

Lehrstuhl Physische Geografie

Philosophische Fakultät

Universität Passau

**Wachstumsraten, Wachstumsmuster und  
Wachstumsstörungen tropischer Bäume:  
Analyse von Langzeiteffekten und  
kurzfristigen Störungen mit Hilfe von  
Jahrringstudien**

Dissertation

**Philipp Pitsch**

Betreuer: Prof. Dr. Dieter Anhuf

Passau 2021

## **Danksagungen:**

Ich möchte meinem Doktorvater Prof. Dr. Dieter Anhuf für jegliche Unterstützung, beginnend seit den ersten Semestern meines Studiums, danken. Mein weiterer Dank gilt allen Kollegen, mit denen ich im Rahmen dieser Dissertation zusammenarbeiten durfte.

Besonders herausstellen möchte ich hierbei meinen Promotionskollegen und guten Freund Stefan Krottenthaler. Die unzähligen Stunden mit Dir im Büro, Labor oder auch im Feld waren mir eine große Freude. Weiterer Dank gilt meinen beiden brasilianischen Kollegen Dr. Giuliano Locosselli und Prof. Dr. Grégorio Ceccantini, mit denen ich einen äußerst ertragreichen und faszinierenden Feldaufenthalt in Brasilien erleben durfte, welcher die Grundlagen für die vorliegende Arbeit gelegt hat.

Mein besonderer Dank gilt meiner Frau Ramona und meinen Eltern, Cordula und Roland, welche mich zu jeder Zeit bedingungslos unterstützt haben. Ohne sie wäre ich nicht dorthin gekommen, wo ich heute bin! Dies gilt auch für meine Geschwister, meine Großeltern und alle anderen Familienmitglieder.

## Liste der Veröffentlichungen:

Die vorliegende Doktorarbeit basiert auf den nachfolgenden, bereits veröffentlichten (peer reviewed) Studien. Dabei wurden jeweils - wie nachfolgend aufgeführt - unterschiedliche Teilleistungen der Co-Autoren eingebracht:

**Pitsch, P.**; Krottenthaler, S.; Locosselli, G.M.; Altman, J.; Neuwirth, B.; Ceccantini, G. (2017): On the suitability of *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze for dendroclimatic studies: the problem of chronology building and trends in lifetime growth trajectories. *Erdkunde* 71, S. 59-75. doi:10.3112/erdkunde.2017.01.04.

*Design der Studie: P.P.*

*Datenerhebung: P.P.; K.S.; L.G.M.; C.G.*

*Datenaufbereitung und Analyse: P.P.; K.S.; J.A.; N.B.; L.G.M.; C.G.*

*Leitung Redaktion: P.P.*

Locosselli, G.M.; Krottenthaler, S.; **Pitsch, P.**; Anhuf, D.; Ceccantini, G. (2017): Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* 71, S. 45-57. doi: 10.3112/erdkunde.2017.01.03.

*Design der Studie: L.G.M.*

*Datenerhebung: L.G.M.; K.S.; P.P.; C.G.*

*Datenaufbereitung und Analyse: L.G.M.; K.S.; P.P.; A.D.; C.G.*

*Leitung Redaktion: L.G.M.*

Godoy-Veiga, M.; Ceccantini, G.; **Pitsch, P.**; Krottenthaler, S.; Anhuf, D.; Locosselli, G. M. (2018). Shadows of the edge effects for tropical emergent trees: the impact of lianas on the growth of *Aspidosperma polyneuron*. *Trees* 32(4), S. 1073-1082.

*Design der Studie: G.-V.M.*

*Datenerhebung: C.G.; P.P.; K.S.; L.G.M.*

*Datenaufbereitung und Analyse: G.-V.M.; C.G.; P.P.; K.S.; A.D.; L.G.M.*

*Leitung Redaktion: G.-V.M.*

# Inhaltsverzeichnis

## Aufbau und Inhalt der Dissertation

**Kapitel I** Allgemeine Einführung

**Kapitel II** Methoden der Wachstumsanalysen

**Kapitel III** Überblick über den Naturraum der Untersuchungsstandorte

**Kapitel IV** Einordnung und neuartiger Beitrag der durchgeführten Studien im Gesamtkontext der tropischen Jahrringforschung

## Literaturverzeichnis der Kapitel I-IV

**Kapitel V** Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes

**Kapitel VI** On the suitability of *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze for dendroclimatic studies: the problem of chronology building and trends in lifetime growth trajectories

**Kapitel VII** Shadows of the edge effects for tropical emergent trees:  
the impact of lianas on the growth of *Aspidosperma*  
*polyneuron*

**Kapitel VIII** Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick

# Aufbau und Inhalt der Dissertation

Die nachfolgende Dissertation befasst sich im Rahmen der Dendrochronologie und der Dendroökologie mit der Analyse von Zuwachsringsen von verschiedenen tropischen Baumarten im Bundesstaat São Paulo, Brasilien. Die Arbeit ist dabei in drei inhaltliche Abschnitte gegliedert. Der Erste Abschnitt (Kapitel I - IV) gewährt einen allgemeinen Einblick in die Dendrowissenschaften, sowie der verwendeten Methodik und der beprobten Standorte im Rahmen dieser Dissertation. Anschließend erfolgt eine kurze Einordnung der nachfolgenden Studien in diesen Gesamtkontext. Der zweite Teil (Kapitel V – VII) umfasst die drei verschiedenen durchgeführten Forschungsstudien mit Hilfe von Zuwachsringsen von verschiedenen Baumarten in den tropischen Wäldern Brasiliens im Rahmen dieser Dissertation. Kapitel VIII ordnet abschließend die Ergebnisse ein und gibt als letzter Abschnitt einen kurzen Ausblick auf weitere Anknüpfungspunkte für zukünftige Studien.

**Kapitel I** beinhaltet eine kurze Einführung in die Dendrochronologie sowie der Dendroökologie und stellt dabei insbesondere die zusätzlichen Herausforderungen der beiden Forschungsbereiche an tropischen Baumspezies heraus.

**Kapitel II** stellt die wichtigsten dendrowissenschaftlichen methodischen Ansätze vor, welche in den nachfolgenden Studien verwendet wurden.

**Kapitel III** gibt einen Überblick über die naturräumlichen Rahmenbedingungen an den Beprobungsstandorten der durchgeführten Studien.

**Kapitel IV** ordnet die nachfolgenden tropischen Jahrringstudien in den Gesamtkontext der aktuellen Forschungsaufgaben der tropischen Dendrochronologie und Dendroökologie ein und zeigt die neuartigen Ansätze auf

**Kapitel V** untersucht Wachstumsmuster und Altersstrukturen der verwandten Arten *Hymenaea courbaril*, *Hymenaea parvifolia* und *Hymenaea stigonocarpa* in verschiedenen tropischen Biomen Brasiliens.

**Kapitel VI** präsentiert eine Fallstudie zur dendrochronologischen Eignung, als auch dem Verlauf des lebenslangen Wachstumsmusters der tropischen Baumart *Cariniana estrellensis* an zwei verschiedenen Standorten des Atlantischen Regenwaldes.

**Kapitel VII** untersucht den Einfluss von Wachstumsbedingungen an Randlagen von Waldfragmenten im Vergleich zu denen im Inneren solcher Waldfragmente für die Art *Aspidosperma polyneuron*.

**Kapitel VIII** fasst die Ergebnisse der durchgeführten Studien zusammen und gibt einen Ausblick auf weitere Herausforderungen der tropischen dendrochronologischen und -ökologischen Forschung.

# Kapitel I

## *Allgemeine Einführung*



Abbildung der vorherigen Seite: Beispiel eines für die Dendrochronologie potenziell verwendbaren Stammqueerschnitts. Die noch unbearbeitete Oberfläche lässt mit bloßem Auge noch keine Rückschlüsse auf Alter oder Zuwachsstrukturen erkennen. (eigene Aufnahme)

## 1. Dendrochronologie und Dendroökologie

*„Jeder Ast eines Baumes kennt eine Geschichte – ein alter Baum ist Geschichte.“*

(Klaus Ender, geb. 1939, deutsch-österreichischer Fachbuchautor, Poet, bildender Künstler der Fotografie)

Bäume sind - je nach Art – Pflanzen, welche über mehrere hundert Jahre alt werden können. Sie sind im Allgemeinen gekennzeichnet durch ihre Aufnahmeorgane in Boden (Wurzel) und Atmosphäre (Blatt), sowie ihre ausdauernde und verholzte Sprossachse für Nährstofftransport und -lagerung (Stamm). Die Besonderheit von Bäumen im Vergleich zu anderen Gefäßpflanzen liegt im sekundären Dickenwachstum, welches beim Blick auf den Querschnitt eines Stammes durch die Anwesenheit von (jährlichen) Zuwachsringen markant zum Vorschein kommt (Matyssek et al., 2010). Durch ihre lebenslange Gebundenheit an einen Standort und dessen lokale Umwelteinflüsse, sowie die Fähigkeit sich diesen anzupassen, sind Bäume und Zuwachsringe zum Gegenstand der wissenschaftlichen Forschung geworden (Speer, 2010). Bereits im späten 15. Jahrhundert vermutete Leonardo da Vinci einen Zusammenhang zwischen dem jährlichen Ringwachstum und den jeweiligen Witterungsverhältnissen (Sarton, 1954). Jahrhunderte später revolutionierte und begründete der Amerikaner A.E. Douglass im Jahre 1904 mit der Methode des „*crossdatings*“ die Wissenschaft der Dendrochronologie (Nash, 1999).

Die Dendrochronologie (altgriechisch: *dendron* = Baum; *chronos* = Zeit; *logos* = Kunde) ist eine Datierungsmethode anhand von Zuwachsringen von Bäumen, bei der mit Hilfe einer Synchronisation ähnlicher Wachstumsmuster („*crossdating*“) verschiedener Individuen, diese zu einer gemeinsamen Wachstumskurve vereint und jahrgenau zugewiesen werden können (Schweingruber, 1996). Neben der reinen Erstellung von Datierungen/Jahrringchronologien entwickelten sich daneben vielfältige Anwendungsbereiche der Baumringforschung. Studien zur Dendrochronologie, Dendroklimatologie und der Dendroökologie finden in den gemäßigten Breiten seit mehr als 100 Jahren Anwendung (Fritts, 1976). Inhaltlich beschäftigen sich diese

mit dem Zusammenhang des Baumwachstums und dessen Beziehungen zur Umwelt in Abhängigkeit von Raum und Zeit (Cherubini et al., 2004).

Das sekundäre/radiale Dickenwachstum jedes Baumes wird durch die Aktivität des nur wenige Zellreihen breiten Kambiums gesteuert. Es liegt zwischen dem nach innen gerichtetem Xylem (Holz/Zone der Zuwachsringe) und dem nach außen anschließendem Phloem (Bast/Rinde). Während jeder Vegetationsperiode entsteht so ein Zuwachsring, bestehend aus sogenanntem Frühholz, welches zu Beginn der Wachstumsperiode gebildet wird und Spätholz, welches sich gegen Ende der Wachstumsperiode bildet. Durch deren optisch unterschiedliche Ausprägungen lassen sich für uns als Menschen – meist schon mit dem Auge – erkennbare Zuwachsringe ablesen (Matyssek et al., 2010). Entstehen diese Zuwächse durch einmalig jährliche Wachstumsperioden, können sie - bei Kenntnis des Kalenderjahres des letzten Zuwachses - jahrgenau in die Vergangenheit zugeordnet werden (Schweingruber, 1983).

Das radiale Dickenwachstum ist das Ergebnis verschiedener interner und externer Faktoren. Daher definiert die Dendrochronologie die Ringbreite als Ausprägung für die Leistung eines Baumes (Schweingruber 1996) in einer sich verändernden Umwelt. Abrupte Veränderungen sind in dendrochronologischen Studien von besonderem Interesse, da diese zur Datierung und Analyse der Auswirkungen bestimmter Ereignisse, wie z. B. extremer Klimaereignisse, verwendet werden können (Schöngart et al. 2004).

Die Steuerung der Wachstumsperioden und damit auch der Zuwachsphasen erfolgt über Umwelteinflüsse, welche insbesondere die Fähigkeit zur Photosyntheseaktivität steuern. Bäume sind weltweit periodisch mit ungünstigen Wachstumsbedingungen konfrontiert und reagieren darauf mit einer Reduktion der kambialen Aktivität oder mit kambialer Ruhe. Zwei der hierfür elementarsten Faktoren – geeignete Temperaturen sowie die Verfügbarkeit von Wasser – regeln so für einen Großteil der Ökosysteme weltweit die Wachstumsperioden (Speer, 2010). Dementsprechend existieren in geografischen Breiten mit ausgeprägten Jahreszeiten oder in Höhenlagen vorwiegend thermisch bedingte Wachstumsperioden, wohingegen tropisch geprägte Bereiche in ihrer Vegetationsperiode größtenteils durch den

Jahresgang von Trocken- und Regenzeiten gesteuert werden. Nichtsdestoweniger beeinflusst eine Vielzahl an weiteren abiotischen und biotischen Faktoren das Wachstum, sodass der jeweilige Standort und dessen Geschichte stets Teil der Untersuchungen sind. Daraus resultieren unterschiedliche anatomische Holzstrukturen, die als Ringgrenzen im Querschnitt des Stammes erscheinen. Bestenfalls können dann sowohl langfristige Wachstums- und ggf. Umweltveränderungen durch Änderungen des Jahrringmusters offengelegt werden als auch kurzfristige bis intraannuelle Ereignisse wie z.B. Frostereignisse oder Schädlingsbefall in den Zuwachsrings aufgezeichnet werden (Schweingruber, 1983).

Bäume sind dadurch speziell in den letzten Jahrzehnten vermehrt Forschungsgegenstand im Sinne der Umweltarchivforschung bzw. der Proxiedatenauswertung geworden. Dabei wurde die klassische Dendrochronologie mit ihrer ursprünglichen Methodik der Jahrringdatierung und Jahrringbreitenmessung um weitere auswertbare Parameter erweitert. Heute kann mit Hilfe von z.B. Holzdichtemessungen, Radiokarbondatierungen oder auch der Messung von stabilen Isotopenverhältnissen eine breite Palette an ökologischen und klimatologischen Fragestellungen untersucht werden (McCarroll und Loader, 2004). So lassen sich zum Beispiel die unterschiedlichen Farben innerhalb einer Wachstumszone in den meisten Fällen auf die Variation der Holzdichte zurückführen, wobei dunkle Zonen eine höhere Dichte aufweisen. Dies wird auf Faserzellen mit verkürzten Radialdurchmessern und verdickten Wänden zurückgeführt und ist nicht nur bei Nadelhölzern sichtbar, sondern wird auch häufig bei mehreren Laubholzfamilien aus den Tropen beobachtet (Fichtler et al., 2010).

Zuwachsrings von Bäumen bieten als Träger aufgezeichneter Umwelteinflüsse einige entscheidende Vorteile im Vergleich zu anderen Umweltarchiven wie z.B. Eisbohrkernen oder Sedimentabfolgen (Friedrich et al., 2004):

- die globale, weitläufige Verfügbarkeit, ausgenommen einiger Extremstandorte wie polare Gebiete, nivale Bereiche in Hochgebirgsregionen oder Wüstengebiete
- die oft jährliche Auflösung und damit eine exakte Datierbarkeit

- die damit verbundene Möglichkeit der Methode des Crossdatings, mit welcher sehr lange Chronologien (>12.000a) erstellt werden können

Trotz vieler methodischer Fortschritte und einer Ausweitung der Untersuchungsgebiete auf unterschiedlichste Ökozonen bleiben die Grundvoraussetzungen für die Aussagekraft dendroökologischer Untersuchungen seit jeher gleich: Einerseits ein vertieftes Verständnis der Physiologie der untersuchten Baumart, um Zuwachsringe erkennen und bewerten zu können. Andererseits ein möglichst homogener Standort (Schweingruber, 1983), an welchem die Umgebungseinflüsse – z.B. Bodenbeschaffenheit, Lichteinfall oder Konkurrenzsituation – möglichst gleichmäßig auf alle untersuchten Baumindividuen wirken.

Erst wenn sichergestellt ist, dass speziebedingte Wachstumsvariationen verstanden werden und äußere Einflüsse vergleichbar und bewertbar sind, können Variationen im Zuwachsringmuster, über eine ausreichende Anzahl an Baumindividuen hinweg, als Folge eines Umwelteinflusses aufgedeckt werden.

## **2. Herausforderungen der dendrochronologischen Forschung in tropischen Wäldern**

In tropischen Regionen setzte eine intensivere Auseinandersetzung mit Zuwachsringen erst in den letzten Jahrzehnten, nicht zuletzt geprägt durch die Annahme, dass tropische Bäume keine regelmäßigen Zuwachsringe ausbilden würden, ein (Worbes, 2002). Dementsprechend befinden sich die Teildisziplinen der Dendroökologie und -klimatologie in den Tropen noch in einem frühen Stadium, obwohl paläoklimatische Aufzeichnungen aus tropischen Regionen für unser Verständnis vergangener Veränderungen im Klimasystem der Erde und für die Prognose der Reaktionen tropischer Regionen gegenüber künftigen Klimaänderungen von wesentlicher Bedeutung sind (Fichtler, 2017).

Trotz weitläufig fehlender thermischer Wachstumszyklen aufgrund der ganzjährig hohen Einstrahlung der niederen geografischen Breiten, können tropische Baumspesies regelmäßige jährliche Zuwachsringe ausbilden, welche z.B. durch Flutpulse (Dezseo et al., 2003) oder

mangelnden Niederschlag hervorgerufen werden (Brienen und Zuidema, 2005). Mittlerweile sind tropische Zuwachsringstudien ebenso etabliert wie solche über andere Umweltarchive in diesen Regionen (Thompson et al., 1998; Kanner et al., 2013; Tierney et al., 2015). Die Untersuchung von Zuwachsringen bietet daher eine vielversprechende Möglichkeit für das bessere Verständnis einer möglichen Reaktion tropischer Wälder auf den globalen Klimawandel (Zuidema et al., 2013).

Konkret helfen dabei, wie in den gemäßigten Breiten, verschiedene gewonnene Proxydaten aus den Zuwachsringen, wie Zuwachsringbreite, Holzdichtemessungen oder Signaturen stabiler Isotope von Kohlenstoff oder Sauerstoff, um Rückschlüsse auf Wachstumsverhalten (Worbes, 1999b; Brienen und Zuidema, 2006), lokale Störungseinflüsse (Baker et al., 2005; Vlam et al., 2014), Zusammenhänge mit klimatologischen Parametern (Brienen und Zuidema, 2005; Schollaen et al., 2013) oder Zirkulationsmuster (Brienen et al., 2012a) zu erhalten. Einige Studien fanden signifikante Korrelationen zwischen radialem Wachstum und Niederschlägen der zurückliegenden und aktuellen Vegetationsperioden (Dünisch et al., 2003) oder auch Beziehungen zwischen radialem Wachstum und El-Nino Ereignissen (Schöngart et al., 2004).

Nichtsdestotrotz zeigen Zuidema et al. (2013) auf, dass für alle Untersuchungsrichtungen nach wie vor eingeschränktes oder gar mangelhaftes Verständnis vorherrscht. Nicht zuletzt lässt sich dies darauf zurückführen, dass ein Großteil der Forschungsarbeiten bisher in permanenten Versuchsflächen durchgeführt wird und daher die realen Verhältnisse nur unzureichend abgebildet werden. Es überrascht daher nicht, dass nur wenige Chronologien aus subtropischen und tropischen Umgebungen vorliegen, da sich die meisten Studien auf das Vorhandensein und die Periodizität von Jahrringen konzentrieren und nicht auf die Entwicklung von Chronologien (Fichtler, 2017).

Erschwerend existieren in tropischen Wäldern und Baumarten einige zusätzliche Herausforderungen bei der Durchführung dendrochronologischer Studien im Vergleich zu temperierten Wäldern und Untersuchungsgebieten:

- Die Artenvielfalt bei Bäumen kann auf einem einzigen Hektar bis zu 300 verschiedene Arten erreichen (Gentry 1988), was das Auffinden derselben Spezies sehr erschweren kann. Folglich ist es oft kaum möglich, eine befriedigende Anzahl an Individuen für die Belegungsdichte einer repräsentativen Studie an einem Standort zu erreichen.
- Die hohe Diversität der tropischen Holzarten spiegelt sich auch in einer hohen strukturellen Vielfalt der Wachstumszonen wider, die über unterschiedliche Gefäß-, Faser- und Parenchym-Merkmale in eine Vielzahl grundlegender Baumringtypen klassifiziert werden können. Um alle Grenzen zu erkennen, ist es daher unerlässlich, Veränderungen im allgemeinen Muster der Wachstumsstruktur zu berücksichtigen, anstatt nach einem spezifischen Merkmal zu suchen, das die Jahrringe innerhalb einer Art abgrenzt (Worbes, 2010).
- Weitere Komplikationen bei der Erkennung von Jahrringen in tropischen Bäumen können dadurch entstehen, dass sich bei einigen Arten die Sichtbarkeit der Jahrringgrenzen mit der ontogenetischen Entwicklung ändert. Sehr schmale Ringe bestehen manchmal aus einzelnen Zellreihen und sind daher schwer zu unterscheiden. Verkeilte oder auskeilende Zuwachszonen sind ein häufiges Merkmal bei vielen tropischen Arten. Dies ist auf das Versagen der kambialen Aktivität an bestimmten Stellen des Stammes zurückzuführen, was dazu führt, dass die Ringgrenzen ineinander übergehen. Einige Arten können Ringgrenzen aufweisen, die dazu neigen, allmählich zu verschwinden oder abzubrechen (Bowman et al., 2013).
- Die Anforderungen an den homogenen Standort (Schweingruber 1983) sind durch die enorme Konkurrenzsituation oder die teilweise sehr unterschiedliche Nährstoff- und Lichtverfügbarkeit in tropischen Wäldern oft nicht zu erfüllen (Canham et al., 1990). Bei einzelnen Individuen können zudem Wurzeinfluss oder nicht radiales Stammwachstum eine Beprobung beeinflussen bzw. nicht ermöglichen (Krepkowski et al., 2012).

- In den jeweiligen Ländern ist es oft schwierig die benötigten institutionellen Berechtigungen für die Beprobung und die anschließende Ausfuhr der Proben zu erhalten.
- Für viele Studien können keine Baumscheiben verwendet werden und folglich muss auf noch lebende Individuen zurückgegriffen werden kann. Alternativ kann dann die Verwendung von Bohrkernen (Krottenthaler et al., 2015) in Betracht gezogen werden. Diese können den Datierungs- und Crossdatingprozess jedoch erheblich erschweren.

Trotz der genannten Herausforderungen birgt die Untersuchung tropischer Zuwachsringe aufgrund der enormen räumlichen Verfügbarkeit von tropischen Bäumen sowie dem teilweise hohen Alter der Baumspesies ein hohes Potential (Worbes, 1999a). Kein anderes Klimaarchiv bietet die Möglichkeit, derart weiträumige, jährlich hochaufgelöste Informationen über verschiedene Klimaparameter, sowie pflanzenphysiologische Anpassungen tropischer Bäume der letzten Jahrhunderte, über mehrere Proxydaten bereitzustellen. Es ist davon auszugehen, dass das weiter voranschreitende Wissen über noch unerforschte tropische Baumarten sowie methodische Verbesserungen im Bereich der Dendrowissenschaften weitere Fortschritte nach sich ziehen (Rozendaal und Zuidema, 2011).

Derzeit bestehen jedoch weiterhin große Forschungslücken bezüglich der Dynamik tropischer Wälder, ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Dürre und ihres Status als Kohlenstoffsenke. Wechselwirkungen zwischen Klima und Störungen wie Bränden, Aerosolen und reaktiven Gasen, sowie die Auswirkungen kleinräumiger Entwaldung auf Wolkenbildung und Niederschlag sind zentrale Unbekannte (Bonan, 2008). Projektionen über die Auswirkungen des globalen Wandels auf die Wälder bleiben bisher höchst unsicher (Clark und Clark, 2011). Neben dem Einblick in die Klima-Wachstums-Beziehungen und den Auswirkungen des Klimawandels auf das Baumwachstum, dienen Jahrringstudien weiterhin als wichtige Quelle für zuverlässige Langzeitdaten über Zuwachs- und Alterungsbeziehungen, die für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung dringend benötigt werden (Fichtler, 2017).

Vorrangiges Ziel muss es daher sein, das grundlegende Verständnis über das Wachstumsverhalten und dessen umweltbezogenen Einflüsse für eine Vielzahl von tropischen Baumarten an natürlichen Standorten zu erweitern (Bowman et al., 2013). Alle weiterführenden Analysen bezüglich einer möglichen Reaktion von tropischen Bäumen und Wäldern hinsichtlich des Klimawandels können nur dann aufgedeckt werden, wenn die zugrundeliegenden biologischen Wachstumsmuster und -einflüsse verstanden werden. Durch den Blick zurück über die Lebenszeit eines Baumes kann ein besseres ökologisches Verständnis in Bezug auf Populationsdynamik oder Verdrängungs- und Freisetzungseffekte gewonnen werden. Insbesondere der zunehmende Abholzungsdruck auf kommerzielle tropische Holzarten erfordert genaue Informationen über Wachstumsraten und Wachstumsdynamik, um effektive Managementpläne zu implementieren, die das Überleben dieser Arten sichern.

### **3. Einordnung der Disziplinen im Forschungsgebiet des Global Change**

Weltweit stellen die Wälder rund die Hälfte der biosphärischen Kohlenstoffsенке dar. So zeigen wiederholte Messungen von Dauerbeobachtungsflächen einen Trend zu erhöhtem Biomassezuwachs und Wachstumsraten in tropischen (Phillips et al., 2009) und gemäßigten Wäldern (Spiecker, 1999). Es besteht bisher kein Konsens über die letztendliche Ursache dieser Veränderungen (Brienen et al., 2012b). Baumwachstumsdaten von verschiedensten Spezies aus verschiedensten Biomen sind daher entscheidend, um die Mechanismen zu verstehen, die den Veränderungen der Baumbiomasse zugrunde liegen. Solche Daten sind angesichts der räumlichen Distribution, Langlebigkeit und Größe von Bäumen oft schwer zu beschaffen. Deshalb gibt das nachfolgende Kapitel einen Überblick darüber, wie das Wachstum von Bäumen gemessen werden kann, und zeigt die Fallstricke und Herausforderungen bei der Bestimmung von Wachstumstrends auf.

# Kapitel II

## *Methodik der Wachstumsanalysen*

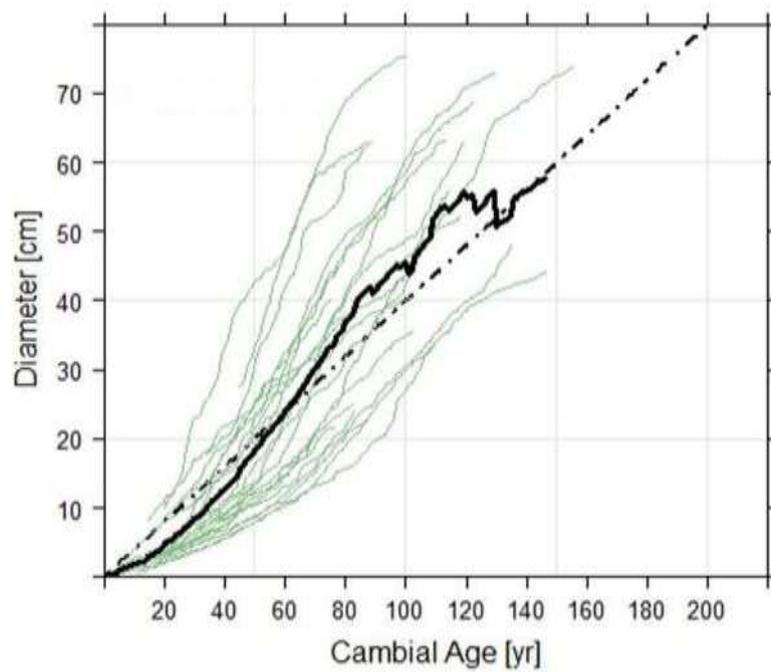


Abbildung der vorherigen Seite: Oben: Bohrkerne (Durchmesser 15mm) der Baumart *Cariniana estrellensis* vom Standort Estação Ecológica de Caetetus. Unten: Die zugehörigen lebenslangen Zuwachskurven dieser Proben (grüne Linien) sowie die Standortmittelkurve der lebenslangen Zuwachskurven aller beprobten Individuen (schwarze Linie). Die gepunktete schwarze Linie dient lediglich der Orientierung. (eigene Aufnahme und Abbildung)

## 1. Grundlagen der Beprobung für die Zwecke der Dendrowissenschaften

### 1.1 Breitenwachstum und Zuwachsringe

Das Wachstum von Bäumen kann im Laufe der Zeit grundsätzlich in zwei verschiedenen Dimensionen gemessen werden: Der Höhe (Länge) und dem Durchmesser (Breite) (Bowman et al., 2013). Beide Wachstumsarten verlaufen dabei nicht linear zueinander und werden zudem, je nach Baumart und Standort, unterschiedlich beeinflusst (Herault et al., 2011). Beides sind technisch leicht messbare Größen, die stark mit Holzvolumen und Biomasse korreliert sind. Während das sogenannte primäre Längenwachstum (Höhe) vor allem während der Jugendphase von Bedeutung ist und in späteren Lebensphasen sogar zum Stillstand kommen kann, ist das sekundäre Breitenwachstum (Durchmesser) normalerweise in jeder Vegetationsperiode ausgeprägt. Das Zusammenwirken von Höhe und Durchmesser korreliert wiederum stark mit dem Holzvolumen sowie der Biomasse eines Baumes.

Für die Dendrowissenschaften spielt meist das sekundäre Breitenwachstum die entscheidende Rolle. Sie untersuchen das Muster der Zuwächse an (jährlichem) sekundärem Breitenwachstum, da dieses je nach Spezies und Standort zu einem gewissen Teil die jährlichen Wachstumsbedingungen durch die umgebenden Einflüsse, z.B. Konkurrenz oder Klima, wiedergibt (Weiskittel et al., 2011). Ein weiterer Parameter für die intraannuellen Wachstumsdynamiken kann auch im Verhältnis von Frühholz- zu Spätholzzuwachs bei einigen Arten gewonnen werden. Grundsätzlich nimmt der Stammdurchmesser über die Lebensspanne eines Baumes, mit Ausnahme von denkbaren Extremereignissen, welche die kambiale Tätigkeit für eine Wachstumsperiode zum Erliegen bringen, stetig zu (Herault et al., 2011). Im Gegensatz dazu sind der Zuwachs der Stammgrundfläche und der Volumenzuwachs anfangs gering, nehmen aber zu bis der Baum am Ende seines Lebens das Wachstum einstellt (Nock et al., 2011).

## 1.2 Art des Standortes und mögliche Verzerrungen

Es gibt zwei Hauptansätze zur Messung des sekundären Breitenwachstums einzelner Bäume: Die Nutzung von Individuen auf (künstlichen) Dauerbeprobungsflächen (= *permanent sample plot/PSP*) sowie die Beprobung von Standorten mit Individuen, die entweder noch an Ihrem (natürlichen) Standort stehen, dort auf natürliche Weise entwurzelt wurden oder kommerziell gefällt wurden. Da die Einrichtung von PSPs zeitaufwändig, räumlich beschränkt und anspruchsvoll ist, greifen Studien regelmäßig gezielt, je nach Untersuchungsgegenstand, auf natürliche Standorte zurück.

Der große Vorteil der Beprobung natürlicher Standorte ist, dass ein einziger Feldaufenthalt jährliche Wachstumsdaten liefern kann, die (meist) bis zum Zeitpunkt der Etablierung jedes einzelnen Baumes zurückreichen. Es gibt jedoch mehrere, der Dendrochronologie inhärente, Stichprobenfehler, die zu irreführenden Schätzungen von Wachstumstrends innerhalb eines Bestandes führen können und bei der Beprobung berücksichtigt werden müssen:

- Der "*slow-grower survivor bias*" (Briffa und Melvin, 2011) entsteht durch die Beprobung nur derjenigen Individuen einer Population, die zum Zeitpunkt der Probenentnahme noch leben. Alle Individuen, die beispielsweise einem externen Einfluss zum Opfer gefallen sind, werden in der Beprobung nicht abgebildet. Es gilt insbesondere auch, dass langsam wachsende Bäume im Allgemeinen dazu neigen, länger zu leben als schnell wachsende Bäume. Wenn also Bohrkerne aus einer Population lebender Bäume entnommen werden, dann werden die ältesten Ringe von den am langsamsten wachsenden Bäumen stammen, da die schneller wachsenden Kohorten im Durchschnitt nicht lange genug überlebt haben, um beprobt zu werden. Diese Verzerrung verstärkt sich, je weiter man in der Zeit zurückgeht. Idealerweise können zur Minimierung der Verzerrung Proben an einem Standort mit unterschiedlichen Kohorten genommen werden.
- Der "*big tree selection bias*" (Brienen et al., 2012b) entsteht, wenn für eine Studie die größten Bäume in einer Population ausgewählt werden, so dass nur die am schnellsten

wachsenden Bäume innerhalb einer Population groß genug sind, um beprobt zu werden. Langsam wachsende, jüngere Individuen werden zu klein sein, aber langsam wachsende, ältere Bäume werden in die Stichprobe aufgenommen, was zu starken "scheinbaren" Wachstumssteigerungen in den letzten Zeiträumen führt. Es gilt daher ein breites Spektrum an Durchmessern zu beproben, um die Verzerrung möglichst gering zu halten.

- Der "*pre-death suppression bias*" (Wyckoff und Clark, 2002) wirkt in die entgegengesetzte Richtung und ergibt sich aus einem allmählichen Verlust der jüngsten, langsamen Wachstumsperioden aus der Jahrringstichprobe, wenn nur lebende Bäume beprobt werden. Aufgrund der deutlichen Verlangsamung der Wachstumsraten von Bäumen in den Jahren bis Jahrzehnten vor ihrem Absterben, können die Breiten der jüngsten Jahrringe, die die Ringe von absterbenden (aber derzeit noch lebenden) Individuen mit geringeren Wachstumsraten enthalten, kleiner sein als die Ringe aus der fernerer Vergangenheit. Eine Beprobung von bereits abgestorbenen Individuen und anschließende zeitliche Einordnung in die Population verhindert die Verzerrung. Gleichwohl ist dies in der Realität nur in seltenen Fällen durch vorhandene abgestorbene und nach wie vor verwertbare Individuen gegeben.

Zusammenfassend gilt es bei der Beprobung eine Vielzahl an Faktoren zu beachten. Neben den grundlegenden Anforderungen an den homogenen Standort können die weiteren aufgezeigten Faktoren zu irreführenden Schlussfolgerungen über die Auswirkungen von Umweltveränderungen führen. Durch die hohe Biodiversität tropischer Standorte und die damit verbundene, geringe Individuenanzahl einzelner Spezies an Beprobungsstandorten, ergeben sich für die Dendrowissenschaften damit zusätzliche Herausforderungen.

### 1.3 Beprobung und Datengewinnung

Sichtbar werden Zuwachsringmuster bei der Betrachtung des Stammquerschnitts. Die Informationsgewinnung erfolgt dabei mit Hilfe von kompletten Baumscheiben gefällter Bäume oder durch Kernbohrungen mit verschiedenen, entwickelten Zuwachsbohrern (Krottenthaler et al., 2015). Aufgrund verschiedener Unregelmäßigkeiten im Stammwachstum (z.B. nicht konzentrisches Wachstum/auskeilende Zuwachsringe) werden bei Studien mit Zuwachskernen meist mehrere Kerne verwendet, um eine, statistisch weniger verzerrte, Wachstumsmittelkurve bilden zu können. Die gewonnenen Proben werden zunächst für eine bessere Sichtbarmachung der Ringe bearbeitet. Dazu wird der Querschnitt in mehreren Schritten mit Schleifpapier abgeschliffen oder mit einem Skalpell ab geschlitzt. Danach kann jeder einzelne Zuwachsring, beginnend von der Waldkante der Probe bis hin zum Kern, vermessen und mittels crossdating datiert wird. Die Methode des crossdating beruht auf der Erkennung von synchronisierten Wachstumsreaktionen zwischen verschiedenen Radien eines Individuums, sowie der weiteren Synchronisation mit anderen Individuen desselben Beprobungsstandortes. Traditionell geschieht dies mit Hilfe eines Messtisches (z.B. Rinntech® Lintab™) in Verbindung mit einem Binokular, wobei in den letzten Jahren vermehrt digitale Messprogramme (z.B. Cybis CooRecorder) als Alternative in Betracht gekommen sind.

## 2. Zuwachsraten und daraus abgeleitete Kennzahlen und Muster

Die Analyse und Interpretation der beprobten Radien ist komplex und erfordert eine statistische Kontrolle der intrinsischen Veränderungen der Wachstumsraten des Baumdurchmessers, die mit dem Wachstum und dem Alter der Bäume und den unterschiedlichen Bestandsstrukturen auftreten. Bei Individuen einer Art, die an einem homogenen Standort wachsen, ist das Wachstum des Baumdurchmessers positiv mit dem Stammdurchmesser verbunden, nimmt aber mit dem Alter ab, nachdem das Spitzenwachstum erreicht wurde (Prior et al., 2012). Die Komplexität zeigt sich in mehrjährigen Beständen bzw.

natürlichen Standorten, in denen unterschiedlichste Kohorten sowie unterschiedlich schnelles Wachstum vorkommen. Selbst wenn die Wachstumsmuster der einzelnen Bäume identisch sind, ergeben sich dadurch signifikante Unterschiede der absoluten Zuwachsraten.

Durch Vermessung der jährlichen Zuwachszonen ergibt sich für jedes Individuum eine spezifische Abfolge an gemessenen Zuwächsen (*growth rates*, gemessen in cm/a), beginnend mit der ersten Zellreihe des Frühholzes bis hin zur letzten Zellreihe des Spätholzes. Der Mittelwert aller Zuwachsraten eines Individuums gibt dabei seinen durchschnittlichen jährlichen radialen Zuwachs an. Oft wird dieser Wert auch nach anschließender Verdopplung als das jährliche Durchmesserwachstum angegeben. Lebenslange Wachstumsverläufe (*lifetime growth trajectories*) einzelner Individuen können durch das Aufaddieren der einzelnen jährlichen Zuwachsraten, beginnend mit dem jeweiligen Probenkern, gewonnen werden.

Der Durchschnitt aller Zuwächse der einzelnen Individuen gibt wiederum die durchschnittlichen Zuwachsraten der beprobten Population sowie deren durchschnittlichen lebenslangen Wachstumsverlauf wieder. Dadurch können Wachstumscharakteristika von Standorten beschrieben werden, sowie unterschiedliche Standorte miteinander verglichen werden.

Neben den Zuwachsraten gibt es eine Vielzahl an weiteren Kennzahlen, die mit Hilfe der Zuwächse berechnet werden können. Dies sind z.B. der Grundflächenzuwachs (*basal area increment*, gemessen in  $\text{cm}^2/\text{a}$ ), der Holzvolumenzuwachs oder der Biomassezuwachs, welcher auch das Gewicht des jährlichen Zuwachses (auch Blätter, Äste und Wurzeln) berücksichtigt (Biondi and Queadan, 2008).

### 3. Jahrringmuster und Störungseinflüsse

#### 3.1 Ursachen von Variationen im Jahrringmuster

Die Treiber von Wachstumstrends sind statistisch schwer zu quantifizieren, da sie mit kovarianten Effekten anthropogener Umweltveränderungen, wie veränderter Sonneneinstrahlung, erhöhter Temperatur, veränderten Niederschlagsmustern, Stickstoffdeposition und CO<sub>2</sub>-Anstieg (Lewis et al., 2004), die eng mit dem Kalenderjahr korreliert sind, verwechselt werden. Ebenso korreliert das Kalenderjahr mit endogenen, entwicklungsbedingten (größen- und altersbedingten) Veränderungen bei einzelnen Bäumen, die die Bestandsdynamik und die Konkurrenz zwischen Bäumen weiter beeinflussen können (Bowman et al., 2013).

Jahrringmuster beinhalten Informationen über kurzfristige (z.B. innerhalb einiger Jahre) und langfristige (z.B. über Jahrhunderte hinweg) Wachstumsschwankungen, die durch die artspezifische Genetik, aber vor allem auch durch unterschiedliche mehrjährige Störungen und Fluktuationen der lokalen Umweltbedingungen hervorgerufen werden (Peters et al., 2015). Kurzfristige Jahrringbreitenschwankungen stehen oft im Zusammenhang mit klimatischen Oszillationen wie z.B. der Nordatlantischen Oszillation (NAO) (Piovesan und Schirone, 2000) oder der El Niño Southern Oscillation (ENSO) (Heinrich et al., 2009) und den damit einhergehenden, veränderten Niederschlagsmustern. Daneben sind es vor allem auch verschiedene Variationen der Lichtverhältnisse, meist hervorgerufen durch Dynamiken im Baumkronenbereich (*canopy dynamics*), die in Individuen zu veränderten Wachstumsraten führen (Baker und Bunyavejchewin, 2006). Langfristig gesehen können Änderungen der Wachstumsraten von Waldstandorten oder Waldökosystemen durch den Klimawandel zu Auswirkungen für den Kohlenstoffkreislauf führen, da die netto Kohlenstoffspeicherung in hohem Maße mit der Jahrringbreite korreliert (Bonan, 2008).

Zusammenfassend kann die Definition von Pickett und White (1985) herangezogen werden, die Störungen im Allgemeinen als jedes zuordenbare Ereignis bezeichnen, welches

Ökosysteme, Pflanzengemeinschaften oder Populationen stört und Veränderungen bei Ressourcenverfügbarkeit oder der physischen Umwelt hervorruft.

### 3.2 Jahrringe als Archiv für Störungseinflüsse

Wachstumsraten des sekundären Breitenwachstums können sich systematisch nach Störungen ändern, z. B. nach schweren Bränden, Insektenausbrüchen und Stürmen, nach denen das Wachstum der überlebenden Bäume zunächst stark ansteigt, sich aber allmählich verlangsamt, da die Konkurrenz zwischen den Bäumen um Licht, Wasser und Nährstoffe zunimmt (Ise und Moorcroft, 2008). Ansätze, um Änderungen im Wachstumsmuster aufzudecken und Störungseinflüsse zu rekonstruieren, sind vielfältig und seit vielen Jahren in der Dendroökologie verbreitet (Fraver und White, 2005).

Grundsätzlich können die Methoden in zwei verschiedene Kategorien eingeteilt werden:

- Methoden, die direkte Störungseinflüsse, wie etwa Reaktionsholz, Feuerverletzungen oder Harzkanäle, in Jahrringen von Bäumen auffinden und datieren
- Methoden, die indirekte Störungseinflüsse durch benachbarte Bäume im Jahrringmuster von untersuchten Individuen ausfindig machen

Teile der vorliegenden Thesis beschäftigt sich mit letzterem methodischen Ansatz, welcher im Generellen darauf basiert, dass durch Störungen bei benachbarten Bäumen verbesserte Konkurrenz- oder Lichtbedingungen zu einem positiven Wachstumsschub (genannt *release*) im Jahrringbreitenmuster des betrachteten Individuums führen (Lorimer und Frelich, 1989).

Neben einer rein optischen, nicht auf quantitativen Prinzipien nachvollziehbaren Bewertung von *releases* in Wachstumskurven, welche vor allem in älteren Studien (Fraver und White, 2005) verwendet wurde und zum Teil auch heute noch verwendet wird (Winter et al., 2002), setzten sich in den vergangenen Jahrzehnten verschiedene quantitative Bewertungstechniken durch, um dadurch vor allem auch eine bessere Vergleichbarkeit der Studien zu gewährleisten

(Altman et al., 2014). Jedoch benutzten unterschiedliche Studien teils sehr unterschiedliche Kriterien. So wurden von Rubino und McCarthy (2004) in einem *review* Artikel 28 verschiedene quantitative Kriterien zur Erkennung von releases gezählt. Zwar ähnelten sich dabei viele Methoden, jedoch wurden immer noch fünf grundsätzlich verschiedene Techniken, wie statische Kriterien oder Methoden mit laufendem Durchschnitt, klassifiziert. Seitdem haben sich zusätzlich weitere Techniken wie z.B. das häufig verwendete *boundary-line release criteria* von Black und Adams (2004) etabliert.

### 3.3 Das *radial growth averaging criteria*

Eine der grundlegendsten und praktikabelsten Methoden zur Rekonstruktion von releases, welches auf dem Prinzip des laufenden Durchschnitts basiert, bietet das von Nowacki und Abrams (1997) entwickelte *radial growth averaging criteria*. Dabei wird die prozentuale Wachstumsänderung (*growth change; %GC*) mithilfe zweier gleich langer Wachstumsperioden (in Jahren),  $M_1$  und  $M_2$ , ermittelt:

$$\%GC = \frac{(M_2 - M_1)}{M_1} * 100$$

$M_1$  beinhaltet dabei beispielsweise den Durchschnitt einer vorangestellten 10-jährigen Periode bis einschließlich des Betrachtungsjahres;  $M_2$  umfasst den Durchschnitt der nachfolgenden 10-jährigen Periode nach dem Betrachtungsjahr. Zu beachten gilt, dass bei der Kalkulation sowohl am Anfang als auch am Ende der Datenreihe (sprich der Jahrringbreitenkurve), für jeweils eine Länge der Periode (hier: 10 Jahre) keine Werte berechnet werden können.

Mit Hilfe individuell festgelegter Schwellenwerte für die ermittelten Wachstumsveränderungen können die Ergebnisse in verschiedene Kategorien eingeteilt werden. Nowacki und Abrams (1997) legten diese Schwellenwerte z.B. bei 25% und 50% für die Abgrenzung von *moderate releases* ( $25\% \leq \%GC < 50\%$ ) und *major releases* ( $\%GC > 50\%$ ) fest.

Der Vorteil der Methode besteht vor allem in ihrer breiten Anwendbarkeit, speziell auch bei einer geringen Anzahl von Proben. Da das radial growth averaging criteria lediglich die beiden zeitlich direkt aneinandergrenzenden Wachstumsperioden eines Individuums miteinander vergleicht, besteht auch nicht die Gefahr von Verzerrungen durch Einflüsse der Populationsökologie auf die Kalkulation (Black und Abrams, 2004).

Trotz der generellen Einfachheit der Methode können individuelle Anpassungen von verschiedenen Parametern des „radial growth averaging criteria“ helfen die Formel für verschieden Fragestellungen zu justieren. Änderungen können dabei erfolgen bei:

1. den festgelegten Schwellenwerten der prozentualen Wachstumsveränderungen, um *releases* in unterschiedliche Kategorien zuordnen zu können;
2. der Länge der Perioden  $M_1$  und  $M_2$ , welche die Länge des laufenden Durchschnitts festlegen;
3. dem Mindestwert an aufeinanderfolgenden Jahren oberhalb eines Schwellenwertes, damit ein *release* als solcher bewertet werden kann;
4. dem Mindestabstand an Jahren nach einem *release*, bevor ein nächstes *release* Ereignis gefunden werden kann

Einschränkend gilt zu beachten, dass aufgrund der Art der Kalkulation, welche nur Wachstumsraten innerhalb der festgelegten Perioden  $M_1$  und  $M_2$  berücksichtigt, auch tatsächlich vorhandene *releases* übersehen werden können und falsche *releases* wahrgenommen werden können (Black und Abrams, 2004; Fraver und White, 2005). Letzteres gilt vor allem, wenn die Methode auf einen nicht normalverteilten Datensatz angewendet wird. Dies kann in Jahrringkurven vor allem durch fehlende Werte infolge von fehlenden Jahrringen gegeben sein. In solchen Fällen raten Rubino and McCarthy (2004) zur Verwendung eines laufenden Medianes anstelle des laufenden Durchschnitts. Nichtsdestotrotz kann es dadurch sein, dass die Wachstumsveränderungen zwischen den festgelegten Perioden  $M_1$  und  $M_2$  nicht vollständig berücksichtigt werden (Duckenbrod, 2005).

Wenngleich neuere und komplexere Methoden wie das *boundary-line release criteria* von Black und Adams (2004) entwickelt wurden, ist das *radial growth averaging criteria* -besonders für kleine Populationen und für Untersuchungen an Arten zu deren Wachstumsverhalten und Populationsökologie wenig bekannt ist - immer noch ein hochgradig geeignetes Werkzeug, um *releases* in Individuen zu rekonstruieren. Da dies insbesondere auf tropische Beprobungsstandorte zutrifft, wurde das *radial growth averaging criteria* nachfolgend verwendet.

# Kapitel III

## Überblick über den Naturraum der Untersuchungsstandorte



Abbildung der vorherigen Seite: Die Lage Brasiliens in Südamerika sowie die Biome Brasiliens. (erstellt und zur Verfügung gestellt von Stefan Krottenthaler)

## 1. Großräumliche Einordnung

Die Untersuchungsgebiete der vorliegenden Studien erstrecken sich über verschiedene Teile Brasiliens. Als flächenmäßig fünftgrößtes Land der Erde erstreckt sich Brasilien über einen Bereich geografischer Breite von 5°N bis 33,5°S und 34,5°W-73,5°W geografischer Länge. Durch diese enorme Ausdehnung lassen sich mehrere Biome über diesen Bereich hinweg ausmachen. Ein Biom ist nach Walter und Box (1976) die „Grundeinheit der großen ökologischen Systeme“. Es handelt sich dabei um unüberschaubare Landschaftseinheiten mit charakteristischer Vegetation und Fauna, welche durch einen einheitlichen Klimatyp (Zonobiom), Bodentyp (Pedobiom) oder durch ein Gebirgsmassiv (Orobiom) geprägt sind. Zudem gibt es z.B. innerhalb der Zonobiome neun verschiedene Typen (Bsp.: Äquatorial), welche wiederum in weitere (Sub-)Biome unterteilt werden (Bsp.: tropischer Strauch- und Laubwald).

Auf der Fläche Brasiliens lassen sich demzufolge sechs verschiedene Biome ausmachen: Das flächenmäßig größte davon, der tropische Regenwald des Amazonasgebietes; das nordöstliche Trockengebiet Caatinga; die zentralbrasilianische Savannenlandschaft Cerrado; das sumpftartige Pantanal, welches sich bis nach Bolivien und Paraguay erstreckt; der Atlantische Regenwald entlang der Küste und der anschließenden Küstengebirge, sowie ein kleiner Anteil Steppe, namentlich Pampa, im Süden. Der Bundesstaat São Paulo – als Hauptort der Beprobungsstandorte – wird dabei von den Biomen des Cerrado im Norden und Westen, als auch vom Atlantischen Regenwald im Osten und Süden geprägt. Jedoch täuscht die Darstellung darüber hinweg, dass bereits weite Teile des Bundesstaates vom Naturraum hin zum Kulturräum, etwa durch Gewinnung landwirtschaftlicher Flächen oder durch Siedlungsgebiete, transformiert wurden und daher nicht mehr der gezeigten Einteilung entsprechen. Vom Biom des Cerrado sind z.B. weniger als 7% erhalten. Gegenwärtig existieren also nur mehr Reste der ursprünglichen Vegetationsbedeckung, welche zudem hochgradig fragmentiert in der Landschaft abgebildet werden. Myers et al. (2000) erklärten beide Biome als zwei von weltweit nur 35 besonders schützenswerten Standorten, sog.

Biodiversity hotspots. Sowohl der Atlantische Regenwald als auch der Cerrado sind von einer hohen Artenvielfalt und hohem Endemismus, bei gleichzeitigem markantem Flächenverlust, gekennzeichnet.

Die Biome der tropischen Wälder erfüllen wichtige Funktionen, darunter die Produktion von Holz, Brennholz und Nicht-Holz-Waldprodukten, sowie soziale Funktionen, indem sie der lokalen Bevölkerung und Kultur als Lebensgrundlage dienen (Montagini und Jordan, 2005). Weitere wichtige Aspekte sind die vielfältigen Umweltfunktionen der Tropenwälder, wie z.B. der Einfluss auf die globalen Wasserkreisläufe - die Evapotranspiration aus den Tropenwäldern trägt sowohl in höheren Breiten als auch innerhalb der Tropen zum Niederschlag bei (Avisar und Werth, 2005). Tropische Ökosysteme sind Gebiete mit großer globaler Biodiversität und enthalten mehr als die Hälfte aller weltweit beschriebenen Arten (Groombridge und Jenkins, 2002). Darüber hinaus spielen tropische Wälder eine Schlüsselrolle im globalen Kohlenstoffkreislauf, da sie für 32 % der terrestrischen Nettokohlenstoffvorräte und Primärproduktivität verantwortlich sind (Bonan 2008). In tropischen Regionen sind Ökosysteme und sozioökonomische Kulturen zunehmend von einer hohen Anfälligkeit gegenüber extremen Klimaereignissen, Entwaldung und Bevölkerungswachstum betroffen.

Gerade wegen der geringen verbliebenen Flächen an ursprünglicher Vegetationsbedeckung in diesen, für das globale Klimasystem so wichtigen Biomen, sowie der hohen Artenvielfalt an Bäumen, die zu weiten Teilen bisher nicht für dendroökologische Zwecke untersucht wurden, erscheint eine genauere Betrachtung von besonderem Interesse. Dieses Problem der unzureichenden Kenntnis der ökologischen Zusammenhänge bei gleichzeitigem Verlust von großen Teilen dieser Biome beschränkt sich dabei nicht nur auf das Gebiet Brasiliens oder Südamerikas, sondern betrifft ebenso die tropischen Regionen Afrikas und Asiens (Fichtler, 2017).

## 2. Der Cerrado

Der brasilianische Cerrado ist eine Tropische Savannenlandschaft, welche weltweit zwischen 15 und 24,6x10<sup>6</sup>km<sup>2</sup> der Erdoberfläche, verteilt auf die Kontinente Afrika, Asien und Südamerika, einnimmt (Cardoso da Silva und Bates, 2002). Viele Menschen verbinden mit ihnen eine einzigartige und reichhaltige Zusammensetzung an exotischer Tierwelt. Trotzdem standen diese Ökosysteme bis vor kurzem im Schatten der tropischen Regenwälder, wenn es sich um Aspekte des Naturschutzes handelte (Myers et al., 2000). Das einzige Savannengebiet, welches zu den 25 Hotspots der Biodiversität der Erde gehört, ist der zentralsüdamerikanische Cerrado. Er ist das größte, artenreichste, aber wahrscheinlich auch das gefährdetste Savannengebiet der Erde.

Im ursprünglichen Zustand lässt sich der Cerrado als Mosaik aus Savanne (72%) und Wald(-übergangs-)gesellschaften (28%) beschreiben (Cardoso da Silva & Bates 2002). Je nach geografischer Positionierung ist mehr das Eine oder das Andere stärker ausgeprägt. Betrachtet man das Beispiel São Paulo, so erkennt man die Vermischung von Fragmenten des Cerrado mit dem Atlantischen Regenwald. Ein Blick auf die Lage des Bioms in Bezug auf die umliegenden Biome lässt dabei grundsätzliche Tendenzen ableiten: So ist der Cerrado im Nordwesten und Südosten mit den zwei großen tropischen Waldgebieten, dem Amazonas Regenwald und dem Atlantischen Regenwald, verzahnt. An den Nordöstlichen und Südwestlichen Grenzen ergeben sich Übergangszonen mit den eher trocken geprägten Biomen der Caatinga und des Pantanal. Wie bei allen scheinbaren Grenzen und festgelegten Räumen in der Natur handelt es sich also immer um sukzessive, und keineswegs lineare Übergänge, sowie heterogen durchsetzte Landschaftsstrukturen. Hauptfaktor für die unterschiedlichen Ausprägungen ist die Niederschlagsmenge im Jahresverlauf. Die Gemeinsamkeit aller Savannengebiete ist die sommerliche Regenzeit, die allerdings je nach Lage in zeitlicher Dauer und Intensität variiert.

Am Beispiel des Untersuchungsstandortes Vassununga, welcher im Übergangsbereich zum Atlantischen Regenwald im Bundesstaat São Paulo liegt, erkennt man eine markant

ausgeprägte Regenzeit von September bis April mit monatlichen Niederschlagswerten von über 100mm. Der Gesamtwert von 1461mm weist dabei bereits einen sehr hohen Wert für ein Cerrado Gebiete auf. Die Untergrenze des Regenfalls im Cerrado wird beispielsweise im Übergangsbereich zur Caatinga mit weniger als 800mm jährlich erreicht. Die Temperatur schwankt im jährlichen Verlauf zwischen 18-28°C.

Der zentrale Teil des Cerrado liegt auf einem Plateau, dem brasilianischen Bergland, aus altem Kristallingestein oder Blöcken aus Sedimentgestein, in Höhen zwischen 500 und 1700m. Der gesamte Bereich liegt auf dem brasilianischen Schild, der seit rund 500Mio. Jahren keine tektonischen Einflüsse mehr erfahren hat. Als Folge dessen sind die erdgeschichtlich alten Böden tief verwittert, sauer und häufig mit hohen Aluminiumkonzentrationen belastet (Furley und Ratter, 1988).

Es zeigt sich insgesamt, dass der Cerrado sowohl große Übergangsbereiche mit den angrenzenden Biomen bildet als auch innerhalb seines Gebietes, aufgrund unterschiedlicher geomorphologischer Oberflächenformung oder Bodenbeschaffenheit, ein sehr heterogenes Biom darstellt. Dies liegt nicht zuletzt auch an Interaktionen der Vegetation des Cerrado mit der Vegetation des Amazonas Regenwaldes. Während Warmzeiten breitete sich der Regenwald nach Süden in ehemalige Cerrado Gebiete aus, während einer Kaltzeit trat genau das Gegenteil ein. Durch dieses Wechselspiel kam es zu einer mehrmaligen Durchmischung beider Biome (Prance, 1982). Dadurch lassen sich die in den nachfolgend dargestellten Studien untersuchten Arten bis heute in beiden Biomen finden.

### **3. Der Atlantische Regenwald**

Nach dem Amazonas Regenwald ist der Atlantische Regenwald, im brasilianischen „Mata Atlântica“ genannt, das zweitgrößte Waldgebiet Brasiliens. Er besteht hauptsächlich aus dem Regenwald entlang der Küste und der Küstengebirgskette „Serra do Mar“ vom Nordosten bis in den Süden und dem Atlantischen halbhimmergrünen Wald der Teile des Zentralplateaus

sowie das südliche Landesinnere bedeckt (Oliveira-Filho und Fontes, 2000). Die beiden Gebiete unterscheiden sich hinsichtlich ihres jährlichen Niederschlagregimes: Während der Regenwald ganzjährig humide Bedingungen erfährt, gibt es im Bereich des halbbimmergrünen Waldes normalerweise jedes Jahr (April-September) eine markante Trockenzeit (Morellato und Haddad, 2000). Daneben gibt es noch einige Sonderstandorte wie Mangrovenwälder, *restingas* (Küstenwälder und Gebüsch auf sandigem Untergrund), *campo rupestre* (hoch gelegene Grasländer) und *brejos* (Feuchtwälder, die durch Steigungsregen in eigentlich halbwüstenartigen Gebieten im Nordosten Brasiliens zu finden sind) (Tabarelli et al., 2005).

Die Ursprüngliche Ausdehnung der Mata Atlântica betrug über 1,2 Millionen km<sup>2</sup> (Collins, 1990), wohingegen heute nur noch rund 7,5% dieser Fläche erhalten sind. Nicht zuletzt die Gründung von über 3000 Städten auf der Fläche des Bioms, unter denen sich z.B. São Paulo und Rio de Janeiro befinden, mit über 100 Millionen Einwohnern, verursachte diesen Transformationsprozess. Da der Atlantische Regenwald lange Zeit nicht im Fokus des Forschungsinteresses war, herrscht z.T. eine dünne Informationslage über die ursprünglichen Kennzahlen dieses Bioms zu Zeiten der Ankunft der ersten Europäer (Morellato und Haddad, 2000). Es ist also davon auszugehen, dass viele Arten bereits ausgelöscht wurden, bevor sie durch die Wissenschaft überhaupt beschrieben werden konnten. Im Laufe der Erdgeschichte wurde die Mata Atlântica, ebenso wie der Cerrado, immer wieder mit anderen südamerikanischen Waldgebieten verbunden (z.B. Amazonas Regenwald) und erlebte so wiederholt einen Austausch mit Spezies anderer Biome.

Die enorme Artenvielfalt lässt sich aber auch räumlich auf die enorme Nord-Süd Erstreckung von über 29° geografischer Breite zurückführen, wodurch sich das gesamte Gebiet über zwei Klimazonen, Tropen und Subtropen, erstreckt. Obwohl die Ost-West Erstreckung deutlich geringer ist, spielt auch diese, vor allem in Bezug auf die Niederschläge, eine signifikante Rolle. Während Küstengebiete bis zu 4000mm Niederschlag pro Jahr verzeichnen, können eher inländisch, im Regenschatten gelegene Bereiche deutlich geringere Werte um 1000mm aufweisen (Câmara, 2003). Als weiterer Faktor für die Biodiversität und den hohen Anteil an

Endemismus spielt das Relief eine entscheidende Rolle, da in der Küstenkette Serra do Mar durchschnittlich eine Höhe zwischen 800 und 1300m erreicht wird. Das stark gegliederte Terrain, sowie die unterschiedlichen Expositionen begünstigten eine diverse Artenbildung im Laufe der Zeit. Zudem sind es gerade diese Landstriche, welche heutzutage die Gebiete mit den größten zusammenhängenden noch erhaltenen Wäldern sind, da eine Bewirtschaftung durch den Menschen durch die hohe Reliefenergie stark erschwert wurde (Silva et al. 2007). Andere verbliebene Gebiete der Mata Atlântica sind nach Ribeiro et al. (2009) durch eine hohe Fragmentierung gekennzeichnet, die sich in drei Facetten besonders zeigt: (1) Die einzelnen Fragmente sind zu 80% kleiner als 50ha; (2) Die Hälfte der verbliebenen Waldfläche befindet sich weniger als 100m vom Waldrand entfernt; (3) Die durchschnittliche Entfernung zwischen den einzelnen Fragmenten ist mit 1440m beträchtlich. Diese Zahlen decken im Allgemeinen eine sehr bedrohliche Situation für den Atlantischen Regenwald auf, da alle drei Faktoren ein Erhaltungsmanagement der verbliebenen Waldfläche erschweren.

Die beschriebene Fragmentierung, die Bedeutung des Bioms für das lokale und globale Klimasystem, sowie der seit Jahrhunderten vorherrschende Nutzungsdruck durch den Menschen unterstreichen das Potential der Mata Atlântica für Jahrringstudien, insbesondere im Zusammenhang mit natürlichen und anthropogen hervorgerufenen Störungseinflüssen auf das Baumwachstum.

#### **4. Der Amazonas Regenwald**

Das Biom des Amazonas Regenwaldes war – gleichwohl seiner fundamentalen Wichtigkeit für das globale Öko- und Klimasystem – nur teilweise im Rahmen einer der vorliegenden Studien berücksichtigt. Daher wird an dieser Stelle nur verkürzt auf die wichtigsten Rahmenbedingungen für die Jahrringforschung hingewiesen.

Die Wälder Amazoniens bedeckten zur Jahrtausendwende noch ca. 5,4 Millionen km<sup>2</sup>, was in etwa 87% ihrer ursprünglichen Ausdehnung waren, wovon ca. 62% der Fläche auf das Gebiet

Brasiliens entfielen (Malhi et al., 2008). Seitdem haben sich die jährlichen Abholzungsraten zwischen über 25.000km<sup>2</sup> bis leicht unter 5.000km<sup>2</sup> bewegt. Der Amazonas Regenwald beherbergt ca. ein Viertel der terrestrischen Arten der Welt und ist verantwortlich für etwa 15% der globalen terrestrischen Photosynthese. Verdunstung und Kondensation über Amazonien sind Motoren der globalen atmosphärischen Zirkulation, mit nachgelagerten Auswirkungen auf die Niederschläge über Südamerika und weiter entfernt über die globale Zirkulation. Daher kann ihre Abholzung selbst ein Treiber des Klimawandels und eine positive Rückkopplung auf den anthropogen verursachten Klimawandel sein.

Der Niederschlag in der Trockenzeit, einer der entscheidendsten für die Bestimmung von Jahrringmustern, wird häufiger durch lokal erzeugte Konvektion angetrieben und wird vermutlich zukünftig noch stärker von der fortschreitenden Abholzung beeinflusst werden. Durch den Verlust von Waldfläche kommt es zu verringerter Bewölkung und erhöhter Sonneneinstrahlung, bei gleichzeitig erhöhter Reflexion der Landoberfläche.

# Kapitel IV

*Einordnung und neuartiger Beitrag der durchgeführten Studien im Gesamtkontext der tropischen Jahrringforschung*



Abbildung der vorherigen Seite: Die technische Ausstattung für die Beprobung am Standort Carlos Botelho in der Mata Atlântica

Aufgrund der dargestellten Grundlagen der Kapitel I – III lässt sich der Gesamtkontext der nachfolgenden Studien in den Kapiteln V – VII und die damit verbundenen neuen dendroökologischen Forschungserkenntnisse wie folgt skizzieren:

### **Forschungsgebiet**

Die Studien wurden ausschließlich an Individuen tropischer Wälder bzw. tropischer Waldfragmente durchgeführt, welche sich – bis auf vereinzelte forstwirtschaftliche Tätigkeiten in den vergangenen Jahrzehnten – derzeit weitestgehend in naturnahem Zustand befinden. Die Studien leisten damit einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der Umwelt-Wachstumsbeziehungen tropischer Baumarten im Kontext der jeweiligen Biome. Sowohl der Cerrado als auch die Mata Atlântica sind aus ökologischer Sicht besonders wertvoll (Myers et al., 2000), in ihrem flächenmäßigen Bestand hochgradig bedroht und im dendroökologischen Forschungsumfeld bisher unterrepräsentiert (Fichtler, 2017).

### **Forschungsmethodik**

Für die Beprobung der einzelnen Individuen wurde in weiten Teilen erstmalig ein speziell entwickelter Kernbohrer (Krottenthaler et al., 2015) im Forschungseinsatz an tropischen Bäumen verwendet. Dies ermöglichte, dass fast alle Individuen, unabhängig von Alter und Stammdurchmesser, beprobt werden konnten. Zusammen mit dem grundsätzlichen Verzicht auf Dauerbeprobungsflächen gewährleistet dies für die vorliegenden Studien die maximal mögliche Reduzierung der bekannten Beprobungsverzerrungen (Bowman et al., 2013).

Die durchgeführten Laborarbeiten (Probenaufbereitung) und die Anwendung der für die gemäßigten Breiten existierenden Methoden der Dendrochronologie (statistische Aufbereitung, Chronologien) wurden kritisch hinterfragt und auf die Bedürfnisse der tropischen Dendrowissenschaften angepasst.

## Forschungsergebnisse

Die untersuchten Baumarten der Familien *Hymenaea*, *Cariniana* und *Aspidosperma* wurden bisher nur für vereinzelte Fragestellungen dendroökologischer Untersuchungen herangezogen und weisen insbesondere für das Verständnis des jährlichen sekundären Zuwachsmusters noch vielfältige Lücken auf (Lisi et al., 2008). Grundsätzlich haben alle beprobten Arten hohes Potential für weiterführende dendroökologische Studien durch ihr weitläufiges Verbreitungsgebiet und die bisher bekannten Altersstrukturen bewiesen.

Die nachfolgenden Studien setzten sich daher das Ziel, durch neuartige Erkenntnisse in den Bereichen

- Holzanatomie, speziell unter dendrochronologischen Gesichtspunkten,
- mikroklimatische Wachstumseinflüsse im lebenslangen Wachstumsmuster,
- räumliche Altersstrukturen an Biom übergreifenden Standorten und
- durch Konkurrenz bedingte Störungseinflüsse auf das Wachstumsmuster,

ein tieferes Verständnis für die Wachstumsfaktoren und Wachstumsmuster der jeweiligen Arten sowie der grundsätzlichen Treiber tropischen Baumwachstums zu erlangen.

## Literaturverzeichnis für Kapitel I - IV:

- ALTMAN, J.; FIBICH, P.; DOLEZAL, J.; AAKALA, T. (2014): TRADER: a package for tree ring analysis of disturbance events in R. *Dendrochronologia* 32, S. 107–112.
- AVISSAR, R.; WERTH, D. (2005): Global hydroclimatological teleconnections resulting from tropical deforestation. *Journal of Hydrometeorology* 6(2), S. 134–145.
- BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; OLIVER, C.; ASHTON, P. (2005): Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand. *Ecological Monographs* 75, S. 317–343.
- BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S. (2006): Suppression, release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22, S. 521–529.
- BIONDI, F.; QEADAN, F. (2008): A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64, S. 81–96.
- BLACK, B.A.; ABRAMS, M.D. (2004): Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia* 22, S. 31–42.
- BONAN, G.B. (2008): Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefit of forests. *Science* 320, S. 1444–1449.
- BOWMAN, D.; BRIENEN, R.; GLOOR, E.; PHILIPPS, O.; PRIOR, L. (2013): Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science* 18, S. 11–17.
- BRIENEN, R.J.W.; ZUIDEMA, P.A. (2005): Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146, S. 1–12.
- BRIENEN, R.J.W.; ZUIDEMA, P.A. (2006): Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* 94, S. 481–493.
- BRIENEN, R.J.W.; HELLE, G.; PONS, T.L.; GUYOTE, J.-L.; GLOOR, M. (2012a): Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Niño-Southern Oscillation variability. *PNAS* 109, S. 16957–16962.
- BRIENEN, R.J.; GLOOR, E.; ZUIDEMA, P.A. (2012b): Detecting evidence for CO<sub>2</sub> fertilization from tree ring studies: The potential role of sampling biases. *Global Biogeochemical Cycles* 26(1).

- BRIFFA, K.R.; MELVIN, T.M. (2011): A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. *Dendroclimatology Dordrecht*, S.113-145.
- CÂMARA, I. G. (2003): Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: Galindo-Real, C. u. I. G. Câmara (Hrsg.): *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity, Status, Threats and Outlook*. – Washington, S. 31–42.
- CANHAM, C.D.; DENSLOW, J.S.; PLATT, W.J.; RUNKLE, J.R.; SPIES, T.A.; WHITE, P.S. (1990): Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20, S. 620–631.
- CARDOSO DA SILVA, J M.; BATES, J.M. (2002): Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot: the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. *BioScience* 52(3), S. 225–234.
- CHERUBINI, P.; GÄRTNER, H.; ESPER, J.; DOBBERTIN, M.K.; KAISER, K.F.; RIGLING, A.; TREYDTE, K.; ZIMMERMANN, N.E.; BRÄKER, O.U. (2004): Jahrringe als Archive für interdisziplinäre Umweltforschung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 155, S. 162–168.
- CLARK, D. A.; CLARK, D. B. (2011): Assessing tropical forests' climatic sensitivities with long-term data. *Biotropica* 43(1), S. 31–40.
- COLLINS, M. (1990): *The last rain forests*. London.
- DEZZEO, N.; WORBES, M.; ISHII, I.; HERRERA, R. (2003): Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecology* 168, S. 165–175.
- DÜNISCH, O.; MONTÓIA, V. R.; BAUCH, J. (2003): Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* 17(3), S. 244–250.
- DRUCKENBROD, D.L. (2005): Dendroecological reconstructions of forest disturbance history using time-series analysis with intervention detection. *Canadian Journal of Forest Research* 35, S. 868–876.
- FICHTLER, E. (2017): Dendroclimatology using tropical broad-leaved tree species—a review. *Erdkunde* 71, S. 5–22.
- FICHTLER, E.; HELLE, G.; WORBES, M. (2010). Stable-carbon isotope time series from tropical tree rings indicate a precipitation signal. *Tree-Ring Research* 66(1), S. 35–49.

- FRAVER, S.; WHITE, A. S. (2005): Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 35, S. 1648–1656.
- FRIEDRICH, M.; REMMELE, S.; KROMER, B.; HOFMANN, J.; SPURK, M.; KAISER, K.F.; ORCEL, C.; KÜPPERS, M. (2004): The 12,460-year Hohenheim oak and pine tree-ring chronology from central Europe—a unique annual record for radiocarbon calibration and paleoenvironment reconstructions. *Radiocarbon* 46, S. 1111–1122.
- FRITTS, H. (1976): *Tree rings and climate*. London.
- FURLEY, P.A.; RATTER, J.A. (1988): Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* 15, S. 97–108.
- GENTRY, A.H. (1988): Tree species richness in Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, S.156–159.
- GROOMBRIDGE, B.; JENKINS, M.D.; JENKINS, M. (2002): *World atlas of biodiversity: earth's living resources in the 21st century*. Berkeley, Los Angeles, London.
- HEINRICH, I.; WEIDNER, K.; HELLE, G.; VOS, H.; LINDESAY, J.; BANKS, J. C. (2009): Interdecadal modulation of the relationship between ENSO, IPO and precipitation: insights from tree rings in Australia. *Climate dynamics* 33(1), S. 63–73.
- HÉRAULT, B.; BACHELOT, B.; POORTER, L.; ROSSI, V.; BONGERS, F.; CHAVE, J.; PAINE, C.E.T.; WAGNER, F.; BARALOTO, C. (2011): Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology* 99, S. 1431–1440.
- ISE, T.; MOORCROFT, P R. (2008): Quantifying local factors in medium-frequency trends of tree ring records: Case study in Canadian boreal forests. *Forest ecology and management* 256(1-2), S. 99–105.
- KANNER, L.C.; BURNS, S.J.; CHENG, H.; EDWARDS, R.L.; VUILLE, M. (2013): High-resolution variability of the South American summer monsoon over the last seven millennia: insights from a speleothem record from the central Peruvian Andes. *Quaternary Science Reviews* 75, S. 1–10.
- KREPKOWSKI, J.; BRÄUNING, A.; GEBREKIRSTOS, A. (2012): Growth dynamics and potential for cross-dating and multi century climate reconstruction of *Podocarpus falcatus* in Ethiopia. *Dendrochronologia* 30, S. 257–265.
- KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; HELLE, G.; LOCOSSELLI, G.M.; CECCANTINI, G.; ALTMAN, J.; SVOBODA, M.; DOLEZAL, J.; SCHLESER, G.; ANHUF, D. (2015): A power-driven increment borer for sampling high-density tropical wood. *Dendrochronologia* 36, S. 40–44.

- LEWIS, S.L.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L. (2004): Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443), S. 437–462.
- LISI, C.S.; TOMAZELLO, M.; BOTOSSO, P.C.; ROIG, F.A.; MARIA, V.R.B.; FERREIRA-FEDELE, L.; VOIGT, A.R.A. (2008): Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *IAWA Journal* 29(2), S. 189–207.
- LORIMER, C.G.; FRELICH, L.E. (1989): A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19, S. 651–663.
- MALHI, Y.; ROBERTS, J.T.; BETTS, R.A.; KILLEEN, T.J.; LI, W.; NOBRE, C.A. (2008): Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319(5860), S. 169–172.
- MATYSSEK, R.; FROMM, J.; RENNENBERG, H.; ROLOFF, A. (2010): *Biologie der Bäume: Von der Zelle zur globalen Ebene*. Stuttgart.
- MCCARROLL, D. AND LOADER, N.J. (2004): Stable isotopes in tree rings. In: *Quaternary Science Reviews* 23, S. 771–801.
- MONTAGINI, F.; JORDAN, C.F. (2005): *Tropical forest ecology: the basis for conservation and management*. Berlin, Heidelberg.
- MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. (2000): Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32, S. 786–792.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; DA FONSECA, G.A.; KENT, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772), S. 853–858.
- NASH, S.E. (1999): A cutting-date estimation technique for ponderosa pine and Douglas fir wood specimens. *American Antiquity* 62, S. 260–272.
- NOCK, C.A.; BAKER, P.J.; WANER, W.; LEIS, A.; GRABNER, M.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; HIETZ, P. (2011): Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology* 17(2), S. 1049–1063.
- NOWACKI, G.J.; ABRAMS, M.D. (1997): Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67(2), S. 225–249.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. (2000): Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 34, S. 793–810.
- PETERS, R.L.; GROENENDIJK, P.; VLAM, M.; ZUIDEMA, P.A. (2015): Detecting long-term growth trends using tree rings: a critical evaluation of methods. *Global Change Biology* 21, S. 2040–2054.
- PHILLIPS, O. L.; HIGUCHI, N.; VIEIRA, S.; BAKER, T.R.; CHAO, K.J.; LEWIS, S.L. (2009): Changes in Amazonian forest biomass, dynamics, and composition, 1980–2002. *Geophysical Monograph Series* 186, S. 373–87.
- PICKETT, S.; WHITE, P.S. (1985): *Natural disturbance and patch dynamics: an introduction*. Orlando.
- PIOVESAN, G.; SCHIRONE, B. (2000): Winter North Atlantic oscillation effects on the tree rings of the Italian beech (*Fagus sylvatica* L.). *International Journal of Biometeorology* 44(3), S. 121–127.
- PRANCE, G.T. (1982): A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neotropics. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 69, S. 594–624.
- PRIOR, L.D.; GRIERSON, P.F.; MCCAW, W.L.; TNG, D.Y.; NICHOLS, S.C.; BOWMAN, D.M. (2012): Variation in stem radial growth of the Australian conifer, *Callitris columellaris*, across the world's driest and least fertile vegetated continent. *Trees* 26(4), S. 1169–1179.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. (2009): The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, S. 1141–1153.
- ROZENDAAL, D.M.A.; ZUIDEMA, P.A. (2011): Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25, S. 3–16.
- RUBINO, D.L.; MCCARTHY, B.C. (2004): Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21, S. 97–115.
- SARTON, G. (1954): When was tree-ring analysis discovered?. *Isis* 45, S. 383–384.
- SCHOLLAEN, K.; HEINRICH, I.; NEUWIRTH, B.; KRUSIC, P.J.; D'ARRIGO, R.D.; KARYANTO, O.; HELLE, G. (2013): Multiple tree-ring chronologies (ring width,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$ ) reveal dry and rainy season signals of rainfall in Indonesia. *Quaternary Science Reviews* 73, S. 170–181.

- SCHÖNGART, J.; JUNK, W.; J., PIEDADE, M.T.F.; AYRES, J.M.; HÜTTERMANN, A.; WORBES, M. (2004): Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* 10(5), S. 683–692.
- SCHWEINGRUBER, F.H. (1983): *Der Jahrring*. Bern.
- SCHWEINGRUBER, F.H. (1996): Dendrochronologie – ein jahrgenauer Maßstab zur Entschlüsselung der Umwelt- und Menschheitsgeschichte. *Naturwissenschaften* 83, S. 370–377.
- SILVA, W.G.S.; METZGER, J.P.; SIMOES, S.; SIMONETTI, C. (2007): Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology* 67, S. 403–411.
- SPEER, J. H. (2010): *Fundamentals of tree-ring research*. Tucson.
- SPIECKER, H. (1999): Overview of recent growth trends in European forests. *Forest Growth Responses to the Pollution Climate of the 21st Century*, S. 33–46.
- TABARELLI, M.; PINTO, L.P.; SILVA, J.M.C.; HIROTA, M.; BEDE, L. (2005): Biodiversity Conservation in Brazil's Atlantic Forest. *Conservation Biology* 19, S. 695–700.
- THOMPSON, L.G.; DAVIS, M.E.; MOSLEY-THOMPSON, E.; SOWERS, T.A.; HENDERSON, K.A.; ZAGORODNOV, V.S.; LIN, P.-N.; MIKHALENKO, V.N.; CAMPEN, R.K.; BOLZAN, J.F.; COLEDAI, J.; FRANCOU, B. (1998): A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores. *Science* 282, S. 1858–1864.
- TIERNEY, J.E.; ABRAM, N.J.; ANCHUKAITIS, K.J.; EVANS, M.N.; GIRY, C.; KILBOURNE, K.H.; SAENGER, C.P.; WU, H.C.; ZINKE, J. (2015): Tropical sea surface temperatures for the past four centuries reconstructed from coral archives. *Paleoceanography* 30, S. 226–252.
- VLAM, M.; BAKER, P.J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; MOHREN, G.M.J.; ZUIDEMA, P.A. (2014): Understanding recruitment failure in tropical tree species: Insights from a tree-ring study. *Forest Ecology and Management* 312, S. 108–116.
- WEISKITTEL, A.R.; HANN, D.W.; KERSHAW JR, J.A.; VANCLAY, J.K. (2011): *Forest growth and yield modelling*. Hoboken.
- WALTER, H.; BOX, E. (1976): Global classification of natural terrestrial ecosystems. *Vegetatio* 32(2), S. 75–81.

- WINTER, L.E.; BRUBAKER, L.B.; FRANKLIN, J.F.; MILLER, E.A.; DEWITT, D.Q. (2002): Initiation of an old-growth Douglas-fir stand in the Pacific Northwest: a reconstruction from tree-ring records. *Canadian Journal of Forest Research* 32(6), S. 1039–1056.
- WORBES, M. (1999a): How Old are Tropical Trees? the Persistence of a Myth. *IAWA Journal* 20, S. 255–260.
- WORBES, M. (1999b): Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of ecology* 87, S. 391–403.
- WORBES, M. (2002): One hundred years of tree-ring research in the tropics- a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20, S. 217–231.
- WORBES, M. (2010): Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. *Amazonian Floodplain Forests*. S. 329–346.
- WYCKOFF, P.H.; CLARK, J.S. (2002): The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology* 90(4), S. 604–615.
- ZUIDEMA, P.A.; BAKER P.J.; GROENENDIJK, P.; SCHIPPERS, P.; VAN DER SLEEN, P.; VLAM, M.; STERCK, F. (2013): Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18, S. 1360–1385.

# Kapitel V

LOCOSSELLI, G.M.; KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; ANHUF, D.;  
CECCANTINI, G. (2017): Age and growth rate of congeneric tree  
species (*Hymenaea* spp. – Leguminosae) inhabiting different  
tropical biomes. *Erdkunde* 71(1), S. 45-57.  
<https://doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.03>



Abbildung der vorherigen Seite: Fotocollage der Probenentnahme an einem Individuum von *Hymenaea courbaril* am Standort Estação Ecológica de Caetetus mit Hilfe eines motorgetriebenen Kernbohrers. Der im Durchmesser rund 1,5cm dicke Bohrkern ist im unteren Bild zu sehen. (eigene Aufnahmen)

## Abstract

Age and radial growth rate are key data on understanding some aspects of tropical forest dynamics and ecology. In species that produce annual tree rings, tree-ring analysis allows the most precise estimate of these two parameters. The present study assessed the age and radial growth rate of three *Hymenaea* species inhabiting four of the six biomes found in Brazil. Out of these four biomes, two harbor the largest rainforests in South America, the Amazon Forest on the west and the Atlantic Forest in the east. The Cerrado biome is an open and seasonally drier vegetation found between them and the Pantanal is a wetland in the west. The *H. courbaril* species inhabits almost the entire Neotropical lowlands while *H. parvifolia* and *H. stigonocarpa* are restricted to the Amazon and Cerrado biomes, respectively. To investigate these species dynamics within different biomes, age and radial growth rate were calculated for 217 trees through tree-ring analyses. The oldest *H. courbaril* and *H. parvifolia* trees were 316 and 371 years old, respectively, while *H. stigonocarpa* trees were considerably younger, up to 144 years old. *Hymenaea courbaril* trees showed the widest variation in average growth rate, from 1.00 to 6.63 mm per year, while the other two species showed a narrower variation from 0.89 to 2.81 mm per year. The studied populations presented distinct trends in the lifetime growth pattern that seems to be related to the biome of provenance. Overall, trees from the Amazon forest showed a trend of increasing growth rate up to about 100 years followed by a decreasing of it, while trees growing in the Pantanal and Atlantic forest showed only decreasing growth rates. In the Cerrado, trees showed a constant pattern of growth rate up to 50 years followed by a clear decline. It is important to highlight that different species of *Hymenaea* showed similar growth trends within the same biome. In larger trees, the average growth rate is lower in the Cerrado, which is characterized by deeper water tables and more dystrophic soils while the growth rates in the Amazon and Atlantic Forests are 60% and 79% higher, respectively. This study represents one of the most comprehensive datasets of trees age and growth rate of tropical congeneric species under such large geographical range.

# Kapitel VI

PITSCH, P.; KROTTENTHALER, S.; LOCOSSELLI, G.M.; ALTMAN, J.; NEUWIRTH, B.; CECCANTINI, G. (2017): On the suitability of *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze for dendroclimatic studies: the problem of chronology building and trends in lifetime growth trajectories. *Erdkunde* 71(1), S. 59-75. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.04>

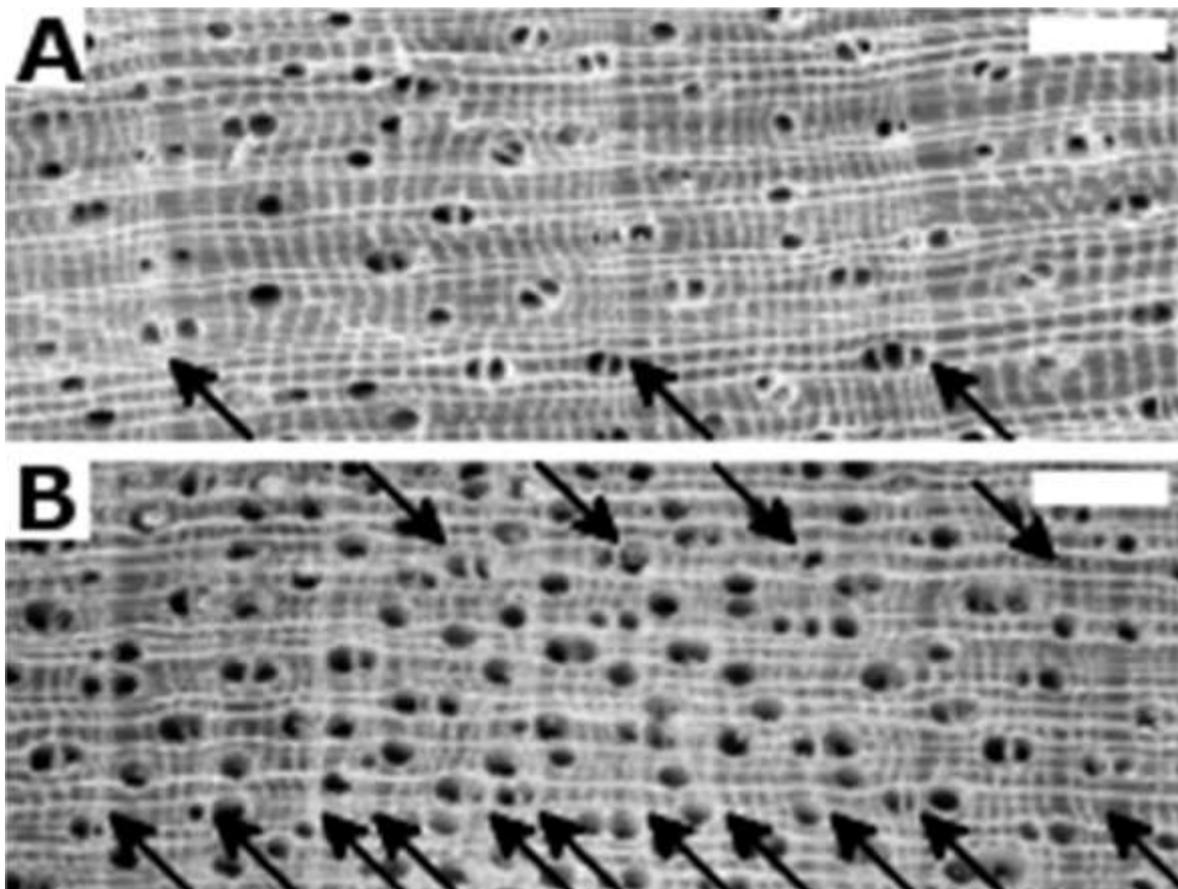


Abbildung der vorherigen Seite: Jahrringmuster von *Cariniana estrellensis*. Bild A zeigt eine Zuwachsringabfolge mit eindeutigen Ringgrenzen, während Bild B eine Abfolge eng gestaffelter, schwer abzugrenzender Zuwachsringe zeigt. Pfeile unten zeigen jeweils eindeutige Ringgrenzen, Pfeile oben zeigen vermeintliche, aber nicht verifizierte Ringgrenzen. Der weiße Balken entspricht 1mm Breite. (eigene Abbildungen)

## Abstract

A tropical tree-ring study is presented using 36 specimens of *Cariniana estrellensis* from the Mata Atlantica Biome within the State of São Paulo: Caetetus and Carlos Botelho. We aimed to assess the suitability of this species for chronology building, as well as for dendroclimatological studies, with the help of its lifetime growth trajectories. *Cariniana estrellensis* forms visible tree rings with a dense sequence of parenchyma bands at the end of the latewood, followed by a relatively distant sequence of parenchyma bands in the subsequent early wood of a tree ring. However, it was impossible to establish a chronology, solely by tree-ring width measurements and crossdating, for a number of reasons, including sequences of problematic wood anatomy, abundance of wedging rings and probably missing rings. Therefore, building a robust chronology for this species requires a multi-parameter approach, however, no experience is currently available. Therefore, to reveal possible climate-growth relationships for *Cariniana estrellensis* at both sites, we tested to correlation analyses of microclimatic conditions with tree growth and investigated patterns of lifetime growth trajectories. Annual precipitation is over 1300 mm at both sites, with the dry season primarily between June and August. Both sites showed clear differences in their microclimatic regime and topography. Overall, light availability is the most likely crucial factor for the studied species. A significantly lower photosynthetic active radiation and daily photoperiod was found at Carlos Botelho by the strong influence of orographic rainfall, foggy conditions and shade caused by the adjacent mountain chain. Consequently, trees at this site generally showed a lower average annual growth rate as compared to the Caetetus site with differences between juvenile and mature growth phases remaining nearly constant throughout their lives. In contrast, trees from Caetetus had less consistent growth phases, with increased growth after the juvenile growth phase. Thus, it can be concluded that dendroclimatological studies using growth characteristics have the potential to clarify the generally complex stand dynamics of *Cariniana estrellensis*. However, the development of tree-ring chronologies, based on tree-ring width analyses of cores or discs is nearly impossible.

# Kapitel VII

GODOY-VEIGA, M.; CECCANTINI, G.; PITSCH, P.; KROTTENTHALER, S.; ANHUF, D.; LOCOSSELLI, G.M. (2018): Shadows of the edge effects for tropical emergent trees: the impact of lianas on the growth of *Aspidosperma polyneuron*. *Trees* 32(4), S. 1073-1082. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1696-x>



Abbildung der vorherigen Seite: Blick in den Wald des Beprobungsstandortes Estação Ecológica de Caetetus. Zu erkennen ist der üppige Unterwuchs, eine erhebliche Präsenz von Lianen sowie deutlich erkennbare Unterschiede im Lichteinfall je nach Kronenbedeckung. (eigene Aufnahme)

## **Abstract**

Deforestation in tropical regions is raising fragmentation to alarming levels. Not only does it lead to losses of forest area, but also the abiotic and biotic changes on forest edge areas alter the development of the remaining trees. We aimed to assess the impacts of forest fragmentation on the growth of tropical emergent trees. We sampled the endangered species *Aspidosperma polyneuron* (Apocynaceae) at forest edge and interior in the highly fragmented Brazilian Atlantic Forest. We obtained increment cores of each tree along with data about tree and surrounding canopy heights, plus their current levels of liana infestation. We used tree-ring analyses to estimate age and growth rate of trees. Sampled trees and surrounding canopy were taller at the forest interior than at the edge, even though both sampled populations have similar ages. Overall, trees at forest interior show a lifetime growth pattern common to shade-tolerant species, with a peak of growth rate at 120 years. Indeed, all sampled trees exhibited this pattern before fragmentation. However, trees at forest edge presented constantly slow growth rates for all diameter classes after the fragmentation event. The strong presence of lianas at forest edge prevents trees from experiencing the expected growth releases throughout their lifetime, probably by keeping the leaves of *A. polyneuron* under shaded conditions. Therefore, the management of lianas at the forest edge is likely the most effective procedure to ensure the growth of emergent trees, guarantying their role on forests structure, carbon storage, and ecosystem functioning.

# Kapitel VIII

## *Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick*



Abbildung der vorherigen Seite: Blick auf den Waldrand eines Waldfragmentes des Standortes Vassununga. Im Hintergrund ist die mosaikartige Verteilung weiterer Waldfragmente zwischen den landwirtschaftlich genutzten Flächen zu erkennen. (eigene Aufnahme)

Der übergeordnete Fokus der drei vorliegenden Studien war es, ein grundlegendes Verständnis über das Wachstumsverhalten verschiedener tropischer Baumarten und dessen umweltbezogener Einflüsse zu erhalten bzw. zu erweitern. Bis heute existiert für viele tropische Baumarten kein Basiswissen zu Ursachen und Treibern von Wachstumsmustern, bzw. es bestehen grundlegende Verständnislücken dazu. Ohne dieses Wissen ist es nachfolgenden Studien nicht möglich, weiterführende Analysen bezüglich einer möglichen Reaktion von tropischen Bäumen und Wäldern hinsichtlich des Klimawandels aufzudecken, oder effektive Managementpläne zu implementieren, die das Überleben dieser Arten sichern. Die untersuchten Standorte in den Biomen des Cerrado und der Mata Atlântica stehen dabei in einem besonderen Spannungsfeld von bereits Jahrhunderte langer Abholzung und Fragmentierung.

Die beprobten Vertreter der Spezies *Hymenaea*, *Cariniana estrellensis* und *Aspidosperma polyneuron* ermöglichten einen tieferen Einblick in gezielte Fragestellungen zu den treibenden Faktoren der Ausprägung der jährlichen Wachstumsmuster mit Bezug zu den regionalen und lokalen Klima- und Störungseinflüssen. Alle untersuchten Arten wurden im Vorfeld der Beprobung sorgfältig ausgewählt, um möglichst eindeutige Antworten zu den aufgestellten Fragestellungen zu erhalten:

- Die Untersuchung der Spezies *Hymenaea* ermöglichte, dass deren Altersstrukturen und Wachstumsraten offengelegt und Zusammenhänge mit den jeweils lokal vorherrschenden Umweltbedingungen aufgedeckt wurden. Die untersuchten Populationen mit insgesamt 217 Individuen zeigen unterschiedliche Trends im Wachstumsverlauf, die im Zusammenhang mit dem Herkunftsbiom stehen. Die untersuchten Bäume aus dem Amazonasregenwald zeigen einen Trend von ansteigenden Wachstumsraten bis zu einem Alter von etwa 100 Jahren, gefolgt von einer Abnahme, während die untersuchten Bäume aus dem Pantanal und dem Atlantischen Regenwald durchwegs abnehmende Wachstumsraten zeigen. Im Cerrado zeigen die Bäume ein konstantes Muster der Zuwächse bis zu einem Alter von 50 Jahren, gefolgt

von einem deutlichen Rückgang der Wachstumsrate der weiteren Jahre. Insgesamt ist hervorzuheben, dass die verschiedenen *Hymenaea*-Arten ähnliche Wachstumstrends innerhalb desselben Bioms zeigen. Die Studie stellt eine der bisher umfassendsten Datenerhebungen über das Alter und die Wachstumsraten von artverwandten tropischen Bäumen dar. Zukünftig ermöglicht dieses Wissen, zusammen mit dem immensen Verbreitungsgebiet der Art *Hymenaea* über die Biome des Cerrado, des Atlantischen Regenwaldes sowie des Amazonas Regenwalds hinweg, weiterführende Studien von verschiedenen Wachstumsstrategien und Anpassungsprozessen unter verschiedenen Umwelteinflüssen durchzuführen.

- Für die Art *Cariniana estrellensis* wurde anhand 36 beprobter Individuen eine grundlegende Untersuchung und Beurteilung der Eignung der holzanatomischen Merkmale für die Nutzung von Jahrringstudien durchgeführt. Wegen erheblicher Problemstellungen mittels der gewonnenen Bohrkerne beim crossdating, insbesondere hervorgerufen durch fehlende und auskeilende Zuwachsringe, ist es im Rahmen der Studie nicht möglich gewesen, eine Chronologie zu etablieren. Um dennoch vermutete Klima-Wachstums-Beziehungen für die Art aufzudecken, wurden an beiden beprobten Standorten Korrelationsanalysen zwischen den jeweiligen mikroklimatischen Bedingungen und den lebenslangen Wachstumsverläufen der Bäume durchgeführt. Die Standorte zeigen grundsätzlich deutliche Unterschiede in ihrem mikroklimatischen Regime und der lokalen Topografie. Die Studie konnte diesbezüglich die jährlichen Zuwächse mit den unterschiedlichen lokalen Niederschlagsmengen und Lichtverhältnissen korrelieren. Die Höhe der photosynthetisch aktiven Strahlung, sowie die tägliche Einstrahlungszeit scheint an den beiden untersuchten Standorten der wichtigste Einflussfaktor für das Wachstum von *Cariniana estrellensis* zu sein. Die unterschiedlichen lokalen Umwelteinflüsse werden weiterhin in den lokalen lebenslangen Standortwachstumskurven aufgezeichnet. Dies zeigt sich sowohl bei der absoluten Breite der jährlichen Zuwachsringe, als auch in verschiedenen Wachstumsmustern im juvenilen

Stadium sowie späteren Phasen der beprobten Individuen. Es deutet sich dadurch weiteres Potential der langlebigen und überständigen Spezies für die Untersuchung von Zirkulationsmustern mit Hilfe von Multiproxieanalysen an. Dadurch könnten langfristig auch die aktuell noch nicht realisierbaren, robusten Standortchronologien etabliert werden.

- Die Studie mit der Art *Aspidosperma polyneuron* konnte in einem Waldfragment der Mata Atlântica Auswirkungen von Störungseinflüssen an Waldrändern hinsichtlich sekundären Breitenwachstums im Vergleich zu ungestörtem Wachstum im Inneren des Waldfragmentes darstellen. Es wurde gezeigt, dass verstärktes Lianenwachstum durch veränderte Lichtverhältnisse an den Rändern von Waldfragmenten einen entscheidenden Einfluss auf Wachstumsraten von *Aspidosperma polyneuron* hat. Insgesamt zeigten die beprobten Individuen im Waldinneren ein lebenslanges Wachstumsmuster, wie es für viele schattentolerante tropische Arten üblich ist; mit einer Spitze der Wachstumsrate bei ca. 120 Jahren. Die Individuen am Waldrand zeigten jedoch konstant langsamere Wachstumsraten für alle Durchmesserklassen nach dem Fragmentierungsereignis, d.h. nach dem Einsetzen des Lianenwachstums durch veränderte Lichtverhältnisse. Die Vermehrung von Lianen ist wahrscheinlich der wichtigste Effekt, der zu Veränderungen im Wachstum für *Aspidosperma polyneuron* – aber vermutlich auch anderer vergleichbarer tropischer Baumarten – nach einer Waldfragmentierung führt. Dies liefert wichtige Erkenntnisse für das zukünftige Management solcher ökologisch wichtigen, aber hochgradig vulnerablen Restfragmente ursprünglicher Vegetationsbedeckung.

Es bestätigte sich jedoch an den vorliegenden Untersuchungen auch, dass im Vergleich zu dendrochronologischen Studien der gemäßigten Breiten, fundamentale Erschwernisse, beginnend bei der Durchführung der Probenentnahme, bis zur Jahrringvermessung und Anwendung des crossdatings, weiterhin existieren. Naturräumliche, politische und institutionelle Voraussetzungen erschweren es, sämtliche Rahmenbedingungen, wie

beispielsweise die Anforderungen an einen homogenen Standort für die Probenentnahme, zu erfüllen. Trotz der bisherigen Erfahrungswerte aus etablierten tropischen Jahrringstudien, sowie daraus abgeleiteten, methodischen und technischen Fortschritten, gibt es für eine Vielzahl tropischer Arten wenig bis kein fundiertes Wissen zu holzanatomischen Strukturen, der Periodizität von Jahrringmustern sowie den Wechselwirkungen mit lokalen Umweltbedingungen. Der Weg zu stichhaltigen Aussagen und Zusammenhängen tropischer Jahrringstudien bezüglich komplexer ökologischer Fragestellungen wird vermutlich auch weiterhin nicht mit dem von Jahrringstudien gemäßigter Breiten vergleichbar sein.

Insgesamt lieferten die dargestellten Studien nichtsdestoweniger einen grundlegenden Beitrag und neue Erkenntnisse bzw. eine Erweiterung zum bisherigen Wissen zur Jahrringforschung für mehrere Arten im Bereich des brasilianischen Cerrado und der Mata Atlântica.