

ÖKO-PHYSIOLOGISCHE UND PHYLOGENETISCHE GRUNDLAGEN DER VERBREITUNG DER CONIFEREN AUF DER ERDE

Dargestellt am Beispiel der Alerce (*Fitzroya cupressoides*) in den südlichen Anden

Mit 6 Abbildungen, 1 Tabelle und 5 Photos

WINFRIED GOLTE

Summary: Ecophysiological and phylogenetic bases of the distribution of conifers on the earth's surface.

Working from an analysis of the locational demands of the south Andean relict conifer *Fitzroya cupressoides* and a comparison with its north American counterpart *Sequoia sempervirens*, it is shown that the recent expansion of coniferous forest over the earth's surface has taken place in line with laws which can be derived from the organisational stage reached in phylogenetic development. This is significantly demonstrated by the fact that, in contrast to the angiosperms, they only have a vascular conducting system (Tracheids) of low efficiency. If one takes account, with H. WALTER, of the fact that the living substance protoplasm can only be physiologically active in a strongly hydrated situation, and that transpiration is an indispensable partner to gas exchange, we can deduce from the low efficiency of their vascular conducting system that conifers will find their optimal site conditions in places where, on the one hand, they have during the growing season easily absorbable soil moisture and, on the other hand, transpiration-reducing atmospheric conditions occur with sufficient frequency. In addition, their assimilation optimum occurs at relatively low temperatures.

In consequence of these characteristics, conifers show a decided affinity to interference in thermal and hygral seasons typical of warm to moderately cold climates and of particular parts of the tropics. It is maintained that these regularities can serve as the key to understanding the fossil distribution of conifers. Conifers differ ecologically from their phylogenetic predecessors, the Pteridophytes, in their adaptation to a seasonal worsening of environmental conditions and a periodicity in growth.

Die südlichen Anden stellen mit insgesamt neun endemischen Arten ein bedeutendes Erhaltungsgebiet von Nadelhölzern dar (Abb. 4, 6) (REICHE 1900; SKOTTSBERG 1934; BERNATH 1938; FLORIN 1940; BAEZA & LLAÑA 1942; SCHMITHÜSEN 1960). Unter diesen zeichnet sich die zu den Cupressaceen (Unterfamilie: Callitroideen) gestellte monotypische *Fitzroya cupressoides* (MOL.) JOHNST.¹⁾ durch eine Anhäufung von Ex-

tremen aus. Sie ist nicht nur der höchste südandine Baum, sondern erreicht von allen Bäumen Südamerikas auch das höchste Alter und ist damit eine der langlebigsten Baumarten der Erde überhaupt. Wirtschaftlich gesehen liefert sie das dauerhafteste, dabei aber leicht bearbeitbare und daher wertvollste Holz der Südanden. Wissenschaftlich hat dieser archaisch wirkende Baum von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, doch sind seine Verbreitung und ihre ökologische Bedingtheit bisher nicht systematisch untersucht worden, obwohl gerade ein so beschränkt vorkommendes Relikt interessante Aufschlüsse zu geben verspricht. Ich hatte während längerer Aufenthalte in Südhile Gelegenheit, mehrere der nicht leicht erreichbaren Vorkommen zu studieren. Es wird daher im folgenden versucht, ein Gesamtbild der Verbreitung der *Fitzroya* und ihrer Ursachen zu erarbeiten. Im Anschluß daran wird gezeigt, daß hinter den bei der *Fitzroya* – und vergleichend ihrem nordamerikanischen Gegenstück *Sequoia sempervirens* – festgestellten ökologischen Abhängigkeiten bestimmte ökophysiologische Gesetzmäßigkeiten stehen, die als Schlüssel zum Verständnis der rezenten und der fossilen Verbreitungsverhältnisse der Coniferen auf der Erde dienen können.

Merkmale und Eigenschaften der Fitzroya

Von den Spaniern erhielt *Fitzroya cupressoides* ihren heute gebräuchlichen Namen „alerce“ (Lärche)²⁾. Ihr kerzengerader Stamm kann an der Basis einen Durchmesser von über 5 m erreichen und bis zu 60 m hoch werden (Photo 1, 2, 5). Nur etwa 1/4 bis 1/7 der Stammlänge wird bei ausgewachsenen Exemplaren von der oft schütterten, schlank-pyramidalen Krone eingenommen. Die Benadelung besteht aus feinen, 2–5 mm

¹⁾ Die angegebene systematische Stellung der Art ist nicht gesichert. SAHNI & SINGH (1931), DOYLE & SAXTON (1933) sowie FLORIN (1963) rechnen sie zu den Callitroideen, während DE LAUBENFELS (1965) alternativ erwägt, aus *Fitzroya* und der ihr morphologisch am nächsten stehenden *Diselma archeri* von Tasmanien eine neue Unterfamilie zu bilden, die den Taxodiaceen zugeordnet werden könnte.

²⁾ Entgegen der bisherigen Annahme, bei dieser Namensübertragung habe die von den Spaniern „alerce europeo“ genannte – der *Fitzroya* kaum ähnliche – *Larix decidua* Pate gestanden, weisen PEREZ (1970) und BONNEMANN (1973) auf die im Atlas und in SE-Spanien beheimatete *Tetraclinis articulata* (VOHL) MAST. („alerce africano“ von arab. „al arzar“), den Sandarakbaum hin, der nicht nur – als Cupressacee – der F. verwandt, sondern auch, obwohl erheblich kleiner, sehr ähnlich ist.

langen schuppenartigen Blättchen, die in alternierenden dreizähligen Quirlen angeordnet sind. Die rötlich-braune, schwammig-faserige Borke, die im angewitterten Zustand silbergrau erscheint, wurde ihres wergartigen Charakters und ihrer Haltbarkeit wegen früher von den Bewohnern des Archipels von Chiloé zum Kalfatern der Boote benutzt (FITZROY 1839).

Die Alerce wächst außerordentlich langsam. KALELA (1941) gibt für 20jährigen Jungwuchs 1–1,5 m und für 200jährige Bäume 10–12 m Höhe an. Entsprechend langsam ist das Dickenwachstum (SCHULMAN 1956; MITTAK 1959; BONNEMANN 1973). BONNEMANN gibt als durchschnittliche Breite von 33 000 gemessenen Jahresringen 0,39 mm an. Die geringe Streuung der mittleren Jahresringbreiten (0,18–1,21 mm) wird daraus ersichtlich, daß diese bei 50% des gesamten Probenmaterials unter 0,36 mm blieben. Exemplare von über 3 m Stammdurchmesser dürften daher auch bei Berücksichtigung des sog. Alterstrends (SCHULMAN 1956) ein Alter von über 3000 Jahren erreichen. Das rötliche Kernholz besitzt eine außerordentliche Resistenz gegen Fäulnis. SCHMITHÜSEN (1960) bringt das Beispiel eines etwa 2000jährigen, in der Erde liegenden Stammes, der unter dem Wurzelteller eines ebenso alten umgestürzten Baumes zum Vorschein kam und dessen Holz sich durchaus noch in sägefähigem Zustand befand.

Die Verbreitung und ihre öko-physiologischen Grundlagen

Die Verbreitungsgebiete der Alerce liegen im Andenabschnitt zwischen 39°45' und etwa 42°50' s. Br. (Abb. 1). Der größte Teil ihrer ursprünglichen Vorkommen befindet sich auf chilenischem Territorium und damit westlich der kontinentalen Wasserscheide; nur ein kleiner Teil liegt – vornehmlich im südlichen Abschnitt des Areals – auf der argentinischen Seite. Hauptstandorte sind die sehr stark beregneten höheren Lagen des Küstenberglandes (Cordillera de la Costa), einschließlich des Nordteils der Insel Chiloé, einerseits und der Hochkordillere (Cordillera de los Andes) andererseits. Eine Brückenstellung zwischen diesen beiden hatten die heute vollständig ausgebeuteten Alercebestände, die im südlichsten Abschnitt der Längssenke (Valle longitudinal) den Seno de Reloncaví umrahmten.

Charakteristisch für das gesamte Areal der *Fitzroya* ist deren fleckenhafte Verbreitung innerhalb der Region des sog. Valdivianischen Regenwaldes³⁾, wie schon aus Abb. 1 deutlich wird. Aber auch die darin eingetragenen Vorkommen bilden meist keine geschlossenen Wälder, sondern setzen sich aus mehr oder weniger großen, von Alerce beherrschten Beständen (alerzales)

zusammen, in denen als baum- bzw. strauchförmige Begleiter *Pilgerodendron woiferum* (ciprés de las Guaytecas), *Nothofagus dombeyi* (coihue), *Saxegothaea conspicua* (mañiu hembra), *Podocarpus nubigenus* (mañiu macho), *Drimys winteri* (canelo), *Laurelia philippiana* (tepa) und *Embothrium coccineum* (notro) auftreten⁴⁾ (Photo 1, 3, 4).

Seit HAUMANS (1913) Darstellung des Valdivianischen Waldes unterscheidet man nach den beiden bevorzugten Standorten der *Fitzroya* zwischen Alerzales in höheren Lagen der Gebirge und solchen auf sumpfigen Böden des Tieflandes. Während die Alerce im Küstenbergland, wo die obere Waldgrenze infolge der geringen Erhebung des Gebirges nirgends erreicht wird, vor allem die luvseitigen Hänge oberhalb 500 m und die hochgelegenen Plateaus bis ca. 1000 m besiedelt, findet sie sich in der Cordillera de los Andes in etwa 500–1200 m Höhe in der obersten Stufe des Valdivianischen Waldes.

Der größte, noch heute an tausenden gewaltiger, meist vom Feuer geschwärzter und praktisch unverwester Stubben kenntliche Tieflandsalerzal war jener in der nördlichen Umrahmung des Meerbusens von Reloncaví gelegene (Photo 5). Noch bis in die erste Hälfte des 19. Jh. verschloß das staunasse Terrain praktisch den Zugang zum Llanquihue-See (B. E. PHILIPPI 1843), und noch bis in die ersten Jahrzehnte unseres Jahrhunderts mußte der darin angelegte Weg vom See nach Puerto Montt durch „planchados“ (Knüppeldämme) gangbar gemacht werden. Es handelt sich hier um ein flachwelliges bis völlig ebenes, aus jungeszeitlichen Moränen und fluvioglazialen Schottern aufgebautes Gebiet mit einer dünnen Auflage vulkanischer Staubsuffe, das ± 100 m über dem Meeresspiegel liegt. Zahlreiche Bäche, die dem Río Maullín ihr nährstoffarmes, kaffeebraunes Wasser zuführen, haben hier ihren Ursprung (Río Negro, R. Trapén). Eine klassische Beschreibung dieses Alerzals, der sich vom Hang des Vulkans Calbuco über etwa 50 km bis in die Gegend südöstlich des Städtchens Maullín hinzog, verdanken wir C. MARTIN (1898), der ihn allerdings nicht mehr, so wenig wie vorher B. E. PHILIPPI (1843), überall intakt antraf. PHILIPPI berichtete von seiner Durchquerung: „Nie habe ich Waldstellen gesehen, die ausschließlich aus Alerce-Bäumen bestanden, sondern die Hälfte der Bäume mindestens sind verschiedene Laubbölzer und eine andere ... Nadelholzart Mañiu.“ MARTIN, der ebenfalls das häufige Auftreten von Mañiu (*Saxegothaea conspicua*) hervorhebt, nennt als in diesem Alerzal verbreitete Laubbölzer Coihue und Canelo, die sämtlich auch heute noch dort zu sehen sind.

OBERDORFER (1960) gelangt auf der Grundlage der von ihm am Puntiaquado und im Küstenbergland

³⁾ Zum Valdivianischen Regenwald vgl. vor allem: HAUMANS (1913), BERNINGER (1929), SCHMITHÜSEN (1956), OBERDORFER (1960), HUECK (1966).

⁴⁾ Vgl. die pflanzensoziologische Tabelle des Fitzroyetums bei OBERDORFER (1960).

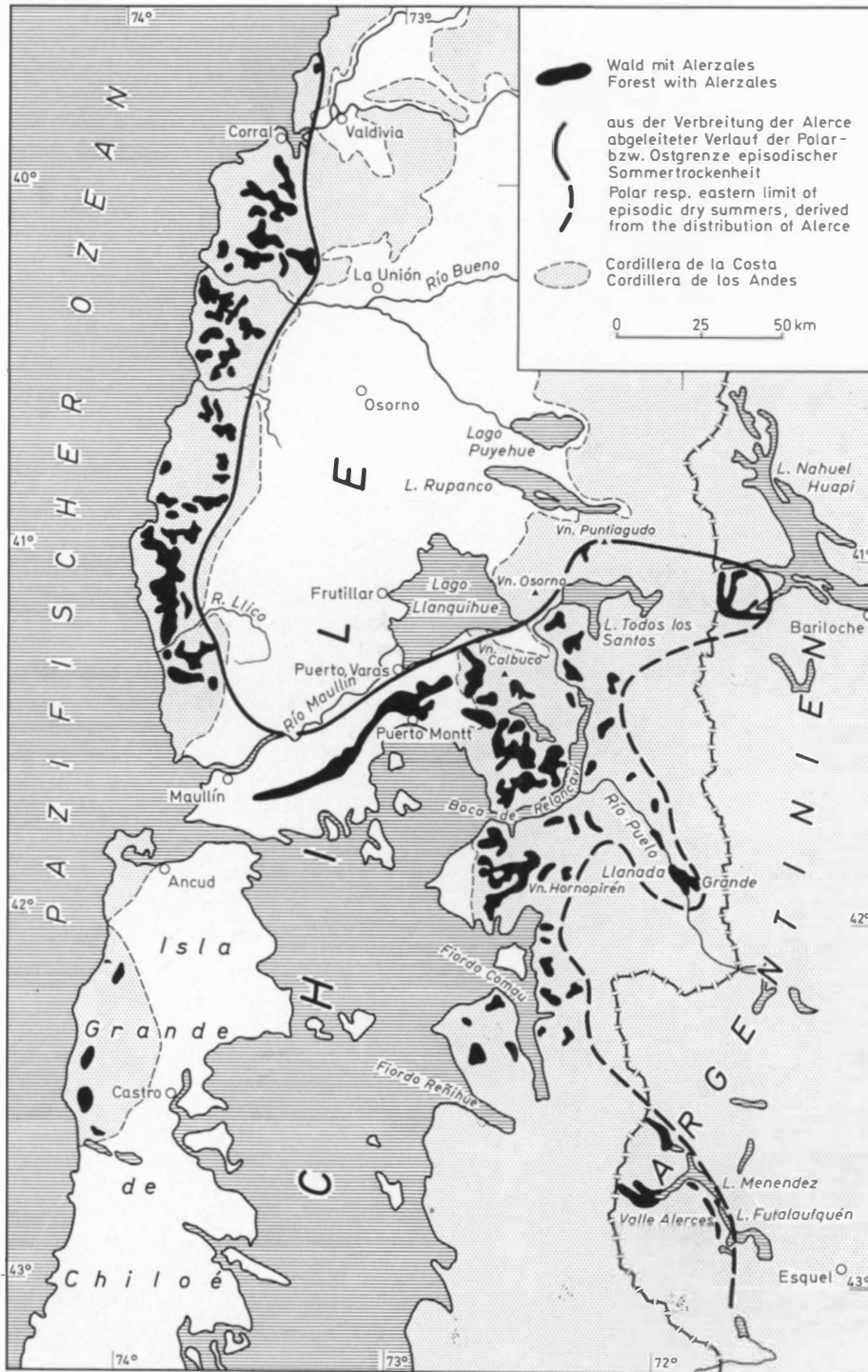


Abb. 1: Verbreitung der Alerce / Distribution of Alerce

Entworfen auf der Basis der Waldkarte des chilenischen Instituto Forestal (1967), der Angaben der im Text genannten Literatur und eigener Beobachtungen



1



3



4



2



5

pflanzensoziologisch aufgenommenen Alercebestände sowie unter Auswertung der von R. A. PHILIPPI (1858) und REICHE (1907) von anderen Vorkommen mitgeteilten Artenlisten zu dem Ergebnis, daß die Alerzales „trotz der scheinbaren Verschiedenartigkeit ihrer Standorte“ einen einheitlichen Assoziationstypus, das Fitzroyetum, verkörpern, das als Lorbeer-Nadelwald mit den Sequoiawäldern Kaliforniens verglichen werden kann. SCHMITHÜSEN (1960) dagegen möchte das Fitzroyetum in mindestens zwei Untergesellschaften gliedern, welche den o. g. beiden Standortstypen entsprechen. Er stützt sich dabei auf die Annahme, daß Arten wie besonders *Saxegothaea conspicua*, aber auch *Podocarpus nubigenus*, *Nothofagus dombeyi* und *Drimys winteri* var. *andina*, die im Unterstand der Höhenalercen auftreten und deren floristische Verwandtschaft zu den hochandinen Coihuewäldern anzeigen, in dem „nur noch aus der Literatur zu erschließenden Tieflands-Alerzal von Puerto Montt“ gefehlt hätten. Aber gerade die von SCHMITHÜSEN genannten Arten waren nach den oben zitierten Angaben PHILIPPI und MARTINS für den großen Alerzal bei Puerto Montt typisch und treten dort heute noch im Sekundärwuchs in Erscheinung.

Aus dem Gesagten ist der Schluß zu ziehen, daß ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Tieflands- und Höhenalercen nicht besteht, und daß diese im Sinne OBERDORFERS auch pflanzensoziologisch zusammengehören. Ohnehin ist eine strenge räumliche Trennung zwischen beiden nicht überall möglich. Der große Portomonttiner Sumpfalercal leitete ohne nennenswerte Unterbrechung zu den Höhenalercen am Vulkan Calbuco über. Einzelne – durchweg kleinere – Bäume findet man hier und da auch abseits der beiden Hauptstandorte, wofür auch SCHMITHÜSEN Bei-

spiele nennt. Derselbe Autor hebt auch die enge Verwandtschaft der auf den staunassen Hängen und Plateaus des Küstenberglandes und Chiloés stockenden Alerzales mit denen des Tieflandes hervor. Als ich im Hochsommer 1969 den Alerce-Fundo Venecia im Küstenbergland nördlich des Río Bueno nach einer längeren Schönwetterperiode besuchte, war der Boden dort noch immer sehr feucht und stellenweise so durchtränkt, daß ich mich vorsehen mußte, um nicht bis über die Knöchel darin stecken zu bleiben. Unter der stellenweise nur ein bis zwei Dezimeter mächtigen, sehr quarzhaltigen hellgrauen bis ockerfarbenen Bodendecke wurde der das Gebirge aufbauende Glimmerschiefer sichtbar. Auch in Alerzales der Hochkordillere kommt es bei geringer Neigung des Geländes zu Staunässe, aber selbst in steilen Hanglagen ist stets starke Bodendurchfeuchtung festzustellen. Sehr charakteristisch ist hier das Vorkommen der Alerce auf wenig verwitterten, sandigen und – wie an frischen Wegeinschnitten erkennbar – gut durchfeuchteten vulkanischen Aschen (Photo 2). *Sphagnum acutifolium* ist ein guter Indikator für die in allen Alerzales herrschende hohe Feuchtigkeit.

Derartige Beobachtungen lenken auf die Frage nach den gemeinsamen Merkmalen der beiden Hauptstandortstypen der *Fitzroya* und damit auf die nach den Ursachen ihrer Verbreitung. Hierzu schreibt SCHMITHÜSEN (1960): „Der Grund für die Ausbildung der Alerzales auf diesen beiden unterschiedlichen Standorten ist m. E. nicht – wie es oft vertreten worden ist – ein besonders hoher Wasserbedarf der Alerce. Das Gemeinsame beider Standorte, was den Alercewald hier bestehen läßt, ist der Mangel an Konkurrenz.“ Im gleichen Sinne äußert sich OBERDORFER (1960). Mit der Feststellung eines „Mangels an Konkurrenz“ ist

Photo 1: Alercebestand im Gebiet des Vulkans Hornopirén in etwa 800 m Höhe. Halblinks im Unterstand Coihue (*Nothofagus dombeyi*) 13. 1. 1973

Alerce stands in the Hornopirén volcano area at about 800 metres altitude. To the left in the lower part is Coihue (*Nothofagus dombeyi*) 13. 1. 1973

Photo 2: Junge, spitzkronige Alercen auf wenig verwitterten vulkanischen Sanden am Hang des Vulkans Apagado (1174 m) in etwa 900 m Höhe in der Kordillere 60 km südöstlich von Puerto Montt 14. 1. 1973

Young high-crowned Alerces on lightly weathered volcanic sands on the slope of the Apagado volcano (1174 m) at about 900 metres altitude in the Cordillera 60 km south east of Puerto Montt 14. 1. 1973

Photo 3: Hochandines Torfmoor (mallín), gebildet u. a. von *Astelia pumila* und *Donatia fascicularis*, mit auf etwas erhöhtem Standort wachsenden Kümmerformen von Alerce (*Fitzroya cupressoides*), Ciprés (*Pilgerodendron wiiferum*) und Coihue (*Nothofagus dombeyi*), westlich des Vulkans Apagado bei 900 m 14. 1. 1973

High Andean peat bog (mallín) formed inter alia by *Astelia pumila* and *Donatia fascicularis*. At a slightly higher level, deformed Alerce (*Fitzroya cupressoides*), Ciprés (*Pilgerodendron wiiferum*) and Coihue (*Nothofagus dombeyi*) are growing, west of the Apagado volcano at 900 metres altitude 14. 1. 1973

Photo 4: Blick in den Unterwuchs eines hochstämmigen Alerzals. Links zwischen den Stämmen Coihue (*Nothofagus dombeyi*), halbrechts Mañú (*Saxegothaea conspicua*) 13. 1. 1973

View into the undergrowth of a high-trunked Alerzal. Left between the trunks can be seen Coihue (*Nothofagus dombeyi*), half-right is Mañú (*Saxegothaea conspicua*) 13. 1. 1973

Photo 5: Stubben vor etwa 100 Jahren gefällter Alercen im ehemaligen Tieflandsalercal nördlich von Puerto Montt. *Blechnum chilense* und eine *Juncaceae* kennzeichnen das versumpfte Gelände 23. 12. 1972

The stumps of Alerce felled about 100 years ago in a former lowland Alerzal north of Puerto Montt. *Blechnum chilense* and a *Juncaceae* characterise this marshy area 23. 12. 1972

aber noch nicht positiv erklärt, warum die Alerce ausgerechnet diese Standorte besiedelt und warum sie da, wo zahlreiche andere Vertreter des Valdivianischen Waldes nicht mehr wachsen können, ein optimales Wachstum erreicht, mithin die Alerzales dort als Klimaxformation anzusprechen sind⁵⁾. Ausgedehnte, im Sinne SCHMITHÜSENS von hochwüchsigen potentiellen Konkurrenten im Naturzustand freie Flächen gibt es in geringer Entfernung von den Alercevorkommen auch anderswo, z. B. auf den sog. Ñadis⁶⁾ westlich und nördlich des Llanquihue-Sees. Gerade jedoch das Fehlen der *Fitzroya* auf den echten Ñadis, die – inmitten der Sommer-Lorbeerwälder der Längssenke gelegen⁷⁾ – im übrigen eine klare floristische und ökologische Verwandtschaft zum Fitzroyetum erkennen lassen⁸⁾, ist geeignet, zur Erhellung ihrer Standortsansprüche bei-

⁵⁾ Vgl. in diesem Zusammenhang die von C. G. G. J. VAN STEENIS auf dem VII. Internat. Botanikerkongreß in Stockholm 1950 vorgetragene Kritik des Klimaxbegriffes, wobei er (n. Bericht v. C. TROLL in: Erdkunde, Bd. 5, 1951, S. 83) ausführte, „daß es keinen von edaphischen Faktoren losgelösten allgemeinen Klimaxbegriff gibt, daß auch Sumpf-, Auen- und Mangrovwälder eine Klimax darstellen“; eine Auffassung, die er in folgende allgemeine Sätze faßte: „All climaxes are edaphic“ und „All stable vegetation types not influenced by man are climaxes“.

⁶⁾ Zum Begriff der Ñadis vgl. MARTIN (1899), REICHE (1907), BERNINGER (1929). Darunter werden auf den fluvioglazialen Schotterfächern im Vorland der südchilenischen Seen gelegene Gebiete verstanden, die „bald mit niedrigen Gehölzen, bald mit heideartigen Grasfluren bestanden sind und denen allen gemeinsam ist, daß während eines Teils des Jahres das Wasser in einem dichten Netz von Rinnsalen zwischen den Vegetationsbulten hindurchfließt, während zu anderen Jahreszeiten in ihnen völlige Dürre herrscht“ (BERNINGER). Bereits MARTIN hebt den Unterschied gegenüber ganzjährig feuchten Sümpfen hervor. Neuere bodenkundliche Untersuchungen (DIAZ V. et alii 1958; WEINBERGER & BINSACK 1970) haben ergeben, daß die genannten Eigenschaften der Ñadis mit der Bildung eines sehr harten, ortsteinähnlichen und wasserstauenden Horizontes aus Fe- und Al-Verbindungen zusammenhängt. Dieser von den Landleuten „fierillo“ genannte Horizont befindet sich im Grenzbereich zwischen einer dünnen, meist nur einige Dezimeter mächtigen Auflage feiner vulkanischer Aschen (trumao) und der darunterliegenden Schotter. Bei der im einzelnen noch nicht völlig geklärten Entstehung des fierillo-Horizontes spielt offenbar der jahreszeitlich sehr hoch liegende Stand des Grundwassers eine entscheidende Rolle.

⁷⁾ Vgl. das pflanzengeographische Übersichtskärtchen des südchilenischen Seengebietes bei LAUER (1961).

⁸⁾ Für die mehr waldartig ausgeprägten Ñadis nordwestlich und westlich des Llanquihue-Sees sind z. B. folgende, hier in der Regel nicht über 10–20 m hoch werdende, auch in Alerzales häufige Holzarten typisch: *Nothofagus dombevi* (coihue), *Drimys winteri* (canelo), *Embothrium coccineum* (notro). Weithin kommen reine „Coihuerías“ vor. Hingegen fehlen in den genannten Ñadis neben der Alerce selbst bezeichnenderweise auch die sie begleitenden Coniferen vollständig.

zutragen. Mit den Alerzales haben die Ñadis im Winter und noch in den Übergangsjahreszeiten die starke Vernässung gemein, sie unterscheiden sich aber von jenen grundlegend dadurch, daß sie je nach der Witterung im Sommer bis zu vollständiger Dürre austrocknen können.

Es empfiehlt sich, an dieser Stelle das südchilenische Klima, insbesondere die Niederschlagsverhältnisse, in die Untersuchung einzubeziehen. Das Klima im Verbreitungsgebiet der Alerce, thermisch als hochozeanisch (TROLL & PAFFEN 1964) (Abb. 2) anzusprechen, ist

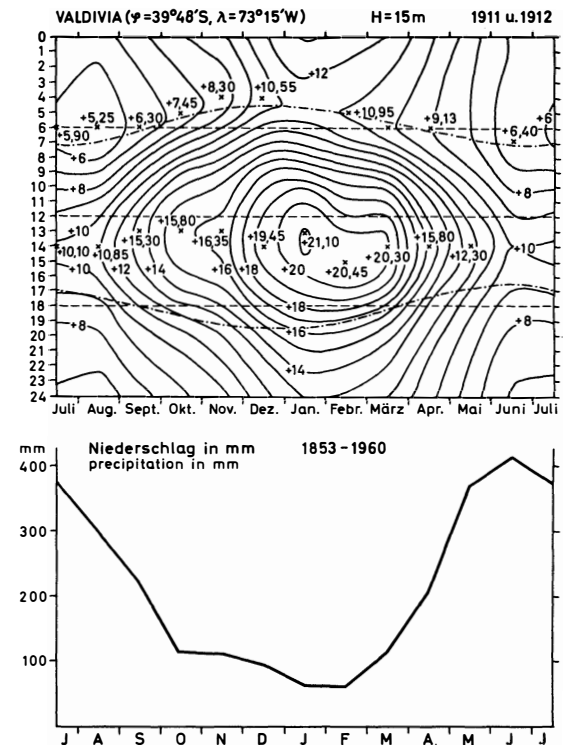


Abb. 2: Thermoisoplethendiagramm und Niederschlagskurve von Valdivia

Thermoisopleth diagram and precipitation of Valdivia

Die Thermoisoplethendiagramme von Valdivia und San Francisco stellte freundlicherweise Prof. Dr. C. Troll aus seiner unveröffentlichten Sammlung zur Verfügung

hygrisch durch hohe, ganzjährige Niederschläge mit ausgeprägtem Wintermaximum gekennzeichnet. Die Jahressummen der Niederschläge überschreiten nach der Karte von ALMEYDA (1948) im Bereich der Höhenalcerzales des Küstenberglandes, Chiloés und der Kor-dillere durchweg 3000 und z. T. 4000 mm. Die absolute Höhe des Niederschlags allein gibt jedoch keinen hinreichenden Aufschluß über mögliche Zusammenhänge. Dies zeigt z. B. schon die Tatsache, daß im Gebiet des Tieflandsalcerzals in Puerto Montt „nur“ eine mittlere Jahressumme von 1946 mm erreicht wird. Da als Folge des ozeanischen Klimas vom Südrand der nordchilenischen Wüste bis nach Westpatagonien hinein

das Wintermaximum der Niederschläge erhalten bleibt, muß eine Klärung der hygrischen Standortansprüche der *Fitzroya* in erster Linie im Verhältnis der sommerlichen und der winterlichen Niederschläge gesucht werden. Eine dafür geeignete Grundlage liegt in der Arbeit von CHR. VAN HUSEN (1967) vor, die auf der Basis von Häufigkeitsanalysen langer Beobachtungsreihen der monatlichen Niederschlagssummen eine Klimagliederung Chiles erarbeitet und dynamisch zu begründen versucht hat. Von den von ihr aufgestellten sechs Klimazonen sind hier besonders die beiden folgend genannten von Bedeutung, wobei die Breitenangaben sich auf die Längssenke beziehen:

1. die Zone ganzjähriger Niederschläge mit Wintermaximum (45° – 41° s. Br.)
2. die Zone episodischer Sommertrockenheit (41° – 38° s. Br.).

Der diese beiden Zonen umfassende und zugleich das Areal der *Fitzroya* deckende Abschnitt ist während des Winters der am stärksten beregnete Teil Chiles. Hier überschneiden sich die Frontensysteme der beiden für das Witterungsgeschehen des Landes wichtigsten Zugstraßen von Zyklonen. Zwischen 39° und 42° s. Br. liegt daher nach VAN HUSEN die Zone mit der geringsten mittleren jährlichen Variabilität des Niederschlags. Während nun in der Zone ganzjähriger Niederschläge mit Wintermaximum das zyklonale Geschehen trotz Abschwächung auch im Sommer überwiegt, treten in der nach Norden sich anschließenden Zone in dieser Jahreszeit antizyklonale Wetterlagen bereits so häufig auf, daß dort „in längeren Beobachtungszeiträumen ein Sommermonat regenlos bleiben“ kann. In Osorno tritt ein solcher mit einer relativen Häufigkeit von $3,2\%$ auf; das 100 km südlich gelegene Puerto Montt kennt bereits keine völlig regenlosen Sommermonate mehr. Die von VAN HUSEN bei 41° s. Br. im Tiefland gezogene Grenze der beiden klimatischen Zonen ist in der Pflanzengeographie Chiles seit langem bekannt als Südgrenze des von der laubwerfenden *Nothofagus obliqua* (roble) beherrschten Sommer-Lorbeerwaldes (MARTIN 1898; URBAN 1927; BERNINGER 1929; LAUER 1961). Sie ist aber auch – gleiche morphologische Struktur vorausgesetzt – die Grenze zwischen dem Typ der episodisch trockenen Ñadis, wie ihn noch der ausgedehnte Nadi Frutillar westlich des Llanquihue-Sees repräsentiert (DIAZ V. et alii 1958), und den ständig feuchten Sumpfböden vom Typ des Tieflandsalerzals bei Puerto Montt⁹⁾.

Die von VAN HUSEN gezogenen Grenzen gelten exakt nur für den Bereich der Längssenke. Wie fast alle zonalen Klima- und Vegetationsgrenzen in

Chile zieht sich aber auch die Polargrenze episodischer Sommertrockenheit im Küstenbergland infolge des Staueffektes für die regenbringenden Winde weiter nach Norden zurück. In diesem Zusammenhang ist es bedeutsam, daß die von der Autorin ebenfalls bearbeitete Station Valdivia ($39^{\circ}48'$ s. Br.), die inmitten eines verzweigten Talsystems nahe dem Meeresspiegel, jedoch innerhalb des Küstenberglandes gelegen ist, trotz ihrer hohen mittleren Jahressumme (2472 mm) und extremen Winterniederschläge, die z. B. im Juli 1969 den äußersten Monatswert von 786 mm (HUBER 1970) erreichten, nicht frei von episodischer Sommertrockenheit (Häufigkeit von $1,1\%$) ist. Gleichzeitig ist nordwärts von Valdivia eine rapide Abnahme der Jahresniederschläge zu beobachten, so daß bei 39° s. Br. an der Küste nur noch 1500 mm erreicht werden. Diese Tatsachen liefern eine befriedigende Erklärung für die Nordgrenze der Alerceverbreitung am Cerro San Ramón ($39^{\circ}45'$ s. Br.; 609 m) im Küstenbergland wenig nördlich von Valdivia¹⁰⁾.

Es fällt auf, daß die Nordgrenze der Alerce in der Cordillera de los Andes schon viel weiter südlich – bei genau 41° s. Br. am Punttiagudo – erreicht wird. Ein aufschlußreiches Komplement dazu bildet die Tatsache, daß die Leitart der montanen Sommer-Lorbeerwälder, die laubwerfende *Nothofagus alpina* (raulí), die von 36° s. Br. an in Höhen zwischen 500 und 1200 m in der Kordillere auftritt, dort bei etwa $40^{\circ}30'$ s. Br. ihre südliche Verbreitungsgrenze findet¹¹⁾. Nach der chilenischen Waldkarte (Clasificación preliminar ... 1967) bildet bzw. bildete der Raulí namentlich zwischen $37^{\circ}30'$ und $40^{\circ}20'$ ausgedehnte Bestände, deren Optimum OBERDORFER (1960) im Süden zwischen 800 und 1000 m Höhe ansetzt. Mit ihrer vertikalen Amplitude beherrscht diese sommergrüne Südbuche demnach durchaus auch die den Höhenalerzals entsprechende Stufe nahe der oberen Waldgrenze, was noch dadurch unterstrichen wird, daß in jenen südlichen Raulíwäldern typische Alercebegleiter wie *Nothofagus dombeyi*, *Saxegothaea conspicua*, *Laurelia philippiana*, *Drimys winteri* var. *andina*, *Embothrium coccineum* und die ilexartige *Desfontainea spinosa* eine ähnliche Rolle spielen.

keit sommerlicher Trockenperioden an, die bei Vorhandensein eines Stauhizontes im Boden, wie er für Ñadis und Alerzales charakteristisch ist, zu unterschiedlichen Austrocknungsgraden der darüberliegenden oberen Bodenhorizonte führen muß.

¹⁰⁾ Dieses nördlichste, längst verschwundene Vorkommen der *Fitzroya* ist durch die Angaben von MARTIN (1923) und URBAN (1927) bezeugt.

¹¹⁾ Auch jenseits der Wasserscheide, auf der argentinischen Seite, kommen die Verbreitungsgebiete von Raulí und Alerce einander sehr nahe. Ersterer erreicht dort (HUECK 1966) bei $40^{\circ}23'$ s. Br. die Südgrenze. Umgekehrt findet die Alerce bei Puerto Blest am Lago Nahuel Huapi bei recht genau 41° ihre Nordgrenze.

⁹⁾ Es liegt m. a. W. nahe, die Grenze episodischer Bodentrocknis der Ñadis mit der klimatischen Polargrenze episodischer Sommertrockenheit zu parallelisieren, wobei ich mir darüber im klaren bin, daß die Berechnungsbasis von einmonatiger Regenlosigkeit von der Pflanze her gesehen willkürlich ist. Diese zeigt aber eine Dauer und Wirksam-

Es kann aufgrund dieser Befunde kaum einem Zweifel unterliegen, daß die von VAN HUSEN aufgestellte Polargrenze episodischer Sommertrockenheit in der Cordillera de los Andes wie in der Längssenke bereits bei 41° s. Br. und damit mehr als einen Breitengrad südlicher als im Küstenbergland erreicht wird¹²). Dies wird dadurch bestätigt, daß in der von VAN HUSEN ebenfalls analysierten, am Ostufer des Lago Todos los Santos gelegenen Station Peulla ($41^\circ 05'$ s. Br.), die immerhin einen mittleren Jahresniederschlag von 3472 mm aufweist, bereits mit einer Häufigkeit von 2,9% episodisch ein Sommermonat regenlos bleiben kann. Komplementär zu der im Küstenbergland weiter nach Norden vordringenden Alerce erreichten die von *Nothofagus alpina* beherrschten Wälder in der Cordillera de Nahuelbuta bei etwa $38^\circ 30'$ s. Br., von wo an das Küstengebirge bis $39^\circ 15'$ aussetzt, ihre Südgrenze. Als untergeordneter Baum kommt der Raulí, während Alerces die luvseitigen Hänge und Plateaus bedecken (F. PHILIPPI 1866), auf der trockeneren Ostflanke des Küstenberglandes noch bis auf die Höhe von Osorno ($40^\circ 30'$ s. Br.) vor.

Auf der Südseite der die Anden hart südlich des $41.$ Breitengrades querenden Tiefenzone von Ensenada über den Lago Todos los Santos bis zum Nahuel Huapi, deren klimatische Bedeutung bereits LJUNGNER (1959) hervorhebt, konnte die Alerce weit nach Osten vordringen. Bei BERNINGER (1929) ist ein Höhenalercal aus der Sierra Santo Domingo südwestlich des Todos los Santos abgebildet. Auch von Alercevorkommen am Tronador wird berichtet (REICHE 1900). Bemerkenswerte Ausdehnung erreichten die Bestände an den Westenden der Brazos del Viento und Tristeza des Lago Nahuel Huapi, dessen Ostufer bereits in die patagonische Steppe hineinragt (ROTHKUGEL 1916; STEFFEN 1919; KALELA 1941; LJUNGNER 1959; DIMITRI 1962).

Südlich von etwa 42° s. Br. beginnt das Areal der *Fitzroya* sich aufzulösen und in südöstlicher Richtung auszuweichen. Im Nordteil der Insel Chiloé findet sich die Alerce auf den Westhängen der bis max. 698 m aufragenden Cordillera de Piuchué (ESPINOSA 1917). In etwa gleicher Breite auf der Westseite der Anden kommen Alercebestände in der Umgebung des Comau-Fjords vor. Der größte Teil der weiter östlich gelegenen und am weitesten nach Süden reichenden Bestände

sind Sumpfbodenalercal (KALELA 1941). Dazu gehören auch die von STEFFEN (1919) aus der sog. Llanada Grande, einer versumpften Talweitung am mittleren Río Puelo, beschriebenen Vorkommen. Größere Alerces gibt es weiter im Süden auf den Westseiten der Seen Menéndez und Futaleufú. Diese Vorkommen lernten 1897 P. KRÜGER und P. STANGE kennen, nachdem sie, vom Reñihue-Fjord kommend, den 1025 m hohen Paso Navarro ($42^\circ 43'$ s. Br.), welcher die Wasserscheide zwischen Reñihue und Futaleufú bildet, in Richtung auf den Lago Menéndez überschritten hatten. Wegen seines Reichtums an Alerce nannte KRÜGER das von der Höhe herabziehende, versumpfte und bei 515 m auf den Lago Menéndez auslaufende Tal „Valle Alerces“. Noch einmal fanden er und seine Begleiter Alerces, allerdings mit nur kleinen Stämmen, an dem die Seen Menéndez und Futaleufú verbindenden Talabschnitt des Río Futaleufú, sowie – nur spärlich – am Westufer des letztgenannten Sees ($42^\circ 50'$ s. Br.). Dies ist meines Wissens das südlichste eindeutig bezeugte Vorkommen der Alerce¹³).

Überblickt man das gesamte Areal der *Fitzroya*, so fällt die starke Konzentration der Bestände nahe der nördlichen Verbreitungsgrenze auf, die wir mit der Polargrenze episodischer Sommertrockenheit identifiziert haben. Verglichen damit ist gegen die südliche Verbreitungsgrenze eine stärkere Auflösung des Areals festzustellen. Besonders konzentrieren sich die Vorkommen in der Umgebung des Seno de Reloncaví. Diese Tatsachen werden durch die Beobachtung unterstrichen, daß die Bestände gegen die nördliche Verbreitungsgrenze auch ihre größte Üppigkeit zu erreichen scheinen. Noch heute beeindruckten die mächtigen Stümpfe in den nördlich von Puerto Montt gelegenen ehemaligen Alerces (Bild 5). „Por Dios, que alerces! éstos no se acabarán jamás!“¹⁴) riefen die als Alerceschläger erfahrenen Chiloten aus, die im Januar 1842 in der Begleitung von B. E. PHILIPPI (1843) vom Seno de Reloncaví aus durch das unerforschte Sumpfland zum Llanquihue-See vordrangen und wenig südlich des Río Negro die ersten intakten Alerces erblickten. PHILIPPI maß an mehreren Bäumen 15 Fuß (5 m) Durchmesser. Vor Jahren wurde am Hang des Calbuco ein Stamm mit 5,20 m Durchmesser gefunden¹⁵). Auf den Höhen des Küstenberglandes

¹²) Als Ursachen dieser Erscheinung kommen – in Fortführung von Überlegungen, die VAN HUSEN für das Niederschlagsverhältnis von Küstenbergland und Längssenke in diesen Breiten anstellt – die folgenden in Frage: im Winter liegt das Kondensationsniveau tief; infolgedessen sind die orographischen Effekte stark ausgeprägt. Im Sommer, wenn das Kondensationsniveau hoch liegt und das Witterungsgeschehen weniger intensiv ist, wirkt sich die Tatsache, daß die Luftmassen im Küstenbergland bereits einen Teil ihrer Feuchtigkeit abgegeben haben, wahrscheinlich so aus, daß in entsprechender Höhe der Cordillera de los Andes episodische Sommertrockenheit möglich wird.

¹³) KALELA (1941) und HUECK (1966), der am Brazo Sur des Lago Menéndez ein – wegen offensichtlich falscher Höhenangaben leider nicht voll verwendbares – Vegetationsprofil aufnahm, geben 43° s. Br. als Südgrenze der *Fitzroya* an.

¹⁴) „Gott, was für Alerces! niemals werden diese erschöpft sein!“

¹⁵) Dieser Fund wurde mir vom Inhaber der Portomontiner Holzfirma Brahm, die am Hang des Vulkans eine Alerceausbeutung betreibt, glaubhaft versichert. Er selber maß den Umfang des Stammes, der 2000 pulgadas (1 pulgada = ein Brett von 12 Fuß Länge, 9 Zoll Breite und

nordwestlich von La Unión wurden Stämme von bis zu 2,50 m Durchmesser gefunden (OBERDORFER 1960). Aus der Cordillera Pelada berichtet F. PHILIPPI (1866) von „Millionen trockener Alerce-Bäume, alle in ziemlicher Entfernung voneinander, keiner von erheblicher Dicke“. Auf dem o. e. Fundo Venecia nördlich des Río Bueno maß ich bei einem besonders starken Exemplar 2,38 m BHD. Die Mehrzahl der dortigen Stämme weist einen Durchmesser von etwa 0,40 bis 0,80 m auf (BONNEMANN 1973). Bei seinen Studien in den Alerzales von Piuchué konnte ESPINOSA (1917) trotz eifriger Suche nur mehr einen Maximaldurchmesser von 1,30 m feststellen.

Vom Puntigudo gibt OBERDORFER (1960) zwischen 0,60 und 1,30 m Durchmesser an. In dem 1965 von der Holzfirma BIMA in Angriff genommenen großen Alercegebiet am Vulkan Hornopirén (41°50' s. Br.) fand SCHULMAN (1956) seinerzeit einen Maximaldurchmesser von knapp 2 m. Hier, wo täglich 180–200 Alercebäume dem Einschlag zum Opfer fallen, hat sich beim Vordringen der Ausbeutung herausgestellt, daß die Stärke der Stämme in östlicher Richtung zunimmt. So konnte ich 1973 in etwa 40 km Entfernung von der Küste einen der stärksten dort gefundenen Stämme mit 3,08 m vermessen, wovon allerdings bereits 2,80 m von der Kernfäule erfaßt waren. Noch weiter südlich, am Hang des 1737 m hohen Cerro Amunátegui (42°27' s. Br.), der am inneren Comau-Fjord und damit nahe der südwestlichen Arealgrenze gelegen ist, erreichte C. MARTIN (1898) im Januar 1870 einen Alerzal, den er wie folgt beschreibt: „In halber Höhe gelangte ich an steilem Abhänge in einen wohl noch jungen Alerzal. Kein Baum dieses Waldes besaß mehr als $\frac{1}{4}$ m Durchmesser; noch mehr war die Höhe der Stämme beschränkt. Dort oben an der Grenze des ewigen Eises mag der Schnee und mögen die Winterstürme die Wipfel beim Aufwärtstreben hemmen. Auf der Südseite des Berges leckt eine Gletscherzunge tief herab, und neben ihr reichte der Alerzal bis nahe an die nebelumflorte Firnkappe des Berges. Ich selbst mußte von dem mit Alerce bestandenen Hange auf die die Westseite oben bedeckenden Lagen hartgefrorenen Schnees springen.“

Den vorstehenden Beobachtungen widerspricht nur scheinbar die Angabe KRÜGERS (1900), daß er im Valle Alerces 3–4 m dicke Stämme gesehen habe¹⁶⁾. Befinden wir uns doch dort, jenseits der Hauptwasserscheide, ähnlich wie im Norden des Areals wieder näher der Trockengrenze. Die zusammengetragenen Beobachtungen zeigen, daß innerhalb des Areals die Bestände ge-

gen Südwesten an Üppigkeit abnehmen. Unzweifelhaft korrespondiert dies mit der Tatsache, daß das Areal im Osten am weitesten nach Süden reicht. Bereits REICHE (1900) fand es „beachtenswert, daß in unmittelbarer Nähe des Meeres die Südgrenze der Alerce schon weiter nördlich erreicht wird“. Zugleich fällt auf, daß – dem Verhalten der Alerzales im Küstenbergland, am Seno de Reloncaví und auf Chiloé entgegengesetzt – die Bestände sich im südlichsten Abschnitt des Areals auf im Lee gelegene Niederungen, Täler und Hänge zurückziehen.

Es liegt nahe, nachdem sich die nördliche Verbreitungsgrenze als durch episodische Sommertrockenheit bedingt erwiesen hat, auch die Ursache ihrer südlichen bzw. südwestlichen Arealgrenze in der meridionalen Verschiebung der jahreszeitlichen Niederschlagsverteilung zu suchen. Es muß m. a. W. die zunehmende Häufigkeit der Sommerniederschläge sein, die hinter den beobachteten Veränderungen innerhalb des Areals steht und der Verbreitung des Baumes nach Süden die Grenze setzt. Die Zunahme der Sommerniederschläge kommt bereits in den Klimadiagrammen von W. LAUER (1960) zum Ausdruck. VAN HUSEN setzt bei 45° s. Br. die Grenze zwischen der „Zone ganzjähriger Niederschläge mit Wintermaximum“ und der „Zone ganzjährig gleichmäßiger Niederschläge“ an. Am besten bringt ein Vergleich der Zahl der Niederschlagstage und ihrer monatlichen Verteilung den Wandel zum Ausdruck (Tab. 1). Daß auch hier die Niederschlagshäufigkeit, wie schon im Zusammenhang mit der Polargrenze episodischer Sommertrockenheit beobachtet, auf der Westseite „voreilt“ und daß sich daraus der nordwest-südöstliche Verlauf der Arealgrenze der *Fitzroya* erklärt, zeigt die Gegenüberstellung der auf gleicher Breite, etwa in Höhe des südlichsten Alerce-vorkommens liegenden Stationen Quellón (Ostküste Chiloés, 4 m NN) und Futaleufú (nahe der kontinentalen Wasserscheide, 330 m). Es sind also nicht, wie MARTIN meinte, die „Winterstürme“, sondern – wie seine im Januar gemachten Beobachtungen eher nahelegen – die zu häufigen Sommer-niederschläge, welche den kümmerlichen Alerce am Cerro Amunátegui hervorrufen.

Demnach muß bei der *Fitzroya* eine sehr enge Bindung an eine bestimmte jahreszeitliche Niederschlagsverteilung vorliegen. Wie aber sind die Zusammenhänge? Stellen wir zunächst fest, daß das Areal der Alerce genau in den im Winter am stärksten berechneten Abschnitt der Südanden fällt, der zugleich die geringste mittlere jährliche Variabilität des Niederschlags verzeichnet. Die engen Grenzen, die innerhalb dieses Abschnitts den Alerzales gesetzt sind, scheinen durch ihre hygrischen Ansprüche im Sommer bedingt zu sein. Einerseits besteht absolute Empfindlichkeit gegenüber „episodischer Sommertrockenheit“. Andererseits zeigt ihr Verhalten gegen die südliche Arealgrenze, daß ihr ein Übermaß an Sommerfeuchtigkeit ebensowenig bekommt.

1 Zoll Stärke) lieferte, mit 16,50 m. Gewöhnlich gibt eine Alerce nur 400–1000 pulgadas.

¹⁶⁾ Diese Angabe mag dennoch etwas übertrieben sein. KALELA (1941) fand dort keinen solchen Stamm vor und maß max. 2,80 m BHD. Einzelne starke Stämme liegen in der Regel zwischen 1 und 2 m. „Der größte Teil der Bäume ist indessen viel kleiner.“

Tabelle 1: Mittlere Zahl der Niederschlagstage ausgewählter Stationen
Average number of days with precipitation of selected stations

Station	Geogr. Breite	Periode	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
Valdivia*	39° 48'	1916–45	8,1	7,9	11,3	14,7	20,5	22,3	21,1	20,0	16,2	13,2	12,2	11,4	178,9
Punta Galera*	40° 01'	1916–45	9,6	8,3	12,4	15,6	20,6	22,3	21,1	20,3	16,4	13,4	13,8	13,2	187,0
Osorno	40° 31'	1935–64	7,0	6,6	8,9	12,0	17,6	18,0	17,3	16,6	14,5	11,0	9,5	9,4	148,4
Puerto Montt*	41° 28'	1916–45	11,3	11,7	14,7	18,0	21,0	22,1	20,8	20,1	17,1	15,5	16,5	15,5	204,3
Punta Corona*	41° 47'	1916–45	11,4	11,6	13,8	17,0	21,1	22,0	22,2	20,5	17,4	15,0	15,4	14,6	202,0
Quellón	43° 10'	1965–69	17,5	19,5	13,8	19,8	22,0	20,5	26,0	22,5	21,5	22,8	18,7	18,5	242,0
Futaleufú*	43° 12'	1965–69	6,6	10,4	7,8	11,8	18,2	18,4	19,6	18,4	15,8	16,0	10,8	11,8	167,4
Cabo Raper	46° 50'	1916–45	23,6	21,4	23,4	24,1	25,3	23,9	25,0	24,1	23,2	22,8	23,8	25,1	285,7

Die mit einem Stern bezeichneten Stationen liegen nahe bei Alercevorkommen und können als *annähernd* repräsentativ dafür gelten; die übrigen zeigen Bedingungen an, unter denen die Alerce nicht auftritt, d. h. erheblich zu geringe bzw. zu große Häufigkeit von Sommerniederschlägen.

Quellen: VAN HUSEN 1967 (Valdivia, Punta Galera, Puerto Montt, Punta Corona, Cabo Raper).
Treinta años de observaciones meteorológicas . . . Osorno. Osorno 1965 (Osorno).
Anuario Meteorológico de Chile. Años 1965–1969. Of. Meteorol. de Chile, Santiago 1966–70 (Quellón, Futaleufú).

Die Erklärung für dieses Verhalten liegt darin, daß die Alerce, deren Hauptwachstumszeit in Frühjahr und Frühsommer (November–Januar) liegt, dann von der hauptsächlich aus dem Winter stammenden Wasserrücklage zehrt. Aus den dendroklimatischen Untersuchungen von SCHULMAN (1956) ist bekannt, daß bei den Jahresringbreiten von Coniferen im südwestlichen Nordamerika Zusammenhänge mit dem Niederschlag jeweils des ganzen vorhergegangenen Jahres bestehen. SCHULMAN analysierte, auf der Suche nach Bäumen mit einer eindeutigen Beziehung zum Niederschlag als Minimumfaktor, u. a. auch *Fitzroya*. Deren Jahresringserien freilich, die denjenigen von *Sequoia sempervirens* auffallend ähnlich sind, erwiesen sich als schwer deutbar. Die Breite eines jeden Ringes scheint über den ganzen Stamm einer Zufallsvariabilität zu unterliegen; häufig keilen einzelne Ringe aus. Dennoch gibt es Anzeichen für Übereinstimmungen der Ringserien verschiedener Bäume (crossdating).

SCHULMAN glaubt, wegen des sehr feuchten Charakters der Alercestandorte eine Korrelation der Jahresringserien mit dem Faktor Niederschlag ausschließen zu können. Bereits die oben angeführten Beobachtungen zur hygrischen Stellung der Alerce gegenüber den Nadis und ihr Verschwinden mit zunehmender Sommerfeuchtigkeit zeigen jedoch, daß die Bodenfeuchtigkeit in den Alerzales nicht überreichlich sein kann. Das äußerst flache Wurzelsystem des Baumes ist auf ausreichende Feuchtigkeit gerade in dem am leichtesten austrocknenden obersten Bodenabschnitt angewiesen (s. u.). Ein von mir vermessener entwurzelter Stamm von 38 m Länge und 1,90 m BHD wies eine Wurzelscheibe von nur 4 m Durchmesser auf. Zwischen Wachstumskurve und Assimilationsverhalten des Baumes einerseits und dem Gang der Bodenfeuchte, besonders

dem reichlichen Wasserangebot zu Beginn des Frühjahrs andererseits müssen Beziehungen bestehen. Daß sich in dieser Hinsicht Tieflands- und Höhenaleralzes nicht grundsätzlich unterscheiden, soll folgende Gegenüberstellung zeigen:

1. In den Tieflandsaleralzes ist aufgrund morphologischer und bodenkundlicher Voraussetzungen ein hoher Grundwasserstand bzw. Stau des Oberflächenwassers mit einem Maximum während des Winters und im Frühjahr gegeben.
2. In den Höhenaleralzes sind zwei Faktoren für das hohe Feuchtigkeitsangebot besonders zu Beginn der Wachstumsperiode entscheidend. Einmal sind hier die winterlichen Niederschläge noch höher als im Tiefland, zum anderen fallen sie hier in Form von Schnee und können so bis zum Frühjahr gespeichert werden. Dieser kann von Ende Mai bis Anfang November fallen. Die Erhaltung der Bodenfeuchtigkeit bis in den Sommer hinein, auch dort, wo es aus Gründen der Topographie (Steilheit) zu keiner Stau-nässe kommen kann, wird außer durch die niedrigen Temperaturen vor allem durch den hohen Bewölkungsgrad begünstigt, einschließlich einer bei antizyklonalen Wetterlagen häufigen Hochnebeldecke, die die Alerzales in den Morgenstunden einhüllt. Wahrscheinlich sind hier auch die Sommerniederschläge etwas ergiebiger als im Tiefland.

Mit ihren winzigen Schuppenblättchen – die bei jungen Bäumchen mehr als doppelt so groß sind wie bei ausgewachsenen Bäumen (!) – sowie deren stark cuticularisierter Epidermis und den eingesenkten Spaltöffnungen besitzt die Alerce sehr ausgeprägte xerophytische Merkmale. Diese wären unverständlich, wenn man nur ausreichende Bodenfeuchte als für den Baum erforderlich ansähe und nicht auch sein Transpirationsverhalten berücksichtigte. Wiederum muß daran erin-

nert werden, daß gerade während der Wachstumszeit längere, z. T. mehrwöchige Perioden atmosphärischer Trockenheit möglich sind. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß einerseits das Verbreitungsgebiet der Alerce strahlungsmäßig noch zu den Subtropen gerechnet werden kann, und daß andererseits die antizyklonalen Wetterlagen in Südhile von einem sehr stetigen Südwind begleitet werden, dessen austrocknende Wirkung den dortigen Landwirten allgemein bekannt ist. Alles deutet darauf hin, daß das System der Wasseraufnahme und -leitung (Wurzeln und Tracheiden) bei der Alerce entsprechend der von ihr erreichten Organisationsstufe noch nicht leistungsfähig genug ist, um den bei trocken-warmem Strahlungswetter möglichen Transpirationsverlust auszugleichen¹⁷). Die xerophytische Lebensform steht im Einklang mit der geringen Leistungsfähigkeit des Leitungssystems. Darüberhinaus kann der Baum exzessiven Transpirationsverlust durch Verschluss der Stomata verhindern. Dadurch aber kann zwar die für alle Lebensvorgänge notwendige hohe Hydratur des Protoplasmas aufrechterhalten werden, doch würde – da die Transpiration ein unerlässlicher Begleitvorgang des Gaswechsels ist – bei zu langer Andauer derartiger Perioden während der Wachstumszeit ein „Hungerzustand“ eintreten (WALTER & KREBB 1970). Beobachtungen an *Sequoia sempervirens* zeigen, daß diese sehr empfindlich auf derartige Störungen der Wasserbilanz reagiert (s. u.). Nur bei einem durch Temperaturerniedrigung, Bewölkung, Niederschlag, Tau oder Nebel verringerten Dampfdruckgefälle sind Bäume wie die Alerce in der Lage, eine mit der Leistungsfähigkeit ihres Hydrosystems in Einklang stehende optimale Assimilation aufrechtzuerhalten. Die Nordgrenze der Alerce muß mithin dort liegen, wo – bei maximalen Niederschlägen im Winter und entsprechender Wasserrücklage – die Dauer und Wirksamkeit der antizyklonalen Wetterlagen während der Wachstumszeit jene Schwelle erreichen können, jenseits der die Austrocknung des von ihrem Wurzelsystem erfaßten obersten Bodenabschnittes und Hungerzustände ihres Protoplasmas ihre Wettbewerbsfähigkeit soweit herabsetzen, daß andere Arten an ihre Stelle treten.

¹⁷) Nach WALTER & KREBB (1970) hat die Regelung eines eigenen Wasserhaushalts bei den höheren Landpflanzen entgegen der verbreiteten Auffassung in erster Linie die Aufgabe, einen möglichst intensiven Gasaustausch für die Photosynthese – unter Aufrechterhaltung einer optimalen Hydratur des Protoplasmas – zu ermöglichen. Erst in zweiter Linie dient der Transpirationsstrom dem Transport anorganischer Nährstoffe und in seltenen Fällen auch dazu, eine schädliche Überhitzung der Blätter zu verhindern. Zu den Zusammenhängen mit der Phylogenie vgl. das Schlusskapitel des vorliegenden Beitrages. – Zum Feinbau des Holzes der Alerce vgl. ESPINOSA (1917), GREGUSS (1955), MITTAK (1959), BONNEMANN (1973). Nach GREGUSS sowie freundlicher mündlicher Mitteilung von Herrn A. BONNEMANN deutet u. a. das Fehlen von interzellularen Harzkämen und Markstrahltracheiden auf relative Altertümlichkeit der *Fitzroya* noch innerhalb der Coniferen hin.

Die scharfe Ausbildung der so als Trockengrenze definierten Nordgrenze der Alerceverbreitung, die dort starke Konzentration der Bestände und die Tatsache, daß der Baum hier unmittelbar in seiner wüchsigsten Form erscheint, zeigen an, daß das „ökologische Optimum“ hier dem „physiologischen Optimum“ der Art sehr nahekommen dürfte¹⁸). Der weniger scharfe, ja aufgelöste Charakter der südlichen bzw. südwestlichen Verbreitungsgrenze hingegen läßt darauf schließen, daß die Alerce hier, mit zunehmender Häufigkeit der Sommerniederschläge, dem verschärften Wettbewerb mit anderen Arten ausgesetzt ist. Dabei spielt offensichtlich Ciprés (*Pilgerodendron wuiferum*) die wichtigste Rolle. Komplementär zum südostwärtigen Zurückweichen des Areal der Alerce breiten sich von W her auf analogen Standorten Cipresales über die Inseln und das Festland aus. Ciprés ist die einzige Conifere, die bis nach Feuerland (55° s. Br.) vordringt. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt etwa in 44° Breite, wo sie nach SKOTTSBERG (1916) auf den Islas Guaytecas auch ihre beste Wüchsigkeit zu erreichen scheint. Sie taucht südlich von Valdivia in der Cordillera Pelada vergesellschaftet mit der Alerce in kleinen Exemplaren erstmalig auf (F. PHILIPPI 1866). Auch in dem Tieflandsalerzal von Puerto Montt hat es sie gegeben, doch scheint sie hier recht selten gewesen zu sein, wenn MARTIN (1898) sie in seiner genauen Beschreibung nicht einmal erwähnt, und die Entdeckung eines kleinen Vorkommens als Besonderheit verzeichnet wurde (HARTER o. J.). Offenbar aber nimmt der Anteil von Ciprés in den Alerzales gegen die südwestliche Arealgrenze der *Fitzroya* zu. In den Alerzales von Chiloé trat Ciprés neben Tepú auffallend stark in Erscheinung (MARTIN 1898; ESPINOSA 1917), wie denn auch im Südteil der Insel Cipresales an ihre Stelle treten. Im Bereich der Alerzales am Hornopirén kann man beobachten, daß bei wachsender Bodenfeuchte Ciprés das Übergewicht erhält. Es fällt auf, daß mit zunehmendem Anteil von Ciprés die Alerce auch an Höhe abnimmt. Bei noch stärkerer Vernässung, wie sie in schlecht drainierten Plateaulagen auftritt, sind die für Westpatagonien typischen Torfmoore (AUER 1933) entwickelt, die wegen ihrer Waldarmut der Cordillera Pelada den Namen eingetragen haben und im Bereich der Alerzales von Piuchué „campañas“ genannt werden. In ihnen kommen nur inselhaft auf etwas höher gelegenen Stellen kümmerlich wachsende Ciprés und Alerce vor (Photo 3).

Es ist nun aufgrund des weiter südlich gelegenen Schwerpunkts der Verbreitung von Ciprés anzunehmen, daß deren Wachstumszeit gegenüber der der Alerce etwas später einsetzt, d. h. genau mit dem thermisch nur noch schwach ausgeprägten Sommer zusammenfällt, zumal hier auch die hygri sche Begünstigung des Winterhalbjahrs verschwindet. Mit wachsender Sommerfeuchtigkeit muß daher die Ciprés der Alerce

¹⁸) Zur Terminologie vgl. WALTER (1960).

gegenüber im Vorteil sein. Gegen die Nordgrenze der Alerzales kann sich Ciprés nur an sehr bodenfeuchten Stellen halten, sich aber selbst dort nur gering entfalten, weil sie – wie die im Vergleich zu Alerce weniger reduzierte und „rein grüne“ (SKOTTSBERG) Beblätterung vermuten läßt – der atmosphärischen Trockenheit im Sommer weniger angepaßt ist. Die Alerzales stehen also hinsichtlich ihrer hygrischen Ansprüche zwischen den episodisch trockenen Nadis (bzw. den montanen Sommer-Lorbeerwäldern) einerseits und den auch im Sommer überfeuchten Cipresales andererseits, mit denen beiden sie floristisch und ökologisch verwandt sind.

Die klimaökologische Stellung der Alerce und die phylogenetisch begründete geringe Leistungsfähigkeit ihres Hydrosystems machen auch verständlich, daß diese zu den am langsamsten wachsenden und langlebigsten Bäumen der Erde gehört. Ihr außerordentlich gleichmäßiges Wachstum, wie es sich in der geringen Streuung der mittleren Jahresringbreiten spiegelt, ist Ausdruck der Tatsache, daß ihr Verbreitungsgebiet genau in jenen Abschnitt der Südanden fällt, der die geringste mittlere jährliche Variabilität des Niederschlags verzeichnet.

Es ist häufig bemerkt und durch die Fossilfunde¹⁹⁾ auch bestätigt worden, daß die südandinen Wälder ins-

¹⁹⁾ Vgl. dazu allgemein BERRY (1938), MENENDEZ (1968). – Die fossile Überlieferung der *Fitzroya* ist bisher äußerst spärlich bzw. unsicher. BERRY (1928 und 1938) bestimmte eozäne Abdrücke einer durch spitze, spiralig angeordnete Schuppenblättchen gekennzeichneten Conifere, die an zwei Stellen in Südargentinien (51° bzw. 42° s. Br.) gefunden worden waren, als tertiären Vorläufer (*Fitzroya tertiaria*) der rezenten Art. Die Zugehörigkeit beider Funde zur Gattung *Fitzroya* wird von FLORIN (1940) aufgrund der abweichenden Nadelform und -anordnung bestritten. – Der 1969 verstorbene südchilenische Ingenieur W. MEYER RUSCA fand im Bereich der Provinz Osorno mehrere ausgezeichnete jungpleistozäne Stücke von Alerceholz, die Verf. besichtigen konnte, so z. B. unter einer 8 m mächtigen fluvioglazialen Sandschicht in der Gegend des Salto del Pilmaiquén und an der Küste bei Bahia Mansa in 4 m Tiefe innerhalb der Cancagua genannten eemzeitlichen Terrasse.

Während der Drucklegung dieses Aufsatzes wurden mir die palynologischen Untersuchungen HEUSSERS (1966a+b) zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsentwicklung in Südhile bekannt. HEUSSER konnte u. a. drei – durch ¹⁴C-Altersbestimmungen auch mit absoluten Zeitmarken versehene – Pollendiagramme von im Bereich des Portomontiner Tieflandsalerzals bei dem Ort Alerce gelegenen Mooren erstellen, die zeigen, daß Anlage und Entfaltung jener *Fitzroya*-Bestände wesentlich in das Atlantikum (6500–4500 Jahre v. h.) und noch das anschließende Sub-Boreal (bis 2500 Jahre v. h.) fallen. Leider konnten die Pollen von *Fitzroya* und *Pilgerodendron* wegen ihrer Ähnlichkeit nicht getrennt werden. HEUSSER glaubt, aus dem allmählichen Rückgang des Pollenanteils beider Arten seit dem Gipfel im Atlantikum/Sub-Boreal eine gewisse Verschlechterung ihrer Klimabedingungen ablesen zu können. Bei der Überprüfung dieser Hypothese müßten m. E. die eigengesetz-

gesamt ein altertümliches Gepräge aufweisen. In den ozeanischen Gebieten der Südhalbkugel hat das Eiszeitalter keine so umfassende Florenwandlung wie auf der Nordhalbkugel bewirkt. Folgerichtig erkennt HUECK (1966) in jenen Wäldern einen großen Reichtum hochspezialisierter Formen, die auf eine lange, ungestörte Entwicklung schließen lassen. Gerade weil die *Fitzroya* der ältesten Schicht des Baumbestandes angehört, kann sie nur dort konkurrieren, wo sie optimale Standortsbedingungen findet.

Zum Vergleich: *Sequoia sempervirens* in Kalifornien

Aufschlußreich für die durch die Verbreitungsverhältnisse der Alerce aufgeworfenen Fragen ist der klimaökologische Vergleich mit der nordamerikanischen Taxodiaceen-Gattung *Sequoia*, mit der die *Fitzroya* bisher häufig ihrer Wuchsform und Langlebigkeit wegen verglichen worden ist. Ich beschränke mich hier auf den Vergleich mit dem Küstenrotholz (coastal redwood, *Sequoia sempervirens*), das im Bereich des nach

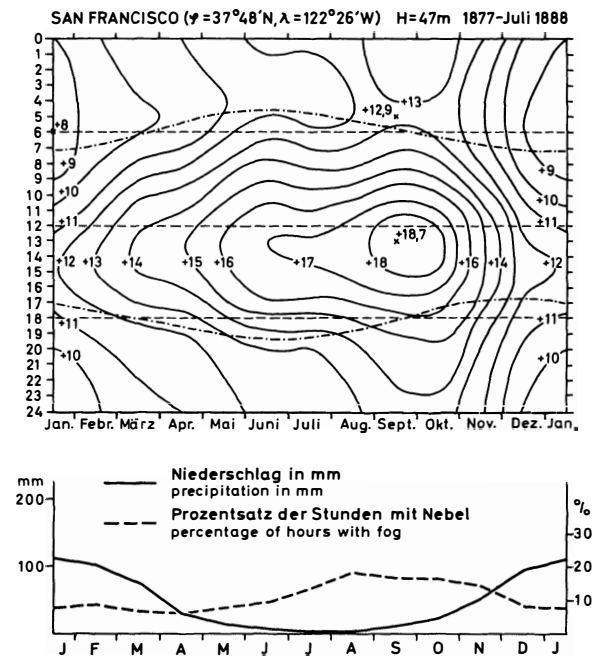


Abb. 3: Thermoisoplethendiagramm, monatliche Niederschlags- und Nebelverteilung von San Francisco (Prozentsatz der Stunden mit Nebel nach C. P. PATTON 1956)
Thermoisopleth diagram and monthly distribution of precipitation and fog of San Francisco

liche Entwicklung der Bestände (Überalterung, Verhinderung der Verjüngerung durch den aufgekommenen überaus dichten Unterwuchs) und die durch sie verursachte Veränderung der edaphischen Bedingungen berücksichtigt werden. Immerhin konnte 1842 B. E. PHILIPPI (1843) im Bereich dieses damals noch teilweise intakten Alerzals auf einer 14 Jahre alten Brandfläche frisch aufgeschossene Alercen beobachten.

Süden ausklingenden pazifischen Nadelwaldes im sommertrockenen Kalifornien in einem 700 km langen Streifen (etwa 42°–36° n. Br.) entlang der Küstenketten verbreitet ist. Es ist dabei eng an den sog. „fog belt“ gebunden (CANNON 1901; COOPER 1917), wobei die Wirkung der Nebel weniger in direkter Befeuchtung durch aus ihnen kondensiertes Wasser, als vielmehr in der Herabsetzung von Temperatur, Strahlung und Verdunstung während der Wachstumszeit besteht (BYERS 1953; KNAPP 1965). Daß damit tatsächlich nicht nur die Bodenfeuchtigkeit erhalten, sondern auch die Transpiration auf ein mit der Wasseraufnahme- und -leitfähigkeit des Baumes verträgliches Maß reduziert wird, zeigt besonders sein Verhalten in ökologisch extremen Situationen. COOPER konnte im Mai 1915, nachdem tagelang ein äußerst austrocknender Nordwind über Kalifornien hinweggegangen war, in den Santa Cruz Mountains beobachten, wie auf den nordexponierten Hängen alles Redwood braun, wie von Feuer versengt aussah, obwohl das Bodenwasser nach wie vor reichlich war. Bäume, die in Schluchten wuchsen, waren unten grün und an den über die Kämme aufragenden Teilen braun. ZINKE beobachtete im Frühjahr 1960, wie nach einem starken Weststurm die entsprechend exponierten Seiten der Redwood-Kronen in Meeresnähe sich braun verfärbt hatten. Er führt diese Erscheinung auf die Besprühung mit Salzkernen zurück (salt burn).

Beide Beobachtungen geben Störungen der Wasserbilanz wieder, bei denen die Zuleitung von Wasser in den Tracheiden der von außen auftretenden Saugwirkung nicht nachkommen konnte, im ersten Fall infolge anhaltender, mit starkem Wind gekoppelter Lufttrockenheit, im zweiten Fall durch die hygroskopische Eigenschaft des Salzes, die den gleichen Effekt hat. Sehr wahrscheinlich handelt es dabei um durch Stomataverschluß hervorgerufene Hungerzustände des Protoplasmas im Sinne von WALTER & KREB (1970). Mit der Empfindlichkeit gegen salzhaltige Luft hängt zusammen, daß *S. sempervirens* die unmittelbare Nähe des Meeres meidet – was auch von der *Alerce* gilt (R. A. PHILIPPI 1860; MARTIN 1898). Die kalifornischen Redwood-Vorkommen sind Relikte einer im Tertiär weit größeren Verbreitung beider Arten, deren Schwergewicht in etwa 40°–50° n. Br. in Europa und im westlichen Nordamerika gelegen war²⁰).

Entscheidend für den Vergleich mit *Fitzroya* ist, daß das rezente Vorkommen von *Sequoia sempervirens* im sommertrockenen Kalifornien an Standorte gebunden ist, die ihr – bei hohen Winterniederschlägen im Luv der Küstenketten – während der Wachstumszeit reichliches Bodenwasser in Verbindung mit evapotranspirationsmindernden Zuständen der Atmosphäre garantieren. Bei beiden Bäumen haben wir es, praktisch auf gleicher Breite, mit dem Ausnahmefall zu tun, daß

altertümliche Coniferen im subtropischen Strahlungsbereich bis in geringe Meereshöhe vorkommen. In den Verbreitungsgebieten beider Baumarten sind es starke „allochthone“ Klimaeinflüsse, welche im Sommer zu einer Dämpfung des für sie unverträglichen „autochthonen“, trocken-warmen Strahlungsklimas führen; hier (Abb. 2) die wegen der hohen Zirkulationsenergie des südhemisphärischen Westwindgürtels auch im Sommer mit ausreichender Häufigkeit durchziehenden Zyklonen (v. HUSEN 1967; WEISCHET 1968, 1970), dort (Abb. 3) die über dem küstennahen Meeresbereich entstehende, mit Nebelbildung verbundene Temperaturinversion (PATTON 1956).

Rezente und fossile Verbreitung der Coniferen im Lichte ihrer öko-physiologischen und stammesgeschichtlichen Grundlagen

Die am Beispiel zweier altertümlicher Arten gewonnenen Ergebnisse sollen im folgenden anhand einer – wenn auch knappen – Übersicht der rezenten erdweiten Verbreitung der Nadelhölzer auf eine breitere Basis gestellt werden. Die Ursachen der dabei erkennbar werdenden Gesetzmäßigkeiten werden – wie bereits angedeutet – in anatomisch-physiologischen Eigenschaften der Coniferen und damit letztlich in ihrer stammesgeschichtlichen Stellung gesucht. Daher erscheint es angebracht, auch Entstehung und fossile Verbreitung der Nadelhölzer in die Betrachtung einzubeziehen.

In höheren bzw. mittleren Breiten sind es einerseits ausgesprochen temperiert ozeanische und andererseits kontinentale bis hochkontinentale Klimate, in denen Nadelhölzer bevorzugt auftreten. Auf der Südhalbkugel finden sich Coniferen als Bestandteile artenreicher Laubmischwälder (BADER 1960b). Vorherrschend ist der Typ des Lorbeer-Coniferenwaldes, wie ihn auch die *Alerzales* repräsentieren. Bezeichnenderweise ist ein von Laubhölzern wenig durchsetzter ozeanischer Nadelwald nicht auf der Südhalbkugel, sondern im pazifischen Küstenstreifen Nordamerikas entwickelt, wo das Eiszeitalter die *Laurilignosa* an der Entfaltung gehindert hat (COOPER 1957). Das größte, gürtelförmig geschlossene Verbreitungsgebiet der *Aciculilignosa*, in dem an Laubhölzern nur die kleinsamigen Kätzchenträger vertreten sind (TROLL 1925), aber stellt der boreale Nadelwald der Nordhalbkugel dar. Es erscheint schwer miteinander vereinbar, daß die Coniferen sowohl in ausgeprägt ozeanischen, als auch in ausgeprägt kontinentalen Klimaten besonders günstige Bedingungen finden. Voraussetzung dafür ist in beiden Fällen die Anpassung an eine kurze, durch relativ niedrige Temperaturen gekennzeichnete Vegetationszeit. Sehr wesentliche Parallelen ergeben sich bei einem Vergleich der hygrischen Bedingungen. In der winterkalten Borealzone werden die Niederschläge des Winterhalbjahrs in Form von Bodeneis und Schnee gespeichert (MOLTSCHANOW 1957; FRANZ 1968). Zusammen mit den etwas höheren Niederschlägen des Sommerhalbjahrs führt

²⁰ Vgl. die Arealkärtchen bei FLORIN (1963) und WALTER/STRAKA (1970), sowie TEICHMÜLLER (1958).

dies zu einer starken Durchfeuchtung des aufgetauten Bodens während der Wachstumszeit, um so mehr, als die Wärme von oben her allmählich in den Boden eindringt und der noch bzw. dauernd gefrorene Unterboden wasserstauend wirkt. Es kommt auf diese Weise ein ganz ähnliches Feuchtigkeitsangebot für das Coniferenwachstum zustande, wie wir es am Beispiel der Alerce für ein ozeanisches Gebiet mit dem Niederschlagsmaximum im Winterhalbjahr festgestellt haben.

Von Meereshöhe in den höheren Breiten steigen die Nadelhölzer – von bestimmten Ausnahmen, vor allem der Gattung *Pinus*, abgesehen – äquatorwärts immer höher in die Gebirge. Für ihr Verhalten gegen die Trockengürtel auf den Westseiten der Kontinente kann die klimaökologische Stellung der südandinen Coniferen (Abb. 6) als charakteristisch gelten²¹). Vier der insgesamt neun Arten zeigen mit ihren nördlichen Verbreitungsgrenzen eine deutliche Beziehung zur Polargrenze episodischer Sommertrockenheit. Die übrigen fünf dringen zwar weiter in den sommertrockenen Bereich vor, überschreiten aber nicht die von VAN HUSEN (1967) in der Längssenke bei 34° s. Br. festgestellte, in der Höhe mit Sicherheit etwas weiter nördlich anzusetzende Polargrenze episodischer Wintertrockenheit. Die Beziehung der Äquatorgrenzen der Nadelbäume zu jenen Klimagrenzen ist kaum anders zu deuten, als daß sie alle eine reichliche Wasserrücklage, hauptsächlich in Form von Schnee, aus dem Winter, kombiniert mit einer bestimmten Niederschlagshäufigkeit während des Wachstums benötigen²²).

Wie nun lassen sich die Coniferenvorkommen in der warmgemäßigten Zone auf den Ostseiten der Kontinente (Abb. 4) in die aufgezeigten Zusammenhänge einordnen? Allein in China sind 24 Gattungen mit 110 Arten heimisch (LI 1953). In der Klassifikation von TROLL & PAFFEN (1964) wird der entsprechende Klimatyp als subtropisch, ständig feucht und sommerheiß gekennzeichnet. In sehr auffälliger Weise konzentrieren sich jene Nadelholzvorkommen, was bereits H. v. WISSMANN (1948) bemerkt, nahe der Tropengrenze, die hier mit ihm als absolute Grenze des Frostes in Meereshöhe definiert wird. Wir können geradezu von einer Scharung von Reliktconiferen gegen den Tropenrand sprechen. Von China-Japan und dem südöstlichen Nordamerika spricht VON WISSMANN im Hinblick auf das Klima als „Mischgebieten tropischer und außertropischer Elemente“. Das Auftreten winterlicher Abkühlung wird dadurch unterstrichen, daß gerade hier, nahe der Tropengrenze, in geringer Meereshöhe nicht nur zahlreiche wärmeliebende Fallaubhölzer (TROLL 1964), sondern auch sommergrüne, zartnadelige Coniferen gedeihen, so *Taxodium distichum* und *T. adscendens* im südöstlichen Nordamerika und *Metasequoia glyptostroboides* in China (CHU & COOPER 1950). Die Nie-

derschlagskurve weist in der Regel ein Maximum im Sommer auf, doch dürfte für das Vorkommen der Nadelhölzer in diesen Gebieten außer den beträchtlichen Niederschlagssummen von erheblicher Bedeutung sein, daß zusätzlich in der Zeit vom Spätwinter bis zum Frühsommer ein sekundäres Maximum auftritt²³).

Aus den bisher angeführten Verbreitungsgebieten der Coniferen läßt sich deren entschiedene Anpassung an die für die warm- bis kaltgemäßigten Breiten schlechthin kennzeichnende Interferenz thermischer und hygrischer Jahreszeiten ablesen, wobei auffällt, daß gegen den Tropenrand eine ausgesprochene Häufung von Reliktgenera auftritt. Besonderes Interesse verdienen daher die Coniferenvorkommen in den Tropen. BADER (1960c) zählt, einige kleinere Gruppen nicht gerechnet, 16 Gattungen mit zusammen 248 Arten auf, die zwischen den Wendekreisen heimisch sind. Eine bemerkenswerte Sonderstellung nimmt hier die an altertümlichen Coniferen reiche südwestpazifische Inselbrücke von Neuseeland bis zu den Philippinen (vgl. TROLL 1948; LI 1953; BADER 1960) ein, wo infolge der hohen Maritimität nicht nur der Übergang in die Tropen thermisch fast unmerklich erfolgt, sondern auch sehr hohe Niederschläge zu verzeichnen sind. Auf Einzelheiten der jahreszeitlichen Niederschlagsverteilung kann hier nicht eingegangen werden, doch läßt diese etwa im Hauptentfaltungsbereich der Araucariaceen (Neu-Kaledonien, Norfolk, Neue Hebriden usw.; s. Verbreitungskärtchen bei FLORIN 1963) darauf schließen, daß hier u. a. der (maritime) Passat eine bedeutende Rolle spielt, der im Winterhalbjahr – wo er zum Aufsteigen gezwungen wird – infolge seiner Beständigkeit viel gleichmäßigere Bewölkung, Niederschläge und Luftfeuchtigkeit erzeugt, als das zenitale Geschehen.

Große Bedeutung für unsere Fragestellung kommt auch dem mittelamerikanischen Raum zu, wo u. a. Vertreter der Coniferengattungen *Pinus*, *Juniperus*, *Abies*, *Cupressus*, *Picea*, *Pseudotsuga* und *Taxodium* in die Tropen vorstoßen und sich mit Arten südhemisphärischer Provenienz (*Podocarpus*) verzahnen konnten (TROLL 1957; LAUER 1959). BADER (1960a) glaubt, für diese Einwanderung borealer Gewächse klimaökologische Ursachen ausschließen zu können. Es steht in Einklang mit der hier vertretenen Auffassung, wenn LAUER (1973) zeigen konnte, daß dafür vor allem die vom nordamerikanischen Kontinent kommenden regelmäßigen winterlichen Kaltlufteinbrüche (nortes) verantwortlich sein müssen. Diese setzen im Klima Mittelamerikas im Winterhalbjahr gleichsam einen außertropischen Akzent und bewirken nicht nur beträchtliche Temperaturstürze mit Frost in den höheren Lagen, sondern auch Nebelfeuchtigkeit und z. T. Niederschläge auf den Hängen der Gebirge und Vulkane.

²³) Vgl. dazu u. a. FOCHLER-HAUKE (1934); v. WISSMANN (1937), LAUTENSACH (1949), WARD et alii (1936), HUECK (1952, 1966); sowie für alle genannten Gebiete WALTER & LIETH (1960–66).

²¹) Vgl. das Vegetationsprofil bei SCHMITHÜSEN (1960).

²²) Zu den ökologischen Jahreszeiten im sommertrockenen Bereich Chiles vgl. SCHWABE (1956).

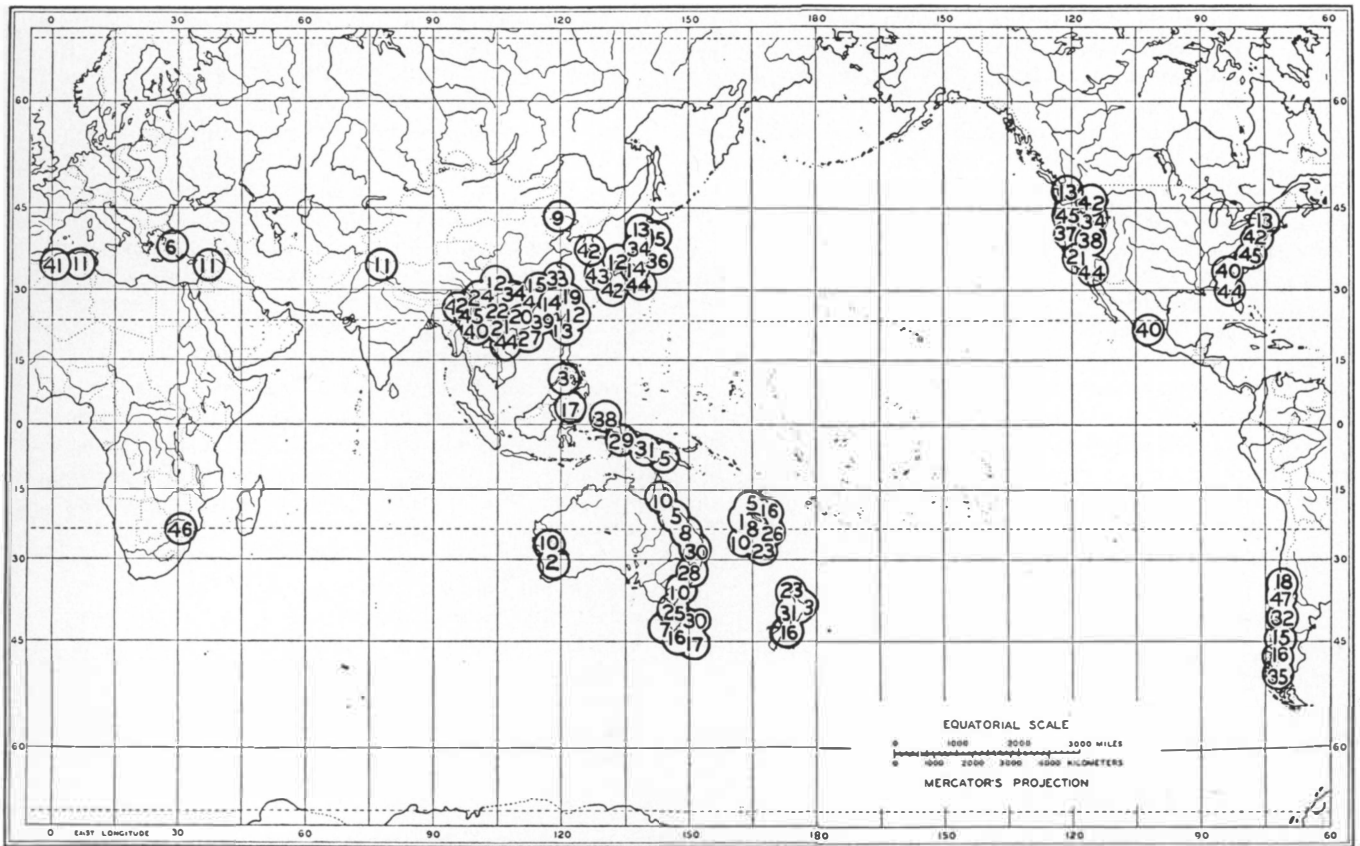


Abb. 4: Die rezente Verbreitung der Coniferen- und Taxaceen-Gattungen (unter Ausschluß der folgenden weitverbreiteten Genera: *Taxus*, *Podocarpus*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pinus*). Aus LI (1953), ergänzt
Recent distribution of the genera of conifers and taxads (the following widespread genera are not included: *Taxus*, *Podocarpus*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pinus*)

- | | | | |
|------------------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------|
| 1 <i>Acmopyle</i> | 13 <i>Chamaecyparis</i> | 25 <i>Microcachrys</i> | 37 <i>Sequoia</i> |
| 2 <i>Actinostrobus</i> | 14 <i>Cryptomeria</i> | 26 <i>Neocallitropsis</i> | 38 <i>Sequoiadendron</i> |
| 3 <i>Agathis</i> | 15 <i>Cunninghamia</i> | 27 <i>Nothotaxus</i> | 39 <i>Taiwania</i> |
| 4 <i>Amentotaxus</i> | 16 <i>Dacrydium</i> | 28 <i>Octoclinis</i> | 40 <i>Taxodium</i> |
| 5 <i>Araucaria</i> | 17 <i>Diselma</i> | 29 <i>Papuacedrus</i> | 41 <i>Tetraclinis</i> |
| 6 <i>Arceuthos</i> | 18 <i>Fitzroya</i> | 30 <i>Pherosphaera</i> | 42 <i>Thuja</i> |
| 7 <i>Arthrotaxis</i> | 19 <i>Fokienia</i> | 31 <i>Phyllocladus</i> | 43 <i>Thujaopsis</i> |
| 8 <i>Austrotaxus</i> | 20 <i>Glyptostrobus</i> | 32 <i>Pilgerodendron</i> | 44 <i>Torreya</i> |
| 9 <i>Biota</i> | 21 <i>Heyderia</i> | 33 <i>Pseudolarix</i> | 45 <i>Tsuga</i> |
| 10 <i>Callitris</i> | 22 <i>Keteleeria</i> | 34 <i>Pseudotsuga</i> | 46 <i>Widdringtonia</i> |
| 11 <i>Cedrus</i> | 23 <i>Libocedrus</i> | 35 <i>Saxegothaea</i> | 47 <i>Austrocedrus</i> |
| 12 <i>Cephalotaxus</i> | 24 <i>Metasequoia</i> | 36 <i>Sciadopitys</i> | |

Welche Gesetzmäßigkeiten lassen sich nun – unter Berücksichtigung der Ergebnisse des ersten Teils dieser Arbeit – aus den dargelegten Verbreitungsverhältnissen der Nadelhölzer ableiten? Wir können zunächst feststellen, daß – unbeschadet einer mehr oder weniger langen Wachstumsruhe – den Coniferen während des Wachstums ein relativ günstiges Feuchtigkeitsangebot gemein ist. Dies kommt bereits in der Bevorzugung besonders bodenfeuchter Standorte (Staunässeböden, Flußauen, Schluchten, Hochmoore usw.) zum Ausdruck. Das Wurzelsystem der Coniferen mit seiner

starken Neigung zu flacher Verzweigung scheint diesen Verhältnissen gut angepaßt. An Kiefern der borealen Waldzone z. B. konnte eine üppige Wurzelverzweigung über wasserstauenden Ortsandhorizonten, z. T. in mehreren Stockwerken übereinander, festgestellt werden (MOLTSCHANOW 1957). Andererseits – und dies ist wohl die Ursache dafür, daß das Problem bisher nicht richtig gesehen wurde – werden Coniferenstandorte immer wieder als ausgesprochen trocken beschrieben. Es handelt sich dabei in der Regel um ton- und nährstoffarme, mehr oder weniger grob-

körnige und grobporige Böden verschiedenster Gesteinszugehörigkeit (z. B. Quarzsande, frische vulkanische Aschen, Kalk usw.). Das gemeinsame Merkmal dieser vermeintlich trockenen und der vorgenannten Feuchtböden sind ihre geringen Adsorptionskräfte, die während des Wachstums eine gleichmäßige Wasseraufnahme gegen minimalen Widerstand ermöglichen. Unter Adsorptionskräften verstehen wir im Sinne der Bodenkunde (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1970) sowohl die durch Haftung an die Festsubstanz (incl. Kapillarwirkung), als auch die durch Lösung (osmotischer Druck) bedingte Bindung des Wassers an den Boden. Je höher der Anteil an Feinsubstanz und gelösten Salzen, um so höher ist die Saugspannung, mit der das Wasser im Boden festgehalten wird. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Bäume selbst mit ihrer schwer zersetzbaren Nadelstreu und damit der Förderung der Rohhumusbildung in hohem Maße zu den ihnen günstigen edaphischen Voraussetzungen beitragen.

Der Grund für die Bevorzugung von Böden mit geringen Adsorptionskräften kann m. E. nur die Tatsache sein, daß die Coniferen als Gymnospermen nur über ein altertümliches System der Wasserleitung mit hohem Leitungswiderstand, die Tracheiden, verfügen. Da diese gleichzeitig noch der Festigung dienen, ist ihre Leitfähigkeit begrenzt. Nach HUBER (1956) erreichen Tracheidenhölzer nur etwa $1/10$ bis $1/3$ der nach dem Hagen-Poiseuilleschen Gesetz für Kapillaren gleichen Querschnitts theoretisch erwartbaren Leitfähigkeit. Bei Nadelhölzern wurden maximale Strömungsgeschwindigkeiten von 1,2 m/h gemessen, denen bis zu 44 m/h bei Laubhölzern gegenüberstehen.

Die Beispiele *Fitzroya* und *Sequoia* haben bereits gezeigt, daß Coniferen während des Wachstums auch empfindlich gegen ein zu hohes Dampfdruckgefälle gegenüber der umgebenden Luft sind. Neben Bewölkung, Niederschlägen, Nebel oder Tau spielt dabei die Temperatur eine wesentliche Rolle. Nadelhölzer erreichen ihr Wachstumsoptimum bereits bei mäßiger Wärme. Diese aus der Verbreitung der meisten Coniferen unmittelbar abzuleitende Regel gilt, wie wir gesehen haben, auch für Arten, die in relativ niedrigen Breiten in geringer Meereshöhe gedeihen. Die günstige Wirkung mäßiger Wärme beruht jedoch nicht nur auf ihrer Bedeutung für die Herabsetzung der potentiellen Evapotranspiration. Indem durch sinkende Temperaturen die Atmung stärker herabgedrückt wird, als die Assimilation, wirken sich bei den Coniferen, deren photosynthetische Rentabilität schlechter ist, als die von Laubbäumen, relativ niedrige Temperaturen günstig für die Erzielung eines Assimilationsüberschusses aus (vgl. BÜNNING 1947; LARCHER 1973). Das Fehlen jahreszeitlicher Abkühlung ebenso wie der klimatisch gesteuerte Reichtum der Böden an tonigen Verwitterungsprodukten und gelösten Salzen müssen daher die Hauptgründe dafür sein, daß Coniferen im

tropischen Tiefland nur in ganz wenigen, wohl erklärbaren Ausnahmefällen vorkommen.

FLORIN (1940, 1963) hat – im Gegensatz etwa zu STUDDT (1926), der den Ursprung aller Coniferen auf der Nordhalbkugel suchte – zeigen können, daß vom Spätkarbon bis zum Eozän, d. h. während rund 240 Mill. Jahren, auf Nord- und Südhalbkugel zwei getrennte Coniferenfloren existierten (Abb. 5). Er führt deren Sonderung in erster Linie auf die Existenz der Tethys und des karibischen Meeresraums zurück, verweist aber auch auf den altweltlichen Trockengürtel, der nach SCHWARZBACH (1961) etwa in der Kreide seine gegenwärtige Position erreichte. Die hier aufgezeigten öko-physiologischen Zusammenhänge indes legen es nahe, im tropischen Tiefland eine, wenn nicht die entscheidende Barriere für den Coniferenaustausch zwischen beiden Halbkugeln zu sehen. Auf klimatische und edaphische Ungunst müssen sowohl das rezente nahezu vollständige Fehlen von Nadelhölzern in den Warmtropen, als auch die Persistenz jener vom Spätkarbon bis zum Eozän zwischen den nord- und südhemisphärischen Coniferensippen klaffenden Lücke zurückgeführt werden. Unverkennbar besteht überdies eine Analogie zwischen den von FLORIN aufgrund der Fossilfunde rekonstruierten Äquatorgrenzen und dem oben konstatierten Verhalten der lebenden Reliktconiferen im Grenzbereich der Tropen (Abb. 4).

Große Bedeutung für eine Klärung der ökologischen und phylogenetischen Stellung der Coniferen kommt den Araucariaceen zu, die als deren älteste lebende Schicht anzusehen sind. Sie lassen sich bis in die Trias zurückverfolgen und stimmen im Feinbau ihres Holzes und im Habitus noch weitgehend mit den primitiven Coniferen des späten Paläozoikums überein (GREGUS 1955). Ihre Hauptverbreitung haben sie in Australasien; dazu kommen je eine weitere Art in Südbrasilien und in den Südanthen. Die Jahrringgrenzen sind überwiegend verschwommen bis nicht wahrnehmbar, ein Zeichen dafür, daß es zu keiner bedeutenden Unterbrechung des Wachstums kommt. Es ist nun bemerkenswert, daß im Unterwuchs von Araucariaceenwäldern, die regelmäßigen winterlichen Reifbildungen und in gewissem Umfang Phasen atmosphärischer Trockenheit ausgesetzt sind, echte Baumfarne gedeihen (vgl. etwa HUECK 1952; SCHWEINFURTH 1966). Deren Ansprüche wiederum, nämlich weitgehende, wenn auch nicht absolute Frostfreiheit und ganzjährige hohe Luft- und Bodenfeuchtigkeit, sind aus den Arbeiten von KROENER (1968) und TROLL (1970) bekannt. TROLL nun gelangte bei seiner Übersicht der weltweiten Verbreitung der Baumfarne zu der Feststellung, daß ihrem Areal das der Gattung *Podocarpus* am nächsten kommt. Alle Araucariaceen wiederum treten nur dort auf, wo auch Podocarpaceen vorkommen, wenn sie auch weit hinter deren Gesamtverbreitung zurückbleiben. Auch genetisch sind beide Familien sehr nahe verwandt.

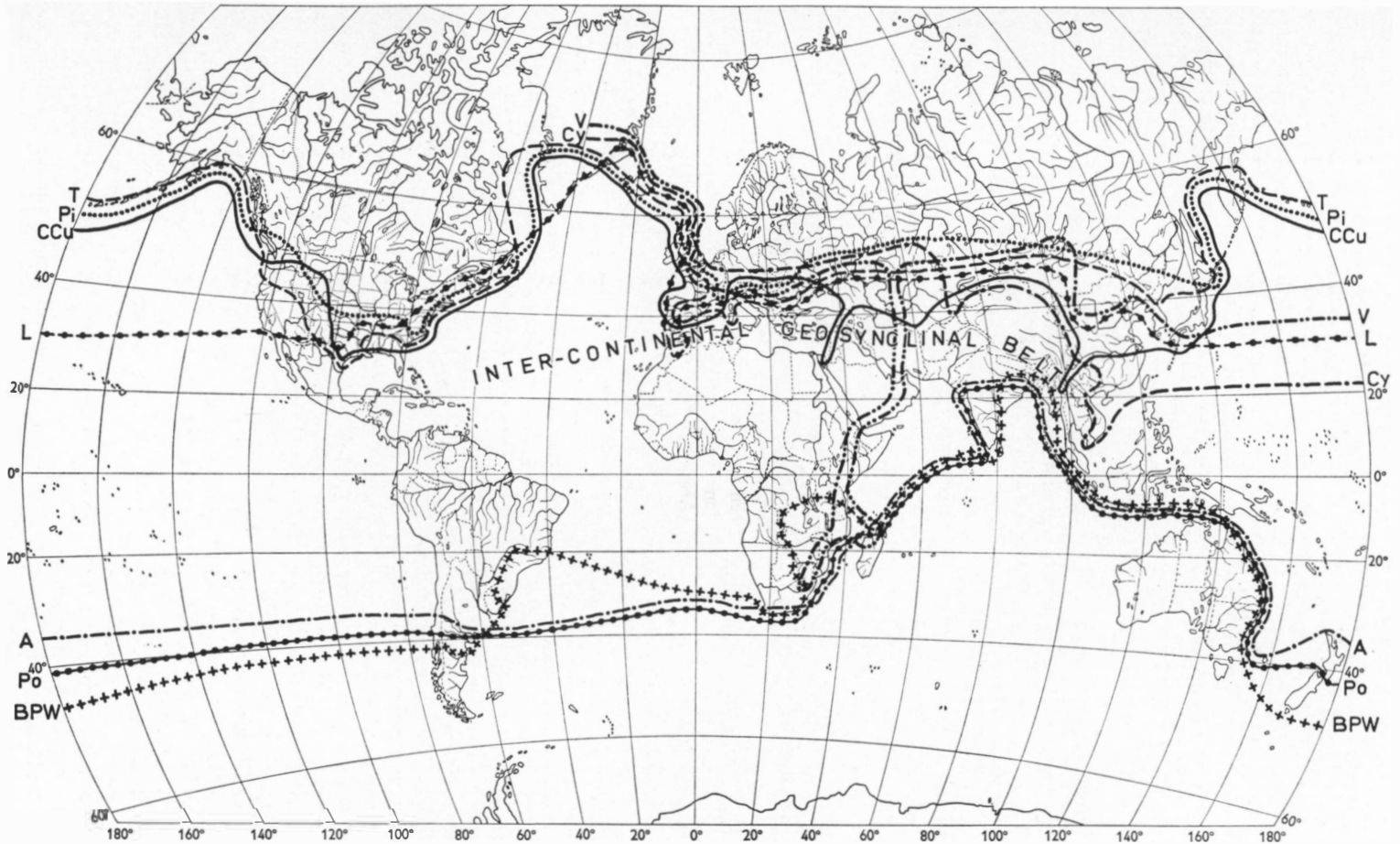


Abb. 5: Coniferenverbreitung vom Spätkarbon bis zum Eozän (aus FLORIN 1963)
 Conifer distribution from late Carboniferous to Eocene times

1. Südgrenzen nordhemisphärischer Familien oder Unterfamilien:
 L *Lebachiaceae*, V *Voltziaceae*, Cy *Cycadocarpidiaceae*, T *Taxodiaceae* (mit Ausnahme von *Athrotaxis*), CCu *Cupressaceae-Cupressoideae*, Pi *Pinaceae*
 2. Nordgrenzen südhemisphärischer Familien oder Gattungsgruppen:
 BPW spätpaläozoische Gattungen *Buriadia*, *Paranocladus* und *Walkomiella*, A *Araucariaceae*, Po *Podocarpaceae*
1. Southern boundaries of the areas of northern families or subfamilies:
 L *Lebachiaceae*, V *Voltziaceae*, Cy *Cycadocarpidiaceae*, T *Taxodiaceae* (excl. *Athrotaxis*), CCu *Cupressaceae-Cupressoideae*, Pi *Pinaceae*
 2. Northern boundaries of the areas of southern families or groups of genera: BPW the late Paleozoic genera *Buriadia*, *Paranocladus* and *Walkomiella*, A *Araucariaceae*, Po *Podocarpaceae*

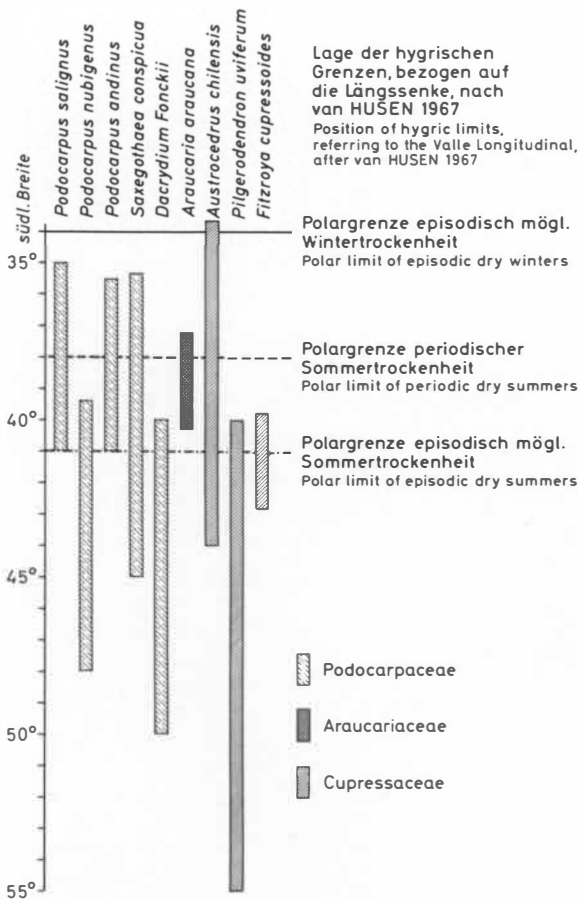


Abb. 6: Nord-Südverbreitung der südandinen Coniferen
The North-South-distribution of the south-andean conifers

Das rezente gemeinsame Vorkommen von Araucariaceen/Podocarpaceen und Baumfarne liefert uns m. E. einen Schlüssel zum Verständnis der phylogenetischen und ökologischen Stellung der Coniferen (ausführlich hierzu GOLTE 1974). Ihre ersten Vertreter erscheinen im Oberkarbon (Stefan). Eines der Entstehungsgebiete liegt im Bereich des variskischen Gebirges. In der subvariskischen Saamtiefe hatten sich im Laufe des Oberkarbons aufgrund besonders günstiger Voraussetzungen, vor allem eines sehr gleichmäßig feuchten Klimas, überaus üppige Pteridophytenwälder, unsere Steinkohlenwälder, entwickelt. Gerade nun in dem Augenblick, als die Lebensbedingungen der Steinkohlenwälder sich – vor allem wegen sich abzeichnender jahreszeitlicher Trockenheit auf dem Höhepunkt der permokarbonischen Eiszeit – zu verschlechtern begannen, traten die Coniferen auf und entfalteten sich im gleichen Maße, wie die Pteridophytenflora verarmte und die Flözbildung zurückging. Offensichtlich entwickelten sie als eines der ersten Taxa innerhalb der homoiohydren höheren Landpflanzen durch „höchste Zusammenziehung der Organe“ – wie A. v. HUM-

BOLDT (1808) die Xeromorphie der Coniferen umschrieb – die Fähigkeit, eine längere Verschlechterung der Lebensbedingungen unter Erhaltung des Sprosses, d. h. ohne Schaden für die Hydratur der assimilierenden Organe, zu überstehen („osmotisches Beharrungsvermögen“ im Sinne H. WALTERS). Bedenkt man nun, daß der anatomische Bau und folglich die Leistungsfähigkeit des Systems der Wasserleitung der Coniferen gegenüber den Pteridophyten keinen entscheidenden Fortschritt brachten, dann wird deutlich, daß jene „höchste Zusammenziehung der Organe“ es möglich machte, das Wachstum zeitweise einzuschränken und damit jahreszeitlich unter Bedingungen wachsen zu können, wie sie in verwandter Weise, aber eben ganzjährig die Pteridophytenflora benötigte. Folgerichtig ist die weitere Entfaltung der Nadelhölzer auch in Richtung der außertropischen Jahreszeitenklimate erfolgt, und es ist sicher kein Zufall, sondern Ausdruck der von TROLL (1948) herausgestellten Asymmetrie der beiden Halbkugeln, daß die Coniferenflora der Südhalbkugel – wie u. a. die xylotomischen Untersuchungen von GREGUSS (1955) einwandfrei bestätigen – insgesamt wesentlich altertümlichere Züge trägt, als die der Nordhalbkugel.

Literatur

- ALMEYDA A., E.: Pluviometría de las zonas del desierto y las estepas cálidas de Chile. Santiago 1948.
- AUER, V.: Die Moore Südamerikas, insbesondere Feuerlands. In: Bülow, K. von: Handbuch der Moorkunde, Bd. 7, Berlin 1933, S. 224–42.
- BADER, F. J. W.: Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Eine arealgeogr. Studie in dreidimensionaler Sicht. Nova Acta Leopold., N. F. Bd. 23, Nr. 148. Halle 1960 (a).
- : Die südhemisphärischen Coniferen als genetisches, geographisches und ökologisches Florenelement. In: Erdkunde, Bd. 14, 1960 (b), S. 303–308.
- : Die Coniferen der Tropen. In: Decheniana, Bd. 113, 1960 (c), S. 71–97.
- BAEZA, V. M & A. LLAÑA G.: Las coníferas chilenas. Univ. de Chile, Santiago 1942.
- BERNATH, E. L.: Arboles forestales coníferos de Chile. In: Bol. del Ministerio de Agricultura, 5 (15), 1938, S. 25–37.
- BERNINGER, O.: Wald und offenes Land in Süd-Chile seit der spanischen Eroberung. Geogr. Abh., R. 3, H. 1. Stuttgart 1929.
- BERRY, E. W.: Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. In: Proc. U.S. Nat. Museum, vol. 73, 1928, Art. 22, S. 1–27.
- : Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina. Geol. Soc. of America, Spec. Papers, No. 12. Baltimore, Md. 1938.
- BONNEMANN, A.: Eigenschaften, Verwertung und Verwendung der chilenischen Alerce. Mitt. a. d. Inst. de Tecnol. de la Madera, Univ. Austral de Chile. Manuskript, Valdivia 1973.
- BÜNNING, E.: In den Wäldern Nordsumatras. Bonn 1947.
- BYERS, H. R.: Coast redwoods and fog drip. In: Ecology, vol. 34, 1953, S. 192–93.

- CANNON, W. A.: On the relation of redwoods and fog to the general precipitation in the redwood belt of California. In: *Torrey*, 1, 1901, S. 134–39.
- CHU, K. & COOPER, W. S.: An ecological reconnaissance of the native home of *Metasequoia glyptostroboides*. In: *Ecology*, vol. 31, 1950, S. 260–78.
- Clasificación preliminar del bosque nativo de Chile*. Por M. Yudelevich et alii. 2da ed. Inst. Forestal, Informe Técnico, No. 27. Santiago 1967.
- COOPER, W. S.: Redwoods, rainfall and fog. In: *The Plant World*, vol. 20, 1917, S. 179–89.
- : Vegetation of the Northwest-American Province. In: *Proc. of the 8th Pac. Sci. Congr.*, vol. 4, Univ. of the Philippines, Diliman, Quezon City 1957, S. 133–38.
- DIAZ V., C. et alii: Estudio sobre habitación de los ñadis, o suelos húmedos, del Departamento de Puerto Varas (1954). In: *Agricultura Técnica*, 18, 1958, No. 2, S. 412–86.
- DIMITRI, M. J.: La flora andino-patagónica. In: *Anales de Parques Nacionales*, t. 9, Buenos Aires, 1962, S. 1–115.
- DOYLE, J. & SAXTON, W. T.: Contributions to the life-history of *Fitzroya*. In: *Proc. of the Royal Irish Acad.*, 41 (8), 1933, S. 191–217. Dublin.
- ESPINOSA, M. R.: Los Alerzales de Piuchué. In: *Bol. del Museo Nacional de Historia Natural*, 10, Santiago, 1917, S. 36–93.
- FITZROY, R.: Narrative of the surveying voyages of His Majesty's ships *Adventure* and *Beagle* between the years 1826 and 1836. Vol. 1, London 1839.
- FLORIN, R.: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. In: *Palaeontographica*, B 85, 1938–45, S. 1–363 und 365–729.
- : The Tertiary fossil conifers of South Chile and their phytogeographical significance. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*, Tredje Ser., Bd. 19, N:o 2. Stockholm 1940.
- : The distribution of Conifer and Taxad Genera in time and space. In: *Acta Horti Bergiani*, Bd. 20, Uppsala, 1963, S. 121–312 und 319–26.
- FOCHLER-HAUKE, G.: Die Niederschlagsverhältnisse Südchinas. In: *Meteorol. Zeitschr.*, Bd. 51, 1934, S. 408–16.
- FRANZ, H.-J.: Zur Natur der Waldzone der Sowjetunion. In: *Zeitschr. f. d. Erdkundeunterricht*, 1968, H. 7, S. 241–48.
- GOLTE, W.: Florentwicklung und Klima im Jungpaläozikum. Manuskript, Bonn 1974.
- GREGUSS, P.: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest 1955.
- HARTER, J.: Datos y apuntes de la Colonia de Llanquihue. Unveröffentl. Aufz. (o. J.), im Besitz von E. Held, Purranque/Chile.
- HAUMAN-MERCK, L.: La forêt valdivienne et ses limites. In: *Recueil de l'Institut Botan. Léo Errera*, 9, 1913, S. 346–408. Bruxelles.
- HEUSSER, C. J.: Late Pleistocene pollen diagrams from the province of Llanquihue, Southern Chile. In: *Proc. Americ. Philos. Soc.*, vol. 110, 1966a, S. 269–305.
- : Polar hemispheric correlation: palynological evidence from Chile and the Pacific north-west of America. In: *World climate from 8000 to 0 B. C.* J. S. SAWYER (ed.). Royal Meteor. Soc., London 1966b, S. 124–141.
- HUBER, A.: Diez años de observaciones climatológicas en la estación Teja-Valdivia (Chile) 1960–1969. Univ. Austral, Inst. de Geol. y Geogr., Valdivia 1970.
- HUECK, K.: Verbreitung und Standortsansprüche der brasilianischen Araukarie (*Araucaria angustifolia*). In: *Forstwiss. Centralbl.*, Bd. 71, 1952, S. 272–89.
- : Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Stuttgart 1966.
- HUSEN, CHR. VAN: Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Freiburger Geogr. Hefte*, 4, Freiburg 1967.
- KALELA, E. K.: Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in den Wäldern Ostpatagoniens. Helsinki 1941.
- KNAPP, R.: Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. Stuttgart 1965.
- KONAR, R. N.: Investigations on the development of the male cones in *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst. and *Pilgerodendron uviferum* (Dom.) Flor. In: *Phytomorphology*, 12, 1962, S. 190–95.
- KROENER, H.-E.: Die Verbreitung der echten Baumfarne (Cyatheaaceen) und ihre klimaökologischen Voraussetzungen. Diss., Bonn 1968.
- KRÜGER, P.: Die chilenische Reñihue-Expedition. Ein Beitr. z. Erforsch. d. patagon. Anden. In: *Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin*, Bd. 35, 1900, S. 1–126.
- : Verlauf und Ergebnisse von sechs Reisen in Patagonien. Danzig 1916.
- LARCHER, W.: Ökologie der Pflanzen. Stuttgart 1973.
- LAUBENFELS, D. J. DE: The relationships of *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston and *Diselma archeri* J. D. Hooker based on morphological considerations. In: *Phytomorphology*, 15, 1965, S. 414–18.
- LAUER, W.: Klimatische und pflanzengeographische Grundzüge Zentralamerikas. In: *Erdkunde*, Bd. 13, 1959, S. 344–54.
- : Klimadiagramme. In: *Erdkunde*, Bd. 14, 1960, S. 232–42.
- : Wandlungen im Landschaftsbild des südchilenischen Seengebietes seit Ende der spanischen Kolonialzeit. In: *Beiträge zur Geographie der Neuen Welt* (Schmieder-Festschrift), *Schr. d. Geogr. Inst. d. Univ. Kiel*, Bd. 20, Kiel 1961, S. 227–76.
- : The altitudinal belts of the vegetation in the central mexican highland and their climatic conditions. In: *Arctic and Alpine Research*, Boulder/Col. vol. 5, No. 3, 1973, S. 99–113.
- LAUTENSACH, H.: Ist in Ostasien der Sommermonsun der Hauptniederschlagsbringer? In: *Erdkunde*, Bd. 3, 1949, S. 1–18.
- LI, H.-L.: Present distribution and habitats of the conifers and taxads. In: *Evolution*, vol. 7, 1953, S. 245–61.
- LJUNGNER, E.: Nahuel Huapi. Ein geogr. Querschnitt durch d. Anden in Patagonien. Ber. Nr. 6 d. schwed. wiss. Expedition nach Patagonien 1932–34. Uppsala, Wiesbaden 1959.
- MÄGDEFRAU, K.: Paläobiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart 1968.
- MARTIN, C.: Pflanzengeographisches aus Llanquihue und Chiloé. In: *Verh. d. Dt. Wiss. Vereins zu Santiago*, 3, Valparaiso 1898, S. 507–22.
- : Sümpfe und Ñadis. In: *Verh. d. Dt. Wiss. Vereins zu Santiago*, 4, Valparaiso 1899, S. 55–62.
- : Der Regen in Südhile. In: *Meteorol. Zeitschr.*, 1901, S. 406–12.
- : Landeskunde von Chile. 2. Aufl. Hamburg 1923.

- MENENDEZ, C. A.: Die fossilen Floren Südamerikas. In: Biogeography and Ecology in South America, vol. 2 (Monographiae Biologicae, vol. 19), The Hague 1969, S. 519–61.
- MITTAK, G.: El Alerce. Publ. científ. de la Univ. Austral, 3. Valdivia 1959.
- MOLTSCHANOW, A. A.: Die hydrologische Rolle des Kiefernwaldes auf Sandböden. Berlin (Ost) 1957.
- MUÑOZ P., C.: Sinopsis de la flora chilena. Claves para la identificación de familias y géneros. Univ. de Chile, Santiago 1966.
- OBERDORFER, E.: Pflanzensoziologische Studien in Chile. Flora et Vegetatio Mundi, Bd. 2. Weinheim 1960.
- PATTON, C. P.: Climatology of summer fogs in the San Francisco Bay area. In: Univ. of Calif., Publ. in Geogr., vol. 10,3, Berkeley 1956, S. 113–200.
- PEREZ V., C. R.: Monografía del Alerce (*Fitzroya cupressoides* [Mol.] Johnston). Antecedentes históricos y actuales. Univ. Austral de Chile, Valdivia 1970.
- PHILIPPI, B. E.: Exkursion an den Llanquihue-See. In: Monatsber. über d. Verh. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin, 1843, S. 190–200.
- PHILIPPI, F.: Die „Cordillera Pelada“, das „Kahle Gebirge“, der Provinz Valdivia. In: Peterm. Geogr. Mitt., 1866, S. 171–77.
- PHILIPPI, R. A.: Botanische Reise nach der Provinz Valdivia. In: Bot. Zeitung, 16, 1858, S. 265–70.
- : Die Provinz Valdivia und die deutschen Ansiedlungen daselbst und im Territorium von Llanquihue. In: Peterm. Geogr. Mitt., 1860, S. 125–39.
- REICHE, K.: Die Verbreitungsverhältnisse der chilenischen Koniferen. In: Verh. d. Dt. Wiss. Vereins zu Santiago, 4, Santiago 1900, S. 221–32.
- REICHE, K.: Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Die Vegetation der Erde, Bd. 8. Leipzig 1907.
- ROTHKUGEL, M.: Los bosques patagónicos. Buenos Aires 1916.
- SAHNI, B. & SINGH, T. C. N.: Notes on the vegetative anatomy and female cones of *Fitzroya patagonica* (Hook. fil.). In: Journ. of the Ind. Bot. Soc., 10, 1931, S. 1–20.
- SCHAEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P.: Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart 1970.
- SCHMITHÜSEN, J.: Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. In: Schmithüsen et alii: Forschungen in Chile. Bonner Geogr. Abh., H. 17, Bonn 1956, S. 1–86.
- : Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. In: Vegetatio, vol. 9, 1960, S. 313–27.
- SCHMUCKER, TH.: Die Baumarten der nördlichen gemäßigten Zone und ihre Verbreitung. *Silvae Orbis*, No. 4, Berlin-Wannsee 1942.
- SCHULMAN, E.: Dendroclimatic changes in semiarid America. Univ. of Arizona Press, Tucson 1956.
- SCHWABE, G.: Die ökologischen Jahreszeiten im Klima von Mininco (Chile). In: Schmithüsen, J. et alii: Forschungen in Chile. Bonner Geogr. Abh., H. 17, Bonn 1956, S. 139–83.
- SCHWARZBACH, M.: Das Klima der Vorzeit. Eine Einf. in d. Paläoklimatol. 2. Aufl. Stuttgart 1961.
- SILVA, R.: Alerce. Santiago 1960.
- SKOTTSBERG, C.: Übersicht über die wichtigsten Pflanzenformationen Südamerikas südlich von 41°, ihre geographische Verbreitung und Beziehungen zum Klima. Kungl. Svenska Vetenskabsakad. Handlingar, Bd. 46, N:o 3. Stockholm 1910.
- : Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes s. von 41° s. Br. (= Bot. Ergebn. d. Schwed. Exped. n. Patagon. u. d. Feuerlande 1907–1909, V.). Kungl. Svenska Vetenskabsakad. Handlingar, Bd. 56, N:o 5. Stockholm 1916.
- : Phytogeography of Conifers of Western South America. In: Proc. of the 5th Pac. Sci. Congr., vol. 4, Toronto 1934, S. 3265–66.
- STEFFEN, H.: Westpatagonien. Bd. 1. Berlin 1919.
- STUDT, W.: Die heutige und frühere Verbreitung der Coniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. In: Mitt. a. d. Inst. f. Allg. Bot., Bd. 6, Hamburg 1926, S. 167–307.
- TEICHMÜLLER, M.: Rekonstruktionen verschiedener Moortypen des Hauptflözes der niederrheinischen Braunkohle. In: Fortschr. d. Geol. d. Rheinl. u. Westf., 2, 1958, S. 599–612.
- Treinta años de observaciones meteorológicas 1935–1964.* Estación meteorológica de Osorno. Inst. Superior de Agric., Osorno 1965.
- TROLL, C.: Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas. In: Freie Wege vergleichender Erdkunde, Festg. E. v. Drygalski. München, Berlin 1925, S. 307–35.
- : Der asymmetrische Vegetations- und Landschaftsaufbau der Nord- und Südhalbkugel. In: Göttinger Geogr. Festcoll. aus Anl. d. 80. Geburtst. v. W. Meinardus, Göttinger Geogr. Abh., H. 1, Göttingen 1948, S. 11–27.
- : Forschungen in Zentralmexiko 1954. Die Stellung des Landes im dreidimensionalen Landschaftsaufbau der Erde. In: Dt. Geographentag Hamburg 1955, Tagungsber. u. wiss. Abh., Wiesbaden 1957, S. 191–213.
- : Karte der Jahreszeitenklimate der Erde. Mit e. farb. Karte v. C. Troll u. KH. Paffen. In: Erdkunde, Bd. 18, 1964, S. 5–28.
- : Das „Baumfarnklima“ und die Verbreitung der Baumfarne auf der Erde. In: Beitr. z. Geogr. d. Tropen u. Subtropen. Festschr. f. H. Wilhelmy, Tübinger Geogr. Arb., H. 34, Tübingen 1970, S. 179–89.
- URBAN, O.: Die Flora der Provinz Llanquihue. In: Dt. Monatshefte f. Chile, Jg. 7, Santiago 1927, S. 380–96.
- : Plantas endémicas de Chile. Concepción 1934.
- WALTER, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Teil 1: Standortslehre (= Einführung in d. Phytologie, Bd. 3). 2. Aufl. Stuttgart 1960.
- : Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 2: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Stuttgart 1968.
- WALTER, H. & LIETH, H.: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena 1960–66.
- WALTER, H. & KREB, K.: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas und ihre öko-physiologische Bedeutung. Protoplasmatologia, Bd. II/C/6. Wien, New York 1970.
- WALTER, H. & STRAKA, H.: Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. 2. Aufl. Stuttgart 1970.
- WARD, R. DEC. et alii: The climates of North America (= Köppen-Geiger, Handb. d. Klimatol., Bd. 2, T. J). Berlin 1936.
- WEINBERGER, P. & BINSACK, R.: Zur Entstehung und Verbreitung der Aschenböden in Südhile. In: Der Tropenlandwirt, Jg. 71, 1970, S. 19–31.
- WEISCHET, W.: Die thermische Ungunst der südhemisphärischen hohen Mittelbreiten im Sommer im Lichte neuer dynamisch-klimatologischer Untersuchungen. In: Regio Basiliensis, H. IX/1, 1968, S. 170–89.

- : Chile. Seine länderkundliche Individualität und Struktur. Darmstadt 1970.

WISSMANN, H. v.: Begleitworte zu einer Niederschlagskarte von China. In: Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin, 1937, S. 38-43.

- : Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. In: Erdkunde, Bd. 2, 1948, S. 81-92.

ZINKE, P. J.: Soils and ecology of the redwoods. Univ. of Calif., School of Forestry, Berkeley o. J. [Maschinenschriftl. vervielf.].

ZUR FRAGE OPTIMALER STANDORTE VON GESAMTHOCHSCHULEN IN NORDRHEIN-WESTFALEN

Eine Lösung mit Hilfe der linearen Programmierung*)

Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen

GERHARD BAHRENBURG

Summary: The optimal location of new universities in Nordrhein-Westfalen.

The purpose of the paper is to find optimal locations of additional universities in the west German state of Nordrhein-Westfalen.

Since the number of students is expected to grow rapidly during the seventies it seems necessary to build some new universities in Nordrhein-Westfalen up to 1980 in addition to the thirteen existing ones.

A linear programming formulation of the problem is presented which is adapted from REVELLE und SWAIN (1970). The cost function to be minimized is

$$S = \sum_{i=1}^{90} \sum_{j=1}^{90} a_i d_{ij} x_{ij},$$

where $x_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{if the students of county } i \text{ are assigned} \\ & \text{to a university in county } j \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases}$

d_{ij} = Mean travel time between the counties i and j

a_i = Expected number of students in county i in 1980

90 = Total number of counties (or cities)

S = Total travel time

The three types of constraint define the total number n of universities to be built and ensure

1. that the students of every county i are assigned to exactly one university
2. that the students of a county i are assigned to a university in county j only, if the students of county j are assigned to the university in county j , too.

Each county is represented by its centre of balance (mean centre). The travel times d_{ij} are assumed to be proportional to the air distances between the mean centre of the counties i and j . Two ways of estimating the weights a_i are discussed at length and it is decided to use primarily that one which defines the a_i as constant proportions of the total population of county i .

The solutions of the integer linear programming problem are found by an algorithm that gives only approximate optimal solutions. This algorithm has the advantage of operating in a stepwise fashion for $n = 1, 2, 3 \dots$. Thus, we can look at a great variety of solutions.

Considering the additional constraint that every university must be able to attract at least 7000 students the constructions of three new universities in the cities of Rheydt, Bocholt and Iserlohn is proposed until 1980. Thereafter, during a second phase of expansion, four new universities should be built in the county of Moers and in the cities of Hamm, Gelsenkirchen and Köln.

I

Die steigenden Abiturienten- und Studentenzahlen haben in der Bundesrepublik Deutschland immer mehr die Notwendigkeit zum Ausbau der bestehenden Hochschuleinrichtungen erkennen lassen. Eine zentrale Rolle spielt dabei die Frage, wieviele neue Hochschulen gegründet werden und wo diese Hochschulen ihren Standort haben sollen. GEIPEL (1971) hat dieses Problem kürzlich für Süddeutschland aufgegriffen und ist dabei von einer Reihe allgemeiner Kriterien für zukünftige Hochschulstandorte ausgegangen. Hier soll ein etwas anderer Weg besprochen werden, der stark von der Anwendung der linearen Programmierung mit ganzzahligen Lösungen Gebrauch macht. Damit soll gleichzeitig eine Einführung in diese Methode ge-

*) Die Arbeit wurde während meines Aufenthaltes im Department of Geography der Northwestern University, Evanston, USA, fertiggestellt. Ich möchte der Deutschen Forschungsgemeinschaft herzlich für die finanzielle Unterstützung danken, die meinen Aufenthalt in den USA ermöglichte. Dem Department of Geography und der Northwestern University danke ich für die Bereitstellung der dortigen Einrichtungen.