Abb. 4-1) und hygrophilen *Setaria geminata*-Gesellschaft schwach salziger Standorte (Einheit 2) bis zur stark salz- und trockenresistenten *Heterostachys ritteriana* Gesellschaft (Einheit 9). Entlang dieses Gradienten nimmt der Gesamtdeckungsgrad der jeweiligen Vegetationseinheiten ab und der Anteil an offenem Boden zu. Die Gesamtartenzahl und die mittlere Artenzahl pro Aufnahmefläche der jeweiligen Vegetationseinheiten sind in den Übergangs- und Pioniergesellschaften am höchsten. In synoptischen Tabellen (Tabelle 4-1 und Anhang 4-2) wird die Artenzusammensetzung der Vegetationseinheiten entlang dieses Gradienten dargestellt.

**Tab. 4-1: Synoptische Tabelle der krautigen Vegetationseinheiten mit Stetigkeitsangaben in %.** Die Deckungsgrade und die Höhe der Krautschicht werden jeweils mit dem Mittelwert und der Standardabweichung angegeben. Vegetationseinheiten: 1) *Ruppia maritima*-Gesellschaft, 2) *Setaria geminata*-Gesellschaften, 3) *Cyperus corymbosus*-Gesellschaft, 4) *Cynodon niemfuensis*-Gesellschaft, 5) *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft, 6) *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft, 7) *Spartina spartinae*-Gesellschaft, 8) *Sesuvium portulacastrum*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft und 9) *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft.

<b>Vegetationseinheit</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
Anzahl Aufnahme­flächen	3	10	3	12	22	28	3	53	28
Mittl. Artenzahl/Aufnahme­fl.	1.0	2.4	1.3	3.1	2.7	2.6	1.7	3.9	1.8
Gesamtartenzahl	1	12	2	10	13	14	2	28	8
Gesamtdeckungsgrad (%)	70.0	87.4	87.7	86.3	79.3	62.9	80.0	62.7	49.5
	±27.8	±9.3	±9.3	±10.2	±16.4	±19.8	±5.0	±19.6	±16.0
Streuschicht-Deckungsgrad (%)	0.0	29.0	38.3	30.4	5.9	9.8	30.0	5.3	4.5
		±8.8	±12.6	±12.2	±8.5	±9.7	±10.0	±6.1	±7.4
Offener Boden (%)	1.7	8.1	21.7	9.9	33.0	40.9	21.7	48.3	55.2
	±2.9	±9.4	±7.6	±11.9	±23.2	±20.9	±2.9	±22.7	±18.0
Max. Krautschichthöhe (m)	0.1	0.4	0.5	0.6	0.6	0.5	1.3	0.4	0.6
	±0.2	±0.1	±0.3	±0.4	±0.2	±0.2	±0.2	±0.1	±0.3
<i>Ruppia maritima</i>	<b>100</b>								
<i>Setaria geminata</i>		<b>96</b>							
<i>Eleocharis elegans</i>		43							
<i>Euphorbia serpens</i>		34			3			1	
<i>Heteranthera multiflora</i>		30							
<i>Paspalum</i> sp.		30							
<i>Euphorbia lasiocarpa</i>		24						7	
<i>Eclipta prostrata</i>		27							
<i>Spilanthes paraguayensis</i>		24			8				
<i>Ruellia simplex</i>		25				6			
<i>Neptunia pubescens</i>		18			16				
<i>Cyperus corymbosus</i> var. <i>subnodosus</i>			<b>100</b>						
<i>Cynodon niemfuensis</i>				<b>97</b>					
<i>Parkinsonia aculeata</i> (juv)				42				4	
<i>Leptochloa virgata</i>				27					
<i>Leptochloa fusca</i> subsp. <i>uninervia</i>				20	<b>60</b>	8		5	
<i>Cressa truxillensis</i>				14	22	11		1	
<i>Acacia praecox</i>					20				
<i>Sesbania virgata</i>					29				
<i>Tessaria dodonaeifolia</i>					20				
<i>Sarcocornia ambigua</i>						<b>55</b>	29	1	
<i>Spartina spartinae</i>							<b>100</b>		
<i>Commelina erecta</i>						18			
<i>Coleataenia prionitis</i>						18			
<i>Trichloris crinita</i>						14		6	
<i>Sporobolus pyramidatus</i>					14	11		<b>54</b>	1
<i>Sesuvium portulacastrum</i>				13	13	7		<b>46</b>	
<i>Heliotropium curassavicum</i>				4		7		36	
<i>Portulaca cryptopetala</i>						4		32	
<i>Prosopis ruscifolia</i> (juv)				19		4		26	
<i>Solanum multispinum</i>								18	
<i>Atriplex eximia</i>								18	
<i>Pterocaulon purpurascens</i>								32	
<i>Portulaca oleracea</i>						9		16	
<i>Funastrum flavum</i>								18	
<i>Pappophorum krapovickasii</i>								26	
<i>Lycium americanum</i>								13	
<i>Urochloa adspersa</i>								13	
<i>Sclerophylax spinescens</i>								13	
<i>Heterostachys ritteriana</i>									<b>95</b>
<i>Portulaca grandiflora</i>								19	28
<i>Alternanthera nodifera</i>									25
<i>Echinopsis rhodotricha</i>									18



Die Abbildung 4-3 zeigt die am häufigsten auftretenden halophilen Krautgesellschaften in einer DCA-Ordination. Der Gradient auf der ersten Achse wird von der Wasserverfügbarkeit und der Salinität im Boden bestimmt und auf der zweiten Achse ist die Bodenart bzw. das Relief ausschlaggebend für die Verteilung der Gesellschaften. Der *Leptochloa-Sarcocornia-Sesuvium*-Komplex wird in der Abbildung 4-4 dargestellt. Die Verteilung auf der ersten Achse wird vom Salzgradienten (bzw. Natriumgehalt) bestimmt. Die zweite Achse zeigt einen Feuchtigkeitsgradienten von der hygrophilen *Leptochloa fusca*-Gesellschaft zur psammophilen *Sesuvium portulacastrum-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft auf etwas höher gelegenen Standorten.

**(1) *Ruppia maritima*-Gesellschaft:** Diese monospezifische wurde im Untersuchungsgebiet nach einer langandauernden Überschwemmung im flachen 0,5 m tiefen Salzwasser (Elek. Leit.=37 mS/cm) gefunden. In vorangegangenen Feldarbeiten wurden nur die fadenförmigen Reste dieser Pflanzen in den ausgetrockneten Flussläufen des Riacho Yakaré Sur gefunden. *Ruppia maritima* (Abb. 4-1) ist eine submerse Wasserpflanze, die im brackigen oder salzigen Wasser wächst und mit einem feinen Wurzelsystem im Grund verwurzelt ist.

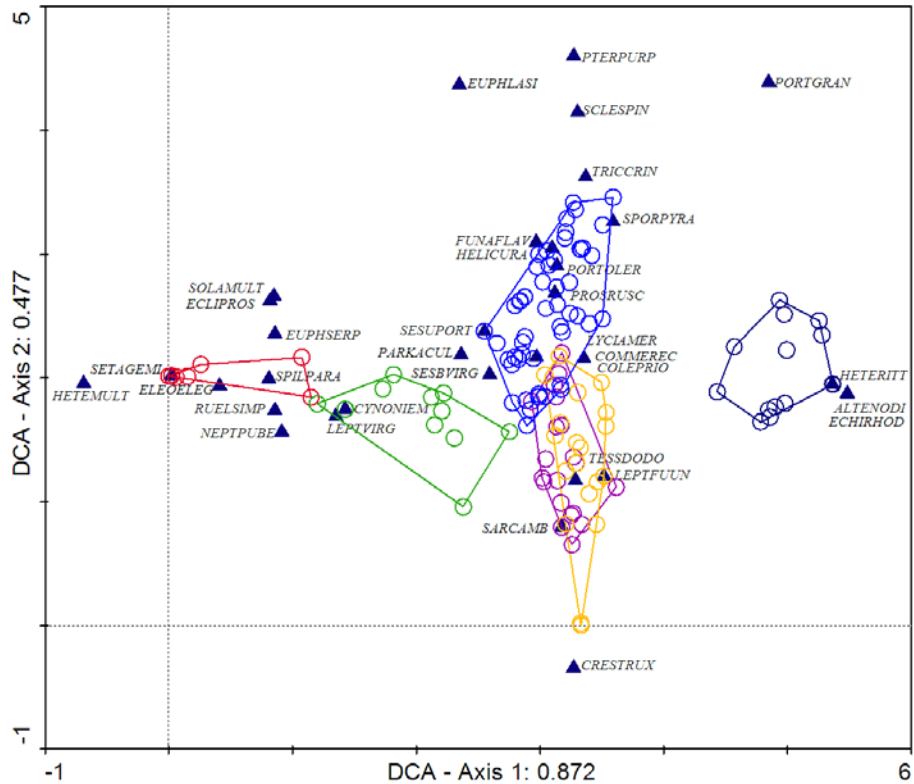


**Abb. 4-1:** *Ruppia maritima* im Riacho Yakaré Sur.

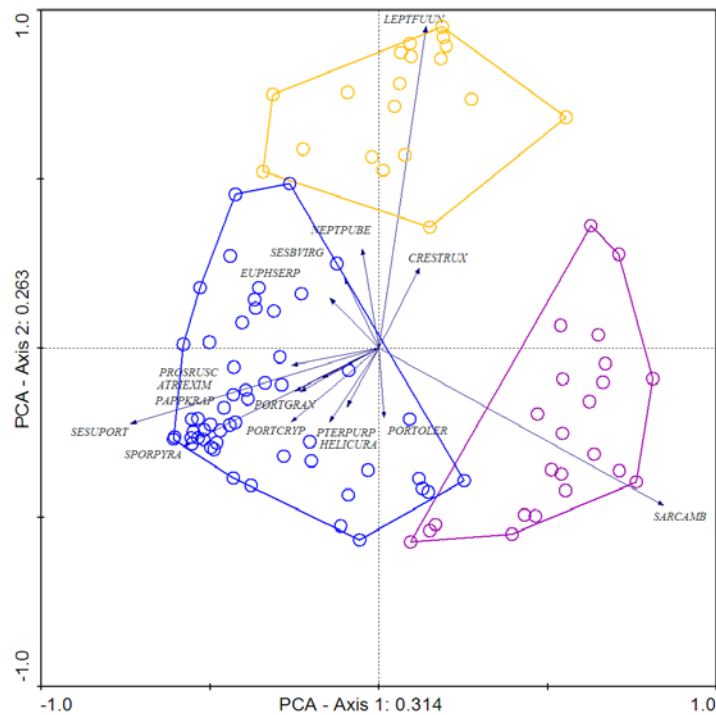
**(2) *Setaria geminata*-Gesellschaft:** In tiefergelegenen, periodisch überschwemmten und feuchten Zonen befindet sich die 30 cm hohe Grasflur. Mit einem mittleren Deckungsgrad von 87% bildet *Setaria geminata* häufig dichte Reinbestände oder wird von einigen wenigen Arten wie *Eleocharis elegans* oder *Euphorbia serpens* begleitet. Diese Grasflur kommt in schwach salzigen, mäßig sauren und sandig-tonigen Lehmböden vor und ist im Untersuchungsgebiet meist in Gräben oder kleinen Niederungen anzutreffen (Abb. 4-2).



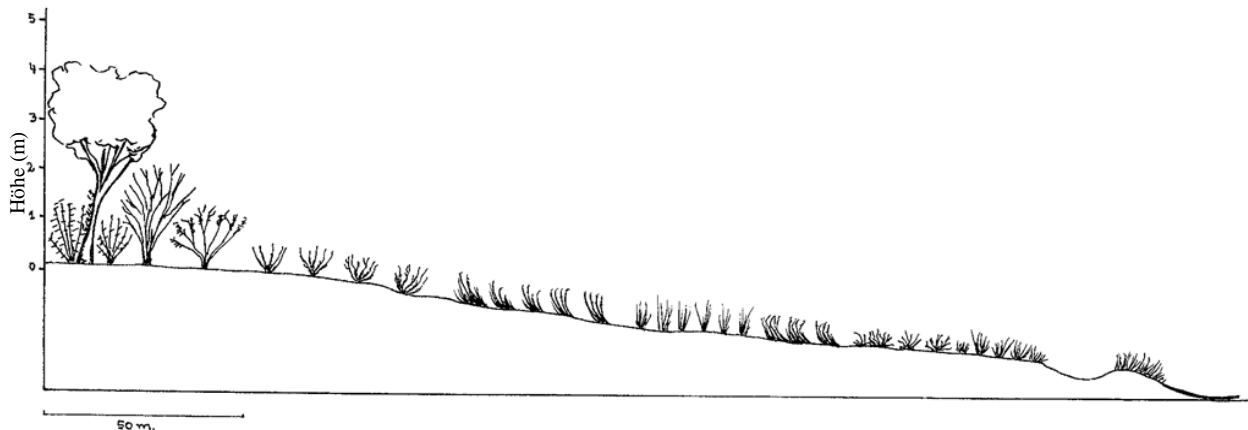
**Abb. 4-2:** *Setaria geminata*-Gesellschaft im Naturreservat Chaco Lodge.



**Abb. 4-3: DCA – Ordinationsdiagramm der krautigen Halophytengesellschaften:** Länge des Gradienten auf der ersten Achse: 5,369 (Log-file-Daten im Anhang 4-4). Abgebildet werden 34 von den 42 Arten und die Vegetationsaufnahmen (insgesamt 153) der jeweiligen Pflanzengesellschaften: ○ Einheit 2, ○ Einheit 4, ○ Einheit 5, ○ Einheit 6, ○ Einheit 8, ○ Einheit 9, ▲ zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 4-2).



**Abb. 4-4: PCA – Ordinationsdiagramm des *Leptochloa-Sarcocornia-Sesuvium* Komplexes.** Abgebildet werden die häufigsten Arten und die Vegetationsaufnahmen (insgesamt 103) der jeweiligen Pflanzengesellschaften: ○ Einheit 5, ○ Einheit 6, ○ Einheit 8, → zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 4-2; Log-file-Daten im Anhang 4-5)



**Abb. 4-5:** Vegetationsprofil am Ufer einer Salzlage. Abgebildet werden halophile Gesellschaften der Salzmarschen: 2) *Setaria geminata*-Gesellschaft, 4) *Cynodon niemfuensis*-Gesellschaft, 5) *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft, 6) *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft und 9) *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft. Bei der angrenzenden Gehölzgesellschaft handelt es sich um die *Lycium americanum-Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft (Lyc.-Cyc.-Gesell.; Vegetationseinheit 14, Beschreibung in Kapitel 5.3.1.).

**(3) *Cyperus corymbosus*-Gesellschaft:** ist eine hygrohalophile Gesellschaft, die vom Rhizomgeophyt *Cyperus corymbosus* charakterisiert wird. Diese Art kommt in Reinbeständen vor oder wird von *Sesuvium portulacastrum* begleitet. Am Riacho González wurde diese Gesellschaft in kleinen Beständen in tiefergelegenen und häufig überschwemmten Standorten gefunden. Umringt wird diese Gesellschaft von der an etwas höher gelegenen Stellen wachsenden *Spartina spartinae*-Gesellschaft.

**(4) *Cynodon niemfuensis*-Gesellschaft:** ist eine salztolerante Grasflur, in der die Differentialart von *Leptochloa fusca* ssp. *uninervia*, *Cressa truxillensis*, *Sesuvium portulacastrum* und Jungpflanzen von *Prosopis ruscifolia* und *Parkinsonia aculeata* begleitet wird. Mit maximal 40 cm Höhe erreicht diese Grasflur mittlere Deckungsgrade von 86%.

*C. niemfuensis* ist eine aus Afrika stammende Grasart, die weltweit als Weidegras angepflanzt wird. Im Untersuchungsgebiet findet man diese Gesellschaft auf kleinen Flächen, in periodisch überschwemmten Zonen am Rand der Lagunen und Flussläufe. Diese Einheit steht räumlich meist im engen Kontakt mit der *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft (Abb. 4-5).

Die Vegetation an den Ufern der Lagunen und häufig überschwemmten Niederungen (Abb. 4-5) wird größtenteils von hygrohalophilen Gesellschaften geprägt. Langandauernde Überschwemmungen und stark wechselnder Salzgehalt im Boden bestimmen hier die Artenzusammensetzung.

**(5) *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft:** kleinflächige 60 cm hohe Pioniergrasflur in feuchten und periodisch überfluteten Zonen. Dominiert wird diese Gesellschaft von der ein- bis mehrjährigen *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*. In tonigen und feuchten Gräben kommt die Art in Reinbeständen vor. In sandiglehmigen Böden an den Ufern der Salzlagen kommt nach Rückgang des Wassers zuerst der Rhizomgeophyt *Cressa truxillensis* vor und danach etabliert sich *Leptochloa fusca*. Begleitarten in niedrigen



Deckungsgraden sind *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus*. Räumlich steht die Gesellschaft im direkten Kontakt mit der *Sarcocornia ambigua* Gesellschaft.

**(6) *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft:** artenarme Gesellschaft, die meist in Reinbeständen vorkommt oder von einigen wenigen Begleitarten, wie *Cressa truxillensis*, *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*, *Sesuvium portulacastrum* oder *Sporobolus pyramidatus* begleitet wird. Charakteristisch für diese Zwergstrauch-Gesellschaft (Abb. 4-6) sind die grundwassernahen Standorte mit salzreichen und häufig überschwemmten Böden und der relativ hohe Anteil an offenem Boden (Mittelwert=41%). Im Untersuchungsgebiet steht diese Gesellschaft räumlich im engen Kontakt mit der *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft, ist jedoch stauwasserverträglicher als diese.



Abb. 4-6: *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft im Naturreservat Chaco Lodge.

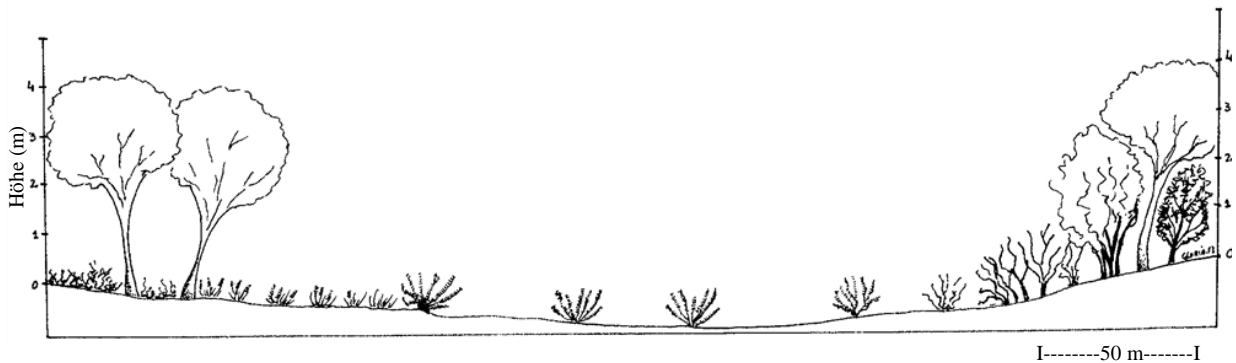
**(7) *Spartina spartinae*-Gesellschaft:** 1,3 m hohe Grasflur in stark salzhaltigen periodisch überfluteten Flussbetten (Abb. 4-7). Die dominierende Art kommt in Reinbeständen vor oder wird in niedrigen Deckungsgraden von *Sarcocornia ambigua* begleitet. Die Gesellschaft wurde nur am Riacho Gonzalez gefunden und steht räumlich im direkten Kontakt zur *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft.



Abb. 4-7: *Spartina spartinae*-Gesellschaft am Riacho González.

**(8) *Sesuvium portulacastrum*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft:** Pioniergesellschaft, die Sedimentaufschüttungen und gestörte Stellen besiedelt und von *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus* dominiert wird. Weitere Differenzialarten sind *Heliotropium curassavicum* var. *argentinum*, *Portulaca cryptopetala*, *Pterocaulon purpurascens* und *Atriplex eximia*.

Im Untersuchungsgebiet wurden zwei Entwicklungsstadien dieser Gesellschaft beobachtet. *Sesuvium portulacastrum* ist die erste Art, die diese Stellen besiedelt und übernimmt daher am Anfang die Vorherrschaft. Die nächsten Besiedler sind *Sporobolus pyramidatus* und *Heliotropium curassavicum*.



**Abb. 4-8:** Vegetationsprofil einer typischen Salzpflanze. Abgebildet werden zwei halophile Gesellschaften der Salzmarschen: 8) *Sporobolus pyramidatus*-*Sesuvium portulacastrum*-Gesellschaft und 9) *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft. Bei den angrenzenden Gehölzgesellschaften handelt es sich um die *Prosopis ruscifolia*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft (Pros.-Spor.-Gesell.; Einheit 11, Kapitel 5.3.1) und die *Prosopis ruscifolia*-*Lycium americanum*-Gesellschaft (Pros.-Lyc.-Gesell.; Einheit 13, Kapitel 5.3.1).

Mehrere niederschlagsarme Jahre führen zur Ansiedlung von Gehölzjungpflanzen von *Prosopis ruscifolia* und *Parkinsonia aculeata* und somit zur Verbuschung dieser Gesellschaft.

Diese Gesellschaft entwickelt sich auf stark sandig-tonigen oder stark sandig-lehmigen Böden, meist auf Aufschüttungsstellen die durch Flut oder Windaufwehungen entstanden sind (Abb. 4-9).



**Abb. 4-9:** *Sesuvium portulacastrum*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft auf Sedimentaufschüttungen.

**(9) *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft:** Im Untersuchungsgebiet sind Salzpfannen häufig in flachen ausgetrockneten Flussbetten zu finden (Abb. 4-8). Im Inneren dieser Salzpfannen findet man vorwiegend die eine Zwergstrauchgesellschaft mit *Heterostachys ritteriana*. Die maximal 1 m hohe Halophytenflur fällt durch ihre große Flächenausdehnung und geringe Gesamtartenzahl auf. In den meisten Fällen sind es Reinbestände der einen Art, doch kann diese auch von einzelnen Arten wie *Portulaca*



**Abb. 4-10:** *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft in einem salzhaltigen und ausgetrockneten Flussbett.



*grandiflora*, *Leptochloa fusca* ssp. *uninervia* oder *Alternanthera nodifera* begleitet werden. Charakteristisch für diese Halophyten-gesellschaft sind wechselflockene und salzreiche Standorte mit tonig-sandigen bis sandig-lehmigen und natrium-reichen Oberböden. Auffällig ist der hohe Anteil an offenem Boden (Mittelwert=55%), der in niederschlagsarmen Jahreszeiten von einer weißen Salzkruste bedeckt sein kann (Abb. 4-10).

Die *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft ist im Untersuchungsgebiet weit verbreitet; besonders auf der Außenseite der Mäander und an den Enden der Lagunen kann sie große Flächenausdehnungen erreichen.

#### 4.3.2. Ökologie und Dynamik der Salzmarschen

Da die untersuchten Salzmarschen sich in periodisch wasserführenden Flusssystemen und Einschwemmsenken befinden, werden die Oberböden von fluvialen Sedimentablagerungen bzw. Erosionen beeinflusst. Zudem führen starke Winde in den langen Trockenperioden zu beachtlichen Sedimentverlagerungen in den zum größten Teil offenen Bodenoberflächen der Salzmarschen. Aus diesen Gründen spielt wohl die Bodenart der oberen Bodenhorizonte nur eine untergeordnete Rolle in der Verbreitung der halophilen Gesellschaften. Wie in einer indirekten Gradientenanalyse (Abb. 4-12) dennoch ersichtlich ist, wachsen *Setaria geminata*, *Cynodon niemuensis* und *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia* größtenteils in Standorten mit höheren Tonanteilen im Oberboden, während *Sesuvium portulacastrum*, *Sporobolus pyramidatus*, *Heterostachys ritteriana* und *Sarcocornia ambigua* Standorte mit höheren Sandanteilen im Oberboden besiedeln. Die Bedeutung der Korngrößenanteile des oberen Bodenhorizontes ist dabei wesentlich höher als die des unteren.

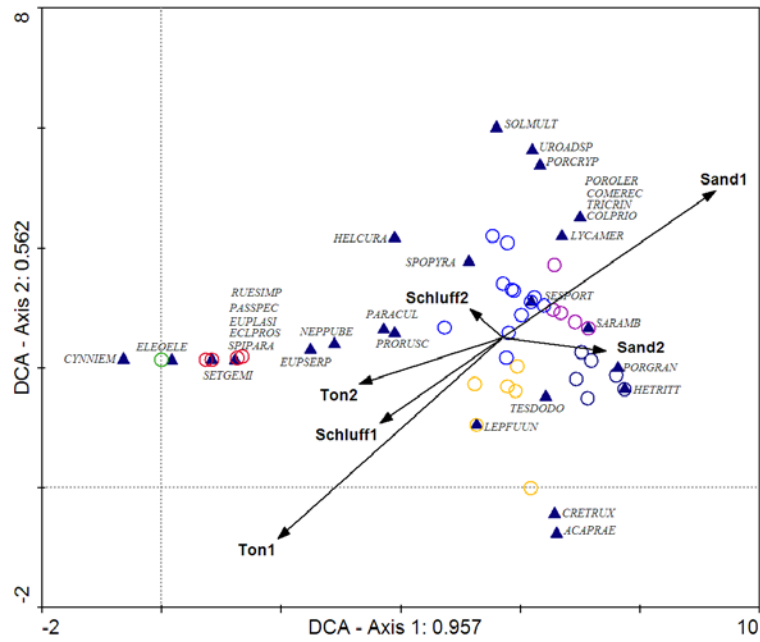
Im Gelände wurden zwar nur schwache Reliefunterschiede an den Ufern der Lagunen und Flussbetten beobachtet, jedoch beeinflussen diese maßgeblich die Sedimentablagerungen, Wasserverfügbarkeit und Dauer der Überschwemmung. Die *Sesuvium portulacastrum*-*Sporobolus pyramidatus*- und die *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaften besiedeln meist höher gelegene wechselflockene Standorte und meiden wechselfeuchte Standorte, die lange überschwemmt werden. Nach extremen Niederschlägen im Jahr 2012 und monatelanger Staunässe konnte ein großflächiges Absterben der *Heterostachys ritteriana*-Populationen beobachtet werden. (Abb. 4-11).

Auch *Sporobolus pyramidatus*- und *Sesuvium portulacastrum*-Bestände verschwanden und erst nach Rückgang des Wassers kamen erste Keimlinge wieder vor. Da diese langandauernden

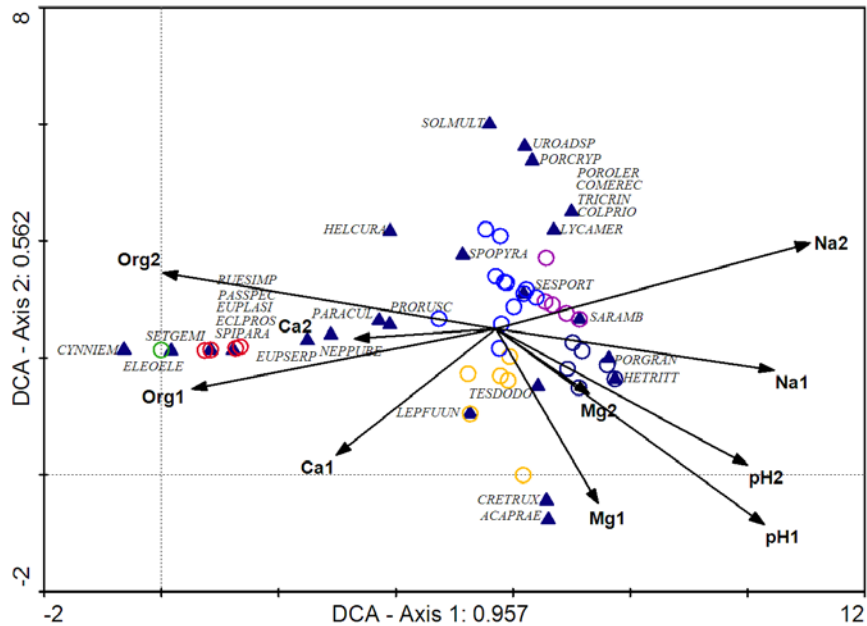
Überschwemmungen periodisch im Chaco auftreten, kann man davon ausgehen, dass dadurch die Populationen in Abständen erneuert werden.



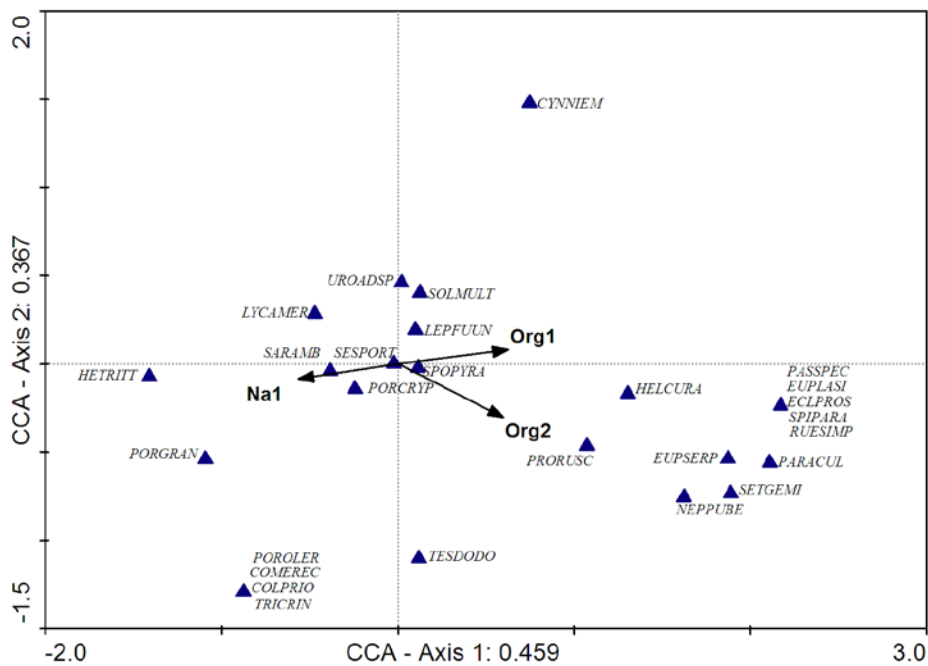
**Abb. 4-11:** Abgestorbene *Heterostachys ritteriana*-Population nach einer langanhaltenden Überschwemmung im Jahr 2012.



**Abb. 4-12:** Ordinationsdiagramm der häufigsten Salzmarsch-Gesellschaften in einer indirekten Gradientenanalyse mit den Bodenarten. Abgebildet werden die Arten (insgesamt 30), die Probenflächen (insgesamt 41) und die Bodenarten: Sand, Schluff und Ton in der oberen (1) und unteren (2) Bodenschicht. Die abgebildeten Pflanzengesellschaften sind: ○ Einheit 2, ○ Einheit 4, ○ Einheit 5, ○ Einheit 6, ○ Einheit 8, ○ Einheit 9, ▲ zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 4-2; Log-file-Daten im Anhang 4-6).



**Abb. 4-13:** Ordinationsdiagramm der häufigsten Salzmarsch-Gesellschaften in einer indirekten Gradientenanalyse mit den chemischen Bodenparametern. Abgebildet werden die Arten (insgesamt 30), die Probenflächen (insgesamt 41) und die Bodenparameter: pH, Natrium (Na), Magnesium (Mg), Calcium (Ca) und Organische Masse (Org) in der oberen (1) und unteren (2) Bodenschicht. Die abgebildeten Pflanzengesellschaften sind: ○ Einheit 2, ○ Einheit 4, ○ Einheit 5, ○ Einheit 6, ○ Einheit 8, ○ Einheit 9, ▲ zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 4-2)



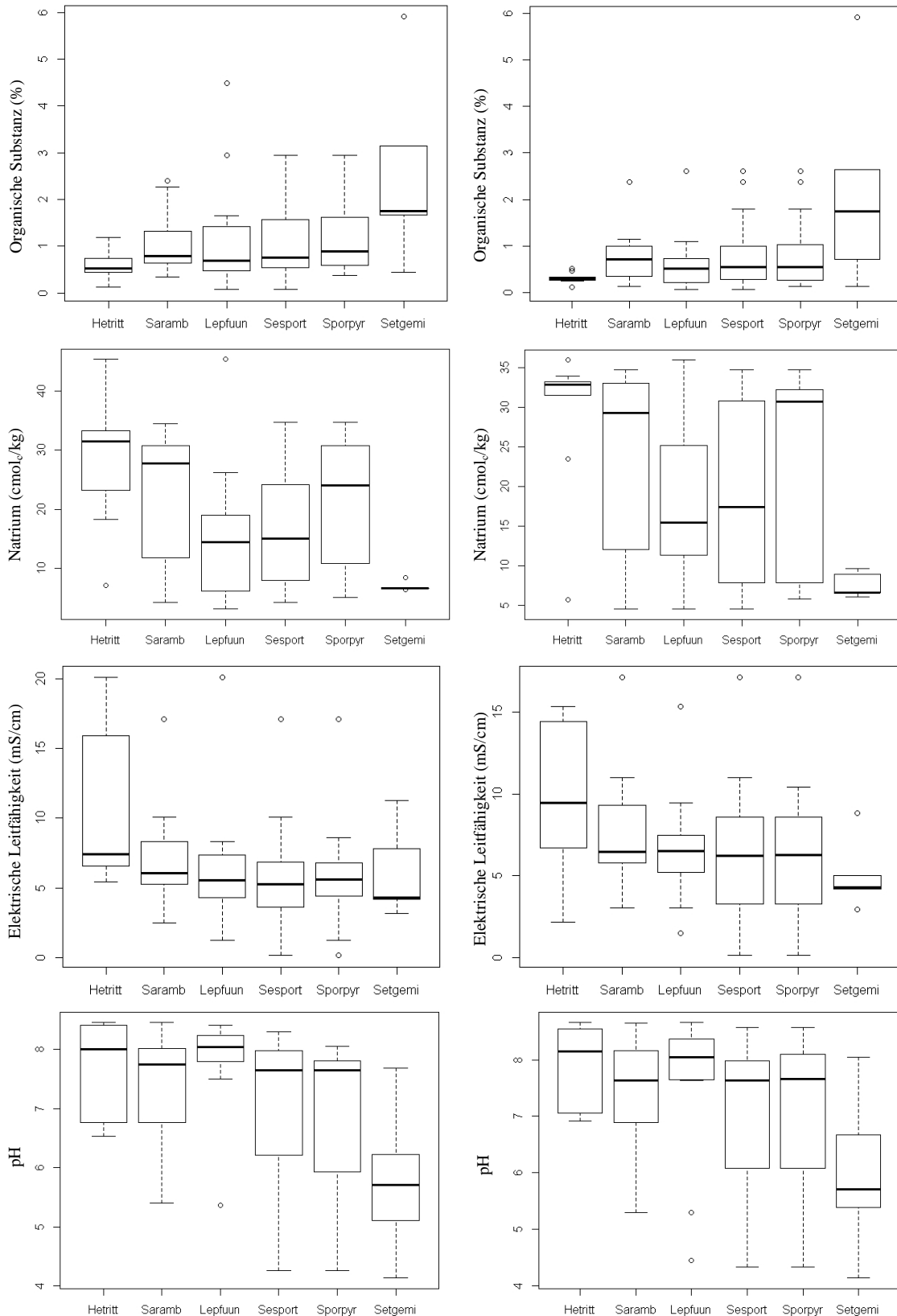
**Abb. 4-14:** CCA – Ordinationsdiagramm der signifikanten Bodenparameter. Abgebildet werden die Arten und die drei signifikanten Bodenparametern: organische Masse in der unteren Bodenschicht (Org2, p-Wert=0,01), organische Masse in der oberen Bodenschicht (Org1, p-Wert=0,03) und Natrium in der oberen Bodenschicht (Na1, p-Wert=0,046). ▲ zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 4-2; Log-file-Daten im Anhang 4-7)

Die chemische Zusammensetzung des Oberbodens kann anhand einer indirekten Gradientenanalyse (Abb. 4-13) eine annähernde Erklärung zur Verbreitung der Gesellschaften in den Salzsteppen geben. Standorte der *Setaria geminata*-Gesellschaft weisen einen höheren Anteil an organischer Substanz auf. Hohe Natriumgehalte im Oberboden fördern die Etablierung der *Sarcocornia ambigua*- und der *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaften. Böden mit höheren Anteile an Magnesium und Calcium dagegen werden gern von der *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft besiedelt.

Mit einer direkten Gradientenanalyse (Abb. 4-14) konnten die organische Substanz und der Natriumgehalt im Oberboden als signifikante Bodeneigenschaften für die Verteilung der Arten festgestellt werden. Hygrophile Arten wie *Setaria geminata*, *Neptunia pubescens* und *Parkinsonia aculeata* kommen in Böden mit höherem Humusanteil vor, während in natriumreichen Böden *Heterostachys ritteriana* und *Sarcocornia ambigua* vorherrschen.

Die Boxplot-Analysen in Abbildung 4-15, die auf Daten der An- und Abwesenheit einiger halophiler Arten in den jeweiligen untersuchten Standorten beruhen, zeigen einen besonders großen Unterschied zwischen den Standorten mit *Heterostachys ritteriana* und *Setaria geminata*. *Setaria geminata* wächst in schwach sauren Standorten, während die anderen Arten alkalische Böden besiedeln. Trotz der Überlappung der Leitfähigkeitswerte im Boden können die Standorte mit *Heterostachys ritteriana* im Vergleich zu den anderen Arten als stark salzhaltig definiert werden.





**Abb. 4-15:** Charakterisierung der Standorte von *Heterostachys ritteriana* (Hetritt), *Sarcocornia ambigua* (Saramb), *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia* (Lepfuun), *Sesuvium portulacastrum* (Sesport), *Sporobolus pyramidatus* (Sporpyr) und *Setaria geminata* (Setgemi). Abgebildet werden Boxplots mit den jeweiligen Daten der organischen Substanz (%), Natriumgehalt (cmol/kg), elektrische Leitfähigkeit (mS/cm) und pH in der oberen (links) und der unteren (rechts) Bodenschicht. Für die standörtliche Charakterisierung zählt die Anwesenheit der halophilen Arten im untersuchten Standort.

Alle untersuchten Standorte weisen natriumbeeinflusste Böden auf. Auch hier ist wieder ein großer Unterschied zwischen den mäßig natriumhaltigen *Setaria geminata*-Standorten und den *Heterostachys ritteriana*-Standorten mit sehr hohen Natriumgehalten im Oberboden ersichtlich. *Sarcocornia ambigua*, *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*, *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus* scheinen an sehr große Variationen des Natriumgehaltes angepasst zu sein. Der stark wechselnde Natrium- und Salzgehalt im Oberboden ist auf die grundwasserbeeinflussten Standorte zurückzuführen.

Die Böden der Salzmarschen weisen insgesamt sehr niedrige Humusgehalte auf. Hohe Salinität, Trockenheit und offene der hohen Sonneneinstrahlung ausgesetzte Bodenoberflächen hemmen die Humusbildung. Im Gegensatz dazu weisen feuchte und mäßig salzhaltige Böden der *Setaria geminata*-Standorte, die durch eine hohe Bodenbedeckung charakterisiert werden, höhere Humusgehalte auf.

Bei mehreren Arten in den untersuchten Salzmarschen ist die Sukkulenz eine typische Eigenschaft, um aufgenommene Salzengen zu verdünnen. Zu den sukkulenten Arten gehören *Heterostachys ritteriana*, *Sarcocornia ambigua*, *Sesuvium portulacastrum*, *Heliotropium currasavicum* und mehrere Arten der Gattung *Portulaca*. Besonders bei *Heterostachys ritteriana* und *Sarcocornia ambigua* konnte in langandauernden Dürreperioden massive Vergilbung und Abwurf der Blätter beobachtet werden, was auf Absalzungsphänomene schließen lässt.

## 4.4. Diskussion

### 4.4.1. Halophytengesellschaften im überregionalen Vergleich

Die differenzierten Gesellschaften in den untersuchten Salzmarschen weisen sowohl physiognomische als auch taxonomische Ähnlichkeiten mit halophilen Gesellschaften auf regionaler, überregionaler und kontinentaler Ebene auf.

Hygrophile Grasfluren, in denen *Setaria geminata* dominiert und *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia* einen hohen Stetigkeitswert erreicht, kommen laut Lewis et al. (1990) auch im argentinischen Chaco vor. Therburg (1997) beschreibt für die Monte-Formation auch eine kleinflächig verbreitete *Cressa truxillensis*-Gesellschaft. Im Untersuchungsgebiet kommen *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia* und *Cressa truxillensis* meist zusammen, jedoch in unterschiedlichen phänologischen Stadien vor und wurden daher in eine Gesellschaft eingeordnet.

Die im Untersuchungsgebiet vorkommende *Cyperus corymbosus*-Gesellschaft wurde auch von Cantero (1999) mit ähnlichen Charakteristiken für die argentinische Pampa beschrieben. Laut Cantero (1999) stehen diese konkav geformten Geländeauschnitte aufgrund edaphischer Eigenschaften (harte Bodenschichten) meist nicht mit dem lokalen salzigen Grundwasser in Verbindung. Für das Untersuchungsgebiet fehlen diesbezüglich genauere Untersuchungen.

*Sarcocornia ambigua* ist nach Alonso & Crespo (2008) vorwiegend an Salzstandorten an den amerikanischen Atlantik-Küsten verbreitet; von Kuba und den umliegenden Karibinseln über Venezuela bis nach Uruguay. Laut Faggi (1985) und Tropicos (2013) kann die Verbreitung dieser Art auch bis zum Süden Patagoniens und den Binnenlandsalzstandorten im

Andenvorland ausgeweitet werden. Eine *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft wurde mit ähnlichen Eigenschaften auch für den Süden Patagoniens (Faggi 1985, Roig et al. 1985), der argentinischen Monte-Formation (Therburg 1997), der argentinischen Pampa (Ragonese & Covas 1947; Cantero 1999) und der Chaco-Pampa-Ebene (Menghi et al. (2001) beschrieben. In allen genannten Gebieten wächst diese artenarme Gesellschaft meist in tonig-salzigen häufig überschwemmten Böden. Auch auf der Insel Kuba kommt nach Borhidi (1996) eine artenarme oder monospezifische Vegetationseinheit mit *Sarcocornia ambigua* auf salzigen und schweren Tonböden vor.

Laut Therburg (1997) ist die *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft in Mittel- und Südamerika auf stark salzhaltigen Böden sowohl im Binnenland als auch in Küstennähe weit verbreitet. Mit ähnlichen Charakteristiken wird diese Gesellschaft für die kolumbianische Halbinsel Guajira (Rieger 1976), für die nördlichen Küsten Venezuelas (Walter & Breckle 1984), für die argentinischen Salinas Grandes (Ragonese 1951), für die Monte-Formation (Therburg 1997) und für die Pampa (Cantero 1999) beschrieben. Die Autoren verwenden auch den Begriff *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft und erwähnen, dass die Einheit vor allem durch ihre große Flächenausdehnung, ihre geringe Gesamtartenzahl sowie durch ihren sehr niedrigen Deckungsgrad auffällt. Laut Rieger (1976) besiedelt sie Standorte auf stark salzhaltigen, sandigen oder schluffigen Feinsedimenten, die stets kalkhaltig sind. Sie meidet Standorte, an denen nach Regenfällen das Wasser oberflächennah stehenbleibt.

Die Grasfluren mit *Spartina spartinae* sind amphitropisch verbreitet und kommen um den Golf von Mexiko und in Südamerika vor. Besonders großflächig sind diese Grasfluren in Zentral-Argentinien (Feldman et al 2009). Laut Lewis et al. (1990) und Hilgert et al. (2003) besiedelt die *Spartina spartinae*-Gesellschaft im argentinischen Chaco stark halomorphe Böden. Begleitarten dieser Gesellschaft sind meist *Sarcocornia ambigua*, *Sesuvium portulacastrum* und *Chenopodium macrospermum*.

Interessanterweise fehlen im Untersuchungsgebiet einige Gattungen der argentinischen Halophytengesellschaften. Bei diesen Gattungen, wie z.B. *Frankenia*, *Suaeda*, *Allenrolfea*, *Puccinellia* und *Distichlis*, handelt es sich hauptsächlich um amphitropische Gattungen mit Verbreitung in gemäßigten Klimazonen. Vermutlich sind diese floristischen Unterschiede auf die erhöhten Jahresniederschläge und Temperaturen des tropisch-subtropischen Klimas im Chaco zurückzuführen. Ähnliche phytogeographische und floristische Unterschiede in Salzstandorten wurden nach Isacch et al. (2006) auch an der Süd-West-Atlantikküste entlang eines Ariditätsgradienten unterschiedlicher Breitengrade (31° S – 43° S) gefunden.

#### 4.4.2. Syntaxonomische Einordnung der Gesellschaften

In Anlehnung an Borhidi et al (1983), Borhidi (1996) und Galán de Mera & Vicente (2006) können die Gesellschaften der Salzmarschen im paraguayischen Chaco syntaxonomisch in drei Klassen eingeordnet werden.

- **Klasse: *Cladietea jamaicensis* Knapp ex Borhidi 1991**  
Helophytenvegetation in Sümpfen, Überschwemmungszonen und an Ufern von Flüssen im tropischen Zentral- und Südamerika.
  - Ordnung: *Scirpo-Eleocharietalia interstinctae* Borhidi & Muñiz in Borhidi et al. 1983

- Sumpfwiesen in Verbindung mit eutrophen oder oligotrophen Süß- oder Brackgewässern.
- Verband: *Sagittario-Eleocharion interstinctae* Borhidi & Del-Risco in Borhidi et al. 1983
  - + Assoziation: *Paspalidietum paludivagi* Del-Risco & Borhidi in Borhidi et al. 1983  
Grasflur mit *Setaria geminata* (Syn. *Paspalidium paludivagum*) als vorherrschende Art, die von anderen helophilen Arten begleitet wird.
  - + *Cyperus corymbosus*-Gesellschaft
- **Klasse: *Ruppia* J.Tx. 1960**
    - Ordnung: *Ruppia* J. Tx. 1960
    - Verband: *Naja guadalupensis-Ruppia* Galán de Mera 2006  
Submerse Wasserpflanzen-Gesellschaften in salzhaltigen neotropischen Gewässern
    - + Assoziation: *Hadulo-Ruppia* Borhidi in Borhidi et al. 1983  
(*Ruppia* -Gesellschaft)
  - **Klasse: *Batidi-Salicornietea* (Knapp 1964) Borhidi 1991**  
Halophytenvegetation, die aus Blattsukkulente-Zwergsträuchern, anuellen und ausdauernden Sukkulente und Gräsern mit hoher osmotischer Saugspannung besteht. Die hohe Salzkonzentration im oberen Bodenhorizont verhindert die Etablierung von höherer Gehölzvegetation.
    - Ordnung: *Batidi-Salicornietalia ambiguae* (Knapp 1964) Borhidi 1991  
Neotropische Halophytenvegetation bestehend größtenteils aus sukkulenten Zwergsträuchern.
    - Verband: *Salicornion ambiguae* Faggi 1985
    - + *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft
    - + *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft
    - Ordnung: *Distichlio-Spartinetalia* (Chapman 1960) Borhidi & Del Risco in Borhidi et al 1979 (1983)
    - Verband: *Distichlion spicatae* (Chapman 1960) Borhidi & Del-Risco in Borhidi et al (1979) 1983  
Neotropische Grasfluren mit Poaceen und Cyperaceen in salzhaltigen Standorten
    - + *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft
    - + *Spartina spartinae*-Gesellschaft
    - + *Sesuvium portulacastrum-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft

#### 4.4.3. Ökologische Eigenschaften der Salzsteppen

Die floristischen Unterschiede salzhaltiger Standorte sind nach Cantero et al. (1998b) auf drei Faktoren zurückzuführen: a) Variationen in der chemischen Komposition und den saisonalen Dynamiken der Bodenlösungen in den oberen Bodenhorizonten, b) die Salinität und Dynamik des Grundwassers, und c) die Überflutungsdauer in der Regenperiode. Auch nach Ruiz Posse et al. (2007) wird die Anwesenheit bestimmter Pflanzenarten vom Salzgehalt, den Texturunterschieden und der Topographie in enger Verbindung mit der hydrischen und

äolischen Dynamik der Zone bestimmt. Untersuchungen im Untersuchungsgebiet (Naturreservat Campo Maria) von Glatzle et al. (2006) zeigen, dass die Dynamik der Bodensalinität stark vom Relief, den Wetterbedingungen und der Vegetation abhängig ist. Messungen während drei Jahren in einer Salzlagune und den umliegenden Uferzonen zeigen einen drastischen Anstieg des Grundwasserspiegels und Reduzierung der Leitfähigkeit des Grundwassers nach Niederschlägen. Der mittlere Grundwasserspiegel in der Lagune lag bei 0,6 m und in der Uferzone bei 1,2 m unter der Oberfläche. Die gemessene mittlere Leitfähigkeit des Grundwassers dagegen war in der Uferzone sechs mal höher als in der Lagune.

Der pflanzenverfügbare Wassergehalt und die Salinität im Boden werden weitestgehend als die entscheidenden Umweltfaktoren für die räumliche Verteilung der Halophyten in Kontinentalsalzstellen verantwortlich gemacht (Lewis et al. 1990, Cantero 1999, Menghi et al. 2001). Laut Menghi et al. (2001) tritt der floristische Hauptgradient in zentralargentinischen hygrohalophilen Gesellschaften in Verbindung mit einem komplexen physischen Gradienten auf: von Zonen mit langanhaltender Überschwemmung bis zu höher gelegenen Zonen, die durch lange Dürre- und Salinitätsperioden charakterisiert sind. Die Salzverhältnisse allein konnten auch nach Therburg (1997) in der argentinischen Provinz Mendoza nicht für die Ausbildung der verschiedenen Halophytengesellschaften verantwortlich gemacht werden, da sich die Leitfähigkeitswerte der Böden überlappen. Auch in den Salzmarschen im Chaco Boreal sind sowohl der Salzgradient als auch die unterschiedliche Wasserverfügbarkeit im Boden für die Artenzusammensetzung verantwortlich.

Bezüglich der von Le Houérou (1993) vorgeschlagenen Klassifikation der Halophyten nach der Wasserverfügbarkeit, gehört die *Ruppia maritima*-Gesellschaft zur hydrohalophytischen Vegetation und die *Sesuvium portulacastrum-Sporobolus pyramidatus*- und die *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaften zu den xerohalophytischen. Die restlichen differenzierten Gesellschaften können den hygro- bzw. den mesohalophytischen Standorten zugeordnet werden. Xerohalophyten-Standorte weisen nach Breckle (1976) dann die höchsten Salzgehalte auf, wenn die Dürrebelastung vor Einsetzen stärkerer Regen besonders groß ist.

Laut Feldman et al. (2008) verursacht die Bodentrockenheit durch Salinität einen höheren Deckungsgrad von C<sub>4</sub>- und CAM-Pflanzen in Regionen mit einem positiven bis neutralen Wasserhaushalt (Pampa und Espinal in Argentinien). Dieses konnte im Chaco, wo es sowieso ein gewisses Wasserdefizit gibt und C<sub>4</sub>- und CAM-Pflanzen in allen Vegetationstypen ohne Rücksicht auf Bodensalinität dominieren, nicht nachgewiesen werden.

Viele Arten der Subfamilie Chenopodioideae (Amaranthaceae) sind für ihren Salzreichtum und ihre Natriumvorliebe bekannt. Natriumchlorid fördert bei vielen Chenopodioideen in bestimmten Konzentrationsbereichen das Wachstum (Albert 1982). *Heterostachys ritteriana* und *Sarcocornia ambigua*, zwei Arten der Chenopodioideae, kennzeichnen auch im Untersuchungsgebiet stark salzhaltige und natriumreiche Habitate.

Die Ausbildung mit *Heterostachys ritteriana* kennzeichnet sehr salzreiche und wechsellückene Böden (Therburg 1997; Ragonese & Piccinini (1977). Laut Rieger (1976) verändert sich die *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft nur unwesentlich in ihrer Physiognomie in den verschiedenen Jahreszeiten.

Grasfluren mit *Spartina spartinae* wachsen laut Feldman et al. (2007) in tiefergelegenen Zonen mit schwach dränierten, alkalischen und hydro-halomorphen Böden. Wie Studien aus

Argentinien zeigen, ist die Dynamik von *Spartina spartinae*-Grasfluren an häufige Brände angepasst (Feldman & Lewis 2005; Feldman et al. 2009).

Die *Cynodon niemfuensis*-Gesellschaft zeigt einen starken Einfluss der Weidewirtschaft im Untersuchungsgebiet und kann somit als anthropogene Gesellschaft definiert werden. Die *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*- und die *Sesuvium portulacastrum*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaften sind Pioniere auf gestörten Standorten. Diese Störungen können sowohl natürlichen Ursprungs als auch anthropogen sein. An den Ufern der Lagunen und Flussbetten wachsen *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus* häufig auf sandigen Sedimentaufschüttungen. Durch Sedimentaufschüttungen entstehen nach Ungar (1972) mikrotopographische Änderungen, die die Feuchtigkeit und Salinität reduzieren. Arten mit geringerer Salztoleranz besiedeln diese Aufschüttungen und so fängt eine Sukzessionsreihe an. Bei den Sedimenten handelt es größtenteils um Sande und daher können laut Medina et al. (2008) *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus* als Psammohalophyten bezeichnet werden.

Die weltweit verbreitete *Ruppia maritima* besitzt die wohl am weitesten angepasste Salztoleranz aller submersen Gefäßpflanzen. Die Keimung der Samen ist nach Untersuchungen in der Bucht von Florida jedoch bei geringen Salzgehalten am höchsten (La Peyre & Rowe 2003). Im Chaco scheint diese Gesellschaft sehr stark von den Wetterbedingungen abhängig zu sein. Nach großen Niederschlägen und die damit verbundene Wasseransammlung und Reduzierung der Salinität werden die Keimung und das Wachstum dieser Pflanzen gefördert.

## **5. Gesellschaften und strukturelle Diversität der Gehölzvegetation salzhaltiger Standorte im paraguayischen Chaco**

### **5.1. Einleitung**

Der Ost-West-Niederschlagsgradient im Chaco Boreal spielt auf Landschaftsebene eine entscheidende Rolle. Während der feuchte Ostchaco aus einem xeromesophytischen Wald-Palmsavannen-Mosaik besteht, prägen xerophytische Waldformationen das Landschaftsbild im trockenen zentral-westlichen Chaco (Ramella & Spichiger 1989, Spichiger et al. (1991), Prado 1993a). Die Struktur und Artenzusammensetzung der Waldgesellschaften werden laut Navarro et al. (2011) signifikant vom Niederschlagsgradient und von der Drainage-Kapazität des Bodens beeinflusst.

Die Wasserverfügbarkeit ist im Chaco ein offensichtlicher Minimumfaktor. Innerhalb der Vegetationszonen werden schon bei geringsten hydrischen Variationen Veränderungen der Pflanzengesellschaften und Lebensräume deutlich (Ramella & Spichiger 1989, (Mitlöhner 1990). Geringe Niveauunterschiede von wenigen Zentimetern sowie Böden, die vom reinen Sand zum undurchlässigen Lösslehm oder Salzton reichen, schaffen Voraussetzungen für eine Fülle von verschiedenen Artenzusammensetzungen (Esser 1982).

Die Gehölzvegetation im paraguayischen Chaco ist in den letzten Jahrzehnten auf Landschafts- und Formationsebene in verschiedenen Studien untersucht worden (Tortorelli 1966, Esser 1982, Ramella & Spichiger 1989, Huespe et al. 1991, Spichiger et al. 1991, Prado 1993a, 1993b, Mereles 2005). Von Spichiger et al. (1991) wird sowohl der xerophytische als auch der mesoxerophytische Landschaftskomplex im Chaco Boreal in jeweils zonale, extrazonale und azonale Formationen eingeteilt. In einer Übersicht der Vegetationsformationen im paraguayischen Chaco klassifiziert Mereles (2005) 22 Gehölzeinheiten und unterscheidet diese nach ihren hydrologischen und edaphischen Eigenschaften. Aus den unterschiedlichen Ansätzen geht hervor, dass die salzbeeinflussten Gebiete als eine Übergangszone angesehen werden können, die von zonalen Formationen sowohl des trockenen als auch des feuchten Chaco und azonalen Formationen geprägt wird.

Ökologische und pflanzensoziologische Untersuchungen der Gehölzvegetation im paraguayischen Chaco gibt es nur wenige. Entlang des Niederschlagsgradienten wurde von Mitlöhner (1990) die Konkurrenz der Holzgewächse in Trockenwald-Formationen und von Navarro et al. (2011) der Zusammenhang zwischen Bodeneigenschaften und Waldgesellschaften untersucht. Pflanzensoziologische Untersuchungen wurden von Galán de Mera (2001) sowohl im feuchten als auch im trockenen Chaco und von Navarro (2005) und Navarro et al. (2006) im Biosphärenreservat im Norden des paraguayischen Chaco durchgeführt. An den salzbeeinflussten Standorten gab es bisher noch keine ökologisch-pflanzensoziologischen Untersuchungen.

Anhand originaler pflanzensoziologischer Vegetationsaufnahmen und Strukturmessungen werden in diesem Kapitel die Gesellschaften der salzbeeinflussten Gehölzvegetation im paraguayischen Chaco beschrieben und sowohl ökologisch als auch strukturell charakterisiert.

## 5.2. Methoden

### 5.2.1. Vegetationsaufnahmen

In den Sommermonaten 2010 - 2012 wurden in salzbeeinflusster Gehölzvegetation kontinuierliche und diskontinuierliche je ungefähr 100 m lange Transekte entlang des Salzgradienten (ausgehend von den Ufern der Salzstellen) angelegt. In jedem Untersuchungsort wurden jeweils ein kontinuierliches und mehrere diskontinuierliche Transekte untersucht. Insgesamt wurden 236 stratifiziert-randomisierte Probeflächen von 100 m<sup>2</sup> in physiognomisch unterscheidbarer homogener Vegetation angelegt und pflanzensoziologisch untersucht (Anhang 5-1). In jeder Untersuchungsfläche wurden der Deckungsgrad sowie die maximale Höhe der Vegetation und jeder Vegetationsschicht geschätzt. Zudem wurden die Deckung der Streuschicht, des Totholzes und des offenen Bodens notiert. Von jeder Probefläche wurde nach Vegetationsschicht eine Artenliste angefertigt mit genauen Angaben zur Wuchsform und Artmächtigkeit jeder Art nach der erweiterten Braun-Blanquet-Skala (Braun-Blanquet 1964, Wilmanns 1998). Außerdem wurden alle Gehölze mit einem Brusthöhendurchmesser BHD  $\geq 10$ cm innerhalb der Untersuchungsflächen gezählt und ihre Höhe und BHD gemessen. Bei unter 1,3 m verzweigten Stämmen, wo mindestens ein Teilstamm einen BHD  $\geq 10$ cm erreichte, wurden alle Teilstämme einzeln gemessen und mit der Wurzel der Quadratsummen ein BHD-Wert für das jeweilige Individuum ermittelt.

Einzelne vom Boden her separate Stämme eines Individuums, wie es z.B. häufig bei *Salta triflora* zu beobachten ist, wurden als einzelne Individuen gemessen und notiert.

### 5.2.2. Bodenanalysen

In 61 Probeflächen wurde jeweils ein 40 cm tiefes Bodenprofil angelegt, um Bodenproben von den jeweiligen Bodenhorizonten zu entnehmen (Anhang 5-3).

Die Analysen der Bodenproben wurden im Departamento de Suelos y Ordenamiento Territorial der Fakultät für Agrarwissenschaften (Universidad Nacional de Asunción) durchgeführt. Von den Bodenproben wurden jeweils die Korngrößenverteilung, pH-Wert, Organische Substanz, Calcium-, Magnesium- und Natriumgehalt sowie die Elektrische Leitfähigkeit analysiert.

Die Bestimmung der Korngrößenverteilung erfolgte durch das Aräometer-Verfahren nach Bouyoucos (1962). Der Gehalt an organischer Substanz wurde durch die Walkley-Black-Methode (Lichterfelder Methode) mit nasser Veraschung der organischen Substanz mittels eines Gemisches aus Kaliumdichromat und Schwefelsäure ermittelt (nach Soil Survey Staff 1996).

Mittels eines pH-Meters wurde die Bodenreaktion (pH-Wert) potentiometrisch in destilliertem Wasser gemessen. Die elektrische Leitfähigkeit (Salinität) wurde in konstanter Temperatur von 25°C konduktometrisch mit einem Leitfähigkeitsmessgerät ermittelt. Die Bestimmung der Anteile wasserlöslicher Kationen (Calcium, Magnesium und Natrium) erfolgte mittels Atomabsorptionsspektrometrie.



Für die statistische Auswertung wurden die analysierten Bodenparameter der Horizonte eines jeden Profils proportional in eine jeweils 20 cm mächtige obere und untere Bodenschicht umgerechnet.

### **5.2.3. Datenauswertung**

#### *Klassifikation und multivariate Analysen*

Die im Gelände aufgenommenen Artdaten wurden in die Vegetationsdatenbank Turboveg (Hennekens & Schaminée 2001) eingetragen. Die Klassifikation der Vegetationseinheiten wurde mit der in JUICE (Tichý 2002) enthaltenen und nach Roleček et al. (2009) modifizierten TWINSPAN-Analyse (two-way indicator species analysis; Hill 1979) durchgeführt. Damit die TWINSPAN-Analyse eine Gewichtung von sehr abundanten Arten gegenüber den weniger abundanten vornehmen konnte, wurden Pseudospecies und Cut Levels gesetzt. Die 4 Cut Levels wurden auf 0, 5, 25 und 50 % Deckungsgrad festgelegt.

Mit dem Programm CANOCO, Version 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002) wurde mittels Ordinationen die Klassifikation der Vegetationseinheiten überprüft und eventuelle Zusammenhänge zwischen der Artenzusammensetzung bzw. den Vegetationsaufnahmen und den standörtlichen Parametern untersucht.

Um herauszufinden, wie hoch die Variabilität und Heterogenität in der Artenzusammensetzung der Vegetationsaufnahmen ist, wurden Korrespondenzanalysen (DCA - Detrended Correspondence Analysis, Hill & Gauch 1980) durchgeführt. Dabei wurden seltene Arten abgewichtet und eine log-Transformierung vorgenommen. Bei Datensätzen mit einer Gradientenlänge  $\leq 3$  wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA – principal component analysis) verwendet.

Um bei der direkten Gradientenanalyse (CCA – Canonical Correspondence Analysis, ter Braak 1987) herauszufinden, wie signifikant die Bodenparameter mit der Artenzusammensetzung in den Aufnahmen in Verbindung standen, wurde ein unbeschränkter Monte-Carlo-Permutationstest mit 999 Permutationen durchgeführt. Die Parameter wurden schrittweise reduziert und auf ihren Zusammenhang mit der Artenverteilung getestet. Wie Leyer & Wesche (2007) vorschlugen, wurden dabei nur diejenigen in das Regressionsmodell einbezogen, die einen signifikanten Beitrag ( $p \leq 0,05$ ) zur Erklärung der Artenverteilung lieferten.

#### *Strukturanalysen*

Anhand von Höhen- und Brusthöhendurchmesser (BHD)-Messungen aller Gehölze mit einem BHD  $\geq 10$  cm in den jeweiligen Probeflächen wurde die Struktur der Arten und Vegetationseinheiten analysiert.

In Anlehnung an Lamprecht (1986) wurden die absolute Abundanz (Individuen/Art), absolute Frequenz (Auftreten bzw. Fehlen einer Art in den einzelnen Probeflächen) und absolute Dominanz (Summe der individuellen Stammkreisflächen in  $m^2$  einer Art) für jede Art pro Vegetationseinheit ermittelt.

Um annähernde strukturelle Vergleiche der betreffenden Vegetationseinheiten zu ermöglichen, wurde der Bedeutungswert-Index (IVI – Importance-Value-Index) nach Curtis & McIntosh (1951) für jede Art berechnet. Der IVI besteht aus der Summe der relativen Abundanz (prozentualer Anteil jeder Art an der Gesamt-Individuenzahl), relativen Frequenz (prozentualer Anteil an der Summe der absoluten Frequenzen) und relativen Dominanz (prozentualer Anteil einer Art an der Gesamtstammkreisfläche).

Die univariat-statistischen Analysen wurden mit den Programmen *Excel* und *R* durchgeführt.

## 5.3. Ergebnisse

### 5.3.1. Klassifikation und Beschreibung der Gesellschaften

In den salzbeeinflussten Habitaten wurden anhand originaler Vegetationsaufnahmen zehn Vegetationseinheiten unterschieden. Die differenzierten Gesellschaften kommen entlang eines Gradienten unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit und Salinität vor. Die Arten- und Strukturdiversität der Gehölzvegetation nimmt von den salzreichen zu den salzarmen Standorten zu und der Anteil an halophilen Arten ab (Tabelle 5-1 und Anhang 5-2).

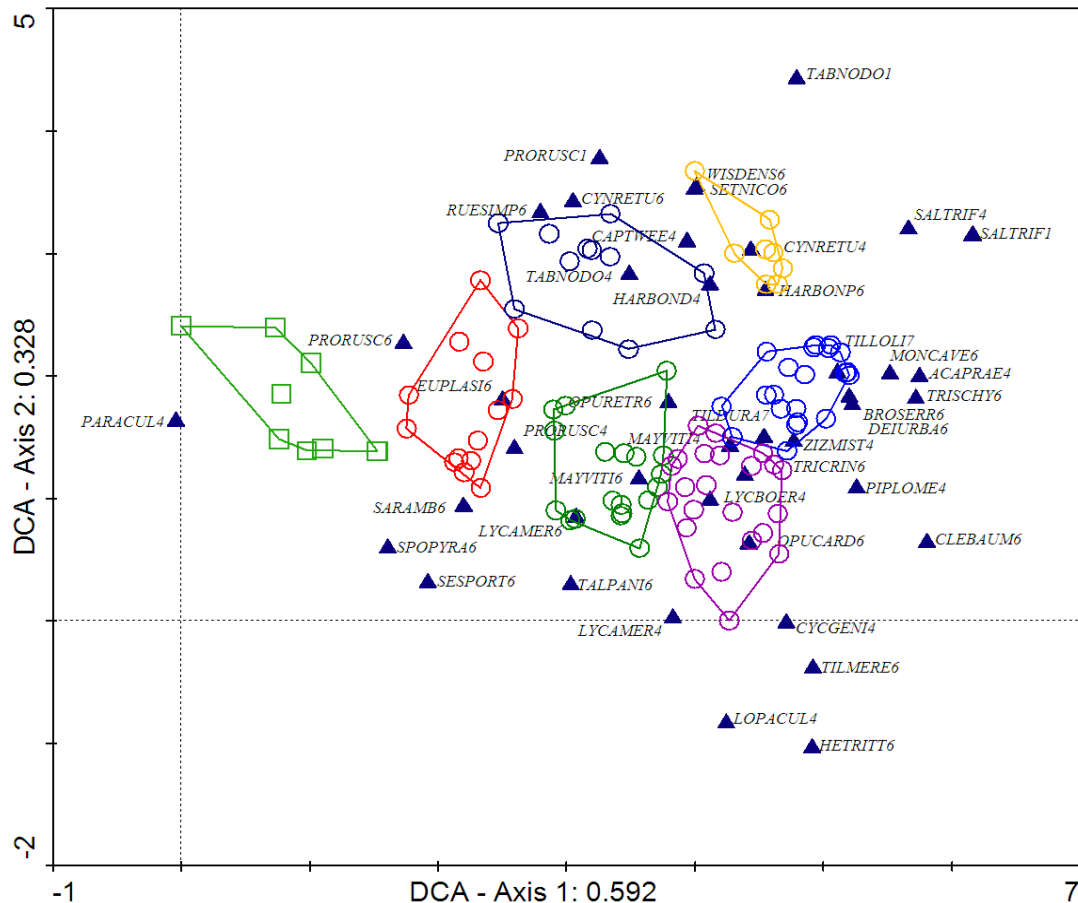
Die Gehölzgesellschaften auf salzreichen und periodisch überfluteten Böden werden in DCA-Ordinationsdiagramm (Abb. 5-2) dargestellt. Die erste Achse zeigt den Feuchtigkeitsgradienten von der hygrohalophilen *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft bis zur xerohalophilen *Piptadeniopsis lomentifera-Lycium americanum*-Gesellschaft. Die Verteilung der Gesellschaften auf der zweiten Achse wird vom Salzgehalt im Oberboden bestimmt.

**10) *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft:** offene 4 m hohe Gebüschgesellschaft, in der *Parkinsonia aculeata* dominiert. Die neotropisch weitverbreitete Pionierstrauchart *Parkinsonia aculeata* besiedelt im paraguayischen Chaco meist tonige, saure und staunasse Standorte in periodisch überfluteten Senken. Im feuchten Chaco kommt diese Art oft in gestörten *Copernicia alba*-Palmsavannen vor.

Im Untersuchungsgebiet wurde diese Gesellschaft in feuchten Einschwemmsenken oder an den Ufern der Lagunen gefunden (Abb. 5-1). Die Strauchschicht besteht aus *Parkinsonia aculeata* und einzelnen *Copernicia alba*-Palmen. Die Differentialarten der Krautschicht sind *Parkinsonia aculeata*, *Copernicia alba*, *Euphorbia serpens* und Feuchtezeiger wie *Neptunia pubesens*, *Solanum glaucophyllum*, *Alternanthera paronychioides* ssp. *chacoensis*, *Setaria geminata* und *Sesbania virgata*.



**Abb. 5-1:** *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft an der Laguna Rojas Silva.



**Abb. 5-2: DCA – Ordinationsdiagramm der Gehölzgesellschaften auf salzhaltigen und periodisch überfluteten Böden.** Abgebildet werden 43 Arten und die Vegetationsaufnahmen (insgesamt 107) der jeweiligen Pflanzengesellschaften: □ 10) *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft, ○ 11) *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft, ○ 12) *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft, ○ 13) *Prosopis ruscifolia-Lycium americanum*-Gesellschaft, ○ 14) *Lycium americanum-Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft, ○ 15) *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft, ○ 16) *Piptadeniopsis lomentifera-Lycium americanum*-Gesellschaft, ▲ zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 5-2, Log-file-Daten im Anhang 5-4).

Begleitend treten im Untersuchungsgebiet krautige Halophyten wie *Heliotropium curassavicum*, *Sporobolus pyramidatus*, *Sesuvium portulacastrum*, *Sarcocornia ambigua* und *Prosopis ruscifolia* auf.

**11) *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft:** Pioniergebüsch auf tonigen, salzhaltigen und periodisch überfluteten Böden. Die offene und 4 m hohe Strauchschicht wird von *Prosopis ruscifolia* dominiert (Abb. 5-3). Weitere Differentialarten sind *Copernicia alba* und *Lycium nodosum*.

Die Krautschicht besteht aus *Euphorbia lasiocarpa*, *Stemodia ericifolia* und halophilen Arten wie *Sporobolus pyramidatus*, *Sesuvium portulacastrum*, *Sarcocornia ambigua*, *Heliotropium curassavicum* und *Atriplex eximia*.

An den Ästen des *Prosopis ruscifolia* ist häufig die hemiparasitisch-epiphytische *Phoradendron argentinum* (Santalaceae) zu beobachten.

Obwohl diese Gesellschaft räumlich direkt neben der *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft vorkommt, kann sie durch das Auftreten von *Atriplex eximia* und das Fehlen von Feuchtezeigern wie *Parkinsonia aculeata*, *Neptunia pubescens* und *Sesbania virgata* gut unterschieden werden.



**Abb. 5-3:** *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft am Riacho González.

**12) *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft:** Diese hygrophile Einheit (Abb. 4-4) kommt in periodisch überfluteten Senken mit tonigen, schwach dränierten Böden vor. Die dominante Art in der Strauch- und Baumschicht *Prosopis ruscifolia* kann in einigen Fällen eine Höhe von 6 m erreichen. Die Gebüschgesellschaft erreicht eine mittlere Höhe von 3,5 m. Weitere Differentialarten in der offenen Strauchschicht sind *Acacia caven* und *Capparicordis tweediana*. Begleitende Arten sind *Cynophalla retusa* und *Tabebuia nodosa*.

Differentialarten der Krautschicht sind *Evolvulus convolvuloides*, *Desmanthus virgatus*, *Lycium nodosum*, *Prosopis hassleri*, *Ayenia odonellii*, *Ruellia simplex* und *Setaria nicorae*. Das Auftreten von *Evolvulus convolvuloides* und *Ayenia odonellii* und das Fehlen krautiger und zwergstrauchartiger Halophyten, wie *Sporobolus pyramidatus*, *Sesuvium portulacastrum*, *Sarcocornia ambigua* und *Lycium americanum* unterscheidet diese Gesellschaft von anderen *Prosopis ruscifolia*-Gesellschaften.



**Abb. 5-4:** *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft in der Reserva Natural Yaguarete Porã.

**13) *Prosopis ruscifolia-Lycium americanum*-Gesellschaft:** Gebüschgesellschaft mit zwei klar ausgebildeten Strauchschichten. Die untere Strauchschicht, die von *Lycium americanum* dominiert wird, erreicht eine durchschnittliche Höhe von 1,2 m. Die obere Strauchschicht erreicht 4 m und wird von *Prosopis ruscifolia* dominiert. Eine Baumschicht fehlt oder es kommen nur einzelne niedrige Bäume vor. Weitere Differentialarten der Strauchschicht sind *Lophocarpinia aculeatifolia*, *Prosopis rojasiana* und *Maytenus vitis-idaea*.



Typische Arten in der Krautschicht sind *Sesuvium portulacastrum*, *Sporobolus pyramidatus*, *Sarcocornia ambigua*, *Talinum paniculatum* und *Sclerophylax spinescens*.

Im Gegensatz zur *Prosopis ruscifolia*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft fehlt in dieser Gesellschaft *Copernicia alba* und es treten xerohalophile Gehölzarten auf. In der Krautschicht werden Feuchtezeiger durch sukkulente Krautarten ersetzt und *Heliotropium curassavicum* kommt nicht mehr vor.

**14) *Lycium americanum*-*Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft:** diese Gebüschgesellschaft kommt in meist nur 10 m breiten Streifen an den Rändern trockener Salzpfannen vor (Abb.5-5). Sie ist ebenfalls durch zwei Strauchschichten gekennzeichnet. Die Differentialarten in der unteren Strauchschicht, die eine durchschnittliche Höhe von 1,6 m erreicht, sind *Cyclolepis genistoides* und *Lycium americanum*. Die obere Strauchschicht erreicht eine Höhe von 4 m und besteht aus *Prosopis ruscifolia*, *Lophocarpinia aculeatifolia* und *Lycium boerhaviaefolium*. Als begleitende Art tritt häufig *Maytenus vitis-idaea* auf.

Die Kennart der Krautschicht ist die auf dem Boden lebende *Tillandsia mereliana*. Weitere Differentialarten der Krautschicht sind *Deinacanthon urbanianum*, *Opuntia elata* var. *cardiosperma*, *Talinum paniculatum*, *Trichloris crinita* und *Heterostachys ritteriana*, die meist am äußeren Rand zu den Salzpfannen vorkommt. Typische Epiphyten dieser Gesellschaft sind *Tillandsia mereliana* und *Tillandsia duratii* var. *saxatilis*.



**Abb. 5-5:** *Lycium americanum*-*Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft am Rand der Salzpfannen im Naturreservat Chaco Lodge

Diese Gesellschaft kann von der *Prosopis ruscifolia*-*Lycium americanum*-Gesellschaft durch das Auftreten von *Cyclolepis genistoides*, *Tillandsia mereliana*, *Heterostachys ritteriana* und *Deinacanthon urbanianum* unterschieden werden. Halophyten wie *Sesuvium portulacastrum*, *Sporobolus pyramidatus* und *Sarcocornia ambigua* kommen nur noch vereinzelt vor.

**15) *Prosopis ruscifolia*-*Tabebuia nodosa*-Gesellschaft (15):** hygrophile Waldgesellschaft, die eine mittlere Höhe von 6,4 m erreicht und in periodisch überfluteten Senken vorkommt (Abb. 5-6).

Differentialarten der Baumschicht sind *Prosopis ruscifolia*, *Tabebuia nodosa*, *Caesalpinia paraguariensis* und *Salta triflora*. In der Strauchschicht, die eine mittlere Höhe von 3,7 m erreicht, kommen *Salta triflora*, *Achatocarpus praecox*, *Cynophalla retusa*, *Maytenus vitis-idaea* und *Bougainvillea campanulata* vor.



**Abb. 5-6:** *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft in der Reserva Natural Fortín Salazar.

Differentialarten der Krautschicht sind *Ruellia simplex*, *Ruellia hygrophila*, *Aechmea distichanta* var. *schlumbergeri* und *Carlowrightia sulcata*. Begleitend treten *Harrisia bonplandii* und *Setaria nicorae* auf. Charakteristische Epiphyten sind *Selenicereus setaceus* und *Tillandsia recurvifolia*.

**16) *Piptadeniopsis lomentifera-Lycium americanum*-Gesellschaft:** Zwischen den halophilen Gebüschgesellschaften und den Waldgesellschaften kann häufig eine heterogene Übergangsgesellschaft, in der Arten mit höherer Stetigkeit fehlen, beobachtet werden. Bei der Einheit handelt es sich um eine niedrige Waldgesellschaft (mittlere Höhe von 5 m), die in der Baumschicht aus *Piptadeniopsis lomentifera*, *Bougainvillea campanulata*, *Salta triflora* und *Ziziphus mistol* besteht. Selten treten *Ceiba chodatii* und *Stetsonia coryne* auf.

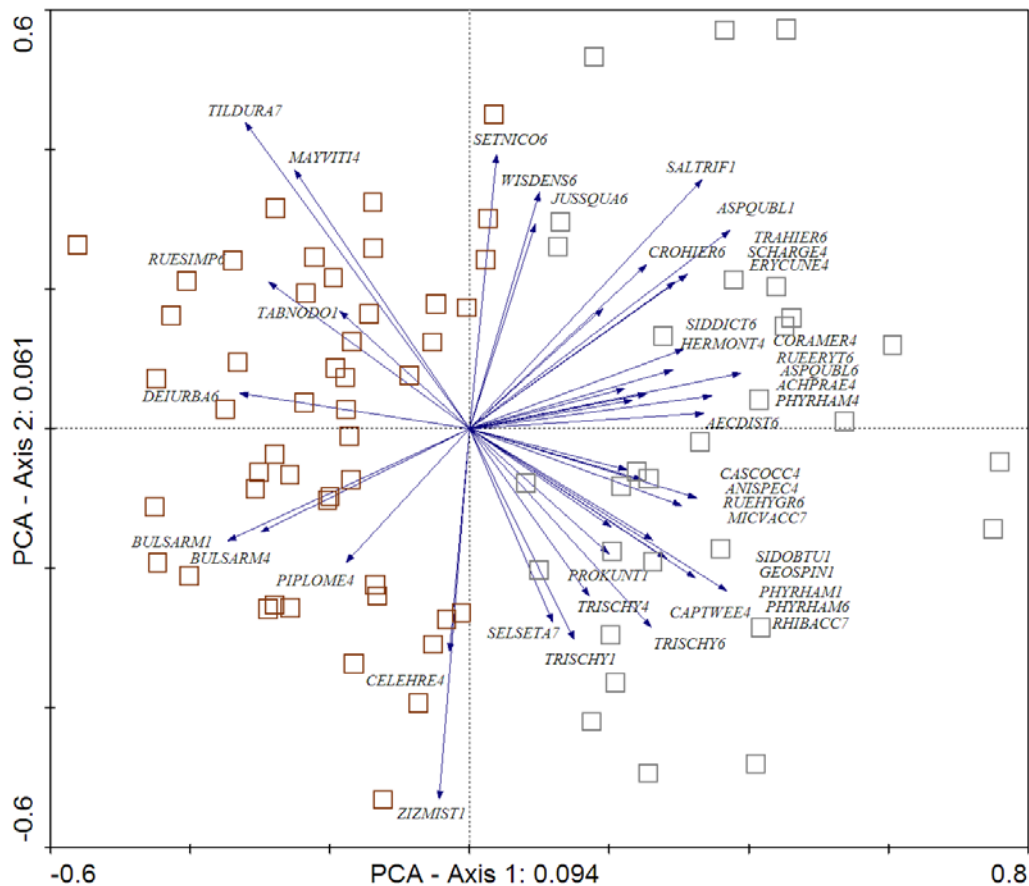
Differentialarten der Strauchschicht sind *Piptadeniopsis lomentifera*, *Lycium americanum*, *Prosopis rojasiana*, *Lycium boerhaaviaefolium*, *Trithrinax schizophylla* und *Cereus forbesii*. Begleitende und weitverbreitete Arten sind *Maytenus vitis-idaea*, *Cynophalla retusa*, *Sarcotoximum salicifolium*, *Salta triflora* und *Acacia praecox*.

Differentialarten der Krautschicht sind *Lycium americanum*, *Alternanthera kurtzii*, *Echinopsis rhodotricha*, *Monvillea cavendishii*, *Cleistocactus baumannii*, *Trichloris crinita*, *Deinacanthon urbanianum*, *Bromelia hieronymi*, *Setaria nicorae* und *Wissadula densiflora*. Selten treten *Selaginella sellowii*, *Sida dictyocarpa*, *Opuntia elata* var. *cardiosperma* und *Basistemon spinosus* auf.

Charakteristische Lianen und Epiphyten sind *Marsdenia castillionii*, *Tillandsia reichenbachii* und die weitverbreiteten *Tillandsia loliacea* und *Tillandsia duratii* var. *saxatilis*.

Diese Gesellschaft kann von der *Lycium americanum-Cyclolepis genistoides* Gesellschaft durch die differenzierte Baumschicht mit *Piptadeniopsis lomentifera*, *Ziziphus mistol* und *Salta triflora* sowie durch das Fehlen krautiger Halophyten und das seltene Auftreten von *Prosopis ruscifolia*, *Cyclolepis genistoides* und *Tillandsia mereliana* unterschieden werden. Im Gegensatz zur *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis* Gesellschaft treten *Trichloris crinita* und *Tillandsia reichenbachii* auf. Außerdem kommen *Bulnesia sarmientoi*, *Ruellia simplex* und *Gouinia paraguayensis* selten oder gar nicht vor.

Die Waldgesellschaften treten meist, wie im Vegetationsprofil (Abb. 5-9) ersichtlich ist, an etwas höher gelegenen Standorten im Anschluss an die oben beschriebenen halophilen Gebüschgesellschaften auf. Die zwei Waldgesellschaften (Einheiten 17 und 18) auf schwach bis mäßig dränierten Böden werden in einem PCA-Ordinationsdiagramm (Abb. 5-7) dargestellt. Die Bodenart und die damit zusammenhängende Dränung des Bodens bestimmt die Verteilung der Arten auf der ersten Achse.



**Abb. 5-7:** PCA – Ordinationsdiagramm der Waldgesellschaften auf schwach bis mäßig dränierten Böden. Abgebildet werden 42 Arten und die Vegetationsaufnahmen (insgesamt 77) der jeweiligen Pflanzengesellschaften: □ 17) *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft, □ 18) *Phyllostylon rhamnoides-Trithrinax schizophylla*-Gesellschaft, → zeigt die Position der jeweiligen Arten (Artnamen zu den jeweiligen Abkürzungen im Anhang 5-2, Log-file-Daten im Anhang 5-5)

**17) *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft:** ist eine Waldgesellschaft auf schwach dränierten und salzhaltigen Böden (Abb. 5-8). Differentialarten der Baumschicht, die eine mittlere Höhe von 6,9 m erreicht, sind *Bulnesia sarmientoi*, *Tabebuia nodosa*, *Ziziphus mistol*, *Salta triflora* und *Sideroxylon obtusifolium*. Selten auftretende Arten sind *Prosopis sericantha* und *Ceiba chodatii*.

Die Strauchschicht, die eine mittlere Höhe von 3,4 m erreicht, besteht aus *Celtis ehrenbergiana*, *Bougainvillea campanulata*, *Sarcotoximum salicifolium*, *Sideroxylon obtusifolium* und *Trithrinax schizophylla*. Begleitende und weitverbreitete Arten sind *Maytenus vitis-idaea*, *Salta triflora*, *Acacia praecox* und *Cynophalla retusa*.



Differentialarten der Krautschicht sind *Gouinia paraguayensis*, *Bromelia serra*, *Bromelia hieronymi*, *Justicia xylosteoides*, *Monvillea spagazzinii*, *Monvillea cavendishii* und *Alternanthera kurzii*. Begleitarten sind *Deinacanthon urbanianum*, *Salta triflora*, *Setaria nicorae*. Eine häufig anzutreffende Epiphytenart dieser Gesellschaft ist *Tillandsia duratii* var. *saxatilis*.



**Abb. 5-8:** Die *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft ist im gesamten Untersuchungsgebiet sehr häufig anzutreffen.

**18) *Phyllostylon rhamnoides-Trithrinax schizophylla*-Gesellschaft:** Waldgesellschaft an mäßig drainierten Standorten. Die Baumschicht erreicht eine mittlere Höhe von 8 m und besteht in den meisten Fällen aus einer oberen und einer unteren Schicht. Differentialarten der oberen Baumschicht sind *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bulnesia sarmientoi* und *Ceiba chodatii*. Die untere Baumschicht besteht aus *Phyllostylon rhamnoides*, *Ximenia americana*, *Sideroxylon obtusifolium* und *Trithrinax schizophylla*. Begleitarten sind *Ziziphus mistol* und *Salta triflora*.

Die Strauchschicht besteht aus *Trithrinax schizophylla*, *Achatocarpus praecox*, *Schaefferia argentinensis*, *Anisocapparis speciosa*, *Celtis ehrenbergiana*, *Phyllostylon rhamnoides* und *Pisonia hassleriana*. Begleitarten sind *Cynophalla retusa*, *Capparicordis tweediana* und *Acacia praecox*.

Differentialarten der Krautschicht sind *Rivina humilis*, *Sida dictyocarpa*, *Croton hieronymi*, *Tragia hieronymi*, *Ruellia erythropus*, *Ruellia hygrophila*, *Ditaxis montevidensis*, *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri* und *Bromelia serra*.

Typische Lianen und Epiphyten dieser Waldgesellschaft sind *Fridericia dichotoma*, *Herreria montevidensis*, *Ipomoea amnicola*, *Microgramma vacciniifolia* und die häufig anzutreffende *Tillandsia loliacea*.

Trennarten zur *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft sind *Phyllostylon rhamnoides*, *Schaefferia argentinensis*, *Achatocarpus praecox*, *Ruellia erythropus*, *Tragia hieronymi* und *Herreria montevidensis*.

**19) *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft:** Im engen Kontakt mit der Gehölzvegetation in salzbeeinflussten Habitaten tritt am Riacho Yakaré Sur eine Baumsavannen-Gesellschaft auf, die im paraguayischen Chaco fossile mit Sand gefüllte Flusssysteme besiedelt. Im Untersuchungsgebiet kommt diese Einheit an höher gelegenen Standorten in einer Entfernung von 200 bis 500 m von den Salzniederungen vor (Abb. 5-9 und 5-11).



Umringt von salzbeeinflusster Vegetation, konnte bei dieser Gesellschaft kein direkter Kontakt zum lokalen salzhaltigen Grundwasser nachgewiesen werden, da die artenreiche Krautschicht größtenteils aus Glykophyten besteht.

Einzelne Bäume, die eine mittlere Höhe von 7 m erreichen, sind *Schinopsis cornuta*, *Tabebuia aurea* und *Astronium fraxinifolium*. Die Strauchschicht fehlt in den meisten Fällen. Pioniersträucher wie *Acacia aroma* und *Prosopis hassleri* sind Störungszeiger in dieser Gesellschaft.

Die artenreiche Krautschicht wird von *Aristida mendocina*, *Elionurus muticus*, *Pappophorum krapovickasii*, *Rhynchospora burkartii*, *Urochloa paucispicata*, *Melochia werdermanni* und *Astraea lobata* dominiert. Weitere Differentialarten sind *Cleome tucumanensis*, *Cnidoscopus albomaculatus*, *Jacquemontia decumbens*, *Microstachys hispida*, *Malvastrum coromandelianum*, *Porophyllum ruderales*, *Vernonia niederleinii*, *Zornia latifolia*, *Evolvulus sericeus*, unter anderen.

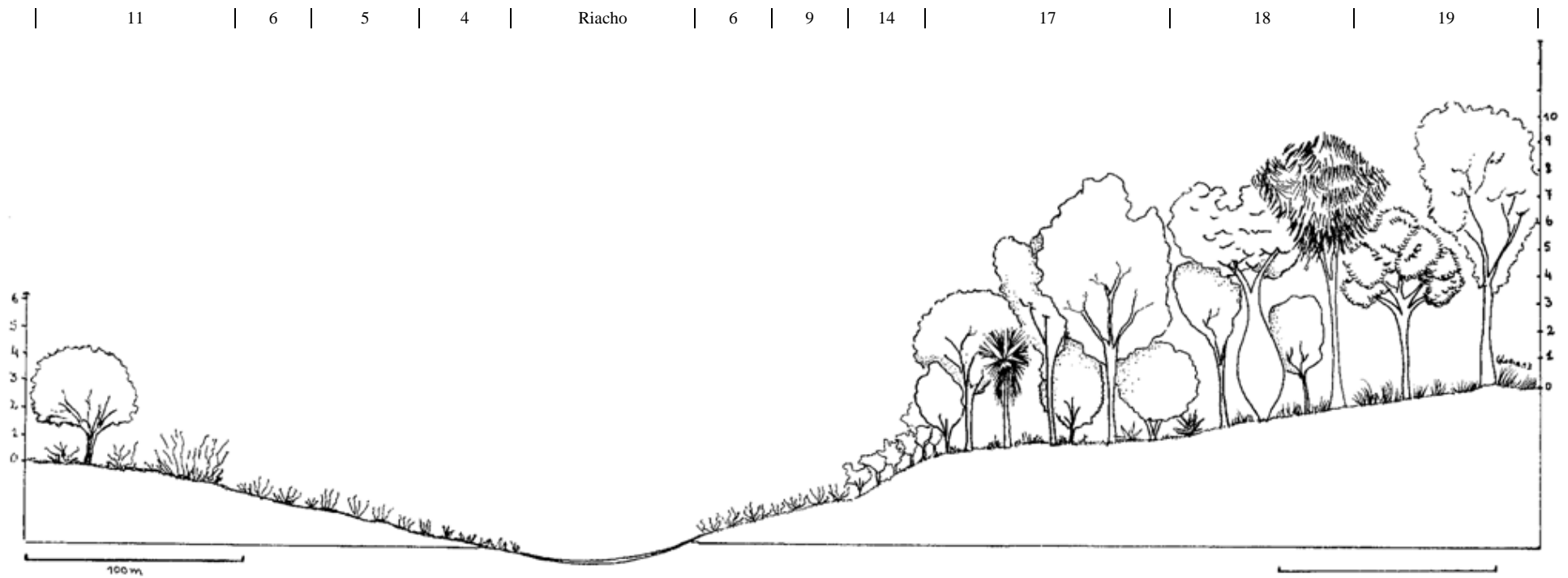
Im Westen des Untersuchungsgebietes wurde eine Verarmung der Krautschicht, eine starke Verbuschung und eine außerordentliche Dominanz von *Schinopsis cornuta* beobachtet, was womöglich auf den starken anthropogenen Einfluss und den daraus resultierenden Versalzungseffekt zurückzuführen sein dürfte (Abb. 5-10).



**Abb. 5-9:** *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft im Ramsargebiet Laguna Rojas Silva.



**Abb. 5-10:** Stark verarmte *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft in der Umgebung von Laguna Ganso.



**Abb. 5-11:** Vegetationsprofil am Riacho Yakaré Sur. Abgebildet werden sowohl Salzmarsch- als auch Gehölzgesellschaften: 4) *Cynodon niemfuensis*-Gesellschaft, 5) *Leptochloa fusca* subsp. *uninervia*-Gesellschaft, 6) *Sarcocornia ambigua*-Gesellschaft, 9) *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft, 11) *Prosopis ruscifolia*-*Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft, 14) *Lycium americanum*-*Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft, 17) *Bulnesia sarmientoi*-*Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft, 18) *Phyllostylon rhamnoides*-*Trithrinax schyzophylla*-Gesellschaft und 19) *Schinopsis cornuta*-*Elionurus muticus*-Gesellschaft.

**Tab. 5-1:** Synoptische Tabelle der Gehölzvegetation mit Stetigkeitsangaben in %. Nur Arten mit Stetigkeiten >20 % in wenigstens einer Gesellschaft sind enthalten. Die Deckungsgrade und die Höhe der Vegetationsschichten werden jeweils mit dem Mittelwert und der Standardabweichung angegeben.

<b>Vegetationseinheit</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
Anzahl Aufnahmen	9	14	12	19	23	14	31	63	35	16
Mittl. Artenanzahl/Aufnahmefläche	12.7	14.2	20.2	14.9	21.4	23.3	31.2	28.6	37.3	23.7
Artenanzahl	44	75	103	79	99	74	154	177	196	122
Gesamtdeckung (%)	68.9	75.7	79.8	85.2	92.7	81.9	90.0	88.0	92.2	76.4
	± 13.4	± 11.9	± 10.3	± 11.6	± 4.5	± 5.3	± 4.7	± 9.5	± 6.2	± 14.0
Deckung der Streuschicht (%)	39.7	40.0	51.7	42.1	32.4	60.0	46.4	49.1	44.0	22.4
	± 25.7	± 17.5	± 12.7	± 11.8	± 17.2	± 9.2	± 12.6	± 12.1	± 17.9	± 15.7
Deckung Totholz (%)	5.4	9.2	12.7	16.6	17.6	16.9	14.8	20.5	14.6	1.1
	± 5.2	± 6.8	± 11.0	± 8.0	± 9.8	± 2.6	± 8.9	± 8.2	± 7.0	± 1.8
Offener Boden (%)	32.2	36.1	22.7	23.3	15.4	14.4	21.4	13.3	19.8	31.6
	± 28	± 19.7	± 14.4	± 15.8	± 13.2	± 9.0	± 13.1	± 10.3	± 15.2	± 20.6
Deckung Baumschicht(%)	4.3	6.4	23.3	3.8	2.6	46.3	31.9	46.7	55.2	31.9
	± 9.8	± 11.8	± 24.3	± 8.9	± 7.5	± 17.7	± 24.9	± 20.6	± 18.4	± 24.2
Deckung Strauchschicht (%)	50.0	49.8	45.0	40.0	42.6	48.1	55.0	47.7	48.7	12.5
	± 17.3	± 28	± 18.1	± 20.2	± 22.7	± 12.5	± 16.4	± 13.5	± 12.5	± 10.8
Deckung Krautschicht (%)	38.9	42.1	57.9	32.4	32.1	34.4	61.8	62.3	66.3	64.1
	± 21.9	± 24.5	± 19.7	± 22.4	± 16.3	± 18.8	± 19.6	± 18.7	± 19	± 20.5
Max. Höhe Baumschicht (m)		2.3	3.3			6.4	4.7	6.9	8	6.6
		± 2.8	± 3			± 0.7	± 2.4	± 2	± 1.6	± 3.1
Max. Höhe Strauchschicht (m)	3.8	3.6	3.4	3.7	3.6	3.7	3.6	3.4	3.8	2.2
	± 0.5	± 0.7	± 0.5	± 0.5	± 0.5	± 0.5	± 0.3	± 0.4	± 0.4	± 1.2
Max. Höhe Krautschicht (m)	1.1	0.9	1.0	1.0	1.0	1.1	1.2	1.3	1.5	1.3
	± 0.5	± 0.3	± 0.3	± 0.3	± 0.1	± 0.3	± 0.3	± 0.2	± 0.2	± 0.3
<b>Baumschicht</b>										
<i>Parkinsonia aculeata</i>	32									
<i>Copernicia alba</i>	35	38								
<i>Prosopis ruscifolia</i>		3	26			59				
<i>Tabebuia nodosa</i>						58		15	7	
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>						43			1	
<i>Salta triflora</i>						37	22	17	43	
<i>Ziziphus mistol</i>							29	36	27	
<i>Bougainvillea campanulata</i>							34	9	18	
<i>Prosopis rojasiana</i>							25	3		
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>							30	7	14	
<i>Quiabentia verticillata</i>							20			
<i>Cereus forbesii</i>							20			
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>							20			
<i>Prosopis hassleri</i>							20			
<i>Bulnesia sarmientoi</i>								63	19	
<i>Prosopis sericantha</i>							8	25		
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>								1	64	
<i>Trithrinax schyzophylla</i>								12	56	
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>							5	1	53	
<i>Acacia praecox</i>								3	42	
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>							3	19	40	
<i>Cynophalla retusa</i>								13	37	
<i>Cordia americana</i>									35	
<i>Ximenia americana</i>							3	3	34	
<i>Stetsonia coryne</i>								15	3	31
<i>Ceiba chodatii</i>						7	9	8	30	
<i>Prosopis kuntzei</i>								3	27	
<i>Geoffroea spinosa</i>									25	
<i>Aspidosperma triternatum</i>									25	
<i>Schinopsis cornuta</i>										78
<i>Tabebuia aurea</i>										54
<i>Astronium fraxinifolium</i>										48

<b>Tab. 5-1 (Fortsetzung)</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
<b>Strauchschicht</b>										
<i>Parkinsonia aculeata</i>	93	3								
<i>Funastrum clausum</i>	59	3								
<i>Copernicia alba</i>	31	5	7							
<i>Prosopis ruscifolia</i>		30	40	40	25					
<i>Lycium nodosum</i>		31	22							
<i>Solanum glaucophyllum</i>		25								
<i>Passiflora mooreana</i>		25								
<i>Acacia caven</i>		4	46	1						
<i>Prosopis nigra</i>			28							
<i>Lycium morongii</i>			28							
<i>Capparicordis tweediana</i>			24				14	6	33	
<i>Cercidium praecox</i>			22						7	
<i>Coccoloba cordata</i>			22						7	
<i>Prosopis hassleri</i>			21	2						25
<i>Tabebuia nodosa</i>			18	2	3	22				
<i>Atriplex eximia</i>				22						
<i>Prosopis rojasiana</i>				18	8		27	2		
<i>Maytenus vitis-idaea</i>				23	25	17	27	20		
<i>Lycium americanum</i>				50	51		16			
<i>Lophocarpinia aculeatifolia</i>				23	45					
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>				15	26		16			
<i>Cyclolepis genistoides</i>					74		1			
<i>Bulnesia bonariensis</i>					22		9			
<i>Salta triflora</i>						52	12	24	23	
<i>Cynophalla retusa</i>			7			26	23	21	28	
<i>Bougainvillea campanulata</i>						26	22	29	3	
<i>Harrisia bonplandii</i>					1	31	19			
<i>Caesalpinia paraguayensis</i>				7		23		5		
<i>Basistemon spinosus</i>			12			20				7
<i>Achatocarpus praecox</i>						40		1	33	
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>						22			16	
<i>Acacia praecox</i>						4	33	34	37	
<i>Sarcotoxikum salicifolium</i>					2		26	24	20	
<i>Marsdenia castillonii</i>							31	13	6	
<i>Ziziphus mistol</i>			1	6	8		31	14	7	
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>				5	6		36	13		3
<i>Cereus forbesii</i>							28		14	20
<i>Acanthosyris falcata</i>							29			
<i>Holmbergia tweedii</i>					6		30			
<i>Bulnesia sarmientoi</i>			10		5		12	28		
<i>Trithrinax schyzophylla</i>							19	31	47	
<i>Celtis ehrenbergiana</i>							6	24	30	2
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>							20	18	27	
<i>Anisocapparis speciosa</i>							17	8	46	
<i>Fridericia dichotoma</i>							2		31	6
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>									56	
<i>Herreria montevidensis</i>									53	
<i>Schaefferia argentinensis</i>									43	
<i>Pisonia hassleriana</i>									39	
<i>Ximenia americana</i>							2		31	6
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>									30	
<i>Cordia americana</i>									30	
<i>Acacia curvifructa</i>									25	
<i>Schinopsis cornuta</i>										59
<i>Pterogyne nitens</i>										24
<i>Tabebuia aurea</i>										24
<i>Acacia aroma</i>										73
<i>Bauhinia argentinensis</i>										24
<i>Astronium fraxinifolium</i>										24

<b>Tab. 5-1 (Fortsetzung)</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
<b>Krautschicht</b>										
<i>Parkinsonia aculeata</i>	76									
<i>Euphorbia serpens</i>	65									
<i>Neptunia pubescens</i>	65									
<i>Funastrum clausum</i>	50		13							
<i>Copernicia alba</i>	50	20	7							
<i>Solanum glaucophyllum</i>	50	5								
<i>Sesbania virgata</i>	45									
<i>Setaria geminata</i>	50	5								
<i>Leptochloa fusca</i> subsp. <i>uninervia</i>	44	8								
<i>Cynodon niemfuensis</i>	32	6	8							
<i>Amaranthus hybridus</i>	32									
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	32									
<i>Eclipta prostrata</i>	32									
<i>Solanum multispinum</i>	32									
<i>Amaranthus viridis</i>	29							2		
<i>Glinus radiatus</i>	23	13								
<i>Chenopodium pilcomayense</i>	23	13								
<i>Portulaca grandiflora</i>	22		15							
<i>Cynodon dactylon</i>	23	13								
<i>Heliotropium curassavicum</i>	66	31								
<i>Alternanthera paronychioides</i> subsp. <i>chacoese</i>	30	33		3						
<i>Lycium nodosum</i>	21	24	38							
<i>Prosopis ruscifolia</i>	24	30	26	9						
<i>Sporobolus pyramidatus</i>	34	48		27	2					
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	23	41		45	1					
<i>Atriplex eximia</i>	6	49		6						
<i>Sarcocornia ambigua</i>	17	32		27	13					
<i>Euphorbia lasiocarpa</i>		33		3	6	2				
<i>Stemodia ericifolia</i>	8	33	16							
<i>Grindelia pulchella</i>		30		8						
<i>Cuscuta species</i>		25								
<i>Spergula ramosa</i>		25								
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>		25					4			8
<i>Desmanthus virgatus</i>		12	38							9
<i>Evolvulus convolvuloides</i>		2	64							
<i>Acacia caven</i>		4	46	1						
<i>Ayenia odonellii</i>			51							
<i>Priva boliviana</i>			35				1		10	
<i>Prosopis hassleri</i>			32							9
<i>Melochia ministella</i>			28							
<i>Senna morongii</i>			28							
<i>Serjania marginata</i>			22						7	
<i>Araujia herzogii</i>			28							
<i>Cienfuegosia drummondii</i>			28							
<i>Galactia latisiliqua</i>			28							
<i>Mascagnia brevifolia</i>			22						7	
<i>Melochia parvifolia</i>			39							
<i>Spilanthes paraguayensis</i>			28							
<i>Heliotropium pallescens</i>			28							
<i>Mimosa detinens</i>			21				10			
<i>Justicia dumetorum</i>			20			33				
<i>Tabebuia nodosa</i>			27	1		32				
<i>Ruellia simplex</i>		7	35			29		20		
<i>Galactia longifolia</i>			34			40				
<i>Vigna luteola</i>			21			35				
<i>Polycarpon suffruticosum</i>			15			24				
<i>Cynophalla retusa</i>			21			11	10	7	8	
<i>Sida anomala</i>		5	21			14				3

<b>Tab. 5-1 (Fortsetzung)</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
<i>Baccharis salicifolia</i>			16						20	
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>			22			7	2		20	
<i>Rivina humilis</i>			21						32	
<i>Capparicordis tweediana</i>			22				7	23	32	
<i>Cyperus corymbosus</i> var. <i>subnodosus</i>				22						
<i>Pterocaulon purpurascens</i>		14		22						
<i>Sclerophylax spinescens</i>		9		27	3					
<i>Talinum paniculatum</i>	1			29	22					
<i>Lycium americanum</i>	2	4		31	19		21			
<i>Opuntia elata</i> var. <i>cardiosperma</i>				16	47		16			
<i>Trichloris crinita</i>			6	11	25		35			
<i>Ziziphus mistol</i>			14		4		4	24		
<i>Cleistocactus baumannii</i>					24		36	9		
<i>Echinopsis rhodotricha</i>				10	23	6	19			
<i>Tillandsia mereliana</i>					62		6			
<i>Heterostachys ritteriana</i>					70					
<i>Cyclolepis genistoides</i>					51			5		
<i>Bulnesia bonariensis</i>					22		9			
<i>Dyckia ferox</i>				5	20			15		
<i>Opuntia anacantha</i> var. <i>retrorsa</i>				10	8	30	13			
<i>Deinacanthon urbanianum</i>					30	16	39	27	5	
<i>Monvillea cavendishii</i>					6	2	39	9	24	
<i>Trithrinax schyzophylla</i>					3	5	27	38	40	
<i>Acacia praecox</i>						10	13	32	41	
<i>Setaria nicorae</i>			23			34	10	23	16	
<i>Ruellia hygrophila</i>						47			32	
<i>Aechmea distichantha</i> var. <i>schlumbergeri</i>						34	11		25	
<i>Harrisia bonplandii</i>				6	3	37		2	10	
<i>Marsdenia castillonii</i>						32		9	3	
<i>Ipomoea bonariensis</i>						31		2		
<i>Sida cabreriana</i>						31		2		
<i>Cyperus species</i>						34				
<i>Coccoloba spinescens</i>			15			24				
<i>Carlowrightia sulcata</i>						48				
<i>Opuntia colubrina</i>							49		8	
<i>Selaginella sellowii</i>							34			8
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>							38	1		19
<i>Basistemon spinosus</i>							21		1	19
<i>Lippia alba</i>							29			
<i>Bromelia hieronymi</i>			2				20	24		
<i>Bromelia serra</i>							18	35	46	
<i>Gouinia paraguayensis</i>						3	14	40		
<i>Justicia xylosteoides</i>					12		19	25	3	
<i>Monvillea spegazzinii</i>							14	27	3	
<i>Bougainvillea campanulata</i>							2	22	19	
<i>Jacaratia corumbensis</i>								28		
<i>Fridericia truncata</i>								20	36	
<i>Celtis ehrenbergiana</i>								21	23	3
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>			5						58	
<i>Tragia hieronymii</i>							2	3.8	53	
<i>Ruellia erythropus</i>							10		52	
<i>Croton hieronymi</i>						3	10	6	46	
<i>Ditaxis montevidensis</i>							7	11	43	
<i>Sida dictyocarpa</i>						2	14	3	40	
<i>Herreria montevidensis</i>							1	8	39	
<i>Anisocapparis speciosa</i>			3					12	38	
<i>Tournefortia rubicunda</i>									35	
<i>Erythroxyllum cuneifolium</i>									35	
<i>Turnera weddelliana</i>									35	
<i>Croton gracilipes</i>						14	1		33	
<i>Oxalis frutescens</i>							3	6	33	

<b>Tab. 5-1 (Fortsetzung)</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
<i>Cardiospermum halicacabum</i>									32	9
<i>Capsicum chacoense</i>								9	32	
<i>Lantana balansae</i>								18	31	
<i>Achatocarpus praecox</i>					5				32	
<i>Lasiacis sorghoidea</i>									30	
<i>Salta triflora</i>						4	16	14	28	
<i>Castela coccinea</i>			8			3		1	27	3
<i>Serjania species</i>								3	27	
<i>Eupatorium christieanum</i>									25	
<i>Justicia squarrosa</i>									25	
<i>Leptochloa virgata</i>									25	
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>								13	22	
<i>Staelia virgata</i>									22	12
<i>Megathyrsus maximus</i>	2					4			24	18
<i>Fridericia dichotoma</i>			4						25	27
<i>Aristida mendocina</i>										85
<i>Cnidoscolus albomaculatus</i>										85
<i>Pappophorum krapovickasii</i>										82
<i>Rhynchosia burkartii</i>										82
<i>Melochia werdermannii</i>										73
<i>Acacia aroma</i>										73
<i>Gomphrena perennis</i>										71
<i>Elionurus muticus</i>										69
<i>Urochloa paucispicata</i>										69
<i>Chamaecrista serpens</i>										64
<i>Mimosa debilis</i>										64
<i>Scoparia dulcis</i>										64
<i>Jacquemontia decumbens</i>										59
<i>Bauhinia argentinensis</i>										59
<i>Zornia latifolia</i>										59
<i>Schinopsis cornuta</i>										59
<i>Tabebuia aurea</i>										59
<i>Microstachys hispida</i>										59
<i>Porophyllum ruderale</i>										59
<i>Ayenia eliae</i>										54
<i>Astraea lobata</i>										54
<i>Aeschynomene viscidula</i>										48
<i>Evolvulus sericeus</i>										48
<i>Chamaecrista arachiphylla</i>										48
<i>Croton glandulosus</i>										48
<i>Borreria eryngioides</i>										48
<i>Cleome tucumanensis</i>										48
<i>Turnera krapovickasii</i>										48
<i>Pseudabutilon virgatum</i>										42
<i>Pavonia vannii</i>										42
<i>Astronium fraxinifolium</i>										42
<i>Salvia cardiophylla</i>										42
<i>Malvastrum coromandelianum</i>										42
<i>Vernonia niederleinii</i>										42
<i>Eragrostis orthoclada</i>										42
<i>Zexmenia brachylepis</i>							2		5	38
<i>Pavonia hieronymi</i>										34
<i>Cienfuegosia argentina</i>										34
<i>Cyperus aggregatus</i>										34
<i>Aeschynomene histrix</i>										34
<i>Waltheria indica</i>										34
<i>Heliotropium dunaense</i>										34
<i>Bulbostylis capillaris</i>										34
<i>Digitaria species</i>										34
<i>Eupatorium patens</i>										34
<i>Dyschoriste venturii</i>										34

<b>Tab. 5-1 (Fortsetzung)</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>
<i>Dicliptera squarrosa</i>									5	29
<i>Passiflora foetida</i>					6			1		26
<i>Janusia guaranitica</i>									12	26
<i>Croton bonplandianus</i>	2	14	9			4				25
<i>Herissantia crispa</i>										24
<i>Noticastrum acuminatum</i>										24
<i>Pterocaulon virgatum</i>										24
<i>Turnera grandiflora</i>										24
<i>Chloris ciliata</i>										24
<i>Mimosa xanthocentra</i>										24
<i>Waltheria communis</i>										24
<i>Aspilia pascalioides</i>										24
<i>Macroptilium bracteatum</i>										24
<i>Heliotropium campestre</i>										24
<i>Boerhavia diffusa</i>										24
<i>Schizachyrium species</i>										24
<i>Wedelia species</i>										24
<i>Abildgaardia ovata</i>										24
<i>Oxypetalum arnottianum</i>										24
<i>Desmodium incanum</i>										24
<i>Eupatorium catarium</i>										24
<i>Gaya tarijensis</i>										24
<i>Jatropha excisa</i>										24
<i>Schwenckia americana</i>										24
<b>Epiphyten</b>										
<i>Phoradendron argentinum</i>		45	5							
<i>Psittacanthus cordatus</i>		25								
<i>Tillandsia mereliana</i>					44		8			
<i>Tillandsia duratii</i> var. <i>saxatilis</i>					31		12	32	4	
<i>Tillandsia recurvifolia</i>						43	7	5	10	
<i>Selenicereus setaceus</i>						43			14	
<i>Tillandsia loliacea</i>					7	25	33	19	24	
<i>Tillandsia reichenbachii</i>				4			43		18	
<i>Microgramma vacciniifolia</i>							8		42	
<i>Rhipsalis baccifera</i>									25	

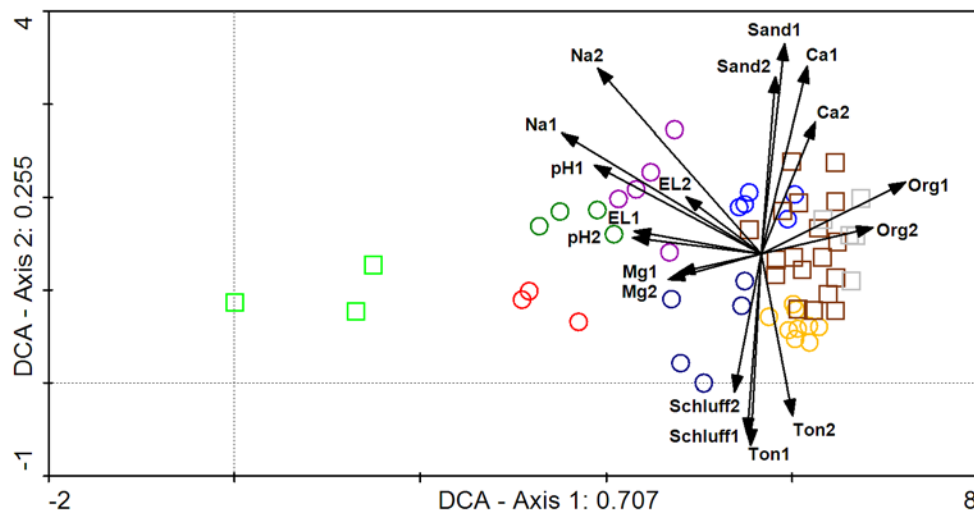


### 5.3.2. Ökologische Eigenschaften der Gesellschaften

Die untersuchten Gehölzgesellschaften sind entlang eines Wasserverfügbarkeitsgradienten angeordnet. Entlang dieses Gradienten spielt die Bodenart im Oberboden, wie in der Abbildung 5-12 ersichtlich ist, eine entscheidende Rolle. Hohe Schluff- und Tonanteile im Oberboden führen zu einer schlechten Dränage und somit zu stauwasserbeeinflussten Habitaten. Dieser Effekt kann ganz besonders an Standorten der *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft (10), der *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft (11), der *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft (12) und der *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft (15) beobachtet werden.

Die Habitate der *Prosopis ruscifolia-Lycium americanum*- (13) und der *Cyclolepis genistoides-Lycium americanum*-Gesellschaften (14) werden besonders von hohen Natrium-, pH- und Leitfähigkeits-Werten im Boden charakterisiert. Geringere Salzmenge und ein vegetationsbeeinflusstes Mikroklima fördern an den Standorten der Waldgesellschaften (17 und 18) die Streuzersetzung und die damit verbundene Anreicherung organischer Substanz im Oberboden.

In einer direkten Gradientenanalyse (Abb. 5-13) konnten in den Strauch- und Waldgesellschaften fünf signifikante Bodenparameter ermittelt werden: Natrium in der unteren Bodenschicht (Na2, p-Wert=0.002), Sand in der oberen Bodenschicht (Sand1, p-Wert=0.012), pH in der oberen Bodenschicht (pH1, p-Wert=0.028), organische Substanz in der oberen Bodenschicht (Org1, p-Wert=0,034) und Schluff in der unteren Bodenschicht (Schluff2, p-Wert=0,05). Wie auch in der indirekten Gradientenanalyse, sind die Sand- und Schluff-Anteile im Oberboden negativ korreliert und führen zu unterschiedlichen Standorteigenschaften und Artenzusammensetzungen.



**Abb. 5-12:** DCA – Ordinationsdiagramm der Gehölzgesellschaften 10 – 18 in einer indirekten Gradientenanalyse mit den Bodenparametern. Abgebildet werden die Probenflächen, von denen Bodenproben genommen wurden, und die Bodenparameter: Sand, Schluff, Ton, pH, Natrium (Na), Magnesium (Mg), Calcium (Ca) und Organische Masse (Org) in der oberen (1) und unteren (2) Bodenschicht. Die abgebildeten Pflanzengesellschaften sind: □ Einheit 10, ○ Einheit 11, ○ Einheit 12, ○ Einheit 13, ○ Einheit 14, ○ Einheit 15, ○ Einheit 16, □ Einheit 17, □ Einheit 18, ▶ Bodenparameter (Log-file-Daten im Anhang 5-6)



Hohe Schluffanteile im unteren Horizont des Oberbodens (Abb. 5-13) führen zur schwachen Dränage und Pseudovergleyung. Typische Arten in der Strauch- und Baumschicht an diesen Standorten sind *Tabebuia nodosa*, *Prosopis ruscifolia*, *Parkinsonia aculeata*, und *Prosopis sericantha*. In der Krautschicht treten häufig *Ruellia simplex*, *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*, *Lycium nodosum* und *Rivina humilis* auf.

Standorte im Untersuchungsgebiet mit hohem Sandanteil im Oberboden werden dagegen hauptsächlich von *Ziziphus mistol*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Sarcotoximum salicifolium*, *Justicia xylosteoides*, *Sida dictyocarpa* und *Urochloa adspersa* besiedelt.

Hohe Natrium- und pH-Werte im Oberboden sind in den untersuchten Probestellen positiv korreliert und kennzeichnen salzreiche Standorte, die größtenteils von halophilen Arten besiedelt werden. Typische Straucharten sind *Lycium americanum*, *Cyclolepis genistoides*, *Lophocarpinia aculeatifolia*, *Lycium boerhaaviaefolium* und *Prosopis rojasiana*. In der Krautschicht kommen weitverbreitete Halophyten wie *Sarcocornia ambigua*, *Heterostachys ritteriana*, *Sesuvium portulacastrum*, *Sporobolus pyramidatus* und die in paraguayischen Salzstandorten endemische *Tillandsia mereliana* vor.

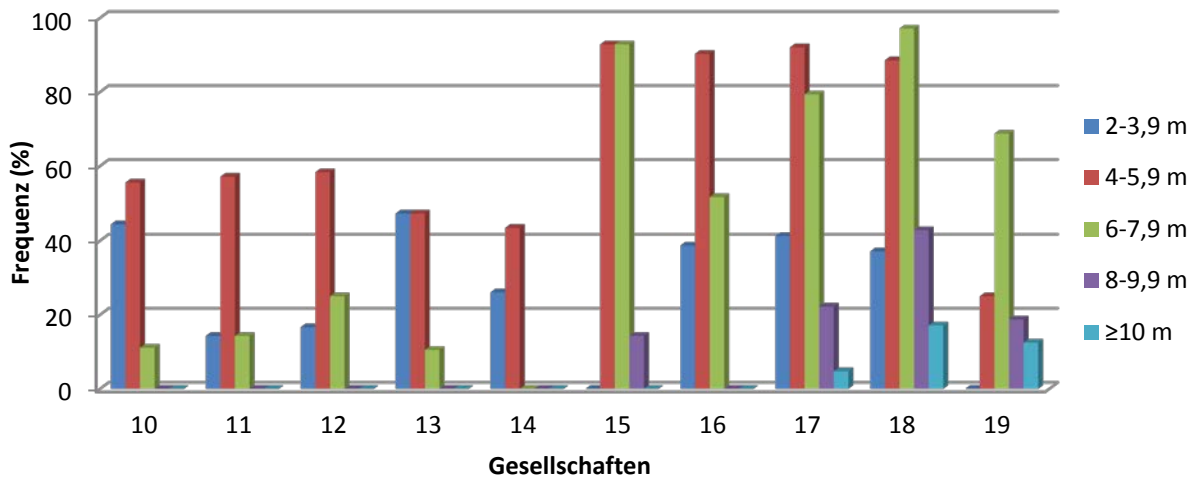
Standorte mit einer höheren Anreicherung an organischer Substanz im Oberboden stehen meist in Verbindung mit den Waldgesellschaften. Typische krautige Arten, die in diesen Habitaten wachsen, sind *Bromelia hieronymi*, *Tragia hieronymi*, *Bromelia serra* und *Capparicordis tweediana*.

Interessante Einblicke in die ökologischen Eigenschaften der Gesellschaften geben außerdem die vorkommenden Epiphyten (Tab. 5-1). Zwar konnten keine artspezifischen Zusammenhänge zwischen den vorkommenden Epiphyten und Porophyten beobachtet werden, doch können gewisse epiphytische Arten Auskunft über die Luftfeuchtigkeit am Standort geben. So kommen trockenliebende Tillandsien, wie *T. reichenbachii* und *T. duratii* var. *saxatilis* besonders häufig in xerohalophilen Strauchgebüsch vor, während *Tillandsia mereliana* kennzeichnend für die xerohalophile *Cyclolepis genistoides*-*Lycium americanum*-Gesellschaft ist. Feuchtigkeitsliebende Epiphyten, wie *Rhipsalis baccifera*, *Selenicereus setaceus* und *Microgramma vacciniifolia* kommen dagegen hauptsächlich in feuchten Wäldern vor. Diese drei Arten sind besonders häufig im Osten des Untersuchungsgebietes anzutreffen und zeigen somit eine klare Verbindung zum feuchten Chaco.

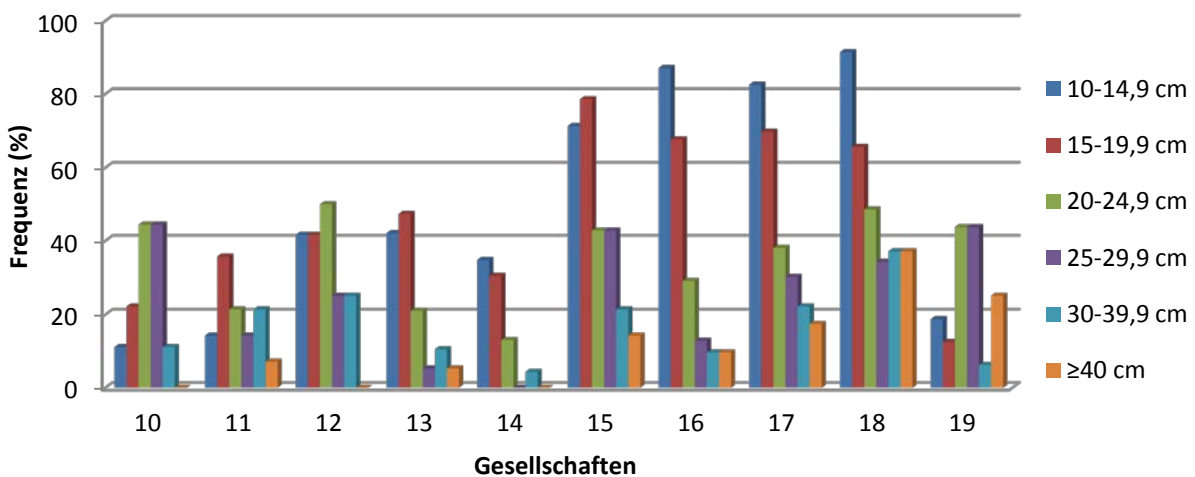
Auf gewissen Baum- und Straucharten, wie die in mehreren Gesellschaften dominierende *Prosopis ruscifolia*, kommen keine oder nur selten Epiphyten vor. *Prosopis ruscifolia* wird dagegen häufig von Hemiparasiten, wie *Phoradendron argentinum* und *Psittacanthus cordatus* besiedelt.

### 5.3.3. Strukturelle Zusammensetzung der Gesellschaften

Bei den Strukturmessungen im Untersuchungsgebiet wurden nur Stämme mit einem Brusthöhendurchmesser (BHD)  $\geq 10$  cm berücksichtigt. Die gemessenen Gehölze gehören zu 45 Arten, 36 Gattungen und 20 Familien. Der Datensatz beinhaltet 93 % lebend-stehende, 2 % lebend-umgefallene und 5 % trocken-stehende Stämme. 72 % der gemessenen Gehölze sind einstämmig, 15 % zweistämmig, 6 % dreistämmig und 7 % der Individuen bestehen aus vier oder mehr Teilstämmen.



**Abb. 5-14:** Absolute Frequenz der Höhen-Verteilung in den jeweiligen Gesellschaften (Gehölze mit einem BHD  $\geq 10$  cm). Die absolute Frequenz (%) zeigt das Auftreten bzw. Fehlen der jeweiligen Höhenklassen in den einzelnen Probeflächen jeder Gesellschaft.



**Abb. 5-15:** Absolute Frequenz der BHD-Verteilung in den jeweiligen Gesellschaften (Gehölze mit einem BHD  $\geq 10$  cm). Die absolute Frequenz (%) zeigt das Auftreten bzw. Fehlen der jeweiligen BHD-Klassen in den einzelnen Probeflächen jeder Gesellschaft.

Rund 80 % der untersuchten Gehölze erreichen eine Höhe von 4 - 7,9 m. In den Gebüschgesellschaften (Einheiten 10 – 14) sind Gehölze mit Höhen von 4-5,9 m häufig, während in den Waldgesellschaften (Einheiten 15 – 18) die Gehölze mit Höhen von 4 - 7,9 m die Vegetationsstruktur besonders prägen (Abb. 5-14). Gehölze, die Höhen unter 4 m erreichen, spielen in dieser Studie eine untergeordnete Rolle da viele Sträucher in den Gesellschaften nicht einen BHD von 10 cm erreichen. Höhenstufen über 8 m spielen hauptsächlich in den höheren Waldgesellschaften (Einheiten 17 und 18) und in der Baumsavanne (19) eine Rolle.

Auffallend sind die deutlich höheren Frequenzen der einzelnen Strukturverteilungen, sowohl der Höhe (Abb. 5-14) als auch des BHD (Abb. 5-15), in den Waldgesellschaften. Gründe

dafür liegen sowohl in der höheren Arten- und Strukturvielfalt der Waldgesellschaften als auch in der artenarmen und niedrigwüchsigen Struktur der Strauchgesellschaften.

71 % der untersuchten Gehölze haben einen BHD von 10 - 19,9 cm. In allen Gesellschaften, mit Ausnahme der Einheiten 10 und 19, weisen die ersten beiden BHD-Verteilungen die höchsten Frequenzen auf. In den *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*- (10) und *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaften (19) weisen dagegen Gehölze mit BHD 20-29,9 cm die höchsten Frequenzen auf. Bei der ersten dürfte dieses auf die hohe Mehrstämmigkeit der *Parkinsonia aculeata* und der Palmstämme der *Copernicia alba* hindeuten, während es sich bei der Einheit 19 um eine Baumsavanne mit einzelnen höheren Bäumen handelt. Brusthöhendurchmesser von mehr als 40 cm spielen hauptsächlich in den höheren Waldgesellschaften (Einheiten 17 und 18) und der Baumsavanne (Einheit 19) eine Rolle.

Die Abundanzwerte der Gehölze in den einzelnen Gesellschaften (Tab. 5-2) werden hauptsächlich von der Arten- und Strukturvielfalt geprägt. In Gesellschaften mit artenarmer Gehölzstruktur (Einheiten 10 bis 14 und 19) erreichen einige dominante Arten besonders hohe Abundanzwerte. Die Gesellschaften weisen sowohl niedrige Gesamtabundanz- als auch Gesamtdominanz-Werte auf. Die artenreichen Waldgesellschaften (Einheiten 17 und 18) dagegen weisen hohe Gesamtabundanz- und Gesamtdominanz-Werte auf. Arten mit den höchsten Abundanzwerten im Untersuchungsgebiet insgesamt sind *Prosopis ruscifolia* und *Ruprechtia triflora*. Während *Prosopis ruscifolia* besonders hohe Abundanzen in den Gesellschaften 11 bis 15 erreicht, kommt *Salta triflora* besonders häufig in den Gesellschaften 15 bis 18 vor.

Der Bedeutungswert-Index (IVI), der sich aus der relativen Abundanz, Frequenz und Dominanz der Gehölzarten in den Gesellschaften zusammensetzt, wird in der Tabelle 5-3 gezeigt. *Prosopis ruscifolia* weist auch hier extrem hohe Werte auf. Insbesondere in den Gesellschaften 11 bis 14 erreicht diese Art sehr hohe IVI-Werte. In der Einheit 10 erreichen *Parkinsonia aculeata* und *Copernicia alba* hohe IVI-Werte. Allerdings liegen diesem Ergebnis nur neun Probeflächen zugrunde.

In der Baumsavanne auf Sandböden (Einheit 19) weisen alle drei vorkommenden Bäume hohe IVI-Werte auf. In der *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft werden *Tabebuia nodosa*, *Prosopis ruscifolia* und *Salta triflora* mit einem hohen Bewertungswert-Index charakterisiert. Gesellschaften mit einer höheren Gehölzvielfalt, wie die Einheiten 16 bis 18, weisen dagegen meist niedrige IVI-Werte auf. Die bedeutendsten Arten in der Einheit 16 sind *Salta triflora*, *Ceiba chodatii* und *Ziziphus mistol*. In der Einheit 17 weisen *Bulnesia sarmientoi*, *Salta triflora* und *Ziziphus mistol* und in der Einheit 18 *Salta triflora*, *Ceiba chodatii* und *Trithrinax schizophylla* bedeutende IVI-Werte auf.

**Tab. 5-2:** Absolute Abundanz und absolute Dominanz der Gehölzarten mit einem BHD  $\geq 10$  cm in den jeweiligen Vegetationseinheiten

Art\Vegetationseinheit	Abundanz (Individuen/ha)										Dominanz ( $m^2/ha$ )									
	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Parkinsonia aculeata</i>	111	7									4.84	0.12								
<i>Copernicia alba</i>	67	43	8								2.43	1.06	0.34							
<i>Prosopis ruscifolia</i>		121	275	174	87	100	16	16				6.96	9.63	5.12	2.35	5.73	0.49	0.54		
<i>Salta triflora</i>					4	157	132	116	163						0.04	2.13	1.70	1.45	2.45	
<i>Tabebuia nodosa</i>			25	5		129	10	43	17				0.65	0.05		6.74	0.42	1.22	0.43	
<i>Bulnesia sarmientoi</i>				5		7	16	117	26					0.10		0.11	0.43	6.58	3.14	
<i>Trithrinax schizophylla</i>						7	55	79	111							0.08	0.61	0.82	1.06	
<i>Ziziphus mistol</i>					4		68	73	34						0.08		1.39	1.85	0.90	
<i>Prosopis rojasiana</i>					17	7	6	2							0.30	0.10	0.24	0.05		
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>							29	17	57								0.87	0.47	2.21	
<i>Bougainvillea campanulata</i>							26	16	23								0.71	0.21	0.60	
<i>Ceiba chodatii</i>							26	10	31								5.79	3.05	13.05	
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>							10	6	46								0.24	0.15	2.53	
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>								5	66									0.10	1.72	
<i>Acacia praecox</i>							3	6	20								0.03	0.14	0.39	
<i>Stetsonia coryne</i>							13	8	17								0.37	0.41	0.63	
<i>Caesalpinia paraguayensis</i>						14			3							0.27			0.13	
<i>Cordia americana</i>									14										1.52	
<i>Cynophalla retusa</i>							3		14								0.03		0.22	
<i>Ximenia americana</i>							3		17								0.05		0.51	
<i>Maytenus vitis-idaea</i>							16	6									0.25	0.11		
<i>Mimozyanthus carinatus</i>					9		6	6						0.23			0.50	0.26		
<i>Prosopis hassleri</i>							3										0.35			
<i>Prosopis sericantha</i>							3	6									0.04	0.09		
<i>Quiabentia verticillata</i>					4		3							0.08			0.03			
<i>Sarcotoxikum salicifolium</i>							3	3									0.11	0.10		
<i>Cercidium praecox</i>								3										0.03		

Tab. 5-2 (Fortsetzung)

Art\Vegetationseinheit	Abundanz (Individuen/ha)										Dominanz (m <sup>2</sup> /ha)										
	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>								2										0.02			
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>							3										0.11				
<i>Cereus forbesii</i>						7		2								0.13		0.02			
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>							6	2	6								0.07	0.04	0.08		
<i>Acanthosyris falcata</i>							3		3								0.04		0.03		
<i>Prosopis kuntzei</i>								3	9									0.12	1.03		
<i>Pisonia zapallo</i>									6										0.19		
<i>Aspidosperma triternatum</i>									6										0.05		
<i>Cordia glabrata</i>									6										0.11		
<i>Diplokeleba floribunda</i>									6										0.09		
<i>Anisocapparis speciosa</i>									3										0.02		
<i>Cereus stenogonus</i>									3										0.19		
<i>Coccoloba cordata</i>									3										0.04		
<i>Microlobius foetidus</i>									3										0.10		
<i>Schinopsis lorentzii</i>									3										0.04		
<i>Schinopsis cornuta</i>										94											4.26
<i>Tabebuia aurea</i>										38											1.87
<i>Astronium fraxinifolium</i>										31											4.74
<b>TOTAL</b>	<b>178</b>	<b>171</b>	<b>308</b>	<b>184</b>	<b>126</b>	<b>429</b>	<b>465</b>	<b>548</b>	<b>714</b>	<b>163</b>	<b>7.28</b>	<b>8.13</b>	<b>10.62</b>	<b>5.27</b>	<b>3.08</b>	<b>15.29</b>	<b>14.87</b>	<b>17.82</b>	<b>33.47</b>	<b>10.87</b>	

\* weniger als 10 Probeflächen





## 5.4. Diskussion

### 5.4.1. Vegetationseinheiten im regionalen Vergleich

Die Vegetationsformation der „Vinalares“ mit *Prosopis ruscifolia*, wie sie von Morello & Saravia (1959), Spichiger et al. (1991), Prado (1993a) und Mereles (2005) für den Gran Chaco beschrieben wird, ist besonders häufig im Untersuchungsgebiet anzutreffen. Die hier beschriebenen Einheiten 11, 12 und 15 können dieser Formation zugeordnet und zugleich als unterschiedliche Stadien einer Sukzessionsreihe verstanden werden. Vinalares kommen meist an Standorten mit hoher Bodenalkalinität und -salinität in der Nähe periodisch wasserführender Flusssysteme vor. Laut Morello & Saravia (1959) sind sie aufgrund der artenarmen und offenen Krautschicht und des Pfahlwurzel-Systems des *Prosopis ruscifolia* besonders anfällig für Bodenerosion.

Die hygrohalophilen *Prosopis ruscifolia*-Gebüschgesellschaften (Einheiten 11 bis 13) sind in ihrer Artenzusammensetzung ähnlich der von Navarro (1997) und Navarro & Maldonado (2002) beschriebenen *Prosopis ruscifolia*-*Copernicia alba*-Gesellschaft (*Prosopidi ruscifoliae*-*Copernicium albae*) an feuchten und periodisch überschwemmten Salzstandorten im bolivianischen Chaco. Im Gegensatz zu den untersuchten Gebieten in denen die Palme *Copernicia alba* nur eine untergeordnete Rolle spielt, prägt diese Art besonders die Physiognomie der für Bolivien beschriebenen Gesellschaft. Es ist wahrscheinlich, dass auch im paraguayischen Chaco, jedoch in Gegenden des feuchten Ostchaco, diese Gesellschaft vorkommt.

Die *Prosopis ruscifolia*-*Lycium americanum*- (13) und die *Lycium americanum*- *Cyclolepis genistoides*-Gesellschaften (14) sind zusammen mit den Salzmarschen (Kapitel 4) als „Estepas halófitas“ (Spichiger et al. 1991), „Matorral de salinar“ (Huespe et al. 1991), „Matorral de saladar“, „Matorrales marginales de los riachos y lagunas saladas“ und „Sabanas de saladares“ (Mereles 2004, 2005, 2007) in einer Formation beschrieben worden. Die Formation steht in direkter Verbindung zu stark salzhaltigen und natriumreichen Oberböden.

In Argentinien wird sowohl für den Chaco (Lewis et al. 1990) als auch für die Monte- (Therburg 1997) und Pampa-Florenprovinz (Cantero 1999, Nebbia & Zalba 2007) eine halophile Gesellschaft beschrieben, in der *Cyclolepis genistoides* dominiert. Diese Dominanzbestände werden meist von verschiedenen *Prosopis*-, *Lycium*- und *Atriplex*-Arten begleitet. Wie auch in den untersuchten Probestellen, sind nach Lewis et al. (1990) *Lycium americanum* und *Maytenus vitis-idaea* im argentinischen Chaco die wichtigsten Begleitarten.

Die hier beschriebene *Bulnesia sarmientoi*-*Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft kann der Waldformation „Palosantal-Labonal“, wie sie von Spichiger et al. (1991), Huespe et al. (1991) und Prado (1993a) beschrieben wird, zugeordnet werden. Laut Prado (1993a) werden die „Palosantales“ von *Bulnesia sarmientoi* dominiert und häufig von *Aspidosperma triternatum*, *Tabebuia nodosa*, *Prosopis kuntzei* und *Salta triflora* begleitet. Der „Matorral xerohigrófilo de *Bulnesia sarmientoi* y *Tabebuia nodosa*“, wie diese Formation von Spichiger et al. (1991) genannt wird, wächst auf tonig-lehmigen oder tonigen salzhaltigen Böden, die temporär überschwemmt werden. Huespe et al. (1991) beschreiben den „Palosantal-Labonal“ als heterogene Einheit, in der auch in einigen Zonen *Salta triflora* dominierend oder sogar in Reinbeständen vorkommen kann.

Die für das Biosphärenreservat im Norden des paraguayischen Chaco von Navarro et al. (2006) beschriebene *Prosopis rojasiana-Bulnesia sarmientoi*-Gesellschaft weist in ihrer Artenzusammensetzung Ähnlichkeiten mit der *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft (Einheit 17) auf. Die im paraguayischen Chaco endemische *Prosopis rojasiana* kommt jedoch in der hier beschriebenen Gesellschaft gar nicht und im Untersuchungsgebiet insgesamt nur selten vor.

Die *Phyllostylon rhamnoides-Trithrinax schizophylla*-Gesellschaft (Einheit 18), kann der Waldformation „Bosque xerofítico denso semicaducifolio“ (Mereles 2005) und „Quebrachal de Quebracho blanco y Samu'u“ (Huespe et al. 1991) zugeordnet werden. Die Gesellschaft kann außerdem mit der von Fuentes & Navarro (2000) für den bolivianischen Chaco beschriebenen *Diplokeleba floribunda-Trithrinax schizophylla*-Gesellschaft (*Diplokeleba floribundae-Trithrinacetum schizophyllae*) auf schwach dränierten, tonigen und salzhaltigen Böden verglichen werden. Trotz vieler Ähnlichkeiten in der Artenzusammensetzung, kommen jedoch mehrere Kennarten, wie z.B. *Diplokeleba floribunda* und *Aspidosperma triternatum*, im Untersuchungsgebiet kaum vor.

Die in dieser Studie beschriebene *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft bezieht sich auf die Baumsavanne in fossilen mit Sand gefüllten Flusssystemen im Chaco Boreal, die von anderen Autoren auf Formationsebene als „sabana clara arbolada con espartillo“, „campo espartillar“, „espartillar“ (Ramella & Spichiger 1989, Spichiger et al. 1991, Pérez de Molas 1994, Mereles 2005) und „Vegetation der Sandflächen des Chaco Boreal“ (Esser 1982) bezeichnet worden ist. Die fossilen mit Sand gefüllten Flussbetten, die auch „paleocauces colmatados“ genannt werden, befinden sich meist in einer topografisch höheren Lage. Laut Pérez de Molas (1994) weist die Flora dieser Gesellschaft eine enge Beziehung zu den „campos cerrados“ im Südwesten Brasiliens und im Nordosten Paraguays auf.

Bei Vergleichen mit den Gehölzgesellschaften der argentinischen Salzstandorte fallen sowohl strukturelle als auch Arten- und Dominanzunterschiede auf. So kommen laut Therburg (1997) mehrere *Atriplex*-Strauchgesellschaften in Salzstandorten der Monte-Florenprovinz vor. Im Untersuchungsgebiet ist die Gattung dagegen nur mit einer Art vertreten, die zudem nur begleitend und in niedriger Frequenz auftritt.

Obwohl der Säulenkaktus *Stetsonia coryne* häufig in der Gehölzvegetation im Untersuchungsgebiet anzutreffen ist, nimmt er keine gesellschaftsdefinierende Stellung ein. An argentinischen Salzstandorten dagegen bildet diese Art die halophile Gebüschformation „Cardonal de *Stetsonia coryne*“ (Ragonese 1951, Morello & Saravia 1959).

In argentinischen halophilen Gehölzgesellschaften fällt zudem die hohe Anzahl von Endemiten, wie z.B. *Allenrolfea vaginata*, *A. patagonica* (Amaranthaceae), *Ehretia cortesia* (Boraginaceae), *Grahamia bracteata* (Anacampserotaceae) und *Plectrocarpa tetracantha* (Zygophyllaceae) auf. Das tropisch/subtropisch geprägte Klima und die vergleichsweise hohen Jahresniederschläge im Untersuchungsgebiet dürften diese Gattungen, die nicht in Paraguay vertreten sind, an einer Ausbreitung äquatorwärts hindern.

#### 5.4.2. Syntaxonomische Einordnung

In Anlehnung an Navarro & Maldonado (2002), Galán de Mera & Vicente (2006) und Eskuche (1992) kann die Gehölzvegetation der salzbeeinflussten Standorte im Chaco Boreal in zwei Klassen eingeordnet werden.

- **Klasse: *Ruprechtio triflorae-Schinopsietea lorentzii* Rivas-Martínez & Navarro in Navarro & Maldonado 2002**

Klimax-Wälder in der biogeographischen Chaco-Region. Verbreitet im Süden Boliviens, Nordwesten Paraguays, Norden Argentinien und extremen Südwesten Brasiliens.

- Ordnung: *Ruprechtio triflorae-Schinopsietalia lorentzii* Navarro in Navarro & Maldonado 2002  
Klimaxwälder im Chaco Boreal auf gut, mäßig und schwach dränierten Böden.
- Verband: *Ruprechtio triflorae-Schinopsion lorentzii* Navarro in Navarro & Maldonado 2002  
Xeromorphe Wälder im trockenen und semiariden Chaco Boreal.
  - + *Phyllostylon rhamnoides-Trithrinax schizophylla*-Gesellschaft
- Ordnung: *Copernicio albae-Tabebuitalia nodosae* Navarro in Navarro & Maldonado 2002  
Edapho-hygrophile Wald-, Gebüsch- und Palmgesellschaften im Chaco auf schwach dränierten bis periodisch überfluteten Böden.
- Verband: *Copernicio albae-Tabebuion nodosae* Navarro in Navarro & Maldonado 2002  
Wald- und Gebüschgesellschaften auf schwach dränierten und periodisch überfluteten Böden.
  - + *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft
  - + *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft
  - + *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft
  - + *Prosopis ruscifolia-Lycium americanum*-Gesellschaft
  - + *Cyclolepis genistoides-Lycium americanum*-Gesellschaft
  - + *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft
  - + *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft

- **Klasse: *Elionuretea mutici* Eskuche 1992**

Grasfluren und Baumsavannen mit einer großen Artenvielfalt in der Krautschicht. Die Klasse wurde von Eskuche (1992a, 1992b) für feuchte von *Elionurus muticus* dominierte Grasfluren und Baumsavannen im Gebiet des Zusammenflusses des Río Paraná und Río Paraguay beschrieben. Aufgrund der vielen gemeinsamen Krautarten werden hier vorläufig eine neue Ordnung und ein neuer Verband für die im Untersuchungsgebiet vorkommende *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft vorgeschlagen.

- Ordnung: *Tabebuio aureae-Elionuretalia mutici* prov.

Baumsavannen in fossilen mit Sand gefüllten Flussbetten im paraguayischen Chaco. Kennarten: *Tabebuia aurea*, *Schinopsis cornuta*, *Astronium fraxinifolium*, *Jacaranda mimosifolia*, *Elionurus muticus*, *Aristida mendocina*, *Rhynchosia burkartii* und *Pappophorum krapovickasii*

- Verband: *Tabebuia aureae-Elionurus mutici* prov.
- + *Schinopsis cornuta-Elionurus muticus*-Gesellschaft

### 5.4.3. Strukturelle Vergleiche

Strukturelle Untersuchungen sind im paraguayischen Chaco bisher häufig auf Formationsebene durchgeführt worden. So zählte Mereles (1998) im feuchten Chaco 396 Individuen mit einem BHD  $\geq 10$  cm pro Hektar, von insgesamt 65 Arten, im mesoxerophytischen *Schinopsis balansae*-Wald. Von Rempel (2007) wurden in einer Ein-Hektar-Daueruntersuchungsfläche in der Waldformation „Palosantal-Labonal“ 431 Individuen mit einem BHD  $\geq 10$  cm, von insgesamt 21 Arten, gefunden. Die hier präsentierten Ergebnisse lassen sich aufgrund fehlender gesellschaftsspezifischer Untersuchungen im paraguayischen Chaco nur annähernd mit anderen Studien vergleichen.

Hohe Abundanzen sowie hohe Frequenzen, wie bei *Prosopis ruscifolia* in den Einheiten 11 bis 15 gezählt wurden, sind nach Lamprecht (1986) für horizontal durchgehende Arten kennzeichnend. Bei zusätzlich hoher Dominanz spielen diese Arten die beherrschende Rolle im betreffenden Waldtyp. Auch im argentinischen Chaco wurden laut Rios et al. (2008) in einem „Vinalar“ mit *Prosopis ruscifolia* 370 Bäume/ha gezählt. In Reinbeständen der Vinalares können laut López et al. (2002) und Rios et al. (2008) insgesamt bis zu 2000 Individuen/ha dieser einen Art auftreten.

*Salta triflora* erreicht in den untersuchten Waldgesellschaften hohe Abundanzwerte. In Strukturuntersuchungen von Mitlöhner (1990) und Rempel (2007) im Naturreservat Laguna Porá, das direkt neben dem Untersuchungsort Campo María liegt, erreichte auch *Salta triflora* die höchsten Abundanzwerte. In den Waldgesellschaften befindet sich *Salta triflora* meist oberhalb der Strauchschicht und kommt deshalb oft in starke Konkurrenz mit Bäumen der unteren Baumschicht, wie *Ziziphus mistol*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Prosopis ruscifolia* und *Tabebuia nodosa*. Laut Jacobs (1990) erhält diese Art dennoch hohe Abundanz durch eine sehr hohe Anzahl an Stockausschlägen. Die höchste individuelle Abundanz wiederum erreicht diese Art laut Mitlöhner (1990) an Standorten mit schlechter Wasserverfügbarkeit.

In der *Bulnesia sarmientoi-Gouinia paraguayensis*-Gesellschaft (Einheit 17), die der Waldformation „Palosantal-Labonal“ zugeordnet werden kann, weisen *Bulnesia sarmientoi*, *Salta triflora* und *Ziziphus mistol* die höchsten IVI-Werte auf. Die selben Arten, jedoch in umgekehrter Reihenfolge, weisen auch laut Rempel (2007) im „Palosantal-Labonal“ die höchsten IVI-Werte auf.

In Übereinstimmung mit Baumhöhenmessungen im argentinischen trockenen Chaco von Roth & Giménez (1997), weisen auch im Untersuchungsgebiet die meisten Arten Höhen unter 10 m auf. Nur einige wenige, wie *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Astronium fraxinifolium*, *Bulnesia sarmientoi*, *Cordia americana*, *Phyllostylon rhamnoides* und *Schinopsis cornuta*

erreichen Höhen über 10 m. Im Gegensatz dazu weisen laut Roth & Giménez (1997, 2006) die meisten Baumarten im feuchten Chaco Höhen über 10 m auf.

*Phyllostylon rhamnoides* gehört in der Einheit 18 zur oberen Baumschicht. Im argentinischen feuchten Chaco dagegen kann diese Art laut Hampel (2000) als eine Schatten-Baumart definiert werden, da diese Wälder höher sind und zudem eine dritte Baumschicht aufweisen.

#### 5.4.4. Ökologische Eigenschaften

Standorte mit ungünstigen Bedingungen werden laut Vareschi (1980) häufig durch geringe Arten- und hohe Individuenzahlen charakterisiert. Durch eine geringe Anzahl interspezifischer Konkurrenten wird der Standort mit hohen Individuenzahlen weniger Arten ausgefüllt. Dieses trifft insbesondere auf die beschriebenen *Prosopis ruscifolia*-Gesellschaften zu, wo *Prosopis ruscifolia* allein oder mit nur wenigen anderen Arten hohe Abundanz-Werte erreicht.

Die meisten Arten der Gattung *Prosopis* sind an Trockenheit und Bodensalinität angepasst. *Prosopis ruscifolia* weist nach Antezana et al (2000) die höchste Salztoleranz auf und besiedelt meist tonig-salzhaltige Böden, die periodisch mehrere Monate im Jahr überflutet werden. Laut Meloni et al. (2008) verträgt *Prosopis ruscifolia* Salzkonzentrationen äquivalent zum Meerwasser, weist osmotische Regulationsmechanismen auf und scheidet toxische Ionen aus den Blättern aus.

An salzbeeinflussten Standorten im Gran Chaco ist *Prosopis ruscifolia* heimisch. Die Art besiedelt jedoch extrem schnell gestörte Standorte, wie z.B. überweidete Flächen oder anthropogen beeinflusste Pampas, führt so zur schnellen Verbuschung von feuchten Offenland-Flächen und wird daher häufig als Störungszeiger definiert (Morello & Saravia 1959, Mereles & Degen 1997). Im Untersuchungsgebiet wurden in halophilen offenen Grasfluren an den Ufern der Lagunen und Salzpfannen viele Sämlinge und Jungpflanzen von *Prosopis ruscifolia* gefunden. Im Chaco scheint laut Mitlöhner (1990) die Überlebensrate im Keimlingsstadium vom spezifischen Salz- und Bodenwassergehalt abhängig zu sein. Beobachtungen während der Feldarbeiten zufolge sind die Überlebens- und Wachstumsraten dieser Art in niederschlagsarmen Jahren höher als in niederschlagsreichen Perioden und führen daher schneller zur Verbuschung. Überschwemmungen, die länger als sechs Monate andauern, sorgen dagegen für massives Absterben dieser Art.

*Cyclolepis genistoides* meidet laut Therburg (1997) sehr trockene und feuchte Standorte. Sie vermittelt zwischen den Gesellschaften mit einer guten Wasserversorgung infolge hoher Grundwasserstände oder häufiger Überschwemmungen auf der einen und den auf edaphisch trockeneren Standorten vorkommenden Gesellschaften auf der anderen Seite. Im Untersuchungsgebiet kennzeichnet diese Art auch Standorte mit mittlerer Wasserversorgung und Salinität und vermittelt zusammen mit *Lycium americanum* und *Lophocarpinia aculeatifolia* zwischen den Salzmarschen (Kapitel 4) und den Waldgesellschaften auf schwach bis mäßig drainierten Böden.

Die von Schinini (2008) beschriebene *Tillandsia mereliana* gilt als endemische Art der Salzstandorte im paraguayischen Chaco und ist zudem Kennart der *Lycium americanum*-*Cyclolepis genistoides*-Gesellschaft. Diese Tillandsie wächst wurzellos am Boden im

Halophytengebüsch und weist eine große Abhängigkeit zur Begleitflora, wie *Cyclolepis genistoides* und *Lophocarpinia aculeatifolia*, und den Bodeneigenschaften auf. Das gleichzeitige Auftreten als Epiphyt in einer Höhe von 1 bis 2 m dürfte eine Anpassung an periodische Hochwasser sein. Nach monatelanger Überschwemmung im Untersuchungsgebiet wurden am Boden keine lebenden Individuen gefunden, jedoch konnten zahlreiche epiphytische Individuen beobachtet werden.

In Übereinstimmung mit Untersuchungen in Wäldern im argentinischen feuchten Chaco (Barbaris et al. 2002), hängt auch im Untersuchungsgebiet die Artenzusammensetzung und die damit verbundene Gesellschaft stark von der lokalen Bodenheterogenität ab. Auch Beobachtungen von Mitlöhner (1990) zufolge, ist die Artenzusammensetzung im Chaco schon bei geringsten Niveauunterschieden offensichtlicher Ausdruck hydrischer Variationen. Die Gesellschaften 10 und 11 werden insbesondere von hygrophilen an Stauwasser angepassten Arten charakterisiert. Indikatorarten für schwach dränierte Böden sind laut Navarro & Maldonado (2002) und Navarro et al. (2011) *Prosopis ruscifolia*, *Tabebuia nodosa*, *Bulnesia sarmientoi* und *Trithrinax schizophylla*. In der Krautschicht tritt an diesen Standorten sehr häufig *Ruellia simplex* auf.

Bezüglich der Wasserverfügbarkeit in den Trockengebieten ist die Konkurrenzkraft der Bäume von den standörtlichen Bedingungen und den individuellen Arteigenschaften abhängig (Mitlöhner 1998). Untersuchungen pflanzeninterner Potentiale von Mitlöhner (1990) zeigen, dass *Salta triflora*, *Bulnesia sarmientoi*, *Sarcotoximum salicifolium* und *Bougainvillea campanulata* sehr hohe osmotische Spektren aufweisen.

Untersuchungen von Mitlöhner & Koepp (2007) haben außerdem gezeigt, dass *S. triflora* extrem hohe osmotische Anpassungsfähigkeit an Bodensalinität aufweist. Aber auch *Prosopis ruscifolia* und *Bulnesia sarmientoi*, die mit ihren Wurzeln das salzhaltige Grundwasser erreichen, sind fähig extrem hohe Saugspannungen (>50 bar) zu entwickeln (Glatzle et al. 2000).

Die Gehölzvegetation salzhaltiger Standorte beeinflusst grundlegend die Dynamik des salzigen Grundwassers und spielt eine entscheidende Rolle in der Abschwächung oder Vermeidung oberflächiger Bodenversalzung (Glatzle et al. 2000). Untersuchungen von Glatzle et al. (2006)(2006) während drei Jahren im Untersuchungsgebiet (Naturreservat Campo Maria) haben gezeigt, dass, im Gegensatz zu den Offenland-Standorten der Lagunen und Weideflächen, an Waldstandorten nur geringe Anstiege des Grundwasserspiegels nach Niederschlägen verzeichnet und eine sehr hohe aber nahezu konstante Leitfähigkeit gemessen wurden.

## **6. Abschließende Diskussion und Empfehlungsansätze**

### **6.1. Diskussion der wichtigsten Forschungsergebnisse**

Aufgrund der wenigen ökologisch-pflanzensoziologischen Untersuchungen der Vegetation im paraguayischen Chaco, kann die vorliegende Arbeit zu den Pionierarbeiten für die Region und insgesamt für Paraguay angesehen werden. Es ist außerdem die erste Studie dieser Art in den salzbeeinflussten Habitaten im paraguayischen Chaco. In diesem Zusammenhang sollen hier die wichtigsten Ergebnisse hervorgehoben werden.

#### **6.1.1. Pflanzeographische Stellung und Artenzusammensetzung der Vegetation salzbeeinflusster Standorte**

Die untersuchten Salzstandorte sind in Übereinstimmung mit Studien anderer Binnenlandsalzstandorte (Ungar 1972, Ragonese 1951, Cantero 1999) artenarm. Von den im paraguayischen Chaco vorkommenden Arten wurden an den untersuchten salzbeeinflussten Standorten 18,9 % und in den Salzmarschen nur 2,6 % gefunden.

In ihrer Artenzusammensetzung ist die untersuchte salzbeeinflusste Vegetation größtenteils tropisch/subtropisch geprägt. Pan- und neotropische Elemente nehmen auf Gattungsebene den höchsten Stellenwert ein. Die Vegetation besteht prinzipiell aus im weiteren Sinne neotropischen Arten, wobei die direkte phytogeographische Umgebung des Chaco eine entscheidende Rolle in der Artenzusammensetzung spielt. Entscheidend für die starke Prägung der phytogeographischen Umgebung dürfte die teilweise enge Verbindung der gesamten Chacovegetation mit der Alkalinität, Salinität und Textur des Bodens sein.

In Übereinstimmung mit López et al. (2006), weist der Chaco, und in diesem Zusammenhang auch das Untersuchungsgebiet der Salzstandorte, große floristische Ähnlichkeit mit der südlichen Trockenflora auf und bildet im südamerikanischen Kontext eine gewisse Verbindung zwischen der südlichen und der nördlichen Flora. Ähnlichkeiten zur südlichen Trockenflora werden insbesondere durch die vorkommenden Taxa der Chaco-Florenregion und des Andenvorlandes deutlich.

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen deutliche floristische Ähnlichkeiten mit den argentinischen Salzstandorten in der Chaco- (Ragonese 1951, Lewis et al. 1990, Hilgert et al. 2003), Monte- (Therburg 1997) und Pampa-Florenprovinz (Ragonese & Covas 1947; Cantero 1999). Floristische Ähnlichkeiten, sowohl auf Gattungs- als auch auf Artenebene, gibt es aber auch mit Salzstandorten der Karibik, wie die kolumbianische Halbinsel Guajira (Rieger 1976), die Küstensalzmarschen in Venezuela (Medina et al. 2008) und die kubanischen Küstenregionen (Borhidi et al. 1983, Borhidi 1996, González Gutiérrez et al. 2006).

Salzstandorte in Patagonien (Faggi 1985, Roig et al. 1985) weisen im Gegensatz dazu nur einige wenige gemeinsame Arten mit dem Untersuchungsgebiet auf. Mit den hochandinen Halophytengesellschaften aus Perú (Gutte & Müller 1985, Montesinos-Tubée 2012), Bolivien (Gehler 1992) und Chile (Teillier & Becera 2003) konnten auf Artenebene keine Gemeinsamkeiten gefunden werden.



Im Gegensatz zu den argentinischen Salzstandorten, konnten im Untersuchungsgebiet nur eine Gattung und zehn Arten mit amphitropischer Verbreitung gefunden werden. Mehrere Gattungen argentinischer Halophytengesellschaften wie *Frankenia*, *Suaeda*, *Allenrolfea*, *Puccinellia* und *Distichlis* sind im paraguayischen Chaco nicht vertreten. Der Grund hierfür dürfte darin liegen, dass die Trockengebiete Argentiniens das südliche Hauptareal dieser disjunkten Verbreitung darstellen. Das tropisch/subtropisch geprägte Klima und die vergleichsweise hohen Jahresniederschläge im Untersuchungsgebiet dürften vermutlich eine Ausbreitung dieser Gattungen bzw. Arten in den paraguayischen Chaco verhindern.

In dieser Studie wird erstmals das Lebensformenspektrum der vorkommenden Arten im paraguayischen Chaco und in den salzbeeinflussten Habitaten definiert und somit ein überregionaler physiognomischer Vergleich der Vegetation ermöglicht. Binnenlandsalzstellen und Salzwüsten werden laut Chapman (1974), im Gegensatz zu Küstensalzmarschen, hauptsächlich von Sträuchern geprägt. Salzbeeinflusste Standorte im Untersuchungsgebiet und im gesamten Gran Chaco werden ebenfalls von Sträuchern dominiert. Argentinische Binnenlandsalzstandorte in gemäßigten Regionen weisen im Gegensatz dazu eine Dominanz von Kräutern und Kleinsträuchern auf. Es ist daher anzunehmen, dass zunehmende Sonneneinstrahlung und Mitteltemperatur zu einem höheren Anteil von Phanerophyten in salzbeeinflussten Standorten führen. Das Vorherrschen von Phanerophyten, die im Untersuchungsgebiet zum größten Teil zum Chaco-Element gehören, weist auch auf eine klare Verbindung zur jeweiligen phytogeographischen Umgebung hin.

### **6.1.2. Pflanzensoziologische, ökologische und strukturelle Eigenschaften der salzbeeinflussten Vegetation**

Die Vegetation salzbeeinflusster Standorte im paraguayischen Chaco besteht zum einen aus Salzmarschen, die ausschließlich aus Kraut- und Zwergstrauchgesellschaften zusammengesetzt sind, und zum anderen aus einer halophilen Gehölzvegetation, die hauptsächlich von Gebüsch- und Waldgesellschaften geprägt wird. In den untersuchten Salzmarschen konnte eine klare Abfolge von neun unterschiedlichen artenarmen Gesellschaften beobachtet werden. Allmähliche Übergänge zwischen den Gesellschaften kommen nur selten vor. In der dominierenden Gehölzvegetation, in der zehn Gesellschaften unterschieden werden konnten, sind die Abfolgen dagegen nicht so eindeutig und allmähliche Übergänge zwischen Gesellschaften sind häufig anzutreffen.

In Übereinstimmung mit Untersuchungen in zentralargentinischen salzbeeinflussten Habitaten (Therburg 1997, Menghi et al. 2001, Karlin et al. 2011) tritt der floristische Hauptgradient im Untersuchungsgebiet von Zonen mit langandauernder Überschwemmung bis zu höher gelegenen Standorten mit mäßig bis gut dränierten Böden auf. Die Salzverhältnisse konnten nur teilweise für die Ausbildung der verschiedenen Halophytengesellschaften verantwortlich gemacht werden. Diskontinuitäten in der Vegetation grundwassernaher Standorte hängen laut Cantero et al. Cantero et al. (1998b) größtenteils von der Tiefe und Salinität des Grundwassers ab, welche wiederum die Bodensalinität kontrollieren. Komplexe Interaktionen zwischen Hydromorphie und Halomorphie bestimmen daher die Verbindungen zwischen salzhaltigen Standorten und den jeweiligen floristischen Gruppen. Die an salzhaltige Böden angepasste Gehölzvegetation im Chaco beeinflusst laut Glatzle et al. (2000) grundlegend die Dynamik

des salzigen Grundwassers und spielt eine entscheidende Rolle in der Abschwächung oder Vermeidung oberflächiger Bodenversalzung.

Signifikante Bodenparameter in der Verteilung der untersuchten Gesellschaften sind der Natrium-Gehalt und die Bodenart. An den Ufern der Lagunen und Flussbetten wurden zwar nur schwache Reliefunterschiede beobachtet, jedoch beeinflussen diese maßgeblich die Sedimentablagerungen, Wasserverfügbarkeit und Dauer der Überschwemmung. Hygrohalophile Gesellschaften kommen meist in stauwasserbeeinflussten Senken vor, wo hohe Schluff- und Tonanteile im Oberboden zu einer schlechten Drainage führen. Durch Sedimentaufschüttungen entstehen dagegen mikrotopographische Änderungen, die nach Ungar (1972) die Feuchtigkeit und Salinität reduzieren. Der sandige Horizont, der durch Sedimentaufschüttungen entsteht, reduziert laut Karlin et al. (2011) den kapillaren Aufstieg des salzigen Grundwassers und erleichtert so die Etablierung von Arten mit geringerer Salztoleranz.

Mit zunehmender Entfernung von den grundwasserbeeinflussten Salzstandorten kann eine Zunahme an Arten- und Strukturdiversität beobachtet werden. Während die Gesellschaften der Salzmarschen hauptsächlich aus einer Vegetationsschicht und einer Differenzialart bestehen, werden die mehrschichtigen Gehölzgesellschaften von mehreren Differenzialarten bestimmt. Hohe Abundanzen und Frequenzen einzelner Arten können sowohl in den Salzmarsch- als auch in den Gehölzgesellschaften beobachtet werden. In diesem Zusammenhang kommt *Prosopis ruscifolia* ein besonders hoher Stellenwert in den Gebüschgesellschaften zu, während *Salta triflora* in den Waldgesellschaften hohe Abundanz- und Frequenzwerte erreicht.

In dieser Studie wird zudem eine syntaxonomische Übersicht der vorkommenden Gesellschaften gegeben. Sowohl die Vegetation der Salzmarschen als auch die Gehölzvegetation kann jeweils in drei unterschiedlichen syntaxonomischen Klassen eingeordnet werden.

## **6.2. Offene Fragen und zukünftige Forschungsansätze**

Die Ergebnisse dieser Studie lassen nur ansatzweise Schlüsse über die Dynamik und Sukzessionen der Gesellschaften zu. Aufgrund der begrenzten Zeit sind langfristige Daueruntersuchungen nicht möglich gewesen. Auch können ökologische Eigenschaften einzelner Arten nur teilweise verstanden werden.

In zukünftigen Untersuchungen wäre es daher sinnvoll die Sukzession der Gesellschaften in Daueruntersuchungsflächen und in Verbindung mit der Dynamik des Grundwassers zu untersuchen, um das Verhalten der einzelnen Arten besser verstehen zu können. Studien dieser Art könnten höchstwahrscheinlich auch Auskunft darüber geben, welche spezifischen Faktoren für die doch klaren Abfolgen zwischen den Gesellschaften der Salzmarschen verantwortlich sind.

Spezifische pflanzenökologische Studien, die den Einfluss der Bodensalzgehalte auf die Ionengehalte in den Pflanzen untersuchen, könnten zum besseren Verständnis der Physiologie der halophilen Arten im Chaco beitragen. Ähnliche Untersuchungen sind in diesem Zusammenhang im bolivianischen Altiplano (Gehler 1992) und in der argentinischen Provinz Mendoza (Therburg 1997) vorgenommen worden.

Da es nur sehr wenige pflanzensoziologische Studien im paraguayischen Chaco gibt, sind zukünftige Untersuchungen dieser Art unbedingt notwendig um die Chacovegetation in ihrer Gesamtheit syntaxonomisch zu erfassen.

### **6.3. Entwicklungsprognosen der salzbeeinflussten Habitats im paraguayischen Chaco**

#### **6.3.1. Klimatische Veränderungen und ihre Auswirkung auf die Salzgebiete**

Einer der Hauptgründe für die Versalzungsproblematik im paraguayischen Chaco ist das Überwiegen der Verdunstungsrate gegenüber der Versickerungsrate. Laut Harder et al. (2004) und Grassi et al. (2005) ist die potentielle Evapotranspiration im zentralen Chaco ungefähr doppelt so hoch als die durchschnittlichen Jahresniederschläge.

Laut Wiebe (2003) wird die Versalzungsproblematik im Chaco zudem durch starke klimatische Variabilitäten verschärft. Überdurchschnittliche jährliche Niederschlagsmengen beschleunigen die Versalzung durch Anhebung des Grundwasserspiegels und der Mobilisierung von im Bodenkörper gespeicherten Salzen. Geringere Niederschlagsmengen reduzieren dagegen die Versalzung unter Grundwasser-nahen Bedingungen durch das Absenken des Grundwasserspiegels. Globale Klimaschwankungen (wie das Phänomen El Niño-Südliche Oszillation) begünstigen die lokalen Klimaschwankungen. In einigen Zonen des Untersuchungsgebietes, wie z.B. in der Umgebung von Buena Vista, wurden laut Wiebe (2003) die ersten auffälligen Versalzungserscheinungen im Bereich des Lagunensystems nach einem El-Niño-Ereignis im Sommer 1982/83 beobachtet. In Tabelle 2-5 werden die starken Unterschiede in jährlichen Niederschlagssummen deutlich. In diesem Zusammenhang begünstigen besonders auch einzelne überdurchschnittliche Niederschlagsphänomene, wie z.B. langandauernde Überschwemmungen, die Expansion der Salzpfannen und verhindern die Etablierung von Gehölzen in den Salzsteppen.

Bezüglich der Dynamik in salzbeeinflussten Standorten führen laut Karlin et al. (2011) aufeinanderfolgende Jahre mit überdurchschnittlichen Niederschlägen zu starken Erosions- und Oberflächenabflussprozessen und fördern zudem einen starken Anstieg des Grundwasserspiegels. Besonders gefährdet sind diesbezüglich stark anthropogen beeinflusste Flächen. In aufeinanderfolgenden Jahren mit unterdurchschnittlichen Niederschlägen kommt es im Gegensatz dazu zu Sedimentaufschüttungen und Sandanhäufungen, die die Etablierung von Pioniergesellschaften begünstigen. Sind die Niederschläge jedoch zu niedrig, können sich keine Pflanzengesellschaften etablieren und so werden Desertifikationsprozesse gefördert.

Den klimatischen Prognosen von Bidegain et al. (2012) zufolge, sind im Untersuchungsgebiet im Vergleich zum heutigen Klima zukünftige Anstiege der Mitteltemperatur und Reduzierungen der mittleren Jahresniederschläge zu erwarten. Ohne konkrete Naturschutzmaßnahmen sind in diesem Zusammenhang in Zukunft mit Zunahmen von Versalzungs- und Desertifikationserscheinungen zu rechnen.

### 6.3.2. Auswirkungen des immer stärker werdenden Landnutzungswandels

Der paraguayische Chaco bekommt immer größere land- und viehwirtschaftliche Bedeutung. In den letzten Jahrzehnten wird der Chaco zunehmend von großen Agrar- und Rinderfarmbetrieben erschlossen und zum Teil intensiv land- und viehwirtschaftlich genutzt. Durch großflächige Rodungen werden die Chacowälder in Kulturland umgewandelt und die Agrarfront breitet sich auch in die trockeneren und versalzungsgefährdeten Gebiete aus. Während in den Jahren 1990 bis 2000 die durchschnittliche Abholzungsrate im paraguayischen Chaco noch bei 105.557 ha/Jahr lag (Mereles & Rodas 2009), wurde in den Jahren 2010 bis 2012 eine mittlere Abholzungsrate von 262.275 ha/Jahr registriert (Asociación Guyra Paraguay/AVINA 2013).

Die zunehmende Nutzung der versalzungsgefährdeten Zone, vor allem weidewirtschaftlich, führt nach Wiens (1998) zu einer Störung in der Wasserhaushaltsregulierung. Entwaldung und die damit verbundene Änderung der Vegetationsdecke haben in dieser sensiblen Zone einen Anstieg des hochversalzten Grundwasserspiegels mit nachfolgender Oberflächenversalzung zur Folge. Hinzu kommen nicht angepasste Infrastrukturmaßnahmen, die in den letzten Jahrzehnten zu einer Ausweitung von Versalzungserscheinungen geführt haben. Insbesondere durch die Anlage von Wegen und Abdämmung der Flusssysteme wird der natürliche Wasser- und Salztransport verringert.

Das Abdämmen zieht laut Wiebe (2003) zwei wesentliche Reaktionen nach sich. Zum einen kommt es nach Starkniederschlägen zu einem Rückstau mit indirektem Grundwasseranstieg und verminderten Wasser- und Salzabtransport. Des Weiteren wird im Unterlauf das salzhaltige Grundwasser nach dem Prinzip der kommunizierenden Röhren hochgedrückt und durch Verdunstungsprozesse eingedampft.

Die Abdämmung periodisch wasserführender Flusssysteme zeigt aber auch ein Dilemma mit dem Farmer im paraguayischen Chaco, und insbesondere im Untersuchungsgebiet, zu kämpfen haben. Die durch Abdämmung künstlich angelegten Wasserreservoirs sind notwendig um in den monatelangen Dürreperioden genügend Wasser für die Rinder zu haben; andererseits führen aber gerade diese Staudämme zu weiteren Versalzungserscheinungen.

Eines der großen Probleme für die Entwicklung des Chaco ist der Mangel an Süßwasser. Das Grundwasser ist zum größten Teil hoch versalzen und die wenigen Süßwasservorkommen sind örtlich begrenzt (Kruck et al. 1998). Da der Zugang zum Süßwasser für die ständig wachsende Bevölkerung im Zentralen Chaco gesichert sein muss, laufen aktuell verschiedene Projekte um das Problem des Trinkwassers zu lösen. In den letzten Jahren sind im zentralen Chaco (Filadelfia und Villa Choferes del Chaco) zwei Entsalzungsanlagen installiert worden, um das hochversalzte Grundwasser zu entsalzen. Hierbei wird das salzhaltige Grundwasser aus einer Tiefe von >120 m mit einem Umkehrosmose-Prozess entsalzen und die restliche Salzlauge anschließend wieder in eine höher gelegene Grundwasserschicht infiltriert. Es bleibt abzuwarten, welche Auswirkungen diese Eingriffe für den Chaco haben werden.

Außerdem wird zurzeit ein 200 km langer Aquädukt vom Rio Paraguay (Puerto Casado) in den Zentralen Chaco (Loma Plata) gebaut. Mit dieser Wasserleitung soll der zentrale Chaco, und insbesondere die Indianersiedlungen, mit Trinkwasser versorgt werden. Die offene Frage bei diesem Projekt bleibt jedoch, welchen Einfluss eine ständige Wasserzufuhr auf das sensible Ökosystem des Chacos haben wird. Es ist anzunehmen, dass dadurch das

Gleichgewicht des Wasserhaushaltes gestört wird und mehr Versalzungserscheinungen auftreten könnten.

Da die Ökonomie des Chacos hauptsächlich von der landwirtschaftlichen und agrarindustriellen Produktion abhängt, ist das Wasser der entscheidende Faktor für Ernteerträge und nachhaltige Produktion. Erste großflächige Bewässerungsversuche haben laut Harder et al. (2004) zu sehr guten Erträgen geführt. Aufgrund der sehr hohen Evapotranspiration im Vergleich zu den Niederschlägen besteht bei großflächiger Bewässerung jedoch die Gefahr zur fortschreitenden Bodenversalzung. Harder et al. (2004) weisen daher darauf hin, nicht in stark versalzungsgefährdeten Zonen und hauptsächlich auf sandigen Böden Bewässerungssysteme zu verwenden. Außerdem sollte genau auf die Wasserqualität und das angewendete Bewässerungssystem geachtet werden, um eventuelle Bodenversalzung zu vermeiden.

### **6.3.3. Alternative Nutzungsmethoden und notwendige Naturschutzmaßnahmen**

Laut Yensen (2008) wird sich höchstwahrscheinlich weltweit die Landwirtschaft im 21. Jahrhundert auf salzbeeinflusste Standorte ausweiten, da die Süßwasserreserven abnehmen und die Bevölkerung der betroffenen Gebiete gezwungen sein wird, die weit verbreiteten Salzböden und Aquifere zu nutzen. Auch im paraguayischen Chaco breitet sich die Agrarfront in die trockeneren und versalzungsgefährdeten Gebiete aus. Aus diesem Grund wäre es ratsam, insbesondere an den sensiblen Salzstandorten, eine nachhaltige Nutzung der Ressourcen und aktiven Naturschutz zu fördern.

Anstelle einer Landschaftsveränderung und die damit verbundene Zunahme von Versalzungserscheinungen, wäre es ratsam, die vor Ort angepasste Vegetation nicht zu entfernen, sondern nachhaltig zu nutzen. Die in dieser Studie beschriebenen Gehölzgesellschaften sind für die Wasserhaushaltsregulierung und die Vermeidung von Erosion und Oberflächenversalzung von großer ökologischer Bedeutung. Aus dem Grund sollten die gesetzlich vorgeschriebenen Schutzwaldstreifen an den Lagunen, Einschwemmsenken und periodisch wasserführenden Flusssystemen auf jeden Fall intakt gelassen werden, um Ausbreitungen von Versalzungserscheinungen zu verhindern.

In diesem Zusammenhang weisen auch Glatzle et al. (2000, 2006) auf die bedeutende Rolle des Chacowaldes in der Vermeidung der Bodenversalzung hin und schlagen daher für die versalzungsgefährdete Zone ein silvopastorales Weidesystem vor. Neben der Regulierung des hoch anstehendem Grundwasserspiegels und die damit verbundene Verringerung der Oberflächenversalzung, können laut Kaur et al. (2002) bei silvopastoralen Systemen die Fertilität und mikrobielle Aktivität von Salz-Alkaliböden erheblich verbessert werden. Fortschreitende Oberflächenversalzung könnte auf offenen Weideflächen in der Nähe der Salzpflanzen höchstwahrscheinlich durch silvopastorale Systeme oder Wiederaufforstungen vorgebeugt werden. Wiederaufforstungsmaßnahmen könnten laut Wiebe (2003) den Spiegel des salzhaltigen Grundwassers relativ zum Grundwasserstand unter Weide absenken. Laut Taleisnik & López (2011) wurden bei Aufforstungsversuchen in argentinischen Salzgebieten hauptsächlich heimische Arten der Gattung *Prosopis* verwendet.

Die Vegetation der untersuchten salzbeeinflussten Standorte weist ein großes Potential für eine nachhaltige Nutzung der Ressourcen auf. Hingewiesen sei an dieser Stelle auf einige

interessante Nutzpflanzen, wie z.B. *Bulnesia sarmientoi* („Palo santo“) oder *Cyclolepis genistoides* („Palo azul“). Beide Arten sind aufgrund der massiven Veränderung und Zerstörung der natürlichen Standorte sowie durch unkontrollierte Nutzung gefährdet.

Eine im Chaco bisher unbekannt Bedeutung könnte jedoch in Zukunft auch dem Queller (*Sarcocornia ambigua*) zukommen. Untersuchungen in Brasilien von D’oca et al. (2012) haben gezeigt, dass das Samenöl von *Sarcocornia ambigua* einen sehr hohen Anteil (24.8%) von gesättigten Palmitin- und Stearinsäuren enthält. Da keine schädlichen Fettsäure-Komponenten gefunden wurden, könnte das Öl sowohl für die Tierernährung als auch für die Biotreibstoff-Produktion empfohlen werden.

Die untersuchten Salzstandorte bieten ein großes Potential für Ökotourismus- und Umweltbildungsaktivitäten. Die Naturreservate Campo Maria und Chaco Lodge gehören heute zu den bekanntesten Reisezielen. Aufgrund des wachsenden Umweltbewusstseins in der Landesbevölkerung dürften Aktivitäten dieser Art in Zukunft zunehmen. Parallel sind jedoch auch nationale Naturschutzmaßnahmen notwendig, da die bisherigen Naturschutzbemühungen im Untersuchungsgebiet hauptsächlich auf Privatinitiativen zurückgehen.

In Übereinstimmung mit Wiebe (2003) sind insbesondere die Aufklärung der Landnutzer in der versalzungsgefährdeten Zone sowie die Schaffung eines institutionellen Rahmens für Nutzungsaufgaben, verbunden mit einer Kontrolle der Einhaltung, unbedingt notwendig um weitere Versalzungserscheinungen vorzubeugen und die sensiblen Salzstandorte zu schützen.

## 7. Zusammenfassungen

### 7.1. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Pflanzengeographie, Pflanzensoziologie und Ökologie der salzbeeinflussten Vegetation im Chaco Boreal von Paraguay. Im Mittelpunkt der Betrachtungen stehen die floristischen, strukturellen und ökologischen Merkmale der Vegetation entlang eines Gradienten von stark salzhaltigen bis zu mäßig salzbeeinflussten Standorten und die daraus resultierende vegetationsökologische Charakterisierung.

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Übergangszone von den regelmäßig überschwemmten Flächen des feuchten Ostchaco zum trockenen Zentralen Chaco, in der als Folge der klimatischen und geologischen Verhältnisse großflächige Salzstandorte vorkommen. Versalzungen, die in dieser Zone auf natürliche Weise entstehen, treten hier im Bereich von Niederungen und Unterläufen periodisch wasserführender Flusssysteme auf und stehen in enger Verbindung zum hochanstehenden salzigen Grundwasser.

An insgesamt 14 Untersuchungsorten wurden 162 stratifiziert-randomisierte Vegetationsaufnahmen in den Salzmarschen und 236 Aufnahmen in der angrenzenden salzbeeinflussten Gehölzvegetation durchgeführt. Den Bestandsaufnahmen in physiognomisch unterscheidbarer homogener Vegetation folgten Untersuchungen einiger Standortfaktoren.

Die untersuchten Salzstandorte sind in Übereinstimmung mit Studien anderer Binnenlandsalzstellen in Südamerika artenarm. Von den im paraguayischen Chaco vorkommenden Arten wurden an den untersuchten salzbeeinflussten Standorten 18,9 % und in den Salzmarschen nur 2,6 % gefunden.

Pflanzengeographisch wird die untersuchte salzbeeinflusste Vegetation von pantropischen und neotropischen Gattungen dominiert. Im weiteren Sinne neotropische Arten sind vorherrschend, wobei die direkte phytogeographische Umgebung des Chaco eine entscheidende Rolle in der Artenzusammensetzung spielt.

Das Lebensformenspektrum und die lokale Verteilung entlang eines Niederschlagsgradienten der vorkommenden Arten im Untersuchungsgebiet wurde mit der vorab vom Verfasser angefertigten Checkliste der Gefäßpflanzen im paraguayischen Chaco verglichen. Sowohl im paraguayischen Chaco insgesamt als auch an den untersuchten salzbeeinflussten Standorten dominieren Phanerophyten, während in den Salzmarschen Hemikryptophyten vorherrschen.

In den Salzmarschen wurde anhand originaler Vegetationsaufnahmen eine Abfolge von neun Pflanzengesellschaften unterschieden. Die in den meisten Fällen aus nur einer Differenzialart bestehenden Gesellschaften weisen nur selten allmähliche Übergänge auf und kommen entlang eines Gradienten unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit vor. Der Gradient reicht von der hydrohalophilen *Ruppia maritima*-Gesellschaft und der hygrophilen *Setaria geminata*-Gesellschaft schwach salziger Standorte bis zur stark salz- und trockenresistenten *Heterostachys ritteriana*-Gesellschaft.

Als signifikante Bodeneigenschaften, die die Verteilung der Arten in den Salzmarschen bestimmen, konnten der Natriumgehalt und die organische Substanz im Oberboden festgestellt werden. *Setaria geminata* kommt in Böden mit höherem Humusanteil vor, während in natriumreichen Böden *Heterostachys ritteriana* und *Sarcocornia ambigua*



vorherrschen. Eine bedeutende Rolle spielen außerdem kleine Reliefunterschiede, die maßgeblich die Sedimentablagerungen, Wasserverfügbarkeit und Dauer der Überschwemmung beeinflussen. Sandige Sedimentaufschüttungen reduzieren die Feuchtigkeit und Salinität und erleichtern die Etablierung von Pionierarten, wie *Sesuvium portulacastrum* und *Sporobolus pyramidatus*.

Die untersuchte salzbeeinflusste Gehölzvegetation konnte anhand originaler Vegetationsaufnahmen in zehn Gesellschaften klassifiziert werden, die entlang eines Wasserverfügbarkeitsgradienten vorkommen. Entlang dieses Gradienten nimmt die Arten- und Strukturdiversität zu und der Anteil an halophilen Arten ab.

Die Bodenparameter, die signifikant die Artenzusammensetzung in den Gebüsch- und Waldgesellschaften beeinflussen, sind der Natriumgehalt und die Bodenart. Hohe Natrium- und pH-Werte im Oberboden sind in den untersuchten Probeflächen positiv korreliert und kennzeichnen salzreiche Standorte, die größtenteils von halophilen Arten besiedelt werden. Typische halophile Straucharten sind *Cyclolepis genistoides*, *Lophocarpinia aculeatifolia*, *Lycium americanum*, *Lycium boerhaaviaefolium* und *Prosopis rojasiana*.

Die Bodenart im Oberboden spielt für die Artenzusammensetzung eine entscheidende Rolle, da hohe Schluff- und Tonanteile im Oberboden zu einer schlechten Dränage und somit zu stauwasserbeeinflussten Habitaten führen. Dieser Effekt kann ganz besonders an Standorten der *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*-Gesellschaft, der *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*-Gesellschaft, der *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides*-Gesellschaft und der *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*-Gesellschaft beobachtet werden.

Anhand von Strukturmessungen aller Stämme mit einem BHD  $\geq 10$  cm wurden die Abundanz, Frequenz, Dominanz und der Bedeutungswert-Index (IVI) für alle Gehölzarten in den einzelnen Gesellschaften berechnet. *Prosopis ruscifolia* erreicht hohe Abundanz- und Frequenzwert in den Gebüschgesellschaften, während *Salta triflora* ein besonderer Stellenwert in den Waldgesellschaften zukommt.

In dieser Arbeit werden die Untersuchungsergebnisse der salzbeeinflussten Vegetation im paraguayischen Chaco mit ähnlichen Studien aus dem südamerikanischen Kontext verglichen und syntaxonomisch eingeordnet. Sowohl die Vegetation der Salzmarschen als auch die Gehölzvegetation kann jeweils in drei unterschiedlichen syntaxonomischen Klassen eingeordnet werden.

Abschließend werden die Auswirkungen und Entwicklungsprognosen hinsichtlich klimatischer Veränderungen und des immer stärker werdenden Landnutzungswandels diskutiert und Ansätze für zukünftige Nutzungs- und Naturschutzmaßnahmen sowie für weitere Untersuchungen empfohlen.

## 7.2. Summary

The South American Gran Chaco with its particular geological and climatic conditions is especially susceptible to salinization of soils and water. The aim of this study was to analyze the phytogeography and the phytosociology of the salt-affected vegetation in the Paraguayan Chaco and to find patterns of species composition and community structure in relation to different ecological and soil properties.

The study area is located in the transition zone between the regularly inundated humid eastern Chaco and the dry Central Chaco. In these areas widespread natural salinization occurs in lagoons, depressions and along periodical water courses. These salinizations are connected with a shallow saline ground water table.

In total 162 original phytosociological relevés in salt marshes and 236 relevés in salt-affected woody vegetation were collected in 2010-2012 in 14 different study sites. Inventories were associated with the ecological characterization of the habitats.

Similar to other inland salt areas in South America, the examined salt habitats present a low species diversity. From the total species diversity in the Paraguayan Chaco, 18.9 % of the species were found in the whole salt-influenced study area and only 2.6 % in the salt marshes. The examined salt-affected vegetation is dominated by pantropical and neotropical genera. At species level neotropical elements in the broader sense are prevailing, in which the typical Chacoan species play a crucial role in the species composition.

For the analysis of the life form composition and the distribution along a precipitation gradient the species of the study area have been compared with the checklist of the vascular plants of the Paraguayan Chaco that was prepared and recently published by the author. The Paraguayan Chaco as well as the investigated salt-affected habitats are dominated by phanerophytes, whereas in the salt marshes hemicryptophytes are prevailing.

In the salt marshes nine plant communities were identified along a salinity gradient. The plant communities are mostly dominated by only one plant species depending on the degree of soil salinisation and water supply. The communities range from the hydro-halophytic *Ruppia maritima* community and the hygrophytic *Setaria geminata* in low saline conditions to the drought and salt resistant *Heterostachys ritteriana* community.

The species distribution in the salt marshes is significantly influenced by sodium content and the organic matter in the topsoil. *Setaria geminata* grows in humid soils with a higher humus content, whereas *Heterostachys ritteriana* and *Sarcocornia ambigua* grow in soils rich in sodium. Minor topographic differences influence the sediment deposition, water supply and duration of inundation considerably. Sandy sediment accumulations reduce the humidity and salinity and facilitate pioneer species such as *Sesuvium portulacastrum* and *Sporobolus pyramidatus*.

The salt-affected woody vegetation has been classified into ten communities along a gradient of decreasing water supply and salinity. Along this gradient the species diversity and structural diversity increased and the proportion of halophyte abundance declines.

The species composition in the shrub and forest communities is greatly influenced by the sodium, sand and silt content in the topsoil. High sodium content and pH in the topsoil are positively correlated and characterize salt habitats with halophilous shrubs such as *Cyclolepis*

*genistoides*, *Lophocarpinia aculeatifolia*, *Lycium americanum*, *Lycium boerhaaviaefolium* and *Prosopis rojasiana*.

High silt and clay content in the topsoil determine the drainage capacity of the soils and with it the species composition. Characteristic plant communities on poorly drained soils are the *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba* community, *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus* community, *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides* community and the *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa* community

The abundance, frequency, dominance and the importance value index (IVI) were calculated for each woody species with a DBH  $\geq$  10 cm in each community. In shrub communities *Prosopis ruscifolia* occurs with high abundance and frequency, while in forest communities *Salta triflora* is the most abundant and frequent species.

Furthermore, the salt-affected plant communities of the Paraguayan Chaco are compared with those found in related studies in the South American context. A syntaxonomical scheme for the plant communities is also presented. The vegetation of the salt marshes as well as the woody vegetation can be classified each into three different syntaxa at class level.

Finally, effects of global change and developments of the salt areas in the Paraguayan Chaco in consequence of climatic variation and increasing land use are discussed. Recommendations for future use and conservation measures as well as further research activities are also suggested.

### 7.3. Resumen

El presente trabajo de investigación analiza la fitogeografía, fitosociología y ecología de la vegetación de los saladares en el Chaco Boreal, Paraguay. El estudio hace hincapié en las características florísticas, ecológicas y estructurales de la vegetación a lo largo del gradiente salino desde zonas bajas con suelos fuertemente salinos hasta zonas con un relieve elevado y una influencia salina moderada.

El área de estudio se encuentra ubicado en la franja de salinización que aparece en la zona de transición entre el Chaco húmedo y el Chaco central seco. Debido a las características geológicas y climáticas se desarrollan en esta zona fenómenos de salinización en lagunas, riachos y cauces. Estos fenómenos de salinización son en gran parte naturales y se encuentran ligados a la napa freática salada y elevada en la zona.

Los relevamientos fitosociológicos se realizaron en 14 lugares de muestreo durante los meses de verano de 2010-2012. Con un muestreo aleatorio estratificado fueron realizados 162 inventarios en las estepas salinas y 236 inventarios en la vegetación leñosa adyacente. Los inventarios fitosociológicos en vegetación fisionómicamente homogénea fueron acompañados de caracterizaciones ecológicas del hábitat.

En coincidencia con inventarios florísticos en otros saladares continentales de Sudamérica, el área de estudio se caracteriza por una diversidad baja de especies. De las especies vegetales presentes en el Chaco paraguayo, fueron encontrados 18,9 % en el área de estudio y sólo 2,6 % en las estepas salinas.

En la vegetación analizada dominan los géneros pantrópicos y neotrópicos. A nivel de especies se puede observar una marcada predominancia de especies con distribución neotrópica en sentido amplio. Las especies típicas de la provincia fitogeográfica chaqueña juegan en este sentido un rol especial en la composición florística.

El espectro de las formas de vida y la distribución geográfica a lo largo del gradiente de precipitación de las especies en el área de estudio fueron comparados con la checklist de la flora vascular del Chaco paraguayo preparada y publicada recientemente por el autor. En el Chaco paraguayo y también en el área de estudio predominan las fanerófitas, mientras que las estepas salinas se encuentran dominadas por las hemicriptófitas.

En las estepas salinas fueron clasificadas nueve comunidades vegetales con secuencias bien definidas y generalmente sin transiciones graduales entre ellas. La mayoría de las comunidades se caracteriza por una sola especie diferencial respectivamente. Las comunidades diferenciadas se encuentran ubicadas a lo largo de un gradiente de disponibilidad de agua, desde la comunidad hidrohálfila de *Ruppia maritima* y la comunidad higrófila de *Setaria geminata* en suelos húmedos y salobres hasta la comunidad xerohálfila de *Heterostachys ritteriana*.

El contenido de sodio y la materia orgánica en los horizontes superiores del suelo tienen una influencia significativa en la distribución de las especies en las estepas salinas. *Setaria geminata* se desarrolla en suelos húmedos con cierto porcentaje de materia orgánica y muy bajo contenido de sodio. En los suelos con alto contenido de sodio predominan generalmente *Heterostachys ritteriana* y *Sarcocornia ambigua*. Pequeñas diferencias del relieve juegan además un importante rol en la distribución de las especies porque influyen en forma decisiva las sedimentaciones, la disponibilidad de agua y la duración de la inundación. Acumulaciones

de sedimentos arenosos reducen la humedad y la salinidad y facilitan el crecimiento de especies pioneras como *Sesuvium portulacastrum* y *Sporobolus pyramidatus*.

Las diez comunidades vegetales diferenciadas en la vegetación leñosa de los saladares del Chaco paraguayo se encuentran ubicados a lo largo de un gradiente de humedad y salinidad. A lo largo de este gradiente aumenta la diversidad estructural y de las especies y disminuye el porcentaje de especies halófilas.

El contenido de sodio y el porcentaje de arena y limo en el suelo tienen una influencia significativa en la distribución y composición de las especies en las comunidades arbustivas y boscosas. Altos contenidos de sodio y pH están positivamente correlacionados y caracterizan suelos salinos. En estos hábitats se desarrollan principalmente especies halófilas, entre ellas varios arbustos como *Cyclolepis genistoides*, *Lophocarpinia aculeatifolia*, *Lycium americanum*, *Lycium boerhaaviaefolium* y *Prosopis rojasiana*.

Altos porcentajes de limo y arcilla en el suelo caracterizan suelos mal drenados e influyen significativamente la composición de las especies en una comunidad determinada. Este efecto se pudo observar especialmente en las comunidades de *Parkinsonia aculeata-Copernicia alba*, *Prosopis ruscifolia-Sporobolus pyramidatus*, *Prosopis ruscifolia-Evolvulus convolvuloides* y *Prosopis ruscifolia-Tabebuia nodosa*.

Mediante mediciones estructurales de los troncos con un DAP  $\geq 10$  cm fueron calculados la abundancia, frecuencia, dominancia y el índice de valor de importancia (IVI) para las especies leñosas presentes en cada comunidad. En las comunidades arbustivas la especie más abundante y frecuente es *Prosopis ruscifolia*, mientras que la especie con mayor abundancia y frecuencia en las comunidades boscosas es *Salta triflora*.

En el presente trabajo se comparan las comunidades vegetales diferenciadas en los saladares del Chaco paraguayo con otros estudios similares en el contexto sudamericano y se presenta un esquema sintaxonómico de las mismas. Las comunidades vegetales de las estepas salinas y también de la vegetación leñosa pueden ser clasificadas en tres clases sintaxonómicas respectivamente.

Teniendo en cuenta las alteraciones climáticas y el constante aumento del uso de la tierra en el Chaco paraguayo se realiza al final del trabajo una discusión acerca de las consecuencias y posibles pronósticos de desarrollo en los saladares. Además se presentan algunas recomendaciones para futuras investigaciones, usos alternativos y medidas necesarias para la conservación de los saladares estudiados.

## 8. Abkürzungsverzeichnis und Glossar

### 8.1. Abkürzungen

Abb.	Abbildung
AMER	Amerikanisch
AMPHI	Amphitropisch
BHD	Brusthöhendurchmesser
Ca	Calcium
CaCO <sub>3</sub>	Calciumcarbonat
CCA	Kanonische Korrespondenzanalyse (Canonical Correspondence Analysis)
Cen	Centinela
Ch frut	holzige Zwergsträucher
Ch herb	Krautige Chamaephyten
Ch succ	Niedrigwüchsige Sukkulenten
Ch suff	Halbholzige Zwergsträucher
CHA	Gran Chaco
CL	Ramsargebiet Chaco Lodge
CM	Naturschutzreservat Campo María
DCA	Korrespondenzanalyse (Detrended Correspondence Analysis)
DISGEN	Verbreitung der Gattungen
DISNEO	Disjunkt Neotropisch
DISSPEC	Verbreitung der Arten
DOMCHA	Florenregion Chaco
DOMNSTW	Florenregion Neotropische Saisontrockenwälder
Dpto.	Departamento
E herb	Krautige Epiphyten
E succ	Sukkulente Epiphyten
EL/ Elek. Leit.	Elektrische Leitfähigkeit
End	Endemisch im paraguayischen Chaco
EndCS	Endemisch im Conosur von Südamerika
EndGC	Endemisch im Gran Chaco
FaCEN	Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Fam.	Familie
FCQ	Facultad de Ciencias Químicas
FS	Reserva Natural Fortín Salazar
G bulb	Knollengeophyten
G rad	Wurzelgeophyten
G rhiz	Rhizomgeophyten
Gen.	Gattung (Género)
H caesp	horstige Hemikryptophyten
H rept	niederliegende Hemikryptophyten
H ros	rosettenförmige Hemikryptophyten
H scap	aufrechte Hemikryptophyten
HPar	Hemiparasiten
Hyd rad	Wurzelhydrophyten
Hyd rhiz	Rhizomhydrophyten
IVI	Bedeutungswert-Index (Importance Value Index)
KOS	Kosmopolitisch

L frut	holzige Lianen
L herb	krautige Lianen
L suff	halb-holzige Lianen
LC	Laguna Capitán
LE	Campo León
LF	Lebensformen
LG	Laguna Ganso
Mg	Magnesium
Na	Natrium
Nat	Heimisch (Nativo)
Natur	eingebürgerte Art (especie naturalizada)
NEO	Neotropisch
NG	Niederschlagsgradient
Org	Organische Substanz
P caesp	Sträucher
P dol	Flaschenbäume
P gram	graminoide Phanerophyten
P herb	Hochstauden
P ros	rosettenartige Phanerophyten (Palmen)
P scap	Bäume
P succ	hohe Sukkulente
PAL	Paläotropisch
PAN	Pantropisch
Par	Parasiten/ Holoparasiten
PCA	Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis)
PY	Paraguay
RF	Reserva Natural Riacho Florida
RG	Riacho González
RM	Riacho Mosquito
RS	Ramsargebiet Laguna Rojas Silva
RV	Río Verde
sp.	Art (species)
subsp.	Unterart (subspecies)
SURAMA	Florenregionen südlich des Amazonas
T caesp	verzweigte oder horstige Terophyten
T rept	niederliegende Terophyten
T scap	aufrechte Terophyten
T succ	Sukkulente Terophyten
Tab.	Tabelle
TL	rankende Terophyten
U.N.A.	Universidad Nacional de Asunción
var.	Varietät
VORAND	Meridionales Andenvorland
YP	Reserva Natural Yaguareté Porã



## 8.2. Glossar

Bedeutungswert-Index	Der Bedeutungswert-Index oder Importance-Value-Index wird durch die Summierung von relativer Abundanz, relativer Frequenz und relativer Dominanz für jede Art berechnet und ermöglicht einen annähernden Vergleich ihrer ökologischen Gewichte im betreffenden Waldtyp (Lamprecht 1986).
Biosphärenreservat des paraguayischen Chaco	Von der UNESCO anerkanntes 4.707.250 ha großes Reservat im nördlichen Teil des paraguayischen Chaco. Kernzonen des Biosphärenreservats sind: Parque Nacional Rio Negro, Parque Nacional Defensores del Chaco, Parque Nacional Médanos del Chaco, Parque Nacional Teniente Agripino Enciso, das Reservat für den zukünftigen Parque Nacional Cerro Cabrera - Timane und das Monumento Natural Cerro Chovoreca.
Cardonal	Gebüschformation, in der der Säulenkaktus "Cardón" ( <i>Stetsonia coryne</i> ) dominiert. Der Begriff wird hauptsächlich in Argentinien verwendet.
Chaco Boreal	Nördlicher Teil des Gran Chaco oder auch der paraguayische und bolivianische Chaco.
Conosur	Südkegel Südamerikas bestehend aus Argentinien, Chile, Uruguay, Paraguay und den Südosten Brasiliens.
Espartillar	Savanne oder Baumsavanne, in der Gräser des Espartillo ( <i>Elionurus muticus</i> ) dominieren. Der Begriff wird aber auch für Graslandschaften mit anderen ähnlich aussehenden Grasarten verwendet.
Gran Chaco	Florenprovinz mit Trockenwäldern und Dornbuschsavannen im Zentrum Südamerikas. Nach Cabrera & Willink (1973) der Chaco-Florenregion zugeordnet. Der Name "Chaco" stammt aus der indigenen Sprache Quechua und bedeutet "Jagdgebiet".
Labonal	Hygrophile Waldformation, in der Labón-Bäume ( <i>Tabebuia nodosa</i> ) dominieren.
Matorral	Gebüsch oder Gestrüpp. Der Begriff wird häufig in Verbindung mit gebüschartigen Vegetationsformationen verwendet.
Monte	Florenprovinz mit trockenem Buschland in Argentinien. Nach Cabrera & Willink (1973) der Chaco-Florenregion zugeordnet.
Palosantal	Xeromorphe Waldformation, in der Palo santo-Bäume ( <i>Bulnesia sarmientoi</i> ) dominieren.
Pampa	Florenprovinz mit Grassteppen im südöstlichen Südamerika. Nach Cabrera & Willink der Chaco-Florenregion zugeordnet.

Pantanal	Binnenland-Feuchtgebiet im Südwesten Brasiliens. Kleine Teile des Pantanals reichen bis in den Osten Boliviens und den Nordosten des paraguayischen Chaco
Quebrachal	Die Quebracho-Bäume (Arten der Gattungen <i>Aspidosperma</i> und <i>Schinopsis</i> ) sind durch ihr hartes Holz bekannt. Der Begriff "Quebracho" stammt aus der spanischen Sprache "quebra hacha" und bedeutet "der die Axt bricht". Quebrachales sind Waldformationen, in denen die Quebracho-Bäume dominieren oder entscheidend die Waldstruktur beeinflussen.
Reserva Natural	Naturschutzreservat. Im paraguayischen Naturschutz-System wird der Status „Reserva Natural“ exklusiv für private unter Schutz gestellte Gebiete verwendet. Diese Reservas Naturales werden staatlich anerkannt und können auf bestimmte oder unbestimmte Zeit als solche ausgewiesen werden.
Riacho	Periodisch wasserführendes Flusssystem.
Sabana arbolada	Baumsavanne
Saladar	in Paraguay gebräuchliche Bezeichnung für einen Salzstandort. In den Nachbarländern werden auch die Begriffe "Salar", "Salitral" oder "Salina" verwendet.
Salzmarsch	Offenland-Salzvegetation, in der Kleinsträucher und Kräuter dominieren.
Vinalar	Gebüsch mit Viñal ( <i>Prosopis ruscifolia</i> ). Der Begriff bezieht sich hauptsächlich auf die Vegetationsformation, in der <i>Prosopis ruscifolia</i> vorherrschend ist.
xeromesophytisch	Zwischen xerophytisch und mesophytisch. Der Begriff beschreibt einen Übergangscharakter. Manche Autoren verwenden auch den Begriff mesoxerophytisch.

## 9. Literaturverzeichnis

- Abrol, I., Yadav, J. & Massoud, F.I. (1988). Salt-affected soils and their management. Rome.
- Albert, R. (1982). Halophyten. In: Kinzel, H. (Hrsg.). Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Stuttgart: E. Ulmer. S. 33–213.
- Alonso, M.A. & Crespo, M.B. (2008). Taxonomic and nomenclatural notes on South American taxa of *Sarcocornia* (Chenopodiaceae). *Ann. Bot. Fennici* 45: 241–254.
- Angiosperm Phylogeny Group (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121.
- Antezana, C., Atahuachi, M., Arrázola, S., Fernández, E. & Navarro, G. (2000). Ecología y Biogeografía del Género *Prosopis* (Mimosaceae) en Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 8: 25–36.
- Asociación Guyra Paraguay/AVINA (2013). Resultados del Monitoreo de los cambios de uso de tierra, incendios e inundaciones del Gran Chaco Americano. Informe Final - Año 2012. (Informe técnico).
- Austin, D.F. (2000). A revision of *Cressa* L. (Convolvulaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 27–39.
- Barbaris, I.M., Batista, W.B., Pire, E.F., Lewis, J.P. & León, R. (2002). Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13: 607–614.
- Barros, V.R., Doyle, M.E. & Camilloni, I.A. (2008). Precipitation trends in southeastern South America: relationship with ENSO phases and with low-level circulation. *Theor. Appl. Climatol.* 93: 19–33.
- Bender, F. (1961). Ergebnisse hydrogeologischer Untersuchungen im Chaco Boreal von Paraguay. *Geol. Jb.* 78: 693–718.
- Bernardi, L. (1984). Contribución a la dendrología paraguaya I. *Boissiera* 35: 1–341.
- Bernardi, L. (1985). Contribución a la dendrología paraguaya II. *Boissiera* 37: 7–294.
- Bidegain, M., Coronel, G., Ríos, N. & de los Santos, B (2012). Escenarios Climáticos futuros para Paraguay. *Meteorologica*, 37(2): 47–55.
- Borhidi, A. (1996). Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Borhidi, A., Muñoz, O. & Del Risco, E. (1983). Plant communities of Cuba I. Fresh and salt water, swamp and coastal vegetation. *Acta Bot. Hung.* 29(1-4): 337–376.
- Bouyoucos, G.J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agron. J.* 54: 464–465.
- Braun-Blanquet, J. (1964). Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin/Wien/New York: Springer.
- Breckle, S.W. (1976). Zur Ökologie und zu den Mineralstoffverhältnissen absalzender und nicht absalzender Xerohalophyten. Unter besonderer Berücksichtigung von Untersuchungen an *Atriplex confertifolia* und *Ceratoides lanata* in Utah/USA. Vaduz: Cramer.
- Burkart, A. (1969). Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte II. Gramíneas. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Cabido, M., Carranza, M.L., Acosta, A. & Páez, S. (1991). Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la Provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia* 19(4): 547–566.
- Cabrera, A.L. (1970). La vegetación del Paraguay en el cuadro fitogeográfico de América del sur. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 11: 121–131.
- Cabrera, A. L. & Willink, A. (1973). Biogeografía de América latina. Washington: Organización de los Estados Americanos.
- Caetano, S. & Naciri, Y. (2011). The Biogeography of Seasonally Dry Tropical Forests in South America. In: Dirzo, R., Young, H. & Mooney, H.A. & Ceballos, G. (Hrsg.). Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Washington: Island Press. S. 23–44.

- Cantero, J.J. (1999). Plant community diversity and habitat relationships in central Argentine grasslands. Diss. Biol. Univ. Tart. 49: 1–165.
- Cantero, J.J., León, R., Cisneros, J.M. & Cantero, A. (1998b). Habitat structure and vegetation relationships in central Argentina salt marsh landscapes. *Plant Ecology* 137: 79–100.
- Carlquist, S. (1983). Intercontinental Dispersal. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* (7): 37–47.
- Chapman, V.J. (1974). Salt marshes and salt deserts of the world. In Reimold, R.J. & Queen, W.H. (Hrsg.), *Ecology of halophytes*. New York: Academic Press. S. 3–19.
- CHG (2013). Catalogue des herbiers de Genève (CHG). <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/chg/>.
- Contreras, J.R., Contreras, A.O., Ríos, E.E., Rolón, F.J., Delpino, M.A. & Fornerón, G. (2010). El fenómeno climático de "EL NIÑO". Inundación y riesgos en el Paraguay. Pilar, Paraguay: Universidad Nacional de Pilar.
- Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. (1951). An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology* 32(3): 476–496.
- D'oca, M., Morón-Villarreyes, J.A., Lemões, L.S. & Costa, C. (2012). Fatty acids composition in seeds of the South American glasswort *Sarcocornia ambigua*. *An. Acad. Bras. Cienc.* 84(3): 865–870.
- DGEEC (2013). Anuario Estadístico del Paraguay 2012. Dirección General de Estadística, Encuestas y Censos.
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.I., Webster, A.L., Primm, S.A. & Bookbinder, M.P. & Ledec, G. (1995). A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington: World Bank & WWF.
- Ellenberg, H. & Mueller-Dombois, D. (1967). A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel* 37: 56–74.
- Escurre, C. (1993). Systematics of *Ruellia* (Acanthaceae) in southern South America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 80: 787–845.
- Eskuche, U. (1992b). Los Espartillares, Un monumento histórico precolombino en el tapiz vegetal del Nordeste Argentino. Corrientes, Argentina: Herbario Humboldtianum, F.A.C.E.N.A. UNNE.
- Eskuche, U. (1992a). Sinopsis censistemática preliminar de los pajonales mesófilos semi-naturales del nordeste de la Argentina, incluyendo pajonales pampeanos y puntanos. *Phytocoenologia* 21(3): 237–312.
- Esser, G. (1982). *Vegetationsgliederung und Kakteenvegetation von Paraguay*, Wiesbaden: Steiner [u.a.].
- Esser, G. (1984). Natürliche und anthropogen beeinflusste Vegetation in Paraguay. *Phytocoenologia* 12(2-3): 305–320.
- Faggi, A.M. (1985). Las comunidades vegetales de Río Gallegos, Santa Cruz. In: Boelcke, O., Moore, D.M. & Roig, F.A. (Hrsg.), *Transecta botánica de la Patagonia austral*. Buenos Aires: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina), Instituto de la Patagonia (Chile), Royal Society (Gran Bretaña). S. 592–630.
- Feldman, S.R., Alzugaray, C. & Lewis, J.P. (2007). Relación entre la vegetación y el banco de semillas de un espartillar de *Spartina argentinensis*. *Cien. Inv. Agr.* 34(1): 41–48.
- Feldman, S.R., Bisaro, V. & Biani, N.B. & Prado, D.E. (2008). Soil salinity determines the relative abundance of C3/C4 species in Argentinean grasslands. *Global Ecol. Biogeogr.* 17: 708–714.
- Feldman, S.R., Bisaro, V. & Lewis, J.P. (2009). Análisis discriminante de una comunidad halófila con distintas historias de fuego. *Interciencia* 34(6): 443–447.
- Feldman, S.R. & Lewis, J.P. (2005). Effects of fire on the structure and diversity of a *Spartina argentinensis* tall grassland. *App. Veg. Sci.* 8: 77–84.
- Fuentes, A. & Navarro, G. (2000). Estudio fitosociológico de la vegetación de una zona de contacto Chaco-Cerrado en Santa Cruz (Bolivia). *Lazaroa* 21: 73–109.

- Galan de Mera, A. & Navarro, G. (1992). Comunidades vegetales acuáticas del Paraguay Occidental. *Caldasia* 17(1): 35–46.
- Galán de Mera, A. (2001). Nota sintaxonómica sobre la vegetación del Chaco Boreal. *Arnaldoa* 8(2): 81–84.
- Galán de Mera, A. & Vicente, J.A. (2006). Aproximación al esquema sintaxonómico de la vegetación de la región del Caribe y América del Sur. *Anales de Biología*(28): 3–27.
- Gehler, E. (1992). Mineralstoffgehalte von Salzböden und Halophyten des bolivianischen Altiplano. Dissertation. Georg-August-Universität, Göttingen.
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Espinar, L.A., Morero, R., Gurvich, D.E., Tecco, P.A., Subils, R. & Cabido, M. (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*. 36(1): 9–43.
- Glatzle, A., Reimer, L., Roth, G. & Cobo, J. (2006). Dinámica de la napa acuífera salobre a lo largo de gradientes espaciales (campo bajo - monte - pastura). Informe INTTAS.
- Glatzle, A., Schultze-Kraft, R. & Mitlöhner, R. (2000). Potential Role of Native Bush in the Chaco for Mitigation of Dryland Salinity in Grassland. Proc. XVII. Internat. Grassl. Congr. Piracicaba, Brazil.
- González Erico, E. (2007). Suelos del Paraguay. Diversidad y origen de los suelos del país. In: Salas-Dueñas, D.A. & Facetti, J.F. (Hrsg.). Biodiversidad del Paraguay. Una aproximación a sus realidades. Asunción: Fundación Moisés Bertoni. S. 47–55.
- González Gutiérrez, P., Verdecía Góngora, J.L., Leiva, O., Matos, A. & Peña, R. (2006). Apuntes sobre la flora y la vegetación del sector costero Corinthia-Barrederas, Frank País, Holguín. *Rev. Jard. Bot. Nac.* 27: 33–45.
- Gorham, J.R. (1973). The Paraguayan Chaco and its Rainfall. In: Gorham, J.R. (Hrsg.). Paraguay: ecological essays. Miami: Academy of the Arts and Sciences of the Americas. S. 39–60.
- Grassi, E. et al. (2005). Atlas climático del Chaco paraguayo. Loma Plata, Paraguay: Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco.
- Grimm, A.M. & Tedeschi, R.G. (2009). ENSO and extreme rainfall events in South America. *Journal of Climate* 22: 1589–1609.
- Gutte, P. & Müller, G.K. (1985). Salzgesellschaften bei Cusco/Perú. *Math. Naturwiss. R.* 34: 402–409.
- Hampel, H. (2000). Untersuchungen zur Dynamik, Struktur und waldbaulichen Behandlung von Wäldern des argentinischen Feuchtchaco. Eschborn: GTZ.
- Harder, W., Thiessen H. & Klassen N. (2004). Libro de Agua. Colecta, almacenamiento y reciclaje de Agua en el Chaco Central. Loma Plata, Paraguay: Chortizer Komitee LTDA. & INTTAS.
- Hennekens, S.M. & Schaminée, J. (2001). TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.
- Hilgert, N.I., Pensiero, J.F., Marino, G., Lewis, J.P. & D'Angelo, C. (2003). Vegetation of the Saladillo Area (Province of Santa Fe) in the South of the Chaco, Argentina. *Interciencia* 28(9): 512–520.
- Hill, M. (1979). TWINSPLAN – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way-table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca: Section of Ecology and Systematics.
- Hill, M. & Gauch, H. (1980). Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58.
- Hueck, K. (1966). Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Huespe, H.M., Spinzi, L.A., Curiel de Enciso, M.V. & Henninger, J. (1991). Vegetación y uso de la Tierra de la Region Occidental del Paraguay (Chaco). San Lorenzo, Paraguay: Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ingenieria Agronómica/ Misión Forestal Alemana (GTZ).

- IRIS (2013). Base de datos IRIS. <http://www2.darwin.edu.ar/Herbario/Bases/BuscarIris.asp>.
- Isacch, J.P., Costa, C. S. B., Rodriguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D.A. & Iribarne, O.O. (2006). Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *J. Biogeogr.* 33(5): 888–900.
- Jacobs, H. (1990). Vegetationsanalytische und strukturelle Untersuchungen einer regengrünen Trockenwaldvegetation im östlichen Bereich des zentralen Chacos unter Berücksichtigung des Einflusses der Viehweide. Diplomarbeit an der Forstlichen Fakultät. Georg-August-Universität.
- Johnston, I.M. (1940). The floristic significance of shrubs common to North and South American deserts. *J. Arnold Arboretum* 21: 356–363.
- Junker, M. & Hoyer, M. von (1998). Verbesserung der Trinkwasserversorgung für die armen Bevölkerungsgruppen im Chaco von Paraguay. *Z. angew. Geol.* 44(2): 100–107.
- Karlin, M.S., Bachmeier, O.A., Dalmasso, A., Sayago, J.M. & Sereno, R. (2011). Environmental Dynamics in Salinas Grandes, Catamarca, Argentina. *Arid Land Research and Management* 25(4): 328–350.
- Kataria, T.N. (2008). Physiology of high and saline plants. New Delhi: Pearl Books.
- Kaur, B., Gupta, S.R. & Singh, G. (2002). Bioamelioration of a sodic soil by silvopastoral systems in northwestern India. *Agroforestry Systems* 54: 13–20.
- KEW (2013). Kew Herbarium Catalogue. <http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do>.
- Kruck, W., Barboza, F., Carlini, A., Hoffmann, R., Medina Netto, A. & Mereles, F. (1998). Chaco - Schutz und nachhaltige Nutzung. Proyecto Sistema Ambiental Chaco. Erfassung, Bewertung und Empfehlungen zum Schutz des Naturraumpotentials der Westregions Paraguays, San Lorenzo, Paraguay: Ministerio de Agricultura y Ganaderia (MAG), Dirección de Ordenamiento Ambiental (DOA) & Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (BGR).
- La Peyre, M. K. & Rowe, S. (2003). Effects of salinity changes on growth of *Ruppia maritima* L. *Aquatic Botany* 77(3): 235–241.
- Lamprecht, H. (1986). Waldbau in den Tropen. Die tropischen Waldökosysteme und ihre Baumarten - Möglichkeiten und Methoden zu ihrer nachhaltigen Nutzung. Hamburg: Parey.
- Le Houérou, H. (1993). Salt-tolerant plants for the arid regions of the Mediterranean isoclimatic zone. In: Lieth, H. & Al Masoom, A. A. (Hrsg.), Towards the rational use of high salinity tolerant plants. Proceedings of the First ASWAS Conference, December 8-15, 1990 at the United Arab Emirates University, Al Ain, United Arab Emirates. Dordrecht: Springer. S. 403–422.
- Lewis, J.E., Pire E.F., Prado, D., Stofella, S.L., Franceschi, E.A. & Carnevale, N.J. (1990). Plant communities and phytogeographical position of a large depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetatio* 86: 25–38.
- Leyer, I. & Wesche, K. (2007). Multivariate Statistik in der Ökologie – Eine Einführung. Berlin/Heidelberg/New York: Springer.
- López, J.A., Little, E.L., Ritz, G.F., Rombold, J.S. & Hahn, W.J. (2002). Árboles comunes del Paraguay. Ñande yvyra mata kuera. San Lorenzo, Paraguay: Facultad de Ciencias Agrarias, U.N.A. & Cuerpo de Paz.
- López, R., Alcázar, D.L. & Marcía M.J (2006). The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: New data, new interpretation? *Darwiniana* 44(1): 18–31.
- López, R.P. & Beck S. (2002). Phytogeographical affinities and life form composition of the Bolivian Prepuna. *Candollea* 57(1): 77–96.
- Lüders, R. (1962). Böden des Chaco Boreal von Paraguay. *Geol. Jb.* 81: 82–134.
- Medina, E., Francisco, A.M., Wingfield, R. & Casañas, O.L. (2008). Halofitismo en plantas de la Costa Caribe de Venezuela: Halófitas y Halotolerantes. *Acta Bot. Venez.* 31(1): 49–80.

- Meloni, D.A., Gulotta, M.R. & Martínez, C.A. (2008). *Prosopis ruscifolia* Griseb. (vinal) tolera concentraciones salinas equivalentes al agua de mar y excluye iones tóxicos de la parte aérea. *Quebracho* 16: 32–40.
- Menghi, M. & Del Sueldo, R. & Carelli, H. (2001). Relación entre la diversidad y biomasa en comunidades herbáceas del valle de inundación del Río Dulce (Argentina Central). Importancia para su manejo. *Pastos* 31(2): 217–232.
- Mereles, F. (1998). Etude de la flore et de la végétation de la mosaïque foret-savane palmeraie dans le Chaco Boreal, Paraguay. Thèse de doctorat. Faculté des Sciences, Université de Genève.
- Mereles, F. (2004). Los humedales del Paraguay: principales tipos de vegetación. In: Salas, D. & Mereles F. & Yanosky A. (Hrsg.). *Humedales de Paraguay*. Asunción, Paraguay: Comité Nacional de Humedales. S. 67–88.
- Mereles, F. (2005). Una aproximación al conocimiento de las formaciones vegetales del Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana* 6(2): 5–48.
- Mereles, F. (2007). La diversidad vegetal en el Paraguay. In: Salas-Dueñas, D.A. & Facetti, J.F. (Hrsg.). *Biodiversidad del Paraguay. Una aproximación a sus realidades*. Asunción: Fundación Moisés Bertoni. S. 89–105.
- Mereles, F. & Degen, R. (1997). Leñosas colonizadoras e indicadores de sitios modificados en el Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana* 4(1): 25–83.
- Mereles, F. & Degen, R. (1998). Formaciones vegetales del Chaco Boreal Paraguayo. In: Kruck, W. (Hrsg.). *Proyecto Sistema Ambiental del Chaco. Inventario, evaluación y recomendaciones para la protección de los espacios naturales en la Región Occidental del Paraguay (II)*. San Lorenzo, Paraguay: Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), Dirección de Ordenamiento Ambiental (DOA) & Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (BGR). S. 75–87.
- Mereles, F. & Rodas, O. (2009). El proceso de fragmentación y reducción de hábitat en el Chaco paraguayo y sus efectos sobre la biodiversidad. In: Morello, J. & Rodríguez, A.F. (Hrsg.), *El Chaco sin bosques. La Pampa o el desierto del futuro*. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora. S. 273–292.
- Mitloehner, R. & Koepp, R. (2007). Bioindicator capacity of trees towards dryland salinity. *Trees* 21(4): 411–419.
- Mitlöhner, R. (1990). *Die Konkurrenz der Holzgewächse im regenrünen Trockenwald des Chaco Boreal, Paraguay*. Göttingen: E. Goltze.
- Mitlöhner, R. (1998). *Pflanzeninterne Potentiale als Indikatoren für den tropischen Standort*. Aachen: Shaker.
- Montesinos-Tubée, D.B. (2012). Vegetación halófila de tres localidades andinas en la vertiente pacífica del sur de Perú. *Chloris chilensis* 15(2).
- Moore, M.J., Tye, A. & Jansen, R.K. (2006). Patterns of long-distance dispersal in *Tiquilia* subg. *Tiquilia* (Boraginaceae): implications for the origins of amphitropical disjuncts and Galapagos Islands endemics. *Amer. J. Bot.* 93: 1163–1177.
- Moreira-Muñoz, A. (2007). *Geography of Chile. An Essay on Postmodern Biogeography*. Dissertation. Friedrich-Alexander-Universität.
- Morello, J. & Saravia, C. (1959). El bosque chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agr. Noroeste Arg.* 3(1-2): 5–81.
- Navarro, G. (1997). Contribución a la clasificación ecológica y florística de los bosques de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 2: 3–37.
- Navarro, G. (2005). Unidades de vegetación de la Reserva de Biósfera del Chaco Paraguayo. In: Rumiz, D I. & L. Villalba (Hrsg.). *Unidades ambientales de la reserva de la biósfera del Chaco Paraguayo*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Wildlife Conservation Society & Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco. S. 25–50.



- Navarro, G. & Maldonado, M. (2002). Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Cochabamba, Bolivia: Centro de Ecología Simón I. Patiño, Departamento de Difusión.
- Navarro, G., Molina, J.A. & Pérez de Molas, L. (2006). Classification of the forests of the northern Paraguayan Chaco. *Phytocoenologia* 36(4): 473–508.
- Navarro, G., Molina, J.A. & Vega, S. (2011). Soil factors determining the change in forests between dry and wet Chacos. *Flora* 206(2): 136–143.
- Navarro, G. & Fuentes, A. (1999). Geobotánica y sistemas ecológicos de paisaje en el Gran Chaco de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 5: 25–50.
- Nebbia, A.J., Zalba & S.M. (2007). Comunidades halófilas de la costa de la Bahía Blanca (Argentina). Caracterización, mapeo y cambios durante los últimos cincuenta años. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 42(3-4): 261–271.
- NHM (2013). Botany collection database. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/scientific-resources/collections/botanical-collections/botany-specimen-database/>.
- NYBG (2013). Virtual Herbarium. <http://sciweb.nybg.org/science2/vii2.asp>.
- Oakley, L... & Prado, D.E. (2011). El Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales y la presencia del Arco Pleistocénico en la República del Paraguay. *Rojasiana* 10(1): 55–75.
- Pérez de Molas, L. (1994). Estructura, composición florística y dinámica de la sabana arbolada en paleocauces colmatados del Chaco paraguayo. *Magisterarbeit in Forstwissenschaften der Tropen. Georg-August-Universität.*
- Pott, A., Oliveira, A., Damasceno-Junior, G.A. & Silva, J. (2011). Plant diversity of the Pantanal wetland. *Braz. J. Biol.* 71(1): 265–273.
- Prado, D. (1993a). What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48(1): 145–172.
- Prado, D. (1993b). What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea* 48(2): 615–629.
- Prado, D. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57(3): 437–461.
- Prado, D. & Gibbs, P. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 80(4): 902–927.
- Putzer, H. (1962). *Geologie von Paraguay*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Ragonese, A.E. (1951). La vegetación de la República Argentina II. Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. *Rev. Inv. Agric.* 5(1-2): 1–233.
- Ragonese, A.E. & Covas, G. (1947). La flora halófila del Sur de la Provincia de Santa Fe (República Argentina). *Darwiniana* 7(3): 401–498.
- Ragonese, A.E. & Piccinini, B. (1977). Consideraciones sobre la vegetación de las Salinas de Mascalín (La Rioja-San Juan, República Argentina). *Darwiniana* 21(1): 49–60.
- Ramella, L. (2008). *Catalogus Hasslerianus I. Fl. Paraguay*(Serie Especial 4), 11–365.
- Ramella, L. (2009). *Catalogus Hasslerianus II. Fl. Paraguay*(Serie Especial 5), 13–255.
- Ramella, L. (2010). *Catalogus Hasslerianus III. Fl. Paraguay*(Serie Especial 6), 13–234.
- Ramella, L. (2011). *Catalogus Hasslerianus IV. Fl. Paraguay*(Serie Especial 7), 13–280.
- Ramella, L. & Spichiger, R. (1989). Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco I. *Candollea* 44(2): 639–680.
- Raven, P.H. (1963). Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Q. Rev. Biol.* 38: 151–177.
- Rempel, E. (2007). Análisis estructural en Parcela Permanente de Medición de un Bosque semicaducifolio "Palosantal-Labonal", Reserva Natural Privada de la Cooperativa Fernheim

- "Laguna Porá", Dpto. Presidente Hayes, Paraguay. Tesis en Ingeniería Forestal. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Asunción.
- Rieger, W. (1976). Vegetationskundliche Untersuchungen auf der Guajira-Halbinsel (Nordost-Kolumbien). Giessen.
- Ríos, N., Cejas, M. & Maldonado, M. (2008). El Vinal (*Prosopis ruscifolia* Griseb.) una especie importante en el Gran Chaco Americano, Argentina. *Foresta Veracruzana* 10(2): 17–26.
- Roig, F.A., Anchorema, J., Dollenz, O. & Faggi, A.M. & Méndez, E. (1985). Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia Austral. Primera parte: La Vegetación del área continental. In: Boelcke, O., Moore, D.M. & Roig, F.A. (Hrsg.), *Transecta botánica de la Patagonia austral*. Buenos Aires: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina), Instituto de la Patagonia (Chile), Royal Society (Gran Bretaña). S. 350–456.
- Roleček, J., Tichý, L., Zelený, D. & Chytrý, M. (2009). Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *J. Veg. Sci.* 20: 596–602.
- Roth, I. & Giménez, A.M. (1997). Argentine Chaco forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 1. The semiarid Chaco. Berlin/Stuttgart: G. Borntraeger.
- Roth, I. & Giménez, A.M. (2006). Argentine Chaco forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 2. The humid Chaco. Berlin/Stuttgart: G. Borntraeger.
- Ruiz Posse, E., Karlin, U.O., Buffa, E., Karlin, M., Gial Levra, C. & Castro, G. (2007). Ambientes de las Salinas Grandes de Catamarca, Argentina. *Multequina* 16: 123–137.
- Sarmiento, G. (1975). The dry plant formations of South America and their floristic connections. *J. Biogeogr.* 2: 233–251.
- Schinini, A. (2008). Nueva cita para Paraguay – *Tillandsia mereliana* Schinini, *Nov. Spec. Rojasiana* 8(1): 73–76.
- Soil Survey Staff (1996). *Soil Survey Laboratory Methods Manual*. Washington, DC.: U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service.
- Solbrig, O.T. (1972). The floristic disjunctions between the Monte in Argentina and the Sonoran Desert in Mexico and the United States. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 59: 605–614.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. (Hrsg.) (2007). *Climate change 2007. The physical science basis : contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- Spichiger, R., Bise, B., Calenge, C. & Chatelain C. (2006). Biogeography of the Forests of the Paraguay-Paraná Basin. In Pennington, T., Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (Hrsg.), *Neotropical savannas and dry forests. Diversity, biogeography, and conservation*. Boca Raton, FL: CRC Press. S. 193–211.
- Spichiger, R., Calenge, C. & Bise B. (2004). Geographical zonation in the Neotropics of tree species characteristic of the Paraguay-Paraná Basin. *J. Biogeogr.* 31: 1489–1501.
- Spichiger, R., Calenge, C. & Bise B. (2005). Discriminant analysis of the spatial distribution of plant species occurrences : II. Distribution of major tree communities in Paraguay. *Candollea* 60(2): 577–593.
- Spichiger, R., Palese R., Chautems A. & Ramella L. (1995). Origen, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea* 50(2): 515–537.
- Spichiger, R., Ramella, L., Palese, R. & Mereles F. (1991). Proposición de leyenda para la Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco III. *Candollea* 46(2): 541–564.
- Stevens, P.F. (2001 [continuously updated]). *Angiosperm Phylogeny Website*. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Takhtajan, A. (1986). *Floristic Regions of the World*. University of California Press.

- Taleisnik, E. & López, D. (2011). Leñosas perennes para ambientes afectados por salinidad. Una sinopsis de la contribución argentina a este tema. *Ecología Austral* 21: 3–14.
- Teillier, S. & Becerra, P. (2003). Flora y vegetación del salar de Ascotán, Andes del Norte de Chile. *Gayana Bot.* 60(2): 114–122.
- ter Braak, C. & Šmilauer, P. (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide*. Wageningen/České Budějovice: Biometrics.
- ter Braak, C.J.F. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by Canonical Correspondence Analysis. *Vegetatio* 69: 69–77.
- The Nature Conservancy (TNC), Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (DeSdelChaco) & Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS) (2005). *Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano / Gran Chaco Americano Ecorregional Assessment*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Therburg, A. (1997). *Ökologie der Halophytenvegetation in der Provinz Mendoza, Argentinien (Monte-Formation)*. Berlin, Stuttgart: Cramer in der Gebr.-Borntraeger-Verl.-Buchh.
- Tichý, L. (2002). JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.* 13: 451–453.
- Tortorelli, L.A. (1966). *Formaciones forestales y maderas del Paraguay*. Asunción: Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad de Asunción.
- Tropicos (2013). *Tropicos.org*. <http://www.tropicos.org/>.
- Udvardy, M. (1975). A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges, Switzerland.
- Ungar, I.A. (1972). The vegetation of inland saline marshes of North America, North of Mexico. In Maarel, E. van der & Tüxen, R. (Hrsg.), *Grundlagen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. Den Haag: Verlag Dr. Junk N.V. S. 397–411.
- Vareschi, V. (1980). *Vegetationsökologie der Tropen*. Stuttgart: Ulmer.
- Voorst, F.B. (1967). *La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires)*. Buenos Aires: INTA.
- Vogt, C. (2011). Composición de la Flora Vasculare del Chaco Boreal, Paraguay I. Pteridophyta y Monocotyledoneae. *Steviana* 3: 13–47.
- Vogt, C. (2012). Composición de la Flora Vasculare del Chaco Boreal, Paraguay II. Dicotyledoneae: Acanthaceae-Fabaceae. *Steviana* 4: 65–116.
- Vogt, C. (2013). Composición de la Flora Vasculare del Chaco Boreal, Paraguay III. Dicotyledoneae: Gesneriaceae - Zygophyllaceae. *Steviana* 5: 5–40.
- Walter, H. & Breckle, S.W. (1984). *Ökologie der Erde. Band 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen*. Stuttgart: Fischer.
- Wenger, M. (1973). Las disyunciones anfitrópicas en las floras xerofíticas norte y sudamericanas. *Darwiniana* 18(1-2): 9–18.
- Wiebe, S. (2003). *Abhängigkeiten der Bodenversalzung von pedologischen, klimatischen, hydrologischen und anthropogenen Faktoren im semiariden Klima des Chaco Boreal, Paraguay*. Osnabrück: Der Andere Verlag.
- Wiens, F. (1998). Evaluación económica del uso de la tierra al este de Loma Plata, Chaco Central – Oriental, Problemas de salinización en suelos de monte en una zona de transición. In: Kruck, W. (Hrsg.), *Proyecto Sistema Ambiental del Chaco. Inventario, evaluación y recomendaciones para la protección de los espacios naturales en la Región Occidental del Paraguay (IV)*. San Lorenzo, Paraguay: Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), Dirección de Ordenamiento Ambiental (DOA) & Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (BGR). S. 103–137.
- Wilmanns, O. (1998). *Ökologische Pflanzensoziologie. Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas*. Heidelberg, Wiesbaden: Quelle und Meyer.

- Yensen, N.P. (2008). Halophyte uses for the twenty-first century. In: Khan, M.A. & Weber, D.J. (Hrsg.). *Ecophysiology of high salinity tolerant plants*. Dordrecht, The Netherland: Springer. S. 367–396.
- Zak, M.R. & Cabido, M. (2002). Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *App. Veg. Sci.* 5: 213–226.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., Belgrano M.J., Marticorena, C. & Marchesi, E. (Hrsg.) (2008). *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. & Rodríguez, D. (1999). Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27(1): 17–167.

## 10. Anhang

### Anhang zum 3. Kapitel

Anhang 3-1.: Liste der Pflanzenfamilien im Untersuchungsgebiet.....	105
Anhang 3-2.: Artenliste des Untersuchungsgebietes.....	107

### Anhang zum 4. Kapitel

Anhang 4-1: Liste der Probeflächen in den Salzmarschen.....	113
Anhang 4-2: Artenliste der Salzmarschen.....	116
Anhang 4-3: Bodenparameter der Salzmarschen.....	117
Anhang 4-4: Log-file der Korrespondenzanalyse (DCA) zur Ermittlung der Gradientenlänge.....	119
Anhang 4-5: Log-file der Hauptgradientenanalyse (PCA) des <i>Leptochloa-Sesuvium-</i> <i>Sarcocornia</i> Komplexes.....	119
Anhang 4-6: Log-file der indirekten Gradientenanalyse (DCA) der Bodenparameter.....	119
Anhang 4-7: Log-file der direkten Gradientenanalyse (CCA) der Bodenparameter.....	119

### Anhang zum 5. Kapitel

Anhang 5-1: Liste der Probeflächen in der Gehölzvegetation.....	121
Anhang 5-2: Synoptische Tabelle aller vorkommenden Arten in den Gehölzgesellschaften.....	126
Anhang 5-3: Bodenparameter der Gehölzvegetation.....	134
Anhang 5-4: Log-file der Korrespondenzanalyse (DCA) der Gesellschaften 10 bis 16.....	136
Anhang 5-5: Log-file der Hauptgradientenanalyse (PCA) der Waldgesellschaften.....	136
Anhang 5-6: Log-file der indirekten Gradientenanalyse (DCA) der Bodenparameter.....	136
Anhang 5-7: Log-file der direkten Gradientenanalyse (CCA) der Bodenparameter.....	137

**Anhang 3-1.: Liste der Pflanzenfamilien im Untersuchungsgebiet.** Angaben zur Anzahl der Gattungen, Arten und dem jeweiligen floristischen Status der Arten: Nat (heimisch), EndCS (endemisch vom Conosur), EndGC (endemisch vom Gran Chaco), End (endemisch vom paraguayischen Chaco), Natur (eingebürgerte Arten).

<b>Familien</b>	<b>Gattungen</b>	<b>Arten</b>	<b>Nat</b>	<b>EndCS</b>	<b>EndGC</b>	<b>End</b>	<b>Natur</b>
Acanthaceae	5	10	9	1			
Achatocarpaceae	1	1	1				
Aizoaceae	2	2	2				
Amaranthaceae	8	12	11				1
Anacardiaceae	2	3	3				
Anemiaceae	1	1	1				
Apocynaceae	7	10	10				
Araceae	1	1	1				
Arecaceae	2	2	2				
Asparagaceae	1	1	1				
Asteraceae	17	21	14	6		1	
Bignoniaceae	4	7	7				
Boraginaceae	3	7	5	1		1	
Bromeliaceae	6	16	13		2	1	
Cactaceae	11	16	13	1	1	1	
Cannabaceae	1	1	1				
Capparaceae	4	4	4				
Caricaceae	1	1			1		
Caryophyllaceae	2	2	2				
Celastraceae	2	2	1	1			
Cleomaceae	1	1	1				
Commelinaceae	2	2	2				
Convolvulaceae	5	8	8				
Cucurbitaceae	1	1	1				
Cyperaceae	4	6	6				
Erythroxylaceae	1	1	1				
Euphorbiaceae	9	16	15	1			
Fabaceae	27	43	36		6	1	
Hydnoraceae	1	1	1				
Lamiaceae	1	1	1				
Loranthaceae	1	1	1				
Malpighiaceae	2	2	2				
Malvaceae	12	21	20		1		
Molluginaceae	1	1	1				
Moraceae	1	1	1				
Nyctaginaceae	3	5	3		1		1
Orchidaceae	1	1	1				
Oxalidaceae	1	1	1				
Passifloraceae	2	5	5				
Phytolaccaceae	1	1	1				
Plantaginaceae	3	3	3				
Poaceae	19	25	22				3
Polygonaceae	2	3	3				
Polypodiaceae	1	1	1				
Pontederiaceae	1	1	1				
Portulacaceae	1	4	2	1			1
Pteridaceae	1	1	1				
Rhamnaceae	1	1	1				
Rubiaceae	3	3	3				
Ruppiaceae	1	1	1				
Rutaceae	1	1	1				
Santalaceae	2	2	2				
Sapindaceae	3	4	4				
Sapotaceae	1	1	1				
Selaginellaceae	1	1	1				

<b>Familien</b>	<b>Gattungen</b>	<b>Arten</b>	<b>Nat</b>	<b>EndCS</b>	<b>EndGC</b>	<b>End</b>	<b>Natur</b>
Simaroubaceae	1	1	1				
Solanaceae	5	13	11	2			
Talinaceae	1	3	1				2
Ulmaceae	1	1	1				
Verbenaceae	4	5	5				
Vitaceae	1	1	1				
Ximeniaceae	1	1	1				
Zygophyllaceae	1	2			2		
<b>Total: 63</b>	<b>214</b>	<b>318</b>	<b>277</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>8</b>

**Anhang 3-2.: Artenliste des Untersuchungsgebietes.** Daten zur Lebensform (LF), floristischen Satus (STAT), phytogeographischer Einordnung und Verbreitung der Arten (DISSPEC) und der Gattungen (DISGEN) so wie zur Einordnung nach dem Niederschlagsgradient im paraguayischen Chaco (NG). Abkürzungsverzeichnis der Lebensformen, des floristischen Status und der phytogeographischen Elemente in Kapitel 8.1. Abkürzungen des Niederschlagsgradienten in Tab. 3-1.

Familie	Art	LF	STAT	DISSPEC	DISGEN	NG
Acanthaceae	<i>Carlowrightia sulcata</i>	H scap	ENDCS	SURAMA	AMER	H, S
Acanthaceae	<i>Dicliptera squarrosa</i>	Ch suff/herb	NAT	SURAMA	KOS	H
Acanthaceae	<i>Justicia corumbensis</i>	Ch suff	NAT	CHA	KOS	H
Acanthaceae	<i>Justicia dumetorum</i>	P herb	NAT	CHA	KOS	H, S
Acanthaceae	<i>Justicia squarrosa</i>	CH suff	NAT	CHA	KOS	A, S
Acanthaceae	<i>Justicia xylosteoides</i>	P caesp	NAT	CHA	KOS	A, S
Acanthaceae	<i>Dyschoriste venturii</i>	Ch suff	NAT	CHA	PAN	S
Acanthaceae	<i>Ruellia erythropus</i>	Ch suff	NAT	AMPHI	PAN	H, S
Acanthaceae	<i>Ruellia hygrophila</i>	H ros	NAT	CHA	PAN	H, S
Acanthaceae	<i>Ruellia simplex</i>	Ch herb	NAT	AMPHI	PAN	A, H, S
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	NEO	A, H, S
Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	H scap	NAT	PAN	PAN	H, S
Aizoaceae	<i>Trianthema portulacastrum</i>	T succ	NAT	PAN	PAN	H, S
Amaranthaceae	<i>Alternanthera kurtzii</i>	Ch herb/H rept	NAT	DOMCHA	KOS	A, H, S
Amaranthaceae	<i>Alternanthera nodifera</i>	Ch suff	NAT	CHA	KOS	S
Amaranthaceae	<i>Alternanthera paronychioides</i> ssp. <i>chacoënsis</i>	H rept	NAT	DOMCHA	KOS	H, S
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i>	T scap	NATUR	AMER	KOS	A, S
Amaranthaceae	<i>Amaranthus standleyanus</i>	T scap	NAT	DOMCHA	KOS	A, S
Amaranthaceae	<i>Amaranthus viridis</i>	T scap	NAT	KOS	KOS	H, S
Amaranthaceae	<i>Atriplex eximia</i>	Ch suff	NAT	CHA	KOS	S
Amaranthaceae	<i>Chenopodium pilcomayense</i>	T scap	NAT	CHA	KOS	A, S
Amaranthaceae	<i>Sarcocornia ambigua</i>	Ch succ	NAT	DISNEO	KOS	S
Amaranthaceae	<i>Heterostachys ritteriana</i>	Ch frut	NAT	DISNEO	DISNEO	S
Amaranthaceae	<i>Holmbergia tweedii</i>	P herb	NAT	DOMCHA	DOMCHA	S
Amaranthaceae	<i>Gomphrena perennis</i>	H caesp	NAT	DOMCHA	NEO	H, S
Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i>	P scap	NAT	NEO	NEO	S
Anacardiaceae	<i>Schinopsis cornuta</i>	P scap	NAT	CHA	SURAMA	A, S
Anacardiaceae	<i>Schinopsis lorentzii</i>	P scap	NAT	CHA	SURAMA	A, S
Anemiaceae	<i>Anemia tomentosa</i> var. <i>anthriscifolia</i>	H caesp	NAT	SURAMA	PAN	A, S
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	P scap	NAT	DOMCHA	NEO	A, H, S
Apocynaceae	<i>Aspidosperma triternatum</i>	P scap	NAT	CHA	NEO	H, S
Apocynaceae	<i>Funastrum clausum</i>	L suff	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Apocynaceae	<i>Mandevilla angustifolia</i>	L herb	NAT	CHA	NEO	S
Apocynaceae	<i>Oxypetalum arnotianum</i>	L suff/herb	NAT	DOMNSTW	NEO	S
Apocynaceae	<i>Marsdenia castillonii</i>	L suff	NAT	VORAND	PAN	A, S
Apocynaceae	<i>Araujia herzogii</i>	L herb	NAT	VORAND	SURAMA	A, S
Apocynaceae	<i>Araujia odorata</i>	L herb	NAT	SURAMA	SURAMA	A, H, S
Apocynaceae	<i>Araujia variegata</i>	L herb	NAT	VORAND	SURAMA	A, H, S
Apocynaceae	<i>Schubertia grandiflora</i>	L herb	NAT	SURAMA	SURAMA	H, S
Araceae	<i>Spathicarpa hastifolia</i>	G rhiz	NAT	DOMNSTW	DOMNSTW	S
Arecaceae	<i>Copernicia alba</i>	P ros	NAT	CHA	DISNEO	H, S
Arecaceae	<i>Trithrinax schizophylla</i>	P ros	NAT	CHA	SURAMA	H, S
Asparagaceae	<i>Herreria montevidensis</i>	L suff	NAT	SURAMA	SURAMA	H, S
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i>	P caesp	NAT	AMER	AMER	A, S
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i>	P caesp	NAT	NEO	AMER	H, S
Asteraceae	<i>Grindelia</i> aff. <i>puberula</i>	P caesp	ENDCS	SURAMA	AMER	H
Asteraceae	<i>Pectis odorata</i>	T scap	NAT	CHA	AMER	S
Asteraceae	<i>Trixis divaricata</i>	Ch suff	NAT	NEO	AMER	A, H, S
Asteraceae	<i>Eupatorium catarium</i>	Ch herb	NAT	SURAMA	KOS	A, H, S
Asteraceae	<i>Eupatorium christieanum</i>	P herb	ENDCS	DOMNSTW	KOS	H, S
Asteraceae	<i>Eupatorium patens</i>	P caesp	NAT	DOMCHA	KOS	H, S
Asteraceae	<i>Vernonia niederleinii</i>	P herb	ENDCS	SURAMA	KOS	S
Asteraceae	<i>Cyclolepis genistoides</i>	P caesp	NAT	DOMCHA	DOMCHA	H, S



Familie	Art	LF	STAT	DISSPEC	DISGEN	NG
Asteraceae	<i>Noticastrum acuminatum</i>	Ch herb	ENDCS	DOMCHA	NEO	S
Asteraceae	<i>Porophyllum ruderale</i>	T scap	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Asteraceae	<i>Tessaria dodonaeifolia</i>	P caesp	NAT	VORAND	NEO	H
Asteraceae	<i>Zexmenia brachylepis</i>	Ch suff	NAT	VORAND	NEO	H, S
Asteraceae	<i>Aspilia pascaloides</i>	P herb	ENDCS	SURAMA	PAN	H
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i>	T scap	NAT	PAN	PAN	A, H, S
Asteraceae	<i>Pterocaulon purpurascens</i>	Ch herb	NAT	CHA	PAN	H
Asteraceae	<i>Pterocaulon virgatum</i>	T scap	NAT	DISNEO	PAN	H, S
Asteraceae	<i>Spilanthes paraguayensis</i>	H rept	END	CHA	PAN	H
Asteraceae	<i>Wedelia species</i>	Ch herb	NAT		PAN	H
Asteraceae	<i>Holocheilus hieracioides</i>	Ch herb	ENDCS	DOMCHA	SURAMA	H, S
Bignoniaceae	<i>Amphilophium cynanchoides</i>	L frut	NAT	DOMCHA	NEO	A, H, S
Bignoniaceae	<i>Dolichandra uncata</i>	L suff/frut	NAT	NEO	NEO	H
Bignoniaceae	<i>Dolichandra unguis-cati</i>	L frut	NAT	NEO	NEO	H, S
Bignoniaceae	<i>Fridericia dichotoma</i>	L frut	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Bignoniaceae	<i>Fridericia truncata</i>	L suff/frut	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Bignoniaceae	<i>Tabebuia aurea</i>	P scap	NAT	DISNEO	NEO	H, S
Bignoniaceae	<i>Tabebuia nodosa</i>	P scap	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Boraginaceae	<i>Heliotropium campestre</i>	H scap	NAT	VORAND	KOS	A, S
Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> var. <i>argentinum</i>	H rept	NAT	DOMCHA	KOS	H, S
Boraginaceae	<i>Heliotropium dunaense</i>	H scap/rept	END	CHA	KOS	A, S
Boraginaceae	<i>Heliotropium pallescens</i>	Ch suff/herb	ENDCS	CHA	KOS	H, S
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	PAN	H, S
Boraginaceae	<i>Cordia glabrata</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	PAN	H, S
Boraginaceae	<i>Tournefortia rubicunda</i>	P caesp/herb	NAT	DOMNSTW	PAN	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Deinacanthon urbanianum</i>	Ch succ	ENDGC	CHA	CHA	A, S
Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i> var. <i>schlumbergeri</i>	Ch succ	NAT	DOMNSTW	NEO	H, S
Bromeliaceae	<i>Bromelia hieronymi</i>	Ch succ	ENDGC	CHA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Bromelia serra</i>	Ch succ	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Deuterochmia carmineoviridiflora</i>	Ch succ	NAT	CHA	VORAND	A, S
Bromeliaceae	<i>Dyckia ferox</i>	Ch succ	NAT	SURAMA	NEO	S
Bromeliaceae	<i>Dyckia ragonesei</i>	Ch succ	NAT	CHA	NEO	S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia bandensis</i>	E herb	NAT	DOMCHA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia duratii</i> var. <i>saxatilis</i>	E succ	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia funebris</i>	E herb	NAT	CHA	NEO	A, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia loliacea</i>	E herb	NAT	SURAMA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia mereliana</i>	E succ	END	CHA	NEO	S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia minutiflora</i>	E herb	NAT	VORAND	NEO	A, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvifolia</i>	E succ	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia reichenbachii</i>	E succ	NAT	CHA	NEO	A, S
Bromeliaceae	<i>Tillandsia vernicosa</i>	E succ	NAT	CHA	NEO	H, S
Cactaceae	<i>Cereus forbesii</i>	P succ	NAT	CHA	AMER	A, H, S
Cactaceae	<i>Cereus stenogonus</i>	P succ	NAT	VORAND	AMER	A, H, S
Cactaceae	<i>Opuntia anacantha</i> var. <i>retrorsa</i>	Ch succ	NAT	CHA	AMER	A, S
Cactaceae	<i>Opuntia colubrina</i>	Ch succ	NAT	CHA	AMER	A, S
Cactaceae	<i>Opuntia elata</i> var. <i>cardiosperma</i>	P/Ch succ	NAT	CHA	AMER	H, S
Cactaceae	<i>Stetsonia coryne</i>	P succ	NAT	CHA	CHA	A, H, S
Cactaceae	<i>Harrisia bonplandii</i>	Ch succ	NAT	CHA	DISNEO	A, H, S
Cactaceae	<i>Monvillea cavendishii</i>	Ch succ	NAT	DOMCHA	DISNEO	A, H, S
Cactaceae	<i>Monvillea kroenleini</i>	Ch succ	END	CHA	DISNEO	S
Cactaceae	<i>Monvillea spegazzinii</i>	Ch succ	NAT	CHA	DISNEO	S
Cactaceae	<i>Quiabentia verticillata</i>	P succ	NAT	VORAND	DOMNSTW	A, S
Cactaceae	<i>Selenicereus setaceus</i>	E succ	NAT	NEO	NEO	H
Cactaceae	<i>Rhipsalis baccifera</i>	E succ	NAT	PAN	PAN	H
Cactaceae	<i>Cleistocactus baumannii</i>	Ch succ	NAT	CHA	VORAND	A, S
Cactaceae	<i>Echinopsis rhodotricha</i>	Ch succ	ENDCS	SURAMA	VORAND	H, S
Cactaceae	<i>Gymnocalycium mihanovichii</i>	Ch succ	ENDGC	CHA	VORAND	A, S
Cannabaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i>	P caesp/scap	NAT	NEO	KOS	A, H, S
Capparaceae	<i>Sarcotoximum salicifolium</i>	P caesp	NAT	CHA	CHA	A, S

Familie	Art	LF	STAT	DISSPEC	DISGEN	NG
Capparaceae	<i>Capparicordis tweediana</i>	P caesp	NAT	VORAND	DISNEO	A, H, S
Capparaceae	<i>Cynophalla retusa</i>	P caesp	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Capparaceae	<i>Anisocapparis speciosa</i>	P caesp	NAT	VORAND	VORAND	A, S
Caricaceae	<i>Jacaratia corumbensis</i>	P caesp	ENDGC	CHA	NEO	A, S
Caryophyllaceae	<i>Polycarpon suffruticosum</i>	H caesp	NAT	DOMCHA	KOS	A, H, S
Caryophyllaceae	<i>Spergula ramosa</i>	G rad	NAT	VORAND	KOS	H, S
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	P caesp	NAT	DOMCHA	KOS	H, S
Celastraceae	<i>Schaefferia argentinensis</i>	P caesp	ENDCS	DOMNSTW	NEO	H, S
Cleomaceae	<i>Cleome tucumanensis</i>	Ch herb	NAT	CHA	KOS	A, S
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i>	G rhiz	NAT	KOS	KOS	A, S
Commelinaceae	<i>Gibasis geniculata</i>	G rhiz	NAT	NEO	NEO	H
Convolvulaceae	<i>Cressa truxillensis</i>	G rad	NAT	AMPHI	KOS	H, S
Convolvulaceae	<i>Cuscuta species</i>	TL par	NAT		KOS	H, S
Convolvulaceae	<i>Ipomoea amnicola</i>	L herb	NAT	DISNEO	KOS	A, H, S
Convolvulaceae	<i>Ipomoea bonariensis</i>	L herb	NAT	SURAMA	KOS	A, H, S
Convolvulaceae	<i>Ipomoea grandifolia</i>	TL	NAT	SURAMA	KOS	S
Convolvulaceae	<i>Evolvulus convolvuloides</i>	H rept	NAT	DISNEO	NEO	H, S
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i>	H rept	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Convolvulaceae	<i>Jacquemontia lorentzii</i>	L herb	NAT	SURAMA	PAN	A, S
Cucurbitaceae	<i>Cucurbitella asperata</i>	L herb	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Cyperaceae	<i>Bulbostylis capillaris</i>	H caesp	NAT	AMER	KOS	H, S
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i>	G rhiz	NAT	AMER	KOS	H, S
Cyperaceae	<i>Cyperus corymbosus</i> var. <i>subnodosus</i>	G rhiz	NAT	NEO	KOS	H, S
Cyperaceae	<i>Cyperus species</i>	G rhiz	NAT		KOS	H, S
Cyperaceae	<i>Eleocharis elegans</i>	Hyd rhiz	NAT	NEO	KOS	H
Cyperaceae	<i>Abildgaardia ovata</i>	H caesp	NAT	PAN	PAN	H, S
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	P caesp	NAT	DOMNSTW	PAN	H, S
Euphorbiaceae	<i>Ditaxis montevidensis</i>	Ch suff/P herb	NAT	DOMCHA	AMER	A, H, S
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia lasiocarpa</i>	H scap	NAT	NEO	KOS	A, S
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia serpens</i>	T rept	NAT	AMER	KOS	H, S
Euphorbiaceae	<i>Astraea lobata</i>	Ch suff/herb	NAT	NEO	NEO	A, S
Euphorbiaceae	<i>Cnidioscolus albomaculatus</i>	Ch suff/herb	NAT	SURAMA	NEO	A, S
Euphorbiaceae	<i>Manihot guaranitica</i>	P caesp/herb	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Euphorbiaceae	<i>Microstachys hispida</i>	Ch suff/herb	NAT	DOMNSTW	NEO	H, S
Euphorbiaceae	<i>Croton bonplandianus</i>	Ch herb	NAT	DOMCHA	PAN	H, S
Euphorbiaceae	<i>Croton glandulosus</i>	Ch herb	NAT	NEO	PAN	S
Euphorbiaceae	<i>Croton gracilipes</i>	P caesp/herb	NAT	DOMNSTW	PAN	A, H, S
Euphorbiaceae	<i>Croton hieronymi</i>	Ch suff/frut	NAT	CHA	PAN	A, H, S
Euphorbiaceae	<i>Croton orbignyanus</i>	Ch suff	NAT	VORAND	PAN	S
Euphorbiaceae	<i>Jatropha excisa</i>	P caesp/herb	ENDCS	VORAND	PAN	A, S
Euphorbiaceae	<i>Jatropha grossidentata</i>	Ch suff/P herb	NAT	CHA	PAN	A, S
Euphorbiaceae	<i>Jatropha hieronymi</i>	P herb/scap	NAT	VORAND	PAN	A, S
Euphorbiaceae	<i>Tragia hieronymi</i>	L suff/herb	NAT	CHA	PAN	S
Fabaceae	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	P scap	NAT	VORAND	AMER	H
Fabaceae	<i>Lophocarpinia aculeatifolia</i>	P caesp	ENDGC	CHA	CHA	S
Fabaceae	<i>Mimozyanthus carinatus</i>	P caesp	NAT	CHA	CHA	S
Fabaceae	<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>	P caesp/scap	ENDGC	CHA	CHA	S
Fabaceae	<i>Senna morongii</i>	P herb	NAT	VORAND	KOS	H, S
Fabaceae	<i>Senna pendula</i>	P caesp	NAT	NEO	KOS	H, S
Fabaceae	<i>Microlobius foetidus</i> subsp. <i>paraguensis</i>	P scap	NAT	CHA	DISNEO	H, S
Fabaceae	<i>Pterogyne nitens</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	DOMNSTW	A, H, S
Fabaceae	<i>Centrosema virginianum</i>	L herb	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Fabaceae	<i>Cercidium praecox</i>	P caesp	NAT	DISNEO	NEO	A, H, S
Fabaceae	<i>Desmanthus virgatus</i>	Ch suff/herb	NAT	DISNEO	NEO	A, H, S
Fabaceae	<i>Geoffroea spinosa</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	NEO	A, H, S
Fabaceae	<i>Macropitilium bracteatum</i>	L suff/herb	NAT	DOMNSTW	NEO	H, S
Fabaceae	<i>Macropitilium lathyroides</i>	TL	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Fabaceae	<i>Mimosa debilis</i> var. <i>debilis</i>	Ch suff	NAT	NEO	NEO	S
Fabaceae	<i>Mimosa detinens</i>	P caesp	NAT	CHA	NEO	A, S
Fabaceae	<i>Mimosa xanthocentra</i>	Ch suff/herb	NAT	DISNEO	NEO	A, S

<b>Familie</b>	<b>Art</b>	<b>LF</b>	<b>STAT</b>	<b>DISSPEC</b>	<b>DISGEN</b>	<b>NG</b>
Fabaceae	<i>Acacia aroma</i>	P caesp	NAT	VORAND	PAN	A, H, S
Fabaceae	<i>Acacia caven</i>	P caesp/scap	NAT	SURAMA	PAN	H
Fabaceae	<i>Acacia curvifructa</i>	P caesp/scap	ENDGC	CHA	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Acacia praecox</i>	P caesp/scap	NAT	CHA	PAN	S
Fabaceae	<i>Aeschynomene histrix</i>	Ch herb	NAT	NEO	PAN	S
Fabaceae	<i>Aeschynomene mollicula</i>	CH suff/P herb	NAT	DOMNSTW	PAN	A, H, S
Fabaceae	<i>Aeschynomene viscidula</i>	Ch herb	NAT	DISNEO	PAN	A, S
Fabaceae	<i>Bauhinia argentinensis</i>	P caesp	ENDGC	CHA	PAN	A, S
Fabaceae	<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	P scap	NAT	CHA	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Chamaecrista arachiphylla</i>	Ch suff	ENDGC	CHA	PAN	A, S
Fabaceae	<i>Chamaecrista serpens</i>	Ch suff	NAT	NEO	PAN	S
Fabaceae	<i>Desmodium incanum</i>	Ch herb	NAT	NEO	PAN	H
Fabaceae	<i>Galactia latisiliqua</i>	Ch suff/herb	NAT	DISNEO	PAN	A, H, S
Fabaceae	<i>Galactia longifolia</i>	Ch suff/herb	NAT	DISNEO	PAN	H
Fabaceae	<i>Neptunia pubescens</i>	H rept	NAT	DISNEO	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Parkinsonia aculeata</i>	P caesp/scap	NAT	NEO	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Prosopis hassleri</i>	P scap	ENDGC	CHA	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Prosopis kuntzei</i>	P scap	NAT	CHA	PAN	S
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i>	P scap	NAT	DOMCHA	PAN	A, H, S
Fabaceae	<i>Prosopis rojasiana</i>	P caesp	END	CHA	PAN	S
Fabaceae	<i>Prosopis ruscifolia</i>	P caesp/scap	NAT	CHA	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Prosopis sericantha</i>	P caesp	NAT	DOMCHA	PAN	A, S
Fabaceae	<i>Rhynchosia burkartii</i>	Ch suff	NAT	CHA	PAN	A, S
Fabaceae	<i>Sesbania virgata</i>	P caesp	NAT	SURAMA	PAN	H
Fabaceae	<i>Vigna luteola</i>	TL/T rept	NAT	PAN	PAN	H, S
Fabaceae	<i>Zornia latifolia</i>	H caesp	NAT	PAN	PAN	H, S
Hydnoraceae	<i>Prosopanche americana</i>	Par/G rhiz	NAT	DOMCHA	NEO	S
Lamiaceae	<i>Salvia cardiophylla</i>	H scap	NAT	CHA	KOS	H, S
Loranthaceae	<i>Psittacanthus cordatus</i>	HPar	NAT	NEO	NEO	H
Malpighiaceae	<i>Janusia guaranitica</i>	L suff	NAT	SURAMA	NEO	A, S
Malpighiaceae	<i>Mascagnia brevifolia</i>	L suff	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Malvaceae	<i>Ayenia eliae</i>	Ch suff	NAT	CHA	NEO	A, S
Malvaceae	<i>Ayenia odonellii</i>	Ch suff	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Malvaceae	<i>Gaya tarijensis</i>	Ch suff	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Malvaceae	<i>Herissantia crispa</i>	Ch suff/herb	NAT	NEO	NEO	S
Malvaceae	<i>Pseudabutilon callimorphum</i>	P herb	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Malvaceae	<i>Pseudabutilon virgatum</i>	P caesp/herb	NAT	VORAND	NEO	A, S
Malvaceae	<i>Ceiba chodatii</i>	P dol	NAT	VORAND	PAN	A, S
Malvaceae	<i>Cienfuegosia argentina</i>	H rept	NAT	CHA	PAN	S
Malvaceae	<i>Cienfuegosia drummondii</i>	H rept	NAT	AMPHI	PAN	H, S
Malvaceae	<i>Malvastrum coromandelianum</i>	Ch suff	NAT	NEO	PAN	A, H, S
Malvaceae	<i>Melochia ministella</i>	Ch suff	ENDGC	CHA	PAN	H
Malvaceae	<i>Melochia parvifolia</i> var. <i>fasciculata</i>	P herb	NAT	DISNEO	PAN	H
Malvaceae	<i>Melochia werdermannii</i>	P herb	NAT	CHA	PAN	A, S
Malvaceae	<i>Pavonia hieronymi</i>	P herb	NAT	DOMNSTW	PAN	H
Malvaceae	<i>Pavonia vannii</i>	Ch suff	NAT	CHA	PAN	A, S
Malvaceae	<i>Sida anomala</i>	H caesp	NAT	VORAND	PAN	H, S
Malvaceae	<i>Sida cabreriana</i>	CH suff/P herb	NAT	VORAND	PAN	A, S
Malvaceae	<i>Sida dictyocarpa</i>	H scap/rept	NAT	VORAND	PAN	S
Malvaceae	<i>Waltheria communis</i>	H scap	NAT	SURAMA	PAN	H, S
Malvaceae	<i>Waltheria indica</i>	P herb	NAT	PAN	PAN	A, H, S
Malvaceae	<i>Wissadula densiflora</i>	Ch suff	NAT	CHA	PAN	A, H, S
Molluginaceae	<i>Glinus radiatus</i>	T rept	NAT	NEO	PAN	A, S
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i>	G bulb	NAT	NEO	PAN	S
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea campanulata</i>	P caesp/scap	ENDGC	CHA	NEO	A, S
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea infesta</i>	P caesp/scap	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Nyctaginaceae	<i>Boerhavia diffusa</i>	H rept	NATUR	PAN	PAN	A, H, S
Nyctaginaceae	<i>Pisonia hassleriana</i>	P scap	NAT	VORAND	PAN	H, S
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	PAN	H, S
Orchidaceae	<i>Pteroglossa lurida</i>	G rad	NAT	SURAMA	NEO	H, S

<b>Familie</b>	<b>Art</b>	<b>LF</b>	<b>STAT</b>	<b>DISSPEC</b>	<b>DISGEN</b>	<b>NG</b>
Oxalidaceae	<i>Oxalis frutescens</i>	Ch suff	NAT	NEO	KOS	A, S
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i>	L suff	NAT	NEO	PAN	A, H, S
Passifloraceae	<i>Passiflora mooreana</i>	L suff	NAT	CHA	PAN	H, S
Passifloraceae	<i>Turnera grandiflora</i>	H scap	NAT	CHA	PAN	H, S
Passifloraceae	<i>Turnera krapovickasii</i>	Ch suff	NAT	CHA	PAN	A, S
Passifloraceae	<i>Turnera weddelliana</i>	P caesp/herb	NAT	NEO	PAN	H, S
Phytolaccaceae	<i>Rivina humilis</i>	Ch suff	NAT	NEO	NEO	H, S
Plantaginaceae	<i>Basistemon spinosus</i>	P caesp	NAT	CHA	DISNEO	H, S
Plantaginaceae	<i>Scoparia dulcis</i>	Ch suff/herb	NAT	PAN	PAN	A, H, S
Plantaginaceae	<i>Stemodia ericifolia</i>	H rept	NAT	CHA	PAN	H, S
Poaceae	<i>Aristida mendocina</i>	H caesp	NAT	VORAND	KOS	A, S
Poaceae	<i>Chloris ciliata</i>	H caesp	NAT	DISNEO	KOS	H, S
Poaceae	<i>Chloris elata</i>	H caesp	NAT	DISNEO	KOS	A, H, S
Poaceae	<i>Coleataenia prionitis</i>	H caesp	NAT	SURAMA	AMER	H
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i>	H rept	NATUR	PAL	PAN	H, S
Poaceae	<i>Cynodon niemfuensis</i>	H rept	NATUR	PAL	PAN	S
Poaceae	<i>Digitaria insularis</i>	H caesp	NAT	PAN	KOS	H, S
Poaceae	<i>Digitaria species</i>	H caesp	NAT		KOS	A, H, S
Poaceae	<i>Elionurus muticus</i>	H caesp	NAT	PAN	PAN	A, H, S
Poaceae	<i>Eragrostis orthoclada</i>	H caesp	NAT	CHA	KOS	H, S
Poaceae	<i>Gouinia paraguayensis</i>	H caesp	NAT	CHA	NEO	A, S
Poaceae	<i>Lasiacis sorghoidea</i>	P gram	NAT	NEO	NEO	A, H, S
Poaceae	<i>Leptochloa fusca</i> subsp. <i>uninervia</i>	T caesp/ H caesp	NAT	AMPHI	PAN	H, S
Poaceae	<i>Leptochloa virgata</i>	H caesp	NAT	NEO	PAN	H, S
Poaceae	<i>Megathyrsus maximus</i>	H caesp	INT	PAL	PAL	H, S
Poaceae	<i>Pappophorum krapovickasii</i>	H caesp	NAT	DOMNSTW	NEO	A, S
Poaceae	<i>Paspalum</i> sp.	H rept	NAT		PAN	H, S
Poaceae	<i>Schizachyrium</i> sp.	H rept	NAT		PAN	H, S
Poaceae	<i>Setaria geminata</i>	H rept/Hyd rhiz	NAT	AMER	KOS	H, S
Poaceae	<i>Setaria nicorae</i>	H caesp	NAT	DISNEO	KOS	H, S
Poaceae	<i>Spartina spartinae</i>	H caesp	NAT	AMPHI	KOS	S
Poaceae	<i>Sporobolus pyramidatus</i>	H caesp	NAT	AMER	KOS	S
Poaceae	<i>Trichloris crinita</i>	H caesp	NAT	AMPHI	AMPHI	S
Poaceae	<i>Urochloa adpersa</i>	T rept	NAT	DISNEO	PAN	A, H, S
Poaceae	<i>Urochloa paucispicata</i>	T rept	NAT	VORAND	PAN	A, H, S
Polygonaceae	<i>Coccoloba cordata</i>	P caesp/scap	NAT	CHA	NEO	H, S
Polygonaceae	<i>Coccoloba spinescens</i>	P caesp/scap	NAT	CHA	NEO	A, H, S
Polygonaceae	<i>Salta triflora</i>	P caesp/scap	NAT	VORAND	VORAND	A, S
Polypodiaceae	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	E herb	NAT	DOMNSTW	PAN	H
Pontederiaceae	<i>Heteranthera multiflora</i>	Hyd rad	NAT	AMPHI	PAN	H, S
Portulaccaceae	<i>Portulaca cryptopetala</i>	T succ/H scap	NAT	DOMCHA	KOS	A, S
Portulaccaceae	<i>Portulaca grandiflora</i>	T succ	ENDCS	DOMCHA	KOS	S
Portulaccaceae	<i>Portulaca oleracea</i>	T succ	NATUR	KOS	KOS	H
Portulaccaceae	<i>Portulaca</i> sp.	T succ	NAT		KOS	A, H, S
Pteridaceae	<i>Cheilanthes obducta</i>	G rhiz	NAT	CHA	KOS	A, S
Rhamnaceae	<i>Ziziphus mistol</i>	P scap	NAT	VORAND	PAN	A, H, S
Rubiaceae	<i>Borreria eryngioides</i>	H caesp/scap	NAT	SURAMA	PAN	A, H, S
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i>	P caesp	NAT	DOMNSTW	PAN	H
Rubiaceae	<i>Staelia virgata</i>	H caesp	NAT	SURAMA	SURAMA	A, S
Ruppiaceae	<i>Ruppia maritima</i>	Hyd rhiz	NAT	KOS	KOS	H
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>	P scap	NAT	NEO	KOS	H
Santalaceae	<i>Phoradendron argentinum</i>	HPar	NAT	DOMCHA	AMER	A, H, S
Santalaceae	<i>Acanthosyris falcata</i>	P scap	NAT	CHA	DISNEO	S
Sapindaceae	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	TL	NAT	KOS	KOS	A, H, S
Sapindaceae	<i>Serjania marginata</i>	L suff/frut	NAT	SURAMA	NEO	A, H, S
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.	L suff/frut	NAT		NEO	S
Sapindaceae	<i>Diplokeleba floribunda</i>	P scap	NAT	CHA	VORAND	H, S
Sapotaceae	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	P scap	NAT	NEO	PAN	A, H, S
Selaginellaceae	<i>Selaginella sellowii</i>	H rept	NAT	DISNEO	KOS	A, S
Simaroubaceae	<i>Castela coccinea</i>	P caesp	NAT	CHA	DISNEO	A, S

<b>Familie</b>	<b>Art</b>	<b>LF</b>	<b>STAT</b>	<b>DISSPEC</b>	<b>DISGEN</b>	<b>NG</b>
Solanaceae	<i>Lycium americanum</i>	P caesp	NAT	DISNEO	KOS	S
Solanaceae	<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	P caesp	ENDCS	SURAMA	KOS	H, S
Solanaceae	<i>Lycium cuneatum</i>	P caesp	NAT	CHA	KOS	A, S
Solanaceae	<i>Lycium morongii</i>	P caesp	NAT	CHA	KOS	H, S
Solanaceae	<i>Lycium nodosum</i>	P caesp	NAT	CHA	KOS	H, S
Solanaceae	<i>Solanum aridum</i>	Ch suff/herb	NAT	CHA	KOS	A, H, S
Solanaceae	<i>Solanum elaeagnifolium</i>	Ch herb	NAT	AMPHI	KOS	S
Solanaceae	<i>Solanum glaucophyllum</i>	P caesp	NAT	DOMCHA	KOS	H, S
Solanaceae	<i>Solanum multispinum</i>	Ch suff/herb	NAT	CHA	KOS	H, S
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	CH suff/P herb	NAT	NEO	KOS	A, H, S
Solanaceae	<i>Schwenckia americana</i>	Ch herb	NAT	NEO	NEO	H, S
Solanaceae	<i>Capsicum chacoense</i>	Ch suff	NAT	VORAND	NEO	A, H, S
Solanaceae	<i>Sclerophylax spinescens</i>	T succ	ENDCS	DOMCHA	VORAND	H, S
Talinaceae	<i>Talinum fruticosum</i>	Ch suff	NATUR	NEO	PAN	A, S
Talinaceae	<i>Talinum paniculatum</i>	Ch succ	NATUR	NEO	PAN	H, S
Talinaceae	<i>Talinum polygaloides</i>	Ch suff	NAT	DOMCHA	PAN	S
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	P scap	NAT	DOMNSTW	DOMNSTW	H, S
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i>	P caesp	NAT	AMPHI	AMER	H, S
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i>	P caesp	NAT	SURAMA	AMER	A, S
Verbenaceae	<i>Lantana balansae</i>	P herb/Ch suff	NAT	DOMCHA	PAN	A, H, S
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i>	P caesp	NAT	NEO	PAN	H, S
Verbenaceae	<i>Priva boliviana</i>	H scap	NAT	CHA	PAN	A, S
Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i>	L frut	NAT	NEO	KOS	A, H, S
Ximeniaceae	<i>Ximenia americana</i>	P scap	NAT	PAN	PAN	A, S
Zygophyllaceae	<i>Bulnesia bonariensis</i>	P caesp/scap	ENDGC	CHA	VORAND	A, S
Zygophyllaceae	<i>Bulnesia sarmientoi</i>	P scap	ENDGC	CHA	VORAND	S

**Anhang 4-1: Liste der Probeflächen in den Salzmarschen.** Angaben zum Datum der Vegetationsaufnahme, Untersuchungsort, Koordinaten, Höhe über NN (Höhe, m), Gesamtdeckung (Covtotal, %), Streudeckung (Covlitt, %), Anteil an offenen Boden (Opensoil, %), maximale Höhe der Vegetation (Herbmax, m) und die Artenanzahl (Numspec). Die angegebenen Untersuchungsorte sind: Laguna Capitán (LC), Laguna Ganso (LG), Campo León (LE), Campo María (CM), Chaco Lodge (CL), Laguna Rojas Silva (RS), Riacho Florida (RF), Riacho Mosquito (RM), Centinella (Cen), Riacho González (RG), Fortín Salazar (FS) und Río Verde (RV).

Einheit	Probefl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe	Covtotal	Covlitt	Opensoil	Herbmax	Numspec
1	137	15.11.2012	CM	S22 34 17.8 W59 20 20.2	112	75	0	5	0	1
	138	15.11.2012	CM	S22 34 20.7 W59 20 14.6	110	40	0	0	0	1
	139	15.11.2012	CM	S22 34 17.6 W59 20 19.1	110	95	0	0	0.3	1
2	38	14.02.2010	CL	S22 32 52.0 W59 18 39.3	111	90	30	0	0.3	1
	39	15.02.2010	CL	S22 32 29.9 W59 17 53.5	106	90	40	0	0.3	1
	66	06.01.2011	RS	S22 37 42.7 W59 03 42.1	105	70	40	10	0.5	7
	74	19.01.2011	LC	S22 32 25.9 W59 40 35.3	122	90	20	10	0.4	3
	77	19.01.2011	LC	S22 32 24.9 W59 40 35.8	122	97	30	0	0.5	1
	92	23.11.2011	RF	S20 45 53.1 W59 21 07.3	110	90	30	15	0.3	2
	95	24.11.2011	RF	S20 46 14.0 W59 21 14.8	109	80	20	25	0.3	4
	98	25.11.2011	RF	S20 45 37.0 W59 20 55.7	110	75	40	20	0.3	2
	110	17.01.2012	Cen	S21 56 33.8 W59 05 02.2	109	97	20	0	0.6	2
149	25.11.2012	CL	S22 32 47.9 W59 18 40.8	110	95	20	1	0.4	1	
3	165	22.11.2012	RG	S22 42 43.6 W59 31 17.8	117	98	40	15	0.3	1
	166	22.11.2012	RG	S22 42 47.4 W59 31 16.1	118	80	50	20	0.4	1
	175	22.11.2012	RG	S22 42 51.3 W59 17 33.1	110	85	25	30	0.9	2
4	24	22.03.2010	CM	S22 34 07.7 W59 20 26.0	111	100	10	2	1.5	4
	34	14.02.2010	CL	S22 32 51.1 W59 18 40.1	111	70	40	0	0.3	2
	35	15.02.2010	CL	S22 32 30.1 W59 17 54.2	106	85	30	5	0.4	4
	36	19.03.2010	CL	S22 32 16.4 W59 16 34.5	111	90	40	10	0.4	3
	37	22.03.2010	CM	S22 34 07.1 W59 20 25.3	111	70	50	10	0.7	4
	111	17.01.2012	Cen	S21 56 32.4 W59 05 03.5	109	98	20	0	1	2
	140	15.11.2012	CM	S22 34 18.7 W59 20 19.0	111	97	15	2	0.4	4
	142	15.11.2012	CM	S22 34 09.7 W59 20 29.6	112	85	40	20	1	3
	146	15.11.2012	CM	S22 34 12.3 W59 20 49.4	109	75	20	40	0.5	3
	148	25.11.2012	CL	S22 32 47.0 W59 18 40.2	110	90	30	10	0.3	1
	153	25.11.2012	CL	S22 32 39.6 W59 18 53.9	111	90	40	0	0.4	4
155	25.11.2012	CL	S22 32 37.3 W59 18 41.0	112	85	30	20	0.3	3	
5	20	14.02.2010	CL	S22 33 31.8 W59 18 41.1	108	75	0	30	0.6	2
	21	14.02.2010	CL	S22 32 54.0 W59 18 38.3	111	70	0	30	0.8	1
	22	19.03.2010	CL	S22 32 35.1 W59 15 45.5	109	98	10	20	0.4	3
	23	19.03.2010	CL	S22 32 37.2 W59 18 45.0	108	80	20	20	0.5	2
	25	19.02.2010	CM	S22 33 58.5 W59 21 30.5	110	80	0	15	0.5	2
	26	18.02.2010	CM	S22 34 10.0 W59 20 28.9	112	75	15	15	0.5	3
	27	14.02.2010	CL	S22 33 33.0 W59 18 39.1	109	70	0	25	0.4	3
	28	15.02.2010	CL	S22 32 36.9 W59 17 24.6	108	40	0	70	0.3	3
	51	14.12.2010	LG	S22 34 18.7 W59 35 19.0	118	70	0	50	0.3	2
	62	05.01.2011	RS	S22 37 41.4 W59 02 48.1	104	70	5	40	0.6	5
	68	07.01.2011	RS	S22 37 58.5 W59 02 45.6	104	95	0	10	0.8	6
	75	19.01.2011	LC	S22 32 26.5 W59 40 35.0	122	85	0	40	0.6	2
	80	26.01.2011	LC	S22 32 17.3 W59 40 37.7	121	100	5	10	0.8	2
	83	26.01.2011	LE	S22 34 55.1 W59 32 48.4	117	100	20	0	0.7	2
	87	26.01.2011	LE	S22 33 31.0 W59 28 26.9	117	98	10	30	0.7	1
	88	26.01.2011	LE	S22 33 31.1 W59 28 30.1	117	60	0	80	0.4	4
	89	26.01.2011	LE	S22 33 32.9 W59 28 30.9	117	98	0	40	0.6	2
	115	17.01.2012	Cen	S22 02 18.0 W59 05 18.2	108	50	0	0	0.4	2
	130	13.01.2012	FS	S23 04 57.8 W59 13 57.1	110	80	0	70	0.5	5
131	13.01.2012	FV	S23 12 54.7 W59 12 09.1	109	90	10	40	1.2	4	
157	25.11.2012	CL	S22 32 43.0 W59 18 37.4	109	70	5	70	0.2	2	
174	22.11.2012	RG	S22 42 52.3 W59 17 31.5	110	90	30	20	0.4	2	

Einheit	Probefl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe	Covtotal	Covlitt	Opensoil	Herbmax	Numspec
6	11	15.02.2010	CL	S22 32 36.4 W59 17 23.4	109	80	20	20	0.4	4
	12	15.02.2010	CL	S22 32 30.4 W59 17 53.7	106	80	3	20	0.4	3
	13	15.02.2010	CL	S22 32 22.7 W59 17 56.8	109	50	5	45	0.6	3
	14	14.02.2010	CL	S22 32 49.9 W59 18 39.7	110	85	10	20	0.8	1
	15	19.02.2010	CM	S22 33 56.9 W59 21 18.1	109	60	15	20	0.4	5
	17	19.03.2010	CL	S22 32 16.2 W59 16 34.4	111	85	20	20	0.4	5
	18	19.03.2010	CL	S22 32 36.6 W59 17 45.2	108	65	10	30	0.4	3
	19	19.03.2010	CL	S22 32 38.2 W59 18 45.0	108	40	20	70	0.5	2
	46	08.12.2010	LG	S22 35 04.6 W59 35 13.5	119	50	0	50	0.4	2
	54	14.12.2010	LG	S22 35 01.1 W59 35 34.3	115	70	10	30	0.5	1
	56	15.12.2010	LG	S22 34 40.3 W59 36 35.2	116	40	0	60	0.4	3
	57	08.12.2010	LG	S22 34 59.7 W59 36 13.8	119	40	0	60	0.4	1
	69	17.01.2011	LC	S22 32 22.5 W59 40 28.5	120	98	5	10	0.5	1
	71	17.01.2011	LC	S22 32 35.4 W59 40 15.4	119	75	20	10	0.5	1
	78	26.01.2011	LC	S22 32 37.7 W59 40 20.4	120	50	5	40	0.5	3
	90	26.01.2011	LE	S22 33 30.5 W59 28 28.2	117	60	0	70	0.7	3
	94	24.11.2011	RF	S20 46 13.2 W59 21 15.0	110	50	5	70	0.7	2
	102	08.11.2011	Cen	S22 04 39.5 W59 07 58.0	110	60	2	40	0.5	3
	105	08.11.2011	Cen	S22 04 42.4 W59 07 49.3	110	60	0	40	0.4	4
	107	06.01.2012	Cen	S21 58 39.2 W59 05 12.5	111	97	10	20	0.4	1
108	06.01.2012	Cen	S21 58 43.0 W59 05 11.6	113	70	10	40	0.5	1	
116	04.01.2012	RM	S22 14 58.0 W59 27 57.0	119	80	30	30	0.4	3	
118	04.01.2012	RM	S22 14 56.4 W59 27 56.4	119	25	5	90	0.4	1	
132	13.01.2012	RV	S23 12 55.2 W59 12 07.0	109	90	40	30	1.3	8	
133	13.01.2012	RV	S23 12 56.3 W59 12 03.6	109	70	5	50	0.6	2	
136	24.10.2012	RM	S22 14 58.2 W59 27 56.8	119	30	5	40	0.3	1	
161	22.11.2012	RG	S22 39 14.9 W59 36 49.8	120	60	15	50	0.6	5	
164	22.11.2012	RG	S22 42 39.5 W59 31 16.1	117	40	5	70	0.4	2	
7	170	22.11.2012	RG	S22 42 50.8 W59 18 00.6	109	75	20	20	1.2	2
	172	22.11.2012	RG	S22 42 48.7 W59 18 00.7	110	80	30	25	1.5	2
	173	22.11.2012	RG	S22 42 50.7 W59 17 33.6	110	85	40	20	1.1	1
8	16	18.02.2010	CM	S22 34 09.6 W59 20 29.1	111	35	0	60	0.3	3
	29	15.02.2010	CL	S22 32 08.2 W59 15 57.4	109	40	0	70	0.3	3
	30	15.02.2010	CL	S22 32 16.7 W59 16 34.4	111	50	5	50	0.3	4
	31	15.02.2010	CL	S22 32 37.7 W59 17 42.3	107	70	5	40	0.3	3
	32	19.02.2010	CM	S22 33 58.9 W59 21 31.3	111	80	0	20	0.3	1
	33	19.03.2010	CL	S22 32 16.7 W59 16 34.8	111	70	10	30	0.3	4
	40	13.02.2010	CL	S22 32 59.0 W59 17 10.9	109	40	0	60	0.3	4
	41	19.03.2010	CL	S22 32 39.6 W59 18 41.8	110	85	20	20	0.3	2
	42	22.03.2010	CM	S22 34 09.2 W59 20 27.3	112	70	20	40	0.5	3
	43	22.03.2010	CM	S22 34 39.8 W59 22 47.5	111	70	10	30	0.4	2
	47	14.12.2010	LG	S22 34 13.5 W59 35 11.6	118	60	10	40	0.5	4
	50	14.12.2010	LG	S22 34 25.7 W59 35 22.6	117	60	10	40	0.4	4
	52	14.12.2010	LG	S22 34 10.5 W59 35 18.0	117	60	0	40	0.4	3
	58	04.01.2011	RS	S22 37 39.7 W59 02 54.5	105	65	0	35	0.6	2
	59	04.01.2011	RS	S22 37 38.9 W59 02 54.3	105	95	2	10	0.7	8
	60	05.01.2011	RS	S22 37 42.9 W59 02 42.6	104	80	0	20	0.5	2
	61	05.01.2011	RS	S22 37 42.4 W59 02 42.7	104	80	0	20	0.6	6
	63	05.01.2011	RS	S22 37 41.6 W59 02 48.8	103	50	0	50	0.3	2
	65	06.01.2011	RS	S22 37 41.5 W59 03 43.3	106	70	10	30	0.5	7
	67	07.01.2011	RS	S22 37 57.8 W59 02 57.5	104	80	0	20	0.4	3
	70	17.01.2011	LC	S22 32 21.5 W59 40 28.6	120	0	2	40	0.7	2
	72	17.01.2011	LC	S22 32 35.6 W59 40 15.4	119	85	5	10	0.6	4
	73	17.01.2011	LC	S22 32 40.6 W59 40 10.7	119	50	2	60	0.4	4
	76	19.01.2011	LC	S22 32 27.9 W59 40 34.8	122	80	5	50	0.6	4
	79	26.01.2011	LC	S22 32 16.1 W59 40 36.3	121	98	30	10	0.7	3
	81	26.01.2011	LC	S22 32 18.4 W59 40 37.9	121	20	0	90	0.3	2
	96	24.11.2011	RF	S20 46 14.2 W59 21 14.1	109	25	5	70	0.2	2
99	08.11.2011	Cen	S22 04 39.0 W59 08 08.0	111	60	5	40	0.3	1	
100	08.11.2011	Cen	S22 04 39.8 W59 08 09.0	111	40	0	70	0.2	1	
101	08.11.2011	Cen	S22 04 42.7 W59 08 04.1	112	50	5	50	0.5	4	

Einheit	Probefl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe	Covtotal	Covlitt	Opensoil	Herbmax	Numspec
	103	08.11.2011	Cen	S22 04 41.1 W59 07 56.6	111	70	5	30	0.5	6
	104	08.11.2011	Cen	S22 04 42.3 W59 07 54.7	110	80	10	30	0.3	9
	112	17.01.2012	Cen	S22 02 20.5 W59 05 19.4	110	80	15	60	0.5	5
	113	17.01.2012	Cen	S22 02 18.2 W59 05 15.9	108	85	10	20	0.4	2
	114	17.01.2012	Cen	S22 02 26.3 W59 05 28.3	112	50	0	70	0.5	2
	117	04.01.2012	RM	S22 14 58.4 W59 27 56.8	119	70	10	50	0.5	2
	119	11.01.2012	FS	S23 04 18.5 W59 12 54.1	108	80	10	40	0.2	5
	121	11.01.2012	FS	S23 04 50.8 W59 13 17.9	111	60	5	5	0.2	3
	122	12.01.2012	FS	S23 04 42.0 W59 15 24.0	109	40	5	70	0.4	6
	123	12.01.2012	FS	S23 04 41.5 W59 15 22.9	109	70	5	70	0.4	8
	124	12.01.2012	FS	S23 04 41.1 W59 15 22.5	109	60	5	70	0.4	5
8	125	12.01.2012	FS	S23 04 46.8 W59 15 31.1	110	60	0	80	0.1	7
	126	13.01.2012	FS	S23 04 55.6 W59 13 56.9	110	70	5	70	0.3	8
	128	13.01.2012	FS	S23 05 00.1 W59 13 55.2	109	60	5	70	0.4	5
	129	13.01.2012	FS	S23 05 00.7 W59 13 53.8	109	40	0	90	0.3	3
	134	13.01.2012	RV	S23 12 57.7 W59 11 58.5	110	50	0	80	0.4	4
	135	13.01.2012	RV	S23 12 55.8 W59 11 57.4	110	85	10	50	0.4	2
	141	15.11.2012	CM	S22 34 08.3 W59 20 26.4	112	70	2	70	0.5	6
	145	15.11.2012	CM	S22 34 21.2 W59 20 14.2	111	85	5	40	0.4	4
	156	25.11.2012	CL	S22 32 38.4 W59 18 40.6	111	40	0	90	0.3	4
	159	22.11.2012	RG	S22 39 12.1 W59 36 50.9	120	65	2	70	0.4	5
	160	22.11.2012	RG	S22 39 13.7 W59 36 50.8	120	75	10	60	0.5	4
	162	22.11.2012	RG	S22 42 41.7 W59 31 16.8	117	60	1	60	0.4	4
	1	15.02.2010	CL	S22 32 30.5 W59 17 52.1	107	50	0	60	0.8	1
	2	15.02.2010	CL	S22 32 22.9 W59 17 58.8	108	60	0	30	0.6	1
	3	15.02.2010	CL	S22 32 24.7 W59 18 14.6	109	55	0	45	1	1
	4	14.02.2010	CL	S22 32 51.2 W59 18 40.6	111	50	4	65	0.8	2
	5	19.02.2010	CM	S22 33 57.6 W59 21 30.1	110	70	10	20	0.6	2
	6	19.02.2010	CM	S22 34 40.1 W59 22 41.9	112	20	0	80	0.4	2
	7	18.02.2010	CM	S22 34 10.4 W59 20 28.5	112	60	1	40	0.5	3
	8	19.03.2010	CL	S22 32 36.8 W59 17 47.1	107	60	10	60	0.8	2
	9	19.03.2010	CL	S22 32 41.0 W59 18 40.3	110	70	30	50	0.5	2
	10	22.03.2010	CM	S22 34 30.5 W59 22 40.5	111	70	20	30	0.7	2
	44	08.12.2010	LG	S22 35 20.4 W59 35 08.9	121	50	10	40	0.4	2
	45	08.12.2010	LG	S22 34 50.6 W59 35 54.7	118	25	0	60	0.4	1
	48	14.12.2010	LG	S22 34 13.2 W59 35 11.4	118	50	0	50	0.4	1
9	49	14.12.2010	LG	S22 34 25.6 W59 35 22.0	117	40	0	50	0.5	3
	53	14.12.2010	LG	S22 34 10.8 W59 35 34.2	114	25	5	80	0.4	1
	55	15.12.2010	LG	S22 34 22.1 W59 36 37.1	120	25	0	70	0.4	2
	64	06.01.2011	RS	S22 37 40.1 W59 03 43.8	106	40	0	70	0.5	3
	82	26.01.2011	LE	S22 34 54.6 W59 32 47.9	117	70	0	50	0.5	3
	84	26.01.2011	LE	S22 34 53.8 W59 32 49.6	118	60	0	70	0.5	2
	85	26.01.2011	LE	S22 33 31.3 W59 28 24.2	117	40	0	30	0.4	1
	86	26.01.2011	LE	S22 33 31.2 W59 28 25.7	117	60	0	60	0.5	2
	91	23.11.2011	RF	S20 45 23.1 W59 21 44.3	110	40	10	60	1.4	1
	93	24.11.2011	RF	S20 46 02.1 W59 20 58.7	111	70	15	40	1.1	3
	97	25.11.2011	RF	S20 45 14.5 W59 22 08.8	113	25	0	85	0.5	1
	106	06.01.2012	Cen	S21 58 39.1 W59 05 13.3	110	70	5	70	1.2	1
	109	06.01.2012	Cen	S21 58 45.2 W59 05 11.7	113	40	0	30	0.8	1
	163	22.11.2012	RG	S22 42 39.6 W59 31 17.5	117	40	5	70	0.5	2
	167	22.11.2012	RG	S22 42 40.9 W59 29 05.2	115	50	0	80	0.7	2



**Anhang 4-2: Artenliste der Salzmarschen.** Synoptische Tabelle mit Frequenzklassen und Abkürzungen.

Arten	Abkürzung	Vegetationseinheiten								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Acacia praecox</i> (Jungpflanzen)	ACACPRAE					I				
<i>Alternanthera nodifera</i>	ALTENODI									I
<i>Atriplex eximia</i>	ATRIEXIM								I	
<i>Coleataenia prionitis</i>	COLEPRIO						I			
<i>Commelina erecta</i>	COMMERIC						I			
<i>Cressa truxillensis</i>	CRESTRUX				I	II	I		I	
<i>Croton bonplandianus</i>	CROTBNOP								I	
<i>Cynodon niemfuensis</i>	CYNONIEM				V				I	
<i>Cyperus corymbosus</i> var. <i>subnodosus</i>	CYPECORY			V						
<i>Echinopsis rhodotricha</i>	ECHIRHOD									I
<i>Eclipta prostrata</i>	ECLIPROS		I						I	
<i>Eleocharis elegans</i>	ELEOELEG		I							
<i>Euphorbia lasiocarpa</i>	EUPHLASI		I						I	
<i>Euphorbia serpens</i>	EUPHSERP		I			I			I	
<i>Funastrum flavum</i>	FUNAFLAV								I	
<i>Heliotropium curassavicum</i> var. <i>argentinum</i>	HELICURA				I	I	I		II	
<i>Heteranthera multiflora</i>	HETEMULT		I							
<i>Heterostachys ritteriana</i>	HETERITT					I	I		I	V
<i>Leptochloa fusca</i> subsp. <i>uninervia</i>	LEPTFUUN				III	V	II		II	I
<i>Leptochloa virgata</i>	LEPTVIRG				I					
<i>Lycium americanum</i>	LYCIAMER								I	
<i>Neptunia pubescens</i>	NEPTPUBE		I			I			I	
<i>Pappophorum krapovickasii</i>	PAPPKRAP								I	
<i>Parkinsonia aculeata</i> (Jungpflanzen)	PARKACUL				II				I	
<i>Paspalum species</i>	PASPSPEC		I							
<i>Pectis odorata</i>	PECTODOR								I	
<i>Portulaca cryptopetala</i>	PORTCRYP						I		I	
<i>Portulaca grandiflora</i>	PORTGRAN								I	I
<i>Portulaca oleracea</i>	PORTOLER						I		I	
<i>Prosopis ruscifolia</i> (Jungpflanzen)	PROSRUSC				I		I		II	
<i>Pterocaulon purpurascens</i>	PTERPURP								I	
<i>Ruellia simplex</i>	RUELSIMP		I				I			
<i>Ruppia maritima</i>	RUPPMARI	V								
<i>Sarcocornia ambigua</i>	SARCAMB		I		II	II	V	IV	II	I
<i>Sclerophylax spinescens</i>	SCLESPIN								I	
<i>Sesbania virgata</i>	SESBVIRG					I				
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	SESUPPORT		I	II	III	III	III		V	I
<i>Setaria geminata</i>	SETAGEMI		V		I					
<i>Solanum multispinum</i>	SOLAMULT								I	
<i>Spartina spartinae</i>	SPARSPAR							V		
<i>Spilanthes paraguayensis</i>	SPILPARA		I			I				
<i>Sporobolus pyramidatus</i>	SPORPYRA					II	II		IV	I
<i>Tessaria dodonaeifolia</i>	TESSDODO				I					
<i>Trichloris crinita</i>	TRICCRIN						I		I	
<i>Urochloa adspersa</i>	UROCADSP								I	

**Anhang 4-3: Bodenparameter der Salzmarschen.** Daten der untersuchten 40 cm tiefen Bodenprofilen in den 41 Probeflächen der Salzmarschen. Die Bodenparameter werden jeweils von der oberen (1) und der darunter liegenden Bodenschicht (2) angegeben: Ton (%), Sand (%), Schluff (%), Elektrische Leitfähigkeit (EL, mS/cm), Natrium (Na, cmol<sub>c</sub>/kg), pH, Organische Substanz (Org, %), Calcium (Ca, cmol<sub>c</sub>/kg) und Magnesium (Mg, cmol<sub>c</sub>/kg).

Einheit	Probefl.	Ton1	Ton2	Sand1	Sand2	Schluff1	Schluff2	EL1	EL2	Na1	Na2	pH1	pH2	Org1	Org2	Ca1	Ca2	Mg1	Mg2
2	38	25.98	28.48	51.02	49.52	23.00	22.00	7.84	8.84	8.44	9.69	7.68	8.05	0.45	0.13	33.27	43.56	5.51	6.12
2	66	44.00	37.40	46.00	52.80	18.00	16.20	3.16	2.96	6.57	8.92	5.11	5.39	3.15	2.64	10.61	10.03	10.06	9.97
2	74	42.00	42.00	48.00	48.00	10.00	10.00	4.30	4.30	6.64	6.64	5.71	5.71	1.75	1.75	8.17	8.17	7.26	7.26
2	92	40.00	40.00	16.00	16.00	44.00	44.00	4.20	4.20	6.62	6.62	4.13	4.13	5.91	5.91	4.54	4.54	1.91	1.91
3	4	30.88	34.48	48.22	47.52	20.90	18.00	20.11	15.35	45.39	35.94	8.41	8.66	0.44	0.29	6.12	7.52	11.37	8.94
3	7	25.88	30.48	54.82	53.52	19.30	16.00	7.40	9.45	18.31	23.44	8.00	8.15	0.49	0.26	10.95	15.50	5.93	7.06
3	44	24.30	30.00	66.00	60.00	9.70	10.00	8.31	8.86	31.31	33.21	8.45	8.55	0.83	0.30	21.54	27.21	9.96	9.89
3	53	5.05	5.00	90.05	90.00	4.90	5.00	5.81	2.19	7.11	5.69	8.44	8.46	0.13	0.12	9.02	7.37	7.92	7.82
3	64	36.00	34.10	56.00	57.20	14.40	14.30	6.80	9.70	31.77	32.84	6.53	6.91	0.52	0.46	1.93	2.22	13.94	15.21
3	82	5.20	24.75	91.60	68.25	3.20	8.50	5.42	6.33	28.09	31.64	6.77	8.10	0.38	0.25	5.11	4.08	8.98	8.28
3	85	25.85	31.00	66.85	60.00	8.90	11.00	6.58	6.70	33.95	33.95	8.21	8.58	0.75	0.33	7.61	5.11	9.98	9.98
3	91	28.75	41.00	39.85	15.00	31.40	44.00	15.94	15.20	32.61	31.48	6.67	7.05	1.19	0.51	0.65	0.79	3.56	3.64
3	106	27.75	30.00	61.85	61.00	10.40	9.00	19.38	14.40	106.21	33.09	7.36	6.96	0.62	0.32	6.17	3.75	9.26	8.31
6	34	31.98	36.48	45.02	41.52	23.00	22.00	11.25	5.00	6.37	6.09	6.23	6.67	1.67	0.71	2.48	2.38	4.00	4.14
7	14	47.28	46.48	44.32	43.52	8.40	10.00	9.15	9.76	27.81	32.81	5.66	6.31	2.27	1.09	2.77	2.77	11.10	11.29
7	46	37.20	42.00	52.80	47.25	10.00	10.00	4.71	5.77	31.47	31.43	7.78	8.20	0.60	0.14	6.80	14.93	9.71	9.95
7	69	5.00	5.00	90.25	90.00	4.75	5.00	6.05	5.80	29.71	29.32	6.62	6.77	0.80	0.52	4.34	4.08	6.69	6.35
7	71	8.20	11.00	85.80	81.00	6.00	8.00	5.94	5.90	28.09	27.78	8.35	8.65	0.35	0.17	3.06	3.06	6.26	6.35
7	94	8.15	5.00	28.10	5.00	63.75	90.00	10.06	11.00	18.72	20.98	6.69	7.17	0.68	0.23	1.52	1.38	1.90	1.91
7	107	40.00	40.00	34.75	16.00	25.25	44.00	8.10	6.90	34.50	33.90	6.84	7.00	1.82	1.15	7.45	6.71	8.84	8.31
7	116	40.00	40.00	41.00	41.00	19.00	19.00	17.10	17.10	33.90	33.90	7.74	7.74	0.91	0.91	11.65	11.65	9.24	9.24
7	132	13.60	40.00	77.20	42.00	7.60	18.00	5.76	10.40	30.18	34.70	7.95	7.49	0.57	0.81	6.12	11.65	8.12	10.18
8	21	35.28	36.48	44.52	41.52	20.80	22.00	7.31	6.62	14.10	13.13	7.58	7.66	1.20	0.74	8.32	6.34	8.57	8.47
8	26	22.88	26.48	52.72	51.52	24.40	22.00	3.63	5.00	4.16	4.53	7.50	7.64	1.65	1.09	3.40	2.77	3.71	3.86
8	27	30.98	20.88	52.02	59.72	18.00	22.40	6.82	6.67	3.07	15.84	8.06	8.51	4.49	0.58	19.38	11.72	11.09	8.32
8	51	22.00	16.00	66.00	70.00	12.80	14.00	1.21	1.49	19.61	22.14	8.05	8.42	0.89	0.15	14.74	6.42	7.78	6.67
8	83	31.00	31.00	60.00	60.00	9.00	9.00	8.30	8.30	14.66	14.66	8.31	8.31	0.71	0.71	6.13	6.13	9.07	9.07

Einheit	Probefl.	Ton1	Ton2	Sand1	Sand2	Schluff1	Schluff2	EL1	EL2	Na1	Na2	pH1	pH2	Org1	Org2	Ca1	Ca2	Mg1	Mg2
8	87	36.40	43.00	55.00	49.00	10.60	10.00	5.54	6.50	26.23	33.18	8.17	7.94	0.49	0.17	2.65	2.04	8.66	9.75
8	131	8.00	8.00	87.00	86.40	5.00	4.40	2.50	3.04	6.94	9.56	8.00	5.29	0.48	0.74	14.61	11.65	6.91	7.05
9	16	29.18	30.48	51.92	51.52	18.90	18.00	6.84	6.45	8.87	7.81	5.40	5.33	2.39	2.38	2.62	2.38	4.79	4.14
9	31	15.98	18.48	71.52	65.52	12.50	16.00	4.91	6.23	12.27	15.00	8.29	8.25	0.07	0.06	2.48	2.38	3.06	3.58
9	32	29.13	32.58	48.02	43.52	22.90	24.00	3.43	0.96	11.76	10.16	5.96	7.34	0.94	0.45	4.62	3.17	7.32	7.06
9	40	30.48	34.48	49.52	47.52	20.00	18.00	4.39	5.77	5.90	5.78	7.65	7.66	0.72	0.39	3.32	1.78	1.78	1.79
9	47	4.20	5.00	91.80	91.00	4.00	4.00	3.26	0.64	5.09	17.40	7.80	8.57	0.52	0.15	4.16	4.53	3.50	5.52
9	58	10.00	15.95	61.00	67.80	9.00	12.40	0.12	0.12	15.02	7.90	4.26	4.33	1.49	0.30	3.59	4.39	8.05	7.08
9	59	26.75	32.00	64.15	61.00	9.40	8.00	39.05	57.70	5.38	6.57	5.37	4.45	2.95	2.61	10.90	7.72	9.84	10.06
9	70	26.95	31.00	65.15	61.00	9.10	10.00	4.97	5.40	18.35	27.00	8.02	7.87	0.68	0.46	6.13	5.11	8.73	8.84
9	72	5.00	5.00	90.00	90.00	5.00	5.00	5.80	6.20	24.08	30.86	8.01	8.11	0.98	0.55	5.72	4.08	8.75	8.39
9	96	11.85	15.00	49.95	30.00	38.20	55.00	5.05	3.30	12.70	6.94	5.39	5.19	2.17	1.80	2.74	3.16	1.91	1.91
9	117	40.00	40.00	42.00	42.00	18.00	18.00	8.60	8.60	34.70	34.70	7.82	7.82	0.75	0.75	9.68	9.68	8.08	8.08
9	119	34.50	40.00	51.50	40.00	14.00	20.00	6.00	7.50	24.22	30.67	6.47	6.83	1.75	1.15	14.62	13.63	8.90	8.78

## Ordinationen

### **Anhang 4-4: Log-file der Korrespondenzanalyse (DCA) zur Ermittlung der Gradientenlänge**

Axes	1	2	3	4	Total inertia	
Eigenvalues	:	0.872	0.477	0.317	0.203	5.119
Lengths of gradient	:	5.369	3.460	3.255	2.617	
Species-environment correlations	:		0.640	0.546	0.409	0.361
Cumulative percentage variance						
of species data	:	17.0	26.4	32.6	36.5	
of species-environment relation:		30.9	44.6	0.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						5.119
Sum of all canonical eigenvalues						1.030

### **Anhang 4-5: Log-file der Hauptgradientenanalyse (PCA) des *Leptochloa-Sesuvium-Sarcocornia* Komplexes**

Axes	1	2	3	4	Total variance	
Eigenvalues	:	0.314	0.263	0.147	0.067	1.000
Species-environment correlations	:		0.558	0.533	0.471	0.412
Cumulative percentage variance						
of species data	:	31.4	57.7	72.3	79.1	
of species-environment relation:		38.9	68.7	81.6	86.1	
Sum of all eigenvalues						1.000
Sum of all canonical eigenvalues						0.251

### **Anhang 4-6: Log-file der indirekten Gradientenanalyse (DCA) der Bodenparameter**

Axes	1	2	3	4	Total inertia	
Eigenvalues	:	0.957	0.562	0.326	0.152	5.280
Lengths of gradient	:	7.743	4.201	2.980	1.680	
Species-environment correlations	:		0.491	0.445	0.403	0.388
Cumulative percentage variance						
of species data	:	18.1	28.8	34.9	37.8	
of species-environment relation:		22.2	35.0	0.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						5.280
Sum of all canonical eigenvalues						0.926

### **Anhang 4-7: Log-file der direkten Gradientenanalyse (CCA) der Bodenparameter.**

Analyse der 41 Probeflächen mit Bodenproben zur Ermittlung der signifikanten Bodenvariablen

No. of active species: 30

Axes	1	2	3	4	Total inertia	
Eigenvalues	:	0.459	0.367	0.157	0.797	5.280
Species-environment correlations	:		0.743	0.807	0.519	0.000
Cumulative percentage variance						
of species data	:	8.7	15.6	18.6	33.7	
of species-environment relation:		46.7	84.1	100.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						5.280
Sum of all canonical eigenvalues						0.983

\*\*\*\* Start of forward selection of variables \*\*\*\*

\*\*\* Unrestricted permutation \*\*\*

Seeds: 23239 945

Manuelle Auswahl der Umweltvariablen mit einer Signifikanz  $\leq 0.05$

Org2: P-value 0.0100 (variable 14; F-ratio= 3.09; number of permutations= 499)

Org1: P-value 0.0300 (variable 13; F-ratio= 3.00; number of permutations= 499)

Na1: P-value 0.0460 (variable 9; F-ratio= 2.04; number of permutations= 499)

**Anhang 5-1: Liste der Probeflächen in der Gehölzvegetation.** Angaben zum Datum der Vegetationsaufnahme, Untersuchungsort, Koordinaten, Höhe über NN (Höhe, m), Deckung (Total, Baumschicht, Strauchschicht, Krautschicht, %), Höhe der Vegetation (Baumschicht, Strauchschicht, Krautschicht, m) und die Artenzahl (Art-Nr). Die angegebenen Untersuchungsorte sind: Riacho Florida (RF), Yaguareté Porá (YP), Centinella (Cen), Riacho Mosquito (RM), Laguna Capitán (LC), Laguna Ganso (LG), Campo León (LE), Campo Maria (CM), Chaco Lodge (CL), Laguna Rojas Silva (RS), Riacho González (RG), Fortín Salazar (FS) und Río Verde (RV).

Ein heit	Prob. fl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe NN	Deckung - Vegetation			Höhe - Vegetation			Art- Nr	
						Total	Baum	Strauch	Kraut	Baum	Strauch		Kraut
10	94	04.01.2011	RS	S22 37 36.7 W59 02 54.5	104	85		60	75		3.5	1.2	11
10	104	07.01.2011	RS	S22 37 58.8 W59 02 44.2	104	70		60	60		4.5	1.5	17
10	105	07.01.2011	RS	S22 37 47.1 W59 02 38.6	112	60	4	60	50	6	3.5	1.5	11
10	163	25.11.2011	RF	S20 44 46.7 W59 18 08.1	112	70		60	30		4	1.5	16
10	166	26.11.2011	RF	S20 45 30.9 W59 18 48.2	117	85	5	40	50	5	4	1.5	7
10	167	26.11.2011	RF	S20 45 27.5 W59 18 48.7	110	50	30	10	20	5.5	3.5	1.3	13
10	208	11.01.2012	FS	S23 04 36.5 W59 12 43.2	112	80		60	40		4.5	0.8	13
10	225	15.11.2012	CM	S22 34 17.7 W59 20 20.5	112	50		40	10		3.5	0.4	6
10	226	15.11.2012	CM	S22 34 20.9 W59 20 13.7	121	70		60	15		3	0.4	6
11	95	05.01.2011	RS	S22 37 42.1 W59 02 43.4	99	95	6	85	50	4.5	3.5	1	12
11	96	05.01.2011	RS	S22 37 40.8 W59 02 43.8	106	70		70	15		4	1	8
11	102	06.01.2011	RS	S22 37 40.8 W59 03 43.7	108	90		90	10		4	1	9
11	106	07.01.2011	RS	S22 37 47.2 W59 02 38.1	107	80	25	20	60	7	3.5	1.3	18
11	140	23.11.2011	RF	S20 45 22.6 W59 21 46.1	108	70		25	50		3.5	0.6	9
11	143	23.11.2011	RF	S20 45 53.3 W59 21 05.5	116	70		60	40		3	0.5	15
11	144	23.11.2011	RF	S20 45 53.1 W59 21 06.7	119	75		50	70		3.5	0.7	9
11	161	25.11.2011	RF	S20 45 37.7 W59 20 56.6	103	70	4	40	30	5	4	0.5	12
11	162	25.11.2011	RF	S20 45 36.4 W59 20 56.8	111	80		70	50		4	1	6
11	165	25.11.2011	RF	S20 44 42.0 W59 18 12.2	104	85	10	50	10	5	4	0.6	15
11	190	08.11.2011	Cen	S22 04 44.9 W59 07 51.2	108	85		70	80		5	0.6	8
11	209	11.01.2012	FS	S23 04 34.8 W59 12 42.5	120	60	5	5	40	6	3.5	1	27
11	213	12.01.2012	FS	S23 04 45.5 W59 15 28.1	108	80		60	75		3	1.5	22
11	231	25.11.2012	CL	S22 32 08.5 W59 18 45.2	115	50	40	2	10	5	2	0.6	7
12	1	11.02.2010	CL	S22 32 59.4 W59 17 11.0	103	70	25	50	70	5	3	0.5	14
12	2	11.02.2010	CL	S22 32 59.7 W59 17 10.7	120	75	15	65	70	5	3	0.6	17
12	168	08.12.2011	YP	S21 41 26.4 W58 40 52.0	106	92		50	90		4	1.2	23
12	169	08.12.2011	YP	S21 41 26.0 W58 40 48.4	107	85		70	50		4	1.2	19
12	170	08.12.2011	YP	S21 41 23.9 W58 40 46.9	96	80		60	50		3.5	1.2	19
12	171	08.12.2011	YP	S21 41 28.7 W58 40 53.3	107	90	30	50	60	5	3.5	1.3	18
12	172	08.12.2011	YP	S21 41 29.5 W58 40 54.5	103	95	60	15	85	6	2.2	1.2	14
12	189	08.11.2011	Cen	S22 04 42.1 W59 07 51.1	102	70		30	40		3	0.8	8
12	203	10.01.2012	FS	S23 04 52.5 W59 17 01.3	108	80	60	15	40	5	3.5	1	20
12	205	10.01.2012	FS	S23 04 53.4 W59 17 04.1	109	60		50	60		3	1	16
12	206	10.01.2012	FS	S23 04 55.3 W59 17 28.2	111	85	50	40	60	7	4	1	29
12	232	25.11.2012	CL	S22 32 07.1 W59 18 46.8	124	75	40	50	20	6.5	3.5	0.7	12
13	23	15.02.2010	CL	S22 32 23.0 W59 17 49.8	123	75	30	35	70	4.5	3	1	18
13	24	15.02.2010	CL	S22 32 14.9 W59 16 33.5	117	90		80	5		3.5	0.8	7
13	65	08.12.2010	LG	S22 34 49.4 W59 36 18.2	120	85		70	15		3	1	11
13	66	08.12.2010	LG	S22 35 04.1 W59 35 13.1	127	95	3	70	20	5.5	3.5	1	16
13	92	15.12.2010	LG	S22 34 36.8 W59 36 43.1	116	95		80	10		4	1	12
13	97	05.01.2011	RS	S22 37 40.3 W59 02 44.6	106	97		90	15		4.5	1	13
13	116	17.01.2011	LC	S22 32 35.4 W59 40 15.0	124	85		80	30		3.5	0.8	15
13	117	17.01.2011	LC	S22 32 43.2 W59 40 12.4	119	85		75	40		4	1	11
13	122	17.01.2011	LC	S22 32 41.3 W59 40 09.6	128	85		75	20		4.5	0.7	8
13	124	19.01.2011	LC	S22 32 23.7 W59 40 17.2	121	95	20	85	15	6	3.5	0.8	14
13	157	24.11.2011	RF	S20 46 14.8 W59 21 13.7	96	80		75	50		4	1	16
13	158	25.11.2011	RF	S20 45 14.7 W59 22 07.3	100	50		50	20		2.7	1.2	16
13	186	08.11.2011	Cen	S22 04 41.7 W59 07 57.1	101	97		70	40		3.5	1.4	13
13	201	04.01.2012	RM	S22 14 59.5 W59 27 57.7	127	80		70	5		3.5	0.5	8
13	214	12.01.2012	FS	S23 04 46.2 W59 15 31.4	118	80		80	70		4.5	1.5	17

Ein heit	Prob. fl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe NN	Deckung - Vegetation			Höhe - Vegetation			Art- Nr	
						Total	Baum	Strauch	Kraut	Baum	Strauch		Kraut
13	229	25.11.2012	CL	S22 32 36.2 W59 18 51.6	113	95		75	40		3.5	0.7	5
13	235	22.11.2012	RG	S22 39 15.2 W59 36 50.2	117	95		95	40		4	1.3	20
13	236	22.11.2012	RG	S22 42 43.3 W59 29 07.2	113	85	20	40	80	5	3.5	1	11
13	238	22.11.2012	RG	S22 42 41.6 W59 27 49.1	118	70		60	30		3.5	0.7	14
14	11	16.02.2010	CM	S22 34 10.6 W59 20 28.3	116	85	30	70	30	5.5	4	1	25
14	20	13.02.2010	CL	S22 32 54.2 W59 18 40.5	108	85		70	40		3.5	1	22
14	21	14.02.2010	CL	S22 32 21.8 W59 18 08.8	95	90		75	30		3	1	8
14	22	15.02.2010	CL	S22 32 24.0 W59 17 50.2	114	95		90	10		3	1	12
14	26	19.03.2010	CL	S22 32 25.0 W59 17 54.6	119	90		80	30		3.5	1	17
14	27	19.02.2010	CM	S22 34 40.6 W59 22 42.3	121	90		75	30		3	1	23
14	29	20.02.2010	CM	S22 34 27.7 W59 23 11.8	94	98		95	30		3	1	28
14	30	20.02.2010	CM	S22 34 38.0 W59 22 52.8	113	95		90	20		4	1	19
14	31	20.02.2010	CM	S22 34 14.3 W59 20 54.8	117	90		80	30		4.5	1	16
14	32	22.03.2010	CM	S22 34 30.1 W59 22 40.2	118	95		90	30		4	1	21
14	62	08.12.2010	LG	S22 35 20.2 W59 35 08.9	116	85	10	50	25	5	4	1	21
14	68	10.12.2010	LG	S22 34 15.3 W59 35 45.9	98	97		70	30		4	0.8	18
14	79	14.12.2010	LG	S22 34 13.4 W59 35 09.1	115	95		85	3		3	1	13
14	84	14.12.2010	LG	S22 34 34.7 W59 35 37.8	115	95		85	20		4	1.5	22
14	85	15.12.2010	LG	S22 34 28.8 W59 36 29.1	121	97		95	20		4	1	26
14	91	15.12.2010	LG	S22 34 22.2 W59 36 38.6	116	90		90	70		3.5	1	15
14	119	17.01.2011	LC	S22 32 22.0 W59 40 19.9	115	95	20	80	40	5.5	3	1	19
14	137	26.01.2011	LE	S22 33 31.6 W59 28 23.7	111	100		90	40		4	1.2	20
14	139	26.01.2011	LE	S22 33 34.2 W59 28 26.9	116	95		90	40		4.5	1	21
14	159	25.11.2011	RF	S20 45 14.1 W59 22 09.5	106	95		90	50		3	1.2	18
14	227	15.11.2012	CM	S22 34 18.8 W59 20 21.8	114	85		85	10		3	1	12
14	237	22.11.2012	RG	S22 42 41.6 W59 29 05.4	118	92		75	40		3	1	15
14	239	22.11.2012	RG	S22 42 42.2 W59 27 46.7	125	97		80	70		4	1.2	27
15	4	12.02.2010	CL	S22 33 00.2 W59 17 10.6	130	65	25	30	50	7	3	1.2	20
15	5	12.02.2010	CL	S22 32 59.9 W59 17 09.9	106	75	45	25	60	6	2.5	1.5	17
15	6	12.02.2010	CL	S22 33 00.6 W59 17 09.6	111	90	30	30	70	6.5	3	1.5	20
15	7	12.02.2010	CL	S22 33 00.6 W59 17 09.4	113	70	30	40	50	7	3	1	21
15	8	12.02.2010	CL	S22 33 00.5 W59 17 09.1	116	80	70	50	60	8	3	1.5	24
15	9	13.02.2010	CL	S22 33 00.6 W59 17 08.5	103	75	30	60	50	8	3	1	22
15	10	13.02.2010	CL	S22 33 00.6 W59 17 08.1	97	90	40	60	60	8	3	1	30
15	17	18.02.2010	CM	S22 34 12.0 W59 20 27.2	110	75	30	60	70	6	3	1.5	22
15	179	10.12.2011	YP	S21 37 57.4 W58 50 09.3	107	90	60	50	20	6	3.5	1.2	17
15	180	10.12.2011	YP	S21 37 57.8 W58 50 08.0	108	85	60	60	30	6	4	1.2	20
15	181	10.12.2011	YP	S21 37 54.3 W58 50 09.3	115	85	50	40	25	6	4	1.2	19
15	182	10.12.2011	YP	S21 37 47.5 W58 50 09.3	104	85	20	50	30	6	4	1.5	23
15	204	10.01.2012	FS	S23 04 51.0 W59 17 02.4	118	80	50	40	10	7	4	0.7	20
15	207	10.01.2012	FS	S23 04 44.2 W59 16 12.2	108	80	70	25	40	6.5	4	0.7	15
16	25	19.03.2010	CL	S22 32 32.9 W59 18 27.8	146	85		75	30		4	1.2	20
16	28	19.02.2010	CM	S22 34 08.0 W59 21 23.4	130	95		75	60		4	1.5	32
16	63	08.12.2010	LG	S22 35 20.1 W59 35 07.6	120	80	60	10	30	6	3	1	24
16	69	10.12.2010	LG	S22 34 15.4 W59 35 46.4	110	95	0	70	40		4.5	1	20
16	70	10.12.2010	LG	S22 34 15.4 W59 35 46.6	122	97	60	30	80	5	3	1.5	18
16	71	10.12.2010	LG	S22 34 15.5 W59 35 46.9	122	98	70	50	40	6	3.5	1.5	24
16	72	10.12.2010	LG	S22 34 15.2 W59 35 47.1	123	93	60	70	50	6	3	1.5	19
16	125	19.01.2011	LC	S22 32 23.8 W59 40 16.8	127	95	60	35	85	7	3.5	1.7	25
16	130	19.01.2011	LC	S22 32 21.7 W59 40 16.3	124	90	75	60	50	7	3.5	1.5	25
16	131	19.01.2011	LC	S22 32 21.7 W59 40 16.3	127	85	60	50	40	6	3.5	1.5	28
16	132	19.01.2011	LC	S22 32 21.4 W59 40 16.3	119	95	80	50	40	7	4	1.5	25
16	133	19.01.2011	LC	S22 32 21.0 W59 40 16.5	123	90	50	60	60	5.5	3.5	1.5	26
16	142	23.11.2011	RF	S20 45 24.8 W59 21 43.3	111	95	60	40	60	6.5	3.5	1	22
16	145	23.11.2011	RF	S20 45 53.9 W59 21 04.4	134	90	40	60	80	5	3.5	1	23
16	146	23.11.2011	RF	S20 45 54.0 W59 21 03.7	119	97	80	50	60	7	3.5	1	23
16	147	24.11.2011	RF	S20 46 03.6 W59 20 57.9	105	85	40	50	70	6.5	3.5	0.8	27
16	187	08.11.2011	Cen	S22 04 42.1 W59 07 57.4	115	90	40	60	70	5	3.5	1	25
16	188	08.11.2011	Cen	S22 04 42.1 W59 07 58.0	115	90	70	40	80	6.5	3.5	1	20

Ein heit	Prob. fl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe NN	Deckung - Vegetation			Höhe - Vegetation			Art- Nr	
						Total	Baum	Strauch	Kraut	Baum	Strauch		Kraut
16	191	06.01.2012	Cen	S21 58 40.7 W59 05 12.9	11	90		70	85		4	1	36
16	196	17.01.2012	Cen	S22 02 23.7 W59 05 24.2	109	90	20	70	70	6	4	1.5	19
16	197	04.01.2012	RM	S22 14 52.4 W59 27 55.8	118	95	25	85	30	5.5	3.5	0.6	30
16	199	04.01.2012	RM	S22 14 53.4 W59 27 57.7	118	90	25	70	80	5.5	3.5	1.5	37
16	216	24.10.2012	RM	S22 14 51.0 W59 28 00.6	119	95	20	75	70	4	3.5	0.8	36
16	217	24.10.2012	RM	S22 14 50.7 W59 28 00.2	127	85	30	50	75	6	3.5	1	32
16	218	24.10.2012	RM	S22 14 50.6 W59 28 00.1	122	85	20	50	80	5	3.5	1.5	34
16	219	24.10.2012	RM	S22 14 51.4 W59 27 59.2	118	95		0	85	6	3.5	1.7	30
16	220	24.10.2012	RM	S22 14 51.9 W59 27 59.0	111	93	50	70	75	6.5	3.5	1.7	27
16	221	24.10.2012	RM	S22 14 50.3 W59 27 58.9	117	92	50	60	70	6.5	3.5	1.8	26
16	222	24.10.2012	RM	S22 14 49.5 W59 27 58.9	126	85	50	50	80	6	3.5	1.5	30
16	230	25.11.2012	CL	S22 32 34.7 W59 18 32.1	116	85	5	80	40	5.5	3.5	1	21
16	233	25.11.2012	CL	S22 32 18.4 W59 18 46.3	123	85	6	75	30	4	3.5	1.4	19
17	3	12.02.2010	CL	S22 32 59.8 W59 17 10.9	115	80	70	50	50	7	3	1	22
17	12	16.02.2010	CM	S22 34 10.7 W59 20 28.4	106	95	50	65	70	7	3	1	37
17	13	16.02.2010	CM	S22 34 11.2 W59 20 28.1	105	90	20	50	60	6.5	3	1.5	28
17	14	16.02.2010	CM	S22 34 11.4 W59 20 28.1	126	85	50	40	50	7	3	1.5	25
17	15	18.02.2010	CM	S22 34 11.7 W59 20 27.8	115	95	80	70	70	6	3	1.5	25
17	16	18.02.2010	CM	S22 34 11.7 W59 20 27.3	98	90	60	30	70	6	3	1.5	21
17	18	18.02.2010	CM	S22 34 12.3 W59 20 27.1	104	85	20	50	70	6	3	1.5	26
17	19	18.02.2010	CM	S22 34 12.9 W59 20 27.1	115	70	40	50	50	7	3	1.5	20
17	33	13.02.2010	CL	S22 32 54.2 W59 18 41.2	105	60	40	30	40	5	3	1.2	24
17	34	14.02.2010	CL	S22 32 28.7 W59 18 18.2	106	80	40	60	50	5	3	1.3	26
17	35	14.02.2010	CL	S22 32 19.6 W59 18 08.5	102	95	40	50	40	5	3	1	19
17	36	15.02.2010	CL	S22 32 21.3 W59 17 48.9	129	85	30	50	60	4.5	3	1.5	22
17	37	19.03.2010	CL	S22 32 31.5 W59 18 28.2	123	90	50	30	70	6	3	1.5	17
17	38	19.03.2010	CL	S22 32 24.2 W59 17 55.5	119	95	10	60	80	4.5	3	1.5	16
17	39	19.02.2010	CM	S22 34 41.4 W59 22 42.6	123	95	50	40	60	5	3	1.5	29
17	40	22.03.2010	CM	S22 34 29.1 W59 22 39.3	115	75	20	30	60	5	3	1.5	27
17	41	14.02.2010	CL	S22 32 28.0 W59 18 17.5	118	65	50	50	60	7	4	1.2	17
17	42	13.02.2010	CL	S22 32 54.7 W59 18 42.8	119	70	40	30	25	9	3	1.3	20
17	43	14.02.2010	CL	S22 32 21.2 W59 18 08.8	100	80	40	60	40	7	3	1.2	22
17	44	19.03.2010	CL	S22 32 29.9 W59 18 29.3	110	95	60	40	50	8	3	1.5	19
17	45	19.03.2010	CL	S22 32 24.5 W59 17 55.0	120	95	40	40	60	6	3	1.5	20
17	46	19.02.2010	CM	S22 34 42.1 W59 22 43.0	105	80	35	60	50	8	3	1.5	26
17	47	19.02.2010	CM	S22 34 08.8 W59 21 23.6	107	97	50	60	40	12	3	1.5	27
17	48	20.02.2010	CM	S22 34 28.0 W59 23 11.7	127	85	50	50	40	7	3	1.5	28
17	49	20.02.2010	CM	S22 34 39.6 W59 22 53.4	104	90	50	40	50	12	3	1.2	23
17	50	20.02.2010	CM	S22 34 16.3 W59 20 54.4	114	80	50	40	70	8	3.5	1.5	28
17	67	08.12.2010	LG	S22 35 03.3 W59 35 12.2	135	85	50	20	40	8	3.5	1.5	25
17	73	10.12.2010	LG	S22 34 15.2 W59 35 47.4	114	85	60	50	40	6	3.5	1.5	28
17	74	10.12.2010	LG	S22 34 15.0 W59 35 47.8	125	70	40	50	20	6.5	4	1.5	23
17	75	10.12.2010	LG	S22 34 15.3 W59 35 48.1	124	85	70	50	15	6	3.5	1.2	25
17	76	10.12.2010	LG	S22 34 15.2 W59 35 48.4	127	85	15	70	15	6	4	1.2	21
17	77	10.12.2010	LG	S22 34 15.4 W59 35 48.9	129	90	45	70	60	8	3.5	1.5	31
17	78	10.12.2010	LG	S22 34 05.1 W59 35 07.9	126	98	45	70	60	9	4	1.5	27
17	80	14.12.2010	LG	S22 34 13.8 W59 35 09.5	118	97	60	60	80	8	3.5	1.2	25
17	86	15.12.2010	LG	S22 34 28.6 W59 36 28.8	126	85	50	40	60	5	3.5	1.5	27
17	87	15.12.2010	LG	S22 34 26.2 W59 36 27.9	115	85	75	60	40	10	3.5	1	29
17	93	15.12.2010	LG	S22 34 35.3 W59 36 43.2	103	98	55	40	90	8	3.5	1	28
17	98	05.01.2011	RS	S22 37 39.9 W59 02 45.4	103	95	65	40	65	6	3.5	1.5	15
17	99	05.01.2011	RS	S22 37 39.4 W59 02 45.7	103	100	85	20	80	9	3	1.3	13
17	100	06.01.2011	RS	S22 37 40.8 W59 03 45.0	108	80		65	70		4.5	1.2	31
17	120	17.01.2011	LC	S22 32 21.5 W59 40 19.8	126	97	50	40	90	6	3	1.5	25
17	121	17.01.2011	LC	S22 32 20.9 W59 40 19.4	117	97	80	40	80	7	4	1.5	28
17	123	17.01.2011	LC	S22 32 41.8 W59 40 08.8	122	95	70	50	85	6	3.5	1	18
17	126	13.01.2011	LC	S22 32 23.1 W59 40 16.5	122	80	40	60	85	7	4	1.8	26
17	127	19.01.2011	LC	S22 32 22.9 W59 40 16.5	122	98	90	20	95	8	3.5	1.7	31
17	128	19.01.2011	LC	S22 32 22.6 W59 40 16.2	119	90	40	50	70	6	3.5	1	25



Ein heit	Prob. fl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe NN	Deckung - Vegetation			Höhe - Vegetation			Art- Nr	
						Total	Baum	Strauch	Kraut	Baum	Strauch		Kraut
17	129	19.01.2011	LC	S22 32 22.3 W59 40 15.9	123	95	60	40	60	6	3	1.5	24
17	138	26.01.2011	LE	S22 33 32.0 W59 28 23.4	112	97	60	70	85	9	3.5	1.5	26
17	141	23.11.2011	RF	S20 45 23.9 W59 21 43.8	108	95	25	80	70	5	3.5	1	25
17	148	24.11.2011	RF	S20 46 03.4 W59 20 57.7	110	90	60	30	80	6	3.5	1.5	21
17	149	24.11.2011	RF	S20 46 03.3 W59 20 57.5	109	90	70	30	70	6.5	2.5	1	23
17	150	24.11.2011	RF	S20 46 03.0 W59 20 57.5	115	92	70	40	70	7	3.5	1.2	23
17	151	24.11.2011	RF	S20 46 02.7 W59 20 57.6	106	95	80	40	75	7	3.5	1	23
17	152	24.11.2011	RF	S20 46 02.1 W59 20 57.6	108	85	75	30	50	6	3.5	0.8	22
17	153	24.11.2011	RF	S20 46 02.0 W59 20 57.4	121	85	80	15	25	5.5	3.5	0.6	15
17	154	24.11.2011	RF	S20 46 01.7 W59 20 57.2	105	90	80	30	40	6.5	3.5	0.6	21
17	155	24.11.2011	RF	S20 46 01.3 W59 20 57.1	118	93	80	50	85	7	3.5	1	26
17	156	24.11.2011	RF	S20 46 01.1 W59 20 57.0	119	95	75	40	85	6	3.5	0.8	25
17	160	25.11.2011	RF	S20 45 14.6 W59 22 10.4	119	90	85	40	75	7	3.5	1.5	23
17	202	04.01.2012	RM	S22 14 58.5 W59 27 55.9	124	97	85	40	90	9	4	1.2	29
17	210	11.01.2012	FS	S23 04 34.6 W59 12 43.3	109	90	50	60	70	6	4	1.5	28
17	228	15.11.2012	CM	S22 34 19.5 W59 20 22.2	116	98	80	50	90	8	4	1.2	18
17	234	25.11.2012	CL	S22 31 48.0 W59 18 47.1	115	97	75	60	80	8	3.5	1.6	27
18	51	13.02.2010	CL	S22 32 54.9 W59 18 43.5	116	85	40	60	40	10	3	1	22
18	52	19.02.2010	CM	S22 34 09.4 W59 21 22.7	108	95	40	70	50	10	3	1.5	26
18	53	20.02.2010	CM	S22 34 29.7 W59 23 12.5	117	80	40	30	70	8	3	1.5	32
18	54	20.02.2010	CM	S22 34 18.5 W59 20 53.4	121	95	75	50	50	10	3	1.5	27
18	55	22.03.2010	CM	S22 34 45.5 W59 22 45.4	115	90	60	50	60	8	3	1.5	21
18	82	14.12.2010	LG	S22 34 16.7 W59 35 12.5	118	85	70	60	70	8	4	1.5	27
18	89	15.12.2010	LG	S22 34 21.3 W59 36 41.4	120	98	85	30	40	10	4	1.5	28
18	101	06.01.2011	RS	S22 37 41.0 W59 03 46.5	117	100	80	50	80	7	4	1.5	40
18	103	06.01.2011	RS	S22 37 39.0 W59 03 04.3	106	100	75	40	85	8.5	3.5	1.5	25
18	107	07.01.2011	RS	S22 37 47.3 W59 02 37.6	107	95	80	40	60	8	3.5	1.5	35
18	108	07.01.2011	RS	S22 37 47.3 W59 02 37.5	100	95	75	30	90	8	3	1.8	38
18	109	07.01.2011	RS	S22 37 47.3 W59 02 37.0	93	97	40	50	85	7	4	1.5	35
18	110	07.01.2011	RS	S22 37 47.8 W59 02 36.4	116	95	60	50	70	7	4	1.9	36
18	111	07.01.2011	RS	S22 37 48.0 W59 02 36.4	106	95	40	60	90	6.5	4	1.8	31
18	112	07.01.2011	RS	S22 37 48.3 W59 02 36.1	107	85	40	40	65	6	4	1.5	28
18	113	07.01.2011	RS	S22 37 48.8 W59 02 35.4	107	85	40	40	60	6	4	1.5	34
18	173	08.12.2011	YP	S21 41 30.8 W58 40 53.1	105	97	60	50	30	9	4	1.3	28
18	174	09.12.2011	YP	S21 35 47.6 W58 53 44.6	114	90	40	60	60	7	4	1.5	17
18	175	09.12.2011	YP	S21 34 34.6 W58 53 45.9	105	95	50	50	80	6	4	1.5	15
18	176	09.12.2011	YP	S21 34 36.4 W58 53 47.4	103	95	70	40	60	11	4	1.5	23
18	177	09.12.2011	YP	S21 41 26.5 W58 50 57.3	109	95	80	40	50	8	4	1	34
18	178	09.12.2011	YP	S21 41 25.6 W58 50 57.2	101	95	70	30	75	7	4	1	24
18	183	10.12.2011	YP	S21 38 09.4 W58 52 13.5	99	75	50	40	60	6	4	1.5	32
18	184	10.12.2011	YP	S21 38 09.0 W58 52 13.1	94	80	80	40	25	4	4	1.5	23
18	185	10.12.2011	YP	S21 38 08.1 W58 52 13.7	99	90	40	60	70	6.5	4	1.5	34
18	192	17.01.2012	Cen	S21 58 36.5 W59 05 08.9	105	95	70	40	85	8	4	1.7	38
18	193	17.01.2012	Cen	S21 58 37.0 W59 05 08.7	121	90	80	40	60	9	4	1.5	39
18	194	17.01.2012	Cen	S21 58 38.3 W59 05 10.0	118	98	85	60	98	10	4.5	1.8	35
18	195	17.01.2012	Cen	S22 02 24.6 W59 05 21.1	111	98	85	70	90	10	4	1.5	36
18	198	04.01.2012	RM	S22 14 51.8 W59 27 55.4	120	96	60	60	80	6.5	4	1.6	37
18	200	04.01.2012	RM	S22 14 53.6 W59 27 58.0	126	95	70	40	85	6	4	1.5	32
18	212	11.01.2012	FS	S23 04 17.2 W59 12 40.1	126	95	70	70	80	8	4	1.5	36
18	215	13.01.2012	RV	S23 12 58.0 W59 12 00.2	112	90	60	60	80	7	4	1.5	46
18	223	24.10.2012	RM	S22 14 49.6 W59 27 58.7	118	95	70	60	80	9	3.5	1.2	28
18	240	22.11.2012	RG	S22 42 42.8 W59 27 45.2	116	95	80	40	40	7	3.5	1.2	30
19	56	22.03.2010	CM	S22 34 28.7 W59 20 53.1	111	90	30		90	7		1.5	34
19	57	22.03.2010	CM	S22 34 25.9 W59 20 53.7	123	97	80	30	85	9	2.5	1.5	30
19	58	22.03.2010	CM	S22 34 25.9 W59 20 30.2	114	70	20		50	6.5		1.5	18
19	59	22.03.2010	CM	S22 34 30.5 W59 20 28.9	116	70			70			1.5	11
19	60	22.03.2010	CM	S22 34 30.1 W59 20 52.1	117	80	10	6	70	7	3	1.5	26
19	61	22.03.2010	CM	S22 34 29.5 W59 20 51.8	120	80	25	10	80	7	2	1.2	23
19	64	08.12.2010	LG	S22 34 50.4 W59 35 53.3	120	65	40	5	30	9	2	0.8	18

Ein- heit	Prob. fl.	Datum	Ort	Koordinaten	Höhe NN	Deckung - Vegetation			Höhe - Vegetation			Art- Nr	
						Total	Baum	Strauch	Kraut	Baum	Strauch		Kraut
19	81	14.12.2010	LG	S22 34 14.6 W59 35 10.5	119	70	45	2	50	6	3.5	1	15
19	83	14.12.2010	LG	S22 34 27.2 W59 35 20.9	121	85	50	15	70	12	4	0.8	28
19	90	15.12.2010	LG	S22 34 21.9 W59 36 45.7	107	50	40	30	30	8	3	1	25
19	114	08.01.2011	RS	S22 37 19.4 W59 06 30.9	112	80	25	10	70	7	2.3	1.4	35
19	115	08.01.2011	RS	S22 37 21.1 W59 06 34.7	113	90	80	15	85	10	2.5	1.4	26
19	134	26.01.2011	LC	S22 32 26.9 W59 40 13.1	125	50	5	20	30	5	3	1	13
19	135	26.01.2011	LC	S22 32 29.6 W59 40 10.1	118	70	35	20	60	6.5	3	1.5	10
19	136	26.01.2011	LC	S22 32 35.6 W59 40 21.6	116	80	25	30	70	6	2.5	1.2	14
19	224	15.11.2012	CM	S22 34 28.2 W59 20 51.9	127	95		7	85		2.5	1.2	28

**Anhang 5-2: Synoptische Tabelle aller vorkommenden Arten in den Gehölzgesellschaften.** Genannt werden die Abkürzungen, Trivialnamen und Frequenzklassen der Arten in den jeweiligen Gesellschaften.

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften											
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
<b>BAUMSCHICHT</b>														
<i>Acacia praecox</i>	ACAPRAE1	Jukeri hû									I	II		
<i>Acanthosyris falcata</i>	ACAFALC1	Saucillo, yva he'e										I		
<i>Anisocapparis speciosa</i>	ANISPEC1	Pajagua naranja										I		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	ASPQUBL1	Quebracho blanco								I	I	III		
<i>Aspidosperma triternatum</i>	ASPTRIT1	Quebrachillo blanco										I		
<i>Astronium fraxinifolium</i>	ASTFRAX1	Urunde'y para											II	
<i>Bougainvillea campanulata</i>	BOUCAMP1	Gallo espuela									II	I	I	
<i>Bulnesia bonariensis</i>	BULBONA1											I		
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	BULSARM1	Palo santo				I					I	IV	II	
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	CAEPARA1	Guayacán							II			I	I	
<i>Ceiba chodatii</i>	CEICHOD1	Samu'u, palo borracho							I	I	I	I	II	
<i>Cercidium praecox</i>	CERPRAE1	Verde olivo										I		
<i>Cereus forbesii</i>	CERFORB1	Tuna									I			
<i>Cereus stenogonus</i>	CERSTEN1	Tuna, candelabro											I	
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	CHLTENU1	Tataré										I		
<i>Coccoloba cordata</i>	COCCORD1	Duraznillo morado											I	
<i>Copernicia alba</i>	COPALBA1	Karanda'y	II	II										
<i>Cordia americana</i>	CORAMER1	Guajayvi											I	
<i>Cordia glabrata</i>	CORGLAB1	Peterevy moroti											I	
<i>Cynophalla retusa</i>	CYNRETU1	Indio kumanda										I	II	
<i>Diplokeleba fluribunda</i>	DIPFLOR1	Palo piedra											I	
<i>Geoffroea spinosa</i>	GEOSPIN1	Guaikuru manduvi											I	
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>	LYCBOER1	Tala salada									I			
<i>Microlobius foetidus s. paraguensis</i>	MICFOET1	Yvyra ne											I	
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	MIMCARI1	Jukeri pyta						I				I		
<i>Parkinsonia aculeata</i>	PARACUL1	Cina cina	I											
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	PHYRHAM1	Palo lanza										I	III	
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>	PIPLOME1										II	I	I	
<i>Pisonia zapallo</i>	PISZAPA1	Jukyry vusu											I	
<i>Prosopis hassleri</i>	PROHASS1										I			
<i>Prosopis kuntzei</i>	PROKUNT1	Karanda										I	I	
<i>Prosopis rojasiana</i>	PROROJA1										I	I		
<i>Prosopis ruscifolia</i>	PRORUSC1	Viñal			II	III	II	I	V	I	I	I	I	
<i>Prosopis sericantha</i>	PROSERI1										I	I		
<i>Quiabentia verticillata</i>	QUIVERT1										I			
<i>Salta triflora</i>	SALTRIF1	Guaimi pire								IV	III	III	V	
<i>Sarcotoxicon salicifolium</i>	SARSALI1	Sacha sandía										I		
<i>Schinopsis cornuta</i>	SCHCORN1	Urunde'y boli												IV
<i>Schinopsis lorentzii</i>	SCHLORE1	Coronillo											I	
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	SIDOBTU1	Guajayvi ra'i									I	II	II	
<i>Stetsonia coryne</i>	STECORY1	Cardón, tuna									I	I	II	
<i>Tabebuia aurea</i>	TABAURE1	Paratodo												II
<i>Tabebuia nodosa</i>	TABNODO1	Labón, palo cruz			I	I			V	I	II	II		
<i>Trithrinax schyzophylla</i>	TRISCHY1	Karandilla										I	III	
<i>Ximения americana</i>	XIMAMER1	Pata de monte, indio kurupa'y									I	I	I	
<i>Ziziphus mistol</i>	ZIZMIST1	Mistol					I				III	III	III	
<b>STRAUCHSCHICHT</b>														
<i>Acacia aroma</i>	ACAAROM4	Aromita												III
<i>Acacia caven</i>	ACACAVE4	Aromita		I	II	I								
<i>Acacia curvifructa</i>	ACACURV4													I
<i>Acacia praecox</i>	ACAPRAE4	Jukeri hû			I	I	II	II	IV	IV	IV	V		

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
<i>Acanthosyris falcata</i>	ACAFALC4	Saucillo, yva he'e								I									
<i>Achatocarpus praecox</i>	ACHPRAE4	Yvyra hù, arajú					I	III	I	I		III							
<i>Aloysia virgata</i>	ALOVIRG4															I	I		
<i>Amphilophium cynanchoides</i>	AMPCYNA4											I	I						
<i>Anisocapparis speciosa</i>	ANISPEC4	Pajagua naranja									II	I	III						
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	ASPQUBL4	Quebracho blanco							I			I	I						
<i>Aspidosperma triternatum</i>	ASPTRIT4	Quebrachillo blanco															I		
<i>Astronium fraxinifolium</i>	ASTFRAX4	Urunde'y para																	I
<i>Atriplex eximia</i>	ATREXIM4						I												
<i>Basistemon spinosus</i>	BASSPINO4					I				I									I
<i>Bauhinia argentinensis</i>	BAUARGE4																		I
<i>Bougainvillea campanulata</i>	BOUCAMP4	Gallo espuela			I		I	III	III	III	III	II							
<i>Bulnesia bonariensis</i>	BULBONA4							I		I									
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	BULSARM4	Palo santo			I	I	I			I	II								
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	CAEPARA4	Guayacán				I		I			I								
<i>Capparicordis tweediana</i>	CAPTWEE4	Sacha membrillo			III	I	II	II	III	II	II	IV							
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	CARHALI4	Kamuvu																	I
<i>Castela coccinea</i>	CASCOCC4	Mistol del zorro			I				I	I	I	I	I						I
<i>Ceiba chodatii</i>	CEICHOD4	Samu'u									I	I	I						
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	CELEHRE4	Juasy'y, tala			I		I	I	II	III	III	III	I						
<i>Cercidium praecox</i>	CERPRAE4	Verde olivo			I														I
<i>Cereus forbesii</i>	CERFORB4	Tuna								II	I	I	II						
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	CHLTENU4	Tataré											I						
<i>Cissus verticillata</i>	CISVERT4																		I
<i>Coccoloba cordata</i>	COCCORD4	Duraznillo morado				I													I
<i>Coccoloba spinescens</i>	COCCPIN4					I			I										I
<i>Copernicia alba</i>	COPALBA4	Karanda'y	II	I	I														
<i>Cordia americana</i>	CORAMER4	Guajayvi																	I
<i>Cyclolepis genistoides</i>	CYCGENI4	Palo azul					I	IV		I									
<i>Cynophalla retusa</i>	CYNRETU4	Indio kumanda			I	III	I	III	V	V	IV	V	I						
<i>Diplokeleba floribunda</i>	DIPFLOR4	Palo piedra																	I
<i>Ditaxis montevidensis</i>	DITMONT4																		I
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	ERYCUNE4	Coca del campo																	I
<i>Fridericia dichotoma</i>	FRIDICH4										I	I	I						I
<i>Fridericia truncata</i>	FRITRUN4								I	I	I	I							
<i>Funastrum clausum</i>	FUNCLAU4		III	I															
<i>Guettarda uruguensis</i>	GUEURUG4	Jarmín del monte																	I
<i>Harrisia bonplandii</i>	HARBOND4				I	I	I	I	III	II	I	I							
<i>Herreria montevidensis</i>	HERMONT4																		II
<i>Holmbergia tweedii</i>	HOLTWEE4							I		I									
<i>Ipomoea amnicola</i>	IPOAMNI4							I		I	I	I							
<i>Jatropha hieronymi</i>	JATHIER4																		I
<i>Justicia xylosteoides</i>	JUSXYLO4							I		I									
<i>Lippia alba</i>	LIPALBA4																		I
<i>Lophocarpinia aculeatifolia</i>	LOPACUL4	Hueso de sapo					II	III		I	I								
<i>Lycium americanum</i>	LYCAMER4					I	V	V	I	III	I								
<i>Lycium boerhaaviaefolium</i>	LYCBOER4	Tala salada	I	I	II	III	I	I	II	I	I								
<i>Lycium cuneatum</i>	LYCCUNE4		I																I
<i>Lycium morongii</i>	LYCMORO4				I														
<i>Lycium nodosum</i>	LYCNODO4		II	I															
<i>Marsdenia castillonii</i>	MARCAST4							I		II	I	I							
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	MAYVITI4	Sal de indio	I	II	V	V	IV	V	V	V	V	II							
<i>Mimosa detinens</i>	MIMDETI4	Jukeri			I	I	I			I	I	I							
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	MIMCARI4	Jukeri pyta				I	I			I	I								
<i>Monvillea spagazzinii</i>	MONSPEG4																		I
<i>Opuntia anacantha v. retrorsa</i>	OPURETR4																		I

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
<i>Parkinsonia aculeata</i>	PARACUL4	Cina cina	V	I															
<i>Passiflora mooreana</i>	PASMOOR4			I															
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	PHYRHAM4	Palo lanza																	II
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>	PIPLOME4						II	II			III	II	I	I					
<i>Pisonia hassleriana</i>	PISHASS4																		I
<i>Pisonia zapallo</i>	PISZAPA4	Jukyry vusu																	I
<i>Prosopis hassleri</i>	PROHASSL4					I	I												I
<i>Prosopis kuntzei</i>	PROKUNT4	Karanda																I	I
<i>Prosopis nigra</i>	PRONIGR4	Algarrobo negro					I												
<i>Prosopis rojasiana</i>	PROROJA4							II	I			II	I						
<i>Prosopis ruscifolia</i>	PRORUSC4	Viñal	II	V	V	V	IV					II	I						
<i>Prosopis sericantha</i>	PROSERI4					I		I	I	I	I	I							
<i>Pterogyne nitens</i>	PTENITE4	Yvyrarõ																	I
<i>Quiabentia verticillata</i>	QUIVERT4								I										I
<i>Salta triflora</i>	SALTRIF4	Guaimi pire				I		I	V	III	IV	III							
<i>Sarcotocicum salicifolium</i>	SARSALI4	Sacha sandía						I		II	II	II							
<i>Schaefferia argentinensis</i>	SCHARGE4																		I
<i>Schinopsis cornuta</i>	SCHCORN4	Urunde'y boli																	II
<i>Schubertia grandiflora</i>	SCHGRAN4																		I
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	SIDOBTU4	Guajayvi ra'i				I			I		II	II	II						
<i>Solanum glaucophyllum</i>	SOLGLAU4					I													
<i>Stetsonia coryne</i>	STECORY4	Cardón, tuna							I	I	I	I	I						
<i>Tabebuia aurea</i>	TABAURE4	Paratodo																	I
<i>Tabebuia nodosa</i>	TABNODO4	Labón, palo cruz				I	II	I	I	II	I	I	I						
<i>Trithrinax schyzophylla</i>	TRISCHY4	karandilla						I	I	I	III	III	IV						
<i>Ximения americana</i>	XIMAMER4	Pata de monte, indio kurupa'y										I	I	I					I
<i>Ziziphus mistol</i>	ZIZMIST4	Mistol					II	II	II		IV	III	II	I					I
<b>KRAUTSCHICHT</b>																			
<i>Abildgaardia ovata</i>	ABIOVAT6																		I
<i>Acacia aroma</i>	ACAAROM6	Aromita																	III
<i>Acacia caven</i>	ACACAVE6	Aromita				I	II	I											
<i>Acacia praecox</i>	ACAPRAE6	Jukeri hú						I	I	II	III	IV	IV						
<i>Achatocarpus praecox</i>	ACHPRAE6	Yvyra hú							I			I	I						
<i>Aechmea distichantha v. schlumbergeri</i>	AECDIST6										II	I	I	II					
<i>Aeschynomene histrix</i>	AESHIST6																		I
<i>Aeschynomene mollicula</i>	AESMOLL6																		I
<i>Aeschynomene viscidula</i>	AESVISC6																		II
<i>Aloysia gratissima</i>	ALOGRAT6																		I
<i>Aloysia virgata</i>	ALOVIRG6	Niño rupá, poleo										I							I
<i>Alternanthera kurtzii</i>	ALTKURT6								I		I	II	II	I					
<i>Alternanthera nodifera</i>	ALTNODI6											I	I						
<i>Alternanthera paronychioides s. chacoensis</i>	ALTPARO6		II	II								I							
<i>Amaranthus hybridus</i>	AMAHYBR6																		I
<i>Amaranthus standleyanus</i>	AMASTAN6											I	I						
<i>Amaranthus viridis</i>	AMAVIRI6																		I
<i>Amphilophium cynanchoi</i>	AMPCYNA6																		I
<i>Anemia tomentosa v. anthriscifolia</i>	ANETOME6																		I
<i>Anisocapparis speciosa</i>	ANISPEC6	Pajagua naranja										I	I	II					
<i>Araujia herzogii</i>	ARAHERZ6											I							
<i>Araujia odorata</i>	ARAOHOR6												I						I
<i>Araujia variegata</i>	ARAVARI6												I	I					
<i>Aristida mendocina</i>	ARIMEND6																		IV

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	ASPQUBL6	Quebracho blanco			II			I	I	I	II								
<i>Aspilia pascaloides</i>	ASPPASC6																		I
<i>Astraea lobata</i>	ASTLOBA6																		II
<i>Astronium fraxinifolium</i>	ASTFRAX6	Urunde'y para																	I
<i>Atriplex eximia</i>	ATREXIM6		I	III		I													
<i>Ayenia eliae</i>	AYEELIA6																		II
<i>Ayenia odonellii</i>	AYEODON6				II							I	I						
<i>Baccharis salicifolia</i>	BACSALI6				I														I
<i>Baccharis trinervis</i>	BACTRIN6											I	I	I					
<i>Basistemon spinosus</i>	BASSPIN6											I		I	I				
<i>Bauhinia argentinensis</i>	BAUARGE6	Pata de buey																	II
<i>Boerhavia diffusa</i>	BOEDIFF6																		I
<i>Borreria eryngioides</i>	BORRERYN6																		II
<i>Bougainvillea campanulata</i>	BOUCAMP6	Gallo espuela										I	I	I					
<i>Bromelia hieronymi</i>	BROHIER6	Karaguata	I	I			I					II	II	I					
<i>Bromelia serra</i>	BROSERR6	Karaguata			I	I	I	I				III	IV	IV					
<i>Bulbostylis capillaris</i>	BULCAPI6																		I
<i>Bulnesia bonariensis</i>	BULBONA6							I				I							
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	BULSARM6	Palo santo				I		I				I	I	I					
<i>Capparicordis tweediana</i>	CAPTWEE6	Sacha membrillo		II	III	I	I					II	III	IV					
<i>Capsicum chacoense</i>	CAPCHAC6	Ají silvestre											I	I					
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	CARHALI6	Kamuvu																	I
<i>Carlowrightia sulcata</i>	CARSULC6											II							
<i>Castela coccinea</i>	CASCOCC6	Mistol del zorro				I						I	I	I	II	I			
<i>Ceiba chodatii</i>	CEICHOD6	Samu'u						I					I	I					
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	CELEHRE6	Juasy'y, tala		I	I							I	II	II	I				
<i>Centrosema virginianum</i>	CENVIRG6											I	I	I					
<i>Cereus forbesii</i>	CERFORB6	Tuna			I							I	I	I	I				
<i>Chamaecrista arachiphylla</i>	CHAARAC6																		II
<i>Chamaecrista serpens</i>	CHASERP6																		III
<i>Cheilanthes obducta</i>	CHEOBDU6											I		I					
<i>Chenopodium pilcomayense</i>	CHEPILC6		I	I															
<i>Chloris ciliata</i>	CHLCILI6																		I
<i>Chloris elata</i>	CHLELAT6											I							
<i>Cienfuegosia argentina</i>	CIEARGE6																		I
<i>Cienfuegosia drummondii</i>	CIEDRUM6	Planta del gallito de agua, guaikuru ka'a			I														
<i>Cissus verticillata</i>	CISVERT6	Ka'avurã					I	I				I		I					
<i>Cleistocactus baumannii</i>	CLEBAUM6											II		III	I	I			
<i>Cleome tucumanensis</i>	CLETUCU6																		II
<i>Cnidioscolus albomaculatus</i>	CNIALBO6																		IV
<i>Coccoloba spinescens</i>	COCSPIN6											I							
<i>Commelina erecta</i>	COMEREC6											II	I	II					
<i>Copernicia alba</i>	COPALBA6	Karanda'y	III	II	I									I					
<i>Cordia glabrata</i>	CORGLAB6	Peterevy moroti																	I
<i>Croton bonplandianus</i>	CROBONP6		I	II	I							I							II
<i>Croton glandulosus</i>	CROGLAN6																		II
<i>Croton gracilipes</i>	CROGRAC6											I	I						II
<i>Croton hieronymi</i>	CROHIER6											I	I	I	III				
<i>Croton orbignyianus</i>	CORORBI6																		
<i>Cucurbitella asperata</i>	CUCASPE6													I	I	I			
<i>Cuscuta species</i>	CUSSPEC6																		
<i>Cyclolepis genistoides</i>	CYCGENI6	Palo azul										II		I	I				
<i>Cynodon dactylon</i>	CYNDYCT6	Pata de perdiz	I	I															
<i>Cynodon niemfuensis</i>	CYNNIEM6		II	I	I														
<i>Cynophalla retusa</i>	CYNRETU6	Indio kumanda	I	II	III	I	I	I	II	II	II	II	II	II	II				

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																	
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19								
<i>Cyperus aggregatus</i>	CYPAGGR6																			I
<i>Cyperus corymbosus</i> v. <i>subnodosus</i>	CYPCORY6						I													
<i>Cyperus species</i>	CYPSPEC6												I							
<i>Deinacanthon urbanianum</i>	DEIURBA6						I	I	V	IV	V	IV	III							
<i>Desmanthus virgatus</i>	DESVIRG6						I	II												I
<i>Desmodium incanum</i>	DESINCA6																			I
<i>Deuterocohnia carmineoviridiflora</i>	DEUCARM6												I	I						
<i>Dicliptera squarrosa</i>	DICSQUA6																			I I
<i>Digitaria insularis</i>	DIGINSU6	Kapi'i pororo																		I
<i>Digitaria species</i>	DIGSPEC6																			I
<i>Diplokeleba floribunda</i>	DIPFLOR6	Palo piedra																		I I
<i>Ditaxis montevidensis</i>	DITMONT6							I												III
<i>Dolichandra uncata</i>	DOLUNCA6	Uña de gato																		I
<i>Dolichandra unguiscati</i>	DOLUNGU6	Uña de gato																		I
<i>Dorstenia brasiliensis</i>	DORBRAS6																			I
<i>Dyckia ferox</i>	DYCFERO6																			I
<i>Dyckia ragonesei</i>	DYCRAGO6																			I
<i>Dyschoriste venturii</i>	DYSVENT6																			I
<i>Echinopsis rhodotricha</i>	ECHRHOD6																			I
<i>Eclipta prostrata</i>	ECLPROS6																			I
<i>Elionurus muticus</i>	ELIMUTI6	Espartillo																		III
<i>Eragrostis orthoclada</i>	ERAORTH6																			I
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	ERYCUNE6	Coca del campo																		I
<i>Eupatorium catarium</i>	EUPCATA6																			I
<i>Eupatorium christieanum</i>	EUPCHRI6																			I
<i>Eupatorium patens</i>	EUPPATE6																			I
<i>Euphorbia lasiocarpa</i>	EUPLASI6																			I
<i>Euphorbia serpens</i>	EUPSERP6	tupasy kamby																		I
<i>Evolvulus convolvuloides</i>	EVOCONV6																			I
<i>Evolvulus sericeus</i>	EVOSERI6																			II
<i>Fridericia dichotoma</i>	FRIDICH6																			II
<i>Fridericia truncata</i>	FRIDTRUN6																			II
<i>Funastrum clausum</i>	FUNCLAU6																			II
<i>Galactia latisiliqua</i>	GALLATI6																			I
<i>Galactia longifolia</i>	GALLONG6																			I
<i>Gaya tarijensis</i>	GAYTARI6																			I
<i>Gibasis geniculata</i>	GIBGENI6																			I
<i>Glinus radiatus</i>	GLIRADI6																			I
<i>Gomphrena perennis</i>	GOMPERE6																			III
<i>Gouinia paraguayensis</i>	GOUPARA6																			I
<i>Grindelia pulchella</i>	GRIPULC6																			I
<i>Gymnocalycium mihanovichii</i>	GYMMIHA6																			I
<i>Harrisia bonplandii</i>	HARBONP6																			I
<i>Heliotropium campestre</i>	HELCAMP6																			I
<i>Heliotropium curassavicum</i> v. <i>argentinum</i>	HELCURA6																			I
<i>Heliotropium dunaense</i>	HELDUNA6																			I
<i>Heliotropium pallescens</i>	HELPALL6																			I
<i>Herissantia crispa</i>	HERCRIP6																			I
<i>Herreria montevidensis</i>	HERMONT6	Zarzaparrilla																		II
<i>Heterostachys ritteriana</i>	HETRITT6																			I
<i>Holmbergia tweedii</i>	HOLTWEE6																			I
<i>Ipomoea amnicola</i>	IPOAMN6																			II
<i>Ipomoea bonariensis</i>	IPOBONA6																			II
<i>Ipomoea grandifolia</i>	IPOGRAN6																			I





Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																	
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19								
<i>Porophyllum ruderale</i>	PORRUDE6																			II
<i>Portulaca cryptopetala</i>	PORCRYP6		I	I	I															I
<i>Portulaca grandiflora</i>	PORGRAN6		I		I															
<i>Portulaca oleracea</i>	POROLER6		I	I	I	I														I
<i>Portulaca species</i>	PORSPEC6							I												I
<i>Priva boliviana</i>	PRIBOLI6					II						I	I	I						
<i>Prosopanche americana</i>	PROAMER6					I	I							I						
<i>Prosopis hassleri</i>	PROHASSL6					I														I
<i>Prosopis ruscifolia</i>	PRORUSC6	Viñal	III	IV	III	II	I					I	I							I
<i>Prosopis sericantha</i>	PROSERI6													I						
<i>Pseudabutilon callimorphum</i>	PSECALLI6													I	I					
<i>Pseudabutilon virgatum</i>	PSEVIRG6																			I
<i>Pterocaulon purpurascens</i>	PTEPURP6	Vira-vira poty		I		I														
<i>Pterocaulon virgatum</i>	PTEVIRG6																			I
<i>Pteroglossa lurida</i>	PTELURI6													I						
<i>Quiabentia verticillata</i>	QUIVERT6							I												
<i>Rhynchosia burkartii</i>	RHYBURK6																			IV
<i>Rivina humilis</i>	RIVHUMI6					I													I	II
<i>Ruellia erythropus</i>	RUEERYT6													I	I					III
<i>Ruellia hygrophila</i>	RUEHYGR6											III		I						II
<i>Ruellia simplex</i>	RUESIMP6		I	III	V	II	II		IV	I			IV	I						I
<i>Salta triflora</i>	SALTRIF6	Guaimi pire							I	II			II	II						
<i>Salvia cardiophylla</i>	SALCARD6																			I
<i>Sarcocornia ambigua</i>	SARAMB6		III	IV	I	III	II			I										
<i>Sarcotoxicum salicifolium</i>	SARSALI6	Sacha sandía					I			I			I	I						
<i>Schaefferia argentinensis</i>	SCHARGE6													I	I					
<i>Schinopsis cornuta</i>	SCHCORN6	Urunde'y boli																		II
<i>Schizachyrium sp.</i>	SCHSPEC6	Pasto rojo																		I
<i>Schubertia grandiflora</i>	SCHGRAN6																			I
<i>Schwenckia americana</i>	SCHAMER6																			I
<i>Sclerophylax spinescens</i>	SCLSPIN6			I		I	I													
<i>Scoparia dulcis</i>	SCODULC6																			III
<i>Selaginella sellowii</i>	SELSELL6												I							I
<i>Senna morongii</i>	SENMORO6					I														
<i>Senna pendula</i>	SENPEND6	Taperyvaimi													I					
<i>Serjania marginata</i>	SERMARG6					I									I					I
<i>Serjania species</i>	SERSPEC6														I	I				
<i>Sesbania virgata</i>	SESVIRG6	Palo negro	II																	
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	SESPORT6		III	IV		V	II			I										
<i>Setaria geminata</i>	SETGEMI6		II	I																
<i>Setaria nicorae</i>	SETNICO6			I	V	I	II	V	IV	V	IV	V	IV	II						
<i>Sida anomala</i>	SIDANOM6			I	I					I										I
<i>Sida cabreriana</i>	SIDCABR6									I					I					
<i>Sida dictyocarpa</i>	SIDDICT6					I				I	II	I	III							
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	SIDOBTU6	Guajayvi ra'i													I	I				
<i>Solanum aridum</i>	SOLARID6					I		I		I	I	I								
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	SOLELAE6			I		I														
<i>Solanum glaucophyllum</i>	SOLGLAU6		II	I																
<i>Solanum multispinum</i>	SOLMULT6		I																	
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	SOLSISY6		I																	
<i>Spathicarpa hastifolia</i>	SPAHA6	ka'a-ite																		I
<i>Spergula ramosa</i>	SPERAMO6					I														
<i>Spilanthes paraguayensis</i>	SPIPARA6					I														
<i>Sporobolus pyramidatus</i>	SPOPYRA6		IV	V		III	II							I						
<i>Staelia virgata</i>	STAVIRG6																			I

Arten	Abkürzung	Trivialname	Gehölzgesellschaften																	
			10	11	12	13	14	15	16	17	18	19								
<i>Stemodia ericifolia</i>	STEERIC6		I	II	I															
<i>Stetsonia coryne</i>	STECORY6	Cardón, tuna											I							
<i>Tabebuia aurea</i>	TABAURE6	Paratodo																		II
<i>Tabebuia nodosa</i>	TABNODO6	Labón, palo cruz		I	II	I			II			I	I							
<i>Talinum fruticosum</i>	TALFRUT6							I			I	I	I	I						I
<i>Talinum paniculatum</i>	TALPANI6		I	I	I	II	II				I	I								
<i>Talinum polygaloides</i>	TALPOLY6												I							
<i>Tillandsia mereliana</i>	TILMERE6					I	IV				I	I								
<i>Tournefortia rubicunda</i>	TOURUBI6																			I
<i>Tragia hieronymii</i>	TRAHIER6											I	I					III	I	
<i>Trianthema portulacastrum</i>	TRIPORT6			I		I														
<i>Trichloris crinita</i>	TRICRIN6		I	I	II	II	III				III	I								I
<i>Trithrinax schyzophylla</i>	TRISCHY6	Karandilla						II	II		IV	V	V							
<i>Trixis divaricata</i>	TRIDIVA6																			I
<i>Turnera grandiflora</i>	TURGRAN6																			I
<i>Turnera krapovickasii</i>	TURKRAP6																			II
<i>Turnera weddelliana</i>	TURWEDD6																			I
<i>Urochloa adspersa</i>	UROADSP6		I	I			I				I	I	I							
<i>Urochloa paucispicata</i>	UROPAUC6																			III
<i>Vernonia niederleinii</i>	VERNIED6																			I
<i>Vigna luteola</i>	VIGLUTE6				I					II										
<i>Waltheria communis</i>	WALCUMM6																			I
<i>Waltheria indica</i>	WALINDI6																			I
<i>Wedelia species</i>	WEDSPEC6																			I
<i>Wissadula densiflora</i>	WISDENS6					III	I	II	II	II	II	II	II							
<i>Ximenea americana</i>	XIMAMER6	Pata de monte, indio kurupa'y											I	I						I
<i>Zanthoxylum fagara</i>	ZANFAGA6	Mbarakajá pyapê																		I
<i>Zexmenia brachylepis</i>	ZEXBRAC6										I		I	II						
<i>Ziziphus mistol</i>	ZIZMIST6	Mistol	I		II	I	II	I	II	III	III	I	I	I						
<i>Zornia latifolia</i>	ZORLATI6																			II
<b>EPIPHYTEN</b>																				
<i>Microgramma vacciniifolia</i>	MICVACC7	Anguja ruguái											I	I	II					
<i>Phoradendron argentinum</i>	PSICORD7	Ka'avó tyre'y		II	I	I														I
<i>Psittacanthus cordatus</i>	PHOARGE7			I																
<i>Rhipsalis baccifera</i>	RHIBACC7	Suelta con suelta																		I
<i>Selenicereus setaceus</i>	SELSETA7								II	I	I	I								
<i>Tillandsia bandensis</i>	TILBAND7	Clavel del aire	I			I	I	I	I	I	I	I	I							
<i>Tillandsia duratii v. saxatilis</i>	TILDURA7	Clavel del aire	I	II	II	V	II	III	V	III	V	III	I							
<i>Tillandsia funebris</i>	TILFUNE7	Clavel del aire				I	I	I	I	II	I	I								I
<i>Tillandsia loliacea</i>	TILLOLI7	Clavel del aire			I	II	III	IV	V	IV	IV	IV								
<i>Tillandsia mereliana</i>	TILMERE7						II			I	I									
<i>Tillandsia minutiflora</i>	TILMINU7	Clavel del aire						I				I	I							
<i>Tillandsia recurvifolia</i>	TILRECU7	Clavel del aire	I			I	I	IV	II	II	II	II								
<i>Tillandsia reichenbachii</i>	TILREICH7	Clavel del aire			I	I		I	III	I	II									
<i>Tillandsia vernicosa</i>	TILVERN7	Clavel del aire						I		I	I	I								

**Anhang 5-3: Bodenparameter der Gehölzvegetation.** Daten der untersuchten 40 cm tiefen Bodenprofile in 61 Probeflächen der Gehölzvegetation. Die Bodenparameter werden jeweils von der oberen (1) und der darunter liegenden Bodenschicht (2) angegeben: Ton (%), Sand (%), Schluff (%), Elektrische Leitfähigkeit (EL, mS/cm), Natrium (Na, cmol<sub>c</sub>/kg), pH, Organische Substanz (Org, %), Calcium (Ca, cmol<sub>c</sub>/kg) und Magnesium (Mg, cmol<sub>c</sub>/kg).

Einheit	Probefl.	Ton1	Ton2	Sand1	Sand2	Schluff1	Schluff2	EL1	EL2	Na1	Na2	pH1	pH2	Org1	Org2	Ca1	Ca2	Mg1	Mg2
10	94	31.00	8.90	60.00	84.65	11.00	4.20	0.06	1.71	6.57	6.44	4.25	5.99	3.03	0.88	6.75	7.57	7.91	6.68
10	166	40.00	40.00	42.00	42.00	18.00	18.00	1.25	1.25	1.26	1.26	6.50	6.50	1.86	1.86	5.92	5.92	1.91	1.91
10	208	23.40	30.00	68.10	60.00	8.50	10.00	0.43	0.53	3.34	4.36	5.72	5.93	2.10	0.84	10.17	8.69	7.80	8.08
11	96	43.00	43.00	47.00	47.00	18.00	18.00	2.92	2.92	30.55	30.55	7.72	7.72	0.86	0.86	4.82	4.82	9.34	9.34
11	140	41.70	40.00	14.15	15.00	44.15	45.00	3.20	6.00	8.68	25.83	5.30	6.25	4.45	0.69	2.97	1.87	1.90	1.87
11	209	30.00	30.00	62.00	62.00	8.00	8.00	4.50	4.50	10.49	10.49	7.02	7.02	2.72	2.72	15.60	15.60	9.24	9.24
12	1	33.48	36.48	51.02	49.52	15.50	14.00	4.03	5.33	4.57	5.78	7.19	7.56	1.85	0.77	1.74	1.39	1.61	1.69
12	2	29.68	34.48	52.32	53.52	18.00	12.00	1.37	3.17	1.80	2.50	6.94	7.33	2.64	0.77	4.52	2.38	3.67	3.53
12	168	24.60	15.00	35.40	31.00	40.00	54.00	0.99	1.29	4.88	4.68	4.52	4.75	4.32	2.87	2.84	2.76	1.89	1.91
12	172	15.00	15.00	32.00	32.00	53.00	53.00	2.10	2.10	4.68	4.68	5.01	5.01	4.25	4.25	4.54	4.54	48.93	48.93
12	206	6.00	6.00	86.00	86.00	8.00	8.00	0.33	0.33	2.10	2.10	6.10	6.10	1.80	1.80	7.70	7.70	7.38	7.38
13	97	32.00	17.70	61.00	76.95	8.00	5.80	3.04	3.60	25.20	22.68	8.44	8.56	1.04	0.64	24.12	16.16	10.06	7.69
13	116	11.00	11.00	80.00	80.00	9.00	9.00	4.80	4.80	20.83	20.83	8.28	8.28	1.44	1.44	2.04	2.04	7.03	7.03
13	117	5.50	6.00	90.50	90.00	4.00	4.00	3.40	4.90	15.20	25.46	7.94	7.50	1.20	0.49	4.61	2.04	4.77	4.99
13	201	40.00	40.00	41.00	41.00	19.00	19.00	5.60	5.60	34.70	34.70	7.07	7.07	0.69	0.69	9.68	9.68	8.08	8.08
14	11	18.48	18.48	54.52	53.52	22.00	26.00	2.44	4.67	7.25	12.50	7.37	7.99	2.97	1.03	12.28	17.43	25.41	42.35
14	62	31.60	32.00	59.80	60.00	8.60	8.00	7.94	7.90	29.42	33.21	8.34	8.51	1.49	0.49	24.75	24.37	9.57	9.43
14	84	8.60	11.00	72.00	60.00	7.40	9.00	1.59	2.36	27.99	29.26	7.34	8.48	1.77	0.39	8.88	7.37	8.33	9.89
14	137	11.00	25.25	80.00	66.50	9.00	9.75	4.00	5.20	2.93	22.72	8.61	7.55	4.40	1.63	12.25	11.49	9.30	8.28
14	159	24.00	15.00	48.40	31.00	27.60	54.00	3.96	6.90	10.78	20.18	6.64	7.08	4.04	1.18	7.58	8.29	1.96	1.96
15	4	30.48	32.48	53.02	51.52	16.50	16.00	4.61	5.96	4.77	6.09	6.41	6.96	1.99	0.58	3.96	4.36	2.46	2.02
15	5	27.98	26.48	52.52	53.52	19.50	20.00	1.22	1.46	8.37	10.94	6.30	6.61	2.09	0.74	3.47	3.37	2.58	2.07
15	6	25.98	30.48	50.52	47.52	23.50	22.00	1.31	1.96	2.38	5.94	6.74	7.33	3.61	1.54	8.37	8.51	4.41	4.24
15	7	31.98	34.48	49.02	47.52	19.00	18.00	0.43	0.51	10.84	14.06	6.80	7.24	2.11	0.71	7.57	8.51	3.70	3.76
15	8	31.48	32.48	50.02	49.52	18.50	18.00	10.21	11.58	4.22	5.31	6.20	6.44	2.23	1.96	4.06	4.36	2.55	2.07
15	9	32.48	34.48	49.02	47.52	18.50	18.00	5.43	7.13	10.60	13.75	7.54	8.00	1.60	0.42	6.24	6.73	3.88	3.86
15	10	33.48	36.48	43.52	41.52	23.00	22.00	5.08	6.62	10.22	13.13	7.16	7.71	1.74	0.29	6.43	6.73	4.28	4.42
15	17	28.48	32.48	46.52	43.52	25.00	24.00	0.52	0.94	3.91	6.25	6.30	7.14	3.61	2.28	5.15	5.15	6.07	8.00
15	179	40.00	40.00	16.00	16.00	44.00	44.00	2.70	2.70	16.95	16.95	5.69	5.69	4.16	4.16	18.56	18.56	6.21	6.21
16	63	12.00	12.00	79.30	79.00	8.70	9.00	0.42	0.55	3.75	5.22	5.07	5.06	1.78	1.27	5.20	5.48	4.00	4.83
16	142	40.00	40.00	16.00	16.00	44.00	44.00	1.02	1.02	4.52	4.52	6.45	6.45	4.87	4.87	4.15	4.15	1.87	1.87
16	191	40.00	40.00	41.00	41.00	19.00	19.00	3.00	3.00	16.95	16.95	7.18	7.18	1.12	1.12	15.60	15.60	9.01	9.01
16	197	5.00	5.00	90.00	90.00	5.00	5.00	5.40	5.40	26.63	26.63	7.48	7.48	1.09	1.09	6.71	6.71	7.61	7.61

Einheit	Probefl.	Ton1	Ton2	Sand1	Sand2	Schluff1	Schluff2	EL1	EL2	Na1	Na2	pH1	pH2	Org1	Org2	Ca1	Ca2	Mg1	Mg2
16	199	15.00	15.00	71.00	71.00	14.00	14.00	2.50	2.50	29.05	29.05	6.48	6.48	2.07	2.07	14.61	14.61	8.54	8.54
17	3	30.48	36.48	52.52	49.52	17.00	14.00	1.85	3.52	10.86	15.30	6.36	7.51	2.60	0.90	2.18	1.58	2.80	2.07
17	12	28.38	30.48	54.22	53.52	17.40	16.00	3.11	4.68	8.67	13.13	7.16	7.80	3.75	2.70	18.95	25.74	2.20	1.41
17	13	31.98	34.48	52.52	51.52	15.50	14.00	0.04	0.00	8.73	11.56	6.51	6.97	2.92	2.05	12.87	15.05	7.22	8.47
17	14	32.48	34.48	49.02	47.52	18.50	18.00	0.17	0.20	3.35	4.38	6.50	6.95	2.50	1.16	10.80	12.28	6.24	7.06
17	15	24.48	24.48	49.52	49.52	24.20	26.00	2.88	4.09	5.78	8.13	6.29	6.88	3.67	2.54	7.96	8.32	3.94	4.14
17	16	33.28	34.48	47.92	47.52	18.80	18.00	5.31	6.62	11.28	13.75	6.36	6.70	2.04	0.93	8.79	9.50	6.85	7.53
17	18	29.48	30.48	47.52	47.52	23.00	22.00	0.21	0.21	6.33	7.19	6.36	6.50	2.53	2.38	4.26	4.36	7.88	8.00
17	19	27.38	28.48	45.72	43.52	26.90	28.00	0.05	0.06	1.20	2.13	5.82	6.40	3.93	2.73	5.36	5.15	4.04	4.14
17	78	43.00	43.00	46.00	46.00	12.25	19.00	1.94	6.60	7.16	25.30	5.86	7.80	3.58	0.58	13.51	20.59	9.43	10.12
17	98	5.00	11.00	91.00	80.00	4.00	9.00	2.70	8.10	5.19	21.38	5.82	8.44	5.11	1.04	15.44	11.58	8.15	8.63
17	99	7.15	4.00	87.05	92.00	5.80	4.00	2.66	4.38	2.73	4.58	6.39	7.48	3.93	1.94	28.94	37.63	6.17	6.71
17	100	24.95	11.00	66.60	81.00	7.90	7.00	1.52	2.50	17.27	29.02	7.00	8.12	2.63	0.68	18.04	24.12	9.63	10.06
17	120	21.00	31.00	70.50	61.00	9.50	10.00	2.85	5.50	12.66	24.69	5.05	5.19	3.49	1.22	16.85	25.53	7.37	9.52
17	121	11.40	12.00	80.60	80.00	8.00	8.00	1.87	4.50	8.21	17.75	6.70	4.94	5.04	3.01	6.33	5.11	7.67	9.30
17	138	11.00	11.00	79.65	79.00	9.35	10.00	3.10	5.70	10.24	22.38	7.66	5.88	5.15	2.86	22.41	33.69	8.95	9.98
17	141	40.00	40.00	15.00	15.00	45.00	45.00	4.30	4.30	6.30	6.30	7.28	7.28	3.70	3.70	7.90	7.90	1.91	1.91
17	160	12.80	40.00	76.80	40.00	10.40	20.00	2.58	6.10	5.55	12.91	5.91	7.82	5.42	1.15	29.30	113.36	1.56	0.14
17	210	29.00	29.00	63.00	63.00	8.00	8.00	0.92	0.92	6.13	6.13	6.72	6.72	2.69	2.69	16.59	16.59	8.78	8.78
18	82	5.00	5.00	91.00	91.00	4.00	4.00	0.04	0.06	0.98	2.21	5.00	4.87	1.43	0.79	4.91	5.48	2.99	4.37
18	101	43.50	44.00	46.00	46.00	18.50	18.00	1.10	2.16	3.51	6.57	6.14	6.90	2.67	0.98	10.13	9.65	9.10	10.30
18	103	11.00	11.00	79.00	79.00	8.00	8.00	0.20	0.20	0.61	0.61	4.75	4.75	4.57	4.57	5.79	5.79	4.07	4.07
18	173	40.00	40.00	41.00	41.00	19.00	19.00	1.21	1.21	6.46	6.46	6.83	6.83	2.72	2.72	18.56	18.56	9.48	9.48
18	198	5.00	5.00	87.00	87.00	8.00	8.00	2.20	2.20	15.33	15.33	5.98	5.98	3.36	3.36	22.51	22.51	8.78	8.78
19	64	5.00	5.00	90.50	91.00	4.50	4.00	0.01	0.01	0.55	1.11	5.06	4.75	0.59	0.42	4.06	4.53	1.84	2.30
19	81	5.00	5.00	90.65	90.00	4.35	5.00	0.45	1.28	1.42	3.48	4.67	4.61	0.26	0.18	2.65	2.65	1.09	1.84
19	114	11.00	11.00	79.00	79.00	8.00	8.00	0.10	0.10	0.15	0.15	5.63	5.63	1.22	1.22	2.89	2.89	1.92	1.92
19	134	4.00	4.00	92.00	92.00	4.00	4.00	0.12	0.12	1.08	1.08	6.83	6.83	0.77	0.77	2.04	2.04	4.76	4.76

## Ordinationen

### Anhang 5-4: Log-file der Korrespondenzanalyse (DCA) der Gesellschaften 10 bis 16. Ermittlung der Gradientenlänge der Gesellschaften 10 bis 16

Axes	1	2	3	4	Total inertia	
Eigenvalues	:	0.592	0.328	0.204	0.145	5.656
Lengths of gradient	:	5.201	3.674	2.963	2.548	
Species-environment correlations	:		0.887	0.803	0.581	0.553
Cumulative percentage variance						
of species data	:	10.5	16.3	19.9	22.5	
of species-environment relation:		24.1	37.1	0.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						5.656
Sum of all canonical eigenvalues						1.759

### Anhang 5-5: Log-file der Hauptgradientenanalyse (PCA) der Waldgesellschaften (Einheiten 17 und 18)

Da die Korrespondenzanalyse (DCA) einen kurzen Gradienten auf der ersten Achse (2.082) aufwies, wurde für weitere Schritte eine Hauptgradientenanalyse gewählt.

Axes	1	2	3	4	Total variance	
Eigenvalues	:	0.082	0.063	0.048	0.047	1.000
Species-environment correlations	:		0.892	0.666	0.645	0.624
Cumulative percentage variance						
of species data	:	8.2	14.4	19.3	24.0	
of species-environment relation:		18.9	26.9	32.8	38.1	
Sum of all eigenvalues						1.000
Sum of all canonical eigenvalues						0.344

### Anhang 5-6: Log-file der indirekte Gradientenanalyse (DCA) der Bodenparameter

No. of active samples: 57

No. of active species: 233

Axes	1	2	3	4	Total inertia	
Eigenvalues	:	0.707	0.255	0.190	0.141	5.273
Lengths of gradient	:	6.741	2.730	2.338	2.163	
Species-environment correlations	:		0.584	0.758	0.711	0.656
Cumulative percentage variance						
of species data	:	13.4	18.2	21.8	24.5	
of species-environment relation:		10.4	18.9	0.0	0.0	
Sum of all eigenvalues						5.273
Sum of all canonical eigenvalues						1.818

**Anhang 5-7: Direkte Gradientenanalyse (CCA) der Bodenparameter.** Analyse der 57 Probestellen (Einheiten 10 bis 18) mit Bodenproben zur Ermittlung der signifikanten Bodenvariablen

Axes	1	2	3	4	Total inertia
Eigenvalues	: 0.326	0.169	0.114	0.088	5.273
Species-environment correlations	:	0.881	0.856	0.813	0.691
Cumulative percentage variance					
of species data	:	6.2	9.4	11.6	13.2
of species-environment relation:	41.7	63.3	77.8	89.1	
Sum of all eigenvalues					5.273
Sum of all canonical eigenvalues					0.783

\*\*\* Unrestricted permutation \*\*\*

Seeds: 23239 945

Manuelle Auswahl der Umweltvariablen mit einer Signifikanz  $\leq 0.05$

Na2: P-value 0.0020 (variable 10; F-ratio= 2.52; number of permutations= 499)

Sand1: P-value 0.0120 (variable 3; F-ratio= 1.65; number of permutations= 499)

pH1: P-value 0.0280 (variable 11; F-ratio= 1.54; number of permutations= 499)

Schluff2: P-value 0.0500 (variable 6; F-ratio= 1.49; number of permutations= 499)

Org1: P-value 0.0340 (variable 13; F-ratio= 1.49; number of permutations= 499)