

BONNER GEOGRAPHISCHE ABHANDLUNGEN

Herausgegeben vom Geographischen Institut der Universität Bonn

durch Prof. Dr. Carl Troll und Fritz Bartz

Schriftleitung: Hans Voigt

Heft 25

C. Troll

Die tropischen Gebirge

**Ihre dreidimensionale klimatische
und pflanzengeographische Zonierung**

1959

In Kommission bei
Ferdinand Dümmlers Verlag - Bonn





Alexander von Humboldt

* 14. September 1769 † 6. Mai 1859

Der universelle Erforscher der Erdnatur

C. Troll / Die tropischen Gebirge, ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung

Bonner Geographische Abhandlungen

Herausgegeben vom Geographischen Institut
der Universität Bonn

durch Carl Troll und Fritz Bartz
Schriftleitung: Hans Voigt

Heft 25

C. Troll

Die tropischen Gebirge

Ihre dreidimensionale klimatische
und pflanzengeographische Zonierung



1959

In Kommission bei

Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

Die tropischen Gebirge

Ihre dreidimensionale klimatische
und pflanzengeographische Zonierung

von

Carl Troll

mit 22 Abbildungen, 6 Tabellen und 28 Bildern auf Kunstdrucktafeln



In Kommission bei

Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

1959

Die geographische Lage

der geographischen Lage
des Landes

von

Carl Ritter

Verlag von Carl Ritter, Leipzig, 1857

in Kommission bei

Paul Parey, Leipzig

1857

Meinen Lehrern der Botanik,

THEODOR HERZOG,

der mir den Weg in die Wunderwelt der andinen Vegetation gewiesen,

und

KARL VON GOEBEL †,

der mir das Verständnis für die Morphologie der Pflanzen erschloß,

in Dankbarkeit gewidmet

Einzelne Exemplare des Buches

zu beziehen sind

bei den Buchhändlern, die in der Liste unten angegeben sind

und

direkt von der

Verlagsanstalt, die in der Liste unten angegeben ist

bestellen können

VORWORT

Die vorliegende Studie ist aus dem Wunsche entstanden, zur 100. Wiederkehr von *Alexander von Humboldts* Todesjahr einen Komplex irdischer Naturerscheinungen zu behandeln, den Humboldt erstmals im Zusammenhang gesehen hat und der Ausgangspunkt für seinen wichtigsten Beitrag zur wissenschaftlichen Geographie geworden ist: die Zonierung von Klima, Vegetation und Landschaft in drei Dimensionen und die Physiognomik der Pflanzen, der Vegetation und der Naturlandschaften.

Unter der durch die seitherige Forschung stark erweiterten Schau können wir zu den thermischen Abstufungen, die *v. Humboldt* bei seiner Darstellung der Tropengebirge ganz vorwiegend berücksichtigte, auch die Abstufungen der hygri-schen Elemente des Klimas hinzufügen und erhalten damit ein geschlossenes Bild der in den Tropengebirgen vorkommenden Klimate und klimatischen Vegetationstypen. Die flächenhafte Kenntnis des Pflanzenkleides gibt uns weiter die Möglichkeit, auch den Einfluß der Orographie und des Reliefs der Gebirge auf die Niederschläge und die lokale Luftzirkulation und damit auch auf die Pflanzendecke zu überschauen oder sie umgekehrt aus der Verteilung der Vegetation zu erschließen.

Vor allem haben wir heute die Möglichkeit, die Lebensformen der Einzelpflanzen und die Physiognomik der Vegetation über die Tropengebirge der verschiedenen Erdteile und Inseln zu verfolgen und so aus dem Vergleich konvergenter Formbildung die Wirkung der epharmonischen Anpassung an die Umwelt zu ermessen. So soll die vorliegende Schrift nicht nur ein Beitrag zur vergleichenden Vegetations- und Landschaftskunde im Geiste *v. Humboldts*, sondern auch zur Lehre von den pflanzlichen Lebensformen sein.

Daß ich im Laufe von 35 Jahren nacheinander viele Gebirgsländer in Europa, Südamerika, Afrika, Asien und Nordamerika kennen lernen konnte, verdanke ich in erster Linie der Förderung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, außerdem — durch die Teilnahme an zwei Hochgebirgsexpeditionen in die Cordillera Real Boliviens und in den Himalaya — dem Deutschen und Österreichischen Alpenverein, weiter der Sociedad Colombo-Alemana de Transportes Aéreos und ihrem verdienten Leiter *Dr. P.P. von Bauer*, dem Organisationskomitee der Deutschen Industrieausstellung in Mexico, der University of Wisconsin in Madison, dem Centro de Pesquisas de Geografia do Brasil (Professor *H. O'Reilly Sternberg*), dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung in Münchenberg u. a.

Meine beiden Begleiter und Mitarbeiter auf den afrikanischen Reisen, *Dr. Karl Wien* und *Dr. Rudolf Schottenloher*, sind uns durch den Tod ent-

rissen worden, bevor sie ihre Studien voll auszuarbeiten Gelegenheit hatten, der erste durch das Lawinenunglück am Nanga Parbat-Himalaya 1937, der zweite durch den Heldentod als Marinemeteorologe im letzten Kriege. Die großen Sammlungen von Pflanzen aus den Anden, aus Äthiopien, Ostafrika und dem Himalaya (zusammen über 20 000 Bogen), die den Grundstock für eine genaue Ausarbeitung der Vegetationsverhältnisse hätten abgeben sollen, sind mit dem Botanischen Museum in Berlin-Dahlem fast vollständig ein Opfer des Luftkrieges geworden. Aber die Eindrücke und die wichtigen Erkenntnisse sind geblieben.

Die kleine Schrift sei meinen Lehrern der Botanik gewidmet, *Theodor Herzog*, der mich durch seine begeisternden Schilderungen der bolivischen Kordillerenwelt in Vorlesungen und auf Wanderungen in den Alpen bestimmte, meine erste und längste Überseereise in die tropischen Anden zu lenken, und *Karl von Goebel*, der in seinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ (1890) schon frühzeitig die Pflanzenform als Ausdruck innerer Baugesetze und äußerer Umwelteinflüsse zu sehen gelehrt hat.

Die Arbeit war geschrieben als Beitrag für die A. von Humboldt-Gedächtnisschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, mußte aber wegen des Umfangs gesondert veröffentlicht werden. Herrn Dr. *H. Voigt* danke ich für die Mühe der Redaktion und für das Lesen der Korrektur während einer neuen Reise.

C. Troll.

INHALTSVERZEICHNIS

I. Alexander v. Humboldts Forschungen und Auffassungen über die Zonierung der Tropenvegetation	11
II. Der dreidimensionale Blickpunkt in den physikalischen und biologischen Erdwissenschaften	17
III. Die Eigenart der tropischen Gebirgsklimate in thermischer Hinsicht	19
IV. Die Tageszeitenklimate der Tropengebirge in ihrer geographischen Auswirkung	27
1. Froststrukturböden	27
2. Schnee und Gletscher	28
3. Die obere Wald- und Baumgrenze	29
4. Indianische Landwirtschaftsformen in den Hochanden	32
V. Die Höhenstufen der feuchten Tropen	34
1. Allgemeines	34
2. Malaysia	35
3. Ostafrika	36
4. Äthiopien	41
VI. Die hygrischen Zonen der tropischen Hochgebirge	41
1. Die hygrischen Zonen der tropischen Hochanden	42
2. Die Paramos in Amerika und Ostafrika	45
3. Die Puna	50
VII. Der Einfluß der orographischen Gestaltung auf das räumliche Gesamtbild der Vegetation	56
1. Die dreidimensional-zonale Gliederung	56
2. Die Veränderungen durch die orographischen Verhältnisse	58
3. Ein Beispiel: Cordillera Real, Yungas und Valle de La Paz	61
VIII. Die Höhenregionen Mexicos	64
IX. Die genetischen Beziehungen der tropischen Gebirgsfloren zum hocharktischen und antarktischen Florenreich	71
1. Das pflanzengeographische Gegenstück Mexikos in der Alten Welt: Indochina	71
2. Die Beziehungen der tropischen Gebirgsflora zur Holarktis	73
3. Das subantarktisch-tropischmontane Florenelement	78
4. Die jungen Faltengebirgsgürtel der Tropen und ihre florengeschichtliche Bedeutung	84

VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN

Abb. 1:	Thermoisoplethen-Diagramm von Quito (Ecuador) als Beispiel des Klimas der Tierra fria in der äquatorialen Zone	20
Abb. 2:	Thermoisoplethen-Diagramm von Arequipa (Peru) als Beispiel eines im Mittel ähnlich temperierten Klimas aus der tropischen Zone	21
Abb. 3:	Thermoisoplethen-Diagramm des Pangerango (Java) als Beispiel einer äquatorialen Gipfelstation	22
Abb. 4:	Thermoisoplethen-Diagramm von Oruro (Bolivien) als Beispiel des Plateau-Klimas im tropischen Trockengürtel	23
Abb. 5:	Thermoisoplethen-Diagramm des El Misti-Gipfels als Beispiel eines tropischen Nivalklimas	24
Abb. 6:	Vergleich der Höhenstufen Ecuadors mit den Breitenzonen der Nordhalbkugel (nach <i>L. Andrade Marin</i>)	25
Abb. 7:	Die Höhenstufen tropischer Gebirge in vergleichender Sicht	38
Abb. 8:	Vegetationsprofile durch die äquatorialen Anden von Ecuador und die tropischen Anden in der Breite des Titicacasees	44
Abb. 9:	Schematische Anordnung der Vegetationstypen auf dem Ruwenzori (über 3600 m) nach <i>L. Hauman</i>	48
Abb. 10:	Die zentralen Anden von Bolivien, Südperu und Nordchile und ihre klimatisch-vegetationskundliche Gliederung	52
Abb. 11:	Querprofil der Anden in der Breite von Lima von der Küste bis zur hochandinen Region (n. <i>M. Koepcke</i>)	60
Abb. 12:	Profil durch den östlichen Andenabfall von der Puna über die Cordillera Real und durch das Tal des Rio de la Paz nach der Yungasregion	62
Abb. 13:	Disjunktes Areal des Amberbaumes (<i>Liquidambar styraciflua</i>), nach <i>P. S. Martin</i> und <i>B. E. Harrell</i>	66
Abb. 14:	Disjunktes Areal von <i>Nyssa silvatica</i> , nach <i>P. S. Martin</i> u. <i>B. E. Harrell</i>	66
Abb. 15:	Thermoisoplethen-Diagramm von Mexico-City	67
Abb. 16:	Die Areale der Eichen (Gattungen <i>Quercus</i> und <i>Lithocarpus</i> einschl. <i>Pasania</i>) in den Tropen (nach <i>Fr. Bader</i>)	74
Abb. 17:	Die vertikale Verbreitung der Gattungen <i>Quercus</i> und <i>Lithocarpus</i> (boreal) und <i>Nothofagus</i> (subantarktisch) in den Gebirgen westpazifischen Bereiches (nach <i>Fr. Bader</i>)	75
Abb. 18:	Die vertikale Verbreitung der Gattungen <i>Quercus</i> (boreal) und <i>Escalonia</i> (andin) in den Gebirgen der Neuen Welt (nach <i>Fr. Bader</i>)	76
Abb. 19:	Die Gesamtverbreitung der Gattung <i>Podocarpus</i>	Anhang
Abb. 20:	Die vertikale Verbreitung der Gattungen <i>Podocarpus</i> und <i>Weinmannia</i> in den Gebirgen des westpazifischen Bereiches (nach <i>Fr. Bader</i>)	82
Abb. 21:	Die vertikale Verbreitung der Gattungen <i>Podocarpus</i> und <i>Weinmannia</i> in den Gebirgen der Neuen Welt (nach <i>Fr. Bader</i>)	83
Abb. 22:	Die Wanderwege der antarktischen und holarktischen Florenelemente in die tropischen Gebirge	84

VERZEICHNIS DER TABELLEN

Tab. 1:	Die vertikale Zonierung der Vegetation in den Gebirgen Malaysiens (nach <i>Van Steenis</i> , 1935)	36
Tab. 2:	Die vertikale Zonierung der ostafrikanischen Gebirge (nach <i>O. Hedberg</i> , 1951)	37
Tab. 3:	Temperaturwerte in verschiedenen Höhen der Paramos von Ecuador (nach <i>R. Espinosa</i>)	46
Tab. 4:	Temperaturwerte für Höhenstationen der Puna-Anden (nach <i>Knoch</i> , <i>Stenz</i> und <i>Cabrera</i>)	50
Tab. 5:	Der klimatische Unterschied zwischen der feuchten Puna (Cerro de Pasco) und trockenen Puna (Vinocaya)	55
Tab. 6:	Horizontale und vertikale Anordnung der Vegetationsgürtel in den tropischen Anden (nach <i>W. Lauer</i> und <i>C. Troll</i>)	57

Motto: „In der großen Verkettung von Ursachen und Wirkungen darf kein Stoff, keine Tätigkeit isoliert betrachtet werden. Das Gleichgewicht, welches mitten unter den Perturbationen scheinbar streitender Elemente herrscht, dies Gleichgewicht geht aus dem freien Spiel dynamischer Kräfte hervor; und ein vollständiger Überblick der Natur, der letzte Zweck alles physikalischen Studiums, kann nur dadurch erreicht werden, daß keine Kraft, keine Formbildung vernachlässigt, und dadurch der Philosophie der Natur ein weites, fruchtversprechendes Feld vorbereitet wird.“

(A. v. Humboldt, Ideen zu einer Geographie der Pflanzen etc., 1807, S. 39/40).

I. Alexander v. Humboldts Forschungen und Auffassungen über die Zonierung der Tropenvegetation

Auf seinen Reisen in den Äquinoktialgegenden der Neuen Welt 1799—1804 ist A. v. Humboldt nicht nach einem vorher entworfenen Plan, sondern mehr durch Zufälle, die seine Reisewege bestimmten, zum ersten Erforscher der tropischen Gebirgsnatur geworden, wenn man dabei die Zusammenhänge im Auge hat, die zwischen Klima, Pflanzen- und Tierwelt und dem allgemeinen Charakter des Landes als Wohnraum des Menschen bestehen. In Venezuela gelangte er zum ersten Mal in die kalte Hochregion eines Tropengebirges, als er die Silla von Caracas erstieg. Er beobachtete dabei die Abnahme der Temperatur und des Luftdrucks, die Abnahme der Luftbläue mit dem Saussure'schen Cyanometer, die Luftfeuchtigkeit mit dem Deluc'schen Fischbeinhygrometer und die elektrischen Spannungen mit dem Volta'schen Elektrometer. Die Höhe des Berges errechnete er zu 2564 m. Er fand gerollte Quarzkiesel, die in dieser Gipfelage nicht entstanden sein können, und erwog die tektonische Heraushebung des Gebirges.

Vor allem fesselte ihn die Pflanzenwelt. Bei 1950 m trat er aus den Savannen in die Gebüschel hartblättriger, immergrüner Ericaceen ein, der „Familie der Alprosen, der Thibaudien, der Andromeden, der Vaccinien (Heidelbeerarten) und der Befarien mit harzigen Blättern, die wir schon öfters mit dem Rhododendron der europäischen Alpen verglichen haben“ (v. Humboldt, 1859/60, II, S. 129—147). Im Anblick dieser Ähnlichkeiten von Pflanzen in weit entfernten Landstrichen erfaßt ihn der Gedanke der pflanzlichen Lebens- oder Anpassungsformen, wie man heute sagen würde. Er schreibt: „Wenn auch die Natur in ähnlichen Klimaten . . . nicht dieselben Pflanzenarten hervorbringt, so zeigt doch die Vegetation noch so weit entlegener Landstriche im ganzen Habitus die auffallendste Ähn-

lichkeit. Diese Erscheinung ist eine der merkwürdigsten in der Geschichte der organischen Bildungen; ich sage in der Geschichte, denn wenn auch die Vernunft dem Menschen sagt, wie eitel Hypothesen über den Ursprung der Dinge sind, das unlösbare Problem, wie sich die Organismen über die Erde verbreitet, läßt uns dennoch keine Ruhe.“ Und weiter: „Nahe verwandte Arten kommen oft in ungeheuren Entfernungen voneinander vor, in den Niederungen des gemäßigten Erdstrichs die einen, in den Alpenregionen unter dem Äquator die anderen. Andere Male (und die Silla von Caracas bietet ein auffallendes Beispiel hierfür) sind die Arten europäischer Gattungen wie Kolonisten auf die Berge der heißen Zone herübergekommen, es treten vielmehr hier wie dort Gattungen derselben Zunft auf, die nach dem Habitus nicht leicht zu unterscheiden sind und unter verschiedenen Breiten einander ersetzen.“

Er stellt dann fest, daß der Befarien-Gürtel in den Anden von Bogotá von etwa 3100—3300 m reicht, bei Caracas, 6 Breitengrade weiter nördlich aber schon bei 1950 m beginnt, während eine in Florida gefundene Befarienart auf niederen Hügeln gedeiht, und er vergleicht die Tatsache mit dem Absteigen der Gattung *Rhododendron* aus der Höhe der Alpen zum Meeresspiegel in Lappland (*Rh. lapponicum*). Er stellt Betrachtungen über die Höhenlage der Schneegrenze und der Baumgrenze als Ausdruck der thermischen Verhältnisse an, doch entgeht es ihm nicht, daß auf den Gipfeln der Silla von Caracas, die nur mit Gras und kleinen Befariensträuchern bewachsen sind, die klimatische Baumgrenze 800 m höher liegen müßte. Wir würden heute von lokalklimatischen und edaphischen Einflüssen sprechen, wenn von Humboldt etwa sagt: „Große Bäume scheinen auf den beiden Felsgipfeln der Silla nur deshalb zu fehlen, weil der Boden zu dürr und der Seewind so heftig ist und die Oberfläche, wie auf allen Bergen unter den Tropen so oft abbrennt.“

Die Besteigung der Silla blieb für längere Zeit sein einziges Erlebnis des hohen Tropengebirges, da er zunächst seine Reise nach den Llanos des Orinoco und nach Nordwest-Amazonien machte und sich dann nach Cuba wandte. Die Hoffnung, mit der wissenschaftlichen Expedition des Kapitäns *Baudin* in der Südsee zusammentreffen, führte *v. Humboldt* 1801 und 1802 nach seinem ersten Cuba-Aufenthalt von der Küste des Karibischen Meeres durch die Kordilleren Neugranadas, Ecuadors und Perus nach Lima. Dabei lernte er alle Gegensätze der tropischen Anden kennen, vom Regenwald bis zur Küstenwüste Perus, vom Tiefland bis in die ewige Schneeregion über 6000 m Höhe am Chimborazo. Nur die trockenen Hochanden, die erst weiter südwärts von Mittelperu durch Bolivien bis Chile und Nordwest-Argentinien entwickelt sind, blieben ihm unbekannt.

Er schildert als Typus des äquatorialen Hochgebirges die Paramos*) von Kolumbien und Ecuador. Diesen Namen, der im Spanischen Mutterland kahle Höhen der Meseta bezeichnet, haben die Eroberer auf die hohen

*) In den Schriften *A. v. Humboldts* ist das Wort „Páramo“ stets ohne Akzent gesetzt worden. Aus Gründen der Stilleinheit ist diese Schreibweise in der vorliegenden Schrift beibehalten worden.

Grasländer der Anden über der Baumgrenze übertragen. *v. Humboldt* charakterisiert sie als „Gebirge, mit verkrüppelten Bäumen bewachsene, den Winden ausgesetzte Landstriche, wo es beständig naßkalt ist.... Es fällt häufig Schnee, der nur ein paar Stunden liegen bleibt.“ Man dürfe sie „nicht, wie es den Geographen häufig begegnet, mit dem Worte Nevado, peruanisch Ritticapa verwechseln, was einen zur Linie des ewigen Schnees emporragenden Berg bedeutet“. „Da die Paramos fast beständig in kalten, dichten Nebel gehüllt sind, so sagt das Volk in Santa Fé und Mexico: cae un paramito, wenn ein feiner Regen fällt und die Lufttemperatur bedeutend abnimmt. Aus Paramo hat man emparamarse gemacht, d. h. frieren, als wäre man auf dem Rücken der Anden“ (*v. Humboldt* 1807, S. 190/91). „Der baumlosen Vegetation der Paramos geben die sparrige Verzweigung kleinblättriger myrtenartiger Gesträuche, die Größe und Fülle der Blüten, die ewige Frische aller, von feuchter Luft getränkten Organe einen eigentümlichen physiognomischen Charakter.“ (*v. Humboldt* 1849, Bd. II, S. 321.) „In diesen Höhen von 2500 bis 3500 m befindet sich der Reisende jeden Augenblick in dicken Nebel gehüllt. Dieser Niederschlag (oder diese mysteriöse Wasserbildung?), mag die Folge der Ursache einer starken elektrischen Tension sein, gibt der Vegetation der Paramos dieses frische, stets sich erneuernde Grün, mit dem sie prangt“ (1807, S. 113).

In seinen „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen“ teilt *v. Humboldt* die äquatorialen Anden nach der vertikalen Gliederung der Vegetation in folgende Höhenstufen der Flora ein (1807, S. 58—76): 1. von der Meeresfläche bis 1000 m die Region der Palmen und Pisanggewächse, 2. darüber die Region der Fieberrinde (*Cinchona*) oder die Region des angenehmen „Mittelklimas“ bis 2500 m Höhe¹⁾, 3. die Region der *Weinmannia* und *Barnadesia* von 2600 bis ca. 2800 m, 4. die Region der *Magnoliaceae* *Wintera granadensis* (= *Drimys Winteri*) von 2800 bis 3300 m, 5. die Region der Alpenkräuter und *Espeletien* von 3300 bis 4100 m, 6. die Region der Gräser (*Pajonales*) von 4100 bis 4600 m, 7. die Region der Flechten (von 4600 m bis zur Schneegrenze).

Diese erste pflanzengeographische Höhenstufung eines Tropengebirges hat *v. Humboldt* mit einem „Naturgemälde der Tropenländer“ illustriert, einem senkrechten Durchschnitt durch die Anden Ecuadors, gültig von 10 Grad nördlicher bis 10 Grad südlicher Breite. In dieses Naturgemälde sind zwischen dem unterirdischen Höhlenbereich und der Schneegrenze zahlreiche Pflanzensippen nach ihrer festgestellten Höhenverbreitung eingetragen. In 14 Skalen auf beiden Seiten des Gemäldes sind dazu eingeschrieben die gemessenen Werte für die Abnahme der Schwere, des Luftdruckes, der Luftfeuchtigkeit, der Luftwärme und der Siedetemperatur des Wassers mit der Meereshöhe, für die Zunahme der Luftbläue, für die elektrischen Erscheinungen nach Höhe der Luftschichten, für die Höhenlage des ewigen Schnees, die Schwächung der Lichtstrahlen beim Durchgang der Luftschichten, für die Höhenverteilung der Tiere und der Kulturpflanzen, schließlich noch für die horizontale Strahlenbrechung und

¹⁾ Diese Region setzt *von Humboldt* der Region der baumartigen Farnkräuter gleich, in der irr tümlichen Annahme, daß diese sich auf die Höhen von 400—1600 m beschränken.

für die Entfernung, in welcher Berge verschiedener Höhe auf dem Meere sichtbar sind, und schließlich geognostische Tatsachen über die Anden. Die Zahlen, welche die Lichtwärme, die elektrischen Spannungen, den hygrometrischen Zustand der Atmosphäre, den Sauerstoffgehalt, die Himmelsbläue, die geognostischen Verhältnisse, die Kultur des Bodens und die Wohnplätze der Tierarten angeben, gründen sich auf *v. Humboldts* eigene Beobachtungen. „Ich darf mir schmeicheln“, sagte er dazu, „daß selbst dem Naturphilosophen, der alle Mannigfaltigkeit der Natur den Elementaractionen einer Materie zuschreibt, und der den Weltorganismus durch den nie entschiedenen Kampf widerstrebender Kräfte begründet sieht, eine solche Zusammenstellung von Tatsachen wichtig sein muß. Der Empyriker zählt und mißt, was die Erscheinungen unmittelbar darbieten: Der Philosophie der Natur ist es aufbehalten, das allen Gemeinsame aufzufassen und auf Prinzipien zurückzuführen.“

Das schon während der Südamerikareise in Guayaquil 1803 entworfene Naturgemälde der Tropenländer enthält noch nicht die in den Kordilleren gebräuchlichen Bezeichnungen der Höhenstufen. In seiner Darstellung des Königreiches Neuspanien (1811, S. 286/288) gebraucht *v. Humboldt* erstmals die Bezeichnungen *Tierras calientes*, *Tierras templadas* und *Tierras frias*, und einige Jahre später in seinen Prolegomena über die geographische Verbreitung der Pflanzen (1817, S. 89) setzt er dazu auch noch die von den peruanischen Quechua gebrauchten Bezeichnungen *Yunca*, *Champi-Yunca* und *Puna*. Zwischen dem Meeresspiegel und der Grenze des ewigen Schnees bei 4900 m unterscheidet er nunmehr folgende Höhengürtel der Temperatur und der Flora:

- I. Die *Regio calida* von 0 m bis 600 m, mittlere Jahrestemperatur MT zwischen 30° und 23° C — *Regio Palmarum et Musacearum*;
- II. die *Regio temperata* von 600 m bis 2200 m, MT 22°—17° C — *Regio Filicum arborescentium et Cinchonarum*; in ihr liegen die von ihm besuchten Städte *Carácas*, *Ibagué*, *Carthago*, *Popayan* und *Loja*;
- III. die *Regio frigida* von 2200 m bis 4900 m — *Regio Quercuum, Winterae et Escalloniae*. Sie wird in drei Subregionen unterteilt:
 1. *Regio subfrigida* von 2200 m bis 3200 m, MT 17°—12,2° C; die Bezeichnung *Regio Quercuum, Winterae et Escalloniae* paßt eigentlich nur für diese Subregion; in ihr die von ihm besuchten Städte *Bogotá*, *Pasto*, *Almaguer*, *Quito* und *Cajamarca*;
 2. *Region der Paramos*, 3200—3800 m, MT 12,2°—5,5° C;
 3. *Regio saxosa*, 3800—4900 m, MT 5,5°—1,6° C.

V. Humboldt hat auf seiner Reise südwärts die Gebirgsregionen der Anden beim Abstieg von *Cajamarca* nach *Trujillo* verlassen. Er blieb also im Bereich der immerfeuchten äquatorialen Region, die mit dem Namen *Paramos*, in Nordperu auch *Jalca* bezeichnet wird. Die erst etwas weiter südlich beginnende, von einer ausgesprochenen Trockenzeit beherrschte Region der *Puna* (Karte bei *A. Weberbauer* 1922) hat er nie betreten. Er kennt diese andere, der Quechua-Sprache entstammende Bezeichnung wohl, nennt aber beide Begriffe im gleichen Atemzug als Gebirgseinöde der Andenkette und gibt ihnen auch die gleiche Klimacharakteristik (*v. Humboldt* 1859/60, I, S. 190

u. 1808, Teil II, S. 320), obwohl er sein „Naturgemälde“ unter dem Eindruck der abweichenden Verhältnisse des Hochlandes von Mexico ausdrücklich nur für die Breiten zwischen 10 Grad N und 10 Grad S verstanden wissen wollte (1807, S. 44).

Die wildlebenden Kamelziegen der Anden aus der Gattung *Auchenia* *Vicuña* und *Guanaco*, sowie das gezähmte Alpaca hat er wohl nie gesehen. Von diesen Tieren sagt er, daß sie in den Anden nordwärts nur bis zum 9. Breitengrad vorkommen, was für die *Vicuña* auch durch eine neue ökologische Monographie bestätigt wird (Koford 1957). Die Llamas erwähnt er (1849, I, S. 339) von den nordperuanischen Kordillern bei Gualgayoc unter 7° s. Br. Auch sie sind in dem Bereich der Paramo-Anden nur gelegentlich vom Menschen verpflanzt worden. An einer Stelle haben sie sich dort gehalten, auf den sandigen, dünnen Paramos über Riobamba (Troll 1943, S. 115). Die Bemerkung *v. Humboldts*, daß „die Grasfluren und die Region der wollblättrigen *Espeletia* zwischen 4000 m und 5000 m von den sog. Kamelschafen, von der *Vicuña*, dem *Guanaco* und der Alpaca bewohnt ist“ (1807, S. 166) ist also ein Irrtum, der auf seine Gleichsetzung von Paramo und Puna zurückgeht.

Der Eigenart der äquatorialen Hochgebirge gegenüber den Gebirgen außertropischer Gebiete war sich *v. Humboldt* aber vollauf bewußt. Nach einer Schilderung der baumlosen, ewig feuchten Paramos schreibt er eindeutig: „Keine Zone der Alpenvegetation in den gemäßigten oder kalten Erdstrichen läßt sich mit der der Paramos in der tropischen Andeskette vergleichen“ (1808, S. 321). Auch der klimatische Unterschied ist bereits angedeutet, wenn auch nicht klar mit den Vegetationsformen in Beziehung gesetzt. In den Tropen, „in einer senkrechten Höhe von 4800 m auf dem weiten Berggeländer, welches von den Palmen und Pisangebüschchen der meeresgleichen Ebene bis zum ewigen Schnee ansteigt, folgen die verschiedenen Klimate, gleichsam schichtenweise übereinander gelagert. In jeglicher Höhe erleidet die Luftwärme das ganze Jahr hindurch nur unbedeutende Veränderungen. Das Gewicht der Atmosphäre, ihre elektrische Ladung, ihre Feuchtigkeit, alles ist regelmäßigen, periodischen Veränderungen unterworfen, deren unwandelbare Gesetze um so leichter zu entdecken sind, als die Erscheinungen unverwickelter, minder in Perturbationen versteckt sind“ (1807, S. 37).

Von großer Bedeutung für die Kenntnis der tropischen Gebirgswelt war es, daß sich *v. Humboldt* mit seinem botanischen Begleiter *Bonpland* und mit dem jungen *Carlos Montufar*, der sich ihnen von Quito ab angeschlossen hatte, zu Beginn des Jahres 1803 nach Mexico wandte und dort ein ganzes Jahr mit Studien verbringen konnte. Zwar traf er auch in Mexico auf der pazifischen Seite bei Acapulco und auf der atlantischen Seite bei Vera Cruz echte Tropenvegetation an. Auch „die untere Schneelinie senkt sich unter 19 Grad nördl. Br. noch nicht tiefer als 4600 m, d. h. der ewige Schnee fängt dort nur um 200 m früher als unter dem Äquator an.“ Aber während es in den Anden zwischen dem Äquator und dem 4. Breitengrad unter 4000 m Höhe nie schneit, sei in Neuspanien in den Straßen der Hauptstadt Mexico bei 2300 m und in Michoacan in Valladolid schon bei 1870 m Schneefall vorgekommen.

Er unterscheidet im Vergleich mit den äquatorialen Anden sogar dreierlei Schneegrenzen: eine Grenze des Ewigen Schnees, eine jahreszeitliche Schneegrenze und eine Grenze der vereinzelt Schneefälle (1811, S. 298/299). In der Breite von Mexico reiche er im September, in der Zeit seines Minimums nicht unter 4500 m, im Januar aber steige diese Grenze bis 3700 m herab. „L'oscillation de la limite des neiges éternelles est sous les 19° de latitude d'une saison à l'autre, de 800 mètres, tandis que sous l'équateur elle n'est que de 60 à 70 m. On ne doit pas confondre ces glaces éternelles avec les neiges qui, en hiver, tombent accidentellement dans des régions beaucoup plus basses.“ In der Provinz Quito beobachte man diese ephemeren Schneefälle nur bis 3800—3900 m, in Zentralmexico reichen sie regelmäßig bis 3000 m, ausnahmsweise bis zur Stadt Mexico in 2277 m und im Tal von Valladolid sogar noch 400 m tiefer.

Auf der mexikanischen Meseta („Anahuac“ der Eingeborenen) fand *v. Humboldt* Eichen- und Nadelholzwälder herrschend, und er meint, „Boden, Klima, Pflanzen, Formen, ja die ganze Ansicht des Landes nehme hier einen Charakter an, welcher der gemäßigten Zone anzugehören scheint, und den man innerhalb der Wendekreise in gleicher Berghöhe in Südamerika nirgends beobachtet. Die Ursache dieses sonderbaren Phänomens liegt wahrscheinlich größtentheils in der Gestalt des neuen Kontinents, der an Breite übermäßig zunehmend hoch gegen den Nordpol ansteigt; wodurch das Klima von Anahuac kälter wird als es nach des Landes Lage und Höhe sein sollte. Kanadische Pflanzen sind so auf dem hohen Gebirgsrücken allmählich gegen Süden gewandert; und nahe am Wendekreis des Krebses sieht man jetzt die feuerspeienden Berge von Mexico mit denselben Tannen bewachsen, welche den nördlichen Quellen des Gila und Missury eigen sind“ (1807, S. 5—6). Die geschlossene Landverbindung, die zwischen Kanada und der mexikanischen Landenge einen Austausch ihrer Gewächse ermöglicht, steht nach *v. Humboldt* im Gegensatz zu der Barriere, die das Mittelmeer den Pflanzenwanderungen von Südeuropa nach Nordafrika entgegengesetzte. Diese Barriere müssen wir heute mehr in dem Trockengürtel der Sahara erblicken. Allerdings kannte er den Unterschied der Flora und den Reichtum der mexikanischen Eichen- und Kiefernarten noch nicht und meinte, die Hügel im Hochtal von Mexiko seien fast mit denselben Bäumen bedeckt wie bei 45° n. Br. um das große Salzseebecken. Im Anhang zu seinen Prolegomena (1817) brachte er schließlich im Vergleich drei Ansichtsprofile von Gebirgsländern verschiedener Breiten, aus der Plaga equinoctialis (Ecuador, Mexico) nach eigenen und *Bonplands* Beobachtungen; aus der Zona temperata (Alpen und Pyrenäen) nach *Wahlenberg*, *von Buch*, *Ramond* und *Decandolle*, und aus der Zona frigida (Lappland) nach *v. Buch* und *Wahlenberg*.

Daraus entstand in der Folgezeit bis in unsere Tage die immer wiederkehrende, oft mit Berufung auf *A. v. Humboldt* geäußerte Meinung, daß „die Temperaturzonen, die sich vom Äquator zum Pol streifenartig nebeneinander finden, hier in Mexico gewissermaßen schichtenweise übereinanderliegen“ (*Waibel* 1930). Auch moderne amerikanische biologische Arbeiten über Mexico (z. B. *Goldman* 1945) benutzen noch für die vertikalen

Klimaregionen Hochmexicos die von *C. H. Merriam* (1898) eingeführten Bezeichnungen Canadian Zone, Hudsonian Zone und Arctic-Alpine Zone. In einem führenden Werk der Tierökologie wird sogar über dem tropischen Regenwald ein Höhenprofil gezeichnet, das in der „Alpine Tundra“ gipfelt (*Allee, Emerson et al.* 1949).

V. Humboldt hatte keine Möglichkeit, die Natur Mexikos mit der in ähnlicher Breitenlage gelegenen Boliviens zu vergleichen. Wohl hat er das Problem, die von den äquatorialen Verhältnissen abweichende Flora und Vegetation des zentralmexikanischen Hochlandes entweder aus dem verschiedenen Klimacharakter oder aus Wanderungsmöglichkeiten der Pflanzen zu erklären, recht klar gesehen. An anderer Stelle äußert er sich noch etwas näher. Die stillschweigende Voraussetzung, daß unter dem Einfluß gewisser Wärmegrade sich notwendig gewisse vegetabilische Formen entwickeln müßten, sei streng genommen nicht richtig. „Die Fichten Mexicos fehlen auf den Kordilleren von Peru; auf der Silla von Carácas wachsen nicht die Eichen, die man in Neugranáda in derselben Höhe findet. Die Übereinstimmung in den Bildungen deutet auf analoges Klima; aber in analogen Klimaten können die Arten bedeutend voneinander abweichen (1859/60, II, S. 133/34).

II. Der dreidimensionale Blickpunkt in den physikalischen und biologischen Erdwissenschaften

In den verschiedenen oben zitierten Äußerungen *v. Humboldts* über die Natur der Tropengebirge im Vergleich mit der gemäßigten und kalten Zone ist eine Problematik angedeutet, die dreidimensionale Anordnung der irdischen Naturerscheinungen. Seine Gesichtspunkte haben noch lange nachgewirkt. Auf ihn geht es zurück, daß in *Heinrich Berghaus'* Physikalischem Atlas, der von 1838—1892 in drei Auflagen erschien, noch zuletzt bei den Florenkarten von Europa, Asien, Australien, Afrika, Südamerika und Nordamerika neben den Karten jeweils auch Profildarstellungen der vertikalen Verteilung in den Gebirgen verschiedenster Breitenlage gegeben wurden und daß auch die senkrechte Verbreitung der wichtigsten Tiere in einer Reihe von Weltprofilen Darstellung fand¹⁾. Später aber ist dieser Blickpunkt in der allgemeinen Geographie immer mehr verlassen worden und heutige Atlanten beschränken sich fast ganz auf die Darstellung der irdischen Erscheinungen in zwei Dimensionen. Selbst das Gebirgsland der Schweiz ist in dem sonst so trefflichen Schweizer Schulatlas von *E. Imhof* (1948) nur in zweidimensionalen Verbreitungskarten wiedergegeben.

Aber nicht nur die Atlantographie sollte sich heute wieder der klassischen Anregungen *A. v. Humboldts* besinnen, auch die ganze vergleichend physikalische und biologisch-ökologische Erforschung der Erde muß wie-

¹⁾ In dem 1851 von *Traugott Bromme* herausgegebenen „Atlas zu Alexander von Humboldts Kosmos“ (Stuttgart, Verl. Kraus & Hoffmann) sind sogar allen Karten, auch denen einzelner Länder, Höhenprofile beigegeben.

der stärker unter den dreidimensionalen Gesichtspunkt gestellt werden. Dazu ist es vor allen Dingen nötig, bei Klimaklassifikationen, die die Beziehung des Klimas zu den hydrologischen, bodenkundlichen und vor allem biologischen Erscheinungen zum Ausdruck bringen wollen, die Eigenart der jeweiligen Gebirgsklimate voll zu berücksichtigen. Vom Charakter des Klimas sind alle weiteren physikalischen und biologischen Eigenarten der Gebirgsräume abhängig: das Verhalten der Schneedecke nach zeitlicher Verteilung und nach den Ablationsformen, der Eishaushalt und die klimahydrologischen Typen der Gletscher, die physikalischen und biologischen Verhältnisse der stehenden Gewässer, das Regime der Flüsse und der Wasserhaushalt der Landschaft, die Typen der Böden nach physikalischen und chemischen Bildungsbedingungen, die Lebensformen der Pflanzen, die Vegetationstypen und Biozönosen, schließlich auch viele Erscheinungen in der Lebensweise der Menschen und Völker in den Gebirgsländern. Dabei kann unmittelbar an die Grundgedanken angeknüpft werden, wie sie *v. Humboldt* in dem diesem Aufsatz vorangestellten Motto ausgesprochen hat.

Es war dem Verfasser dieser Zeilen vergönnt, seit 3 $\frac{1}{2}$ Jahrzehnten Erfahrungen in Gebirgsländern verschiedenster Breiten und Klimazonen zu sammeln, zunächst in den heimischen Alpen und in den skandinavischen Gebirgen, in den Jahren 1926 bis 1929 in den tropischen Anden Südamerikas von Nordchile bis zum Karibischen Meer, 1933/34 und 1937 in den Gebirgsländern Ostafrikas von den Red Sea Hills im Sudan bis zum Cap der Guten Hoffnung, 1937 im West- und Osthimalaya; seither leider nur in kürzeren Aufenthalten 1950 in Lappland, 1952 in den Appalachen, 1953 in den Rocky Mountains von Colorado, 1956 in Ost-Brazilien, 1957 in Thailand. Die entscheidenden Anregungen empfing ich zweimal: erstens in den 20er Jahren bei ausgedehnten Reisen in den Anden mit all ihren Gegensätzen der tropischen Gebirgswelt bis zu den wüstenhaften Hochgebirgen der Puna der Atacama und zu den Paramos Kolumbiens; zweitens in den 30er Jahren, als ich in den Gebirgsländern Nordost-, Ost- und Südafrikas Gelegenheit hatte, die Pflanzenwelt und die Landschaft der altweltlichen Tropen mit denen der Neuen Welt zu vergleichen. Bei diesem Erleben der neu- und altweltlichen Tropen, das *A. v. Humboldt* leider nicht beschieden war, treten dem Beobachter unter gleichen Klimabedingungen jeweils konvergente Lebensformen, konvergente Vegetationsformen und damit auch ähnliche Landschaftstypen entgegen. Die geheimen Beziehungen zwischen Klima und Lebewelt werden gleichsam in der Physiognomik sichtbar. Aufgabe der Geographie ist es dann, den kausalen, funktionalen, ökologischen Zusammenhängen unter Heranziehung aller in den Einzelwissenschaften erworbenen Erkenntnisse nachzugehen, um so *v. Humboldts* Hoffnung zu erfüllen, das empirisch gewonnene Naturgemälde zu einem „Naturgemälde ganz anderer und gleichsam höherer Art naturphilosophisch“ weiterzuführen (1807, S. IV/V).

III. Die Eigenart der tropischen Gebirgsklimate in thermischer Hinsicht.

Fragen wir, warum sich Vegetation und Landschaft der äquatorialen Gebirge nicht mit den kalten Erdstrichen der höheren Breiten vergleichen lassen (s. S. 15), so ist es im letzten Grunde das ganz andere thermische Verhalten. In den inneren Tropen, nicht nur im Tiefland, sondern auch in den Gebirgen bis in die Region des ewigen Schnees, fehlt der Wechsel der thermischen Jahreszeiten, von Sommer und Winter. Die Gebiete zwischen den Wendekreisen, die man im deutschen Sprachgebrauch schlechtweg als „Tropen“ bezeichnet, im französischen aber in die äquatoriale Zone und die beiden tropischen Zonen gliedert, sind ganz allgemein die Länder, „where winter never comes“ (Bates 1952).

Der ecuatorianische Botaniker Padre *L. Sodiro*, der auch die Vegetation der Alpen studiert hatte, schildert in begeisterten Worten die Frühlingspracht der Alpenmatten und das plötzliche Erwachen der Natur nach der langen Winterruhe und stellt ihnen den düsteren Aspekt der „Pajonales“ (Büschelgrasfluren) der Paramos gegenüber, in denen die abgestorbenen Pflanzenteile der Zerstörung trotzen und mit den traurigen Überresten den Glanz der neuen Generation verdüstern und verunstalten (1874). Und *Th. Wolf* (1890, S. 449) sagt dazu: „Im Paramo gibt es keinen Frühling, keinen Herbst, keinen Sommer und keinen Winter, es gibt nur ewig dasselbe. Zwei Drittel der Blätter des Grases sind immer trocken und von bräunlich-gelber Farbe, während die neuen blaugrünen mit jenen dieses olivgrüne Kleid erzeugen, welches alle Berge überzieht und pajonal genannt wird. Eine vollständige Wüste macht auf den Reisenden keinen so traurigen und melancholischen Eindruck wie die Einöden der Pajonales.“

Die Jahresamplituden der Temperaturen, die am Äquator weniger als 2° C, in den äquatorialen Gebirgen u. U. weniger als 1° C betragen, steigen wohl am Rand der Tropen auf 5—10° C, in ganz trockenen Binnengebieten der Sahara, der Kalahari und Inneraustraliens auch noch höher an. Aber allgemein sind über den Festländern infolge der starken tageszeitlichen Bestrahlungsunterschiede die Temperaturdifferenzen von Tag und Nacht viel stärker fühlbar. Am Äquator selbst haben wir reine Tageszeitenklimate, so wie in den polnahen Gebieten reine Jahreszeitenklimate. Um diese Eigenart im thermischen Verhalten der Klimate verschiedener Breiten, vor allem auch für die tropischen Gebirge anschaulich zu machen, bediente ich mich seit 1941 der Darstellung in sog. Thermoisoplethen-Diagrammen (*Troll* 1941, 1943a, 1944, 1951, 1955a, 1955b, 1958). Sie lassen die mittleren Stundentemperaturen aller Monate des Jahres, somit auch die Tages- und jahreszeitlichen Schwankungen ablesen und geben im Kurvenbild auf einen Blick zu erkennen, ob es sich um ein äquatoriales, tropisches, subtropisches, temperier-

tes, subpolares oder polares Klima handelt. Das Diagramm für Quito in 2850 m Meereshöhe (Abb. 1) stellt das reinste äquatoriale Tageszeitenklima dar. Die jährlichen Schwankungen der Mittagstemperatur betragen nur $2,2^{\circ}\text{C}$, für die Temperaturen bei Sonnenaufgang nur $1,8^{\circ}\text{C}$, für das Monatsmittel nur $0,8^{\circ}\text{C}$. Die geringen Schwankungen im Jahresablauf sind abhängig von der Bewölkung und den Niederschlägen, die die Aus- und Einstrahlung regulieren. Dagegen betragen die bei der Beckenlage von Quito recht erheblichen Tagesschwankungen $10\text{--}13,5^{\circ}\text{C}$.

In den Polargebieten liegen die Verhältnisse umgekehrt. Dort verlaufen in einem Thermoisoplethen-Diagramm die Isolinien vertikal, d. h. wir haben reine Jahreszeitenklimata. Die Gleichgewichtslinie zwischen Tages- und Jahresschwankung verläuft auf den Festländern ungefähr am Rande der Tropen (Troll 1943a, T. 13), mit Ausnahme der tropischen Kaltwasserküsten, die eine sehr geringe Tagesschwankung haben, und des südlichen Asiens, wo unter der Wirkung des Monsunklimas stärkere Jahresschwankungen etwas in den Tropengürtel hineinreichen.

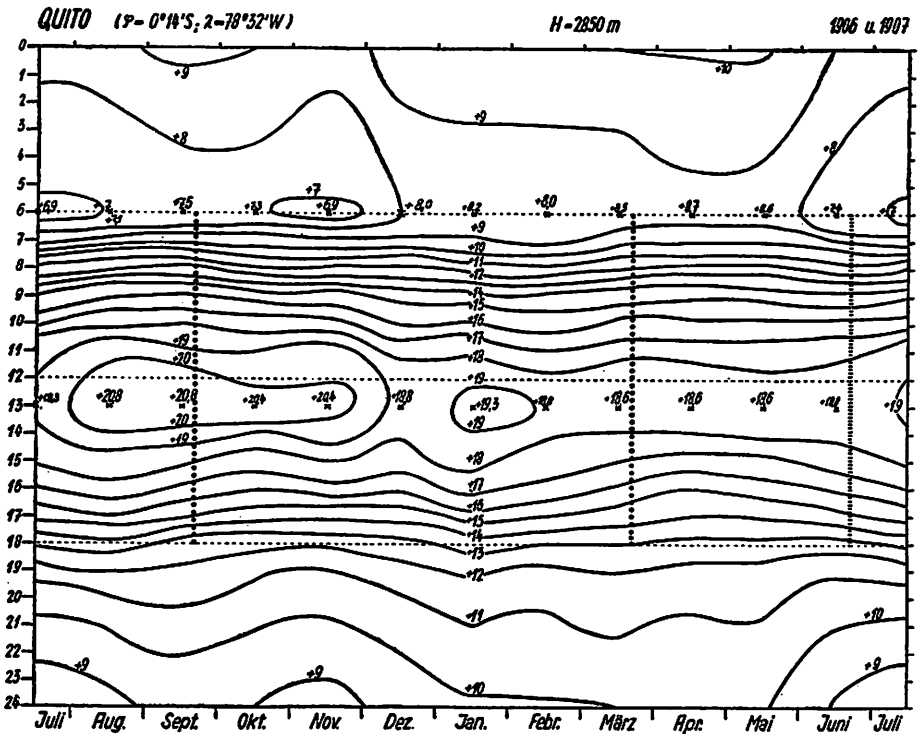


Abb. 1: Thermoisoplethen-Diagramm von Quito (Ecuador) als Beispiel des Klimas der Tierra fria in der äquatorialen Zone. (Die senkrechten Punkt- und Strichlinien bezeichnen die Zeiten der Zenitstände und des Tiefstandes der Sonne.) Orig. C. Troll

AREQUIPA ($9^{\circ} 16' 22'' S$; $2^{\circ} 31' 36'' W$)

H-2360 m 1½ Jahre stündlich

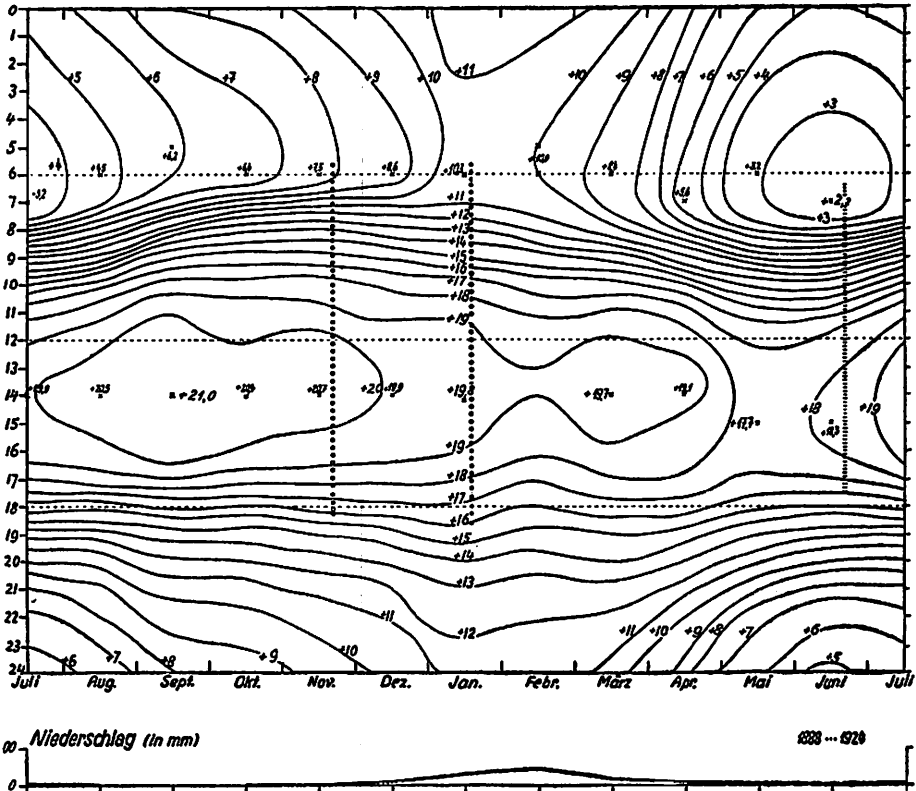


Abb. 2: Thermoisoplethen-Diagramm von Arequipa (Peru) als Beispiel eines im Mittel ähnlich temperierten Klimas aus der tropischen Zone. Orig. C. Troll

Auch bei Arequipa (Abb. 2) in $16^{\circ} 22'$ s. Br. und in etwas geringerer Meereshöhe als Quito haben wir ein Tageszeitenklima vor uns, aber die Jahresschwankungen sind hier schon fühlbarer als am Äquator. Bei den Mittagstemperaturen betragen sie $33^{\circ} C$, bei den Morgentemperaturen wegen der starken nächtlichen Ausstrahlung des Wüstenklimas $8^{\circ} C$. Demgegenüber schwanken die tageszeitlichen Temperaturen zwischen 9° im Januar und $16^{\circ} C$ im Juni. Für den Jahrgang der Temperatur in den beiden tropischen Gürteln ist neben den Bewölkungsverhältnissen auch schon der Stand der Sonne von Bedeutung. Die Nachttemperaturen sind am höchsten z. Z. der Sommerregen, wo der zenitale Stand der Sonne und die Abschirmung der Ausstrahlung durch die Luftfeuchtigkeit und die Bewölkung auf eine Erhöhung hinwirken. Die Zeit stärkster nächtlicher Abkühlung fällt in den Juni, also in die Zeit des Tiefstandes der Sonne und der atmosphärischen Trockenheit. Für die Nachttemperaturen wirken Sonnenstand und Feuchtigkeit gleichsinnig, die Folge ist ein sehr einfacher Jahrgang der Stundentemperatur. Anders ist es in den Mittagstunden. Der Erwärmung, wie sie der hohe Sonnenstand erwarten

läßt, wirkt der Bewölkung und der Feuchtigkeit der zenitalen Regenzeit entgegen. Die Mittagstemperatur steigt daher mit dem wachsenden Sonnenstand von Juni an, erreicht das Maximum aber schon im September, da dann die sommerliche Bewölkung entgegenzuwirken beginnt. Die Regen des Februar bedingen sogar zur Zeit des Zenitstandes der Sonne eine deutliche Einschnürung der Mittagstemperatur. Im März kann die Mittagstemperatur wegen der rasch nachlassenden Feuchtigkeit neuerdings ansteigen, bald aber macht sich die Abnahme der Sonnenhöhe bemerkbar. Für den Jahresgang der Temperatur sind zum Teil noch die

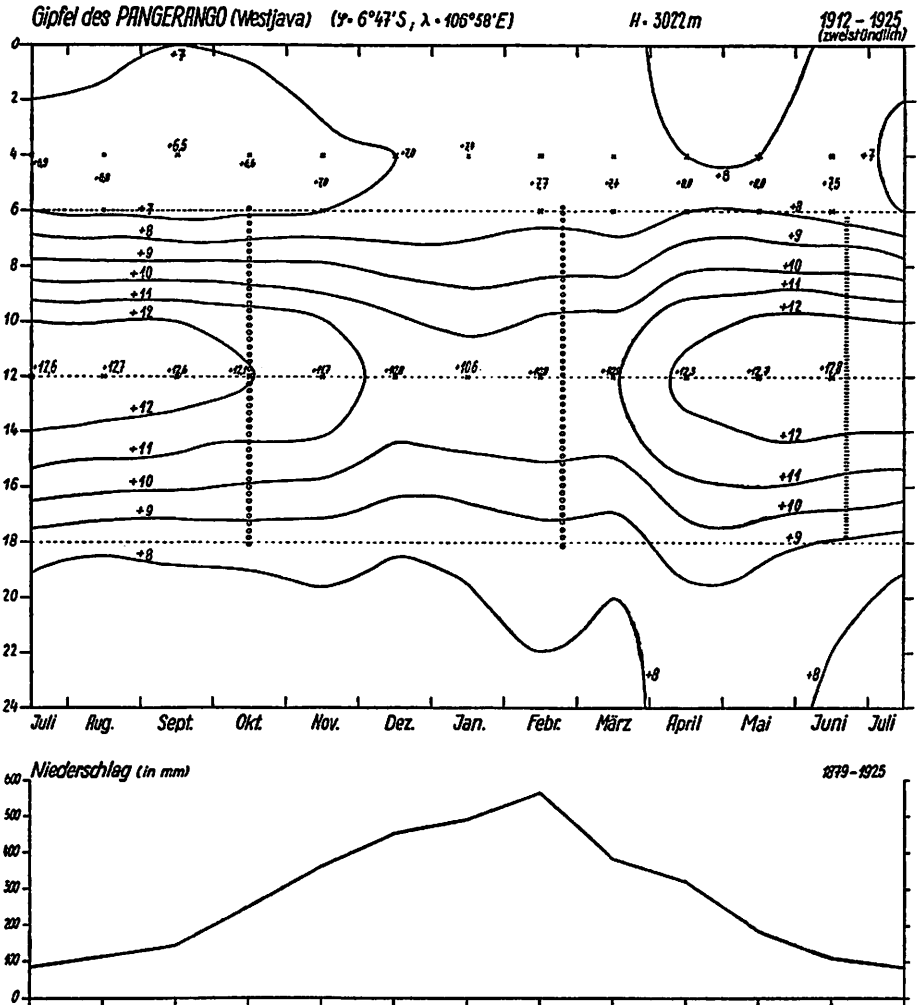


Abb. 3: Thermoisoplethen-Diagramm des Pangerango (Java) als Beispiel einer äquatorialen Gipfelstation. Orig. C. Troll.

Bewölkungsbedingungen von Einfluß (Vermehrung der Tageseinstrahlung in der Regenzeit, verstärkte nächtliche Ausstrahlung in der Trockenzeit), aber auch schon die jahreszeitlichen Unterschiede des Sonnenstandes.

Zum Vergleich seien noch je ein Beispiel für das äquatoriale Gebirgsklima und das tropische Gebirgsklima gegeben (Abb. 3 u. 4). Der Gip-

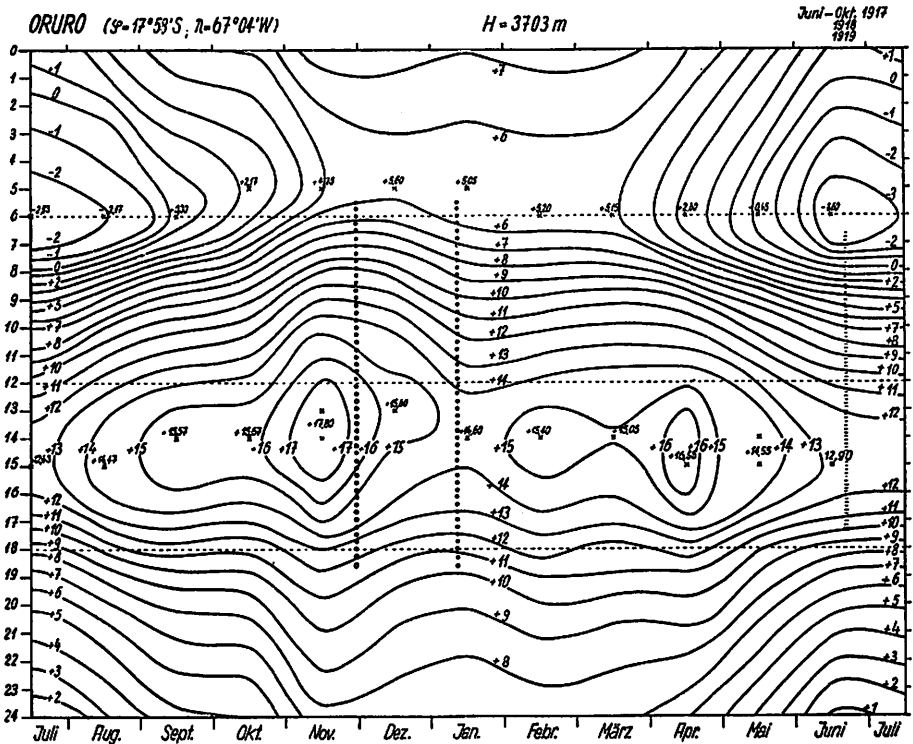


Abb. 4: Thermoisoplethen-Diagramm von Oruro (Bolivien) als Beispiel des Plateau-Klimas im tropischen Trockengürtel. Orig. C. Troll.

fel des Pangarango (Java) in 3022 m Meereshöhe hat die gleiche Isothermie im Jahrgang wie Quito, aber die Tagesschwankungen sind wegen der Gipfelage viel geringer. Insgesamt aber zeigt das Kurvenbild sofort das rein äquatoriale Klima an. Die Stadt Oruro dagegen, auf dem bolivianischen Altiplano in 3700 m gelegen und durch ein ausgesprochenes Trockenklima ausgezeichnet, entspricht im allgemeinen Temperaturgang dem Klima von Arequipa, insofern die Tages- und jahreszeitlichen Schwankungen nach Amplitude und zeitlichem Eintritt der Maxima und Minima sehr ähnlich sind. Auf dem 5850 m hohen Gipfel des Vulkans El Misti über Arequipa (Abb. 5) ist der Temperaturgang ähnlich wie in Arequipa und Oruro, aber infolge der Gipfelage ist die Tagesschwankung geringer, 5,6° C im Januar, 8,1° C im

EL MISTI (Gipfelstation: 5850 m) ($9^{\circ} - 16'46''S$, $\lambda - 71^{\circ}25'W$)

Okt. 1893 - Dez. 1895

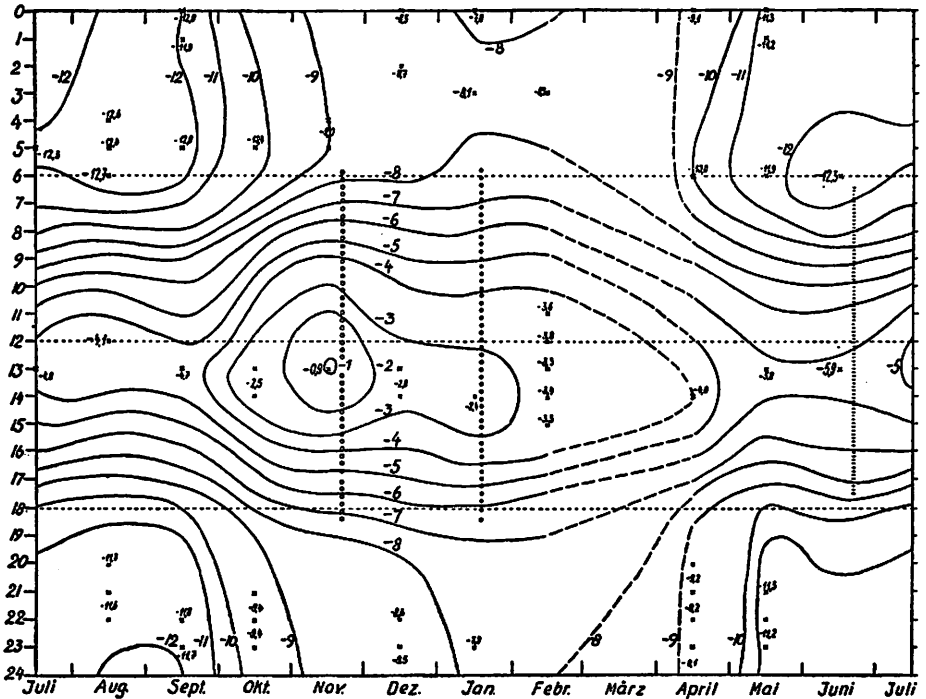


Abb. 5: Thermoisoplethen-Diagramm des El Misti-Gipfels als Beispiel eines tropischen Nivalklimas. Orig. C. Troll.

November, aber sie ist immer noch größer als die Jahresschwankung der Temperatur ($5,0^{\circ}C$ sowohl für die Mittagstemperatur als auch für die Morgentemperatur). Die Temperaturen liegen dabei im Mittel aller Stunden des Jahres unter dem Gefrierpunkt.

Ganz allgemein sind also die Klimate zwischen den Wendekreisen durch die große Ausgeglichenheit der Temperatur im Jahresgang ausgezeichnet, sie sind gegenüber denen der höheren Breiten Tageszeitenklimate. Das Klima der Tierra fria unter dem Äquator z. B. wird in den vorliegenden Klimaklassifikationen nicht hinreichend charakterisiert, z. B. wenn es in der Klassifikation von W. Köppen mit dem Tieflandklima von West- und Mitteleuropa in einen Typ (Cf-Klima) vereinigt wird, nur weil der Bereich der vorkommenden Temperaturen ein ähnlicher ist. Für die Naturerscheinungen der physikalischen und biologischen Bereiche ist die zeitliche Verteilung der Temperaturschwankungen, die Existenz oder das Fehlen von Wärmejahreszeiten entscheidend wichtig.

Aus diesem Grunde hat auch der Vergleich zwischen den Höhengürteln Ecuadors vom Meeresspiegel bis zum Gipfel des Chimborazo mit den Breitengürteln der Nordhalbkugel von Äquator bis zum Nordpol, den L. Andrade Marin (1945) in einem Schaubild versucht hat (Abb. 6), nur

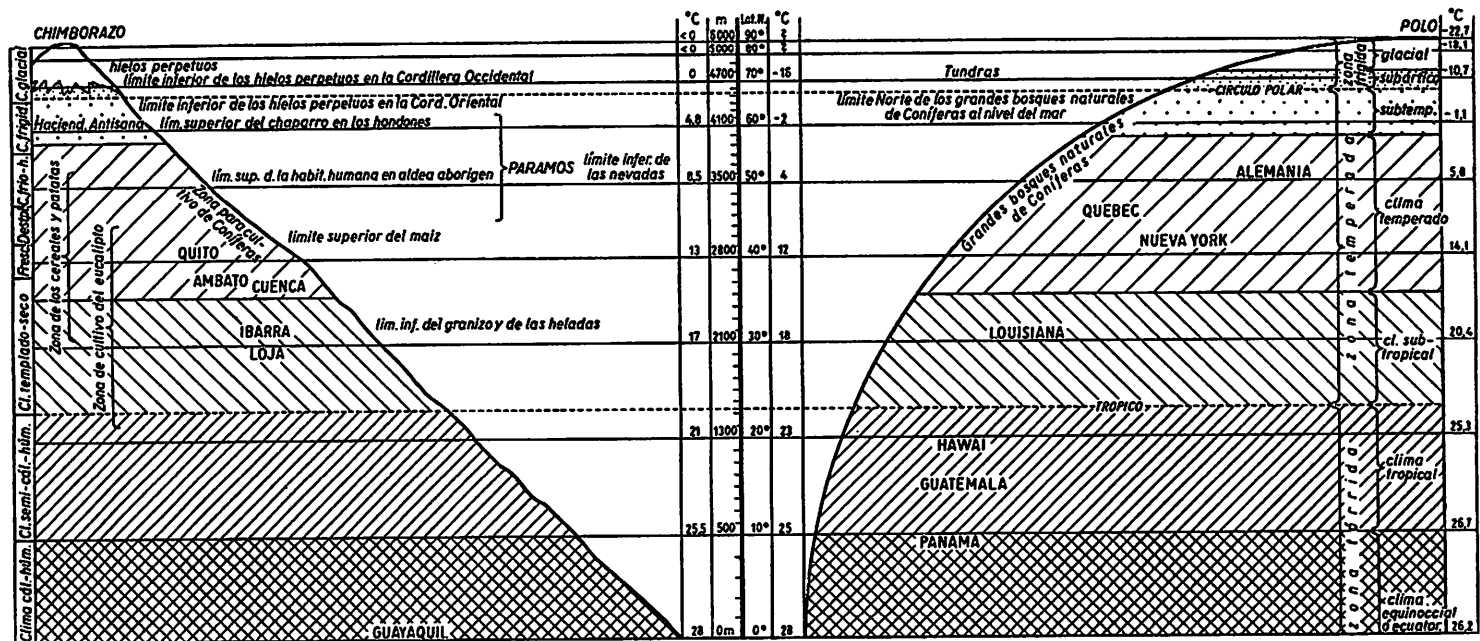


Abb. 6: Vergleich der Höhenstufen Ecuadors mit den Breitenzonen der Nordhalbkugel (nach L. Andrade Marin). In der Kolumne auf der rechten Seite sind die durchschnittlichen Temperaturen der Breitenkreise nach *Supan-Obst* hinzugefügt.

bedingten Wert. Natürlich ist es erlaubt, die verschiedenen Gürtel der Höhe und Breite nach der mittleren Jahrestemperatur und dementsprechend auch nach gewissen Ähnlichkeiten der wirtschaftlichen Möglichkeiten in Vergleich zu setzen. Die Besonderheiten der tropischen Hochlandregionen in klimatischer und ökologischer Hinsicht aber werden durch eine solche Darstellung in den Hintergrund gedrängt.

Dies zeigt sich z. B. am Verhalten der Fröste, die für das biologische Geschehen von so großer Bedeutung sind. Die beste Kenntnis über die Verteilung der Frosttemperaturen in einem Vertikalprofil der Tropen besitzen wir von Südperu, von der Wüste von La Joya über Arequipa zum Gipfel des Vulkans El Misti (Troll 1943b). Arequipa in 2360 m ist normalerweise frostfrei, doch können im Juni und Juli zur Zeit des Tiefstandes der Sonne einzelne Nachtfroste vorkommen. Regelmäßige Fröste beginnen gegen 3000 m. Ökologisch und bodenkundlich besonders wichtig ist die Zahl der Frostwechseltage, in denen also nächtlicher Frost und Wärme bei Tage wechseln. Die Zahl der Frostwechseltage ist in den tropischen Gebirgen, so bald wir überhaupt in die Zone des Frostes eintreten, weit höher als in irgendeiner anderen Klimazone der Erde. Wegen der starken Tagesschwankungen und der geringen Jahresschwankungen der Temperatur kommen wir beim Anstieg von der unteren Frostgrenze aufwärts sehr schnell in eine Zone, in der das ganze Jahr über Nachtfroste möglich sind. Am Vulkan El Misti ist dies in 4137 m Höhe schon an 337 Tagen des Jahres der Fall, also in allen Monaten des Jahres. In einer Höhe von 4700 m bis 5000 m sind praktisch alle Monate des Jahres Frostwechseltage, was also bedeutet, das die Vegetation keine frostfreie Wachstumszeit mehr zur Verfügung hat, wie etwa in unseren Alpen. Erst bei noch größeren Höhen nehmen die Frostwechseltage wieder an Zahl ab, weil dann auch die Temperaturen der Tagesstunden häufig unter dem Gefrierpunkt bleiben. Auch in den übrigen Bereichen der Puna-Anden liegen die Verhältnisse ähnlich. Aus den Thermographenaufzeichnungen, die W. Knoche in der Mina Aguilar in der Cordillera Quimzacruz (Bolivien) in 5200 m Höhe i. J. 1909 durch 4 Monate hindurch angestellt hat, geht z. B. hervor, daß in den Monaten Mai bis August fast alle Tage Frostwechseltage waren, nämlich 119 von 123 Tagen.

In den äquatorialen Anden liegen die Grenzen des Frostes höher als in der Puna. Quito in 2850 m Höhe hatte in sehr langen Jahren nur einmal 1894 Frost. Die mittlere Grenze des Frostes wird dort von Sapper und Geiger (1934) in über 3000 m angesetzt. Zu so extremen Frostwechselklimaten wie in den trockenen Tropengebirgen kann es dort aber nicht kommen, weil die Tagesschwankungen in großen Höhen nur noch wenige Grad betragen. Am Chimborazo liegt die Mitteltemperatur aller Monate bei 4700 m, also nahe der Schneegrenze, ganz nahe am Gefrierpunkt. Hier sind bei einer Tagesschwankung auch nur von wenigen Graden wohl auch die häufigsten Frostwechsel zu erwarten (vgl. Tab. 3 S. 46).

Bei der Bestimmung der Frostgrenzen besteht auch in den tropischen Gebirgen die Schwierigkeit der starken Unterschiede des Geländeklimas. Auf Plateaus und in Becken können durch die Bildung von Kaltluftseen

und Temperaturinversion Fröste auftreten, während an Hängen und Gipfeln in beträchtlich größerer Höhe noch Frostfreiheit herrscht. Am Pangerango in Java ist dies schon lange festgestellt. Die Gipfelstation (3023 m) gilt nach den Klimaaufzeichnungen mit einem absolutem Minimum von $+0,5^{\circ}\text{C}$ als noch frostfrei (C. Braack 1931 u. v. Wissmann 1948, S. 84). Dagegen beobachtete Docters van Leeuwen (1933, S. 38), daß im Gipfelkrater des Berges in der Trockenzeit sehr oft am Boden Frost auftritt, so daß die niederen Pflanzen mit Reif bedeckt sind, im Sumpf dünne Eiskrusten entstehen und Raureif ziemlich häufig ist. Die Frostgrenze kann also unter dem Äquator in Quito und in Java mit gleicher Höhe angesetzt werden.

IV. Die Tageszeitenklimate der Tropengebirge in ihrer geographischen Auswirkung

Das Tageszeitenklima der tropischen Gebirge hat vielfältige Auswirkungen in der unbelebten und belebten Natur, wodurch der Gegensatz zwischen den temperierten und kalten Klimaten der höheren Breiten und der tropischen Gebirge deutlich unterstrichen wird.

1. Froststrukturböden

Während man die vor über 50 Jahren aus Spitzbergen und der Antarktis bekannt gewordenen Strukturböden (Frostmusterböden, Steinnetz- und Steinstreifenböden, Girlandenböden etc.) längere Zeit für Bildungen der polaren und subpolaren Klimate gehalten hatte, stellte sich später heraus, daß fast noch regelmäßigeren Formen auch in den tropischen Hochgebirgen eine sehr große Verbreitung haben. 1926 fand ich sie auf ausgedehnten Arealen in den Kordilleren Boliviens in 4700—5100 m (in etwas niedrigeren Bergmassiven schon ab 4500 m), 1934 auch in Ostafrika am Mount Kenya oberhalb 3950 m sowie in den Drakensbergen Südafrikas über 3000 m. Sie sind seither in der Hochgebirgsstufe fast aller Klimazonen der Erde festgestellt worden, und heute kann man auf Grund der allgemeinen klimatischen Situation meist schon voraussagen, in welcher Meereshöhe Strukturböden auftreten. Es besteht aber genetisch ein grundsätzlicher Unterschied zwischen den polaren und subpolaren Strukturböden, die in hohen Breiten bei dauernder oder langdauernder jahreszeitlichen Bodengefrorennis (Permafrost, Tjäle) im Zusammenhang mit dem jahreszeitlichen Wechsel von Gefrieren und Auftauen entstehen, und die Ausmaße von einem bis mehreren Metern Durchmesser haben, und den Miniaturformen der tropischen Gebirge, die Durchmesser von nur 10—20 cm haben. Diese sind nicht an eine tiefergehende Bodengefrorennis gebunden, sondern an das kurzperiodische und häufige nächtliche Einfrieren der obersten Bodenschichten von nur wenigen Zentimetern Tiefgang. Sie sind ein sichtbarer Ausdruck des tageszeitlichen Frostwechselklimas der tropischen Hochgebirge (Troll 1944). In den gemäßigt-

ten Breiten kommen je nach der besonderen Situation beide Formen vor, in den Subtropen vorwiegend die Miniaturböden, in der Subantarktis lediglich die Kleinformen. Auch der denudative Abtragungsvorgang in den frostreichen Klimaten, als Solifluktion bezeichnet, ist dementsprechend in den polaren und tropischen Hochgebirgsklimaten verschieden (Jahreszeiten- und Tageszeiten-Solifluktion). Die Tageszeiten-Solifluktion ist weitgehend an die oberflächliche Bildung von Kammeis (Pipkrake, Needle-Ice) gebunden (Troll 1947 u. 1948a).

2. Schnee und Gletscher

Bei dem Fehlen einer winterlichen kalten Jahreszeit kann man in den tropischen Gebirgen auch keine winterliche Schneedecke erwarten. Bei ganz geringen Jahresschwankungen der Temperatur ist es wahrscheinlicher, daß es vorwiegend die sommerlichen Regenzeiten sind, die in den Hochregionen Schneeniederschläge bringen, und nicht die trockene winterliche Jahreszeit. Das ist auch tatsächlich der Fall. In den äquatorialen Anden Columbiens z. B. gibt es infolge der zweimalige äquinoktialen Gipfelung der Regenkurve auch zwei Jahreszeiten, in denen die hohen Paramos längere Zeit in Schnee gehüllt erscheinen. Im tropischen Äthiopien erhalten die höchsten Berge von Hochsemiën bei 13° n. Br. feste Niederschläge in Form von Schnee und Hagel in der sommerlichen Regenzeit. Sie können länger dauernde Schneedecken hervorrufen (Werdecker 1955, S. 313). In Ecuador fällt auf den hohen Vulkanbergen der Schnee vorwiegend in den regenzeitlichen Monaten März bis Mai („Invierno“), die Schneedecke verschwindet dann wieder in den folgenden recht trockenen Monaten Juni-August („Verano“) (H. Meyer 1907).

Die innertropischen Gebirge sind also Gebiete, in denen eine winterliche Schneedecke fehlt und bestenfalls eine regenzeitliche Schneebedeckung vorkommt, die also in die Zeit bzw. die Zeiten des Sonnenhochstandes und damit in den astronomischen Sommer fällt (Troll 1942). In den Ostkordilleren Boliviens kann man überhaupt nicht mehr von einer jahreszeitlichen Schneedecke sprechen. Die in den Hochregionen nachts oder am Nachmittag als Schnee, Hagel oder Graupeln fallenden Niederschläge überdauern kaum einen Tag, in der Regel tauen sie mit dem Anstieg der Temperatur am Vormittag wieder vollständig weg, meist bis zur Grenze des ewigen Schnees.

Erst gegen den Rand der Tropen werden die Verhältnisse komplizierter. In der sehr trockenen Puna de Atacama am südlichen Wendekreis, die an der Überschneidung von Winterregen und Sommerregengebieten liegt, können einzelne starke Schneefälle im Winter oder Sommer vorkommen. Wenn sie länger dauernde Schneedecken erzeugen, pflegen sich auf ihnen Büßerschneefelder (Nieve de los Penitentes) zu bilden. Ähnlich ist es noch auf den Schneebergen der Cordillera de los Andes von Nordchile, Westbolivien und Südwestperu. Dort sind aber bereits die Sommerniederschläge vorherrschend, und die höchsten Berge wie Sajama und El Misti tragen gelegentlich im Sommer weit herab Schneedecken. Die in dem

randtropischen Gebiet der Nordhalbkugel gelegenen mexikanischen Vulkanberge haben ähnlich wie die in gleicher Breite gelegene Berge Nordchiles und Südperus sommerliche, regenzeitliche Schneefälle, die häufig bis 3000 m herabreichen, aber nicht lange liegenbleiben. In den frühwinterlichen Monaten November bis Januar fällt erneut Schnee, u. U. bis in die obere Waldregion herab. In den folgenden Monaten Februar—Mai herrscht bei allgemeiner Trockenheit eine starke Ablation. Während dieser Zeit entstehen ziemlich regelmäßig Penitentesfelder, also ganz anders als in den außertropischen argentinisch-mittelchilenischen Anden, wo sich diese aus den in der kalten, schneereichen Winterzeit gebildeten Schneedecken in den trockenen und strahlungsreichen Sommermonaten bilden (Troll 1942, 1949).

Dreierlei mag festgehalten werden. Im Gegensatz zu den außertropischen Gebirgen mit ihrem Wechsel von winterlicher Schneebedeckung und sommerlicher Aufzehrung des Schnees, evtl. bei großer sommerlicher Trockenheit und Strahlungsintensität unter Bildung von Penitentes, ist die Bildung von kürzer dauernden Schneedecken in den Tropengebirgen vorwiegend an die Niederschlagsjahreszeiten des zenitalen Sonnenstandes geknüpft. Infolgedessen ist auch die Bildung von Penitentes in den Tropen nur dort und nur in den Jahreszeiten möglich, wo sich Schneedecken längere Zeit halten können. Auch die Gletscher der Tropen unterliegen im Zehrgebiet anderen Bedingungen als in den höheren Breiten. Die Ablation kann bis zur Grenze des ewigen Schnees u. U. das ganze Jahr über wirksam sein. Schon daraus erklären sich die allgemein nur kurzen Gletscherzungen tropischer Gletscher bis zu den von *H. Meyer* so benannten Firngletschern.

3. Die obere Wald- und Baumgrenze

Besonders schön kommt der klimatische Gegensatz der höheren Breiten und der Tropengebirge an der oberen Grenze des Waldes und des Baumwuchses zur Geltung. In den Alpen, den Karpaten, in Skandinavien, in Zentralasien oder in den Rocky Mountains zeigt schon der physiognomische Gegensatz von aufrechten Bäumen und Krummholz an, daß die winterlichen Schneedecken eine entscheidende Rolle spielen. Sie bewahrt das in ihrem Schutz gedeihende Krummholz (*Pinus montana*, *Alnus viridis*, *Betula* etc.) oder die im Raum der Schneedecke wachsenden Teile der Bäume vor Unbilden der winterlichen Witterung (Frost, Austrocknung und mechanische Schädigung durch Wind und Eisgebläse). Die aus der Schneeoberfläche aufragenden Bäume dagegen haben die bekannten Wetterformen, Tischform oder Fahnenform, und am Ende strenger Winter weisen sie Frost- und Trockenschäden auf, ganz besonders unmittelbar über der schützenden Schneedecke (Plesnik 1957). Auch in den alpinen Strauch- und Zwergstrauchgürteln hat sich immer wieder die große ökologische Bedeutung des Schutzes der Schneedecke und der Verkürzung der Vegetationsperiode durch langdauernde Schneebedeckung als ausschlaggebende Faktoren erwiesen (Nordhagen 1943, 1957).

Diese ökologische Situation ist den tropischen Gebirgen völlig fremd. Der geschlossene feuchte Berg- und Höhenwald der Tropen (Anden, Mittelamerika, Ostafrika, Südindien, Malaya etc.) — ein artenreicher immergrüner Wald mit üppiger Belaubung und breiten, sehr oft schirmförmigen Kronen mit gewölbter Oberfläche — grenzt entweder unmittelbar in scharfem Übergang an das Höhengrasland oder er geht unter Niedrigerwerden der Bäume, z. T. derselben Arten, in immergrünes Gebüsch über. (Bild 2 und 3). Der hohen Luftfeuchtigkeit wegen sind Äste und Stämme fast immer von Epiphyten, Moosen, Flechten, Farnen und Blütenpflanzen überladen. Man spricht vom Nebelwald, Mooswald, Elfin Forest, oder in den Anden von der Ceja de la Montaña. An der bunten Flora von Laubbäumen beteiligen sich viele Pflanzensippen, wobei Arten der verschiedensten Familien eine sehr ähnliche Lebensform annehmen, z. B. auch Nadelhölzer der Gattungen *Podocarpus* und *Libocedrus*, vor allem durch die Ausbildung schirmartig gewölbter, in der Peripherie sehr dicht belaubter Kronen („immergrüne Kugelschirmbäume“, *Troll* 1948b, 1954). Allerdings gibt es auch Fälle, wo einzelne Baumarten gegen die Grenze des Waldes die Oberhand gewinnen, etwa *Hagenia abyssinica* oder *Ericaceen* in Abessinien und Ostafrika, die Gattung *Polylepis* in einigen Teilen der tropischen Anden, der Baumwachholder *Juniperus procera* in Ostafrika, *Libocedrus* in Neuguinea.

Normalerweise zeigt der feuchte Höhenwald an seiner oberen Grenze kaum einen jahreszeitlichen Rhythmus. Das Blühen findet keine Unterbrechung und die Bestäubung vieler Bäume erfolgt durch Kolibris bzw. Honigvögel jahraus jahrein. Letzten Endes ist wohl auch in den feuchten Tropengebirgen die obere Waldgrenze von thermischen Faktoren beherrscht, von der Abnahme der Temperatur und der Wärmesummen mit der Höhe, aber weder eine kalte Jahreszeit noch eine winterliche Schneedecke sind dabei differenzierend im Spiel. In trockenen Gebirgen kommt dazu noch die Wirkung einer trockenen Jahreszeit. Und es gibt viele Fälle, wo man ohne ökologische Messungen, wie sie bisher kaum irgendwo an der tropischen Waldgrenze angestellt wurden, über den Faktorenkomplex, der die Waldgrenze bestimmt, noch völlig im Zweifel sein kann.

Der Gegensätzlichkeit der physiognomischen Erscheinung entspricht auch ein verschiedenes topographisches Verhalten des Waldes an seiner oberen Grenze. In den gemäßigten und kalten Zonen sind im allgemeinen vorspringende Bergrücken begünstigt, an ihnen steigt der Wald höher empor als in den Talrinnen und -mulden. Das kann zwei Gründe haben: Einmal sammelt sich in den Tälern und Mulden die winterliche Kaltluft an, so stark, daß es zu völligen geländeklimatischen Inversionen kommen kann. Außerdem sind in schneereichen Gebirgen die Täler auch die Lawinenbahnen. In Lawinengassen werden die herrschenden Nadelbäume schon rein mechanisch eliminiert, da sie keine Möglichkeit der Regeneration durch Stockausschlag haben. Dort bleibt aber auch der Lawinenschnee sehr lange liegen und die Vegetationsperiode wird dadurch stark verkürzt. Aus dem Nordwesthimalaya habe ich den Einfluß des Lawinenschnees auf die Waldgrenze und auf die Verbreitung der alpinen Vegetationsformationen früher beschrieben

(Troll 1939 u. 1941). Die Ansammlung von Lawinenschnee am Ausgang steiler Täler verursacht häufig eine Inversion des Vegetationsprofils.

All das ist den Tropengebirgen völlig fremd. An der Ostseite der Anden Boliviens und Perus brandet der Nebelwald der Ceja de la Montaña, in 3400—3700 m Höhe an den Bergflanken empor (Bild 1). In den Talzügen und -rinnen schiebt er sich höher hinauf und dort finden sich oft noch einzelne vorgeschobene Waldinseln in geschützter Nischenlage. Auf den Bergrücken und Spornen aber bleibt er zurück und die Höhengrasfluren ziehen sich oft weit abwärts. Diese topographische Gesetzmäßigkeit an der Waldgrenze der Tropen hat sich auch in anderen Weltteilen immer wieder bestätigt. Ob dabei die größeren Temperaturschwankungen und Frosthäufigkeiten auf den Bergrücken oder die höhere Luftfeuchtigkeit der Taleinschnitte eine größere Rolle spielen, läßt sich vorerst schwer entscheiden. Auch die bodenökologischen Bedingungen können stark mitspielen. Sehr vielfach sieht man den Wald als Schluchtwald noch die Quellmulden ausfüllen, wo frische Böden und die nachschaffende Kraft der Erosion günstigere Standortbedingungen schaffen, während die reiferen, dichteren Böden daneben Grasvegetation tragen. Man wird sehr stark an Savannenlandschaften der tropisch heißen Stufe erinnert, wo vielfach die offenen Rücken Grassavannen tragen, die Schluchten aber bis zum Rande der steileren Einschnitte von Feuchtwald eingenommen sind. In Abessinien, in Ostafrika, in Südafrika, in Natal, in Südindien und Indonesien gibt es zahlreiche Beispiele für dieses Verhalten (Troll 1936).

Es unterliegt also keinem Zweifel, daß die obere Wald- und Baumgrenze in den Tropen und in den borealen Gebirgen ganz verschiedenen ökologischen Bedingungen unterliegt. Sie bietet aber noch eine weitere Problematik. Schon der Begriff des Waldes ist in den Tropen schwer zu fassen. Soll man beispielsweise die stammbildenden Compositen mit Schopfbältern, wie die baumförmigen Senecionen Ostafrikas, die stammbildenden Espeletien der äquatorialen Anden oder die verzweigten Baumsträucher von *Anaphalis javanica*, noch zur Baumvegetation zählen? Tut man es, wie es z. B. O. Hedberg (1951) und andere vor ihm getan haben, dann liegt die Baumgrenze wesentlich höher als die des geschlossenen Waldes. Außerdem gibt es in den tropischen Anden über der Grenze des Bergwaldes, z. T. vom geschlossenen Bergwald getrennt in einem beträchtlich höheren Gürtel, Gehölze der Gattung *Polylepis* („Queñua-Gehölze“), denen einige andere baumartige Begleiter aus der Familie der Compositen und Araliaceen beigemischt sein können (Herzog 1931, S. 83/84). Dabei macht man die Erfahrung, daß solche Gehölze inmitten von Höhengrasland immer an bestimmte Bodenbedingungen, besonders blockreiche, steinreiche, gut durchlüftete Böden geknüpft sind, während die feinkörnigen dichten Böden daneben von baumfreien Grasfluren eingenommen werden. Hier macht sich offenbar die ganz verschiedene Bewurzelung von Holzpflanzen und Gräsern, auf die erstmals H. Walter (1932) für die tropischen und subtropischen Trockengebiete aufmerksam gemacht hat, entscheidend geltend. *Polylepis*-Gehölze treten schon in den äquatorialen Anden weit über der Grenze des geschlossenen Waldes bis 4300 m

Höhe auf (Diels 1937), in den trockenen Puna-Anden reichen sie noch viel höher. In der Grenzkordillere von Westbolivien und Nordchile kommen sie nahe an 5000 m heran und liefern dort die höchsten baumförmigen Gewächse überhaupt *).

Die Baumgrenze an den mexikanischen Vulkanen gleicht weder der der feuchten Tropen noch der der borealen winterkalten Gebirge. Sie liegt um 4000 m und ist von monotonen Beständen von *Pinus Hartwegiana* mit Büschelgrasunterwuchs gebildet, die weder etwas von der Üppigkeit des tropischen Nebelwaldes noch von den Kampfformen der alpinen Baumgrenze erkennen lassen. Dagegen erinnern sie stark an die kontinentale Baumgrenze, die am Fuß der Rocky Mountains von *Pinus ponderosa* gebildet wird. Deren Bestände schieben sich dort gegen die Steppen der Plains vor und verlieren sich schließlich in einzelnen Baumpionieren im Grasland. Trotzdem wird man die obere Baumgrenze in Mexico bei 4000 m nicht als reine Trockengrenze bezeichnen dürfen. Der Kiefernwald grenzt dort auf den hohen Vulkanbergen an eine steppenartige Hochgebirgsvegetation („Zacatonales“), während die feuchten Nebelwälder schon am geschlossenen Ostrand der zentralen Meseta gegen die Ostabdachung bei 2000—2300 m Meereshöhe ihr Ende erreichen. Diese sind dort an einem Nebelgürtel gebunden, der sich regelmäßig bei dem tageszeitlichen Luftaustausch zwischen dem östlichen Tiefland und der Meseta an der Ostabdachung des Hochlandes bildet und der sich beim Übertritt des Hangwindes auf das Hochplateau schlagartig auflöst. Die Nadelwaldzone reicht darüber an den hohen Vulkankegeln viel weiter in die trockene Hochregion auf.

4. Indianische Landwirtschaftsformen in den Hochanden

In den Kernlanden der indianischen Hochkultur der Anden von Südperu und Nordbolivien, in den Wohngebieten der Quechua- und Aymara-Indianer reicht die Dauersiedlung der Menschen in extreme Höhen. Weit über der Grenze des Ackerbaues kann dort ganzjährige Weide für Schafe, Llamas und Alpacas betrieben werden, und zwar bis nahe an die Gletscher heran, da keine Zone winterlicher Schneebedeckung existiert und da die dem Vieh dienenden Futtergräser und Kräuter der Puna ganzjährig, auch in der Trockenzeit am Halme geweidet werden können. Zudem verstanden es und verstehen es die Indianer noch heute, mit Hilfe der Gletscherflüsse Weideland künstlich zu bewässern. So reichen ganzjährige Dauersiedlungen in der Cordillera Real Boliviens bis 4550 m (Troll u. Finsterwalder 1935). Im Coropuna-Gebiet Südperus hat I. Bowman sogar eine ganzjährige Hirtensiedlung der Indianer in 5200 m angetroffen (Bowman 1916). Außerdem aber reicht auch der Ackerbau der Indianer im Bereich des Titicaca-Hochlandes ungewöhnlich hoch, nämlich bis 4200 m, und dies schon in vorspanischer Zeit als die europäische

*) Eine vergleichende Bearbeitung der *Polylepis*-Gehölze der tropischen Anden durch Frl. Dr. U. Levi-Heins ist im Geographischen Institut der Universität Bonn im Gange.

Gerste noch nicht nach Südamerika eingeführt war. Dies war nur möglich auf der Grundlage des Anbaues von Knollenfrüchten und durch die kunstvolle Ausnutzung des spezifischen Frostwechselklimas der periodisch feuchten Hochanden für die Konservierung der Knollenfrüchte (Troll 1943 c). Da der Anbau des Mais, des einzigen altindianischen Getreides, in den dortigen Tälern i. a. nur bis 3500 m Meereshöhe möglich ist, waren die Höhenregionen von 3500—4200 m, in denen eine dichte Bevölkerung wohnt, z. B. an den Ufern des Titicacasees und im Talkessel von La Paz nur auf der Grundlage des Anbaues von Knollengewächsen besiedelbar. Es werden vier solcher Knollengewächse seit alter Zeit angebaut, die Kartoffel (*Solanum tuberosum*), *Oxalis tuberosa* (eine Sauerklee-Art), *Tropaeolum tuberosum* (eine Kapuzinerkressenart) und *Ullucus tuberosus*.

Die Knollenfrüchte werden i. a. auf Grund der sommerlichen Regenzeit angebaut und im Mai und Juni geerntet. Gerade in dieser Jahreszeit aber beginnen die starken allnächtlichen Fröste. Auf dem Alto de los Huesos (4137 m) z. B. sind nur die Monate März und April frostfrei. In diesem Frostwechselklima wären aber die Knollenfrüchte nicht haltbar. Der Indianer hat es gelernt, gerade unter Ausnutzung dieser tageszeitlichen Fröste aus den Knollenfrüchten Dauerpräparate herzustellen, die vollständig wasserfrei, sehr leicht und daher billig transportierbar und beliebig lange haltbar sind. Diese Konserven führen den Namen „Chufño“ (z. T. „Tunta“ oder „Moray“). Sie entstehen in einem mehrwöchigen arbeitsintensiven Prozeß, bei dem abwechselnd für Frieren der Knollen bei Nacht und Wässern bei Tage gesorgt wird. Schon aus der frühen Kolonialzeit liegen Beschreibungen dieser Aufbereitungsindustrie vor, die von jedem Bauer auf gemeinschaftlich neben den Dörfern befindlichen Anlagen betrieben wird. Padre *L. Bertonio* (Vocabulario de la Lengua Aymara, 1612) gibt mit der Übersetzung des Wortes Chufño auch eine kurze Beschreibung des Prozesses: „Papas curadas al hielo de noche y de dia al sol, paraque salga el aguaça que tienen y la sacan pisandolas“ (Näheres bei Troll 1943c). Die genannten Knollenfrüchte wurden im ganzen Raum der tropischen Hochanden angebaut, jedoch hatte ihre Kultur im Bereich der Puna-Anden eine besondere Bedeutung. In den immerfeuchten Gebirgen von Ecuador und Columbien konnte man das ganze Jahr über pflanzen und ernten, war also auf eine Vorratswirtschaft nicht angewiesen. In der Gegend von Pasto z. B. kann man auch heute nebeneinander junge Saatfelder, heranwachsendes Getreide, reife Kornfelder und für die Bestellung frisch hergerichtete Felder sehen. Auch reicht dort der Maisbau über 3000 m und damit nahe an die obere Anbau- und Siedlungsgrenze heran. In den Puna-Anden des Titicaca-Hochlandes dagegen war wegen der ausgeprägten Trennung von Regen- und Trockenzeit eine Erntespeicherung notwendig. Dort reicht der Anbau und die Dauersiedlung etwa 700—800 m höher, und damit in die Zone regelmäßiger Fröste. Das Frostwechselklima aber hat auch die Erntespeicherung erst möglich gemacht. Durch die Chufño-Fabrikation werden aus verderblichen Knollen trockene Stärkeprodukte gewonnen, die den Körnergetreiden an Haltbarkeit nicht nachstehen. Sie ist die Voraussetzung für die Dauersiedlung in diesem Höhengürtel gewesen. Die Chufño-Fabri-

kation stellte neben der Zucht der Kamelziegen, die als Wolltiere und Tragtiere eine in der Neuen Welt einmalige Errungenschaft darstellten — beides gebunden an die Region der Puna — zwei wesentliche bodenwirtschaftliche Grundlagen für die Hochkulturen der zentralen Anden dar, ebenso wie die künstliche Bewässerung in der peruanischen Küstenwüste und in den trockenen Andentälern.

V. Die Höhenstufen der feuchten Tropen

1. Allgemeines

Feuchte Tropengebirge sind nicht auf die äquatoriale Zone zwischen 10° n.Br. und 10° s.Br. beschränkt, für die *A. v. Humboldt* sein Naturgemälde der Tropen entworfen hat, sondern finden sich auch bis zu den Wendekreisen und darüber hinaus, vor allem an den nach Osten gekehrten Flanken von Hochländern und Gebirgen, wo die in den Tropen vorherrschenden passatischen Winde auch in der winterlichen Trockenzeit Feuchtigkeit in Form von Steigungsregen spenden. Hierher gehören vor allem die Ostseiten der Cordilleren in Mittelamerika und Mexico sowie in Südamerika von Peru bis Nordwestargentinien, ebenso in Afrika viele nach Osten gekehrten Gebirgsabdachungen (ostafrikanische Vulkanberge und Bruchstufen, Ostmadagaskar) und viele Inselgebirge (Hawaii, Philippinen, Antillen u. a.).

Die Grenze der klimatischen Höhenstufen schwanken in all diesen Gebieten stark, teils wegen der verschiedenen Breitenlage, teils wegen der unterschiedlichen Massenerhebung der Gebirge. Die Frostgrenze steigt vom Meeresspiegel in Südflorida auf 800 m am Wendekreis in der Provinz Tamaulipas in Ostmexico, auf 1300—1800 m in Guatemala, auf 2000—2700 m in Venezuela und auf über 3000 m in Columbien an. Die Tierra templada, die *v. Humboldt* (1807) für die äquatoriale Zone von 1000 bis 2500 m reichen ließ, liegt auch noch in den Yungas von La Paz und Inquisivi bei 17° s.Br. in gleicher Höhe. Infolge der sehr großen Massenerhebung des Altiplano sind die Temperaturgrenzen so gehoben, daß in 2500 m noch Kaffee, Zuckerrohr, Bananen und Reis geerntet werden können. Auch die der Tierra templada entsprechende Stufe der „Woina Dega“ Äthiopiens läßt *G. Schweinfurth* (1868, S. 164) bis 2250 m, *K. Dove* (1890) bis 2400 m reichen.

Im Staate São Paulo, auf dem niedrigen Planalto beiderseits des Wendekreises gedeiht der Kaffee aber nur noch bis 900—1150 m Höhe. Auch an Einzelbergen des äquatorialen Gürtels sind die Höhengrenzen des Kaffeeanbaues relativ niedrig: 1200 m am Kamerun-Berg, 1400 m auf S. Thomé, 1200—1500 m in Südindien, 1350 m in Java. Aber im Hochland von Äthiopien kommt er nahe an 2000 m heran und auch im Inneren Ostafrikas (Oldeani) erreicht er fast 1800 m.

v. Wissmann (1948, S. 86) fand, daß die Grenze des Kaffeeanbaues eine Wärmemangelgrenze sei, die dort erreicht wird, wo die Jahrestemperatur

18,3° C unterschreitet. Über dieser Grenze liegt in den Tropengebirgen meist noch eine kühle Zone ohne Frost, die wir der niederen Mitteltemperatur wegen schon der Tierra fria, in Äthiopien „Dega“ genannt, zurechnen müßten. Eine allgemeine Abgrenzung der Tierra fria gegen die nächsthöhere Stufe, die Tierra helada („Frostland“) mit Hilfe der Frostgrenze ist aber nicht möglich. Denn große Teile des besiedelten und bebauten Landes in den tropischen Gebirgen haben noch regelmäßige Fröste.

Die Höhengürtel der Paramos und Punas läßt man im allgemeinen dort beginnen, wo der Ackerbau seine obere Grenze erreicht und wo das nur als Weideland genutzte Ödland beginnt. In den immerfeuchten Gebirgen ist diese Grenze auch annähernd die Grenze von Wald- und Höhengrasland, worauf sich die Bezeichnung Paramo ursprünglich bezogen hat. Hier liegt die Grenze im Mittel bei 3500 m (3200—3700 m). In der Puna-Region, wo ein eigentlicher Wald in der Tierra fria fehlt, liegt die Grenze des Anbaus erst bei 4000—4200 m, in Zentral-Äthiopien bei 3900 m, bis wohin gewöhnlich auch noch Bäume aufsteigen, *Erica arborea* und *Hagenia abyssinica*. Bei 3920 m liegt auch die höchste Siedlung Äthiopiens. In den Puna-Gebirgen und in Äthiopien reicht jedenfalls der Anbau noch sehr weit in die Zone der regelmäßigen Fröste hinein, weiter als in den immerfeuchten Gebirgen unter dem Äquator.

2. Malaysia

Vergleichende Studien über die Höhenzonen in größeren Gebirgsregionen der Tropen sind bisher für die malayische Inselwelt von C. G. G. *van Steenis* (1935) und für die ostafrikanischen Gebirge von O. *Hedberg* (1951) gemacht worden. *Van Steenis* ging dabei von der klassischen Höhengliederung Javas durch F. *Junghuhn* (1852, I, S. 149 ff.) aus, die sich stark an diejenige v. *Humboldts* aus den Anden anlehnt. *Junghuhn* unterschied eine heiße, temperierte, kühle und kalte Zone, wobei er für die letztere auch den Begriff alpine Zone gebrauchte. Die seither von anderen Forschern angewandten Gliederungsvorschläge mögen bei *van Steenis* nachgelesen werden. Er selbst entschied sich als vorzüglicher Kenner der indonesischen Flora für die von O. *Sendtner* (1854) erstmals entwickelte floristische Methode und stellte an Hand der unteren und oberen Verbreitungsgrenze von 800 Blütenpflanzenarten nach Höhenstufen von 100 zu 100 m fest, in welcher Höhe die Mehrzahl der Arten ihre Grenze erreichen. Solche Grenzhöhen ergaben sich bei 1000 m, 2400 m, 3300 m und 4000 m. Die 4000-m-Grenze entspricht der Baumgrenze auf Neuguinea. Den Namen „Alpine Zone“ gebrauchte er in Übereinstimmung mit vielen anderen Autoren für die baumlose Vegetation über der Waldgrenze bis zur Schneegrenze und zur Nivalen Zone, die in Neuguinea bei 4500 m—4600 m erreicht wird. Diese alpine Zone entspricht der Tierra helada oder den Paramos der Anden. Die Gehölzstufe der Tierra fria (2400—4000 m) nennt *van Steenis* „Subalpine Zone“. Sie ist vor allem ausgezeichnet durch das Vorkommen von Ericaceen (*Rhododendron*, *Vaccinium*, *Thi-*

baudia, Gaultheria), auf Neuguinea auch durch Koniferen südhemisphärischer Herkunft (*Libocedrus*, *Dacrydium*, *Podocarpus*, *Phyllocladus*). Die Stufe entspricht dem Höhen- und Nebelwald anderer Tropengebirge bzw. der Ceja de la Montaña der Anden (Abb. 7). Darunter folgt die montane und submontane Bergwaldstufe oder der Wald der Tierra templada. Aus der floristischen Gliederung von *van Steenis* im Vergleich mit der Phytognomie der Vegetation ergibt sich folgende vertikale Zonierung:

Tab. 1
Die vertikale Zonierung der Vegetation in den Gebirgen Malaysiens
(nach *Van Steenis*, 1935).

Nivale Zone	über 4500 m	Ewiger Schnee
	Schneegrenze	
Alpine Zone	4000—4500 m	Steinwüste mit Moosen, Flechten und wenigen Phanerogamen, bes. Gräsern und Seggen
	Baumgrenze	
	3600—4000 m	Niedere Büsche, isoliert oder in Gruppen, oder Koniferen
Subalpine Zone	Waldgrenze 2400—3600 m	Dichter Buschwald mit einzelnen höheren Bäumen, oft moosbehangen, Koniferen
Montane Zone	1500—2400 m	Geschlossener Hochwald, über 2000 m abnehmender Moosreichtum
Submontane Zone	1000—1500 m	Geschlossener Hochwald, arm an Moosen

3. Ostafrika

O. Hedberg, der wohl als einziger Pflanzengeograph alle hohen ost- und zentralafrikanischen Berge persönlich in Augenschein genommen und die „afro-alpine Flora“ genauestens studiert hat (1957), zieht 3 Methoden für die Abgrenzung der Höhengürtel in Betracht, die floristische Methode nach der Vertikalverbreitung aller Arten und nach der Häufung von Arealgrenzen (*O. Sendtner*, *van Steenis*), die pflanzensoziologische Methode nach der Vertikalverbreitung aller Pflanzengesellschaften (*Braun-Blanquet*) oder nach den vorherrschenden Klimaxformationen (*F. E. Clements*). Er entschließt sich für die dritte Methode, zumal es ihm wahrscheinlicher scheint, daß das Endergebnis mit den beiden anderen komplizierteren Methoden damit übereinstimmen würde (*Hedberg* 1951).

Er unterstreicht die Schwierigkeit, im tropischen Ostafrika für die Abgrenzung der Höhengürtel die Baum- oder Waldgrenze zu verwenden. Die stammbildenden Senecionen und Lobelien, die wegen ihrer Höhe zu den Bäumen gerechnet werden müßten, aber eine Lebensform repräsentieren, die in den höheren Breiten kein vergleichbares Gegenstück hat,

lassen sich auch ökologisch mit Bäumen des subalpinen Gürtels der höheren Breiten nicht vergleichen (außer mit der stammbildenden *Pringlea antiscorbutica* der Kerguelen) (Troll 1941). Infolgedessen vermeidet er die Bezeichnung subalpine Zone und verwendet statt dessen einen floristischen Befund, nämlich die für den Übergang vom Höhenwald in das Höhengrasland so bezeichnenden Ericaceen (in Ostafrika *Erica*-, *Philippia*- und *Blaeria*-Arten), die auf den sehr feuchten Bergen dichte Nebelwälder, auf trockeneren Bergen und in großen Höhen nur niedrigere Gebüsche bilden. Das Areal der Ericaceen überschneidet sich mit dem folgenden höheren der Baum-Senecionen und Lobelien.

Die drei von *Hedberg* ausgeschiedenen Höhengürtel sind: Bergwaldgürtel, Ericaceengürtel und Alpiner Gürtel, welche auf den einzelnen Vulkan infolge verschiedener Massenerhebung und verschiedener Feuchtigkeit recht unterschiedliche Höhengrenzen aufweisen. Der Bergwaldgürtel (Bild 4) enthält in seiner unteren Hälfte eine reiche Flora immergrüner Laubbäume, darunter *Olea chrysophylla*, aber auch Coniferen (*Juniperus procera*, *Podocarpus*-Arten). Der mittlere Teil ist an den meisten Bergen (nicht am Kilimanscharo) von einem Gürtel sehr dichten Bambus-Hochwaldes eingenommen (*Arundinaria alpina*), darüber folgt noch ein Gürtel mit *Hagenia abyssinica* und *Hypericum leucotychoides*. In der gleichen Höhe aber setzen auch bereits die Ericaceenwälder ein (Bild 5), an die sich nach oben Ericaceen-Gebüsche und der Senecio-Lobelia-Gürtel anschließen (Abb. 7).

Tab. 2

Die vertikale Zonierung der ostafrikanischen Gebirge (n. O. *Hedberg*, 1951).

Alpiner Gürtel einschl. Nivaler Bereich	über 3550 (4000) m	Gehölze von Baum-Senecionen und -Lobelien, <i>Helichrysum</i> -Gesträuche, <i>Alchemilla</i> -Bestände, <i>Carex</i> -Moore, Tussock-Grasland.	
Ericaceen-Gürtel	3000 (3400) — 3550 (4100) m	Dichte Gehölze bis offenes Gebüsch von <i>Erica</i> u. <i>Philippia</i> , mit breitlaubigen Bäumen von <i>Rapanea</i> sp. und <i>Hypericum leucotychoides</i> , im höheren Teil mit Baum-Senecio und -Lobelia.	
Berg- wald- gürtel	Hagenia- Hypericum-Zone	2600 (3200) — 3000 (3500) m	Bergwald mit <i>Hagenia abyssinica</i> und <i>Hypericum leucotychoides</i>
	Bambus-Zone	2300 (2700) — 2700 (3200) m	Dichter Bambuswald (<i>Arundinaria alpina</i>): gelegentlich fehlend
	Montane Regen- wald-Zone	1700 (2300) — 2300 (2700) m	Wald von breitblättrigen Bäumen (<i>Olea chrysophylla</i> , <i>Pygeum africanum</i> , <i>Trichilia</i>) u. Coniferen (<i>Podocarpus</i> , <i>Juniperus procera</i>), Baumfarne, <i>Musa Ensete</i> , reich an Moosen und Flechten.
<hr/> Untere Grenze des feuchten Bergwaldes <hr/>			

Höhen-Savannen

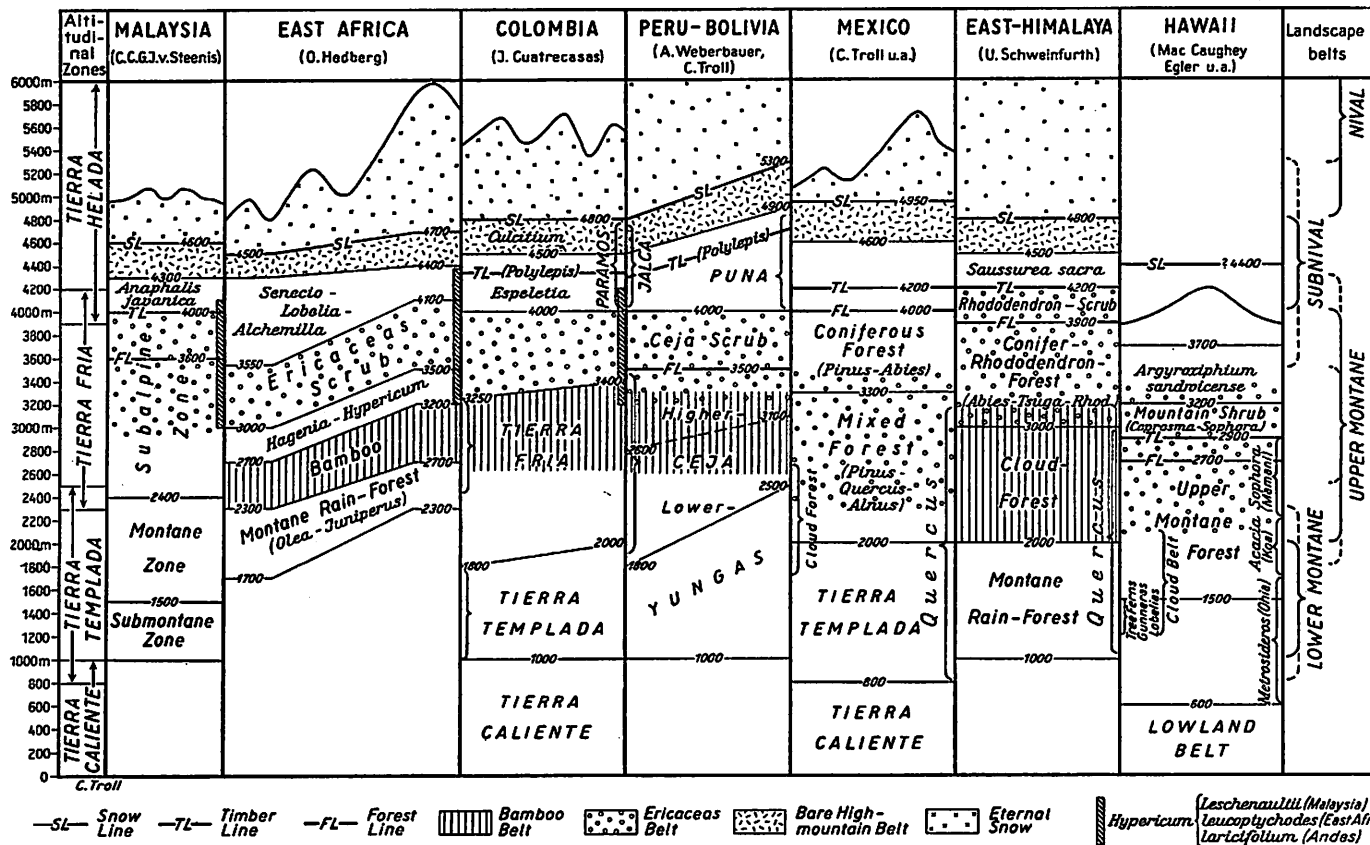


Abb. 7: Die Höhenstufen tropischer Gebirge in vergleichender Sicht. Orig. C. Troll.

Auf Grund der Ähnlichkeit der Lebensformen kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß der Ericaceen Gürtel Ostafrikas der subalpinen Zone Javas (nach *van Steenis*), aber auch dem Ceja-Wald und Ceja-Busch der tropischen Anden entspricht (Abb. 7). *v. Humboldt* (1807) hat den Gürtel der Andenrosen (Befarien) ausgeschieden, in dem auch zahlreiche andere Ericaceen-Gattungen vertreten sind (*Vaccinium*, *Andromeda*, *Thibaudia*, *Gaylussacia*, *Cavendishia*, *Gaultheria*, *Pernettya*). Seine Höhe setzt er bei Bogota auf 3100—3300 m an. Baumartige *Hypericum* (*H. laricifolium* in den Anden, *H. leucoptychodes* in Ostafrika, *H. lanceolatum* in Äthiopien und *H. Lechenaultei* in Indonesien) ersetzen sich in ihrer ökologischen Stellung im Ericaceen-Gürtel und an der Waldgrenze in den drei Tropenräumen. *Vaccinium varingifolium* von der Baumgrenze in Java und *Vaccinium floribundum* von der Grenze der Ceja in Columbien gleichen sich als Lebensformen vollkommen. Wie neben den schirmkronigen Beständen von *V. floribundum* in Columbien die wollig-schopfbliättrigen Espeletien den Beginn des Paramo-Gürtels anzeigen, so in Java neben den Beständen der ebenso schirmkronigen *V. varingifolium* und *Leptospermum javanicum* die wollbliättrigen *Anaphalis* die dortige „alpine“ Vegetation.

So unmöglich es ist, die *Senecio-Lobelia*-Bestände mit einer Formation der borealen Gebirge zu vergleichen, so frappant und überzeugend ist die Ähnlichkeit der Vegetation der feuchten Hochgebirge Afrikas, Südamerikas und Indonesiens. Den Baumsenecionen und den Baumlobelien Ostafrikas entsprechen nach Habitus und ökologischem Verhalten die Baumespeletien (*Frailejones*) der äquatorialen Anden und das „Javanische Edelweiß“ *Anaphalis javanica*. Sie sind in allen drei Gebieten einem Grasland vom Paramo-Typus zugesellt, d. s. Büschelgras- oder Tussockgrasfluren, die in den Anden vorwiegend von Arten von *Calamagrostis* und *Stipa*, in Java von *Festuca* und *Danthonia*, in Ostafrika von *Festuca*, *Andropogon* und *Deschampsia* gebildet werden. Die drei sich weitestgehend entsprechenden Vegetationsgürtel haben auch eine sehr ähnliche Höhenverbreitung. Der *Senecio-Lobelia*-Gürtel Ostafrikas reicht bis 4400 m, der *Espeletia*-Gürtel der Anden bis 4500 m, der *Anaphalis*-Gürtel Javas bis 4300 m (vgl. Tafel Abb. 7). Wenn man daher, wie es *O. Hedberg* (1951) mit vollem Recht tut, dem *Senecio-Lobelia*-Gürtel die Bezeichnung alpiner Gürtel abspricht, muß man es in gleicher Weise auch für den *Espeletia*-Gürtel der Paramos und für die Höhengrasfluren über der Waldgrenze Javas tun.

Aus all den genannten Gründen erscheint es mir angebracht, den entsprechenden Höhengürtel in den drei feuchten Tropenräumen auch einheitlich zu benennen. Kein Begriff bietet sich dafür besser an als „*Paramo-Gürtel*“, der von den spanischen Kolonisten mit gutem Empfinden für die landschaftliche Eigenart geprägt wurde, der längst in die wissenschaftliche Literatur eingegangen ist und klimatisch, vegetationskundlich, bodenkundlich und landschaftlich ein fest umschriebener Begriff geworden ist (*v. Humboldt*, *Goebel* 1891, *Diels* 1937, *Cuatrecasas* 1934, *H. Weber* 1958).

Damit wird auch die Verwendung des Wortes „alpin“ für tropische Hochgebirge überflüssig. Daß es falsche Vorstellungen vermittelt und Unvergleichbares zusammenwirft, hat schon *v. Humboldt* erkannt, der es für die Tropengebirge höchstens einmal für die „Region der Alpenkräuter“ verwandte. Später aber, wohl durch *Junghuhn* hat es sich eingebürgert und, wie die Zusammenstellung bei *van Steenis* (1935) zeigt, ist es von den meisten Botanikern für die Gebirge Insulindes verwandt worden (*J. Massart, A. F. W. Schimper, W. M. Docters van Leeuwen, W. Seifriz, H. W. Lam, C. E. Lane-Poole, Th. J. Stomps*), aber wie *Hedberg* (1951) gezeigt hat, mit zweifelhaften Resultaten. Noch mehr gilt dies für die Bezeichnung „subalpin“ für die tropischen Höhenwälder. Der grundsätzliche ökologische Gegensatz wurde oben eingehend besprochen. Auch *Th. Schmucker* (1926) hat den Vergleich der javanischen mit der europäischen Alpenflora abgelehnt und der klassische Erforscher der Alpenvegetation *C. Schröter* (1928) hat sich ihm ausdrücklich angeschlossen. Zwar schreibt noch 1935 *van Steenis*: „There is no reason why the nomenclature of the European Alps should not be accepted for the Himalayas, and if that so why it should be avoided for the neighbouring Malaysian and other tropical mountains“ (1935, S. 329). Aber es vollzieht sich eben vom Westhimalaya mit seiner ausgesprochen alpinen Gebirgsnatur über den Osthimalaya und die hinterindischen Gebirge bis Java der Übergang in die ganz andere äquatoriale Gebirgswelt.

Es läßt sich aber durchaus auch eine internationale Nomenklatur verwenden, die die bestehende Schwierigkeit und Inkonsequenz vermeidet. Für die Region über der Grenze des ewigen Schnees haben wir allgemein die geographische Bezeichnung nival in Gebrauch, deren sich auch *van Steenis* bedient. Der Bereich von der Schneegrenze abwärts bis zur Grenze des Waldes wird zweckmäßigerweise als der subnivale Gürtel bezeichnet. Das Wort ist neutral, nimmt auf kein spezielles Gebirge Bezug und kann alle Klimatypen zwischen der Waldgrenze und der Schneegrenze umfassen, von den hohen Breiten bis zum Äquator. Der subnivale Bereich zerfällt überall in zwei Gürtel, einen noch von der Vegetation einigermaßen geschlossenen bedeckten Gürtel (Tundra, Fjeld, alpiner Matten- und Zwergstrauchgürtel, Paramo, Puna etc.) und einen kahlen Frostschuttgürtel (Kältewüste, „Frigorideserta“), der an die Schneegrenze heranreicht und überall von stärksten mechanischen Frostwirkungen beherrscht ist. Die Tierra helada der Hochgebirgsbereiche der Tropen zerfällt dementsprechend in drei Unterregionen: 1. die Paramo- bzw. Punaregion, 2. die kahle Frostschuttregion, 3. die Region des ewigen Schnees. Für alle Breiten der Erde können die entsprechenden drei Subregionen zur „Hochgebirgsregion“ zusammengefaßt werden (*Troll* 1955c, 1955a). In dieser Form ist auf der Tafel Abb. 7 terminologisch verfahren worden.

4. Äthiopien

Das Hochland von Äthiopien zwischen 5° und 18° n. Br. gelegen, veranschaulicht den Übergang von den immerfeuchten inneren Tropen zu den trockenen Randtropen. Die Südwestseite des Hochlandes, die im Sommer auch starke monsunale Steigungsniederschläge empfängt, hat noch ganz und gar den Charakter des äquatorialen immerfeuchten Gebirgslandes. Die bis über 4000 m aufragenden Massive Hochabessiniens haben aber auch noch weiter nordostwärts etwa bis zur Linie Garamullata-Gebirge—Semiën den „afro-alpinen“ Typ des Hochgebirges, wenn auch dabei eine deutliche Trockenzeit spürbar wird. In der feuchten Bergwaldstufe findet sich noch bis zum Tschoke-Gebirge südlich des Tana-Sees und bis Arussi in 2500—3000 m der Bambus-Gürtel von *Arundinaria alpina*. In der oberen Dega-Stufe von 3000 m bis 3800 m stellen *Erica arborea* und *Hagenia abyssinica*, an exponierten Stellen von Bartflechten überhangen, den Nebel- und Höhenwald. In diesem Ericaceen-Gürtel kann man gleichfalls zwischen echtem Erica-Wald in den Talrinnen und Quellmulden und niedrigerem Ericaceen-Gesträuch an den offenen Hängen unterscheiden. In der gleichen Zone finden sich *Olea chrysophylla*, *Myrsine africana*, *Maesa laevigata*, *Nuxia congesta* und andere immergrüne Bäume. Darüber folgt die subnivale Hochgebirgsstufe, die am ausgedehntesten im 4580 m hohen Semiën-Gebirge entwickelt ist. Die berühmten Dschibaras, meterhohe Baumlobelien mit dickem Stamm, mächtigem Blattschopf und langen Blütenkerzen (*Rhynchopetalum montanum*) vertreten den Senecio-Lobelia-Gürtel Ostafrikas, den Espeletien-Gürtel der columbianischen Paramos. Große Bulten von *Carex monostachya* wachsen auf den Moorböden ähnlich wie die Bulten von *Carex runssorensis* auf den Mooren am Ruwenzori. Sphagnum-Moore dagegen sind der größeren Trockenheit wegen hier nicht mehr zu finden. Bei 4200 m bis 4300 m beginnt die Kältewüste, in der in tageszeitlichem Frostwechselrhythmus sich herrliche Strukturböden bilden. Nahe über dem Gipfel des Ras Deschan in 4750 m kann man theoretisch die Grenze des ewigen Schnees erwarten (*Troll* u. *Schottenloher* 1939, *Picchi Sermolli* 1939, *Negri* 1940, *Werdecker* 1955). Das Höhenprofil mit Bambusgürtel, Ericaceen-Gürtel, Paramo und Schneegrenze paßt sich den in anderen äquatorialen Gebirgen gefundenen Höhen ausgezeichnet ein.

VI. Die hygrischen Zonen der tropischen Hochgebirge

Wir haben uns bisher mit der vertikalen Zonierung der Tropen-Gebirge unter der Voraussetzung eines vollhumiden, ganzjährig feuchten Klimas beschäftigt. Auch in den verschiedenen Höhenstufen der Tropengebirge gibt es aber wie im Tiefland alle Abstufungen vom immerfeuchten bis zum ständig trockenen Klima. Dadurch entsteht das äußerst wechselvolle Bild des Pflanzenkleides, das auf kleinem Raume alle Gegensätze der Temperatur und Feuchtigkeit vereinigen kann. Zum kausalen Verständnis

empfiehlt es sich, zunächst von den großräumigen Zonierungen der Klimate auszugehen und dann zu den durch die Orographie und die Geländebeziehungen bedingten kleinräumigeren Abwandlungen fortzuschreiten.

1. Die hygrischen Zonen der tropischen Hochanden

Die volle Entwicklung der vertikalen und horizontalen Klimaabstufungen bietet uns das Cordilleren-System der Neuen Welt, das sich in meridionaler Richtung quer durch alle Breitengürtel der Tropen und Subtropen erstreckt. In der Höhe dieses Gebirges zwischen dem Karibischen Meer und dem südlichen Wendekreis spielt sich der gesetzmäßige Übergang vom äquatorialen, vollhumiden Hochgebirge bis zum rand- und subtropischen Wüstengebirge ab.

Für das tropische Tiefland, wo die Pflanzenwelt das ganze Jahr über ausreichende Wärme zur Verfügung hat, gliedern sich die Landschaftsgürtel nach den hygrischen Bedingungen, vor allem nach der Dauer der Regen- und Trockenzeiten. Die Berechnung dieser Zeiten nach der Zahl der Monate mit humiden und ariden Zuständen, die W. Lauer (1952) für etwa 4000 Stationen Südamerikas und Afrikas durchgeführt, kartographisch wiedergegeben und mit den Vegetationsverhältnissen verglichen hat, hat einen sehr engen Zusammenklang mit den klima-ökologischen Verhältnissen aufgedeckt. Auf dem immergrünen Regenwald und den halbimmergrünen Wald, der mindestens 10 humide Monate erfordert, folgen unter Abnahme der Regenmenge und Verlängerung der ariden Jahreszeit die Graslandgürtel des tropischen Tieflandes aufeinander, die je nach den edaphischen Verhältnissen eine ganz verschiedene Beteiligung von Baum- und Graswuchs aufweisen. Geschlossene Savannenwälder, offene Baumbestände im Grasland, Mischungen von Gehölzen und Grasland und reine Grasflur kommen in allen Zonen vom Rand des Regenwaldes bis zur Wüste vor. Nach den Lebensformen aber lassen sich die jeweils vorhandenen, durch Bodenzusammensetzung und Wasserführung wechselnden Komplexe von Pflanzenbeständen in klimatische Vegetations-Gürtel einordnen (Troll 1952b, 1956, 1959).

Der Gürtel der Feuchtsavannen und regengrünen Feuchtwälder nimmt den Raum ein, in dem etwa 7—9^{1/2} humide Monate herrschen. Es folgt der Gürtel der Trockensavannen und regengrünen Trockenwälder mit 4^{1/2}—6 humiden Monaten, weiter — bereits ganz im semiariden Bereich gelegen — der Gürtel der Dorn- und Sukkulenten-Savannen und regengrünen Dornwälder mit 2—4^{1/2} humiden Monaten, schließlich die Wüstensavannen oder Halbwüsten und die vollaride Wüste mit keinem humiden Monat.

Auf Grund der Lebensformen der Pflanzen und ihrer klimaökologischen Stellung hatte ich eine ähnliche, allerdings nur aus vier Gliedern bestehende Abstufung der hochandinen Vegetationszonen schon lange vorher vorgenommen (Troll 1931, 1932, 1943c). Dem Regenwald-Gürtel des Tieflandes entspricht der Paramo-Gürtel der Höhen, dem Grasland- oder Savannen-Gürtel des Tieflandes die Puna. Nach Klima, Boden, Hydro-

logie, pflanzlichen Lebensformen, Vegetationstypen und Landschaftscharakter müssen wir die Puna weiter untergliedern in 1. eine Zone der feuchten oder Gras-Puna, die noch eine geschlossene, wenn auch jahreszeitlich abtrocknende und dann brennbare Grasdecke hat, 2. eine Zone der Trocken-Puna mit halbjähriger Trocken- und Feuchtzeit, in der die Grasdecke bereits locker wird und nicht mehr gebrannt werden kann, 3. in eine aride Zone der Dorn- und Sukkulente-Puna, in der Dornsträucher, harzige und kleinblättrige Sträucher vom Tola-Typus und Kakteen vorherrschen, 4. eine Wüsten-Puna mit ganz schütter verteilter Dorn- und Sukkulente-Gewächsen.

Diese klimatischen Gürtel der Hochanden verlaufen allerdings nicht von West nach Ost quer über das Gebirge, sondern in spitzen Winkel diagonal von Nordwesten nach Südosten. Das ist z. T. eine Wirkung der südöstlichen Passatwinde, die der Ostabdachung der tropischen Kordillere auch in der winterlichen Trockenzeit Steigungsregen, der leeseitigen Westabdachung verstärkte Trockenheit bringen, die im Küstenland selbst noch durch die Wirkung des Humboldt-Stromes verstärkt wird. Durch die östliche Steigungsfeuchtigkeit reicht ein feuchter Waldgürtel bis in die Breite von Tucumán (Sierra de Aconquija) weit jenseits des Wendekreises (27° s.Br.), wogegen sich auf der Westseite die Küstenwüste bis 4° s.Br. auf die Halbinsel Santa Elena in Ecuador verlängert. Während sich die nördlichen Anden beiderseits des klimatischen Äquators, der etwa durch Buenaventura und Bogota bei 4° n.Br. verläuft, von Westen und Osten aus immerfeuchten Wäldern der heißen Zone erheben und daher ein symmetrisches Vegetationsprofil aufweisen, entwickelt sich von Ecuador an südwärts ein scharfer Gegensatz zwischen der trockenen West- und der feuchten Ostseite (Abb. 8 a u. b).

Paramo und Puna unterscheiden sich nicht nur durch die verschiedene klimatische Feuchtigkeit. Da die Gebiete außerhalb der menschlichen Besiedlung liegen, sind unsere Kenntnisse über die landschaftsökologischen Grundlagen bis jetzt auf Reiseeindrücke und vorübergehende Messungen beschränkt. Es wäre bei der Eigenart der Lebensbedingungen, die so ganz anders sind als in unseren Gebirgen, dringend erwünscht, an wohl ausgewählten Stellen ökologische Stationen wenigstens für ein volles Beobachtungsjahr anzulegen. Gemeinsam sind all diesen Gebieten die niedrigen Temperaturen, der Mangel einer ausgeprägten thermischen Jahreszeit, die Nachfröste und die Strahlungsbedingungen eines tropischen Hochgebirges. Von großer Bedeutung sind die tageszeitlichen Schwankungen der Temperatur, die mit zunehmender Trockenheit in der Puna immer größer werden und in der Wüsten-Puna die allerhöchsten Werte überhaupt erreichen. Bis zu 56° C Temperaturschwankung in 24 Stunden sollen beobachtet worden sein. Während die Paramo-Gewächse bei ständiger Feuchtigkeit dauernd unter oligothermen Bedingungen vegetieren müssen, etwa am Ruwenzori in 4200 m Höhe mit einer Schwankung zwischen $+6^{\circ}$ und -20° C (Hauman 1933, S. 712), haben die Pflanzen der Dorn- und Wüsten-Puna nicht nur die große Dürre, sondern auch enorme Gegensätze von starkem Nachtfrost und stechender Mittagshitze auszuhalten. Der Gegensatz wirkt sich weiter

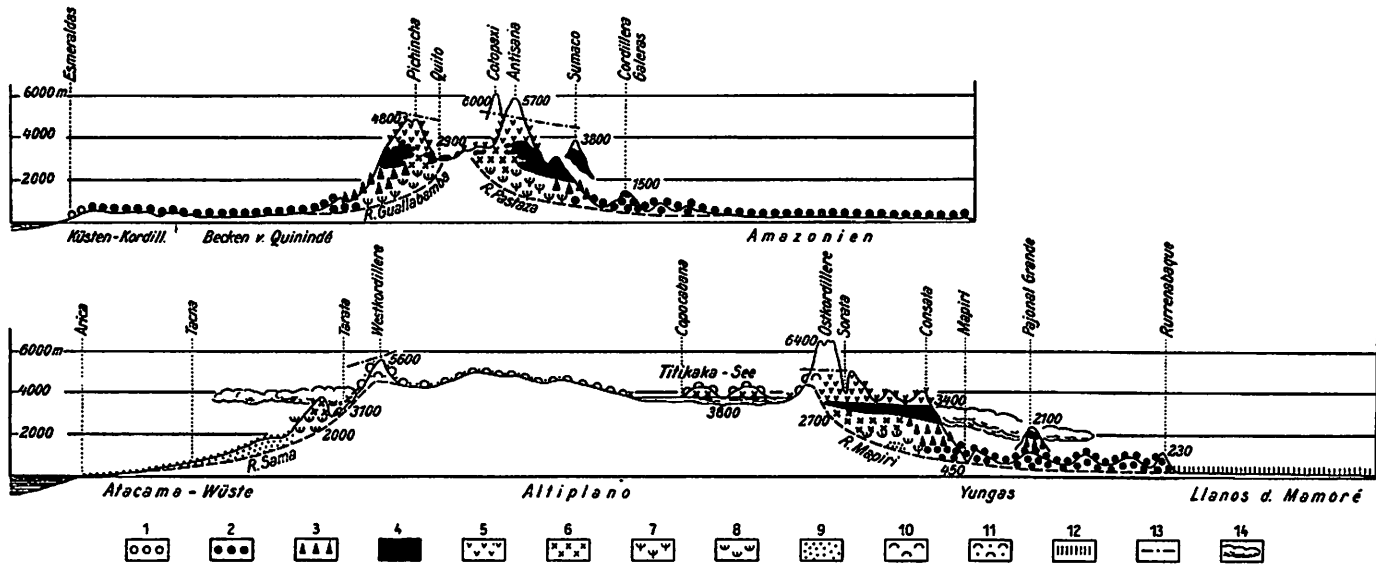


Abb. 8: Vegetationsprofil durch die äquatorialen Anden von Ecuador und die tropischen Anden in der Breite des Titicacasees.
 Orig. C. Troll.
 1. Halbhimmergrüner Regenwald; 2. Tropischer Regenwald; 3. Tropischer, immergrüner Bergwald der Tierra templada; 4. Höhen- und Nebelwald der Tierra fria (Ceja de la Montaña); 5. Paramos; 6. Mesophytische Gebüsch und Polylepis-Gehölze; 7. Dorn- und Sukkulenten-Gebüsch der Tief-Valles; 8. Dorn- und Sukkulenten-Gebüsch der Hoch-Valles; 9. Wüste; 10. Feuchte Puna; 11. Trocken- und Dorn-Puna; 12. Savannen des heißen Tieflandes; 13. Schneegrenze; 14. Nebel- und Wolkengürtel.

auf andere Naturerscheinungen aus. Auf die Schneverhältnisse und die Gletscher wurde schon oben hingewiesen. Die Böden der Paramos sind charakterisiert durch mächtige Humusbildungen von hoher Azidität (etwa pH 3,8—4,0) (*Jenny* 1948, *Weber* 1958), weiter durch die Bildung von Torfmooren, die größtenteils von Polsterpflanzen (*Distichia*, *Plantago*, *Oreobolus* u. a.) gebildet werden. Sphagnen fehlen nicht, doch bilden sie keine eigentlichen Hochmoore.

Schon in der feuchten Puna ändern sich die Böden, die leider noch nicht systematisch untersucht sind, vollkommen. Der Humusgehalt wird geringer, die Moore sind rein soligen und nur noch von Hartpolsterpflanzen gebildet, Sphagnum fehlt ganz. In den höheren Lagen („Puna brava“) herrschen infolge der extremen Frostwechselhäufigkeit die mechanischen Bodenbildungsprozesse ganz einseitig vor. In den noch trockeneren Bereichen der Puna beginnt schließlich die aride Bodenbildung mit Bodenversalzung, daneben aber bleibt eine starke mechanische Frostwirkung.

Neuerdings sind auch die hochandinen Seen, in denen ja auf Grund des tageszeitlichen Klimarhythmus sich auch die thermischen Austauschvorgänge ganz anders abspielen müssen als in den Seen der winterkalten Gebiete, erstmals einer Untersuchung unterzogen worden (*H. Löffler* 1957). Das bedeutet einen wesentlichen Ausbau der Seentypenlehre.

Sehr erwünscht wäre es nun, in ähnlicher Weise auch die Bodenklimate der Hochanden vergleichend zu untersuchen. Am Cotopaxi (Ecuador) in 3600 m sind die Bodentemperaturen 1930/31 während eines ganzen Jahres bis in 1,5 m Tiefe gemessen worden (*Espinosa* 1932), es interessieren aber dabei nicht nur die mitgeteilten jahreszeitlichen Veränderungen der Bodentemperatur, sondern ganz besonders auch die tageszeitlichen.

2. Die Paramos in Amerika und Ostafrika

Grundlegende Untersuchungen über die Paramos der Anden verdanken wir *K. Goebel* (1890), *J. Cuatrecasas* (1934), *L. Diels* (1937) und *H. Weber* (1955). *Goebel* beschäftigte sich in einer Zeit, als noch keine experimentelle Ökologie betrieben wurde, mit den Anpassungsformen der Paramo-Pflanzen. Den xeromorphen Habitus der meisten Pflanzen, der mit der übergroßen Feuchtigkeit der Standorte im Widerspruch zu stehen scheint, suchte er auf die niedere Boden- und Wassertemperatur zurückzuführen. Auch die Ähnlichkeit mit den Lebensformen der magellanischen Flora (vgl. *Troll* 1948 b) ist ihm dabei bereits aufgefallen.

Für die Kenntnis des Klimas sind die von *R. Espinosa* (1932) zusammengestellten Werte aus verschiedenen Höhen der Paramos von Ecuador äußerst aufschlußreich. Die wichtigsten Zahlen sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Daraus ergibt sich die auch von *Hauman* (1933) hervorgehobene Tatsache der ständigen Oligothermie. Zwar werden keine tiefen Frosttemperaturen erreicht, selbst in 4720 m betrug das absolute Minimum nur $-2,0^{\circ}\text{C}$. Auch die Temperatur der Bodenoberfläche sank am Cotopaxi bei 3600 m nicht unter $-2,0^{\circ}\text{C}$. Aber die Jahreschwankungen sind kaum fühlbar und auch die tages-

Tabelle 3

Temperaturwerte in verschiedenen Höhen der Paramos von Ecuador (n. R. Espinosa).

Station	Meeres- höhe	Beob- acht.- Zeit	Höchst. Monats- mittel	Niedrig. Monats- mittel	Absol. Maximum	Absol. Minimum	Maximale Tages- Amplit.	Minimale Tages- Amplit.
Coto- paxi	3600m	Juni 1930- Sept. 1931	7,5° (F)	5,4° (Jl.)	17,3° (Dez.)	-1,5° (Au)	14,9° (Aug. 1931)	2,2° (Aug. 1930)
Cruz Loma	3950m	Mai - Okt. 1931	6,8° (Mai)	5,9° (S)	14,0° (Okt.)	1,5° (Au)	10,2° (Okt.)	2,6° (Okt.)
Gomes- siat I	4450m	Juni - Okt. 1931	4,5° (Jn)	2,1° (Au)	12,7° (Jn.)	-1,8° (Au)	9,2° (Sept.)	1,1° (Okt.)
Gomes- siat II	4720m	Juli - Okt. 1931	0,9°	0,7°	3,5° (Jl.)	-2,0° (Sept.)	4,3° (Sept.)	0,6° (Jl.)

zeitlichen Schwankungen werden mit zunehmender Höhe immer geringer und betragen in der oberen Paramo-Stufe nur noch wenige Grad Celsius. In 4720 m schwanken in vier Monaten die Extremtemperaturen nur zwischen +3,5° C und -2,0° C. Unter diesen Bedingungen ist es verständlich, wenn *Hauman* (1933) das entscheidende ökologische Merkmal für die äquatorialen Hochgebirge in dem Ertragen konstanter niedriger Temperaturen sieht. Alles, Wachstum, Keimung, Blühen, Reifen, muß sich bei diesen ständigen, dem Gefrierpunkt nahen Temperaturen abspielen. Daraus resultiert ein sehr langsames, aber auch nicht unterbrochenes Wachstum und ein hohes Lebensalter der Pflanzen. Geringe photosynthetische Aktivität bei niederen Temperaturen ist als Blackman'sche Reaktion bekannt. Die Folge des konstant langsamen Wachstums sind die extrem kurzen Internodien der Paramo-Pflanzen und die enorme Zahl der Blätter. Die Entfaltung eines Blattes der Baum-Senecionen oder -Lobelien benötigt etwa ein volles Jahr. Sie erreichen die Blühreife erst nach vielen Jahren und die großen Exemplare sind Jahrhunderte alt. Ähnliches beobachtete *Docters van Leeuwen* bei *Anaphalis javanica* vom Pangerango. Am Gipfel des Berges bei 3000 m verfolgte er das Wachstum junger Pflanzen von Jahr zu Jahr. Die Sämlinge von 1919 hatten bis 1932 erst 20 cm Höhe erreicht. Exemplare mit einem 15 cm dicken Stamm müssen wenigstens 100 Jahre alt sein (1933, S. 243).

Auch der Polsterwuchs der hochandinen und subantarktischen Pflanzen — 66% aller Polsterpflanzen der Erde gehören diesen beiden Regionen an (*W. Rauh* 1930) — und die Schuppenblattsträucher der Paramos und Punas werden unter diesen Verhältnissen verständliche Anpassungsformen. Die ständig niederen Temperaturen und die hohe Bodenazidität erklären auch die xeromorphen Merkmale der Paramo-Pflanzen, da festgestellt ist, daß sich bei niederen Temperaturen die Viskosität des Plasmas erhöht, die Durchlässigkeit für Wasser herabgesetzt und damit die Wasseraufnahme erschwert wird.

Goebel hat vor allem vier charakteristische Lebensformen der Paramo-Pflanzen herausgestellt: 1. Die dichtwollig behaarten Gewächse, wie das „Anden-Edelweiß“ *Clucitium*, *Erigeron pellitus*, *Gnaphalium*- und *Helichrysum*-Arten u. v. a., wozu noch als besondere Form die wollblättrigen, stammbildenden Espeletien kommen (Bild 7); 2. die Polsterpflanzen (z. B. *Azorella*, *Aciachne*, *Pycnophyllum*, *Distichia*, *Plantago* etc.); 3. die Rosetten-Pflanzen mit rüben- und knollenartigen Rhizomen (*Werneria*, *Liabum*, *Nototriche*, *Malvastrum*, *Valeriana* etc.); 4. die heideartigen, harzreichen Schuppenblatt- und Rollblattsträucher (z. B. *Loricaria*, *Baccharis*, *Hypericum laricifolium* und *thuyoides*, *Alchemilla nivalis*). Das langsame Wachstum hat offenbar auch die stammbildenden Gewächse der Paramos entstehen lassen, deren weitere Verwandte einfache Kräuter oder Farne sind. Am bekanntesten und landschaftsbeherrschend sind die zahlreichen Arten der Gattung *Espeletia*, die man wegen der am Stamm herabhängenden toten Blatt-Tunika als *Frailejones* („Große Mönche“), die Bestände als *Frailejonales* bezeichnet. Als ihre Gegenstücke aus der altweltlichen Flora haben wir die *Senecionen* und *Lobelien Ostafrikas* (Bild 8) und *Anaphalis* von Java bereits kennengelernt. Weiter gehören hierher die stammbildenden Bromeliaceen der Gattung *Puya* der Paramos und ihr gigantisches Gegenstück aus der Puna Perus und Boliviens *Puya Raimondii*; die stammbildenden Farne der Gattung *Blechnum* sect. *Lomaria*, die so bezeichnend sind für den Übergang von Nebelwald in die hochandinen Grasfluren von Costa Rica bis Bolivien (Bild 9). Bei dieser Gelegenheit sei noch auf einige weitere Konvergenzen zwischen der neu- und altweltlichen Paramo-Flora hingewiesen: Die Wollkerzenform von *Lupinus Weberbaueri* und *L. alopecuroides* (Bild 10) der andinen Paramos erinnert lebhaft an rosettenblättrige wollige *Lobelien* mit kerzenförmigen Infloreszenzen aus Ostafrika oder an die wollkerzenförmigen Blütenstände von *Saussurea sacra* (Bild 11) in der Hochgebirgsregion des feuchten tropennahen Osthimalaya, schließlich auch an die wolligen Rosettenpflanzen von *Argyrosiphium sandwicense* von der Hochregion des Mauna Kea (Hawaii), auf deren habituelle Ähnlichkeit mit *Espeletia* schon *Fosberg* (1944) aufmerksam gemacht hat (Bild 12). Die subarboreszente Umbellifere *Peucedanum Mildbraedii* des Ruwenzori hat ein Gegenstück in *Myrrhodendron chirripoense* der Paramos von Costa Rica; die Riesenkugeldistel des äthiopischen Hochlandes (*Echinops gigantea*) in der Riesendistel (*Cirsium subcoriaceum*) von Costa Rica.

J. Cuatrecasas beschreibt die Paramo-Vegetation als *Psychrophytia* und gibt den andinen Paramos den pflanzensoziologischen Wert eines Verbandes: *Espeletion-Verband*. Darin unterscheidet er eine Reihe von *Assoziationen*, z. B. das *Espeletietum Hartwegianae Calamagrostiosum* (als *Simorphie „Caulirrosetum-fascigraminetosum“*). Die Verwendung des Wortes *Paramo* zur Bezeichnung der Vegetation lehnt er ab, da es nur eine topographische Bedeutung habe. Daß es aber im tropischen Amerika einen Landschaftstyp bezeichnet, der auch wesentliche Merkmale des Klimas und der Vegetation beinhaltet, hat schon *v. Humboldt* klar erkannt. *Goebel* hat gezeigt, daß den Paramos bestimmte Lebensformen eigen sind, die

bei Angehörigen verschiedener Pflanzenfamilien wiederkehren und die auf die ökologischen Besonderheiten hinweisen. Und nur mit dem geographischen Gesamtkonzept ausgestattet, ist es uns möglich gewesen, die Paramos als allgemeinen Typus der feuchten Tropengebirge zu erfassen.

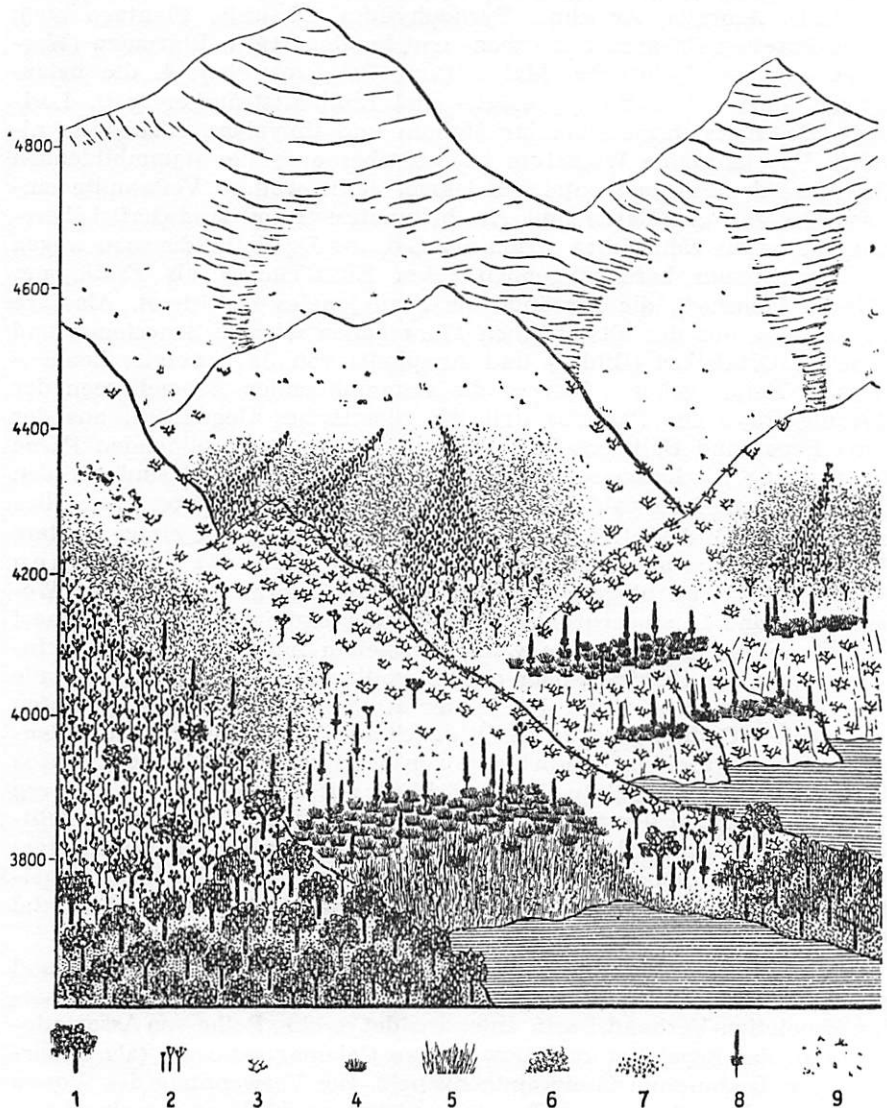


Abb. 9: Schematische Anordnung der Vegetationstypen auf dem Ruwenzori (über 3600 m) nach L. Hauman.
 1. Philippia; 2. Senecio div. spec.; 3. Helichrysum Stuhlmanni; 4. Carex runssorensis; 5. Deschampsia, Subularia, etc.; 6. Alchemilla div. spec.; 7. Sphagnum; 8. Lobelia Wollastonii; 9. Moose, Flechten etc.

H. Weber, ein guter Kenner der südamerikanischen Paramos hat trotz des Fehlens der Espeletien in den Hochgebirgen von Costa Rica den vollendeten Charakter der Paramos in Klima, Boden und Lebewelt wiedererkannt, und in Text und Bildern eine eindrucksvolle Gesamtdarstellung der Paramo-Landschaft Amerikas gegeben (1958).

Auch die Hochregionen der ostafrikanischen Riesenberge erweisen sich bei gleicher geographischer Lage und gleichem Klima als vollkommene Paramo-Landschaften, über die wir heute durch die Arbeiten von *Hauman* (1933), *R. u. Th. Fries* (1948), *G. Salt* (1954) und *Hedberg* (1952) gut unterrichtet sind. Nach dem Vorbild von *Cuatrecasas* würde man die Vegetation als Senecio-Lobelion-Verband bezeichnen. In ihm spielen, wie in den amerikanischen Paramos, Bestände von *Alchemilla*-Arten und *Helichrysum* eine große Rolle, ebenso Gesträuche von *Hypericum* und *Ericaceen*. Die Paramo-Moore werden hauptsächlich von großen, bultenbildenden Seggen, *Carex runssorensis* und *C. monostachya* gebildet. *Hauman* (1933, S. 605) hat eine vorzügliche Ansichtsskizze über die standörtliche Verteilung der verschiedenen Pflanzenbestände in der subnivalen Region des Ruwenzori gegeben (Abb. 9).

Als Beispiel für die Paramo-Vegetation der australasiatischen Inselwelt diene die Hochregion der Gajolande Nordwestsumatras unter 4°n. Br. mit den Gipfeln des Losir (3466 m) und Kemiri (3314 m). Die treffliche Beschreibung von *van Steenis* (1938) zeigt, daß wir es auch dort mit den Lebensbedingungen und den Lebensformen aus dem Übergang vom Nebelwald und Ericaceen-Gürtel in die feuchten Paramos zu tun haben. Die obersten Bäume stellt *Leptospermum flavescens* mit schönen Kugelschirmkronen, die in der Wuchsform mit *Vaccinium varingifolium* völlig übereinstimmt. Wie am oberen Rande der Ceja werden die Bäume zu Sträuchern und sogar Krüppelsträuchern (*Dacrydium elatum*, *Leptospermum*, *Hypericum Leschenaultii*, *Gautheria* und *Rhododendron*). Das offene Land beginnt bei etwa 3200 m und ist größtenteils von sumpfigen Heiden und Heidemooren („bergblangs“) eingenommen, in denen eine ganze Reihe charakteristischer Polstergewächse vergesellschaftet sind, die Cyperacee *Oreobolus distichus*, das an Aciachne der Anden erinnernde Polstergras *Monostachya oroboloides*, *Eriocaulon*, *Centrolepis* und *Oldenlandia*. Auf den Polstern wachsen zarte Pflänzchen als „Polsterepiphyten“ (*Gentiana*, *Potentilla*, *Sweertia*) ähnlich wie auf den Polstern der Hochanden *Gentiana sedifolia* und *limoselloides*, und *Lysipomia montioides*.

So sind uns die Lebensformen der Gewächse im Vergleich zu den ökologischen Bedingungen ein sicherer Wegweiser, um verwandte Vegetationstypen auch in anderen Gegenden mit anderer floristischer Ausstattung immer wieder zu erkennen. So gehört z. B. auch die Vegetation der höchsten Berge Brasiliens wie die Gipfelregion des Itatiaya zum Typus der Paramo-Vegetation, wenn auch die dort erreichten Höhen (ca. 2800 m) nicht zur Entfaltung der oberen Paramostufe ausreichen.

3. Die Puna

Die Puna-Region unterscheidet sich klimatisch von der Paramo-Region vor allem durch geringere Niederschläge und den Wechsel einer Regen- und einer Trockenzeit. Von Hochperu, wo Cerro de Pasco noch 11 und Puno am Titicacasee 8 humide Monate aufweisen, nimmt die Trockenheit gegen Süden und Südwesten bis zur ausgesprochenen Wüstenhaftigkeit zu. Wir betrachten die verschiedenen Feuchtigkeitszonen der Puna gemeinsam.

Die klassische Darstellung der Vegetation der peruanischen Puna verdanken wir *A. Weberbauer* (1911 u. 1922). Für die Puna de Atacama ist die neueste Arbeit von *A. L. Cabrera* maßgebend (1958). *Th. Herzog* (1923) hat vor allem die östlichen, feuchteren Teile des bolivischen Hochlandes, die an die Bergwälder grenzen, eingehend beschrieben. Für die fehlende Lücke, Titicaca-Hochland und Altiplano bis zur Abdachung zur Küste und für Südostbolivien kann ich mich auf ausgedehnte eigene Reisen stützen.

Die Veränderung des Hochgebirgsklimas vom Paramo bis zur Wüstenpuna betrifft aber nicht nur die hygrischen Bedingungen. Fast ebenso wichtig sind die damit parallel gehenden Veränderungen der Temperaturverhältnisse. In Tabelle 4 sind einige Werte, die diese veranschaulichen

Tab. 4

Temperaturwerte für Höhenstationen der Puna-Anden (n. *Knoch, Stenz und Cabrera*)

	Station u. Breitenlage	Meereshöhe	Mittl. Jahres-Temp.	Jahres-Ampl.	Absol. Max.	Absol. Min.	Absol. Temp. Schwank.	Tägliche periodische Schwankung	
								max.	min.
Besiedelte Räume	Quito 0° 14'	2850 m	12,6°	0,4°	24°	3°	21°	14,8° Au	11,4° Apr.
	Cuzco 13° 27'	3380 m	10,0°	3,6°	23°	— 2°	25°	16,3° J1.	10,9° F
	La Paz 16° 30'	3690 m	9,3°	4,6°	24,2°	— 2,7°	26,9°	15,8° Au	12,1° Ja.
	Oruro 17° 38'	3706 m	8,3°	6,7°	23,5°	—10,1°	33,6°	17,2° Au	9,6° Ja.
	La Quiaca 22° 10'	3458 m	9,5°	9,6°	30,7°	—18,0°	48,7°	26,6° Au	18,7° Ja.
Puna	Vincocaya	4380 m	1,9°	7,1°	19°	—22°	41°	24,1° Au	14,4° F
	Mina Aguillar Tres Cruces	4600 m	3,1°	11,0°	16,3°	—14,2°	30,5°	—	—

können, zusammengestellt, und zwar zunächst für 5 Stationen in der besiedelten Region, angeordnet von Norden nach Süden, dazu zwei Stationen in der eigentlichen Puna, Vincocaya in der Trocken-Puna zwischen Titicacasee und Arequipa und die Mine Aguillar in der Puna de Atacama. Die Jahresschwankungen der Temperatur, in Quito unmerklich, nehmen

nach Süden bis auf 9,6° C in La Quiaca zu, ebenso die Schwankungen zwischen den absoluten Temperaturen, die in den Becken der Puna de Atacama mit etwa 50° C extreme Werte erreichen. Auch die Tagesschwankungen sind dort am höchsten. In der Puna de Atacama sind tägliche Schwankungen von 25° C im trockenen Winter an der Tagesordnung, die Folge der enormen Tageseinstrahlung und der ebenso starken nächtlichen Ausstrahlung in den trockenen Hochlandsbecken.

Das bedeutet in der Region der Puna allgemein auch extreme Frostwechselverhältnisse. Cuzco in 3380 m hat nur wenige Tage des Jahres Frost. In La Paz, Oruro und La Quiaca, wo Nachfröste in der trockenen Winterzeit regelmäßig sind, können einzelne Fröste auch in allen anderen Monaten des Jahres auftreten. Vincocaya in der Puna bei 4377 m aber hatte im Mittel der Jahre 1888—1890 321 Frostwechseltage.

Während wir mit *Hauman* für die Paramos die ständige Oligothermie mit einem sehr langsamen, aber auch nicht unterbrochenen Wachstum als das entscheidende ökologische Merkmal feststellten, können wir für die Puna als wichtigsten Faktor wohl die fast ständige Unterbrechung des Wachstums durch die nächtliche Gefrornis betrachten. Die Mittagstemperaturen sind wohl in der sonnigeren Puna höher als im nebeligen Paramo, so daß ein etwas stärkerer tageszeitlicher Rhythmus der Photosynthese angenommen werden darf. Danach wären in den Tagesstunden auch die Bedingungen für die Wasseraufnahme der Pflanzen in der Puna günstiger. Dafür aber tritt als zweites entscheidendes Hemmnis die Unterbrechung des Wachstum in der trockenen Jahreszeit auf. Die Länge der ariden Zeit bestimmt den Charakter der feuchten, trockenen, Dorn- und Wüsten-Puna (*Lauer* 1952) und ist auch für die Auslese der Lebensformen maßgebend.

Was die Verbreitung der Puna anlangt, so beginnt sie etwa in der Höhe von Trujillo die Paramos, in Nordperu „Jalca“ genannt, zu ersetzen. Sie nimmt alle Höhen über 4000 m ein, allerdings mit Ausnahme einer von östlichen Steigungswinden und Niederschlägen stärker benetzten Randzone der Hochkordilleren (Abb. 10). Die im tageszeitlichen Rhythmus auf die Hochländer wehenden Winde bringen den östlichen Abdachungen des Hochlandes stärkere Niederschläge und regelmäßige Nebel und erzeugen dadurch eine von der Puna deutlich unterschiedene Zone hochandiner Grasfluren (Bild 13). Im Lande verwendet man dafür den auch für die Paramos gebräuchlichen Ausdruck „Pajonales“. *Weberbauer* bezeichnet diese feuchtere Zone auf seiner Vegetationskarte Perus mit der gleichen Signatur „immergrüne oder fast immergrüne mikrotherme Grassteppe“ wie die Paramos, *Th. Herzog* spricht mehrfach von Paramos. Die Grenze ist in der Landschaft am deutlichsten in den Tagesstunden zu sehen, wenn die Nebelwolken von den Talwinden getrieben, über die Pässe und Kämme gegen das Hochland anbranden. Mit Überschreiten der orographischen Wetterscheide werden sie aber schlagartig aufgelöst. Über den trockenen Durchbruchstälern, die vom Binnenhochland nach den feuchten Waldlandschaften des Ostens führen, bilden sich an beiden Talflanken Wolkenbänke aus, die Gebirgseinwärts in der all-

gemeinen Frontlinie ihr Ende finden. Die Grenze der Puna gegen die feuchteren östlichen Grasländer verläuft auf dem Kamm der Hochkordilleren, die das Titicaca-Becken ostwärts begrenzen (Cordillera de Apolobamba, Cord. Real, Cord. Quimzacruz) und weiter durch Südostbolivien in die Gegend von Tarija (Abb. 10).

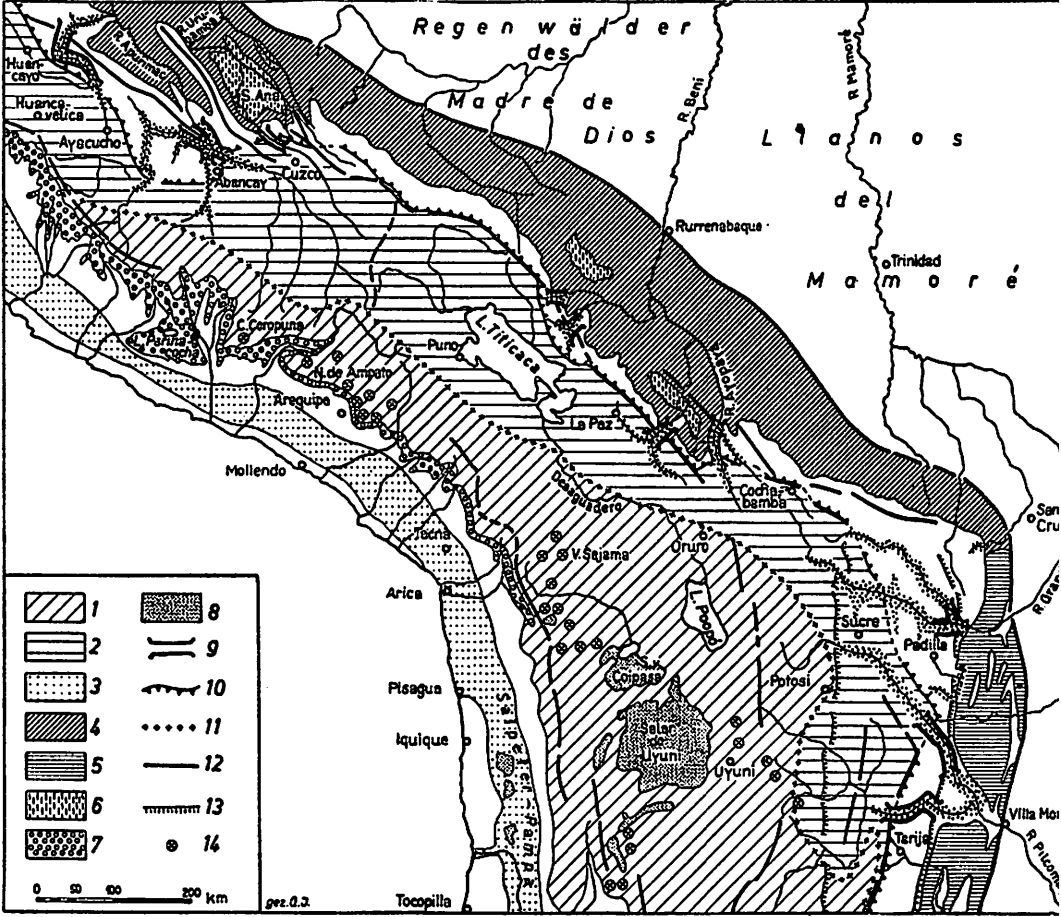


Abb. 10: Die zentralen Anden von Bolivien, Süderperu und Nordchile und ihre klimatisch-vegetationskundliche Gliederung. Orig. C. Troll.

1. Zone der Trocken- und Salz-Puna; 2. Zone der Feucht-Puna; 3. Wüstentafeln (Pampas) der Atacama; 4. Immergrüne Regen- und Höhenwälder (Montaña) der östlichen Andenabdachung; 5. Sommergrüne, in der Höhe immergrüne randtropisch-subtropische Wälder (Tucumano-bolivischer Wald); 6. Savanneninseln in der Montaña (Medio-Yungas); 7. Mesophytischer Gebüschgürtel am Westabfall der Puna-Anden; 8. Trockenheiße Täler der östlichen Andenabdachung (Tief-Valles); 9. Durchbruchstrecken dieser Täler im Bereich der tiefsten Zertalung (Windpforten östlicher Ausgleichswinde); 10. Hauptklimascheide der Anden (Westgrenze der östlichen Steigungsregen und Nebel und der immerfeuchten Vegetation); 11. Ostgrenze der Lepidophyllum-Heiden; 12. Wichtige Gebirgszüge und Ostfuß der Anden; 13. Abfall des Punablocks in Südostbolivien; 14. Hohe Kegelberge.

Diese Grenze ist auch eine scharfe floristische Grenze für die Gebüschformationen, die sich an die Puna-Region nach unten anschließen. Nur in den östlich der Klimascheide gelegenen Tälern kommen die herrlich blühenden Gebüsche von Melastomaceen (*Brachyotum*), Ericaceen, *Barnadesia*, *Bocconia*, *Fuchsia*, *Bomarea*, *Vallea* usw. vor. Von Nordperu an fehlt diese Klima- und Florengrenze, in den Paramoanden haben wir den feuchten Höhenbusch allenthalben in den Tälern und Becken der *Tierra fria*, soweit diese nicht von den Ceja-Gehölzen eingenommen sind.

In Mittelperu hat die Punazone in ihrer ganzen Breite immerhin noch recht feuchten Charakter, die Unterbrechung durch die Trockenzeit ist nur kurz. Es ist die Teilzone der Puna, die die dichteste Vegetation trägt, eine Grasdecke, die infolgedessen auch in der Trockenzeit überall gebrannt werden kann (Bild 14), weshalb ich sie Feucht- oder Graspuna genannt habe, entsprechend der Feucht-Savanne des Tieflandes. Die indianische Bezeichnung „*Ichu*“ bezieht sich nur auf die harten, büschelig wachsenden Gräser (*Calamagrostis*, *Stipa*, *Festuca*), die man technisch verwendet. Zu ihnen gesellen sich aber auch viele lockerwüchsige, weichere Gräser (*Trisetum*, *Agrostis*, *Poa*, *Bromus*, *Anthochloa*). Mit den extremen Temperaturverhältnissen, der geringen Wachstumsintensität und den regelmäßigen Frösten dürfte es zusammenhängen, daß der Polsterwuchs und die Rosetten-Rüben-Gewächse in der Puna ihre größte Entfaltung finden. Die wichtigsten Polstergewächse werden von den Gattungen *Azorella*, *Aretiastrum*, *Pycnophyllum*, *Plantago*, *Distichia*, *Stangea*, *Aciachne* gestellt (Bild 15). Die Rosetten-Pflanzen erreichen mit ihren harten dicken Rhizomen und den gedrunghenen Sproßköpfen an der Bodenoberfläche eine ähnliche Resistenz gegen die Unbilden des Klimas. Arten von *Nototriche*, *Hypochoeris*, *Werneria*, *Perezia*, *Liabum*, *Geranium*, *Lysipoma* gehören hierher. Man könnte die beiden Lebensformen als *Azorella*- und *Nototriche*-Typ der Puna-Flora bezeichnen. Zwischen den genannten Gewächsen gedeihen holzige Sträucher bis zu knorrigem Zwergsträuchern, mit immergrüner, lederiger bis schuppenförmiger Belaubung. Die harzreichen Formen, besonders *Baccharis*, dienen als Brennmaterial und werden mit dem Sammelnamen „*Tola*“ bezeichnet. *Ephedra* ist ein blattloser Rutenstrauch, *Chuquiragua*-Arten haben dornige Blattspitzen, *Acaena*-Arten bilden Zwergstrauch-Teppiche. Gegenüber den Paramos treten die wollhaarigen Pflanzen stark zurück. Es fällt sogar die völlige Kahlheit des Laubes der meisten Puna-Sträucher auf. Gegenüber den trockeneren Puna-Gürteln sind die Sukkulente noch sehr sporadisch vertreten, aber zwei *Opuntia*-Arten, *O. lagopus* und *O. floccosa*, vereinigen Polsterwuchs, Sukkulenz und Wollbehaarung in einer einzigen Lebensform.

In der Puna-Region über 4300 m bilden sich, wo irgendwo sich Wasser sammelt, an Hangquellen, in Glazialseen oder auf Talböden, die *Hartpolstermoore* aus, in denen die gewölbten harten Kissen von *Distichia muscoides* weite Flächen überziehen (Bild 16). Die *Distichia*-Moore, in geringerem Umfang schon in den Paramos vertreten, aber in den Cordillern der Puna-Zone als Verlandungs-, Hang- und Talmoore weit verbreitet, sind eine der in die Augen fallendsten landschaftlichen Auswirkungen der extremen Klimabedingungen. Nicht unerwähnt dürfen

auch die ausgedehnten, völlig vegetationslosen Geländepartien in der Puna-Region über 4500—4700 m bleiben. Sie sind keine Kältewüsten im eigentlichen Sinne, denn es zeigt sich, daß in gleicher Höhe an steinigen Standorten und auf durchlässigen Böden noch recht üppige Vegetation gedeihen kann. Sie entstehen auf tonigen, wasserhaltigen Mineralböden durch die Wirkung der allnächtlichen Gefrornis als sog. Frostmusterböden und sind eine weitere landschaftliche Auswirkung des extremen Puna-Klimas.

Zu den immergrünen Sträuchern der Puna gehört auch die Gattung *Polylepsis*, die sich auf steinigen Böden zu den Gräsern, Polstern und Kräutern gesellt (Bild 16). Sie bildet aber auch bis weit über 4000 m Höhe, ja sogar bis 4900 m, also in der echten Puna-Stufe gesellig wachsende, 4—7 m hohe Bäume („Queñuales“). In der Cordillera de los Andes von Westbolivien (vom Tacora über den Sajama bis zum Sillajhuay) bilden sie die höchst reichenden Bäume und Gehölze der Welt (*E. Asplund* 1926) (Bild 17). Man kann oft von einem regelrechten *Polylepsis*-Gürtel sprechen, der an den über den Altiplano aufragenden Bergen mit einer Wolkenstufe zusammenfällt. Auf den feinkörnigen Böden der Beckensohlen fehlen sie vollständig, ebenso wie viele andere holzige Gewächse, wodurch dann reine Puna-Steppen entstehen. Ihr Vorkommen zeigt enge Zusammenhänge mit Lokalklima und Bodenzusammensetzung (Bild 18). Wenn sie auch durch den Einfluß des Menschen, der sie in größtem Ausmaß für Holzkohlegewinnung nutzt, weit zurückgedrängt wurden, hat es aber eine geschlossene Bewaldung der Puna (*Ellenberg* 1958) wohl niemals gegeben, sondern nur einzelne durch gehölzfreundliche Bedingungen ausgestattete Gehölzstandorte.

Die feuchte Puna wird nach Südwesten hin abgelöst von der Trocken-Puna, und zwar längs einer Linie, die bei 14° n.Br. in der Westcordillere Perus beginnt, sich langsam ostwärts verbreitert, den bolivischen Altiplano zwischen Titicacasee und Pooposee quert und im bolivisch-argentinischen Grenzgebiet nahezu den Ostrand der Puna erreicht (*Czajka* u. *Vervoorst* 1956). Der Übergang ist eine geographisch bedeutsame Grenze (Abb. 10). Vincocaya, in 4380 m Höhe in dieser Zone gelegen, zeigt uns im Vergleich mit dem gleich hoch gelegenen Cerro de Pasco (4350 m) den Gegensatz des Klimas an: Im ganzen kälter, vor allem im trockenen Winter, mit einer viel größeren Jahresschwankung, aber auch Tagesschwankung, mit negativen Monatstemperaturen im Winter und mit ganzjährigem Frostwechsel, außerdem ausgesprochen arid mit nur 3 humiden Monaten (Tab. 5).

In der Landschaft beobachten wir den Übergang durch neue und besonders monotone Pflanzengesellschaften, die riesige Areale bedecken. *Weberbauer* hat die Grenze für Südwest-Peru mit dem Auftreten von *Lepidophyllum quadrangulare*, der echten Tola, einem schuppenblättrigen, zypressenähnlichen, stark harzigen und würzig duftenden, leicht brennenden Compositen-Strauch, trefflich bezeichnet (Bild 19 u. 20). Die Trockenpuna ist seine „Tola-Zone“. Ebenso weite Flächen wie vom Tola-Gesträuch werden auch von den Grassteppen der steifen, büscheligen *Festuca orthophylla* („Iru-Ichu“) (Bild 21 u. 22) eingenommen. Beide

Tabelle 5

Der klimatische Unterschied zwischen der feuchten Puna (Cerro de Pasco) und trockenen Puna (Vinocaya).

Station	Mittl. Jahres- temperatur	Mittl. Temp. d. wärmsten Monats	Mittl. Temp. d. kältesten Monats	Jahres- ampli- tude	Jahres- nieder- schlag	Zahl d. ariden Monate
Cerro de Pasco 4350 m	5,7°	6,7° (Jan.)	4,7° (Juli)	2,0°	885 mm	1 (Juni)
Vinco- caya 4380 m	1,9°	4,8° (Nov.)	— 2,3° (Juli)	7,1°	263 mm	9 (April- Dez.)

Gesellschaften sind offene Bestände und geben einjährigen Gräsern und Kräutern reichlich Raum. Ein weiteres Merkmal ist das Auftreten von dornigen, laubwerfenden Zwergsträuchern und auf steinigem Grund auch von sukkulenten Kakteen. Die Flüsse sind periodisch. Der Desaguadero in seinem Lauf vom Titicacasee zum Poopósee quert diese Grenze.

Eine weitere Zunahme der Trockenheit, die schließlich auch zu ausgedehnten Versalzungen und zur Bildung der großen Salare Veranlassung gibt, führt uns in Südwestbolivien in die Dorn-Sukkulenten-Puna oder Salz-Puna, die von der Wüsten-Puna der nordchilenischen Atacama nicht mehr scharf zu trennen ist. Die Pflanzenbedeckung wird immer schütterer. Die Veränderungen der Lebensformen gehen in der eingeschlagenen Richtung weiter. An allgemeinen Lebensformen der Puna sind noch vertreten, z. T. mit neuen Formen: Puna-Gräser, Polsterpflanzen, Rosettenpflanzen, Tola-Sträucher, selbst baumförmige Poly-lepis können noch eingestreut sein, aber die Dorn-Sträucher nehmen sehr überhand (*Adesmia*, *Acantholippia*, *Mulinum*, *Junellia*, *Tetraglochin*, *Nardophyllum*, *Chuquiragua*) und die Kakteen (Bild 23) spielen eine große Rolle. Dazu kommt noch eine besondere Salzflora am Rande der Salare (Bild 24). Die Sukkulenten-Puna ist die oberste Stufe aller Kakteen-Formationen, die sich vom heißen Tiefland des Gran Chaco durch die trockenen Täler der mittleren Stufen (*Tierra templada*, *T. fria*) bis in diese Höhen erstrecken, wenn auch in den Tropen wohl nirgends in geschlossener Gürtelfolge.

Es gibt keinen Teil der Welt, wo die Landschaften der tropischen Hochgebirge in allen Abstufungen der Feuchtigkeit so entwickelt sind wie in den südamerikanischen Anden.

VII. Der Einfluß der orographischen Gestaltung auf das räumliche Gesamtbild der Vegetation

1. Die dreidimensional-zonale Gliederung

Das bisher gewonnene Bild der zonalen Anordnung der Klimate und des Pflanzenkleides in den Tropengebirgen bedarf noch einer letzten Ergänzung. Wir haben zuerst die auf die Abnahme der Wärme zurückgehende Höhenzonierung in den immerfeuchten Tropengebirgen besprochen, sodann die horizontale Zonierung in den tropischen Tiefländern von Regenwald bis zur Wüste, schließlich die entsprechende horizontale Zonierung in den tropischen Hochanden von den Paramos bis zur Wüsten-Puna. Es existieren natürlich auch in den Mittelstufen der Tierra templada und Tierra fria alle Übergänge vom immerfeuchten bis zum wüstenhaften Vegetationscharakter.

Die Feuchtsavannen des Tieflandes steigen vielfach in die warm temperierte Stufe der Gebirge auf und werden zu Bergsavannen (lower montane savannas), wofür es in Ostafrika ausgedehnte Beispiele gibt, in den Anden etwa gewisse Savannengebiete in der Yungasregion. Auch in der Tierra fria gibt es ausgedehnte Gebiete mit einem entsprechenden Humiditäts-Charakter, z. B. im Hochland von Äthiopien. In den Anden nennt man die mesophytischen Höhengürtel, in denen sich die Bevölkerung und die andine Landwirtschaft konzentrieren, „Sierra“ und A. *Weberbauer* hat den Begriff pflanzengeographisch für seine zentralperuanische *Sierra-Zone* verwandt. Vegetationskundlich sind es kühltemperierte, immergrüne bis laubwerfende Gebüschformationen, in denen in den tropischen Anden etwa folgende typische Vertreter genannt werden können: *Dodonaea viscosa*, *Caesalpinia tinctoria*, *Psoralea*, *Dunalia*, *Stenolobium*, *Mühlenbeckia*, *Mutisia* etc. Die pantropische *Dodonaea viscosa* ist dabei eine Leitform, die man in solchen mesophytischen temperierten Klimaten immer wieder findet, in Mexico, in Ost- und Südafrika, auf den Pazifischen Inseln, in Vorderindien etc.

Wir folgen dem Vorschlag von *W. Lauer*, die offenen, periodisch feuchten Zonen der Tierra fria als „Sierra-Gürtel“ zusammenzufassen und ihn entsprechend in feuchten Sierra-Höhenbusch, trockenen Sierra-Höhenbusch und Dorn-Sierra-Höhenbusch zu gliedern. Diese Buschregionen gehen nach oben jeweils in die entsprechenden Puna-Typen über.

Beiderseits des Wendekreises steigen auch die Wüsten und Halbwüsten in die Höhenstufen empor und gehen schließlich in die Wüstenpuna über. An der Westseite der tropischen Anden aber geht die Wüste aufwärts zunächst in Dorn- und Sukkulente-Gehölze über, die in Mittelperu in der Höhe der Tierra templada liegen. Sie nehmen hier am Hang des

Tab. 6
 Horizontale und vertikale Anordnung der Vegetationsgürtel in den tropischen Anden
 (n. W. Lauer und C. Troll).

Tierra Helada	Paramo	Feuchte Puna (Gras-Puna)	Trocken-Puna	Dorn-Sukkulenten-Puna	Wüsten- oder Salz-Puna								
Tierra Fria	Tropischer Höhen- u. Nebelwald u. Höhenbusch	Tropischer Feucht-Sierra-Höhenbusch	Tropischer Trocken-Sierra-Höhenbusch	Tropischer Dorn-Sukkulenten-Sierra-Höhenbusch	Tropische Höhen-Halbwüste	Tropische Höhen-Wüste							
Tierra Templada	Tropischer Bergwald	Tropische Berg-Feucht-Savannen	Tropisch-montane Trocken-Savannen	Tropisch-montane Dorn-Sukkulenten-Gehölze	Trop.-montane Halb-Wüste	Trop.-montane Wüste							
				(Valle-Gehölze)	Wüsten-Valle								
Tierra Caliente	Tropischer immergrüner Tieflands-Regenwald u. halb-immergrüner Übergangswald	Tropischer Feucht-Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Trocken-Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Dorn-Sukkulenten-Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Wüsten-Savanne (Halbwüste)	Trop. Vollwüste							
	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
	Zahl der humiden Monate												

Gebirges und auch in den Durchbruchtälern im Osten der Anden vor allem die tiefeingeschnittenen Täler ein, die man als „Valles“ bezeichnet. In ihnen können dann die für die Anden-Bewohner so wichtigen anspruchsvollen Kulturpflanzen mit künstlicher Bewässerung angebaut werden, ganz besonders das begehrte Zuckerrohr, aber auch tropische Früchte. Diese „Valle- Gehölze“ lassen sich nach dem Feuchtigkeitsgrad wieder entsprechend abstufen. Nach oben gehen sie in die Gebüsche der Sierra-Stufe über.

In Tabelle 6 ist die hiermit erzielte vollständige Klassifikation der klimatischen Bereiche der Tropen-Vegetation schematisch wieder gegeben. Alle wirklich tropischen Typen lassen sich darin unterbringen, aber auch alle Typen der Tabelle lassen sich in der Natur exemplifizieren. Von festen Höhengrenzen mußte dabei Abstand genommen werden, weil diese, wie wir oben sahen, nach Breitenlage und Massenerhebung des Gebirges variieren können. Weitere Differenzierungen entstehen noch in den Gebieten, in denen sich gegen den Rand der Tropen aus thermischen Gründen Veränderungen einstellen, wie in Südostbolivien (siehe unten).

2. Die Veränderungen durch die orographischen Verhältnisse

Die hiermit gewonnene Übersicht stellt aber nur ein abstrahiertes Bild der wirklichen Klima- und Vegetationsanordnung dar. In Wirklichkeit wird dieses Bild sehr stark differenziert durch die orographische Innengliederung des andinen Gebirgskörpers. Die großen Längssenken der Anden Columbiens haben trockenere bis aride Klimate zum Unterschied der feuchten Cordilleren an ihren Flanken (R. D. Schmidt 1952). Auch die innerandinen Hochbecken der Tierra fria Ecuadors sind merklich trockener als die sie ringsum einrahmenden Höhen der Paramos, und sie sind nicht von Ceja-Wald, sondern von einem mäßig-feuchten Ceja-Gebüsch eingenommen, das größtenteils in Kulturlandschaften verwandelt ist. Wo innerandine Becken durch tiefe Durchbruchstäler nach der feuchten Außenseite des Gebirges entwässern, sind diese Talpforten auch ausgesprochene Windpforten für die tageszeitlichen Gebirgswinde. Die Trockenheit kann in solchen Talschluchten nach abwärts bis zur Wüstenhaftigkeit gesteigert sein, und zwar gerade in den am tiefsten in die trennenden Cordilleren eingeschnittenen Talstrecken. Von dort vollzieht sich talwärts ein schneller Übergang in die Regenwälder der Montaña, während sich hoch über dem Talgrund im Schutz von Nebelbänken der feuchte Berg- und Höhenwald gebirgseinwärts vorschiebt (Abb. 12). Diese Unterschiede sind von mir früher für die Cordillera Real Boliviens und ihre Durchbruchstäler (Troll 1929a) und später für die Gebirge Südamerikas und Afrikas in Zusammenhang dargestellt worden (Troll 1952a).

Auch wo sich das Gebirge aus trockenen oder halbtrockenen Vorländern erhebt, nimmt durch die Steigungsregen und die tageszeitlichen Hangaufwinde die Niederschlagsmenge mit der Höhe zu. Es können Wolkenbänke entstehen, in denen es zu häufiger Kondensation der Luftfeuchtig-

keit kommt. An der Westseite der tropischen Anden spielt sich dieser Übergang von Nord nach Süd folgendermaßen ab (vgl. Profile bei *Troll* 1943c). Im südlichen Ecuador in der Breite von Guayaquil ändert sich im Küstenland infolge des Zusammentreffens des kalten Humboldt-Stromes und der warmen Äquatorial-Strömung im Ozean die Vegetation sehr schnell vom Regenwald über die Trockenwälder und Savannen zum Dorn- und Kakteenbusch und schließlich zur Halbwüste, wobei die Verteilung im einzelnen noch durch die an den Südwestflanken der Vorgebirge zur Auswirkung kommenden winterlichen Nebel (Garuas und Paramillos) kompliziert wird (vgl. *Troll* 1930, S. 395). Die Punta der Halbinsel Santa Elena trägt Wüste. Die flache Halbinsel dahinter Dornbusch, die Umgebung von Guayaquil trockenen Savannenwald, der bis zum Fuß der Anden schließlich in Regenwald übergeht. Der ganze Westhang der Anden bis hinauf zu den Paramos ist hier noch in feuchten Wald gehüllt. In der Breite von Chiclayo (7° s.Br.) hat die Vollwüste von der ganzen Küstenebene Besitz ergriffen (*Weberbauer* 1914). Der Dorn- und Sukkulentenbusch hat sich auf die unteren Hänge des Gebirges zurückgezogen. Die Tierre templada darüber ist von mesophytischen Gehölzen eingenommen. Darüber reichen im Wolkengürtel der Tierre fria noch feuchte Ceja-Gehölze südwärts bis Trujillo.

Beiderseits des Santa-Tales setzt in der Cordillera Negra und Blanca die Puna-Vegetation ein, die bis in die Breite von Cuzco fast von der ganzen Breite der Hochanden Besitz ergriffen hat. Nur noch die Ostabhänge des Gebirges gegen Amazonien sind von Regenwald überkleidet, der vom Tiefland bis 3500 m aufsteigt und sich in die drei Höhenstufen gliedert. Gleichzeitig mit der Verbreiterung der Puna nach Osten steigt am Westfluß der Anden die obere Grenze der Wüste höher an. Bei Arequipa liegt sie etwa in 2000 m, am Wendekreis schon über 3000 m. Darüber folgen die semiariden und semihumiden Formationen der Valle- und Sierra-Vegetation. Immergrüne Gehölzinseln vom Typ der Ceja, wenn auch floristisch stark verarmt (*Escallonia*, *Oreopanax*), finden sich an ganz wenigen, geländeklimatisch bevorzugten Lokalitäten noch bis in die Breite von Lima, wie *M. Koepcke* (1954, S. 61 ff.) gezeigt hat (Abb. 11). Die feuchte Montaña de Zarate liegt dort in 2900 m Höhe. In der Breite von Arica (18,5°) sind diese Höhenlagen bereits von dem ariden Kakteenbusch eingenommen. Die Wolkenstufe, die östlich von Arica hoch über der Wüste nur noch mesophytische Gebüsche (Sierra-Busch der Tierra fria und *Polylepis*-Gehölze) hervorbringt, liegt zwischen 3500 m und 4000 m und geht nach oben in die Puna über.

Die Puna selbst hat etwa von 14° s.Br. an den Charakter der Trockenpuna (Tola-Zone). Gegen den Wendekreis, also in der Breite von Antofagasta ist kein Wolkengürtel mehr entwickelt. Die Wüste steigt auf über 3000 m an und erst von 3500 m an, also in einer Höhe, in der sich im Norden schon der Übergang zu den Paramos abspielt, trifft man abseits der Oasen Wüstensteppe mit einzelnen Säulen-Cereen, Polster-Opuntien, Dorn- und Igel-Sträucher und weitstehende Grasbüschel von *Stipa frigida* (*Reiche* 1907). Wir stehen in der Wüsten-Puna, die sich bis zu 5000 m an den Berghängen emporzieht.

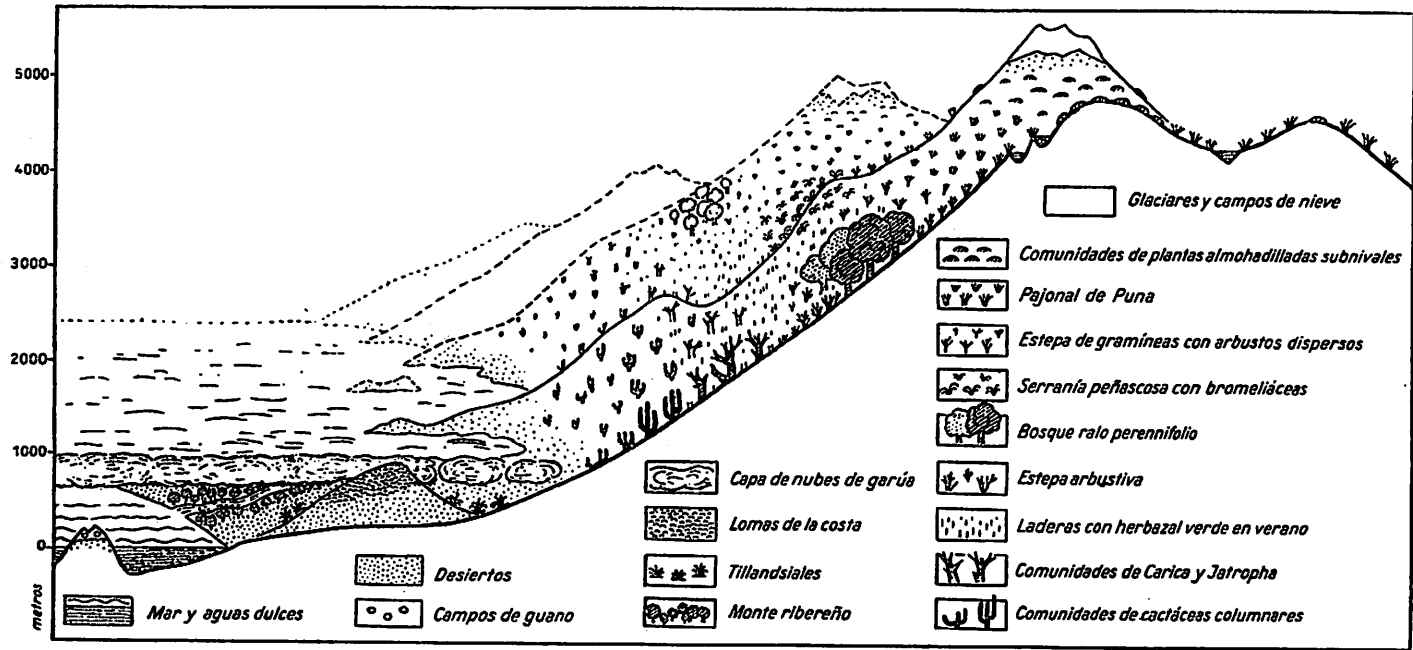


Abb. 11: Querprofil der Anden in der Breite von Lima von der Küste bis zur hoch-andinen Region (n. M. Koepcke).

1. Meer und Süßwasser; 2. Wüsten; 3. Guanofelder auf den Inseln; 4. Nebeldecke der Garua; 5. Lomas (nebelgrüne Hügel) der Küstenzone; 6. Bestände von wurzellosen Tillandsien der Wüste; 7. Flußuferwald; 8. Gletscher und Firnfelder; 9. Subnivale Polsterpflanzenbestände; 9./10. Puna-Grasland; 11. Grassteppe mit zerstreuten Sträuchern; 12. Felsige Hänge mit Bromeliaceen; 13. Lockerer, immergrüner Wald; 14. Strauchsteppe; 15. Talhänge mit sommergrünen Krautfluren; 16. Bestände von Carica und Iatropa; 17. Bestände von Säulenkakteen.

Im Gegensatz dazu bleibt an der Ostabdachung des Andenblocks gegen den Gran Chaco bis in die Gegend von Tucumán bei 27° s.Br. unter der Wirkung der passatischen Steigungsregen ein feuchtes Gebirgsprofil erhalten (Abb. 10). Allerdings hat es von der Breite von Santa Cruz de la Sierra an nicht mehr den volltropischen Charakter. Tropischer Regenwald, tropischer Bergwald und die Ceja und damit auch die Kultur von Kaffee, Coca und Cinchona erreichen ihr Ende. Der Regenwald der heißen Stufe geht in einen randtropisch-subtropischen, üppigen, aber laubwerfenden Hochwald über („Forêt Tucumano-Bolivienne“ von *Hauman* 1931) mit Laurel (*Phoebe porphyria*), Cebil (*Piptadenia macrocarpa*), Cedro (*Cedrela Lilloi*), Tipa (*Tipuana speciosa*), Nogal (*Juglans australis*) etc. Darüber folgen Höhen-Nebel-Wälder mit größerer Feuchtigkeit, starkem Epiphytismus und vorwiegend immergrünem Charakter: Myrtaceen der Gattung *Eugenia*, der Nadelbaum Pino (*Podocarpus Parlatorei*) und die Anden-Erle (*Alnus jorullensis*) treten bestandbildend und in Mischung auf. Da *Alnus* und *Podocarpus* auch in den Ceja-Wäldern der inneren Tropen eine Rolle spielen, ebenso wie *Myrica*, Ericaceen und *Chusquea-Bambus*, erweisen sie sich als randtropische Fazies des tropischen Höhen- und Nebelwaldes und des Ericaceen-Gürtels. Und an ihrer Obergrenze, wo sie in Schluchten und Quellmulden in die Höhe dringen, wechseln sie mit feuchten, blumenreichen Wiesenmatten, die diesen Namen vollauf verdienen, denn sie haben mit den „Pajonales“ der Puna, aber auch der Paramos wenig mehr gemein (Bild 25). Allerdings schaltet sich auch hier noch vielfach zwischen den Feuchtwald und das Grasland ein Gürtel von *Polylepis*-Gehölzen (*P. australis*) ein (*Hueck* 1953, *Czajka* u. *Vervoorst* 1956). Die Verbreitung dieser feuchten Matten und Gehölze nach Westen zeigt die Reichweite der östlichen Steigungsniederschläge an (*Troll* 1929 b). Man kann diese Grenze einheitlich von der Sierra de Aconquija bei Tucumán bis nach Peru verfolgen.

Eine ganz ähnliche Klima- und Vegetationsgrenze als Wirkung passatischer, auch in der Trockenzeit regenspendender Steigungswinde kann man auch an der Ostseite des mexikanischen Hochlandes (*Troll* 1957) und ebenso entlang den Hochländern des östlichen Afrika von Natal bis nach Kenya und wieder am Ostrand des äthiopischen Hochplateaus verfolgen (*Troll* 1935 b), ja sogar noch weiter als isolierte Nebeloasen bis in die Halbwüste im Hinterland von Port Sudan (*Troll* 1935 a).

3. Ein Beispiel: Cordillera Real, Yungas und Valle de La Paz

Die ganze Fülle andiner Vegetations- und Landschaftstypen in einer unvergleichlichen Abwechslung auf kleinem Raum tritt uns dort entgegen, wo an der Grenze des trockenen Puna-Hochlandes gegen die feuchten Waldgebirge der Ostabdachung tiefe Durchbruchstäler in den Gebirgskörpern eingeschnitten sind. Zwischen Nordperu und Südostbolivien gibt es eine ganze Reihe von Gegenden dieser Art, wo sich Cordilleren und Valles, Urwald und Gletscher, Ceja und Puna gegenseitig durchdringen. Wir wollen als Beispiel die Cordillera Real Boliviens, über die die andine

Hauptklimagrenze zwischen Yungas und Altiplano verläuft und das in sie eingeschnittene Tal des La-Paz-Flusses kennenlernen. Abb. 10 zeigt die Lage des Gebietes im Vergleich zu anderen Landschaftskomplexen solcher Art weiter nördlich und südlich. In Abb. 12a sind in einem Profil die verschiedenen Vegetationstypen, in Abb. 12b die entsprechenden landesüblichen Landschaftsbezeichnungen wiedergegeben.

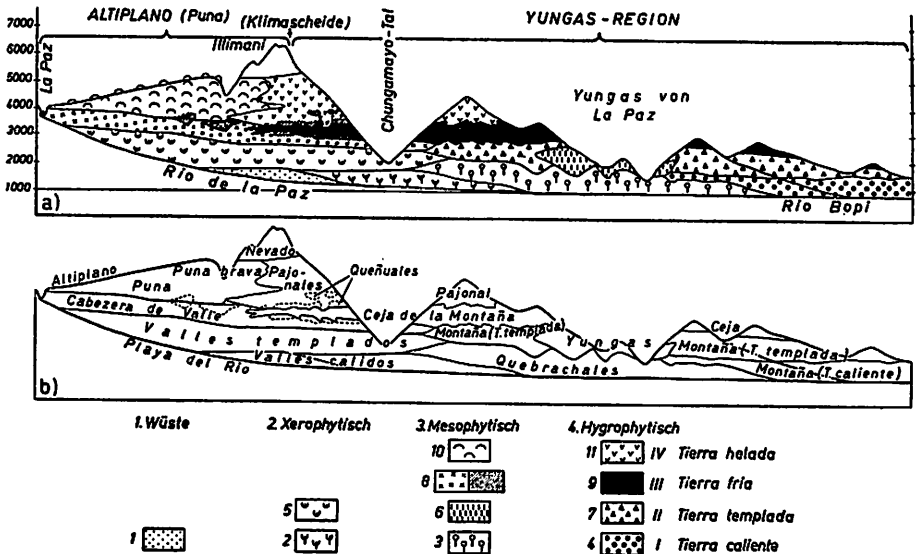


Abb. 12: Profil durch den östlichen Andenabfall von der Puna über die Cordillera Real und durch das Tal des Rio de la Paz nach der Yungasregion. Orig. C. Troll
a) Vegetationszonen; b) Landschaftsbezeichnungen.

1. Wüste; 2. Dorn- und Sukkulentenbusch der heißen Valles; 3. Savannenwald mit Piptadenia und Schinopsis; 4. Regenwald der heißen Region; 5. Dorn- und Sukkulentenbusch der Hoch-Valles (Tierra templada); 6. Bergsavannen der Yungas; 7. Feuchter Bergwald; 8. Mesophytische Gebüsch der temperierten Stufe (mit Polylepsis-Gehölzen); 9. Höhen- und Nebelwald der Ceja de la Montaña; 10. Feuchte Puna; 11. Hochandine Grasfluren (Pajonales) der feuchten Außenseite; weiß = Nivale Region.

In drei Routen, entlang derer man diese ganze Fülle erleben kann, seien die Verhältnisse kurz beschrieben:

1. Vom Altiplano und dem Becken des Titicacasees her, wo bei etwa 4000 m die Feldkulturen verschwinden, steigen wir in sanftem Anstieg die Punahochfläche zur Kordillere empor, die man nur an wenigen hohen Pässen überschreiten kann. Über die einförmige Puna-Steppe erreichen wir bei etwa 4500 m die eigentliche Hochgebirgslandschaft mit alpinen Formen, Felsentälern, Seebecken und Mooren, und etwas höher, im Anblick der Gletscher betreten wir die Kältewüste der Puna Brava, in der die vegetationslosen Hänge von den Froststrukturböden überzogen sind. Als Nevados bezeichnet man die ewig vergletscherten Gipfel und Käme. Nach Überschreiten des Passes steigen wir, bei Tag in Nebel gehüllt, ostwärts in die feuchteren Grasfluren der Pajonales ab, in denen uns schon weit über 4000 m in geschützten Talwinkeln die ersten Gehölze der

Queñuales (*Polylepis*) begegnen, gleichzeitig auch prächtigblühende Gebüsche von Melastomaceen, Ericaceen, Fuchsien und Compositen, den Vorposten der Ceja-Gehölze. Bei etwa 3500 m tauchen wir in den tiefenden Nebelwald der Ceja ein, unter deren dicht belaubten Baumkronen und moos- und flechtenüberhangenen Ästen uns die stammbildenden Farne (*Lomaria*), die eleganten Ruten von *Chusquea-Bambus* und bald auch die ersten Baumfarne auffallen. Der Wald ist so gut wie unbewohnt und ungenutzt. Nach abwärts wird er ansehnlicher und höher, verliert aber langsam seinen überfeuchten Charakter. Schon bei 2500 m geht er in den Bergwald der Medio-Yungas über, in dem uns bereits als Charakterbäume der Montaña die kandelaberförmigen Kronen der *Cecropien* (*Ambaibo*) begegnen, in denen sich ihrer süßen Früchte wegen die Papageien tummeln. In den Tälern von Coroico, Chulumani und Coripata lichtet sich der Wald, er nimmt den Charakter von Bergsavannen an, aber das Land ist plötzlich dicht besiedelt und auch übersteile Hänge sind von den Terrassenpflanzungen der Coca, von Kaffeegärten und Fruchthainen überzogen. Der weitere Abstieg führt uns hinab in den Regenwald der heißen Stufe und an die Schotterbänke der wasserreichen Andenflüsse, auf denen man mit der „Balsa“ talwärts in die Tiefebene gelangen kann.

2. Die Rückkehr zum Hochland nehmen wir durch die Sohle der La-Paz-Schlucht, in der der Ritt über die groben Alluvionen des Hochwasserbettes manche Fährnisse mit sich bringt. Talaufwärts lichtet sich der Regenwald schon auf der Höhe der besiedelten Yungas-Region. Lichtere, laubwerfende, leicht schirmkronige Bäume, besonders *Piptadenien*, liefern uns ein Beispiel des Savannen-Waldes der heißen Stufe. In den Flußauen sind sie noch von den mächtigen Röhrichten des Pfeilrohrs (*Gynnerium saccharatum*) gesäumt. Der Wald wird schnell trockener, *Schinopsis-Bäume* (*Quebrachos*), schwertblättrige *Agaven* und riesige *Kandelaber-Kakteen* zeigen uns an, daß wir in den Dorn- und Sukkulenten-Wald eingetreten sind. Die Trockenheit nimmt erstaunlich schnell zu, wir passieren einen Dornbusch mit reicher Kakteenflora und kommen mit dem Eintritt in die eigentliche Durchbruchsschlucht, von der aus man gelegentlich durch enge Klammern von Seitenflüssen zu den Gletschern des Illimani aufblicken kann, in eine regelrechte Wüste. Nur in ganz lockeren Beständen liegen schwärzliche Stämme von *Puyen* und graue *Schopfpflanzen* von *Tillandsien* wurzellos dem Boden auf, wie es aus der pazifischen Küstenwüste bekannt ist. Nicht jedes Jahr fällt hier Niederschlag, aber auf den kleinen Schwemmkegelterrassen über dem Hochwasserniveau werden mit Bewässerung Zuckerrohr und Bananen angebaut, das Zuckerrohr auch gleich an Ort und Stelle mit hölzernen *Trapiches* gemahlen und zu *Panela* eingesotten.

Gegen Mittag empfiehlt es sich den Talboden zu verlassen und Schutz zu suchen. Denn dann setzt mit Regelmäßigkeit ein orkanartiger Wind ein, der, aus den Yungas kommend, durch diese tiefen Windpforten mit solcher Heftigkeit talaufwärts gegen das Hochland bläst, daß auch Steine an den Hängen gelockert und das Wasser aus dem Fluß hochgespritzt wird. Der Wind weht auch an den Talhängen seitlich empor. Ich habe ihn

unvorbereitet an den Bogen meines Herbars verfolgen können, das ich zum Trocknen in der Sonne ausgebreitet hatte. Die Trockenheit im Talgrund ist die Folge einer über der Talsohle absteigenden Ausgleichsbewegung der Atmosphäre. Talaufwärts kommen wir aus diesem heißen tiefen Valle in wieder mäßiger trockene Kakteen-Landschaften der temperierten Stufe, in der Feigen, Südfrüchte, Pfirsische und Wein gedeihen. Und schließlich gegen 3000 m in eine mesophytische Buschregion, in der eine dichtwohnende Bevölkerung auf Regen oder Bewässerung Anbau von Getreiden, Hülsenfrüchten und Knollenfrüchten betreibt. Es ist ein geschlossener Gürtel von Kulturlandschaften. „Cabezera de Valle“ („Kopfende der Talschaft“) nennt der Eingeborene äußerst treffend diese Zone, wenn er etwa die Lage eines Dorfes und seinen Wirtschaftscharakter bezeichnen will.

3. Der dritte Weg ist ein mehrere Tausend Meter hoher Anstieg („Cuesta pesante“) aus der Wüstenschlucht des Valle seitlich empor zu den Nevados der Kordillere. Wir durchschreiten zunächst dieselben Zonen, die wir, im Talgrund aufwärts wandernd, vom Flußbett aus weniger gut überblicken konnten, nunmehr am offenen Hang oder in kleinen Seitentälern. Durch die Zone des Kakteenbusches (Valles templados) mit bewässerten Fruchtgärten kommen wir in die feuchtere Getreidezone, etwa bei der Finca Cotaña, deren Gebäulichkeiten in dieser Zone liegen. Das Land, das zu dieser Finca gehört, reicht vom Talgrund bei etwa 1000 m mit seinen Zuckerpflanzungen bis hier herauf und weiter nach oben in die Hochkordillere, dabei einen Höhenunterschied von 5000 m, für die Wirtschaftsflächen immerhin von 3000 m umspannend. Tagsüber beobachten wir, daß in einer noch etwas größeren Höhe auf beiden Seiten des Cañons Wolkenbänke lagern. Sie treten regelmäßig auf und geben den Hängen in 3500 m so viel Feuchtigkeit, daß wir sogar noch auf einen Ausläufer des Ceja-Waldes stoßen, der sich von den Yungas im Schutz des Wolken- und Kondensationsniveaus bis hierher vorschiebt. Am unteren und oberen Rand dieses Feuchtwaldes treten wieder gesellig Polylepis-Gehölze auf. Darüber folgt die Tierra helada, die wir hier im Quer-tal des Gebirges in ihrem horizontalen Übergang von der Puna zu dem feuchten Höhengrasland der Außenseite beobachten können. Hier oben weiden die Schafe und Llamas bis nahe an die Gletscherzungen des Illi-mani heran.

VIII. Die Höhenregionen Mexicos

Gegenüber der auffallenden Ähnlichkeit in Vegetations- und Lebensformen, die wir unter gleichen Bedingungen in der Alten und Neuen Welt angetroffen haben, stellen wir eine große Verschiedenheit fest, wenn wir das mexikanische Hochland mit den unter gleicher Breite liegenden Cordilleren Boliviens vergleichen. Man möchte erwarten, daß sich die mexikanische Meseta und der bolivische Altiplano und die sie einrahmen den Kordilleren in ihrem Vegetationscharakter weitgehend entsprechen. Die beiden Gebirgsländer stimmen auch darin überein, daß ihre Ostabdachun-

gen unter der Wirkung der passatischen Steigungswinde ständig beregnet und in Feuchtwald gehüllt sind. Auch nimmt in beiden Hochländern die Niederschlagsmenge in den entsprechenden Richtungen ab, in Bolivien nach Südwesten gegen die Atacama-Wüste, in Mexico nach Nordwesten in Richtung auf die Mohave-Wüste. Die tieferen Regionen des Landes haben durchaus tropischen Charakter, wenigstens bis etwa 23° n.Br. In der Tierra caliente gedeihen Regenwälder mit Cecropien, Savannen tropischen Charakters und Mangrove-Gehölze an den Küsten. Kakao, Vanille, Kapok und Kokospalmen sind Kulturpflanzen des heißen Landes. Auch die Tierra templada mit Anbau von Kaffee, Zuckerrohr, Bananen und Reis ist klimatisch und landschaftlich von der Tierra templada Columbiens oder den Medio-Yungas von Peru und Bolivien nicht wesensverschieden. Auch gemischte immergrüne, epiphytenreiche Nebelwälder der Tierra fria sind an den Ostabdachungen der Sierra Madre Oriental nordwärts bis in die Breite von Tampico noch entwickelt.

In größeren Höhen aber, von 2000 m bis 2500 m ab, beginnt der Unterschied (vgl. Abb. 7). In Mexico sind die höheren Regionen zunächst von Laub- und Mischwäldern, besonders von Eichen, Erlen und Kiefern, von etwa 3300 m ab von reinen Nadelwäldern (Pinusarten. *Abies religiosa*) eingenommen, also von Wäldern, die floristisch dem borealen Florenreich anzugehören scheinen. Die Eichen Mexicos sind zum Teil immergrün, z. T. laubwerfend und gedeihen in verschiedenen Höhenlagen. Einzelne *Quercus*-Arten gibt es schon im tropisch heißen Tiefland, zahlreiche Arten in den Nebelwäldern, in der Tierra fria setzen sie ganze Waldformationen vorherrschend zusammen. Die ersten Kiefern begegnen uns beim Anstieg von der mexikanischen Golfebene zum Hochland bei 800 m (*Pinus patula*), die Masse ihrer Arten tritt in höheren Lagen auf, bis schließlich *Pinus Hartwegiana* zwischen 3700 m und 4000 m als waldbildender Baum die höchste Waldstufe fast allein zusammensetzt. Aber im westlichen Cuba gedeihen auf den sandigen und kiesigen Böden bei „Pinar del Rio“ und auf der „Isla de Pinos“ in einer durchaus tropischen Savannenvegetation neben Palmen und anderen Tropenbäumen auch zwei Kiefern, *Pinus caribaea* und *P. tropicalis* (Seifriz 1943) und die erste Art bildet noch im Küstentiefland von Ost-honduras und Nicaragua bis 13° n.Br. auf mageren Kies- und Sandböden ausgedehnte Kiefern-Savannen (Lauer 1954).

Auch die Flora der mexikanischen Hochgebirgsregion ist vorwiegend aus Gewächsen nearktischer und holarktischer Sippen gebildet, z. B. aus den Gattungen *Arenaria*, *Cerastium*, *Draba*, *Erysimum*, *Ranunculus*, *Potentilla*, *Valeriana*, *Gnaphalium*, *Castilleja*, *Phacelia*, *Heuchera*. Die herrschenden Grasnattungen *Trisetum*, *Calamagrostis*, *Poa*, *Agrostis*, *Festuca* gehören sowohl den borealen als den tropischen Gebirgen an. Allerdings mischen sich darunter auch Elemente andiner und subantarktisch-andiner Herkunft z. B. *Acaena*-Arten, *Oreomyrrhis andicola*, *Pernettya ciliaris* (Purpus 1907). Andere Gattungen wie *Alchemilla* und *Plantago* haben ihre nächsten Verwandten in den südamerikanischen Anden.

Auch in den Höhenwäldern der Tierra fria findet eine solche Durchmischung borealer und andiner bzw. subantarktischer Florenelemente

statt. Bestandbildend sind vor allem die Baumarten der Coniferen, Eichen und Erlen. Aber auch andere Holzarten dringen von ihrem außertropischen Areal in Nordamerika nach Mexico und Mittelamerika ein, z. B. *Acer*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Aesculus*, *Celtis*, *Crataegus*. Dabei entfalten entwicklungsfähige Gattungen in Mexico eine in den gemäßigten Breiten ungekannte Artenfülle. *M. Martinez* unterscheidet in seiner Monographie mexikanischer Kiefern (1948) 39 Arten und 18 Varietäten bei einer Gesamtzahl von etwas 100 Arten auf der ganzen Erde. Und die Zahl der Eichenarten, die sich erst nach in Gang befindlicher Neubearbeitung genauer angeben läßt, übersteigt jedenfalls 200 Arten bei weitem (*Martinez* 1954). Von Süd-mexico an wird die Zahl der Eichenarten sehr schnell geringer, aber *Quercus neogranatensis* spielt in den Ceja-Gehölzen von Columbien noch eine große Rolle. Dort erreicht das Genus seine Südgrenze (Abb. 16). Auch andere immergrüne Holzgewächse borealer Verwandtschaft fehlen in den Bergwäldern Mexicos nicht: *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Mahonia*, *Evonymus* und *Myrica*. Sie treffen sich dort mit den Vorposten ausgesprochen antarktisch-tropischmontaner Sippen, die von den Anden über die Gebirge Zentralamerikas bis nahe an den Nordrand der Tropen- gebirge vorgedrungen sind. Dazu gehören von den Holzgewächsen z. B. die Gattungen *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Drimys* (bis Costa Rica), *Fuchsia*, *Pernettya*, *Gaultheria*, *Escallonia* (bis Costa Rica), *Oreopanax*, von krautigen Pflanzen etwa *Gunnera* und *Acaena*, schließlich auch die stammbildenden Farne der Gattung *Blechnum* sect. *Lomaria*. Von andinen Gattungen erreichen *Buddleia*, *Bocconia*, *Monnina*, *Phoebe*, *Litsea* und *Miconia* in Mexico ihre Nordgrenze.

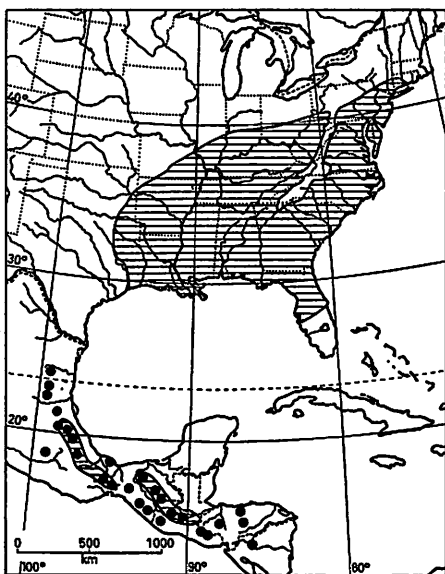


Abb. 13: Disjunktes Areal des Amberbaumes (*Liquidambar styraciflua*), nach P. S. Martin u. B. E. Harrell.

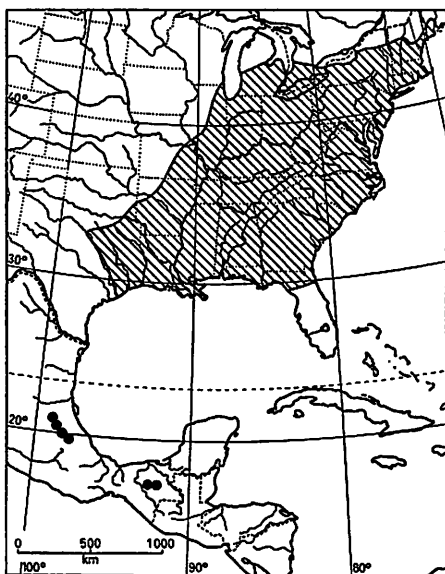


Abb. 14: Disjunktes Areal von *Nyssa silvatica* nach P. S. Martin u. B. E. Harrell.

Zu diesen Florenelementen kommt noch eine interessante Gruppe von tertiären Reliktpflanzen, deren Hauptareal im atlantischen Osten der USA gelegen ist, die aber ein zweites disjunktes Areal in den Gebirgen Mexicos und Zentralamerikas haben, wie etwa Liquidambar, Taxodium, Nyssa, Ostrya, Platanus, Liriodendron, Magnolia und Carya (Martin and Harrel 1957, vgl. Abb. 13 u. 14). So treffen in den Gebirgswäldern Mexicos zahlreiche boreale Pflanzengattungen mit tropisch-montanen bis subantarktischen zusammen, und zwar so, daß die borealen Formen die Träger der Pflanzengesellschaften, die südlichen mehr akzessorische Elemente darstellen.

Es erhebt sich die Frage, ob dieser boreale Charakter von Klima, Vegetation und Landschaft im mexikanischen Hochland, der auf A. v. Humboldt nach seinen Reisen in den Anden besonderen Eindruck gemacht hat, klimatische Grundlagen hat. v. Humboldt meinte: „Die Ursache dieses sonderbaren Phänomens liegt wahrscheinlich größtenteils in der Gestalt des neuen Kontinents, der an Breite übermäßig zunehmend hoch gegen

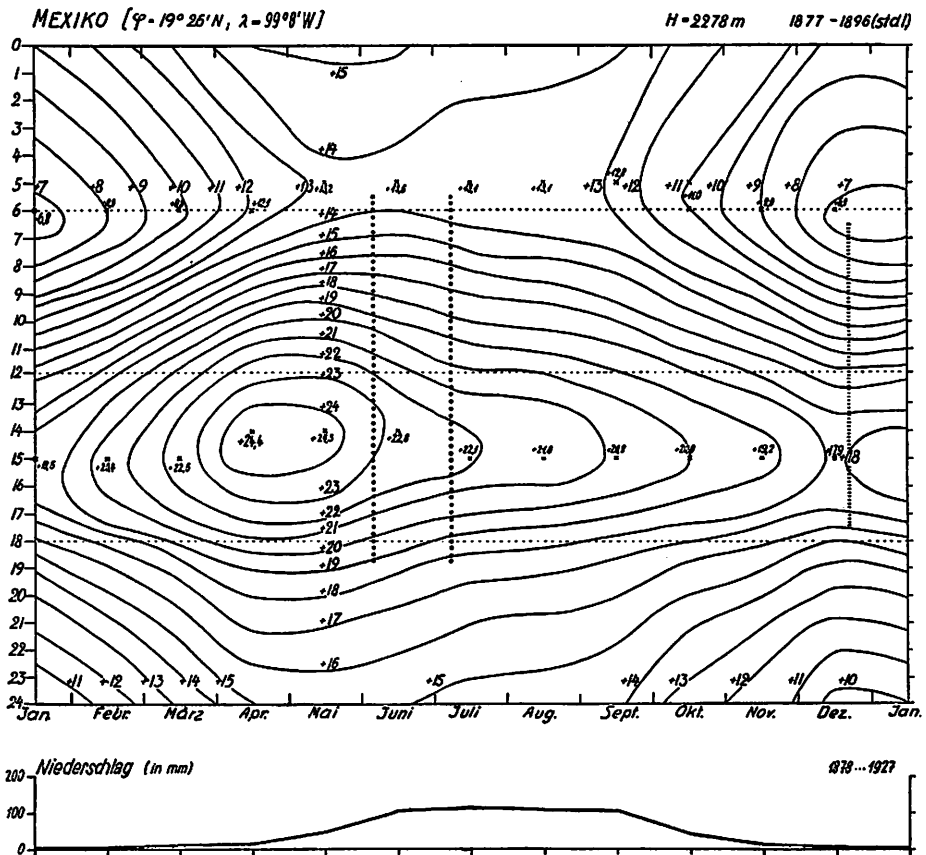


Abb. 15: Thermoisoplethen-Diagramm von Mexico-City. Orig. C. Troll.

den Nordpol ansteigt; wodurch das Klima von Anahuac kälter wird als es nach des Landes Lage und Höhe sein sollte. Kanadische Pflanzen sind so auf den hohen Gebirgsrücken allmählich gegen Süden gewandert“ (1807, S. 5/6).

Zur Beantwortung dieser Frage ist es nötig, klimatische Vergleiche zwischen dem mexikanischen Hochland und den südamerikanischen Anden anzustellen, wie ich es bereits an anderer Stelle (Troll 1957) an Hand der Thermoisoplethen-Diagramme von Mexico-City (Abb. 15) und Arequipa (Abb. 2) und der Temperaturwerte von Cochabamba (2575 m) getan habe. Wir können noch die Station Oruro bei 17°, 38', s. Br. zum Vergleich heranziehen, die allerdings wesentlich höher liegt (Abb. 4). Mexico, Cochabamba und Oruro haben eine sehr ähnliche Jahresschwankung der Temperatur, nämlich 6,4°, 6,0° und 6,7° C. Cochabamba hat trotz seiner größeren Meereshöhe eine um 1,8° höhere Jahrestemperatur (17,3° C gegenüber 15,5° C), was z. T. eine Wirkung der größeren Äquatornähe, vor allem aber der größeren Massenerhebung der zentralen Anden ist. Für Cochabamba stehen mir die mittleren Stundentemperaturen und damit die täglichen Temperaturschwankungen nicht zur Verfügung, wohl aber für Mexico, Arequipa und Oruro. Die tägliche unperiodische Schwankung beträgt in Mexico zwischen 14,9° C im März und 9,7° C im September, in Arequipa zwischen 12,3° C im November und 9,8° C im Februar, in Oruro 17,2° C im August und 9,6° C im Januar. Das Klima von Mexico City ist somit als ausgesprochen tropisch zu bezeichnen, die Jahresschwankung von 6,4° C ist sogar für die randtropische Lage ausgesprochen niedrig. Dies gilt auch für die noch größeren Meereshöhen in Zentralmexico. Die höchste Klimastation Desierto de los Leones, in 3220 m über der Stadt Mexico in einem feuchten Tannenwald von *Abies religiosa* gelegen, hat 1281 mm Jahresniederschlag und eine mittlere Temperatur von 11,3° C. Die Jahresschwankung der Temperatur beträgt aber nur 5,1° C. Das ist alles andere als ein boreales Nadelwaldklima.

Über das Klima der subnivalen und nivalen Region können wir nur Rückschlüsse aus den Schneeverhältnissen ziehen. Die oben S. 28 mitgeteilten Tatsachen über die jahreszeitlichen Schneeniederschläge und die Ablationsformen des Schnees auf den hohen Vulkanbergen Mexikos zeigen, daß die Schneeakkumulation in der sommerlichen Regenzeit von Juni bis September und nach einer Pause im Oktober wieder im Frühwinter November bis Januar stattfindet. Die Strahlungsablation, die zur Bildung der Penitentes führt, erfolgt in den trockenen Spätwinter- und Frühlingsmonaten Februar bis Mai. In dieser Zeit sind alle Beobachtungen über Penitentes in Mexiko gemacht worden, in den übrigen Monaten sind keine solchen bekannt geworden. Darin gleichen die mexikanischen Schneeberge ihren randtropischen Kollegen auf der Südhalbkugel, El Misti (Südperu) und Sajama (Westbolivien).

Wir können also feststellen, daß Zentralmexiko in allen Höhenstufen echtes Tropenland ist. Auch seine boreale Gebirgsflora gedeiht in einem tropischen Hochlandklima. Es ist allerdings noch zu prüfen, ob nicht etwa unperiodische Klimaschwankungen, wie regelmäßige Kaltluftinbrüche

in das mexikanische Hochland vom winterlich erkalteten nordamerikanischen Kontinent her wirksam sind um den borealen Charakter der mexikanischen Hochlandsflora verständlich zu machen. Man denkt dabei an die bekannten Northers der Küstenländer des Mexikanischen Golfes. Sie waren schon *A. v. Humboldt* bekannt, er beschrieb ihre Wirkung in Cuba (1826) und vermutete auch schon ihr Vordringen über die Landengen Mittelamerikas in den pazifischen Bereich. Eine vortreffliche Studie über das Wesen, die Entstehung und die Veränderung, die die Northers durch die Orographie erfahren, hat *L. Waibel* geliefert (1938 a u. b). Die Northers stellen winterliche Kältewellen dar. Von den 28,4 Northers, die in Tampico im Durchschnitt mehrerer Jahre auftraten, fielen 25,8 auf die Wintermonate Oktober bis April. Sie kommen an die mexikanische Küste als Nordostwinde und gleichen darin den normal wehenden Passatwinden, von denen sie in den Mittelwerten nicht zu trennen sind. Die Temperaturstürze können $10-12^{\circ}\text{C}$ in 24 Stunden betragen. Aber beim Zug über den Mexikanischen Golf belädt sich die kalte Luft mit Feuchtigkeit, beim Anstieg zum mexikanischen Hochland hüllen sie die Gebirge bis zur Klimascheide am Rand des Hochplateaus (s. S. 32) in dichte Nebel und geben reichliche Niederschläge ab. „Aus dem trockenkalten Wind wird ein feuchter ozeanischer“, und die östlichen Abdachungen von Mexiko verdanken den Northers einen großen Teil ihrer klimatischen Feuchtigkeit. Im Abstand vieler Jahre treten allerdings ungewöhnliche Kälteeinbrüche auf, im Januar 1938 war ein so starker, daß die Temperatur in der Stadt Mexiko auf -8°C sank. Es ist also kein Zweifel, daß die biologische Wirkung der Northers nicht vernachlässigt werden darf.

Trotzdem wird man das Phänomen der borealen Vegetation und Flora im gesamten Hochland von Mexico nicht auf die Northers allein zurückführen können. Die Temperaturerniedrigungen betreffen auch das östliche Tiefland und die östlichen Abdachungen, wo die Tropenvegetation nicht zurückgedrängt und volltropische Kulturen (Vanille, Kakao!) nicht ausgeschlossen werden. Auch in Cochabamba, in der südhemisphärischen Vergleichsstation zu Mexico, ist das mittlere Temperaturminimum $-2,7^{\circ}\text{C}$. Es zeigt sich in der Vegetation Mexikos eben doch an einem großen Beispiel, daß im biologischen Bereich noch andere als physikalische Kausalitäten wirksam sind. Jede Flora hat ihre Entwicklungsgeschichte, und die heutigen Verbreitungsverhältnisse der Pflanzen sind das Endprodukt einer Wechselwirkung zwischen der geologischen Geschichte eines Landes, den Wanderungsmöglichkeiten der Organismen in vergangenen Epochen, abhängig von Landzusammenhängen und Gebirgsbildungen, und der Evolution der Lebewelt, die sich in geographischen Räumen vollzog. Schon die große Zahl von Arten der Gattungen *Quercus* und *Pinus* deutet darauf hin, daß es sich nicht nur um eine Ausbreitung der borealen Flora in die Gebirge Mexikos und Mittelamerikas handelt, sondern daß es bei der Einwanderung dieser Sippen zu einer starken Artbildung gekommen ist. Die Artenfülle ist ja ein allgemeines Merkmal der Tropen. In Mexiko aber waren die Voraussetzungen besonders günstig, da Einwanderer aus dem

borealen Florenbereich eine ungewöhnliche Variationsbreite der Klimate antrafen, vom tropisch heißen bis zum subnivalen kalten, vom immerfeuchten bis zum trockenen. Dazu kamen die großen Gegensätze eines jungen Gebirgslandes in bodenkundlicher Hinsicht. Die großen Vulkaneruptionen im Tertiär und Quartär boten die Möglichkeit ausgedehnter Neulandbesiedlung. Das ganze Gebirgsland ist zudem erst seit der Tertiärzeit entstanden und hat die großen mehrmaligen Klimaschwankungen von pleistozänen Warm- und Kaltzeiten mitgemacht.

Hier in Mexiko scheint mir ein besonders eindrucksvolles Beispiel dafür vorzuliegen, daß die Evolution der Organismen nicht nur ein innerer Entwicklungsprozeß ist, sondern daß sie sehr stark von den Ausbreitungsmöglichkeiten und der geographisch-ökologischen Isolierung mitbeherrscht ist. Diese schon bald nach dem Erscheinen von *Ch. Darwins* epochemachenden Werk von *Moritz Wagner* gewonnene Erkenntnis wurde von ihm als *Migrationsgesetz* und später als *Separationstheorie* vorgetragen (1868, 1870, 1889). Nach der Separationstheorie „züchtet die Natur nur periodisch neue Formen stets außerhalb des Wohngebietes der Stammart durch geographische Isolierung und Kolonienbildung, ohne welche bei allen höheren Tieren getrennten Geschlechts keine konstante Varietät oder neue Art entstehen kann“. Durch das Beispiel der endemischen Inselfloren ist die Separationstheorie Allgemeingut der Biologen geworden, doch scheinen mir in der zeitgenössischen Literatur zur Evolutionslehre die auf reichen Erfahrungen in verschiedenen Weltteilen gegründeten Gedanken *M. Wagners* über Migration und Artbildung viel zu wenig berücksichtigt.

Das Ergebnis unserer Betrachtung über Klima und Vegetationscharakter des mexikanischen Hochlandes ist somit folgendes: Mexiko, das schon im Alttertiär und seither ununterbrochen Tropenland war, stand in diesen Epochen auch immer mit Nordamerika in Landverbindung. Im Zuge der tertiären Gebirgsbildung und der folgenden pleistozänen Klimaschwankungen war die Möglichkeit von Pflanzenwanderungen aus den temperierten Zonen Nordamerikas in die Tropengebirge in hervorragendem Maße gegeben. Sie führten bei entwicklungsfähigen Sippen zur Bildung zahlreicher neuer Arten. Im Pleistozän konnten aber auch Tertiärpflanzen Nordamerikas, die sich auf Reliktareale zurückziehen mußten, neben ihrem Areal im atlantischen Nordamerika ein zweites Reliktareal in den Gebirgen Mexikos und Mittelamerikas erhalten.

IX. Die genetischen Beziehungen der tropischen Gebirgsfloren zum holarktischen und antarktischen Florenreich

1. Das pflanzengeographische Gegenstück Mexikos in der Alten Welt: *Indochina*

Das mexikanische Hochland, beiderseits des Wendekreises im Übergang vom holarktischen Florenreich zur Neotropis gelegen, spielt nach dem zuletzt Gesagten im Vegetationsaufbau der Erde, aber auch florengeographisch und florengenetisch eine besondere Rolle. Es erhebt sich die Frage, wie sich sonst auf der Erde dieser Übergang von der Holarktis in die Tropen abspielt. Im eurafrikanischen Abschnitt und in Südwestasien ist ein so starker Einfluß der Holarktis auf die Gebirgsflora der Tropen nicht vorhanden. Dort trennt der breite saharisch-indische Trockengürtel das paläotropische Florenreich von der Holarktis ab. Außerdem hat der junge Gebirgsgürtel nicht einen meridionalen, sondern einen westöstlichen Verlauf in der Richtung des Mediterrangebietes, bis zum Himalaya.

Boreale Holzarten z. B. dringen durch diesen Trockengürtel kaum in die tropischen Gebirge vor. Wohl haben in den Gebirgen Äthiopiens und Ostafrikas drei bestandbildende Holzarten nördliche Verwandtschaft: *Juniperus procera* (südwärts bis Njassaland), *Erica arborea* und *Olea chrysophylla*. Ihre Areale sind Ausläufer von mediterranen Verwandtschaftskreisen. Andere Gattungen wie *Rhamnus*, *Cornus*, *Vaccinium* und *Sambucus* bleiben mit ihrem geschlossenen Areal nördlich des Trockengürtels und haben nur weit isolierte Teilareale in Ostafrika. Von der großen Masse der borealen Nadel- und Laubbäume, die in die tropischen Kordillern Mexikos und Zentralamerikas eindringen, überschreitet im eurafrikanischen Sektor keiner den saharischen Trockengürtel südwärts. Dies gilt z. B. für die Gattungen *Quercus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Viburnum*, *Pinus*, *Abies* u. a.

Dagegen treffen wir im südöstlichen Asien wieder eine auffallend ähnliche Situation wie in Mexiko an. Die hohen Gebirgsländer von Burma und Jünnan liegen in derselben Breite wie Mexiko beiderseits des Wendekreises. Die Gebirge im Lande der meridionalen Stromfurchen führen aus Zentralasien und dem Himalaya unmittelbar in die feuchten Tropen. Sie stehen einerseits mit der borealen Gebirgs- und Hochgebirgsvegetation des Himalaya und Osttibets in unmittelbarer Verbindung, aber auch mit China und den dortigen Reliktarealen der arktotertiären Pflanzen. Wie von Mexiko aus durch das sich verschmälernde Mittelamerika über die Landenge von Panama nach Columbien so führt die sich verschmälernde

hinterindische Halbinsel über die Landenge von Kra nach den äquatorialen Gebirgen Indonesiens hinüber. In gleicher Breite und Meereshöhe haben wir in Mexiko und in Hinterindien völlig gleiches Klima. Colima in Mexiko bei 19° 12' n. Br. in 510 m Meereshöhe und Chieng Mai in Nordsiam bei 18° 45' n. Br. und in 307 Meter, beide mit einer jährlichen Niederschlagsmenge von etwa 900 mm bei vorherrschenden Sommerregen, haben Temperaturverhältnisse, die nach Ausgleich des Höhenunterschiedes sich nur um den Bruchteil eines Celsius-Grades unterscheiden (Troll 1957).

Vom ökologischen Standpunkt ist es daher verständlich, daß unter diesen Bedingungen auch die Vegetationsverhältnisse, vor allem die vertikale Abstufung der Vegetation in den Gebirgen sehr ähnlich sind. In den tiefen Lagen herrscht die Vegetation der heißen Tropen in den verschiedenen Feuchtigkeitsgraden vom echten Regenwald über den laubwerfenden Trockenwald (Dipterocarpaceen-Wald) bis zum Dornwald im Becken von Nordburma. Darüber folgt tropischer Bergwald, in dem sich die ersten Kiefern (*Pinus Merkusii*) bei 700 m Meereshöhe einstellen (in Mexiko *Pinus patula* in 800 m). Dann folgen Eichen, teils laubwerfende, teils immergrüne, in zahlreichen Arten. Hier in Südostasien gehören sie teils zur Gattung *Quercus*, teils zu *Lithocarpus*, und sie sind von vielen Arten von *Castanopsis* begleitet. Man glaubt in den Eichenwäldern der mexikanischen Gebirge zu sein. Bei 900 m Höhe wird der Wald immergrün und humusreich, *Rhododendron oxyphyllum* und *Vaccinium exaristatum* mischen sich darin (Kerr 1911). Zwischen 1200 m und 1500 m wird in feuchten Lagen die Erle *Alnus nepalensis* bestandbildend, ähnlich den Erlenwäldern der mexikanischen Gebirge. Bei Nebelfeuchtigkeit hüllt sich der Eichenwald in ein Epiphytengewand von Moosen, Flechten und Orchideen. Auf leichtem Boden wird der Eichenwald von Kiefernwald (*Pinus Khasya*) abgelöst, der bis 2700 m reichen soll. Am Doi Angka (2580 m), dem höchsten Berge Siams, ist diese Grenze noch nicht erreicht (Garret and Kerr 1925).

Im nördlichen Burma, wo die Feuchtigkeit viel größer ist und die Berge weit über die Schneegrenze aufragen, ist die Vegetationsabstufung schon sehr ähnlich der des Osthimalayas (Kingdom Ward 1921, U. Schweinfurth 1957). Über dem Regenwald der unteren Stufe, der bis etwa 1000 m Höhe reicht und der trotz der Lage nördlich des Wendekreises noch stark tropischen Charakter hat, folgt der immergrüne Bergwald, vornehmlich aus *Quercus*- und *Castanopsis*-Arten, denen auch viele andere Bäume borealer Verwandtschaft (*Carpinus*, *Ulmus*, *Magnolia*, *Taxus*, *Engelhardtia*) und noch reichlich Baumfarne beigegeben sind. Der Höhen- und Nebelwald darüber in 2000—2700 m ist noch ein üppiger immergrüner Laub-Moos-Wald, mit dichtem Unterwuchs von *Rhododendron*, der nach oben in den Coniferen-Nebelwald (3000—3600 m) übergeht. Seine Unterstufe ist von *Tsuga dumosa*, seine obere von *Abies Delavayi* beherrscht, beide Stufen sind stark mit Dickichten von *Bambus* (*Arundinaria*) und *Rhododendron* unterwachsen. Der oberste Gürtel ist wie im Osthimalaya ein *Rhododendron*-Buschwald, der noch von einzelnen Bäumen von *Betula utilis*, *Sorbus* und *Juniperus* durchsetzt ist und bei 3900 m die

obere Baumgrenze bildet (vgl. Abb. 7). Wenn man von der viel größeren Feuchtigkeit dieser Gebirge absieht, ist es nicht schwer, eine den mexikanischen Gebirgen entsprechende Höhenstufung und auch einen ähnlichen florengeographischen Charakter zu erkennen.

2. Die Beziehungen der tropischen Gebirgsflora zur Holarktis

Wie im amerikanischen Sektor über Mexiko nach Mittelamerika bis in die äquatoriale Zone sind auch zahlreiche boreale Gattungen von Asien nach Hinterindien und in die Gebirge Malayas, ja teilweise bis Neuguinea und sogar darüber hinaus eingewandert. Als Beispiel für dieses sehr bemerkenswerte ähnliche Verhalten mögen zunächst die Eichen gelten, die in Ost und Südostasien durch die Gattung *Quercus* und die noch artenreichere Gattung *Lithocarpus* vertreten sind (Abb. 16—18). Ihre horizontale und vertikale Arealgestaltung hat *F. Bader* im einzelnen dargestellt (*Bader* 1958)*). Beide Gattungen dringen mit zahlreichen Arten in die Gebirge Hinterindiens und des Sundaarchipels bis Java, *Lithocarpus* außerdem noch bis Celebes und Neuguinea ein, also noch weiter südwärts als die *Quercus*-Arten in der Neuen Welt. Die Insel Sumatra einschl. Bangka beherbergt noch 6 *Quercus*- und 31 *Lithocarpus*-Arten, die Insel Java noch 6 *Quercus*- und 22 *Lithocarpus*-Arten, Neuguinea noch 17 *Lithocarpus*-Arten. Die letztere Gattung hat dabei auch eine viel größere Vertikalerstreckung (bis über 3000 m in Java und Sumatra, noch weit über 2000 m in Borneo, auf den Philippinen und in Neuguinea.) Mit Java und Neuguinea wird die absolute Südgrenze der Eichen erreicht.

Auch die zweite boreale Baumgattung, die im mexikanischen Hochland eine so auffallend große Artenzahl und zudem eine große landschaftsbeherrschende Bedeutung hat, die Kiefern, folgen dem Arealtyp der Eichen. In Amerika hat die Gattung *Pinus* ihre Südgrenze in Nicaragua. Im australasiatischen Bereich ist sie zwar artenärmer als in Mexiko, reicht aber über Hinterindien gleichfalls weit in die Tropen, bis ins nordwestliche Sumatra und damit nahe an den Äquator. Am bekanntesten sind die waldbildenden Arten *Pinus Kashya* (vom Osthimalaya bis Siam), *P. insularis* auf den nördlichen Philippinen (dort noch einen oberen Waldgürtel bei 2800 m bildend und *P. Merkusii* (von Burma bis Sumatra).

An diesem großen Einbruch borealer Holzpflanzen tief in den Tropengürtel beteiligen sich aber noch zahlreiche andere Sippen. Die meisten von ihnen haben in der temperierten Zone eine circumpolare Verbreitung und dringen sowohl von Nordamerika über die Gebirge Mexikos nach Mittelamerika als auch von Himalaya und China aus über die Gebirge Indochinas und Indonesiens in die Tropen, nicht dagegen von Europa und Vorderasien nach Afrika ein. Hierher gehören neben den genannten

*) Es handelt sich um eine umfangreiche arealkundliche Dissertation auf dreidimensionaler Basis, die *F. Bader* im Geographischen Institut der Universität Bonn bearbeitet hat und die noch der Veröffentlichung harret.

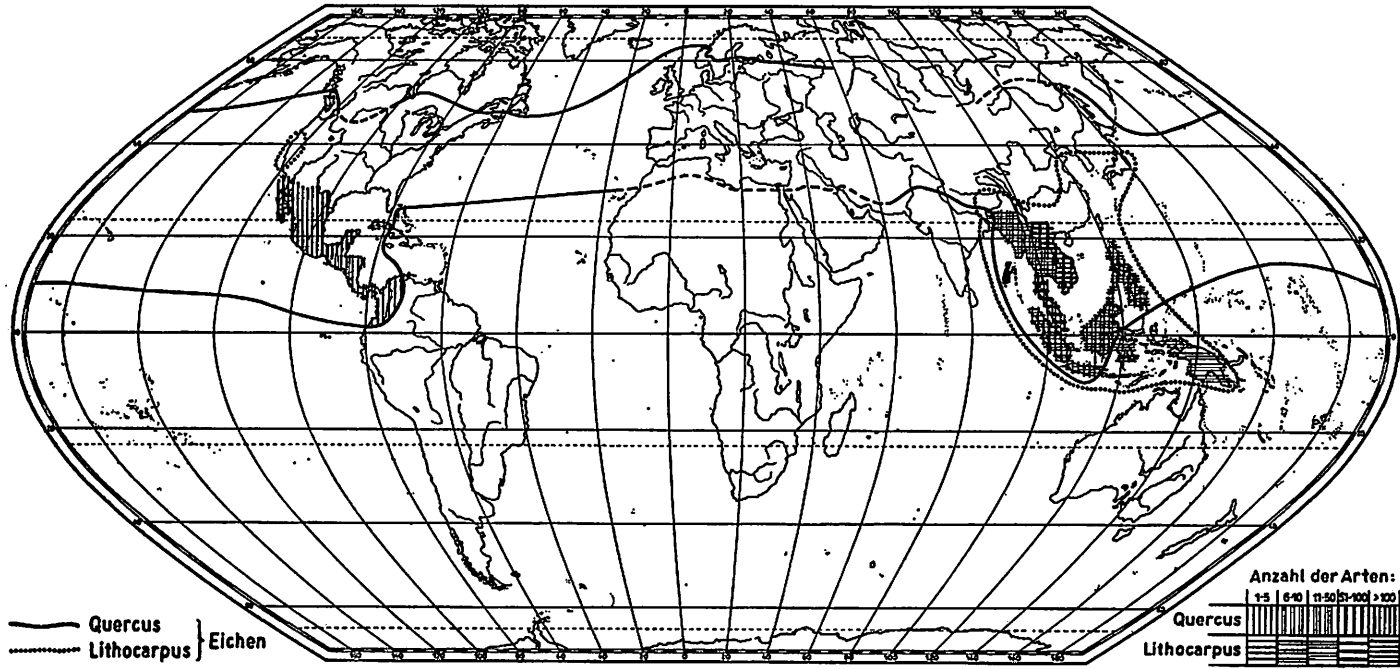


Abb. 16: Die Areale der Eichen (Gattungen *Quercus* und *Lithocarpus* einschl. *Pasania*) in den Tropen (nach *Fr. Bader*).

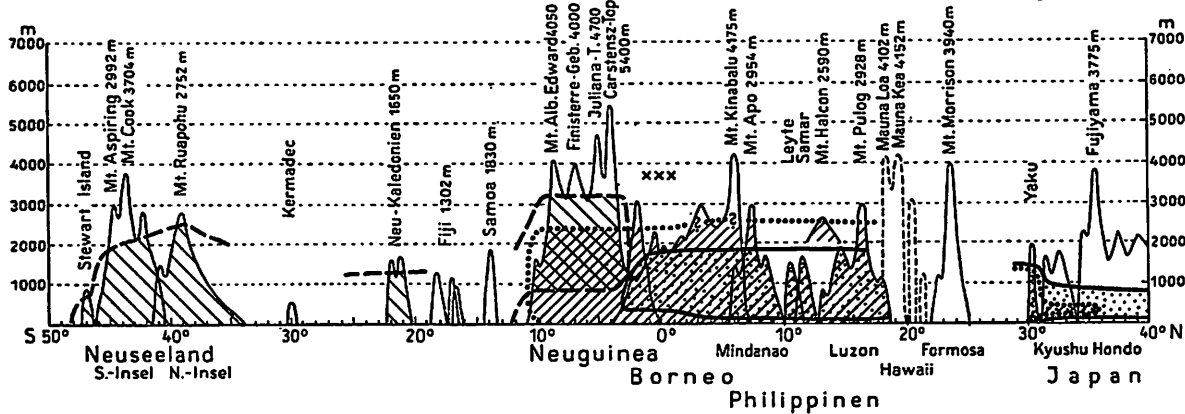
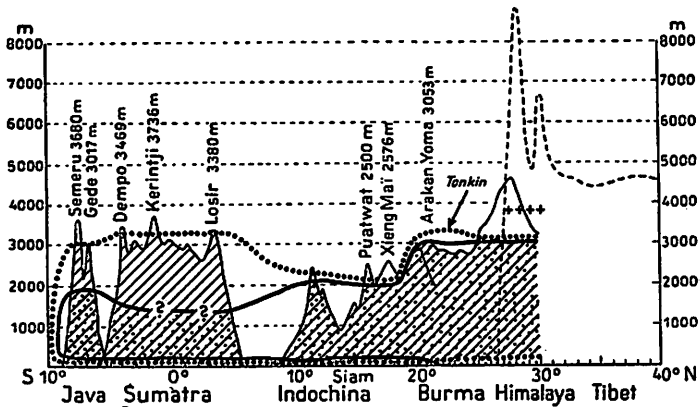
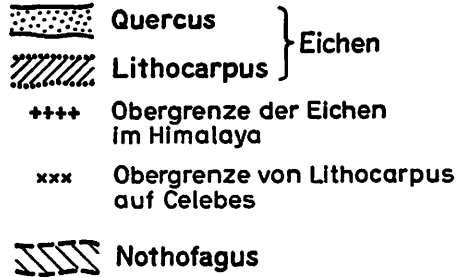
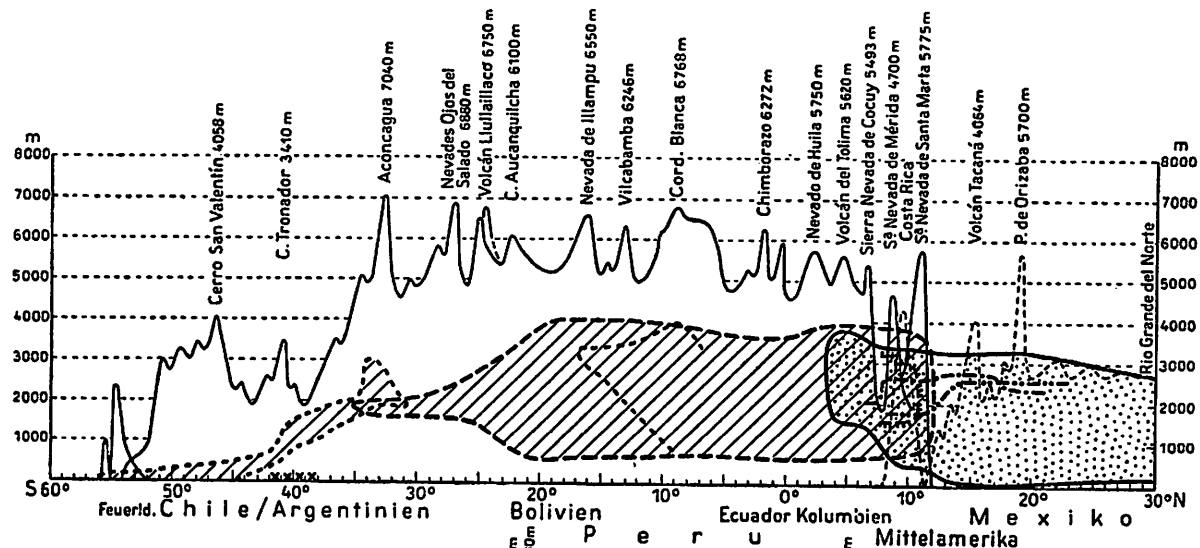








Abb. 17: Die vertikale Verbreitung der Gattungen Quercus und Lithocarpus (boreal) und Nothofagus (subantarktisch) in den Gebirgen des westpazifischen Bereiches (n. Fr. Bader).



-  **Quercus**
-  **Euonymus (Obergrenze)**
-  **Celastrus (Obergrenze)**
-  **Escallonia an der Andenwestseite in Chile u. Peru**
-  **i. Mittelamerika**
-  **E.-litoralis in Chile**

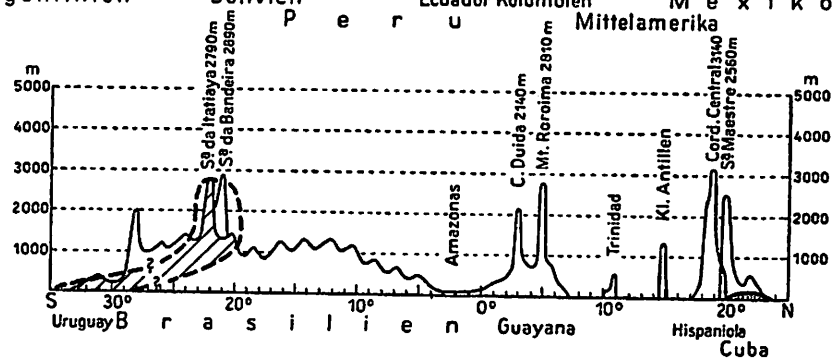


Abb. 18: Die vertikale Verbreitung der Gattungen *Quercus* (boreal) und *Escallonia* (andin) in den Gebirgen der Neuen Welt (n. Fr. Bader).

Gattungen *Quercus* und *Pinus* zahlreiche holarktische Baumgattungen, z. B. *Fraxinus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Acer*, *Ulmus*, *Evonymus*, *Alnus*, *Juglans*, *Viburnum*, *Prunus*, *Cupressus*. Von ihnen erreichen die Eschen (*Fraxinus*) Java, die Philippinen und Honduras, wobei Mexiko ein besonderes Entwicklungszentrum der Gattung wurde, die Ulmen Panama und Nordwestsumatra, die Ahorne (*Acer*) Guatemala, Java, Timor und die Philippinen, *Viburnum* Panama und die Molukken, *Evonymus* Mittelamerika und Neuguinea. Drei der genannten Gattungen, *Alnus*, *Juglans* und *Prunus*, haben ihr Areal in den Anden durch die ganzen Tropen bis in die südlich-temperierte Zone von Argentinien ausgedehnt, während sie in der Alten Welt nur Hinterindien oder Neuguinea (*Prunus*) erreichten. *Juglans australis* und *Alnus jorullensis* haben wir als waldbildend im randtropischen Feuchtwald von Südostbolivien und Nordwest-Argentinien kennengelernt. Es gibt auch Gattungen, die von ihrem holarktischen Areal nur in die Kordilleren Mittelamerikas und nach den Antillen oder nur im austral-asiatischen Gebiet in die Tropen vordrangen. Zu der ersten Gruppe gehören die Gattungen *Pseudotsuga*, *Abies*, *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Tilia*, *Ostrya* und *Amelanchier*, zur zweiten Gruppe neben *Lithocarpus* (s. o.) die Gattungen *Pirus* und *Rhododendron*, das noch auf Neuguinea mit über 100 Arten vertreten ist. Wenn auch längst nicht in der gleichen Artenfülle und Menge vertreten wie *Rhododendron* in den austral-asiatischen Gebirgen, bilden die im Habitus so ähnlichen Ericaceen *Arbutus* und *Arctostaphylos* ihr Gegenstück in den mexikanisch-mittelamerikanischen Gebirgen.

Wie in Mexico haben wir es auch in den indochinesisch-indonesischen Gebirgen mit einem starken Anteil der arktotertiären Reliktflora zu tun. Diese im Tertiär circumpolar verbreitete Flora — zum großen Teil in den europäischen Braunkohlen erhalten — hat sich in den pleistozänen Kaltzeiten auf Reliktareale zurückziehen müssen, wovon eines das atlantische Nordamerika (ausnahmsweise auch das pazifische Nordamerika wie bei *Sequoia* und *Castanopsis*), das andere Ostasien darstellt. Nach *E. Irmischer* (1922, S. 188—192) und *St. Cain* (1944, S. 254) gehören zu dieser in zwei disjunkten Arealen erhaltenen Flora 108 Gattungen von Blütenpflanzen, von denen die folgenden baumförmigen Gattungen für unsere Frage ins Auge gefaßt wurden (*F. Bader*, 1958): *Castanopsis*, *Aesculus* sect. *Pavia*, *Carya*, *Liriodendron*, *Liquidambar* (1 Art auch in Kleinasien), *Clethra* (1 Art auch auf Madeira), *Magnolia*, *Mahonia*, *Nyssa*, *Pasania* und *Platanus* (auch im Vorderen Orient). Auch *Engelhardtia* können wir hinzurechnen, die in den temperierten Zonen fast ausgestorben ist und heute noch in Mexiko, Zentralamerika und Südostasien verbreitet ist. *Sequoia* (in China *Metasequoia*) gehört zu dieser Gruppe, meidet aber die Tropen. Die Sumpfyypressen der Gattung *Taxodium*, die im Tertiär weitverbreitet waren, sind heute auf Amerika beschränkt. Von den beiden waldbildenden Arten lebt *Taxodium distichum* im atlantischen Nordamerika als Sumpfgewächs und *T. mucronatum* in Mexiko von der Meeresküste bis 2500 m als Uferwaldbaum.

Für das hier behandelte Phänomen ist die Gattung *Castanopsis* besonders bemerkenswert. Sie ist in den Gebirgswäldern Hinterindiens

mit über 70 Arten neben *Quercus* und *Lithocarpus* vertreten und erreicht mit abnehmender Artenzahl über Borneo, Sumatra und Java Neuguinea. Die im tropischen Australasien vorkommenden Arten machen zwei Drittel der gesamten etwa 100 Arten aus, was der großen Artbildung von *Quercus* in Mexiko und *Lithocarpus* entspricht. In die Gebirge Mexikos und Mittelamerikas sowohl als auch nach Hinterindien und Indonesien reichen die Gattungen *Nyssa* (Guatemala, Neuguinea) *Carya* (Mexiko, Tonkin) *Platanus* (Mittelamerika, Laos), *Aesculus* (Mittelamerika, Tenasserin), *Magnolia* (Panama, Antillen, Sumatra, Borneo). Auf die Areale von drei holarktischen Gattungen, die ebenfalls in Australasien weit in die Tropen und in den Anden sogar durch die Tropen in die temperierte Zone Südamerikas vordringen, *Cornus*, *Rhamnus* und *Sambucus*, sei hier nicht eingegangen, da sie weit außerhalb ihres geschlossenen Areals auch noch kleine disjunkte Areale in Ostafrika haben. Eine eigenartige Verbreitung in den Tropengebirgen hat auch die ausgesprochen holarktische Gattung *Vaccinium*, die in den Anden bis Argentinien, im pazifischen Bereich bis Hawaii, Neuguinea und Tahiti vordringt und außerdem in Afrika ganz disjunkt am Ruwenzori und auf Madagaskar vorkommt.

3. Das subantarktisch-tropischmontane Florenelement

In einer früheren Arbeit (Troll 1948b) habe ich dargelegt, daß Vegetationsformationen, pflanzliche Lebensformen und z. T. auch die Flora der tropischen Gebirge eine auffallende Ähnlichkeit bzw. Verwandtschaft mit den subantarktischen Gebieten aufweisen. Schon *J. D. Hooker* hatte die engen floristischen Beziehungen, die zwischen der Vegetation der Regenwälder und der öden Triften von Fuegopatagonia, Neuseeland, Tasmanien und den kleinen Inseln des südlichen Ozeans bestehen, veranlaßt, von einem „antarktischen Florenelement“ zu sprechen, für dessen Entstehung man an eine frühere Verbindung über den antarktischen Kontinent denkt (vgl. Arbeiten von *C. Skottberg* 1936 u. 1939). Die feuchten *Tussock-Grasländer* der Subantarktis ähneln in den Lebensformen den Paramos, die trockeneren Steppen-Tussocks Ostpatagoniens und Südost-Neuseelands mehr der feuchten Puna, die subantarktischen Nebelwälder den Höhen- und Nebelwäldern der Tropengebirge. Büschelgräser, Polsterpflanzen, Spalierteppichsträucher, Wollblattgewächse, stammbildende Farne, auf den Kerguelen auch eine angiosperme stammbildende Schopfbblattpflanze (*Pringlea antiscorbutica*) sind die Lebensformtypen der baumfreien Subantarktis wie der tropischen Hochgebirge. Das hochozeanische Klima mit seinen sehr geringen Jahresschwankungen, den ständig niedrigeren Temperaturen und den das ganze Jahr über möglichen Bodenfrösten erzeugen ähnliche klima-ökologische Bedingungen hier wie dort.

Viele subantarktische Pflanzengattungen, z. T. sogar die gleichen Arten, haben sich über die tropischen Hochanden oder auf Gebirge der westpazifischen und austral-asiatischen Inseln ausbreiten können, z. B. *Azorella*, *Acaena*, *Colobanthus*, *Oreobolus*, *Donatia*, *Lycopodium Sauru-*

rus, *Blechnum* sect. *Lomaria*, *Aretiastrum*, *Astelia*, *Gaimardia*, *Abrotanella*. Die harten Polster von *Azorella* z. B. bilden ausgedehnte Polsterfluren auf Feuerland und den Falkland-Inseln, auf den Kerguelen und den subantarktischen Inseln südlich Neuseelands einerseits, in den tropischen Hochanden andererseits. *Azorella* ist eine subantarktisch-andine Gattung. Andere, wie *Acaena*, sind von der Subantarktis aus nicht nur in die neuweltlichen Tropengebirge, sondern auch in die Gebirge des pazifischen Bereichs bis Hawaii gekommen und können daher zu dem umfassenderen subantarktisch-tropischmontanen Arealtypus zusammengefaßt werden. *Lycopodium Saururus* (Bild 26) gedeiht in derselben Art in den Hochgebirgen Ostafrikas, auf den Kerguelen-Inseln, in Feuerland, in den Kordillern von Bolivien und in Zentral-Columbien bei über 4000 m bis in die Gebirge Mittelamerikas. Zwischen nicht verwandten Sippen gibt es auffallende Lebensformkonvergenzen. So z. B. hat das Anden-Edelweiß *Culcitium* ein Gegenstück in den ganz ähnlichen Wollkräutern von *Pleurophyllum Hookeri* auf den Macquarie-Inseln, die wolligen Polster von *Raoulia* und *Haastia* von Neuseeland ein solches in den wolligen Polstern von *Pycnophyllum* der Hochanden, die moorbildenden Hartpolster von *Donatia* und *Oreobolus* in der Subantarktis in den moorbildenden Hartpolstern von *Distichia* in den Hochanden.

Für die Lebensformen und die floristische Verwandtschaft der subantarktischen Regenwälder und der Höhenwälder der Tropen gelten dieselben Beziehungen. Die Wälder an der antarktischen Waldgrenze in Feuerland, auf den Inseln Neuumsterdam und Lord Auckland haben große habituelle Ähnlichkeit mit den Wäldern an der tropischen Höhengrenze. Es herrschen immergrüne Bäume, meist mit harten, breiten oder auch nadelförmig zusammengerollten Blättern, die dichtbelaubte Schirmkronen bilden: Die Myrtacee *Metrosideros lucida* im neuseeländischen Sektor, die Rhamnacee *Phyllica nitida* auf den Inseln des Indischen und Atlantischen Ozeans, *Nothofagus* in Feuerland. Die Ähnlichkeit der Kronenform betrifft die verschiedensten Baumgattungen in den Höhenwäldern der Tropen und besonders an der oberen Waldgrenze, etwa *Philippia*, *Erica*, *Podocarpus*, *Rapanea* oder *Myrica* in Ostafrika, *Weinmannia*, *Vaccinium*, *Clethra*, *Hypericum* in den Anden, *Rhododendron* und *Eugenia* in Südindien, *Vaccinium* und *Leptospermum* in Java, *Libocedrus* in Neuguinea, *Metrosideros* in Hawaii. Im Unterwuchs gibt es Baumfarne und *Bambus* (Bild 27), die großblättrigen Stauden von *Gunnera* (Bild 28) und einen dichten Pelz von Moosen und Farnen, auch der zarten Hautfarne (Hymenophyllaceen) an der südlichen Waldgrenze und im Nebelwald der Tropen über 3000 m. *Gunnera magellanica* wird in der gleichen Art aus Patagonien und der kolumbianischen Ceja beschrieben. Baumkompositen mit filzigen Blättern sind im antarktischen Regenwald der Lord Auckland-Insel von *Olearia Lyallii*, an der Waldgrenz in Java von *Anaphalis javanica*, in Ostafrika von verzweigten Baum-Senecionen gebildet. Die Araliaceen-Bäume mit den herrlich gelappten großen Blättern sind in Patagonien durch *Pseudopanax*, in Neuseeland durch *Nothopanax*, in den Nebelwäldern der Anden durch *Oreopanax* vertreten. Der Myrtacee *Leptospermum scoparium*, einem besen-

förmigen Baumstrauch der Stewart-Insel Neuseelands, entspricht an der Waldgrenze in Java *Leptospermum javanicum*, der Epacridee *Leucopogon Fraseri* von Neuseeland *Leucopogon javanicum* auf den Sunda-Inseln. Die Vergleiche der Lebensformen können beliebig fortgesetzt werden und bekräftigen die ökologische Verwandtschaft der beiden lagemäßig so verschiedenen Lebensräume.

Nicht weniger wichtig sind aber die arealmäßigen Beziehungen. Von den baumförmigen und strauchförmigen Vertretern sind auf Grund der florengeographischen Untersuchungen von *F. Bader* die folgenden Gattungen als **subantarktisch-tropischmontan** zu bezeichnen: Die meist baumförmigen Gattungen *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Metrosideros*, *Dacrydium*, *Libocedrus*, *Phyllocladus*, *Nothofagus*, *Escallonia*, *Drimys*, *Leptospermum*, *Schefflera*, *Lomatia*, und die meist strauchförmigen Gattungen *Gaultheria*, *Pernettya*, *Fuchsia* und *Coprosma*. Die meisten Gattungen kommen sowohl im südamerikanischen und neuseeländischen Sektor vor, sind somit circumantarktisch. Nur *Metrosideros*, *Phyllocladus* und *Coprosma* beschränken sich auf den neuseeländischen Sektor (paläoantarktisch), *Escallonia* auf den amerikanischen (neantarktisch). Die **subantarktisch-andinen** Gattungen folgen den Feuchtwäldern der Anden, z. T. bis Mittelamerika und Mexiko, vielfach mit einem Teilareal in die feuchten Bergwälder Süd und Ostbrasilien; die **subantarktisch-pazifischmontanen** benutzen die Brücke gebirgiger Inseln von Neuseeland über Neucaledonien und Neuguinea zum Sunda-Archipel, u. U. weiter bis Hinterindien, zum Osthimalaya, nach Formosa und Südjapan. Manchmal springen sie auch über die kleinen polynesischen Inseln bis Hawaii und Tahiti. Das subantarktisch-tropischmontane Element dagegen folgt sowohl dem andinen als auch dem südwestpazifischen Wanderweg durch die Tropen.

Zu dieser letzten Gruppe gehören die artenreichen Gattungen *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Drimys* und *Gaultheria* (vgl. Abb. 19, 20 u. 21). *Podocarpus*, der oft recht breitlaubige Nadelbaum der Tropengebirge, hat ein ganz besonders weites Areal. Es umfaßt die feuchten Kordillerenwälder von Patagonien bis Mexiko, die feuchten Bergwälder von Südbrasilien (dort zusammen mit *Araucaria* waldbildend), den ganzen Bereich von Neuseeland und Tasmanien bis zum Osthimalaya und Südjapan. Außerdem ist *Podocarpus* auch nach Afrika gekommen und bildet dort in den Feuchtwäldern von der Kaphalbinsel bis Abessinien, am Kamerunberg und auf den Guinea-Inseln eine der wichtigsten Holzarten. *Weinmannia*, ein Charakterbaum sowohl der Ceja der tropischen Anden wie der Bergwälder von Neuguinea und von Neuseeland, hat eine ganz ähnliche Verbreitung, ist aber nur nach der Insel Madagaskar, nicht nach dem festländischen Afrika gelangt. Zu *Weinmannia* und *Podocarpus* gesellt sich in den Nebelwäldern der äquatorialen Anden, Neuguineas und Borneos, aber auch in den Regenwäldern Patagoniens und Neuseelands, die schon von *A. v. Humboldt* vielbeachtete Gattung *Wintera* oder *Drimys*, ferner die Sträucher der artenreichen Ericaceengattung *Gaultheria*. Die drei antarktischen Sippen meiden Afrika vollständig, erstrecken sich aber durch die Kordilleren bis Mexiko und von

Neuseeland über die südwestpazifischen Inseln bis zu den Philippinen und Borneo, *Gaultheria* sogar bis Japan und zum Himalaya.

Ein subantarktisch-pazifischmontanes Areal haben die Nadelhölzer *Libocedrus-Papuacedrus*, *Dacrydium* und *Phyllocladus*, die in Neuseeland und an der oberen Grenze des Waldes in Neuguinea bestandbildend sind, weiter die berühmten waldbildenden Südbuchen der Gattung *Nothofagus*, die noch vor 20 Jahren mit den bis dahin bekannten patagonischen und neuseeländischen Arten als reine Antarktiker galten, von denen aber seither 16 Arten in den Bergwäldern Neuguineas (*van Steenis* 1953) und 5 Arten in Neukaledonien (*Baumann-Bodenheim* 1956) festgestellt wurden, wodurch auch diese Gattung der subantarktisch-pazifischmontanen Gruppe angegliedert wurde (Abb. 17). Weiter gehörten dazu die Gattung *Metrosideros*, waldbildend von der antarktischen Waldgrenze auf Lord Auckland über Südwestneuseeland bis zu den Inseln Hawaii und Tahiti, mit vielen Arten auf Neukaledonien und Neuguinea und auch noch im Sunda-Archipel vertreten. Sehr ähnlich ist das Areal der strauchförmigen Rubiaceen-Gattung *Coprosma*, die ostwärts sogar die Juan-Fernandez-Inseln, aber nicht mehr das chilenische Festland erreicht.

Zu den subantarktisch-andinen Holzpflanzen gehören z. B. die Gattungen *Fuchsia* und *Pernettya*, die beide die Masse ihrer Arten in den tropischen Anden, weniger in Südbrasilien entfalten und die nordwärts bis Mexiko vordringen, ihr Stammareal aber wohl in der Subantarktis haben (auch in Neuseeland). Die Escallonien der Anden dagegen sind ein rein neuweltlicher Typus, der in den feuchten Andenwäldern, auch in kleinen Waldinseln der sonst trockenen Westabdachungen der peruanschen Anden, bis nach Costa Rica, auf der anderen Seite durch Südbrasilien bis nach Minas Geraes vordringt (Abb. 18).

Eine Zusammenschau der zahlreichen aus der Subantarktis in die tropischen Gebirge reichenden Pflanzenareale ergibt das eindrucksvolle Bild, daß weitaus die meisten dieser Pflanzen für ihre Ausbreitung in die Tropen und durch den Tropengürtel nach Norden zwei Wege genommen haben, über die Kordilleren Amerikas einerseits und über die Gebirge der südwestpazifischen Inselkette andererseits, die von Neuseeland über Neukaledonien und Neuguinea zum Sunda-Archipel und evtl. weiter nach Hinterindien und zum Osthimalaya bzw. über die Philippinen und Formosa nach Südjapan führt. Afrika wird demgegenüber von antarktischen Pflanzen sehr stark gemieden, ähnlich wie von der holarktischen Gehölzflora. Nur *Podocarpus* ist auf den Gebirgen des Festlandes weit verbreitet und findet sich dort im Höhenwald mit den nördlichen Gattungen *Juniperus*, *Olea* und *Erica* zusammen. *Weinmannia* hat sich mit einer größeren Artenzahl auf Madagaskar, den Maskarenen und Comoren verbreitet - meidet aber das afrikanische Festland vollkommen. Und *Metrosideros* ist nur mit einer einzigen Art im Kapland vertreten. Die afrikanischen Antarktiker spielen im Vergleich zur Fülle der Gewächse, die die beiden genannten Wanderstraßen benutzt haben, kaum eine Rolle. Auch das australische Festland tritt gegenüber Neuseeland, Neukaledonien und

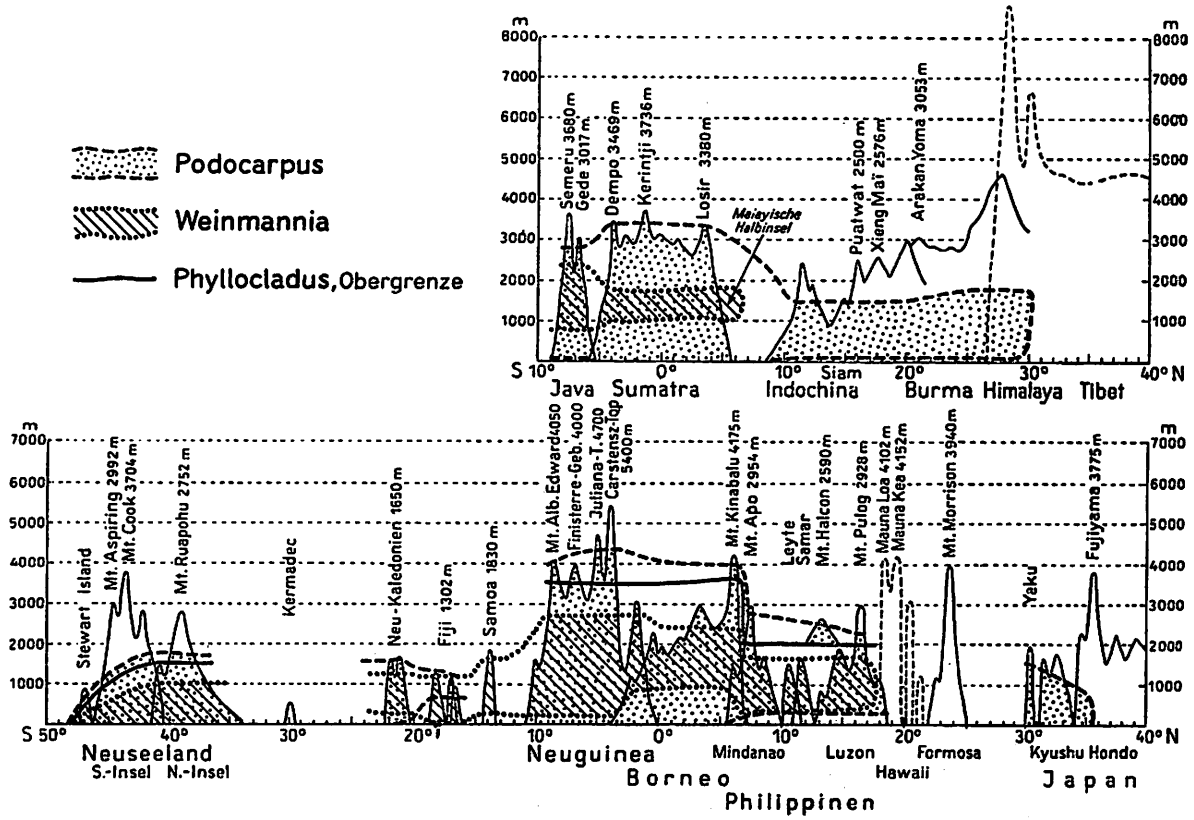


Abb. 20: Die vertikale Verbreitung der Gattungen Podocarpus und Weinmannia in den Gebirgen des westpazifischen Bereichs (n. Fr. Bader)

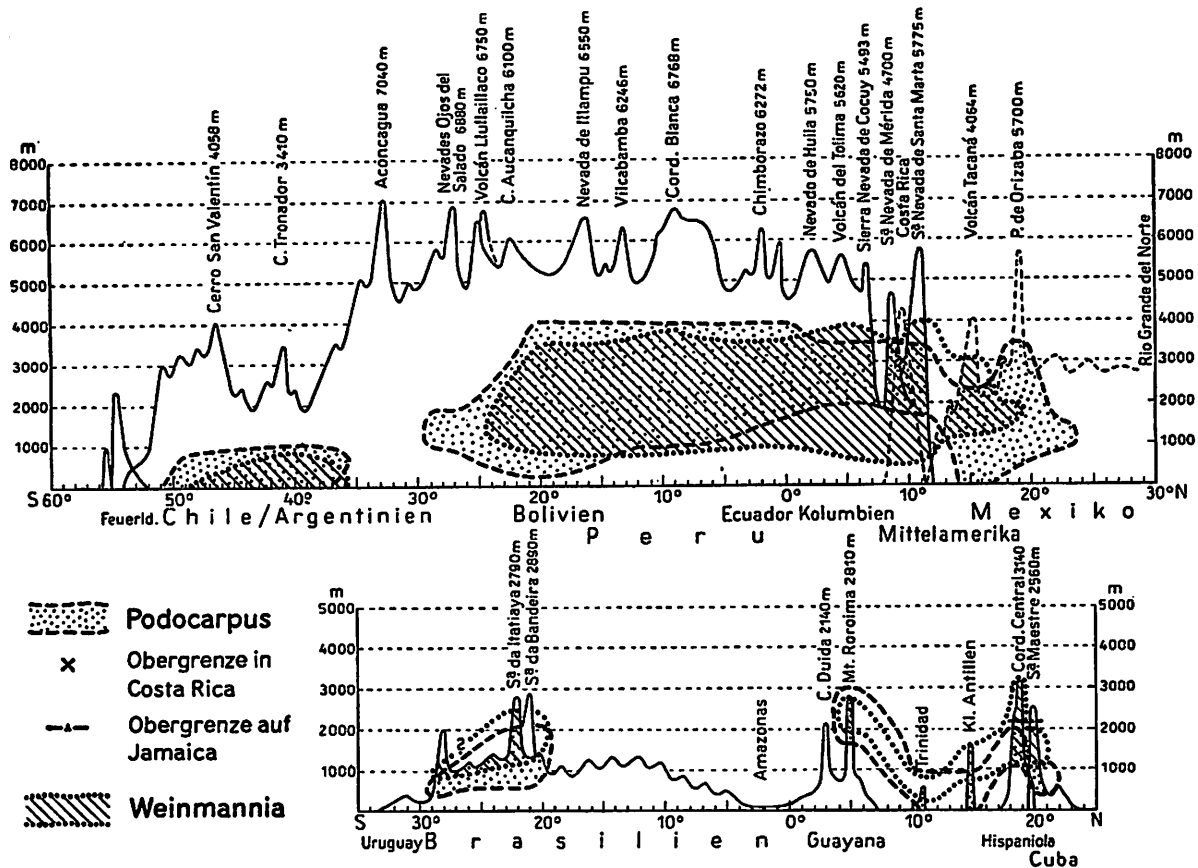


Abb. 21: Die vertikale Verbreitung der Gattungen *Podocarpus* und *Weinmannia* in den Gebirgen der Neuen Welt (n. Fr. Bader).

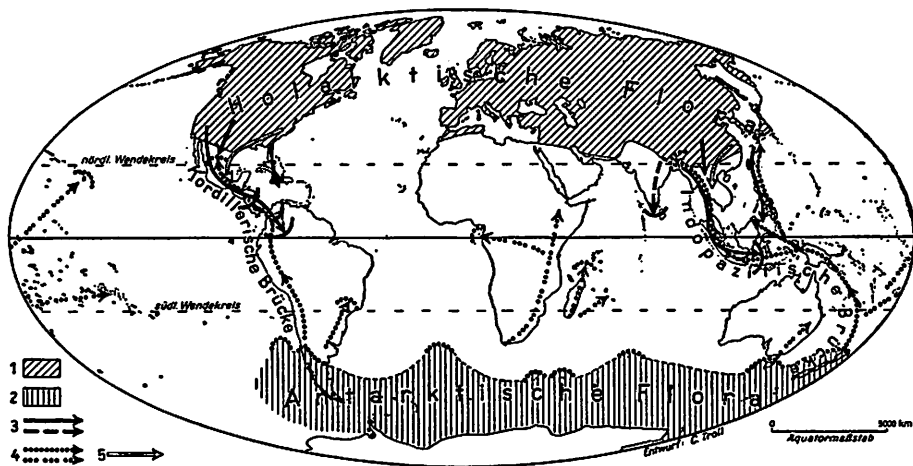


Abb. 22: Die Wanderwege der antarktischen und holarktischen Florenelemente in die tropischen Gebirge.

1. Holarktisches Florenreich; 2. Antarktisches Florenreich; 3. Ausbreitung borealer Sippen in die Tropengebirge; 4. Ausbreitung antarktischer Sippen in die Tropengebirge; 5. Ausbreitung arktotertiärer Elemente Ostasiens und Nordamerikas in die Tropengebirge.
- Orig. C. Troll.

Neuguinea zurück. Immerhin finden sich auf den Gebirgen der Ostseite Arten der antarktischen Elemente *Nothofagus*, *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Drimys*, *Coprosma* und *Gaultheria*.

4. Die jungen Faltengebirgsgürtel der Tropen und ihre florengeschichtliche Bedeutung

In der Skizze Abb. 22 ist versucht worden, die Ergebnisse unserer arealkundlichen Betrachtungen grob zusammenzufassen. Es kann kaum übersehen werden, daß die beiden großen Arealtypen, das holarktisch-tropischmontane und das subantarktisch-tropischmontane Element, bei ihrer Ausbreitung in die Tropengebirge ganz vorwiegend die beiden jungen Faltengebirgsgürtel benutzen, die die Tropen queren. In den tropischen Gebirgswäldern dieser beiden Gürtel treffen die Vertreter der nördlichen und südlichen Geschlechter zusammen und bilden gemeinsam Pflanzenbestände, so etwa *Podocarpus* und *Weinmannia* mit *Quercus* und *Vaccinium* in den Anden Columbiens, *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Rhododendron* und *Vaccinium* mit *Podocarpus*, *Libocedrus*, *Dacrydium*, *Phyllocladus*, *Nothofagus* und *Gaultheria* in Neuguinea. Dazwischen liegen die Kontinentalmassen des alten Gondwanalandes Brasilia, Afrika, Madagaskar, Dekan und Australien mit ihren neotropischen, paläotropischen und australischen Florenreichen. Wohl haben das Gebirge am Ostrand Brasiliens, das Gebirgsrückgrat Ostafrikas mit Madagaskar, die Nilgiri- und Anamalai-Berge an der Südspitze Indiens und die Kordilleren Ostaustra-

liens durch ihre Aufragung in die kühleren und feuchteren Hochregionen ebenfalls manche Vertreter antarktischer bzw. borealer Sippen angezogen, aber die Artenarmut der dortigen Sippen gegenüber der Artenfülle vieler Gattungen auf den jungen Gebirgen ist nicht zu übersehen. Man wird dabei berücksichtigen müssen, daß Afrika von Süden durch die weiten Ozeanräume vom antarktischen Florenreich ebenso getrennt ist, wie durch den saharisch-orientalischen Trockengürtel von der Holarktis. Aber das Beispiel Australiens, das zum Stammgebiet der antarktischen Flora günstigere Lagebeziehungen hat als Neukaledonien und Neuguinea, zeigt doch, daß nicht Land- und Wasserverteilung allein, sondern sehr wesentlich auch die junge Erdgeschichte für die Pflanzenausbreitungen und die Phylogenese entscheidend waren. Die jungen Gebirge sind in der Hauptsache in der Tertiärzeit entstanden, als noch ganz andere pflanzengeographische Verhältnisse auf der Erde herrschten, als vor allem die arktotertiäre Flora noch eine circumboreale Verbreitung hatte. Mit den Gebirgsbildungen wurde Raum für pflanzliche Neubesiedlung unter ökologisch sehr wechselvollen Bedingungen geschaffen. Klimagegensätze, wie sie nur tropische Gebirge kennen, Unterschiede der Böden auf kleinem Raum, wie sie nur Faltengebirgen eigen sind und vielfach auch noch ausgedehnte vulkanische Ergüsse wurden zum Anlaß pflanzlicher Kolonisation und von ausgedehnten Pflanzenwanderungen. Die Einwanderung der borealen Flora in die Tropen und die Ausbreitung der antarktischen Sippen durch die Tropengebirge kann wohl nur in diesem Zusammenhang gesehen werden. Bei diesem Vorgang muß es auch zur Artenbildung großen Ausmaßes gekommen sein, wie etwa die Artenfülle der borealen Gattungen *Quercus*, *Pinus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis* und *Rhododendron* in den Gebirgen Mexikos-Mittelamerikas und Austral-Asiens, aber auch der antarktischen Sippen *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Nothofagus*, *Metrosideros* und *Gaultheria* in den tropischen Gebirgen erkennen läßt. Die Verhältnisse sind eine starke Stütze für die Auffassung, die *Moritz Wagner* in den 60er und 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts bei der wissenschaftlichen Begründung der Evolutionslehre vertreten hat und die als Migrationslehre und Separationstheorie in die Wissenschaft eingegangen sind. Vielleicht aber ist die Vorstellung einer großartigen Wanderung aus den beiden Hemisphären in die jungen Tropengebirge, die wir aus dem Arealvergleich gewonnen haben, zu einfach. Der nächste Schritt muß darin bestehen, die Ausbreitung der verschiedenen Gattungen seit der Tertiärzeit aus den fossilen Resten genauer zu erforschen. Für die arкто-tertiäre Flora mag das weitgehend gelingen, für die Antarktis stößt dies, bis weitere tertiäre Pflanzenfunde in der Subantarktis und auf dem Festland des Südens gemacht sind, noch auf große Schwierigkeiten.

Summary

The Tropical Mountains

The horizontal and vertical zonation of their climates and vegetation

I. *Alexander von Humboldt* was the first to relate the vegetation of the tropical mountains to the vertical zonation of their climates. To begin with, he studied the Equatorial Andes right up into the páramos, but he did not enter the periodically dry puna. Nevertheless he clearly recognized the differences between the cold regions of the tropical mountains and those of higher latitudes. In the Mexican Highlands, his discovery of extensive woods both of oaks and of conifers made him ask, whether these were due to a boreal type of climate, or due to the connection by land with North America which rendered the immigration of Northern plants into the tropics possible.

II. As a result of *v. Humboldt's* activities the physical atlases paid attention to the three dimensions when representing the physical and biological phenomena of the earth, but later on these were highly neglected. The author, who has devoted more than thirty years to comparative studies of mountainous regions in different parts of the world, strongly advocates the former practice.

III. The peculiarities of the tropical mountains are to be related to the absence of thermal seasons, even at high altitudes; the only changes are brought about by the diurnal variations of temperature. The 'thermal diurnal climate' is explained by thermo-isoplethal diagrams of Quito, Arequipa, the Pangerango Peak (Java), Oruro, and the Misti Peak. Of special importance are frost-conditions: In Peru and in Bolivia, there is an upper zone characterized by diurnal changes of frost and thaw every day of the year. In the Equatorial highlands these changes are less marked.

IV. The diurnal climates of the tropical mountains exert various influences upon the animate as well as upon the inanimate world. They influence in particular:

- 1) the structure soils of the subnival region,
- 2) the temporal occurrence of snowfalls; the seasonal behaviour of the snow-cover; the ablational forms of the snow-surface; the regimen of glaciers; the thermal behaviour of lakes,
- 3) the ecology, physiognomy, and topography of the upper forestline and of the upper tree-line,
- 4) the life of the Indians in the Peruvian and Bolivian Highlands: They make use of the diurnal changes of frost and thaw manufacturing chuño, i. e. converting the tubers of certain Andine plants into a more durable form of food.

V. The altitudinal zones of the moist tropics are compared (Malaya, East Africa, Ethiopia, Andes) and explained by a profilediagram (figure 7). The comparison, including mountainous forests, cloud forests, bamboo belt, ericaceous belt, and especially the high-montane graslands (páramo), shows many convergencies in the growth-forms of plants in the Equatorial mountains of the New and Old World.

VI. In the lowlands, the transitions from rainforest to desert are well-known; similarly the tropical highlands, especially the Andes, show all transitions from humid to arid conditions: moist *puna*, dry *puna*, thorny and succulent *puna*, desert-*puna*.

The characteristic feature of the páramos of America, East Africa, and Australasia is their permanent humidity, but also their constant oligothermal conditions (only a few degrees above or below freezing point). This explains the very slow growth of the vegetation, and largely also the special life-forms of the plants (plants of the Espeletia type, arborescent, marked trunks with tufty leaves; cushion plants; plants with rosetted leaves and pronounced rhizomes; resinous shrubs with squamule-like, needle-like, or ericoid leaves; plants with woolly leaves). Climatologically, the páramo-region differs from the puna-region: in the latter the dry season increases steadily, nightfrosts are much more frequent, and the noon-temperature is much higher. Here the cushion plants and the rosetted plants with marked rhizomes predominate, whereas the thorny and succulent plants gain ground in the more arid subzones.

VII. The vertical variations of temperature and the horizontal variations of humidity offer a complete classification of climatic zones of vegetation in the tropics (table 5). The geographical distribution of these types is locally modified by the influence of orography on climate (orographic rain, cloud belt, and diurnal mountain winds that produce aridity on the floor of the dissection-valleys). The modification of the plant-cover that is brought about by orography is exemplified by the Cordillera Real of Bolivia, the Yungas region, and the valley of the La Paz River (figure 12). Here, too, a regular arrangement is found.

VIII. The immigration of numerous boreal plants into the mountainous forests of Mexico and Central America (*Quercus*, *Pinus*, *Alnus*, *Abies*, etc.), and also into the high-montane flora of Mexico is counteracted by many antarctic-tropicmontane plants, which had found their way through the cordilleras right into Central America and Mexico (*Podocarpus*, *Fuchsia*, *Weinmannia*, etc.). Furthermore, there are arcto-tertiary relics from the Atlantic North America (*Liquidambar*, *Taxodium*, *Nyssa*, *Magnolia*, etc.).

The boreal flora of the Mexican Highlands cannot be explained on the assumption that the climate is, compared with that of the Southern Hemisphere, cooler, even not, if one takes into account the cold waves (Northers). This flora is the result of the migration possibilities of the plants during the younger earth history (tertiary formation of mountains; pleistocene cold and warm ages) which allowed the boreal taxa to develop many species in the virgin lands (39 species of *Pinus*, 200 of *Quercus*).

IX. A phytogeographical, ecological and evolutionary situation similar to that of Mexico, is to be found again only in Southeast Asia (Indochina, Malaya). There, too, many boreal plants penetrated far into the tropics (*Quercus*, *Pinus*, *Alnus*, *Lithocarpus*, *Acer*, *Rhododendron*, etc.). (figures 16 and 18). Furthermore there are arcto-tertiary relics from China (*Nyssa*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Castanopsis*, *Carya*, etc.), whereas antarctic plants cover all islands from New Zealand and New Caledonia to New Guinea and Southeast Asia (*Podocarpus* [figures 19—21], *Weinmannia*, *Gaultheria*, *Drimys*, *Coprosma*, etc.). The inroads into the tropical mountains are the tertiary mountain systems that cross the tropics, i. e. the American Cordilleras and the mountains ranging from New Zealand and New Caledonia to New Guinea, Indonesia, and the Philippines; comparatively, only a few forms are found in East Africa und East Australia (figure 22). This, together with the great number of species that *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Rhododendron*, *Gaultheria*, etc. developed within the tropical Zone, support *Moritz Wagner's* view that speciation takes place by migration to and colonisation of virgin land, and by separation.

Schrifttum

- Allee, W., Emerson, A. et al.* 1949: Principles of Animal Ecology. Philadelphia.
- Andrade Marin, L.* 1945: Cuadro Sinoptico de Climatologia Ecuatoriana. Quito.
- Asplund, E.* 1926: Contributions to the Flora of the Bolivian Andes. (Arkiv f. Botanik, Bd. 20A, No. 7).
- Bader, F. J. W.* 1958: Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Diss. Math.-Naturw. Fak, Bonn.
- Bates, M.* 1952: Where Winter never comes. A Study of Man and Nature in the Tropics. New York.
- Berghaus, H.* 1838—1848: Physikalischer Atlas. 1. Aufl. Gotha, 2. Aufl. 1849—52, 3. Aufl. neu bearbeitet. unt. Mitwirk. von *Drude, O., Gerland, G., Hann, J., Marshall, W., Neumayer, G.,* und *v. Zittel, K.,* 1866—1892.
- Baumann-Bodenheim, M. G.* 1956: Über die Beziehungen der neuceledonischen Flora zu den tropischen und den südhemisphärisch-subtropischen bis extratropischen Floren und die gürtelmäßige Gliederung der Vegetation von Neuceledonien. (Ber. Geobotan. Forschungsinstituts Rübel in Zürich f. 1955). Zürich.
- Bowman, I.* 1916: The Andes of Southern Peru. New York.
- Braak, C.* 1931: Klimakunde von Hinterindien und Insulinde. (Handbuch der Klimatologie, hrsg. v. *W. Köppen* und *R. Geiger*, Bd. IV, Tl. R) Berlin.
- Cabrera, A. L.* 1958: La Vegetación de la Puna Argentina. (La Vegetación de la Republica Argentina pt. VI). (Revista de Investigaciones Agrícolas, t. XI, No. 4 und Serie Fitogeográfica Nr. 6, Instituto de Botanica Agrícola). Buenos Aires.
- Cain, St. A.* 1944: Foundations of Plant Geography. New York a. London.
- Cuatrecasas, J.* 1934: Observaciones Geobotánicas en Colombia. (Trabajos Museo Nac. d. Ciencias Natur., Ser. Botanica, No. 27). Madrid.
- 1948: New Mural Shows Plant Life of Colombia's High Andes. (Chicago Natural History Mus. Bull., vol. 19, No. 1).
- Czajka, W. und Vervoorst, F.* 1956: Die naturräumliche Gliederung Nordwest-Argentinens. (Peterm. Geogr. Mitt., S. 89—102 u. 196—208).
- Diels, L.* 1937: Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador (Bibliotheca Botanica, H. 116). Stuttgart.
- Docters van Leeuwen, W. M.* 1933: Biology of Plants and Animals in the Higher Parts of Mount Pangerango-Gedeh in West-Java. (Verh. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Afd. Natuurkunde, 2. Sect., Tl. 31). S. 1—278.
- Dove, K.* 1890: Kulturzonen von Nordabessinien. (Peterm. Mitt., Erg. Heft 97). Gotha.
- Espinosa, R.* 1932: Ökologische Studien über Kordillierenpflanzen. Diss. Univ. Jena, Math. Nat. Fak., Leipzig.
- Fiebrig, K.* 1911: Ein Beitrag zur Pflanzengeographie Boliviens. (Englers Botan. Jahrb., Bd. 45).
- Fosberg, F. R.* 1944: El Páramo de Suma Paz, Colombia (Journ. New York Botan. Gardens, vol. 45, No. 538, S. 230).
- Fries, R. E. and Thore, E.* 1948: Phytogeographical Researches on Mt. Kenya and Mt. Aberdare. (Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Ser. III, Bd. 25, No. 5). Stockholm.
- Garret, M. B. and Kerr, A.* 1925: Doi Angka. The highest Mountain in Siam. (Jour. Siam Soc., vol. 19, H. 1). Bangkok.

- Sodi**, P. L. 1874: Apuntes sobre la vegetación ecuatoriana. (Progr. de la Escuela Polit. de Quito). Quito.
- van Steenis**, C. G. G. J. 1935: On the Origin of the Malaysian Mountain Flora. Pt. 2: Altitudinal Zones etc. (Bull. Jardin Bot. de Buitenzorg, Ser. III, vol. 13, Livr. 3). Buitenzorg.
- 1938: Explorations in the Gajo-Landen. (Tijdschr. v. h. Kon. Nederlandsch Aardrijksk. Genootsch., D. LV, 5, S. 728—801). Leiden.
 - 1953: Papuan Nothofagus (J. Arnold, Arboretum, 34). Additional Note 35, 1954.
- Studt**, W. 1926: Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. (Mitt. Inst. Allg. Botanik in Hamburg, Bd. 6, H. 2).
- Troll**, C. 1929a: Die Cordillera Real. (Ztsch. Ges. f. Erdk. Berlin, S. 279—312).
- 1929b: Reisen in den östl. Anden Boliviens. (Peterm. Geogr. Mitt., S. 181—188).
 - 1930: Die tropischen Andenländer. (In: Handb. d. Geogr. Wissensch., hrsg. v. F. Klute, Bd. Südamerika, S. 309—496). Wildpark Potsdam.
 - 1931: Die geographischen Grundlagen der andinen Kulturen und des Inkareiches. (Ibero-Amerikan. Archiv, Bd. V, H. 3, S. 1—37).
 - 1932: Die Landschaftsgürtel der tropischen Anden (In: Verhandl. 24. Dt. Geographentag zu Danzig 1931, S. 263—270). Breslau.
 - 1935a: Wüstensteppen und Nebeloasen im südubischen Küstengebirge. (Ztsch. Ges. f. Erdk. zu Berlin, S. 241—288).
 - 1935b: Studien an Vegetations- und Landschaftsprofilen afrikanischer Gebirge. (Nova Acta Leopold., N. F. 3, No. 17).
- Troll** C. und **Finsterwalder**, R. 1935: Die Karten der Cordillera Real und des Talkessels von La Paz (Bolivien) und die Diluvialgeschichte der zentralen Anden. (Peterm. Geogr. Mitt., S. 393—399, 445—455).
- Troll**, C. 1938: Termitensavannen. (In: Länderkundliche Forschung. Festschrift für N. Krebs). Stuttgart.
- 1939: Das Pflanzenkleid des Nanga Parbat. Begleitworte zur Vegetationskarte der Nanga Parbat-Gruppe (Nordwest-Himalaya). (Veröff. d. Deutsch. Mus. f. Länderkunde z. Leipzig, N. F. 7, S. 149—193).
 - 1941: Studie zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. (Bericht d. 23. Hauptversamml. d. Ges. d. Freunde u. Förd. der Rhein. Fr. Wilh.-Univ. Bonn, Bonner Mitteilungen, H. 21, S. 49—96).
 - 1942: Büsserschnee (Nieve de los Penitentes) in den Hochgebirgen der Erde. (Peterm. Geogr. Mitt., Erg.-Heft 210). Gotha.
 - 1943a: Thermische Klimatypen der Erde. Peterm. Geogr. Mitt., S. 81—89.
 - 1943b: Die Frostwechselfrequenz in den Luft- und Bodenklimaten der Erde. (Meteorol. Ztsch., Bd. 60, S. 161—171).
 - 1943c: Die Stellung der Indianerhochkulturen im Landschaftsaufbau der tropischen Anden. (Ztsch. Ges. f. Erdk. Berlin, S. 93—128).
 - 1944: Strukturböden, Solifluktion und Frostklimate der Erde. (In: Diluvialgeologie und Klima, hrsg. v. C. Troll. Geolog. Rundschau, Bd. 34, H. 7/8, S. 545—694). Stuttgart.
 - 1947: Die Formen der Solifluktion und die periglaziale Bodenabtragung. (Erdkunde, Arch. f. wiss. Geogr., Bd. I, S. 162—175).
 - 1948a: Der subnivale oder periglaziale Zyklus der Denudation. (Erdkunde, Bd. II, S. 1—21).
 - 1948b: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel (Jahresber. d. Geobot. Instit. Rübel in Zürich f. 1947, S. 46—83).
 - 1949: Schmelzung und Verdunstung von Eis und Schnee in ihrem Verhältnis zur geographischen Verbreitung der Ablationsformen (Erdkunde, Bd. III, S. 18—29).
 - 1951: Tatsachen und Gedanken zur Klimatypenlehre. (In: Geographische Studien, Festschrift f. Joh. Sölch. S. 184—202). Wien.

- 1952a: Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluss auf Niederschlag und Vegetation. (In: Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen, hrsg. v. Troll und Bartz. Bonner Geogr. Abhandl., H. 9).
 - 1952b: Das Pflanzenkleid der Tropen in seiner Abhängigkeit von Klima, Boden und Mensch. (Deutscher Geographentag zu Frankfurt a. M. 1951, Tagungsber. u. Verhandl., S. 35—86). Remagen.
 - 1955a: Die Klimatypen an der Schneegrenze. Congrès Int. du Quaternaire, Rome - Pise 1953, S. 820—830). Rome.
 - 1955b: Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Klimagürteln der Erde. (Studium Generale, Jg. 8, S. 113—133).
 - 1955c: Über das Wesen der Hochgebirgsnatur (Jahrb. d. Österr. Alpenvereins, Bd. 80, S. 142—157).
 - 1956: Das Wasser als pflanzengeographischer Faktor. (In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, hrsg. v. Ruhland, Bd. III, S. 750—786). Berlin - Göttingen - Heidelberg.
 - 1957a: Forschungen in Zentral-Mexiko. Die Stellung des Landes im dreidimensionalen Landschaftsaufbau der Erde. (Deutsch. Geographentag zu Hamburg 1955, Tagungsbericht und Verhandl., S. 191—213). Wiesbaden.
 - 1957b: Der Klima- und Vegetationsaufbau der Erde im Lichte neuer Forschungen. (Jahrbuch 1956 der Akad. d. Wiss. u. d. Literatur, Mainz, S. 216—229). Wiesbaden.
 - 1958: Climatic Seasons and Climatic Classification. (The Oriental Geographer, vol. 2, No. 2, S. 141—165). Dacca, East Pakistan.
 - 1959: Die Physiognomik der Tropengewächse. Jahresber. d. Ges. d. Freunde u. u. Förderer d. Univ. Bonn f. 1958). Bonn.
- Wagner, M. 1868:** Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig.
- 1870: Über den Einfluss der geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränderungen der Organismen. (Sitz. Ber. Bayer. Akad. d. Wiss. II).
 - 1889: Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. (In: Gesammelte Aufsätze von M. Wagner). Basel.
- Waibel, L. 1930:** Die wirtschaftsgeographische Gliederung Mexikos. (Geogr. Zeitschr., S. 93—128). Leipzig u. Berlin.
- 1938a: Naturgeschichte der Northers. (Geogr. Zeitschr., Bd. 44, S. 408—427).
 - 1938b: Polarluft stößt in die mittelamerikanischen Tropen vor. (Die Umschau f. Wissensch. u. Technik, 42, H. 39). Frankfurt a. M.
- Walter, H. 1939:** Grasland, Savanne und Busch im ariden Teile Afrikas und ihre ökologische Bedingtheit. (Jahrb. f. Wiss. Botanik, 87).
- Weber, H. 1958:** Die Páramos von Costa Rica. (Akad. d. Wiss. u. d. Lit., Abhdl. d. Math.-Naturwiss. Kl., Jg. 1958, No. 3). Wiesbaden.
- Weberbauer, A. 1911:** Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. (In: Die Vegetation der Erde, hrsg. v. A. Engler, Bd. 12). Leipzig.
- 1914: Die Vegetationsgliederung des nördlichen Peru um 5° Br. (Engl. Bot. Jahrbuch, Bd. 50, S. 77 ff).
 - 1922: Die Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17° S. (Peterm. Geogr. Mitteil.).
- Werdecker, J. 1955:** Beobachtungen in den Hochländern Äthiopiens auf einer Forschungsreise 1953/54. (Erdkunde, Bd. 9, S. 305—317).
- von Wissmann, H. 1948:** Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. (Erdkunde, Bd. 2, S. 81—92).
- Wolf, T. 1892:** Geografía y Geología del Ecuador. Leipzig.

Tafelanhang

unclassified



Bild 1: Die Ostabdachung der Cordillera Real (Bolivien) zwischen Sorata und Mapiri, aus etwa 3600 m Höhe am Morgen gesehen. Über dem noch nächtlich ausgebreiteten Nebelmeer der oberste Gürtel des Nebelwaldes (Ceja). Waldgrenze gegen das feuchte Höhengrasland (Pajonales) in den Tälern höher reichend als auf den vorspringenden Rücken.
C. Troll, 1926.

Bild 2: Der Nebelwald (Ceja) bei Negracota (Prov. Inquisivi, Bolivien) an seiner oberen Grenze bei 3700 m. Im Hintergrund Verlauf der Waldgrenze mit Schluchtwäldern und vorgeschobenen Waldinseln, dazwischen höheres Grasland.
C. Troll, 1928.

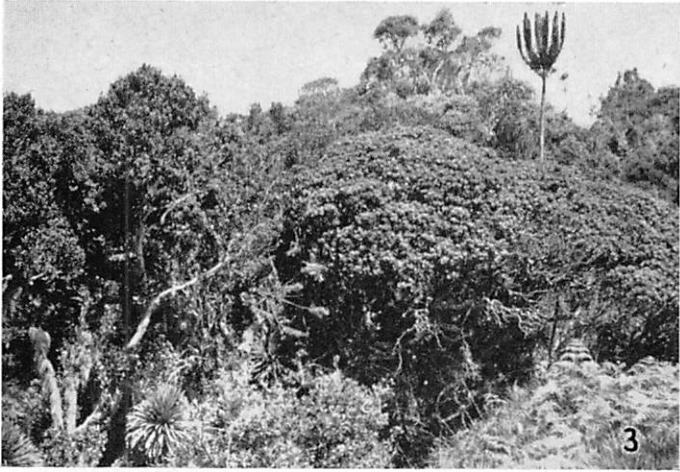


Bild 3: Obere Grenze des Höhenwaldes am Lukwangule (Uluguru-Gebirge, Tanganyika Terr.) bei 2600 m. Kugelschirmkronen von *Podocarpus*, *Myrica*, *Pygeum* etc., dazwischen Schopfbblattstämme und Kandelaberinfloreszenz von *Lobelia lukwangulensis*. Im Vordergrund Adlerfarnheide gebrannt. C. Troll, 1934.

Bild 4: Feuchter Berg- und Nebelwald am Nordwesthang des Vulkans Meru (Ostafrika) bei 2850 m. Links *Juniperus procera*, links unten Fliederlaubbaum *Hagenia abyssinica*, Mitte buschige Krone von *Erica arborea*. Der Wald stark von Bartflechten der Gattung *Usnea* behangen. C. Troll, 1934.

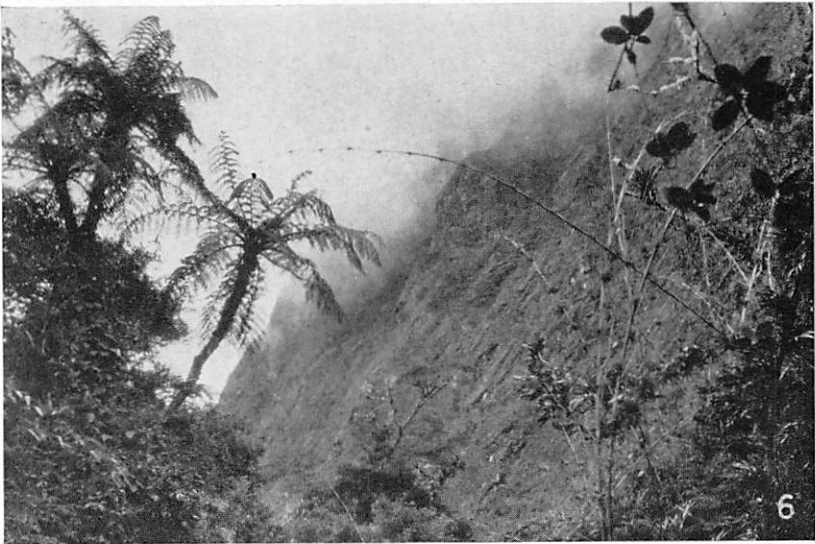
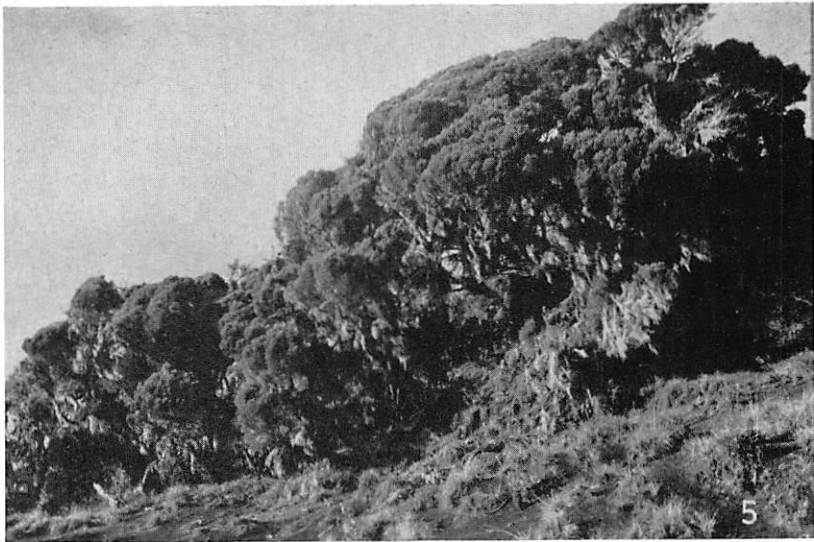


Bild 5: Obere Waldgrenze am Vulkan Meru bei 3300 m, gebildet von *Erica arborea* mit Kugelschirmkronen, stark von Bartflechten behangen. Davor schütteres Grasland auf lockerem Tuffboden. C. Troll, 1934.

Bild 6: Nebelwald der Ceja am Ostabfall der Cordillera Real bei Challana, ca. 3000 m. Baumfarne, Chusquea-Bambus, rechts *Clusia pseudomangle* („Incenso“). Reicher Lianismus und Epiphytismus (z. B. rechts Becherbromelie). C. Troll, 1928.

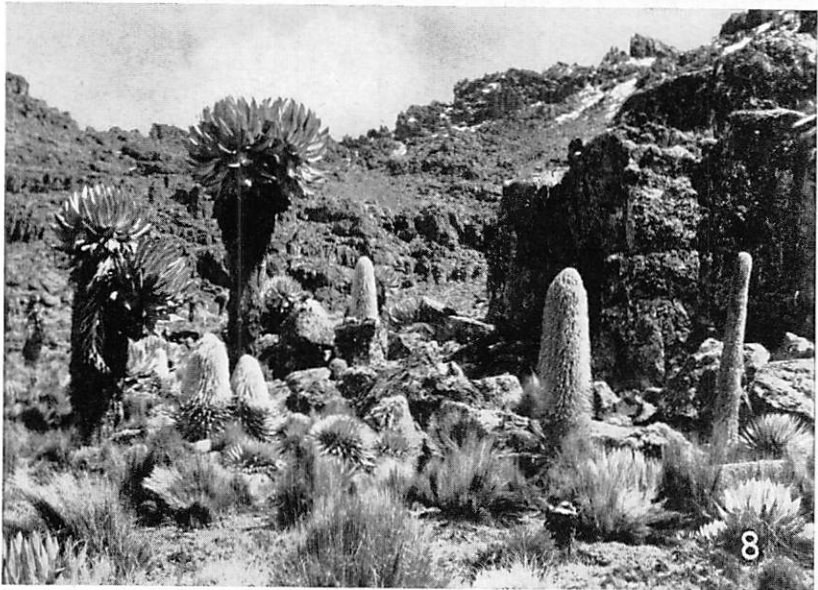
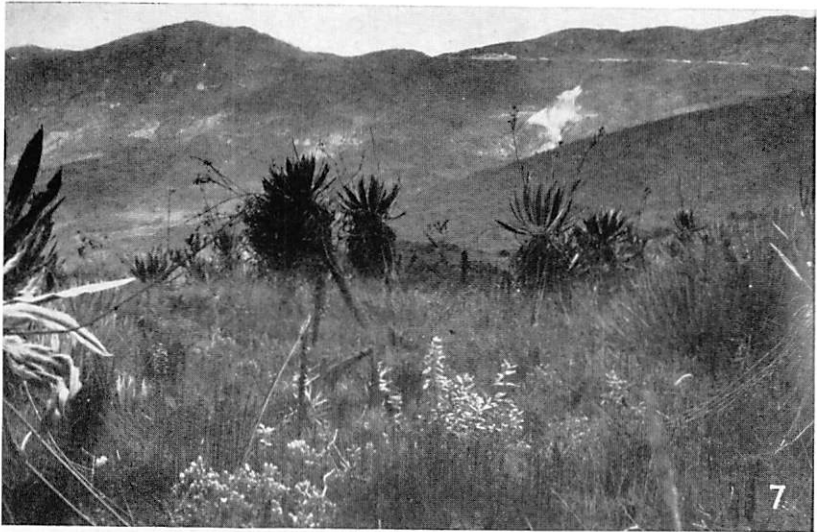


Bild 7: Paramo-Landschaft über Bogotá bei 3500 m. Sumpfige Grasflur mit Schopfbblattgewächsen (*Espeletia*) und wollblättrigen *Helichrysum*-Sträuchern.
C. Troll, 1929.

Bild 8: Feuchte Hochgebirgsvegetation vom Paramo-Typ auf dem Mt. Kenya (Ostafrika) bei 4100 m. Baum-Senecionen (*Senecio keniodendron*), Wollkerzen-Lobelien (*Lobelia Telekii*), Büschelgrasflur.
C. Troll, 1934.

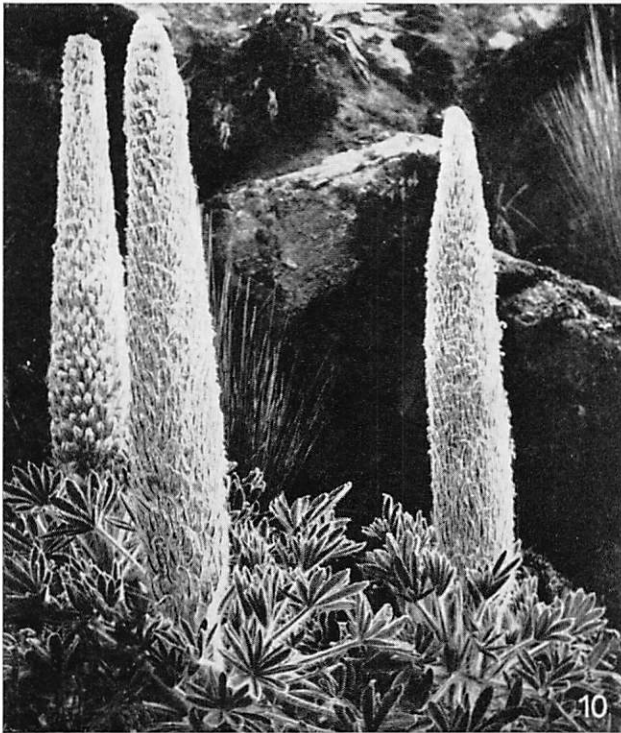


Bild 9: Stammbildende Farne (*Blechnum Lomaria*) an der oberen Grenze des Nebelwaldes bei Paucartambo bei Cuzco (Peru) in 3600 m, mit Blick über das morgendliche Nebelmeer des Andenostabfalles. Käufl. Photogr.

Bild 10: Wollkerzenpflanzen von *Lupinus alopecuroides* im Paramo des Chimborazo (Ecuador) bei 4800 m. H. Weber.

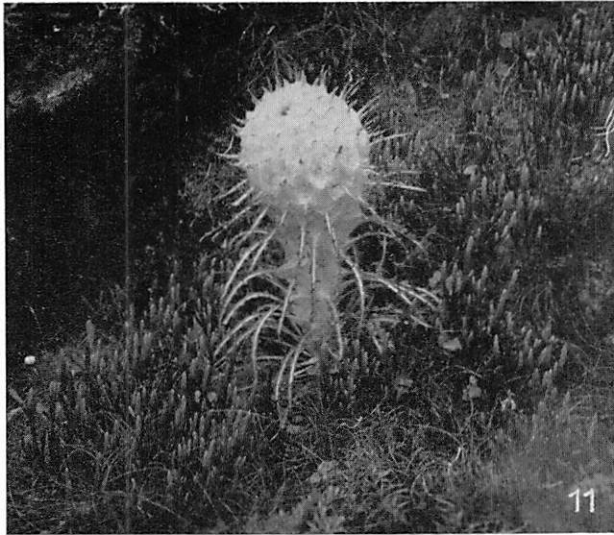


Bild 11: *Saussurea sacra*, junge Wollkerzenpflanze im feuchten Hochgebirge des Himalaya (Natu La an der Grenze von Sikkim und Tibet) bei 4200 m. C. Troll, 1937.

Bild 12: *Argyroxiphium sandwicense* (Silver Sword) in der Hochgebirgsregion von Ost-Maui (Hawaiische Inseln) bei etwa 3000 m. Links Prof. K. Skottsberg. O. Selling, 1938.

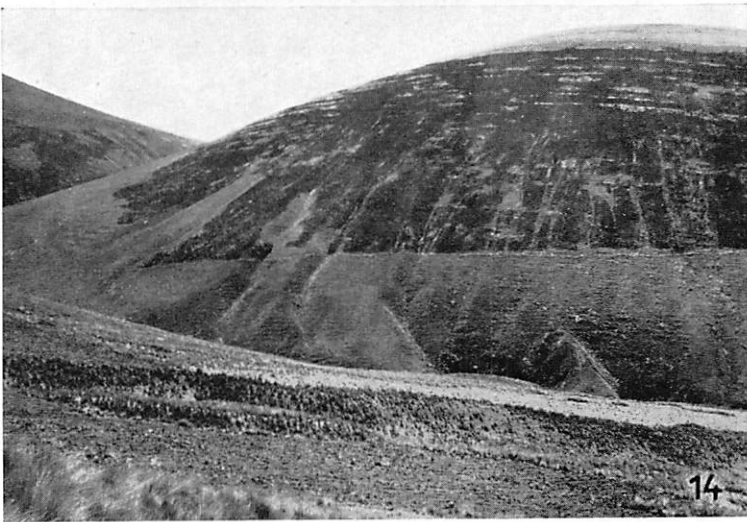
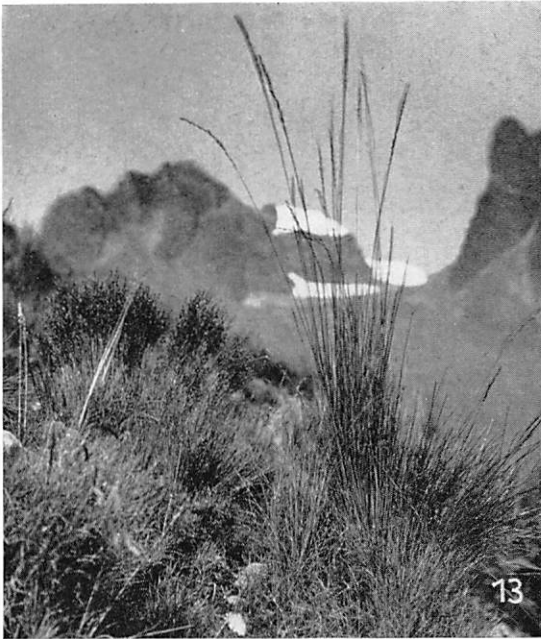


Bild 13: Feuchte Hochgebirgs-Grasflur mit Arten von *Agrostis* („Llapa“) und *Festuca* („Pajonal-Formation“) an der Ostseite der Cordillera Real (Bolivien) im Canton Challana, ca. 4200 m. C. Troll, 1928.

Bild 14: Feuchte Puna (Gras-Puna, Ichu-Steppe) auf der Halbinsel von Copacabana (Titicacasee), ca. 4100 m, in der Trockenzeit gebrannt. C. Troll, 1926.



Bild 15: Puna-Vegetation am Cerro Azanaque bei Challapata südl. Oruro (Bolivien) bei 4600 m. Hartpolster von *Azorella*, Büschelgräser und immergrüne Sträucher von *Polylepis*.
C. Troll, 1927.

Bild 16: Hartpolstermoor der Puna am Cerro Azanaque, gebildet von *Distichia muscoides*, ca. 4600 m. Die von *Distichia* gebildete Torfdecke, die dem Andesitgestein auflagert, ist erosiv angeschnitten.
C. Troll, 1927.

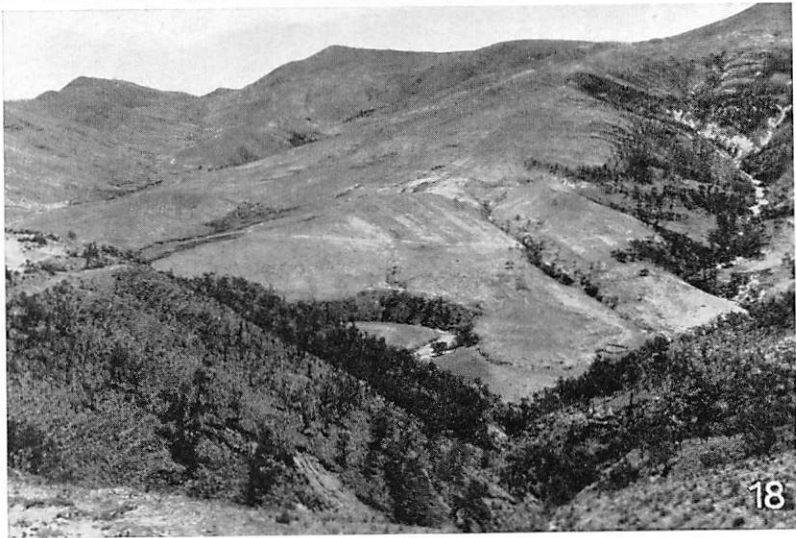
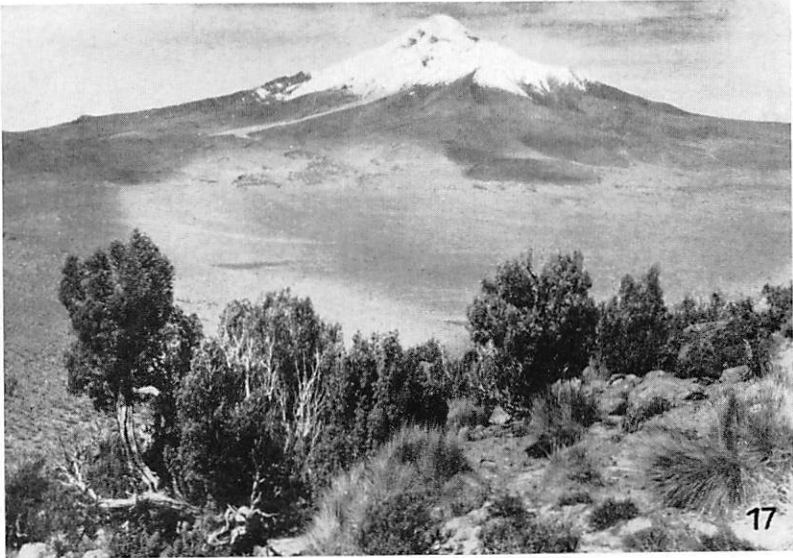


Bild 17: Gehölz von *Polylepis tomentella* am Hang des Vulkans Isluga in der nordchilenischen Grenzkordillere. Jenseits der baumfreien Beckensohle steigt der *Polylepis*gürtel bis 4900 m.
C. Troll, 1927.

Bild 18: Gehölze von *Polylepis spec.* in der Cordillera de Sombreros östlich Sucre, Bolivien. Der Baumwuchs beschränkt sich auf die steileren Hänge der Taleinrisse mit frischen, steinigen Böden und fehlt auf den bindigen Böden der Riedelflächen.
C. Troll, 1927.

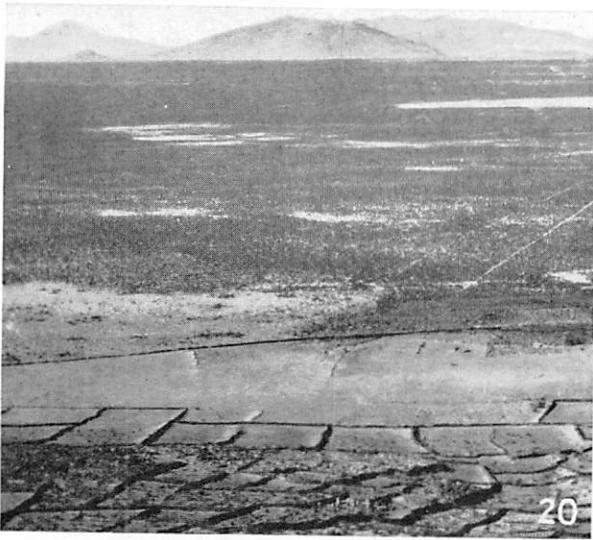


Bild 19: Altiplanolandschaft Boliviens in der Zone der Trockenpuna. Alcaya mit Cerro Pandurani bei Garcia Mendoza, ca. 3800 m. Vorne offenes Gesträuch von *Lepidophyllum quadrangulare* auf sandigem Boden, am Hang links dorfnähe Bewässerungsfelder, rechts Temporalfelder. C. Troll, 1927.

Bild 20: Pampa zwischen Ucumasi und Challapata östl. des Salars von Coipasa (bolivischer Altiplano bei 3700 m). Die sandige Pampa mit Tolaheide (*Lepidophyllum quadrangulare*), unterbrochen von Salzbodenflächen, vorne am Hang Gerstenfelder. Hintergrund Vulkangebirge der Westkordillere. C. Troll, 1927.

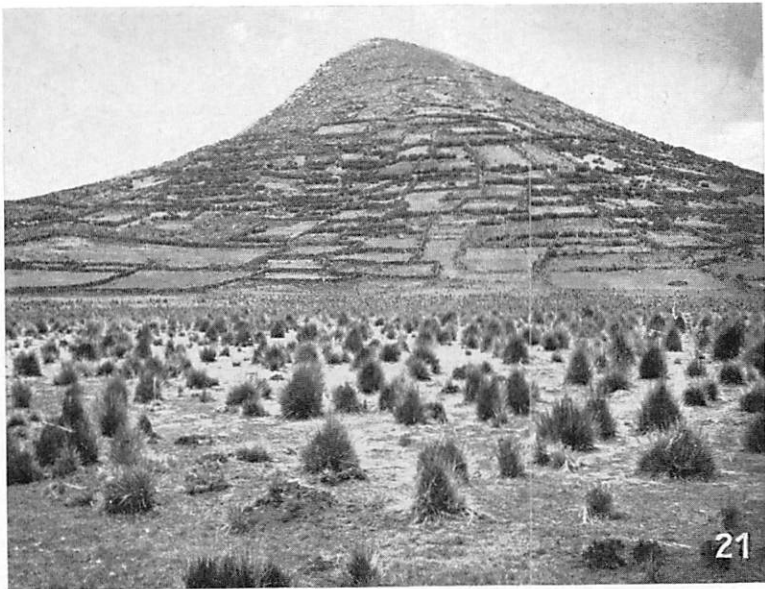


Bild 21: Trockenpuna bei Caquiaviri (Ob. Desaguaderogebiet, Bolivien). Büschelgrassteppe von *Festuca orthophylla* (Iru-Ichu) in der Ebene, Felder mit Lesesteinhecken am Hang.
C. Troll, 1927.

Bild 22: Trockenpuna am Portachuelo de Orcotuncu (Nordchile) bei 4400 m. Puna-steppe, gebildet von *Festuca orthophylla* und Hartpolstern von *Azorella diaspensioides*.
C. Troll, 1927.

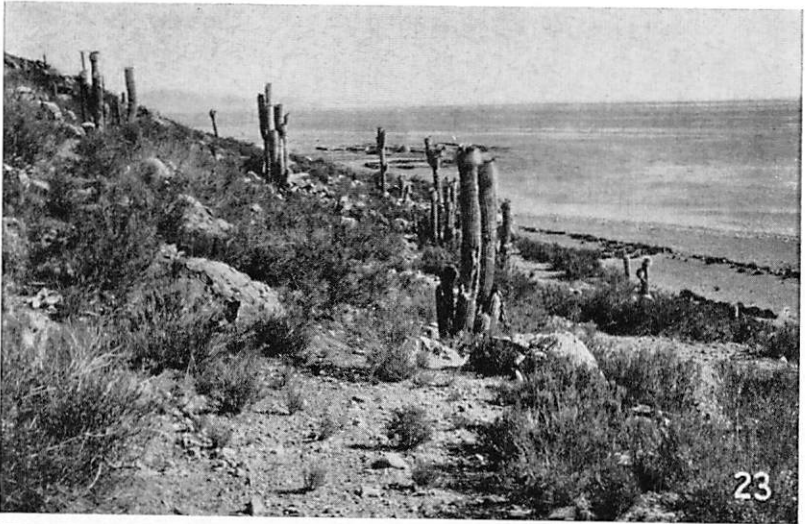


Bild 23: Dorn-Puna am Berghang über der Salzsteppe am Ostufer des Lago Poopó (Bolivien), ca. 3800 m. *Cereus Celsianus* im Gesträuch von *Baccharis*, *Adesmia*, *Tetraglochin* etc. Felder am Fuß des Berges auf drainiertem Boden, in der Ebene sterile Salzsteppe mit Dorfsiedlung. C. Troll, 1927.

Bild 24: Salzpuna im Gebiet der großen Salare von Südbolivien in ca. 3600 m. Polsterwüchsige *Chenopodiaceen* und Salzausblühungen. C. Troll, 1927.

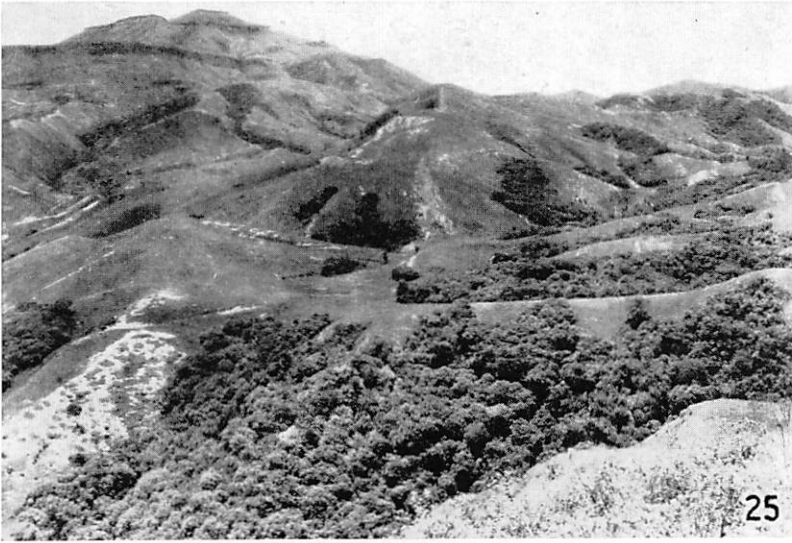


Bild 25: Feuchte Höhenwälder von *Podocarpus Parlatorei* und *Eugenia*-Arten in den Schluchten und Mulden, mit feuchten Matten wechselnd. Cerro Achachi zwischen Padilla und Vallagrende (Südost-Bolivien). C. Troll, 1927.

Bild 26: *Lycopodium Saururus*, eine in der Subantarktis der Alten und Neuen Welt, in den tropischen Kordilleren und in den Hochgebirgen Ostafrikas vorkommende Bärlapp-Art. Cordillera Real, Bolivien, in 4500 m. C. Troll, 1928.

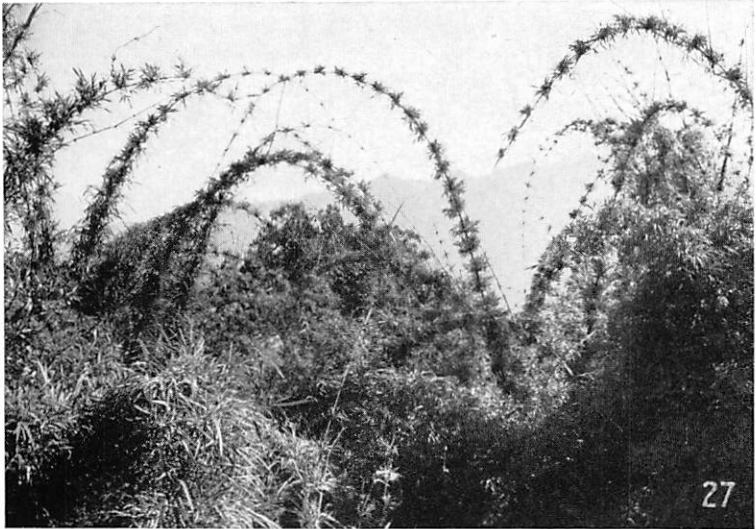
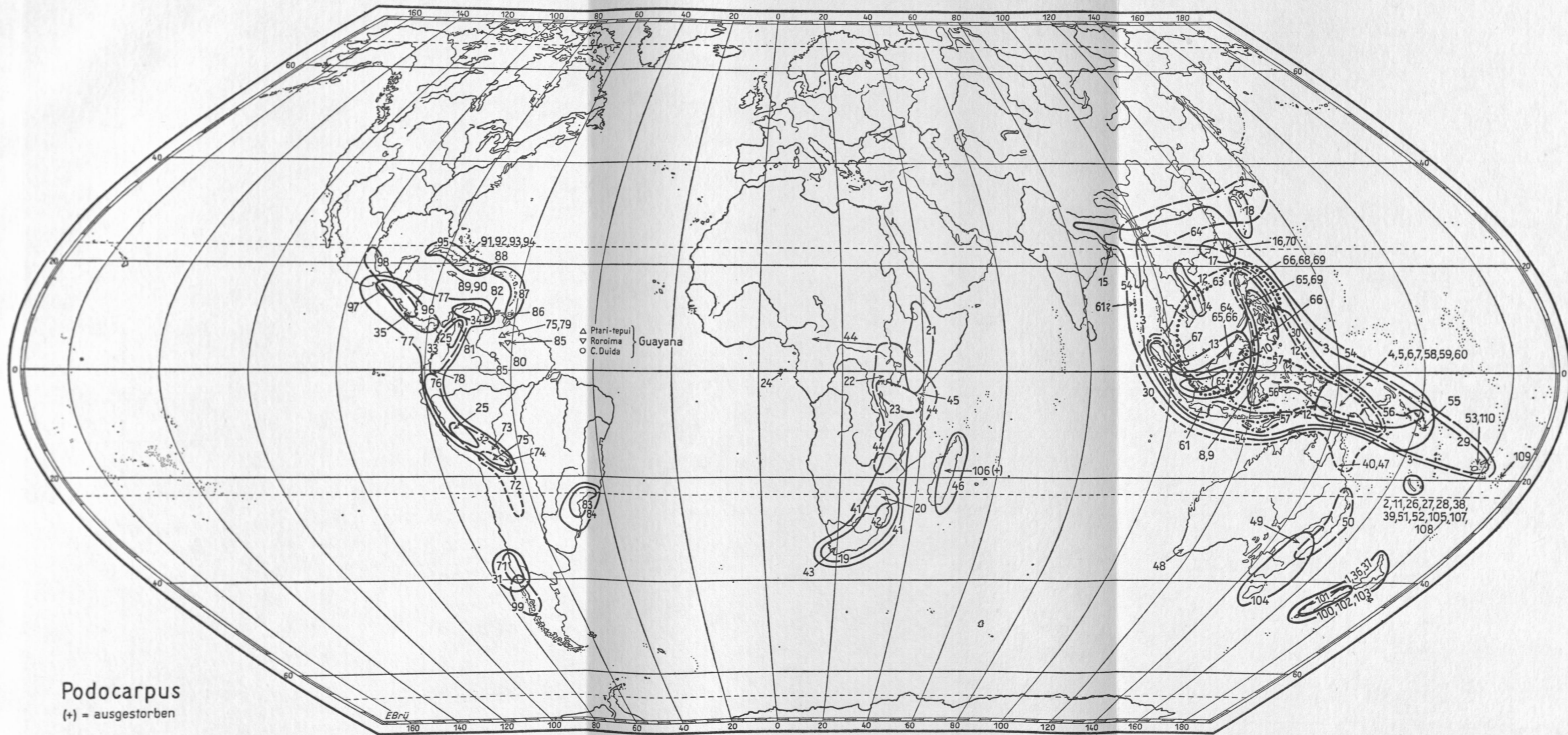


Bild 27: Bambusgestrüpp von *Chusquea spec.* Im Unterwuchs des Nebelwaldes oder im Sekundärwuchs. Südperu. *Arn. Heim.*

Bild 28: Hochstaudenflur der großblättrigen *Gunnera chilensis* an feuchten Stellen im Höhenwald der kolumbischen Zentralkordillere am Vulkan Ruiz, ca. 2800 m. Vorne blühende *Siphocampylus*. *C. Troll, 1951.*







Podocarpus
 (+) = ausgestorben

Abb. 19: Die Gesamtverbreitung der Gattung *Podocarpus*. Die Zahlen beziehen sich auf eine hier nicht wiedergegebene Artenliste (n. Fr. Bader).