

Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse
vom 23. Oktober 1975

Sonderabdruck aus dem Anzeiger der math.-naturw. Klasse der
Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Jahrgang 1975, Nr. 11

(Seite 194 bis 213)

Das korr. Mitglied Walter Larcher hat für die Aufnahme
in den Anzeiger eine von ihm verfaßte Arbeit übersandt:

„Pflanzenökologische Beobachtungen in der Pá-
ramostufe der venezolanischen Anden.“

1. Die Vegetation der Páramos.

Die Zone zwischen der Waldgrenze und der Ewigschnee-
grenze wird in den tropischen Anden „Páramo“, d. h. Ödland
genannt. Je nach Bewuchsdichte und Artenzusammensetzung
läßt sich die Páramostufe in eine untere und eine obere Stufe
gliedern. Die untere Páramostufe reicht in Venezuela von zirka
3300 *m* bis 4000 *m* Meereshöhe und weist eine ziemlich geschlossene
Pflanzendecke auf (*Espeletietum hypericosum*, Blattflächen-
index: 0,92; Vareschi 1951, 1953), in der oberen Páramostufe
von rund 4000 *m* bis etwas über 4500 *m* Meereshöhe ist die
Vegetation offen, und zwischen den Einzelpflanzen und Pflanzen-
gruppen bilden sich zum Teil ausgedehnte Fließerdeflächen
aus. Auf die Páramostufe, die in der Literatur meist als „alpine
Stufe“ angesprochen wird (Walter 1973), folgt eine schmale
subnivale Polsterpflanzen- und Horstgrasstufe (*Drabetum*
pamplonensis oder *Agrostis haenkeana*-Stufe, Blattflächenindex:
0,05; Vareschi 1953, 1956). Die obere Existenzgrenze für
Sproßpflanzen liegt zwischen 4700 und 4800 *m* Meereshöhe, in
den vergletscherten Ketten der Sierra Nevada von Mérida befin-
det sich übrigens auch die Kryptogamengrenze auf gleicher Höhe
(Vareschi 1956).

Floristisch, aber auch habituell und ökologisch, be-
stehen — neben gewissen Gemeinsamkeiten — beträchtliche

Unterschiede zwischen den Páramos und der alpinen Stufe der außertropischen Gebirge. Über die Artenvielfalt der venezolanischen Páramos geben die „Flora de los Páramos“ (Vareschi 1970) und andere Publikationen desselben Autors Auskunft (z. B. Vareschi 1951, 1953, 1956). Auffällig ist auch der viel größere Reichtum an Wuchsformen als in den Alpen (Übersicht bei Vareschi 1970; vgl. auch Troll 1960). In der *unteren Páramostufe* dominieren Schopfbäume und Kleinsträucher. Besonders bezeichnend für die venezolanischen Páramos sind die zwischen dem Äquator und etwa 10° nördlicher Breite endemischen Espeletien (Asteraceae), bis 1,5 m hohe Schopfbäume mit vielschichtigen Blattrossetten, die 51% des gesamten Assimilationsflächenareals der Pflanzendecke ausmachen. Unter den Kleinsträuchern ist *Hypericum laricifolium* die häufigste Art, daneben kommen viele andere Arten aus den Familien Rosaceae, Myrtaceae, Ericaceae, Valerianaceae, Polygalaceae, Melastomataceae, Scrophulariaceae und Asteraceae vor. Ungleich hohe Kleinsträucher wachsen nebeneinander, die Lücken dazwischen werden von Halbrosetten- und Rosettenpflanzen, Polsterpflanzen und Geophyten besiedelt. Hingegen vermißt man geschlossene Decken von Spaliersträuchern, wie sie z. B. für die Zwergstrauchheide der Alpen bezeichnend sind. In der *oberen Páramostufe* treten die Holzpflanzen zurück und Halbsträucher, Rosetten- und Polsterpflanzen spielen eine größere Rolle. Die Kryptogamenschicht besteht im Andeninneren hauptsächlich aus Flechten, auf den Außenflanken der Andenkette gegen die Llanos hin überwiegen Moose.

Auf ökologische Divergenzen und Konvergenzen zwischen tropischen und außertropischen Gebirgen zu achten und die Arbeitsmöglichkeiten für experimental-ökologische Forschungsvorhaben zu erkunden war das Ziel einer Studienfahrt durch die venezolanischen Anden im Oktober 1974 unter der Führung von Prof. Dr. Volkmar Vareschi. Auch an dieser Stelle möchte ich Volkmar Vareschi für sein freundschaftliches Entgegenkommen und für zahlreiche Anregungen herzlich danken; vieles in diesem Bericht geht auf seine Hinweise zurück oder ist gemeinsam Erfahrenes und Erarbeitetes.

2. Das Klima.

Das Klima der Páramostufe ist ein Tageszeitenklima mit ganzjährig niedrigen Durchschnittstemperaturen, also ein typisch tropisches Hochgebirgsklima (Tabelle 1). Infolge des stets hohen Sonnenstandes und der gleichbleibenden Tageslänge (12±1 Stunde) gibt es keine thermischen Jahreszeiten. Die einzige jahreszeitliche Periodizität im Klima der venezolanischen Páramos wird durch den regelmäßigen Wechsel zwischen einem regen- und nebel-

Tabelle 1.

Klimatische Faktoren in der Páramostufe der Anden und der alpinen Stufe der Zentralalpen. Nach Angaben bei Aulitzky (1961), Cernusca (1976 a, b), Ewel und Madriz (1968), Fliri (1975), Hader (1954), Lauscher (1949, 1964) Pannier (1969), Perrin (1970), Prutzer (1961), Smith (1974), Steinhauser et al. (1960), Turner (1961), Vareschi (1955, 1970), Walter und Medina (1969), Walter (1973), Winkler (1963) und eigenen Messungen.

Klimafaktor	Páramostufe	Alpine Stufe der Alpen
Größte Veränderlichkeit des Klimas	tageszeitlich	jahreszeitlich
Maximale Mittagsintensitäten der Globalstrahlung bei wolkenlosem Himmel während der Vegetationszeit	1,4—1,5 $cal. cm^{-2}.min^{-1}$	1,2—1,5 $cal. cm^{-2}.min^{-1}$
Summe der hellen Tagesstunden während der Vegetationszeit	zirka 4400 Std.	zirka 2200 Std.
Strahlungsabschwächung durch Bewölkung	zirka 70% in der Regenzeit zirka 30% in der Trockenzeit	zirka 60% in der Vegetationszeit zirka 50% im Jahresdurchschnitt
Lufttemperatur		
<i>Mittel</i>	um +4° C	um +6° C in der Vegetationszeit
<i>Tagesschwankung</i>	um 3° C in der Regenzeit um 12° C in der Trockenzeit	um 7° C in der Vegetationszeit
<i>Jahresschwankung der Monatsmittel</i>	unter 3° C	15° bis 18° C
<i>Fröste</i>	—5° bis —8° C episodisch	bis —7° C (Mai: —12°) episodisch in der Vegetationszeit bis —35° C periodisch im Winter
Temperatur von Sproßpflanzen		
<i>Blätter</i>	zwischen —8° und +40° C (maximal ?)	in der Vegetationszeit zwischen —7° und +40° C (maximal um 50° C)
<i>Wurzelraum (10 cm Tiefe)</i>	um +5° C	in der Vegetationszeit um 11° C

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Klimafaktor	Páramostufe	Alpine Stufe der Alpen
Potentielle Verdunstung <i>Strahlungstag</i> <i>Durchschnitt</i>	4,0 mm.d ⁻¹ 2,3 mm.d ⁻¹ (Regenzeit)	3,5—4,5 mm.d ⁻¹ 2,2—2,5 mm.d ⁻¹ (August)
Niederschläge <i>Jahressumme</i> <i>Periodizität</i>	700 bis 800 mm (1000 mm) Regenzeit April—Oktober Trockenzeit November—März fehlt	800—2000 mm etwa 60% im Sommer (Herbst und Spätwinter niederschlagsarm) bis zu 200 Tage
<i>Schneedecke</i>		
Wind	regelmäßig und stark	regelmäßig und stark

reichen Halbjahr (April bis Oktober) und einem niederschlags- und bewölkungsarmen Halbjahr hervorgerufen.

Das Jahresmittel der *Lufttemperatur* beträgt am Unterrand der Páramostufe in 3500 m Meereshöhe etwa + 6°C, an der Obergrenze in 4500 m Meereshöhe etwa + 1°C (Tabelle 2). Für pflanzenökologische Fragestellungen dürfen diese Temperaturmittel nicht mit dem Jahresmittel der Lufttemperatur in der alpinen Stufe der Alpen verglichen werden, weil dort die wärmebedürftigen Lebensfunktionen wie Kohlenstoffwerb, Biosynthesen und Wachstum nur während der Sommermonate in ausreichender Intensität ablaufen und die kalte Jahreszeit im Zustand der Winterruhe überdauert wird. Für einen Vergleich eignet sich daher nur die Mitteltemperatur der vegetationsgünstigen Zeit. In der alpinen Stufe beträgt diese je nach Ortslage und Meereshöhe 4° bis 7° C, das sind etwas höhere Temperaturen als die Jahresmitteltemperaturen in der Páramostufe. Offenbar benötigen Pflanzen außertropischer Gebirge etwas mehr Wärme für ihr Gedeihen, weil sie ihre Stoffproduktion und ihre Wachstumstätigkeit auf einen kurzen Zeitraum zusammendrängen müssen und nicht, wie die Pflanzen äquatorialer Gebirge, ganzjährig aktiv sein können. Im übrigen ist für die Erfüllung des Wärmebedarfs der Gebirgspflanzen von großer Bedeutung, daß sich die Pflanzendecke und die obersten Dezimeter des Bodens stärker erwärmen als die Luft. Bei bedecktem Himmel gleicht sich zwar die *Pflanzentemperatur* der Lufttemperatur an, bei Einstrahlung jedoch werden Vegetation und bodennahe Luftschicht viel wärmer als die Luft oberhalb der Pflanzendecke. Rosetten- und Polsterpflanzen der alpinen und nivalen Stufe der Alpen und der nordamerikanischen Gebirge erreichen an Schönwettertagen regelmäßig 10° bis 15° höhere, aufrecht wachsende Kräuter und Zwergsträucher etwa 5° C höhere Temperaturen als die Luft in ihrer Umgebung (Salisbury und Spomer 1964, Moser 1973, 1975, Cernusca 1976 a, b). Im Jahresdurchschnitt liegt die Bestandestemperatur alpiner Zwergstrauchgesellschaften 0,5 bis 1,2° über dem Jahresmittel der Lufttemperatur (Cernusca 1976 a). Dem Boden eng anliegende Pflanzen sind also im Gebirge bei eindrigeren Lufttemperaturen thermisch begünstigt. Auch der Boden erwärmt sich in seinen oberen Horizonten ausgiebig; so ist in den Páramos die durchschnittliche Temperatur im durchwurzelten Bereich des Bodens etwa 2 Grad höher als das Mittel der Lufttemperatur (Walter 1973), was für das Wurzelwachstum, die Mineralstoff- und die Wasseraufnahme von Vorteil ist. Verglichen mit der viel ausgiebigeren sommerlichen Bodenerwärmung

Tabelle 2.

Temperaturen oberhalb der Waldgrenze in den Alpen und den venezolanischen Anden. Nach Angaben bei Aulitzky (1961), Cernusca (1976 a), Fliri (1975), Larcher et al (1975), Mathys (1974), Pannier (1969), Schüepp (1959/1960), Steinhauser et al (1960), Vareschi (1970), Walter und Medina (1969), Walter (1973) und Winkler (1963).

Höhenstufe	Meereshöhe	Dauer der Vegetationszeit (Monate)	Durchschnittliche Lufttemperatur		Durchschnittliche Bodentemperatur während der Vegetationszeit
			Vegetationszeit	Jahr	
Obergrenze des Baumwuchses					
Anden (<i>Waldbäume</i>)	3300 m	12	um +8° C	um +8° C	um +8° C
(<i>Polylepis</i>)	4200 m	12	um +2° C	um +2° C	um +2° C
Alpen (<i>Pinus cembra</i>)	2300 m	4—5	+8° C bis +9° C	+2° C bis +3° C	um +10° C
Alpine Stufe					
Anden (<i>Paramo</i>)	3500—4500 m	12	+1° C bis +6° C	+1° C bis +6° C	+3° C bis +7° C
Alpen (<i>Zwergstrauchgürtel und alpiner Rasen</i>)	2000—2500 m	3—5	+4° C bis +7° C	—2° C bis +2° C	+10° C bis +12° C
Subnivale Stufe					
Anden	4500—4800 m	12	—1° bis 0° C	—1° C bis 0° C	+1° C bis 0° C
Alpen	2500—3000 m	2—3	+3° C bis +4° C	—5° C bis —2° C	?
Phanerogamenobergrenze					
Anden	um 4800 m	12	—1° C	—1° C	um 0° C
Alpen	um 3500 m	1—2	—1,5° C bis +1° C	—8° C bis —6° C	um 0° C (Juli: +0,5° C)

in der alpinen Stufe außertropischer Gebirge ist dieser Wärmegewinn jedoch bescheiden. Kalte Böden mögen daher in tropischen Gebieten als Grenzfaktor für die Höhenverbreitung der Sproßpflanzen von ausschlaggebender Bedeutung sein (Walter 1973). Darüber, sowie über das Mikroklima in der Pflanzendecke und im Boden tropischer Gebirge liegt leider immer noch zu wenig Beobachtungsmaterial vor.

Besonders bezeichnend für das *Temperaturklima* tropischer Gebirge ist kurzfristige *Wechselhaftigkeit*: In der Páramostufe schwankt die Lufttemperatur (und natürlich noch mehr die Pflanzentemperatur und die Bodenoberflächentemperatur) tageszeitlich und witterungsabhängig viel stärker als die Tagesmitteltemperatur im Laufe des Jahres. Es kommt vor, daß der wärmste und der kälteste Tag des Jahres in denselben Monat oder gar in dieselbe Woche fallen (Walter und Medina 1969, Perrin 1970). Da in der Trockenzeit Einstrahlung und Ausstrahlung besonders wirksam sind, treten um diese Zeit größere Tagesamplituden der Temperatur auf als in der Regenzeit. Zu jeder Zeit des Jahres kommen in der Páramostufe *Fröste* bis -5°C vor; im bewölkungsarmen Halbjahr sind Fröste häufiger, außerdem werden dann tiefere Temperaturen (bis -8°C) erreicht.

Bezeichnend für die tropischen Gebirge ist ferner das Fehlen einer jahreszeitlich bedingten *Schneedecke*. Zwar fällt auch in den äquatorialen Hochanden zuweilen Schnee, dieser bleibt aber im Bereich der Páramostufe nicht liegen, sondern schmilzt innerhalb weniger Stunden ab. Daher findet man in den Páramos nicht den aus den Alpen vertrauten Vegetationswechsel zwischen schnee-armen Windkanten und Tiefschneemulden. Alle Wuchsformen und Wuchshöhen kommen unmittelbar nebeneinander vor, was nur möglich ist, wenn die Pflanzendecke nicht durch die Schneehöhe nivelliert wird. In den Alpen hingegen begrenzt die Höhe der Winterschneedecke in der Regel die Wuchshöhe der Pflanzen, was besonders in der Gleichmäßigkeit der Bestandeshöhe alpiner Zwergstrauchheiden zum Ausdruck kommt; über die Schneedecke hinausragende Triebspitzen erfrieren oder vertrocknen im Winter regelmäßig.

Neben diesen Unterschieden gibt es aber auch eine Reihe von *Gemeinsamkeiten im Klima der tropischen Anden und der Alpen* (siehe Tabelle 1 und 2): Mit zunehmender Meereshöhe wird die Einstrahlung an Klartagen stärker, die Häufigkeit und Heftigkeit des Windes nimmt zu, und das Evaporationsvermögen der Luft an Klartagen wird größer. An sonnigen Tagen während der Trockenzeit maß Vareschi (1955) in der Páramostufe des Naiguatá

(Cordillera de la Costa) Evaporationsraten, die nicht viel niedriger als die in der heißen Savanne gemessenen Werte waren ($4,0 \text{ mm.d}^{-1}$ gegenüber $4,3 \text{ mm.d}^{-1}$). Gemeinsam ist den tropischen und außertropischen Gebirgen auch der Temperaturrückgang mit zunehmender Höhe. Für die venezolanischen Anden oberhalb der Waldgrenze werden Temperaturgradienten von $-0,57^\circ$ bis $-0,61^\circ \text{ C pro } 100 \text{ m}$ Anstieg angegeben (Roehl 1952, Walter 1973), in den Alpen beträgt der Gradient $-0,51^\circ$ bis $-0,59^\circ \text{ C pro } 100 \text{ m}$ (Steinhauser et al. 1960).

3. Temperatur und Stoffproduktion bei tropischen Gebirgspflanzen.

Der Temperaturrückgang mit der Meereshöhe wirkt sich auf die Pflanzen tropischer und außertropischer Gebirge in ungleicher Weise aus. In den Tropen hängen Stoffwechselaktivität, Wachstum und Entwicklung einer Pflanze direkt von der in ihrem Verbreitungsbereich herrschenden Durchschnittstemperatur ab. In außertropischen Gebirgen bewirkt der Temperaturrückgang mit zunehmender Meereshöhe nicht nur ein geringeres Wärmeangebot während der Vegetationsperiode, sondern darüber hinaus eine Verkürzung der Vegetationsdauer; die mit größerer Meereshöhe geringere Zuwachsleistung der Alpenpflanzen ist daher weniger einer ungenügenden Temperaturanpassung der Photosynthese als vielmehr der Einengung des Produktionszeitraumes zuzuschreiben. Bei tropischen Gebirgspflanzen hingegen sind für den Kohlenstoffwerb und den Stoffzuwachs das (ganzjährig ziemlich gleichbleibende) Wärmeangebot am Standort und die Perfektion der Leistungsanpassung von Photosynthese und Atmung an das örtliche Temperaturklima ausschlaggebend. Tropische Gebirgspflanzen sind daher besonders geeignete Objekte für die vergleichende Untersuchung von Temperatureffekten auf Stoffwechsel und Entwicklung und von Temperaturanpassungen. Ohne die notwendige Ausrüstung und in der kurzen verfügbaren Zeit waren mir solche Messungen während meines Aufenthalts in den Páramos nicht möglich; es wurde aber versucht, durch stichprobenhafte Laboratoriumsbestimmungen des CO_2 -Gaswechsels der Flechte *Cora pavonia* aus verschiedenen Höhenlagen Hinweise auf stoffwechselökologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Ausprägungstypen zu erhalten (Larcher, Huber und Vareschi 1976).

Die ausschließlich in den Tropen verbreitete Basidiolichene *Cora pavonia* ist im Bereich der venezolanischen Anden in Meeres-

höhen um 3500 m besonders üppig ausgebildet. Mit zunehmender, aber auch mit abnehmender Meereshöhe gedeihen die Pflanzen schlechter, bei etwa 4300 m findet *Cora pavonia* ihre obere Verbreitungsgrenze, bei etwa 1000 m in Waldlichtungen ihre untere Grenze. Die Größenabnahme der Thalli zu den vertikalen Verbreitungsgrenzen hin läßt auf eine Verschlechterung der Produktionsbedingungen schließen. Das obere Wachstumspessimum mag auf eine kältebedingte Verringerung der photosynthetischen Kohlenstoffaufnahme zurückzuführen sein; Kärenlampi et al. (1973) haben eine direkte Beziehung zwischen Photosynthesertrag und Zuwachs bei Flechten nachgewiesen. In Tieflagen mag vor allem Wassermangel produktionsbegrenzend sein. Wenigstens mitbeteiligt am Zustandekommen eines unteren Pessimums könnte aber auch ein ungünstiges Verhältnis zwischen photosynthetischer Kohlenstoffbindung und dem Kohlenstoffverbrauch für die wesentlich stärkere Atmung bei den dort höheren Durchschnittstemperaturen sein. Die CO₂-Gaswechselanalysen haben nun ergeben, daß Thalli vom Optimalstandort eine höhere Nettphotosyntheserate aufweisen als Exemplare der Tieflagenform; bei den sehr kleinen Proben von der oberen Verbreitungsgrenze war die Nettphotosynthese so gering, daß keine verlässlichen Meßwerte zu gewinnen waren. Weitere Hinweise erbrachten die Atmungsbestimmungen (Abb. 1): Die Proben aus der Páramostufe verhielten sich ähnlich wie Pflanzen der gemäßigten Klimazone mit guter Anpassung der Atmung an niedrige Temperaturen. Die Tieflagenform aus der Bergwaldstufe zeigte dagegen das typische Atmungsverhalten von Tropenpflanzen mit starkem Intensitätsabfall bei Temperaturen unter 10 bis 15 ° C; bei der höheren Durchschnittstemperatur ihres Wuchsplatzes (+ 17 ° C) veratmet sie aber doppelt soviel Assimilat zur Aufrechterhaltung ihres Stoffwechsels wie die Flechten der Páramostufe. Die Befunde unterstützen somit die Arbeitshypothese, daß Stoffproduktion und Wachstum von *Cora pavonia* gegen wärmere Tieflagen hin durch zu großen respiratorischen Stoffverbrauch, am oberen Pessimum hingegen infolge unzureichender Wärme für Biosynthesen zum Erliegen kommen.

4. Kälteresistenz von Páramopflanzen.

Die Höhenverbreitung der Pflanzen im Gebirge ist nicht nur durch ungünstige Produktionsbedingungen begrenzt, sondern außerdem noch durch Frost, Hitze, Dürre und mechanische Beanspruchungen, wie Wind, Schneedruck und Bodenbewegung.

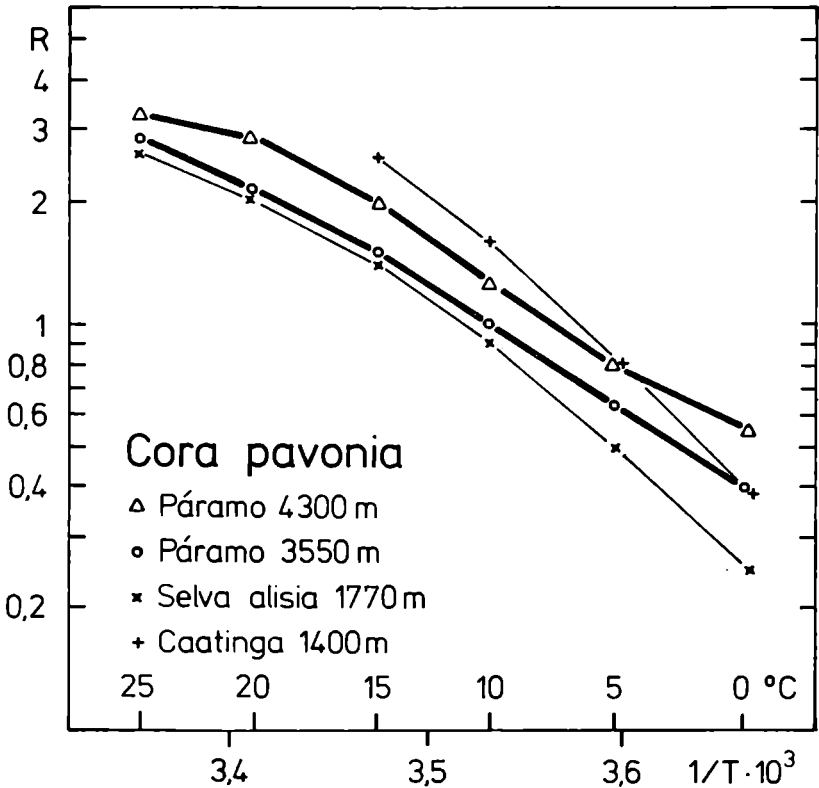


Abb. 1: Arrhenius-Diagramm der Temperaturabhängigkeit der Atmung von *Cora pavonia* aus verschiedenen Meereshöhen. Ordinate: Atmungsintensität R in mg CO₂ · g⁻¹ · TG · h⁻¹; Abszisse: Temperatur in °C (obere Skala) und Reziprokwert der absoluten Temperatur (°K, untere Skala). *Cora* aus Tieflagen zeigt das typische Atmungsverhalten wärmebedürftiger Pflanzen mit starkem Atmungsabfall unter 10° bis 15° C und hohem Bedarf an Aktivierungsenergie bei niedrigen Temperaturen, Exemplare aus der Páramostufe halten dagegen einen gleichmäßigen Atmungsanstieg über den weiten Temperaturbereich von 0° bis 20° C aufrecht. Aus Larcher, Huber und Vareschi (1976); die Werte für *Cora* aus 1400 m MH wurden aus Lange (1965) übernommen.

Eine Gefährdung durch tiefe Temperaturen ist in tropischen Gebirgen episodisch während des ganzen Jahres möglich (Troll 1961, Van Steenis 1968, Walter 1973), die Pflanzen werden also stets in einem stoffwechsel- und entwicklungsaktiven Zustand vom Frost getroffen. In diesem Zustand können sie Eisbildung im Gewebe nicht überleben; sie bleiben nur dann schadenfrei, wenn sie durch Vorkehrungen geschützt sind, die das Gefrieren der Gewebe verzögern oder verhindern. Solche Vorkehrungen sind Abschirmung vor ausstrahlungsbedingter Abkühlung, gute Unterkühlbarkeit und ein herabgesetzter Gefrierpunkt der gefährdeten Gewebe. Alle drei Mechanismen sind bei Páramopflanzen gut ausgebildet.

Ein vortreffliches Beispiel für die Wirksamkeit isolierender Einrichtungen bieten die *Espeletia*-Arten wie überhaupt alle Schopfbäume tropischer Gebirge (Hedberg 1973, Smith 1974). Die empfindlichen Leitbündel in den Sproßachsen sind durch dicke Schichten abgestorbener Blätter abgedeckt und die lebenden Blätter krümmen sich während der Nacht in einer nyctinastischen Bewegung schützend über den empfindlichen Vegetationsscheitel, sodaß dieser auch in Frostnächten sich nicht unter 0°C abkühlt. *Espeletia*-Blätter sind stundenlang unterkühlbar, was möglicherweise auch durch den dichten, wasserundurchlässigen Haarfilz begünstigt wird (vgl. Ullrich 1943). Der Gewebegefrierpunkt liegt sehr tief: Nach Messungen von J. Wagner an lebend nach Innsbruck mitgebrachten mehrjährigen Jungpflanzen von *Espeletia semiglobulata* aus 4300 m Meereshöhe, die hier bei Kurztagbedingungen entsprechend den Standorttemperaturen auf 5 bis 8°C konditioniert waren, gefrieren die Blätter erst zwischen -9° und -11°C . Der Gefrierpunkt der Blätter von *Eryngium humboldtii* aus 2800 bis 3000 m Meereshöhe liegt bei -7 bis -8°C , der Gefrierpunkt der Blätter von *Polylepis sericea*, die als Krummholz zwar bis 4200 m steigt, dort jedoch nur in geschützten Hang- und Muldenlagen anzutreffen ist, bei -4° bis -7°C . Der Frostschutz durch Isolation, Unterkühlung und Gefrierpunktdepression reicht also völlig aus, um erwachsene Pflanzen vor Schaden durch die tiefsten in der Páramostufe gemessenen Temperaturen abzusichern. Offen bleibt die Frage nach der Gefährdung und der Resistenz von Keimlingen und Jungpflanzen, die nahe der Bodenoberfläche größerer Abkühlung ausgesetzt sind als die erwachsenen Pflanzen. Hierzu wären Beobachtungen und Temperaturmessungen am Standort sowie Resistenzbestimmungen an Keimlingen dringend nötig.

Die Páramopflanzen sind nicht nur ausreichend vor dem Erfrieren geschützt, auch ihr Betriebsstoffwechsel wird durch Kälte nicht ernstlich aus dem Gleichgewicht gebracht. Im Gegensatz zu den verkühlungsempfindlichen Pflanzen des tropischen Tieflandes erleiden die untersuchten Páramopflanzen bei niedrigen Temperaturen keine oder wenigstens keine schwerwiegenden Funktionsstörungen. Solange die Blätter nicht gefrieren, ist Nettphotosynthese nachweisbar: bei *Eryngium humboldtii* und *Polylepis sericea* bis -6°C , bei *Espeletia semiglobulata* bis -8°C .

5. „Xeromorphie“ bei Gebirgspflanzen.

So sehr sich die Páramoflora von der Alpenflora unterscheidet, so begegnet man doch immer wieder morphologischen Konvergenzen, die auch eine weitgehende Übereinstimmung im ökologischen Verhalten vermuten lassen. Beispiele hierfür ließen sich in Menge anführen, wie etwa *Gnaphalium purpureum*, das unserer *Antennaria dioeca* sehr ähnlich sieht und ebenso wie diese xerotherme Standorte besiedelt, oder *Echeveria venezuelensis*, die in den Páramos unsere *Sempervivum*-Arten vertritt. Eine gewisse, allerdings schon weniger strenge Ähnlichkeit im Habitus und in den Standortsansprüchen besteht zwischen dem Zwergstrauch *Hypericum laricifolium* und der alpinen Ausprägungsform von *Calluna vulgaris*. Vor allem aber gibt es Kleinsträucher und Zwergsträucherausden verschiedensten Familien mit schuppenförmigen oder nadelförmigen, jedenfalls kleinen und derben Blättern ähnlich wie die immergrünen Ericaceen unserer Zwergstrauchheiden: so z. B. gleichen die Blätter der Asteracee *Hinterhubera imbricata* im Querschnitt völlig jenen von *Loiseleuria procumbens* (Roth 1974). Zahlreiche Arten sind dicht behaart. Alle diese Merkmale sind früher unter dem Begriff „Xeromorphie“ zusammengefaßt und als Anpassungen an Wassermangel oder aber mangelhafte Stickstoffversorgung aufgefaßt worden (zur „Xeromorphie“ der Páramopflanzen: Goebel 1893, Mägdefrau 1960). Nun ist in der Páramostufe auch in der regenarmen Zeit — v. a. wegen der niedrigen Temperaturen — nicht damit zu rechnen, daß die Pflanzen ernstlich unter Wassermangel leiden (Ewel und Madriz 1968, Walter 1973); dies wäre ein Grund mehr, jeglichen Zusammenhang zwischen „xeromorphen“ Strukturen und Wassermangel auszuschließen. Das Xeromorphieproblem ist allerdings bisher immer nur mit der Wasserversorgtheit der Pflanzen in Beziehung gebracht worden. Aus dieser Sicht läßt sich tatsächlich eine generelle Lösung des Problems

nicht finden. Die auffallende Häufigkeit derartiger Merkmale bei Gebirgspflanzen sowohl der tropischen Anden wie auch der Alpen gibt Anlaß, andere Zusammenhänge zu suchen. In den Alpen neigt man dazu, eine Beanspruchung des Wasserhaushaltes von Gebirgspflanzen im Zusammenhang mit gefrorenem Boden zu sehen. In den Páramos gefriert der Boden in Wurzeltiefe, wenn überhaupt, niemals so lange, daß Frosttrocknis bei Sproßpflanzen auftreten könnte. Untertags erwärmen sich die obersten Bodenschichten jedenfalls so schnell und so ausgiebig, daß die Pflanzen früh genug zu Wasser kommen, sofern der Boden nicht infolge längeren Niederschlagsmangels trocken ist. Eher ist an unmittelbare Wirkungen der *geringen Wasserdampfspannung der Luft* auf den Wasserhaushalt und den Öffnungszustand der Stomata zu denken. Eine direkte Reaktion der Spaltapparate auf Luftfeuchteänderungen haben Lange et al (1971) nachgewiesen. Die Stomataweite wird durch das Zusammenwirken und Alternieren von wenigstens drei Regelsystemen eingestellt, für die die CO_2 -Konzentration (und das Licht), die Luftfeuchtigkeit und der Wasserzustand der Pflanze Istwert-Melder sind. Der Sollwert für die einzelnen Regelkreise ist je nach Art und Entwicklungszustand verschieden. Bei Untersuchungen in der alpinen Zwergstrauchheide hat Ch. Körner festgestellt, daß trockene Luft, die durch den Wind an die Blattoberfläche (eigentlich: an die Spaltapparate) herangetragen wird, in weitem Rahmen unabhängig von der Saugspannung der Pflanze eine drastische Verengung der Spaltöffnungsweite bewirkt. Verschiedene Pflanzenarten sprechen ungleich schnell und stark auf Bewindung mit trockener Luft an. Jede Vergrößerung des Grenzschichtwiderstandes der Blätter, sei es durch Behaarung, Dichtblättrigkeit oder Rinnenblättrigkeit schirmt die Spaltapparate vor der Schockwirkung der trockenen Luft und des Windes ab und führt zu einem flacheren Konzentrationsgefälle des Wasserdampfs zwischen Blatt und umgebender Luft. Ähnlich wirken Polsterbildung und Spalierwuchs (Cernusca 1976 b). Möglicherweise besteht der ökologische Vorteil „xeromorpher“ Strukturen bei Gebirgspflanzen in der Abpufferung des auf Luftfeuchteschwankungen sonst zu empfindlich ansprechenden Regelsystems der Spaltapparate, wodurch der stomatäre Diffusionswiderstand für H_2O und CO_2 auf mittlerer Höhe gehalten werden kann.

6. Zur Ökologie der Espeletien.

Jedem Besucher der Páramos drängt sich die Frage auf, wie Schopfbäume in einem ausgesprochen alpinen Milieu bei

niedrigen Durchschnittstemperaturen und häufigen Ausstrahlungsfrösten gedeihen können. Tatsächlich haben Messungen und Berechnungen ergeben, daß Espeletien und andere Rosettenbäume tropischer Gebirge außerordentlich langsam wachsen (Trautner 1958, Hedberg 1969, Vareschi 1970). Es lohnt sich also, Überlegungen über die Lebensbedingungen, insbesondere über den Wärmegenuß dieser eindrucksvollen Pflanzengestalten anzustellen. Daß in tropischen Gebirgen Großformen mit ausladenden Blättern vorkommen können, ist zweifellos auf das Fehlen einer bleibenden Schneedecke zurückzuführen. In den Alpen würde allein schon das Gewicht der Schneeaufgabe die Existenz von Großrosetten ausschließen. Die dominierende Rolle, die die Espeletien in der Páramoregion spielen, ist ein Hinweis darauf, daß diese Wuchsform dort nicht nur *nicht nachteilhaft* ist sondern wahrscheinlich ökologische *Vorteile* aufweist.

Auf einen Vorteil im Zusammenhang mit dem Frostwechselklima — die Abschirmung des Vegetationsscheitels durch die nyctinastische Einwärtsbewegung der Blätter — wurde bereits hingewiesen. Da es sich dabei um eine Wachstumsbewegung handelt, werden die Blätter dauernd länger, womit vielleicht die vom Standpunkt der Wärmeabstrahlung ungünstige Zungenform der Blätter zusammenhängt. Ob und wie weitgehend die helle, wollig dichte oder metallisch glänzende Behaarung der *Espeletia*-blätter den Wärmehaushalt des Mesophylls beeinflusst, müßte noch geprüft werden.

Bei starker Einstrahlung ist die Basis des Rosettentrichters mit dem Vegetationsscheitel und den Blütenknospen fühlbar wärmer als die schräg bis steil abstehenden Blätter (Abb. 2). Der Temperaturunterschied kann 5° bis 10° C betragen, es tritt also im Inneren des Blattschopfes ein ähnlicher Überwärmungseffekt auf wie in bodenanliegenden Rosettenpflanzen. Für die Teilungstätigkeit der Meristeme und das Streckungswachstum ist die Überwärmung der Trichterbasis günstig, Blütenansatz und Blütenbildung sind dadurch auch bei den niedrigen Durchschnittstemperaturen in der Páramostufe möglich (Smith 1974). In den Blättern hingegen überschreitet auch bei stärkster Einstrahlung die Temperatur nicht den für die Photosynthese günstigen Bereich, der in der Regel bei niedrigeren Temperaturen liegt als das Temperaturoptimum für Wachstumsvorgänge. Die Temperaturspanne für den photosynthetischen Kohlenstoffwerb reicht von -8° C bis rund 42° C; zwischen -9° C und $+45^{\circ}$ C bleiben die Blätter sicher ungeschädigt. Diese

Espeletia schultzei Mucubají 3670 m
 $1,4-1,5 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ 12-13h Luft: 14-16°C

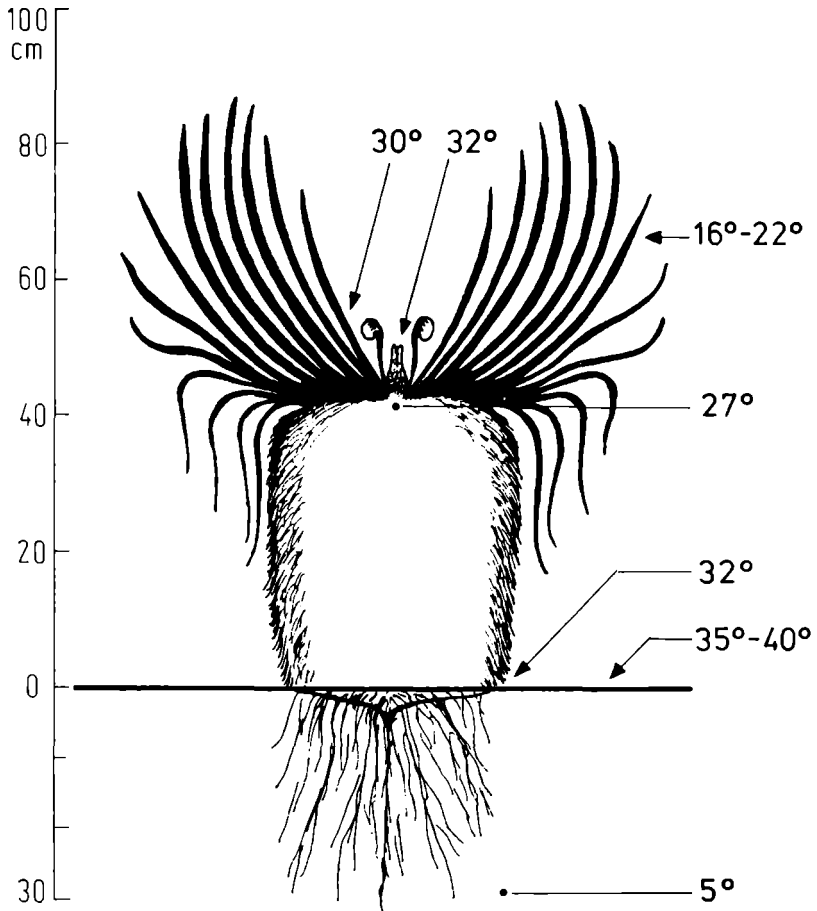


Abb. 2: Temperaturverteilung in *Espeletia schultzei* bei zenitalem Sonnenstand und klarem Himmel. Die halbmeterlangen, weißfilzig behaarten, stark reflektierenden Blätter des Schopfballes umgeben wie ein Parabolspiegel den Vegetationsscheitel und die wärmebedürftigen Blütenanlagen. Am Grunde des Rosettentrichters findet man die höchsten Temperaturen, die dicht gestellten und steil aufgerichteten Blätter erwärmen sich weniger stark und erreichen dadurch eine günstige Arbeitstemperatur für Photosynthese und Atmung. Nach Angaben bei Pannier (1969), Smith (1974) und eigenen Messungen

Grenzen bieten auch jungen Pflanzen ohne Stamm, die nachts keinen wirksamen Knospenschutz erzielen und deren Blätter sich tagsüber in Bodennähe stärker erhitzen als die erwachsenen Pflanzen, eine ausreichende Sicherheitsspanne. Wie empfindlich Keimlinge gegen Kälte und Hitze sind, ist indessen nicht bekannt; vielleicht ist an der beachtlichen Ausfallrate (nur 7 von 278 Espeletienkeimlingen überlebend; Pannier 1969) eine übergroße Temperaturbelastung und/oder Temperaturempfindlichkeit dieser Entwicklungsstadien mitbeteiligt.

7. Klimastreß in tropischen Gebirgen und evolutive Adaptation.

Es gilt heute als gesichert, daß die Entwicklung der Gefäßpflanzen unter feuchttropischen Klimabedingungen ihren Ausgang genommen und durch Ausstrahlungen über subtropische Gebiete mit Regen- und Trockenzeiten in die gemäßigte Zone geführt hat (Takhtajan 1973). Auf dem Weg über die wechselfeuchten Subtropen in höhere Breiten waren die Pflanzen zunehmender Gefährdung zunächst durch Dürre, später durch strengen Frost ausgesetzt. Nur voradaptierte Tropenpflanzen hatten Aussicht, in Gebiete mit zunehmendem Klimastreß einzudringen. Die erste Möglichkeit zu einer Adaptation an niedrige Betriebstemperaturen, ausladende Temperaturschwankungen, Frost, Wind und Lufttrockenheit boten tropische Gebirge, die zugleich als Selektionsfilter auf gute Anpassungsfähigkeit wirkten (Hedberg 1973, Billings 1974).

Der Erwerb von *Frostresistenz* hatte zur Voraussetzung, daß die bei Tropenpflanzen zunächst kältelabile Enzymausstattung gegen niedrige Temperaturen unempfindlich wurde. Dies könnte beim Vordringen in noch frostsichere Höhenstufen mit starker tageszeitlicher Temperaturschwankung geschehen sein. Der nächste Schritt mußte zu einer Absenkung des Gewebegefrierpunktes führen, sodaß milde episodische Fröste ungeschädigt überstanden werden konnten. Dies ist bei Pflanzen tropischer Hochgebirge auch der Fall. Soweit aus den wenigen verfügbaren Informationen zu ersehen ist, scheint der Gewebegefrierpunkt umso tiefer zu liegen, je höhere Gebirgsregionen die Pflanze besiedelt (Ashton 1958). Es wäre lohnend und für die Evolutionsforschung von größtem Wert, in der Páramostufe den Gewebegefrierpunkt an einer Artenreihe mit zunehmender Höhenverbreitung festzustellen. Pflanzen, die Temperaturen um -5° bis -10° C überleben, sind fähig die Subtropen und Küsten-

gebiete der gemäßigten Zone, z. B. das Mediterrangebiet, zu besiedeln (Larcher 1970, 1971). Widerstandsfähigkeit gegen sehr tiefe Temperaturen, wie sie in mittleren und hohen geographischen Breiten im Winter vorkommen, erwerben die Pflanzen erst durch feinstrukturelle Veränderungen im Protoplasma, die sich aber nur entwickeln können, wenn die Pflanzen in einen Ruhezustand übergegangen sind. Für die Ausbildung hoher Frosthärte mußte daher den Pflanzen noch eine Entwicklungsrhythmik einprogrammiert worden sein, was in der Evolution wahrscheinlich erstmals bei der Ausstrahlung in Gebiete mit periodischen Dürrezeiten erfolgte.

Auch für die Evolution von *Dürresistenz* mögen die Klimabedingungen tropischer Hochgebirge Voradaptierungen gesetzt haben. Unter dem Einfluß der gesteigerten Verdunstungsbeanspruchung in größerer Meereshöhe könnten jene Xeromorphosen entstanden sein, die kurzdauernde Beanspruchungen des Wasserhaushalts abzupuffern vermögen und den Pflanzen ein Vordringen in Gebiete mit trockener Luft und Dürrezeiten möglich machen. Daß tropische Gebirgspflanzen in besonderem Maße zu morphologischen Anpassungen an geänderte Umweltbedingungen befähigt sind, hat Pannier (1969) in Kulturversuchen nachgewiesen.

Zusammenfassung

Ausgehend vom Vergleich des Klimas der Páramostufe der venezolanischen Anden mit jenem der Zwergstrauchheiden und der alpinen Rasenstufe der Zentralalpen werden ökologische Besonderheiten der Páramovegetation an Beispielen aufgezeigt und untersuchungsbedürftige Probleme angeschnitten. Da thermische Jahreszeiten fehlen, müssen Kohlenstoffwerb und Betriebsstoffwechsel tropischer Hochgebirgspflanzen auf durchschnittlich niedrige Temperaturen und große tageszeitliche Temperaturschwankungen eingestellt sein. Im besonderen wird das Problem der Wärmeversorgung von Schopfbäumen der Gattung *Espeletia* behandelt. An das ganzjährige Frostwechselklima in größeren Höhen sind Páramopflanzen durch einen niedrigen Gewebegefrierpunkt und Einrichtungen zur Abkühlungsverzögerung angepaßt. Die bei Pflanzen tropischer und außertropischer Gebirge häufigen „xeromorphen“ Merkmale werden als Einrichtungen zur Abpufferung kurzzeitiger Schwankungen der Verdunstungsbelastung bei Wind aufgefaßt. Zum Abschluß

werden Gedanken über die Bedeutung klimatischer Streßwirkungen in tropischen Gebirgen für die Evolution der Pflanzen zur Diskussion gestellt.

Die Gaswechsellmessungen an *Cora pavonia* wurden von Frieda Huber ausgeführt, die Bestimmungen der Temperaturresistenz und der Temperaturgrenzen der Photosyntheseleistung von Johanna Wagner. Für Vorversuche stellte über Vermittlung durch Prof. Dr. K. Mägdefrau Herr Gartenamtmann A. Feßler (Botanischer Garten Tübingen) Pflanzen von *Eryngium humboldtii* zur Verfügung. Ihnen allen danke ich herzlich für ihre Hilfe.

Abstract

Based upon a comparison of the climate of the Páramo zone in the Venezuelan Andes with that of the dwarf shrub heath and of the alpine mat zone in the European Central Alps, ecological peculiarities of the Páramo vegetation are pointed out. As there are no thermic seasons in the Páramo zone, tropical high mountain plants have to adapt their photosynthesis and metabolism to low average temperatures but large diurnal temperature oscillations. The problem of the heat supply of giant rosette plants like *Espeletia* is discussed in detail. Páramo plants are adapted to episodic frosts throughout the year by frost-avoidance mechanisms (insulation, supercooling capacity and low freezing point of the tissues). The xeromorphic characteristics frequently observed with mountain plants are interpreted as devices to buffer short term fluctuations of the stomatal aperture caused by wind. Finally the importance of climatic stress in tropical mountains for the evolution of plants is discussed.

Literatur

- Ashton, D. H. (1958): The ecology of *Eucalyptus regnans* F. Muell: The species and its frost resistance. *Austral. J. Bot.* 6, 154—176.
- Aulitzky, H. (1961): Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit. *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn* 59, 105—125.
- Billings, W. D. (1974): Adaptations and origins of Alpine plants. *Arctic and Alpine Res.* 6, 129—142.
- Cernusca, A. (1976 a): Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. *Oecologia Plantarum*, im Druck.
- Cernusca, A. (1976 b): Energie- und Wasserhaushalt eines alpinen Zwergstrauchbestandes während einer Föhnperiode. *Arch. Met. Geoph. Biokl. B*, im Druck.
- Ewel, J. J., Madriz, A. (1968): *Zonas de vida de Venezuela*. M. A. C., Caracas 1968.
- Flliri, F. (1975): *Das Klima der Alpen im Raume von Tirol*. Wagner: Innsbruck—München 1975.

Goebel, K. V. (1893): Die Vegetation der venezolanischen Páramos. Pflanzenbiologische Schilderungen Bd. II, 17—21.

Hader, F. (1954): Nordostalpine Seehöhenmittel der Niederschlagsmenge (1851—1950). Arch. Met. Geoph. Biokl. B 5, 331.

Hedberg, O. (1969): Growth rate of the East African giant senecios. Nature 222, 163—164.

Hedberg, O. (1973): Adaptive Evolution in a Tropical-Alpine Environment. Taxonomy and Ecology (ed. V. N. Heywood), Vol. No. 5, London & New York 1973, 71—92.

Kärenlampi, L., Tammissola, J., Hurme, H. (1975): Weight increase of some lichens as related to carbon dioxide exchange and thallus moisture. In: Wielgolaski, F. E., Kallio, P., Rosswall, T. (ed.): Fennoscandian Tundra Ecosystems, Part 1: Plants and Microorganisms. Ecological Studies 16, Springer: Berlin—Heidelberg—New York, 135—137.

Lange, O. L. (1965): Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. Planta 64, 1—19.

Lange, O. L., Lösch, R., Schulze, E.-D., Kappen, L. (1971): Responses of stomata to changes in humidity. Planta 100, 76—86.

Larcher, W. (1970): Kälteresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen. Oecol. Plant. 5, 267—286.

Larcher, W. (1971): Die Kälteresistenz von Obstbäumen und Ziergehölzen subtropischer Herkunft. Oecol. Plant. 6, 1—14.

Larcher, W., Cernusca, A., Schmidt, L., Grabherr, G., Nötzel, E., Smeets, N. (1975): Mt. Patscherkofel. In: T. Rosswall and O. W. Heal (ed.): Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecol. Bull. 20, Swedish Natural Sci. Res. Council. Stockholm 1975.

Larcher, W., Huber, F., Vareschi, V. (1976): Ergebnisse lichenologischer Expeditionen in Venezuela: V. Unterschiede in Morphologie und CO₂-Gaswechselverhalten von *Cora pavonia* (Sw.) Fr. aus verschiedenen Meereshöhen. Bol. Soc. Bot. Venez. (im Druck).

Lauscher, F. (1949): Normalwerte der relativen Feuchtigkeit in Österreich. Wetter und Leben, 1, 289—297.

Lauscher, F. (1964): Die Tagesschwankung der Lufttemperatur auf Höhenstationen in allen Erdteilen. Jb. Sonnblick-Verein 1962—1964, 3—17.

Mägdefrau, K. (1960): Vom Orinoco zu den Anden. Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich, 105, 49—71.

Mathys, H. (1974): Klimatische Aspekte zu der Frostverwitterung in der Hochgebirgsregion. Geogr. Inst. Univ. Bern.

Moser, W. (1973): Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station „Hoher Nebelkogel“ (3484 m). In: H. Ellenberg (ed.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 203—223.

Moser, W. (1975): Neue Ergebnisse standortkundlicher Messungen am Hohen Nebelkogel (3184 m). Verhandl. Ges. f. Ökologie: Im Druck.

Pannier, F. (1969): Untersuchungen zur Keimung und Kultur von *Espeletia*, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone („Páramos“) der venezolanischen-kolumbianischen Anden. Ber. dtsh. bot. Ges. 82, 559—571.

Perrin, P. (1970): Boletín climatológico del Estado Mérida. U. L. A., Mérida.

Prutzer, E. (1961): Die Verdunstungsverhältnisse einiger subalpiner Standorte. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59, 231—256.

Roehl, E. (1952): Sobre el gradiente térmico vertical de Venezuela; Bol. Acad. Cienc. Caracas, 44.

Roth, I. (1974): Anatomía de las hojas de plantas de los páramos Venezolanos. 1. *Hinterhubera imbricata* (Compositae). Acta Bot. Venez. 9, 381—382.

Salisbury, F. B., Spomer, G. G. (1964): Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta* 60, 497—505.

Schüepp, M. (1959/1960): Klimatologie der Schweiz: C. Lufttemperatur. Ann. Schw. Met. Zentralanst. Zürich.

Smith, A. P. (1974): Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica* 6, 263—265.

Steinhauser, F., Eckel, O., Lauscher, F. (1960): Klimatographie von Österreich, 2. Lfg. Springer, Wien.

Takhtajan, A. (1973): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. VEB. Fischer, Jena.

Trautner, E. (1958): Die Anatomie und Zuwachszonenbildung von Hölzern der andinen Baumgrenze in Venezuela. Diss. München.

Troll, C. (1960): Die Physiognomik der Gewächse als Ausdruck der ökologischen Lebensbedingungen. Dtsch. Geographentag Berlin 1959. Tagungsbericht und Wiss. Abh., Wiesbaden, 97—122.

Troll, C. (1961): Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. *Naturwiss.* 48, 332—348.

Turner, H. (1961): Jahresgang und biologische Wirkungen der Sonnen- und Himmelsstrahlung an der Waldgrenze der Ötztaler Alpen. *Wetter und Leben* 13, 93—113.

Ullrich, H. (1943): Biologische Kältewirkungen und plasmatische Frostresistenz. *Protoplasma* 38, 165—183.

Van Steenis, C. G. G. J. (1968): Frost in the tropics. In: R. Misra, B. Gopal (ed.): Proc. Symp. Res. Adv. Trop. Ecol. Banares Hindu Univ., Varanasi, 154—167.

Vareschi, V. (1951): Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und der Subtropen. *Planta* 40, 1—35.

Vareschi, V. (1953): Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de Cordilleras tropicales y extratropicales. Bol. Soc. Venez. C. N. 14, 121—173.

Vareschi, V. (1955): Monografías Geobotánicas de Venezuela. I. Rasgos Geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. Acta Sci. Venez. 1955, 2—23.

Vareschi, V. (1956): Algunos aspectos de la Ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra de Mérida. U. L. A., Mérida.

Vareschi, V. (1970): Flora de los Páramos de Venezuela. U. L. A., Mérida.

Walter, H. (1973): Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Auflage, Fischer, Jena—Stuttgart.

Walter, H., Medina, E. (1969): Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpiner und alpiner Stufe in den Anden Venezuelas. Ber. dtsh. bot. Ges. 82, 275—281.

Winkler, E. (1963): Beiträge zur Klimatologie hochalpiner Lagen der Zentralalpen. Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck 53, 209—223.