

- KLAUS, D.: Niederschlagsgenese und Niederschlagsverteilung im Hochbecken von Puebla-Tlaxcala. Bonner Geogr. Abhandlg. Vol. 54, 1976.
- : Periodische und statistische Beziehungen zwischen den jährlichen Häufigkeiten der Großwetterlagen Europas und der räumlichen Verteilung der jährlichen Niederschlagssummen in Teilen Westafrikas. Erdkunde, Vol. 29/4, 1975, p. 248–267.
- KOLLER, S.: Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt, 1969.
- LIPOVKA, A. V.: Certain Patterns in the Transformations of atmospheric circulation Forms in the Southern Hemisphere as related to Solar Activity Variations. Inform. Byal. Sov. Antarkt. Ekspeditsii, No. 75, 1970, p. 15–23.
- MALEY, J.: Un nouveau mécanisme des changements climatiques aus basses latitudes. Ass. Sénégal et Quartn. Ouest afr., Bull. Liaison, Senegal, No. 37/38, 1973, p. 31–40.
- MITCHELL, J. M.: Climatic Change. WMO-Technical Note No. 79, 1966.
- PARIS-TEYNAC, E. J.: Contribution à la connaissance des fleuves d'Afrique tropicale et en particulier du Nil. Les crues exceptionnelles, Bulletin de l'IFAN, Vol. 25, Ser. A, No. 1, 1963, p. 1–23.
- RIEHL, H.: Tropical Meteorology, New York, Toronto, London, 1954.
- SCHUPELIUS, G. D.: Monsoon rains over West Africa. Tellus Vol. 28/6, 1976, p. 533–536.
- SCHUURMANS, C. J. E.: The Influence of solar flares on the tropospheric Circulation. Medelingen en Verhandelingen No. 92, s-Gravenhage, 1969.
- THOMPSON, B. W.: The Climate of Africa. Oxford University Press, Nairobi – London – New York, 1965.
- ULRYCH, T. J.; BISHOP, T. N.: Maximum Entropy Spectral Analysis and Autoregressive Decomposition. Rev. Geophys. and Space Physics, Vol. 13/1, 1975, p. 183–200.
- WILLETT, H. C.: Recent statistical Evidence in support of predictive significance of solar-climatic cycles. Monthly Weather Rev., Vol. 102, 1974, p. 679–686.

DIE SÜDANDINE UND DIE SÜDBRASILIANISCHE ARAUKARIE

Ein ökologischer Vergleich¹⁾

Mit 7 Abbildungen, 7 Photos und 2 Tabellen

WINFRIED GOLTE

Summary: The southern Andean and southern Brazilian Araucaria – an ecological comparison.

There are two species *Araucaria* conifers in South America (Fig. 1): *A. araucana* in the central section of the southern Andes, *A. angustifolia* in southern Brazil. In view of the great similarity and close systematic relationship of both species on the one hand, and the seeming difference of their climatic conditions on the other hand, the question arises as to the common ecological characteristics of the two areas of occurrence, which are decisive for their flourishing. It appeared that the annual hygric course of both areas was in agreement. A very humid season alternates with another one of irregular precipitation and frequent dry weather, which has prolific radiation. In both the regions the hygric seasons carry on an inverse relationship as regards the thermal seasons: in the area in which *A. araucana* occurs, episodic dryness in summer and in the larger part of the area in which *A. angustifolia*, episodic dryness in winter. It is demonstrated that both species of *Araucaria* are adapted to these climatic conditions, not only thanks to their xeromorphic habit, but also as a result of an endogenic rhythm synchronized primarily with the hygric seasons. This endogenic rhythm finds its expression in the growth periodicity (annual growth rings) and the reproductive cycle (seed formation).

Zwei der insgesamt 19 lebenden *Araucaria*-Arten sind in Südamerika heimisch (Abb. 1): *Araucaria araucana* (MOL.) K. KOCH beiderseits der chilenisch-argentinischen Grenze im Mittelabschnitt der südlichen Anden und *Araucaria angustifolia* (BERT.) O. KUNTZE im südlichen Brasilien (mit einem Ausläufer im argentinischen Territorium Misiones). Die beiden Verbreitungsgebiete sind rund 2000 km voneinander entfernt und von recht unterschiedlicher Größe. Läßt sich das ursprünglich von *A. araucana* bedeckte Gebiet auf etwa 4000 km² veranschlagen, so dürfte dasjenige von *A. angustifolia* mit ungefähr 200 000 km² (vgl. HUECK 1966) um ein Vielfaches größer gewesen sein. Das Klima (vgl. TROLL & PAFFEN 1964) im Bereich der südandinen Art kann als subtropisch bis kühl-gemäßigt mit überwiegender Winterniederschlägen, das Klima des südbrasilianischen Araukariengebietes hingegen als subtropisch bis randtropisch mit (im größten Teil) überwiegender Sommerniederschlägen bezeichnet werden. Trotz der weit getrennten Lage der Areale auf der West- bzw. Ostseite des Kontinents mit ihren klimatischen Unterschieden sind beide Arten einander recht ähnlich und gehören auch in der Systematik eng zusammen.

A. araucana und *A. angustifolia* sind stattliche, jeweils – um die Extreme zu nennen – bis zu 50 m hohe und 2,50 m BHD starke Bäume, deren kerzengerader, säulenförmiger Stamm und strenge, wirtelige Verzweigung ihnen eine „mathematische“ Schönheit ver-

¹⁾ Vorliegender Aufsatz stellt die etwas erweiterte schriftliche Fassung eines Vortrages dar, den der Verfasser am 21. Mai 1977 auf dem VIII. Symposium „Biogeographische und landschaftsökologische Probleme Südamerikas“ in Saarbrücken gehalten hat.

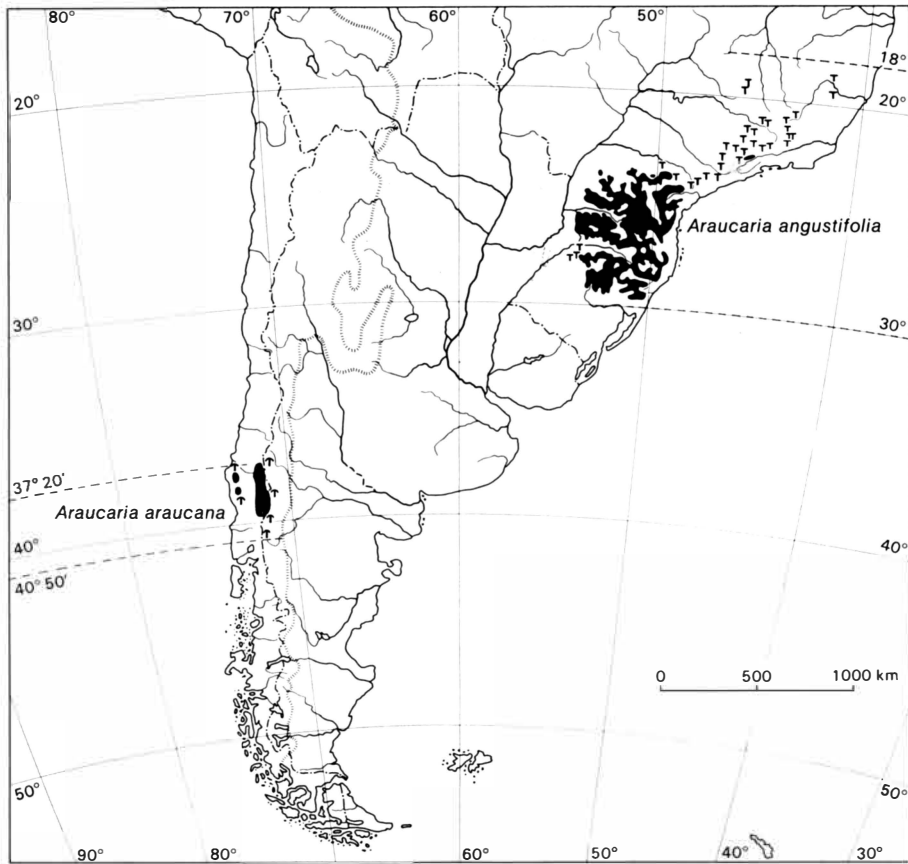


Abb. 1: Verbreitung von *Araucaria angustifolia* (n. HUECK 1966) und *Araucaria araucana* (argent. Teil des Areals n. HUECK 1966). Kleinere Vorkommen sind durch Baumsymbole dargestellt.

Distribution of *Araucaria angustifolia* (after HUECK 1966) and *Araucaria araucana* (Argentinian part of the area after HUECK 1966). Smaller occurrences are represented by tree symbols.

leihen (Photos 1–3, 6). Die pyramidale Jugendform macht mit zunehmendem Alter einer teils mehr gerundeten (*A. araucana*), teils mehr stumpf-konischen (*A. angustifolia*) Krone Platz, die sich später – mit abnehmendem Längenwachstum der Hauptachse, Stauchung der Abstände zwischen den Astquirlen und Abfallen der unteren Äste – immer mehr verflacht, um schließlich eine vollkommene Schirmform anzunehmen, die stets das Blätterdach begleitender Holzarten überragt. Dabei unterscheiden sich die stärker gebogenen „Regenschirme“ der andinen Araukarie von den praktisch horizontal wirkenden Schirmen der brasilianischen Art, deren beblätterte Seitenzweige zweiter Ordnung (grimpas) in dichten Büscheln den Enden der Seitenzweige erster Ordnung (galhos) ansitzen. Die etwa 2–6 cm langen, eiförmig-lanzettlichen und spiralig angeordneten Blattorgane beider Araukarien sind selbst für Coniferen auffallend hartlaubig (Photo 6). Sie sind ledrig-starr und enden in einer stacheligen Spitze. Bei der andinen Art sind sie ein wenig derber, dichter gestellt und gegen die Basis et-

was breiter, so daß der schuppen- oder dachziegelartige Charakter (daher der synonyme Artname *A. imbricata*) stärker ausgeprägt ist.

Innerhalb der Gattung bilden die beiden südamerikanischen Arten die Sektion *Colymbea*, die sich von den in weiteren Sektionen (*Eutacta*, *Intermedia*, *Bunya*) zusammengefaßten übrigen, im australasiatischen Sektor heimischen Araukarien durch mehrere gemeinsame Merkmale abhebt. Dazu gehören vor allem die hypogäische Keimung und die relativ großen Nadelblätter. Auch fehlen den länglichen, nußartigen Verbreitungsorganen (Schuppenkomplexen) die typischen, breit-dünnhäutig geflügelten Zapfenschuppen anderer Araukarien. Die früher ebenfalls zu *Colymbea* gerechnete *A. bidwillii* Hook. aus dem küstennahen Queensland wird seit der Revision von WILDE & EAMES (1952) in der monotypischen Sektion *Bunya* geführt. Für eine besonders enge Verwandtschaft der beiden südamerikanischen Arten schließlich spricht auch, daß sie die gleiche Chromosomenzahl besitzen (NTIMA 1968) sowie die Tatsache, daß es bei



1



3



2



4

Photo 1: Wald von *Araucaria angustifolia* bei Sete Quedas im W des Staates Paraná, 900 m (im Vordergrund rechts ein Baumfarn [*Alsophila elegans*]) 19. 8. 1974

Forest of *Araucaria angustifolia* near Sete Quedas in the west of Paraná State, 900 m 19. 8. 1974

Photo 2: Wald von *Araucaria araucana* an der Piedra del Aguila in der Cordillera de Nahuelbuta (Chile), 1350 m 4. 10. 1974

Forest of *Araucaria araucana* at the Piedra del Aguila in the Cordillera de Nahuelbuta (Chile), 1350 m 4. 10. 1974

Photo 3: Verschneiter Wald von *Araucaria araucana* und strauchig wachsender *Nothofagus antarctica* (winterkahl) am Westhang des Vulkans Llaima in der chilenischen Hochkordillere, 1400 m 15. 9. 1974

Snow-covered forest of *Araucaria araucana* and shrub growth of *Nothofagus antarctica* (without foliage in winter) on the western slope of the Llaima vulcano in the High Cordillera, of Chile, 1400 m 4. 10. 1974

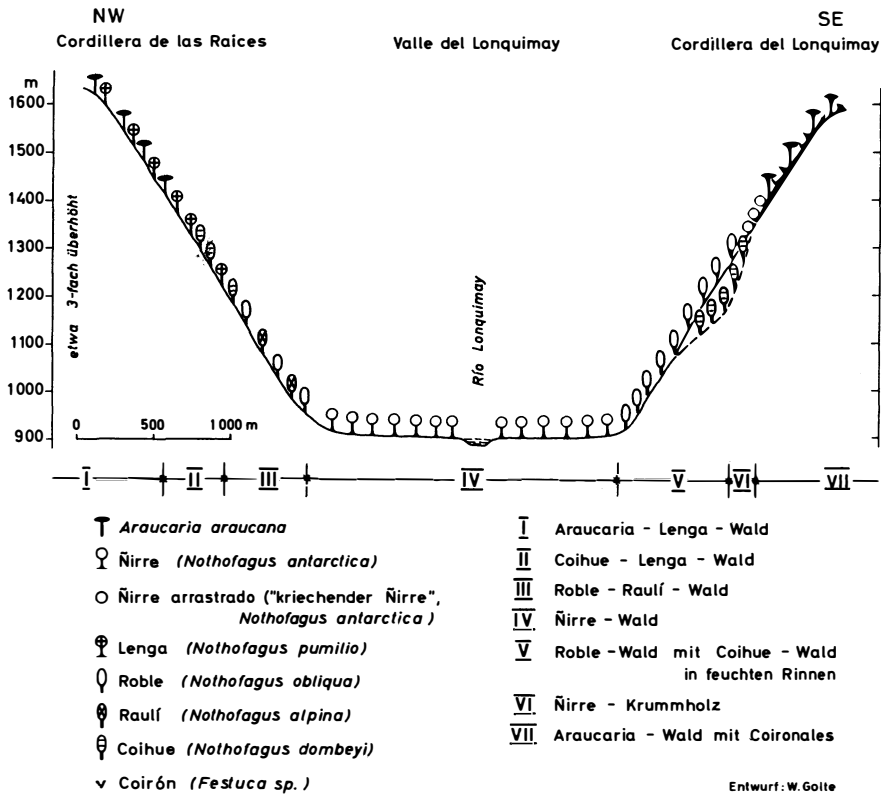
Photo 4: Junge *Araucaria araucana* (Mitte) zwischen den aus unterirdischen Ausläufern wachsenden Sprossen eines Bärlapps (*Lycopodium sp.*) an der Piedra del Aguila (Cordillera de Nahuelbuta), 1400 m 4. 10. 1974

Young *Araucaria araucana* (centre) amidst the shoots of club moss (*Lycopodium sp.*) sprouting from underground runners at the Piedra del Aguila (Cordillera de Nahuelbuta), 1400 m 4. 10. 1974

forstgenetischen Versuchen (TESDORFF 1956) gelang, *A. araucana* und *A. angustifolia* durch Bestäubung in beiden Richtungen miteinander zu kreuzen und lebensfähige Bastarde zu erzeugen.

Das Vorkommen der beiden eng verwandten Araukarien allein läßt bereits darauf schließen, daß ihren Verbreitungsgebieten trotz der Lage in verschiedenen Klimabereichen bestimmte, für das Gedeihen dieser Nadelholzgattung entscheidende ökologische Merkmale gemeinsam sein müssen. Daß derartige Überein-

stimmungen bestehen, kann aber auch aus den begleitenden Floren und Lebensformen gefolgert werden, die – ungeachtet einer Reihe trennender Elemente – zahlreiche Gemeinsamkeiten aufweisen. Ein erheblicher Teil der Flora Südbraziliens zeigt, was für die Moose schon TH. HERZOG (1925) nachgewiesen hat, enge Beziehungen zur austral-antarktischen und damit auch der andinen Flora. Pater RAMBO (1951) fand das sog. andine Element mit über 100 Arten allein von Samenpflanzen in der riograndenser Araukarienregion



Anmerkung: Anfang Oktober 1974 wies der gesamte NW-Hang bis an den Rand des Talbodens noch eine - nach unten abnehmende - Schneedecke auf, während auf dem SE-Hang eine solche nur noch in den obersten Lagen, im Bereich des Araukarienwaldes lag.

Abb. 2: Vegetationsprofil aus dem Verbreitungsgebiet von *Araucaria araucana* im Bereich der Cordillera de los Andes in Chile

Vegetation profile from the *Araucaria araucana* distribution area in the Cordillera de los Andes region in Chile

vertreten und nannte diese deshalb ein „pedaço dos Andes em pleno Brasil“, ein Stück Anden mitten in Brasilien.

Es ist nicht möglich, hier auf diese floristischen Parallelen ausführlich einzugehen. Nur einige besonders augenfällige Übereinstimmungen zwischen den Araukarienwäldern selbst seien hervorgehoben. Hier wie dort finden sich als Begleiter zahlreiche immergrüne Holzgewächse von Zwergstrauch- bis Baumgröße, die teils entschieden einem meist kleinblättrigen Hartlaubtypus, teils auch dem etwas weicheren Lorbeer-typus angehören. Neben den immergrünen gedeihen in beiden Gebieten aber auch einzelne sommergrüne Holzarten. In den südandinen Araukarienwäldern treten als solche *Nothofagus pumilio* und *N. antarctica* physiognomisch stark in Erscheinung. In Südbrasilien ist *Cedrela fissilis*, einer der wichtigsten Begleitbäume der Araukarie, laubwerfend; daneben treten hier aber auch teilweise und fakultativ laubwerfende Hölzer auf. Eine bemerkenswerte Parallele beider Regionen sind *Podocarpus*-Arten, in Südbrasilien teilweise gesellig mit der Araukarie, in den Südanden in deren

unmittelbarer ökologischer Nachbarschaft vorkom-mend. Auch die primitive, tracheenlose Winteraceen-Gattung *Drimys* (*D. winteri* var. *andina* bzw. *D. brasiliensis*) gehört zu den auffallenden Gemeinsamkeiten beider Gebiete. Eine physiognomisch interessante Parallele kommt durch geradschäftige Bambuseen zustande, in den Südanden der Gattung *Chusquea*, in Südbrasilien vor allem der ihr nahestehenden Gattung *Merostachys* (*M. taquara*) und z. T. auch *Chusquea* selbst. Eine sehr eindrucksvolle Konvergenz schließlich bildet in beiden Gebieten der Bartbehang der Araukarien und begleitender Holzarten. Er wird bei der südandinen Art ausschließlich von der Strauchflechte *Usnea* gebildet, während in den Beständen der südbrasilianischen Art sowohl *Usnea*, als auch die ihr sehr ähnliche Blütenpflanze *Tillandsia usneoides* - z. T. nebeneinander auf ein und demselben Baum - vor-kommen.

Auch faunistische Übereinstimmungen beider Araukariengebiete sind nachgewiesen. Hierzu gehören neben mehreren an die Araukarien selbst gebundenen Borkenkäfern (*Scolytidae*) und auf diesen parasitie-

renden Nematoden (RÜHM, 1969) auch kleine, vorwiegend arboricole Leguane (*Iguanidae*), in Südbrasilien der durchaus auf die Araukarienregion beschränkte *Anisolepis undulatus* (WIEGMANN), in Chile *Urostrophus torquatus* (PHILIPPI) (n. Mitt. v. Prof. PAUL MÜLLER, Saarbrücken).

Es drängt sich also die Frage nach den für das Gedeihen der beiden Araukarien entscheidenden ökologischen Gemeinsamkeiten beider Gebiete auf. Diese Frage ist bisher – selbst von K. HUECK (1952 a+b; 1966), der sich aus eigener Anschauung mit beiden Arten beschäftigte – nicht gestellt worden, obwohl doch eine vergleichende Betrachtung besser als jede andere Aufschluß über die wesentlichen ökologischen Zusammenhänge geben kann. Das Ergebnis eines solchen Vergleichs schließlich ist auch paläoklimatologisch von Interesse, weil die Araucariaceen innerhalb der rezenten *Coniferae* eine sehr eigenständige, durch eine Anhäufung altertümlicher Merkmale gekennzeichnete Gruppe darstellen, über deren vorzeitliche Verbreitung wir relativ gut unterrichtet sind (FLORIN, 1940; 1963). Dies gilt in besonderem Maße für das Geschlecht der Araukarien selbst, das wahrscheinlich bereits für die späte Trias, mit Sicherheit aber durch zahlreiche Funde schon aus dem Jura belegt ist.

Araucaria araucana

Das Areal der *A. araucana* erstreckt sich zwischen 37°20' und 40°50' s. Br., wobei allerdings geschlossene Bestände südwärts nur bis etwa 40°, auf der chilenischen Seite sogar nur bis 39°30' (Vulkan Que-trupillán) vorkommen. Außer in der Hochkordillere finden sich in Chile Araukarienbestände auch im Küstenbergland (Cordillera de Nahuelbuta). Hier wie dort bildet die Araukarie zusammen mit *Nothofagus pumilio* und *N. antarctica* (Photo 3) einen eigenen, und zwar – wie in den Profilen von BERNINGER (1929) und SCHMITHÜSEN (1960) gut zum Ausdruck kommt – den obersten Waldgürtel (Abb. 2). Sie tritt in Chile zwischen etwa 900 und 1800 m auf, wobei ihre Hauptverbreitung zwischen 1300 und 1600 m liegt. Auf der argentinischen Seite, also jenseits der Wasserscheide, soll sie im Übergangsbereich gegen die Steppe bis 600 m herabsteigen (KALELA, 1941; HUECK, 1966).

Unverkennbar weist der Höhengürtel der Araukarie in seiner meridionalen Erstreckung eine Beziehung zu den in tieferen Lagen vorherrschenden sommergrünen Formationen auf, die sich zwischen die Hartlaubzone Mittelchiles und die immergrünen Feuchtwälder des Südens schieben. Zahlreiche Arten des Hartlaubgebietes (z. B. *Cryptocarya alba*, *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria* und der Dornstrauch *Acacia caven*) erreichen in dem durch *A. araucana* gekennzeichneten Andenabschnitt ihre Polargrenze, während umgekehrt typische Vertreter der südlichen Feuchtwälder (z. B. *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus dombeyi*, *Drimys winteri* sowie mit *Donatia fascicularis* – vgl. LOOSER, 1952 – eine Charakterpflanze der andin-

subantarktischen Polstermoore) hier oder wenig nördlich ihre Äquatorgrenze finden.

Das Areal von *A. araucana* liegt also pflanzengeographisch in einem ausgesprochenen Übergangsbereich. Bereits O. BERNINGER (1933) erkannte in diesem in Chile aus historischen Gründen „Frontera“ genannten Gebiet eine „Landschafts- und Kulturscheide“ ersten Ranges. Dieser Übergangscharakter aber ist in erster Linie Ausdruck des klimatischen Übergangs von den periodisch sommertrockenen Subtropen zu den ganzjährig – wenn auch zunächst noch mit deutlichem Wintermaximum – berechneten kühl-gemäßigten Außertropen. WEISCHET (1959) hat anhand der Windeffekte gezeigt, daß sich hier ein scharfer Übergang zwischen dem Gürtel der Vorherrschaft des Subtropenhochs und dem Westwindgürtel vollzieht.

Demgemäß vereinigt das Araukariengebiet in sich klimatische Merkmale beider Zirkulationsgürtel. Im Winterhalbjahr unterliegt es ganz und mit geringen Schwankungen dem zyklonalen Geschehen der südhemisphärischen Westwinddrift, ja, es gehört nach VAN HUSEN (1967) zu dem im Winter am stärksten berechneten Abschnitt der Südanden. Umgekehrt ist das Gebiet im Sommer großen Feuchtigkeitsschwankungen unterworfen, die sich aus dem Alternieren zyklonaler und antizyklonaler Wetterlagen ergeben. Mit einer Häufigkeit von bis zu 13% kann hier als Extremfall in langen Beobachtungszeiträumen ein ganzer Sommermonat regenlos bleiben, weshalb VAN HUSEN diese Zone, deren Äquatorgrenze sie in der Längssenke bei 38° s. Br. ansetzt, die Zone episodischer Sommer-trockenheit genannt hat.

Es ist nicht zu übersehen, daß das Areal der südandinen Araukarie deshalb so klein ist, weil der ihr zugrundeliegende klimatische Übergangsraum nur eine geringe Erstreckung hat. F. W. NEGER erkannte bereits 1897, „daß die Araucarienbestände sich nur da zu voller Herrlichkeit entwickeln“, wo sie zweierlei klimatische Bedingungen vereinigt vorfinden, nämlich bedeutende jährliche Niederschlagsmengen (ca. 2000 bis 3000 mm) einerseits und „zeitweise anhaltende Luft-trockenheit“ andererseits. Als Ausdruck der Anpassung an besagten jahreszeitlichen Gang des Witterungsgeschehens ist die Tatsache zu sehen, daß die östliche Verbreitungsgrenze der Araukarie als eine die nord-südlich verlaufende Wasser- und Klimascheide der Hochkordillere in spitzem Winkel schneidende Gerade erscheint, und daß das Areal auf der argentinischen Seite am weitesten nach Süden reicht²⁾. Auch die topographische Anordnung der Araukarienvorkommen innerhalb des Areals ist aus dem Erfordernis vorübergehender Trockenheit zu verstehen. In den nieder-

²⁾ Vgl. GOLTE (1974) für das entsprechende Verhalten von *Fitzroya cupressoides*, deren Areal mit auffällender Gesetzmäßigkeit südlich an dasjenige von *Araucaria araucana* anschließt.

schlagsreicheren Abschnitten des Areals beschränken sie sich auf gut drainierte und relativ trockene Standorte, wie einerseits Grate, Gipfelkuppen und dgl., und andererseits mehr oder weniger nord-, d. h. sonnenexponierte Hänge. Umgekehrt finden sich Araukarienwälder auf ausgedehnten Hochflächen nur in verhältnismäßig niederschlagsarmen Teilen des Verbreitungsgebietes, z. B. mit Annäherung an die östliche Verbreitungsgrenze gegen die Steppe.

Während der Wintermonate sind die südandinen Araukarienwälder tief verschneit (Photo 3). Der erste Schnee fällt gewöhnlich im April, aber erst ab Mai kann sich eine Dauerschneedecke ausbilden, die zwischen Juni und August ihre größte Mächtigkeit erreicht und dann allmählich zurückgeht. Erst gegen Ende Dezember verschwinden in den Araukarienwäldern die letzten Schneeflecken. Die – infolge der hohen und häufigen Niederschläge – mächtige Schneeanhäufung in den Araukarienwäldern darf nicht zu der Annahme verleiten, daß die Winterkälte hier ähnlich scharf und anhaltend wie in den borealen „Schnee-Wald-Klimaten“ ausgeprägt sei. Zwar sinken die Temperaturen gelegentlich auf -10°C , ja, u. U. sogar auf -20°C ³⁾ ab, doch handelt es sich dabei um Tiefstwerte, die nur durch starke nächtliche Ausstrahlung bei geringer oder fehlender Bewölkung erreicht werden können. Im übrigen aber sind die Wintermonate gerade durch den fast ständig hohen Bewölkungsgrad gekennzeichnet, so daß die Temperaturen nur knapp unter den Gefrierpunkt sinken. Wenn auch bisher keine Messungen aus Araukarienbeständen vorliegen, so lassen die Beobachtungen und Vergleiche mit nahegelegenen Stationen doch darauf schließen, daß selbst in den eigentlichen Wintermonaten die täglichen Maxima Null Grad erreichen bzw. überschreiten. Da andererseits die hohe Schneedecke den Boden vor dem Eindringen des Frostes schützt, muß auch in dieser Jahreszeit mit einem – allerdings gedrosselten und bei strenger Kälte gelegentlich sistierten – Fortgang der Photosynthese bei den Araukarien gerechnet werden, wobei sich positiv für die Stoffbilanz auswirken dürfte, daß mit sinkender Temperatur die Atmung stärker herabgedrückt wird, als die Assimilation. Besonders im Frühjahr (September–November) können bei der bereits häufigeren Wolkenarmut ausgeprägte Frostwechsel auftreten. Doch selbst mitten im Sommer sind in den Araukarienwäldern Frostwechsel möglich.

Das bevorzugte Substrat der Araukarien in der Cordillera de los Andes sind junge vulkanische Lockerprodukte mit unterschiedlichen Anteilen von Aschen,

Sanden, Lapilli und Schlacken (Tab. 1). Das geringe Alter und die relativ niedrigen Temperaturen bedingen einen geringen Verwitterungsgrad, wobei in der Regel ein dunkler, humifizierter Oberboden mit saurer Reaktion ausgebildet ist. Stellenweise aber findet man junge Araukarien auch inmitten nackt die Oberfläche bildenden grob-pyroklastischen Materials. Die Skala reicht vom Rohboden bis zum „jungen Ranker-Andosol“ im Sinne von E. BESOAIN (1969). In der Tonfraktion muß mit Allophan gerechnet werden. Für die Araukarien entscheidend ist die Tatsache, daß diese Böden hohe Wasserdurchlässigkeit mit einem infolge starker Porosität relativ guten Wasserspeichervermögen verbinden. Im Zusammenwirken von hoher Wasserdurchlässigkeit mit hohen Niederschlägen bei mäßigen bis niedrigen Temperaturen und niedrigem pH unterliegen diese Böden, vor allem infolge der reichlichen Durchsickerung während der Schneeschmelze, intensiver Auswaschung. Zugleich ergibt sich eine außerhalb der sommerlichen Trockenphasen gleichmäßige Wasserversorgung der Bäume bei geringen Adsorptionskräften des Bodens, die – wie ich an anderer Stelle (GOLTE, 1974; 1978) dargelegt habe – aufgrund der noch relativ geringen Leistungsfähigkeit des tracheidalen Leitungssystems eine unerläßliche Bedingung für das Gedeihen von Coniferen sind. Das an freiliegenden feinsandig-schluffigen Stellen auffrierende Kammeis zeigt anschaulich die geringe Bindungsstärke des Wassers an den Boden (vgl. HEINE, 1977). Es kann im übrigen als sicher angenommen werden, daß bei sommerlichem Hochdruckwetter – zumal dann, wenn es über längere Zeit anhält – wegen des Zusammenwirkens eines stark erhöhten Dampfdruckgefälles Blatt-Atmosphäre mit der Verknappung des Bodenwassers die Transpiration und damit auch die Assimilation der Araukarien eingeschränkt werden.

Wie die Araukarienwälder der Cordillera de los Andes auf vulkanischen Aschen, so stocken diejenigen der Cordillera de Nahuelbuta auf Granodiorit. Dadurch, daß dieser unter dem Einfluß des Klimas und organischer Säuren zu einer mehr oder weniger mächtigen Grusdecke (Quarz) verwittert, ergibt sich auch hier ein ziemlich grobes Substrat (Tab. 1). Mächtigkeit des Gruses und Humusanteile wechseln in den Beständen sehr stark. Vielfach tritt der nackte Fels oder Grus zutage, während an anderer Stelle, zumal bei starker Verdichtung des Bestandes, eine bis zu einem Dezimeter dicke Rohhumusdecke vorhanden ist. Insgesamt zeigen die Beobachtungen und Analysendaten, daß die Araukarien hier, unbeschadet des anderen Ausgangsmaterials, ähnliche Bedingungen des Bodenwassers vorfinden, wie in der hohen Cordillere.

Araucaria angustifolia

Das Areal der südbrasilianischen Araukarie (Abb. 1) hat, indem es von etwa 18° bis 30° s. Br. reicht, eine wesentlich größere meridionale Erstreckung als das ihrer südandinen Schwester. Das einigermaßen ge-

³⁾ HUECK (1966) gibt an, daß im argentinischen Teil des Areals Minima von bis zu -20°C gemessen wurden. Doch auch im chilenischen Teil kommen solche vor, wurden doch im ungewöhnlich kalten Winter 1974 an der in 900 m unweit von ausgedehnten Araukarienbeständen gelegenen Station Lonquimay (Abb. 6) Temperaturen von -20° und -22°C registriert (n. „El Diario Austral“, Temuco, vom 21. 7. 1974).

Tabelle 1: Analysen von Bodenproben aus Beständen von *Araucaria araucana* (A, B, C) und *Araucaria angustifolia* (D, E)
 Analysis of soil samples from stands of *Araucaria araucana* (A, B, C) and *Araucaria angustifolia* (D, E, F)

Probe	Tiefe cm	Farbe (Munsell Soil Color Charts)		Anteil der Kornfraktionen in % des Feinbodens					Org. Subst. %	pH	
				2-0,63 mm	0,63-0,2 mm	0,2-0,063 mm	60-2 μ	< 2 μ		nKCl	H ₂ O
A ₁	5	10 YR ² / ₁	black	7,5	28,0	28,9	28,6	7,0*	5,7	5,0	5,3
A ₂	30	10 YR ³ / ₂	very dark grayish brown	13,8	27,0	25,9	28,9	4,4*	4,9	5,3	6,3
B ₁	5	10 YR ³ / ₁	very dark gray	20,8	29,5	22,3	17,3	10,1*	5,3	4,4	5,4
B ₂	30	10 YR ³ / ₃	dark brown	36,3	42,4	14,3	4,8	2,2*	1,6	5,2	5,5
C ₁	5	10 YR ³ / ₁	very dark gray	36,6	21,3	13,6	21,3	7,2	5,6	4,0	4,9
C ₂	20	10 YR ³ / ₂	very dark grayish brown	39,2	22,6	14,3	18,5	5,4	5,0	4,0	5,0
D ₁	5	10 YR ³ / ₄	dark yellowish brown	6,2	11,7	14,5	38,0	29,6	5,4	3,4	3,6
D ₂	40	10 YR ³ / ₃	dark brown	2,3	7,1	9,9	29,1	51,6	2,8	3,9	4,4
E ₁	5	5 YR ² / ₂	dark reddish brown	4,7	15,0	16,9	37,4	26,0	5,7	4,3	4,9
E ₂	40	5 YR ³ / ₃	dark reddish brown	0,4	0,6	1,0	15,1	82,9	4,2	4,0	4,2

A – Bestand von *Araucaria araucana*, Cordillera de las Raices (Chile), 1300 m, pyroklastisches Material

B – Bestand von *Araucaria araucana*, Osthang des Vulkans Llama (Chile), 1350 m, pyroklastisches Material (Basalt)

C – Bestand von *Araucaria araucana*, Piedra del Aguila, Cordillera de Nahuelbuta (Chile), 1400 m, Granodiorit

D – Bestand von *Araucaria angustifolia*, Westabfall des Küstengebirges östl. von Curitiba/Paraná, 1000 m, Kristallin

E – Bestand von *Araucaria angustifolia*, bei Sete Quedas im W des Staates Paraná, 900 m, basische Lava (Trapp)

*) Nach BESOAIN (1969) sind Korngrößenbestimmungen bei Andosolen mit den üblichen Dispergierungsmitteln (benutzt wurde Na₄P₂O₇) problematisch, weil die feineren Partikel sich zu Aggregaten von der Größe des Grobschluffes oder des Sandes zusammenschließen können, so daß der Tongehalt zu gering erscheint.

Die Analysen wurden (ausgenommen die Farbbestimmungen) von Frau E. Marchal, Geographisches Institut der Universität Bonn, durchgeführt. Ihr möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken.

geschlossene Verbreitungsgebiet allerdings beschränkt sich auf die sog. Planaltos der Staaten Paraná, Santa Catarina und Rio Grande do Sul, wo sie in Höhen oberhalb 500 m bis über 1000 m gedeiht. Weiter nördlich, bei den isolierten Beständen in den Staaten São Paulo, Minas Gerais und Rio de Janeiro steigt die Untergrenze deutlich an, so etwa bei Campos do Jordão und am Itatiaia auf 1400–1600 m (HUECK, 1952 a; 1966; MATTOS, 1972).

Die Nordgrenze der geschlossenen Verbreitung markiert die – hier etwa mit dem Wendekreis zusammenfallende – Tropengrenze, die wir mit H. VON WISSMANN (1948) als Frost- und Wärmemangelgrenze definieren. Das Araukariengebiet verzeichnet von April bis September im Mittel etwa 5–15 Frostnächte (NIMER, 1971; RATISBONNA, 1976). Ein Verbreitungskärtchen der Frostwechseltage bei RATISBONNA läßt erkennen, daß die Araukarie auch nur so weit äquatorwärts vordringt, wie Fröste vorkommen. In längeren Beobachtungszeiträumen können je nach Höhenlage und Topographie absolute Minima bis unter –10° C erreicht werden. Häufigkeit und Stärke der Fröste nehmen auf den Planaltos nach S und SE zu und erreichen ihr Maximum im Gebiet von Lajes–Vacaria–

São Joaquim (Santa Catarina und Rio Grande do Sul). Die Ergebnisse forstlicher Versuche mit Sämlingen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet lassen darauf schließen, daß bei *A. angustifolia* Rassen (Ökotypen) ausgebildet sind, die sich u. a. durch ihren Grad der Frostresistenz unterscheiden (GURGEL & GURGEL, 1965).

Rauhreif (geada branca) ist im Winter häufig und tritt in höheren Lagen sogar während des Frühjahrs und Herbstes auf. Seltener, aber im größten Teil des Verbreitungsgebietes durchaus möglich, sind Schneefälle. Die häufigsten und stärksten Schneefälle verzeichnen wiederum die Araukarienwälder im Raum Lajes–Vacaria–São Joaquim. Dort schneit es im Mittel an 3–5 Tagen des Jahres (Juni–August) (NIMER, 1971), und es sind schon Schneemächtigkeiten von 60 cm, ja 80 cm gemessen worden (KNOCH, 1930; MATTOS, 1972). Mit starker Kälte verbundene Schneefälle vom 26.–31. Juli 1858 ließen in diesem Gebiet eine 14 Tage anhaltende Schneedecke entstehen. Mögen auch im übrigen Verbreitungsgebiet die Schneefälle seltener sein, so zeigen sie doch deutlich den außertropischen Akzent des südbrasilianischen Klimas.

Die genannte Nordgrenze der einigermaßen geschlossenen Verbreitung verläuft quer durch den Staat

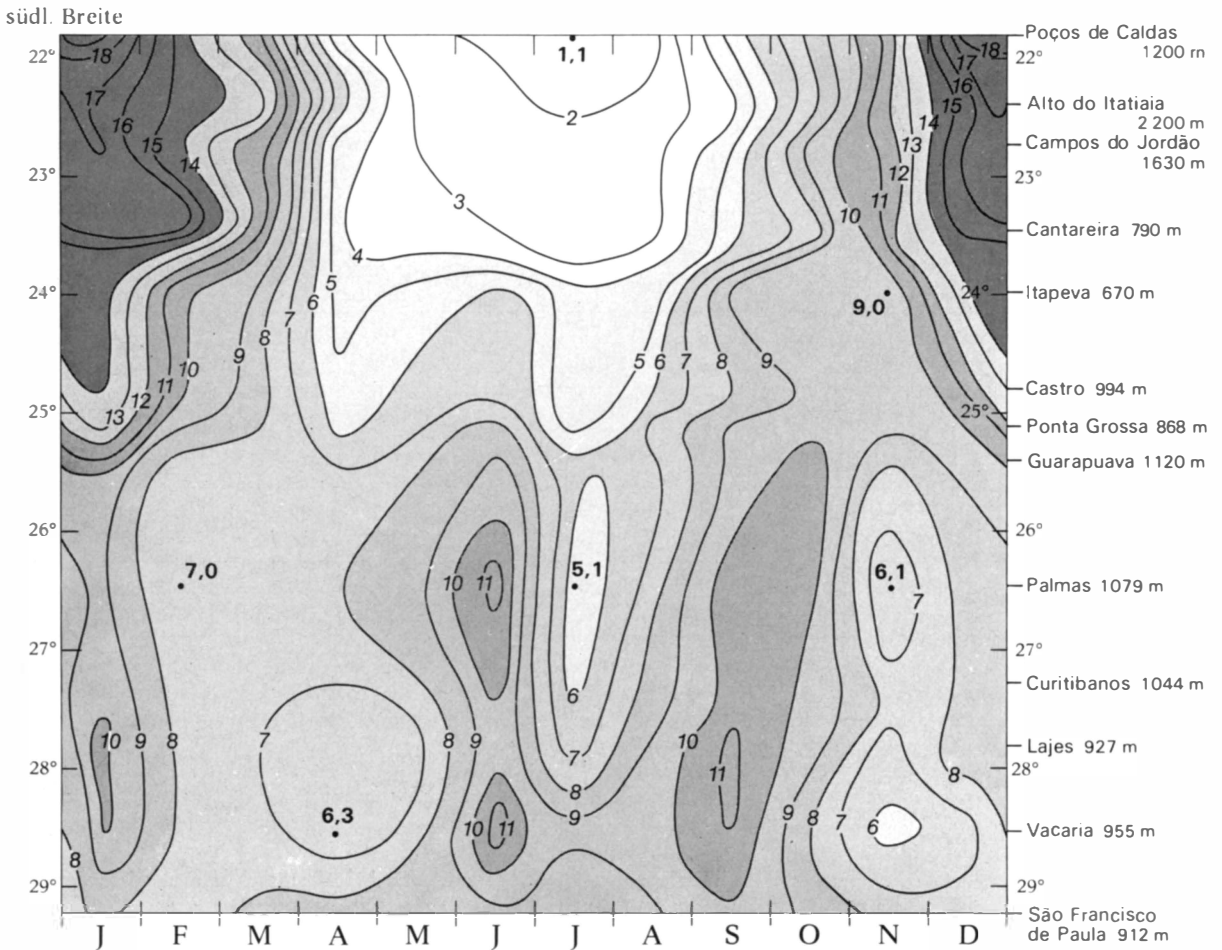


Abb. 3: Die jahreszeitliche Verteilung des Niederschlags in der Araukarienregion Südbraziliens, dargestellt in Prozent der Jahressumme entlang einem Stationenschnitt zwischen 22° und 29° s. Br.

The seasonal distribution of precipitation in the Araucaria region of southern Brazil, presented as percentages of the annual total along a cross section of stations between 22° and 29° South

Paraná. Dessen Südhälfte ist von ausgedehnten Araukarienbeständen eingenommen, während Nordparaná zur Kaffeezone gehört (MAACK, 1950). Ist das Kaffeebäumchen ein besonders empfindlicher Indikator für das noch frostfreie bzw. – wie sich zuletzt im Juli 1975 an großen Frostschäden in den nordparanaenser Kaffeepflanzungen zeigte – eben doch leicht frostgefährdete Randtropenlima (vgl. v. WISSMANN, 1948), so zeigt umgekehrt die Araukarie eine Bindung an die akzentuierte winterliche Abkühlung, was noch dadurch unterstrichen wird, daß sie mit Annäherung an ihre Nord- und Untergrenze Kaltluftgleitlinien wie Täler und Mulden besiedelt (MAACK, 1948). BRINO & TROPPEMAYR (1971) haben gezeigt, daß auch das Gebiet des Staates São Paulo thermisch noch durchaus subtropischen Charakter besitzt, und zwar sowohl hinsichtlich der Jahresschwankung (6–8° C), als auch hinsichtlich der interdiurnen Veränderlichkeit der Temperatur

in den Wintermonaten. NIMER (1971) schließlich stellte bei seiner Analyse des südbrazilianischen Klimas fest, daß die Araukarie diejenigen Gebiete besiedelt, in denen die Mitteltemperatur mindestens eines Wintermonats 13° C nicht übersteigt.

Die für das südbrazilianische Araukariengebiet charakteristische winterliche Abkühlung ist eine Folge häufiger Kaltlufteinbrüche der Polarfront. Deren ganzjährige Wirksamkeit über der Region gibt dem südbrazilianischen Klima seine auch hinsichtlich der Niederschläge außertropischen Züge. Diese werden vor allem im Jahresgang erkennbar. Um diesen zum Ausdruck zu bringen, habe ich in einem Stationenschnitt (Abb. 3), der von 22° bis 29° s. Br. durch das Araukariengebiet verläuft, die Veränderung des prozentualen Anteils der monatlichen Niederschläge an der Jahressumme dargestellt. Dieser Schnitt läßt deutlich die hygrische Stellung von *A. angustifolia* erkennen.

Tabelle 2: Gegenüberstellung des Niederschlagsganges von Campos do Jordão (22° 44' s. Br., 45° 34' w. L.; 1630 m) und Lonquimay (38° 26' s. Br., 71° 15' w. L.; 900 m)

Contrasting of the course of precipitation at Campos do Jordão (22° 44' S, 45° 34' W; 1630 m) and Lonquimay (38° 26' S, 71° 15' W; 900 m)

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Jahr
Campos do Jordão	Niederschlag in mm	*285	*236	185	81	50	**48	**42	**44	81	154	190	*275	1671
	%	17,1	14,1	11,1	4,8	3,0	2,9	2,5	2,6	4,8	9,2	11,4	16,5	100
Lonquimay	Niederschlag in mm	**37	**49	89	124	*281	*331	*298	236	161	103	87	**69	1865
	%	2,0	2,6	4,8	6,6	15,1	17,7	16,0	12,7	8,6	5,5	4,7	3,7	100

* die drei niederschlagsreichsten Monate
 ** die drei niederschlagsärmsten Monate

Es zeigt sich nämlich, wie auch der großräumigen Übersicht bei R. SCHRÖDER (1958) zu entnehmen ist, daß sie ebenso wie ihre südandine Schwester einen ausgesprochenen Übergangsbereich der Niederschläge besiedelt, mit dem Unterschied, daß er und damit auch das Areal dieser Araukarie von wesentlich größerer Ausdehnung sind. So, wie in den Südanden das Verbreitungsgebiet von *A. araucana* im Grenzbereich des periodisch s o m m e r trockenen Klimas der Subtropen endet, so endet dasjenige von *A. angustifolia* im Übergang zum periodisch w i n t e r trockenen Klima der Randtropen. Die Niederschlagsverteilung im nördlichen Teil des Areals von *A. angustifolia* stellt die genaue jahreszeitliche Umkehrung des im Gebiet von *A. araucana* herrschenden Niederschlagsganges dar (Tab. 2). 50% der jährlichen Niederschläge konzentrieren sich etwa an der Station Lonquimay auf die drei Wintermonate Mai–Juli (Sommermonate Dezember–Februar: 8,3%), an der Station Campos do Jordão auf die drei Sommermonate Dezember–Februar (Wintermonate Juni–August: 8,0%).

Die jahreszeitliche Niederschlagsverteilung im südlichen Brasilien ist das Ergebnis einer Wechselwirkung der tropischen und der außertropischen Zirkulation und steht in Zusammenhang mit dem quasistationären Höhentrog, der sich vom Südatlantik in Richtung auf die südamerikanische Ostküste erstreckt (vgl. FLOHN, 1975). Bereits die für rand- bis subtropische Verhältnisse auffallend hohen Sommerniederschläge in der nördlichen Hälfte des Verbreitungsgebietes von *A. angustifolia* werden nur aus dieser Wechselwirkung verständlich. Die in dieser Jahreszeit besonders ausgeprägte Ortsfestigkeit der Polarfront (NIMER, 1971) führt zu einer Verstärkung und polwärtigen Ausweitung des tropisch-konvektiven Geschehens. Die Niederschläge der Monate Dezember–März zeigen eine starke Konzentration in den Nachmittagsstunden und werden dann meist von Gewittern begleitet (vgl. SIEGEL, 1904 u. 1911). Im Winter ist Südbrasilien einem charakteristischen Witterungswechsel ausgesetzt (vgl. NIMER, 1971). Das von der Herrschaft des atlantischen

Subtropenhochs geprägte stabile Wetter wird – mit polwärts zunehmender Häufigkeit – immer wieder von instabilem Wetter mit mehr oder weniger starken Regenfällen (z. T. mit Gewittern) abgelöst, welche den Durchzug einer Kaltfront polaren Ursprungs begleiten. Zusammenfassend läßt sich die in Abb. 3 dargestellte raum-zeitliche Niederschlagsverteilung wie folgt charakterisieren. Im Sommerhalbjahr kommt es – und zwar mit p o l w ä r t s abnehmender Häufigkeit und Intensität – durch besagtes Zusammenwirken zu ergiebigen Niederschlägen vorwiegend konvektiven Typs, während im Winterhalbjahr – mit ä q u a t o r w ä r t s abnehmender Häufigkeit und Intensität – außertropische Zyklonalniederschläge auftreten. In diesem Zusammenhang ist aufschlußreich, daß die von A. BREUER (1974) mittels Interpretation von Wetter-satellitenbildern konstruierte Jahres-Gleichgewichtslinie zwischen cumuliformer und stratiformer Bewölkung – erstere für das tropisch-konvektive, letztere für das außertropisch-advective Witterungsgeschehen kennzeichnend – mitten durch die Araukarienregion verläuft, während die entsprechenden Linien für Winter- und Sommerhalbjahr gegen den Nord- bzw. Südrand derselben tendieren (Abb. 4). Beim Fortschreiten gegen die südliche Grenze der Araukarienregion verschiebt sich also der Schwerpunkt der Niederschläge allmählich zugunsten der außertropischen Komponente, so daß sich in Santa Catarina und Rio Grande do Sul eine deutliche Tendenz zum Wintermaximum abzeichnet (Abb. 3). In der gleichen Richtung macht sich, wie wir gesehen haben, auch eine zunehmende Häufigkeit und Intensität von Frösten und Schneefällen bemerkbar. *Damit aber nähern sich die Wachstumsbedingungen von A. angustifolia hygrisch und thermisch denjenigen von A. araucana.*

Zwar kommt es durch das Ineinandergreifen von tropischer und außertropischer Zirkulation im südbrasilianischen Araukariengebiet nicht zu periodischer Trockenheit, es handelt sich aber dennoch nicht – zu welcher Annahme auch die recht hohen mittleren Jahressummen der Niederschläge (1400–2500 mm) ver-

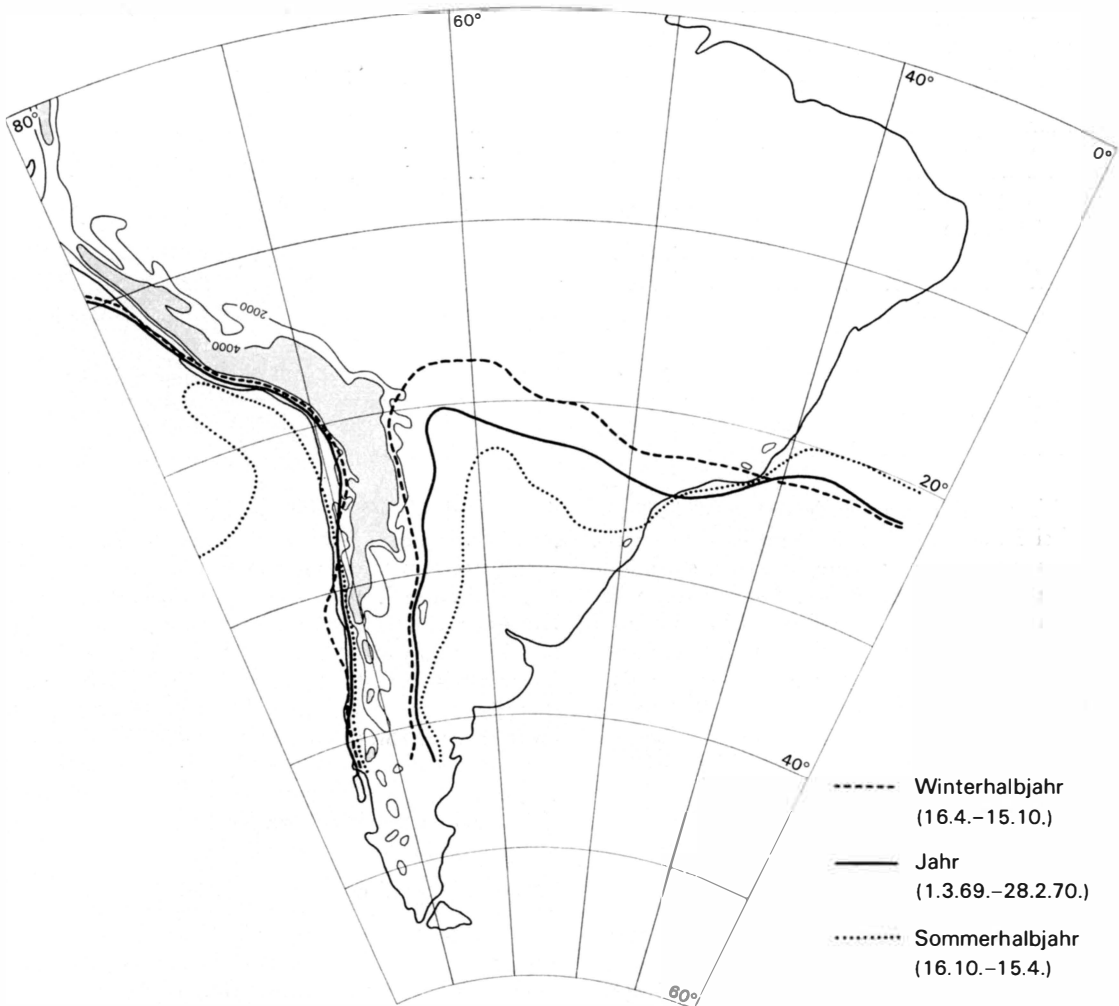


Abb. 4: Der Verlauf der Gleichgewichtslinie zwischen cumuliformer und stratiformer Bewölkung über dem südhemisphärischen Südamerika (nach BREUER 1974)

The course of the equilibrium line between cumuliform and stratiform cloud over the southern hemisphere in South America (after BREUER 1974)

leiten könnten – um ein im strengen Sinne immerfeuchtes Klima⁴). Trotz der vor allem im südlichen Abschnitt komplizierten jahreszeitlichen Niederschlagsverteilung treten im gesamten Areal jahreszeitlich gehäuft trockene Phasen (Abb. 5) mit anhaltendem Strahlungswetter auf, die auch in den langjährigen Mittelwerten relativ niederschlagsreiche und relativ niederschlagsarme Monate erkennen lassen. Die Trockenheit hat, wie bei *A. araucana*, einen episodischen Charakter. Das in längeren Beobachtungszeiträumen

⁴) Dies wird beispielsweise von BACKES (1973, 208) übersehen – und führt konsequenterweise zu Fehldeutungen –, wenn er schreibt: „Der Araukarienwald gedeiht in einem Gebiet, in dem im Mittel mehr als 1500 mm Niederschlag fallen, gleichmäßig über das Jahr verteilt. Offensichtlich leidet diese Vegetation nicht unter Wassermangel ...“ (Übersetzung GOLTE).

mögliche Extrem ist auch hier, und zwar vornehmlich in den randtropischen Teilen des Areals, etwa einmonatige Regenlosigkeit. Daß es tatsächlich auf diesen kleinen Unterschied gegenüber einem immerfeuchten Klima ankommt, läßt sich leicht aus der Verbreitung von *A. angustifolia* ablesen. Diese hält nämlich auf der ganzen Länge ihres Verbreitungsgebietes einen deutlichen Abstand (etwa 10–40 km) zur Küste (vgl. HUECK, 1966; MATTOS, 1972), ein Phänomen, das so auffällig ist, daß es in der Redensart „o pinheiro não quer ver o mar“ (die Araukarie will das Meer nicht sehen) seinen Ausdruck gefunden hat. Die Araukarie geht nicht über den Westabfall der Randserra, des Küstengebirges, hinaus. Die meerwärtigen Hänge sind außerordentlich stark (3000–4500 mm) und selbst im Monat des Minimums reichlich beregnet (MAACK, 1969). Unter dem Einfluß des warmen Brasilstromes fehlt

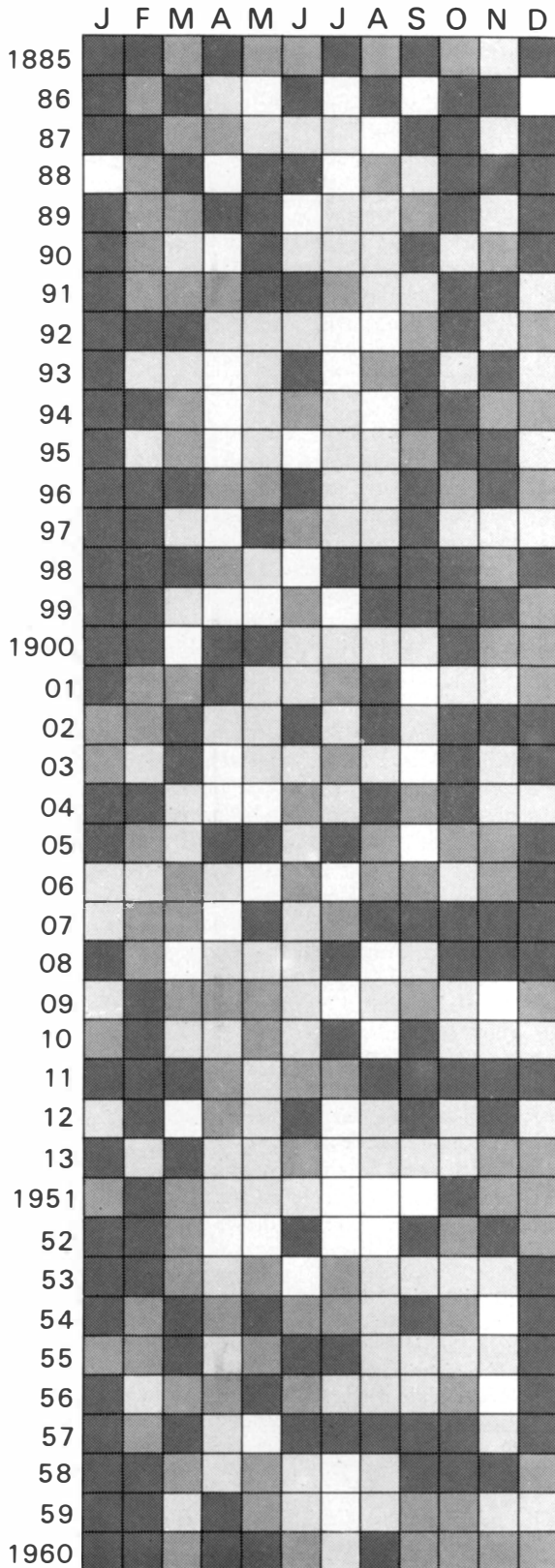






Abb. 5: Die Verteilung humider und arider Monate an der im Araukarienwaldgebiet Südbrasilens gelegenen Station Curitiba (25° 26' S, 49° 14' W, 949 m ü. NN) in den Jahren 1885 bis 1913 und 1951 bis 1960

The distribution of humid and arid months at the Curitiba station, situated in the Araucaria forest region of southern Brazil (25° 26' S, 49° 14' W, 949 m above sea-level) in the years 1885 to 1913 and 1951 to 1960

-  $i < 20$ (arid)
-  $i = 20$ bis 40 (humid)
-  $i = 40$ bis 60 (perhumid)
-  $i > 60$ (extrem humid)

Stationswerte nach F. Siegel (Meteorol. Zeitschrift 1904–1914) und World Weather Records 1951–1960.

Humidität bzw. Aridität errechnet nach der Formel von de Martonne/Lauer:

$$i = \frac{12n}{t + 10}, \text{ worin } n \text{ der Monatsniederschlag,}$$

t die Monatsmitteltemperatur ist und ein Index $i = 20$ der Penk'schen Trockengrenze entspricht

ihnen auch die für das Binnenhochland charakteristische winterliche Abkühlung. Auch diese Araukarie, wenn gleich während eines großen Teils des Jahres auf hohe Feuchtigkeit angewiesen, meidet also in auffälliger Weise Gebiete, die wirklich ganzjährig feucht sind.

Die eigenartige hygri sche Stellung des Araukarienwaldes zwischen periodischer Trockenheit einerseits und (annähernd) ganzjähriger Feuchtigkeit andererseits macht verständlich, daß wir darin sowohl sclerophyllen, also entschieden dürreresistenten Holzgewächsen⁵⁾, als auch ausgeprägt hygrophilen Pflanzen begegnen. Zu den ersteren gehören beispielsweise mit Arten von *Cryptocarya*, *Lithraea* und *Quillaja* auch Vertreter jener Gattungen, die zugleich die wichtigsten Bestandteile der mittelchilenischen Hartlaubformation stellen. Hingegen gehören die im Unterstand von *A. angustifolia* gedeihenden Baumfarne *Alsophila elegans* und *Dicksonia sellowiana* der äußerst hygrophilen Familie der Cyatheaceen an, die hier die Grenze ihrer Existenzbedingungen erreicht (GOLTE, 1976). In den Araukarienwäldern der Südan den fehlen zwar wegen des ausgeprägten, schneereichen Winters Baumfarne völlig und auch krautige Farne weitgehend⁶⁾, doch reicht dort jedenfalls in der unteren montanen Stufe der Luvseite des Küstenberglandes mit *Lophosoria* (= *Alsophila*) *quadripinnata* eine Cyatheacee aus den südlichen Feuchtwäldern bis 37° s. Br., findet also in etwa gleicher Breite wie *A. araucana* ihre Trockengrenze. In den dortigen Araukarienwäldern selbst ist ein Bärlapp (*Lycopodium magellanicum*) anzutreffen, der unter der Schneedecke überwintern kann und mittels unterirdischer Ausläufer die Fähigkeit zu vegetativer Vermehrung besitzt (Photo 4).

Entsprechend der gleichsam auf die Tropengrenze geschobenen klimatischen Stellung der südbrasilianischen Araukarienregion kommen in der dortigen Flora Taxa tropisch-subtropischer Verbreitung mit solchen der gemäßigten Zone zusammen. Besonders eindrucksvoll tritt das tropisch-subtropische Element im Araukarienwald in Gestalt der hochstämmigen Palme

⁵⁾ Auch BACKES (1973) konstatiert – im Anschluß an LINDMAN (1906) – die Anwesenheit zahlreicher Arten mit sclerophyller Blattstruktur im Araukarienwald. Da er jedoch das jahreszeitlich gehäufte Auftreten von Trockenphasen mit entsprechender Belastung des Wasserhaushalts der Pflanzen übersieht (s. Anm. 4), versucht er, die Sclerophyllie als durch die Nährstoffarmut des Bodens bedingte Mangelerscheinung zu deuten, wobei er wiederum unberücksichtigt läßt, daß der – von ihm wohl zutreffend beschriebene – Chemismus des Bodens mit Eigenschaften wie relativ geringer Wasserkapazität und hoher Wasserdurchlässigkeit einhergeht, die in Zeiten verringerter Niederschlagshäufigkeit zusammen mit den gesteigerten Sättigungsdefiziten der Atmosphäre einen Schutz der Pflanze gegen übermäßigen Wasserverlust erforderlich machen.

⁶⁾ Im Araukarienwald der Cord. de Nahuelbuta fand ich ein Expl. von *Pleurosorus papaverifolius* (*Aspleniaceae*), der wie die beiden anderen Arten der Gattung in Spanien bzw. Australien und Neuseeland ein ausgesprochen xerophytischer Felsenfarn ist.

Arecastrum romanzoffianum (Photo 5) in Erscheinung. Ein weiterer Vertreter dieses Elements ist *Cedrela fissilis* (*Meliaceae*), die von Pará bis Rio Grande do Sul vorkommt. Die Gattungen *Tibouchina*, *Leandra* und *Miconia*, die in der Strauchschicht der Araukarienwälder gedeihen, gehören zu der tropischen Familie der Melastomataceen. *Ocotea* und *Nectandra*, von denen mehrere Spezies mit der Araukarie vorkommen, sind artenreiche Lauraceengattungen tropisch-subtropischer Verbreitung. Den tropisch-subtropischen Begleitern stehen ausgesprochene Antarktiker gegenüber, zu denen außer der Araukarie selbst Gattungen wie *Podocarpus*, *Drimys*, *Weinmannia*, *Escallonia*, *Roupala* und *Fuchsia* zu rechnen sind (vgl. RAMBO, 1951).

Trotz unterschiedlicher Ausgangsgesteine weisen die Böden der südbrasilianischen Araukarie klimatisch bedingte gemeinsame Merkmale auf, mit denen sie auch den oben herausgestellten Eigenschaften der Böden in den südandinen Araukarienbeständen voll entsprechen. Im Gegensatz zu diesen letzteren sind sie das Produkt einer intensiven hydrolytischen Verwitterung mit reichlicher Tonbildung (Tab. 1). Infolge Anreicherung von Eisenoxiden und -hydroxyden herrschen gelblich-rote bis rötlich-gelbe Farben vor, wobei die Tendenz zur Rotfärbung (terra roxa) auf den weitverbreiteten basischen Deckenergüssen triassisch-jurassischen Alters besonders stark ist (vgl. MAACK, 1948). Tatsächlich erinnern diese Böden, die aufgrund vorgenannter Eigenschaft und der starken Tonverlagerung (Tab. 1) den „Red-Yellow Podzolic Soils“⁷⁾ zuzurechnen sind, mit ihrem hohen Grad chemischer Verwitterung, ihrer Tiefgründigkeit, der hohen Porosität und Permeabilität sowie ihrer geringen Basensättigung und Austauschkapazität⁸⁾ an rötlich gefärbte Tropenböden (Latosole), sie unterscheiden sich von diesen aber vor allem durch die – eher für außertropische Verhältnisse typische – Anreicherung unvollständig zersetzter Pflanzenreste im Oberboden (vgl. HUECK, 1966). Der hohe Säuregrad (Tab. 1) intensiviert die – infolge der hohen Niederschläge ohnehin vorhandene – Tendenz zu Durchschlammung und Basenverarmung und dürfte verhindern, daß es während der jahreszeitlich gehäuft auftretenden Trockenphasen zu einer Umkehrung dieser Tendenz kommt⁹⁾.

⁷⁾ Nach GANSEN (1974) ist dieser Bodentyp kennzeichnend für die subtropischen Ostseiten der Kontinente. Die Böden zeigen teils mehr Tendenz zur Lessivierung, teils mehr zur Podsolierung und weisen vorherrschend Zweischicht-Tonminerale auf.

⁸⁾ Wenn auch in den brasilianischen Südstaaten die Böden ehemaliger Araukarienwälder weithin in Kultur genommen sind, so gelten sie doch allgemein als landwirtschaftlich von minderer Qualität (vgl. OLIVEIRA 1962; BACKES 1973).

⁹⁾ Gerade für das nördlich an die Araukarienregion anschließende zentralbrasilianische Gebiet der „campos cerrados“ sind nach MAACK (1948) als Folge des wechselfeuchten Klimas Laterite und limonitische Bodenverkrustungen typisch.



Photo 5: Hochstämmige Palme (*Arecastrum romanzoffianum*) im Araukarienwald bei Coronel Vivida im Staate Paraná (Südbrasilien), 700 m 27. 8. 1975

Tall palm tree (*Arecastrum romanzoffianum*) in the Araucaria forest near Coronel Vivida in the Paraná State (southern Brazil), 700 m 27. 8. 1975

Photo 6: Wipfel einer jungen *Araucaria araucana* mit den Knospen einer neuen Etage von Seitenzweigen 20. 9. 1974

Top of a young *Araucaria araucana* with the buds of a new storey of side branches 20. 9. 1974

Zusammenfassender Vergleich und Deutung

Araucaria araucana und *Araucaria angustifolia* gedeihen unter Klimaten, innerhalb deren – bei insgesamt hohen und mit einer mittleren jährlichen Abweichung von 15–20% wenig variablen Niederschlagssummen – sehr feuchte Jahreszeiten mit solchen alternieren, die – ohne daß es dabei zu echter periodischer, d. h. regelmäßig einen Monat oder gar länger anhaltender Regenlosigkeit käme – recht unregelmäßige Niederschläge und eine Häufung trockener, strahlungsreicher Witterungsabschnitte aufweisen. Bezogen auf die thermischen Jahreszeiten verhalten sich die hygrischen Jahreszeiten in beiden Gebieten (das südliche Verbreitungsgebiet von *A. angustifolia* ausgenommen) invers: hier – in den Südanden – episodische Sommertrockenheit, dort – in Südbrasilien – episodische Wintertrockenheit. Daß aber diese jahreszeitliche Umkehrung für das Gedeihen der Araukarien letztlich von untergeordneter Bedeutung ist, können wir daraus

schließen, daß sie sich bereits innerhalb des Verbreitungsgebietes der südbrasilianischen Art deutlich abzeichnet (Abb. 3). Die angeführten Übereinstimmungen hängen aufs engste mit der auffallenden Tatsache zusammen, daß beide Arten mit ihrer jeweiligen Verbreitung entscheidende dynamische Klimagrenzen gleichsam „verhüllen“, im Falle von *A. araucana* diejenige zwischen Subtropen und (kühlgemäßigten) Außertropen, im Falle von *A. angustifolia* die zwischen Subtropen und Tropen.

Die Böden in beiden Araukariengebieten schließlich stimmen darin überein, daß sie bei kurzfristig aufeinanderfolgenden Niederschlägen bzw. gleichmäßiger Durchsickerung aus abtauender Schneedecke und folglich hohem Sättigungsgrad reichlich Wasser schwacher adsorptiver Bindung an die Bäume abgeben, bei anhaltender Regenlosigkeit oder spärlichen Niederschlägen aber wegen geringer aufwärts gerichteter Nachleitung zu Wassermangel neigen und daher – zusammen mit dem erhöhten Dampfdruckgefälle Blatt-Atmo-

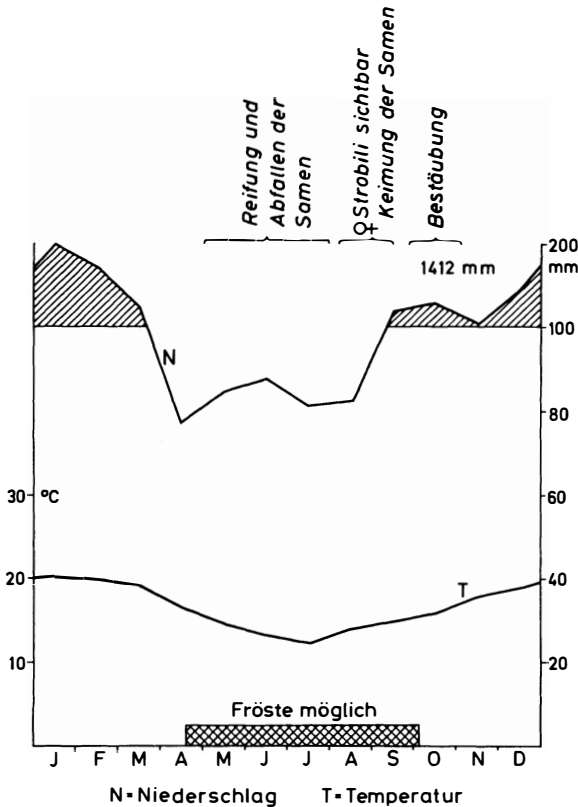


Abb. 6: Jahreszeitlicher Gang des Klimas (Station Curitiba 25° 26' s. Br., 49° 14' w. L.; 949 m) und reproduktiver Zyklus bei *Araucaria angustifolia* (die angegebenen Zeiten gelten etwa für den mittleren Abschnitt des Verbreitungsgebietes)

Seasonal course of the climate (station Curitiba 25° 26' s, 49° 14' w; 949 m) and reproductive cycle of *Araucaria angustifolia* (the periods indicated apply approximately to the central section of the distribution area)

sphäre – zu einer allmählichen Einschränkung der Transpiration, mithin auch der Assimilation, zwingen.

Demnach verbleibt die Frage: was bedeuten diese auffallenden Übereinstimmungen? Welche Anpassungen der Bäume verbergen sich dahinter? Liegt bei der Gattung *Araucaria* ein endogener Wachstumsrhythmus vor, der im einen wie im anderen Falle mit dem exogenen Rhythmus des Klimas gleichgeschaltet ist? Die prächtigen Schirme, welche die assimilierenden Organe der ausgewachsenen Bäume stets aus dem übrigen Kronendach heraus ans Licht „halten“ und den wechselnden Zuständen der Atmosphäre exponieren, lassen erkennen, daß beide Araukarien unbeschadet ihrer insgesamt hohen Feuchtigkeitsansprüche die zeitweilige Trockenheit nicht nur nicht meiden, sondern im Gegenteil brauchen. Vermöge ihrer ausgeprägten Hartlaubigkeit (Sclerophyllie) sind sie auch imstande, unter mehr oder weniger starker Drosselung

des Gaswechsels die bei intensiver Strahlung und trockener, bewegter Luft möglichen Wasserverluste auf ein Minimum zu beschränken und die Hydratur ihres Protoplasmas aufrechtzuerhalten (Photo 6). Der jahreszeitlichen Verschlechterung der hygrischen Bedingungen sind die Araukarien aber noch auf eine andere, ebenso sichtbare wie unauffällige Weise angepaßt, nämlich durch die Samenbildung (Gymnospermie) (vgl. GOLTE, 1978).

Diese Anpassung wird nur verständlich, wenn man sich auf die Tatsache besinnt, daß die Samenbildung phylogenetisch eine Fortentwicklung des heteromorphen und heteroökologischen Generationswechsels der Pteridophyten darstellt (vgl. ZIMMERMANN, 1969; W. TROLL, 1973). Bei diesen letzteren durchläuft die Ontogenie noch zwei selbständige Generationen, eine geschlechtliche (Gametophyt) und eine ungeschlechtliche (Sporophyt). Das, was uns als Samenpflanze entgegentritt, ist der Sporophyt, der den einst selbständigen Gametophyten unter starker Reduktion gleichsam in seine Obhut genommen hat. Der für die Araukarien – wie für die Gymnospermen überhaupt – entscheidende Umstand besteht demnach darin, daß die Megaspore im Megasporangium am Sporophyten verbleibt, und hier sich die Entwicklung des Gametophyten von der Keimung bis hin zur Hervorbringung des Embryos, d. h. des neuen Sporophyten, vollzieht. Wenn auf diese Weise in der Samenbildung die geschlechtliche Generation scheinbar aufgehoben wird, dann deshalb, weil diese zur Entwicklung auf gleichmäßig hohe Feuchtigkeit und für die Verschmelzung der Gameten auf freies Wasser angewiesen ist. Der ökologische Sinn der Gymnospermie besteht also in der Überbrückung der für den Gametophyten ungünstigen, d. h. trockenen Jahreszeit.

Diese ökologische Funktion der Samenbildung nun ist an der Entwicklungsperiodizität beider Araukarien abzulesen. Betrachten wir zunächst *A. angustifolia* (Abb. 6). Sie ist – wie das Genus allgemein – diözisch. Die weiblichen Blütenstände, die sich an der Spitze junger Seitenzweige bilden, erscheinen etwa im August, d. h. zeitig im Frühjahr. Gleichzeitig reifen die männlichen Strobili heran, und ab Ende September, hauptsächlich im Oktober, findet die Bestäubung statt (vgl. TESDORFF, 1956; SHIMOYA, 1962). Die Entwicklung des Zapfens zieht sich über zwei Vegetationsperioden hin, d. h. zwischen dem Erscheinen des weiblichen Blütenstandes und der Freisetzung der Samen vergehen etwa 20–22 Monate¹⁰). Der Zapfen (pinha) besteht aus mehreren Hundert spiralig der Achse inserierten Schuppenkomplexen (Verwachsung von Deck- und Samenschuppe), von denen freilich nur ein kleiner

¹⁰ Vgl. HUECK (1966). SHIMOYA (1962) gelangte bei seinen Untersuchungen an Araukarien in Viçosa (Minas Gerais) zu der Auffassung, daß vom Erscheinen der Fruchtblätter bis zum fertigen Samen drei Jahre und 10 Monate vergehen.



Photo 7: Reifer, noch unzerfallener Zapfen (links) von *Araucaria araucana* (Durchmesser etwa 17 cm) und zerfallener Zapfen mit (unten) liegenden Schuppenkomplexen und (rechts) der Zapfenachse. Auf der letzteren sind die Narben der spiralig inserierten Schuppenkomplexe zu erkennen. Photo: RAINER SIEVERDING, März 1967

Ripe but as yet undisintegrated cone (left hand) of *Araucaria araucana* (about 17 cm in diameter) and a disintegrated cone with flat scale complexe (below) and (on the right) cone axis. On the latter the scars of the spirally-inserted scale complexes are recognizable (photo: RAINER SIEVERDING, March 1967)

Teil keimfähige Samen (pinhões) enthält (Photo 7). Während der letzten sommerlichen Wachstumsperiode schwillt die „pinha“ zu einem mächtigen, annähernd kugeligen Gebilde von bis zu 20 cm Durchmesser und 4,1 kg Gewicht¹¹⁾ an.

Die abschließende Reifung des Zapfens vollzieht sich im Übergang zu der für das Wachstum ungünstigen, d. h. durch häufig trockene Witterung und niedrige Temperaturen mit gelegentlichen Frösten gekennzeichneten Jahreszeit. Sicheres Zeichen für eine reife „pinha“ ist die an ihrer Oberfläche fleckenartig sichtbare Braunfärbung der keimfähige Samen enthaltenden Schuppenkomplexe. Die Reifung endet in den Monaten Mai bis Juli, hauptsächlich im Juni, mit der Freisetzung der Samen durch Ab- und Zerfallen des Zapfens, wobei dessen Achse am Baum zurückbleibt (Photo 7). Gerade dieser letzte, auf Entquellung beruhende Vorgang (Trockenspalten) zeigt anschaulich die Synchronisierung des physiologischen Geschehens mit dem jahreszeitlichen Rhythmus des Klimas. Vom Abschluß der Reifung bis zur Keimung, die zu Anfang der neuen Vegetationsperiode (August/September) stattfindet, macht der Samen, mithin der Embryo des Sporophythen, ein etwa 30–120 Tage dauerndes Ruhe-

stadium durch, das der gleichzeitigen – im Spätholz des Jahresringes zum Ausdruck kommenden – Schwächung der Assimilation bei der entwickelten Pflanze entspricht.

Obige Angaben zum zeitlichen Eintritt der Zapfen- und Samenreife beziehen sich auf den mittleren Abschnitt des Verbreitungsgebietes von *A. angustifolia*, im wesentlichen den Staat Paraná. Im nördlichsten Abschnitt werden die Samen offenbar etwas eher reif. Nach SHIMOYA (1962) fallen bei Viçosa (~21° s. Br.) die Araukariensamen schon von Februar bis Mai. Im Gegensatz zum mittleren und nördlichen Abschnitt sind die Reifezeiten im südlichen Abschnitt des Verbreitungsgebietes, in Santa Catarina und Rio Grande do Sul, auffallend uneinheitlich. REITZ & KLEIN (1966; vgl. auch MATTOS, 1972) beschreiben aus Santa Catarina die folgenden vier durch verschiedene Reifezeiten der Samen gekennzeichneten Varietäten:

- Var. *sancti-josephi* REITZ & KLEIN (Februar–März),
- Var. *angustifolia* (April–Mai),
- Var. *caiova* REITZ & KLEIN (Juni–Juli)
- Var. *indehiscens* MATTOS (Ende Sept.–Dezember).

Die zweifellos interessanteste unter diesen Varietäten ist *indehiscens* (pinheiro macaco), die auch in Rio Grande do Sul vorkommt (HERTEL, 1963; MATTOS, 1972). Sie verdankt ihren Namen der Tatsache, daß ihre reifen Samen – die deutlich kleiner sind, als die

¹¹⁾ Diese – extreme – Gewichtsangabe verdanke ich Herrn R. A. SEITZ (Escola de Florestas, Curitiba). Im Durchschnitt wiegt die „pinha“ etwa 3 kg.

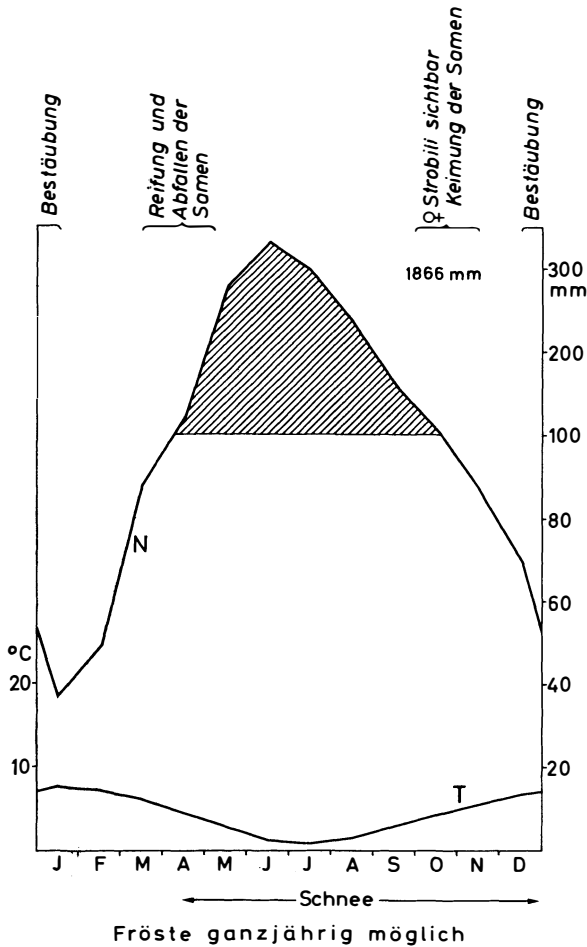


Abb. 7: Jahreszeitlicher Gang des Klimas (Station Lonquimay 38° 26' s. Br., 71° 15' w. L.; 900 m) und reproduktiver Zyklus bei *Araucaria araucana*

Seasonal course of the climate (station Lonquimay 38° 26' s, 71° 25' w; 900 m) and reproductive cycle of *Araucaria araucana*

der anderen Varietäten – sich zunächst nicht von der Zapfenachse lösen, vielmehr bis Juni/Juli des folgenden Jahres am Baum verbleiben und hier sogar keimen können. Die „pinhões“ dieser Varietät werden nämlich von einem fingerhutartig ihrer Spitze aufsitzenden faserigen Gebilde von weißlicher Farbe an der Zapfenachse festgehalten. Dieses faserige Gebilde hüllt den Samen bis zu etwa einem Drittel seiner Länge ein.

Wie nun läßt sich das Auftreten dieser Varietäten in die hier entwickelten Zusammenhänge einordnen? Die Lösung dürfte sich aus der jahreszeitlichen Niederschlagsverteilung (Abb. 3) ergeben. Im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes von *A. angustifolia* herrscht in dieser Hinsicht eine klare Periodizität: Niederschlagsmaximum im Sommer, Niederschlagsminimum im Winter. Nach Süden hin, mit der allmäh-

lichen Verschiebung des Niederschlagsmaximums in das Winterhalbjahr, bleibt zwar mit deutlicher Abschwächung und zeitlicher Einengung ein Minimum im Juli erhalten, zugleich aber treten zwei weitere Minima auf: Februar–April bzw. Mai das eine und September bzw. Oktober–Dezember das andere. Es ist m. E. kaum daran zu zweifeln, daß die zeitliche Diversität der Samenreife im südlichen Verbreitungsgebiet von *A. angustifolia* mit den dortigen Niederschlagsverhältnissen zusammenhängt, lassen sich doch die verschiedenen Varietäten mit ihren Reifezeiten zwanglos den auftretenden Minima zuordnen.

Auch die Tatsache, daß bei der Varietät *indehiscens* die Samen zunächst am Zapfen verbleiben und dort sogar noch keimen können, findet eine Erklärung. Der dabei wirksame Effekt besteht offensichtlich in der Verlängerung des Ruhestadiums¹²⁾. Folglich ist zu fragen, welcher Anpassungswert einer solchen Hemmung in Verbindung mit der abweichenden Reifungsperiode zukommt. Alles deutet darauf hin, daß die Startbedingungen für einen im November/Dezember fallenden Samen wegen des nach leichtem Anstieg zum Januar ab Februar erneut eintretenden Rückgangs der Niederschläge relativ ungünstig wären, zumal derselbe in diesen Monaten mit hohen Temperaturen zusammenfällt. Andererseits dürften die relativ hohen Sommertemperaturen die Einhaltung des Ruhestadiums der Araukariensamen erschweren, spielen doch umgekehrt die relativ niedrigen Temperaturen des Winterhalbjahres mit ihren teilweise unter Null Grad sinkenden Minima eine wichtige Rolle für die Erhaltung ihrer Keimfähigkeit während dieses latenten Zustandes. Tatsächlich haben Versuche von forstlicher Seite (vgl. MATOS, 1972) gezeigt, daß bei den Samen von *A. angustifolia* – ähnlich wie bei anderen Arten der Gattung (NTIMA, 1968) – schon nach etwa drei Monaten ein rascher Abfall der Keimkraft eintritt, der durch eine Aufbewahrung im Kühlschrank merklich hinausgezögert werden kann.

Gerade im Hinblick auf die Bedeutung des Ruhestadiums und die Erhaltung der Keimfähigkeit der Samen erweist sich der Vergleich mit *A. araucana* (Abb. 7) als aufschlußreich. Bei dieser Art sind im Frühjahr von Oktober an die neuen weiblichen Blütenstände zu erkennen. Ende Dezember/Januar findet die Bestäubung statt. Die dann bestäubten Zapfen reifen und zerfallen von Ende März bis Mai des folgenden Jahres (Photo 7). Auch hier also wird durch die Bildung der Samen die episodisch trockene Jahreszeit überbrückt, wobei ihre Freisetzung unmittelbar an den Beginn der kalten Jahreszeit, die sich durch

¹²⁾ Ähnliche Verhältnisse finden sich bei gewissen nordamerikanischen *Pinus*-Arten, deren reife Zapfen ungeöffnet am Baum verbleiben, wodurch die in ihnen enthaltenen Samen ihre Keimkraft über mehrere Jahre unverändert erhalten können (MIROV 1967).

die ersten Schneefälle ankündigt, gerückt ist. Demnach fallen die Samen von *A. araucana* in einen „natürlichen Kühlschrank“, in dem sie ihre Keimfähigkeit über gut fünf Monate bis zum Beginn der neuen Wachstumsperiode erhalten.

Der ökologische Vergleich der beiden südamerikanischen Araukarien führt uns zu folgender zusammenfassenden Deutung. Die für ihr Gedeihen entscheidende Gemeinsamkeit der beiden weit voneinander entfernten Verbreitungsgebiete ergibt sich aus deren hygrischen Bedingungen, insgesamt hohen, jedoch jahreszeitlich bis zu „episodischer Trockenheit“ zurückgehenden Niederschlägen. Beide Standorte unterscheiden sich durch ihre genau entgegengesetzte Interferenz der hygrischen mit den thermischen Jahreszeiten, wobei allerdings im südlichen Teil des Arealis von *A. angustifolia* eine starke Annäherung an den im Verbreitungsgebiet von *A. araucana* herrschenden Klimagang gegeben ist (Abb. 3).

Tatsächlich beruht das Auftreten der Gattung *Araucaria* hier und dort, wie insbesondere die mit der Samenbildung zusammenhängende jahreszeitliche Periodizität erkennen läßt, auf einer primär auf den Gang der Feuchtigkeitsverhältnisse eingestellten inhärenten Rhythmik. Offenbar stellen – insofern der Gametophyt auf dem Sporophyten gleichsam parasitiert, und die Samenbildung dem Baum einen erheblichen Teil seiner Assimilate entzieht – die vegetative Entwicklung des Baumindividuums einerseits und die der Fortpflanzung und Ausbreitung der Art dienenden Funktionen andererseits bis zu einem gewissen Grade antagonistische Anforderungen dar, deren endogene Regulation mit dem jahreszeitlichen Ablauf des Klimas gleichgeschaltet ist. Demnach bedarf es einer jahreszeitlichen Unterdrückung der vegetativen Tätigkeit des Sporophyten, damit dieser Samen hervorbringen kann (vgl. GOLTE, 1978). Ausdruck dieser Wachstumsperiodizität sind die Zuwachszonen (Jahresringe) im sekundären Holzkörper, die sich bei den beiden untersuchten Arten – entsprechend den noch mäßigen jahreszeitlichen Gegensätzen ihrer hygrischen und thermischen Bedingungen – dadurch auszeichnen, daß die Unterschiede zwischen den Tracheiden des Früh- und des Spätholzes relativ schwach ausgeprägt, und infolgedessen die Jahrringgrenzen vielfach verschwommen sind (GREGUSS, 1955; SCHULMAN, 1956).

Die von mir bisher gesammelten Indizien lassen darauf schließen, daß die aufgezeigten Gesetzmäßigkeiten – *mutatis mutandis* – durchaus auch für die übrigen, in Australasien beheimateten Vertreter der Gattung *Araucaria*, aber auch für die Schwestergattung *Agathis* Gültigkeit beanspruchen können. Zugleich ist von deren Einbeziehung eine weitere Klärung und Eingrenzung der ökologischen Valenz dieser sehr alten Familie zu erwarten. Doch muß eine solche Erweiterung der hier vorgelegten Ergebnisse ebenso wie ihre mögliche paläökologische Anwendung und Deutung einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

Literatur

- BACKES, A.: Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata de Araucaria. Univ. de São Paulo, Inst. de Biociências, Dep. de Bot., São Paulo 1973.
- BERNINGER, O.: Wald und offenes Land in Süd-Chile seit der spanischen Eroberung. Geogr. Abh., R. 3, H. 1, Stuttgart 1929.
- : Die chilenische Frontera als Landschafts- und Kulturscheide. Geogr. Zeitschr., Jg. 39, 1933, S. 412–420.
- BESOAIN MONASTERIO, E.: Untersuchungen von Böden aus Pyroklastiten (Aschen und Tuffe) Chiles, Japans, Deutschlands und Italiens. Diss., Math.-Nat. Fak., Bonn 1969.
- BREUER, A.: Die Bewölkungsverhältnisse des südhemisphärischen Südamerika und ihre klimageographischen Ausagemöglichkeiten. E. Unters. auf d. Grundl. v. Wetter-satellitenbildern. Diss., Phil. Fak., Bonn 1974.
- BRINO, W. C. & H. TROPFMAIR: As amplitudes térmicas no estado de São Paulo e suas implicações na biosfera e litosfera. Not. Geomorf., Campinas, 11 (22), 1971, S. 49–56.
- FLOHN, H.: Tropische Zirkulationsformen im Lichte der Satellitenaufnahmen. Bonner Meteorol. Abh. 21, Opladen 1975.
- FLORIN, R.: The Tertiary fossil conifers of South Chile and their phytogeographical significance. Kungl. Svenska Vetenskabsakad. 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.
- GANSSEN, R.: Beziehungen zwischen Klima und Böden in der Klimaklassifikation nach C. TROLL und KH. PAFFEN. Erdkunde, Bd. 28, 1974, S. 129–131.
- GOLTE, W.: Öko-physiologische und phylogenetische Grundlagen der Verbreitung der Coniferen auf der Erde. Dargestellt am Beispiel der Alerce (*Fitzroya cupressoides*) in den südlichen Anden. Erdkunde, Bd. 28, 1974, S. 81–101.
- : Zur Ökologie der Baumfarne. Natur u. Museum, Bd. 106, 1976, S. 161–168.
- : Die südhemisphärischen Coniferen und die Ursachen ihrer Verbreitung außerhalb und innerhalb der Tropen. In: C. TROLL & W. LAUER (Hrsg.): Geoökologische Beziehungen zwischen der kühlgemäßigten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen. Erdwiss. Forschung, Bd. 11, Wiesbaden 1978, S. 93–123.
- GREGUSS, P.: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Akademia Kiadó, Budapest 1955.
- GURGEL, J. T. A. & O. A. GURGEL Filho: Raças geográficas em Pinheiro Brasileiro, *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Ciência e Cultura, 17, São Paulo 1965, S. 33–39.
- HEINE, K.: Zur morphologischen Bedeutung des Kammeises in der subnivalen Zone randtropischer semihumider Hochgebirge. Zeitschr. f. Geomorphol., N.F., 21, 1977, S. 57–78.
- HERTEL, R. J. G.: Estudos sobre *Araucaria angustifolia*. Bolet. Inst. Hist. Nat., Bot., No. 4, Curitiba 1963.

- HERZOG, TH.: Die Moose Südbraziens als pflanzengeographische Zeugen. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, H. 3 (Festschrift C. Schröter), Zürich 1925, S. 519–539.
- HUECK, K.: Verbreitung und Standortansprüche der brasilianischen Araukarie (*Araucaria angustifolia*). Forstwiss. Centralbl., Jg. 71, 1952 a, S. 272–289.
- : Die Araukarienwälder des nördlichen Patagonien. Zeitschr. f. Weltforstwirtschaft, 15, 1952 b, S. 163–167.
- : Die Wälder Südamerikas. Ökol., Zusammensetzung u. wirtschaftl. 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.
- KLEIN, R. M. & G. HATSCHBACH: Fitofisionomia e notas complementares sobre o mapa fitogeográfico de Quero-Quero (Paraná). Bolet. Paranaense de Geociências, Nos. 28/29, Curitiba 1970/71, S. 159–188.
- KNOCH, K.: Klimakunde von Südamerika. Handb. d. Klimatol., hrsg. v. Köppen/Geiger, Bd. 2, T. B, Berlin 1930.
- LAUER, W.: Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehung zu den Vegetationsgürteln. In: W. Lauer et alii, Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen. Bonner Geogr. Abh., H. 9, Bonn 1952, S. 15–98.
- LINDMAN, C. A. M.: A vegetação no Rio Grande do Sul (Brasil Austral). Porto Alegre 1906.
- LOOSER, G.: Donatia fascicularis en la Cordillera de Nahuelbuta. Revista Universitaria, Univ. Catól. de Chile, año 37, Santiago 1952, S. 7–9.
- MAACK, R.: Notas preliminares sobre clima, solos e vegetação do Estado do Paraná. Arquivos de Biol. e Tecnol., vol. 3, Curitiba 1948, S. 99–200.
- : Mapa fitogeográfico do Estado do Paraná. Organiz. e desenhado pelo Serviço de Geol. e Petrogr. do Inst. de Biol. e Pesquisas Tecn. da Secret. de Agr., Ind. e Comercio. Curitiba 1950.
- : Die Serra do Mar im Staate Paraná. Die Erde, Jg. 100, 1969, S. 327–347.
- MATTOS, J. R.: O pinheiro brasileiro. São Paulo 1972.
- MIROV, N. T.: The genus Pinus. New York 1967.
- NEGER, F. W.: Die Araucarienwälder in Chile und Argentinien. Forstl. Naturwiss. Zeitschr., Jg. 6, München 1897, S. 416–426.
- NIMER, E.: Climatologia da região Sul do Brasil. Revista Brasil. de Geogr., ano 33, No. 4, Rio de Janeiro 1971, S. 3–65.
- NTIMA, O. O.: The Araucarias. Fast growing timber trees of the Lowland Tropics, No. 3, Univ. of Oxford, Dep. of Forestry, Oxford 1968.
- OLIVEIRA, B. DE: Contribuição para o estudo ecologico do pinho Brasileiro. Anuario Brasileiro de Economia Florestal, ano 15, Rio de Janeiro 1962, No. 15, S. 7–82.
- RAMBO, B.: O elemento andino no pinhal riograndense. Anais Botanicos Herbario Barbosa Rodrigues, Itajaí. 1951, 3, S. 7–39.
- RATISBONNA, L. R.: The climate of Brasil. In: W. Schwerdtfeger (ed.), Climates of Central and South America; World Survey of Climatol., Amsterdam, Oxford, New York 1976, S. 219–293.
- REITZ, R. & R. M. KLEIN: Araucariáceas. Flora Ilustr. Catarinense, Itajaí 1966.
- RÜHM, W.: Die Nematoden der an *Araucaria araucana* (MOL.) KOCH und *Araucaria angustifolia* KUNTZE gebundenen Scolytoidea (Col.) und ihre verwandtschaftliche Stellung zur Nematodenfauna der paläarktischen Borkenkäfer. Beitr. Neotrop. Fauna, 6 (2), 1969, S. 137–144.
- SCHMITHÜSEN, J.: Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. In: Forschungen in Chile; Bonner Geogr. Abh., H. 17, Bonn 1956, S. 139–190.
- : Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. Vegetatio, vol. 9, 1960, S. 313–327.
- SCHRÖDER, R.: Die Niederschlagsjahreszeiten Braziens. Peterm. Geogr. Mitt., Jg. 102, 1958, S. 264–270.
- SCHULMAN, E.: Dendroclimatic changes in semiarid America. Univ. of Arizona Press, Tucson 1956.
- SHIMOYA, CH.: Contribuição ao estudo do ciclo biologico de *Araucaria angustifolia* (Bertoloni). O. Ktze. Experimentiae, vol. 2, No. 2, Viçosa 1962.
- SIEGEL, F.: [Klimadaten der Station Curitiba, Staat Paraná.] Meteorol. Zeitschr., Jg. 21–31, 1904–1914.
- TESDORF, H.: Kreuzungsversuche mit *Araucaria araucana* (MOLINA) K. KOCH und *Araucaria angustifolia* (BERTOLONI) O. Ktze. Zeitschr. f. Forstgenetik u. Forstpflanzenzüchtung, 5, 1956, S. 79–84.
- TROLL, C.: Karte der Jahreszeitenklimate der Erde. Mit e. farb. Karte von C. TROLL u. KH. PAFFEN. Erdkunde, Bd. 18, 1964, S. 5–28.
- TROLL, W.: Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage. 4. Aufl. unter Mitw. v. K. HÖHN, Stuttgart 1973.
- WEISCHET, W.: Geographische Beobachtungen auf einer Forschungsreise in Chile. Erdkunde, Bd. 13, 1959, S. 6–22.
- WILDE, M. H. & A. J. EAMES: The ovule and „seed“ of *Araucaria Bidwillii*, with discussion of the taxonomy of the genus. II: Taxonomy. Ann. Bot., n. ser., 16, London 1952, S. 27–47.
- WISSMANN, H. VON: Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. Erdkunde, Bd. 2, 1948, S. 81–92.
- ZIMMERMANN, W.: Geschichte der Pflanzen. 2. Aufl. Stuttgart 1969.