

KLIMATOLOGISCHE UND PFLANZENMORPHOLOGISCHE VERTIKALGRADIENTEN IN HOCHGEBIRGEN

Mit 30 Abbildungen

MICHAEL RICHTER

PETER HÖLLERMANN zum 65. Geburtstag gewidmet

Summary: Climatological and phytomorphological vertical gradients in high mountains

Since TROLL, progress in climato-ecological investigations includes the enlargement of knowledge concerning the principal rules of altitudinal lapse rates of climatic elements and phytomorphological features in different high mountains as well as new perceptions concerning physical laws. This paper considers both aspects.

In an introductory comparison two rules of mass-elevation effects are shown. The asymmetrical distribution of humidity in the Cordilleras from Alaska to Tierra del Fuego verifies a relation between high-rising parts of mountain chains and increased aridity for the subtropical-tropical transition zone (Fig. 1). This rule is not valid for the microscale level, as in arid regions. The Merriam effect with convective airflows increases the amount of precipitation on high individual massifs in arid regions (Fig. 2).

The following observations on vertical climatological gradients refer above all the mountains of the humid mid-latitudes, the arid subtropics and tropics and the humid interior tropics, in each case at the western part of continents. Most of the examples are based on empirical measurements; however, there are presented physically-derived altitudinal lapse rates, too, proof of which is still outstanding ("hypo." in figures). The schemes of climatological gradients characterize the mean relations without considering local, or as the case may be, orographical peculiarities and by neglecting special weather situations. The lapse rates of global radiation (Fig. 3), of air and surface temperature (Fig. 5), of snow cover and soil moisture (Fig. 6), of soil temperatures at 60 cm depth (Fig. 7, tropical example), of relative humidity (Fig. 8), of precipitations (Fig. 9) and of potential evaporation (Fig. 10) are figured. It is barely possible to describe altitudinal gradients for the change of wind speed (see compiled trends in Fig. 15). New perceptions are described for vertical changes of surface temperatures (Fig. 5, right side below) and of relative humidity (Fig. 11) in arid zone mountains. Features of meridional change in thermal periodicity trends find their expression in Fig. 12 and 13; Fig. 14 illustrates, together with Fig. 13, the vertical change of phenological seasons and of optimal growth phases in mountains.

A summary illustration of the altitudinal accentuation of climate within different types of high mountains permits an assessment of the most important ecophysiological stress factors (Fig. 15) controlling different phytomorphological features of adaption (Fig. 16). On the other hand, the conifer center in Northern America in Fig. 17 indicates in how far vegetation zones and belts are formed in a genetic and floristic-historical sense.

By this, concrete examples show that spectra of life-forms, leaf-sizes and leaf-consistence indicate no significant correlation with vertical change (Fig. 18, 21, 22) although in principle a connection with climatic features is evident (Fig. 19, 23). Furthermore, these problems result from the combined influences of several climatic factors which contain in summary form contrary effects. Consequently it is possible that under quite differing climatic conditions similar growth forms nonetheless occur (Fig. 24). Finally, various microclimatic pre-conditions in different kinds of plant formation may lead to mixed information by overall analysis of phytosociological inventories. Above all, this fact concerns timberline ecotones where marked changes in diversity measures occur, too (Fig. 20).

However, this dilemma can be solved if specific families or forms are picked out of an ensemble for climatic indication. A method for the size-analysis method of Melastomataceae leaves provides significant results as an example for the neotropical Cordilleras (Fig. 25, 26). Within their area of distribution (less than six months of aridity) they offer a high degree of exactness for the indication of the hygric-conditions. Investigations concerning epiphyte-patterns on branches of solitary or small groups of trees are of additional importance in drier and also densely settled regions (Fig. 27, 28, 29). Most useful for hygrothermic interpretation are forms of Bromelias. For high mountains in arid environments derivation from plant cover and the position of altitudinal limits of prominent plant communities resulting from the Merriam effect can be put forward as indicators for the calculation of hygric conditions (Fig. 30).

TROLL's school of "high mountain geoecology" has for long launched the change from a qualitative approach to empirical concepts for assessing vertical gradients of climatic and phytomorphological elements. Consequently these findings involve new procedures of an application-orientated climatological indication by features of vegetation.

1 Problemstellung

Sicher liegt es im Nimbus von CARL TROLL als „wohl bedeutendstem Vertreter der Hochgebirgsgeographie in deutscher Sprache“ begründet (RATHJENS 1988), wenn Autoren von Arbeitsthemen zum klimatischen und pflanzengeographischen Höhenwandel eine Drucklegung in der „Erdkunde“ anstreben (z. B.

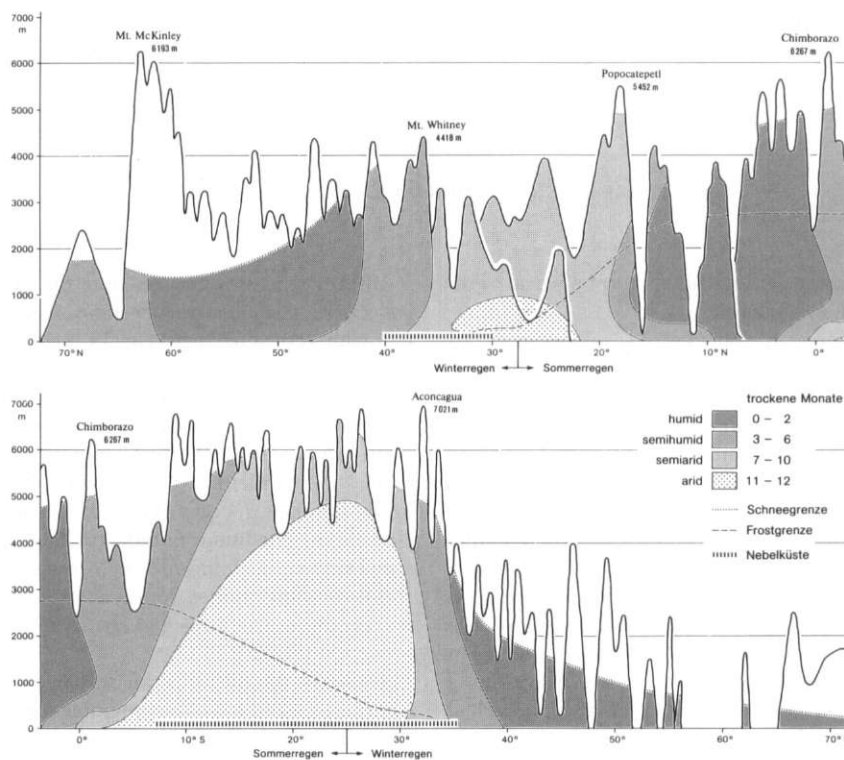


Abb. 1: Die asymmetrische Humiditätsverteilung in den Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland
The asymmetrical distribution of humidity in the Cordilleras between Alaska and Tierra del Fuego

SCHNEIDER-CARIUS 1948; LAUTENSACH u. BÖGEL 1956; LAUER 1972, 1982; HORMANN 1977; RICHTER 1981; RICHTER u. SCHROEDER 1991; WEISCHET 1965; WINIGER 1981). Wenn dieses Thema hier erneut aufgegriffen wird, so erfolgt dies, um eine Systematik des klimatisch-ökologischen Vertikalwandels zu erstellen. Dabei beruht die Skizzierung der Klimagradients bewußt auf Schemata, in denen witterungs- und geländebedingte Abweichungen von mittleren Höhentrends außer acht bleiben. Genauer dargelegt werden hier nur Ergebnisse, die bislang kaum bekannt sind. Bei der Beschreibung der Reaktionen des Pflanzenwuchses auf den vertikalen Klimawandel treten konkrete Beispiele von Vertikaltrends in den Vordergrund. Dieser Wechsel von deduktiven zu induktiven Betrachtungen verdeutlicht Probleme bei klimatologischen Erklärungsansätzen für pflanzenmorphologische Höhengradienten. Letztere werden abschließend für neue Verfahren einer praxisorientierten Bioindikation herangezogen. – Ein Teil des vorgestellten Konzepts ergibt sich aus eigenen Feldforschungen in verschiedenen Hochgebirgen der Erde.

2 Massenerhebungseffekte im zonalen und regionalen Maßstab

Für die Aufhellung klimatisch-ökologischer Bezüge im großräumigen Wandel eignen sich die Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland hervorragend. Da die atmosphärischen Zirkulationsglieder westlich der meridional verlaufenden Gebirgskette auf der Nord- und Südhalbkugel spiegelbildlich angeordnet sind, ist auf den Westabdachungen eine entsprechende Symmetrie der Humiditätsmuster zu erwarten. Die grobe Übersicht in Abbildung 1 belegt diese Annahme bezüglich der prinzipiellen Anordnung, zeigt aber Unterschiede in der Intensität der Ausprägung der Humidität bzw. Aridität auf. Hier ergeben sich auffallende Differenzen im Umfang der tropisch-subtropischen Übergänge in den Trockenräumen. Denn während sich die Atacama auf der Südhemisphäre über eine meridionale Distanz von fast 3000 km und einen Höhenbereich von etwa 4500 m erstreckt, belaufen sich die Analogwerte in der kalifornischen Wüste auf der Nordhemisphäre nur auf knapp 1000 km bzw. 1000 Höhenmeter.

Diese Unterschiede lassen sich nur schwer mit den großräumigen Zirkulationsmustern als Steuerfaktoren in Einklang bringen. Denn die beiden verantwortlichen subtropischen Hochdruckkomplexe sind sowohl über dem Kalifornien- als auch über dem Humboldtstrom ähnlich lagestabil und kräftig ausgebildet. So ist das Augenmerk auf die verschiedenen Kammhöhen der Kordilleren als Blockaden gegen östliche Strömungen zu richten. In Frage kämen Passate, tropische Zyklonen und *easterly waves*, die allerdings kaum in der Lage sind, das über 3000 m bzw. 5000 m aufragende Hochgebirge selbst zu queren. Eine entscheidende Rolle spielen demnach die Lücken dazwischen, die nördlich des Äquators in den Isthmen von Tehuantepeque, Nicaragua und Panama vorliegen, südlich dagegen fehlen. So ist das Ausmaß der Massenerhebung des Gebirges bei dieser Perspektive maßgebend für den Umfang des Trockengebietes.

Diese einfache Regel auf makroskaliger Ebene trifft innerhalb der Trockengebiete im mesoskaligen Bereich keineswegs zu. Im Gegenteil: hier liegt eher eine umgekehrte Situation vor, die man als „Merriam-Effekt“ bezeichnet (nach einem US-amerikanischen Ökologen der Jahrhundertwende, WELLS 1979). So ergibt sich z. B. für die Randgebirge des Death Valley, daß sich mit zunehmendem Massenerhebungseffekt die Wirksamkeit konvektiver Prozesse im Sommerhalbjahr erhöht (RICHTER u. SCHROEDER 1991). Zwar läßt sich dies mit Hilfe konkreter Niederschlagsmessungen schwer belegen, da das Meßnetz für entsprechende Belege zu weitmaschig ist. Jedoch spiegelt sich an höheren und umfangreicheren Bergstöcken die häufigere Ausbildung von Gewittertürmen und die resultierende Steigerung der effektiven Humidität in der Vegetationsdichte und Absenkung der Trockengrenzen wider. Diese Situation steht also im Kontrast zur Regel für humide Gebirgsketten der gemäßigten Zone, wo die größere Massenerhebung im zentralen Bereich die Trockenheit fördert (vgl. Abb. 2 oben und unten).

3 Klimatische Höhengradienten

Im folgenden stehen vergleichende Analysen von Vertikaltrends in Gebirgen der humiden Ektropen, ariden Sub- und Randtropen und humiden Tropen im Vordergrund. Unter Höhengradient ist hier die lineare oder exponentielle Veränderung von Parametern mit zunehmender Höhe zu verstehen. In erster Linie kommt es also zur Betrachtung des vertikalen Wandels im Nord-Süd-Gefälle. Der West-Ost- bzw. zentral-periphere Wandel bleibt dagegen mangels eigener

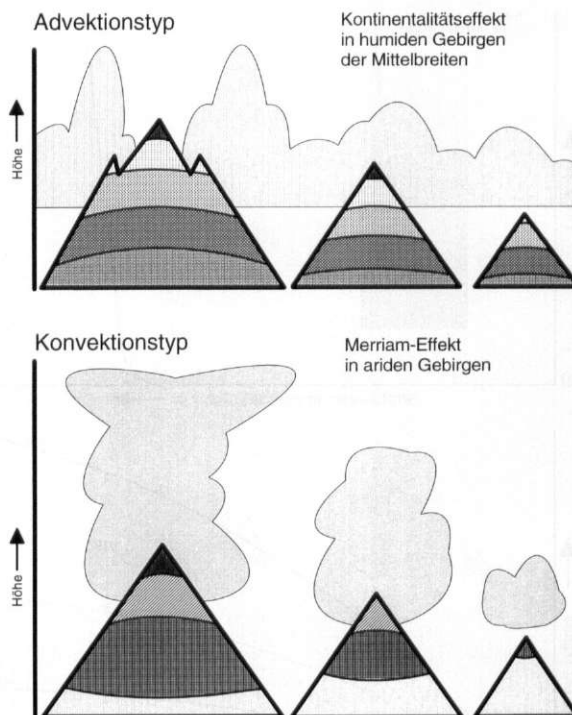


Abb. 2: Schema des Massenerhebungseffekts in humiden Gebirgen der gemäßigten Breiten und des Merriam-Effekts in ariden Gebirgen des subtropisch-tropischen Übergangs. Scheme of the mass-elevation effect in humid mountains of the middle latitudes and of the Merriam effect in arid mountains of the subtropical-tropical transition

Kenntnisse weitgehend unberücksichtigt; so konzentrieren sich die Ausführungen auf die Westseiten der Kontinente.

3.1 Strahlung

Neben der zunehmenden Strahlungsmenge zwischen Polen und Äquator beeinflusst der planetarische Verlauf des Sonnenstandes mit den Tageslängenzyklen den Höhenwandel der Strahlungsintensität. Außerdem bestimmt die Kombination aus Sonnen- und Meereshöhe das Verhältnis zwischen direkter und diffuser Strahlung, indem die Strahlen je nach Neigungswinkel die Luftmasse auf verschiedenen langen Wegen passieren: bei niedrigen Mittagssonnenhöhen in den polaren Breiten nimmt die Ratio höhenwärts aufgrund des längeren atmosphärischen Strahlweges stärker zu als bei zenitalen Sonnenständen in den Tropen (Abb. 3 unten). Daß es überhaupt zur relativen Zunahme der direkten zu Lasten der diffusen Einstrahlung kommt, geht auf die höhenwärts ver-

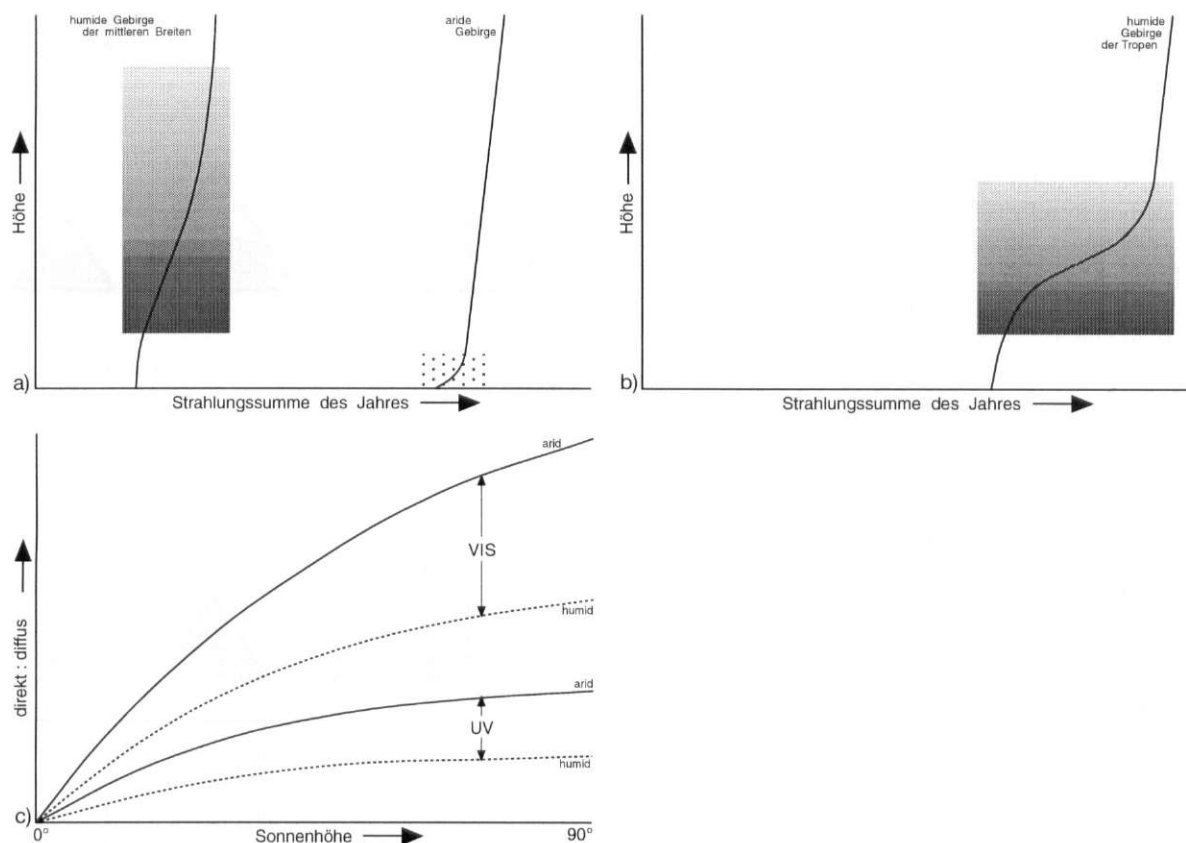


Abb. 3: Schema des Vertikalwandels der Globalstrahlung in Gebirgen der humiden Ektropen, ariden Subtropen (a) und humiden Innertropen (b) unter Berücksichtigung der Bewölkungsverhältnisse (hypo.). Unten die Ratio direkte: diffuse Strahlung (UV und VIS-Spektrum) als Funktion der Sonnenhöhe unter ariden und humiden Vorgaben (c, abgeleitet aus Messungen in den Alpen und chilenischen Anden von Dr. H. PIAZENA, Berlin)

Scheme of the lapse rate of global radiation in mountains of the humid mid-latitudes (a), arid subtropics (b) and humid interior tropics (c) considering the aspects of cloudiness (hypo.). Below that the ratio of direct:diffuse radiation (UV and VIS) as a function of solar altitude given under arid and humid conditions (c, derived by measurements of Dr. H. PIAZENA, Berlin, in the Alps and the Chilean Andes)

ringerte Luftdichte zurück, die zu einer verminderten Rayleigh-Streuung an Luftmolekülen führt.

Darüber hinaus entscheiden die Witterungsmerkmale in verschiedenen Klimazonen, inwiefern der vertikale Zuwachs der Globalstrahlung gleichmäßig oder sprunghaft erfolgt. Hier ergeben sich für Hochgebirge mit Advektion und Konvektion feuchter Luftmassen wechselnde Gradienten, während in Trockengürteln die vertikalen Luftbewegungen einen kontinuierlichen Wandel bedingen. In den ersten beiden Fällen wird der diskontinuierliche Verlauf maßgeblich durch Variationen im Wasserdampfgehalt bzw. in der Wolken-schichtung verursacht. Abbildung 3 (oben) verdeutlicht, daß der Strahlungsgewinn innerhalb der Wolken stärker als außerhalb erfolgt. Diesem Verlauf steht eine gleichmäßige Zunahme in ariden Gebirgen gegen-

über, wo nur die exorbitante Staubanreicherung in thermodynamischen Tiefdruckkörpern mit überlagernder Subsidenz zum exponentiellen Strahlungszuwachs in der Peplosphäre führt. So belegen mehrjährige Messungen in der Hochatacama Nordchiles, daß bei sommerlichen Sonnenhöchstständen bereits in ca. 3700 m ü. M. Werte der Globalstrahlung erreicht sind, die sich auf über 95% der Solarkonstante belaufen. In humiden Gebirgen werden dagegen wegen der höheren Wasserdampf-Gehalte entsprechende Dimensionen erst in viel größeren Höhen erreicht (Abb. 3 oben).

Aus dem Beispiel in Abbildung 3 (oben) leitet sich die Höhenzunahme der Strahlungsbelastung auf Organismen ab. Indem der Wandel in humiden Gebirgen größer als in ariden ist, unterliegen Lebewesen

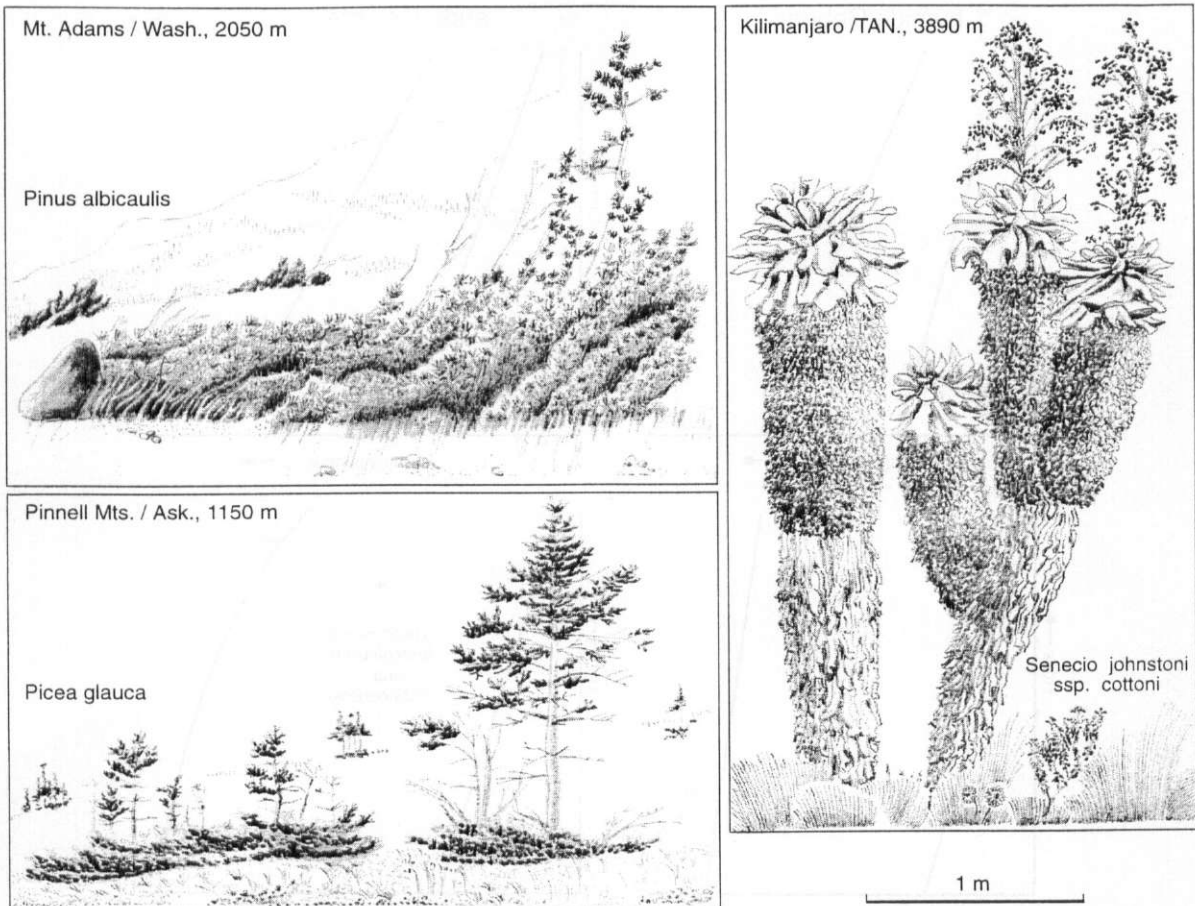


Abb. 4: Beispiele unterschiedlicher Windeinwirkung: während die Schur von *Pinus albicaulis* in den Cascades für starke Strömung spricht, deutet die Wipfeltischform von *Picea glauca* in Alaska eher häufige Schneelagen bei weniger starkem Gebläse an. Vergleichsweise belegen Schopfrosettenpflanzen wie *Senecio johnstonii* ssp. *cottonii* am Kilimanjaro geringen Windeinfluß

Examples of different wind effects: the clumped krummholz ribbon of *Pinus albicaulis* in the Cascades indicate strong air-flow while the stunted cushion with an erect shoot of *Picea glauca* in Alaska indicates frequent snowpack levels but weaker ice-blasting. In comparison, stemmed rosette-plants like *Senecio johnstonii* of Kilimanjaro show little influence by wind

im ersten Fall einem stärkeren Veränderungstrend der ökophysiologischen Auswirkungen. Dabei bleiben die unterschiedlichen Gradienten für die einzelnen Spektralbereiche zu beachten (Abb. 3 unten). So steigen die kurzwelligen Spektren dem Rayleigh-Gesetz folgend höhenwärts rascher an als längerwellige. Dies betrifft vor allem das photobiologisch bedeutsame UV-B, das gegenüber jenem des sichtbaren Bereichs (=VIS) um die vierte Potenz der Wellenlänge zunimmt. Unter gleichen Witterungsbedingungen erhöht sich das Verhältnis direkter zu diffuser Strahlung also nicht nur zum kurzwelligen Spektrum hin, sondern es kommt in den Tropen aufgrund des kürzeren Strahlungsweges zur zusätzlichen Belastung.

Nicht weiter behandelt werden hier geländeklimatisch wirksame Parameter wie Horizonteinstrahlung,

Neigung und Exposition. Jedoch bleibt zu erwähnen, daß mit den hierdurch nochmals akzentuierten Strahlungskontrasten die phytomorphologische Diversität weiter verstärkt wird. Die Schneedecke schafft dabei nur einen Ausgleich. Besonders große Gegensätze in der expositionsbedingten Ausaperung und der daraus folgenden Diversität von Pflanzenbeständen kennzeichnen die kontinentalen Trockenzonen der zentralasiatischen Hochgebirge (WALTER u. BRECKLE 1986).

3.2 Wind

In Hochlagen der Gebirge der mittleren Breiten schlagen Gradientwinde als allochthone Kraft eines großräumigen Druckausgleichs weitaus stärker durch als in tieferen Lagen. In den Subtropen und hohen

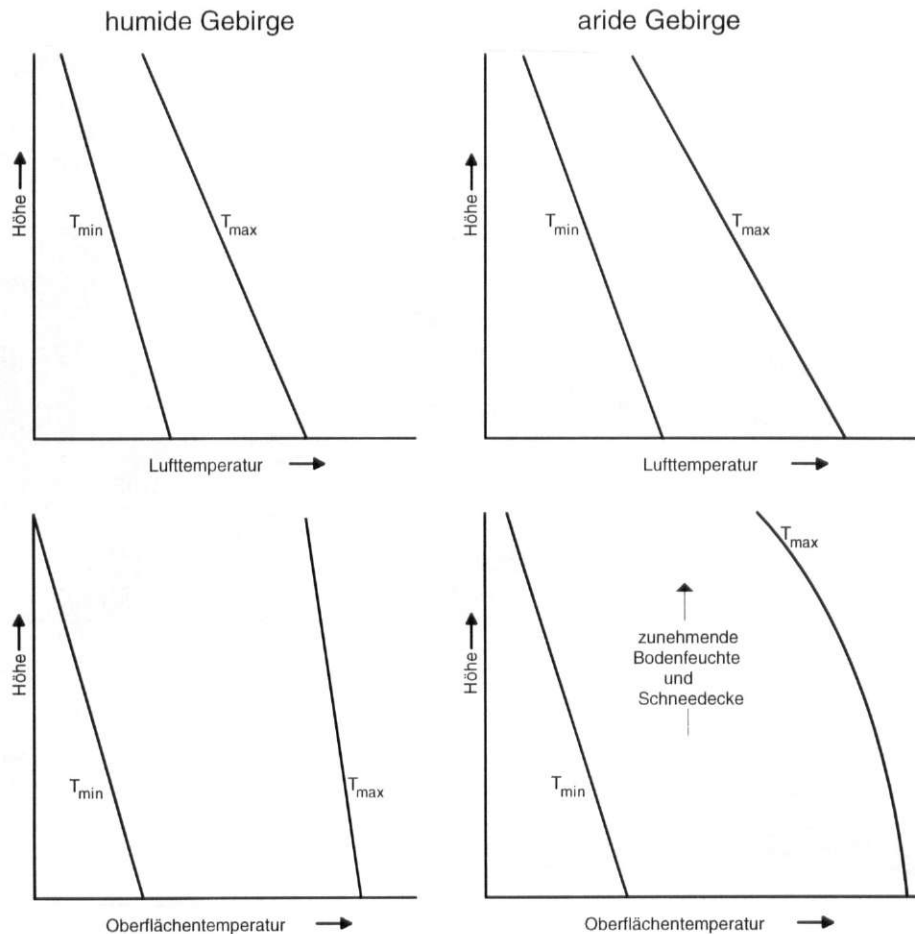


Abb. 5: Gradienten der Luft- (oben) und Oberflächentemperatur (unten) in humiden und ariden Gebirgen
Lapse rates of air temperature (above) and surface temperature (below) in humid and arid mountains

Breiten treten sie im Zusammenhang mit der planetarischen Verlagerung der atmosphärischen Zellen nur saisonal deutlich auf, in den Tropen spielen sie aufgrund schwächerer Druckgegensätze keine große Rolle (die tropischen Gebirge liegen fast alle außerhalb des Einzugsbereichs tropischer Stürme).

Als sichtbarer Ausdruck der unterschiedlichen Windwirkung lassen sich für die mittleren Breitengrade die Kampfformen der Bäume im Waldgrenz-Ökoton heranziehen, die den tropischen Hochlagen restlos fehlen. Säbel- oder Fahnenformen sind gerade für Koniferen in den Alpen und Rocky Mountains bezeichnend (HOLTMEIER 1971, 1978), während bereits für die Höhengrenzen in den Sub- und Randtropen bei Nadelbäumen normaler Wuchs typisch ist. In den Innertropen treten in den andinen Paramos oder den Höhenzonen an ostafrikanischen Vulkanen Schopfrosetten-Hochstauden auf, deren zerbrechliche Stämme

gegen Sturmwindwirkung sprechen (Abb. 4). Selbst in den Gebirgen Alaskas oder Nordeuropas innerhalb der polaren Ostwindzonen deuten die Baumformen im Waldgrenzbereich mit Wipfeltischformen wohl die Schneedecken-Einwirkung an, während das sturmzerzauste Krummholz der Westwindzonen zurücktritt.

Unabhängig von der zonalen Zugehörigkeit können aber lokale und regionale Windsysteme in den Tälern wirksamer sein als in den Hochlagen. Hierzu zählen Hangzirkulationen und Berg-Talwindssysteme bei Hochdruckwetterlagen als tageszeitliche sowie katabatische Austauschvorgänge (vgl. BARRY 1992). Derartige Ausgleichsströme treten auch in den tropischen oder subtropischen Gebirgen auf. Regionale Luftmassenaustauscher wie Föhnwinde oder forcierte Berg-Talwindssysteme in Tälern, die auf Hochflächen in lokale Hitzetiefs ausmünden, unterliegen keinem klaren Vertikalwandel. Demnach kommt es in Abbildung 15 zu

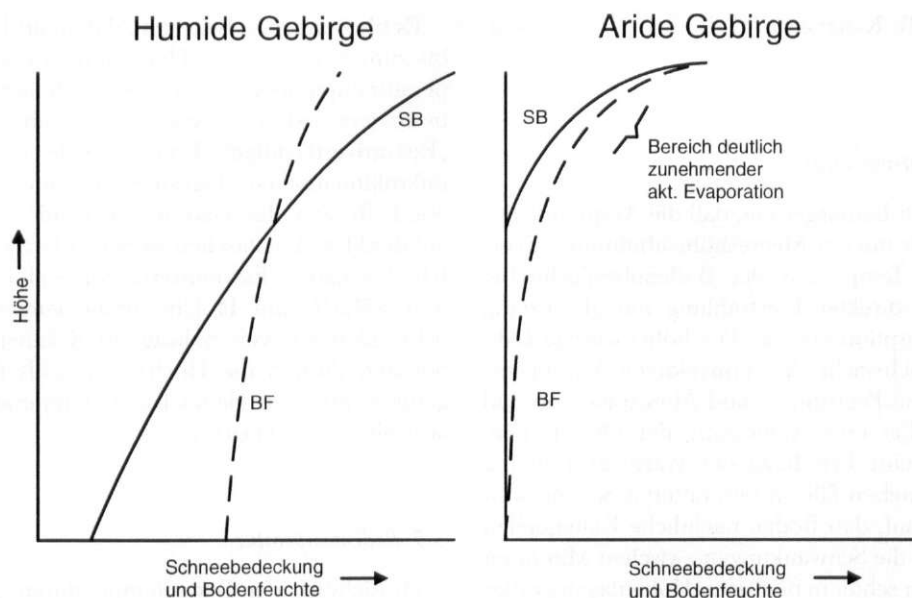


Abb. 6: Schema der Gradienten der Schneedeckenandauer und der Bodenfeuchte in humiden und ariden Gebirgen (hypo.)
 Scheme of lapse rates of snow cover and of soil moisture in humid and arid mountains (hypo.)

mindest für Tropengebirge nicht zur Festlegung eines Trends. Für die trockenen Subtropen ist wegen ihrer Position am Rande subtropischer Hochdruckzellen eher eine schwache höhenwärtige Abnahme der Windwirkung zu verzeichnen.

3.3 Lufttemperatur

Die höhenwärts sinkende Lufttemperatur geht auf eine reduzierte Energieabgabe infolge der geringeren Eigengeschwindigkeit der Moleküle bei sinkendem Druck zurück. Zudem verursacht die abnehmende Trübe eine geringere Wärmeabsorption an Aerosolen und Wasserdampf, die den beschriebenen Trends folgt. Die verminderte Absorption an den Luftmolekülen bewirkt außerdem eine abnehmende Spanne zwischen Minimum- und Maximumtemperaturen. Nur in Schichten verschiedener Luftmassenkörper kann die Amplitude vorübergehend zunehmen, wie LAUSCHER (1966) für trockene Hochlagen über Wolkenstufen im Himalaya und für Äthiopien belegt.

Bei Mißachtung witterungsbedingter Variationen liegen in Abbildung 5 für humide und aride Gebirge lineare Temperaturgradienten zugrunde. In Trockengebieten verläßt wegen der niedrigeren absoluten Wasserdampfwerte ein höherer Anteil der langwelligen Ausstrahlung die Atmosphäre, woraus wiederum eine verminderte Gegenstrahlung resultiert. Dies ver-

ursacht höhenwärts eine raschere Temperaturabnahme, die trockenadiabatischen Gradienten nahekommt (stärkere Neigung der Geraden in Abb. 5 oben rechts).

Grundsätzlich sollte ein Vergleich von Sonden- mit Stations-Messungen ergeben, daß die vertikale Abkühlung der freien Atmosphäre tagsüber größer und nachts geringer ist als in Gipfellagen. Hier muß die Absorption in Abhängigkeit von Albedo, Wärmeleit- und Wärmespeicherkapazität der Böden am Tage zu einer relativen Erwärmung der bodennahen Luftschicht führen, während bei nächtlicher Ausstrahlung Oberflächen als Kältequellen fungieren. BARRY (1992) bestätigt diese Regel und bemerkt, daß konträre Meßergebnisse auf Verfahrensmängel zurückgehen dürften.

Ohne diese thermischen Differenzen zwischen freier Atmosphäre und absorbierenden bzw. abstrahlenden Landoberflächen lassen sich Hangwindzirkulationen und Berg-Talwindssysteme kaum erklären. So ist die lokale und regionale Ventilation in ariden Gebirgen wegen der stärker aufgeheizten Luftmassen über trockenen Böden durchweg kräftiger als in humiden. FLOHN (1974) belegt für Tibet, den Altiplano und den Pamir-Alai, daß sich der Wärmestrom in die freie Atmosphäre im Sommer auf die gleiche Größenordnung wie jener in Tieflandwüsten gleicher Breite beläuft. Besonders heftige Talwinde sind an thermische Depressionen über angeschlossene Hochebenen

gebunden (z. B. Kallaway-Tal, Bolivien; RICHTER u. LAUER 1985).

3.4 Oberflächentemperatur

Wurde zuvor herausgestellt, daß die Amplitude der Lufttemperatur mit der Meereshöhe abnimmt, so verhält sich die Temperatur der Bodenoberfläche bei zunehmender direkter Einstrahlung mit gleichzeitig erhöhter Absorption konträr. Die höhenwärtige Luftausdünnung schwächt den konvektiven Wärmeaustausch zwischen Pedosphäre und Atmosphäre ab und bedingt tagsüber eine Aufheizung der Oberflächen, die ihrerseits eine Erhöhung der Wärmeabstrahlung veranlaßt. Daneben fällt in den unteren Schemata in Abbildung 5 auf, daß Böden nächtliche Kältequellen bilden, so daß die Schwankungen zwischen Minimum und Maximum schon in niedrigen Höhenlagen größer als bei der Lufttemperatur sind. Aus dem Vertikaltrend erweiterter Amplituden der Oberflächentemperaturen ergibt sich die relative Zunahme thermophiler Anpassungsmerkmale als Folge des mikroklimatischen Stresses bei vielen Hochgebirgspflanzen.

Die beschriebene Regel trifft aber nur auf humide Hochgebirge zu. So zeigt sich für die Randgebirge des Death Valley eine Abweichung (RICHTER u. SCHROEDER 1991), die sich nach gezielten Meßreihen in der Atacama für aride Hochgebirge nun als allgemeingültig erweist. Dabei zeigt sich in der entsprechenden Teilskizze in Abbildung 5 für die unteren Höhenlagen zunächst die übliche Zunahme der Temperaturamplitude; von einem saisonal veränderlichen Niveau an nimmt sie dann aber aufgrund deutlich sinkender Maxima ab.

Die Ursachen dafür liegen in der Aridität der unteren Höhenstufen, wo die Strahlungsenergie mangels ausreichender Bodenfeuchte meist nur in fühlbare Energie umgesetzt wird. Erst dort, wo erhöhte Konvektionsniederschläge oder häufige Schneefälle bzw. späte Ausaperung für eine stärkere Bodendurchfeuchtung sorgen, wird ein höhenwärts zunehmender Anteil in latente Energie zu Lasten der fühlbaren Wärme umgewandelt (Abb. 6). Demzufolge führt die Veränderung dieser Ratio mit der Höhe tagsüber zu einer zusätzlichen Verminderung der Bodenaufheizung, d. h. über das gesamte Profil gesehen nehmen die Temperaturmaxima exponentiell ab. Das Niveau dieses Verhältnisschwungs verlagert sich im Laufe der Trockenzeit nach oben, so daß in Hochlagen die latente Energie den Anteil der fühlbaren Wärme übersteigt, womit es von dort an definitionsgemäß humid wird.

Es bleibt aber zu beachten, daß in ariden Gebirgen bis zum Niveau dieses Phasenumschwungs die Temperaturamplituden an trockenen Bodenoberflächen besonders extreme Ausmaße annehmen können. „Rekordverdächtige“ Ergebnisse liegen von einer mikroklimatischen Tagesmessung im Januar 1992 oberhalb von Toconao in Nordchile vor, bei der auf dunklen Basaltaschen zwischen Grashorsten einer Ichu-Formation Extremwerte von -14°C um 6 Uhr und $+74,5^{\circ}\text{C}$ um 14 Uhr erfaßt wurden. Derartige Schwankungen von nahezu 90 K innerhalb von 9 Stunden dürften die Hochatacama als das Wüstengebirge mit den deutlichsten Temperaturextremen ausweisen (vgl. TROLL 1959).

3.5 Bodentemperatur

Hinsichtlich der Bodentemperaturen gilt zunächst das übliche Muster der mit der Bodentiefe verringerten Tagesamplituden. Im gleichen Sinne erfolgt eine zunehmende Verzögerung der Reaktionen auf oberflächliche Aufheizung bzw. Abkühlung. Geht man davon aus, daß tageszeitliche Isothermie bei Strahlungswetter bei -30 bis -50 cm einsetzt, so tritt sie unter Schneedecken schon in geringen Bodentiefen auf. Letzterer Zustand ist für humide Gebirge der Mittelbreiten während des Winters üblich. In meridionaler Richtung verkürzt sich diese Situation soweit, daß im Tageszeitenklima der Kalttropen in geringen Bodentiefen nur noch während kurzer Zeiten mit Schneebedeckung Isothermie herrscht. Daraus folgt, daß häufige Ausaperungen die Wurzeltemperaturen tropischer Hochgebirgspflanzen beständigen Schwankungen aussetzen, Stoffwechselfvorgänge hier im Kontrast zu den gemäßigten Breiten also kurzrhythmisch variieren.

Der isotherme Bereich liegt im Tageszeitenklima tropisch-humider Gebirge bei 50 bis 70 cm Tiefe. Dieses Niveau gilt als Horizont, dessen Temperatur derjenigen des Jahresmittels der Luftschicht in 2 m ü. Gr. nahekommt; in Wäldern liegen die Werte um etwa 3 K niedriger als an Offenstellen. Die konstanten Bodentemperaturen in 60 cm Bodentiefe nutzen WINIGER (1981) und LAUER (1982) für die Ermittlung des thermischen Wandels in Höhenprofilen unter Berücksichtigung verschiedener Expositionen. WALTER und MEDINA (1969) stellen heraus, daß beständige Bodentemperaturen unter $7-8^{\circ}\text{C}$ Baumwuchs beeinträchtigen, da hier die Proteinsynthese im Wurzelbereich an ihre Grenzen stößt. Ohne diesen Erklärungsansatz weiter zu behandeln (MIEHE u. MIEHE 1994), sei die Aussagekraft der Isothermie im 60 cm-

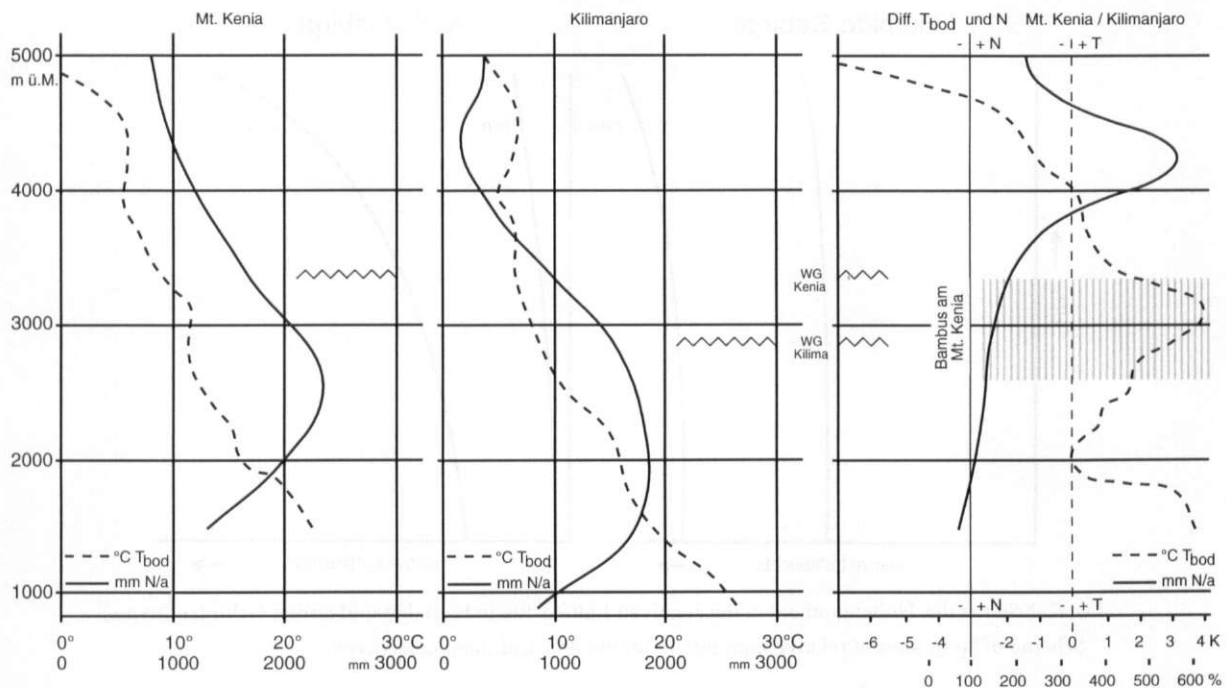


Abb. 7: Vertikalgradienten der Bodentemperaturen in 60 cm Tiefe und der Jahresniederschläge an den Südabdachungen des Mt. Kenia (n. WINIGER 1981) und Kilimanjaro (eigene Messungen im Febr. 1978; Niederschläge n. SPÖNEMANN 1977). Das linke und mittlere Ordinatensystem liefert die Grundlage für die Berechnung der Abweichungen vom Mt. Kenia zum Kilimanjaro

Vertical distribution of soil temperatures at 60 cm depth and annual precipitations on the southern slope of Mt. Kenia (after WINIGER 1981) and of Kilimanjaro (own measurements in Febr. 1978; precipitations after SPÖNEMANN 1977). The calculation of the differences between Mt. Kenia and Kilimanjaro is based on the left side and middle ordinate systems

Tiefenbereich in Tropengebirgen an einem weiteren Beispiel aufgezeigt.

Der Vergleich der Gradienten von Bodentemperatur und Niederschlag am Mt. Kenia und am 300 km weiter südlich gelegenen Kilimanjaro liefert mehrere Rückschlüsse von klimatisch-ökologischer Relevanz (Abb. 7). Die im Mittel etwas erhöhten Bodentemperaturen und Niederschläge am Mt. Kenia verlaufen im Höhenwandel keineswegs geradlinig. Vielmehr werden aus den Relationsberechnungen drei wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Bergen deutlich:

- Erhöhte Trockenheit führt zu positiven Temperaturresiduen. Am Kilimanjaro treten sie oberhalb 4000 m ü. M. ein, wo es bei knapp 5000 m bereits 7 K wärmer als am Mt. Kenia ist. Hier bedingen geringere Niederschläge in der Fußstufe eine Wärmeüberschußzone (WINIGER 1981).

- Eine weitere Wärmeüberschußzone befindet sich am Mt. Kenia bei 3000 m ü. M. Ähnlich feuchte Verhältnisse wie in der darunter gelegenen Wärmemangelzone stellen wechselnde Niederschläge als alleinigen Grund für die Temperaturabweichungen in Frage.

Es fällt auf, daß sich auf den thermisch begünstigten 3000 m-Bereich eine breite Bambuszone konzentriert, die dem Kilimanjaro fehlt.

- Am Mt. Kenia liegt die Waldgrenze am Südhang 450 ± 100 m höher als am Kilimanjaro. In beiden Fällen stimmen die Bodentemperaturen von 8–9°C unter ähnlichen Waldgemeinschaften überein. WALTERS Limitierungsfaktor „erniedrigte Bodentemperatur“ wird am Mt. Kenia also durch die warme Bambuszone „angehoben“, was als Fingerzeig für neue ökologische Erklärungsansätze verwendbar erscheint.

3.6 Luftfeuchtigkeit und Niederschläge

Für das kausale Verständnis verschiedener Typen von Niederschlagsgradienten erscheinen zunächst die großräumigen Zirkulations- und Luftfeuchte-Verhältnisse beachtenswert. Dabei nimmt in den gemäßigten Breiten die Gradientwindeinwirkung im Mittel höhenwärts zu; solche Fälle beschränken sich in subtropischen Trockenräumen mit überwiegend absinkenden Luftmassen auf eher seltene frontale Einbrüche. Für

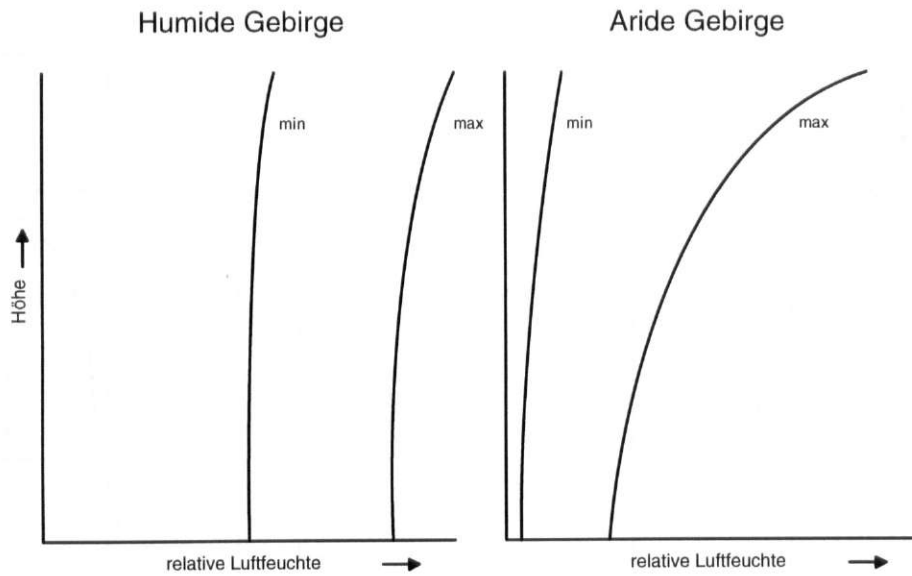


Abb. 8: Schema der Höhengradienten der relativen Luftfeuchte in humiden und ariden Gebirgen (hypo.)
 Scheme of lapse rates of relative humidity in humid and arid mountains (hypo.)

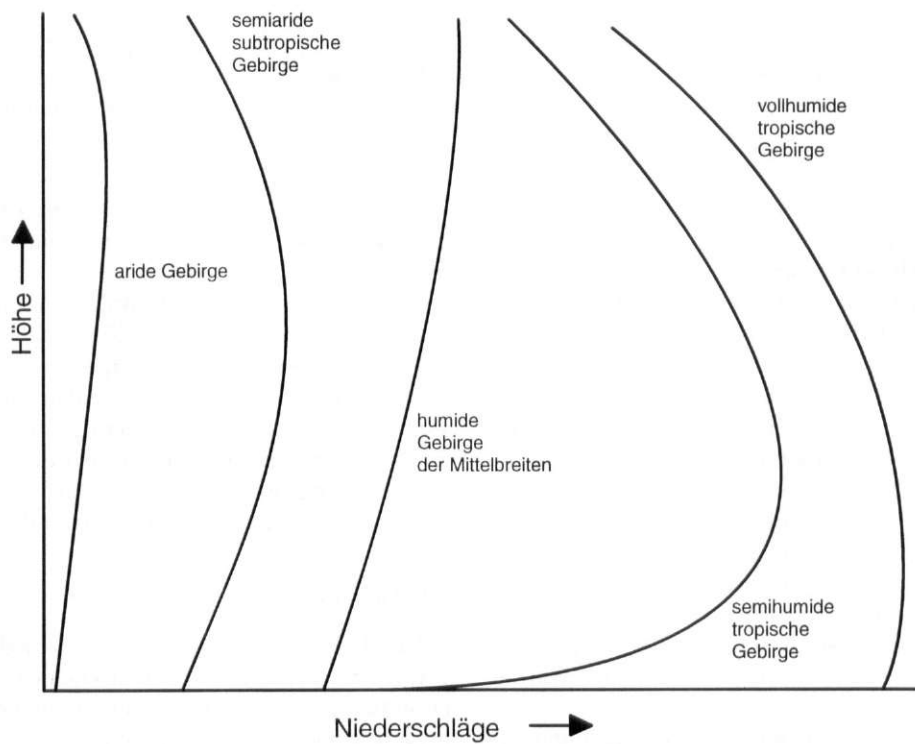


Abb. 9: Niederschlagsgradienten in Hochgebirgen verschiedener Klimazonen (nach WEISCHET 1965; LAUER 1976; LAUSCHER 1976)
 Vertical distribution of precipitations in high mountains of different climates (after WEISCHET 1965; LAUER 1976; LAUSCHER 1976)

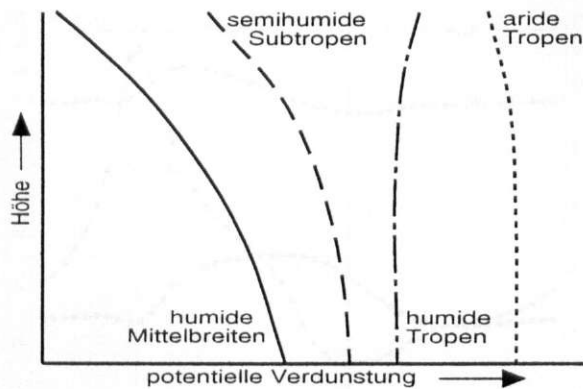


Abb. 10: Höhengradienten der Jahressummen der potentiellen Verdunstung für ektropisch-humide und subtropisch-semiaride sowie für tropisch-aride und tropisch-humide Gebirge (pV abgeleitet aus HENNING u. HENNING 1981)

Lapse rates of the annual sums of potential evaporation for humid mid-latitude and semi-arid subtropical as well as for arid and humid tropical mountains (pE derived from HENNING u. HENNING 1981)

randtropische Passat- und Monsun-Gebiete gilt wiederum eine vertikale Zunahme der Windstärke; allerdings werden hier feuchte Strömungen in der Grundschicht von trockenen Urpassaten überlagert. Im ITC-Bereich überwiegen Vertikalbewegungen.

Die Werte der relativen Feuchte folgen grundsätzlich den sinkenden Lufttemperaturen und steigen mit verringertem Dampfdruck vor allem in den Mittelbreiten höhenwärts an. Für die Vegetation erweist sich ein deutlicher Anstieg der nächtlichen Maxima in Binnenwüsten als wichtig (Abb. 8), der zur Kondensation führen kann. Dieser Wandel erfolgt vor allem bei 3500 ± 500 m, also an der Pelopause als Trennschicht zwischen dem autochthonen thermischen Hitzetief und dem überlagernden Hochdruckkörper. An monsun- bzw. passatgeprägten Luvhängen kommt es hingegen zur sprunghaften Feuchteminderung oberhalb von Wolkeninversionen (LAUER 1972).

Unter diesen Vorgaben sind zwei voneinander abweichende Niederschlagsgradienten zu trennen: der tropisch-konvektive und (rand-)tropisch-advective Typ einerseits sowie der außertropisch-advective Typ andererseits (WEISCHET 1965). In den beiden ersten Fällen bildet sich eine Maximalstufe der Niederschläge aus. Bei Luftmassenkonvergenz verringert sich zur Obergrenze der Wolken hin das Volumen an ausfällbarem Kondensationswasser. Bei passatischen oder monsonalen Staus verursachen die überlagernden trockenen Urpassatströmungen den Rückgang (Abb. 9). In beiden Fällen geht die erhöhte Trocken-

heit in der Fußstufe von Gebirgen mit der starken Verdunstung in der warmen Peplosphäre einher, da ein Teil der Regenfälle schon während des Ereignisses verdunstet. Anhand eines Kurvenvergleichs für Gebirge zwischen den trockenen Rand- und feuchten Innertropen belegt LAUER (1976), daß das Höhenniveau der Maximalstufe von der Aridität der Fußstufe abhängt. Je größer das Sättigungsdefizit im Vorland ist, desto höher müssen Luftmassen bis zu ihrem jeweiligen Kondensationsniveau aufsteigen.

Beim ektropischen Advektionstyp mit frontalem Wettergeschehen steigen die Niederschlagsmengen höhenwärts bis in das Niveau der höchstgelegenen Meßstationen an. Hier kommt es in den Hochlagen bereits bei Auflaufen von Altostratuswolken zu Niederschlägen, wenn die Tieflagen noch trocken bleiben. Höhenwärts sorgt zudem der geringere Dampfdruck bei niedrigeren Temperaturen für eine frühzeitige Niederschlagsausfällung in der mittleren Troposphäre. Jedoch weist HAVLIK (1969) für Gebirgsabschnitte in den humiden Ektropen konvektive Niederschlagsgradienten nach, sobald dort sommerliche Wärmegewitter als Regenbringer überwiegen (z. B. Südalpen, Apennin, Pyrenäen).

3.7 Luftfeuchtigkeit und Verdunstung

Wurde zuvor die relative Luftfeuchte als Erklärungsansatz für das vertikale Niederschlagsgeschehen angesprochen, so spielt sie über die Brücke des Dampfdrucks auch für das Ausmaß der Verdunstung eine entscheidende Rolle. Hier bleibt zunächst festzuhalten, daß sich mit der nächtlichen Abkühlung die Verdunstungskraft bzw. potentielle Evaporation verringert. Der daraus resultierende Tagesrhythmus trifft aber nur bei Strahlungswetter zu. Daraus wiederum ließe sich ableiten, daß in ariden bzw. strahlungsreichen Gebirgen die vertikale Temperaturabnahme auch die luftfeuchten Phasen ausweitet und sich damit die Verdunstungskraft verringert. Dies sollte um so mehr gelten, wenn man den Wind als verstärkenden Faktor einbezieht, der in subtropisch-tropischen Trockengebieten oberhalb der orographisch vorgegebenen Austauschströmungen meist nachläßt.

Berechnungen von HENNING u. HENNING (1981) belegen jedoch für die feucht- und trockentropischen Anden zumindest bis in die subnivale Stufe schwach negative und auch schwach positive Höhengradienten (Abb. 10). Indem ihre Analysen mit einem modifizierten Penman-Ansatz Strahlungsgrößen und aerodynamische Effekte einbeziehen, kommen sie sogar zu dem Schluß, daß in semihumiden Hochbecken die Verdunstungskraft Dimensionen vollarider Wüsten erreichen

kann. Für die hohe Verdunstungskraft in den Kalttropen oberhalb der Maximalstufe der Niederschläge spielen deutliche Anstiege des Sättigungsdefizits in Bodennähe eine große Rolle. Sie gehen auf die starke Oberflächenerwärmung zurück, die bei fehlender Schneedecke wirksam wird. Erst wenn diese in den ekotropischen Gebirgen an Bedeutung gewinnt, setzt eine vertikale Abnahme der Verdunstungskraft ein, die allein auf die kalte Jahreszeit zurückgeht. So beläuft sich in den Alpen die Spannweite auf Werte zwischen 800 mm in den Trockentälern bis 80 mm in der nivalen Stufe. Für die Gebirge in den zentralasiatischen Binnenwüsten gilt diese Regel gleichermaßen.

Unbedeutend scheint dagegen der Einfluß der höhenwärts erhöhten Luftfeuchtwerte bzw. -maxima, die in Abbildung 11 selbst für den strahlungsreichsten und trockensten Gebirgsabschnitt der Erde zum Ausdruck kommen. Dies könnte ein Hinweis auf ein bislang unbekanntes Phänomen sein, das als mögliches Charakteristikum arider Hochgebirge zu überprüfen bleibt. Bei den beiden oberen Stationen am Andenwesthang in Nordchile fällt der arhythmische Tagesverlauf der relativen Luftfeuchte auf, der durch die täglichen Windwechsel gesteuert wird. Mit Einsetzen des Aufwindes von der Küste zum Andenkamm steigt die Luftfeuchte nach Sonnenaufgang an, da sich die Luft während ihres Aufstieges (trocken-)adiabatisch abkühlt. Mit dem Wechsel des „See-Bergwindsystems“ zum Abwind stellt sich bei Sonnenuntergang das Maximum ein. Von da an sinkt die relative Feuchte bei abströmender Luft und damit verbundener Erwärmung beständig bis zum Minimum am Morgen ab. Nach unten erfolgt eine allmähliche Verschiebung der Maxima und Minima, bis unterhalb 3800 ü. M. „normale“ Tagesgänge eintreten.

Beachtet man, daß die beiden tieferen Stationen unter und die mittlere in der Nähe der Peplopause liegen, die sich hier wie in allen aus randtropischen Trockengebieten aufragenden Gebirgen sehr deutlich abzeichnet, deutet sich ein Bezug zur Lufttrübe an. So läßt sich die konvektive Abstrahlung bzw. Absorption in der stark mit Aerosolen belasteten Luft als Erklärung für eine Kompensation der adiabatischen Prozesse in der troposphärischen Grundschicht in Erwägung ziehen. In der staubarmen Luft der Gipfelpartie tritt dieser Ausgleichseffekt dagegen zurück.

4 Klimatisch-ökologische Höhengradienten

Die klimatologischen Höhengradienten steuern über hydrothermische Jahresgänge die Produktivität des Pflanzenwachstums und die Einsatzzeiten und Phasen-

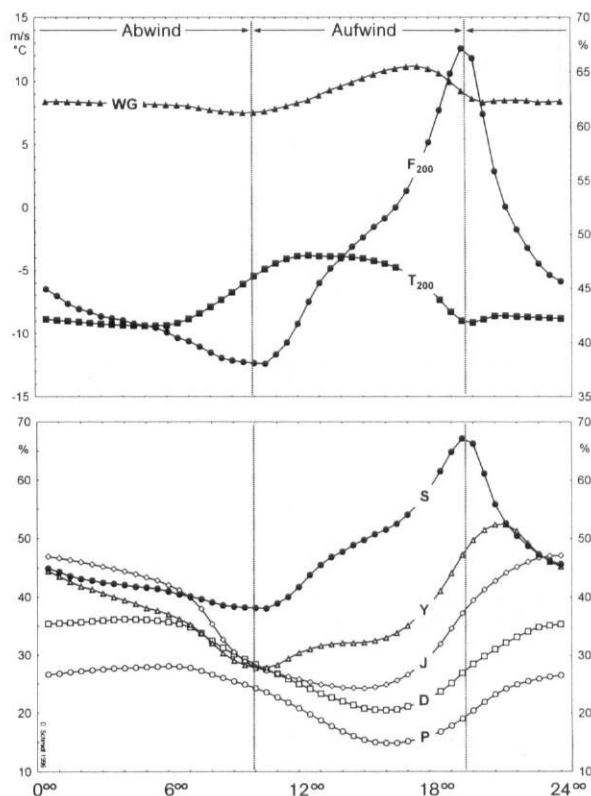


Abb. 11: Mittlere (!) Tagesgänge in den Jahren 1992–93 für die relative Luftfeuchte an fünf Stationen in einem Profil zwischen San Pedro de Atacama und Sairecábur in den nordchilenischen Anden (unten; P = 2950 m, D = 3710 m, 4270 m, Y = 4920 m, S = 5820 m ü.M.); darüber mittlere Windgeschwindigkeit (WG), Lufttemperatur (T_{200} , jeweils gleiche Skalierung links) und relative Luftfeuchte auf dem Sairecábur (F_{200} ; Datenerhebung und -verarbeitung DIETER SCHMIDT MA, Inst. f. Geogr. Dresden)

Mean (!) diurnal course of relative humidity at five climate stations running during 1992–93 in a profile between San Pedro de Atacama and Sairecábur in the Andes of Northern Chile (below; P = 2950 m, D = 3710 m, 4270 m, Y = 4920 m, S = 5820 m a.s.l.); mean wind speed (WG), air temperature (T_{200} , in each case same scale at left) and relative humidity at Sairecábur (F_{200} ; measurement and elaboration of data by DIETER SCHMIDT MA, Dresden)

längen von phänologischen Zyklen in den Höhenstufen. Ebenso behindern zunehmende Klimaextreme Vorgänge des Pflanzenwachstums. Sie sorgen somit für eine Einschränkung der Pflanzendichte bzw. des Artenpotentials und fördern die genetische bzw. modifikative Ausbildung von Schutzvorrichtungen (vgl. z. B. RAUH 1991). Anmerkungen zu Saisonaspekten und zur Phänologie sowie zu Schadenswirkungen vermögen Hinweise über die Brücke zwischen Klimavor-

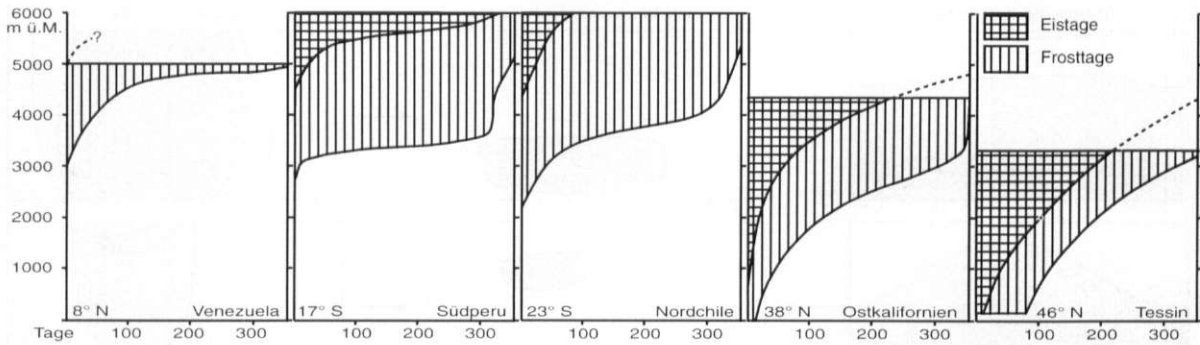


Abb. 12: Vertikaler Wandel der Anzahl der Frostwechsel- bzw. Eistage in Gebirgen verschiedener Klimazonen als Merkmal des meridionalen Trendwechsels in der thermischen Periodizität (Südperu n. TROLL 1968, Venezuela n. SARMIENTO 1986)
Vertical change of number of frost and ice days in mountains of different climate zones featuring meridional trends of thermal periodicity. Southern Peru after TROLL 1968, Venezuela after SARMIENTO 1986)

gaben und Pflanzenreaktionen zu liefern. Damit leiten die Ausführungen über klimatisch-ökologische Trends zum pflanzenmorphologischen Teil über.

4.1 Vertikalwandel der Saisonaspekte

Für eine Typisierung phänologischer Phasen der Pflanzen als Überleitung zum klimatisch-ökologischen Fragekomplex bieten sich Überlegungen zu den Saisonaspekten an. Zunächst muß die Spannweite zwischen den Extremjahreszeiten beachtet werden, da sie für generelle Aspekte der Vegetation wie etwa den Umfang der Phytomasse oder die Formationsgestalt maßgeblich ist. Die Übergangsjahreszeiten wirken nur nuancierend, indem ihre Dauer die Entfaltungszeiten von Knospen, Blättern, Blüten oder Früchten bestimmt.

Zunächst wird zwischen thermischen und hygrischen Jahreszeiten differenziert, wobei polwärts die Temperatur- und zum Äquator die Niederschlagsvariationen an Bedeutung gewinnen (TROLL u. PAFEN 1964). Nur in Vollwüsten niedriger und mittlerer Höhenlagen in den Randtropen oder in den immerfeuchten Innertropen fehlen deutlich akzentuierte Jahreszeiten (vollaride bzw. vollhumide Verhältnisse bei annähernder Temperaturkonstanz). Zwei Jahreszeiten treten dort auf, wo die klimatisch-ökologisch wirksamen Übergänge sehr kurz sind. Solche „Sprünge“ im saisonalen Temperaturgang gibt es vor allem in hochkontinentalen Subpolarregionen mit langwährender Schneedecke und beim Niederschlagsgang mit schlagartigem Ein- und Aussetzen der Regenzeiten in den Randtropen. Ansonsten überwiegen drei bis vier Jahreszeiten, wobei in thermischer Hinsicht vor allem die subozeanischen Gebiete der Mittelbreiten und

Subtropen, in hygrischer die wechselfeuchten Tropen zu nennen sind.

Diese pauschale Skizzierung der klimatischen Periodizität muß bei ökologischen Betrachtungen durch Überlegungen zur Schneeeandauer bzw. Ausaperung ergänzt werden. Denn hierin liegt eine bedeutende Abwandlung der Saisonalität in Hochgebirgen gegenüber den Tieflagen: In Gebirgen gemäßigter bis subtropischer Breiten verkürzen sich aus klimatisch-ökologischer Sicht die thermischen Übergangsjahreszeiten durch die Schneeeauflage (Abb. 13). Hier setzt also für die Vegetation der Wechsel von der winterlichen Ruhe- zur sommerlichen Produktionsphase abrupt bei Ausaperung ein, da in schneereichen Hochlagen dieser Zeitpunkt bereits in die Phase fortgeschrittener Erwärmung fällt. Dies bedeutet, daß die Vegetation schlagartig aktiv wird, das Frühjahr also faktisch fehlt. Je nach Zeit und Stärke der einsetzenden Schneefälle kann aus ökophysiologischer Sicht auch der Herbst als Übergangsphase ausfallen.

In den Subtropen und Tropen rückt dagegen ein anderer thermischer Faktor in den Vordergrund, nämlich die Anzahl der Frostwechsel- bzw. Eistage. Im Gefälle vom Äquator zu den Polen verändert sie sich mit dem Wandel vom Tages- zum Jahreszeitenklima. TROLL (1968) belegt erstmals den vertikalen Wandel dieses wesentlichen Tropenmerkmals in einem Schema, das in Abbildung 12 für die Ek- bzw. Subtropen durch entsprechende Gradienten ergänzt wird (s. a. RATHJENS 1982). Hierin drückt sich der Übergang vom Jahres- zum Tageszeitenklima im höhenwärtigen Trendwechsel von einer allmählichen zu einer plötzlichen Zunahme der Fröste aus. Bildlich gesehen geht die daraus folgende kontinuierliche Reduktion der thermischen Periodizität aus Abbildung 13 (links) her-

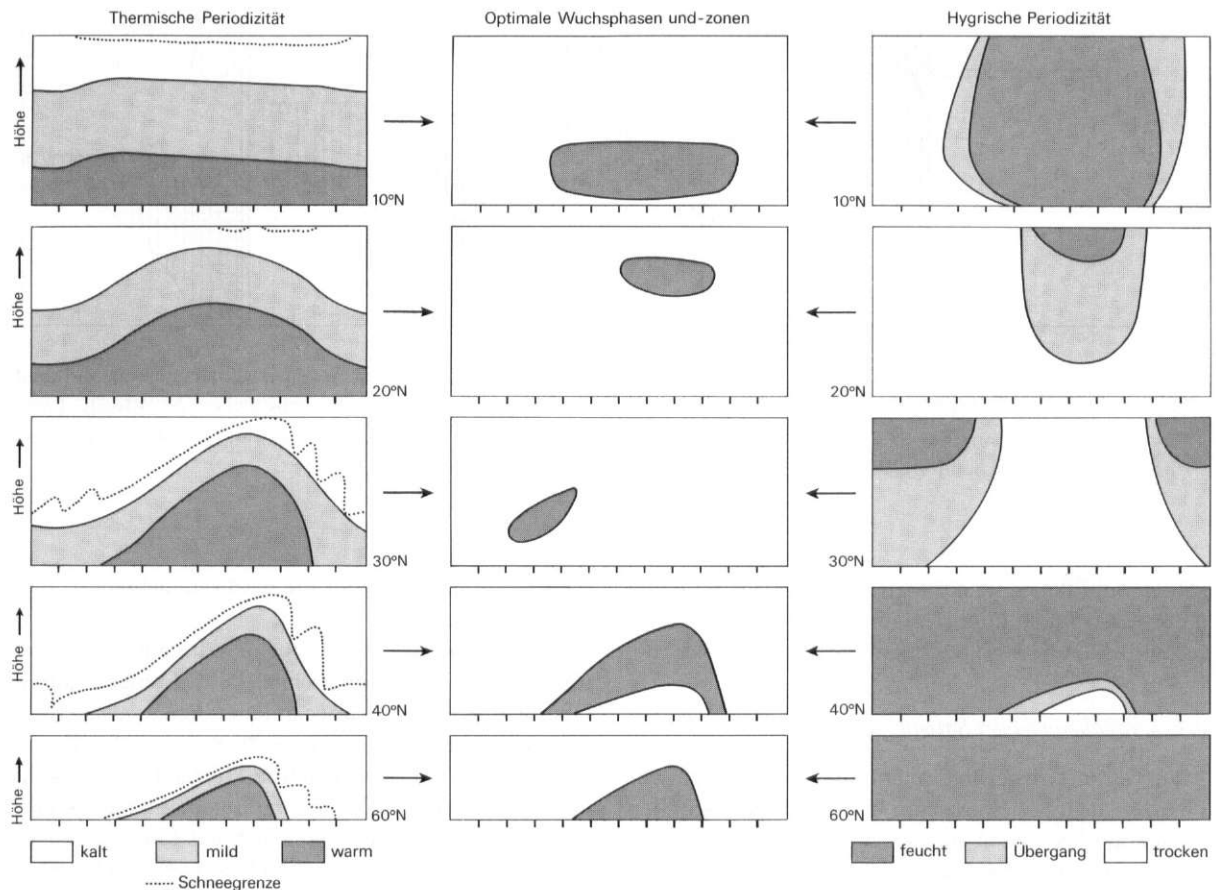


Abb. 13: Darstellung des planetarischen und vertikalen Wandels der Dauer thermischer und hygrischer Jahreszeiten (oben); das Schema gilt für westliche Kontinentseiten. Die Überlagerung warmer und (boden-) feuchter Phasen gestatten eine zeitliche und höhenzonale Zuweisung optimaler Wuchsphasen (mittlere Sequenz) (hypo.)

Presentation of meridional and vertical change of the duration of thermal and hygric seasons (left or right); the scheme concerns the western part of the continents. The superposition of warm and humid periods allow a time and altitudinal attachment to periods with optimal growth (medium sequence) (hypo.)

vor, indem die zeitliche in eine räumliche Dimension überwechselt, in den Tropen die Jahreszeiten also sozusagen zu Höhenstufen werden.

Bei der hygrischen Periodizität verteilen sich die Amplituden zwischen den Extremen anders. Hier belegt Abbildung 13 (rechts) eine Akzentuierung der hygrischen Jahreszeiten am Rande der Wüstenzonen in den Sub- und Randtropen. Dabei zeigt sich, daß in den mediterranen Subtropen die hygrische Begünstigung höhenwärts zunimmt, während in den Innertropen der Optimalbereich auch von der Länge der feuchten Jahreszeit her in mittleren Höhenlagen liegt. Hier ist eine hygrische Übergangsphase zumindest zu Beginn der Regenzeit kaum ausgeprägt, da ihr Einsatz durchweg innerhalb von zwei bis drei Wochen erfolgt. Eher läßt sich die beginnende Trockenzeit als Über-

gangsphase in ökophysiologischer Hinsicht deuten, nimmt doch die Bodendurchfeuchtung selbst nach plötzlichem Aussetzen der Regenzeit nur langsam ab. In meeresnahen Gebirgen der mittleren und hohen Breiten bilden Niederschläge hingegen zu keiner Jahreszeit einen Mangelfaktor, da hier die Periodizität gerade in den Hochlagen kaum ins Gewicht fällt (Abb. 13 rechts). Für die ariden Gebirge der ekotropischen Binnenwüsten gilt dies weniger; immerhin tritt auch dort eine höhenwärtige Begünstigung mit den steigenden Niederschlägen in der warmen Jahreszeit ein (s. Merriam-Effekt).

Aus dem Verbund feuchter und warmer Perioden ergibt sich eine raumzeitliche Zuordnung ökophysiologischer Gunstphasen in Gebirgen der Westseiten der Kontinente, in denen Pflanzen relativ optimale

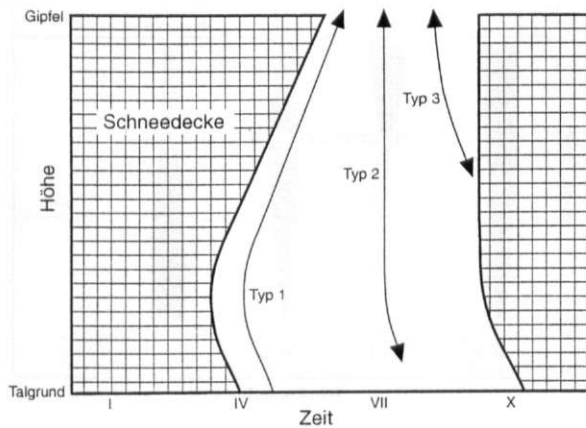


Abb. 14: Vertikaler Wandel des Blühbeginns von frühblühenden, intermediären und spätblühenden Arten in humiden Gebirgen der Mittelbreiten (RICHTER 1978)

Vertical gradient of the onset of flowering of early intermediate and late blooming species in mid-latitude humid mountains (RICHTER 1978)

Wuchsbedingungen finden (Abb. 13 Mitte). So umfassen humide Tropengebirge logischerweise eine viel breitere Gunstzone und längere Gunstzeit als aride Tropengebirge (z. B. Hochatacama, Hoggar, Tibesti). In den xeromediterranen Subtropen bleibt der Optimalbereich eng (z. B. Hoher Atlas, Sierra San Pedro Martir, span. Sierra Nevada), ist nun aber in tiefere Lagen verlagert, wo erhöhte Niederschläge und gemäßigte Temperaturen zusammentreffen. Im Herbst führen die einsetzenden Niederschläge deshalb nicht zum gleichen Effekt, da die Böden nach dem Sommer noch trocken sind. Hingegen wirken sich die Herbstregen in der mesomediterranen Zone durchaus aus (z. B. Apennin, Westseite der kalifornischen Sierra Nevada). Hier herrschen in den Tieflagen ausnahmsweise zwei Wachstumsoptima, die eine rasche Bereitschaft zur Assimilation erfordern und somit Hartlaubstrukturen als Anpassungsmerkmal begünstigen. Erst in der supramediterranen Höhenstufe setzen laubwerfende Arten ein, da die beiden Phasen zu einer im Sommer verschmelzen. Diese Situation bleibt polwärts erhalten, sinkt nun aber in die Tieflagen ab und verkürzt sich mit zunehmender Kälte.

4.2 Phänologische Merkmale als Reaktionen auf hygrothermische Jahresgänge

Außertropische Gebirge zeichnen sich mit ihrer jahreszeitlichen Witterungsunruhe durch erhebliche interannuäre Variationen aus. Für Hochlagen gilt dies um so mehr, als hier die Länge der Schneedeckendauer als Resultierende des hygrothermischen Jah-

resablaufes um mehrere Monate differieren kann. So kommen viele Arten der alpinen und subnivalen Stufe in einzelnen Jahren weder zur Blüte noch zur Frucht reife (RICHTER 1978). Daraus ergibt sich gleichzeitig als charakteristisches Merkmal für außertropische Hochgebirge, daß höhenwärts die interannuäre Variabilität der phänologischen Entwicklungszustände ansteigt. Denn während in Tieflagen die meisten Arten etwa eines Laubmischwaldes alljährlich fruchten, ist dies z. B. für eine Schneetälchen-Gesellschaft der Hochlagen keineswegs selbstverständlich.

In humiden Gebirgen der gemäßigten Breiten steuern vor allem die Temperatursummen den phänologischen Zyklus, indem sie eng mit dem Ausaperungszeitpunkt korrelieren. Entscheidend wirkt sich dabei die bodennächste Erwärmung aus, wie sich an Pflanzen mit breitem Höhenspektrum feststellen läßt. So kann z. B. *Vaccinium myrtillus* in Tieflagen einen viermonatigen Zyklus von der Blattentfaltung bis zur Frucht reife durchlaufen, in der alpinen Stufe jedoch einen nur zwei- bis dreimonatigen bei späterem Entwicklungsbeginn. In diesem Falle liegt die phänologische Gunst bzw. verkürzte Wuchsphase im Einstrahlungsvorteil der Hochlagen begründet. So lassen sich in humiden Gebirgen spezifische Typen phänologischen Vertikalverhaltens unterscheiden, wie das Muster in Abbildung 14 wiedergibt. Beim linken Pfeil handelt es sich um Frühblüher, die höhenwärts eine retardierte Entwicklung durchlaufen (z. B. *Vaccinium myrtillus*). Ihnen stehen Spätblüher gegenüber, die zunächst in Hochlagen aufblühen (z. B. *Gentiana aspera*) und etwas verzögert weiter unten auf den sommerlichen Strahlungsvorteil reagieren.

In semiariden Gebirgen der Subtropen verliert der thermische gegenüber dem hygrischen Faktor an Bedeutung. Jedoch spielt die Schneedeckendauer weiter eine wichtige Rolle, indem krautige Pflanzen im trockenen Sommer nur bei ausreichender Bodenfeuchte durch Schneeschmelze zur Blüte kommen. Dieser Unsicherheitsfaktor verringert sich erst in jenen Gebirgen arider Zonen, in denen konvektive Prozesse im Sommer maßgeblich zur Wasserversorgung beitragen. So deuten Beobachtungen in den Jahren 1992–1994 (August) an, daß die White Mountains (Kalifornien) mit geringerem Sommerregenanteil als die Charleston Mountains (Nevada) eine größere interannuäre Variabilität in der Anzahl aufblühender Arten bzw. Individuen aufweisen dürften.

Endgültig von den hygrischen Jahresabläufen wird der phänologische Gang in den Tropen gesteuert, in deren Tageszeitenklima weder die Variationen der Temperatur noch der Schneebedeckung ins Gewicht fallen. Wichtiger ist hingegen die Periodizität der

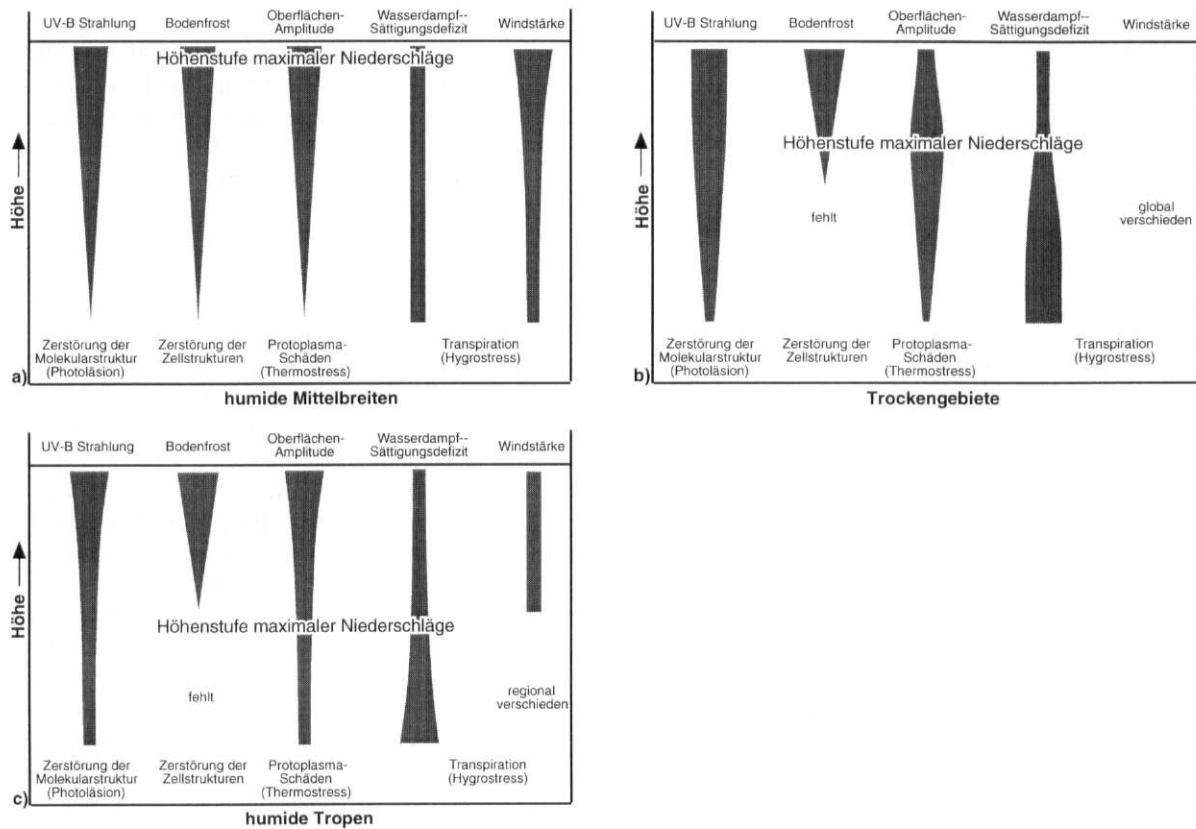


Abb. 15: Höhenwandel ökophysiologischer Streßfaktoren des Klimas in Hochgebirgen der humiden Ektropen (a), der Trockengebiete (b) und der humiden Tropen (c; z.T. hypo.). Die Balkenbreite entspricht der Einflußstärke des Faktors
Vertical trends of ecophysiological stress caused by climatic factors in high mountains of the humid mid-latitudes (a), arid regions (b), and humid tropics (c; partly hypo.). The width of the bars indicate the strength of the factor

Regenzeit, da ein verspäteter Beginn zu phänologischen Verzögerungen führt. Nur die vollhumiden Tropengebirge weisen sich durch unerhebliche interannuäre Unterschiede aus. Anders als in den Außertropen zeigen die Innertropen also keinen phänologischen Vertikalwandel, da hier die saisonalen Schwankungen nicht höhenpezifisch sind.

4.3 Die ökophysiologische Wirkung klimatologischer Gradienten

Als Zwischenergebnis der bisherigen klimatologischen Betrachtungen ergeben sich für humide Gebirge der Mittelbreiten, der ariden Sub- bis Randtropen und der humiden Tropen grobe Vertikaltrends, wie sie in Abbildung 15 zusammengefaßt sind. Die Höhenwandelungen der Klimaparameter haben ökophysiologische Auswirkungen auf den Stoffwechselhaushalt der Pflanzen, die mit Anpassungsformen reagieren. Die vertikalen Verschärfungstrends von Faktoren wie Strahlung, Bodenfrost oder Temperaturamplituden an Ober-

flächen beeinträchtigen das Wachstum von Pflanzen. Hierzu tragen Zerstörungen von Molekular- und Zellstrukturen oder Protoplasmaschäden bei. Eher positiv wirkt sich dagegen das höhenwärts abnehmende Sättigungsdefizit in den Ek- und Subtropen aus, wodurch die Transpirationsverluste gemindert werden.

Weitgehend auf die Mittelbreiten mit frontalem Wettergeschehen beschränkt sich eine deutliche Zunahme des Windgradienten, wobei sich in den Hochlagen die mechanische Beanspruchung im Verbund mit Eisbläse vor allem in Kampfformen des Baumwachstums manifestiert. Hier wirkt sich Frost nur dort als gravierender Streßfaktor aus, wo eine schützende Schneedecke fehlt.

Zu den ariden Subtropen hin gewinnen die höhenwärtigen Zunahmen der UV-B-Strahlung und Temperaturamplituden an Oberflächen als Streßfaktoren an Bedeutung. Zwar zeigen schon in den Hochgebirgen der gemäßigten Zone viele Arten Anpassungen an die Einstrahlung, jedoch befindet sich der Verbreitungsschwerpunkt für Kugelwuchs oder Nanophyllie in den

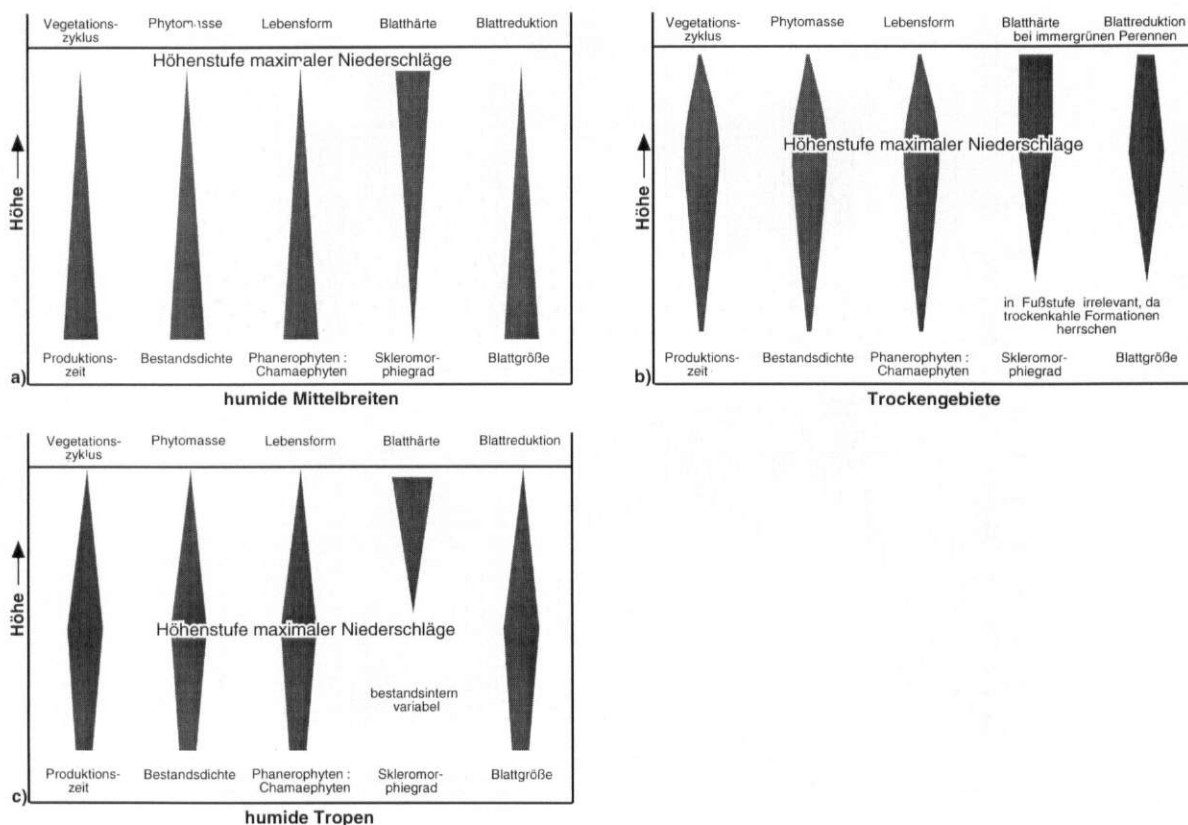


Abb. 16: Höhenwandel pflanzenmorphologischer Merkmale in Hochgebirgen der humiden Ektropen (a), der Trockengebiete (b) und der humiden Tropen (c; z.T. hypo.). Die Balkenbreite entspricht dem Anteil des Typs

Vertical trends of ecophysiological stress caused by climate factors in high mountains of the humid mid-latitudes (a), arid regions (b), and humid tropics (c; partly hypo.). The width of the bars indicate the strength of the factor

ariden Hochgebirgen. Letztere kann je nach Vorgabe aber auch als Ausdruck eines „streßärmeren“ Klimas gelten: In hochariden Gebieten, wo sich die meisten Pflanzen nur kurzzeitig eine episodische oder periodische Belaubung leisten, lassen sich immergrüne, kleine Blätter als relatives Gunstmerkmal in einer hygromischen Optimalzone interpretieren. In Abbildung 16b erklärt also die andersartige Ausgangsbasis in den Tieflagen die irritierend anmutenden Höhen-trends der Nanophyllie.

In diesem Höhenbereich herrschen zwar bezüglich der Bodenfeuchte relativ günstige Wachstumsbedingungen, die sich in Abbildung 15b aus der Position der Stufe maximaler Niederschläge und in Abbildung 30 aus den hohen Bedeckungsgraden bei 4000 m ü. M. ± 200 m abzeichnen. Im Vergleich zu den humiden Gebirgen handelt es sich jedoch um kurze Gunstphasen; so stehen die erhöhten Niederschläge keineswegs im Widerspruch zu den besonders weiten Amplituden der Oberflächen-Temperaturen, die die trockenen Zeiträume im Sommer kennzeichnen. Bodenerhitzung

tagsüber und nächtliche Fröste verursachen in den ariden Gebirgen ein außerordentlich langsames Pflanzenwachstum. Hier konzentriert sich die Produktionszeit von Hartpolstern auf wenige Stunden in den Übergangstageszeiten, so daß Arten wie *Azorella compacta* in den zentralen Anden trotz ihres relativ niedrigen Wachstums sehr alt werden können. Auch das hohe Alter vieler Wacholder- oder Pinus-Arten in trockenen Hochlagen Zentralasiens bzw. in der Basin and Range Province dürfte auf analoge Wachstumsstrategien zurückgehen.

In den feuchten Tropen bleiben die höhenwärtigen Zunahmen der Einstrahlung und Temperatur-Amplituden an Oberflächen Extremfaktoren, wobei sich die Höchstwerte auf die weniger bewölkten Vormittage und Trockenzeiten konzentrieren. Auch hier wirkt der recht abrupt oberhalb der Maximalstufe der Niederschläge einsetzende Frostwechsel einschneidend, der in den semihumiden Randtropen an den hoch hinaufreichenden Baumgrenzen schon nahezu täglich wirksam ist.

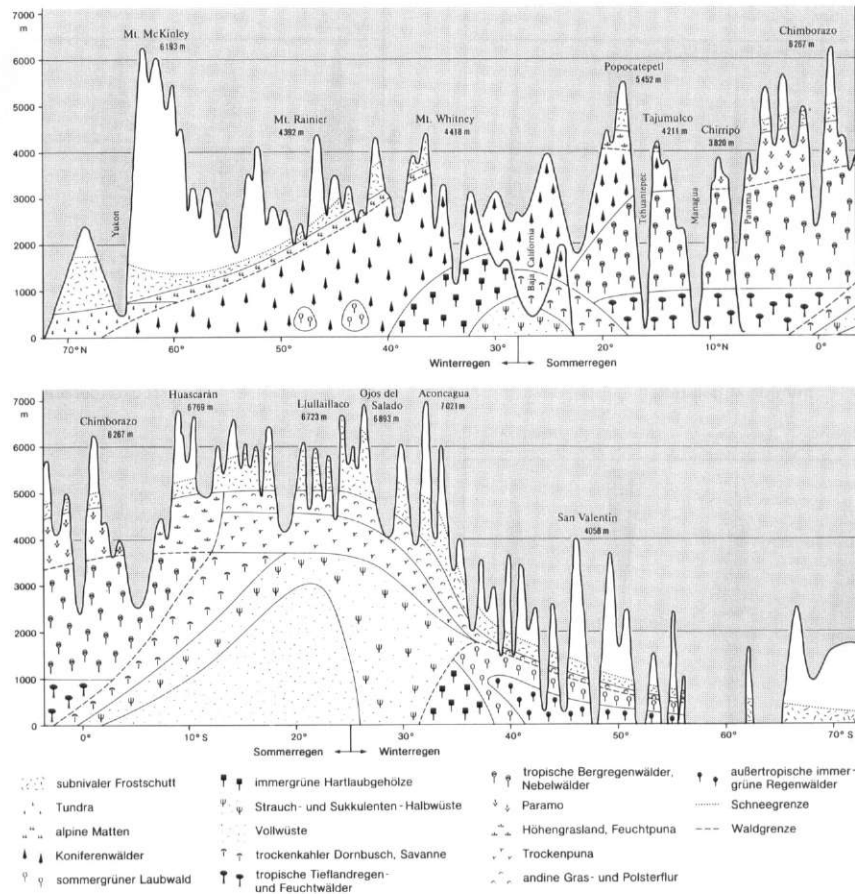


Abb. 17: Die Anordnung der Vegetationszonen und -höhenstufen in den Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland.

The distribution of vegetation zones and belts in the Cordilleras between Alaska and Tierra del Fuego

5 Pflanzenmorphologische Höhengradienten

Als Reaktion auf den ökophysiologischen Prozeßwandel ist bezüglich der pflanzenmorphologischen Merkmale ebenfalls von höhenwärtigen Veränderungen auszugehen. Hierzu zählen die Blatthärte bzw. der Skleromorphiegrad, die Blattgröße und die Lebensform. Zusätzlich ergibt sich ein Höhenwandel bei der Artenzahl und Strukturvielfalt sowie bei der eher physiologischen Größe der Phytomasse. Jedoch ist zu betonen, daß alle Parameter als multifaktorielle Phänomene auch bestandsklimatische oder edaphische Impulsträger sind.

Es bleibt aber zu betonen, daß der pflanzenmorphologische Aufbau vornehmlich von Organisationsmerkmalen wie Verzweigungstyp, Sproßmetamorphose oder Blattstellung herrührt. Aufgrund dieser evolutiv vorgegebenen Strukturen können Pflanzen ohnehin nicht beliebig von der Umwelt gestaltet werden. Damit im Zusammenhang stehen auch arealtypi-

sche bzw. florensgeschichtliche Aspekte, die die ökologischen Vorgaben weiter überlagern. Dies leitet sich wiederum aus einem Meridionalprofil der Westseite der Kordilleren zwischen Alaska und Feuerland ab, wo die Vegetationszonen in Abbildung 17 keineswegs überall mit den Humiditätsvorgaben korrespondieren (Abb. 1). Nur die beiden ariden Bereiche unter den Wendekreisen zeichnen sich durch vergleichbare Formationen aus, die auch gewisse taxonomische Ähnlichkeiten aufweisen. Die humiden Kordilleren-Abschnitte der gemäßigten Zonen belegen hingegen mit ihrer Nadelbaum-Dominanz im Norden und mit immergrünen bis winterkahlen Laubwäldern im Süden deutliche Unterschiede.

Die Divergenzen sind in erster Linie florensgeschichtlicher Natur, gilt doch die Westseite Nordamerikas als Mannigfaltigkeitszentrum für Koniferen, während in analoger Lage auf der Südhalbkugel die im Norden fehlenden Südbuchen herrschen. Trotz vergleichbarer Klimabedingungen hat dieser Unterschied

ein ganz andersartiges pflanzenmorphologisches Gesamtbild zur Folge. Denn während für den Norden eine familienspezifische Ausbildung skleromorpher und nanophyller Laubstrukturen gilt, überwiegen im Süden mesomorphe und mesophylle bis semiskleromorphe Formen. Hieraus ergibt sich, daß zumindest bei Phanerophyten in den ekotropisch-humiden Gebirgen keine klaren Bezüge zwischen Klima und Pflanzenmorphologie bestehen. Erst im Detail belegen die beiden erwähnten Regionen interpretationswürdige Ähnlichkeiten: so zeichnen sich in beiden Fällen z. B. die perhumiden Wälder durch einen flechten- und moosreichen Epiphytismus und im Unterwuchs durch Farnreichtum aus.

Rückgekoppelte Ableitungen des Klimas aus dem Formationsbild bleiben somit oftmals fragwürdig, wie etwa die Verteilung offener Wälder an den Bergzügen der Basin and Range Province deutlich macht (Abb. 21). Hier läßt sich an den Hängen mit unterbrochenen Koniferenstufen eines unteren Gürtels mit *Pinus monophylla* bzw. *P. edulis* und *Juniperus osteosperma* sowie eines oberen mit *Pinus flexilis* und *P. longaeva* eine „vierfache Waldgrenze“ ausmachen. Indem beide Komplexe von einem baumlosen Streifen getrennt werden („balds“, HÖLLERMANN 1973), deutet diese Formationsabfolge dennoch kein doppeltes Niederschlagsmaximum an. Vielmehr erklärt sich die Lücke zwischen den zwei Koniferenstufen paläoökologisch, da in der Region wohl einfach Baumarten fehlen, um diesen Bereich zu belegen – denn das Klima spricht hier keineswegs gegen Baumwuchs. Diese Vorstellungen zu einem „Prinzip der unbesetzten Nische“ dürften auch für die waldfreien Südhänge in Tälern des Sailijski Alatau im nörlichen Tien Shan gelten, denen dicht mit Fichten bewachsene Nordhänge gegenüberstehen. Bei Jahresniederschlägen von mehr als 1500 mm und üppigen Hochstaudenfluren ist hier ebenfalls vom florenhistorisch begründeten Fehlen einer adäquaten Baumart an den Sonnenhängen auszugehen. Hieraus läßt sich als Grundsatz ableiten, daß Vorkommen bestimmter Strukturformen durchaus interpretierwürdig sind, der Umkehrschluß jedoch nicht zulässig ist, daß ihre Abwesenheit zwangsläufig auf einen ökologischen Mangelfaktor hindeutet.

Eine Klimadeduktion aus Pflanzenformationen in Hochgebirgen bleibt auch insofern kritikwürdig, als selbst TROLLS Schema (1968) der horizontalen und vertikalen Klima- und Vegetationsgliederung der tropischen Anden keine generellen Rückschlüsse erlaubt. So erscheint es vermessen, die Graspuna als Typus für Bereiche mit 7–10 humiden Monaten zu erachten, wenn selbst für TROLLS Wüstenpuna der Hochatacama dichte Tussock-Bestände bezeichnend sind. Sie treten

dort bei nur einem humiden Monat und Niederschlägen um 150 mm/a in 4000 m ü. M. mit Deckungsgraden bis 40% auf und tragen in Abbildung 30 maßgeblich zu den Maxima am Sairecábur bei. Da also Pflanzenformationen nur teilweise mit dem vertikalen Klimawandel korrelieren und Beobachtungen nur indirekte Klimaindikationen erlauben, besteht weiter Bedarf nach direkten Ableitungsverfahren aus phytomorphologischen Anpassungsmerkmalen.

5.1 Skleromorphiegrad, Blattbehaarung und Blattgröße

Prinzipiell trägt der vertikale Strahlungsgewinn in Gebirgen dazu bei, daß sich der Anteil an skleromorphen, behaarten und kleinen Blättern erhöht. Es handelt sich in allen drei Fällen um Anpassungsmerkmale an die schädliche UV-Wirkung, an verstärkte Transpirationsverluste und Oberflächenerhitzungen. Außerdem erweisen sich die höhenwärts wachsenden Anteile an stützenden Sklerenchymgeweben und an Blattbehaarung als vorteilhaft gegen Frosttrocknis und Trockenheit im allgemeinen.

Zu beachten bleibt aber, daß mit den einzelnen morphologischen Aspekten stets gebündelte Informationen zu den Faktoren Temperatur und Feuchtigkeit vorliegen, die eine graduelle Differenzierung erschweren. Hinzu tritt neben den genetisch festgelegten Merkmalen dominierender Taxa wie im Falle von Nadelbäumen der Einfluß von Nährstoffdefiziten. Dies betrifft z. B. die Blattgestalt, die etwa bei Stickstoffmangel in Mooren trotz des hohen Wasserangebots zum Hartlaubtypus tendiert („Peinomorphose“).

Wie komplex die Information durch Blattanalysen sein kann, belegen Werte aus drei Formationen des Waldgrenzökotons der Cordillera de Talamanca in Costa Rica, die folgenden Stufen angehören (KAPPELLE 1995):

- 3100 m = hochmontaner Wald, bis 35 m hoch; mit Eichen in der Baumstufe und hohem Bambus-Unterwuchs;
- 3390 m = subalpiner Buschwald, bis 12 m hoch, mit Ericaceenbäumen und kleineren Büschen;
- 3520 m = Subpáramo, bis 2 m hoch, beherrscht von niedrigem Bergbambus und Sträuchern.

Abbildung 18 dokumentiert bei den Blattgrößen einen relativ klaren Vertikaltrend zur Nanophyllie. Dies muß nicht zwangsläufig als höhenpezifischer Wandel gelten, fördert doch die Kronen-Überschattung im Unterholz einen erhöhten Anteil an großen Blättern, während die offenen Subpáramos naturgemäß kleinblättrige Arten aufweisen. Auch für Gebirge anderer Klimazonen sind höhenwärts abnehmende Blattgrößen bezeichnend. Selbst unter per-

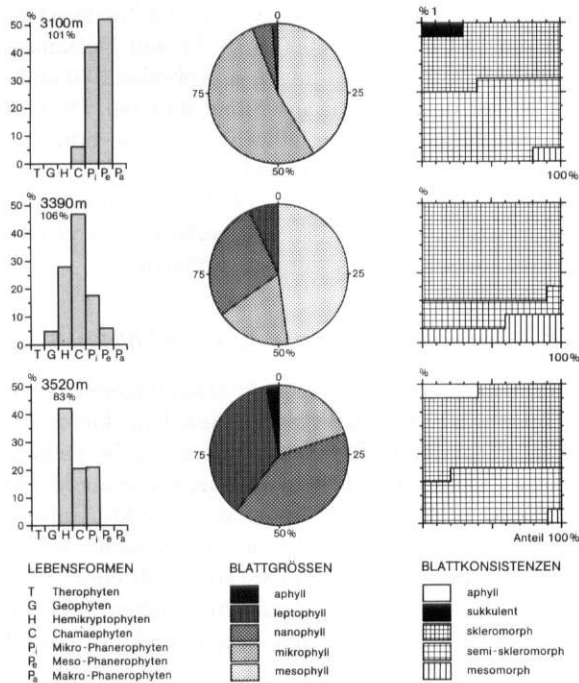


Abb. 18: Lebensformen-, Blattgrößen- und Blattkonsistenz-Spektren im Waldgrenzbereich an der W-Abdichtung des Chirripó-Massivs in Costa Rica am Fußweg von San Gerardo zum Hochtal des Rio Talari

Spectra of life-form, leaf-size, and leaf-consistence at the timberline-ecotone along the path from San Gerardo up to the high valley of Rio Talari at the western slope of Mount Chirripó in Costa Rica

humiden Verhältnissen gilt dies, denn entscheidend für diese Schutzeinrichtung ist die erhöhte Einstrahlung sowie die damit verbundene Aufheizung der Transpirationsoberfläche. In diesen Fällen schützen sich also Pflanzen über Blattreduktion gegen die seltenen Strahlungsfälle und zeigen keine Anpassungen an das „Normalklima“. Damit zeigt sich aber, daß die Aussagekraft von Blattgrößen-Verhältnissen als wenig ergiebig erachtet werden muß – es sei denn, man behandelt klar definierte Taxa.

In hygrothermischer Hinsicht noch weniger interpretierbar ist in Abbildung 18 die Blattkonsistenz, obwohl in den beiden höheren Arealen skleromorphe Arten dominieren und damit die Strahlungsbelastung zum Ausdruck kommt. Auch in diesem für den Chirripó beschriebenen „Páramo-Effekt“ (RICHTER 1992) kommt die starke Prägung der Höhenstufe durch Wolkennebel nicht zum Ausdruck. Gerade die für nordandine Páramos typischen Schopfrosettenpflanzen widersprechen der Signifikanz skleromorpher Laub-

strukturen (Abb. 24), werden doch ihre großvolumigen, weichen und mit Schwammzellen versehenen Blätter durch dichte Haarfilze geschützt. Die Koexistenz meso- und xeromorpher Merkmale erschwert also einfache Korrelationen für hygrothermische Differenzierungen, zumal andere Schutzmaßnahmen hinzu treten können.

Im allgemeinen für vergleichende Detailstudien zwar wenig ergiebig, weisen die Vertikaltrends von Blattkonsistenz, -größe und -behaarung in den Gebirgen der verschiedenen Klimazonen dennoch graduelle Unterschiede auf. Für die humiden Ektropen gilt, daß der Höhengradient zunehmenden Xeromorphie-Grades nur schwach ausgeprägt ist. In den ariden Subtropen nehmen xeromorphe Merkmale höhenwärts relativ ab, d.h. in den feuchteren Hochlagen etabliert sich ein „Normaltyp“ trotz teilweise enormer Einstrahlungen eher als in den trockenheißen Tiefen. In den humiden Innertropen folgt der Trend von Trockenheitsmerkmalen der Niederschlagskurve am deutlichsten, da hier unterhalb und vor allem oberhalb der hygrischen Maximalstufe eine Zunahme entsprechender Strukturen festzustellen ist. Abbildung 19 veranschaulicht diese Gradienten für die Blattgröße, da sie unter den Blattmerkmalen am ehesten eine Beziehung zum hygrothermischen Wandel aufweist.

5.2 Diversität

Von den zahlreichen Phytodiversitäts-Maßen eignen sich jene der α - und β -Diversität am besten für Beurteilungen des Vertikalwandels. Im ersten Fall handelt es sich um den Artenreichtum innerhalb eines Standortes (within-habitat diversity), womit eine interne Größe vorliegt. Darauf baut im zweiten Fall der Vergleich mehrerer Standorte auf (between-habitat diversity), der auf Gemeinschafts- und Unähnlichkeitskoeffizienten zwischen Arealen beruht. Bei zonaler Betrachtung läßt sich die α -Diversität aufgrund der evolutiven bzw. paläogeographischen Störgrößen nur schwer mit Klimafaktoren korrelieren. Da sich die taxonomische Vielfalt in den Kernräumen der Innertropen aus der wenig gestörten Artengenese bei langzeitiger Klimakonstanz und hohen Energieumsätzen erklärt, liegen in dortigen Gebirgen andere Ausgangsbedingungen vor als in ektropischen. Hier schlagen stattdessen Migrationsverluste durch kaltzeitliche Veränderungen des Klimas durch, wobei der Schwund von Arten entlang von Meridionalgebirgen wie den Kordillern schwächer als in blockierenden Quergebirgen wie den Pyrenäen oder Alpen ist.

Tropische und ektropische Gebirge weisen aufgrund solcher paläoklimatischer Unterschiede gegenläufige

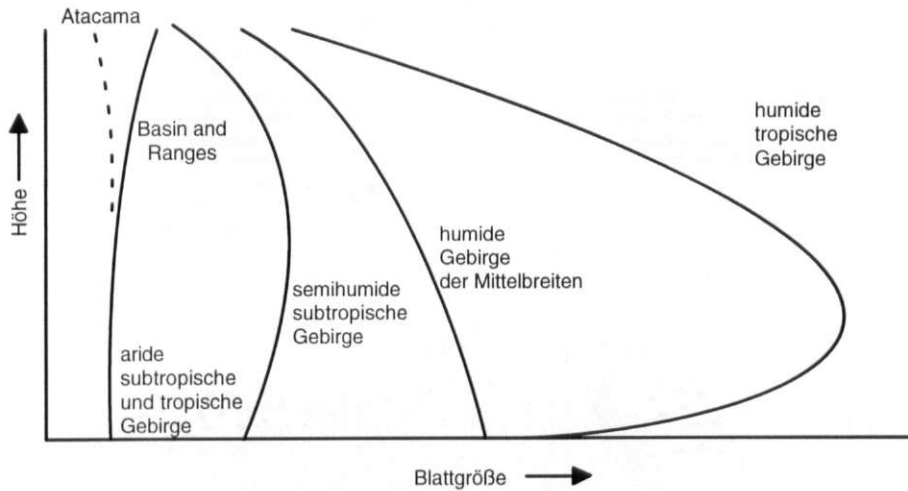


Abb. 19: Schema des vertikalen Wandels der Blattgrößen in Gebirgen verschiedener Klimazonen (hypo.)
 Scheme of lapse rates of leaf-sizes in mountains of different climate zones (hypo.)

Trends im vertikalen Diversitätswandel auf. In den Ektropen bedingt die Baumartenarmut neben dem bestandsklimatischen Ausgleich durch den Kronenschatten relativ niedrige Artenzahlen in tieferen und mittleren Höhenlagen. Erst im Waldgrenzökoton führen die Durchmischung mit krautreichen Strauchgemeinschaften und die Auflichtung zur Diversifizierung mikroklimatischer Nischen. Diese wiederum sorgt für einen Anstieg der α -Diversität, bevor der Wärmemangel in den Hochlagen abermals eine Verminderung der Artenzahl bewirkt (Abb. 20 links). – Fast konträr verläuft die α -Diversität in humiden Tropengebirgen (GENTRY 1988; WITTE 1994). Hier führt

der klimahistorisch-evolutiv begründete Phanerophyten- und Epiphytenreichtum des tropischen Genpools in tieferen Lagen zur maximalen Vielfalt. In Berg- bzw. Nebelwäldern sinkt die Artenzahl, sobald dominierende Baumarten ektropischer Geoelemente zur Homogenisierung beitragen (z. B. Eichen-Kiefernwälder in Mexiko, Kasuarinenwälder auf den östlichen Sundainseln). Oberhalb der Waldgrenze verringert sich mit der Klimaverschärfung die Artenzahl weiter. Selbst in Wüstengebirgen besteht selten ein unmittelbarer Bezug zwischen Klima und Artenvielfalt, obwohl in feuchteren Höhenstufen noch eine diffuse Vegetation überwiegt und dadurch Effekte einer ge-

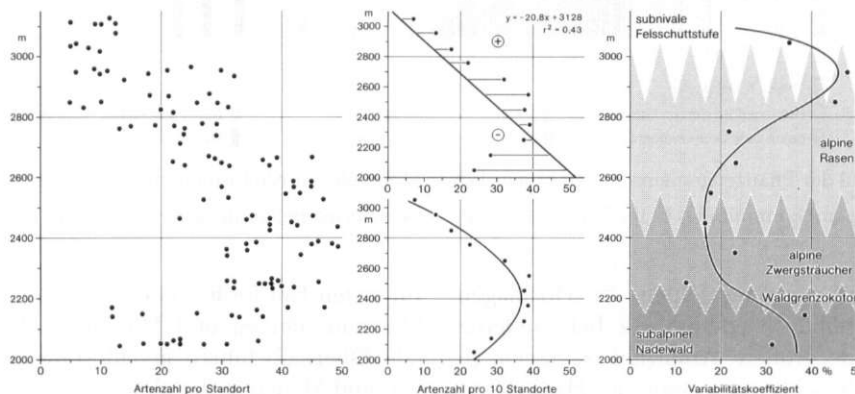


Abb. 20: Vertikaltrends verschiedener Maße der Phytodiversität im Waldgrenzbereich am SW-exponierten Hang des Piz Tschierva im Rosegtal im Oberengadin, Schweiz. Höhenverteilung und Artenzahl von 110 Standorten (links), lineare Korrelation mit Residuen (Mitte oben) und exponentielle Beziehung (Mitte unten), Variabilitätskoeffizienten in 100 m-Höhenintervallen (rechts)

Vertical trends of different values of phytodiversity at the timberline on the SW-slope of Piz Tschierva in the Valley of Roseg in Upper Engadine, Switzerland. Altitude versus species number of 110 sites (left), linear correlation with residues (above) and exponential connection (below), coefficients of variability within vertical intervals of 100 m (right)

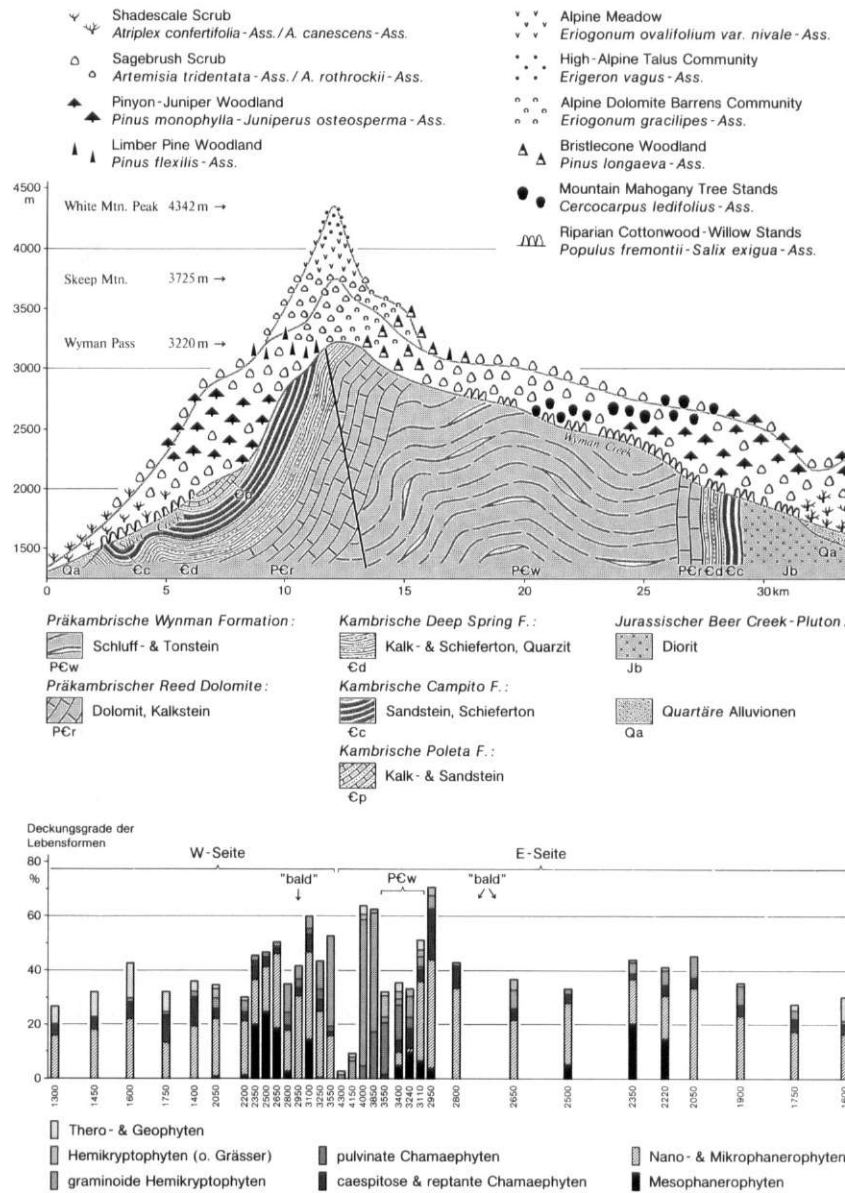


Abb. 21: Profil der Pflanzengemeinschaften in den White Mountains in Kalifornien mit Lebensformenspektren
 Profile of plant communities in the White Mountains of California including spectra life-forms

schlossenen Überschilderung fehlen. In Hochlagen sichern zwar erhöhte Niederschläge bei kühleren Temperaturen eine größere Artenzahl (s. Säulen in Abb. 30), jedoch schlagen gerade in Halbwüsten petrographisch-edaphische Merkmale um so stärker durch.

Die β -Diversität erweist sich als ähnlich variabel. So zeugen die großen Spannweiten bzw. hohen Diversitätskoeffizienten in Abbildung 20 im Waldgrenzökoton und im Übergangsbereich zwischen Rasen und Schuttfuren von einer erhöhten Assoziationsvielfalt.

Im ersten Fall fördert ein Mosaik aus Baumgruppen, Strauchbeständen und Matten die Gesellschaftsvielfalt. Oberhalb führen geschlossene Strauchformationen und Matten in der alpinen Stufe zur ökologischen Angleichung. Darüber verursacht dann das komplexe Mikrolief und das Ökoton zum subnivalen Bereich erneut ein breites soziologisches Spektrum.

So gelten für die Gebirge der Ektropen und Innertropen oberhalb der geschlossenen Wälder wechselnde Trends in der Nischenvielfalt und damit auch in der β -Diversität. In Wüstengebirgen sorgen die Effekte

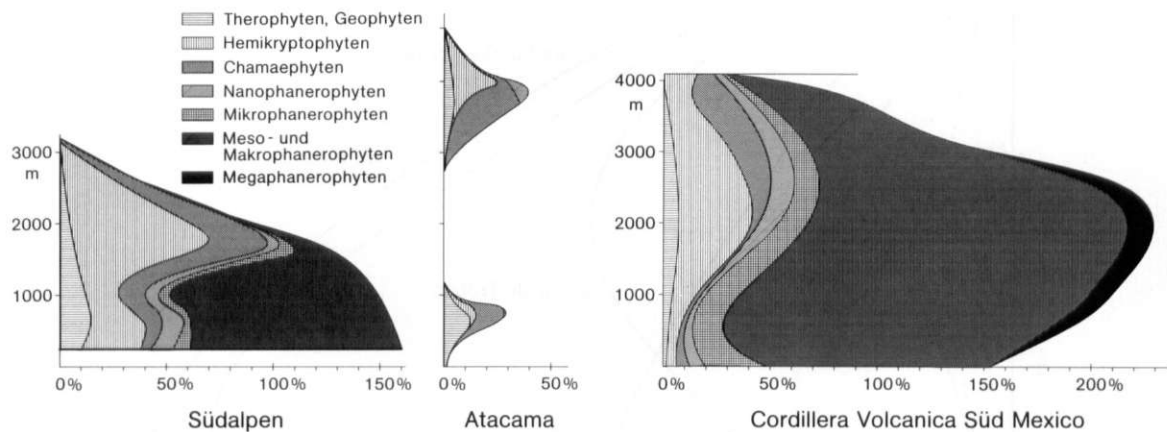


Abb. 22: Vertikalwandel der Lebensformenverteilungen in naturnahen Beständen im Verzascatal (Sopraceneri im Tessin), in der Atacama in der Region Antofagasta (Nordchile) und an der pazifischen Abdachung der Sierra Madre de Chiapas (Südmexiko)

Vertical trends of life-form distribution in natural communities in the Valley of Verzasca (Sopraceneri in Tessin), in the desert of Atacama (Región Antofagasta in Northern Chile), and at the Pacific slope of the Sierra Madre de Chiapas (Southern Mexico)

orographischer Nischen und petrographischer Varianten für eine Zunahme der ökologischen Komplexität, die in der Fußstufe von extremklimatischen Bedingungen eingeschränkt wird. Letzteres trifft auch für die Frostschuttstufe zu, da hier Kälte und Schnee eine Angleichung des Mikroklimas und damit eine Reduktion der β -Diversität erzeugen.

5.3 Lebensformen und Phytomasse

Die Vertikalrends in der Lebensformenverteilung sind kaum klarer als bei den Diversitätsmaßen. Zwar werden in humiden Gebirgen die Bezüge zwischen hydrothermischen Vorgaben und Phanerophytenanteil deutlich. Wüstengebirge können dagegen aus globaler Sicht von recht unterschiedlichen Vorgaben geprägt sein, wobei wiederum evolutionäre Unterschiede durchschlagen. Florengeschichtliche Ansätze erklären z. B. die Abweichungen im Verhältnis zwischen Thero-, Hemikrypto- und Chamaephyten oder auch im Anteil an sukkulenten Vertretern (SHMIDA a. BURGESS 1988). Allgemein läßt sich aber in Trockenräumen bei zunehmenden Niederschlagsmengen eine Abnahme ihrer Variabilität feststellen, womit sich die Grundlage für eine größere Gleichverteilung der Lebensformen verbessert. Dies gilt trotz der differierenden Ausgangsbasis auch für aride Gebirge (EHLERINGER 1985), so daß sich aus der gleichmäßigeren Wasserversorgung in den relativen Gunstzonen des Wachstums eine Angleichung der Formenzusammensetzung ergibt.

Die Schwierigkeiten beim Aufspüren der Beziehungen zwischen Klima und Lebensformen-Verteilung in Hochgebirgen trockener Zonen gehen aus Abbildung 21 hervor. Hier stellt sich das Problem, in der richtigen Jahreszeit bzw. nach entscheidenden Regenen den Therophytenanteil zu erfassen und dabei die interannuäre Niederschlagsvariabilität zu berücksichtigen. Diesen Einschränkungen zum Trotz läßt sich festhalten, daß die vertikale Abnahme von Annuellen ohnehin wenig ergiebig ist, da sie als kalteempfindliche Gruppe bei zunehmenden Frösten grundsätzlich zurücktreten. Dennoch liefert die Auswertung wenig Aufschluß über regionale Klimamerkmale, wie die Ausführungen zur zweifachen Waldstufe andeuten. So überlagern fast überall Nanophanerophyten die übrigen Lebensformen, was für küstenferne Gebirge der gemäßigten und subtropischen Trockenzonen wegen des Vorherrschens weniger Taxa häufig gilt. In der Holarktis betrifft dies vor allem die Gattung *Artemisia* und die Familie der *Chenopodiaceen*, die bei zunehmender Aridität als Chamaephyten auftreten. Weitere Reduktionen zu Kissenformen erweisen sich wieder als wind- und strahlungsbedingte Mischinformationen, die wenig aussagekräftig und weltweit gültig sind.

Das Gesamtbild in Abbildung 22 wird entscheidend von der zonalen Humidität bzw. Aridität des Großraums geprägt. So dominieren an der nebelreichen Küste der Atacama Thero- und Chamaephyten, in den humiden Tieflagen der Südalpen und Südmexikos dagegen Meso- und Makrophanerophyten als Ausgangsbasis. Daß beide Formen höhenwärts verloren

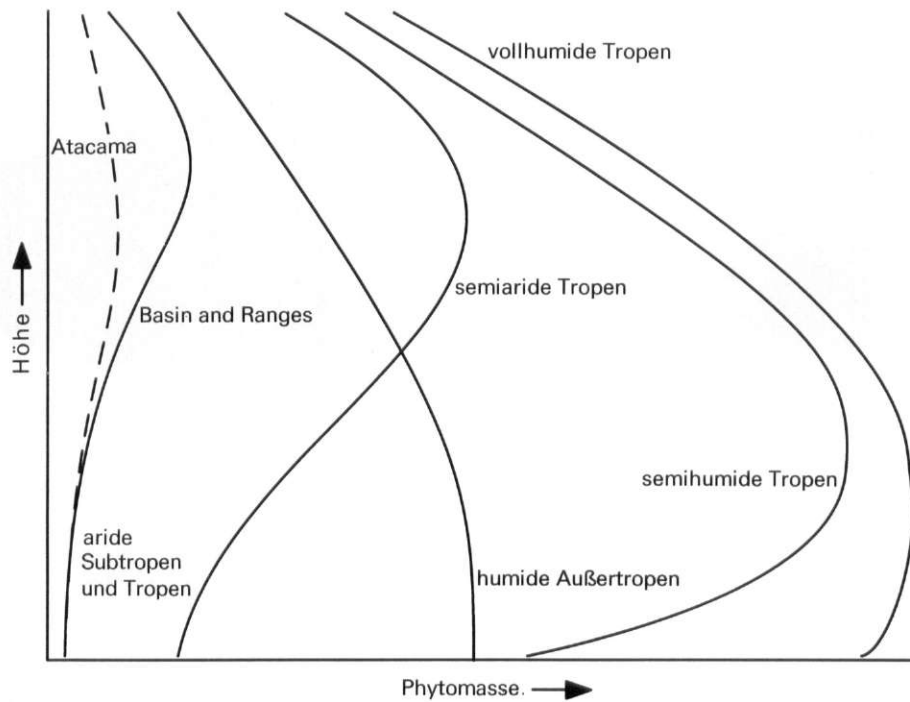


Abb. 23: Schema des Vertikalwandels der Phytomasse in Gebirgen verschiedener Klimazonen (hypo.)
 Scheme of lapse rates of the phytomass in mountains of different climate zones (hypo.)

gehen, liegt allein an der geringeren Kälteresistenz im Vergleich zu Hemikryptophyten oder Chamaephyten. Nur in ariden Gebirgen deuten Verschiebungen von Chamaephyten zu Phanerophyten hygothermische Gunstbereiche an, womit sich zumindest hier ein Interpretationsmaß aus der Lebensformenanalyse ergibt.

Mit dem Grad der Gesamtdeckung geht aus Abbildung 22 aber auch eine grobe Abschätzung der Phytomasse einher, deren Höhenwandel als Schema in Abbildung 23 zusammengefaßt ist. Schon jetzt wird deutlich, daß sich zumindest in Wüstengebirgen der Deckungsgrad für die Lokalisierung der Höhenlage von Feuchtestufen und bei Teilräumen eventuell auch für die Abschätzung von Niederschlagsmengen heranziehen läßt.

5.4 Kritische Beurteilung pflanzenmorphologischer Gradienten

Obwohl die Höhentrends pflanzenmorphologischer Strukturen in Abbildung 16 grundsätzlich zutreffen, sind sie aus mehreren Gründen nur eingeschränkt für eine klimatische Phytoindikation nutzbar. Hierzu trägt in erster Linie die bestandsinterne Schichtung bei, die zumindest in Waldgürteln für Mischinformationen sorgt. So steht in tropischen Regenwäldern die Makro-

phyllie des Unterwuchses im abgeschirmten Bestandsgrund der Mikrophyllie im Kronenbereich gegenüber. Entsprechend verhält es sich mit der bestandsinternen Differenzierung zwischen mesomorphen Blattstrukturen für die Krautschicht bis skleromorphen Strukturen im Kronenschirm. Als Konsequenz läßt sich herausstellen, daß nur der vollen Strahlung ausgesetzte Lichtpflanzen für Korrelationen mit dem klimatologischen Vertikalwandel in Frage kommen. Unter- und Zwischenwuchs liefern dagegen Hinweise zum Bestandsklima.

Blattkonsistenz und -größe können außerdem genetisch vorgegeben sein (Koniferen), so daß sich etwa in den Gebirgswäldern des westlichen Nordamerika hygothermische Ableitungen kaum anbieten. Beide Kriterien gelten ferner als Indikation für zwei verschiedene Standortfaktoren, nämlich die Strahlungsgröße auf der einen und das Stickstoffangebot auf der anderen Seite. Schließlich erweisen sich Abschätzungen der Konsistenz von Gras- gegenüber Laubblättern als schwierig. Sklerenchymatische Versteifungen in Gramineen gehen zwar in den Tussock-Fluren in Gebirgen oft mit hoher Einstrahlung, Trockenheit und Durchlüftung einher, können aber auch nur der Stützung langausgezogener Spreiten in Horsten dienen.

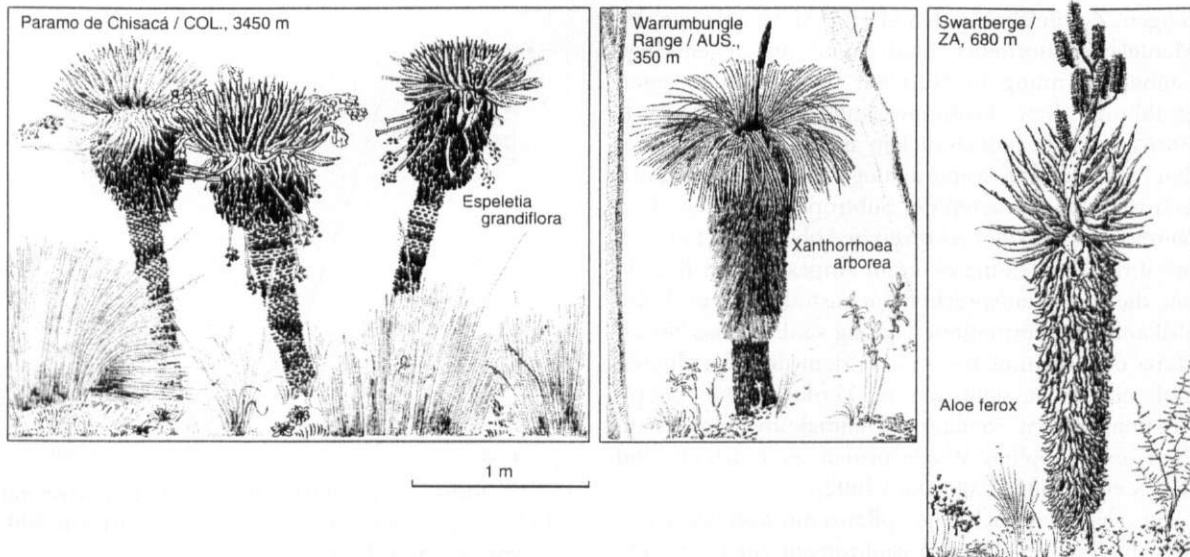


Abb. 24: Schopfrosettenpflanzen verschiedener Klimabereiche: dikotyle *Espeletia grandiflora* im Paramó Kolumbiens in 3450 m ü.M., monokotyle *Aloe ferox* im mediterranen Fynbos in Südafrika in 200 m ü.M. und monokotyle *Xanthorrhoea arborea* im sommerfeuchten subtropischen Eukalyptuswald in Australien in 350 m ü.M. (vgl. *Senecio johnstonii* ssp. *cottoni* vom Kilimanjaro, Abb. 4)

Stemmed rosettes-plants of different climates; dicotyledonous *Espeletia grandiflora* of paramós in Columbia at 3450 m a.s.l., monocot *Aloe ferox* of Mediterranean fynbos in Southern Africa at 200 m a.s.l., and monocotyledonous *Xanthorrhoea arborea* of a winter dry Eucalyptus-forest in Australia at 350 m a.s.l. (compare *Senecio* at Kilimanjaro, Fig. 4)

Wieder andere Schwierigkeiten sind für Gebirge in Trockengebieten zu vermerken. Detailprobleme aus phytomorphologischer Sicht ergeben sich aus Abbildung 16, da der Anteil nanophyller Formen bis zur Stufe maximaler Regenmengen zunimmt. Hinter diesem scheinbar widersinnigen Wandel verbirgt sich die Tatsache, daß in der trockenen Fußstufe mesophylles und mesomorphes Laub zwar überwiegt, das bei Dominanz trockenkahler Arten langfristig aber gar nicht in Erscheinung tritt. Eventuell ließe sich dieser Umstand jedoch nutzen, wenn man etwa den Deckungsanteil perenner laubwerfender Pflanzen als Indikator heranziehen könnte.

Auch bei der Lebensformenanalyse zeigen nur wenige Teilaspekte auf begrenztem Raum schlüssige Bezüge zum vertikalen Klimawandel. Hierzu kann in ariden Gebirgen der relative Anteil zwischen Chamaephyten, Nano- und Mikrophanerophyten zählen, womit sich im Umfang der Phytomasse das Ausmaß der Wasserversorgung abzeichnet. Selbst hierbei scheinen Bedenken angebracht, da die höhenwärtige Reduktion des Sproßsystems von Holzarten oberhalb von Waldstufen meist auf Einflüsse durch Schnee, Frost und/oder Wind zurückgeht. So ergeben sich für Südbuchen-Wälder in den Südan den bei derselben Art

sowie für *Pinus albicaulis* in Nordamerika allmähliche Trends mit Formationen aus Makro- bis Nanophanerophyten, in denen trotz Sturmeinwirkung echte Kampfformen zurücktreten. Selbst für die sturmarmen tropischen Balé-Mountains in Äthiopien gilt dies, wo acht Meter hohe Hang- bis niedrige Zwergwälder aus *Erica trimera* einen fließenden Lebensformenwandel belegen (MIEHE u. MIEHE 1994).

Lebensformen eignen sich als Zeiger von Klimavorgaben insofern kaum, als ein Ausbildungstyp oftmals die gleiche Strategie zur Überwindung verschiedener ökologischer Hindernisse verfolgt. So beruhen etwa bei Therophyten in Wüsten die Vorteile der Samenruhe in der Überbrückung der Trockenphasen, bei jenen in winterkühlen Regionen in der Überdauerung von Kältephasen und bei jenen in Äckern im Überleben von Störungen durch Pflügen oder Hacken.

Zwar belegen konvergente Wuchsformen in vielen Fällen ähnliche Klimamerkmale, wie es für stamm-sukkulente Kakteen und Euphorbien in der Neo- bzw. Palaeotropis als einfachste Beispiele zutrifft. Anhand TROLLS Paradebeispiel der Schopfrosettenpflanzen für páramo-artige Formationen zeigt sich aber, daß Formenkonvergenzen keineswegs gleiche Klimate be-

zeugen. Zweifelsfrei bilden gleiche Merkmale wie der Mantel abgestorbener Blätter und die gegenseitige Laubabschirmung in Rosetten einen Schutz gegen Strahlungs- bzw. Frosteinwirkung (HEDBERG 1964; RICHTER 1981). Jedoch rücken andere Ökofaktoren in den Vordergrund, wenn analoge Wuchsformen auch in frostarmen Klimaten der Subtropen auftreten. *Xanthorrhoea arborea* oder *Aloe ferox* in Abbildung 24 deuten mit ihrer Verbreitung eher auf Anpassung an Brände hin, die in den entsprechenden australischen und süd-afrikanischen Formationen häufig sind. Da das Nebelklima der Páramos keineswegs dem der afro-alpinen Stufe entspricht, stellt sich der Verdacht, daß Schopfrosettenpflanzen weniger als klimakonvergente sondern als pyrophile Wuchsformen zu erachten sind (BECK et al. 1986; LAEGAARD 1992).

So scheinen sich die pflanzenmorphologischen Merkmale nach diesen Ausführungen zur Phytoindikation des Klimawandels in Hochgebirgen trotz bestehender Bezüge zu hygrothermischen Vorgaben aus zwei Gründen wenig zu eignen. Sie liegen zunächst in der gemischten Information, da die Blattgrößen, -konsistenzen und -behaarungen in bezug zu Strahlung, Temperatur, Niederschlag und Verdunstung zu setzen sind. Daneben führen synthetische Aufnahmen der Deckungsgrade eines Standortes zu wenig aussagekräftigen Mittelwerten, solange helio- und ombrophile Vertreter abschirmender und überschirmter Pflanzen zusammengefaßt werden. Auch gestaltet sich vor allem in den Tropen die Datenermittlung als recht arbeitsaufwendig, so daß sie bei Nichtbotanikern kaum Akzeptanz finden dürfte. Mit Hilfe ausgewählter Materials bieten sich dennoch pflanzenmorphologische Konzepte zur Klimainterpretation, wobei je nach Großregion eine Anpassung an das bestehende Vegetationsangebot zu erfolgen hat.

6 Phytoindikatoren für Klimainterpretationen im Hochgebirge

Im folgenden werden zwei Verfahren für Tropen- gebirge und eines für Wüstengebirge vorgestellt. Für die semiaride bis vollhumide Neotropis bieten sich Messungen der Blattgröße von *Melastomataceen* und Formenanalysen des Epiphytismus zur Beurteilung des hygro-thermischen Höhenwandels an. In sub- und randtropischen Gebirgen mit voll- bis semiaridem Klima liefert der Vertikalwandel von Deckungsgraden Aufschluß über das Ausmaß des Merriam-Effekts im Sommer und der Feuchtezufuhr durch Schneeschmelze im Frühjahr. Für humide Gebirge der Mittelbreiten fehlen bislang adäquate Verfahren der Klima-

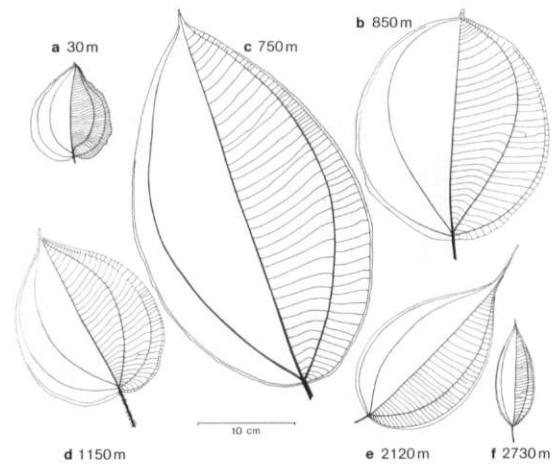


Abb. 25: Blätter ausgewählter Melastomataceen-Arten mit Höhenangaben aus der Sierra Madre de Chiapas in Süd-mexiko (RICHTER 1992)

Leaves of selected species of Melastomataceae growing in the Sierra Madre de Chiapas in Southern Mexico (RICHTER 1992)

interpretation; da sich der Mangel an verfügbaren Daten hier aber in Grenzen hält, besteht dazu kein dringender Bedarf. Ohnehin zielt das Verfahren auf Beurteilungen für wasserwirtschaftliche und agrarpflanzen-erische Maßnahmen in bislang wenig besiedelten Räumen von Entwicklungs- oder Schwellenländern ab.

6.1 Melastomataceen-Blätter und Epiphytenbewuchs als Phytoindikatoren

Für die Humiditätsbestimmung in der Neotropis eignen sich Methoden zur Größenbestimmung der Blätter von *Melastomataceen* und Analysen der Wuchsformen von Epiphyten. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden, die auch Nichtbotanikern ohne genauere Pflanzenkenntnis zumutbar ist, erfolgt durch RICHTER (1992). An dieser Stelle kommt es zur Ergänzung am Beispiel neuer Analysen.

Melastomataceen sind als pantropische Familie in der Neotropis stark vertreten und zeichnen sich auf Gattungs- und Artenebene durch ähnliche Blattstrukturen aus (DUDLEY 1978). Sie eignen sich aus folgenden Gründen für eine Beurteilung des hygrothermischen Höhenwandels:

- leichte Identifikation anhand der Blätter mit einem Zentralnerv, ein bis zwei lateralen Bogenerven und querlaufender Segmentierung (Abb. 25),
- weite Verbreitung der Familie in semi- bis vollhumiden Bereichen mit zahlreichen Arten zwischen Fußstufe und Waldgrenzbereich,

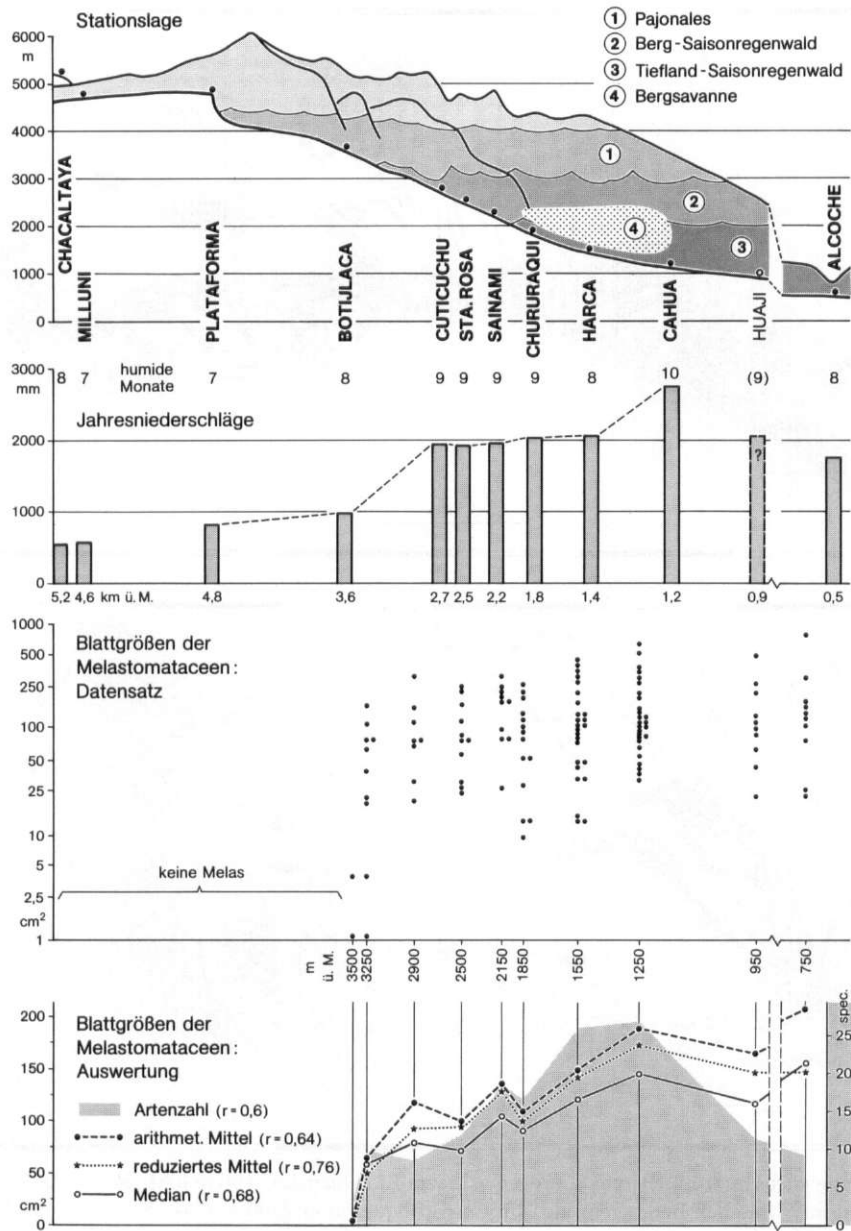


Abb. 26: Blattgrößen von Melastomataceen im Zongotal-Längsprofil in Bolivien in bezug zur Höhenlage und den Jahresniederschlägen. Von den verschieden berechneten Blattgrößenkurven korrelieren die reduzierten Mittelwerte mit den Niederschlägen am besten

Leaf-size of Melastomataceae of a longitudinal profile in the Valley of Zongo (Bolivia) connected with altitude and annual precipitations. By the different calculations of leaf-size lines the reduced means correlate best with precipitations

- Konzentration auf den Waldmantel an Wegrändern und Schlägen, wo sich der hygrothermische Wandel gut abzeichnet (Expositions- und Höheneffekte; Ausschluß der Vertreter in Beständen und an Ufern),
- Dominanz kleiner Blätter an sonnenreichen, trockenen und großer an strahlungsarmen, feuchten

Standorten, da das Flächenwachstum von der Internodienlänge und damit von der Wuchskraft abhängt.

Für Vertikalanalysen der Blattgrößen zur Erstellung von „Eichkurven“ eignen sich in den Kordilleren zwischen Mexiko und Nordargentinien zwei Transekte mit Regenmeßstationen besonders:

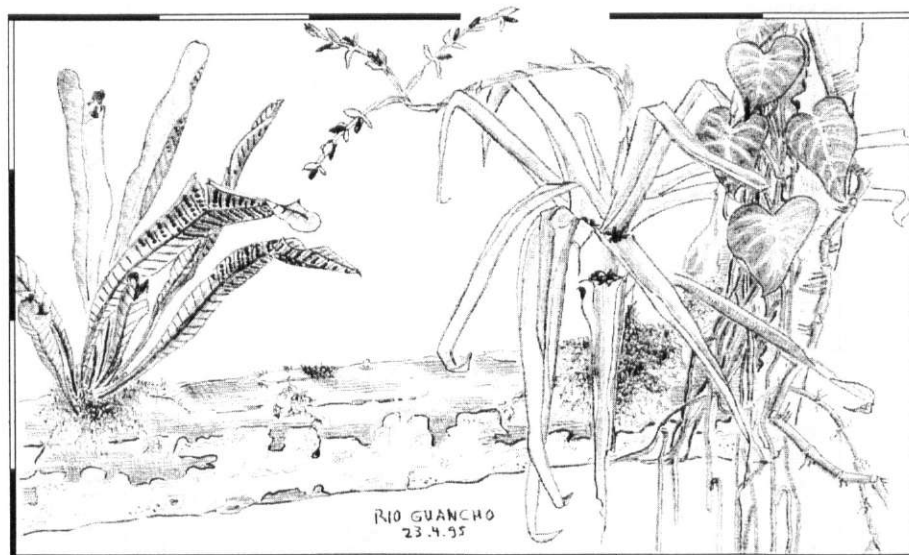
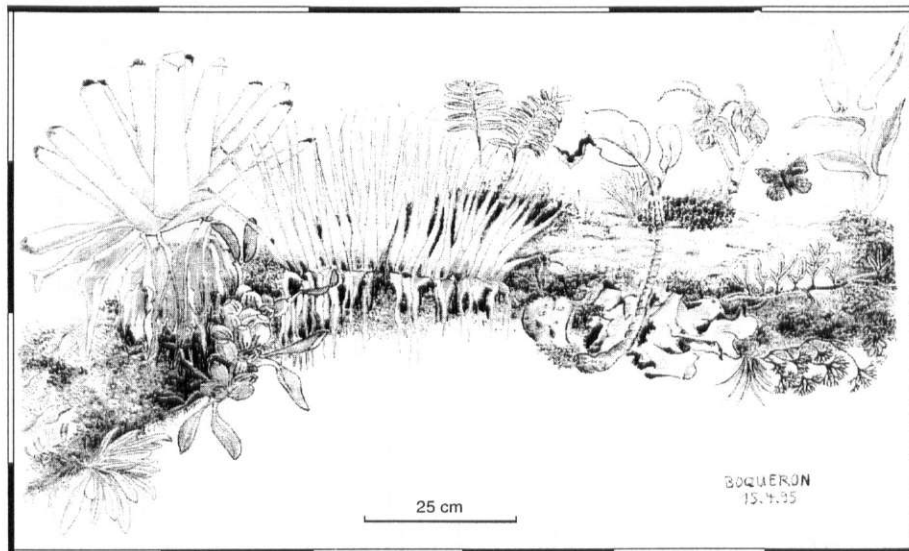


Abb. 27: Epiphytenbewuchs im tropischen Saisonregenwald (am Rio Guancho in 20 m ü.M., Karibikküste in Panama; Zeichnung unten) und im tropischen Bergregenwald (am Cerro Boquerón in 2300 m ü.M., Sierra Madre de Chiapas in Süd-mexiko; Zeichnung oben)

Epiphyte-growth in tropical seasonal rain forest (Rio Guancho at 20 m a.s.l., Caribbean Coast of Panama; drawing below) and in tropical mountain forest (Cerro Boquerón at 2300 m a.s.l., Sierra Madre de Chiapas in Southern Mexico; drawing above)

– für ein Hangprofil die Seilbahnstrecke im Nationalpark der Sierra Nevada über Mérida in Venezuela (RICHTER 1992) und

– für ein Tallängsprofil die Kraftwerke entlang des Rio Zongo in den Yungas von La Paz in Bolivien, von dem nach Vorstudien (RICHTER u. LAUER 1985) nun eine genaue Analyse vorliegt.

Im Zongotal trennt sich hinter einer Engstelle über Cuticuchu der relativ trockene und strahlungsreiche Talschluß von einem feuchten Bereich im Talgrund bis Alcoche ab (Abb. 26). Bei 3500 m ü. M. treten nur noch wenige *Melastomataceen* auf, deren Arten als Einzelpunkte gegen die logarithmisch verkürzte y-Achse im oberen Koordinatensystem abgetragen sind. Ober-

halb Botijlaca deutet das Fehlen der Familie auf aridere Verhältnisse hin, denn in humideren Andenregionen vermag die Familie noch bis in Höhen um 4000 m ü. M. hinaufzureichen. Deutlich treten maximale Blattgrößen und erhöhte Artenzahl im feuchtesten Talabschnitt bei Cahua hervor.

Bis Alcoche steigt die mittlere Blattgröße zwar weiter an, was dort aber allein auf eine megaphylle Art zurückgeht. Bei Reduktion des Datensatzes um den Maximal- und Minimalwert zeigt sich durch den Fortfall von Ausreißern der trockenheitsbedingte Rückgang am besten. Für den Bereich zwischen Chururaqui und Harca korrelieren alle Berechnungswerte mit den dortigen Niederschlagseingaben am wenigsten. Sie sprechen hier für eine geringere Humidität, in der die Temperatur als Verdunstungsfaktor einbezogen ist. Hinzu kommt, daß in den von häufigen Bränden geschaffenen Bergsavannen mit verschärften mikroklimatischen Voraussetzungen *Melastomataceen* zurücktreten (Abb. 26). – Die Analyse erlaubt die Ermittlung der Regenmengen an einem geplanten Kraftwerk in Huaji, wo der Jahresniederschlag knapp über 2000 mm liegen dürfte.

Als ergänzendes Verfahren für trockenere Gebirgsteile bieten sich Aufnahmen der prozentualen Epiphyten-Verteilung auf freistehenden Bäumen an. FRAHM und KÜRSCHNER (1992) ziehen zur Beurteilung der Humidität am Andenostabfall in Peru und am Kinabalu auf Borneo aufsitzende Moose heran, schränken deren Signifikanz aber für die moosarmen Regenwälder der Tiefländer ein. Die dortige schwächere Verbreitung (s. a. WOLF 1993) führen sie auf den gedrosselten Stoffwechsel bei hohen Temperaturen und schwächerer Beleuchtung im Bestand zurück. Letzterer Faktor fällt im vorliegenden Verfahren wegen der lichtreicheren Verhältnisse an Einzelbäumen fort. Die vergleichenden Skizzen in Abbildung 27 zeichnen die übliche Relation gut nach; der hohe Moosanteil in der Profilauswertung (Abb. 28) am Gebirgsfuß im Soconusco erklärt sich aus dem Einzelbaum-Phänomen.

Ohne auf die anderen Taxa genauer einzugehen (RICHTER 1992), beschränken sich die Ausführungen zur klimatischen Phytoindikation hier auf die Familie der Bromelien. Sie umfaßt ein Spektrum an Wuchsformen, das sich für die hygrothermische Differenzierung in semiariden Zonen besonders eignet. Im trockensten Sektor präsentieren sich kleine ball- bis igelförmige Typen und ferner solche mit zwiebelartig aufgeblasenem Blattgrund. Im semihumiden Übergang finden Vertreter mit schmalen, langausgezogenen Spreiten ihr Verbreitungszentrum (Abb. 27 unten). Große Trichterformen weisen semi- bis vollhumide Standorte

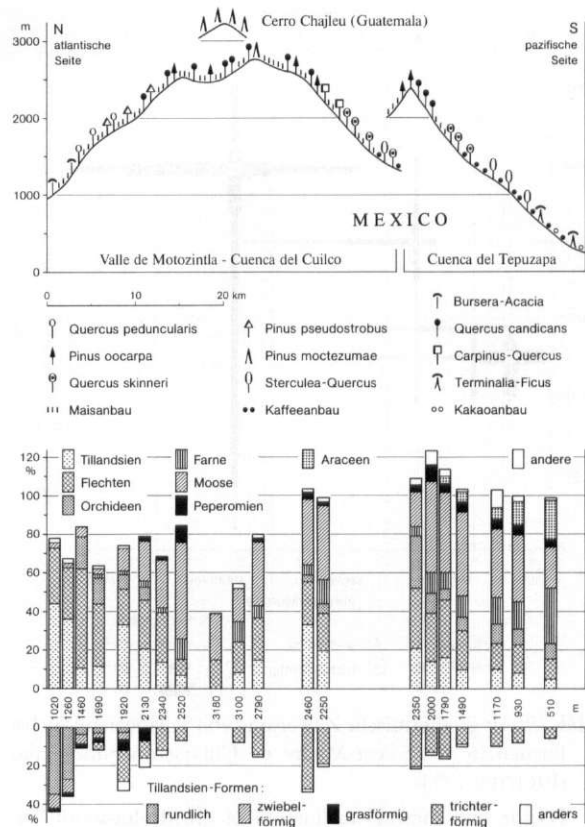


Abb. 28: Vertikale Verteilung des Epiphytismus in der Sierra Madre de Chiapas in Süd Mexiko (RICHTER 1994)

Vertical distribution of epiphytism in the Sierra Madre de Chiapas in Southern Mexico (RICHTER 1994)

aus (Abb. 27 oben). Sie bieten sich für eine weitere Differenzierung aber weniger an, da sie in hygrothermischer Hinsicht das weiteste Verteilungsspektrum aller Formen zeigen (Abb. 29). Gerade dieser Bereich wird aber gut von *Melastomataceen* abgedeckt. Als wenig signifikant erweisen sich die weit verbreiteten „Bärte“ von *Tillandsia usneoides*, die eine breite klimatisch-ökologische Amplitude von nebelreichen Zonen bis zu luftfeuchten Uferstandorten umfaßt („andere“ in Abb. 28).

Die Methodik der Phytoindikation zur Klimainterpretation in humiden bis semiariden Tropengebirgen mittels *Melastomataceen*-Blattgrößen und Epiphyten-Wuchsformen gilt zunächst nur für die Neotropis. *Melastomataceen* und Aufsitzer sind auch in Afrika, Südostasien und auf pazifischen Tropeninseln verbreitet. Es bleibt aber zu überprüfen, ob sie dort ähnlich klare Höhengradienten zeigen. Für Afrika und jüngere Pazifikinseln erscheint dies nach eigener Anschauung

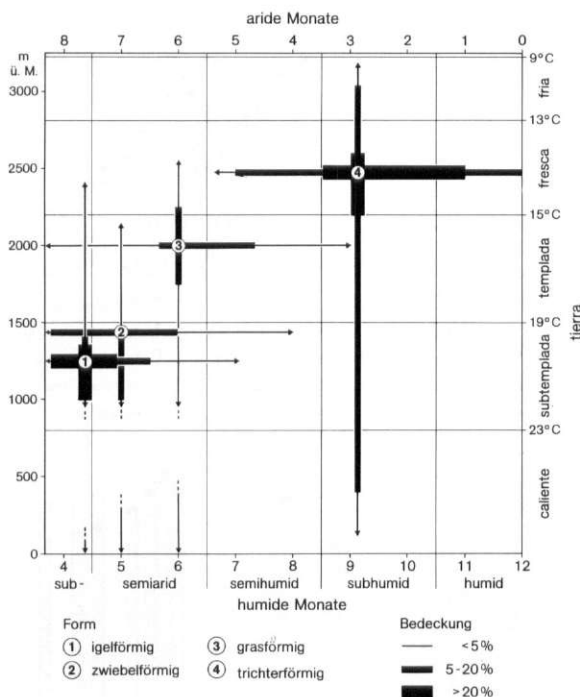


Abb. 29: Hygrothermische Zuweisung von Tillandsien-Wuchsformen in der Sierra Madre de Chiapas in Süd Mexiko (RICHTER 1994)

Hygic and thermal ordination of growth-forms of Tillandsias in the Sierra Madre de Chiapas in Southern Mexico (RICHTER 1994)

eher fraglich, wobei aber ähnliche Verfahren mit anderen phytomorphologischen Indikatoren denkbar sind.

6.2 Phytoindikation zur Beurteilung des Merriam-Effekts

Der oben klimatologisch abgeleitete Merriam-Effekt als niederschlags- und damit auch vegetationssteuernde Größe in Trockengebieten läßt sich an verschiedenen Merkmalen ablesen. Hierzu zählen Abschätzungen der Phytomasse, wobei sich außer Grenzlagen die Deckungsanteile von Chamaephyten und Phanerophyten verschiedener Wuchshöhe anbieten (RICHTER u. SCHROEDER 1991).

So eignen sich im trockenen SW der USA Deckungs-Gradienten und die Höhenlagen vieler „communities“ als Kenngrößen. Wenn anthropogene Überformungen schwach sind (VENZKE 1985), bietet die Position der Untergrenze des „pinyon-juniper“-Gürtels oder auch die Obergrenze von Kreosotbusch-Formationen eine akzeptable Indikation. Jedoch gelten solche Parameter nur für begrenzte Profile, da überlagernde Faktoren wie die Ratio der Sommer- und

Winterniederschläge oder die thermische Kontinentalität zu berücksichtigen bleiben.

Jüngste Untersuchungen in den Westanden am Rande der chilenischen Atacama belegen das Modell des Merriam-Effektes. In Abbildung 30 zeigt sich bei Beschränkung auf ähnliche Ausgangsbedingungen ein Bezug zwischen Massenerhebung und Vegetationsdichte oder Artenzahl. Hier gilt die Regel einer strikten Einengung auf Profile an Westhängen. Dabei ist die absolute Höhe für den Merriam-Effekt nicht allein von Bedeutung, belegt doch der Kulminationspunkt des Llullaillaco eine schwache Ausprägung des Effektes. Die Korrelation wird aber bei zusätzlicher Berücksichtigung des Umfangs des Gebirgskomplexes enger, im vorliegenden Falle also etwa der Raum oberhalb der 5000 m-Isopleth. Damit erklärt sich auch die relativ dichte Vegetation im Bereich der Linzor/Saiecabur- und Miscanti/Miniques-Massive.

Der Merriam-Effekt, als solcher bisher kaum zur Kenntnis genommen, bietet in mehrfacher Hinsicht Erklärungsansätze. Aus fachlicher Sicht gilt dies im Falle der Hochatacama für Überlegungen zur Niederschlagsgenese, die sich bislang auf überregionale tropische Strömungen im System des „invierno boliviano“ konzentrieren (MESSERLI et al. 1992). Aus praktischer Sicht spielen Gebirgsteile mit erhöhtem Massenerhebungseffekt eine vorrangige Rolle für die lebenswichtigen Aquifere rezenter Wassernachlieferung ins Vorland.

7 Schlußbetrachtung

Die von C. TROLL begründete und von seinen Nachfolgern ausgebaute „Bonner Schule“ der vergleichenden Geoökologie der Hochgebirge hat die Überleitung von qualitativen zu quantitativen Betrachtungen der Zusammenhänge zwischen Klima und Vegetation entscheidend geprägt. Die vorliegende Typisierung des klimatisch-ökologischen Vertikalwandels in Hochgebirgen verschiedener Klimazonen versucht, bekannte Ergebnisse zu bündeln und eigene Erkenntnisse darin einzubetten. Das System ist nicht vollständig, da Höhengradienten der borealen bis subpolaren Zone und aus den hochkontinentalen Trockenräumen der Mittelbreiten unberücksichtigt bleiben. Ebenso gilt es, die als Hypothesen vermerkten Grundzüge des Vertikalwandels einzelner Parameter zu be- bzw. widerlegen („hypo“ in den Abbildungen).

In der Fortführung dieser Systematisierung liegt also eine der Aufgaben der vergleichenden Geoökologie der Hochgebirge. Einbeziehen lassen sich Betrachtungen zum Vertikalwandel bodenchemischer Parameter,

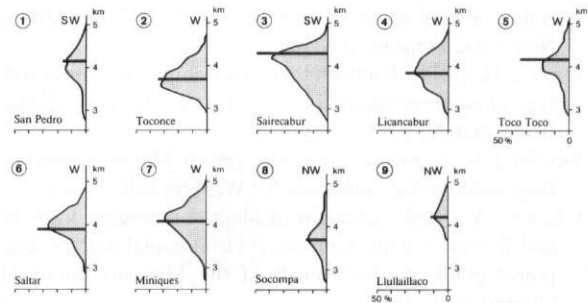
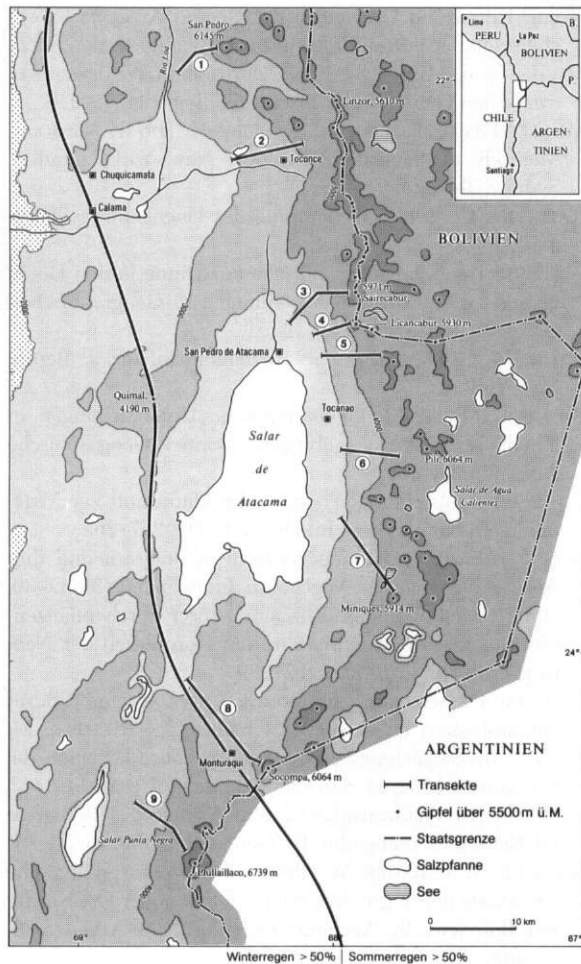


Abb. 30: Die Wirkung des Merriam-Effekts auf Artenzahl (Quersäule im Höhengniveau des Artenmaximums, Wert entspricht Ordinatenangabe) und Dichte der Vegetation am Westabhang der Kordillere in Nordchile. Datenerhebung GISELA BAUMANN MA, San Pedro de Atacama

The influence of Merriam effect on species number (horizontal bar at altitudinal level of species maximum, value according to ordinate data) and vegetation coverage at the western slope of the Cordillera in Northern Chile. Data based on relevés by GISELA BAUMANN MA, San Pedro de Atacama

wofür sich Gebirge mit homogenem Ausgangsmaterial eignen. Hier kommen vornehmlich kristalline Massengesteine sowie vulkanische Substrate in Betracht. Weiterhin läßt sich in diesen Kontext die systematische Erfassung des Höhenwandels der aktuellen Wirkung klimamorphologischer Prozesse auf vergleichbaren Substraten einbinden.

Als weiterer Aufgabenbereich leitet sich aus der vorliegenden Typisierung für die vergleichende Geoökologie der Hochgebirge ein praxisorientierter Schritt

ab. Die Phytoindikation ermöglicht Aussagen über Klimaressourcen und dürfte über gezielte Methoden des Phytomonitoring später auch Daten über Klimaänderungen liefern. Die aufgezeigten Beurteilungsverfahren dienen hier nur als Beispiel; die Entwicklung anderer Indikationen für Gebirge weiterer Klimazonen bietet sich an. Für den Aufbau dieser Methodologie erscheint der integrative Ansatz des geographischen Raumvergleichs und der geoökologischen Faktorenanalyse geeignet.

Literatur

BARRY, R. (1992): Mountain weather and climate. London, New York (2nd edition).
 BECK, E.; SCHEIBE, R. a. SCHULZE, E.-D. (1986): Recovery from fire: observations in the alpine vegetation of western Mt. Kilimanjaro (Tanzania). In: Phytocoenologia 14, 55-77.

DUDLEY, E. C. (1978): Adaptive radiation in the Melastomataceae along an altitudinal gradient in Peru. In: Biotropica 10, 134-143.
 EHLERINGER, J. (1985): Annuals and perennials of warm deserts. In: CHABOT, B. F. a. MOONEY, H. H. (Eds.): Phy-

- siological Ecology of North American Plant Communities. New York, London, 162–180.
- FLOHN, H. (1974): Contribution to a comparative meteorology of mountain areas. In: IVES, J. a. BARRY, R. G. (Eds.): Arctic and Alpine Environments. London, 55–71.
- FRAHM J.-P. u. KÜRSCHNER, H. (1992): Moose tropischer Regenwälder. In: Spektrum der Wissenschaft, 58–67.
- GENTRY, A. (1988): Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. In: Annals of the Missouri Botanical Garden 75, 1–34.
- HAVLIK, D. (1969): Die Höhenstufe maximaler Niederschlagssummen in den Westalpen. Freiburger Geographische Hefte 7.
- HEDBERG, O. (1964): Features of afro-alpine plant ecology. Acta Phytogeografica Suecica 49. Uppsala.
- HENNING, I. a. HENNING, D. (1981): Potential evaporation in mountain geocosystems of different altitudes and latitudes. In: Mountain Research and Development 1, 267–274.
- HÖLLERMANN, P. (1973): Some Aspects of the Geoecology of the Basin and Ranges Province (California Section). In: Arctic and Alpine Research 5(3/2), A85–A98.
- HOLTMEIER, F.-K. (1971): Der Einfluß der orographischen Situation auf die Windverhältnisse im Spiegel der Vegetation. In: Erdkunde 25, 178–195.
- (1978): Die bodennahen Winde in den Hochlagen der Indian Peaks Section. In: Münstersche geographische Arbeiten 3, Paderborn, 5–47.
- HORMANN, K. (1977): Geographische Gradienten der Lufttemperatur. Probleme ihrer Definition und Anwendung. In: Erdkunde 31, 241–255.
- KAPPELLE, M. (1995): Ecology of Mature and Recovering Talamancan Montane Quercus Forests, Costa Rica. Amsterdam.
- LAEGAARD, S. (1992): Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. In: BALSLEV, H. a. LUTEYN, J. I. (Eds.): Páramo. An andean ecosystem under human influence. London, 151–170.
- LAUER, W. (1973): Zusammenhänge zwischen Klima und Vegetation am Ostabfall der Mexikanischen Meseta. In: Erdkunde 27, 192–213.
- (1976): Zur hygrischen Höhenstufung tropischer Gebirge. In: SCHMITHÜSEN, J. (Hrsg.): Neotropische Ökosysteme, Biogeographica VII, 169–182.
- (1982): Zur Ökoklimatologie der Kallawaya-Region (Bolivien). In: Erdkunde 36, 223–247.
- LAUSCHER, F. (1966): Die Tagesschwankung der Lufttemperatur auf Höhenstationen in allen Erdteilen. In: Jahresbericht des Sonnblick-Vereins für die Jahre 1962–64, 3–17.
- (1976): Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. In: Wetter und Leben 28, 80–90.
- LAUTENSACH, H. u. BÖGEL, R. (1956): Der Jahresgang des mittleren geographischen Höhengradienten der Lufttemperatur in den verschiedenen Klimagebieten der Erde. In: Erdkunde 10, 270–282.
- MESSERLI, B.; GROSSJEAN, M.; GRAF, K.; SCHOTTERER, U.; SCHREIER, H. u. VUILLE, M. (1992): Die Veränderungen von Klima und Umwelt in der Region Atacama (Nordchile) seit der letzten Kaltzeit. In: Erdkunde 46, 257–272.
- MIEHE, G. u. MIEHE, S. (1994): Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. In: Phytocoenologia 24, 53–110.
- MÜLLER-DOMBOIS, D. a. ELLENBERG, H. (1974): Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York, London, Sydney, Toronto.
- RATHJENS, C. (1982): Geographie des Hochgebirges. Stuttgart.
- (1988): Deutsche geographische Forschung in den Hochgebirgen der Erde. In: Mitteilungen d. Geographischen Gesellschaft München 73, 43–54.
- RAUH, W. (1988): Tropische Hochgebirgspflanzen. Berlin, New York.
- RICHTER, M. (1978): Geoökologische Untersuchungen in einem Tessiner Hochgebirgstal. Bonner Geographische Abhandlungen 63.
- (1980): Beobachtungen zum Mikroklima und zur Vegetation am Kilimanjaro. In: Die Erde 111, 247–262.
- (1981): Extreme Klimagegensätze in Südperu und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. In: Erdkunde 35, 12–30.
- (1992): Methoden der Klimaindikation durch pflanzenmorphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. In: Die Erde 122, 267–289.
- (1993): Características fitomorfológicas como indicadores climatológicos en el sur de Chiapas. In: RICHTER, M. (Ed.): Investigaciones ecogeográficas sobre la región del Soconusco, Chiapas. San Cristobal de las Casas, 13–34.
- (1994): Die Pflanzensukzession im Vorfeld des Tschieravagletschers/Oberengadin. In: Geoökodynamik 15, 55–88.
- RICHTER, M. u. LAUER, W. (1985): Pflanzenmorphologische Merkmale der hygrischen Klimavielfalt in der Ost-Kordillere Boliviens. In: Aachener Geographische Arbeiten 19, 71–108.
- RICHTER, M. u. SCHROEDER, R. (1991): Klimatologische und vegetationskundliche Höhengradienten im Death Valley National Monument. In: Erdkunde 45, 38–51.
- SARMIENTO, G. (1986): Ecological features of climate in high tropical mountains. In: VUILLEUMIER, F. a. MONASTERIO, M. (Eds.): High altitude tropical biogeography. New York, Oxford, 11–45.
- SCHNEIDER-CARIUS, K. (1948): Klimazonen und Vegetationsgürtel in tropischen und subtropischen Gebirgen. In: Erdkunde 2, 303–313.
- SHMIDA, A. a. BURGESS, T. L. (1988): Plant Growth-form Strategies and Vegetation Types in Arid Environments. In: WERGER, M. J. A. et al. (Eds.): Plant and Vegetation Structure. Den Haag, 211–241.
- SPÖNEMANN, J. (1977): Die periglaziale Höhenstufe Ostafrikas. In: Abh. Akad. Wiss. Göttingen. Math.- Phys. Klasse. Dritte Folge 31, 300–332.
- TROLL, C. (1952): Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluß auf Niederschlag und Vegetation. In: Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen. Bonner Geographische Abhandlungen 9, 124–182.
- (1959): Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. In: Bonner Geographische Abhandlungen 25.

- (1968): The cordilleras of the tropical America. In: TROLL, C. (Ed.): Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. Colloquium Geographicum 9, 15-56.
- TROLL, C. u. PAFFEN, K. H. (1964): Karte der Jahreszeiten-Klimate der Erde. In: Erdkunde 18, 5-28.
- VENZKE, J.-F. (1985): Der Pinyon-Juniperus-Trockenwald und die untere Waldgrenze im Südwesten der USA. In: Geoökodynamik 6, 321-345.
- WALTER, H. u. BRECKLE, S. (1986): Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. Ökologie der Erde 3, Stuttgart.
- WALTER, H. u. MEDINA, E. (1969): Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. In: Ber. Deutsche Botanische Gesellschaft 82, 275-281.
- WEISCHET, W. (1965): Der tropisch-konvektive und außertropisch-advective Typ der vertikalen Niederschlagsverteilung. In: Erdkunde 19, 6-14.
- WELLS, P. V. (1979): An equable glaciopluvial in the West: pleniglacial evidence of increased precipitation on a gradient from the Great Basin to the Sonoran and Chihuahuan Deserts. In: Quaternary Research 12, 311-325.
- WINIGER, M. (1981): Zur thermisch-hygrischen Gliederung des Mt. Kenya. In: Erdkunde 35, 148-263.
- WITTE, H. (1994): Present and past vegetation and climate in the Northern Andes (Cordillera Central, Colombia). Amsterdam.
- WOLF, J. H. D. (1993): Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. In: Annals of the Missouri Botanical Garden 80, 928-960.