

**Zeitschrift:** Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich

**Herausgeber:** Geobotanisches Forschungsinstitut Zürich

**Band:** - (1947)

**Artikel:** Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel

**Autor:** Troll, Carl

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-377513>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 23.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

25. Juli: Alle streben heimwärts. Doch geht die Wanderung nicht einfach talwärts; denn nach anfänglichem Abstiege kommt ein langer Aufstieg (von 1800 bis 2100 m) auf die Talschulter, die erst in Fops, am Talausgang erreicht wird. Hier bietet sich nochmals ein wundervoller Ausblick, rückwärts ins Cluozza und vorwärts in das Inntal, insbesondere auf das zu Füßen liegende Zernez, dem Ziele des Fußmarsches. Ein reiches Erlebnis geht dem Ende entgegen.

## DER ASYMMETRISCHE AUFBAU DER VEGETATIONSZONEN UND VEGETATIONSSTUFEN AUF DER NORD- UND SÜDHALBKUGEL\*

Von *Carl Troll*, Bonn

### 1. *Die Natur der tropischen Hochgebirge im Vergleich mit der Hochgebirgs-natur höherer Breiten.*

Es liegt nahe, Erfahrungen aus den gut untersuchten Hochgebirgen der gemäßigten Breiten, etwa der Alpen, der Pyrenäen oder des skandinavischen Fjelds, auch auf die Hochgebirge der Tropen zu übertragen. Für die Geomorphologie der Hochgebirge hat sich dies auch in weitgehendem Maße bewährt. Aber bei Erscheinungen, die sich unmittelbar vom Klima ableiten, vor allem bei biologischen, wäre ein solcher Vergleich in hohem Grade irreführend. Schon physiognomisch tragen die Hochgebirgslandschaften der Tropen eigenartige Züge. Noch mehr gilt dies, wenn wir die ökologischen Vorgänge, die dem Landschaftsbild zu-

---

\* Der Aufsatz stellt die Niederschrift eines Vortrages dar, der erstmals im Juli 1947 in einem Festkolloquium des Geographischen Instituts der Universität Göttingen für Wilhelm Meinardus gehalten wurde. Seitdem wurde er ausführlicher wiederholt im Rahmen von Svenska Växtgeografiska Sällskapet in Växtbiologiska Institutionen i Uppsala (G. E. Du Rietz) am 11. November 1947 und im Geobotanischen Institut Rübel in Zürich (E. Rübel und W. Lüdi) am 6. Februar 1948. Die Diskussionen der beiden Vorträge haben manche wichtige Anregung gegeben, die zum Teil schon in dem vorliegenden Aufsatz verwertet werden konnten, ganz besonders die ausführlichen Gespräche und Herbarbesichtigungen mit G. E. Du Rietz.

grunde liegen, ins Auge fassen. Schon ein Blick auf die Höhengrenze des Waldes in den tropischen Gebirgen mag dies verdeutlichen. Der tropische Höhenwald – in einer Meereshöhe von 3000 bis 4000 m gelegen – ist meist von einem strotzend belaubten, lorbeerblättrigen, blütenreichen, von Epiphyten überladenen Regen- und Nebelwald gebildet, der keinen Gegensatz thermischer Jahreszeiten kennt und daher auch jahrtausendein in gleicher Üppigkeit zu wachsen und zu blühen vermag.

Auch in noch größeren Höhen herrschen ähnlich geringe Unterschiede der Jahreszeiten, so daß z. B. auch die Schneedecke und die Gletscher sich ganz anders verhalten als uns das von europäischen Hochgebirgen geläufig ist. In vielen Gebirgen der Tropen gibt es unterhalb der Region des ewigen Schnees keine jahreszeitlichen Schneedecken. Der dann meist nachts fallende Schnee taut regelmäßig wieder in kurzer Zeit, gewöhnlich am gleichen oder folgenden Tage ab. Daher gibt es auch Gletscherzungen, die bis oder fast bis an die Grenze des ewigen Schnees einer ganzjährigen Ablation unterliegen.

Wie schon an anderer Stelle im einzelnen ausgeführt wurde<sup>1</sup>, reicht gerade die Klimaklassifikation von W. Koeppen, die an sich von biologischen Gesichtspunkten ihren Ausgang genommen hat, nicht hin, um den prinzipiellen Gegensatz von im Mittel gleich temperierten Klimaten höherer und niederer Breiten genügend zum Ausdruck zu bringen und den klimaökologischen Tatsachen der Pflanzengeographie gerecht zu werden. Da gerade die niederen Breiten der Erde durch große tägliche Strahlungsgegensätze und daher auch große tägliche Temperaturschwankungen ausgezeichnet sind – Gegensätze, die in trockenen Hochbecken der Tropengebirge extreme Werte annehmen können –, empfiehlt es sich, bei einer Verbesserung unserer Klimaklassifikationen nach der thermischen Seite nicht nur die Jahresschwankungen, sondern auch die Tagesschwankungen zu berücksichtigen. Zu diesem Zweck hat der Verfasser für etwa 130 Klimastationen der Erde sogenannte Thermoisoplethendiagramme entworfen, von denen bisher eine Auswahl von 15 Stationen veröffentlicht ist<sup>2</sup>. Durch diese Darstellung wird der Gegensatz zwischen den thermischen Jahreszeitenklimaten der hohen Breiten der Erde und den Tageszeitenklimaten der Tropen einschließlich der tropischen Hochregionen deutlich unterstrichen. In den mittleren Breiten dagegen sind die Klimate durch mittlere Jahreszeiten- und Tageszeitenunterschiede ausgezeichnet. Die Antithese von Jahreszeiten- und Tageszeitenklimaten hat sich als sehr fruchtbar für

viel vergleichend-physiographische und ökologische Untersuchungen erwiesen.

Zu den thermischen Unterschieden kommen solche des Strahlungsklimas. Beobachtungen in verschiedenen Kontinenten lehrten, daß die stärksten Wirkungen der Strahlungsexposition in Gebirgen der subtropischen Breiten, etwa bei  $30$  bis  $40^{\circ}$  auftreten, wie etwa im westlichen Himalaja, Pamir und Hindukusch, in Nordwestargentinien oder in Südafrika. Dort herrschen extreme Gegensätze der Vegetation der Sonnen- und Schattenseiten. In den subtropischen Hochgebirgen kommt es durch das Zusammenwirken mächtiger Winterschneedecken und voller sommerlicher Strahlung bei Regenlosigkeit auch zur schönsten Ausbildung des sogenannten Büßerschnees (*Nieve de los Penitentes*), worunter man absonderliche Ablationsformen der Schneedecke versteht, wie sie auf der Südhalbkugel in den chilenisch-argentinischen Grenzkordilleren zwischen  $27$  und  $36^{\circ}$  südlicher Breite, auf der Nordhalbkugel im Hindukusch bei  $35$  bis  $37^{\circ}$  nördlicher Breite auftreten<sup>3</sup>. In den Tropen fehlt für eine gleich regelmäßige und schöne Ausbildung eine monatelang liegenbleibende und sich anhäufende Schneedecke. Auch ein besonderer Gletschertypus, der aus der Übereinanderlagerung normalen Gletschereises und sich darüberschiebenden ausdauernden Penitentesfirnes entsteht, ist auf die Subtropen, nach unserer bisherigen Kenntnis auf die argentinisch-chilenischen Anden und das Karakorumgebirge beschränkt<sup>4</sup>.

Ein besonders wichtiger Unterschied der Jahreszeiten- und Tageszeitenklimate kommt bei den Erscheinungen des Bodenfrostes zu stande, der nach allen neueren Forschungen und Erfahrungen in Form der sogenannten Solifluktion eine ungewöhnlich starke geomorphologische Wirkung in allen Klimabereichen zwischen der Waldgrenze und der Schneegrenze auszuüben vermag. In den polaren Gebieten, wo ewige Bodengefrobnis herrscht, spielen sich die großen geomorphologisch wirksamen Vorgänge (Strukturbodenbildung und Solifluktion) in einer oberflächlichen Schicht jahreszeitlichen Auftaubodens über dem Horizont der Dauergefrobnis ab, wobei die Häufigkeit der Regelation (Frostwechsel) nicht die Rolle spielt, die man ihr früher zugedacht hat. Dagegen sind in den Gebirgen der niederen Breiten, am reinsten in den tropischen Gebirgen, wo die ewige Bodengefrobnis völlig fehlt, tägliche Frostwechsel, die das ganze Jahr oder viele Monate des Jahres wirken, aber nur eine dünne Oberflächenschicht betreffen, morphologisch und ökologisch aus-

schlaggebend<sup>5</sup>. Bei einer weltweiten Überschau über die Erscheinungen des Bodenfrostes<sup>6</sup> stellte sich heraus, daß ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen den Erscheinungen der jahreszeitlichen Gefrornis, Strukturbodenbildung und Solifluktion, etwa von Spitzbergen, Grönland oder der Antarktis, und einer nur kurzperiodischen, vornehmlich tageszeitlichen Gefrornis und Strukturbodenbildung. Bei der letzteren entstehen im Gegensatz zu den bekannten Großformen der polaren Strukturböden nur Miniaturformen. Die Solifluktion – wenn wir darunter die unter starker Wirkung des Bodenfrostes sich vollziehenden flächenhaften Hangabtragungen verstehen –, spielt sich in beiden Bereichen sehr lebhaft ab, in den hohen Breiten durch ein regelrechtes Fließen des Auftaubodens (Tjäle-Solifluktion), in den tropischen Gebirgen durch eine Summierung sehr häufiger, differenzierter Frostschubbewegungen, mit besonderer Vorliebe unter Bildung von Kammeis (Pipkrake)<sup>7</sup>. Die Bewegungen können, gerade bei der Kammeis-Solifluktion, so stark sein, daß auf solchen Hochgebirgsböden allein durch die ständige Frostschubbewegung jegliches Pflanzenleben verhindert wird und regelrechte „Mobilideserta“, in diesem Falle nicht durch Wind, sondern durch Frost, entstehen. Die Tatsachen mögen im einzelnen den genannten Vorarbeiten entnommen werden.

Miniaturformen der Strukturböden und Kammeis-Solifluktion sind aber keineswegs nur an die Gebirge der Tropen geknüpft. Sie finden sich auch in den Hochgebirgen der Subtropen, in bestimmten Gebirgslagen der gemäßigten Breiten und in gewissen Subpolargebieten, in den Mittelgürteln unter Umständen auch in räumlicher Durchdringung mit Erscheinungen jahreszeitlicher Solifluktion. Ausschließlich wie in den tropischen Hochgebirgen scheinen sie aber in dem hochozeanischen Klima der Subantarktis, auf den Inseln des großen Wasserringes zwischen den Südendigungen der Südkontinente und der Antarktis (z. B. Kerguelen, Crozetinseln, Südgeorgien, Macquarieinseln) zu herrschen. Dies ist verständlich, da das hochozeanische Klima dieser Zonen gleichfalls durch hohe Frostwechselhäufigkeit (auf der Kerguelenstation nach W. Meinardus 238 Frostwechseltage an der Bodenoberfläche) und durch den nur wenige Zentimeter in den Boden eindringenden Frost (5 cm Bodentiefe bereits frostfrei!) ausgezeichnet ist<sup>8</sup>.

Dies führt uns auf die große Ähnlichkeit, die zwischen dem hochozeanischen, kühlen Klima der Subantarktis einerseits und dem Klima der tropischen Hochgebirge ander-

seits überhaupt besteht. Das wichtigste Merkmal ist dabei die geringe Jahresschwankung der Temperatur, die in den Tropen nur wenige Grad Celsius, aber auch auf den Kerguelen trotz der hohen Breite nur  $6,5^{\circ}$  Celsius, in Evangelistas in Westpatagonien  $4,5^{\circ}$  Celsius, auf den Macquarie-Inseln sogar nur  $3,5^{\circ}$  Celsius beträgt. Auf den Macquarie-Inseln kann man geradezu von einem isothermen Klima sprechen. Denn wegen der relativ hohen Breite ( $54,3^{\circ}$  S) und der geringen Größe der Inseln sind auch die Tagesschwankungen sehr unbedeutend. Zwischen der höchsten und tiefsten Stundenmitteltemperatur des Jahres besteht nur eine Differenz von  $4,9^{\circ}$  Celsius. Nähern wir uns aber in diesem Bereich einer Mitteltemperatur nahe dem Nullpunkt, so kommen ähnlich wie in den tropischen Hochgebirgen Frostwecheltage durch alle Monate des Jahres zustande. Wegen des Fehlens einer jahreszeitlichen Dauerschneedecke überwiegen die Frostwechsel der Bodenoberfläche sehr stark die Frostwechsel der Luft. Und wegen der kurzen Dauer der Fröste können diese auch nur sehr wenig in den Boden eindringen. Auf der Nordhalbkugel, wo in der entsprechenden Breite die ausgedehntesten Kontinentalmassen liegen, ziehen sich bekanntlich die borealen Klimate mit ihren großen Jahresschwankungen durch die Nordkontinente von Ozean zu Ozean. Nur an wenigen Stellen, im unmittelbaren Bereich des Golfstromes (Küsten von Südisland, Faer Oer usw.) kommen Verhältnisse zustande, die etwas an die Inseln des subantarktischen Meeresringes erinnern (Jahresamplitude der Temperatur auf den Färöern  $7,6^{\circ}$ , den Hebriden  $7,8^{\circ}$ , auf den Shetlandinseln  $8,1^{\circ}$  Celsius).

## *2. Vergleich der Vegetation der Subantarktis und der tropischen Hochgebirge – das subantarktisch-tropisch montane Florenelement.*

Die geschilderte Verwandtschaft der Klimate hat auch eine große pflanzengeographische Bedeutung. Es besteht eine bemerkenswerte Ähnlichkeit der Vegetation zwischen den tropischen Hochgebirgen und der Subantarktis. Die Beziehungen sind zum Teil nur ökologischer Art und betreffen die Lebensformen der Einzelpflanzen oder die Gesamtvegetation, wie es bei klimatischer Ähnlichkeit erwartet werden muß, zum Teil aber auch floristisch-genetischer Art. Es liegt nahe, den Vergleich der Subantarktis mit den tropischen Gebirgen getrennt für die drei Südkontinente zu ziehen, also:

1. von der neuweltlichen Subantarktis (Südgeorgien, Falkland, Feuerland, Patagonien) nach den tropischen Anden. In diesem Profil ist

die Verbindung durch die chilenisch-argentinischen und tropischen Anden gegeben und geht lückenlos bis weit über den Äquator nach Norden. Aber zwischen die Feuchtgebiete der kühlgemäßigten und des tropischen Amerika schaltet sich der Trockengürtel, der von Nordchile über die Puna de Atacama nach Westargentinien und Ostpatagonien zieht;

2. von den subantarktischen Inseln des neusseländischen Sektors (Macquarie, Lord Auckland, Antipoden, Campbell, Chatham, Stewart) über die Gebirge der Süd- und Nordinsel von Neuseeland, weiter entweder über Tahiti und Samoa nach den Hawaiischen Inseln oder über Tasmanien, Südaustralien und Neukaledonien nach Neuguinea und dem Sunda-Archipel;
3. von den landfernen Inseln des südindischen Ozeans (Kerguelen, Crozet, Neuamsterdam) nach den Gebirgen Südafrikas, Madagaskars, der Maskarenen und weiter zu den Hochgebirgen des äquatorialen Ostafrika.

Enge genetisch-floristische Beziehungen bestehen im neuweltlichen Sektor, wo man seit langem eine Gruppe von Pflanzen kennt, die ihre Verbreitung in der Subantarktis und in den Höhen der tropischen Anden haben<sup>9</sup>. Wir wollen sie zu einem „Subantarktisch-andinen“ (bisher „Austral-antarktischen“ Florenelement) zusammenfassen. Vertreter sind die Gattungen *Azorella*, *Fuchsia*, *Desfontainea*, *Pernettya*, *Colobanthus* unter anderen. Sehr enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen aber auch zwischen der Subantarktis und der Gebirgsflora der tropisch-pazifischen Inseln bis zu den Vulkanen von Hawaii und den Hochgebirgen Neuguineas, ja bis Java, Nordborneo oder Luzon. Im genetischen Sinn ist diese Gruppe bisher schlechtweg als „Antarktisch“ bezeichnet worden<sup>10</sup>. Rein florengeographisch sei sie „Subantarktisch-montanpazifisch“ genannt. Beispiele sind die Gattungen *Metrosideros*, *Astelia*, *Dacrydium*, *Dracophyllum*, *Coprosma*, *Olearia*, *Oreobolus*, *Lagenophora*. Zahlreiche Pflanzensippen verbreiteten sich aber von der zirkumpolaren Subantarktis aus sowohl in die tropischen Gebirge Amerikas als auch des westpazifischen Raumes, z. B. die Gattungen *Gunnera*, *Weinmannia*, *Drimys*, *Acaena*, *Dianella*, *Embothrium*, *Uncinia*, *Nertera*. Sie seien als „Subantarktisch-tropischmontanes Florenelement“ zusammengefaßt. Das afrikanische Festland wird von diesen Verwandtschaften stark, wenn auch nicht vollständig gemieden (*Gunnera* in Ostafrika, *Acaena* in Südafrika); von wenigen

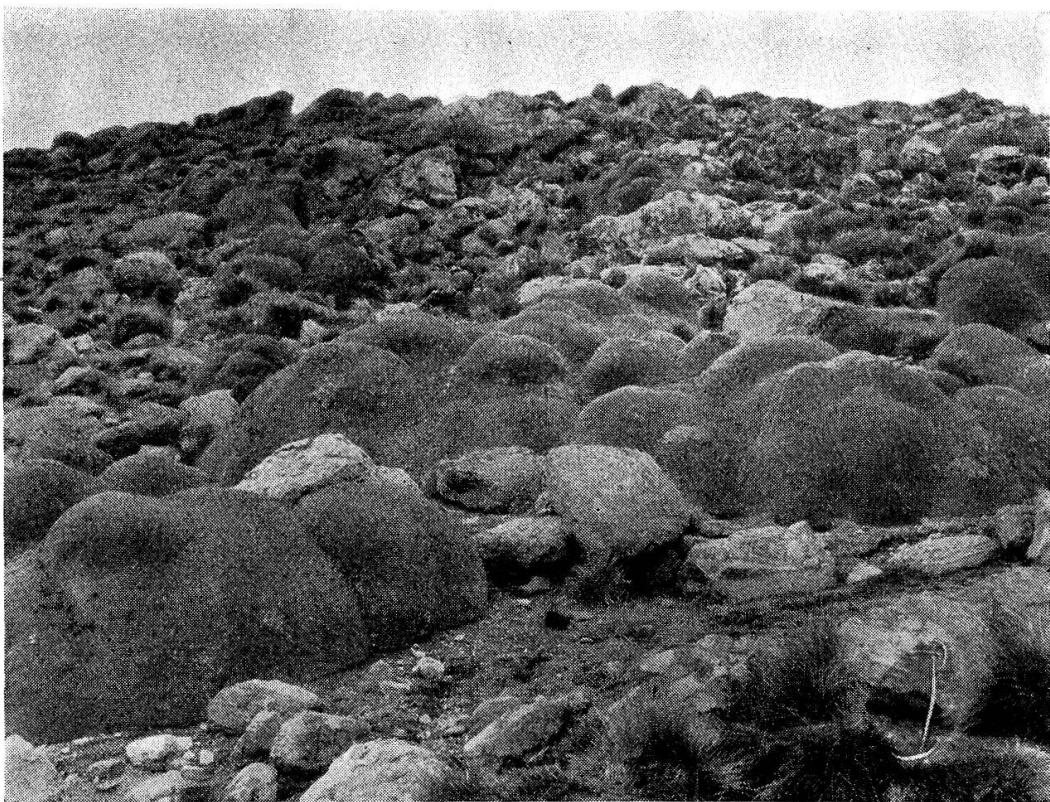


Abb. 1. Hartpolsterflur von *Azorella diapensioides* in der Puna brava. Nordchilenische Hauptkordillere bei Chungará östlich Arica. 4500 m.

werden noch die ostafrikanischen Inseln erreicht (Weinmannia auf Madagaskar, Astelia und Edwardsia auf Réunion). Das schließt aber nicht aus, daß sich auch auf den ostafrikanischen Hochgebirgen Lebensformen und Vegetationsformen herausgebildet haben, die sehr stark an die Subantarktis erinnern.

Für die Vegetation der subantarktischen Inseln, etwa der Kerguelen, sind vier pflanzliche Lebensformen besonders bezeichnend: die Hartpolsterform, die Spalierteppichhalbsträucher, wollhaarige Kräuter und Büschelgräser. Der Prototyp der Hartpolsterform ist die Umbelliferengattung *Azorella* (Abb. 1). Ihre gewaltigen, fast holzhaften, verharzten Kissen, die mit ihrer welligen Oberfläche das ganze Gelände überziehen können und unter sich Torf zu bilden vermögen, sind ebenso für die Flora der subantarktischen Inseln (*Azorella Selago* von Macquarie über Kerguelen und Crozet bis Falklandinseln und Feuerland) und Patagoniens (zahlreiche Arten), aber ebenso auch für die Puna brava der tropischen Hochanden (*Azorella diapensioides*, *bryoides* u. a.) bezeichnend, wo sie zum Teil in solchen Mengen auftreten, daß sie als Brennmaterial

abgebaut und mit Eisenbahn in die Städte verfrachtet werden können.

Die zahlreichen anderen Polstergewächse der Hochanden stammen aus den verschiedensten Familien. Die der Valerianacee *Aretiastrum Aschersonianum* sehen Azorellen verblüffend ähnlich, die Caryophyllaceengattung *Pycnophyllum* täuscht mit ausgedehnten Polstern Moosrasen vor, die Graminee *Aciachne pulvinata* bildet stechende, dichte Rasenpolster, die Juncacee *Distichia muscoides* (Abb. 2) überzieht mit harten Kissen die Hangmoore und Verlandungsmoore der Puna und bildet – zusammen mit den ebenfalls polsterförmig wachsenden Kräutern *Lucilia reticuloides* (Compositen) und *Plantago tubulosa* –, einen eigenen Typ von Hartpolstermooren, und selbst die Kakteeengattung *Opuntia* nimmt mit ihren weißbehaarten Arten *Opuntia lagopus* und *floccosa* die Form von Polstern an, die aus der Ferne einer lagernden Schafherde gleichsehen. Für Patagonien und Feuerland hat C. Skottsberg 39 Polstergewächse, verteilt auf 23 Familien, festgestellt<sup>11</sup>. Sie sind zum Teil Bewohner nasser Heiden und Moore, zum Teil der andinen Steinfluren, zum Teil auch der ganz trockenen bis halbwüstenartigen ostpatagonischen Pampa. Auch diese drei Standortstypen entsprechen vollauf denen der hochandinen Polstergewächse von den nas-

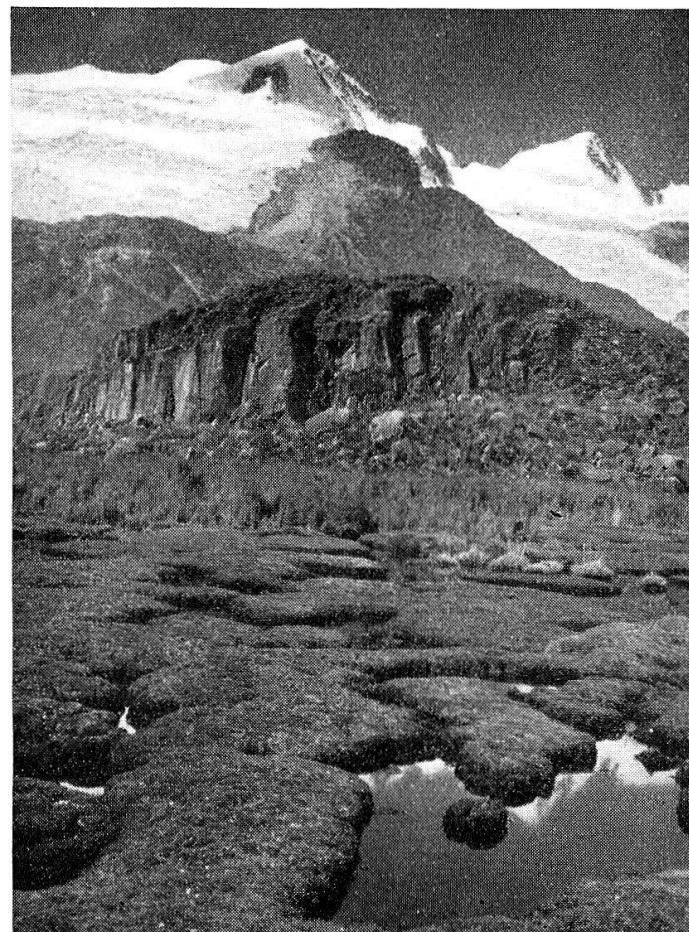


Abb. 2. Hangmoor, gebildet von den Hartpolstern von *Distichia muscoides*. Cordillera Real Boliviens, Gebiet des Chacaltaya-Massivs, etwa 4200 m.

sen Mooren bis zur Steppenpuna. Pflanzengeographisch sind darunter rein südandin-patagonische Vertreter, wie die polsterbildenden Arten der Ranuncalaceen *Hamadryas* und *Caltha* (mit *Caltha appendiculata* und *dionaeifolia*), die Irdee *Tapeinia magellanica* und die Umbelliferengattungen *Mulinum* und *Bolax*. Andere weisen nach den tropischen Anden (*Aretiastrum*, *Verbena*, *Saxifraga magellanica*) oder gleichzeitig dorthin und nach der osthemisphärischen Subantarktis (*Oreobolus*, *Colobanthus*, *Acaena*, *Azorella* und *Abrotanella*) oder auch durch die Subantarktis nach Neuseeland (*Astelia*, *Gaimardia*, *Phyllacne*). In der *Azorella*-Assoziation der Kerguelen<sup>12</sup>, dem wichtigsten Pflanzenbestand der Insel, sind auch die meisten Begleitpflanzen Polstergewächse wie *Lyallia Kerguelensis* und *Colobanthus Kerguelensis*. Eine besonders schöne und üppige Polsterpflanzenvegetation weisen schließlich Neuseeland (jenseits der Höhengrenze beziehungsweise der Trokkengrenze des Waldes) und die Inseln südlich davon auf. Dort ist das Reich der prachtvollen Radialkugelpolster und Radialflachpolster der berühmten „Vegetable Sheep“, als welche wollig behaarte Arten der Compositengattungen *Raoulia* (*Raoulia eximia*, *mamillaris*, *bryoides* u. a.) und *Haastia* (*Haastia pulvinaris*) bezeichnet werden<sup>13</sup>. *Colobanthus* (Caryophyllaceen), *Abrotanella* (Compositen), *Gaimardia* (Centrolepidaceen) und *Phyllacne clavigera* (Stylidiacee) weisen mit verwandten Formen bis Patagonien und mit Ausnahme der letztgenannten in die tropischen Anden. Die Liliaceen-Gattung *Astelia* entwickelt polsterförmige Arten im neuseeländischen Sektor (*Astelia subulata*) und in Patagonien-Feuerland-Falkland (*Astelia pumila*), während die anderen Arten sich über die Gebirge der pazifischen Inseln bis Hawaii und Neuguinea verbreiten<sup>14</sup>. Besonders seltsam ist die Ausbildung polsterförmiger Lebensformen bei *Dracophyllum* und *Dacrydium*. Die Epacrideengattung *Dracophyllum* bildet normalerweise mit ihren büscheligen, grasähnlichen Blättern Bäume und Sträucher, die an schopfig beblätterte Liliaceenbäume erinnern, und die Regenwälder der pazifischen Tropen und Neuseelands bis zur polaren Baumgrenze bewohnen. Jenseits der Waldgrenze aber nehmen *Dracophyllum politum* und *prostratum* als Moorbewohner Polsterform an. Dasselbe geschieht mit der Taxacee *Dacrydium*, deren moorbewohnende Art, *Dacrydium laxifolium*, in der Wuchsform richtiger Polsterkissen eine seltsame Verkümmерung der Nadelhölzer darstellt.

Polsterpflanzen sind es überhaupt, die in der Subantarktis und in den

Abb.3.Verlandungsmoor, gebildet von den Hartpolsterbulten von *Distichia muscoides*. Pampa Cienaga, oberstes Coocó-tal, Cordillera Real bei Sora-ta, Bolivien. 4700 m. Hintergrund Viluyo-Han-koumagruppe.



tropischen Hochanden einen eigenen Moortypus, das Hartpolstermoor, erzeugen. In den Puna-Anden ist die tragende Polsterpflanze die Juncacee *Distichia muscoides*, die in den Verlandungsmooren harte, standfeste Bulten bildet, die mit tiefen vegetationsfreien Schlenken abwechseln (Abb. 3). In Neuseeland sind die Cyperacee *Oreobolus* und die Stylidiacee *Donatia* ganz entsprechende Torfbildner. Handstücke dieser Polster, die ich Herrn Du Rietz verdanke, sehen andinen *Distichien* zum Verwechseln ähnlich. Aber auch die Moore des westpatagonischen Regengebietes sind durch viele Polsterpflanzen (*Oreobolus*, *Gaimardia*, *Tapeinia*, *Caltha*, *Astelia*, *Donatia*, *Phyllacne*) ausgezeichnet, im Gegensatz zu den Sphagnummooren des sommergrünen Waldgebietes<sup>15</sup>. Schließlich treffen wir das Polstermoor, gebildet von den torfbildenden Kugelpolstern von *Oreobolus furcatus* auch auf den höchsten Teilen der tropischen Hawaiischen Inseln (Kauai, Westmaui und Ostmolokai) an, begleitet von anderen subantarktischen Pflanzen (*Acaena*, *Astelia*, *Lagenophora* usw.)<sup>16</sup>.

Die Polstergewächse, die im tropischen Hochgebirge und in der Subantarktis in Formationen verschiedenster Feuchtigkeitsgrade von der Trockenpuna und der patagonischen und neuseeländischen Tieflandsteppe bis zu perhumiden Heiden und Mooren bestandbildend und landschaftsbeherrschend auftreten, unterstreichen jedenfalls die ökologische Verwandtschaft der beiden Vegetationszonen besonders deutlich. Nirgends auf der Erde hat der Polsterwuchs einen so hohen Anteil an der Gesamtvegetation, wie in der Subantarktis einerseits, in den tropischen Hochanden anderseits. Selbst nach der Zahl der Arten, die in diesen kühlen Klimaten viel geringer ist als in wärmeren Zonen, wachsen nach W. Rauh<sup>17</sup> 64,1% aller Polstergewächse in den südamerikanischen Anden und in der Subantarktis, davon 50,5% in Südamerika einschließlich Feuerlands, 13,6% auf den subantarktischen Inseln und Neuseeland. Bei einer Verteilung auf die ganze Subantarktis einschließlich Feuerland-Patagonien einerseits, die tropischen Anden anderseits würde sich vermutlich ein recht gutes Gleichgewichtsverhältnis ergeben.

Bei der Frage, welchem ökologischen Faktor diese besondere Entfaltung des Polsterwuchses zuzuschreiben sei, darf nicht vergessen werden, daß wohl verschiedene Faktoren den Polsterwuchs begünstigen können, etwa niedere Temperaturen in den Hochgebirgen oder Trockenheit in den orientalischen Wüstensteppen (*Acantholimon*, *Astragalus*, *Anabasis* usw.). Man geht aber wohl nicht fehl, wenn man in den tropischen Hochgebirgen und in der Subantarktis eine ganz besonders starke Wirkung der Frostwechselhäufigkeit zuschreibt. Sie ist das hervorstechendste Merkmal der beiden Hartpolsterklimate. Es ist auch unschwer, sich vorzustellen, daß in einem Klima wie dem der Hochgebirgspuna bei etwa 4500 m Meereshöhe, in dem jahraus jahrein nächtliche Bodenfröste herrschen, also die Pflanzen überhaupt keine Jahreszeit zur Verfügung haben, in der sie längere Zeit ungestört wachsen können, bei sehr vielen Pflanzen, die überhaupt morphologisch dazu veranlagt sind, durch die geringe Möglichkeit der Internodienstreckung Polsterwuchs entstehen muß.

Die zweite Pflanzenform, die das Vegetationsbild der Kerguelen beherrscht und sich in die Bodenbedeckung mit *Azorella Selago* teilt, sind die Halbstrauchteppiche der Rosacee *Acaena adscendens*, die auch auf Südgeorgien, den Falklandinseln und in Patagonien gedeiht. Die Gattung *Acaena*<sup>18</sup> mit über hundert Arten ist genetisch wie *Azorella*

ein subantarktisches Florenelement, das nur drei Arten im neuseeländischen Sektor entwickelt, aber von Patagonien aus zahlreiche Arten in die tropischen Anden entsendet, wo sie mit ähnlichen Lebensformen hervortreten. Einzelne Arten finden sich aber auch in den tropischen Gebirgen des Pazifischen Bereiches, auf Neuguinea und Hawaii, ja sogar in Südafrika. Bei seltsamen verwandtschaftlichen und genetischen Beziehungen repräsentiert die Gattung mit ihrer geographischen Verbreitung und ihren ökologischen Ansprüchen das subantarktisch-tropischmontane Element.

Unter der dritten Lebensform der „Tussockgräser“ versteht man steifborstige Büschelgräser aus verschiedenen Gattungen im ganzen Bereich der Subantarktis einschließlich der alpinen Stufe von Neuseeland. Die wichtigsten sind *Poa flabellata* von Südgeorgien und den Falklandinseln, *Poa foliosa* von den Macquarie-Inseln, *Poa litorosa* von den Antipoden-Inseln, *Stipa humilis* vom Feuerland, *Festuca erecta* von den Kerguelen bis Feuerland. Das Tussockgrasland der Steppen von Neuseeland wird hauptsächlich von *Festuca novo-zelandiae* („hard fescue“), *Poa caespitosa* („Silver tussock“) und *Colensoi* („Blue tussock“) gebildet<sup>19</sup>. Über der Waldgrenze Neuseelands trennt Du Rietz<sup>20</sup> eine subalpine Stufe von *Danthonia Raoulii* („Tall tussock“) und eine alpine mit *Danthonia crassiuscula* („Short grass“) ab. In den tropischen Anden wachsen Büschelgräser, die den genannten morphologisch und ökologisch völlig entsprechen und nach indianischen Namen als „Ichu-gräser“ zusammengefaßt werden, so *Festuca orthophylla*, *Stipa ichu* u. a. In den malayischen Hochgebirgen spielen *Festuca nubigena* und *Danthonia vestita* eine ähnliche Rolle.

In der neuseeländischen Subantarktis sind auffallend ausgedehnte Krautwiesen bis Hochstaudenfluren von der strotzend belaubten Araliacee *Stilbocarpa Lyallii* oder von den wolligen Stauden von *Pleurophyllum*, auf den Macquarie-Inseln z. B. von *Pleurophyllum macquariense* gebildet<sup>21</sup>. Die letzte Art ist in ihrer ganzen Erscheinung ein Spiegelbild von *Culcitium rufescens*, dem sogenannten Andenedelweiß der tropischen Hochanden, während *Stilbocarpa* als Lebensform mit kleineren *Gunnera*-Arten an der oberen Grenze des tropisch-andinen Nebelwaldes verglichen werden kann. Sind es in diesen beiden Fällen lediglich Übereinstimmungen der Lebensform, so zeigt das Beispiel des Bärlapps *Lycopodium Saururus*, der ebenso auf den Azorellapolstern der Kerguelen im Meeresniveau wie in den bolivischen und peruanischen

Hochanden von der Waldgrenze bis zur Schneegrenze bei 5200 m gedeiht, daß auf diese weite Entfernung und bei so verschiedenen Meereshöhen selbst noch Art-Identität möglich ist.

Schließlich darf noch auf eine weitere Lebensform dieses Klimatypus verwiesen werden, nämlich die imposanten Stamm-Schopfblattgewächse der tropischen Hochgebirge. Sowohl in den tropischen Anden als auch in den äquatorialen Hochgebirgen Afrikas können diese Gewächse tonangebend und landschaftsbeherrschend werden. Sie stellen eines der schönsten Beispiele konvergenter Lebensformen zwischen der alt- und neuweltlichen Tropenflora dar. Den wollblättrigen Espeletien der südamerikanischen Paramos (Abb. 4) entsprechen in Ostafrika am Kilimandscharo, Kenya, Elgon, Ruwenzori usw. die verschiedenen Arten von Baum-Senecionen, z. B. *Senecio Johnstoni* oder *Keniodendron* (Abb. 5)<sup>22</sup>. Neben ihnen oder in den höchsten Teilen Äthiopiens allein gedeihen stammbildende Lobelien, z. B. *Lobelia Telekii* (Abb. 6) oder *Keniensis*<sup>23</sup>. Deren Blüten stehen an langen, sich aus dem Blattschropf erhebenden Kerzen, bei *Lobelia Telekii* unter weißen Hüllblättern verborgen. Ganz ähnliche, wenn auch etwas kleinere Formen

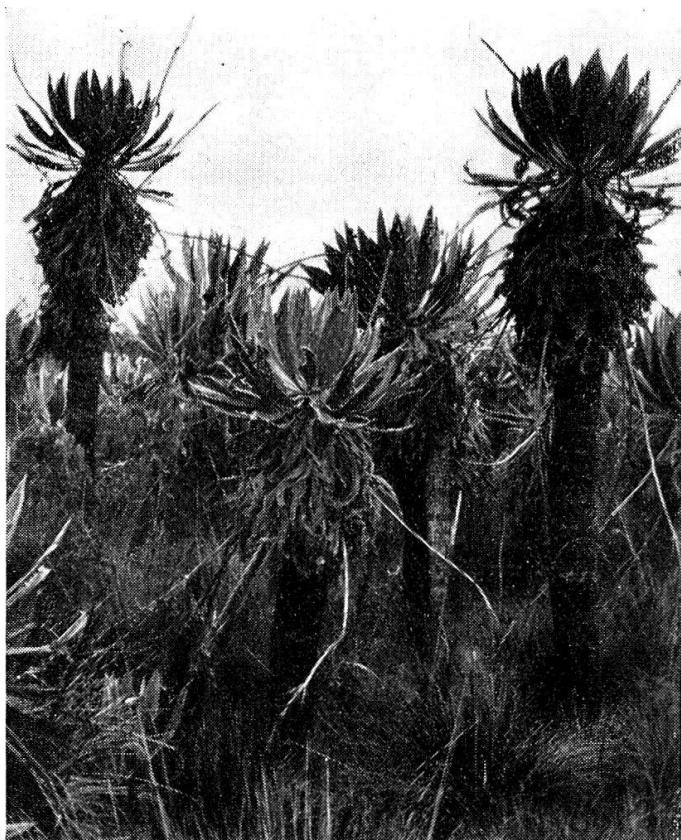
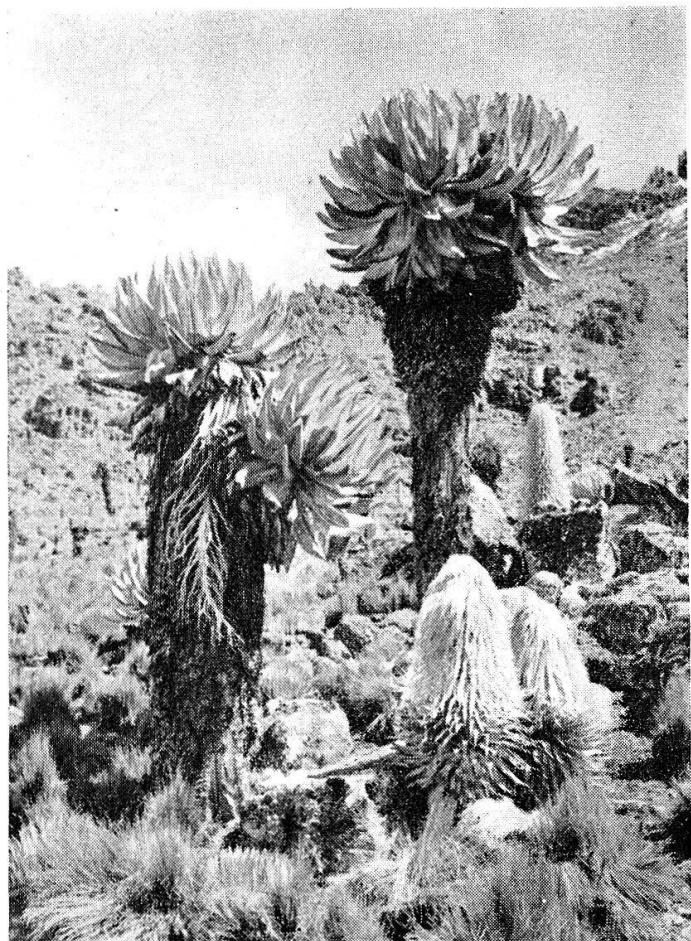


Abb. 4. Assoziation von *Espeletia Hartwegiana* („Frailejón“) mit Unterwuchs von *Calamagrostis*. Páramo oberhalb von Bogotá, 3500 m.

Abb. 5. Hochgebirgsvegetation am Mount Kenya bei 4200 m. Ausgewachsene Exemplare von *Senecio keniodendron* (links und Mitte) und jüngere Pflanzen von *Lobelia Telekii* (rechts).



vermögen in den südamerikanischen Hochanden von Peru bis Kolumbien Lupinenarten (*Lupinus Weberbaueri* und *alopecuroides*) (Abb. 8), im tropisch-feuchten Osthimalaya die Composite *Saussurea sacra* hervorzubringen (Abb. 9). Aber auch zur Flora der Kerguelen gehört ein derartiges Stamm-Schopfblattgewächs, der berühmte Kerguelenkohl *Pringlea antiscorbutica*, der dort als endemisches Relikt zwischen Tussockgras und torfbildenden Azorellapolstern ebenso gedeiht wie die Espeletien und Senecionen in den Hochgebirgen unter der Äquatorsonne (Abb. 7). Baumförmige Lobelien sind übrigens auch in den asiatischen Tropengebirgen (Ceylon, Nilgiri, Luzon) und auf den Hawaiischen Inseln vertreten<sup>24</sup>.

In einer neueren biogeographischen Schilderung der Kerguelen<sup>25</sup> werden drei Pflanzenbestände unterschieden, das *Pringletum*, das *Acaenetum* und das *Tussockgrasland*. Der Verfasser trifft den Nagel auf den Kopf, wenn er bemerkt, dies sei ein „ensemble, qui évoque les associations des hautes montagnes équatoriales“.

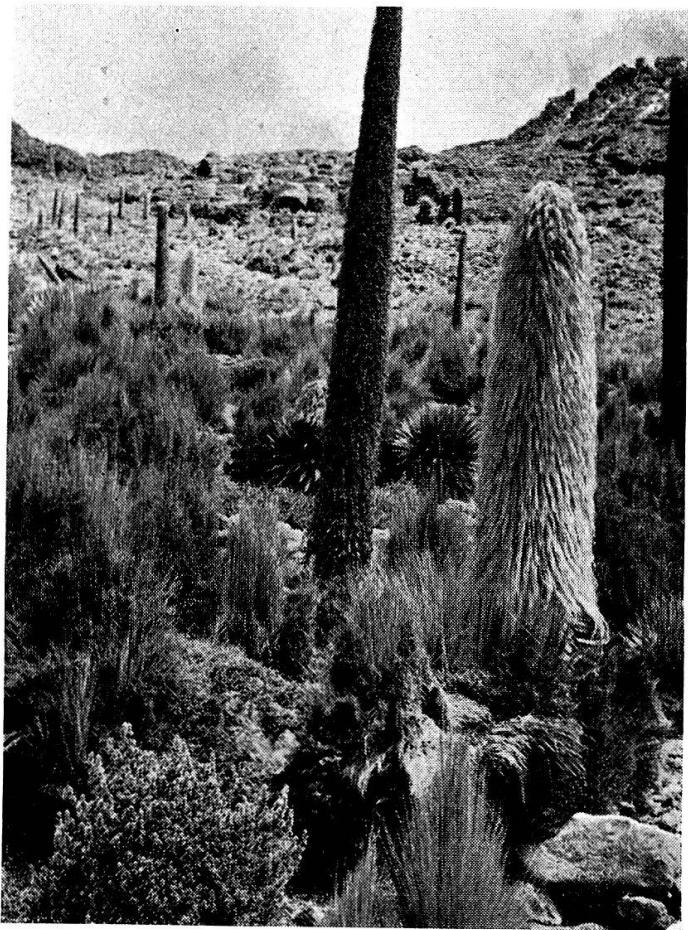


Abb. 6. Hochgebirgsvegetation am Mount Kenya bei 4300 m. Kerzeninfloreszenzen von *Lobelia Telekii*, zum Teil in voller Blüte mit weißen Hüllblättern (rechts), zum Teil abgeblüht und abgetrocknet (Mitte).



Abb. 7. Stamm-Schopfblattpflanzen von *Pringlea antiscorbutica* in der Polsterflur von Azorella Selago auf den Kerguelen. Aus: Schenck; Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln usw. 1905.  
↓

Abb. 8. Junge Blütenkerze von *Lupinus alopecuroides* oder *Weberbaueri*. Pichincha bei Quito (Ecuador), 4200 m.

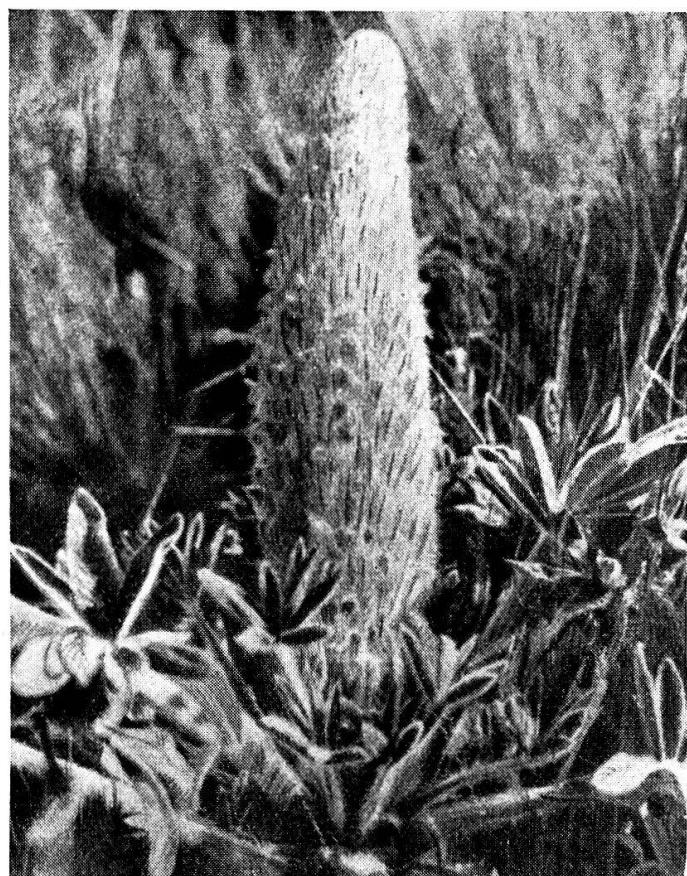


Abb. 9. Hochgebirgsvegetation des feuchten tropischen Himalaja. Junger, in weiße, spinnwebige Wolle gehüllter Blütenstand von *Saussurea sacra* in einem Bestand von *Cassiope tetragona*. Natu La an der Grenze von Sikkim und Tibet, 4200 m.

↓



### 3. Tropische Höhenwälder und die kühlen Regenwälder der Südhemisphäre.

Die Ähnlichkeit der Lebensformen und Vegetationsformen ist aber keineswegs auf die Vegetation jenseits der Waldgrenze beschränkt. Mindestens ebenso groß ist sie zwischen den tropischen Höhenwäldern einerseits, den kühl gemäßigten Regenwäldern von Westpatagonien und Neuseeland andererseits. Für die südamerikanischen Anden sei zunächst auf einige Tatsachen verwiesen: Unter den immergrün belaubten Bäumen der andinen Nebelwälder des Cejagürtels bei 3000 bis 3800 m von Kolumbien bis Ostbolivien finden sich z. B. mehrere Weinmannia-Arten der Familie der Cunoniaceen, die Magnoliaceen *Drimys Winteri* und *Drimys granatensis*, die Loganiacee *Desfontainea spinosa* und die Proteacee *Embothrium coccineum*. Den verschiedenen Weinmannia-Arten des Nebelwaldes, die zum Teil bestandbildend auftreten, so daß J. Cuatrecasas<sup>26</sup> in den Anden Kolumbiens ein Weinmannietum tomentosae und ein Weinmannietum tolimensis unterscheidet, entsprechen im westpatagonischen Regenwald *Weinmannia trichosperma*, in den Regenwäldern Neuseelands *Weinmannia racemosa* und *sylvicola*, andere Arten in den Bergwäldern von Neukaledonien, Neuguinea, Samoa, Fidji, der Sunda-Inseln, der Philippinen, und Madagaskars. *Drimys Winteri*, *Desfontainea spinosa* und *Embothrium coccineum* kommen sogar in der gleichen Art bei 3000 m in den tropischen Anden und am Meeresspiegel in Südchile und Westpatagonien vor, in zwei durch 25 Breitengrade getrennten Arealen. *Drimys*-Arten sind auch Charakterpflanzen des neuseeländischen Regenwaldes und der Nebelwälder Neuguineas. Dünnhalmige Bambuseen der Gattung *Chusquea* durchwirken als Spreitzklammer und in ganzen Dickichten den Nebelwald der tropischen Anden, in gleicher Weise auch den südchilenischen und patagonischen Wald. Die schön gelappten oder gefingerten Blätter der Araliaceen sind auch physiognomisch aus dem Bilde dieser Wälder nicht wegzudenken. Die Gattung *Schefflera* stellt Vertreter ebenso für den neuseeländischen Wald wie für den tropischen Nebelwald Südamerikas, Javas und Neuguineas. Der westpatagonisch-südchilenischen Gattung *Pseudopanax* entsprechen in den bolivianisch-peruanischen Anden *Oreopanax*, in Neuseeland *Nothopanax* und *Pseudopanax*, in den immergrünen Bergwäldern Ost- und Südafrikas die Gattung *Cussonia*. Die von den Taxaceen abgegliederte Gattung *Podocarpus* liefert Leitbäume eben-

so für die Ceja der tropischen Anden (*Podocarpus oleifolius*), für die Bergwälder Nordwestargentiniens (*Podocarpus Parlatorei*), für die Höhenwälder Neuguineas, Javas, Borneos, Ostafrikas und die hygrophilen Wälder Südafrikas, für den westpatagonischen Wald (*Podocarpus nubigena*) und die neuseeländischen Wälder (in den zum Teil waldbildenden Arten *Podocarpus totara*, *Podocarpus Hallii*, *spicatus*, *dacrydioides*, *ferrugineus* und *acutifolius*).

Die echten Baumfarne der Familie der Cyatheaceen sind ähnlich wie *Podocarpus* Leitpflanzen der feuchten Höhenwälder aller tropischen Gebirge, zum Teil bis zur oberen Waldgrenze wie in den Anden. Nicht in Patagonien, aber im neuseeländischen Bereich bis zur Stewart-Insel und zu den Lord-Auckland-Inseln nahe der polaren Baumgrenze gedeihen noch vier Baumfarne, je eine Art aus den Gattungen *Dicksonia*, *Cyathea*, *Alsophila* und *Hemitelia*.

Die austral-antarktische Gattung *Gunnera*, Stauden mit zum Teil riesigen, rhabarberähnlichen Blättern, entsendet Vertreter von Südchile, der Heimat von *Gunnera chilensis*, bis in die Nebelwälder von Kolumbien und Costa Rica, und zwar mehrere Arten, *Gunnera pilosa*, *magellanica* und *chilensis*, von denen *magellanica* an der Waldgrenze Feuerlands ebenso gedeiht wie an der Grenze des Nebelwaldes in Ostperu bei 3500 m, *Gunnera chilensis* nach Cuatrecasas außer in Südchile, wo sie ganze Bestände, sogenannte „Pangales“ bildet, auch in den Bergwäldern Kolumbiens. Andere Arten sind in der Flora des neuseeländischen und tasmanischen Regenwaldes und der tropischen Höhenwäldern von Neuguinea, Hawaii, Ostafrika und Madagaskar zu finden. Neben ihnen stehen Farne der Gattung *Blechnum sect. Lomaria*, die bis über 2 m hohe Stämme entwickeln. Sie zeigen genau dasselbe Verhalten an der oberen Grenze des Tropenwaldes und in Westpatagonien z.B. *Blechnum Moritzianum* in Kolumbien oder Mittelamerika, *Blechnum angustifolium* in Peru und Bolivien, *Blechnum cycadifolium* auf Juan Fernandez, *Blechnum magellanicum* in Patagonien. Auf den Kerguelen gedeiht noch *Lomaria alpina*. Schließlich sei noch der Gattung *Fuchsia* gedacht. *Fuchsia magellanica*, die im patagonisch-feuerländischen Regenwald fast das ganze Jahr zu blühen vermag, hat W. Koeppen veranlaßt, dem dortigen hochozeanischen Klimatyp den Namen Fuchsienklima zu geben. Viel zahlreichere schön blühende Arten finden sich als Bodensträucher und Epiphyten in den tropischen Kordilleren, in den feuchten Höhenwäldern und noch über der Wald-

grenze. Zwei Arten, *Fuchsia excorticata* und *Colensoi* gehören auch zum Unterwuchs des neuseeländischen Regenwaldes.

Von den zahlreichen Epiphyten dieser kühlen Regenwälder ist vor allen Dingen der Familie der Hautfarne (*Hymenophyllaceen*) zu gedenken. Die ganze Familie ist auf die Feuchtwälder der Tropen und der Südhalbkugel beschränkt und spielt mit den äußerst zarten, an ewige Luftfeuchtigkeit angepaßten Wedelchen eine große Rolle in den Berg- und Nebelwäldern der Tropen, ebenso aber auch mit zahlreichen Arten in den Regenwäldern Patagoniens, Feuerlands und Neuseelands. Im winterkalten Europa hat das Geschlecht *Hymenophyllum* nur mit ganz wenigen Arten im euozeanischen Westen, in Irland, Schottland und Westnorwegen (*Hymenophyllum peltatum*) und mit *Hymenophyllum tunbridgense* an wenigen lokalklimatisch bevorzugten Örtlichkeiten in den deutschen Sandsteingebirgen Standorte gefunden. Dabei wird *Hymenophyllum tunbridgense* auch für Stewart-Island im Süden von Neuseeland, *Hymenophyllum peltatum* für Felsstandorte auf den Kerguelen verzeichnet.

Die große Verwandtschaft der patagonischen und neuseeländischen Wälder, die bekanntlich durch die waldbildenden Arten der Südbuchen (*Nothofagus*) noch besonders unterstrichen wird, ist in der pflanzengeographischen Literatur schon reichlich diskutiert worden. Die vorstehenden Tatsachen haben uns darüber hinaus belehrt, daß ebenso enge Beziehungen ökologischer, zum Teil aber auch floristischer Art zu den Höhenwäldern der Tropen bestehen.

Es wäre besonders verlockend, dieser Beziehung im pazifischen Raum von den Lord-Auckland-Inseln über Neuseeland nach Neuguinea und den Malayischen Inseln bis Nordborneo und zu den Philippinen genauer auch graphisch nachzugehen. Bei der mangelhaften Kenntnis von Neuguinea ist dies vorläufig nur ganz roh möglich. Für Neuseeland verdanken wir G. E. Du Rietz<sup>27</sup> ein Vegetationslängsprofil (Abb. 10) bei dessen Betrachtung nur noch zu bedenken ist, daß darin die Abstufung von West nach Ost, von den hochmaritimen Mischwäldern im Westen über die maritim-subkontinentalen *Nothofagus*-Wälder im Innern zu dem östlichen Grasland nicht dargestellt werden konnte. Der tropische Regenwald ist in erstaunlicher Üppigkeit noch auf der Nordinsel Neuseelands bis zu wenigen Hundert Metern Meereshöhe entwickelt und keilt erst bei  $36\frac{1}{2}^{\circ}$  südlicher Breite aus. L. Diels<sup>28</sup> sagt von ihm: „Es

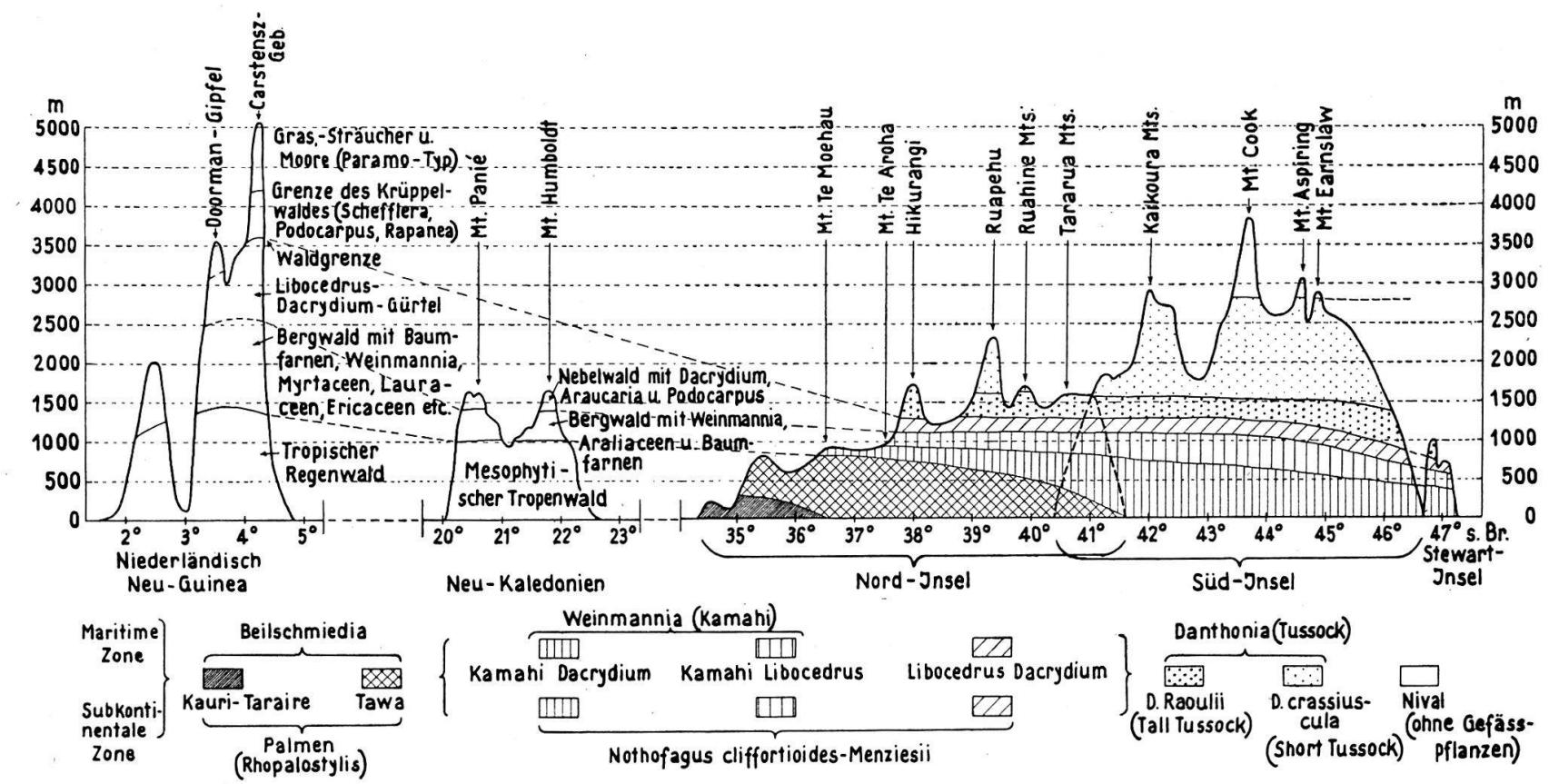


Abb. 10. Vegetationsprofil von Neuseeland (nach G. E. Du Rietz) über Neukaledonien nach Neuguinea.

ist ein echter Regenwald mit Lianenfülle und reichem Epiphytenwuchs, ein Wald, tropischer nach seinem Wesen als in irgendeinem Lande von ähnlich hoher Breite, tropisch, ob man seine Lebensformen betrachtet oder ob man vom systematischen Charakter sich leiten lässt. Winter und Sommer bleibt sein Bild fast das gleiche. Er ist immergrün, kein einziges winterkahles Gewächs ist in seinem Bestande bekannt.“ Die Bezeichnung „Kauri-Taraire-Wald“ von Cockayne<sup>29</sup> bezieht sich auf die Leitbäume, den Kauriharz liefernden Nadelbaum *Agathis australis* und die Lauracee *Beilschmiedia taraire*. Der subtropische Regenwald („Tawa-Wald“), der neben *Beilschmiedia tawa* noch Palmen der Gattung *Rhopalostylis* und Liliaceenbäume (*Cordyline australis*, Gattung *Astelia-Collospermum*) enthält und mit seinen starken Epiphytismus ebenfalls noch recht tropisch wirkt, reicht bis zur Südinsel bei  $41\frac{1}{2}^{\circ}$ . Es folgen südwärts beziehungsweise über den Tropenwäldern die gemäßigten Wälder in drei Höhenstufen, die zum Teil durch die immergrünen *Nothofagus*-Arten (subkontinentaler Bereich), zum Teil durch *Weinmannia racemosa* („Kamahi“) und durch die Nadelhölzer *Libocedrus* und *Dacrydium* (maritime Regenwälder) charakterisiert werden. Im ganz feuchten Westen, wo schon *Metrosideros lucida* („Southern Rata“) bestandbildend auftritt, ähnlich wie an der südpolaren Waldgrenze auf den Lord-Auckland-Inseln, und wo Baumfarren bis dicht an die Gletscherfronten der Fjordgletscher vordringen, ist die oberste Waldstufe von *Librocedrus Bidwillii* („Kaikawaka“) und *Dacrydium biforme* gebildet, im Innern dagegen von den *Nothofagus*-Arten *Nothofagus cliffortioides* und *Menziesii*.

Dieses Profil lässt sich, wie es in Abb. 10 geschehen ist, ohne Schwierigkeit über Neukaledonien nach Neuguinea fortsetzen. Für Neukaledonien, das bis gegen 1700 m Höhe ansteigt, verdanken wir A. U. Dänicker<sup>30</sup> eine gute Schilderung der Vegetationsverhältnisse. Im mesophilen Wald der unteren Hänge, der eine deutliche Etagierung zeigt, ist unter anderen *Beilschmiedia lanceolata* typisch, sind verschiedene Palmen eingestreut und war früher vor der künstlichen Ausrottung *Agathis lanceolata* zu finden. Etwa bei 1000 m nehmen die Araliaceenbäume (*Schefflera*) überhand und höher oben folgen die Bergwälder mit *Weinmannia* und *Cononia* und verschiedenen Baumfarne, also die Fortsetzung des Kamahigürtels von Neuseeland. Erst in den allerhöchsten Lagen um 1500 m bei höchster Luftfeuchtigkeit in der Nebelstufe, treten Nadelhölzer der Gattungen *Araucaria*, *Podocarpus* und *Dacrydium* auf.

In Neuguinea steigen diese Höhenstufen noch weiter an und wird im vergletscherten, 5040 m hohen Carstenszgebirge die eigentliche Hochgebirgsstufe erreicht. Für diesen westlichen niederländischen Teil der Insel verdanken wir die Kenntnis der Vegetation vorwiegend H. J. Lam<sup>31</sup> für das Doormangebirge, und van Steenis, dem Bearbeiter der Sammlung der Colijnschen Erstbesteigungsexpedition von 1936, für die höchsten Teile<sup>32</sup>. Bei 1000 bis 1500 m geht der Tieflandwald in Bergwald über, von etwa 2000 m an bilden die Nadelhölzer *Podocarpus imbricata*, *Libocedrus papuana*, *Dacrydium elatum* und *Phyllocladus*, alles südhemisphärische, nach Neuseeland weisende Verwandtschaften, mächtige Bäume. Der von ihnen gebildete Nebelwald endigt am Doormangipfel bei 2800 bis 3200 m. Im Carstenszgebirge hört der geschlossene, hochstämmige Wald erst bei 3600 m auf, aber ein Krüppelwald von 3 bis 4 m Höhe und mit Stammdicken von 20 cm (mit Schefflera, Baumfarnen, Rapanea und Podocarpus) reicht sogar noch bis 4100 bis 4200 m. Im Strauchgürtel der Höhen mischen sich mit den südhemisphärischen Holzarten die ersten nordhemisphärischen Typen (*Rhododendron*, *Quercus*, *Vaccinium*), ebenso wie in den Grasfluren und Mooren darüber, die ganz den Typus der immerfeuchten, äquatorialen Paramos tragen.

#### 4. Die südpolare Waldgrenze und die tropische Höhengrenze des Waldes.

Südlich von Neuseeland sind die letzten Wälder, die die antarktische Waldgrenze bilden, auf den Lord-Auckland-Inseln zu finden. Diese Wälder sind von Lebensformen und Gattungen gebildet, die ebenso an der oberen Grenze der Tropenwälder unter dem Äquator stehen könnten. Der bestandbildende Myrtaceenbaum *Metrosideros lucida* gehört einer ausgesprochen westpazifischen Gattung an, die auf allen höheren Gebirgen der tropisch-pazifischen Inseln Arten hat und an der Baumgrenze in Java als Lebensform von *Vaccinium varingifolium*, in Südamerika von *Eugenia*-Arten vertreten wird. *Leptospermum scoparium* (Myrtaceen), einem besenförmigen Baumstrauch der Stewart-Insel, entspricht an der Waldgrenze in Java *Leptospermum javanicum*. Der in die subantarktischen Metrosideroswälder eingestreute groß- und filzig-beblätterte Compositenbaum *Olearia Layllii* erinnert sehr stark an verzweigte Baumsenecionen ostafrikanischer Gebirge oder an die weißwollig beblätterte *Anaphalis javanica* der javanischen Gipfel. Und von den antarktischen Araliaceenbäumen der Gattungen *Nothopanax*,



Abb. 11. Tropischer Höhen- und Nebelwald an seiner oberen Grenze bei 3600 m. Ostabfall der bolivischen Hochkordillere in der Provinz Inquisivi. Hintergrund: Cordillera Quimzacruz. Bestandbildende Bäume: Weinmannia fagaroides, Clethra obovata, Persea negracotensis, Oreopanax Rusbyi, Clusia Pseudomangle, Rapanea spec. usw.

Pseudopanax und Schefflera entsprechen die groß- und saftigbeblätterten handfiedrigen Arten *Schefflera digitata*, *Nothopanax Colensoi* und *arboreum* den Araliaceenbäumen der tropisch-andinen oder neu- guineischen Waldgrenze. Was für die Bäume gilt, lehren auch die zahlreichen Sträucher an und über der Waldgrenze. Der Epacridae *Leucopogon Fraseri* der subalpinen Stufe Südneuseelands steht *Leucopogon javanicum* auf den Hochgebirgen Indonesiens gegenüber, den beiden subantarktischen Gaultherien (Ericaceen) *Gaultheria antipoda* und *perplexa* entsprechen javanische, melanesische und andine Hochgebirgsarten, und die immergrünen und myrtenähnlich beblätterten Rubiaceensträucher der Gattung *Coprosma*, die im Gebiet von Neuseeland 41 Arten entfaltet, ist auf allen westpazifischen Inselgebirgen, auf den Hawaiischen Inseln mit 17 Arten, mit einzelnen noch in Neuguinea, Java und Borneo vertreten<sup>33</sup>.

Bei den Bäumen an der oberen Waldgrenze der Tropen ist nicht nur die derbe, lederige, immergrüne Belaubung typisch, die sie nach H.

Brockmann-Jerosch<sup>34</sup> unter die Hartlaubgehölze oder „Durilignosae“, nach der Auffassung des Verfassers besser unter die Lorbeerhölzer („Laurilignosae“) einreihen läßt, sondern vielfach auch eine besondere, keineswegs allen Laurilignosae eigentümliche Form der Kronenbildung und Belaubung (Abb. 11, 12, 13). Die Baumkronen sind meist bauschig kugelig mit glatter, wie vom Gärtner geschnittener Oberfläche, die fast an Windscherung erinnert. Sie hat damit aber nichts zu tun, wie schon aus der gleichmäßigen Wölbung der Kronenoberfläche hervorgeht. Das immergrüne Lauf steht so dicht, daß es nur sehr wenig Licht in das Innere der Krone dringen läßt. Es bildet oft nur eine peripherie Schicht von 1 bis 2 dm, worunter völlig unbelaubte Äste folgen, an denen dann um so reichlicher die weißen Bärte von *Usnea barbata*, in der Neuen Welt auch von *Tillandsia usneoides*, Platz finden können (Abb. 13). Die Krone ist eine Art Schirmkrone, aber ganz anders als bei den Schirmbäumen des Akazientypus. Diese besondere Lebensform der tropischen Nebelwaldbäume möchte ich vorläufig als „Kugelschirmbaum“ bezeichnen. In den Nebelwäldern von Neuguinea nimmt sogar der Nadelbaum *Libocedrus papuana* diese Kronenform an, weshalb ihm H. J. Lam den Namen „Schirmbaum“ zulegt (a.a.O. 1924). Bilder von den Ratawäldern der Lord-Auckland-Inseln (Metro-



Abb. 12. Hochfläche des Lukwangule, Ulugurugebirge, Ostafrika. Nebelwald der Hänge und Schluchten, mit Grasfluren der trockeneren Kuppen wechselnd. 2500–2600 m.



Abb. 13. Rand des Nebelwaldes auf der Hochfläche des Lukwangle, Ulugurugebirge, Ostafrika. 2600 m. Kugelschirmäume mit der dichten Belaubung der äußeren Kronenschicht, unter der die kahlen, mit *Usnea barbata* behangenen Äste hervorschauen. Leitarten: *Xymalos ulugurensis*, *Polyscias Stuhlmannii*, *Podocarpus ulugurensis*, *Pygeum africanum*, *Syzygium cordifolium*, *Pittosporum Goetzei*, *Rapanea*, *Myrica*, *Garcinia*, *Gymnosporia*, *Philippia usambarensis*.

sideros lucida) zeigen dieselbe Lebensform auch von der Subantarktis. Wenn auch dort schon häufiger und mit mehr Berechtigung auf die Rolle des Windes hingewiesen wurde, der zuletzt den Wald in geschützte Schluchten zurückdrängt, so ist die Kronenform der Bäume doch keineswegs nur der Windwirkung zuzuschreiben. Sonst müßte man wie bei den windgeschorenen Bäumen der Meeresküsten sowohl eine einseitige Kronenbildung als auch eine Anschmiegeung an die windabschirmenden Hindernisse erkennen, was aber nicht der Fall ist. Es handelt sich vielmehr um eine Anpassungsform an den besonderen Klimacharakter, wenn wir auch die Zusammenhänge im einzelnen ohne ökologische Studien am Objekt noch nicht durchschauen können.

Auch diese Lebensform unterstreicht die Ähnlichkeit der Vegetation und der Lebensbedingungen an der subantarktischen Waldgrenze und an der tropischen Höhengrenze des Waldes. Anderseits zeigt uns diese Ähnlichkeit um so deutlicher den großen ökologischen Unterschied der nordpolaren und südpolaren Waldgrenze, auf

den schon H. Brockmann-Jerosch stark hingewiesen hat<sup>34</sup>, nachdem ältere Autoren aus den so ganz anderen Verhältnissen schließen wollten, daß es eine klimatische Waldgrenze in der Antarktis überhaupt nicht gibt. Es spricht einiges dafür, daß auch bei der antarktischen Waldgrenze ebenso wie bei der tropischen die Frostwechselhäufigkeit eine bedeutende Rolle spielt (siehe unten!).

### 5. *Die Blumenvögel.*

Die aufgezeigten ökologischen Beziehungen erstrecken sich auch auf die Tierwelt. Nur am Beispiel der blütenbestäubenden Vögel, der Kolibris der Neuen Welt und der altweltlichen Honigvögel sei dies gezeigt. In den bolivischen Cordilleren beobachtete ich Kolibris bis über die Schneegrenze bei 5400 m und zwar nicht nur verflogene, sondern in regelrechter Biozönose mit ihren Vogelblumen stehende Exemplare<sup>35</sup>. Von unserem nordhemisphärischen Blickpunkt aus erscheinen die Kolibris und Honigvögel als ausgesprochene Tropentiere. Denn nur in Nordamerika gehen einige Trochiliden in höhere nördliche Breiten (z. B. nach Alaska und den Großen Seen), aber doch nur als Zugvögel im Sommer. Demgegenüber ist zweierlei festzuhalten. Schon innerhalb der Tropen haben die blumenbestäubenden Vögel ihre Hauptverbreitung nicht im Tiefland, sondern im Gebirge. Ihr bester Erforscher O. Porsch, schreibt darüber: „Die Abhängigkeit der tropischen Blumenwelt vom Blumenvogel spricht sich sowohl in ihrer Flächen- wie Höhenverbreitung auf der Erde aus. Hochwertige Vogelblumen sind in ihrer Verbreitung streng auf das Gebiet hochwertiger Blumenvögel beschränkt. In der Neuen Welt nimmt ihre Artenzahl mit der Erhebung über dem Meeresspiegel ebenso zu wie die Artenzahl der Kolibris. Costa Rica, bekanntlich das kolibrreichste Gebiet des amerikanischen Festlandes, war für mich in dieser Beziehung besonders lehrreich<sup>36</sup>.“ Aber vom Standpunkt der Südhalbkugel ist das ganze Geschlecht der Kolibris keineswegs tropisch zu nennen. Schon E. Werth<sup>37</sup> hat festgestellt, daß die Ornithophilie südlich der Tropen durch die ganze südliche gemäßigte Zone und weiter bis zur südlichen Baumgrenze reicht, während auf der Nordhalbkugel die Verbreitung der Nectariniiden schon längs einer Linie von Senegambien über Kordofan, Nubien, Palästina, Belutschistan, Nepal, Siam, Philippinen Halt macht. Auf der Südhalbkugel ist das weite polwärtige Vordringen aber nur

möglich durch die frostarmen, ozeanischen Waldklimate, die einzelnen Gewächsen fast das ganze Jahr über zu blühen gestatten. Kolibris treten als Bestäuber der Fuchsien ebenso in Patagonien wie in den Tropen auf. Die gleichen vogelblütigen Bäume *Desfontainia spinosa* und *Embothrium coccineum* werden in Westpatagonien und in den tropischen Bergwäldern Boliviens bei 3900 m auch von den gleichen Kolibriarten bestäubt. Dasselbe gilt von den Honigvögeln der Alten Welt. Auf den Lord-Auckland-Inseln südlich von Neuseeland tritt als Bestäuber des waldbildenden Baumes *Metrosideros lucida* der Honigvogel *Anthornis melanura* auf, neben einer zweiten Meliphagide. *Metrosideros*-arten werden aber auch auf der Tropeninsel Tahiti von Honigvögeln bestäubt<sup>38</sup>. Dieses Verhalten der Blumenvögel kann uns aber nach den obigen Feststellungen nicht Wunder nehmen. Denn das Klima von Westpatagonien (Evangelistas im Jahresmittel + 6,3° Celsius; Januarmittel + 8,6° Celsius, Julimittel + 4,1° Celsius) und ebenso das der Lord-Auckland-Inseln gleicht dem ewigen Frühling der tropischen Gebirge mit seinem ganzjährigen Blühen und Wachsen.

## 6. Ostafrikanisch-südafrikanisches Landschaftsprofil.

Auch für tiefere Stufen des tropischen Landschaftsprofils könnte man den Vergleich mit den höheren Breiten der Südhalbkugel durchführen. Dafür nur ein Beispiel: In Ostafrika sind in Höhen von etwa 2000 m auf den verschiedenen Binnenhochländern mit mittlerer Feuchtigkeit Höhensavannen entwickelt, die ich z.B. für das Iringahochland der Landschaft Uhehe näher geschildert habe<sup>39</sup>. Die Höhensavannen gliedern sich dort topographisch in drei Standortseinheiten oder Biotope: die offenen, nur von vereinzelten Krüppelbäumen (besonders *Protea*) durchsetzten Grasflächen, die von immergrünem Feuchtwald eingenommenen Talschluchten und die ebenfalls mit immergrünen, kreisrunden Waldbosketts bestandenen Termitenhügel. Den ganzen Landschaftstyp dieser „Termiten-Schluchtwald-Savannen“ fand ich 24 Breitengrade weiter südlich in Natal im Hinterland von Durban getreuestens wieder, dort aber in ganz geringer Meereshöhe (Abb. 14). Dieselben, vorwiegend von *Themeda triandra* und von einzelnen Proteabäumen durchsetzten Grasflächen, dieselben Schluchtwälder mit *Podocarpus*, *Myrsine africana*, *Cussonia arborescens* usw., dieselben auf Termitenhügeln vermutlich derselben Art gedeihenden Waldflecken. Die Über-

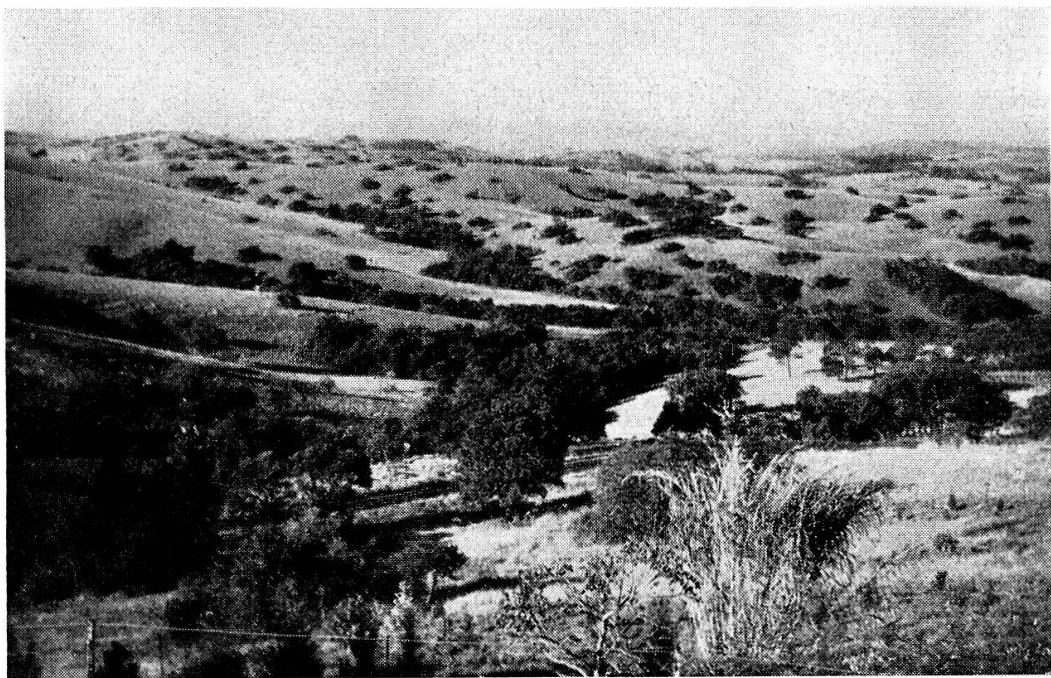


Abb. 14. Termitensavanne im Grasland Südafrikas. Das von *Themeda triandra* getragene Grasveld ist entlang den Bachläufen von immergrünen Gehölzstreifen (Schluchtwald) und auf den offenen Flächen von kleinen, kreisrunden, auf Termitenbauten stehenden Flecken immergrünen Waldes durchsetzt. Field Hill im Hinterland von Durban, Natal.

einstimmung war bei der großen Entfernung (2500 km) eine verblüffende. Aber sie ist verständlich, denn auch das Klima des Küstengürtels von Natal ist ausgesprochen ozeanisch und thermisch dem der tropischen Höhen vergleichbar. Beträgt doch an der dortigen Küste trotz der Breite von 30° die Tagesschwankung der Temperatur nur 6 bis 7° Celsius. Dasselbe zeigt ein Vergleich der tropisch-ostafrikanischen Höhenwälder mit dem subtropischen Regenwald des Knysna Forest an der Südküste des Kaplandes. Der Botaniker D. F. Burtt<sup>40</sup> hat dies erkannt, wenn er 1938 schreibt: „The same type of evergreen rain-forest met with at approximatlly sealevel in the Cape Province of South Africa occurs also near the equator some 2500 miles further north, but at an altitude of 7000 to 9000 feet; some of the same species and most of the same families and genera range through the whole distance.“ Er irrt jedoch, wenn er diese Kompensation von Meereshöhe und geographischer Breite für die Beziehung zwischen der tropischen und temperierten Zone generalisiert. Denn von Ostafrika nordwärts würde dieses Verhältnis durchaus nicht gelten.

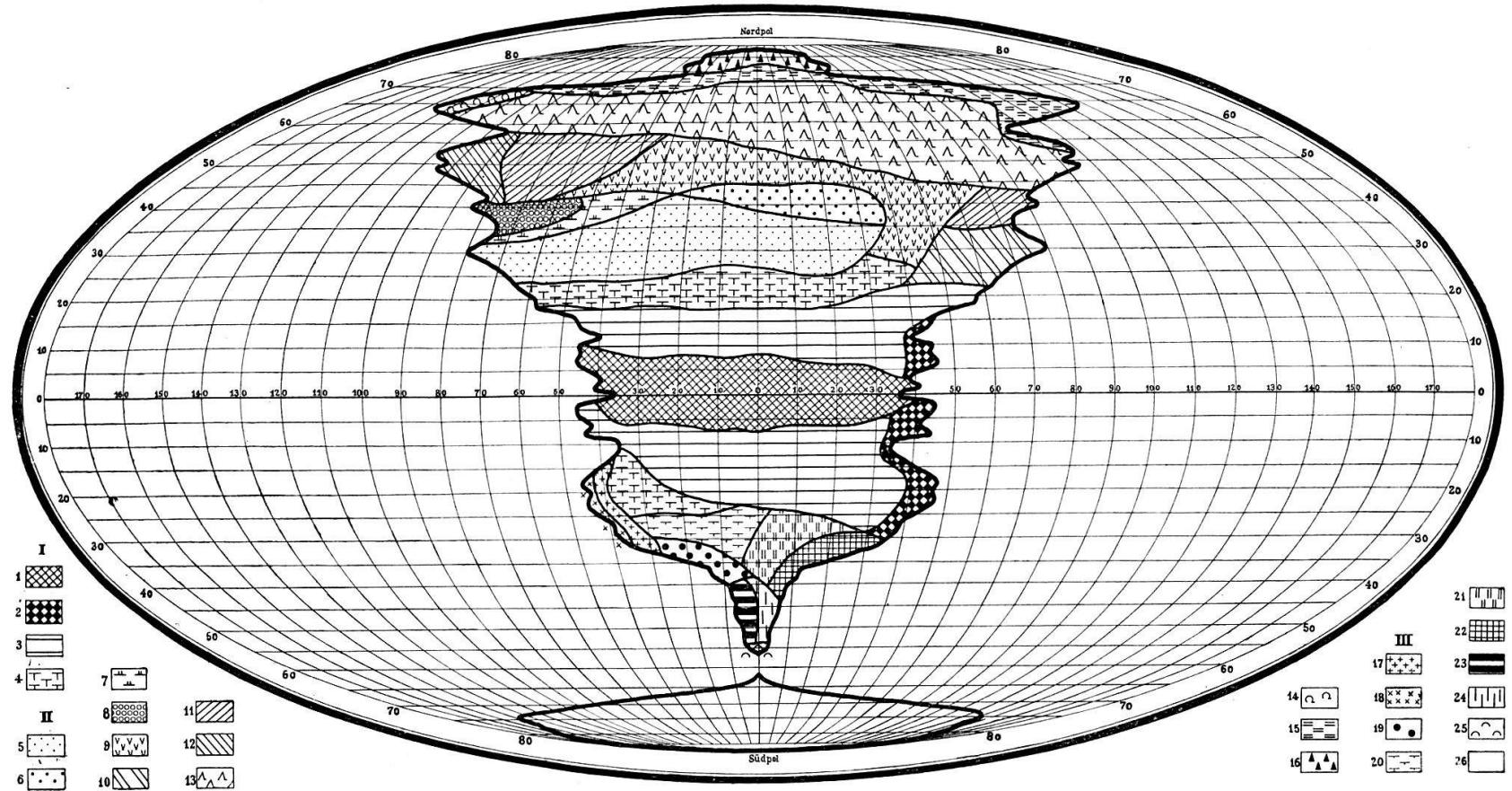


Abb. 15. Die klimatischen Vegetationsgürtel der Erde, dargestellt auf dem Durchschnittskontinent.

## *7. Klimatypen und Land-Wasser-Verteilung der beiden Halbkugeln.*

Wir kommen zu den Folgerungen aus den kennengelernten Tatsachen. In den höheren Breiten der nördlichen Halbkugel haben wir keine Klimate, keine Vegetationsformen und keine Landschaften, die wir mit denen der tropischen Gebirge auch nur annähernd in Vergleich setzen könnten. Dort liegen außerhalb der Tropen die großen Landmassen Eurasiens und Nordamerikas, die das kontinentale Klima der nördlich gemäßigten Breiten erzeugen. Es sind besonders die winterkalten Klimate, die wir als Tundrenklima, als boreales Nadelwaldklima und als warmgemäßigte Klima der Laub- und Mischwälder bezeichnen. In den gleichen Breiten haben wir auf der Südhalbkugel nur ganz wenig Festland, statt dessen den großen Wasserring rings um die Erde. In dem Kärtchen Abbildung 15 ist die relative Verteilung von Wasser und Land für die verschiedenen Breiten, wie sie früher E. Obst<sup>41</sup> auf Grund der Flächenberechnung von A. Baldit in seiner „Morphographischen Kurve“ dargestellt hat, in flächentreuer Projektion in einem „Durchschnittskontinent“ wiedergegeben und versucht worden, die Verteilung der Klimatypen auf der Nord- und Südhalbkugel flächentreu in den betreffenden Breiten und in der charakteristischen Lage zueinander

---

Abb. 15. Erklärung der Zeichen:

I. Tropische Klimate:

1. Äquatoriales Regenwaldklima; 2. Tropisches Regenwaldklima mit passatischen Steigungsregen; 3. Klima der tropischen Savannen (Feuchtsavannen) und regengrünen Wälder; 4. Klima der tropischen Dornsteppen und Dornwälder.

II. Außertropische Klimate der Nordhalbkugel:

5. Heißes Wüstenklima; 6. Klima der kalten Binnenwüsten; 7. Klima der subtropisch-wintergrünen Steppen; 8. Sommerheißes Winterregenklima; 9. Winterkaltes Grassteppenklima; 10. Sommerheißes, feuchtes Monsunklima mit Lorbeerwäldern; 11. Klima der sommergrünen Wälder; 12. Klima der ozeanischen sommergrünen Fallaub- und Lorbeerwälder; 13. Boreales Nadelwaldklima; 14. Boreales Birkenwaldklima; 15. Subarktisches Tundrenklima; 16. Klima der arktischen Kältewüsten.

III. Außertropische Klimate der Südhalbkugel:

17. Klima der südhemisphärischen Küstenwüsten; 18. Wüstenklima mit Garua; 19. Südhemisphärisches Winterregenklima; 20. Subtropisches Dornsteppenklima (Karru, Monte); 21. Südhemisphärisches subtropisches Graslandklima; 22. Subtropisches Regenwaldklima; 23. Kühltemperiertes Regenwaldklima; 24. Patagonisch-neuseeländisches Steppenklima; 25. Subantarktisches Klima (Tussock-Grasland und -Moor); 26. Antarktisches Inlandesklima.

zu zeichnen. Im Gegensatz zu den bisherigen Klassifikationen der Klimatypen und ihrer kartographischen Darstellung, die versuchen, die Klimate der Nord- und Südhalbkugel soweit wie möglich zusammenzufassen, haben wir eine gewisse Zurückhaltung gewonnen in dem Vergleich der Klimate der beiden Hemisphären. Wohl lassen sich innerhalb der Tropen die nord- und südhemisphärischen Klimate ohne weiteres vergleichen, wie ja auch die Land- und Wasserverteilung innerhalb der Tropen eine symmetrische ist. Aber schon in den Subtropen sollte man darauf verzichten, Klimatypen, die durch Zahlenwerte im Sinne von Koeppen oder Thornwaite definiert und abgegrenzt sind, für beide Halbkugeln gemeinsam aufzustellen. Noch mehr gilt dies für die gemäßigte und subpolaren Breiten. Dem Klima-, Vegetations- und Landschaftstyp der subtropischen Dorn- und Sukkulantensteppe, für den man in Südafrika den Namen Karoo, in Südamerika den Namen Monte oder Chañarsteppe gebraucht, kann man wohl auf der Nordhalbkugel noch zur Not die Mezquiteformation Mexikos und Arizonas an die Seite stellen. Aber schon die südhemisphärischen Grasländer, das südafrikanische Veld, die argentinische Pampa und die Grasländer von Südostaustralien, die man zu einem Typ zusammenfassen kann, haben kein Gegenstück auf der Nordhalbkugel. Auch das Regenwaldklima von Patagonien und Neuseeland oder das Klima der patagonischen Steppe, dem das der neuseeländischen Tussock-Trockensteppe entspricht, oder das der subantarktischen Inseln, ist ausschließlich südhemisphärisch. Umgekehrt fehlt der Südhalbkugel die Tundra völlig, ebenso der boreale Nadelwald. Denn die Araucarien-Reliktwälder Chiles oder die Libocedrus-Dacrydiumwälder Neuseelands sind klimaökologisch etwas ganz anderes und nur in tropischen Gebirgen wiederzufinden, wo z.B. in Neuguinea die „Schirmkronenbäume“ von Libocedrus sich völlig dem Typus der immergrünen Schirmkronen der Laubbäume angleichen. Die südhemisphärischen Podocarpuswälder, vielfach recht breitnadelig belaubt, oder gar Phyllocladus, stehen ökologisch den Lorbeerwäldern nahe. Sommergrüne Laubwälder aber kennt die Südhalbkugel nur in den kleinen Arealen der laubwerfenden Nothofaguswälder von Chile-Patagonien und Tasmanien. Dem Verfasser erscheint es notwendig, bei einem weiteren Ausbau der Klimaklassifikation diesen Unterschied der beiden Halbkugeln zur Geltung zu bringen, wie es in Abbildung 15 provisorisch geschehen ist.

## 8. Das Vegetationsprofil vom Nordpol zum Südpol.

Die dreidimensionale Anordnung der Erscheinungen erfordert aber daneben noch eine aufräumliche Darstellung in einem Profil vom Nord- zum Südpol. Es ist nicht möglich, in einem einzigen Profil die auf der Erde vorkommenden vertikalen Vegetationsabstufungen zur Darstellung zu bringen. In vereinfachter Weise gelingt dies aber, wenn wir uns auf Klima gleichen Feuchtigkeitsgrades beschränken. In dem Profil Abbildung 16 ist ein solcher Versuch für die immerfeuchten Vegetations-

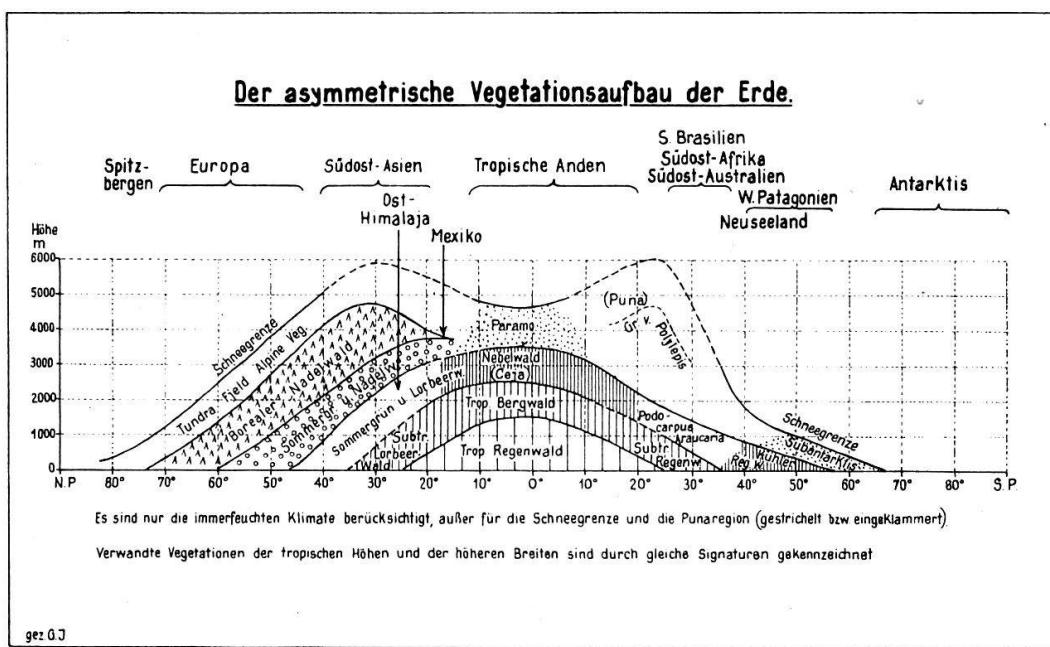


Abb. 16. Die Verteilung der immerfeuchten Vegetationstypen der Erde, dargestellt in einem Vegetationsprofil vom Nordpol zum Südpol.

typen der Erde gemacht. Wir sehen daraus, daß die spezifisch nordhemisphärischen Vegetationstypen, Tundra, borealer Nadelwald und, wenn wir von den kleinen Vorkommen in Chile und Tasmanien absehen, auch der sommergrüne Wald auf die nördliche Halbkugel beschränkt sind. Schon die Tundra verändert ihren Charakter, wenn wir sie südwärts über die Waldgrenze fortzusetzen versuchen. Sie geht in den Typ des skandinavischen Fjeld, das an Birkenwälder grenzt, und der schottischen Highlands und weiter in die noch stärker veränderte alpine Vegetation über. Die Nadelwälder der Nordhalbkugel, die in Innerasien und im westlichen Nordamerika weit über 4000 m aufsteigen, keilen gegen die Tropen aus, vor allem im Himalaya, in Hinterindien und in Mexiko (von gewissen *Pinus*-wäldern innerhalb der Tropen, in Ostindien

und in Mittelamerika abgesehen). Eine Projektion der Vegetations- und Klimatypen der Nordhalbkugel auf die tropischen Höhen ist nicht möglich. Wohl aber können wir die tropische Höhenstufung auf die höheren Breiten der Südhalbkugel projizieren. Es besteht eine enge Verwandtschaft zwischen dem tropischen Bergwald und den subtropischen Regenwäldern Südbrasiliens, Südafrikas, Ostaustraliens und Neuseelands. Die Verwandtschaft der tropischen Nebelwälder mit den Regenwäldern der Südhalbkugel zwischen 35 und 55° Breite haben wir oben aufzuzeigen versucht, ebenso die ökologische Verwandtschaft zwischen der Vegetation der tropischen Hochgebirge und der Subantarktis.

### *9. Die Gliederung der Nordpolar- und Südpolarkalotten.*

Und noch eine dritte graphische Veranschaulichung sei gestattet, ein Vergleich der nördlichen und südlichen Polarkalotte (Abb. 17), der die bekannte spiegelbildliche Verteilung von Wasser und Land in den hohen Breiten unterstreicht. Zu diesem Zwecke sind in dem Raum zwischen den Polen und den 30. Breitengraden drei Grenzlinien eingetragen, die polare Palmengrenze, die ganz roh als ein Ausdruck der Grenze zwischen subtropischen und gemäßigten Breiten angesehen werden möge, die polare Waldgrenze als angenäherte Grenze der Polarklimate, und die Grenze der Gebiete, in denen sich die Schneegrenze auf weniger als 300 m Meereshöhe senkt, um damit eine Abgrenzung innerhalb der Polarkalotten vorzunehmen.

Die Palmengrenze liegt auf beiden Halbkugeln ungefähr in gleicher Breite, wobei aber auch beachtet werden muß, daß der Klimacharakter, dem sie jeweils unterliegt, stark wechselt und daß auch ganz verschiedene Palmengattungen und -arten die Grenze bilden. Dagegen liegt bekanntlich die polare Baumgrenze auf der Nord- und Südhalbkugel in ganz verschiedener Breite, was bereits H. Brockmann-Jerosch (a.a.O.) ,an dessen Darstellung wir uns mit kleinen Abweichungen gehalten haben, genügend hervorgehoben hat. Sie ist auf der Nordhalbkugel durch die sommerlich erwärmten Landflächen weit polwärts bis 70° Breite vorgeschoben, allerdings im Bereich der Ozeane, besonders der Kaltwassergebiete auch bis fast 50° Breite zurückgedrängt, während sie auf der Südhalbkugel im Mittel bei etwa 50° Breite gelegen ist. Eine Senkung der Schneegrenze bis zum Meeresspiegel scheint es

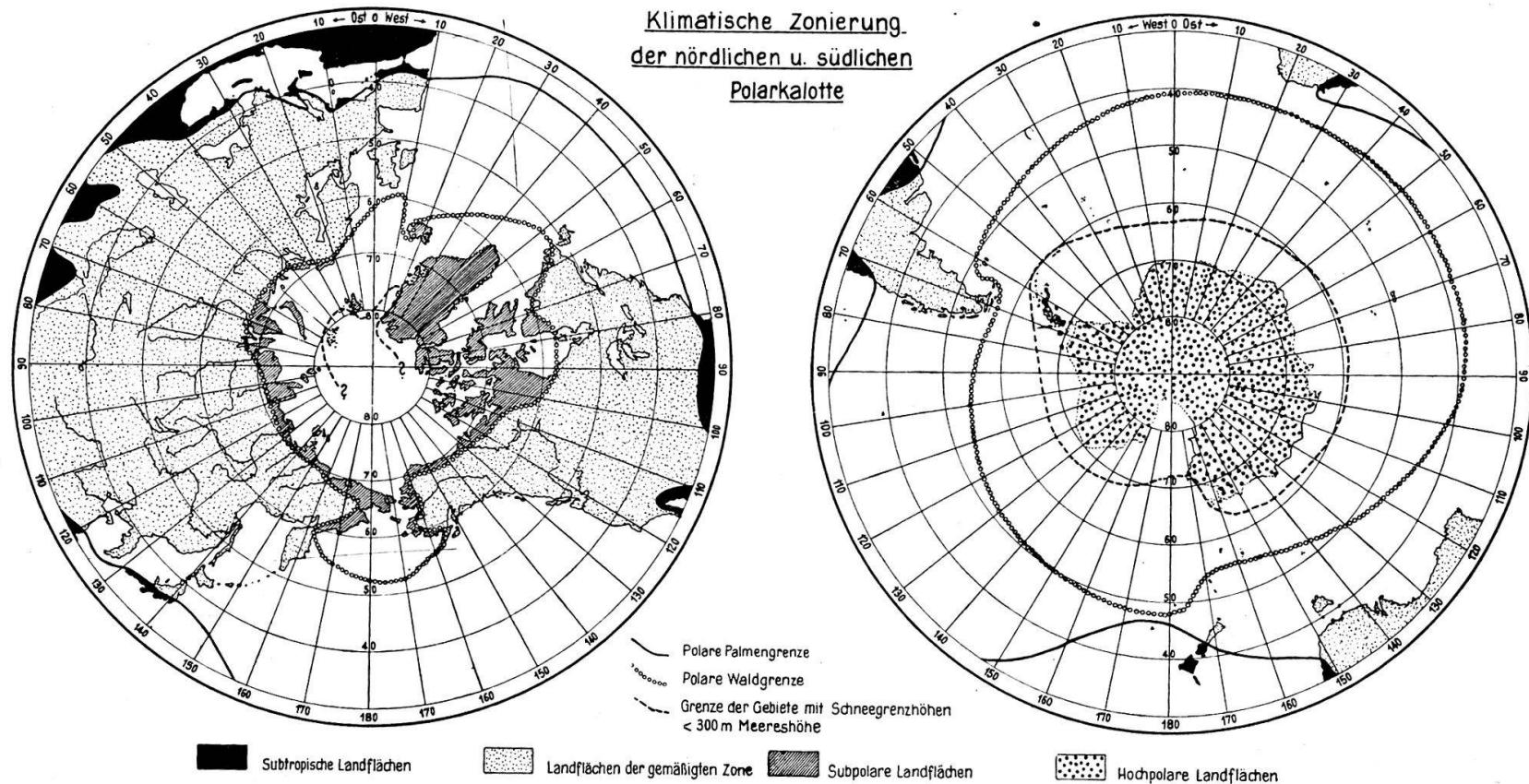


Abb. 17.

nach unserer bisherigen Kenntnis auf der Nordhalbkugel überhaupt nicht zu geben, nach H. W. Ahlmann (mündliche Äußerung) vielleicht in Franz-Josefs-Land. Wohl ist dies aber fast im ganzen Bereich des antarktischen Kontinents der Fall. Um auch auf der Nordhalbkugel eine hochpolare Zone abzugrenzen, wurden etwas willkürlich die Räume mit einer Schneegrenzhöhe von  $> 300$  m gewählt. Diese umfassen die ganze Antarktis, auf der Nordhalbkugel aber nach den Forschungen von H. W. Ahlmann nur kleine Gebiete in Nordostspitzbergen, in Franz-Josefs-Land und in Ostgrönland. Die beiden Karten zeigen somit die an sich bekannte Tatsache, daß die gemäßigte Breiten auf der Nordhalbkugel die großen Festlandflächen, auf der südlichen nur schmale Kontinentalendigungen einnehmen, daß die Subpolarzone im Norden noch riesige Landflächen, im Süden dagegen nur Ozeane mit kleinen Inseln umfaßt und daß schließlich hochpolare Landflächen im Norden fast fehlen, im Süden aber den ganzen antarktischen Kontinent bilden.

Wir sehen weiter, daß an einer Stelle, im Süden und Osten von Neuseeland die Palmengrenze und die polare Waldgrenze beinahe zusammenfallen. Die Subtropen- und die Subpolarzone kommen fast zur Berührung und die gemäßigte Zone erscheint zwischen ihnen wie ausgequetscht. Noch auf der Südinsel Neuseelands treten in den Regenwäldern verschiedene Arten der Palmengattung *Rhopalostylis* auf. Echte Baumfarne aus vier Gattungen, also zweifellos Vertreter sehr anspruchsvollen Pflanzenlebens, kommen noch im neuseeländischen Fjordgebiet bis nahe an die Gletscher, auf der Stewart-Insel und auf den Chatham-Inseln bei  $44^{\circ}$  Breite vor. Aber schon wenig weiter südlich, auf den Lord-Auckland-Inseln, wird die polare Waldgrenze erreicht. Dies ist verständlich aus dem hochozeanischen Klima-Charakter mit seinen ganz geringen jährlichen Temperaturschwankungen. Solange die Temperaturen über dem Gefrierpunkt bleiben, können trotz ständiger Kühle noch die frostempfindlichen tropischen Gewächse gedeihen. Gehen wir aber nur wenig weiter südlich in Gebiete mit einer Mitteltemperatur nahe dem Gefrierpunkt, so nehmen die kurzdauernen Fröste sehr schnell an Zahl überhand und Frostwechseltage können in allen Monaten des Jahres auftreten. Damit ist aber auch dem Baum- und Waldwuchs überhaupt ein Ende gesetzt.

Dieses Verhalten erinnert uns zum Abschluß noch einmal an die tropischen Hochgebirge. In der zentralkolumbianischen Cordillere steigen im Nebelwald des Quindiupasses zwei Palmen bis in die oberste Waldstufe

bei 3200 m nahe an dessen Grenze hinauf, nämlich die schlanke Anden-Wachspalme *Ceroxylon andicola* und die niedrige *Oreodoxa frigida*. Von anderer Seite<sup>42</sup> wird angegeben, daß sie sogar bis in die niederen Paramos vordringen, also die Waldgrenze erreichen. Hier treten gewissermaßen die warme subtropische und die kalte andine Höhenstufe in unmittelbare Berührung. Beide zuletzt genannten Lokalitäten sind geographisch von besonderer Art. Die kolumbischen Cordilleren bei 4° nördlicher Breite liegen gerade dort, wo der klimatische Äquator aus der amazonischen Hylaea über die Anden zu dem noch feuchteren Regenwaldgebiet Westkolumbiens hinüberquert, also im Kerngebiet tropisch-äquatorialer Andennatur. Die Chatham-, Lord-Auckland- und Antipoden-Inseln aber liegen um den Wasserpold der Erde, wo die Ozeanität der Subantarktis in der von allen großen Landmassen fernsten Lage ihre höchste Steigerung erfährt.

Rückschau: Unter dem asymmetrischen Vegetations- und Landschaftsaufbau der Erde haben wir zwei Tatsachen verstanden: 1. Der asymmetrischen Land- und Wasserverteilung auf den beiden Halbkugeln entspricht in den außertropischen Breiten auch eine verschiedene Ausbildung der Klimagürtel und klimatischen Vegetationsgürtel. 2. Asymmetrie herrscht auch im vertikalen Vegetationsprofil der Erde. Die Klima- und Vegetationstypen der höheren Breiten der Nordhalbkugel können mit denen der tropischen Gebirge wegen ihres grundsätzlich anderen thermischen Verhaltens (Jahreszeiten- bzw. Tageszeitenklima) in keiner Weise verglichen werden. Dagegen besteht umgekehrt eine auffallende Verwandtschaft der klimatischen Bedingungen, der Lebens- und Vegetationsformen und auch der floristischen Zusammensetzung zwischen der Vegetation der tropischen Höhenstufen und der höheren südlichen Breiten. Die Feststellung von H. Brockmann-Jerosch (a.a.O. 1928), daß „die Höhenstufen der Gebirge eine Wiederholung der Verhältnisse in der Richtung der Pole sind“, was sich „auch für die Südhemisphäre“ bewahrheitet, darf dahin abgeändert werden, daß dies nur für die Südhalbkugel Gültigkeit hat.

#### *Anmerkungen*

- 1 Troll, C.: Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Bonn 1941.
- 2 Troll, C.: Thermische Klimatypen der Erde. Petermanns Geographische Mitt., 1943, S. 81–89.

- 3 Troll, C.: Der Büßerschnee (Nieve de los penitentes) in den Hochgebirgen der Erde. Petermanns Geographische Mitt., Ergänzungsheft 240. Gotha 1942.
- 4 Troll, C.: Neue Gletscherforschungen in den Subtropen der Alten und Neuen Welt. Zschr.d.Ges.f.Erdk. zu Berlin, 1942. S. 54–65.
- 5 Troll, C.: Die Frostwechselhäufigkeit in den Luft- und Bodenklimaten der Erde. Meteorol.Zschr., Bd. 60, 1943, S. 161–171.
- 6 Troll, C.: Strukturböden, Solifluktion und Frostklimate der Erde. Geol. Rundschau, Bd. 34, 1944, S. 545–694.
- 7 Troll, C.: Die Formen der Solifluktion und die periglaziale Bodenabtragung. Erdkunde, Archiv f.wiss.Geographie, Bd. I, 1947.
- 8 Meinardus, W.: Meteorologische Ergebnisse der Kerguelenstation 1902 bis 1903. Deutsche Südpolar-Expedition 1901–1903 (von Drygalski), Bd. III, Teilbd. I, 1. Hälfte. Berlin und Leipzig 1923.
- 9 Weberbauer, A.: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Leipzig 1911. Herzog, Th.: Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. Leipzig 1923.
- 10 Skottsberg, C.: Antarctic Plants in Polynesia. Essays in Geobotany in Honor of William Albert Setchell. Univ. of California Press 1936; ferner Skottsberg, C.: The Flora of the Hawaiian Islands and the History of the Pacific Basin. Proceed. Sixth Pacific Science Congress, vol. 4. Berkeley, Stanford. San Francisco 1939.
- 11 Skottsberg, R.: Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907–1909, V. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 56, Nr. 5, Stockholm 1916.
- 12 Schenk, H.: Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln; insbesondere von Kerguelen. Wiss.Ergebn.d.Dt.Tiefsee-Expedition „Valdivia“ 1898/99. Jena 1905.  
Werth, E.: Die Vegetation der subantarktischen Inseln Kerguelen, Possession- und Heard-Eiland. in: Deutsche Südpolar-Expedition 1901/03 (E.v. Drygalski). I u. II. Berlin-Leipzig 1906 u. 1911.
- 13 Du Rietz, Ei.: Life-forms of terrestrial flowering plants. Acta Phytogeogr. Suecica, III, 1. Uppsala 1931, sowie die Veröffentlichungen von L.Cockayne.
- 14 Skottsberg, C.: Studies in the Genus Astelia. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 3. Ser. Bd. 14, Nr. 2, Stockholm 1934.
- 15 Auer, Väinö: Verschiebungen der Wald- und Steppengebiete Feuerlands in postglazialer Zeit. Acta Geographicica, Bd. 5, Nr. 2, Helsinki 1933.  
Auer, Väinö: Die Moore Südamerikas, insbesondere Feuerlands. Handbuch der Moorkunde (K. v. Bülow) VII, Berlin 1933.
- 16 Skottsberg, C.: Report on Hawaiian Bogs. Proceed. Sixth Pacif. Science Congress, vol. IV, Berkeley, Stanford, San Francisco 1939.
- 17 Rauh, W.: Der polsterförmige Wuchs. Nova Acta Leopoldina, N. F. Bd. 7, Nr. 49, Halle 1939. Vgl. auch Hauri, H. und Schröter, C.: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Engl.Bot.Jahrb., Bd. 50, Suppl. Bd., Engler-Festschrift, 1914.
- 18 Bitter, G.: Die Gattung Acaena. Bibl. Bot., H. 74 (1910–1911); vgl. auch Skottsberg, a.a.O. 1936.
- 19 Zотов, V. D.: Survey of the Tussock-grasslands of the South Island, New Zealand. New Zealand Journ. of Science and Technology, vol. 20, No. 4a, 1938, Wellington 1947.

- 20 Du Rietz, G. Ei.: Classification and Nomenclature of Vegetation. Svensk Botan. Tidskrift, Bd. 24, 1930.
- 21 Hamilton, H.: Ecological Notes and Illustrations of the Flora of Macquarie Island. Australasian Antarctic Expedition 1911–1914 (Douglas Mawson), Scientif. Reports, Ser. C, vol. VII, Part 5. Sydney 1926.
- 22 Fries, Rob. E. und Thore, C. E.: Über die Riesen-Senecionen der afrikanischen Hochgebirge. Svensk Bot. Tidskrift, 16, 1922.  
Fries, R. E.: Vegetationsbilder von den Kenia- und Aberdare-Bergen. Vegetationsbilder, hg. v. Karsten und Schenck, 16. Reihe, H. 7. Jena 1925.
- 23 Fries, Rob. E. und Thore, C. E.: Die Riesenlobelien Afrikas. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 16, 1922.  
Hauman, L.: Les „Lobelia“ Géants des montagnes du Congo Belge. Mém. Inst. Colon. Belge, Sect. Sc. Nat., Coll. in 8°, t. II. Bruxelles 1933.
- 24 Skottsberg, C.: On some arborescents species of Lobelia from tropical Asia. Meddel. fr. Göteborgs Bot. Trädgård, IV, 1928.
- 25 Jeannel, René: Les milieux biogéographiques des îles Kerguelen. Société de Biogéographie, Compte Red. somm. d. Séances, 17. Année, Paris 1940.
- 26 Cuatrecasas, J.: Observaciones geobotánicas en Colombia. Madrid 1934.
- 27 Du Rietz, G. Ei.: a.a.O. 1930.
- 28 Diels, L.: Über die Vegetationsverhältnisse Neuseelands. Engl. Bot. Jahrb., Bd. 34, Beibl. Nr. 79, 1905.
- 29 Cockayne, L.: The vegetation of New Zealand. Vegetation der Erde, Bd. XIV, Leipzig 1928.
- 30 Däniker, A. U.: Neu-Caledonien. Land und Vegetation. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 74, 1929.
- 31 Lam, H. J.: Vegetationsbilder aus dem Innern von Neu-Guinea. Vegetationsbilder (Karsten und Schenck), 15. Reihe, 5./6. Jena 1924.
- 32 Van Steenis, C. G. G. J.: Botanie. Kap. 16 von: Colijn, A. H.: Naar de eeuwige sneeuw van tropisch Nederland. Amsterdam 1937.
- 33 Oliver, W. R. B.: The Genus Coprosma. Honolulu, Bernice P. Bishop Museum Bull. Nr. 132, 1935.
- 34 Brockmann-Jerosch, H.: Baumgrenze und Klimacharakter. Zürich 1919.  
Brockmann-Jerosch, H.: Die südpolare Baumgrenze. Festschr. Hans Schinz. Beibl. Nr. 15 z. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. in Zürich, 73, 1928.
- 35 Diese Beobachtung wurde, wie ich nachträglich feststellte, schon früher von Walther und Edith Knoche in der Kordillere von Quimzacruz gemacht. Als Vogelblume dienen auch nach dieser Beobachtung Arten der Malvaseengattung Nototrichie.
- 36 Porsch, O.: Der Vogel als Blumenbestäuber. Biologia Generalis, IX, 2. Hälfte (Versluys-Festschrift). Wien u. Leipzig 1933.
- 37 Werth, Eu.: Kurzer Überblick über die Gesamtfrage der Ornithophilie. Engl. Bot. Jahrb., 53, Beih. 116, Leipzig 1915.
- 38 Werth, Eu.: a.a.O.
- 39 Troll, C.: Termitensavannen. In: Länderkundliche Forschung, Festschrift für Norbert Krebs. Stuttgart 1936.
- 40 Burtt, Davy J.: The Classification of tropical woody Vegetation-types. Oxford 1938.
- 41 Obst, E.: Mittlere geographische Breite und morphographische Kurve. Kartograph. Zeitschrift, 1921.
- 42 Cuatrecasas, a.a.O. 1934.