

Standörtliche Grenzen von Fagaceen – ein Vergleich in beiden Hemisphären

- Frank Klötzli -

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das standörtliche Verhalten der Fagaceen, insbesondere von *Fagus*, *Quercus* und *Nothofagus*, wird in einer vergleichenden Übersicht in Europa, Neuseeland und im südlichen Südamerika geprüft.
2. Auf Gradienten vom Fagaceen-freien bis -armen Standort zum Klimax wird der Vegetationsaufbau anhand typischer Beispiele verfolgt (vgl. Tab. 1 - 3).
3. Nach diesen Untersuchungen erreichen verschiedene *Nothofagus*-Arten im Pazifik und in Südamerika alle Grenzbereiche des Standortspektrums, nämlich als Baum den Hochmoorlagg, die Flachmoorränder, See- und Flußufer, Heiden, die Felsen, das Steppen-Wald-Mosaik und die alpine Waldgrenze. So gelangen *Nothofagus antarctica* und *N. solandri cliffortoides* an alle Grenzlagen. Als Strauch werden auch noch die Hochmoorweite, die Flachmoorbulten und der Rand der mehr oder weniger offenen Steppe besiedelt (vor allem durch *Nothofagus antaretica* (Abb. 1, 2, Tab. 4 - 9)).
4. In Europa nehmen in der Regel Pinaceen, Salicaceen und Betulaceen die extremeren Standorte ein; in der südlichen Hemisphäre sind es eine Gruppe meist fakultativ laubwerfender Arten (z.B. *Fuchsia*), die Myrtaceen, Ericaceen und Epacridaceen sowie Podocarpaceen, die *Nothofagus* auf einzelnen Standorte verdrängen oder ersetzen (z.B. flache, feinkörnige Bachufer, Bruchwälder) oder dann kodominant bzw. mit *Nothofagus* im Unterwuchs auftreten können (vgl. Abb. 1, Tab. 4, 5).
5. Fagaceen berühren im gesamten Areal Grenzlagen und dominieren in fast allen ozeanischen Teilen der gemäßigten Zone sowie aequatorwärts in klimatisch entsprechend zunehmend höheren Lagen. Diese Durchsetzungskraft ist auf die meist gute Installationsmöglichkeit der oft reichlich anfallenden Samen zurückzuführen sowie auf die extreme Schattenverträglichkeit einerseits und auf die Ausschattung konkurrierender Baumarten andererseits. Ihre Grenze erreichen die Fagaceen in stärker feuerausgesetzter Lage (wo Myrtaceen, Pinaceen oder Leguminosen übernehmen), aber auch in kontinentaleren Gebieten (wo Spätfrost und Sommertrockenheit die Familie einschränken), aber dann vor allem in den feuchten tropischen Niederungslagen, wo ähnlich veranlagte, aber unter tropischen Bedingungen wüchsigere Familien die Rolle der Fagaceen übernehmen.

SUMMARY

1. In a comparative way, the ecological behaviour of *Fagaceae*, especially of *Nothofagus*, *Fagus* and *Quercus*, was assessed in New Zealand, southern South America and Europe.
2. Vegetation structure was compared on typical examples on gradients from sites free or poor in *Fagaceae* to sites carrying climax vegetation with dominating or codominating *Fagaceae* (main species see tables 1 u. 2, physiological characteristics of leaves see table 3).
3. According to these investigations several *Nothofagus* species (e.g. *N. solandri cliffortoides*, *N. antarctica*) in the pacific area and in southern South America are reaching all marginal sites, i.e. as a tree the "lagg" (marginal swamp) of raised bogs, the steppe/forest mosaïque, and the alpine timber line. Shrubby individuals of the same species even colonise the bog hummocks, the *Cyperaceae* tussocks in fens, and the margin of ± open steppes (esp. *N. antaretica*). Compare fig. 1-2, table 4-9.
4. In Europe more extreme marginal areas are generally occupied by *Pinaceae*, *Betulaceae* and *Salicaceae*. In the southern hemisphere there are only a few mostly facultatively deciduous species (e.g. *Fuchsia*), then some *Myrtaceae*, *Ericaceae*/*Epacridaceae* and also *Podocarpus* and their kin, that compete with *Nothofagus* on more extreme sites or even replace them, e.g. on flat shores of streams with fine grained soils, swamp forest, or then are able to appear codominating with *Nothofagus* in the lower strata. Compare fig. 1, tables 4 u. 5.
5. *Fagaceae* do reach indeed most marginal sites in their whole territory, and may dominate in all more oceanic parts of the temperate zones, but also towards the equator in climatically equivalent more elevated belts. This competitive power is due to the possibility to install their seeds thoroughly, produced in high numbers in certain years, but also due to the extremely well developed capacity to hold out in deep shadow on one side, and to compete by casting deep shadows on the other side. They reach their limits under conditions of higher fire frequency - where *Myrtaceae*, *Pinaceae* or *Leguminosae* take over -, but in more continental areas too - where late frost and summer droughts restrict this family in decisive periods of the growing season. Above all, they don't show their presence in most tropical lowland forests, where similarly adapted, but under the prevailing conditions highly productive families replace the *Fagaceae*.

EINFÜHRUNG

Schon in den Zürcher Jahren 1958-66 hatte sich das Interesse Heinz ELLENBERGS an Grenzproblemen des Waldes auf seine Schüler übertragen (vgl. die Arbeiten über die Pampa, die Puna, die Vegetation Korsikas und - als Folge - ELLENBERG 1966). Im europäischen Bereich galt das allgemeine Interesse schon vor der Neubearbeitung der Schweizer Waldgesellschaften der spezifischen Rolle der Buche in unseren auch von Hagebuche oder Eichen beherrschten anthropogen veränderten Wäldern. In einer ersten Dissertation (FREHNER 1963) wurde die Rolle der Buche (wie auch schon von BROCKMANN-JEROSCH und RÜBEL vorgesehen) im Schweizer Mittelland "aufpoliert". Und bald einmal stellte sich die Frage, wo nun diese so häufig dominierende Art tatsächlich ihre edaphische Grenzen findet. Diesem Problem wurde namentlich 1966 am Reinhardtsbrunner Symposium (DDR) über Eichen-Hagebuchenwälder nachgegangen (vgl. ELLENBERG, mündl. Bemerkungen am Schluß des Symposiums, KLÖTZLI 1968). Schon damals kristallisierten sich die in KLÖTZLI (im Druck) ausführlicher dargestellten Buchengrenzen heraus. Diese sollen nun zusammen mit anderen Fagaceen-Grenzen Eurasiens im globalen Rahmen mit denen der Gattung *Nothofagus* in der südlichen Hemisphäre verglichen werden.

Die Buche als Art hat in ihrem Herrschaftsbereich schlichtweg keine Grenzen, ja sie erreicht als krüpplicher Baum (sofern man solche Individuen duldet!) vielerorts den Randbereich von Fels-, Bruch-, Sumpf- und Auenwäldern, dringt also ähnlich weit vor wie die Stieleiche, aber mit reduzierter Vitalität. Schärfere Grenzen ergeben sich eher außerhalb ihres Herrschaftsbereiches, also innerhalb der *Carpinion*-, *Fraxinion*- oder *Quercion* div. spec. -Wälder Europas, wo sie je nach Klima extremer trockenere oder extremer feuchte Standorte ganz meidet und dort auf absolut buchenfreie Spezialisten-Gesellschaften trifft.

Doch wie steht es nun mit der Gattung *Nothofagus* Blume¹⁾ in der südlichen Hemisphäre im Vergleich zu *Fagus/Quercus*, namentlich dort, wo es keine eigentlichen Bruch- oder Auenwaldbäume gibt? Tatsächlich scheint sich dort, im eigentlichen Herrschaftsgebiet von *Nothofagus*, keine Grenze abzuzeichnen, so daß wir einen wirklich allumfassenden Herrschaftsbereich der Gattung erhalten, der erst in den wärmeren Randgebieten durchbrochen wird. Die weltumfassende Rolle der Fagaceen (außerhalb der Niederungstropen und der Taiga) scheint sich in der südlichen Hemisphäre in ihrer reinsten Form zu bestätigen. (Vergleichende Betrachtungen so z.B. bei SCHMITHÜSEN 1965/66, MC QUEEN 1976/77, RAVEN & AXELROD 1975, ASH 1982.)

METHODISCHES

Im Jahre 1981 erhielt ich Gelegenheit, das Gesamtareal der Gattung *Nothofagus* (außerhalb Neu-Guinea, aber mit Neu-Kaledonien) zu bereisen²⁾, aber auch weitere von Fagaceen beherrschte tropische Gebirgslagen Ostasiens. Dabei wurde namentlich dem Grenzbereich der Fagaceen besonderes Augenmerk geschenkt. Auf solchen Standortskomplexen wurden jeweils Serien von Vegetationsaufnahmen auf möglichst homogenen Flächen entlang der entsprechenden Transsekten/Gradienten gemacht, wobei in der Regel lokale orts- und florenkundige Kollegen²⁾ mitwirkten. Diese Aufnahmen ergaben schließlich zusammen mit den sonstigen Kenntnissen der Kollegen und unter Auswertung der Literatur ein umfassendes Bild über die begrenzenden Faktoren der Fagaceen und die dann allenfalls noch ablösenden Pflanzenfamilien. Solcherart wurde den Feuchte-, den Nährstoff-, den Höhen- und den mechanischen Grenzen der Fagaceen in Südost-Australien, Tasmanien, Neu-Kaledonien, Neu-Seeland, Chile und Argentinien nachgegangen (über geographisch-standörtliche Verbreitung s. z.B. QUINTANILLA 1974, sowie Vergleich mit den S-Alpen). Während den eher reliktschen tropisch-subtropischen Vorkommen eine eigene Arbeit gewidmet werden soll, werden hier die Gemeinschaften auf folgenden Standortskomplexen vorgestellt:

F e u c h t e g r e n z e n

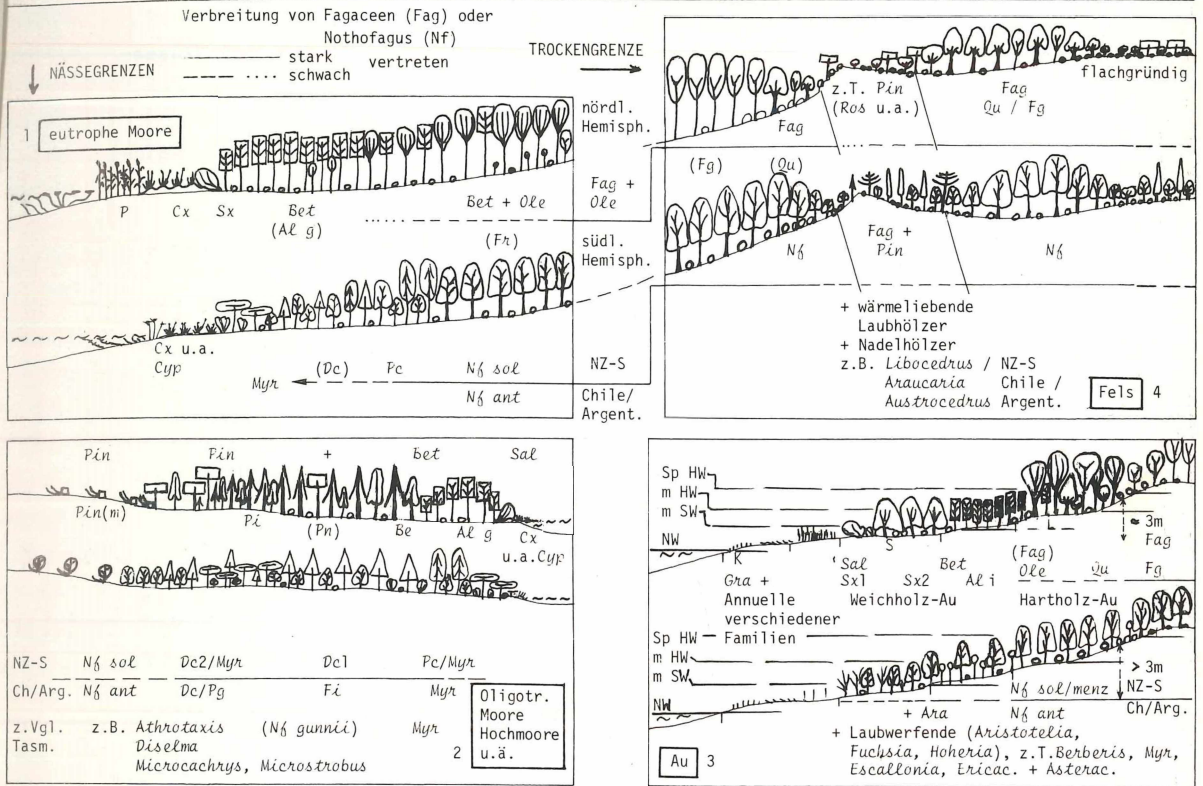
Hochmoor, Hartpolstermoor, oligotrophes Schwingmoor (Übergangsmoor), oligotrophes Pakihi-Moor, reisermoorartige und Cyperaceen-beherrschte Flachmoore, Bruchmoor bzw. Felsstandorte (Rundhöcker, Wände), Steppen/Wald-Übergangsreich.

¹⁾ Für die übrigen Autornamen sei auf die zitierte Literatur verwiesen.

²⁾ s. Verdankungen.

NOTHOFAGUS

: Feuchtgrenzen und mechanische Grenze (Au)



Legende

- P Phragmites communis
- Cx Carex (u.a. Cyperac.)
- Sx Salix div. spec.
- Al Alnus glutinosa g
A. incana i
- Fr Fraxinus excelsior
- Be Betula (pendula)
- Fg Fagus silvatica
- Qu Quercus div. spec.
- (m) Pn Pinus (montana) (m)
- Pi Picea abies

- Gra Gramineae/Poaceae
- Cyp Cyperaceae
- Sal Salicaceae
- Bet Betulaceae
- Fag Fagaceae
- Ole Oleaceae
- Pin Pinaceae
- Ros Rosaceae u.a. Büsche
- Myr Myrtaceae
- Ara Araliaceae
- Laubwerf. Arten (nur S-Hemisphäre)
- Nf Nothofagus div. spec.
- Dc Dacrydium div. spec.
- Fi Fitzroya cupressoides
- Pc Podocarpus div. spec.
- Pg Pilgerodendron uviferum
- Sp HW Spitzenhochwasser
- m HW mittlere Hochwasser
- m SW mittlere Sommerwasser
- NW Niederwasser

Abb. 1: Verbreitung der Gattung Nothofagus in der temperierten Zone. Allgemeine Darstellung der Grenzlagen.

N ä h r s t o f f g r e n z e n

Heidekomplex auf entbasten Sanden (vgl. auch das sog. Pakihi-Moor, S-Neuseeland, sonst hier nicht ausführlich bearbeitet).

H ö h e n g r e n z e n

In Gebirgslagen aller zitierten Regionen mit scharfen und schleifenden Waldgrenzen.

M e c h a n i s c h e G r e n z e n

Auf verschiedenen Standortkomplexen mit bewegtem Wasser und Skelett, Bach-, Fluß-(Auen) und kiesige Seeufer sowie Lavinare.

In den folgenden Abschnitten werden die nachstehenden Teilaspekte vergleichend vorgestellt: Geographische Örtlichkeit, standörtliche Situation und Gradienten (z.B. Bruch im Klimaxbereich von Arten der Gattung *Nothofagus*), Vegetationsaufbau entlang des Gradienten (vgl. Übersicht in Tab. 1) und charakteristische Pflanzenartengruppen, Vergleich mit Europa (Asien, Nordamerika).

GRENZSTANDORTE DER GATTUNG NOTHOFAGUS

1. F e u c h t e g r e n z e n

1.1 Eutrophere Moor-Standorte (insbesondere Bruch; vgl. Abb. 1, Tab. 4).

Komplexe dieser Art wurden vor allem in Neuseeland und im Bereich des sog. Valdivianischen Regenwaldes angetroffen (Küste von S-Westland, Niederschlag um 2000-4000 mm, vgl. Station Haast und Westport, und bei La Unión, s. Valdivia, um 2000 mm, vgl. Station Valdivia in WALTER & LIETH 1960 f.: Klimadiagramm-Weltatlas; KUSCHEL 1975) (Allgemeine vegetationskundliche Übersicht der *Wintero-Nothofagetea* für Chile und Argentinien s. VILLAGRAN 1980).

Klimaxbestand ist im Falle Neuseelands ein von cupressoiden bis pinoiden Podocarpaceen beherrschter, gut 35 m hoher temperierter Regenwald mit *Nothofagus*-Unterwuchs (vgl. Typ nach WARDLE 1970: B3(B4) in Tab. 1 u.a., s. auch MARK 1977: "Lowland *Nothofagus menziesii*/Podocarpus/Broadleaved Mixed Forest" für das Gebiet des Arawata).

In Chile handelt es sich um einen Sommergrünen Laubwald mit Lorbeerwald-Unterwuchs (*Nothofago obliquo-Perseetum* nach OBERDORFER 1960) und den Pitrasumpf (*Temo-Myrceugenietum*) oder dann nördlich in Valdivia beim Lago Conguillo um einen Komplex mit dem *Nothofagetum procerae* (vgl. überall auch VILLAGRAN 1980, QUINTANILLO 1974; für Argentinien LASSALLE 1980 sowie Walter 1968).

Tab. 1: Waldgesellschaften in Neuseeland mit *Nothofagus* nach WARDLE (1970)

Typ	Wichtige Arten	NF <i>Nothofagus</i>
A 1	NF c, Cp pseudocuneata, Dc biforme, Olearia colensoi (nur Busch)	- c - solandri cliffortoides - s - solandri solandri - f - fusca - m - menziesii
B 1	NF c, Phyllocladus alpinus, Ms umbellata, Cp foetidissima	
B 2	NF c, Phyllocladus alpinus, Cp foetidissima, Cp pseudocuneata	
B 3	NF c, Neomyrtus pedunculatus, Phyllocladus alp., Wm racemosa	
B 4	Wm racemosa, NF c, Ms umbellata, Dc cupressinum	Wm Weinmannia Ms Metrosideros Dc Dacrydium Pc Podocarpus Cp Coprosma Cy Cyathodes
C 1	NF c, Griselinia littoralis, Cy juniperinus, Cp microcarpa	
C 2	NF c, Pseudowintera colorata, Pc hallii, Griselinia littoralis	
C 3	NF c, Carpodetus serratus, Griselinia littoralis, Cp rhamnoides	
C 4	NF f, NF c, Cy fasciculata, Griselinia littoralis	
C 5	NF c, NF m, NF f, Griselinia littoralis	
C 6	NF c, Cp parviflora, Griselinia littoralis, Cp pseudocuneata	
D 1	NF c (rein)	
D 2	NF c, NF m	
D 3	NF c, NF m, Cp pseudocuneata, Uncinia	
D 4	NF c, Pc nivalis, Phyllocladus alpinus, Cp pseudocuneata	
E 1	NF c, Acaena anserinifolia, Cp pseudocuneata, Uncinia	
E 2	NF c, Polystichum vestitum, Cp parviflora, Blechnum penna-marina	
E 3	NF c, NF m, Polystichum vestitum, Cp parviflora	
E 4	NF c, Polystichum vestitum, Cp parviflora, Griselinia littoralis	
F 1	NF s, Cp rhamnoides, Carpodetus serratus, Pseudopanax crassifolia	
F 2	NF s, Wm racemosa, Cy fasciculata, Olearia rani	
F 3	NF s, Wm racemosa, Cy fasciculata, Cy juniperina	
G 1	NF c, Poa, Senecio haastii, Elytranthe	

Tab. 2 Waldgesellschaften im Gebiet von Bariloche/Argentinien mit Nothofagus nach CORREA LUNA und DIMITRI (1969) in GALLOPIN (1978)

Typ	Wichtige Arten	Waldgesellschaft n. ESKUCHE (1973)
4	Nf d, Austrocedrus	Austrocedro-Nothofagetum d.
6	Nf a, Escallonia virgata, Cyperac./Juncaceae; "Mallín"	
9	Berberis buxifolius, B. darwinii mit z.T. Nf a	
10	Nf d, Nf p (8-1300 m)	
11/12	Nf p (10-13-1800 m)	Macrachænio-Nothofagetum p.
13	Nf a, Chusquea culeou (8-1300 m)	
14	Nf a (z.T.), Schinus patagonicus, Maytenus boaria (z.T. durch Feuereinfluss aus 19/20)	Lomatío-Nothofagetum a.
18	Nf a, Auenwald	
19	Nf a, Baccharis patagonicus	
20	Nf a, Diostea juncea	
Nf a Nothofagus antarctica		
- d -	dombeyi	
- p -	pumilio	

Tab. 3a.

Blatt-Typen in der südhemisphärischen Nothofagus-Begleitflora

(ohne Berücksichtigung spezieller Reaktionen)

	Blatt-Art-artig	Blatt-Typ-Konsistenz	Blatt-Form	immer-(i) oder sommer-(s) grün	Blatt-Typ nach Wasserhaushalt
1 Laurelia-Typ	laurus-	sw. ledrig	langgestr.	i	laurophyll
2 Maytenus/Weinmannia-Typ	laurus-	sw. ledrig	eher kl.oval	i	laurophyll
3 "Aralia" (Schefflera)-Typ	hedera-	sw. ledrig	gefingert	i	laurophyll
4 "Protea" (Metrosideros)-Typ	olea-	st. ledrig	lang-oval	i	+ sklerophyll
5 Berberis-Typ	berberis-	+ ledrig	rdl.-eiförmig	i	+ sklerophyll
6 Coprosma (Moa ^a -Strauch)-Typ	vaccinium-	sw. ledrig	s.kl., rdl.	i	skl.'-laurophyll
7 "Buxus" (Hebe)-Typ	buxus-	+ 1. ledrig	kl., kurz-oval	i	+ sklerophyll
8 --- N o t h o f a g u s --- immer-**	i: ilex-	sw. ledrig	(s.)kl., rdl.	i	skl.'-laurophyll
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün)	fuchsia-	weichblättrig	meist eiförmig	fak.s.	-
9*--- Rubus und Ribes --- ***					
10 "Erica" (Leptospermum)-Typ	erica-	hartblättrig	schmal- z.T. breitnadellig	i	erikoid-skl'phyll
11 "Juniperus/Cupressus" (Podocarpus 1)-Typ ^o	cupressus-	hartblättrig	kl. schuppig-breitnadellig	i	cupressoid-skl'phyll
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	podocarpus-	s.hartblättr.	oft breitbl.	i	pinoid
13 "Abies" (Podocarpus 3)-Typ	taxus-	z.hartblättr.	schmalnadlig	i	pinoid
14 "Cytisus sagittalis" (Carmichaelia)-Typ ^{oo}	cytisus-	weichblättrig	flügelstenglig	i	-
15 Helichrysum-Typ	salvia- (Carmichaelia-)	weichblättrig	eher kl. blättrig	i	malakophyll
16 Dracophyllum-Typ	yucca-	zäh ledrig	z.T. nadellig	i	+ sklerophyll
17 Cordylina ("Yucca")-Typ	yucca-	zäh ledrig	schwert-artig	i	+ sklerophyll
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)	Farn	+ weichblättr.	Farn	i	-
19 Chusquea-Typ (Bambus)	Bambus				
20 Lianen					
30 Epiphyten					
40 Parasiten			Typus (Blatt verschieden)		
50 Blechnum-Typen 1-3	blechnum-	sw. ledrig	Farn	i	-
51 Polystichum-Typ	polystichum-	+ weichblättr.	Farn	i	-
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)	dryopteris-	weichblättrig	Farn	i	-
53 Gleichenia-Typ	pteridium-	zähblättrig	Farn	i	-
54 Hymenophyllum-Typ	Hymenophyllum	s.weichblättr.	Hautfarn!	i	-
55 Lycopodium-Typ	Lycopodium	weichblättrig	Bärlapp	i	-
60 Carex-Typ	carex-	hartblättrig	Segge	i	-
61 Poa-Typ	poa-	weichblättrig	Gras!	(i)	-
62 Stipa-Typ	stipa-	hartblättrig	Gras	-	skleroph. Gras
63 Juncus-Typ	juncus-	+ hartblättr.	Binsel!	-	z.T. skleroph. Gras
64 Schoenus-Typ	schoenus-	hartblättrig	Kopfbinsel!	i	skleroph. Gras
70 Oxalis-Typ	oxalis-	s.weichblättr.	"Klee"!	(i)	mesophyll. Kraut
71 Acaena ("Potentilla")-Typ	potentilla-	weichblättrig	"Kraut"!	(i)	mesophyll. Kraut
72 Astelia-Typ	anthericum-	+ hartblättr.	harte Rosette!	(i)	+ mesophyll. Kraut
73 Vicia-Typ	Vicia!	s.weichblättr.	Wicke!	(i)	mesophyll. Kraut
74 Oureisia ("Ajuga")-Typ	ajuga-	+ weichblättr.	Rosette!	(i)	mesophyll. Kraut
75 Geum-Typ	geum-	weichblättrig	Staupe	(i)	meso-/hydrophile Kräuter
80 Sphagnum-Typ		s.weichblättr.	Torfmoos	i	-
81 Donatia-Typ	silene acaulis-	hartblättrig	Hartpolster	i	-
90 Colletia-Typ			Zwergstrauch	(i)	
* mit diversikaten, ± geschlängelten Zweigen					
** meist zwischen 2. und 6./7. Typ					
*** Ähnlich wie Fagus in nördl. Hemisphäre, do. für Ribes, z.T. Rubus					
oo oft blattloser Rutenstrauch					
			sw. schwach	1. leicht	
			st. stark	i immergrün	
			gr. gross	s sommergrün	
			kl. klein	(i) ± immergrün	
			rdl. rundlich		

Tab. 3b.

Wichtigste Gattungen der Wälder Neuseelands (im Nothofagus-Bereich).

1 Laurelia-Typ	Pseudowintera, Beilschmiedia, Hedycarya, Litsea, Macropiper
2 Maytenus/Weinmannia-Typ	Griselinia, Weinmannia, Quintinia, Carpodetus, Melicope, Coprosma 1, Pseudopanax 1 ⁺
3 "Aralia" (Schefflera)-Typ	Schefflera, Pseudopanax 2
4 "Protea" (Metrosideros)-Typ	Knightsia, Pittosporum 1, Pseudopanax 3, Metrosideros, Nestegis, Elaeocarpus, Myrsine 1
5 Berberis-Typ	
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	Coprosma 2, Melicytus, Hymenanthera, Muehlenbeckia, Pittosporum 2, Gaultheria 1 (s.u.)
7 "Buxus" (Hebe)-Typ	Pimelea, Phebalium, Hebe, Cassinia, Olearia 1
8 --- Nothofagus --- immer-grün	i: solandri s.l., menziesii, fusca, truncata
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) sommer-grün	Fuchsia, Aristotelia, Hoheria
9* --- Rubus und Ribes ---	
10 "Erica" (Leptospermum)-Typ	Archeria, Coriaria 1, Cyathodes, Epacris, Hebe 2, Helichrysum 1, Leptospermum
11 "Juniperus/Cupressus" (Podocarpus 1)-Typ	Libocedrus, Podocarpus 1, Dacrydium
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	Podocarpus 2, Agathis, Phyllocladus
13 "Abies" (Podocarpus 3)-Typ	Podocarpus 3
14 "Cytisus sagittalis" (Carmichaelia)-Typ	Carmichaelia, Notospartium
15 Helichrysum-Typ	Helichrysum 2, Senecio, Olearia 2, Brachyglottis, Pomaderris
16 Dracophyllum-Typ	Dracophyllum
17 Cordyline ("Yucca")-Typ	Cordyline, Phormium
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)	Cyathea, Alsophila, Dicksonia
19 Chusquea-Typ (Bambus)	
20 Lianen	Freycinetia, Ripogonium, Parsonsia, Clematis
20 Epiphyten	Hymenophyllum, Grammites, Liliaceae (z.B. Luzuriaga, Astelia)
40 Parasiten	Loranthus, Elytranthe
50 Blechnum-Typen 1-3	1: minus-, 2: fluviatile-, 3: penna-marina-Gruppe, Asplenium
51 Polystichum-Typ	Polystichum
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)	Hypolepis, Lophosoria
53 Gleichenia-Typ	Gleichenia
54 Hymenophyllum-Typ	Hymenophyllum
55 Lycopodium-Typ	Lycopodium
60 Carex-Typ	Uncinia, Gahnia, Oreobolus
61 Poa-Typ	Poa
62 Stipa-Typ	Festuca, Stipa
63 Juncus-Typ	
64 Schoenus-Typ	Schoenus
70 Oxalis-Typ	Nertera
71 Acaena ("Potentilla")-Typ	
72 Astelia-Typ	Astelia, Celmisia
73 Vicia-Typ	
74 Ouresia ("Ajuga")-Typ	Ouresia
75 Geum-Typ	
80 Sphagnum-Typ	Sphagnum
81 Donatia-Typ	
90 Colletia-Typ	6: Forts.: Myrsine 2, Pennantia, Discaria, Pseudopanax 4, Myrtus, Neomyrtus, Olearia 2
+ verschiedene Typen innerhalb der Gattung	

Tab. 3c.

Wichtigste Gattungen der Wälder des südlichen Südamerika (im Nothofagus-Bereich).

1 Laurelia-Typ	Aextoxicum, Drimys, Laurelia, Persea
2 Maytenus/Weinmannia-Typ	Maytenus, Weinmannia, Escallonia, Eucryphia
3 "Aralia" (Schefflera)-Typ	
4 "Protea" (Metrosideros)-Typ	Lomatia, Gervuna, Embotrium, Myrcogenia, Temu, Ugni
5 Berberis-Typ	Berberis, Rhaphithamnus, Desfontainea, Azara, Maytenus 2, (Anomyrtus)
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	Ovidia
7 "Buxus" (Hebe)-Typ	v.a. Nf obliqua, procera, dombeyi, betuloides, nitida, pumila, antarctica
8 --- Nothofagus --- immer-grün	Aristotelia 2, Fuchsia
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) sommer-grün	Rubus, Ribes
9* --- Rubus und Ribes ---	Pernettya, Empetrum
10 "Erica" (Leptospermum)-Typ	Austrocedrus, Fitzroya, Pilgerodendron
11 "Juniperus/Cupressus" (Podocarpus 1)-Typ	Podocarpus 2, Araucaria
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	Saxegothea
13 "Abies" (Podocarpus 3)-Typ	(Myoschilos)
14 "Cytisus sagittalis" (Carmichaelia)-Typ	Baccharis, Dasyphyllum
15 Helichrysum-Typ	(Greigia)
16 Dracophyllum-Typ	-
17 Cordyline ("Yucca")-Typ	-
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)	Chusquea
19 Chusquea-Typ (Bambus)	
20 Lianen	Lapageria, Lardizabala, Campsidium, Cissus, Boquila, Mitraria
30 Epiphyten	Peperomia, Sarmienta, Hymenophyllum, Grammites, Orchidaceae, Liliaceae, Fascicularia
40 Parasiten	Myzodendron, Cyttaria
50 Blechnum-Typen 1-3	Blechnum, Asplenium
51 Polystichum-Typ	Polystichum
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)	- (Pteridium)
53 Gleichenia-Typ	Hymenophyllum
54 Hymenophyllum-Typ	
55 Lycopodium-Typ	
60 Carex-Typ	Uncinia, Carex
61 Poa-Typ	Poa u.ä.
62 Stipa-Typ	Stipa, Festuca
63 Juncus-Typ	Juncus
64 Schoenus-Typ	Schoenus
70 Oxalis-Typ	Oxalis, Nertera, Chrysosplenium, Viola, Sanicula, Fragaria
71 Acaena ("Potentilla")-Typ	Acaena, Osmorrhiza
72 Astelia-Typ	Astelia
73 Vicia-Typ	Vicia, Lathyrus, Adesmia
74 Ouresia ("Ajuga")-Typ	Valeriana, Caltha, Ouresia, Senecio +
75 Geum-Typ	Geum, Perezia, Ranunculus, (Calceolaria, Asteranthera)
80 Sphagnum-Typ	Sphagnum
81 Donatia-Typ	Donatia
90 Colletia-Typ	Colletia, . Mulinum

+ und andere Compositen, z.B. Macrachaenium, Adenocaulon, Arachnites

Allgemein ausgedrückt erscheinen hier *Nothofagus*-Bestände mit einer mitherrschenden Schicht von Bäumen vom *Laurelia*- und *Weinmannia*-Blatt-Typ, bzw. vom schwach sklerophyllen *Protea*-Typ (s. Tab. 3), die stellenweise reich mit Lianen und Epiphyten behangen sind. Der Immergrüne Unterwuchs wird von Sträuchern des *Coprosma* (divarikater *Moa*-Typ) bzw. des *Berberis*-Typs beherrscht sowie von Baumfarnen (*Dicksonia*) bzw. Bambusen (*Chusquea*). Eine Krautschicht ist zumeist üppig entwickelt und farnreich (Typen 50-52, Tab. 1), bzw. durchsetzt mit Arten des *Oxalis*- und *Osmorrhiza*-Typs (s. Tab. 3). Gegen den Bruchstandort verschwinden die Laurophyllen zugunsten von eher Sklerophyllen (*Myrceugenia*, *Temu*) bzw. noch mehr cupressoiden und erikoiden Arten (z.B. *Leptospermum*), einer typischen Kombination streßtoleranter Blatt-Typen, ähnlich wie in Mitteleuropa. Auch die Krautschicht erscheint uns nicht fremd beim Vorherrschen von Cyperaceen (*Carex*-Typ), eher dann schon mit dem großrosetigen *Astelia*-Typ (s. Tab. 3).

Auf dieser Katena von Standorten werden in niederschlagsreicheren Gebieten Mittel- oder Westeuropas (z.B. Alpen-Vorland, W-Küsten der Britischen Inseln) Fagaceen-reiche Wälder schon bald durch Oleaceen oder Aceraceen ersetzt und schließlich durch Betulaceen und Salicaceen (vgl. auch Nordamerika im Gebiet der Großen Seen oder Japan im südlichen *Fagus crenata*-Gebiet). Dagegen durchläuft die Krautschicht eine recht ähnliche Abwandlung. In der südlichen Hemisphäre indessen nehmen die Fagaceen einen wesentlich breiteren Bereich bei guter Vitalität ein und werden allmählich durch die auch sonst schon vor-

Tab. 4

Klimawald und Bruchwald (inkl. eutrophere Moore)Durchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		Bruch	
	NZ	Ch/Arg	NZ	Ch/Arg
1 <i>Laurelia</i> -Typ	(-)	.	.	.
2 <i>Maytenus</i> / <i>Weinmannia</i> -Typ	.	.	.	.
3 " <i>Aralia</i> "(<i>Schefflera</i>)-Typ	.	.	.	●
4 " <i>Protea</i> "(<i>Metrosideros</i>)-Typ	.	.	.	(-)
5 <i>Berberis</i> -Typ	.	.	.	.
6 <i>Coprosma</i> (<i>Moa</i> -Strauch)-Typ	●	.	.	.
7 " <i>Buxus</i> "(<i>Hebe</i>)-Typ	.	.	.	.
8 --- <i>Nothofagus</i> --- immer-grün	●i	●	●	.
9 <i>Fuchsia</i> -Typ (fak. s-grün) sommer-grün	.	.	.	.
9*--- <i>Rubus</i> und <i>Ribes</i> ---	.	.	.	.
10 " <i>Erica</i> "(<i>Leptospermum</i>)-Typ	.	.	.	.
11 " <i>Juniperus</i> / <i>Cupressus</i> "(<i>Podocarpus</i> 1)-Typ	●	.	●	.
12 <i>Podocarpus</i> 2/ <i>Araucaria</i> -Typ	.	.	(-)	.
13 " <i>Abies</i> "(<i>Podocarpus</i> 3)-Typ	.	.	(-)	.
14 " <i>Cytisus sagittalis</i> "(<i>Carmichaelia</i>)-Typ	.	.	.	.
15 <i>Helichrysum</i> -Typ	.	.	.	.
16 <i>Dracophyllum</i> -Typ	.	.	.	.
17 <i>Cordyline</i> (" <i>Yucca</i> "-)-Typ	.	.	.	.
18 <i>Cyathea</i> -Typ (Baumfarne)	.	.	(-)	.
19 <i>Chusquea</i> -Typ (<i>Bambus</i>)	.	●	.	.
20 Lianen	.	.	.	.
30 Epiphyten	●	.	.	(-)
40 Parasiten	.	.	.	.
50 <i>Blechnum</i> -Typen 1-3	●	.	.	(-)
51 <i>Polystichum</i> -Typ	.	.	.	.
52 " <i>Dryopteris</i> "-Typ (weiche Farne)	.	.	.	.
53 <i>Gleichenia</i> -Typ	.	.	.	.
54 <i>Hymenophyllum</i> -Typ	.	.	.	.
55 <i>Lycopodium</i> -Typ	.	.	.	.
60 <i>Carex</i> -Typ	.	.	●	(-)
61 <i>Poa</i> -Typ	.	.	.	.
62 <i>Stipa</i> -Typ	.	.	.	.
63 <i>Juncus</i> -Typ	.	.	.	.
64 <i>Schoenus</i> -Typ	.	.	.	.
70 <i>Oxalis</i> -Typ	.	●	.	.
71 <i>Acaena</i> "(<i>Potentilla</i>)-)-Typ	.	.	.	.
72 <i>Astelia</i> -Typ	(-)	.	.	.
73 <i>Vicia</i> -Typ	.	.	.	.
74 <i>Ouresia</i> "(<i>Ajuga</i>)-)-Typ	.	.	.	.
75 <i>Geum</i> -Typ	(-)	.	.	.
80 <i>Sphagnum</i> -Typ	.	.	.	.
81 <i>Donatia</i> -Typ	.	.	.	.
90 <i>Colletia</i> -Typ	.	.	.	.

Legende Tab. 4-9:

● (co-)dominant, . stark, . schwach, (-) stellenweise vertreten

handenen Myrtaceen ersetzt, ohne daß auf dem Bruch-Standort in nennenswerter Menge eigentliche Spezialisten-Familien aufträten (vgl. die Situation für Mitteleuropa in ELLENBERG 1978, und für Westeuropa z.B. in KLÖTZLI 1970 bzw. im Druck).

1.2 Oligotrophere Moor-Standorte (Abb. 1, Tab. 5)

Oligotrophere Moor-Komplexe erscheinen im Bereich der Pakihi-Moore der Südinsel Neuseelands, wo sie z.B. von MARK et al. näher untersucht wurden³⁾, dann im Bereich quelliger Aufstösse und selbstverständlich um Hochmoore und Hartpolstermoore, so vor allem schon im Gebiet des Valdivianischen Regenwaldes (1) und bis und mit Feuerland (2), wo Hochmoore ihre reinste Ausbildung erfahren (1: vgl. den Nadis-Sumpf-"wald" mit *Nothofagus antarctica* und die *Fitzroya/Nothofagus*-Sumpfwälder im Bereich des Sommergrünen *Nothofagus obliqua*-Waldes; vgl. z.B. OBERDORFER 1960, QUINTANILLA 1974, RAMIREZ 1968, RAMIREZ & RIVEROS 1975, TOMASELLI 1981; 2: vgl. OBERDORFER 1960, KNAPP 1966a, PISANO 1977, SCHWAAR 1981 sowie CORREA LUNA 1964 und die "Marlinen" bei HUECK 1966).

Die Komplexe können sehr verschiedener Natur sein. Neben dem schon oben vorgestellten *Podocarpus/Nothofagus*-Wald Neuseelands und dem *Nothofagus obliqua*-Wald Mittelchiles sind es größtenteils von *Nothofagus solandri cliffortoides* beherrschte Immergrüne temperierte (Regen-) Wälder und in Südamerika *Nothofagus dombeyi*-, weiter südlich *N. betuloides* Wälder recht ähnlicher Prägung, oder dann auch *Nothofagus pumilio*- und *N. antarctica*-Wälder der Südspitze Südamerikas (vgl. z.B. WARDLE 1970: B1 - B2, bzw. Typ A1, z.T. C4; OBERDORFER 1960: *Nothofago-Perseetum*, *Nothofago dombeyi-Eucryphietum*, z.T. *Laurelio-Weinmannietum* mit *Nothofagus antarctica*, *Fitzroyetum* vor allem Cordillera Pelada; für Argentinien s. auch ESKUCHE 1968: *Myrceugenio-Nothofagetum dombeyi*, sowie SEIBERT 1972, QUINTANILLA 1975, TOMASELLI 1981 und GALLOPIN 1978, Region des Tronador, Kartierungseinheit 1,13 (s. Tab. 2) sowie 6, Sumpfbüsch mit *Escallonia virgata*, *Cyperaceae* und *Juncaceae*; Übersicht in VILLAGRAN 1980).

In der Regel handelt es sich bei diesen meist lockerwüchsigen Feuchtwäldern um Bestände mit zumeist kleinblättrigen Immergrünen (*Protea*-Typ) von härterer Blatt-Konsistenz - in Neuseeland begleitet von wenigen cupressoiden *Podocarpaceen* - die wiederum einen von kleinblättrigen Immergrünen (*Coprosma*- bzw. *Berberis*-Typ) oder dann von *Chusquea* beherrschten Unterwuchs zeigen, der von härteren Farnen (*Blechnum*-Typ) unterwachsen ist; vor allem in Südamerika erscheinen dort auch echte Kräuter (*Oxalis*- und *Acaena*-Typ), in Neuseeland zumeist *Astelia*.

Nothofagus leidet hier nur wenig unter Konkurrenz, da alle Arten langsamwüchsig sind und zudem locker stehen. Wie bei der europäischen Buche auf Feuchtgebieten ist das Wurzelwerk flachstreichend ausgebildet (WARDLE 1970).

Zwergige *Nothofagus* ("Bonsai-Formen") erreichen in allen Fällen die Moorweite, wo sie auf Erikoide (*Leptospermum*, *Pernettya*) und Cupressoide (*Dacrydium*, *Pilgerodendron*) treffen, in einzelnen Fällen auch auf den *Maytenus/Weinmannia*-Typ mit *Escallonia*. Die Sträucher des Komplexes können u.U. *Nothofagus* weiter mooreinwärts begleiten, ebenso andere Arten von *Chusquea* sowie *Blechnum*, während die echten Kräuter von Grasartigen abgelöst werden (*Carex*-, *Poa*-, *Juncus*-Typ mit *Uncinia*, bzw. verschiedenen Gramineen, bzw. *Marsippospermum* und *Restionaceen*).

Auf den Pakihi-Mooren spielen *Gleichenia*-Farne oder/und *Dracophyllum*-Arten (*Epacridaceae*) eine oft stark ausgeprägte Rolle, und in beiden Kontinenten kann auch *Astelia* den Aspekt bestimmen. *Sphagnum* oder *Donatia* füllen oft sämtliche Lücken zwischen den erwähnten Typen oder Arten oder decken fast zur Gänze.

Auf einem derartigen Gradienten werden in feuchteren europäischen Wäldern (oder den entsprechenden nordamerikanischen oder japanischen) mehrere Waldgesellschaften durchlaufen, die nicht mehr Fagaceen-beherrscht sind, sondern von Betulaceen oder Pinaceen (vgl. *Dacrydium*!). In der südlichen Hemisphäre sind es dagegen wiederum Myrtaceen (*Leptospermum* mit erikoidem Laub) oder

3) Über die Bodenentwicklung, die zum Pakihi-Moor führt, s. z.B. bei MARK et al. 1975 am Typus des von *Podocarpus/Nothofagus*-Wald und *Leptospermum*-Busch umgebenen holzartenarmen *Calarophus*-Moore mit *Cyperaceen*, *Gleicheniaceen*, *Hymenophyllum*, *Blechnum*, *Astelia* und Gramineen. P. WARDLE (mdl.) erklärt die Entstehung durch natürliche Bodenalterung in ebeneren Lagen bei sehr hohen Niederschlägen (Westland bis über 10 000 mm/J.).

Tab. 5

Klimaxwald und Moorwald (inkl. oligotrophere Moore)Durchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		Moor	
	NZ	Ch/Arg	NZ	Ch/Arg
1 Laurelia-Typ		(.)		(.)
2 Maytenus/Weinmannia-Typ		(.)		•
3 "Aralia"(Schefflera)-Typ				
4 "Protea"(Metrosideros)-Typ	(.)	•		•
5 Berberis-Typ		•		•
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	•		•	
7 "Buxus"(Hebe)-Typ				
8 --- Nothofagus --- immer-grün	• i	•	• i	•
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) sommer-grün				
9*--- Rubus und Ribes ---				
10 "Erica"(Leptospermum)-Typ	•	•	•	•
11 "Juniperus/Cupressus"(Podocarpus 1)-Typ	•	(.)	•	
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	•	•	(.)	
13 "Abies"(Podocarpus 3)-Typ	•	•	(.)	
14 "Cytisus sagittalis"(Carmichaelia)-Typ				
15 Helichrysum-Typ				
16 Dracophyllum-Typ	(.)		•	
17 Cordyline ("Yucca")-Typ			•	
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)	•			
19 Chusquea-Typ (Bambus)		•		•
20 Lianen				
30 Epiphyten				
40 Parasiten				
50 Blechnum-Typen 1-3	•	•	•	•
51 Polystichum-Typ				
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)				
53 Gleichenia-Typ	(.)		•	
54 Hymenophyllum-Typ				
55 Lycopodium-Typ				
60 Carex-Typ	(.)		•	•
61 Poa-Typ	(.)	(.)	•	•
62 Stipa-Typ				
63 Juncus-Typ			•	•
64 Schoenus-Typ			•	•
70 Oxalis-Typ				
71 Acaena("Potentilla")-Typ		•		
72 Astelia-Typ	(.)	•	•	•
73 Vicia-Typ				
74 Ouresia("Ajuga")-Typ	(.)	•		
75 Geum-Typ				
80 Sphagnum-Typ			•	•
81 Donatia-Typ				•
90 Colletia-Typ				

Legende Tab. 4-9:

• (co-)dominant, • stark, • schwach, (•) stellenweise vertreten

Ericaceen (*Pernettya*) sowie *Empetrum*, die zur Herrschaft kommen können. Bemerkenswert ist im *Nothofagus*-Areal auf jeden Fall die Tatsache, daß z.B. *Nothofagus antarctica* oder *N. solandri cliffortoides* praktisch alle Moortypen besiedelt - Flach- und Quellmoortypen aller Art, Schwingmoor, Hoch- und Hartpolstermoor - oder sogar Gebüsche bilden kann (Flachmoor). Allerdings können auch in der nördlichen Hemisphäre einzelne Individuen von *Quercus robur* oder sogar *Fagus* (oder die vikariierenden Arten) oligotrophe (Bruch-) Moor-Standorte erreichen und dort ähnlichen Zwergwuchs annehmen wie *Nothofagus*.

2. Begrenzende mechanische Faktoren (insbesondere Wasser und Schnee)

An begrenzenden mechanischen Faktoren sind vor allem bewegtes Wasser und Schnee zu erwähnen (KNAPP 1966; vgl. aber auch VEBLEN 1979, 1980, ASH 1982, Vulkane, Erdschlipfe usw.). Gebietsumfassender und gleichmäßiger wirkt dagegen der Verbiß der heute überall verbreiteten Paarhufer (Rothirsch, Thar, Gemse usw.), die vielerorts die Verjüngung nahezu ausgerottet und Erosion an Steilhängen ausgelöst haben (s. z.B. in SALMON 1975). Im Zusammenhang mit den mechanischen Faktoren soll namentlich die Wirkung bewegten Wassers beleuchtet werden.

2.1 Ufer-Standorte auf Mineralböden von Fließ- und Stillgewässern (Abb. 1, Tab. 6).

Gradienten vom Klimax zur Ufervegetation wurden überall dort untersucht, wo dies möglich war, insbesondere im Bereich von *Nothofagus menziesii* und *N. fusca*-Klimaxwäldern auf der N-Insel Neuseelands sowie entlang der großen Ströme in Westland und an kiesigen Seeufern der "Argentinischen Schweiz" bei San Carlos de Bariloche (s. WARDLE 1970: N-Insel, Typus C4, z.T. C5, C2; vgl. auch E4; am Bach F2, S-Insel, Typus C3, z.T. C1, am Bach F1, z.T. C3; ESKUCHE 1968: *Austrocedro-Nothofagetum dombeyi*; GALLOPIN 1978: Einheit 18 am Bach und 4 am See; vgl. auch P. WARDLE 1979: Floodplains; HUECK 1966: Auftreten von Myrtaceen und Proteaceen; VILLAGRAN 1980, Myrten-Sumpfpflanzen).

Im großen und ganzen waren es ähnliche Klimaxwälder wie beim vorhergehenden Abschnitt, also mit vorherrschenden immergrünen *Nothofagus*-Arten, in Südamerika z.T. mit Sommergrünen, und einem großen Anteil an Arten des *Maytenus/Weinmannia*-Typs sowie des *Protea*-Typs, stellenweise mit Cupressoiden, im Unterwuchs mit dem *Coprosma*-, bzw. *Berberis*-Typ, aber hier mit stärkerem Epiphytenbehang und üppiger Krautschicht, nicht nur mit dem *Blechnum*-Typ, sondern auch stärker hygrophilen Farnen einschließlich viel Hymenophyllaceen sowie *Astelia*-Arten.

Nothofagus-Arten erreichen in allen Fällen mit voller Vitalität und (mit-) herrschend die Uferzone, und zwar den regelmäßig bei Hochwassern überschwemm-

Tab. 6

Klimaxwald und Uferwald

Durchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		Ufer	
	NZ	Ch/Arg	NZ	Ch/Arg
1 Laurelia-Typ	(.)	(.)	•	•
2 Maytenus/Weinmannia-Typ	(.)		•	
3 "Aralia"(Schefflera)-Typ	(.)		•	
4 "Protea"(Metrosideros)-Typ		•	•	•
5 Berberis-Typ		•		•
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	•		•	
7 "Buxus"(Hebe)-Typ				
8 --- Nothofagus --- immergrün	•i	•	•i	•
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) sommergrün	(.)	(.)	•	•
9*--- Rubus und Ribes ---			•	•
10 "Erica"(Leptospermum)-Typ				•
11 "Juniperus/Cupressus"(Podocarpus 1)-Typ	(.)	(.)	(.)	(.)
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ				
13 "Abies"(Podocarpus 3)-Typ				
14 "Cytisus sagittalis"(Carmichaelia)-Typ				
15 Helichrysum-Typ		(.)		•
16 Dracophyllum-Typ				
17 Cordyline ("Yucca")-Typ				
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)				
19 Chusquea-Typ (Bambus)				
20 Lianen				
30 Epiphyten	•	•	•	•
40 Parasiten				
50 Blechnum-Typen 1-3	•	•	•	•
51 Polystichum-Typ				
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)	•	•	•	•
53 Gleichenia-Typ				
54 Hymenophyllum-Typ	•		•	•
55 Lycopodium-Typ				
60 Carex-Typ	•	•	•	•
61 Poa-Typ				
62 Stipa-Typ				
63 Juncus-Typ				
64 Schoenus-Typ				
70 Oxalis-Typ	•	•	•	•
71 Acaena("Potentilla")-Typ				
72 Astelia-Typ	•		•	
73 Vicia-Typ				
74 Ouresia("Ajuga")-Typ				
75 Geum-Typ				
80 Sphagnum-Typ				
81 Donatia-Typ				
90 Colletia-Typ				

Legende Tab. 4-9:

• (co-)dominant, • stark, • schwach, (•) stellenweise vertreten

ten Bereich, es sei denn, dieser wäre mit feinerkörnigem Oberboden bedeckt und fast dauernd vernäßt. Im Gegensatz zur Klimax sind (z.T. fakultativ) laubwerfende Arten stärker am Unterwuchs beteiligt (*Fuchsia*, *Aristotelia*, *Hoheria*) sowie der *Maytenus*- und *Protea*-Typ. Auch hier sind die Gattungen *Ribes* und *Rubus* am see- oder flußwärtigen Waldrand auffälliger beigemischt. An den Bächen sind Farne mit hoher Diversität und Individuendichte vertreten. Nur an sehr feinkörnigen Ufern von wenig schwankenden Fließgewässern überwiegen die laubwerfenden Arten zusammen mit dem *Maytenus*-, *Protea*- und *Aralia*-Typ.

Es ist besonders erstaunlich zu sehen, wie zwergige *Nothofagus*-Gebüsche die Ränder südnuseeländischer Flüsse säumen und dort, nach den Überschwemmungsmarken zu urteilen, stark mechanisch beeinflusst werden. Und ungewöhnlich für unser Auge ist auch die Tatsache, daß *Nothofagus dombeyi* und *N. antarctica* die vordersten Individuen an kiesigen Seeufern stellen (z.B. am Lago Mascaradi mit *Baccharis*, *Rubus*, *Rosa*).

Mithin gibt es im *Nothofagus*-Bereich kaum spezialisierte Uferwälder auf mineralischen Böden. Unsere Eschen- und Erlenwälder verschiedenster Ausbildung werden durch *Nothofagus*-Feuchtwälder auf analogen Standorten ersetzt, deren Unterwuchs entfernt an unsere Uferwälder erinnert. Dagegen können subspontan "europäische" Uferwälder und Gebüsche entstehen, vor allem an Stellen wo Weiden und Erlen eingeführt wurden (z.B. Canterbury Plains bei Christchurch).

2.2 Rutschschnee und Wirkungen in Lavinaren

Extremere Lavinare tragen wie bei uns eher Graslandvegetation. Aber wie im Falle der Flußufer kann *Nothofagus* relativ belastete Standorte mit knieholzartigen Individuen besiedeln, nämlich dort, wo bei uns *Alnus viridis* oder *Pinus montana* dominieren würden (für Einzelheiten sei auf die zitierte Literatur verwiesen wie z.B. OBERDORFER, 1960, HUECK 1966, QUINTANILLA 1974: *Nothofagus antarctica*, WARDLE 1970: *Nothofagus solandri cliffortoides*).

3. T r o c k e n g r e n z e n

3.1 Fels - Standorte (Abb. 1, Tab. 7)

Auch in den feuchtesten Gebirgen können Felswälder oder Haine besonderer Prägung auftreten, die z.B. in Neuseeland mit *Libocedrus* entfernt an unsere in-selartig verteilten Fels-Föhrenwälder erinnern (z.B. am Haast-Paß, Westland, Südinself; in ähnlicher Form auch in Feuerland oder mit *Austrocedrus* bei Bariloche, *Gavileo-Austrocedretum*, ESKUCHE 1968), und zwar innerhalb des *Nothofagetum betuloidis*, des *Anemone-Nothofagetum pumilionis* oder der *Nothofagus antarctica*-Wälder, bzw. des montanen *Nothofagus menziesii*-Waldes (nach OBERDORFER 1960, ESKUCHE 1969 bzw. MARK 1977). Allesamt lagen die untersuchten Felswald-Inseln in *Nothofagus* dominierten Klimawäldern, die oft stark mit Epiphyten oder Parasiten besetzt waren (subandine mesische *Nothofagus*-Wälder nach QUINTANILLA 1974).

In allen untersuchten Fällen war der *Laurelia*-Typ mit z.B. *Drimys* oder *Pseudowintera* am Aufbau beteiligt sowie der *Maytenus*- und *Protea*-Typ und stellenweise Cupressoide und Pinoide. Am recht dichten Strauchwuchs beteiligten sich neben dem *Coprosma*- bzw. *Berberis*-Typ auch Erikoide (z.B. *Cyathodes* bzw. *Pernettya*) und kleinblättrige Malakophylle (z.B. *Baccharis*). Die Krautschicht ist in der Regel üppig entwickelt mit reichlich Farnwuchs, meist in der Form der *Blechnum*-Typen sowie Hymenophyllaceen und stellenweise mit echten Kräutern wie *Acaena* und *Osmorrhiza*.

Alle diese Typen sind auf den Fels-Standorten ebenfalls beteiligt. Indessen können Cupressoide oder Pinoide (*Araucaria*, vgl. MICHELL 1980) codominant mit *Nothofagus* vorkommen, und in der Krautschicht herrschen z.T. *Gleichenia* und *Lycopodium* sowie verschiedenartige Grasartige (meist *Stipa*-Typ, also starre Horstgräser wie *Chionochoa* und *Festuca*).

Unter stärker ozeanischen Bedingungen können auch in Europa ähnlich abgewandelte Klimawälder auftreten, dann ebenfalls mit zwergwüchsiger Buche oder Eichen (z.B. in Insulrien oder im Jura). Diese Bestände sind dann freilich auch mit Pinoiden oder Cupressoiden durchsetzt, die in weniger ozeanischen Gebieten namentlich mit *Pinus* zur Dominanz gelangen können, eine Erscheinung, die im südlichen Südamerika nur in den Steppengrenzbereichen möglich ist (Bariloche).

Somit wird in der südlichen Hemisphäre auch der Felswald physiognomisch nivelliert und erscheint nur als geringfügige Abweichung des Klimawaldes, vermutlich bedingt durch die selten nachhaltig austrocknenden Felswände.

Tab. 7

Klimaxwald und Felswald

Durchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		Fels	
	NZ	Ch/Arg.	NZ	Ch/Arg.
1 Laurelia-Typ	.	.	.	.
2 Maytenus/Weinmannia-Typ	.	.	.	.
3 "Aralia"(Schefflera)-Typ	.	.	.	.
4 "Protea"(Metrosideros)-Typ	.	.	.	.
5 Berberis-Typ	.	.	.	.
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	.	.	.	.
7 "Buxus"(Hebe)-Typ	.	.	.	.
8 --- Nothofagus --- immer-	.	.	.	.
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) <u>sommer</u> -grün	●	●	●	●
9*--- Rubus und Ribes ---	.	.	.	.
10 "Erica"(Leptospermum)-Typ	.	.	●	●
11 "Juniperus/Cupressus"(Podocarpus 1)-Typ	(.)	(.)	.	(.)
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	(.)	.	.	.
13 "Abies"(Podocarpus 3)-Typ	.	.	.	.
14 "Cytisus sagittalis"(Carmichaelia)-Typ	.	.	.	.
15 Helichrysum-Typ	.	.	.	●
16 Dracophyllum-Typ	.	.	.	.
17 Cordyline ("Yucca")-Typ	.	.	.	.
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)	.	.	.	.
19 Chusquea-Typ (Bambus)	.	.	.	.
20 Lianen	.	.	.	.
20 Epiphyten	.	.	.	(.)
40 Parasiten	(.)	●	(.)	●
50 Blechnum-Typen 1-3	●	●	●	.
51 Polystichum-Typ	.	.	.	.
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)	.	.	.	.
53 Gleichenia-Typ	.	.	●	.
54 Hymenophyllum-Typ	.	.	.	.
55 Lycopodium-Typ	.	.	.	.
60 Carex-Typ	.	.	.	.
61 Poa-Typ	.	.	.	.
62 Stipa-Typ	.	.	.	.
63 Juncus-Typ	.	.	.	.
64 Schoenus-Typ	.	.	.	.
70 Oxalis-Typ	.	.	.	.
71 Acaena("Potentilla")-Typ	.	.	.	.
72 Astelia-Typ	.	.	.	.
73 Vicia-Typ	.	.	.	.
74 Ouresia("Ajuga")-Typ	.	.	.	.
75 Geum-Typ	.	.	.	.
80 Sphagnum-Typ	.	.	.	.
81 Donatia-Typ	.	.	.	.
90 Colletia-Typ	.	.	.	.

Legende Tab. 4-9:

● (co-)dominant, • stark, · schwach, (·) stellenweise vertreten

3.2 Steppenwälder (Abb. 2, Tab. 8)

Nothofagus-Steppenwälder konnten in allen Randgebieten vom Wald- zum Steppen-
klima untersucht werden. Ob in der Provinz Otago Süd-Neuseelands, am Rande
der *Festuca novae-zelandiae*-Steppe, oder östlich Bariloche, bzw. zwischen
Ushuaia und Rio Grande in Ost-Feuerland, am Rande der *Festuca patagonica*/*Sti-*
pa-Steppe. Alle diese Ausbildungen haben viele gemeinsame Züge, die sie auch
mit den *Quercus*-Steppenwäldern Osteuropas verbinden (vgl. WARDLE: Typus D1 im
Craigieburn-Bergland und G1 bei Wanaka sowie MARK 1977: montane *Nothofagus*
menziesii-Wälder bei Mataroka im Vergleich zu Wanaka bei WELLS 1972; vgl.
Station Alexandra in WALTER & LIEHT 1960f: Klimadiagramm-Weltatlas; für Bari-
loche usw. s. bei ESKUCHE 1969: Berberitzengebüsche, und 1973, GALLOPIN 1978:
Einheit 9).

Die nächstliegenden, nicht mehr steppenwaldartigen *Nothofagus*-Bestände zeigen einen Bestandaufbau, der an einen verarmten Klimaxwald (wie unter Ufervegetation beschrieben) erinnert. *Nothofagus* herrscht absolut, ohne Beimengung des *Maytenus*- oder *Protea*-Typs, und ist vor allem in Südamerika reich mit Parasiten behangen (*Cyttaria*). An Sträuchern erscheinen die nährlichen Gruppen (*Coprosma/Berberis*), in Südamerika ergänzt durch *Baccharis*. Die Krautschicht wird von Farnen beherrscht (*Blechnum* Typ 2 und 3 sowie *Asplenium*, *Polystichum*), durchsetzt von *Lycopodium* und einzelnen Kräutern (z.B. *Osmorhiza*).

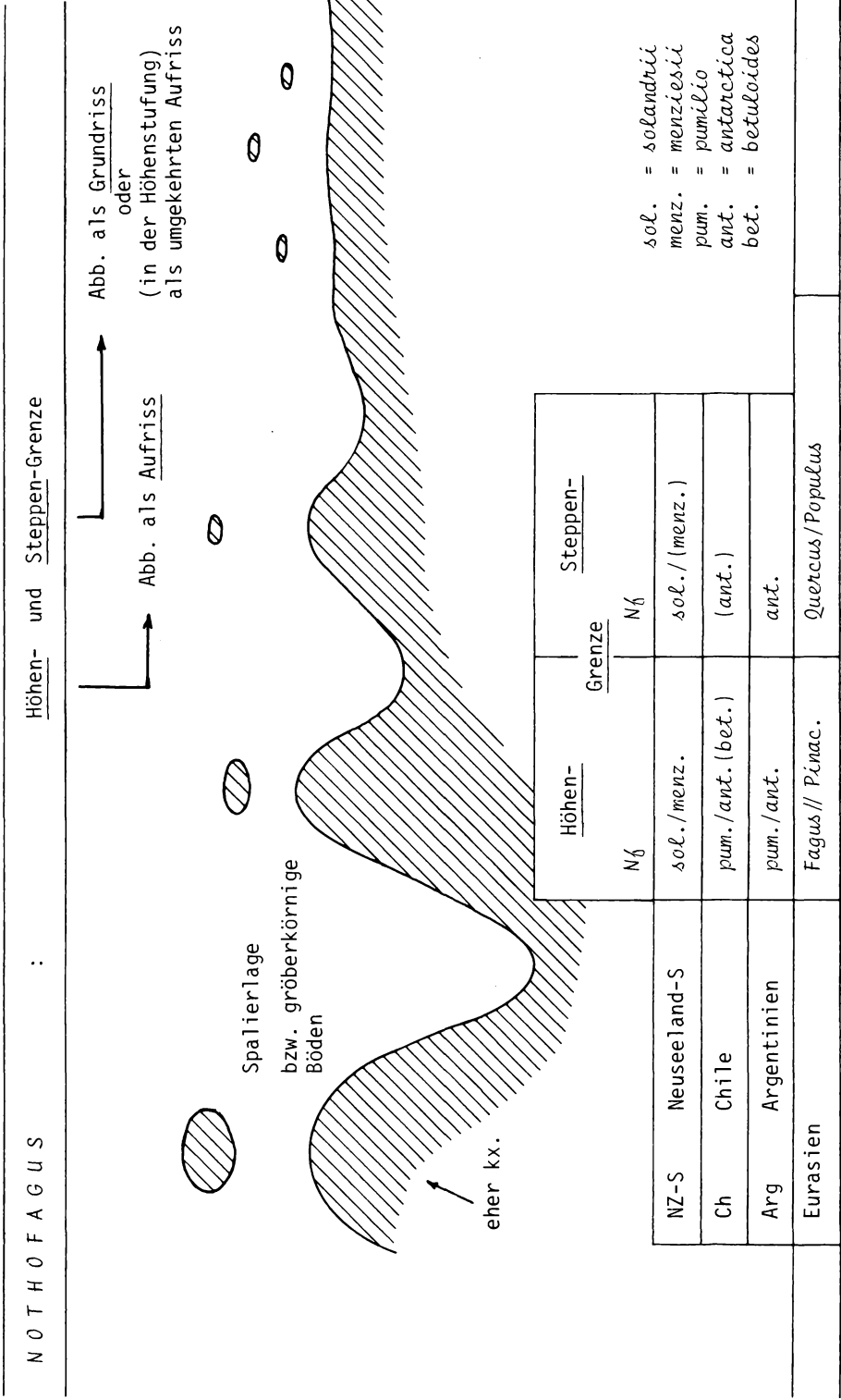


Abb. 2: Grenzen der Gattung *Nothofagus* in der temperierten Zone. Höhen- und Steppengrenze (Neuseeland S-Insel und Feuerland bzw. Patagonien).

In den steppennächsten Wäldern treten sämtliche Gruppen noch mit geringer Artmächtigkeit auf, aber der *Stipa*-Typ und der feinerhalmige *Poa*-Typ können dominieren. In Nord-Patagonien schließlich können sich die Wälder auch in savannenartige Bestände auflösen, wo *Nothofagus*, teilweise durch sekundäre Einflüsse bedingt, in Gruppen steht und von patagonischen Steppen- und Halbwüsten-Elementen begleitet ist (z.B. *Colletia*, *Mulinus*). Die absolut artenärmsten, aber noch geschlossenen Bestände fanden sich in der Craigieburn-Range, unweit des Arthur-Passes, wo *Nothofagus cliffortioides* nur von wenigen Farnen begleitet war, sich aber trotz starkem Parasiten-Befall und Epiphyten-Behang sehr gut verjüngte (Typus D1 nach WARDLE 1970). Dagegen hat die Verjüngung in dichter Grasschicht wegen ungünstiger Keimbedingungen kaum eine Chance sich durchzusetzen.

Die Auflösung des Waldes gegen die Steppe ist besonders eindrucklich aus der Luft zu beobachten und ähnelt rein physiognomisch in vielem der Auflösung des Waldes an der alpinen Waldgrenze auf felsigen Standorten. Wie bereits in WALTER (1968) für die Auflösung des nordhemisphärischen Steppenwaldes gemeldet, erscheinen die letzten Wälder auf gröberkörnigem Substrat oder felsigen Kuppen und Taleinhängen (entsprechend den felsigen Spalierlagen an der alpinen Waldgrenze). Dieses Muster ist namentlich im nördlichen Feuerland noch deutlich zu sehen und wurde durch den Menschen nicht in einschneidender Weise verändert.

Tab. 8

Klimawald und SteppenwaldDurchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		Steppe	
	NZ	Ch/Arg	NZ	Ch/Arg
1 Laurelia-Typ				
2 Maytenus/Weinmannia-Typ				
3 "Aralia"(Schefflera)-Typ				
4 "Protea"(Metrosideros)-Typ				
5 Berberis-Typ		•		•
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	•		•	
7 "Buxus"(Hebe)-Typ				
8 --- <i>Nothofagus</i> --- immer-grün	• i	•	• i	•
9 Fuchsia-Typ (fak.s-grün) sommer-grün				
9*--- Rubus und Ribes ---				
10 "Erica"(Leptospermum)-Typ				
11 "Juniperus/Cupressus"(Podocarpus 1)-Typ				•
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ				
13 "Abies"(Podocarpus 3)-Typ				
14 "Cytisus sagittalis"(Carmichaelia)-Typ				
15 Helichrysum-Typ		•		•
16 Dracophyllum-Typ				
17 Cordyline ("Yucca")-Typ				
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)				
19 Chusquea-Typ (Bambus)				
20 Lianen				
30 Epiphyten				
40 Parasiten	(•)	•	(•)	•
50 Blechnum-Typen 1-3	•	•	•	•
51 Polystichum-Typ	•	(•)	•	(•)
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)				
53 Gleichenia-Typ				
54 Hymenophyllum-Typ				
55 Lycopodium-Typ	•	•	•	•
60 Carex-Typ				
61 Poa-Typ	•		•	•
62 Stipa-Typ			•	•
63 Juncus-Typ				
64 Schoenus-Typ				
70 Oxalis-Typ				
71 Acaena("Potentilla")-Typ		•		•
72 Astelia-Typ				
73 Vicia-Typ				
74 Ouresia("Ajuga")-Typ				
75 Geum-Typ				
80 Sphagnum-Typ				
81 Donatia-Typ				
90 Colletia-Typ				•

Legende Tab. 4-9:

• (co-)dominant, • stark, • schwach, (•) stellenweise vertreten

4. Höhengrenzen und Hochlagenwälder (Abb. 2, Tab. 9)

Ohne in eine neue Diskussion über die Art der alpinen Waldgrenze einsteigen zu wollen, darf doch bemerkt werden, daß in natürlichen Gebirgen beide Möglichkeiten angetroffen werden: die auffallend gerade ("abgeschnittene") Waldgrenze auf relativ sanften Hängen mit wenig Fels und die sich auflösende ("diffuse") Waldgrenze mit spalterartigen Hochlagegebüsch. Der erste Typus findet sich z.B. auf der chilenischen Seite der Anden bei Antillanca, der zweite Typus am Arthurs Paß (Scotts Trail, also E-Seite) und ein Mischtypus mit kleinen spalterartig vorgeschobenen Vorposten bei sonst eher abgeschnittener Form am Cerro Catedral und Tronador im Nahuel Huapi-Nationalpark Argentiniens. Alle übrigen, eher kursorisch besuchten Gebiete hatten zumeist Typus 2 (Neuseeland Südinself, Feuerland, Tasmanien usw.; vgl. z.B. WARDLE 1970: Typus D4, z.T. D3; HUECK 1966, QUINTANILLA 1974, 1979, TOMASELLI 1980, GALLOPIN 1978: Typus 10, 11, 12, GARCIA et al. 1978, VELEN 1979, 1980, VILLAGRAN 1980, Höhenprofile). Nach den vorstehend genannten Autoren und eigenen Unterlagen liegen die Höhengrenzen bei ca. 1600 m (41°SB, Bariloche), 11-1400 m (42°SB, Tronador, auch bei Antillanca, bzw. am Arthurs Paß/NZ) und bei Ushuaia/Feuerland (55°SB, Garibaldi-Paß) bei ca. 450-600 m. In Spalierlagen gehen baumförmige Individuen auch bedeutend höher hinauf, so im Bereich des Nahuel Huapi-Nationalparks bis um 1800 m, wobei "traumatische" Ereignisse eine wesentliche Rolle spielen können, was von VELEN (1980) detailliert beschrieben wurde.

Tab. 9

Klimawald und Hochlagenwald

Durchschnittliche Zusammensetzung (Physiognomie)

	Klimax		alp. Waldgrenze	
	NZ	Ch/Arg	NZ	Ch/Arg
1 Laurelia-Typ		•		(•)
2 Maytenus/Weinmannia-Typ		•		
3 "Aralia"(Schefflera)-Typ				
4 "Protea"(Metrosideros)-Typ				
5 Berberis-Typ		(•)		
6 Coprosma (Moa-Strauch)-Typ	(•)			
7 "Buxus"(Hebe)-Typ				
8 --- Nothofagus --- immer-grün	•i	•	•i	•s
9 Fuchsia-Typ (fak.-grün)				
9*--- Rubus und Ribes ---				
10 "Erica"(Leptospermum)-Typ	(•)	•	•	•
11 "Juniperus/Cupressus"(Podocarpus 1)-Typ	•	(•)	•	
12 Podocarpus 2/Araucaria-Typ	(•)	(•)		
13 "Abies"(Podocarpus 3)-Typ	(•)		•	
14 "Cytisus sagittalis"(Carmichaelia)-Typ				
15 Helichrysum-Typ		(•)	•	(•)
16 Dracophyllum-Typ	(•)		•	
17 Cordyline ("Yucca")-Typ				
18 Cyathea-Typ (Baumfarne)				
19 Chusquea-Typ (Bambus)		•		•
20 Lianen				
30 Epiphyten	•	•		
40 Parasiten	•	•		
50 Blechnum-Typen 1-3	•	•		
51 Polystichum-Typ	•	•		
52 "Dryopteris"-Typ (weiche Farne)				
53 Gleichenia-Typ				
54 Hymenophyllum-Typ				
55 Lycopodium-Typ				
60 Carex-Typ				
61 Poa-Typ	•	•	•	•
62 Stipa-Typ	(•)		•	•
63 Juncus-Typ				
64 Schoenus-Typ				
70 Oxalis-Typ				
71 Acaena("Potentilla")-Typ		•		
72 Astelia-Typ	•	•	•	•
73 Vicia-Typ				
74 Ouresia("Ajuga")-Typ				
75 Geum-Typ	(•)	(•)	(•)	(•)
80 Sphagnum-Typ				
81 Donatia-Typ				
90 Colletia-Typ				•

Legende Tab. 4-9:

• (co-)dominant, • stark, • schwach, (•) stellenweise vertreten

Normalerweise zeigten die obersten Klimaxwälder den folgenden Aufbau: Bei absoluter Beherrschung der Baumschicht und Verjüngung durch epiphytenbehängene und parasitenreiche *Nothofagus*-Stämme (mit Flechten, bzw. *Myzodendron*- und *Cyttaria*-Arten), immergrün in Neuseeland, meist sommergrün in Südamerika, sind im Unterwuchs nur noch wenige laurophylle Arten zu sehen (*Laurelia*-, *Maytenus*-, *Coprosma*-, bzw. *Berberis*-Typ). Stellenweise sind pinoide Podocarpaceen (*Araucaria*, MICHELL 1980) noch vorhanden, in Südamerika auch der erikoide Typ (*Pernettya*) oder/und *Chusquea*-Arten, in Neuseeland oft *Dracophyllum* (entsprechend *Richea* in Tasmanien). Eine oft bemerkenswert üppige Krautschicht wird von einigen Kräutern (*Acaena*, *Astelia*) geprägt. Auch zwergige Malakophylle können in beiden Kontinenten auffallen und zu subalpiner Buschvegetation überleiten (*Helichrysum*, *Senecio* bzw. *Baccharis*).

Die *Nothofagus*-Obergrenze ist meist abrupt wegen des geringen Anfalls an reifen Samen und wegen der Frosttrocknis an der gelegentlich auflaufenden Verjüngung (WARDLE 1970, WEINBERGER 1973, Mc QUEEN 1976/77). Aber noch im obersten Wald zeigt sich die Adaptionsfähigkeit der Gattung, indem die Verjüngung in den günstigen Perioden schnellwüchsig ist, aber auch indem die Verjüngung Kälteperioden verkraften, somit Wachstumsunterbrüche überbrücken kann. Außerdem können wegen der Flexibilität der Äste auch Rutschschneehänge nach Art der Grünerle besiedelt werden.

An dieser Obergrenze, wo in Neuseeland Buschwald in subalpinen immergrünen Busch übergeht, in Südamerika *Nothofagus*-beherrschtes knieholz-artiges Gestrüpp, verschwinden Epiphyten und Parasiten weitgehend, und auch die oben erwähnten Arten der Krautschicht fallen aus und werden oft durch Steppen-Gattungen (vor allem Südamerika) und Hochlagen-Gattungen ersetzt (z.B. *Chionochloa*- und *Astelia*- bzw. *Celmisia*-Typ in NZ).

Solche subalpinen Wald-Busch-Übergänge entsprechen in ihrer Physiognomie recht weitgehend den Verhältnissen im *Rhododendron*-Busch an der oberen Waldgrenze Mitteleuropas, der ebenfalls, auch im natürlichen Zustand, von Immergrünen und gemischter Krautschicht aufgebaut wird.

FOLGERUNGEN FÜR DIE STRATEGIE DER FAGACEEN

Schon in Europa oder Ostasien können Fagaceen, einschließlich *Fagus*, die ganze Kette möglicher Waldstandorte beherrschen oder dann wenigstens im Verein mit Nadelhölzern (Pinoide) mitherrschen. In der südlichen Hemisphäre sind die Verhältnisse noch wesentlich ausgeprägter: Es gibt mit wenigen Ausnahmen kaum je eine Grenze für eine *Nothofagus*-Dominanz oder Kodominanz. Erstauflerlicherweise erreicht z.B. *Nothofagus menziesii* sogar Flußuferstandorte, die unter stärkeren mechanischen Einflüssen stehen, oder Rutschschneeflächen, die bei uns von Salicaceen und Betulaceen eingenommen würden. Nur in seltenen Fällen wird die Herrschaft an Nadelhölzern, Myrtaceen oder erikoide Vertreter verschiedener Familien abgetreten, oder es kommt zur Koexistenz (Hochmoor, Fels u.a. Standorte). Endgültig abgelöst werden die Fagaceen auf den extremsten Standorten hinsichtlich Wasserhaushalt und Höhe in der Regel von Myrtaceen, sei dies nun im Klimaxbereich der Fagaceen oder nicht. (Ihre Rolle als Relikt-Gattung *Nothofagus* im Klimaxbereich der Myrtacee *Eucalyptus* und tropischer Familien, z.B. *Moraceae*, *Sterculiaceae*, *Meliaceae*, *Sapindaceae* usw. vgl. auch ASH 1982). Umgekehrt hatten die Myrtaceen in Europa (z.B. Mittelmeergebiet) nicht die gleichen günstigen Einwanderungs- und Verbreitungsmöglichkeiten, so daß dort die Fagaceen-beherrschte Region z.T. weiter ausgreift oder aber gestoppt wird durch Oleaceen, Ericaceen und die Leguminosen-Familien. Die größten Schwierigkeiten hat die Familie generell auf Heide- oder feuchten rothumusreichen Standorten, wo sie auch in der südlichen Hemisphäre z.T. ersetzt wird durch Podocarpaceen und verwandte Familien, oder aber wiederum durch Myrtaceen und Ericaceen zurückgedrängt wird, allerdings ohne ganz zu verschwinden (vgl. Heidewälder bei STEIN 1975, für Indonesien; Fagaceen/Myrtaceen-Gefüge am Mt. Field, Tasmanien, auf Heidestandorten). Diese Tatsache dürfte auf das mangelhafte Einbettungsvermögen des Samens zurückgeführt werden, wie es z.B. auch GADEKAR 1975, für die Konkurrenz *Fagus/Abies* auf rothumusreichen Standorten in der Bergstufe der Schweizer Voralpen nachgewiesen hat.

Doch woher stammt diese verblüffende Konkurrenz- und Adaptationsfähigkeit der Fagaceen, insbesondere der Gattung *Nothofagus*?

Wie ausgedehnte Beobachtungen im Gesamtareal von *Nothofagus* gezeigt haben, vermag die Gattung überall dort zu herrschen oder wenigstens mitzuherrschen, wo der Same wenigstens während eines Teils der Vegetationsperiode zuzugewandte Keimbedingungen findet. Da periodisch reichlich Samen anfällt und teilweise

auch zoogen gut "versorgt" wird - außer auf rohhumusreichen oder Grasland-Standorten - ist die Weiterentwicklung der Arten dieser Gattung durch ihre Schattenverträglichkeit gewährleistet. Die Gattung findet erst dort eine absolute Grenze, wo regelmäßig Brände oder dicke, wechselfeuchte Rohhumuspölster in Heide- oder tropischen Gebirgswäldern dies verhindern, oder dann eben dort, wo ähnlich angepasste, aber besserwüchsige und wärmebedürftige Familien der Tropenwälder zum Zuge kommen (vgl. die Reliktorkommen von *Nothofagus*-Wäldern im tropisch-subtropischen Regenwaldbereich auf speziellen "gemäßigten" Standorten in Kuppen- oder Kretenlagen; s. z.B. ASH 1982). Dabei mag stellenweise auch die Garnitur der pflanzenfressenden Säuger oder Vögel an der aktiven Verbreitung und der Behauptung am Wuchsort mitgewirkt haben. Diese Erkenntnisse werden gestützt durch die Beobachtung, daß bei besseren (wärmeren) Wuchsbedingungen die Ansammlung von *Nothofagus* begrenzter ist und die Arten sich in tieferen Lagen entlang der Flüsse ansiedeln, was durch die außerordentlich schwimmfähigen Samen gefördert wird, oder dann sich als krüppelige Relikte auf nährstoffarmen Standorten finden. *Nothofagus* ist also im allgemeinen recht tolerant gegenüber ungünstigen Standortbedingungen (vgl. WARDLE 1970, 1980). Unter solchen Bedingungen erfolgt die Verjüngung oft in konkurrenzauweichender Weise auf Fallholz.

Alles in allem darf festgehalten werden, daß im gesamten Bereich der feuchteren gemäßigten Zonen und ihren Randbereichen, einschließlich der tropischen Gebirgslagen, die Fagaceen die am besten angepasste Familie und *Nothofagus* die am besten angepasste Gattung ist.

Verdankungen

Die vorliegende Arbeit wäre ohne vorbereitende Diskussionen und Hinweise namentlich von Dr. E. HORAK (Basidiomyceten der Fagaceen) nicht zustande gekommen und ohne die großzügige Unterstützung der örtlichen Kollegen unmöglich gewesen. Namentlich den folgenden Herren Kollegen von Australien bis Südamerika gebührt mein ganz besonderer Dank (von West nach Ost): Dr. R. CROWDEN, Hobart, Tasmanien; Dr. J.M. VEILLON, Nouméa, Nouvelle Calédonie; Mr. St. CHAMBERS, Waitakaruru NZ-N; Prof. Dr. A. MARK, Dunedin, NZ-S; Dr. P. WARDLE und Mr. R. ALLEN, Christchurch, NZ-S; Prof. Dr. C. RAMIREZ, Valdivia, Chile; Prof. Dr. R.J.C. LEÓN, Buenos Aires, Argentinien.

Mein Dank gilt vor allem für die vorzügliche Vorbereitung der Exkursionen und manches anregende Gespräch. Für die Finanzierung der Reise erhielt ich in verdankenswerter Weise Unterstützung durch einen Spezialfonds der ETH. Einen Großteil der Auswertung besorgte mir meine langjährige Mitarbeiterin Frau Anna HOLSTRÖM. Und schließlich ergab sich manches klärende Gespräch über die Ursachen der Dominanz von Fagaceen mit Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT sowie Prof. Dr. P. ENDRESS, beide Zürich. Ihnen allen sowie den hier nicht genannten Kollegen im tropischen Teilgebiet der Gattung *Nothofagus* sei herzlich gedankt.

SCHRIFTEN

- ASH, J. (1982): The *Nothofagus* Blume (Fagaceae) of New Guinea. - In: GRESSIT, J.L. (Ed.): Biogeography and ecology of New Guinea. - Monograph. Biol. 42: 355-380. Junk, The Hague, Boston, London. 1983 S.
- CORREA LUNA, H. (1964): Parque Nacional de Tierra del Fuego. Aspecto físico y fitogeográfico. - An. Parqu. Nac. 10: 61-71 (+ Photos).
- ELLENBERG, H. (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. - Naturwiss. Rdsch. 19: 133-139.
- (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. - Ulmer, Stuttgart. 981 S.
- ESKUCHE, U. (1968): Fisionomía y sociología de los bosques de *Nothofagus dombeyi* en la region de Nahuel Huapi. - Vegetatio 14: 192-204.
- (1969): Berberitzengebüsche und *Nothofagus antarctica*-Wälder in Nordwestpatagonien. - Vegetatio 19: 264-285.
- (1973): Estudio fitosociologica en el norte de Patagonia. I. Investigaciones de algunos factores de ambiente en comunidades de bosques y de chaparrals. - Phytocoenol. 1: 64-113.
- FREHNER, H.K. (1963): Waldgesellschaften im westlichen Aargauer Mittelland. - Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 44. 96 S.
- GADEKAR, H. (1975): Ecological conditions limiting the distribution of *Fagus silvatica* L. and *Abies alba* Mill. near Schwarzenberg (Lucerne), Switzerland. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 54. 98 S.

- GALLOPIN, G.C. (1978): Estudio ecologico integrado de la Cuenca del Rio Manso Superior (Rio Negro - Argentina). I. Descripción general de la cuenca. - An. Parqu. Nac. 14: 161-230. Buenos Aires.
- GARCIA, D.R., SOURROUILLE, A., GALLOPIN, G.C., MONTAÑA, C. (1978): Estudio ecologico integrado de la Cuenca del Rio Manso Superior (Rio Negro - Argentina). II. Tipos de Vegetación. - An. Parqu. Nac. 14: 231-248. Buenos Aires.
- HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. - In: WALTER, H. (Ed.): Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume 2. VEB Fischer, Jena. 422 S.
- KLÖTZLI, F. (1968): Über die soziologische und ökologische Abgrenzung schweizerischer Carpinion- von den Fagion-Wäldern. - Fedd. Repert. 78: 15-37.
- (1970): Eichen-, Edellaub- und Bruchwälder der Britischen Inseln. - Schweiz. Z. Forstwes. 121: 329-366.
- (im Druck): Neuere Erkenntnisse zur Buchengrenze in Mitteleuropa. - In: Festschrift P. FUKAREK, Sarajewo.
- KNAPP, R. (1966a): Höhere Vegetationseinheiten von Süd-Patagonien und Feuerland. - Geobot. Mitt. 35: 1-4.
- (1966b): Einflüsse von Schnee und Wind auf subantarktische Wälder im südlichen Amerika (Prov. Magallanes, Chile). - Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkde. N.F., Nat. wiss. Abt. 34 (1-2): 163-164. Giessen.
- LASSALLE, J.C. (1980): Relevé écologique de la République Argentine. - Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 47: 87-131.
- MARK, A.F. (1977): Vegetation of Mount Aspiring National Park, New Zealand. - Nat. Parks Sci. Ser. 2. 79 S.
- , SMITH, P.M.F. (1), SCOTT, G.A.M., ROWLEY, Jennifer A. (2) (1975): A Lowland vegetation sequence in South Westland: Pakihi bog to mixed Beech-Podocarp Forest. 1) The principal strata, 2) Ground and epiphytic vegetation. - Proc. N.Z. Ecol. Soc. 22: 76-93, 93-108.
- MCQUEEN, D.R. (1976/77): The ecology of Nothofagus and associated vegetation in South America. - Tuatara 22 (1): 38-68; 22 (3): 233-244.
- MICHELL, R.G. (1980): Vegetación del bosque de Araucaria araucana (Mol.) K. Koch en la Cordillera de los Andes (Lonquimay, Prov. Malleco). - Fac. cienc. forest., Univ. Chile, Bol. técn. 57: 1-25.
- OBERDORFER, E. (1960): Pflanzensoziologische Studien in Chile. - Ein Vergleich mit Europa. - In: TÜXEN, R. (Ed.): Flora et vegetatio mundi 2. - J. Cramer, Weinheim. 208 S.
- PISANO, V.E. (1977): Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56°S. Apart. - An. Inst. Patagonia 8: 121-250.
- QUINTANILLA, V.G. (1979): L'étagement altitudinal de la végétation au Chili central: Les profils phytogéographiques. - Biogeographica 16: 49-68.
- QUINTANILLA, V. (1974): Les formations végétales du Chili tempéré. Essai écologique et phytogéographique. - Doc. Cart. Ecol. 14: 33-80. Grenoble.
- RAMIREZ GARCIA, C. (1968): Die Vegetation der Moore der Cordillera Pelada, Chile. - Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkde., Nat. wiss. Abt. 36: 95-181. Giessen.
- , RIVEROS, M. (1975): Los Alerzales de Cordillera Pelada. Flora y Fitosociología. - Medio Ambiente 1 (1): 3-13.
- RAVEN, P.H., AXELROD, D. (1975): History of the flora & fauna of Latin America. A theory of plate tectonics provides a basis for reinterpreting the origins and distribution of the biota. - Americ. Scient. 63: 420-429.
- SALMON, J.T. (1975): The influence of man in biota. - In: KUSCHEL, G. (Ed.): Biogeography and ecology in New Zealand: 643-661. - Junk, Den Haag.
- SCHMITHÜSEN, J. (1965/66): Problems of vegetation history in Chile and New Zealand. - Vegetatio 13: 189-206.
- SCHWAAR, J. (1981): Amphiarktische Pflanzengesellschaften in Feuerland. - Phytocoenol. 9: 547-572.
- SEIBERT, P. (1972): Der Bestandesaufbau einiger Waldgesellschaften in der Südkordillere (Argentinien). - Forstw. Cbl. 91: 278-281.
- STEIN, N. (1978): Coníferen im westlichen Malayischen Archipel. - In: SCHMITHÜSEN, J. (Ed.): Biogeographica 11. - Junk, Den Haag/Boston/London. 168 S.
- TOMASELLI, R. (1981): The longitudinal zoning of vegetation in the southern sector of the Andes. - Stud. trent. sci. nat. 58. Acta Biol.: 471-484.

- VEBLEN, Th.T. (1979): Structure and dynamics of Nothofagus forests near timberline in South-Austral Chile. - Ecol. 60 (5): 937-945.
- (1980): Regeneration pattern in subalpine Nothofagus forests in south-central Chile. - In: BENECKE, U., DAVIS, M.R. (Eds.): Mountain environments and subalpine tree growth. - For. Res. Inst., N.Z. For. Serv., Techn. Pap. 70: 179-193.
- VILLAGRAN, C. (1980): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). - Dissert. Bot. 54. 165 S.
- WALTER, H. (1968): Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. 2. Die gemäßigten und arktischen Zonen. - Fischer, Stuttgart. 1001 S.
- WARDLE, J.A. (1970): Ecology of Nothofagus solandri. - For. Res. Inst., N.Z. For. Serv., Techn. Pap. 58 (s. auch: N.Z.J. Bot. 8: 494-646).
- (1980): Distribution and dynamics of the indigenous forests in New Zealand with major emphasis on the beeches. - In: BENECKE, U., DAVIS, M.R. (Eds.): Mountain environments and subalpine tree growth. For. Res. Inst., N.Z. For. Serv., Techn. Pap. 70: 13-19.
- WARDLE, P. (1979): Plants and landscape in Westland National Park. - Nat. Parks Sci. Ser. 3. 168 S.
- WEINBERGER, P. (1973): Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukano-patagonischer Nothofagus-Arten. - Flora 162: 157-179.
- WELLS, Judith, A. (1972): Ecology of Podocarpus hallii in Central Otago, New Zealand. - N.Z.J. Bot. 10: 399-426.

Anschrift des Verfassers:

Prof.Dr. Frank Klötzli
Geobotanisches Institut der ETH
Zürichbergstraße 38
CH - 8044 Zürich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [NS_3](#)

Autor(en)/Author(s): Klötzli Frank

Artikel/Article: [Standörtliche Grenzen von Fagaceen - ein Vergleich in beiden Hemisphären 47-65](#)