

Vorlesung im Herbstsemester 2020

# Einführung in die Geobotanik

Ch. Körner



Vorlesung  
**Geobotanik**  
Ch. Körner (Herbstsemester 2020)

23.10.2020	Vegetation der Erde, Theorie
30.10.2020	Humide Tropen, Tiefland bis alpin
06.11.2020	Semiaride Subtropen, Mittelmeergebiete
13.11.2020	Lorbeerwaldgebiete, Temperate Zone maritim
20.11.2020	Temperate Zone kontinental, temperate Berggebiete
04.12.2020	Boreale Zone - Subarktis
11.12.2020	Hoch-Arktis, Küstenökosysteme global
18.12.2020	Prüfung

Diese Vorlesung beinhaltet eine knappe Einführung in das Wissenschaftsgebiet der Geobotanik und stellt die wichtigsten Lebensräume (Biome) der Erde vor. Die Ursachen und Muster der grossräumigen Pflanzenverbreitung, die Vegetationsdynamik (Sukzession), die historische Dimension sowie die altitudinale und latitudinale Grobgliederung der terrestrischen Biosphäre sind die Themen der Einleitung. Die Vorstellung der Biome erfolgt vom Äquator zu den Polen und vom Tiefland ins Hochgebirge. Die Vorlesung ist als Exkursion im Hörsaal konzipiert und zielt darauf ab, dass die Hörer 'Bilder mitnehmen', also wissen wie ein tropischer Bergwald, eine Savanne, ein Mangroven-Sumpf oder ein borealer Wald aussieht. Es werden die wichtigsten pflanzlichen Lebensformen, einige charakteristische Gattungen und die dominanten Umwelteinflüsse der jeweiligen Lebensräume vorgestellt. Dieses Skript enthält die erwähnten Pflanzennamen, Klimaangaben und eine steckbriefartige Beschreibung der diversen Biome.

## Einführung in die Geobotanik

**Geobotanik** beschäftigt sich mit der Verbreitung von Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften und hat in jeder ihrer Teildisziplinen beschreibende und erklärende Ansätze.

Sie ist das Arbeitsgebiet von Systematikern, kartographisch arbeitenden Botanikern, von Evolutionsforschern, Vegetationsgeschichtlern und von Ökologen. Dementsprechend bunt ist das Selbstverständnis von Leuten, die in diesem riesigen Gebiet arbeiten.

Eine gute Gliederung, die diese Strömungen berücksichtigt, gibt Ehrendorfer:

### 1. **“Floristische Geobotanik“** = Chorologie = Arealkunde

Sie beschäftigt sich mit den Verbreitungsgebieten von Pflanzen und erforscht

- a) die Arten innerhalb bestimmter Areale (Regionen) und leitet daraus
- b) das Gesamtareal der Verbreitung von Arten und verwandten Artgruppen (Sippen) ab. Das Ergebnis sind Verbreitungskarten (Kontext zu 3 und 4)

### 2. **Coenologische Geobotanik** = Vegetationskunde

Sie studiert das Artengefüge innerhalb bestimmter Pflanzengemeinschaften, beschäftigt sich also mit bestimmten Phytocoenosen, daher auch oft Phytocoenologie oder Pflanzensoziologie genannt, wobei Pflanzensoziologie ein etwas engeres Feld ist als die Vegetationskunde, da letztere z.B. auch die Struktur von Populationen interessiert.

### 3. **Ökologische Geobotanik** = Standortslehre (bis zur Ökosystemforschung)

Versucht das Vorkommen von Arten und Gesellschaften von Pflanzen aus den Standortbedingungen (Klima und Boden) zu erklären.

### 4. **Historische Geobotanik** = Vegetationsgeschichte

Versucht die heutige Vegetation und Verbreitung von Arten mit historischen Wurzeln zu erklären und rekonstruiert erdgeschichtlich zurückliegende Landbedeckungsformen. Ihre Fachbereiche sind die Palynologie (Pollenanalyse), Fossilienforschung, Evolutionsforschung (vergleichende Taxonomie) bis herauf zur sogenannten „Quartärbotanik“ und Archäobotanik. Schweizer Pionierstellung.

Die Palaeobotanik ist heute sehr aktuell, weil man aus 'post global changes' für mögliche zukünftige Entwicklungen lernen kann.

## Literaturauswahl für Fragen der Geobotanik (Ch. Körner)

**Ellenberg H, Leuschner C** (2010) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl., Ulmer, Stuttgart

**Frey W, Lösch R** (2010) Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. 3. Aufl., Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg

**Goldstein MI, DellaSala DA**, eds. (2020) Encyclopedia of the World's Biomes. 1. ed., Elsevier

\* **Körner C** (2014) Pflanzen im Lebensraum. In: JW Kadereit, C Körner, B Kost, U Sonnewald (eds) "Strasburger", Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. 37. Aufl., Springer Spektrum, Berlin, Kapitel 28

\* **Körner C** (2014) Vegetation der Erde. In: JW Kadereit, C Körner, B Kost, U Sonnewald (eds) "Strasburger", Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. 37. Aufl., Springer Spektrum, Berlin, Kapitel 29

**Pfadenhauer JS, Klötzli FA** (2014) Vegetation der Erde. Springer Spektrum, Berlin

**Pott R** (2014) Allgemeine Geobotanik: Biogeosysteme und Biodiversität. Springer Spektrum, Berlin

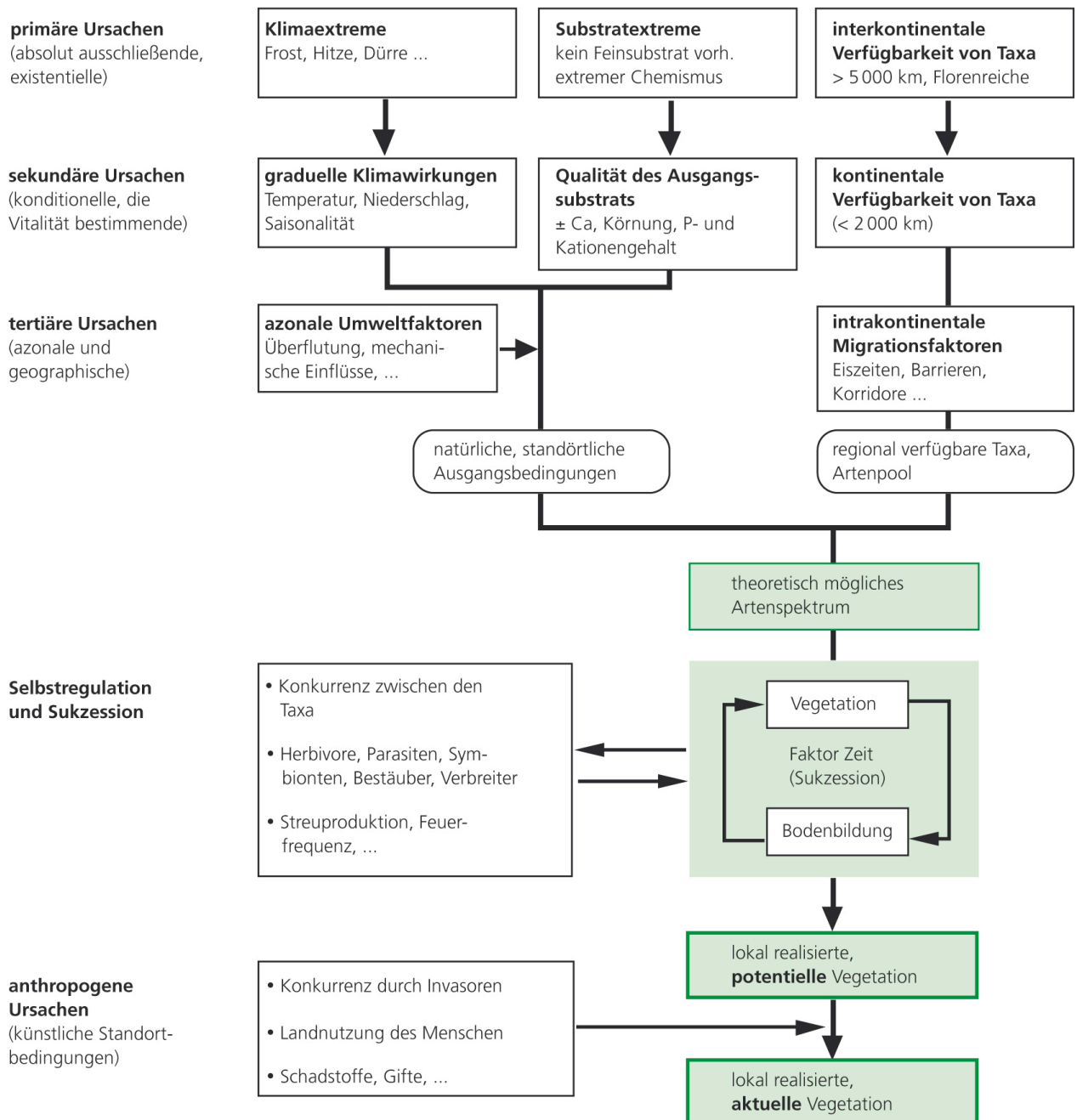
**Walter H, Breckle SW** (eds) Ökologie der Erde. 4 Bände, Spektrum Akad. Verl, Heidelberg  
 Band 1: Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. 2. Aufl., 1991  
 Band 2: Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen. 3. Aufl., 2004  
 Band 3: Spezielle Ökologie der gemässigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. 2. Aufl., 1994  
 Band 4: Spezielle Ökologie der gemässigten und arktische Zonen ausserhalb Euro-Nordasien. 2. Aufl., 1991

\* **'Strasburger'** online Zugang im unibas web

download link:

<https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-642-54435-4>

## Vegetationsbestimmende Faktoren



Aus: Strasburger, *Lehrbuch der Botanik*, 36. Aufl.  
© Spektrum Akademischer Verlag GmbH 2008

Schema der Entstehung von Pflanzengemeinschaften über eine Kaskade von äußeren Einflüssen oder Gegebenheiten und innerer Dynamik und deren Wechselwirkungen.

## Arealbildung

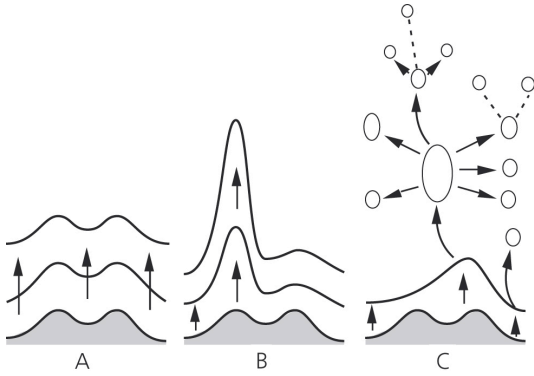


Abb. 28.17 Die Migration von Pflanzen kann in Form von A breiten oder B schmalen Ausbreitungsfronten (kleinen Schritten) oder in Form von C Vorposten bzw. Inseln (auch aus Relikthabitaten), also in großen Sprüngen erfolgen. Letzteres ist der häufigere Fall, wobei alle Übergänge existieren und die Typisierung skalenabhängig ist.

Körner C (2014) in 'Strasburger'

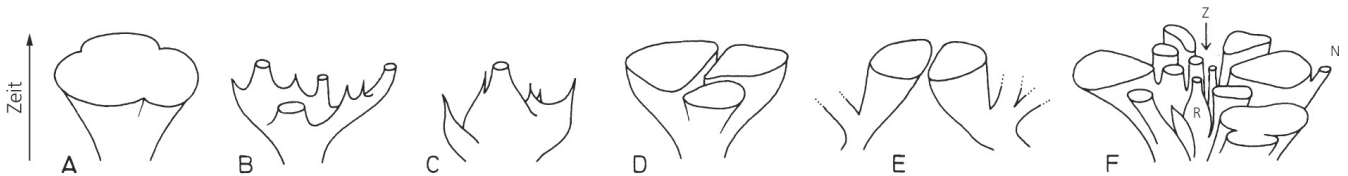


Abb. 28.13 Arealentstehung und Arealtypen von Pflanzenarten. (Verbreitung horizontal, Zeit von unten nach oben, gegenwärtiger Zustand als Schnittebene, ausgestorbene Populationen enden unterhalb dieser Gegenwartsebene). A Arealerweiterung (z.B. *Trifolium repens*); Aussterben von Populationen und Schrumpfung zum B disjunkten (z.B. *Pinus nigra*) oder C reliktar-paläoendemischen Areal (z.B. *Ginkgo biloba*). D allopatrische Differenzierung einer Abstammungsgemeinschaft zu (drei) vikariierenden Taxa (z.B. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*, die Produkte der allopatrischen Sippenbildung also so genannte Schizoendemiten verschiedener Bereiche der Ägäis); E Pseudovikariismus zweier nicht nächstverwandter, aber doch ökologisch bzw. geographisch stellvertretender Taxa (z.B. *Gentiana clusii* und *G. acaulis* s.str. [= *G. kochiana*]); F Formenkreis mit Mannigfaltigkeitszentrum (z.B. *Carlina*). Das Schema verdeutlicht, dass zwischen dem Alter eines Taxons, seiner Formenmannigfaltigkeit und seiner Arealgröße keine unmittelbaren Zusammenhänge bestehen. – Z Entstehungszentrum, R Reliktendemiten, N Neodemiten. (Nach F. Ehrendorfer.)

## Sukzession

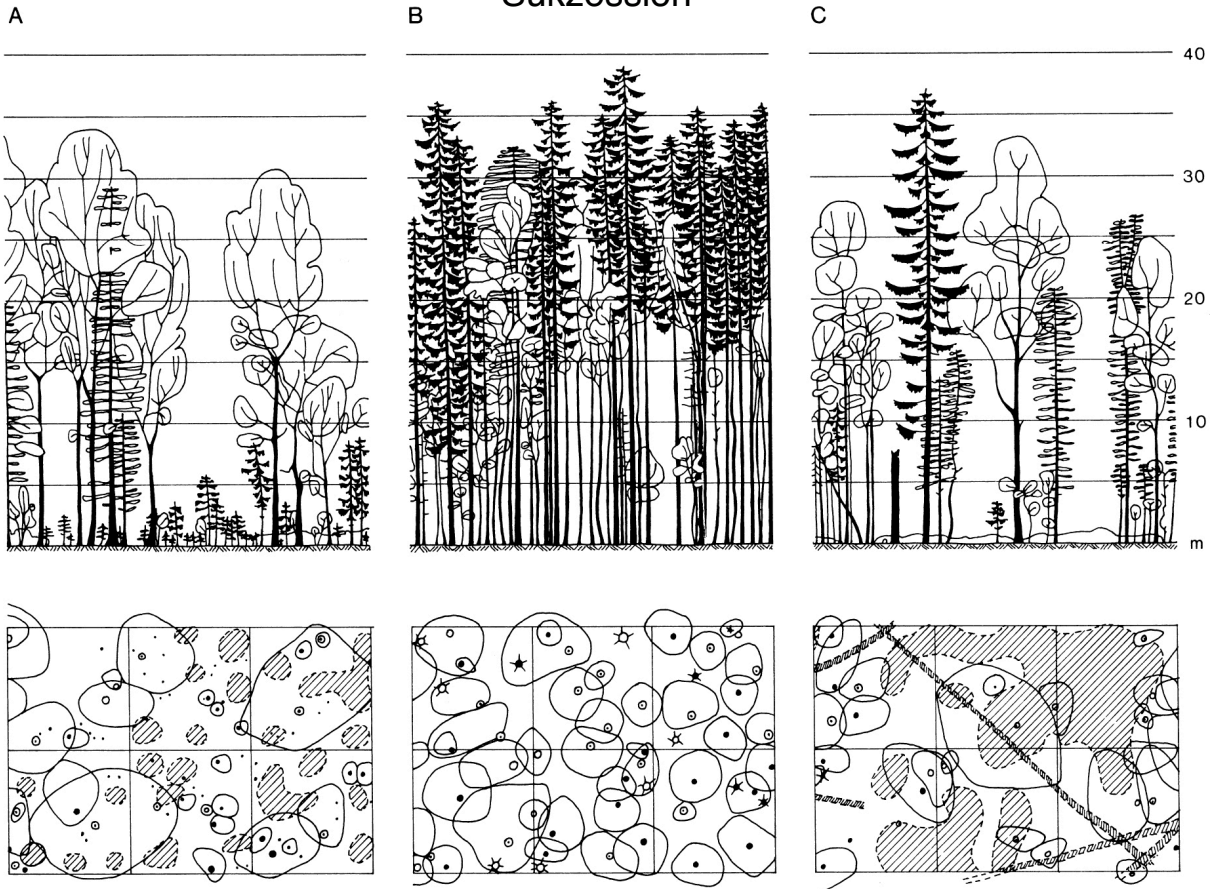


Abb. 28.24 Zyklische Regeneration eines montanen Fichten-Tannen-Rotbuchen-Urwaldes der Ostalpen (Rothwald bei Lunz, 1000 m): A Verjüngungsphase mit reichlichem Jungwuchs in Umtriebslücken (Windwurfstellen); B Optimalphase mit dichtem Kronenschluss und überwiegendem Nadelholzanteil; C Zerfallsphase eines überalterten Bestandes mit viel stehendem und liegendem totem Holz, hoher Rotbuchenanteil, neuerliches Aufkommen von Jungwuchs. Vegetationsprofile im Auf- und Grundriss: (●) Fichte, Seitenäste schwarz; (○) Tanne, Seitenäste weiß; (⊙) Rotbuche, Laubkronen schematisch; gefallene Stämme; Jungwuchs schraffiert. (Nach Zukrigl et al. 1963.)

# Die Biome der Erde im Temperatur-Niederschlags Raster

# Höhenstufen im Gebirge

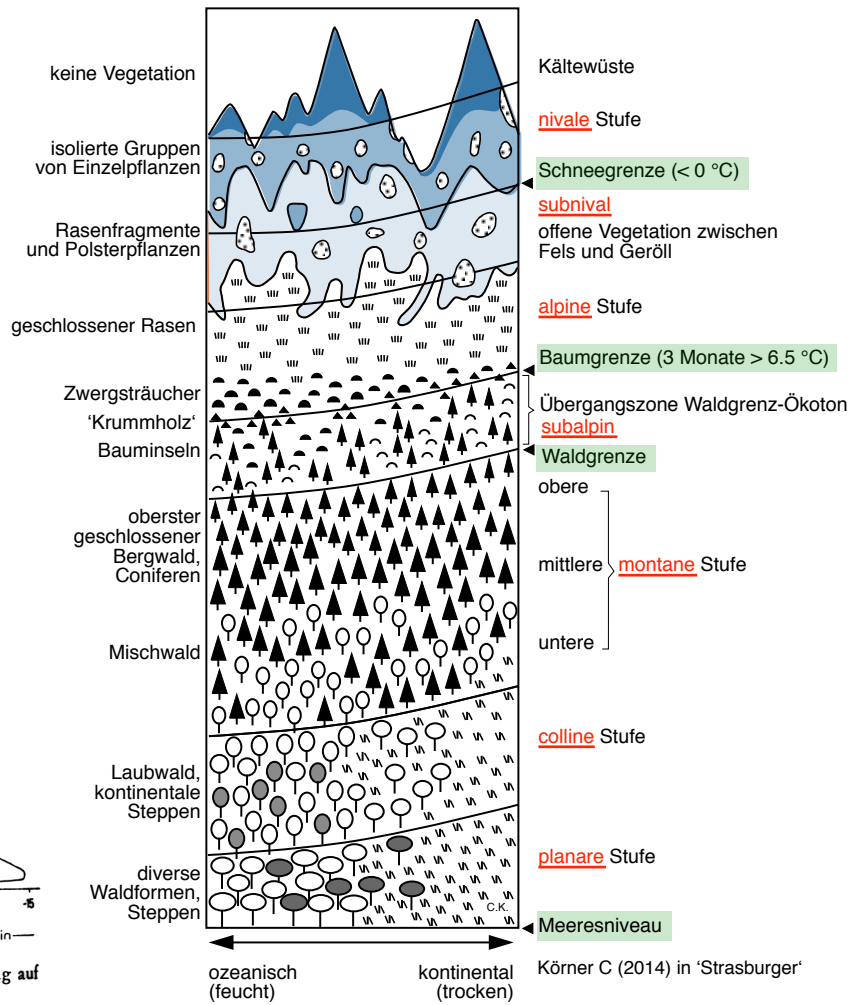
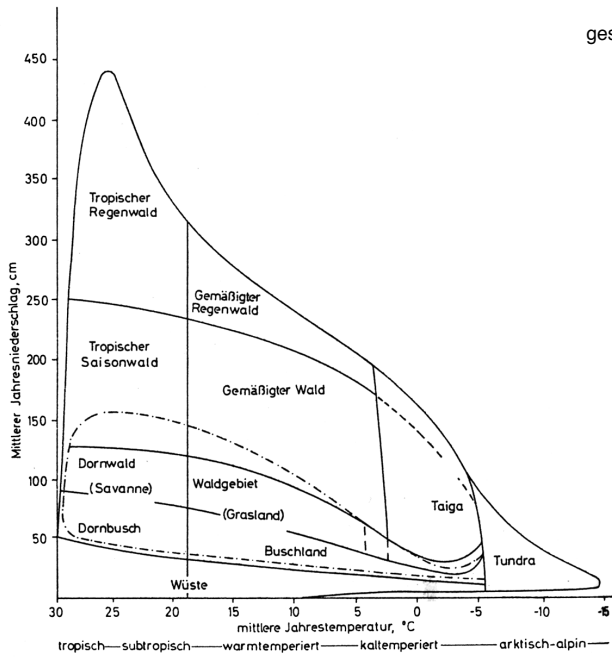


Abb. 46: Die Verteilung der wichtigsten Biozönosen der Erde in Bezug auf Niederschlagsmenge und Temperatur (nach WHITTAKER 1970)

# Temperaturzonen der Erde

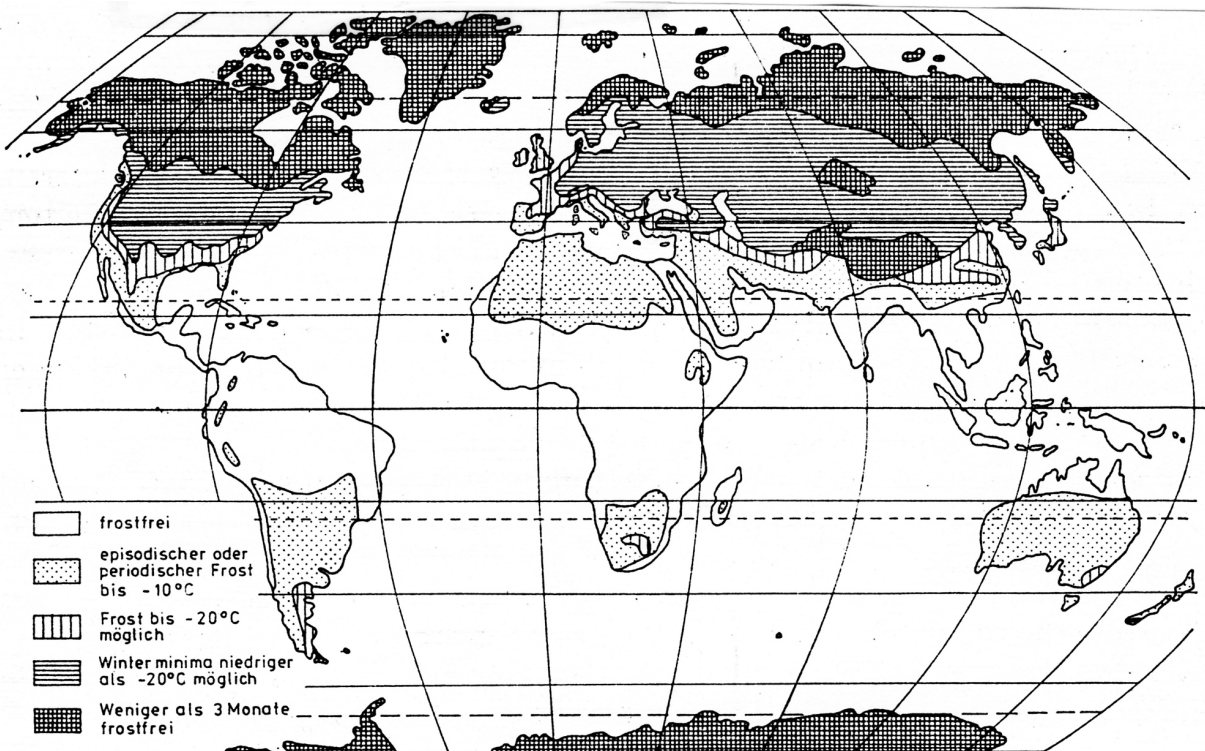
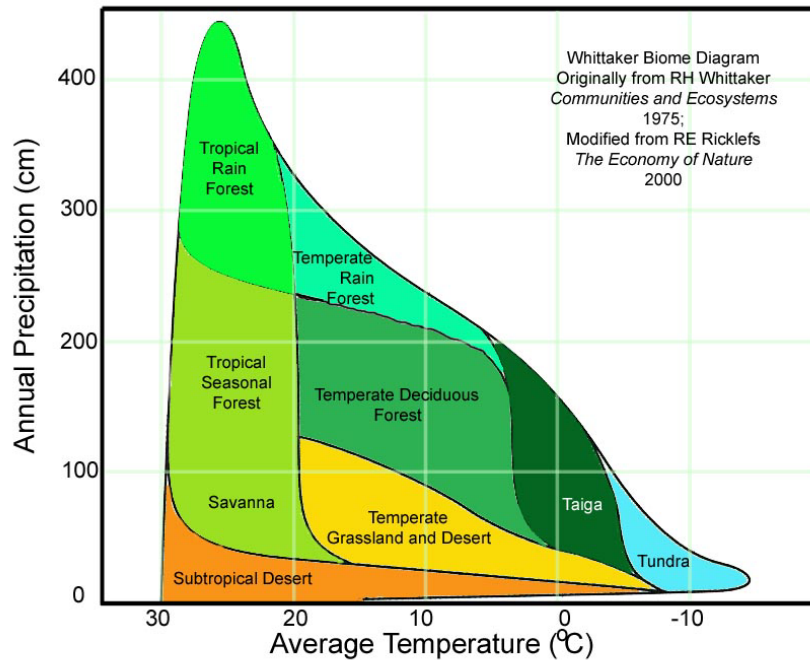


Abb. 2.12. Frosthäufigkeitsverteilung auf der Erde. Nach LARCHER 1980

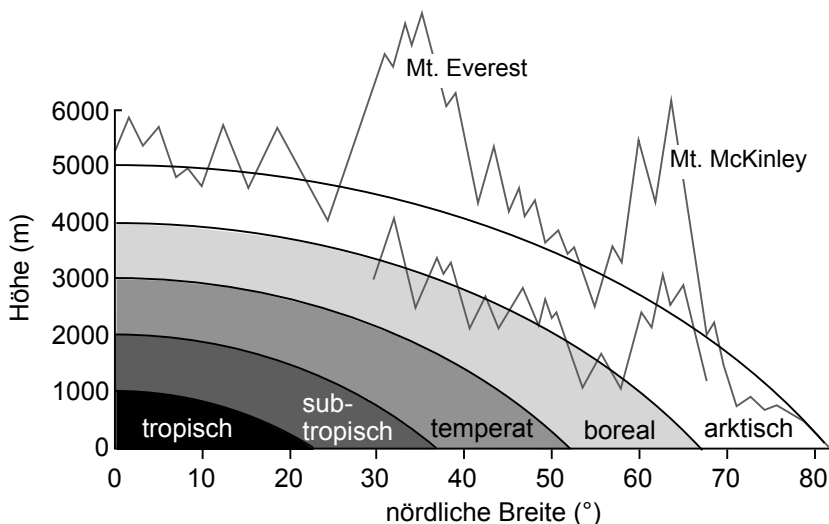


Note that in Whittaker's diagram the temperature axis is reversed; that is temperature goes DOWN as you move to the right. Theoretically, if you know the average temperature and precipitation for a site, you should be able to predict what biome will develop there. Try your hand - look at the values in the table below, compare them to the diagram above, and predict the biome. To "reveal" the biome, highlight the appropriate box in the biome column.

Place	Average Temperature °C	Annual Precipitation (cm)	Biome
La Selva, Costa Rica	22.1	403	Tropical Rain Forest
Marietta, Ohio	12	105	Temperate Deciduous Forest
Pasadena California	18.2	51.8	Savanna
Ferron, Utah	8.8	20.9	Desert
Tucson, Arizona	21.1	21.9	Subtropical Desert
Santa Rosa, Costa Rica	26	165	Tropical Seasonal Forest
Brazzaville, Congo	25	137	Tropical Seasonal Forest
Lambarene, Gabon	25.7	195	Tropical Seasonal Forest
Amauulu, Hawaii	20	410	Tropical Rain Forest
Toolik Lake, Alaska	-8.8	18	Tundra
Beijing, China	11.8	63.5	Temperate Grassland
Seoul, South Korea	11.2	137	Temperate Deciduous Forest
Archbold Biological Station	29.1	131	Tropical Seasonal Forest*
Everglades National Park (Flamingo)	28.1	159	Tropical Seasonal Forest*

The last two are marked with an asterisk to point out an important concept. The biomes are very general in nature; there are many other habitat types that develop in certain locations regardless of the rainfall and temperature. For instance, the habitat type at the Archbold Station in Florida is the unique Florida

## Die Höhenstufen im Gebirge sind ein Spiegelbild der latitudinalen Klimazonen



Mit geographischer Breite und Höhe über Meer ändern sich die Vegetations- und Klimazonen in ähnlicher Weise, wenn man nur humide Regionen vergleicht. In diesem Beispiel wurde von einem tropischen Hochgebirge ausgegangen, das vom feucht-tropischen Wald bis in die nivale Stufe ragt. 1 km in der Höhe entspricht einer latitudinalen Distanz von fast 2000 km, d.h., 4 km vertikal zur tropisch-alpinen Waldgrenze entsprechen der latitudinalen Distanz von fast 8000 km vom Äquator zur polaren Waldgrenze bei 68–70° nördl. Breite in Europa.

Körner C (2014) in 'Strasburger'



## Das Klimadiagramm zur Veranschaulichung der Klimadynamik Makroklima!

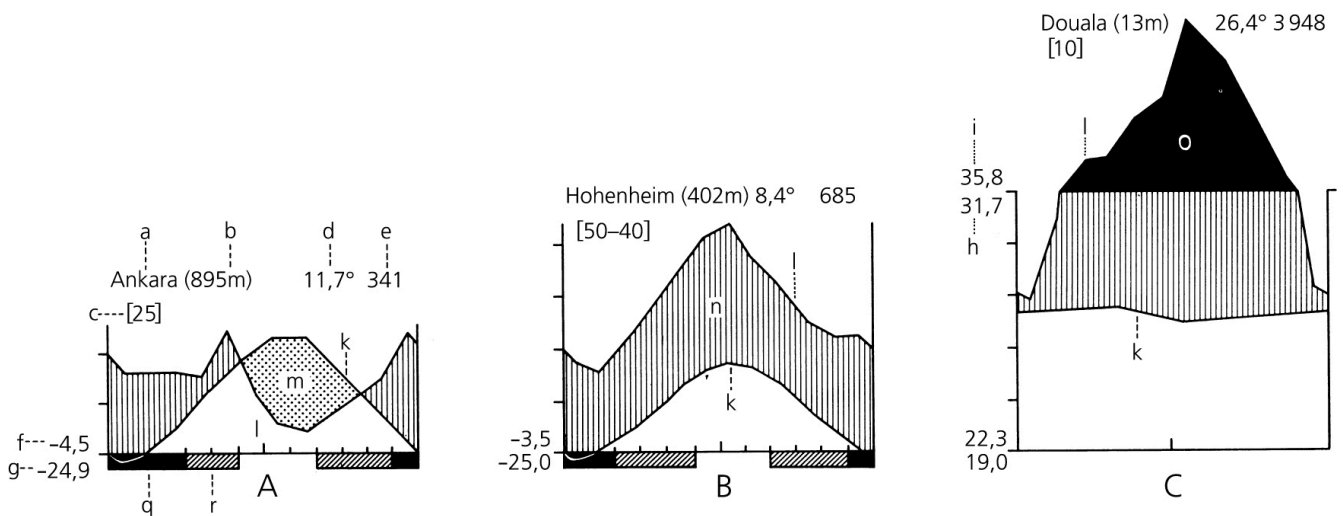
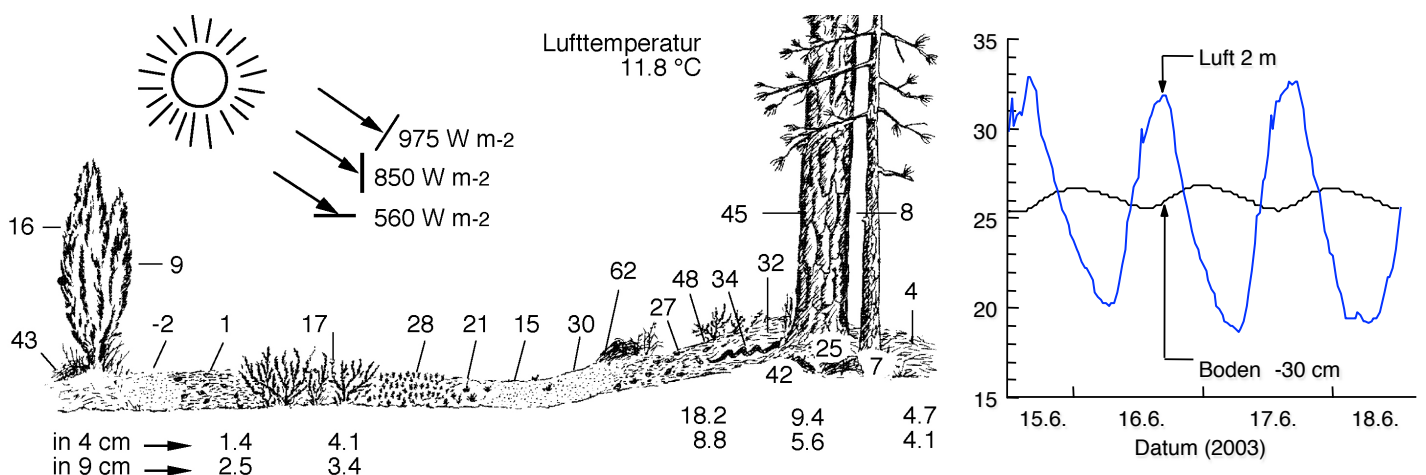


Abb. 26.6. Klimadiagramme. Beispiele für A warm-gemäßigtes Klima mit kontinentalem Einfluss (mit Winterregen und Sommertrockenheit), B gemäßigtes Klima mit ozeanischem Einfluss (Niederschläge zu jeder Jahreszeit) und C tropisch humides Klima mit ausgeprägter Regenzeit und (relativer) Trockenzeit. Temperaturen gelten für die Luft, 2m über Grund und im Schatten. Abszisse: Monate, Ordinate: ein Teilstrich = 10°C bzw. 20mm Niederschlag. a Station (Ort), b Höhe über Meer, c Zahl der Beobachtungsjahre, d Jahresmitteltemperatur in °C, e mittlerer Jahresniederschlag in mm, f mittleres Tagesminimum der Temperatur des kältesten Monats, g absolutes Temperaturminimum (= tiefste je gemessene Temperatur), h mittleres Tagesmaximum des wärmsten Monats, i absolutes Temperaturmaximum (höchste je gemessene Temperatur), k Jahresverlauf der Monatsmitteltemperatur, l Jahresverlauf der mittleren Niederschläge pro Monat, m Dürreperioden (grob punktiert), n humide Perioden (vertikal schraffiert), o Perioden mit mittleren Monatsniederschlägen >100mm (schwarz, im Maßstab auf 110 reduziert), q ‚kalte‘ Jahreszeit (schwarz, Monate mit mittlerem Tagesminimum unter 0°C), r Monate mit absolutem Minimum unter 0°C, d.h. auch Spät- oder Frühfröste kommen vor (schräg schraffiert). (Nach Walter und Lieth 1967.)

## Das Mikroklima weicht stark vom Makroklima (wie es an Wetterstationen gemessen wird) ab



**links:** Mikroklima in einem terrestrischen Lebensraum. Eine Frühjahrssituation an einem Waldrand in den Niederlanden; mittags nach klarer Nacht am 3. März 1976. Beispiel für die starke kleinräumige Variation des von Pflanzen erlebten Temperaturklimas (Mikroklimas) im Vergleich zur Lufttemperatur (Makroklima). Die Intensität der Sonneneinstrahlung differiert mit dem Einfallswinkel auf die bestrahlte Fläche. (Nach Ph. Stoutjesdijk)

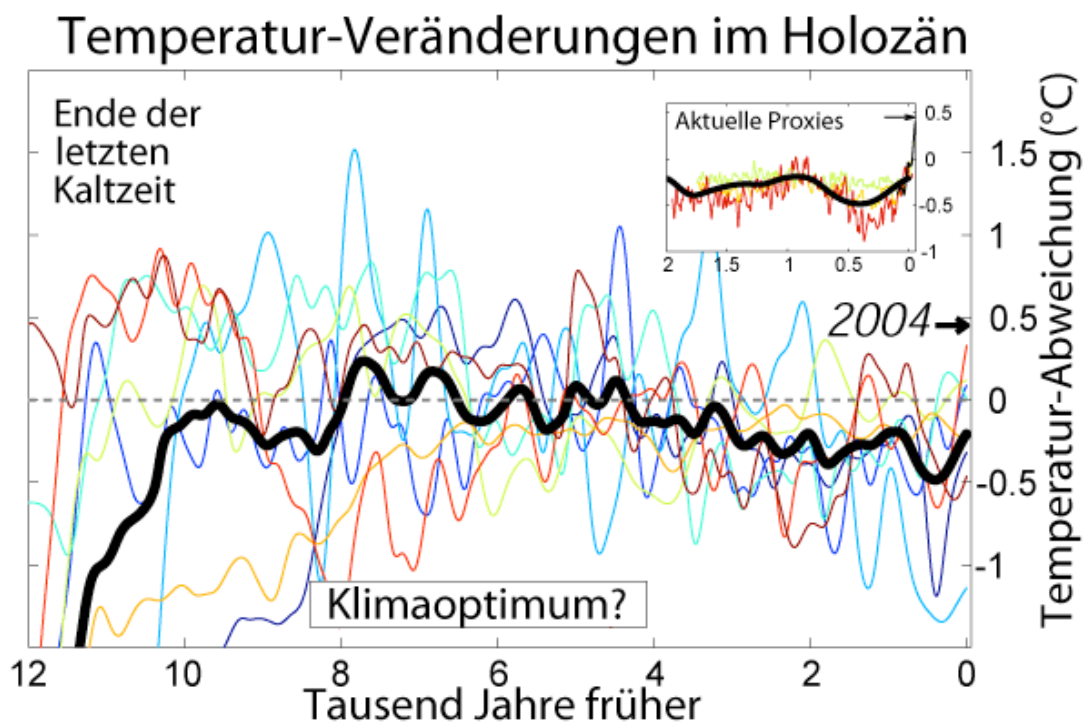
**rechts:** Temperaturmessungen im Botanischen Garten, Basel, Pflanzenökologie-Kurs im Juni 2003

## Die nacheiszeitliche Klima- und Vegetationsentwicklung: Begriffe, Zeitabschnitte und dafür typische Baumarten

Serie	Klimastufe	Pollenzone	Zeitraum	Vegetationsentwicklung
Holozän	Subatlantikum	X	450 v. Chr. bis heute	Subatlantikum: Buchen-Eichenmischwälder und massiver Einfluss des Menschen
		IX		
	Subboreal	VIII	3.710–450 v. Chr.	Subboreal: weiter Eichenwälder, zuletzt Einwanderung der Buche <i>Fagus sylvatica</i>
	Atlantikum	VII	7.270–3.710 v. Chr.	Atlantikum: Eichenzeit ( <i>Quercus</i> ) mit Linde ( <i>Tilia</i> ) und Ulme ( <i>Ulmus</i> )
		VI		
	Boreal	V	8.690–7.270 v. Chr.	Boreal: Massenaufreten der Hasel ( <i>Corylus avellana</i> ) + <i>Pinus</i> und <i>Betula</i>
Präboreal	IV	9.610–8.690 v. Chr.	Präboreal: Anstieg Föhren- und Birkenwälder ( <i>Pinus</i> , <i>Betula</i> )	
Pleistozän	Jüngere Dryaszeit	III	10.730–9.700 ± 99 v. Chr.	Subarktikum: Abwechselnd offene Tundra und 'Parklandschaft' ( <i>Pinus</i> , <i>Betula</i> )

<https://de.wikipedia.org/>

Rekonstruktion des Temperaturverlaufs der Erde während der letzten 12.000 Jahre



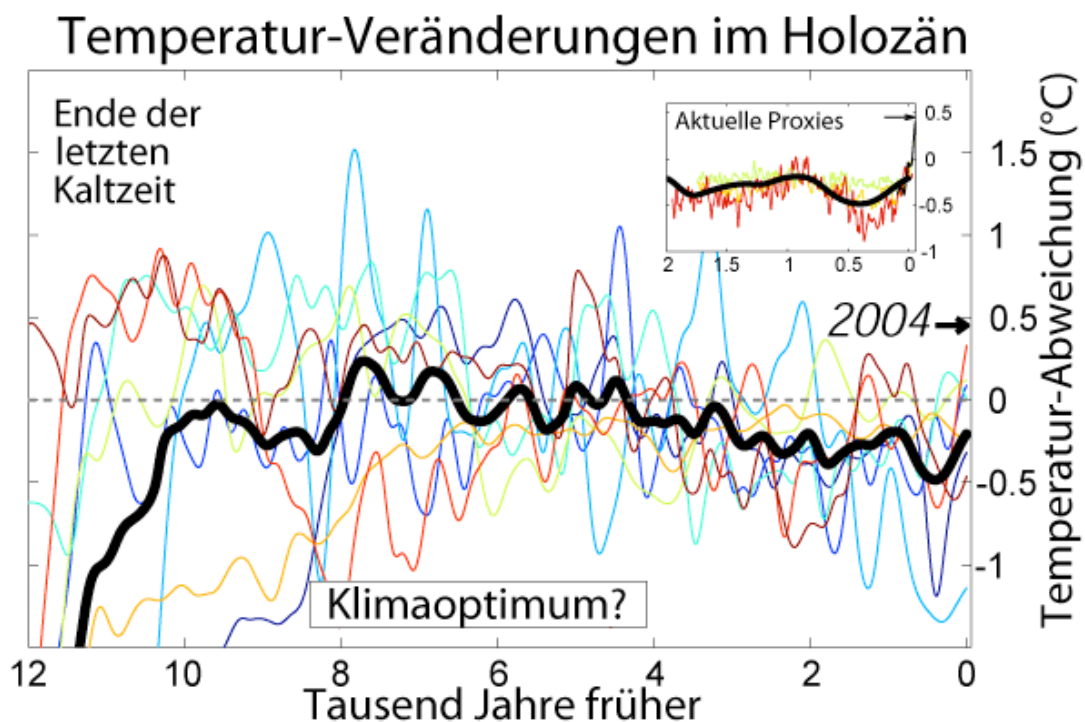
CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1259100>

## Die nacheiszeitliche Klima- und Vegetationsentwicklung: Begriffe, Zeitabschnitte und dafür typische Baumarten

Serie	Klimastufe	Pollenzone	Zeitraum	Vegetationsentwicklung
Holozän	Subatlantikum	X	450 v. Chr. bis heute	Subatlantikum: Buchen-Eichenmischwälder und massiver Einfluss des Menschen
		IX		
	Subboreal	VIII	3.710–450 v. Chr.	Subboreal: weiter Eichenwälder, zuletzt Einwanderung der Buche <i>Fagus sylvatica</i>
	Atlantikum	VII	7.270–3.710 v. Chr.	Atlantikum: Eichenzeit ( <i>Quercus</i> ) mit Linde ( <i>Tilia</i> ) und Ulme ( <i>Ulmus</i> )
		VI		
	Boreal	V	8.690–7.270 v. Chr.	Boreal: Massenaufreten der Hasel ( <i>Corylus avellana</i> ) + <i>Pinus</i> und <i>Betula</i>
Präboreal	IV	9.610–8.690 v. Chr.	Präboreal: Anstieg Föhren- und Birkenwälder ( <i>Pinus</i> , <i>Betula</i> )	
Pleistozän	Jüngere Dryaszeit	III	10.730–9.700 ± 99 v. Chr.	Subarktikum: Abwechselnd offene Tundra und 'Parklandschaft' ( <i>Pinus</i> , <i>Betula</i> )

<https://de.wikipedia.org/>

Rekonstruktion des Temperaturverlaufs der Erde während der letzten 12.000 Jahre



CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1259100>

## Methodische Aspekte

Dieser Aufsatz beruht hauptsächlich auf Resultaten von Pollen-, Makrorest- und Holzkohleanalysen. Informationen aus Feuchtablagerungen (z.B. Mooren und Seen) werden gewonnen, indem die dort enthaltenen Mikro- und Makrofossilien (z.B. Pollen, Holzkohle, Früchte, Nadeln, Blätter) tiefenabhängig bestimmt und quantifiziert werden. Die Ablagerungen werden zudem mit physikalischen Methoden (z.B. Radiokarbondatierungen) einem bestimmten Alter zugeordnet. Aus den Tiefenreihen entstehen dann Zeitreihen, indem zwischen den Datierungen interpoliert wird. Für weitere methodische Angaben verweisen wir auf Lehrbücher (z.B. Moore et al. 1991) und die im Folgenden genannten Fachbeiträge.

## Langzeit-Vegetationsentwicklung in den kollinen und montanen Tieflagen der Schweiz (Mittelland, Nordalpen, Wallis und Südalpen)

10'000 Jahre Gleichgewicht der Vegetation mit dem Klima

Das Letzte Glazialmaximum (LGM), das heisst der Maximalstand der Vergletscherung während der letzten Eiszeit, fand zwischen 21'000 und 17'000 v. Chr. statt (Mix et al. 2001, Kaltenrieder et al. 2009), wobei lokale Schätzungen wesentlich davon abweichen können (Keller und Kraviss 2005). Das anschliessende Zurückschmelzen fällt in den Zeitraum von 17'000 bis spätestens 14'500 v. Chr. Diese Abschmelzphase war bis 16'000 v. Chr. kalt, trocken und waldfrei. Um 15'500 v. Chr. kamen in den Tieflagen südlich der Alpen vermehrt Baumbestände auf, wobei viele Baumarten auch waldbildend das Eiszeitmaximum in Norditalien überlebten (Kaltenrieder et al. 2009).

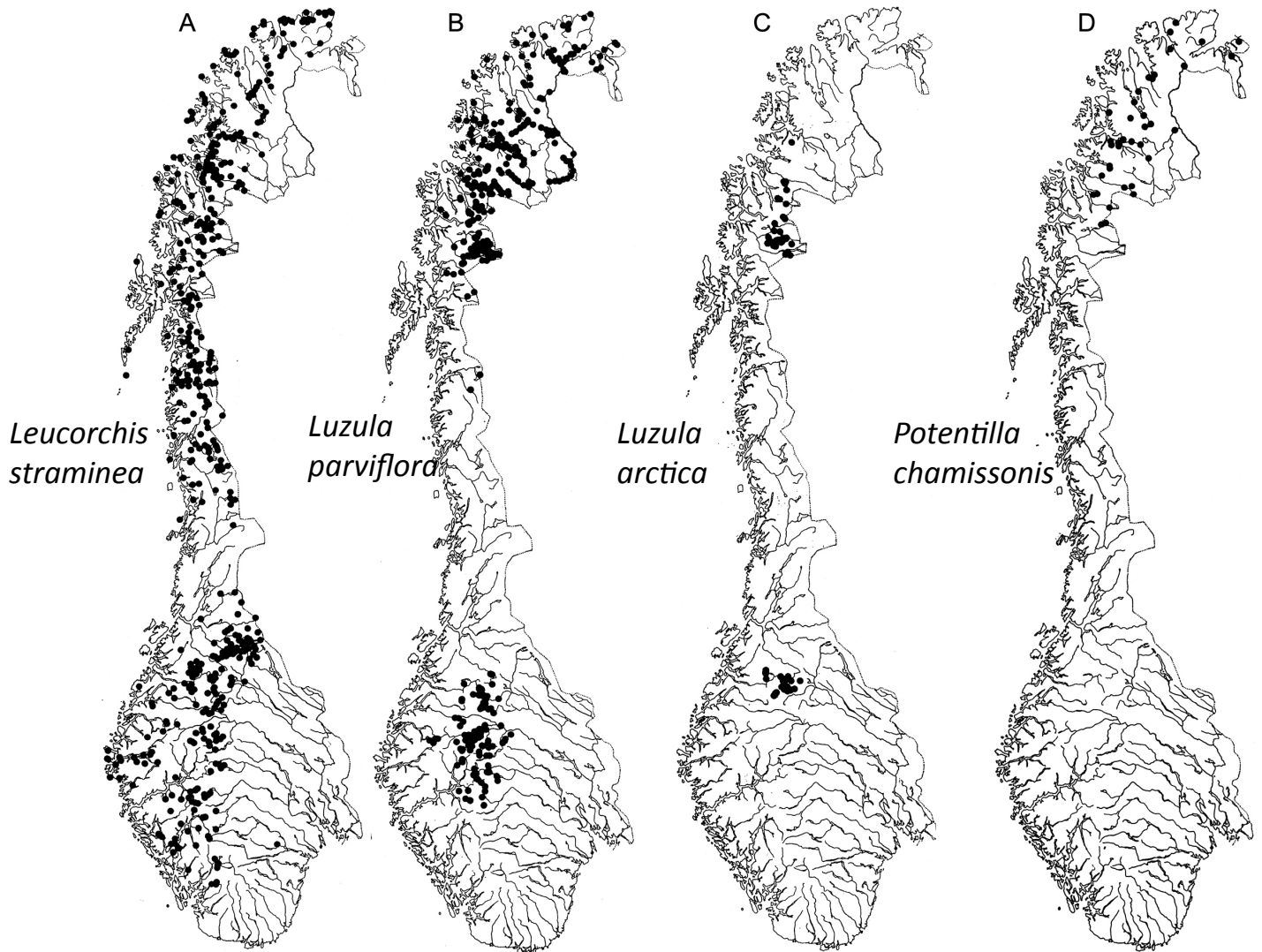
Im Tessin sind die ersten Wälder um ca. 14'000 v. Chr. mit *Pinus cembra* (Arve), *P. sylvestris* (Föhre) und *Betula* (Birke) nachgewiesen (z.B., am Lago di Origgio, in Balladrum; Tinner et al. 1999, Hofstetter et al. 2006, Vescovi et al. 2007). Die Waldgrenze in der Schweiz südlich der Alpen lag zu dieser Zeit auf ca. 900 m ü. M. (Tinner und Vescovi 2007). Nördlich der Alpen prägten immer noch offene Steppen die Landschaft bei kaltem und trockenem Klima. Um 12'700 v. Chr. kam es zu einem raschen Temperaturanstieg, es breiteten sich boreale Wälder in den tieferen Lagen auch nördlich der Alpen sowie in den höheren Lagen der Südalpen aus (Vescovi et al. 2007). Um 11'000 v. Chr., also noch in der Späteiszeit, konnten sich auch wärmeliebende Arten wie z.B. *Quercus* (Eiche) und *Tilia* (Linde) südlich der Alpen ausbreiten (z.B. am Lago di Muzzano). Der markante Temperatureinbruch der „Jüngeren Dryas“ (ca. 10'500–9600 v. Chr.) drängte diese

aber wieder zurück und führte zu einer vorübergehenden Öffnung der Wälder in den Tieflagen nördlich und südlich der Alpen. Um 9600 v. Chr. lag die Waldgrenze in den Zentralalpen auf ca. 1500 m ü. M., 200 Jahre später lag sie bereits auf 2350 m ü. M. (Tinner und Kaltenrieder 2005). Dies zeigt, dass die Waldgrenze innerhalb von 200 Jahren auf einen Temperaturanstieg von ca. 4°C (der innerhalb von 50 Jahren stattfand) reagieren konnte (vergl. Gouillé Rion und Gouillé Loéré; Tinner und Kaltenrieder 2005).

In den tieferen Lagen des Mittellands und der Nordalpen (z.B. Soppensee und Lobsigensee, Ammann et al. 1985, Lotter 1999) kam es als Folge des raschen Temperaturanstieges zur Ausbreitung laubwerfender Wälder, wie dies mehr als 1000 Jahre vorher südlich der Alpen der Fall war. Das Klima war warm und trocken mit höheren Sommer- und niedrigeren Wintertemperaturen als heute, also kontinental. Um 7200 v. Chr. breitete sich in den südlichen Tieflandlagen vermutlich als Reaktion auf ozeanischeres (d.h. feuchteres und weniger saisonales) Klima *Abies alba* (Weisstanne) stark aus und bildete mit *Tilia* (Linde), *Ulmus* (Ulme), *Quercus* (Eiche), *Fraxinus* (Esche), *Acer* (Ahorn) und immergrünen Bäumen sowie Sträucher (z.B. *Ilex* (Stechpalme), *Hedera helix* (Efeu)) sehr artenreiche Wälder, die heute ausgestorben sind (Tinner et al. 1999). Um etwa 6200 v. Chr. wurde das Klima auch nördlich der Alpen markant feuchter und kühler, *Fagus sylvatica* (Buche) und *Abies alba* (Weisstanne), die noch heute die Wälder bestimmen, breiteten sich in den Tieflagen der Alpen und im Mittelland stark aus (Tinner und Lotter 2001, 2006). Auf Grund der Erkenntnisse aus fast 100 Jahren vegetationsgeschichtlicher Forschung gibt es keine Zweifel daran, dass die Vegetation der tiefen Lagen der Schweiz von Natur aus durch Wald geprägt war (Zoller und Haas 1995). Es bestanden nur wenige offene natürliche Flächen, z.B. in Auen, Moorlandschaften sowie zeitlich begrenzt nach Bränden, Windwurf, Hangrutschungen, Bergstürzen und anderen auch biotischen Störungen.

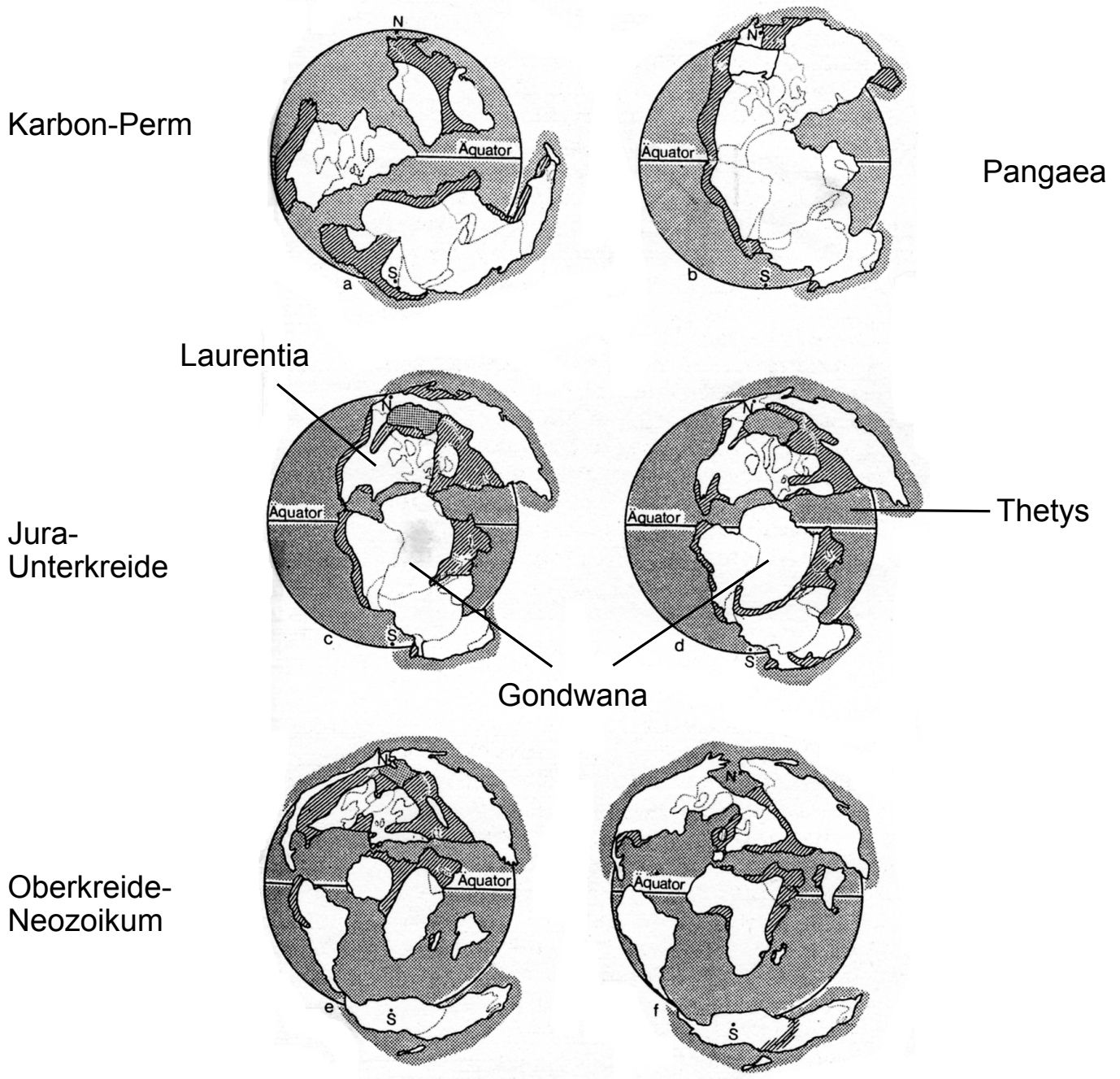
7000 Jahre anthropogene Umprägung der Tieflandwälder

Seit ca. 5500 v. Chr. prägte der menschliche Einfluss die Landschaft immer stärker. Es kam zu einer Öffnung der Wälder durch Rodung (z.B. Feuer) und zu einer Ausbreitung der Wiesen und Weiden. In extremen Fällen führten insbesondere Feuerrodungen zum (anthropogenen) Aussterben ganzer Waldgemeinschaften, die vermutlich von Natur aus noch heute vorherrschend wären. Besonders ausgeprägt war dies in den Südalpen (Abb. 1) wo Mischtannenwälder in der kollinen Stufe durch Eichenwälder und später Kastanienwälder (Silikat) bzw. Mannaeschen-Hopfenbuchenwälder (Karbonat) ersetzt wurden (Tinner et al. 1999, Gobet et al. 2000), während sie sich in der montanen Stufe zu reinen



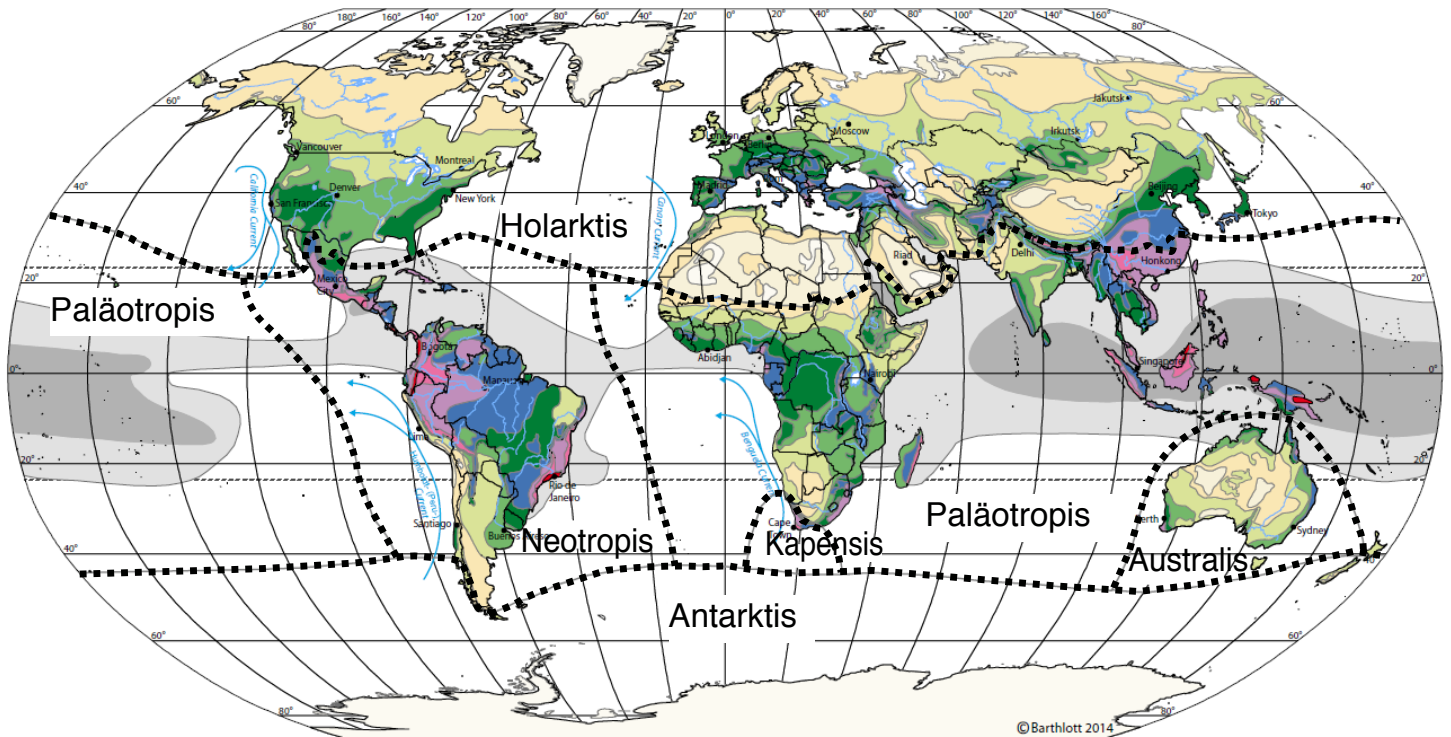
**Abb. 13-15** Beispiele für Verbreitungsmuster von Pflanzenarten (hier in Norwegen). A Weitgehend geschlossenes Areal von *Leucorchis straminea*. B Große disjunkte Areale von *Luzula parviflora*. C Disjunkte Reliktareale von *Luzula arctica*. D Beschränktes Regionalvorkommen (regionaler Endemismus) von *Potentilla chamissonis*. (Aus Gjaerevoll 1990.) In 'Strasburger'

# Die erdgeschichtliche Landmassenverteilung als Schlüssel zum Verständnis der Florenreiche (Kontinentalverschiebung)



nach Cox et al (1976)

# Die Florenreiche der Erde



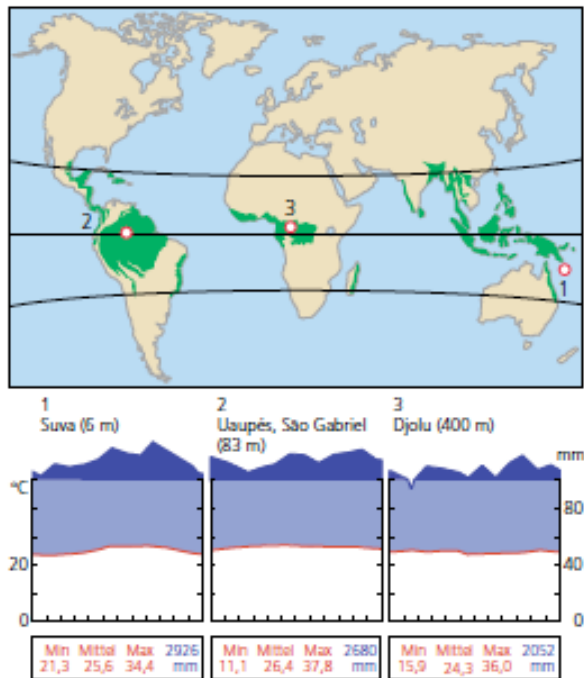
W. Barthlott, M.D. Rafiqpoor, & J. Mutke 2014  
 modified after W. Barthlott, G. Kier, H. Kreft,  
 W. Küper, M.D. Rafiqpoor, & J. Mutke 2005 and  
 W. Barthlott, W. Lauer, & A. Placke 1996  
 Nees Institute for Biodiversity of Plants  
 University of Bonn

## Auszüge aus Körner C (2014) Vegetation der Erde.

In: Kadereit JW *et al*, Strasburger. Kapitel 29, 37. Aufl., Springer, Berlin

Zu jeder dieser Seiten gibt es dort einen Bildteil

### 1. Feucht-tropische Tieflandwälder



Die Wälder der perhumiden, äquatornahen Tiefländer (heute noch 16-17 Mio km<sup>2</sup>, etwa die Hälfte aller geschlossenen Wälder, ca. 11 % der Landfläche) sind keineswegs einheitlich, wie der unscharfe Begriff Regenwald suggeriert. Sowohl floristisch wie auch klimatisch und bodenbedingt bestehen regional deutliche Unterschiede. Die drei tropisch-humiden Großregionen sind das nördliche Südamerika und Amazonien, das westliche Zentralafrika (Kongobecken und Küstengebiete) und Südostasien (Südindien, Malaysia und Malaysischer Archipel, Neuguinea, Nordspitze Australiens).

Die Tropen (zwischen den Wendekreisen) sind frostfrei und stellen flächenmäßig die größte Klima- und Vegetationszone der Erde dar, was sich schon allein aus der Kugelform der Erde ergibt. Der immerfeuchte Bereich ist jedoch nur ein Teil der innersten, ca. ±10 Breitengrade vom Äquator gelegenen Kernzone. Die Jahresmitteltemperatur liegt zwischen 24 und 30 °C, der Jahresniederschlag zwischen 2000 und 4000 mm, regional auch darüber. Kurze, regenlose Perioden bedeuten für Epiphyten Stress (Sukkulenz, CAM-Gaswechsel, Austrocknungstoleranz) und liefern entscheidende Signale zur innerartlichen Synchronisierung des Blühens in einem an sich jahreszeitenfreien Klima. Zyklische Klimaphänomene wie El Niño (alle 3-7, meist 5 Jahre), können in Ostasien längere Trockenperioden bewirken (gleichzeitig Katastrophenregen an der Westküste Südamerikas).

Wärme und hohe Feuchtigkeit begünstigen die Stoffumsätze im Boden derart, dass sich kaum Humus anreichert, und die Böden stark ausgelaugt sind (Oxisols, d.s. rotbraune Lateritböden; Quarzsandböden). Das Mineralstoffkapital des feucht-tropischen Waldes befindet sich größtenteils in der Pflanzenmasse selbst (bei Kalium bis über 90 % des Ökosystemvorrates), was die katastro-

phalen Folgen des Ab Brennens dieser Wälder erklärt. Über Jahrtausende im Biomassekreislauf akkumuliertes Mineralstoffkapital wird dabei schlagartig mineralisiert und dem Regen preisgegeben.

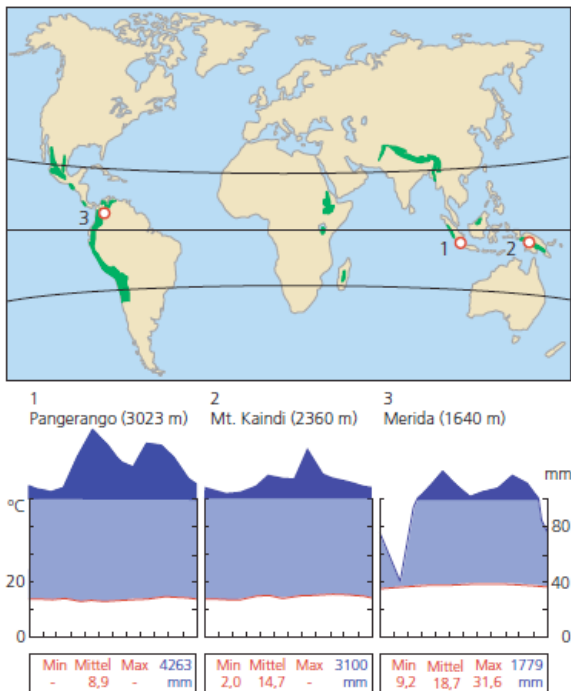
Natürlicherweise werden die Mineralstoffe aus pflanzlichem Abfall sofort via Mikroben und Mykorrhizapilze gebunden und den Wurzeln zugeführt (geschlossener Kreislauf; bestens nährstoffversorgte Wälder obwohl der Boden fast keine Nährstoffe enthält). Die geringen Mineralstoffverluste ans Abflusswasser, werden laufend durch Ferntransport von Flugstaub ersetzt, im Amazonasbecken nachweislich aus der Sahara.

Bestandesstruktur: **Baumkronen** zwischen 30 und 50 (70) m hoch, mit **Epiphyten** (Bromeliaceae, Orchidaceae, Farne), bilden das stark zerklüftete oberste Stockwerk, darunter stehen subdominante oder jüngere Bäume, darunter eine **Strauch-** (z.B. *Piper*) und **Großstaudenschicht** (z.B. *Musa*, *Heliconia*) und Bodendecker. **Lianen** (Winder, Ranker, Haftwurzler, Spreizklimmer) durchziehen alle Stockwerke. Manche Lianen (Würger) erstarken nach Erreichen der Kronenschicht so stark, dass sie selbständig werden (typisch für *Ficus*). **Epiphyllie** (Algen, Moose, Flechten) besiedeln Blätter. Tropische Urwälder sind ein Mosaik unterschiedlich alter Bestände. Die Regeneration wird stark von Epiphyten und Lianen beeinflusst, unter deren Last Bäume umstürzen. Frische Bestandeslücken werden von rasch wüchsigen Taxa dominiert (*Cecropia*, *Ochroma* = Balsa, *Musanga*, *Macaranga*). Bäume der späten Sukzession werden ähnlich alt wie in der temperaten Zone (150-250 Jahre). Oft ist der Wurzelansatz am Stammfuß als Stütze verbreitert (Brettwurzeln, adventive Stelzwurzeln bei Palmen). Die Blätter der Kronenschicht sind leich ledrig (und als Antwort auf die Nährstoffkonkurrenz langlebig), meist elliptisch und ganzrandig, und werden oft schubartig in so großer Masse gebildet, dass sie zunächst noch 'unfertig' rötlich und schlapp erscheinen ('Schüttellaub'), was als Überrumpelung von Herbivoren verstanden wird. Viele tropische Arten erleiden bereits bei niedrigen Plusgraden (<5 °C) irreversible Schäden. Lichtkonkurrenz ist der entscheidenden ökologische Faktor.

Pantropisch wichtige Familien sind die Araceae (z.B. *Monstera*), **Arecaceae** (Palmen), Araliaceae (*Schefflera*), Bignoniaceae, Caesalpinaceae, Lauraceae, **Moraceae** (*Ficus*), Piperaceae, Zingiberaceae u.a. Typische paläotropische Familien sind die **Dipterocarpaceae** (doppeltgefügelte Früchte) und die Pandanaceae (Schraubenpalmen), neotropische die Bromeliaceae (*Tillandsia*). Auf 1 ha finden sich 60-100 (Rekord in Peru 300) Baumarten, wovon 2/3 nur mit einem Individuum vertreten sind. Die große Artenvielfalt erklärt sich aus der geringen Störung (keine Eiszeiten, keine Dürre), dem Fehlen von Frost, dem großen Alter der Ökosysteme und den ursprünglich großen, zusammenhängenden Arealen.



## 2. Feucht-tropische Bergwälder



Oberhalb 1000-1800 m, bis in Höhen von 3000-4000 m, liegt die Zone der tropisch-montanen Wälder (auch Bergregenwälder, Nebel- und Wolkenwälder). Höhenbedingt erhalten sie noch mehr Regen bzw. ist die Verdunstung bei gleichem Niederschlag geringer. Sie geraten täglich vormittags in die konvektive Kondensationszone (Nebel ab ca. 1800 m), in der sie bis zum späten Nachmittag bleiben, oder befinden sich im Stau permanent andriftender Passatwolken. Am unteren Rand erreichen diese Wälder bis zu 45 m Höhe, nahe der tropischen Waldgrenze, die bei ausreichend hohen Bergen zwischen 3600 und 4000 m liegt, nur noch 3-5 m (Krummholz).

Die Jahresmitteltemperaturen liegen in 2000 m bei ca. 17 °C (also nahe dem Mittelwert für Juli in Mitteleuropa), in 3000 m bei 11 °C, und erreichen an der Waldgrenze etwa 6 °C. Leichte Fröste sind ab ca. 2500 m möglich aber sehr selten, ab 3000 m häufiger, ab 4000 m treten sie fast jede Nacht auf. Die Niederschläge übersteigen in der unteren Bergwaldstufe 2000 mm deutlich, was bei der stark erniedrigten Verdunstung ein Überangebot an Wasser bedeutet und an Hängen ein großes Erosionsrisiko darstellt. Eine intakte Vegetationsdecke ist daher zum Bodenschutz in dieser Höhenlage unabdingbar. Oberhalb der Kondensationszone gehen die Niederschläge zurück, biologisch relevanter Wassermangel herrscht aber zumeist nicht.

Mit zunehmender Höhe bilden sich mächtige Rohhumus und Moderauflagen, in denen viele Nährstoffe festgelegt und den Pflanzen nicht unmittelbar verfügbar sind. Die kühleren und dauernd nassen Bedingungen hemmen den Streu-Abbau, was auch die Bodenvegetation und

die Regeneration zunehmend behindert. Zum Teil treten Wurzeln und Mycorrhizapilze aus dem Boden heraus und durchweben bereits die frisch gefallene Laubstreu (kurzgeschlossener Nährstoffkreislauf).

Das gleichmäßige Feuchteangebot und das völlige Fehlen von Frost im unteren Bergwaldbereich ermöglichen einen ähnlichen Bestandaufbau wie im Tiefland, die Unterschiede sind hier mehr floristischer Natur. Die mittleren Höhen (etwa 1800-2500 m) weisen den üppigsten **Epiphytenbesatz** auf. Im oberen Bergwald treten epiphytische Angiospermen zurück und werden ersetzt durch Kryptogamen. Der Lianenreichtum sinkt mit der Höhe über Meer, wie überhaupt die Stockwerkgliederung allmählich verschwindet und zuletzt nur noch niedrige Bäume oder hohes Buschwerk ein geschlossenes Kronendach mit wenig Unterwuchs bilden. Der Auflösungsbereich des Bergwaldes ist fast überall stark vom Menschen beeinflusst. Die **Waldgrenze** ist meist mehrere hundert Meter abgesenkt. Hochgelegene **Reliktwälder** (meist auf feuerabweisenden Felsblockfluren, ohne andere mikroklimatische Besonderheiten) zeugen von der Waldfähigkeit bis nahe 4000 m. Die in 29.2.3 behandelten Schopfrosetten stehen großteils auf potentiell Waldland.

Tropische Bergwälder sind im unteren Bereich ungemäin artenreich (z.B. der berühmte Wolkenwald von Rancho Grande in 1100 m bei Valencia, Venezuela, s. V. Vareschi 1980). In tiefen Lagen dominieren noch die üblichen tropischen Pflanzenfamilien; Palmen, Moraceae, Rubiaceae u.a. treten in der mittleren Bergwaldstufe deutlich zurück und fehlen in der obersten Stufe. Mit zunehmender Höhe werden baumförmige Vertreter folgender Familien wichtiger: **Fagaceae** (*Castanopsis* in O-Asien, *Quercus* in Zentralamerika und SO-Asien), Nothofagaceae in Neuguinea, **Ericaceae** (*Erica* in Afrika, *Rhododendron*, *Vaccinium* in S- und SO-Asien), Lauraceae, Myrsinaceae; nahe der Waldgrenze **Rosaceae** (*Polylepis* in S-Amerika, *Hagenia* in Afrika) und generell Asteraceae. Koniferen und Baumfarne nehmen mit der Höhe stark zu (**Podocarpaceae** wie *Dacrydium*, *Podocarpus*; Baumfarne wie *Cyathea*), sind aber nicht überall vertreten, werden nie dominant und erreichen meist nicht die Waldgrenze. In Costa Rica geht die Zahl der Familien bzw. Arten verholzter Pflanzen von 82 bzw. 349 in 2000 m auf 34 bzw. 74 in 3200 m zurück. In den höchsten Lagen (waldgrenzbildend) treten meist weniger als 5 Arten auf, wobei Rosaceae (S-Amerika und Afrika) und Ericaceae (Afrika und SO-Asien) auffällig gehäuft vorkommen. Berühmt sind vor allem die inselartigen *Polylepis*-Wäldchen auf etwa 4000 m Höhe in den tropischen Anden, denen der *Hagenia*-Busch in Äquatorialafrika entspricht (beides Rosaceae).

## Lebensformen des Tropenwaldes

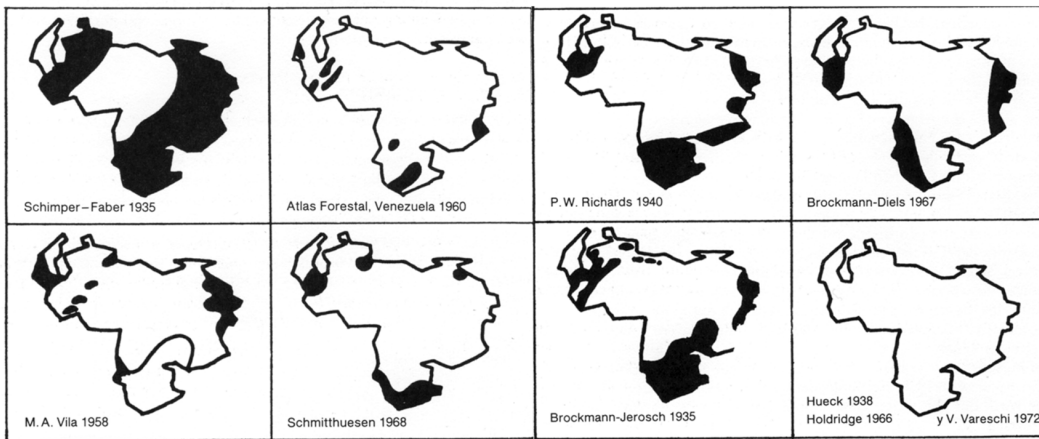


Abb. 72. Verbreitung des „Regenwaldes“ in Venezuela nach der Ansicht von zehn verschiedenen Autoren.

Die Flora von Deutschland besitzt nur 15% Holzpflanzen, die des Amazonasgebietes dagegen 88%.

Die Familie der *Violaceae* hat in Europa keine verholzten Vertreter, während 94 der *Violaceae* von Brasilien verholzte Sprosse haben.

Auch die *Rubiaceae* sind in Europa nur durch krautige Pflanzen vertreten, während in Zentralafrika 81% der Rubiaceen Holzpflanzen sind.



Abb. 4. Vielgestaltigkeit der Lebensform „Baum“ in den Tropen; schematisch dargestellt sind die folgenden Arten und die für sie typische Stammhöhe: 1. *Shorea superba* (Borneo) 70 m, 2. *Euterpe edulis* (Venezuela) 35 m, 3. *Gynerthra caribensis* (Venezuela) 60 m, 4. *Dicksonia karsteniana* (Venezuela) 4 m, 5. *Acacia* spec. (Afrika) 4–40 m, 6. *Mangifera indica* (Indien) 8 m, 7. *Samanea saman* (Venezuela) 27 m, 8. *Curatella americana* (Südamerika bis Mexiko) 3–18 m, 9. *Ceiba pentandra* (Venezuela) 38 m, 10. *Crescentia cujete* (Puerto Rico) 6 m, 11. *Bursera simaruba* (Venezuela) 26 m, 12. *Braunia grandiceps* (mit Laubausschüttung, s. Seite 77, Venezuela) 26 m, 13. *Triplaris caracasana* (Venezuela) 18 m, 14. *Gliricidia sepium* (Venezuela) 4 m, 15. *Caryota urens* (Asien) 20 m, 16. *Pandanus furcatus* (Java) 5 m, 17. *Salix humboldtiana* (Chile) 16 m, 18. *Alnus jorullensis* (Venezuela) 16 m, 19. *Cereus deficiens* (Venezuela) 4 m, 20. *Dracaena fragrans* (Afrika) 15 m, 21. *Tritrinax campestris* (Brasilien) 3 m, 22. *Coper-*

*nia australis* (Paraguay) 35 m, 23. *Garuga* spec. (Asien) 15 m, 24. *Ficus prinoides* (sog. Baumwürger s. Seite 42, Venezuela) 5 m, 25. *Rbizophora mangle* (Venezuela) 16 m, 26. *Yucca brevifolia* (Arizona) 7 m, 27. *Cecropia riparia* (Kolumbien) 17 m, 28. *Terminalia catapp* (Etagenbaum, Venezuela) 12 m, 29. *Jacaranda filicifolia* (junger, nach dem Licht strebender Baum; Venezuela) 12 m, 30. *Xanthorrhoea preissii* (Australien) 4 m, 31. *Adansonia* spec. (Madagaskar) 6 m, 31 a. *Vernonia* spec. (Afrika) 2 m, 32. *Lobelia rhynchopetalum* (Afrika) 15 m, 33. *Dorstenia gigas* (Afrika) 2 m, 34. *Espeletia hartwegiana* (Costarica) 4 m, 35. *Acacia spirocarpa* (Ostafrika) 8 m, 36. *Salix woodii* (Natal) 5 m, 37. *Cyathea usambarensis* (Afrika) 8 m, 38. *Ravenala madagascariensis* (Madagaskar) 13 m, 40. *Escallonia poasana* (Costarica) 4 m, 41. *Hyphane coriacea* (Afrika) 14 m.

## Tropen: Diversität der Arten - Diversität der Formen

Tab. 2. Blattkategorien von 903 Arten des Wolkenwaldes von Rancho Grande

Kategorien		a)	%	b)
Nr.				
Größen:				
1	megaphyll	2		5
2	makrophyll	28		32
3	mesophyll	60		58
4	mikrophyll	7		3
5	nanophyll	1		1
6	leptophyll	1		1
7	aphyll	+		0
8	Rand gez. od. gek.		18	
9	Träufelspitze d)		5	
Formen:				
10	Normalblatt		44	
11	Regenwaldblatt		6	
12	Langblatt		6	
13	Grasblatt (graminoides Blatt)		1	
14	Kleinflächenblatt		1	
15	Nadelblatt		0	
16	Vollflächenblatt		30	
17	Teilflächenblatt		6	
18	Sukkulentes Blatt		1	
19–24	Sonderformen:		(6)	
	(19) Blauglanz		1	
	(20) Panaschierung etc.		1	
	(21) Samtblatt		1	
	(22) „Waschbrettblatt“		1	
	(23) Drüsenblatt		+	
	(24) Durchbrochene Blätter		1	

Diversitätskennzahl 20769

a) nach Aufnahmen des Verf.; b) nach Aufnahmen von ROTH und MERIDA (1971);  
 c) + = unter 1%; d) nur der Form nach! Eventuelle Funktion s. Seite 86.

Wir unterscheiden hier in Anlehnung an RAUNKIAER  
 6 Größenklassen.

Nr. 1. megaphylle = über 1500 cm<sup>2</sup> große Blätter

Nr. 2. makrophyll = 1500–180 cm<sup>2</sup>

Nr. 3. mesophylle = 180–20 cm<sup>2</sup>

Nr. 4. mikrophyll = 20–2 cm<sup>2</sup>

Nr. 5. nanophylle = 2–0,2 cm<sup>2</sup>

Nr. 6. leptophylle = unter 0,2 cm<sup>2</sup> und

Nr. 7. Aphyllie (Blätter fehlend).

V Vareschi (1980) Vegetationsökologie der Tropen.  
 Ulmer, Stuttgart

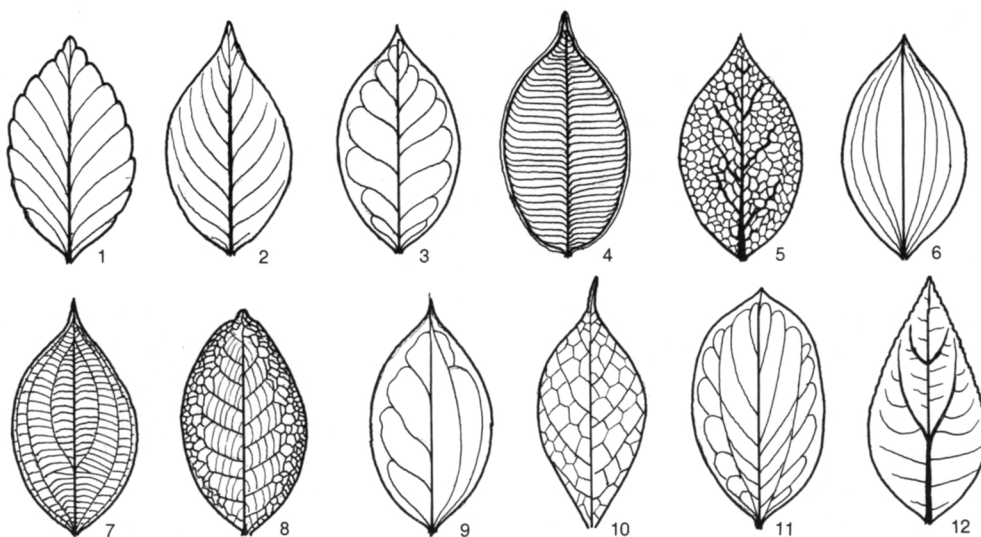


Abb. 37. Ähnliche spindelförmige „Normalblätter“, deren Spreite von ganz verschiedenen Nervaturen durchzogen ist: 1. *Fagus sylvatica* (Europa), fiedernervig; 2. *Bravaisia integerrima* (Kolumbien), fiedernervig; 3. *Colubrina oppositifolia* (Hawaii), brachyodrome Nervatur zur Verstärkung des Blattrandes; 4. *Dryobalanops aromatica* (Borneo), Fischgrätennervatur mit doppeltem Randnerv; 5. *Pouteria* (Brasilien), dictyodrome Nervatur; 6. *Clematis longipes* (Usambara), kamptodrome Nervatur; 7. *Miconia* (Venezuela), leiterförmige Nervatur; 8. *Vatica sarawakensis* (Borneo); Verstärkung der randlichen Nervatur; 9. *Dioscorea quartiniiana*-Blättchen (Ghana), asymmetrische Nervatur; 10. *Mesogyne insignis* (Usambara), wabenförmige Nervatur; 11. *Sarcomphalus reticulatus* (Puerto Rico); 12. *Eupatorium heteroneuron* (Venezuela), heterogene Nervaturen. 1 gemäßigte Zonen; 2–12 tropische Feuchtwaldzonen.

## Tropen: Diversität der Arten - Diversität der Formen

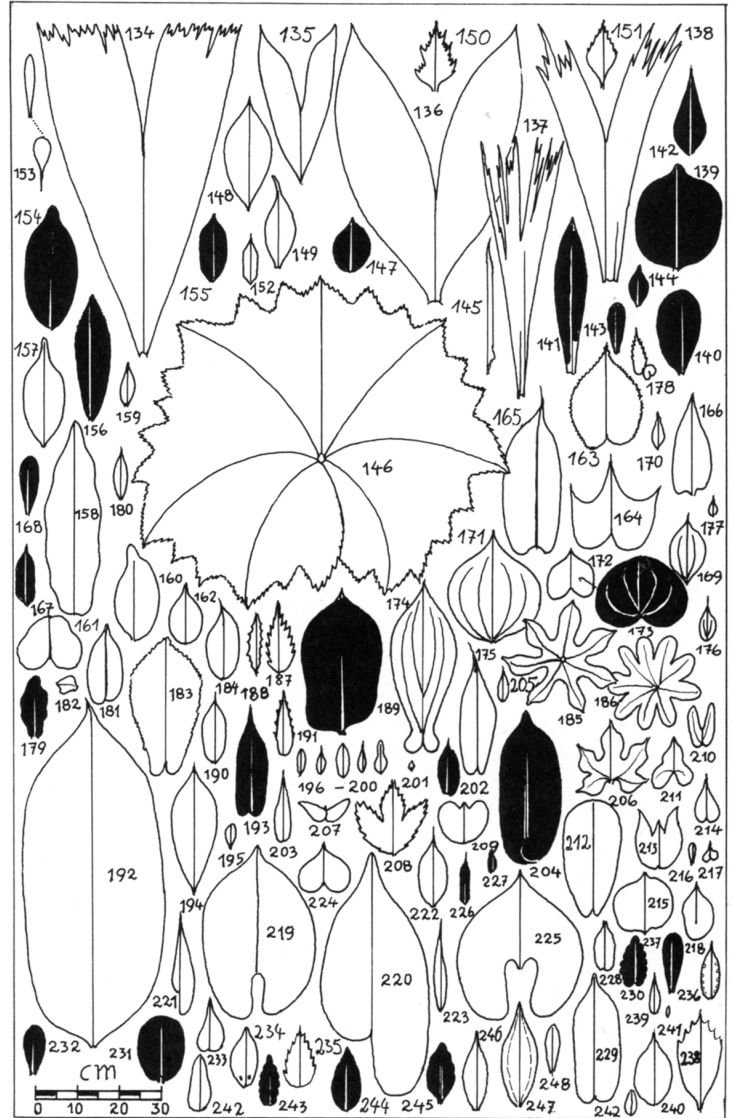
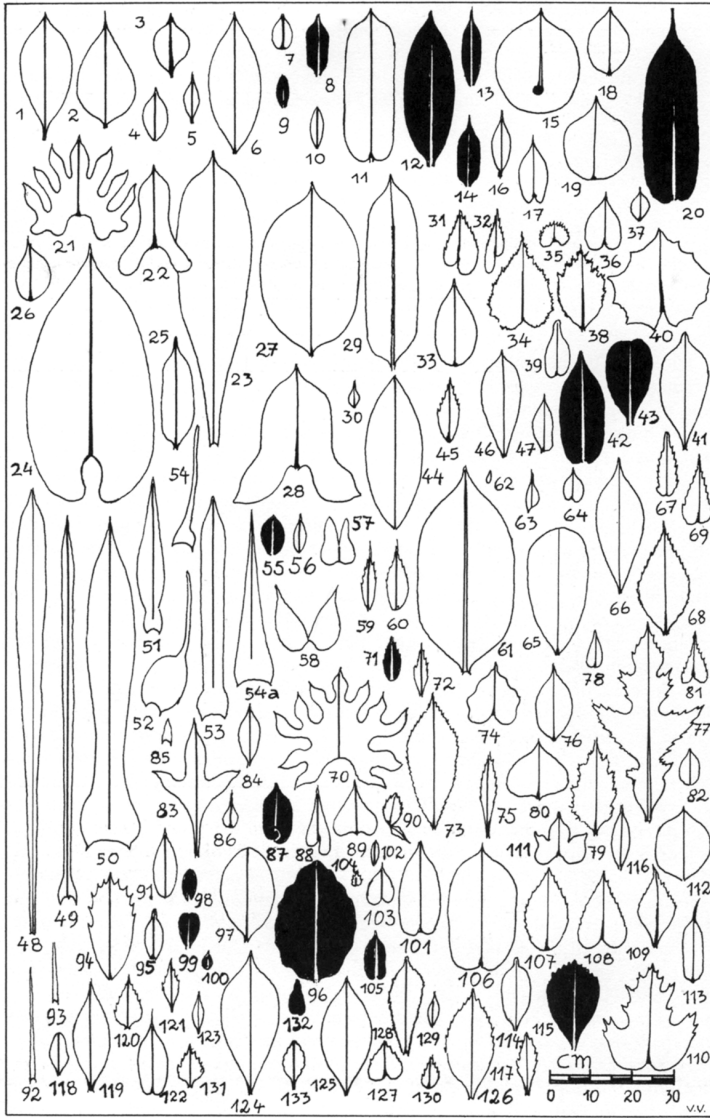
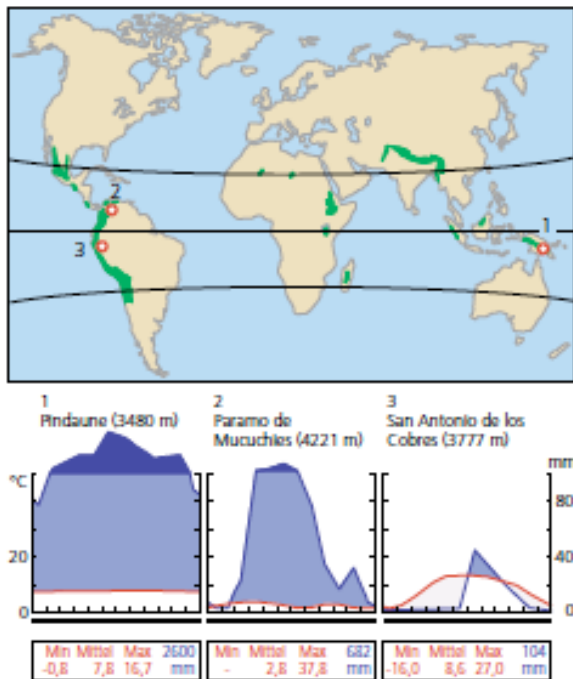


Abb. 57. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande I: 1–5. Acanthaceae (+6), 6. Actinidiaceae, 7–10. Anacardiaceae, 11–14. Anonaceae (+6), 15–18. Apocynaceae (+5), 19–20. Araliaceae (+4), 21–29. Araceae (+2), 30. Asclepiadaceae (+5), 31–35. Begoniaceae (+2), 36–39. Bignoniaceae (+2), 40–43. Bombacaceae, 44–47. Borriginaceae, 48–54. Bromeliaceae (+9), 55–56. Burseraceae, 57–66. Caesalpiniaceae (+4), 67–69. Campanulaceae, 70. Caricaceae, 71–72. Celastraceae, 73. Chloranthaceae, 74. Compositae (+18), 84. Combretaceae, 85. Commelinaceae, 86. Connaraceae, 87. Convolvulaceae, 88–89. Cucurbitaceae, 90. Cunoniaceae, 91. Dichopetalaceae (+1), 92–93. Cyperaceae (+9), 94. Dilleniaceae, 95. Ebenaceae, 96–100. Elaeocarpaceae, 101–105. Ericaceae (15), 106–117. Euphorbiaceae (+2), 118–119. Erythroxylaceae, 120–122. Flacourciaceae (+4), 123–125. Gentianaceae, 126–133. Gessneraceae (+7).

Abb. 58. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande II: 134–138. Palmae, 139–144. Guttiferae, 145. Haemadoreaceae, 146. Hallorrhaginaceae, 147. Hippocrateaceae, 148–149. Icaciniaceae, 150–151. Labiatae, 152. Lacistemaceae, 153. Lentibulariaceae, 154–155. Lecythidiaceae, 156–160. Lauraceae (+7), 161–162. Malpighiaceae, 163–164. Malvaceae, 165–166. Marattiaceae, 167–168. Marcgraviaceae, 169–178. Melastomaceae (+34), 179–180. Meliaceae (+2), 181–182. Mimosaceae (+3), 183. Monimiaceae, 184–191. Moraceae (+11), 192. Musaceae (+4), 193. Myristicaceae (+1), 194–195. Myrsinaceae (+5), 196–200. Myrtaceae (+2), 201. Nyctinaginaceae, 202. Ochnaceae (+1), 203. Olacaceae, 204–205. Papilionaceae (+1), 206–214. Passifloraceae (+3), 215–225. Piperaceae (+20), 226–227. Podocarpaceae (+1), 228. Polygalaceae (+), 229–230. Polygonaceae (+2), 231–232. Proteaceae (+2), 233. Ranunculaceae, 234–235. Rosaceae (+2) (+1), 236–237. Rutaceae (+1), 238–239. Sapindaceae (+5), 240. Sapotaceae (+1), 241. Saxifragaceae, 242. Simarubaceae (+2), 243. Staphyleaceae (+1), 244. Sterculiaceae, 245. Symplocaceae, 246–248. Theaceae.

Abb. 59. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande III: 249–270. Rubiaceae (+48), 271–281. Solanaceae (+20), 282. Theophrastaceae, 283. Thymeleaceae, 284–286. Tiliaceae, 287. Tovariaceae, 288. Ulmaceae, 289–290. Umbelliferae (+4), 291–296. Urticaceae, 297–301. Verbenaceae (+1), 304. Vochysiaceae, 305–308. Zingiberaceae, 309. Valerianaceae.

### 3. Tropische und subtropische Hochgebirgsvegetation



Die natürliche obere Grenze des Bergwaldes und die untere Grenze der baumlosen, alpinen (= andinen, = afroalpinen) Stufe liegt in den äquatorialen Tropen zwischen 3600 und 4000 m, in den Subtropen regional sogar etwas höher. Deutlich niedrigere Waldgrenzen (bis 3100 m) treten in Hochgebirgswüsten, auf Inseln und auf Bergen von so geringer Höhe, dass deren Gipfel frei gefegt sind, ohne dass von den Temperaturen her Waldwachstum unmöglich wäre (z.B. Kinabalu). Ein großer Teil der hochgelegenen tropischen Grasländer ('Páramos') reicht heute deutlich unter die potentielle Waldgrenze und ist anthropogen bedingt (Feuerwirtschaft).

Das Klima der tropischen Hochgebirge ist ein Tageszeitenklima, mit regelmäßigen Nachtfrösten und Monatsdurchschnittstemperaturen in der unteren alpinen Stufe zwischen 5 und 7 °C. In den subtropischen Hochgebirgen gibt es deutliche thermische Jahreszeiten, mit frostigen schneearmen oder schneelosen Wintern und etwas wärmeren Sommern, in denen auch der Niederschlag fällt. Die Niederschläge sind meist geringer als in der Bergwaldstufe (auch in den perhumiden Gebieten), meist deutlich unter 1500 mm, regional, vor allem in den südlichen Anden, unter 500 mm, in Südostasien regional in Staulagen aber auch in dieser Höhe über 3000 mm (z.B. Mt. Wilhelm in Neuguinea).

Die Böden unter geschlossener Vegetation in den feuchten Gebieten sind anmoorig, schwarz. In den trockeneren Gebieten bei offener Vegetation sind es meist wenig entwickelte Rohböden (Schutt mit Schluff oder Sandböden). Entgegen früherer Annahme sind die in dieser Höhe etablierten Pflanzen vom Wasserhaushalt her physiologisch kaum limitiert, solange mehr als ca. 350 mm Jahresniederschlag fallen. Die Ausdünnung der Vegetation in solchen Gebieten (LAI deutlich unter 1) scheint einen allfälligen 'Überkonsum' an Wasser zu verhindern, wobei unklar ist, wie die

Bestandesdichte gesteuert wird. Ein wichtiges Etablierungshindernis für Jungpflanzen auf offenen Bodenflächen ist die regelmäßige, nächtliche Nadel- oder Kammeisbildung in den obersten Zentimetern des Bodens.

Die vorherrschende Vegetationsform ist Grasland mit eingestreuten Zwergsträuchern, sogenannte '**Páramos**': In den feuchteren Gebieten der äquatorialen Tropen dominieren mächtige Horstgräser (engl. 'tussock grasslands'), in den trockeneren Teilen girlandenbildende, klonale Gräser (in den sehr trockenen, südlicheren Inneranden fast reine Zwergstrauchfluren, '**Puna**'). Ein bezeichnendes (konvergentes) Element der tropischen (nicht der subtropischen) Hochgebirge sind Riesenrosetten, oft auch als baumförmige **Schopffrosetten** ausgebildet: in Afrika *Dendrosenecio* (Asteraceae) und *Lobelia* (Lobeliaceae), in den Anden *Espeletia* (Asteraceae) und *Puya* (Bromeliaceae), in Hawaii *Argyoxiphium* (Asteraceae). Die baumförmigen Arten können bis zu 6 m hoch werden. Die Blattrosetten können sich bei Nacht schließen (Schutz des Apikalbereiches vor Strahlungsfrost), abgestorbene Blattbasen schützen zumindest bei jüngeren Exemplaren das Wasser im Stamm vor nächtlichem Durchfrieren. Nachdem ältere Individuen ohne diesen Schutz auskommen, scheint dies nicht essentiell zu sein. Auch als Feuerschutz wird diese Tunica interpretiert. Die Asteraceae-Schopffrosetten sind dicht, weißfilzig behaart, was sie mit Wollkerzenpflanzen der Gattung *Lupinus* (Anden) und *Saussurea* (Himalaya) gemeinsam haben. Die Haare werden als Strahlungs- und Benetzungsschutz verstanden, wobei die Mehrzahl der Gebirgspflanzen in den Tropen und Subtropen ohne diesen Schutz auskommt. Durch tropische Schutzstoffanreicherung in der Epidermis (z.B. Flavonoide) ist das Organinnere von UV-Strahlung gut geschützt. Viele tropisch-alpine Pflanzen sind durch super-cooling bis -12 °C vor Gefrieren geschützt. Polsterpflanzen sind erstaunlich selten und spielen nur in Teilen der südlichen Anden (z.B. *Azorella*, Apiaceae) regional eine Rolle, was mit der generellen Windarmut der tropischen und subtropischen Gebirge erklärt wird.

Floristisch wird die Vegetation weltweit ähnlicher, je höher man in die Berge steigt. **Poaceae** und **Asteraceae** sind in allen Hochgebirgen, die tropischen und subtropischen eingeschlossen, die wichtigsten Familien. Vertreter der Gattungen *Festuca* und *Poa*, *Carex*, *Gentiana/Gentianella*, *Senecio* und etliche nahverwandte Gattungen der **Ericaceae** (z.B. *Vaccinium/Gaultheria/Pernettya*) findet man überall. Unter den Zwergsträuchern spielt die Gattung **Hypericum** (Afrika, Anden) eine wichtige Rolle, während im südlichen Himalaya und in Indonesien die Gattung *Rhododendron* ähnliche Nischen besetzt.

Hochanden 3500 - 4800 m

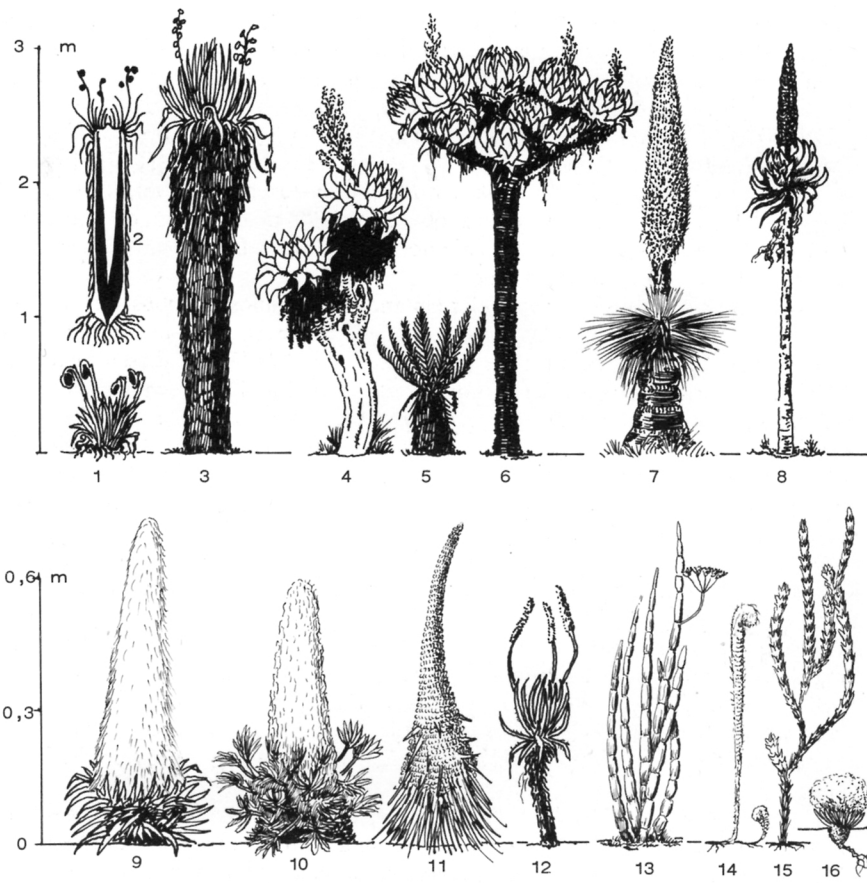


Abb. 121. Charakterpflanzen der Páramogürtel. 1. *Espeletia moritziana*, Rosettenstaude (Venezolanische Anden, 3800 m), 2. *Espeletia* spec. Längsschnitt, Holzteil schwarz, 3. *Espeletia semiglobulata*, Schopfsbaum (Venezuela, Anden, 4350 m), 4. *Senecio keniodendron* (Afrika, Kenia, 4300 m), 5. *Lomaria arborescens* (Venezuela, Auyantepui, 2400 m), 6. *Senecio gardneri* (Afrika, Mt. Elgon, 3900 m), 7. *Puya raimondii* (Bromeliaceae, Bolivien, 4200 m), 8. *Lobelia rhynchopetalum* (Afrika, Semien-Gebirge, 3600 m), 9. *Lobelia telekii* (Afrika, Kenia, 4200 m), 10. *Lupinus alopecuroides* (Ecuador, Chimborazo, 4800 m), 11. *Echium bourgaeum* (Boraginaceae, Pik von Teneriffa, 2200 m), 12. *Plantago perrymondii* (Venezuela, Sierra Nevada, 3600 m), 13. *Ottoa oenanthoides* (Umbelliferae, Venezuela, Anden, 4200 m), 14. *Jamesonia canescens* (Pteridaceae, Venezuela, Anden, 4150 m), 15. *Alchemilla (Lachemilla) equisetiformis* (Rosaceae, Anden, 4100 m), 16. *Draba chionophylla* (Cruciferae, venezolanische Anden, Sierra Nevada, 4800 m).

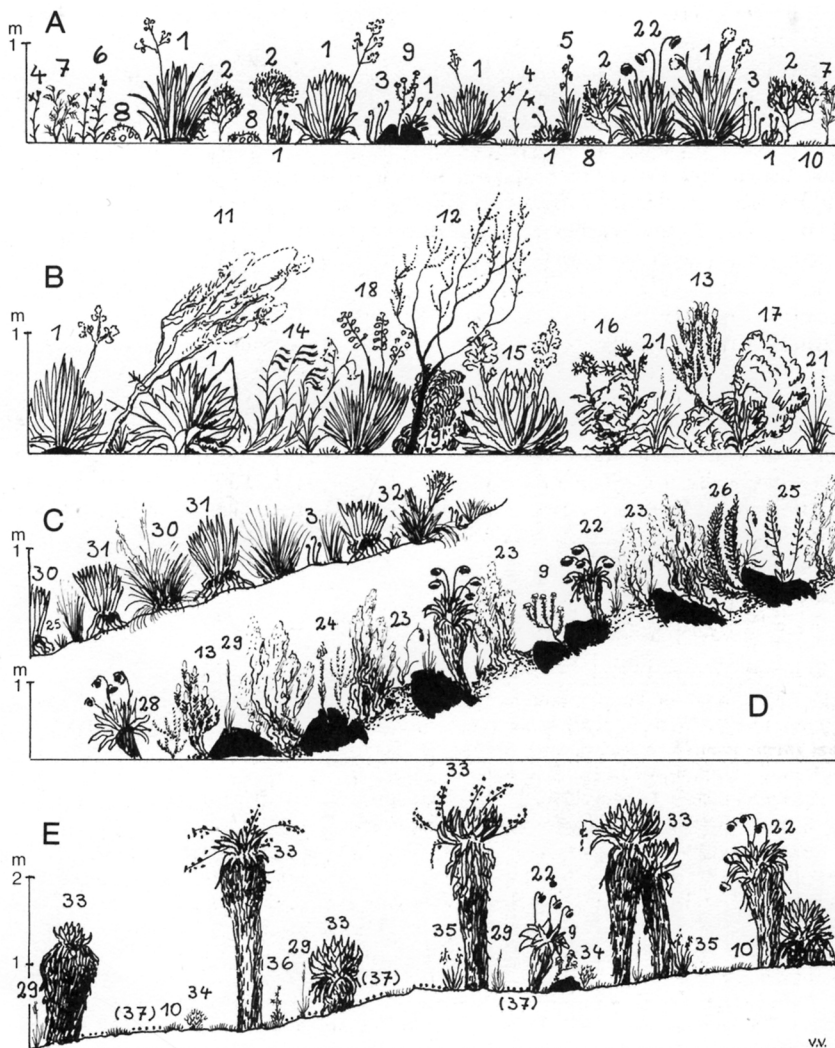
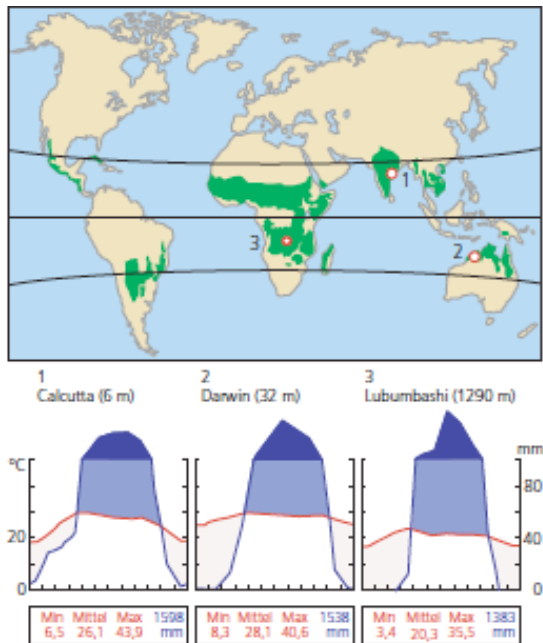


Abb. 127. *Espeletietum* der Páramostufe, Venezuela. A. *Optimales Espeletietum (Espeletietum hypericosum)*, 3700 m, B. *Espeletietum arbusculosum (E. chaetolepidiosum)*, 3450 m, C. *Espeletietum graminosum (E. cortaderiosum)*, 3500 m, D. *Espeletietum rupicosum (E. acytophyllusum)*, 3400 m, E. *Espeletietum altum (E. agrostiosum)*, 4640 m.

1. *Espeletia schultzei*, 1. *E. weddelii*, 2. *Hypericum laricifolium*, 3. *Jamesonia canescens*, 4. *Lobelia tenera*, 5. *Orthosanthus chimboracensis*, 6. *Halenia venezuelensis*, 7. *Castilleja fissifolia*, 8. *Geranium meridense*, 9. *Hinterhubera columbica*, 10. *Acicabne pulvinata*, 11. *Chaetolepis lindiana*, 12. *Aragoa lucidula*, 13. *Valeriana phyllicoides*, 14. *Siphocampelus* spec., 15. *Espeletia algonosa*, 16. *Senecio formosus*, 17. *Hesperomeles languginosa*, 18. *Espeletia alba*, 19. *Eugenia triquetra*, 20. *Luzula gigantea*, 21. Gramineae gen., 22. *Espeletia moritzii*, 23. *Arcytophyllum caracasana*, 24. *Draba funkiana*, 25. *Draba lindenii*, 26. *Polystichum pycnolepis*, 27. *Luzula racemosa*, 28. *Lachemilla equisetiforme*, 29. *Agrostis haenkeana*, 30. *Stipa ichu* + *Cortaderia nitida* + *Calamagrostis coarctata*, 31. *Espeletia* spec., 32. *Espeletia jahmii*, 33. *Espeletia* cf. *timotensis*, 34. *Gentiana nevadensis*, 35. *Poa pauciflora*, 36. *Halenia viridis*, (37). vegetationslose Erde und Fließerde.

## 4. Tropische halbimmergrüne Wälder



Besonders die Randtropen weisen ein typisch saisonales Niederschlagsangebot auf, was auch den saisonalen Charakter der Vegetation bestimmt (regen grüne Wälder, Monsunwälder, Trockenwälder). Der Wechsel von **Regenzeit** und **Trockenzeit** führt zu periodischer Belaubung. Wären sie noch intakt, würden die saisongrünen tropischen Wälder in großen Teilen der Erde dominieren (potentiell 42 % aller Tropenwälder, ca. 7 Mio km<sup>2</sup>). Die lokale Abschirmung durch Berge kann in den Tropen **Trockenwälder** hervorbringen. Savannen (mit ähnlichem Klimarhythmus) werden in 5. behandelt.

Das wechselfeuchte Klima resultiert aus der jahreszeitlichen Verschiebung des thermischen gegenüber dem geographischen Äquator. Im Nordsommer verschiebt sich die äquatoriale Regenzone nach Norden, im Südsommer nach Süden. Regional verstärkt wird dieser astronomische Auslöser durch daran gekoppelte atmosphärische Strömungen, die feuchte Luftmassen polwärts bzw. ostwärts lenken. Temperatur- (und Druck-)Gradienten zwischen dem Meer (kühl) und der großen Inlandfläche Asiens (heiß) lenken im Nordsommer Feuchtigkeit Richtung Festland (Monsun). Der Beginn (etwa im Juni) und die Intensität des Monsuns variieren, was große ökologische und landwirtschaftliche Folgen hat. Das 'Winter'-Halbjahr ist regenarm oder völlig trocken. Die Jahressummen des Niederschlages würden bei gleichmäßiger Verteilung zumeist für dauernd grüne Wälder reichen. In einigen Regionen sinkt jedoch auch die Jahressumme unter 1500 mm, was bei der hohen Verdunstungskraft der Atmosphäre in diesen Breiten nur Trockenwald zulässt. Die Jahresmitteltemperaturen im Tiefland entsprechen denen der perhumiden Tropen (24–30 °C), unterliegen aber mit zunehmender Distanz zum Äquator einer stärkeren Saisonalität (Trockenzeit kühler, Regenzeit wärmer).

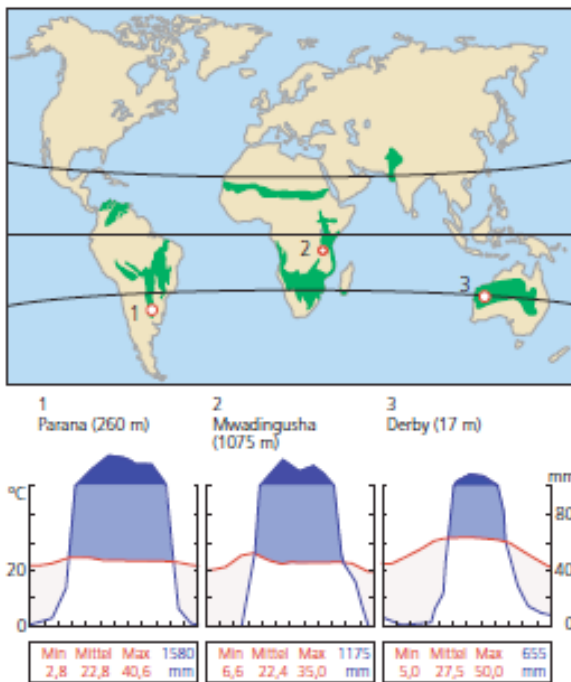
Die Böden sind vom charakteristischen Wechsel zwischen übermäßiger Nässe und großer Trockenheit geprägt, sind aber, ausgenommen von Schwemmländern, so wie in den perhumiden Kerntropen meist stark verwitterte Oxisole. Mit zunehmender Trockenheit wird

die Wasserhaltefähigkeit der Böden immer entscheidender. Sand- und Rohböden verstärken die Wirkung der Trockenzeit enorm (z.B. Caatinga in Venezuela). Verkrustete Stauhorizonte sind häufig (Fe-, Si-Oxide, Carbonate). Da der meiste Bestandesabfall zu Beginn der Trockenzeit anfällt und somit nicht bis zum Beginn der nächsten Regenzeit auf dem üblichen Weg mikrobiell abgebaut werden kann, wird die Mineralisierung durch Termiten und Feuer mit zunehmender Trockenheit immer wichtiger.

Da es alle Übergänge vom feuchttropischen Wald zum ariden Dornbusch gibt - oft über kurze Distanz - ist eine einheitliche Charakterisierung nicht möglich. Die Ausprägung des Waldcharakters wird sowohl von der Dauer der Trockenzeit als auch der Höhe der Niederschläge bestimmt. Mit zunehmender Trockenheit nimmt die Baumhöhe ab, geht der Epiphyten- und Lianenbesatz zurück und kommt es zu einer stärkeren Differenzierung in der **Phänorhythmik**. Der Laubfall tritt gestaffelt auf, mit obligat (und frühzeitig) laubabwerfenden Arten (z.B. Bombacaceae) und solchen, die das Laub erst spät, in Einzelfällen gar nicht, abwerfen. In vielen **Monsunwäldern** bleibt das Unterholz immer belaubt. Das Blühen ist zwar ganz an die Regenperiodizität gekoppelt, es gibt aber für jede Phase des Jahreszyklus charakteristische Blühspektren. Einige Arten blühen sogar mitten in der Trockenperiode. Wurzeln reichen bis 30 m und mehr in die Tiefe. Tropische halbimmergrüne Wälder sind heute noch mehr durch den Menschen gefährdet als die Wälder der perhumiden Tropen und sehr stark dezimiert. Ihre leichte Brennbarkeit während der Trockenzeit macht die Rodung einfach. Zudem befinden sich viele dieser potentiellen Waldgebiete in besonders bevölkerungsreichen Regionen (z.B. Indien, afrikanische Randtropen).

Die Artenvielfalt tropischer Halbtrockenwälder ist überaus hoch, betrachtet man die Vielfalt funktionell unterschiedlicher Typen von Arten, teilweise noch höher als in den perhumiden Gebieten. Das Spektrum wichtiger Familien ist aber deutlich verschoben. Südamerika: die flaschenstämmigen **Bombacaceae**, dann **Burseraceae**, **Bignoniaceae** (*Tabebuia*), Anacardiaceae (Gran Chaco, *Schinopsis* = Quebracho). SO-Asien: Monsunwälder mit **Verbenaceae**, (*Tectona grandis*, = Teak), **Dipterocarpaceae** (*Shorea robusta*), **Combretaceae** (*Terminalia* sp.). Afrika: z.B. Miombowald, späte Sukzession, **Caesalpiniaceae** (*Julbernardia*, *Brachystegia*); frühe Sukzession *Terminalia*.

## 5. Tropische Savannen



Ähnlich wie die tropischen halbimmergrünen Wälder sind die Savannengebiete der Erde (ca. 15 Mio km<sup>2</sup>) von der saisonalen Rhythmik des Wasserangebotes geprägt. Durch Wechselwirkungen von Klima, Boden, Feuer und Wildtieren entstehen jedoch charakteristische Grasländer, unterbrochen von offenem Waldland, Dickichten und Galeriewäldern an den Wasserläufen. In der Südhemisphäre reichen die Savannen von den Tropen bis an den südlichen Rand der Subtropen und erreichen die größte Ausdehnung in Afrika. Analoge Vegetationsformen sind die Llanos am Orinoco, die Cerrados und Teile des Gran Chaco Brasiliens und des Parana sowie Teile N-Australiens.

Das Savannenklima entspricht weitgehend der trockenen Ausprägung des halbimmergrünen Saisonwaldes (s. 4.), jedoch mit Jahresniederschlägen meist unter 1500 mm, regional unter 1000 mm und viel ausgeprägterer Variabilität von Jahr zu Jahr, was am Klimadiagramm nicht zu erkennen ist. Bei weniger als 500 mm geht die Savanne in Halbwüste über. In Afrika gibt es wegen der teilweise hochgelegenen, alten Gondwana-Tafel in den südlichen Randgebieten Fröste. Die Nachttemperaturen liegen dort im Winterhalbjahr regelmäßig unter 10 °C.

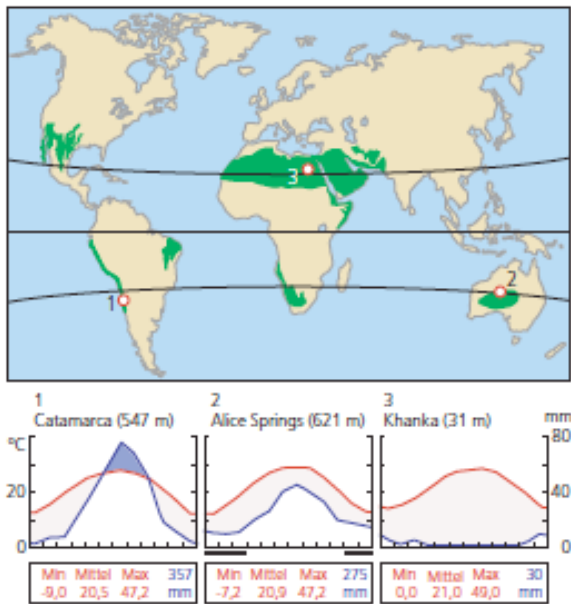
Die Bodeneigenschaften und damit das Vegetationsmosaik der Savanne ist entscheidend von der Mikrotopographie geprägt. Im südlichen Afrika schafft das unendliche Auf und Ab von flachen Hügeln und Senken (oft nur 1 bis wenige Meter Höhenunterschied) ein immer wiederkehrendes Muster von (1) trockenen, nährstoffarmen, stark verwitterten und sauren Böden auf den Erhebungen; (2) feuchteren, lehmigen, nährstoffreichen Mulden mit pH-Werten bis 9 und mehr, und (3) am Halbhang, völlig ausgelaugten Sanden an den Austrittstellen des Sickerwassers am Oberrand der Lehmpfanne (engl. 'seapline') oder lateritischer Stauhorizonte. Auch in den brasilianischen Cerrados, venezolanisch/kolumbischen Llanos und den Savannen N-Australiens prägen solche kleinräumige Muster der Wasserverfügbarkeit und Bodenverkrustungen ('arecife' in S-Amerika) das Nährstoffangebot und die Vegetation. Termiten und Feuer spielen eine entscheidende Rolle im Nährstoffkreislauf.

Die afrikanische Savanne ist ein offenes Waldland, das ohne Feuer, **Elefanten und Huftierherden** in kurzer Zeit 'zuwachsen' würde. Lokale Waldverwüstungen durch Elefanten öffnen das System für die Äsung an niedrigen Gehölzen (z.B. Impalas) und Beweidung von aufkommendem Grasbewuchs (z.B. Zebras, Gnus). Das wiederum unterbindet die Regeneration des Waldes und ist gleichzeitig die Voraussetzung für Grasbrände, die prägend für die Savanne sind. Je mehr Gras, desto häufiger sind **Feuer** (alle 2-3 Jahre, oft aber auch jährlich), desto geringer der Baumbewuchs. Großteils natürliche Savannenbrände tragen mit etwa 1,4 Gt C (=10<sup>9</sup> t) jährlich mehr CO<sub>2</sub> in die Atmosphäre ein als tropische (0,5) und sonstige Wälder (0,2) zusammengenommen (im Fall der Savanne Teil des natürlichen C-Kreislaufs, bei tropischen Wäldern großteils ein Nettoverlust Richtung Atmosphäre). Fehlt dem Boden feuerbedingt eine Streuschicht verkrustet er stärker, was die Infiltration von Regenwasser reduziert und den Abfluss erhöht. Die Populationsgröße der Huftiere (eine Funktion des Futterangebotes, also des Regens, und der Raubtiere wie Löwe und Leopard) steuert das Wald-zu-Grasland-Verhältnis. Vom Menschen (vermutlich seit mehr als 0,1 Mio Jahren) gelegte Brände, ebenso wie in jüngster Zeit, aus falsch verstandenem Naturschutz, die Unterdrückung von Savannenbränden oder Eingriffe in die Raubtier- und Elefantenbestände, können die Balance in diesem delikaten System zwischen reinem Grasland und geschlossenem Trockenwald verschieben.

Abgesehen von den artenreichen Galeriewäldern sind die drei Hauptkomponenten der afrikanischen Savanne **C4-Gräser** (z.B. *Pennisetum*), die hier stark bedornte Gattung *Acacia* (**Mimosaceae**) in der Ebene und in Senken, und verschiedenste **Combretaceae** (*Combretum* sp., charakteristisch: 4-flügelige Früchte) auf den Erhebungen. Wichtige Elemente in den den Llanos sind *Curatella*, *Byrsonima* u.a., im Chaco-Gebiet *Prosopis*, *Aspidosperma*, *Schinopsis*, Palmen der Gattung *Copernicana* u.a., in N-Australien immergrüner *Eucalyptus* und unbedornte *Acacia* mit Phylloiden statt Fiederblättern (also blattlos). Typisch (konvergent) sind auch stammsukkulente Bäume wie *Brachychiton* (Malvaceae) in Australien, *Adansonia* (Baobab, Malvaceae) bzw. *Dracaena* (Drachenbaum, Asparagaceae) in Afrika bzw. auf der Insel Sokotra und *Chorisia* (Malvaceae) in S-Amerika.



## 6. Vegetation der heißen Wüsten



In beiden Hemisphären liegen zwischen den Wendekreisen und der temperaten Zone (bzw. den mediterranen Winterregengebieten) große Trockengebiete, die heißen Halb- und Vollwüsten. Sie verdanken ihr Entstehen dem äquatorgerichteten Rückfluss der im Zuge der äquatorialen Zenitalregen aufsteigenden und entwässerten Luftmassen. Im Wesentlichen umfassen diese Gebiete die Wüsten von Mexiko und Arizona (Sonora), die Halbwüsten SW-Brasiliens und NW-Argentiniens, die Sahara und die arabische Wüste, Teile NW-Indiens und Pakistans, die Karoo im südlichen Afrika sowie die Trockengebiete Zentral-Australiens. Spezielle Trockenzone infolge kalter Küstenströmungen gibt es in S-Peru/N-Chile (Atacama) und in SW-Afrika (Namib).

Diese subtropischen Trockengebiete weisen Niederschläge zwischen 0 (Atacama) und ca. 250 mm auf. Regional gibt es gewisse saisonale Häufungen von Regenfällen, wie im südlichen Teil der Sahara im Nordsommer oder im nördlichen Teil im Nordwinter (selten mehr als 100 mm). Es gibt klimatologische Hinweise, dass die fast vollständige Zerstörung der Tropenwälder in W-Afrika das Trockenfallen der S-Sahara mitverantwortlich hat. In der Sonora-Wüste überschneiden sich monsunale (sommerliche) und mediterrane (winterliche) Einflüsse. Das Temperaturklima zeigt eine ausgeprägte Saisonalität mit sehr heißen Sommern und kühlen Wintertemperaturen mit gelegentlichem Frost.

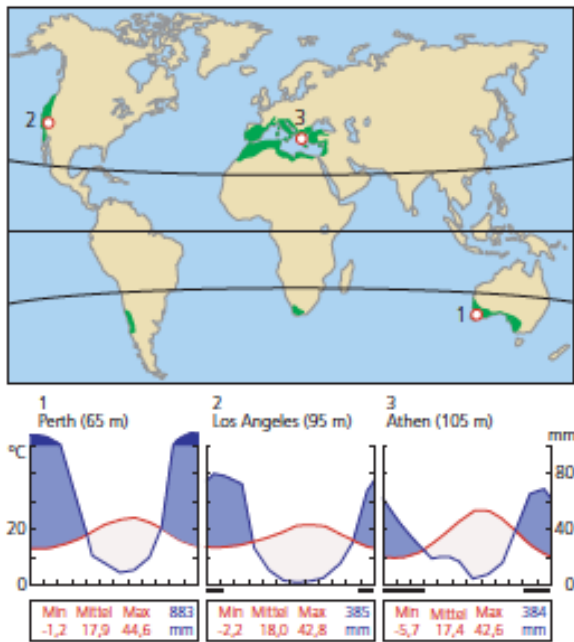
Die Böden sind wenig entwickelt oder roh. Durch die Verdunstung reichern sich oberflächlich Alkalisalze (oder auch Gips) an, was besonders in Senken zu extrem basischen (pH >10) Böden führt. Nach der Substratstruktur werden in der Sahara traditionell folgende Haupttypen unterschieden: Steinwüste (Hammada), Kieswüste (Reg), Sandwüste (Erg) sowie unterschiedliche Formen der Salzwüste bis hin zu den vegetationslosen Salzpfannen (den Schotts). Die Übernutzung der an die Wüsten angrenzenden Gebiete kann zu anthro-

pogener Desertifikation führen (Sahel-Syndrom). Ein wesentlicher Faktor ist die Grundwassertiefe. Das Auftreten von Bäumen in der Wüste zeigt Grundwasseranschluss an, wobei die Wurzeln bis >50 m tief gehen (z.B. *Prosopis* in der Neotropis, *Acacia* in Afrika).

Abhängig von den Feuchtigkeitsverhältnissen variiert die Vegetation der Wüstengebiete von fast Null bzw. Flechtenwüste oder Ephemervegetation (kurzlebige Annuelle, die nur in Jahren mit überdurchschnittlichem Regen auftreten) bis zu lockerem Mimosaceenbuschwald (max. 8 m hohe *Prosopis*- oder *Acacia*-Vertreter), und bei hohem Grundwasser zu *Tamarix*- (Tamariske) und *Phoenix*- (Dattelpalmen-)Wald (Oasen). Die biomassemäßig wichtigste Komponente sind, global gesehen, **niedrigwüchsige Holzpflanzen** (Sträucher) mit sehr tiefem Wurzelwerk, wobei je nach Grundwasseranschluss nur periodisch belaubte (viele Mimosaceae) oder dauergrüne Formen vorkommen (z.B. *Larrea divaricata*, der von N- bis S-Amerika verbreitete Kreosot-Busch, *Zygophyllaceae*). Diese Wüstenspezialisten sind nicht notwendigerweise speziell gestresst, ihre Anwesenheit ist die Folge von Wassermangel (sonst wären andere Arten da). Starke Ausdünnung der Bestände und angepasste Phänorhythmik regulieren den Wasserhaushalt. Im aktiven Zustand assimilieren und transpirieren diese Pflanzen zum Teil mehr als solche humider Gebiete. Ebenso sind **Sukkulente**, deren Leben auf eigenen Wasserreserven beruht (nur rel. flache Wurzeln) eher auf die feuchteren Bereiche dieser Trockengebiete beschränkt. Der größte Sukkulente reichtum findet sich in den Wüsten von Mexiko und Arizona, wo es zwar sehr wenig, aber regelmäßig regnet (s.o.). Wichtig sind auch Geophyten und Therophyten, die nur nach Regenfällen kurz ergrünen und blühen, sowie klonal wachsende Gräser in Sandwüsten (z.B. *Aristida pungens*, das Drinn-Gras in der Sahara).

Floristisch sind diese Wüstengebiete eher arm. Auffällig ist die weltweite Präsenz von **Mimosaceae** (*Acacia*, *Prosopis*, *Cercidium*) **Zygophyllaceae** (Jochblattgewächse, *Larrea*, *Zygophyllum*), **Solanaceae** (*Lycium*) und, unter Salzeinfluss, **Chenopodiaceae** (*Atriplex*, *Suaeda*). Ein Kuriosum stellt die urtümliche *Welwitschia mirabilis* in der Namib dar. Bei den Sukkulente n gibt es eine auffällige Konvergenz zwischen den stammsukkulente n Cactaceae der Neotropis und den Euphorbiaceae der Palaeotropis, und analog zwischen Agavaceae und Asphodelaceae (Liliales, *Aloë* sp.) bei den Blattsukkulente n. Sowohl **Cactaceae** (z.B. *Carnegia*, *Cereus*) wie **Euphorbiaceae** (*Euphorbia* sp.) bilden mehr als 10 m hohe, verholzte Individuen. Im südlichen Afrika erreichen stammsukkulente Apocynaceae (*Ceropegia*, *Stapelia* u.a.) und blattsukkulente Aizoaceae (*Mesembryanthemum*, Mittagsblumen; *Lithops*, lebende Steine) große Artenzahlen.

## 7. Winterregengebiete des mediterranen Klimatyps



Der Grenzbereich zwischen temperatem und subtropischem Klima wird dem mediterranen Klimatyp zugeordnete und ist von immergrüner Hartlaubvegetation geprägt. Diese Klimazone hat ihre größte Ausdehnung im Mittelmeergebiet (MM), mit analogen Zonen in Kalifornien (CA) und Chile, in der Kapregion und in S-Australien.

Im Sommer gerät diese Zone in den polwärts verschobenen, subtropischen Trockengürtel, im Winter in das temperate Westwindklima. Die Jahresniederschläge liegen meist zwischen 400 und 1100 mm (häufig 500–800 mm), wovon der größte Teil zwischen November und Februar fällt. Im Winter sind auch auf Meeresebene Fröste bis  $-6\text{ °C}$  möglich (im N bis  $-14\text{ °C}$ , Olivensterben in der Toskana). Die Sommertemperaturen erreichen regelmäßig  $>35\text{ °C}$ . Das W-MM steht noch unter Atlantikeinfluss, das O-MM (Griechenland, Türkei, Levante) ist kontinentaler geprägt (weniger Niederschlag, im Sommer höhere Temperaturen). Regionale Windsysteme prägen das Klima mit. So z.B. die kalten, auch im Sommer Regen bringenden Fallwinde aus Ost in der N-Adria (Bora) und die trocken-heißen, sehr heftigen N-Winde im O-MM (Etesien im Hochsommer), die als Gegenströmung zum vorderasiatischen Monsun verstanden werden (MM-Klima wird oft als Etesienklima bezeichnet).

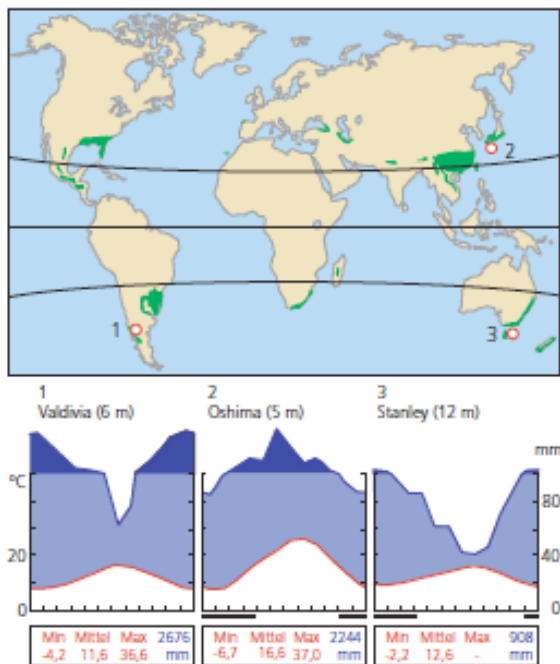
Neben Alluvionen in den Niederungen sind fossile Verwitterungsböden häufig. Sie gehören zur Gruppe der Braunerden (Cambisols) oder Parabraunerden (Luvisols durch Tonverlagerung) und sind auf Kalk rot gefärbt (sog. terra rossa). Auch dünne Humusböden direkt auf felsigem Untergrund (Rendzina und Ranker) sind häufig. Wesentlich für das Überleben der Vegetation während der Trockenperiode sind tiefreichende Klüfte mit Feinmaterial (Wurzeln bis  $>20\text{ m}$  Tiefe).

Derbe, langlebige Blätter ('Hartlaub') sind typisch für diesen Vegetationstyp. Ohne erwiesenen kausalen Zusammenhang werden diese Blätter gerne als xeromorph (= trockenheitsbedingt) bezeichnet,

obwohl es skleromorphe Blätter eigentlich in jeder Klimazone, auch in der Arktis, gibt. Vielmehr dürfte die **Sklerophyllie** hier mit der Langlebigkeit der Blätter, der Nährstoffversorgung (damit indirekt auch der Bodendurchfeuchtung) und dem Herbivoriedruck zusammenhängen. Auch die Hartlaubigkeit des W-australischen Buschs wird mit Nährstoffmangel (P!) erklärt. Sommergrüne Arten (z.B. im MM *Fraxinus ornus*, *Paliurus spinachristi* u.a.) belegen, dass auch dieser Belaubungstypus trotz Trockenheit 'funktioniert'. In den nordhemisphärischen Mediterrangebieten wäre die Klimaxvegetation immergrüner **Eichenwald** (*Quercus agrifolia* in CA, *Q. ilex* u.a. im MM). Durch (teilweise anthropogen) erhöhte **Feuerfrequenz** (Zyklen von 40-100 Jahren) werden im MM pyrophile **Pinus**-Arten stark begünstigt. Bei Feuerzyklen  $<40$  Jahren breitet sich Hartlaubbusch (**Macchia** im MM, **Chaparral** in CA, **Matorral** in Chile, **Fynbos** am Kap) aus, was hauptsächlich mit der Fähigkeit zur Regeneration über Stockausschläge zu tun hat. Siedlungsnah werden absichtlich in kürzeren Intervallen beherrschbare Winter-Feuer gelegt ('prescribed burning' in CA). Als floristisches Erbe der laurophyllen Tertiärvegetation ist die Macchia am üppigsten an feuchten Standorten und Nordhängen. Da dies auch bevorzugtes Agrarland ist, entsteht der falsche Eindruck, die Macchia sei typisch für trockene Fels- und Schuttstandorte. Weitere **Degradation** führt zu offenen Zwergstrauchfluren wie '**Gar(r)igue**' oder, mit Kugelbüschen im O-MM, '**Phrygana**' (Feuerfrequenz  $<10$  Jahre oder intensive Beweidung).

Floristisch zählt die Vegetation des mediterranen Klimatyps zu den reichsten Gebieten der Erde. Auf engem Raum finden sich unzählige Winterannuelle (bes. Asteraceae, Fabaceae, Poaceae), Geophyten (im MM Orchidaceae, Iridaceae, Liliaceae), perennierende Stauden (im MM z.B. *Salvia*) und Gräser, niedrige Sträucher (im MM *Cistus*, diverse Ginster, **Lamiaceae** wie *Thymus*, *Rosmarinus*; überall **Ericaceae**), Lianen (im MM *Asparagus*, *Smilax*), Buschwaldelemente bis ca. 10 m, im MM mit *Quercus*, *Juniperus*, *Laurus*, *Pistacia* (Anacardiaceae), *Arbutus* (Ericaceae), *Rhamnus*, *Myrtus* und wilde *Olea*; in CA *Quercus*, *Adenostoma* (Rosaceae), *Ceanothus* (Rhamnaceae), *Rhus* (Anacardiaceae), *Arctostaphylos* (Ericaceae); in Chile **Lauraceae** wie *Beilschmidia* und *Persea* und wiederum Anacardiaceae; am Kap und in W-Australien (*Banksia*, *Hakea*) Proteaceae sowie Mimosaceae und Ericaceae. Auch der Großteil der SW- und SO-australischen *Eucalyptus*-'woodlands' mit *Leptospermum*, *Callistemon* u.a. (alle **Myrtaceae**) repräsentiert diesen Vegetationstyp.

## 8. Die Lorbeerwaldzone



Im Tertiär eines der großen, weltumspannenden Biome ist die Lorbeerwaldzone heute zerstreut und anthropogen dezimiert auf kleinere Reliktareale beschränkt, aber dennoch weltweit vertreten. Sie vereint immergrüne Wälder in weitgehend frostfreien, humiden Gebieten vom polaren Rand der heutigen Subtropen bis in die temperate Zone, also auf ähnlichen Breitengraden wie die mediterranen Gebiete, aber eben ohne ausgeprägte Trockenperioden und vergleichsweise geringer jahreszeitlicher Temperaturamplitude. In den Subtropen finden sich Lorbeerwälder auf Höhen oberhalb etwa 1400 m bis etwa 2000 m.

Das typische Lorbeerwaldklima ist perhumid, mit Niederschlägen zwischen 1000 und 2000 (bis 6000) mm. Frost fehlt weitgehend (Winterminima meist über  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ , absolute langjährige Minima nie unter  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), während die Monatstemperaturen in Anbetracht der riesigen Amplitude von mehr als 25 Breitengraden von recht kühl bis subtropisch heiß variieren.

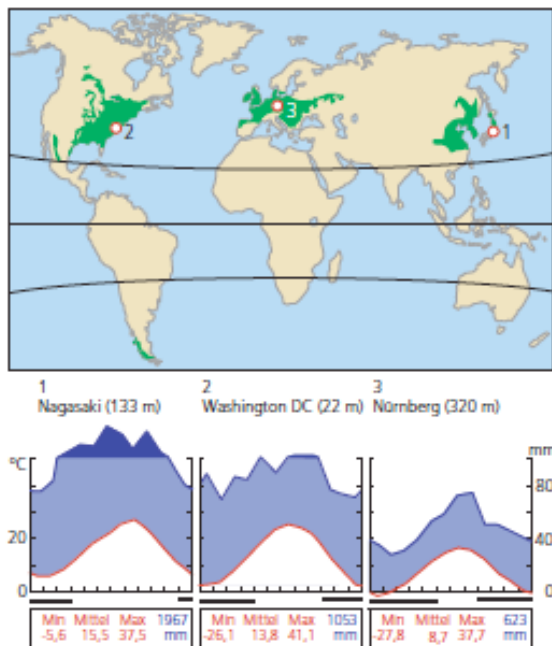
Den eher mäßigen Jahresmitteltemperaturen und gleichzeitig hohen Niederschlägen entsprechend sind die Böden humös, gelegentlich fast torfig, meist dicht mit Laubstreu bedeckt. Ein lehmig-schluffiger Verwitterungshorizont ist meist gut entwickelt. Die Böden werden gern in Kultur genommen.

**Laurophyllie** ist ein Sammelbegriff, der nicht von der spezifischen klimatischen Situation abgetrennt definierbar ist, das Wort schließt also neben der Charakterisierung der Blätter als meist 'fest, oval und ganzrandig' auch den oben beschriebenen Klimatyp ein, wobei selbst dieser Blatttyp nur auf bestimmte Wälder des Lorbeerwaldklimas zutrifft. In fast allen Weltgegenden sind auch typische Koniferen eingeschlossen. Laurophyllie Wälder können über 40 m hoch werden ('coastal redwoods' von Kalifornien, valdivianischer Regenwald in Chile, *Eucalyptus*-Wälder an der SW-Spitze

Australiens, *Castanopsis*-Wälder in SO-Asien und *Nothofagus-Dacrydium*-Wälder in SW-Neuseeland). Häufig sind die noch erhaltenen Relikte aber nicht über 25 m hoch. Immer sind es sehr dichte Wälder, mit spärlichem Unterwuchs. Kühlttemperature Vorposten dieser Vegetationszone sind die küstennahen Regenwälder der Westwindzone auf der Olympiahalbinsel nahe Seattle und in W-Tasmanien.

Floristisches Bindeglied der laurophyllen Wälder sind ursprüngliche Vertreter der Angiospermen, besonders der **Lauraceae** und anderer Laurales-Familien, aber auch Magnoliaceae und Aquifoliaceae (mit der Gattung *Illex*), welche mit hoher Stetigkeit, aber geringer Abundanz vertreten sind (nicht in der Australis). Leitgattung der SO-asiatischen Lorbeerwälder ist *Castanopsis*; in Neuseeland, Tasmanien und Chile dominieren immergrüne *Nothofagus*-Arten; in Tasmanien und Chile zusätzlich *Eucryphia*, aus einer eigenen, ursprünglichen Familie der Rosidae, die die alte südhemisphärische Landverbindung unterstreicht; in perhumiden südlichen Küstenklimazonen Australiens *Eucalyptus*, in Florida der immergrüne *Quercus virginiana*-Wald, aber auch dort Lauraceae (*Persea*) und Magnoliaceae. Auch die Heimat der *Citrus*-Gewächse in SO-Asien sind laurophyllie Wälder. Wildstandorte dieser Rutaceae sind nicht aber erhalten. Bezeichnende **Koniferenvertreter** dieses feucht-milden Klimas sind *Sequoia sempervirens* in Kalifornien, *Fitzroya* und *Araucaria* in Chile, Podocarpaceae am Fuß der Drakensberge, und *Dacrydium* (Podocarpaceae) in Neuseeland, *Phyllocladus* in Tasmanien und *Cryptomeria* in Japan. Der Lorbeerwald auf den Kanarischen Inseln ist das Zentraleuropa nächstgelegene Relikt. *Laurus nobilis* in der mediterranen Macchia weist auf die tertiäre Vergangenheit zurück. Im Unterwuchs des pontischen Laubwaldes am Schwarzen Meer (Nordanatolien) sind die Laurophyllen *Rhododendron ponticum* und *Prunus lauracerasus* zu Hause - beide in W-Europa gerne gepflanzt. Die laurophyllen Bergwälder an der Südabdachung des Himalaya (Nepal) markieren die alte W-O-Verbindung dieses Biomes. Viele der Laurophyllen 'brechen' seit einigen Dezennien aus südmitteleuropäischen Gärten aus. Am Nordufer des Lago Maggiore (Tessin) entsteht derzeit im Schutz von *Castanea* ein neophytischer Lorbeerwald mit bereits 25 m hohen Kampferbäumen (*Cinnamomum*), Lorbeer und Hanfpalmen (*Trachycarpus* aus O-Asien). *Rhododendron ponticum* etablierte sich schon vor geraumer Zeit im Süden von England und Irland und wird dort zunehmend zur Plage; die Folgen der Einschleppung von *Myrica faya* aus dem Lorbeerwald der Kanaren (mit  $\text{N}_2$ -fixierenden Symbionten) sind für die *Metrosideros*-Wälder Hawaiis eine Katastrophe.

## 9. Laubabwerfende Wälder der temperaten Zone



Die typische Vegetation der humiden mittleren Breiten der Nordhemisphäre ('nemorale' Zone) sind laubabwerfende, sommergrüne Wälder (auf der Südhemisphäre nur kleine Areale laubabwerfender *Nothofagus*-Wälder). Ihren größten Artenreichtum erreichen sie in Ostasien (China, Korea, Japan) und entlang der Ostküste N-Amerikas. Vergleichsweise dürrftig ist die Artenausstattung der dritten Großregion dieses Vegetationstyps, Mitteleuropa, was mit der wiederholten Verdrängung während der Eiszeiten und der Barrierefunktion der Alpen und Karpaten für die Rückwanderung zu tun hat.

Klimatisch sind die unteren Höhenstufen dieses Raumes durch eine Vegetationszeit von 5-8 Monaten (davon 4-6 Monate mit Mitteltemperaturen von mehr als 10 °C), im Winter durch länger andauernde Kälteperioden (< 0 °C, Fröste bis ca -25 °C) sowie durch Niederschlagsmaxima im Sommer gekennzeichnet. Die mittleren Jahrestemperaturen liegen meist zwischen 5 und 15 °C, die mittleren Niederschlagswerte zwischen 500 und 1000 mm.

Die vorherrschenden Waldböden sind schwach saure Braunerden (Cambisol) mit unterschiedlich mächtigen Verwitterungshorizonten. Ausgangsmaterial ist vielfach Löss. Die tiefgründigeren Varianten sind fast ausnahmslos in Kulturland umgewandelt, so dass die heutigen Wälder dieses Typs oft auf für sie marginalen Böden stocken (Redzina oder Ranker). Große Teile der Laubwälder im Osten Nordamerikas stehen heute auf Böden, die vor 150-100 Jahren aus wirtschaftlichen Gründen wieder aus der ackerbaulichen Nutzung genommen wurden. Die jährlich anfallende Laubstreu wird meist zwischen 1 und 1,5 (2) Jahren vollständig abgebaut, weshalb Rohhumusbildung selten ist (Ausnahme sind saure, *Quercus*- oder *Castanea*-dominierte Böden); typisch ist hingegen die Bildung von Mull- und Moderauflagen.

Die kühl-temperaten Laubwälder sind im reifen Zustand 30-35 m hoch und relativ licht (LAI um 5), weshalb sie eine vielfältige Stauch- und

Krautflora im Unterwuchs aufweisen. Auch einige immergrüne Arten kommen vor, wie etwa die in fast allen Laubwaldgebieten der Erde vertretene Gattung *Ilex*. Die Waldbodenflora ist größtenteils frühjahrsaktiv (viele Geophyten), d.h. der Lebenszyklus ist weitgehend abgeschlossen, wenn die Baum- und Strauchschicht voll belaubt sind. Eine Ausnahme sind Laubwälder in O-Asien mit Bambusunterwuchs, der so dicht sein kann, dass andere Arten nicht aufkommen. Für Sämlinge von Holzpflanzen ist das jährliche Verschüttetwerden mit im Schnitt 5 Blattschichten ein ernstes Überlebensproblem. Die Arten der späten Sukzession haben daher vielfach große Samen (kräftige Sämlinge). Rund die Hälfte der Arten sind windbestäubt. Der Austrieb, und noch ausgeprägter der Laubabwurf (mit dem diese Wälder dem Frost und Schneedruck aus dem Weg gehen) sind photoperiodisch gesteuert, womit Spät- und Frühfrostschäden minimiert werden.

Global die wichtigste und artenreichste Einzelgattung dieses Vegetationstyps ist *Quercus*. Allen Laubwaldgebieten sind des Weiteren Vertreter der Gattungen *Acer*, *Fagus*, *Tilia*, *Betula* und *Prunus* eigen. In O-Amerika kommen noch eine Reihe in Europa fehlender Gattungen hinzu, z.B. *Carya* (Hickory, Juglandaceae), *Liriodendron* (Tulpenbaum, Magnoliaceae), *Liquidambar* (Hamamelidaceae), *Diospyros* (Kaki-Gattung, Ebenaceae), in O-Asien, vornehmlich im temperaten Mittel- und N-China, sind alle in Europa vertretenen Gattungen mit deutlich mehr Arten vertreten. Viele der in Europa gepflanzten Zierbäume und -Sträucher, so auch an die 200 Azaleenarten (sommergrüne *Rhododendron*-Arten) stammen aus diesen O-asiatischen Wäldern. Falls Koniferen auftreten, sind dies fast immer *Pinus*-Arten, in sehr trockenen Regionen auch *Juniperus* und *Sabina* (z.B. in NO-China). Großräumige Gemeinsamkeiten dieser drei Laubwaldzonen kommen auch in Gattungen zum Ausdruck, die in Europa nur noch im SO heimisch sind, wie *Aesculus* und *Platanus*. Ebenso sind Wasserbegleiter wie *Salix*, *Alnus* und *Populus* allen drei Regionen eigen. Das ostasiatische und das europäische Verbreitungsgebiet sind durch ein schmales Band von auf Gattungsniveau ähnlich zusammengesetzten Bergwäldern am Südfuß von Himalaya, Hindukusch und Kaukasus verbunden (in Nepal z.B. zwischen 2300 und 2800 m Höhe mit *Carpinus*, *Acer*, *Betula*).

# Entstehung eines Hochmoores im atlantischen Klima

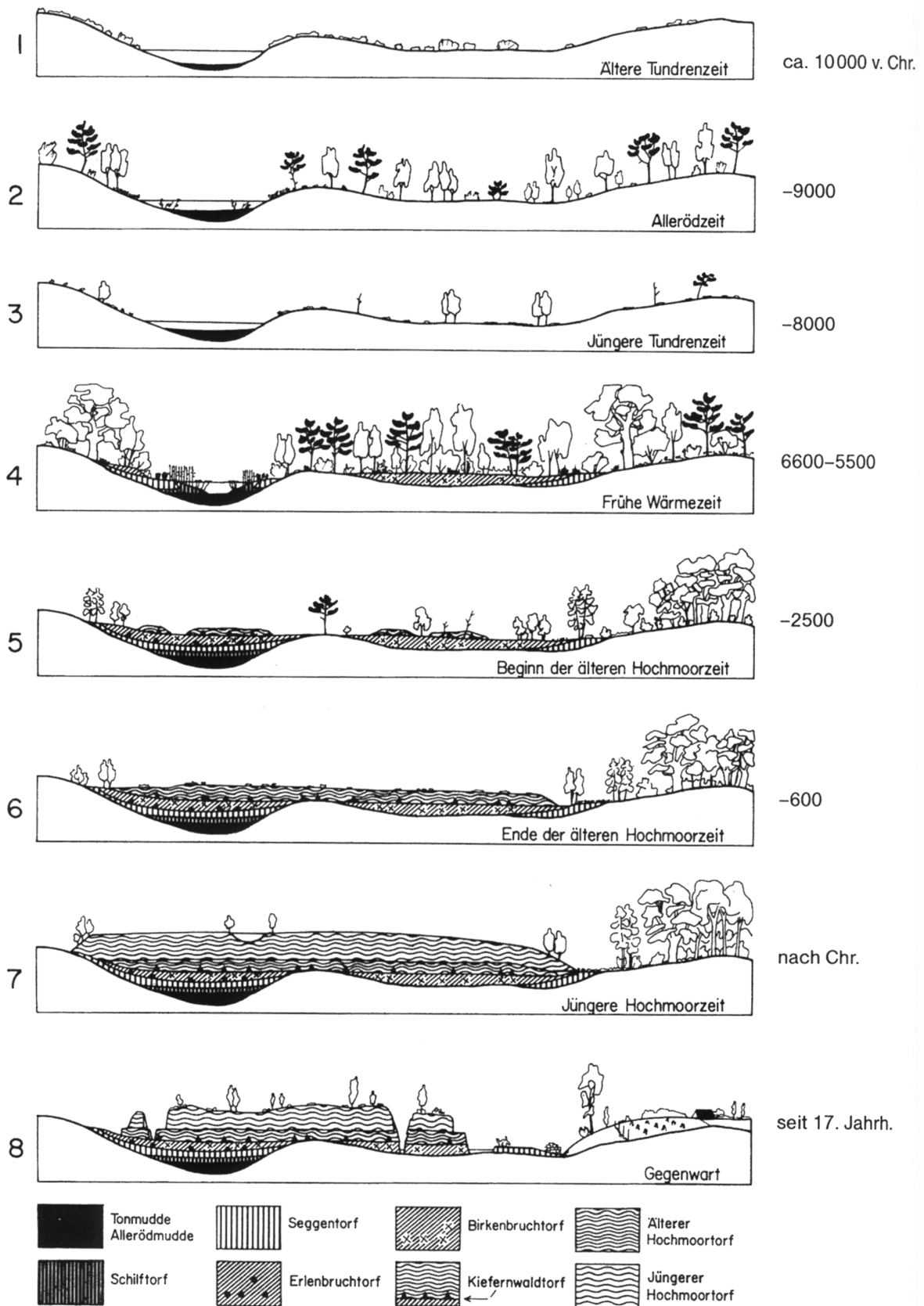
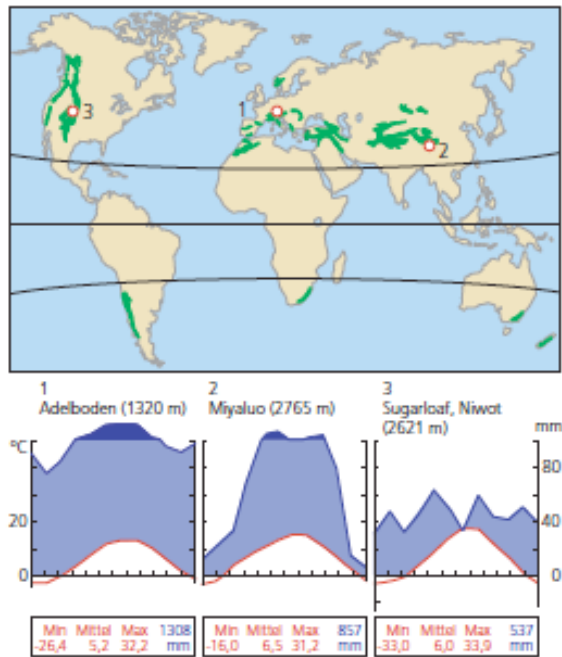


Abb. 10–28 Entwicklung eines Hochmoores im nordwestdeutschen Tiefland, halbschematisch. Nach einer farbigen Darstellung von Overbeck. Die Profile sind überhöht und die Bäume usw. nicht maßstabsgerecht. 1–3 = Späteiszeit: 1 = waldlose ältere Tundrenzeit (etwa bis 10000 v. Chr.), 2 = Birken-Kiefernwald der Alleröd-Wärmeschwankung (etwa 10000–9000 v. Chr.), 3 = Park-Tundrenzeit (bis etwa 8000 v. Chr.). 4–6 = Wärmezeit der Nacheiszeit: 4 = Boreal (etwa 6800–

5500 v. Chr.) mit reicher Verlandungsvegetation und dichtem Wald; 5 = Atlantikum (5500–2500 v. Chr.), größere Wärme und höhere Niederschläge führen zur Hochmoorbildung; 6 = Subboreal (etwa 2500–600 v. Chr.), älterer, wollgras- und heidereicher „Schwarztorf“, Beginn der Buchenausbreitung. 7–8 = Nachwärmezeit (Subatlantikum): 7 = „Weißtorf“-Bildung und starke Wölbung; 8 = gewaltsames Ende des natürlichen Wachstums durch Entwässerung und Torfstich seit dem 17. Jahrhundert.

In: Ellenberg & Leuschner (2010)

## 10. Bergwälder der temperaten Zone



Als zweite Gruppe von Gebirgsbiomen (Orobionen) werden hier und im folgenden Kapitel, neben den schon behandelten tropisch-/subtropischen, die temperaten vorgestellt (einschließlich Hochlagen mediterraner Randgebiete). Die temperaten Bergwälder, je nach geographischer Breite und Meeresnähe zwischen etwa 1000-1500 und 2000-3500 m Höhe angesiedelt, sind zwar flächenmäßig nicht so bedeutend, bergen aber eine überaus reichhaltige Flora: Laub-Nadel-Mischwälder in tieferen, oft reine Nadelwälder in höheren Lagen.

Als Übergangszone vom temperaten Tiefland zum temperat-alpinen Klima und angesichts des breiten Spektrums von warm- bis kühl-temperat und ozeanisch bis kontinental, und der Höhendifferenz von 1000 bis 2000 m ist eine Klimacharakterisierung schwierig. Gemeinsam sind diesen Wäldern, mit wenigen kontinentalen Ausnahmen, ausreichende Wasserversorgung und generell kühle Saison-Mitteltemperaturen zwischen 7 und 12 °C (vgl. die Wachstumsperiode im Tiefland mit 12-18 °C). Die Wachstumsperiode dauert zwischen 3 und 6 Monaten, die Winter sind meist schneereich und kalt (wegen Temperaturinversion in kontinentalen Gebieten aber nicht notwendigerweise kälter als im Tal), mit der Möglichkeit von Frösten, je nach Höhenlage während 6-12 Monaten.

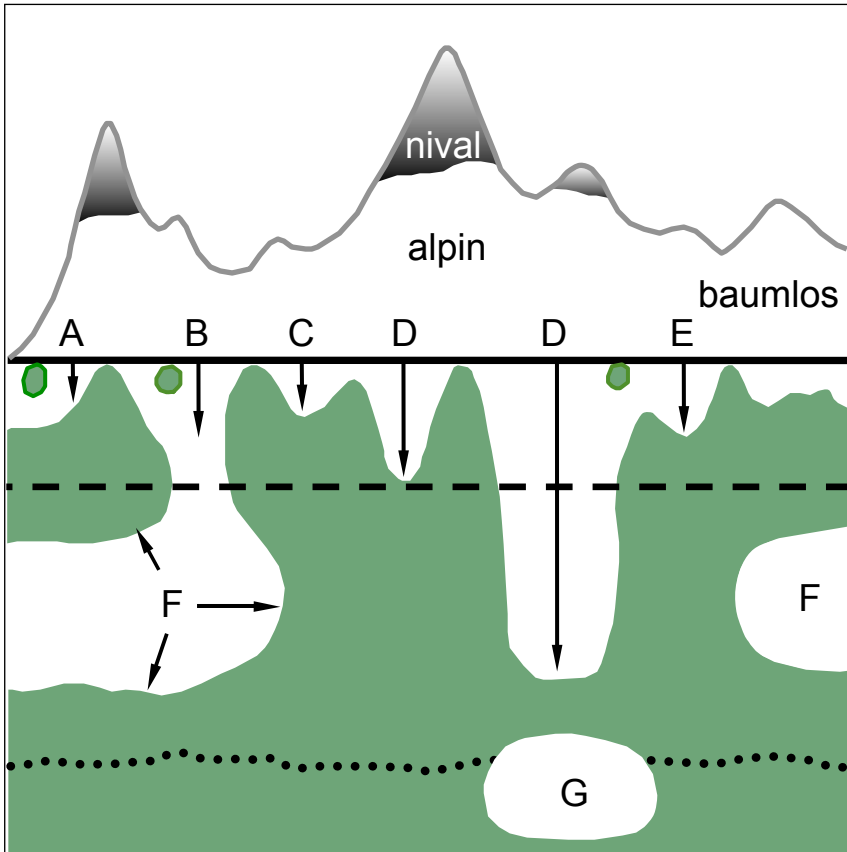
Die Böden werden mit zunehmender Höhe humusreicher und saurer. Die Tendenz geht von Braunerden in tieferen Lagen zu Podsolen in den höchsten Lagen, wobei letztere sich auf feuchte und kühltemperate Gebiete beschränken. Mächtige Streu- und Rohhumusaufgaben sind für die Hochlagen typisch.

Das Spektrum dieser Bergwälder ist enorm vielfältig. Beispiele aus N-Amerika schließen in Kalifornien die mächtigsten Bäume der Welt, *Sequoiadendron giganteum* (Riesenmammutbäume

mit 7 m Stammdurchmesser, 100 m Höhe und 2000 Jahren Alter, auf ca. 1500 m über Meer), ebenso ein wie die möglicherweise ältesten lebenden Bäume, *Pinus aristata* (= *P. longaeva*, bristlecone pine, 3500 m MH). Die Regeneration von Stammpartien und bei einigen Arten auch Stockausschläge ein und desselben Geneten machen die Diskussion über 'älteste' Bäume aber fragwürdig. *Abies-Picea-Pinus*-dominierte Wälder finden sich in allen Gebirgen der Holarktis. Im NW der Vereinigten Staaten (z.B. Mt. Rainier) und regional an humiden Waldgrenzen NO-Asiens (z.B. Mt. Fuji) dominiert die in Europa während der Eiszeiten ausgestorbene Gattung *Tsuga* (Haemlock). In den Trockenzonen kommen *Juniperus*- und *Cupressus*-Bergwälder hinzu (Cascaden, Atlas und Hochlagen im Mittelmeergebiet, Karakorum, Tibet). In der temperat-montanen Stufe der Südhemisphäre sind Koniferen rar (*Phyllocladus* und *Arthrotaxis* in Tasmanien und *Podocarpus*-Vertreter in SO-Australien, *Austrocedrus* in Chile). Breitlaubige Gattungen in den holarktischen Bergwälder sind *Betula*, *Sorbus*, *Alnus* und *Populus*, in Asien auch *Crataegus*, auf der Südhemisphäre im Antarktis-Umfeld *Nothofagus*-Vertreter (immergrüne und laubabwerfende), in Australien frostharte *Eucalyptus*-Arten. Zu den höchsten Bäumen der Erde (>110 m) gehört *Eucalyptus regnans* ('mountain ash') in der montanen Stufe am Südrand der Snowy Mountains.

Die Bergwälder sind für den Schutz der tiefer liegenden Regionen enorm wichtig, da sie auf steilen Hängen Erosion verhindern und in schneereichen Hochlagen vor Lawinen schützen. Vielerorts wurde die obere **Waldgrenze** durch Holznutzung oder Weidelandgewinnung abgesenkt. Ihre natürliche obere Verbreitungsgrenze erreichen temperate Bergwälder überall auf der Welt bei ähnlichen saisonalen Mitteltemperaturen von etwa 6-7 °C (Ausnahmen: Hänge mit fehlendem oder losem Substrat, Lawenstriche und extrem ozeanische Gebiete mit herabgesetzter Waldgrenze). Angesichts der weltweit großen Variabilität der Wintertemperaturen an der Waldgrenze kommt diesen keine entscheidende Rolle zu. Andere Klimafaktoren können lokal die Bergwaldobergrenze leicht modifizierenden (+/- 100 m Abweichung von der Höhe der 6-7 °C Saison-Isotherme). Die Lebensform Baum ist eng an das Makroklima gekoppelt, weshalb ab dieser (vermutlich allgemeinen) Grenztemperatur für das Wachstum nur mehr niederwüchsige Pflanzen vorkommen können, die sich ihr eigenes (wärmeres) Mikroklima erzeugen.

# Die klimatische Baumgrenze

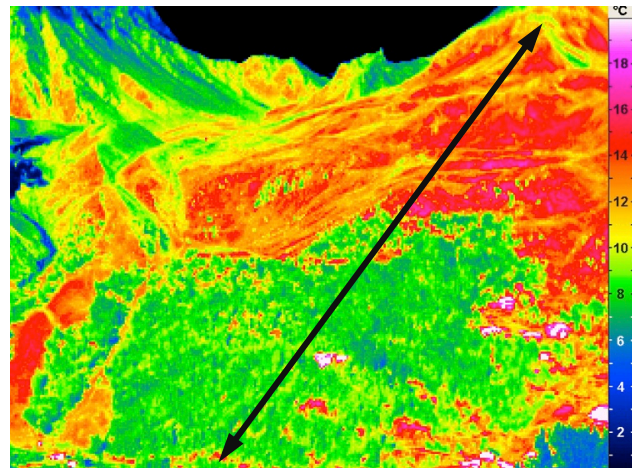
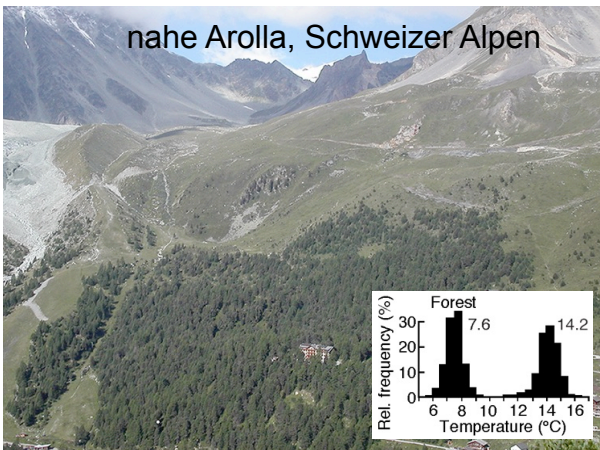


- A kein Substrat (Fels)
- B Kaltluft
- C Schneetälchen
- D Lawinen, loser Schutt
- E Felssturz
- F Feuer, Holzen, Weide
- G Staunässe (Moore)

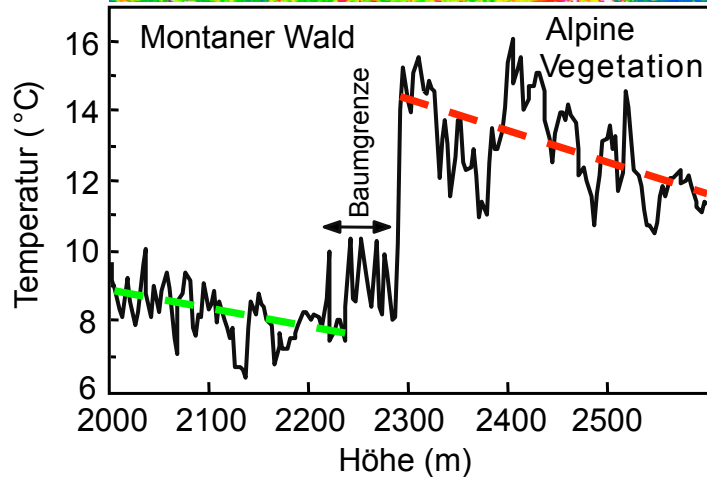
← **Baumgrenze**

← **Waldgrenze**

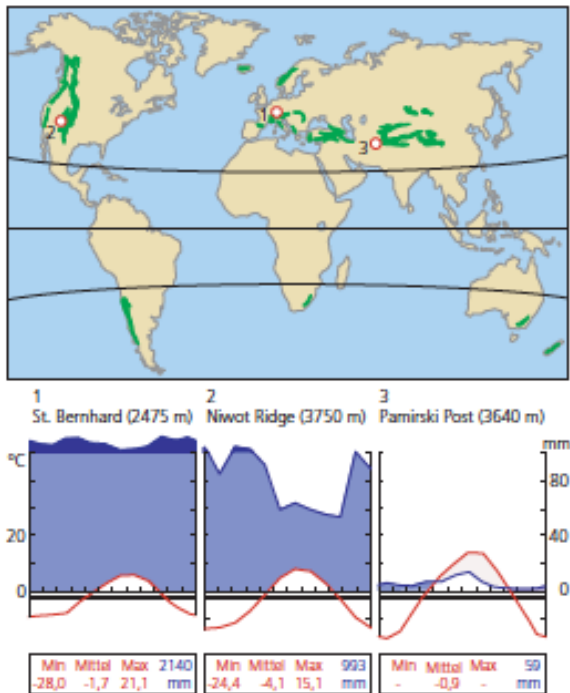
← **Artspezifische Grenze von Nicht-Baumgrenzarten**



Am Tag ist Wald kühler als Rasen



## 11. Alpine Vegetation der temperaten Hochgebirge



Mit etwa 3 % der Landfläche stellt die Flora der Hochgebirge oberhalb der natürlichen Waldgrenze (alpines Orobiom) ca. 4 % aller Blütenpflanzenarten. Große Gebirgssysteme innerhalb der temperaten Zone sind Rocky Mountains, Sierra Nevada Kaliforniens und Kaskaden, Alpen, Karpaten, Kaukasus, nördliche Teile von Hindukusch und Himalaya und dessen Ausläufer bis Korea, die zentralasiatischen Gebirge, die japanischen Gebirge, die Anden südlich von etwa 35° B, die Drakensberge, die Snowy Mountains von Australien, Cradle Mountains in Tasmanien und die Neuseeländischen Alpen, in Summe gut die Hälfte des alpinen Areales der Erde. Der global benutzte Terminus 'alpin', im phytogeographischen Sinn 'über der Waldgrenze', unterscheidet sich vom volkstümlichen Gebrauch im Sinne von 'in den Bergen'.

Die Mittelwerte der Temperatur liegen während der kurzen (6-16 Wochen) Wachstumsperiode im Bereich der bodennahen oder unterirdischen Meristeme zwischen 5 und 10 °C, mit Mittagswerten bei Schönwetter um 20 °C. Die entscheidende mikroklimatische Situation wird durch Daten von Wetterstationen nicht abgebildet. Durch ihren niedrigen Wuchs und die kompakte Lebensform entzieht sich diese Vegetation während der Wachstumsperiode, zumindest während der Tagstunden, der Kälte (morphologische Fallen für Strahlungswärme). Wo immer sorgfältig nachgemessen wurde, erwies sich auch der oft angenommene Wassermangel der alpinen Pflanzen als inexistent; so etwa im meteorologisch sehr trockenen Pamir und in Teilen der südlichen Anden (Felsbänder mit dünner Substratauflage sind lokale Ausnahmen). Niederschlagssummen (ebenso wie Jahresmitteltemperaturen) sind für das tatsächliche Leben in dieser Zone wenig aussagekräftig, weil sie die langen Perioden der kältebedingten Inaktivität einschließen. Durch Schnee-

schmelze und Sommerregen steht in der kurzen Wachstumsperiode fast der ganze Jahresniederschlag zur Verfügung.

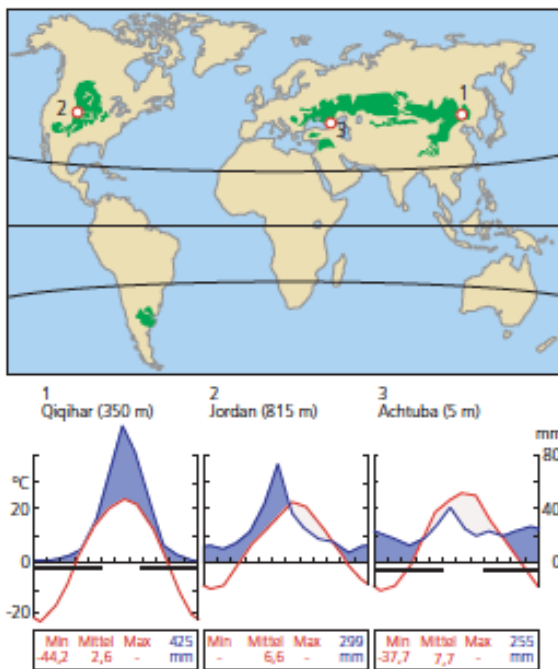
Im unteren Bereich der alpinen Stufe (besonders unter Zwergsträuchern und Horstrasen) dominieren wegen der gebremsten Abbauraten sehr humöse Böden mit meist dicker Rohhumusauflage. Oberflächliches Austrocknen des Bodens kann periodisch den Mineralisierungsprozess stoppen und die Nährstoffverfügbarkeit erschweren. Mit zunehmender Höhe werden unstrukturierte Rohböden immer häufiger. Wichtig sind kryogene und steilheitbedingte mechanische Bodenprozesse. Schutt oder Schlacke bergen in der Tiefe, entgegen der Erwartung, oft viel Feuchtigkeit. Die Bodenstabilität und damit die Sicherheit tieferer Regionen wird entscheidend durch die alpine Pflanzendecke bestimmt.

Die definitionsgemäß baumlose alpine Vegetation (die subnivale und nivale wird hier eingeschlossen) besteht in der Hauptsache aus (1) **Zwergsträuchern**, (2) klonal wachsenden **Graminoiden** (Gäser und Seggen), (3) perennierenden, vielfach ebenfalls klonalen, **Rosetten** bildenden krautigen Pflanzen, (4) **Polsterpflanzen** im weitesten Sinn (Teppich, Flachpolster, Halbkugelpolster), und (5) Kryptogamen (bes. Moose und Flechten). Die höchste Artendiversität erreichen krautige Rosetten und Kryptogamen. Kaum oder nicht vertreten sind Geophyten und Annuelle (mit Ausnahmen an der Grenze zu den Subtropen und Mediterrangebieten). Die morphologische, phänorhythmische und physiologische Anpassung ist so weitgehend, dass die Produktivität geschlossener alpiner Vegetation, pro wachstumsaktivem Monat (!), der aller übrigen humiden Lebensräume, einschließlich der Tieflandtropen, entspricht. Die Dauer der wachstumsaktiven Zeit ist die einzige gewichtige Einschränkung, weshalb die für diesen Lebensraum gerüsteten Pflanzen nicht notwendigerweise mehr 'gestresst' sind als Pflanzen anderer Lebensräume. Während der Winterruhe sind Fröste ungefährlich. Kritisch sind fröhsommerliche Spätfröste und verfrühte Herbstfröste, wobei diese nie eine existentielle Gefährdung darstellen, sondern partielle Blattverluste und den Ausfall einer Samengeneration verursachen können. Klonales Wachstum ist sehr häufig.

Die bedeutendsten Familien der temperaten alpinen Zone sind **Asteraceae**, **Poaceae**, **Cyperaceae**, **Caryophyllaceae**, Ericaceae, Gentianaceae, Rosaceae und Ranunculaceae. Die ersten 4 stellen meist mehr als 50 % der lokalen Flora. Regional wichtig sind Saxifragaceae, Primulaceae, Campanulaceae, Polygoneae und Scrophulariaceae. Da Hochgebirge -- gleich Inseln im Meer -- vielfach isoliert sind, sind sie meist reich an endemischen (lokalen) Arten. Die Flora der Alpen umfasst ca. 650 Blütenpflanzenarten mit alpinem Verbreitungsschwerpunkt, ca. 150 Arten steigen über 3000 m; Den Höhenweltrekord hält *Saussurea gnaphalodes* mit 6400 m im Everest Gebiet.



## 12. Steppen und Prärien



In den kontinentalen Gebieten der temperaten Zone bilden sich riesige Grasländer, wobei neben dem Klima regional auch Huftiere und Feuer, zum Teil auch der Mensch, diese Ökosysteme formten. Neben den eurasiatischen Steppen und nord-amerikanischen Prärien (und der Vegetation des Great Basin) finden sich analoge Vegetationsformen auch in Argentinien (Pampa), im warm-temperaten Süden Afrikas und im Atlasgebirge, und in Ansätzen im temperaten Australien und Lee der Gebirge S-Neuseelands.

Jahresklimadaten (Mittelwerte, Summen) sagen sehr wenig über die Lebensbedingungen in diesem Lebensraum. Im Inneren der großen Landmassen sind in der N-Hemisphäre zwischen 35 und 55° B die Winter zum Teil extrem kalt (bis -50 °C), die Sommer zum Teil extrem heiß (häufig >40 °C). Die Bodenfeuchtigkeit während der Wachstumsperiode resultiert zu einem wesentlichen Teil aus der Schmelze des winterlichen Schnees, aus den vorherrschenden Frühjahrsregen und, in den feuchteren Gebieten, aus Sommergewittern (Jahressummen meist zwischen 250 und 500 mm).

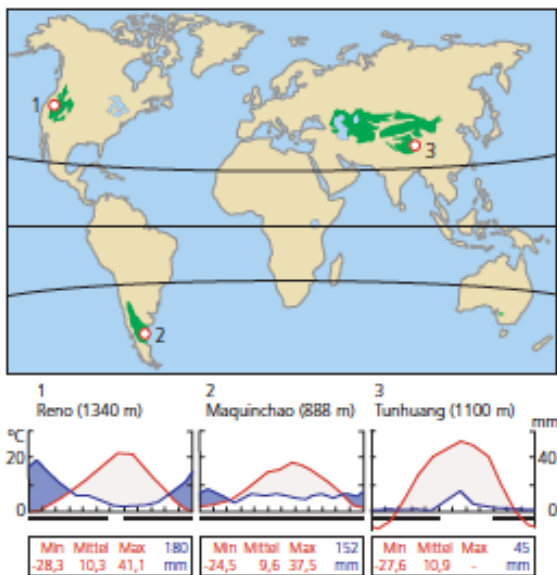
Die Böden basieren meist auf Löß, Lößlehm oder Sand und sind vielfach sehr tiefgründig. Da ein großer Teil der pflanzlichen Primärproduktion unterirdisch zurückbleibt (in den Grasländern mehr als 2/3), entstehen tiefe Humusprofile oft dunkler Färbung (Schwarzerden, Tschernosem). Wühlende Nagetiere (Hamster, Präriehund) bewirken eine Profildurchmischung.

Grob lassen sich in dieser Klimazone vier Vegetationstypen unterscheiden: (1) Grasbestände niedriger als ca. 50 cm, **Kurzgras-Prärie**, typische **Steppe**, Hochlandsteppe der Mongolei (trockenere und kältere Gebiete), (2) Grasbestände höher als 1 m, mächtige Horstgräser, **Langgras-Prärie**, **Pampa**, südafrikanische 'Prärie' (feuchte-

re, klimatisch mildere Gebiete), (3) *Artemisia*-Steppe, dominiert von an der Basis oder ganz verholzten *Artemisia*-Zwergsträuchern (Beifuss, besonders kalte Gebiete im Great Basin und Zentralasien); in Hochlagen Mittel- und Vorderasiens werden sie durch (4) **Dornpolster** ersetzt (*Astragalus*, *Acantholimon*, *Noaea*). Viele dieser kontinentalen Trockengebiete liegen sehr hoch, was die niedrigen Temperaturen trotz mittlerer Breitengrade erklärt. Die Kurzgras-Prärie von Wyoming und Montana und das Great Basin liegen auf etwa 2000 m Höhe, die mongolische Steppe auf ca. 2500 m, jene im temperaten S-Afrika (westl. der Drakensberge) auf 1600 m. Wegen der günstigen Boden- und Klimaeigenschaften für den Getreidebau und Weidenutzung ('Wilder Westen') sind natürliche Steppen und Prärien fast zur Gänze verschwunden. Die Beweidung durch Huftiere war aber auch natürlicherweise ein prägender Faktor (z.B. Bison-Herden). Teile der kontinentalen Grasländer wären klimatisch gesehen waldfähig (Gebiete mit >400 mm Niederschlag), doch verhindern dort, ähnlich wie in der Savanne, natürliche **Feuer** durch Blitzschlag das Aufkommen von Baumbewuchs. Die Meristeme der Gräser liegen geschützt mehrere Zentimeter unter der Erde. Der ursächliche Einfluss von Huftieren ist nicht so offensichtlich wie in der Savanne. Horstgräser, wie in der Langgras-Prärie und der Pampa, können Baumbewuchs auch durch Konkurrenz unterbinden.

Die Charaktergattung der Grassteppe, zum Teil auch der Kurzgras-Prärie, ist *Stipa*, das Federgras. *Stipa* kommt als Relikt aus dem niederschlagsarmen, kalten Vorland der eiszeitlichen Vereisung heute noch in trockenen Lagen Mitteleuropas vor (z.B. Kaiserstuhl, Wallis, Vintschgau, Wachau), im pannonischen Raum finden sich die westlichen Vorposten. *Stipa tenacissima*, das Halfagras, dominiert im Atlashochland. In der Kurzgrasprärie ist *Bouteloua gracilis* (Blue Grama) besonders wichtig. Die amerikanische Langgras-Prärie wird dominiert von C<sub>4</sub>-Gräsern der Gattungen *Andropogon*, *Sorghastrum* u.a. (mittlerer Süden N-Amerikas, typisch etwa Kansas, mit attraktiven dikotylen Begleitarten wie *Echinacea* und *Rudbeckia*), *Hyparrhenia* und *Pennisetum* dominieren in S-Afrika und *Cortaderia* in der Pampa Argentiniens. *Artemisia tridentata* beherrscht große Teile des westlichen N-Amerikas, *A. sieberi* den für Gräser zu trockenen Teil Zentralasiens. Die kontinentalen Trockengebiete Vorderasiens sind auch die Heimat von **Weizen**, Gerste und Roggen, die südlichen, submontanen Randgebiete der zentralasiatischen Steppe die der Rosaceen-Obstgehölze (Apfel, Aprikose; Alma Ata - heute Almati s- die Stadt der Äpfel).

### 13. Wüsten der temperaten Zone



Auch die temperate Zone kennt Trockenwüsten und Halbwüsten. Frostiges Winterklima mit regenlosem Sommer, in der Regel noch verschärft durch Bodenversalzung, schafft extreme Lebensbedingungen auf dem selben Breitengrad, auf dem im ozeanischen Klima Buchenwälder gedeihen. Die Grenzen zu den subtropischen Trockengebieten sind fließend. So wird die, wegen ihrer Höhenlage, winterkalte Mojave-Wüste hier behandelt. Wegen der Depression unter Meeresniveau im Sommer der heißeste Ort der Erde, sind trotzdem die Flanken des Tal des Todes, Death Valley, im Nordosten Kaliforniens ein temperates, d.h. winterkaltes Wüstengebiet. Die Vegetation rund um den großen Salzsee findet eine Entsprechung am Kaspischen Meer. temperate Halbwüsten gibt es im zentralasiatischen Tiefland, in der Gobi und in einigen Innentälern des Hindukusch und östlichen Himalaya, auf der Südhemisphäre in Patagonien und ansatzweise in S-Australien.

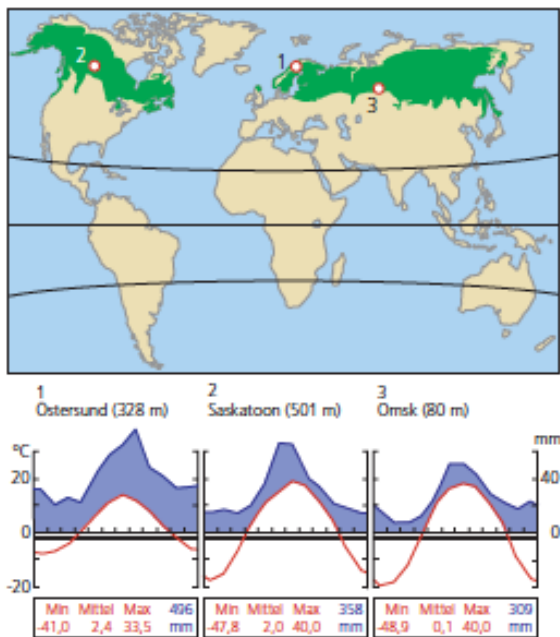
Das Klima dieser Zone ist von der Temperatur her dem der kontinentalen Grasländer sehr ähnlich, allerdings mit höheren Maxima im Sommer, die Niederschläge sind aber geringer als 250 mm (in der Takla-Makan Wüste Zentralasiens unter 60 mm, in der Gobi unter 100 mm). Die Böden sind, wie in Trockengebieten üblich, wenig entwickelt. Wo Versalzung ins Spiel kommt entstehen extrem basische sogenannte Solontchak (Salz- oder Gipsböden) oder Solonez-Böden (Sodaböden). Durch Gipsanreicherung können harte, für Wurzeln nahezu undurchdringbare Sperrschichten im Boden entstehen. Versalzung oder Gipsanreicherung entstehen immer dann, wenn langfristig die Verdunstung (durch im Boden aufsteigende Feuchtigkeit) die Niederschläge übersteigt.

Die Vegetation dieser ariden bis semiariden, winterkalten Gebiete reicht von vergleichsweise üppigen Arten- und Lebensformgarnituren wie in

der Mojave-Wüste oder den S-australischen, auch edaphisch (Sand) bedingten Trockeninseln, zu Einzelartbeständen sukkulenter Halophyten. Mit wenigen Ausnahme (z.B. an Hanglagen), spielt Bodenversalzung immer eine Rolle. Flächenmäßig der größte Teil dieser Zone wird daher von **Halophyten** dominiert. Die Mojave ist berühmt durch ihre halb-sukkulenten Schopfbäume der Gattung *Yucca brevifolia*, hat aber auch eine reiche, frostharte *Opuntia*-Garnitur, Zwergsträucher und eine annuelle Gras- und Krautflora. Die den Kern des im Sommer glühend heißen Talbodens des Death Valley (absolutes Maximum 56 °C im Schatten, täglich über 45 °C) umschließenden Hochflächen sind dominiert von *Atriplex*-Busch (Salzdrüsen machen die Blätter weiß und reflektierend). Viele Arten haben aus dem selben Grund auch weißfilzige Blätter (z.B. die Asteraceae *Encelia farionosa*). Wie an Meeresküsten ist die Vegetation im Umfeld versalzter Senken graduell unterschiedlich salztolerant. So reduziert sich eine mäßig salztolerante, asteraceenreiche Zwergstrauch- und Staudenflora rund um den großen Salzsee (Utah; ähnlich die Situation rund um Kaspisches Meer und Aralsee) im anstehenden, kristallinen Salz, wohl einem der unwirtlichsten Lebensräume des Globus, auf eine Art, *Sueda depressa* (CAM-Gaswechsel, aktive Salzabscheidung, osmotische Drucke im Zellsaft bis 7 MPa). Gipsböden wie in der zentralkasachischen Wüste sind zwar chemisch nicht so aggressiv (immerhin pH 11), verunmöglichen aber mechanisch den Zugang zum Grundwasser. Nur selten gelingt es einer Pflanze diese in 1-2 m Tiefe liegende Sperrschicht zu durchstoßen. Die Vegetation dieser Zone besteht überwiegend aus teilweise verholzten Zwergsträuchern (aber *Haloxylon*-'Wälder' am Balkasch-See erreichen bis 12 m Höhe, meist nicht mehr als 3 m). Mitteleuropäische Vorposten der Halophyten-Vegetation der Salzsteppe finden sich in der pannonischen Tiefebene (z.B. am O-Ufer des Neusiedler Sees).

Floristisch ist dies das einfachste Teilzonobiom, da nirgends sonst eine Familie, nämlich die **Chenopodiaceae** (*Atriplex*, *Suaeda*, *Salicornia*, u.a.), derart dominiert. Regional spielen Vertreter der **Zygophyllaceae**, **Solanaceae**, **Polygonaceae** und **Asteraceae** eine Rolle. Außerhalb der Versalzungsgebiete ist die Flora reichhaltiger und in den wärmeren Gebieten dem Spektrum mancher subtropischer Trockengebiete ähnlich.

## 14. Boreale Wälder



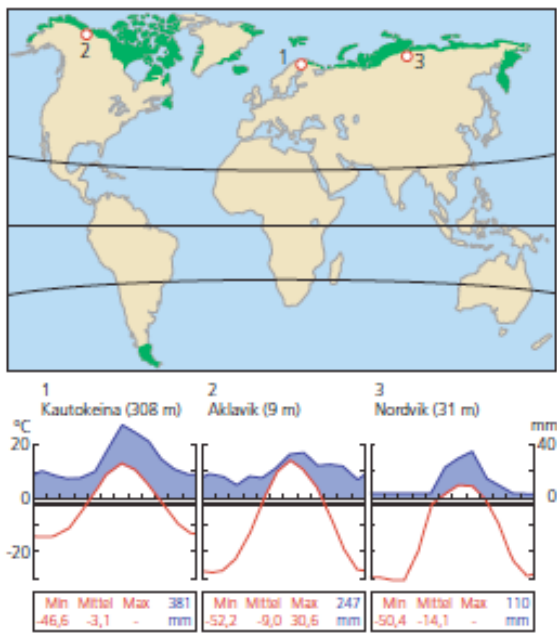
'Boreal', also 'nördlich' der temperaten Zone, umschließt ein breiter Nadelwaldgürtel die gesamte Holarktis ('Taiga'). Es sind dies die Waldgebiete Nordeuropas (Skandinavien, nördliches Russland mit Sibirien), Kanadas und Alaskas, die bis an den Polarkreis heranreichen und ihn stellenweise deutlich überschreiten (in O-Sibirien bis fast 73 ° nördlicher Breite).

Auch in dieser Zone gibt es starke Feuchtigkeitsgradienten von küstennah zu innerkontinental, doch ist wegen der kurzen Wachstumsperiode (3-5 Monate) und der generell niedrigen Temperaturen die Feuchtigkeit selten ein limitierender Faktor. Sehr niedrige Wintertemperaturen (in Sibirien bis -70 °C) lassen oft übersehen, dass der Sommer heiß und schwül sein kann. Die Böden reichen von rohumusreichen Braunerden über Podsole (Bleichböden mit Auswaschungszone) bis hin zu Moorböden oder schlecht entwickelten Böden der Rendzina- oder Ranker-Serie. Auch Rohböden (Sand) werden von Wald besiedelt. Die langsamabbauende Nadelstreu fördert die Bodenversauerung. Permafrost im Boden schließt geschlossenen Wald aus, wobei ein Wechselspiel zwischen Wald und Bodentemperatur herrscht. Schließt sich der Wald wegen abschmelzendem Permafrost, sinkt die Bodentemperatur (die wärmende Sonnenstrahlung erreicht den Boden nicht mehr) und der Permafrost kommt zurück, die Bäume sterben ab, worauf die Sonne den Boden wieder stärker wärmt und so fort. Wenige Zentimeter Unterschiede der Höhe der Wassertafel können darüber entscheiden ob Wald aufkommt. Dadurch werden schwache topographische Unterschiede optisch stark überhöht (in Staunässe kommt der Wald nicht auf). Die scharfen Winterfröste schließen die meisten Laubbaumgattungen der temperaten Zone im borealen Wald aus. Es ist aber bemerkenswert, dass gerade in den extrem kalten Gebieten die sommergrüne Lärche dominant wird, ja teilweise Einzelartbestände bildet. Der typische boreale Wald ist offener als ein temperater Wald, da meist noch natürlich, voll von Totholz, auch Jahrzehnte

alten stehenden Baumleichen, und unterliegt natürlichen Entwicklungszyklen, bei denen periodische Feuer (200--300 Jahre) eine wichtige Rolle spielen. In den vergangenen Jahrzehnten nahm als Folge der Klimaerwärmung die Feuerfrequenz in der kanadischen Taiga deutlich zu. Zur polaren Waldgrenze hin werden die Baumformen spitzer und die Abstände zwischen den Bäumen weiter. An der Waldgrenze selbst wird der Nadelwald regional durch kleinwüchsige Birken abgelöst (Übergang zur Birkenwaldtundra). Die Nadelbäume sind häufig bis an den Boden beasted und schlank, was bei flach stehender Sonne und dem meist lückigen Bestand gute Lichtausnützung ermöglicht, die Schneelast verringert und sich positiv auf den Bodenwärmestrom (und damit die eigenen Wurzeln) auswirkt. Dicke Moosdecken im Unterwuchs können zu Nährstoff-Fallen werden und den Wald 'aushungern' (günstige Wirkung von Grundfeuer). Ektomykorrhiza trägt wesentlich zur Baumernährung bei (Hutpilze). Das Aufkommen von Jungwuchs wird regional stark vom Äsungsdruck im Winter beeinflusst (Elche). Die riesige Ausdehnung dieser Waldgebiete macht sie zu einem wichtigen Klimafaktor, da sie wegen ihrer geringen Albedo (Reflexion) viel mehr Strahlung absorbieren als waldfreie, im Winter weiße Flächen. Zudem speichern sie in ihrem Holz und Humus sehr viel Kohlenstoff. 40 % allen Holzes für die globale Papierherstellung stammt aus diesen Wäldern, weshalb sie akut bedroht sind.

Die dominanten Gattungen des borealen Waldes sind *Picea*, *Pinus*, *Abies*, regional auch *Larix*. In Nordskandinavien dominiert im Westen *Pinus sylvestris*, aber bereits in O-Finnland beginnt das riesige Areal von *Picea obovata* (einer Unterart von *P. abies*, mit kleineren Zapfen). In N-Amerika spielt *Picea glauca* eine ähnliche Rolle. *Abies balsamea* in N-Amerika entspricht *A. sibirica* in Sibirien. Unter schlechten Bodenverhältnissen setzt sich generell *Pinus* durch. *Larix* ist, wie erwähnt, vor allem in O-Sibirien dominant ('Helle Taiga', *L. dahurica* u.a.; ihnen entspricht *L. laricina* in N-Amerika). *Betula*, *Populus* (*P. tremula*, Zitterpappel, in Europa; *P. tremuloides*, Aspen, in N-Amerika), *Betula*, *Salix* und *Sorbus*-Arten (Vogelbeere) sind die wichtigsten Nicht-Koniferen-Begleitgattungen. Im Unterwuchs dominieren neben Moosen und Flechten Zwergsträucher, zumeist der Gattung *Vaccinium*.

## 15. Subarktische und arktische Vegetation



Während die Antarktis nur zwei heimische Pflanzenarten und ein winziges eisfreies Areal aufweist, nimmt der zirkumpolare Vegetationsgürtel auf der Nordhemisphäre, nördlich der polaren Waldgrenze, 5 % der Landoberfläche der Erde ein und ist Lebensraum für etwa 1000 Angiospermen-Arten. Die geschlossene Vegetationsdecke in der Subarktis wird als **Tundra** bezeichnet (zw. 62 und 75° N, in Europa und Grönland wegen des Golfstromeinflusses ca. 5-8° nördlicher als im östlichen N-Amerika). Der Begriff leitet sich vom finnischen 'tunturi' für baumloses Hügelland ab. In höheren Breiten ist die Vegetation stark fragmentiert und auf günstige Mikrohabitate beschränkt (bis 83° Nord).

Das Klima des arktischen Lebensraumes ist geprägt von einer kurzen, 6-16 Wochen dauernden Wachstumsperiode, zum Großteil mit 24 Stunden Tageslicht. In dieser Zeit kann die Temperatur in den südlichen Teilen der Tundra deutlich über 20 °C ansteigen. Im langen Winter bildet sich, wegen der generell geringen Niederschläge (<400 mm) oft nur eine dünne Schneedecke, was zur Folge hat, dass die arktische Kälte tief in den Boden eindringt. Trotz niedriger Niederschlagssummen ist der arktische Lebensraum (mit kleineren Ausnahmen) ein nasser Lebensraum, da die Verdunstung sehr niedrig ist. Überdies verhindert Permafrost vielerorts die Versickerung (s.u.). Das lokale Wasserangebot wird stark von windverfrachtetem Schnee (Relief) mitbestimmt.

Kälte und Staunässe und die dadurch verursachte Hemmung der Abbauprozesse prägen die meisten arktischen Böden. Sie sind vielfach moorig, sehr sauer, nur für Spezialisten (Ericaceae, Cyperaceae) besiedelbar. Gefrieren und Tauen gestalten die Bodenstruktur (Solifluktion, Polygonböden, Frosthöcker). Die Topographie und damit die Staunässe bestimmen das Vegetationsmosaik. Gut drainierte Böden an Hanglagen führen meist zu einer großen Zunahme der Artenzahl und

Wuchsleistung. Wie tief der Boden im Sommer auftaut, wird von der Vegetationsdecke mitbestimmt.

Die Hauptformen der arktischen Vegetation sind: (1) **Zwergstrauchtundra**, (2) **Seggen- und Wollgrastundra**, (3) **Moore**, (4) offene Rohbodengesellschaften Höherer Pflanzen, (5) Moos- und Flechtenvegetation. Am südlichen Rand der Tundra gibt es regional eine offene Birkenwald-Tundra, die zum borealen Wald überleitet. Fast alle Pflanzen dieses Lebensraumes haben die Fähigkeit zu vegetativer (klonaler) Ausbreitung. Kryptogamen (Moose und Flechten) spielen als Bodendecker überall eine große Rolle. In der Hocharktis werden Rohböden von blaualgenreichen Kryptogamenkrusten überzogen. Offene Symbiosen mit Bodenmikroben (Seggen) und Pilzen (Ericaceen-Mykorrhiza) spielen eine große Rolle in der Nährstoffversorgung. In den vorwiegend sauren Böden werden neben Ammonium-Stickstoff auch freie Aminosäuren als Stickstoffquelle genutzt. Die langen Tage gleichen die Kürze der Wachstumsperiode etwas aus. Die Phänorhythmik der Pflanzen ist stark photoperiodisch gesteuert, d. h. warmes Wetter kann Pflanzen nicht über den tatsächlichen Zeitpunkt im Jahreslauf täuschen. Zahlreiche Untersuchungen haben, wie in der alpinen Stufe, ergeben, dass während der Wachstumsperiode die Temperatur nicht (wie oft angenommen) wachstumsbegrenzend ist. Der begrenzende Faktor ist die Dauer der Wachstumsperiode.

Die Flora der subarktisch-arktischen Zone ist relativ artenarm (<1/10 der Artendiversität der globalen alpinen Flora). Selbst diese Diversität resultiert zu einem wesentlichen Teil aus kleinen, topographisch stark strukturierten Habitaten ohne Staunässe. Sowie das Land flach und damit nass wird, reduziert sich das Artenspektrum, so dass der Großteil der Primärproduktion von deutlich weniger als 100 Arten stammt. Unter diesen spielen 3 Familien eine herausragende Rolle: **Ericaceae** (bes. *Vaccinium*, *Empetrum*), **Cyperaceae** (*Carex*, *Eriophorum*), **Salicaceae** (*Salix*). Wichtige weitere Familien sind die Betulaceae (*Betula nana*), Rosaceae (*Rubus*) und Poaceae (*Deschampsia* u.a.). Wichtige Moos-Gattungen sind *Sphagnum* (Torfmoose) und *Hylocomium* (Stockwerkmoos), weit verbreitete Strauchflechten gehören zu den Gattungen *Cladina*, *Cladonia* und *Cetraria*. Die arktisch-alpine Flora weist viele Ähnlichkeiten mit jener der alpinen Stufe der temperaten Zone auf (gemeinsame Arten wie *Ranunculus glacialis* und *Oxyria digyna*), es ist jedoch nicht angebracht, den Begriff Tundra für alpine Vegetation zu gebrauchen.

## 16. Küstenvegetation

Die Küstenvegetation hat zonale und azonale Merkmale. Die zonalen, also klimatypischen Formen überspannen eine wesentlich breitere Amplitude von Breitengraden als die übrigen zonalen Vegetationstypen. Das Klima ist sehr ausgeglichen. Pflanzen von Strandhabitaten erleben wesentlich geringere Temperaturamplituden mit nahezu frostfreiem Winter auch in höheren Breitengraden der temperaten Zone.

In allen Fällen prägen **Salzeinfluss** und **mechanische Faktoren** (Wind, Bodenstabilität, Überflutung) diese Vegetation. Pflanzen der Steilküsten müssen im Spritzwasserbereich extrem salztolerant sein, da durch die Verdunstung reine Salzablagerungen entstehen können. Die vermeintlich heißen und extrem trockenen Sanddünen sind dagegen oft nicht wirklich trocken. Grobporiger **Sand** verhindert ein kapillares Aufsteigen von **Feuchtigkeit** und konserviert diese somit in tieferen Schichten, die die Pflanzen gut erschließen können. Die dadurch ermöglichte starke Transpirationskühlung und Selbstbeschattung verhindern **Hitzeschäden** an der Sandoberfläche. Eine Überhitzung der Blätter an derart strahlungsintensiven Standorten verhindern viele Pflanzen auch durch (1) Schmalblättrigkeit (gute thermische Koppelung an die Luft), (2) reflektierende Oberflächen (Woll- oder Schildhaare, oder (3) steilgestellte Blattspreiten, die dem Sonnenstand folgen, wie zum Beispiel bei der heute kosmopolitisch verbreiteten *Hydrocotyle bonariensis* (s.u.). Pflanzen im **Schlick** müssen mit einem **anoxischen** (anaeroben) Wurzelmilieu fertig werden. Dies, kombiniert mit direktem Seewassereinfluss bei starker Strahlung, setzt eine Vielfalt von Anpassungen voraus, die u.a. die Mangrove auszeichnet.

Gemeinsam ist allen küstenbewohnenden Pflanzen die **mechanische Belastung** durch Sturm, Brandung und/oder instabilen Grund. Dies erklärt, warum **klonale Lebensformen** und sturmresistente Blätter so häufig sind. Samen und Früchte sind speziell angepasst, was der Bau der Kokosnuss veranschaulicht: Den drei Wandschichten der Steinfrucht, der ledrigen Hülle (Exocarp), dem faserigen Schwimmkörper (Mesocarp) und dem wasserdichten Steinkern (Endocarp) folgt innen ein riesiger Same mit fettreichem, abermals wasserabweisendem Endosperm (die Copra) und darin eine Nährlösung (flüssiges Endosperm), die der gestrandeten Diaspore nach einigen Tausend Kilometern Seereise noch das Keimen ermöglicht. Mit einer senkbleiartigen Wurzel und verlängertem Hypokotyl verankern sich Embryonen von *Rhizophora* (Mangrove) im bewegten Schlick.

### Fünf global wichtige Typen an Küstenvegetation

**Tropische Flachküsten mit Sand oder Korallenschutt** entstehen im Schutz von Riffen und sind von *Cocos nucifera* (Kokospalme) und – in der Palaeotropis bzw. Australis – von *Pandanus* (Schraubenpalme) und *Casuarina* geprägt. *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) ist eine verbreitete Strandpflanze. Eutrophierung durch brütende Seevögel ist häufig.

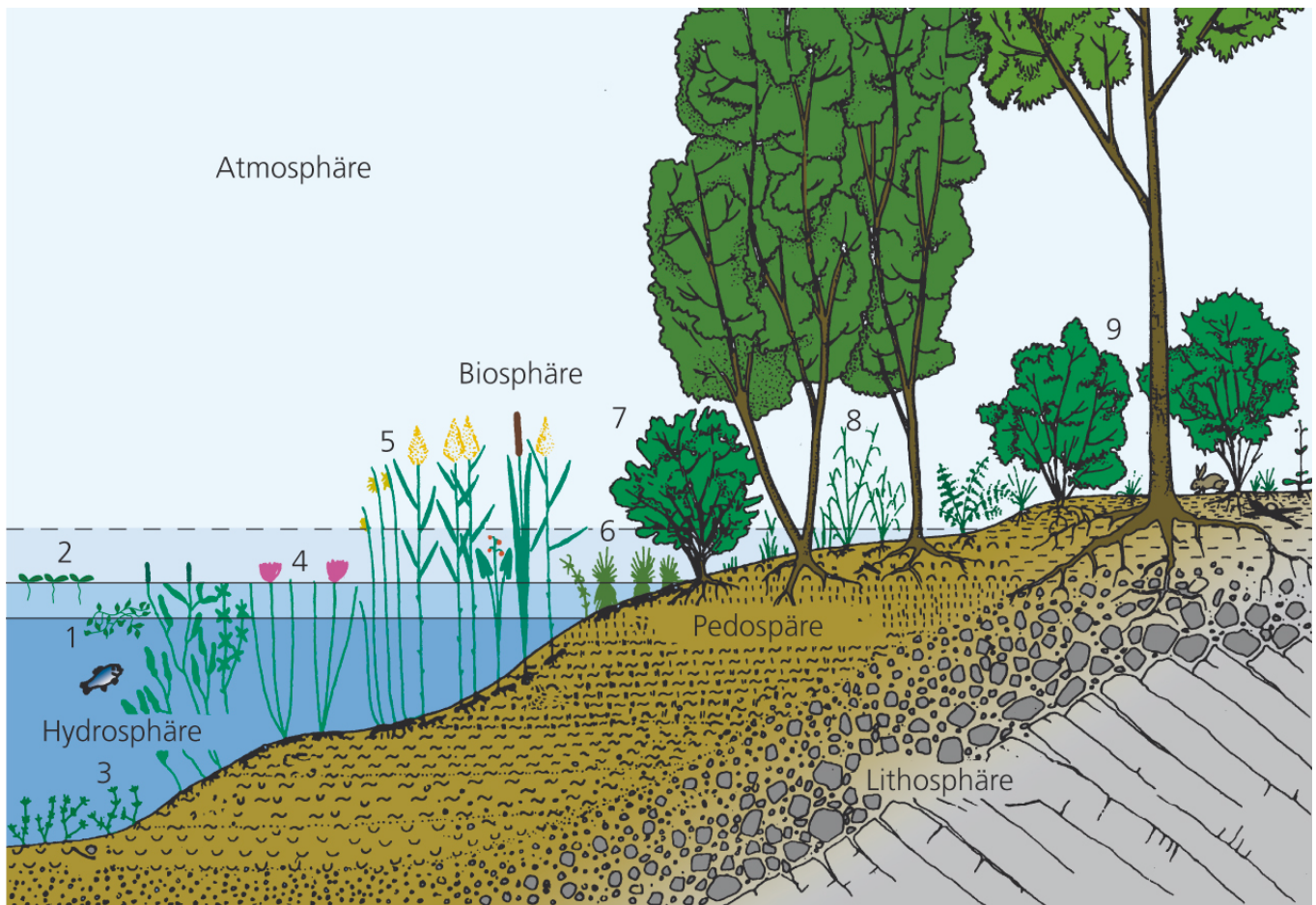
**Tropische und subtropische Schlick-Küsten im Gezeitenbereichen** sind der Lebensraum der **Mangrove**-Wälder: salztolerante, bis zu 20 m hohe, breitblättrige Dickichte von Arten mit adventiven Stelzwurzeln (*Rhizophora* sp.) oder mit Styloidwurzeln (*Avicennia* sp.), welche die Schlickanlagerung fördern. In ruhigem Wasser kann die Mangrove zu einem sehr artenreichen Ökosystem reifen.

**Temperat bis mediterrane Flachküsten** mit Sand sind von klonalen Gräsern (*Ammophila*, *Agropyron*, *Cyperus*) und Dikotylen (Convolvulaceae, Brassicaceae, Plantaginaceae, Asteraceae u.a.) geprägt, die die Ufer-(Dünen-) Stabilität gewährleisten. Im Brackwasser flacher Gezeitenzonen dominieren salztolerante Schlickpflanzen aus der Familie der Chenopodiaceae und Cyperaceae.

**Temperate bis mediterrane Steilküsten** weisen eine typische Garnitur Spritzwasser-(Salz-) toleranter Felsbesiedler auf. Verbreitet sind Apiaceae (*Crithmum*), Plumbaginaceae (*Armeria*, *Limonium*), Chenopodiaceae (*Cakile*, *Beta maritima*, ohne vieler Kulturpflanzen der *Beta*-Verwandtschaft), einige Asteraceae, Fabaceae und Euphorbiaceae.

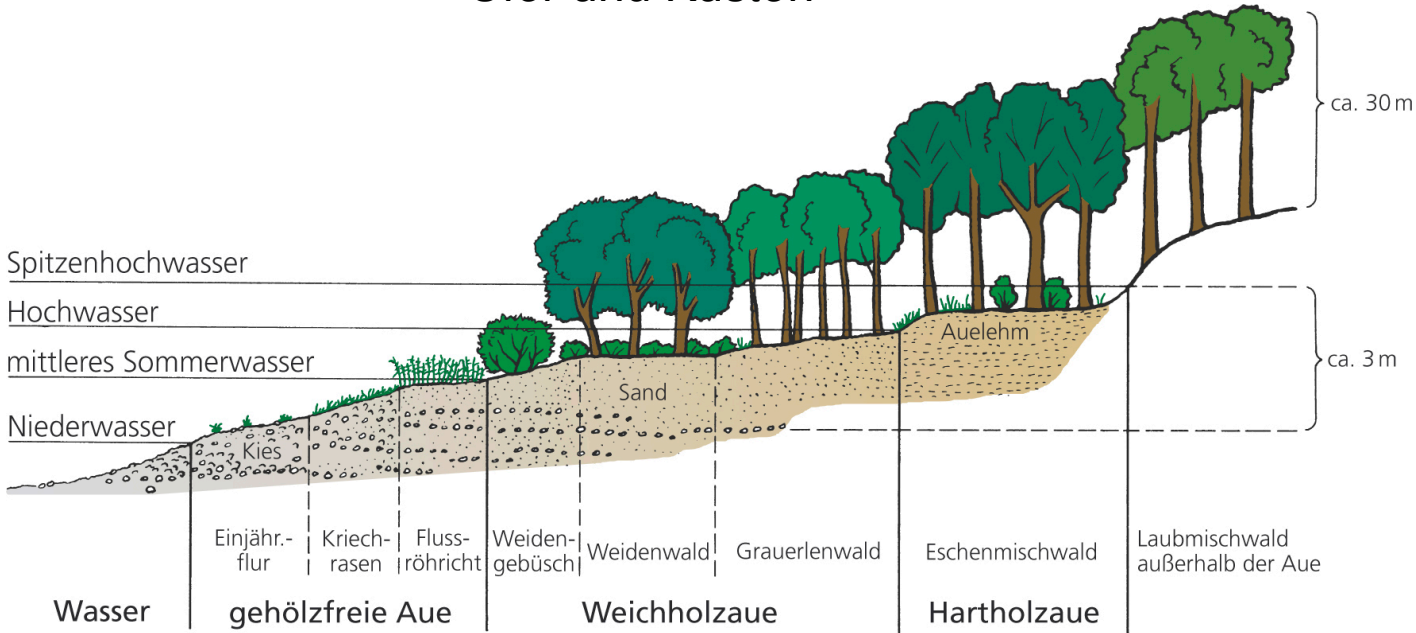
**Kühl-temperate bis polare Felsküsten** haben eine üppige Litoralflora dominiert von Tang (z.B. die Phaeophyceen *Enteromorpha*, *Fucus*, *Laminaria*). Vor allem die Gattung *Fucus* (R, Blasentang) tritt bis an die obere Gezeitengrenze auf. Diese Braunalgen enthalten bis zu 40% der Trockensubstanz stark quellbare Polysaccharide (Alginat; Phaeophyceae), die ein Austrocknen bei Ebbe verhindern. Mit ledrigen Thalli und mit Rhizoiden verankert, widerstehen diese **Tange** auch dem Wellenschlag starker Stürme.

## Profil durch ein temperates Feuchtbiotop



Aus: Strasburger, *Lehrbuch der Botanik*, 36. Aufl.  
© Spektrum Akademischer Verlag GmbH 2008

Abb. 13-31 Vegetationsprofil entlang der Verlandungszone eines eutrophen Sees in Mitteleuropa. (Im Folgenden nur Gattungsnamen, da häufig nur eine verbreitete Art, in der Reihenfolge abnehmender Wassertiefe und zunehmender Entfernung vom Wasser): 1 freie submerse Pflanzen wie *Utricularia*; 2 frei schwimmende Pflanzen wie *Lemna* (Wasserlinse), *Hydrocharis* (Froschbiss); 3 fest sitzende submerse Wasserpflanzen wie *Chara* (aufrecht wachsende Grünalge), *Myriophyllum* (Tausendblatt), *Elodea* (Wasserpest, ein Neophyt), *Hippuris* (Tannenwedel); 4 verankerte Schwimmblattpflanzen wie *Nymphaea* (Seerose), *Nuphar* (Teichrose), *Trapa* (Wassernuss, heute sehr selten), *Potamogeton* (Laichkraut); 5 Röhricht (alles Rhizompflanzen), am tiefsten *Schoenoplectus* (= *Scirpus*, Binse), seichter *Phragmites* (Schilf), besonders in eutrophen Gewässern *Typha* (Rohrkolben) und im Seichtwasser auf Schilffort *Sparganium* (Igelkolben); 6 Großseggengürtel, mit horstartigen *Carex* sp. und in moorigem Wasser *Menyanthes* (Bitter- oder Fieberklee, kein Klee!), *Potentilla palustris* u.a. Verlandungspflanzen, am Rand von Mooren wie *Sphagnum* (Torfmoose); 7 und 8 Ufergehölze und ufernaher ‚Bruchwald‘, der regelmäßig überflutet wird, mit *Salix*, *Alnus* und *Populus*; 9 im Wald an bzw. knapp über der Hochwassermarken treten zu den Bruchwaldelementen allmählich die üblichen Laubwaldelemente. Die Abbildung illustriert auch die Hauptsphären eines Biotops, wobei Pedosphäre und Biosphäre verschmelzen.



Aus: Strasburger, *Lehrbuch der Botanik*, 36. Aufl.  
© Spektrum Akademischer Verlag GmbH 2008

Abb. 13-30 Schema der Vegetationsabfolge am Mittellauf eines Flusses im Alpenvorland in Abhängigkeit von Wasserhöhe und Sedimentation (Anlandung). (Nach Moor aus Ellenberg 1958.)

Aufgrund ihrer Lebensweise unterscheidet man zwischen den frei im Wasser lebenden planktischen Organismen (Plankton) und den festsitzenden, benthisches lebenden (Benthos).

Zur Charakterisierung der Lebensräume wird zwischen der Freiwasserzone (Pelagial), der Bodenzzone (Benthal) und der Uferzone (Litoral) unterschieden.

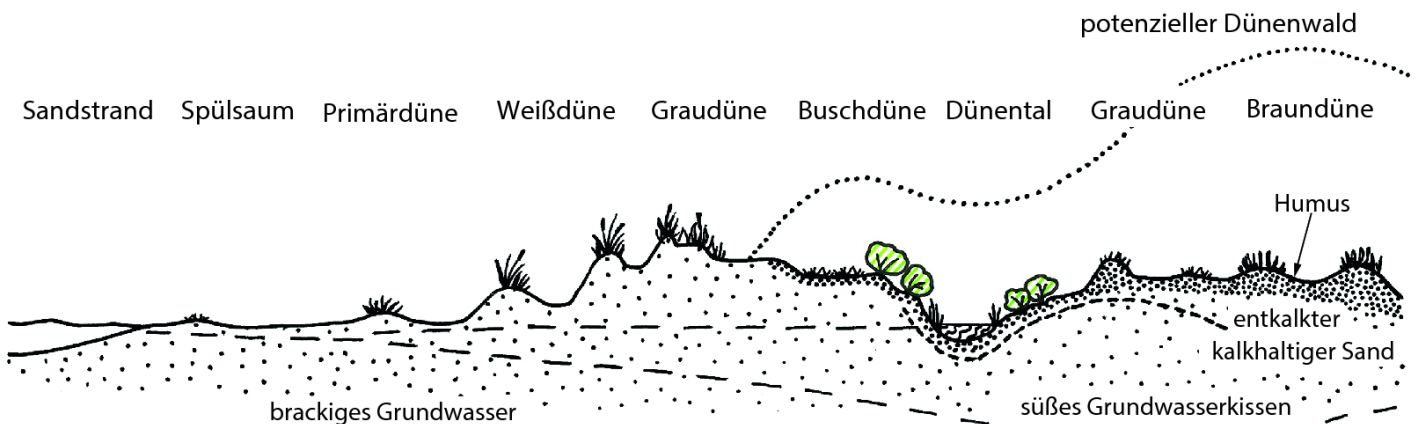
Nährstoffarme Gewässer heißen oligotroph, nährstoffreiche eutroph.

Die vom Tageslicht durchleuchtete, relativ warme und gut durchlüftete Oberflächenzone ist das Epilimnion, der darunter liegende, sauerstofflimitierte Bereich kalten Wassers ist das Hypolimnion. Wegen der großen Dichteunterschiede zwischen kaltem und warmem Wasser kommt es im Sommer (!) kaum zu einem Wasseraustausch zwischen oben und unten (kein ver-

tikaler Austausch). Die Grenze zwischen beiden Zonen ist daher durch einen drastischen Temperaturabfall (Sprungschicht) markiert. Die Schichtung ist für eutrophe Seen typisch, in oligotrophen ist sie nur schwach oder gar nicht vorhanden. Dazwischen wären die nur schwach eutrophen, teilweise geschichteten Seen anzusiedeln.

Algen, einschließlich der Blaualgen, machen den Hauptanteil der Primärproduzenten aquatischer Ökosysteme aus. Höhere Pflanzen sind meist auf das Litoral beschränkt, wobei eine markante, von der Wassertiefe abhängende Zonierung erkennbar ist (s. Abb. 58.1). Üblicherweise wird dabei zwischen Röhrichtgürtel, Schwimmblattgürtel und Gürtel der submers lebenden Wasserpflanzen unterschieden.

Die Algen des Pelagials (Phytoplankton) sind meist einzellig oder zu wenigzelligen Kolonien vereint.



Zonierung der Vegetation und Bodenentwicklung von Küstendünen in Abhängigkeit von der Entfernung zum Strand. (nach Ellenberg und Leuschner 2010)