

# Páramos und Punas der Hochanden Südamerikas, heute großenteils als potentielle Wälder anerkannt

Heinz Ellenberg\*

## Synopsis

Since the classical publications of CARL TROLL, the vegetation belts in the high mountains of the Earth were considered to be essentially different in the southern and northern hemisphere. Whereas in the latter forests are climbing up to more than 4500 m above sea level, in the subtropical Andes they were thought not to overstep 3000 m, giving room for tussock grasslands and other open formations. At best a second belt of very low and gappy *Polylepis* woodland, forming an uppermost tree line, was admitted. My hypothesis, that the treeless punas, jalcas and páramos had been produced by fire, grazing and other human impacts, only recently was supported by many different publications. In the following text, representative examples of the results are cited in English. Concerning the causes of timber lines in the tropics and subtropics, the carbon balance hypothesis is supported.

*Vegetation belts, tropical and subtropical vegetation, human impacts, fire, grazing, puna, jalca, páramo, Espeletia, Polylepis, forest and woodland, timber line, snow line, carbon balance, photosynthesis.*

Die Vegetationsstufung in den Gebirgen der Erde gilt seit den klassischen Darstellungen von CARL TROLL (1948, 1961 u. a.) bis in die jüngste Zeit (z. B. ENDLICHER 1991) als »asymmetrisch«, (Abb. 1) d. h. auf der Südhalbkugel wesentlich anders als auf der Nordhalbkugel, wo hohe Gebirge beträchtlich zahlreicher sind. In vielen von diesen steigen Wälder bis auf 4000–4700 m ü. M. empor (Abb. 2). In der Regel werden sie von borealen Nadelhölzern der Gattungen *Picea*, *Pinus*, *Juniperus* und *Larix*, seltener auch von *Abies* oder anderen beherrscht. Diese Coniferen spielen südlich der Tropen keine Rolle mehr, obwohl sie dort geeignete Standorte fänden und angepflanzt oft recht gut gedeihen. In der unter der Nadelwaldstufe liegenden, teilweise noch von den genannten Bäumen durchsetzten sommergrünen Laubholzstufe dominieren Gattungen wie *Quercus* und *Fagus*, die zwar ebenfalls mit besonders angepaßten Arten noch bis in den Tropenbereich vordringen, sich aber wie die Coniferen des Nordens nicht über die mittelamerikanische Landenge hinaus nach Süden verbreiten konnten. Schon diese florengeographische Asymmetrie ist bemerkenswert, noch mehr aber die vegetationsökologische. Denn vom nörd-

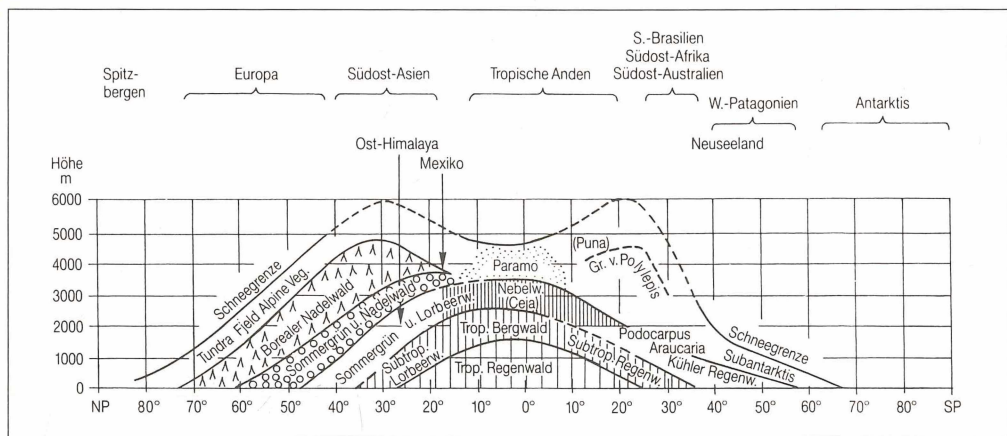


Abb. 1: Summarisches Vegetationsprofil der Erde von der Arktis bis zur Antarktis zur Darstellung des »asymmetrischen« Aufbaus der Gebirgsvegetation auf der Nord- und Südhalbkugel. Nach C. TROLL (1961) aus ENDLICHER (1991).

Fig. 1: General vegetation profile of the Earth from the Arctis to the Antarctic showing the »asymmetrical« structure of the vegetation belts in the high mountains of the northern and southern hemisphere, according to C. TROLL (1961) after ENDLICHER (1991).

\* Mit guten Wünschen und herzlichem Dank Reinhard Bornkamm gewidmet, dem ich mehrmals Verpflichtungen und Ehrenämter übergeben durfte.

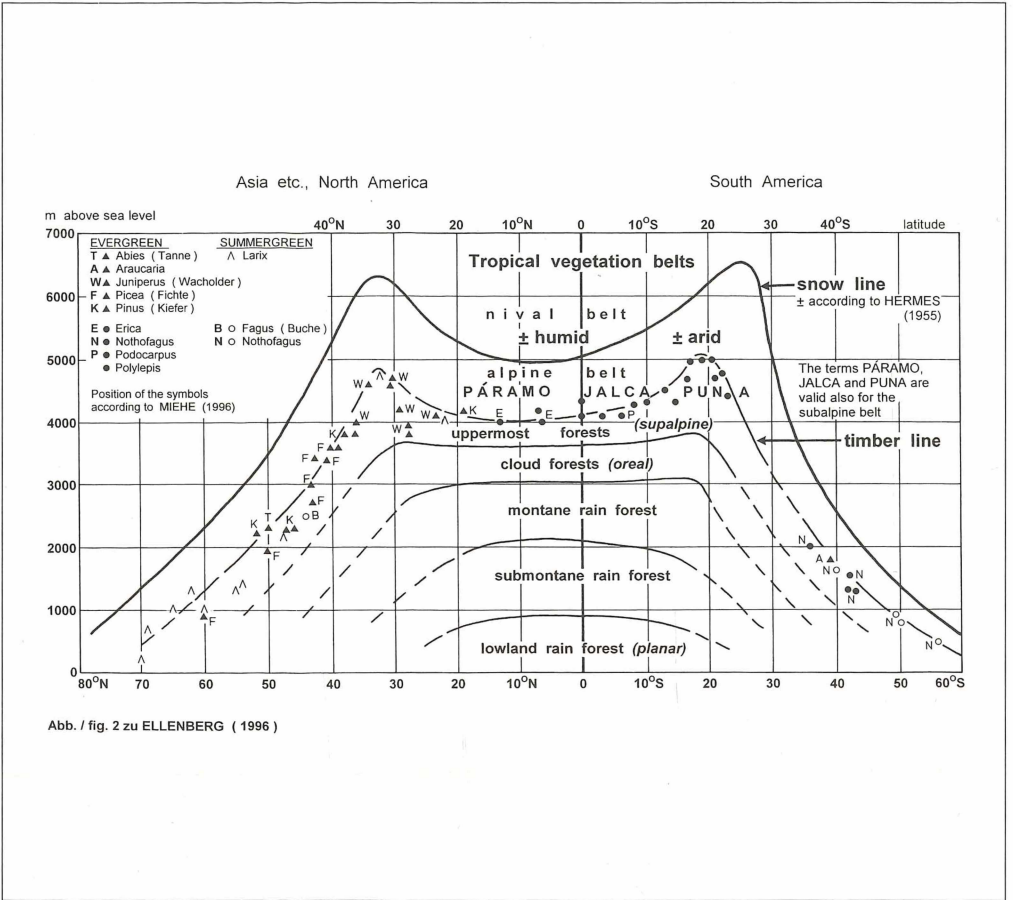


Abb. 2

Vegetationsstufen, obere Waldgrenze und Schneegrenze in den Hochgebirgen der Nord- und Südhalbkugel, eine schematisierende Zusammenfassung zum Vergleich mit Abb. 1. Die Lage der durch Symbole dargestellten lokalen Waldgrenzen nach MIEHE & MIEHE (1996), die durchschnittliche Schneegrenze nach Daten von HERMES (1955) und die Vegetationsstufen generalisiert in Anlehnung an HUECK & SEIBERT (1972) sowie nach eigenen Erfahrungen. In den Gebirgen der Nordhalbkugel steigt die klimatische Waldgrenze vom Äquator bis jenseits der Wendekreise in ähnlichem Maße an wie in denen der Südhalbkugel, wo das Allgemeinklima im Gegensatz zum Norden deutlich arider wird. Die mit der Aridität verbundene Wolkenarmut kann also nicht der Hauptgrund für das Ansteigen der Waldgrenze sein, wie bisher angenommen wurde. Dieser ist vielmehr in der Kombination von größerer Tageslänge und guter Wasserversorgung zu sehen, die in beiden Fällen für die Sommerzeit typisch ist. Dadurch sind zumindest in dieser Zeit des Jahres günstigere Bedingungen für die Photosynthese, also für die Kohlenstoffbilanz gegeben als in der Nähe des Äquators. Die Schneegrenze folgt offensichtlich ebenfalls der sommerlichen Strahlungsintensität.

Fig. 2

Vegetation belts, upper timber lines and snowline in the mountains of the northern and southern hemisphere. A schematic summary with reference to fig. 1. The position of the timber lines (symbols) according to MIEHE & MIEHE (1996), the snow line using data of HERMES (1955), the vegetation belts roughly following HUECK & SEIBERT (1972) and own experiences.

In high mountains the climatical timberline is rising from the equator to the tropics on the northern as well as on the southern hemisphere; but only on the latter the climate becomes markedly more arid. Thus, minor cloudiness due to major aridity cannot be the main cause of the behavior of tropical timberlines, as often assumed. Its rise is rather to be seen as an effect of the growing daytime combined with a better water supply, which is typical for the margins of the tropical zone. By this, the conditions of photosynthesis and carbon-balance become more favourable at least in the summer-half of the year. The snowline obviously follows also the summerly radiation intensity.

lichen Wendekreis an südwärts prägen vorwiegend immergrüne Regen- und Nebelwälder die tieferen Waldstufen, weil sie dort fast durchweg stärker ozeanische Bedingungen vorfinden. Auf großen Teilen der Nordhalbkugel dagegen werden sommergrüne Bäume begünstigt, zumindest relativ durch die kälteren kontinentalen Winter.

Die auffälligste, freilich nicht so einfach deutbare Asymmetrie besteht nach TROLL (und den ihm folgenden Autoren) im Hinblick auf die randtropischen bis subtropischen Höhenlagen (Abb. 1). Verglichen mit den Hochgebirgen der Nordhalbkugel soll auf der Südhalbkugel, d. h. in den südamerikanischen Anden, die eigentliche Waldgrenze wesentlich niedriger liegen. Dichte Gebüsche, steifstengelige Krautbestände oder Horstgrasländer beherrschen hier ausgedehnte Höhenzonen. Entsprechend der von Norden nach Süden abnehmenden Humidität des Klimas werden diese als Páramo (s. BALSLEV & LUTEYN 1992), Jalca (SCHELLERUP 1992) oder Feucht- bis Trocken-Puna (ERIKSEN 1986, GUTTE 1985) bezeichnet. Hier und dort gibt es zwar auch Einzelbäume oder Wäldchen, namentlich der windblütigen Rosaceengattung *Polylepis* (KESSLER 1995). Doch bilden einzelne ihrer Arten streckenweise geschlossene immergrüne Buschwälder, allerdings meist in so großer Höhe ü. M., daß man von einer gesonderten zweiten Waldgrenze sprechen kann (Abb. 1). Wie auf der Nordhalbkugel steigt diese in den Subtropen höher als im äquatorialen Bereich, was zweifellos mit dem größeren Strahlungsgenüß in den mit zunehmendem Breitengrad stärker ausgeprägten Trockenklimaten zusammenhängt (JORDAN 1983, HERMES 1955). Vor allem der humide Páramo und die noch relativ nebelfeuchte und sonnenarme Jalca lassen nach TROLL (1948, 1961) sowohl im Artenbestand als auch in den Wuchsformen der Pflanzen manche Beziehungen zu den Tieflagen im äußersten Süden Amerikas erkennen.

Als ich 1957 für ein Jahr in die tropischen Anden reisen konnte, um endlich einmal natürliche und nicht, wie in Europa, bereits lange vom Menschen beeinflusste Vegetation zu erleben, war auch ich überzeugt, daß die im vorigen Absatz geschilderte Asymmetrie von Natur aus bestehe. Im peruanischen Hochland, dem »Altiplano«, stieß ich jedoch immer wieder auf längst aus der Alten Welt vertraute Spuren von langdauernder Viehweide, vor allem aber von häufigen, bewußt angelegten Grasbränden und wiederholten Nutzungen der Baumstämme als Feuer- und Bauholz sowie der beblätterten Zweige als Notfutter in Dürrezeiten. Meine bald nicht mehr zu umgehende Folgerung, zwischen der heutigen Berg- bzw. Nebelwaldgrenze und den obersten *Polylepis*-Beständen könne – außer auf zu nassen, zu salzigen oder zu felsigen Böden – überall Wald wachsen, stellte ich bald nach meiner Rückkehr zur Diskussion (ELLENBERG 1958).

In heutiger Sicht würde ich ergänzen, daß die *Polylepis*-Arten und mehrere der mit ihnen vergesellschafteten, ebenfalls sperrigen Laubbäume sowie ihr grasiger Unterwuchs den frühzeitigen Beginn einer Weidewirtschaft geradezu begünstigten, weil fast alle diese Pflanzen von Kameliden (und übrigens auch von europäischen Haustieren!) gern gefressen werden. Ganz im Gegensatz dazu erwiesen sich die hartnadeligen Coniferen der Nordhalbkugel als ausgesprochene »Weideunkräuter« (ELLENBERG 1986), von denen das Vieh höchstens einige frische Triebe abbeißt, und auch ihre Bodenflora bietet ihm wenig Futter. Von Bauern wurden sie daher erst spät in die Nutzung einbezogen. Außerdem sollte man bedenken, daß bereits die ersten über die Beringstraße schließlich bis in die Anden gelangten Siedler das Feuer als Helfer und Waffe mitgebracht hatten. Schon vor vielen Jahrtausenden konnten sie mithin – bewußt oder unbewußt – den Bäumen schaden, aber die brandresistenten und dadurch im Konkurrenzkampf geförderten Tussockgräser zur Dominanz bringen (VELÁSQUEZ 1992, WILLIAMSON et al. 1986). Selbst die für Páramos typischen Arten der Astereengattung *Espeletia* werden durch die Brände begünstigt, sei es auch nur in Keimung und Jugendwachstum (VERWEIJ & KOK 1992, LAEGAARD 1992), während *Polylepis* stets beeinträchtigt wird. Die frühen Siedler kannten außer dem Feuer auch Obsidianmesser, mit denen sie das Abbrennen von Wäldern ohne große Anstrengung vorzubereiten vermochten. Es genügt ja, die Rinden zu ringeln, um die Wurzeln und Stämme absterben zu lassen. Spätere Bewohner der Altiplanos setzten den Wäldern weiter zu, außer in der Zeit von etwa 1300 bis 1550 n. Chr., als die Inka-Herrscher für bewußte Schonung sorgten (KESSLER 1995). Die Spanier trugen das Ihre dazu bei, das heute so waldrarme Landschaftsbild entstehen zu lassen. Man darf sich kaum wundern, daß dieser altbekannte Zustand für ursprünglich gehalten wurde und oft heute noch wird.

Meine 1958 dargelegten Ansichten erschienen denn auch den meisten Lesern und Hörern allzu waldfreundlich und wurden fast allgemein abgelehnt, vor allem von Einheimischen, aber auch von Nordamerikanern und Europäern. Die zweifellos vorhandenen *Polylepis*-Gruppen oder sonstige Gehölze erklärten die meisten Gesprächspartner bzw. Autoren durch lokalklimatische Begünstigungen, namentlich durch größere Wärme auf grobblockigen bis felsigen Hängen, oder aber durch höhere Luft- und Bodenfeuchtigkeit in steilwandigen Talrinnen und an Bachufern. Mir erschienen solche Standorte vor allem weniger zugänglich für Weidewiehe, Holzsucher und Flächenbrände. KOEPCKE (1961) wies besonders darauf hin, daß in Dorfnähe kleine Baumgruppen oft hinter Mauern geschützt stehen, wie er meinte der geringeren Frostgefahr oder größeren Wärme wegen,

nicht etwa, um Vieh und Feuer fernzuhalten. Mein verehrter Lehrer Heinrich WALTER (1973 u. a.) ging sogar so weit, die in lockeren Blockhalden nach bisherigen Untersuchungen (z. B. von J. L. RICHARD 1961) hinabfließende Kaltluft für einen von ihr mitgezogenen Warmluftstrom verantwortlich zu machen. Ein solcher sollte z. B. den an einem venezolanischen Steilhang gedeihenden *Polylepis*-Bestand durch Erwärmen seiner bis 1,50 m tief reichenden Wurzeln ermöglicht haben. Diese Deutung wurde freilich mehrfach bezweifelt, beispielsweise von MIEHE & MIEHE (1994), KESSLER (1995) und anderen von ihnen zitierte Autoren. Messungen zum Beweis der von meinen Kritikern vorgebrachten Standortsgunst wurden m. W. bisher nicht veröffentlicht.

Bei späteren Expeditionen in Peru, Ecuador, Bolivien und West-Argentinien sah ich immer wieder Bestätigungen für meine Darstellungen. Durch gezieltes Suchen, zeitweilig vom Flugzeug aus, fand ich zahlreiche Waldreste in Jalca, Feucht- und Trocken-Puna, sogar auf normalen Böden, nicht nur auf Sonderstandorten. Manche Bestände waren so dicht, daß sie überhaupt keine Rasenpflanzen enthielten. In abgelegenen Tälern trafen wir besonders ausgedehnte Waldhänge und -rücken, z. B. bei Lampa unweit des Töpferstädtchens Pukará, wo sie vielleicht als Holzreserven und Holzkohlequellen geschont worden waren. Diese Waldflächen sind dadurch bemerkenswert, daß sie sich in mittleren Höhenlagen befinden, d. h. keineswegs nur an der oberen Grenze von *Polylepis*-Vorkommen. Meine Überzeugung, daß die tropisch-subtropischen Anden bis zu dieser Grenze hinauf potentiell bewaldet seien, vertrat ich daher auch weiterhin, zusammenfassend z. B. in meiner »Transley-Lecture«. (ELLENBERG 1979) Wenigstens teilweise zustimmende Veröffentlichungen gab es jedoch nur vereinzelt (z. B. von RUTHSATZ 1983, SEIBERT 1983, CABIDO & ACOSTA 1985, GUTTE 1988) neben weiteren skeptischen (wie GRAF 1986 und SIMPSON 1983).

Erst seit 1990 mehrten sich bestätigende Stimmen sowie unabhängig von meinen Veröffentlichungen gewonnene ähnliche Meinungen, namentlich von Teilnehmern eines an der dänischen Universität Aarhus veranstalteten Symposiums. Dessen Ergebnisse wurden von BALSLEV und LUTEYN (1992) unter dem bezeichnenden Rahmentitel »Páramo. An Andean ecosystem under human influence« herausgegeben. Ebenfalls in jüngster Zeit erschienen zwei auf intensiver Feldarbeit basierende Dissertationen über *Polylepis*-Bestände in Bolivien, d. h. in mehr oder minder trockenen Bereichen der Puna bis hin zu dem bereits von JORDAN (1980) beschriebenen, global höchsten Baumvorkommen auf dem ruhenden Vulkan Sajama. Isabell HENSEN (1993) konzentrierte sich auf vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen in »bedingt naturnahen« *Polylepis*

*besseri*-Wäldern auf relativ feuchten bis trockenen Standorten sowie den noch stärkere Trockenheit ertragenden *Polylepis tomentella*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. »Bedingt naturferne« Ausprägungen dieser Gesellschaften werden in der weiteren Umgebung von Cochabamba stellenweise heute noch regelmäßig abwechselnd acker-, weide- und holzwirtschaftlich genutzt und lassen verschiedene Sukzessionsstadien erkennen. Die Bäume verjüngen sich relativ gut und leben in Symbiose mit endotropher VA-Mykorrhiza. Allerdings werden von Kindern der Bauern gerade die Jungbäume oft ausgerissen, weil sie als Viehfutter besonders geschätzt werden. Der größte Teil des von HENSEN näher studierten Gebietes zwischen 3000 und mindestens 4100 m ü. M. war höchstwahrscheinlich ehemals geschlossen bewaldet. Noch im vorigen Jahrhundert waren die *Polylepis besseri*-Bestände wesentlich größer als heute, weil sie unter der Obhut verständnisvoller Grundherren standen, deren Besitz in den 50er Jahren aufgeteilt wurde.

Der in Lima aufgewachsene Michael KESSLER nahm zunächst eine immer dringender gewordene Neugliederung der Gattung *Polylepis* vor (1993, 1995) und unterschied in Bolivien 20 Arten sowie 8 Unterarten. Ebenso wie andere mit den Andenländern gut Vertraute war er zu Beginn seiner Untersuchungen davon überzeugt, daß die Puna von Natur aus weitgehend waldfrei ist. Seine gründliche Durchforschung großer Teile der bolivianischen Anden führte ihn jedoch zu dem Erkenntnis, daß viele hochandine Wälder im Laufe der vor- und nachinkaischen Geschichte zerstört wurden (KESSLER & DRIESCH 1994) und die heute noch vorhandenen *Polylepis*-Bestände nur etwa 10 % der standörtlich möglichen ausmachen. In seiner kürzlich erschienenen umfassenden Veröffentlichung kommt er unter anderem zu Schlüssen, die hier auszugswäse zitiert seien:

»The present distribution of *Polylepis*-forests is characterized by the presence of small, isolated stands. These are mostly located on slopes and boulder scree, below rock faces or near streams, but also in the vicinity of human settlements.

These preferences are mainly the result of human activities. Fire and grazing lead to a strong decrease in the regeneration of *Polylepis*. *Polylepis*-forests do not, as regularly claimed in literature, form a distinct upper forest belt without contact to lower-lying mountain forests. Instead, these forest types grade into each other. Normally *Polylepis* forms the timberline; exceptions are found a) in very wet areas and b) in the northern Andes, where rosette trees of the genus *Espeletia* form the upper limit.«

Sogar in der Westkordillere Boliviens, die mit vorwiegend vulkanischen Gipfeln aus den trockensten Bereichen des Altiplanos aufragt, gibt es noch zahlreiche *Polylepis*-Bestände, die schon JORDAN (1983) beschrieben hat. Sie sind zwar sehr niedrig, aber noch

baumförmig, d. h. potentiell einstämmig und über 2 m hoch. Besonders an den unteren Hängen werden diese Wälder lückig und konzentrieren sich in seichten, dicht nebeneinander herablaufenden Rinnen, die bei den seltenen Regenfällen Wasser führen.

Nach den Beiträgen der meisten Autoren des erwähnten Symposiumsbandes von BALSLEV und LUTEYN sowie den ebenfalls bereits zitierten Veröffentlichungen von HENSEN, JORDAN, KESSLER, G. & S. MIEHE sowie RUTHSATZ darf heute mit ELLENBERG (1979) als abgesichert gelten, daß große Bereiche von Puna, Jalca und Páramo unterhalb der von *Polylepis*- bzw. *Espeletia*-Arten markierten oberen Grenze des Baumwuchses in den Anden Südamerikas potentiell waldfähig sind. Eine von Natur aus mehr oder minder waldfreie Zone zwischen der klimatischen Bergmischwaldgrenze und der *Polylepis*-Obergrenze, wie sie in Abb. 1 angenommen wurde, gibt es also nicht (Abb. 2). Selbst in Äquatornähe könnte im Páramo ein – wenn auch niedriger – Wald wachsen, so daß dort die Depression der Baumgrenze geringer ist, als sie in Abb. 1 erscheint. Die meisten Arten von Páramo, Jalca und Puna steigen zwar noch höher als die Bäume, müssen aber schon nach wenigen hundert Metern ebenfalls haltmachen, weil das Klima immer frostreicher wird, d. h. die subnivale und schließlich die nivale Stufe beginnt. Genaue Untersuchungen über die Vegetation dieser Stufen liegen noch zu wenig vor, um sich klare Vorstellungen von ihr machen zu können.

Ungeklärt ist zur Zeit auch noch, wie weit ebene Tallagen unterhalb der klimatischen *Polylepis*-Obergrenze, d. h. Teile des Altiplanos, aus lokalklimatischen oder/und edaphischen Gründen baumfeindlich sind. KESSLER (1995) nennt als solche Gründe vor allem nächtliche Ansammlungen von Kaltluft, die von den Randbergen und -hügeln in die in Bolivien oft recht breiten Talebenen herabfließt, sowie zu nasse und/oder zu stark versalzte Böden, wie sie großflächig in den relativ trockenen Bereichen der Puna vorkommen, namentlich in den Randzonen der nur zeitweilig wasserführenden »Salare« (Salzseen). Der Flächenanteil solcher waldförderlicher Böden läßt sich ziemlich einwandfrei im Gelände ermitteln. Das ist zwar noch nicht geschehen, dürfte aber nach meinen Erfahrungen ein Viertel der Gesamtfläche des Altiplanos nicht überschreiten. Schwieriger ist es, die Verbreitung der für immergrüne Bäume schädlichen Kaltluftlagen abzuschätzen, zumal es nur wenige Testbäume gibt. Sie könnte sich annähernd mit den Flächen decken, auf denen nach bauerlichen Erfahrungen der Anbau von Kartoffeln zu riskant oder gar infolge von häufig während der Vegetationszeit eintretenden Frösten unmöglich ist. Je nach dem örtlichen Relief nehmen solche ausgesprochenen Frostlagen in der trockenen Puna Perus nach meinen Beobachtungen selten mehr als ein Viertel der Gesamtfläche ein.

Falls dies zuträfe, dürfte also mindestens die Hälfte der mehr oder minder ebenen Teile des Altiplanos waldfähig sein, weil ja ein Großteil der zu nassen und/oder salzigen Böden in Kaltluftsenken liegen. Dafür spricht außerdem zum einen die Tatsache, daß Anpflanzungen von *Eucalyptus globulus* und einigen anderen exotischen immergrünen Bäume außerhalb nasser bzw. salziger Standorte in großen Teilen des Altiplanos durchaus gelungen sind, übrigens nicht zuletzt deshalb, weil ihr Blattwerk vom Weidevieh nicht gefressen wird. Zum anderen muß man berücksichtigen, daß manche *Polylepis*-Arten Fröste durchaus vertragen können. Nach JORDAN (1983) ist z. B. in den Beständen am Sajama und auf anderen Vulkanen der bolivianischen Westkordillere kein Monat ohne nächtliche Minustemperaturen, ja kaum ein Tag ohne Frostwechsel<sup>2)</sup>. Die Bodentemperatur unter *Polylepis* blieb aber nach LIBERMAN CRUZ (1986) über 0 °C, während sie in einem schluchtartigen Tal auf dem flachen Boden bis –17 °C sank.

Im Zusammenhang mit den Diskussionen über die natürliche Bewaldung tropischer und subtropischer Hochlagen wird die Frage wichtig, welche Faktoren hier die klimatische Obergrenze des Baumwuchses bewirken. In den Hochgebirgen der gemäßigten Zonen, z. B. in den Alpen, ist das Zusammenwirken von Sommer- und Winterbedingungen entscheidend (TRANSQUILLINI 1979, ELLENBERG 1986). Reichen Wärme und Lichtgenuß neben Wasser- und Nährstoffversorgung während der Vegetationszeit aus, um bei laubwerfenden Bäumen genügend frostharte Zweigknospen auszubilden, so überstehen diese den Winter auch oberhalb einer schützenden Schneedecke. Gleiches gilt auch bei immergrünen Coniferen für die in der Vegetationsperiode neu entstandenen Nadeln, die nur in voll entwickeltem Zustand den Winter zu überdauern vermögen. In den Tropen und Subtropen gibt es keine konstanten und mächtigen Schneedecken über frostfrei bleibendem Boden, in deren Schutz zumindest Jungbäume lange Frostperioden überleben könnten. Die hier an der klimatischen Waldgrenze dominierenden Arten sind immergrüne Laubbäume, die alljährlich einen Teil ihrer Blätter erneuern. H. WALTER (1973, s. auch WALTER & MEDINA 1969) und nach ihm andere (von MIEHE & MIEHE 1994 zitierte) Autoren sahen die Bodentemperaturen als entscheidend für die Obergrenze des Waldes an, weil zu tiefe Temperaturen die Wasseraufnahme, aber auch die Protein-

2) Als wir nahe dem höchstgestiegenen Wald von *Polylepis tomentella* (= *tarapacana*) im Zelt übernachteten, war das Dach jeden Morgen von innen steif durch eine Eiskruste. Bei der starken Strahlung genügte mittags die leichteste Kleidung. Das Minimum der Lufttemperatur betrug in einer Freilandstation –8 °C.

synthese erschweren. G. & S. MIEHE stellten jedoch nach einem breiten Literaturüberblick sowie nach eigenen Messungen fest, daß eine Korrelation oder gar eine ursächliche Beziehung zwischen Bodentemperaturen und den genannten physiologischen Vorgängen zwar nicht ausgeschlossen, aber auch nicht durch gezielte Messungen belegt ist.

Wie die beiden Autoren mir mündlich mitteilten, ist nach ihrer Meinung (der sich auch KESSLER 1994 anschloß) die Kohlenstoffbilanz ausschlaggebend für das Überleben immergrüner Laubbäume in großen Höhen der warmen Zonen. Mit anderen Worten, auch in den Tropen kommt es für die Bäume auf die Bedingungen der Photosynthese in günstigen Zeiten an, sei es in der genügend bodenfeuchten Jahreszeit oder im ganzen Jahr. Neben ausreichender Wärme, Wasser- und Nährstoff-Versorgung ist für die Photosynthese vor allem der Lichtgenuß maßgebend. Häufige und dichte Bewölkung mindert diesen so sehr, daß die Waldgrenze in relativ niederschlagsreichen Gebieten, z. B. am Äquator, tiefer liegt als nahe den Wendekreisen, wo mehrere Monate frei von Niederschlägen oder doch arm an diesen, d. h. auch an schattenden Wolken sind. Ausreichende Messungen der Kohlenstoffbilanzen unter verschiedenen Standortbedingungen an den klimatischen Waldgrenzen tropischer und subtropischer Gebirge gibt es freilich noch nicht. Auch diese Hypothese bedarf also noch eingehender Untersuchungen.

## Literatur

Werke, in denen viele weiterführende Publikationen zitiert sind, wurden mit \* bezeichnet.

- \*BALSLEV, H., LUTEYN, J. L. (eds.), 1992: Páramo. An Andean ecosystem under human influence, Academic Press, London: 282 pp.
- CABIDO, M., ACOSTA, A., 1985: Estudio fitosociológico de *Polyepis australis* (Tabaquillo) en las sierras de Cordoba, Argentina. Documents Phytosociol. (Camerino) 9: 317–412.
- ELLENBERG, H., 1958: Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. Naturwiss. Rundschau 21: 645–648 u. 22: 679–681.
- ELLENBERG, H., 1979: Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America. J. Ecol. 67: 401–416.
- ELLENBERG, H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Auflage, Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart: 989 S. (5. Aufl. im Druck).
- ENDLICHER, W., 1991: Klima, Wasserhaushalt, Vegetation. Grundlagen der physischen Geographie 2. Wiss. Buchges. Darmstadt: 187 S.
- ERIKSEN, W., 1986: Frostwechsel und hygrische Bedingungen in der Punastufe Boliviens. Ein Beitrag zur Öklimatologie der randtropischen Anden. In: BUCHHOLZ, H. J. (Hrsg.): Bolivien, Beiträge zur physischen Geographie des Andenstaates. Jahrbuch Geogr. Ges. Hannover 1985: 1–21.
- GRAF, K., 1986: Klima und Vegetationsgeographie der Anden – Grundzüge Südamerikas und pollenanalytische Spezialuntersuchungen Boliviens. Phys. Geogr. (Zürich) 19.
- GUTTE, P., 1985: Beitrag zur Kenntnis der zentralamerikanischen Pflanzenwelt 4: Die grasreiche Vegetation der alpinen Stufe. Wiss. Ztg. Univers. Leipzig, Math.-Nat. R. 34: 357–401.
- GUTTE, P., 1988: Der anthropogene Einfluß in der Puna-Region Zentralperus. Flora 180: 31–36.
- HENSEN, I., 1993: Vegetationsökologische Untersuchungen in *Polylepis*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. Diss. math.-nat. Fachber. Univ. Göttingen: 155 S. u. Anhang.
- \*HERMES, K., 1955: Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze. Kölner Geogr. Arb. 5: 277 S.
- HUECK, K., SEIBERT, P., 1972: Vegetationskarte von Südamerika (mit farbiger Karte 1: 800 000). Fischer Verlag, Stuttgart: 71 S.
- JORDAN, E., 1980: Das durch Wärmemangel und Trockenheit begrenzte Auftreten von *Polylepis* am Sajama Boliviens mit den höchsten *Polylepis*-Gebüschvorkommen der Erde. 42. Deutsch. Geographentag: 303–305.
- JORDAN, E., 1983: Die Verbreitung von *Polylepis*-Beständen in der Westkordillere Boliviens. Tuxenia (Göttingen) 3: 101–112.
- KESSLER, M., 1993: Systematik und Ökologie der Gattung *Polylepis* (R. et P.) in Bolivien. Diplomarb. Syst.-Geobot.-Inst. Ujüiv. Göttingen (Manuskript).
- \*KESSLER, M., 1994, 1995: *Polylepis*-Wälder Boliviens. Taxa, Ökologie, Verbreitung und Geschichte. Diss. Univ. Göttingen, sowie Diss. Bot. (Stuttgart) 246: 303 S.
- KESSLER, M., DRIESCH, P., 1994: Causas e historia de la destrucción de bosques Altoandinos en Bolivia. Ecología en Bolivia 21: 1–18.
- KOEPCKE, H., W., 1961: Synökologische Studien an der Westküste der peruanischen Anden. Bonner Geogr. Abh. 29: 320 S.
- LAEGAARD, S. 1992: Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador. In: BALSLEV, M., LUTEYN, J. L. (eds.): Páramo, Academic Press, London: 151–170.
- LIBERMANN CRUZ, C. M., 1986: Microclima y distribución de *Polylepis tarapacana* en el Parque Nacional del Nevado Sajama, Bolivia. Documents Phytosociol. (Camerino) 10: 235–272.
- \*MIEHE, G., MIEHE, S., 1994: Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. Phytocoenologia 24: 53–110.

- MIEHE, G., MIEHE, S., 1996: Die obere Waldgrenze in tropischen Gebirgen. Geogr. Rundschau 48, 11.
- RICHARD, J. L., 1961: Les forêts acidiphiles du Jura. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, 38: 164 S.
- \*RUTHSATZ, B., 1983: Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation semiarider bis arider tropischer Gebirge am Beispiel der Hochanden. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96: 535–376 S.
- SCHELLERUP, I., 1992: Pre-Columbian field systems and vegetation in the jalca of northeastern Peru. In: BALSLEV, H., LUTEYN, J. L. (eds.), Páramo. Academic Press, London: 137–150.
- SEIBERT, P., 1983: Human impact on landscape and vegetation in the Central High Andes. In: HOLLNER, W. et al. (eds.): Man's impact on vegetation. Dr. W. Junk, The Hague: 261–276.
- SEIBERT, P., MENHOFER, X., 1991, 1992: Die Vegetation des Wohngebiets der Kallawaya und des Hochlandes von Ulla Ulla in den bolivianischen Anden 1: Phytocoenologia 20: 145–276, 2: ebenda 289–438.
- SIMPSON, B. B., 1983: An historical phytogeography of the Andean flora. Rev. Chilena Hist. Natur. 56: 109–122.
- TRANQUILLINI, W., 1979: Physiological ecology of the alpine timberline. Ecol. Studies (Berlin) 31: 137 pp.
- TROLL, C., 1948: Der asymmetrische Vegetations- und Landschaftsaufbau der Nord- und Südhalbkugel. Göttinger Geogr. Abh. 1: 11–27.
- TROLL, C., 1961: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Die Naturwiss. (Berlin) 48: 332–348. Wiederabgedruckt in: LAUER, W., KLINK, H.-J. (Hrsg.) 1978: Pflanzengeographie. Wiss. Buchges. Darmstadt: 41–65.
- VERLÁZQUEZ, M. A., 1992: Grazing and burning in grassland communities of high volcanos in Mexico. In: BALSLEV, H., LUTEYN, J. (eds.): Páramo. Academic Press, London: 231–241.
- VERWEIJ, P. A., KOK, K., 1992: Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. In: BALSLEV, H. etc.: 215–229.
- WALTER, H., 1973: Die Vegetation der Erde. Bd. 1: Die tropischen und subtropischen Zonen. Dritte Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 743 S.
- WALTER, H., MEDINA, E., 1969: Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 82: 275–281.
- WILLIAMSON, G. B., SCHATZ, G. E., AVLERADO, A., REDHEAD, C. S., STAM, A. C., STERNER, R. W., 1986: Effects of repeated fires on tropical páramo vegetation. Trop. Ecol. 27: 62–69.

### Adresse

Systematisch-Geobotanisches Institut  
der Universität Göttingen  
Privat:  
Wohnstift, D-37070 Göttingen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [25\\_1996](#)

Autor(en)/Author(s): Ellenberg Heinz

Artikel/Article: [Páramos und Punas der Hochanden Südamerikas, heute größtenteils als potentielle Wälder anerkannt 16-23](#)