

- STACE, H. C. T.: Chemical characteristics of terra rossa and rendzinas of south Australia. *Jour. Soil Sci.*, 7-2, 1956, 280-293.
- STRITAR, A., OSOLE, F. and GREGORIČ, V.: Prilog poznavanja geneze zemljišta na vapnencina. III Kongres JDZPZ, Zadar, 1967, 565-572.
- SUŠIN, J.: Doprinos k poznavanju terre rosse v Slovenskem primorju. Doktorska disertacija, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, 1964.
- : Terra rossa v Slovenskem primorju. Zbornik biotehniške fakultete, Univerza v Ljubljani, 15-A, 1968, 61-90.
- TAMM, O.: Über die Oxalatmethode in der chemischen Bodenanalyse. *Medd. fr. Statens Skogsförsöksanstalt*, 27, 1934, 1-20.
- THORNWAITE, C. W.: An approach toward a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 38-1, 1948, 55-94.
- TRINAJSTIĆ, I.: Pflanzengeographische Gliederung der Vegetation des Kvarnerischen Küstenlandes Kroatien, Jugoslawien. In: *Local wind Bora*, Univ. of Tokyo Press, ed. by M. M. YOSHINO, 1976, 257-265.
- URUSHIBARA, K.: Soil of Karst region along the Adriatic coast in Yugoslavia. *Geographical Review of Japan*, 47-3, 1974, 195-200.
- , and KOJIMA, M.: Soil of the Karst region and its genetic conditions - about the Adriatic coastal region of Yugoslavia, Akiyoshidai, and Hiraodai in Japan. *Pedologist (Tokyo)*, 18-2, 1974, 95-105.
- WALKLEY, A.: An examination of methods for determining organic carbon and nitrogen in soils. *Jour. Agr. Sci.*, 25, 1935, 598-609.
- WALTER, H., HARNICKELL, E. and MUELLER-DOMBOIS, D.: *Climate-diagram maps*. Springer-Verl., Berlin, 1975.
- WRIGHT, P. B. and LAMB, H. H.: A second approximation to the circulation patterns prevailing at the time of the last glacial maximum. *Climatic Research Unit, Research Publication*, 2, 1974, 104-107.
- YOSHINO, T. M.: Vegetation on the Adriatic coast of Yugoslavia. *Geographical Review of Japan*, 47-3, 1974, 165-180.
- : Vegetation on the Adriatic coast of Yugoslavia. In: *Local wind Bora*, Univ., of Tokyo Press, ed. by M. M. Yoshino, 1976, 235-255.
- YUGOSLAV SOCIETY OF SOIL SCIENCE: *Excursion guide - 3rd congress Zadar 1967*. Yugoslav Academy, Zagreb, 1967.

## KLIMAGEGENSÄTZE IN SÜDPERU UND IHRE AUSWIRKUNGEN AUF DIE VEGETATION

Mit 10 Abbildungen, 2 Photos, 2 Tabellen und 2 Beilagen (I + II)

MICHAEL RICHTER

*Summary:* Climatic contrasts in southern Peru and their effects on the vegetation

In southern Peru the climate is subject to several gross changes from the Pacific to the Highlands. The relatively cool coastal area, with small diurnal fluctuations of temperature and atmospheric humidity, is followed above the 800 m contour by the dry and warm Atacama Desert. From 2,000 m. above sea-level precipitation increases while temperatures decrease over very short distances. In the Highland east of the volcanic cordilleras diurnal amplitudes are particularly high (30 °C. in August), but decrease again in the direction of Lake Titicaca (Fig. 3 a, b). A hygro-thermal climatic typology according to W. LAUER/P. FRANKENBERG (1978, slightly altered) with balancing of the hydrological cycle elucidates the rapid change of the climatic circumstances (Map 1). Results of microclimatic measurements at different altitudes above sea-level show (Figs. 6-8) that further marked accentuation of extreme values of the individual climatic factors occurs, especially at great altitudes. Particularly noteworthy are the diurnal fluctuations of the surface temperature above the 4,000 m. contour, which, thanks to the special radiation conditions, may rise to well over 60 °C.

Since the plants are predominantly confronted with the surrounding microclimate (e.g. during the germination phase at the soil surface, in their adult state at the plant surface), the signs of adaptation vary greatly at the different stages of adaptation (Map 2). Xerophytes and lichen characterize the temperate climate of the coastal zone, succulents and dwarf shrubs the semi-desert above the largely barren Atacama. Hard and ericaceous foliage are typical phenomena in the tola heath of the western cordilleras. The xeromorphic characteristics of the puna grasses and the polster plants in the highland are evidence of the need for protection against extreme diurnal fluctuations of the surface temperatures and against high rates of evapora-

tion. In the Titicaca region, however, the growth forms of the plants are less unusual; hemicryptophytes predominate here.

This study attempts to elucidate the significantly more abrupt change in the climatic and plant-geographical change of forms at high altitudes on the fringe of the tropics than in mountains of middle and higher latitudes.

Von den extremen Klimaverhältnissen in Südperu fanden bislang insbesondere die hohen Tagesschwankungen der Lufttemperatur sowie die Frostwechselhäufigkeit Berücksichtigung (s. z. B. C. TROLL, 1966). Ausführliche Beschreibungen der Pflanzen-Verbreitung und -Wuchsformen durch A. WEBERBAUER (1911) bildeten zudem eine Grundlage für ökologische Betrachtungen durch H.-W. KOEPECKE (1961).

Für eine eingehendere Untersuchung der Beziehungen zwischen Klima, Wasserhaushalt und Vegetation stehen jedoch erst seit kurzem Meßdaten zur Verfügung. Dies betrifft vor allem die relativ dicht besiedelte Region von der südperuanischen Küstenwüste über den Cordilleren-Westabfall und die Altiplano-Hochfläche bis zum Titicaca-Becken. Das in Abb. 1 vorgestellte Arbeitsgebiet umfaßt die Departementos Tacna, Moquegua sowie jeweils die südlichen und mittleren Provinzen der Dep. Puno und Arequipa.

Hier wurde zum einen während der letzten Jahrzehnte das Stationsnetz des peruanischen Wetterdienstes (SENAMHI)<sup>1)</sup> erheblich ausgebaut, zum anderen liegt seit wenigen Jahren mit den Informations- und Tabellenbänden eines nationa-

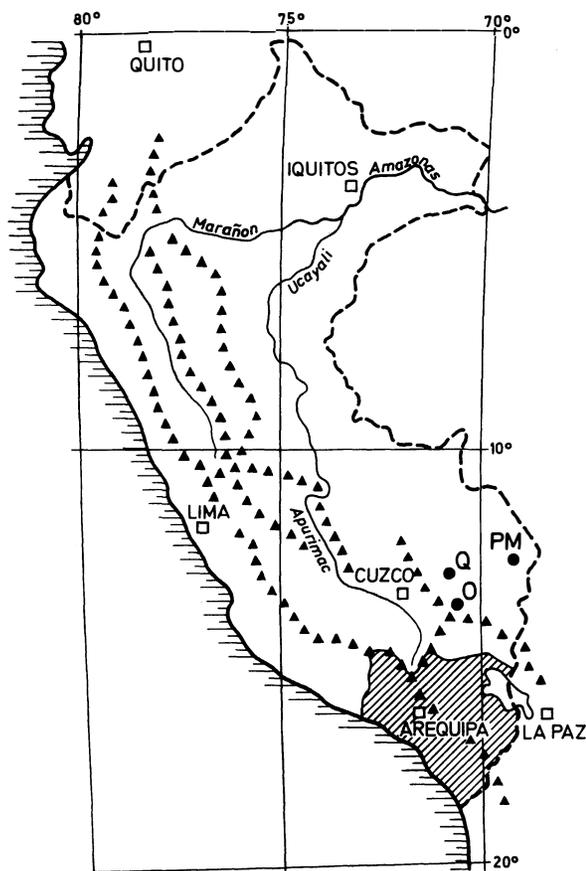


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes in Peru  
Location of the study area in Peru

len Planungsinstitutes (ONERN) ein umfangreiches Grundlagenmaterial über weitere Haushaltsfaktoren vor (z. B. Bodenkennwerte, Vegetationskarten, weitere Klimadaten halbstaatlicher Unternehmen). Auf diesen Daten basieren die folgenden Ausführungen, wobei eigene Beobachtungen und mikroklimatische Messungen als Ergänzung hinzugezogen werden.

#### Temperaturgradienten, -abweichungen und -amplituden

Die Bedeutung der Bestimmung von Gradienten der Lufttemperatur liegt nach K. HORMANN (1977, S. 241) in der Möglichkeit, Klimawerte abseits der Stationsnetze zu berechnen und damit Klimadifferenzierungen räumlich aufzuzeigen. So können z. B. durch die Ermittlung der Abweichungen von der durchschnittlichen Temperaturveränderung relativ zu kalte oder zu warme Bereiche ausgeschieden werden, die dem besseren Verständnis der klimagenetischen Voraussetzungen dienen. Für Südperu wurden die monatlichen Mittelwerte der Minimum-, Tagesmittel- und Maximumtemperaturen der Luft von insgesamt 52 mindestens zehn Jahre lang betreuten Stationen zugrunde gelegt. Bei der Gradienten-Bestimmung wurde darauf geachtet, daß so-

wohl der prozentuale Anteil der einzelnen Höhenbereiche und Landschaftsgürtel als auch die Lokallagen bei der Anzahl und Auswahl der Meßstellen Berücksichtigung fanden, da andernfalls über- oder unterrepräsentierte Gebiete den Vertikalgradienten beeinflussen würden.

In Abb. 2, 3 und 4 sind die Temperaturverhältnisse für die Monate Januar (sommerliche Regenzeit) und August (winterliche Trockenzeit) wiedergegeben. Die Gradienten weisen eine relativ geringe Temperaturabnahme zwischen 0,4 °C und 0,9 °C pro 100 m Höhenzuwachs auf; einzig die Minimumtemperaturen der Trockenzeit zeigen eine stärkere Temperaturveränderung, im August z. B. 0,72 °C pro 100 m. Dies liegt daran, daß es im Südwinter bei vorwiegend wolkenlosen Nächten im Rahmen der lokalen Hangzirkulation zu rasch absinkenden Luftbewegungen mit einer annähernd trockenadiabatischen Erwärmung kommt, von der insbesondere die Stationen am Kordilleren-Westabfall betroffen sind, während im Hochland die nächtliche Ausstrahlung zu extremer Kälte führt (durchschnittliches Minimum im August: Angostura = -17 °C, Imata = -18,4 °C). Da in Höhenlagen über 4000 m NN tagsüber auch die Einstrahlung sehr hoch ist und dadurch der Temperaturanstieg beachtlich ist, zeichnen sich einige Gebiete im Hochland durch mittlere Tagesschwankungen der Lufttemperatur von über 30 °C aus (Abb. 2b und 3b; August: Imata = 32,2 °C).

Im krassen Gegensatz zu den extremen Temperaturschwankungen des westlichen Hochlandes steht das Ausgleichsklima an der Küste: hier liegen die mittleren Tagesamplituden im August unter 5 °C (Punta Coles = 3,1 °C). Neben der ohnehin ausgleichenden Wirkung der feuchten Meeresluft in Küstennähe werden die niedrigen Tagesschwankungen im Winter zusätzlich durch die Inversions- und lokalen Kammnebel verursacht. Die Garua-Beeinflussung schlägt sich auch in der erheblichen Unterkühlung des Gebietes nieder, wie die stark nach links verschobenen Temperaturwerte von Punta Coles und Haciendita in Abb. 2b belegen.

Analoge Verhältnisse gibt es auch im Hochland am Titicaca-See, allerdings weniger kraß ausgebildet. Die seenahen Stationen, für die in Abb. 2a/b Arapa als Beispiel angeführt ist, werden durch die feuchten Luftmassen beeinflusst, so daß die mittleren Tagesamplituden in der Trockenzeit unter 15 °C, im stärker bewölkten Januar sogar unter 10 °C liegen (Abb. 3a/b). Etwas weiter vom See entfernt gelegene Orte nehmen eine intermediäre Stellung zwischen dem Extremklima des westlichen Hochlandes und dem Ausgleichsklima des Titicaca-Sees ein (vgl. Juliaca, Abb. 2 und 3).

Auch die Höhenstufen zwischen Küste und Hochland leiten von geringen zu hohen durchschnittlichen Tagesschwankungen der Lufttemperatur über. Allerdings läßt sich hier vor allem in der Trockenzeit nochmals ein Gürtel mit höheren Amplituden in der wolkenarmen Wüste (Vitor und Arequipa in Abb. 2b und 3b) und mit niedrigeren Schwankungen im Einflußbereich verstärkter Kondensationsbewölkung an der Westabdachung der Vulkankette ausscheiden (Candarave in Abb. 2b).

Die systematische Abfolge der Veränderungen in den durchschnittlichen Tagesschwankungen der Lufttemperatur von W nach E ist im Januar durchaus mit derjenigen des Au-

gust vergleichbar. Natürlich sind die Extreme im Südsommer weniger deutlich, d. h. die Tagesamplituden liegen im Januar für Punta Coles bei 5,5 °C und für Imata bei 21,3 °C (vgl. o.). Die Isolinien gleicher Schwankungsgröße verlaufen selbstverständlich nicht genau parallel, da das großräumige Wettergeschehen in der Regenzeit nicht mit demjenigen der Trockenheit identisch ist (s. u.). Eine Gegenüberstellung verdeutlicht jedoch die gleichsinnige Veränderung der mittleren tageszeitlichen Temperaturunterschiede zwischen Küste und Hochland im Verlaufe des Jahres (Tab. 1).

Tabelle 1: Veränderung der mittleren Tagesamplituden der Lufttemperatur von der Küste bis zum Titicaca-See

Changes in the mean diurnal amplitudes of the air temperature from the coast to Lake Titicaca

	Mollendo - 70km	Vitor - 30km	Arequipa - 75km	Imata - 130km	Arapa
Januar	+10,9	-3,2	+ 8,1	-11,3 °C	
April	+ 9,2	-2,1	+ 8,5	-11,0 °C	
Juli	+12,7	-0,6	+14,4	-14,5 °C	
Oktober	+13,7	-1,6	+14,7	-17,3 °C	

Die in Abb. 4 dargestellten Temperaturanomalien spiegeln die makroklimatischen Merkmale Südperus wider. Der abkühlende Effekt feuchter Luft von der kalten Auftriebszone des Küstenmeeres kommt in negativen Temperaturresiduen an der Cordillera de la Costa zum Ausdruck, was sich in der Garua-Zeit von Mai bis Oktober in Abweichungen bis zu -6 °C auswirkt. Dagegen ist die relative Abkühlung im Südsommer wesentlich schwächer, denn die feuchten Luftmassen steigen über die im Vergleich zum Südwinter tagsüber um rund 7-10 °C wärmeren Küstenabhänge auf. Erst in einem Höhenbereich ab 3000 m NN kommt es zur Kondensationsbewölkung, häufig noch überlagert von einer zweiten Wolkenschicht, die sich im Laufe des Tages von den während der Regenzeit schneebedeckten Gipfeln ausbreitet und am Spätnachmittag bis rund 4000 m NN hinunterreicht.

Die jahreszeitlich wechselnde Bewölkungsverlagerung wird bereits bei W. RAUH (1958) und H.-W. KOEPECKE (1961, S. 61) angesprochen: im Winter wird die Küste von Wolken verhüllt, während in der Westkordillere und im Hochland die Trockenperiode herrscht. Im Sommer sind die Verhältnisse hingegen umgekehrt, d. h. es kommt zur Kondensationsbewölkung an der West-Kordillere bei gleichzeitiger Beeinflussung durch einen konvektiv-advektiv gemischten Niederschlagstyp aus dem Altiplano-Titicaca-Gebiet.

Oberhalb der Küstenabhänge verursacht die insgesamt geringe Bewölkung über der Wüste und Halbwüste eine positive Abweichung vom Temperaturgradienten, was sich vor allem auf den Pampas de Siguas, de Vitor und de la Joya als Heizflächeneffekt bemerkbar macht (s. positive Residuen der Maximaltemperaturen von Vitor und Arequipa in Abb. 2a/b).

Höhenwärts nähern sich die Abweichungen mit zunehmender Bewölkung dem Durchschnittsgradienten an und

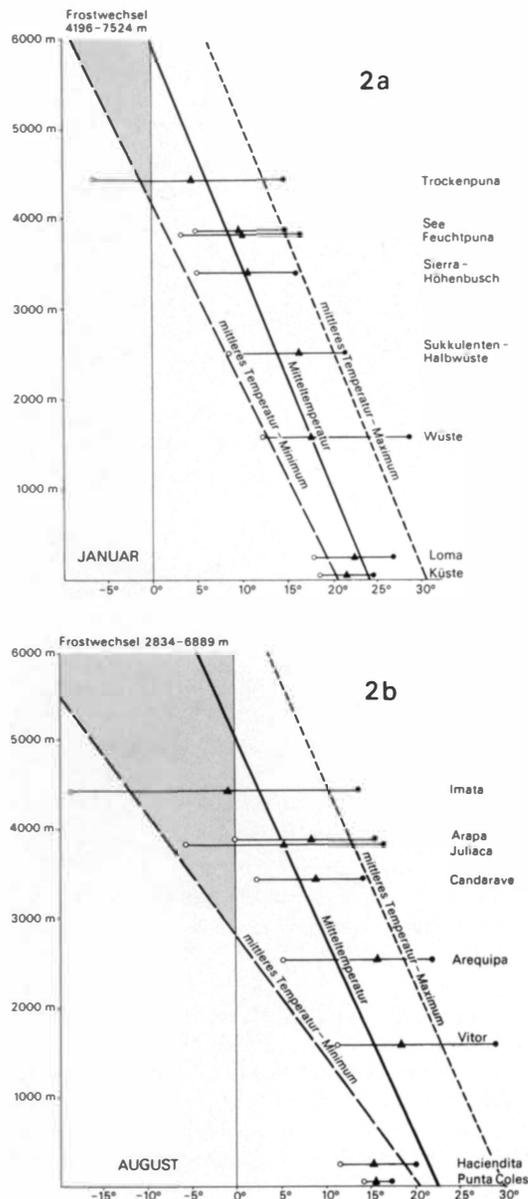


Abb. 2: Gradienten der durchschnittlichen Temperaturminima (gestrichelte Linie), -mittel (durchgehende Linie) und -maxima (punktierter Linie) im Januar (Abb. 2a) und August (Abb. 2b), errechnet aus 10jährigen Monatswerten von 52 Stationen. Zusätzliche Eintragung der Temperaturamplituden von acht Beispielstationen aus den verschiedenen Vegetationsstufen. Schraffierter Bereich: Zone mit täglichen Frostwechsels

Gradients of the average temperature minima (pecked line), mean temperature (continuous line) and temperature maxima (dotted line) in January (Fig. 2 a) and August (Fig. 2 b), calculated from monthly values collected at 52 stations over a period of ten years. Additional temperature amplitudes of eight selected stations from the different vegetation levels are entered. Hatched area: zone with daily frost changes

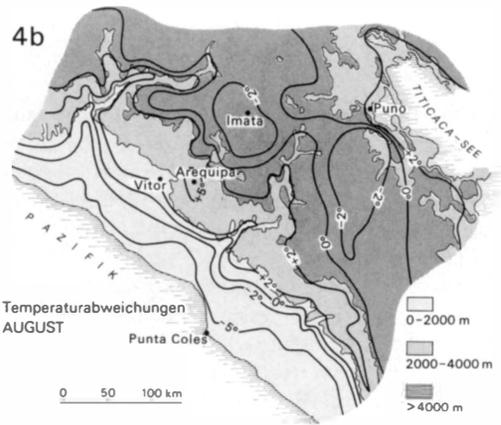
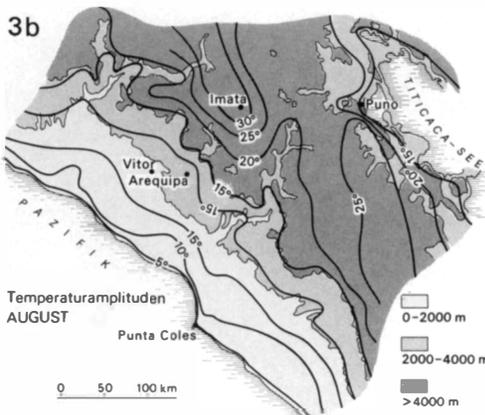
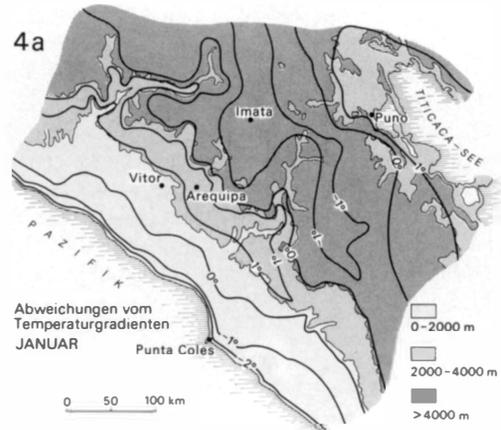
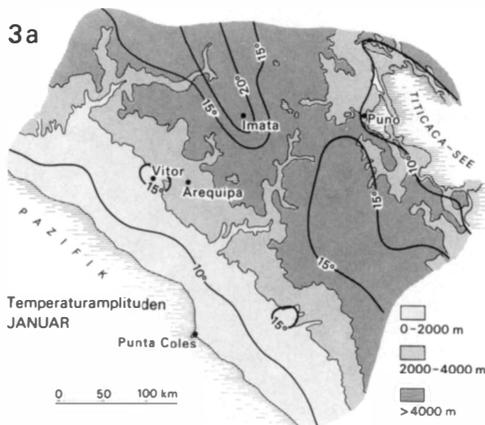


Abb. 3: Isolinen der gleichen durchschnittlichen Tagesschwankungen der Temperatur im Januar (Abb. 3a) und August (Abb. 3b)

Isolines of the same average diurnal fluctuations of temperature in January (Fig. 3a) and August (Fig. 3b)

Abb. 4: Isolinen der Abweichung vom durchschnittlichen Temperaturgradienten der täglichen Mittelwerte im Januar (Abb. 4a) und August (Abb. 4b)

Isolines of the deviation from the average temperature gradient of the daily mean values in January (Fig. 4a) and August (Fig. 4b)

werden im westlichen Hochland negativ, wo sich das ganze Jahr über die nächtliche Unterkühlung auswirkt. Weiter nach Osten steigen die Werte mit zunehmender Feuchtigkeit wieder bis zu einer relativen Erwärmung in der Umgebung des Titicaca-Sees an.

Periodische Fröste treten im Untersuchungsgebiet erst ab ca. 2800m NN auf. Der Bereich mit mehr oder weniger täglichen Frostwechseln kann mit Hilfe der Gradientenbestimmung auf eine Höhenstufe zwischen 4200 und 6900 m NN festgelegt werden (Stufe zwischen niedrigster Frostwechsellaage im Januar als wärmsten Monat und höchster Frostwechsellaage im August als kältesten Monat, vgl. Abb. 2a/b).

Morphologisch machen sich die Frostwechsel allerdings erst im intensiver beweideten feuchteren Hochland in Form von Rasenabschälungen unter Kammeinwirkung (C. TROLL,

1973) und als Frostmusterböden bemerkbar. In der westlichen Vulkanregion sind entsprechende Erscheinungen seltener, vor allem wegen der hohen Infiltration in den vorherrschenden lockeren Andosolen, so daß Bodenbewegungen neben der klimatischen auch durch die edaphische Trockenheit eingeschränkt werden (P. HÖLLERMANN, 1978, S. 97). Nur in flach geneigten Lagen mit häufigeren Schneeschmelzen konnten die üblichen tropischen Miniaturformen ausgemacht werden, die die kurzfristigen Frostwechsel bezeugen (Foto 1).

#### Wasserhaushaltsbilanz

Der Vegetationswandel von der pazifischen Küste über die Anden bis zum Amazonastiefland wird in Peru maßgeb-

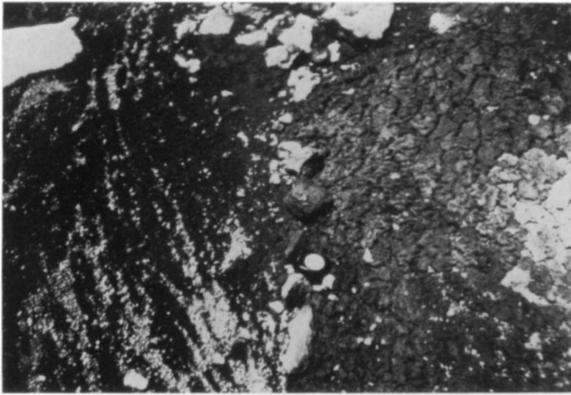


Photo 1: Strukturböden am Kraterrand des El Misti (5800 m NN). Links Streifen im Lapilli-Material, rechts solifluidale Formen mit Trockenrissen im tonigschluffigen Material. Höhenmesser als Größenvergleich. Aufn. SABINE MÜLLER, 30. 3. 78

Structure soils on the edge of the El Misti crater (5,800 m. above sea-level). On the left stone stripes with lapilli material, on the right solifluid forms with drought cracks in the clayey-silty material. Altimeter shows comparative size. Photo: SABINE MÜLLER, 30. 3. 78

lich durch die Klimaparameter Niederschlag und Verdunstung bestimmt. Die hygrischen Unterschiede kommen deutlich in den Angaben der Tab. 2 zum Ausdruck, wobei in einem nördlichen und südlichen Querschnitt Niederschlags- und Verdunstungsindices einzelner Stationen einander gegenübergestellt worden sind.

Im folgenden soll der bislang vorwiegend klimatisch definierte Humiditätsbegriff im pflanzenökologischen Sinne verstanden werden (vgl. LAUER/FRANKENBERG, 1978, S. 49ff.). Dabei wird davon ausgegangen, daß der Vegetation nicht nur Wasser zur Verfügung steht, wenn die Niederschläge höher sind als die Verdunstung, sondern auch noch in der Zeit danach bis zum Aufbrauch des pflanzenverfügbaren Bodenwassers (= pflanzenökologisch humide Vegetationsperiode). Je nach aktueller Evapotranspiration, die wiederum von Art und Dichte der Pflanzenbedeckung und von der Bodenstruktur abhängig ist, kann der Zeitabschnitt des Verbrauchs an Wasserreserven wenige Wochen bis viele Monate andauern. So beträgt die klimatische Trockenperiode im Gebiet von Juli am Titicaca-See im langjährigen Mittel 7 Monate, die pflanzenökologische hingegen nur 2 Monate.

Die Berechnung der Wasserhaushaltsbilanzen für die einzelnen Stationen erfolgte nach W. SCHMIEDECKEN (1978, S. 144f.), wobei die erforderlichen Angaben zur Bodenart den ONERN-Schriften und die zur Vegetationsbedeckung den Arbeiten von A. WEBERBAUER (1911), C. TROLL (1966) sowie wiederum den ONERN-Kartenbänden entnommen werden konnten. Bei der Reduktion der errechneten Werte der potentiellen Landschaftsverdunstung wurde der gleitende Index nach LAUER/FRANKENBERG verwendet (1978, S. 50).

Um die Charakteristika des Wasserhaushaltes für die verschiedenen Gebiete in Südperu aufzuzeigen, wurden die Bilanzen für 59 Stationen berechnet, von denen 25 mit Jahres-

werten in Tab. 2 festgehalten sind. Die monatliche Veränderung im Wasserhaushalt ist zudem an fünf Beispielen in Diagrammen dargestellt (Abb. 5). Außerdem sind in der hygrothermischen Klimatypen-Karte für alle Stationen Feuchte-kennziffern angegeben, wobei wiederum die pflanzenökologische Definition des Humiditätsbegriffes zugrunde gelegt wurde (kombiniertes Verfahren nach W. SCHMIEDECKEN, 1978, S. 153ff. und W. LAUER und P. FRANKENBERG, 1978, S. 52):

- |  |                            |
|--|----------------------------|
| 1. Kennziffer = Anzahl vollhumide Monate<br>= $aV/pV = 1$    | } pflanzen-<br>ökol. humid |
| 2. Kennziffer = Anzahl semihumide Monate<br>= $aV/pV > 0,65$ |                            |
| 3. Kennziffer = Anzahl semiaride Monate<br>= $aV/pV > 0,45$  | } pflanzen-<br>ökol. arid  |
| 4. Kennziffer = Anzahl vollaride Monate<br>= $aV/pV < 0,45$  |                            |

Die Kennziffern A, B und C bedeuten 10, 11 bzw. 12 Monate des jeweiligen Feuchtyps.

Das ganze Jahr über vollhumide Verhältnisse findet man bei Quincemil (7430 mm/N/a) und San Gaban (6426 mm/N/a) in der Fußstufe des Anden-Ostabfalles, die nach W. WEISCHET (1969, S. 292) den für tropische Hochgebirge typischen Höhenbereich maximaler Niederschläge vermuten läßt. Die Gebiete um Puerto Maldonado im Tiefland und Ollaachea im oberen Abschnitt des Andenabhangs sind schon erheblich trockener.

Trotzdem zeigen aber auch noch westlich der Wasserscheide die feuchtesten Stationen am Titicaca-See, z. B. Juli und Huaraya Moho (s. Beilage I), erst zwei pflanzenökologisch aride Monate. Andererseits ist gerade das Titicaca-Becken in hygrischer Hinsicht recht komplex, denn im trockensten Bereich um Puno und Juliaca gibt es nur fünf humide Monate. Dabei weicht das Wasserhaltevermögen der Böden im Bereich der vier genannten Stationen kaum voneinander ab (WK von Puno, Juliaca, Juli = 200 mm/WS, Huaraya Moho = 180 mm/WS), so daß einzig klimatische Voraussetzungen für die unterschiedliche Versorgung mit Wasser ausschlaggebend sind. Das ist insofern erstaunlich, als sich das Titicaca-Becken vom übrigen Untersuchungsgebiet keineswegs durch eine stärkere Reliefenergie unterscheidet. Trotzdem dürften die kleinräumigen Differenzen in den Wasserhaushaltsbilanzen am ehesten auf lokale Luv- und Lee-Effekte zurückzuführen sein. Die relative Trockenheit und letztlich auch die größeren täglichen Temperaturextreme im NW des Titicaca-Sees sind also wahrscheinlich mit der abschirmenden Wirkung der östlich vorgelagerten bis zu 400 m höheren Gebirgsrücken der Halbinseln Capachica und Chucuito zu erklären.

Westlich des Titicaca-Beckens, also im rund 120–180 km breiten Hochland der Westkordillere sind die Veränderungen in den Wasserhaushaltsbilanzen ebenfalls nicht einheitlich. Hier kann zum einen ein nord-westlicher Bereich mit zuerst zunehmender und darauf zumindest gleichbleibender Feuchtigkeit ausgeschieden werden, der sich von Lampa über Pampa Huata und Pañe bis nach Angostura erstreckt, also weit

Tabelle 2: Wasserhaushaltswerte von 25 Stationen im Untersuchungsgebiet. WK = Wurzelraumkapazität, Fkw = pflanzenökologischer Feuchtekenwert, Lage: N bzw. S = im nördlichen bzw. südlichen Teil des Untersuchungsgebietes gelegen, Ba = Bodenart  
 Values of the hydrological cycle of 25 stations in the study area. WK = root space capacity; Fkw = plantecological humidity indicator value; position: N or S = the northern or, as the case may be, southern part of the study area; Ba = soil type

	Höhe	Lage	Ba	WK	N/mm/a	pV/mm/a	aV/mm/a	Überschuß	Fkw
Puerto Maldonado	256 m		IS	220	1897,4	2206,0	1707,8	189,6	4521
Quincemil	619 m		IS	300	7429,7	1517,3	1517,3	5912,4	C 000
Ollaechea	2715 m		sT	230	1145,5	749,2	678,5	467,1	7500
Huaraya Moho	3881 m	N (See)	sT	180	847,0	686,4	577,2	269,9	5520
Desaguadero	3804 m	S (See)	tS	180	653,6	734,6	517,2	136,4	4323
Lampa	3892 m	N	IS	180	690,8	922,8	632,3	162,1	4233
Pizacoma	3915 m	S	tS	180	644,4	907,8	552,3	92,1	4224
Lagunillas	4200 m	N	tL	230	657,2	800,3	544,5	112,7	4323
Mazo Cruz	4045 m	S	sL	200	577,8	982,3	577,8	0	4116
Imata	4436 m	N	IS	180	572,2	982,5	564,0	8,2	4215
Pasto Grande	4550 m	S	S	100	558,2	804,6	461,4	96,8	4125
El Frayle	4015 m	N	uS	130	266,2	768,8	266,2	0	2118
Suches	4454 m	S	sL	210	365,0	910,2	365,0	0	2208
Chivay	3633 m	N (Tal)	L	220	419,3	1020,2	419,3	0	3027
Ubiñas	3370 m	S (Tal)	uS	120	318,2	914,7	318,2	0	3009
Chuquibamba	2900 m	N	tL	240	56,7	649,9	56,7	0	001 B
Tarata	3067 m	S	sL	220	175,6	891,1	175,6	0	0318
Arequipa	2452 m	N	uS	150	91,5	1191,0	91,5	0	000 C
Yacango	2050 m	S	sL	220	48,3	1021,3	48,3	0	000 C
Vitor	1589 m	N	tL	240	22,6	1903,6	22,6	0	000 C
Moquegua	1412 m	S	sU	200	11,4	1426,3	11,4	0	000 C
Aplao	609 m	N (Tal)	sL	200	6,5	997,1	6,5	0	000 C
Sama Grande	527 m	S (Tal)	uS	140	46,9	1215,1	46,9	0	000 C
Camaná	40 m	N	sT	200	11,6	759,6	11,6	0	000 C
Punta Coles	3 m	S	uS	140	5,5	577,9	5,5	0	000 C

über die in diesem Gebiet nicht sonderlich markante Wasserscheide hinausragt. Die Niederschlagszunahme am Gebirgstock von Condoroma nördlich von Pañe und an der östlichen Gebirgsumrandung des oberen Apurimactales bei Angostura ist als ein zweites, hochgelegenes Wolkenstockwerk mit einem sogenannten „Randschwellen-Maximum“ (W. WEISCHET, 1969, S. 294) im Einflußbereich der Altiplano-Heizfläche zu verstehen, das allerdings wegen der weiträumigen Erstreckung der Höhenzüge relativ schwach ausgeprägt ist.

Im südöstlichen Abschnitt des Hochlandes ist dagegen vom Titicacasee nach Westen eine allmähliche Verringerung der Humidität bis zur Wasserscheide, jenseits dann aber eine plötzliche Abnahme der Feuchtigkeit festzustellen. Während also auf der Linie Pizacoma-Mazo Cruz-Pasto Grande über rund 90 km die Niederschlagswerte und Feuchtekenziffern nur wenig variieren, genügt zwischen Pasto Grande und Suches eine Strecke von 30 km für wesentliche Veränderungen. Dabei ist die hygrische Asymmetrie zwischen dem feuchteren Ostteil und dem trockeneren Westen weniger als Resultat eines regionalen Zirkulationssystems, sondern vielmehr als Produkt großräumiger Nordost-Strömungen mit

einem stauenden Effekt für feuchtere Luftmassen vom Titicacasee anzusehen. Dies betrifft allerdings nur die Regenzeit, da nach F. MONHEIM (1956, S. 49) im Winter bereits Westwinde vorherrschen.

Mit den Wasserhaushalts-Diagrammen von Capachica am Titicacasee und Imata in den trockeneren Westkordillern werden die hygrischen Klimate von zwei Hochlandstationen einander gegenübergestellt (Abb. 5). Die höheren Gesamtniederschläge im Titicaca-Gebiet kommen vor allem in den Übergangszeiten Mai/April und November/Dezember zustande; in der Regen- und Trockenzeit selbst sind die Regentmengen von Imata und Capachica nahezu identisch. Die potentielle Verdunstung, die in Imata (= 982,5 mm/a) trotz der erheblichen Einstrahlung nur unwesentlich höher ist als in Capachica (= 948,1 mm/a), ist erstaunlicherweise gerade in der Trockenzeit in der Kordillere niedriger als im Titicaca-Gebiet, obwohl die Luftfeuchte-Minimum- und die Bewölkungswerte von Mai bis Oktober eher umgekehrte Verhältnisse erwarten lassen; dies gilt sowohl für die berechneten als auch für die gemessenen Class-A-Pan-Werte. Mehr als die relativ starke Aufheizung der Lufttemperatur tagsüber dürf-

te sich also die außergewöhnliche nächtliche Abkühlung auf die verhältnismäßig geringe Verdunstungskraft aufwirken; die Tank-Messungen in Imata werden zudem durch regelmäßige Vereisung während der frühen Morgenstunden entscheidend beeinträchtigt. Die mikro- bzw. bestandsklimatische Verdunstung an Oberflächen ist im extremen Hochlandklima allerdings besonders zu beurteilen, wie im übernächsten Kapitel noch zu zeigen ist.

Ziemlich gleichsinnig sind die Veränderungen in den Wasserhaushaltsbilanzen am Anden-Westabfall. Unterhalb 2500 m NN sind an allen Stationen das ganze Jahr über voll-aride Verhältnisse anzutreffen. Da es in rund 4000 m NN noch überall mindestens drei pflanzenökologisch humide Monate gibt, vollzieht sich also der Übergang zwischen subarider Trockenpuna und vollarider Wüste auf kürzester Distanz, die in den meisten Fällen weniger als 20 km beträgt. Einzig die beiden cañonartig in das Hochland hineingreifenden Täler des Rio Camaná und Rio Tambo nehmen eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Feuchtereimen ein. Sie sind durchweg trockener als die umgebenden Hochflächen, jedoch auf gleicher Höhenlage feuchter als entsprechende Stationen am Westabhang.

Bis zum Pazifik lassen sich keine weiteren Regionen unterschiedlicher Niederschlagsmengen herausarbeiten. Trotzdem gehören die Küste und die Atacama verschiedenen Feuchtereimen an, wie die Diagramm-Gegenüberstellung in Abb. 5 deutlich zeigt. Während in Punta Coles die geringen Niederschläge in der winterlichen Garua-Zeit fallen, gehört der größte Teil der Wüste noch dem Sommerregengebiet an, wie die Station Vitor zeigt. Beträchtliche Unterschiede bestehen auch in der Verdunstungskraft: an der Küste ist die Bewölkung das ganze Jahr über stark, wodurch die Minimal- und Maximalwerte der relativen Luftfeuchtigkeit erheblich höher liegen als die der anderen Beispiele. Als Resultat kann die geringe potentielle Verdunstung angesehen werden, die sowohl bei den Class-A-Pan-Werten als auch bei den errechneten Werten für Punta Coles sehr niedrig ist (Tab. 2).

#### *Hygrothermische Klimatypisierung (s. Beilage I)*

Die Bedeutung des Klimas als pflanzenökologischer Wirkungsfaktor wird durch eine hygrothermische Klimatypisierung veranschaulicht, die sich weitgehend auf die Methode von W. LAUER und P. FRANKENBERG (1978) stützt. Die Integration thermischer und hygrischer Klimaparameter wird in der Karte durch Farbfelder ermöglicht, wobei die gegebenen sieben Temperaturbereiche zwischen semicalido und helado in Form von Jahresisothermen mit der Zahl humider Monate in Form von Isohygromen kombiniert sind. Als Humiditätsindex wird in der Karte der pflanzenökologische Trockengrenzwert verwendet.

Als Zusatzinformationen sind in der Karte (Beilage I) neben den Feuchtekenzziffern (s. o.) Isohyeten in 100 mm/N/a-Abstufung eingetragen sowie die Grenzlinie  $T_s/\text{Tag} = T_s/\text{Jahr}$  (K. H. PAFFEN, 1967;  $T_s$  ist die Temperaturschwankung), die als eine der Tropengrenzen angesehen werden kann. Die Be-

stimmung der Höhenlage derjenigen Isothermen, die die festgelegten Temperaturbereiche abgrenzen, erfolgte über eine Gradientenberechnung der mittleren Jahrestemperatur. Da es in diesem Fall nicht um die Ausscheidung relativ zu warmer bzw. zu kalter Regionen geht, wurde anstelle einer linearen Regression eine Funktion ermittelt, die eine möglichst große Annäherung aller Stationswerte an die mittlere, höhenwärtige Temperaturveränderung gewährleistet. Zu diesem Zweck wurden zuerst die jeweiligen Mittelwerte der x- und y-Datenfelder folgender Klimaregionen berechnet:

- Stationen mit Garua-Beeinflussung, bis 100 m NN
- Stationen in der überhitzten Fußstufe des West-Abfalles der Kordilleren, 1000–3000 m NN
- Stationen ohne starke Abweichungen von den monatlichen Temperaturgradienten, also der obere Teil des Kordilleren-Westabfalles, das Camaná- und Tambo-Tal sowie der Bereich um den Titicaca-See, 3000–3900 m NN
- Stationen des relativ zu kalten Hochlandes, oberhalb 3900 m NN.

Die Mittelwerte sind im Diagramm der Kartenbeilage als große Dreiecke, die einzelnen Stationswerte als kleine Punkte eingetragen.

In einem zweiten Schritt wurde nun eine Kurve bestimmt, die eine Aproximation an die Mittelwerte der vier Stationsgruppen gewährleistet. Eine hohe Annäherung wird für den 1. Quadranten durch die Parabel

$$y = \sqrt{-1355801,2x + 25052367}$$

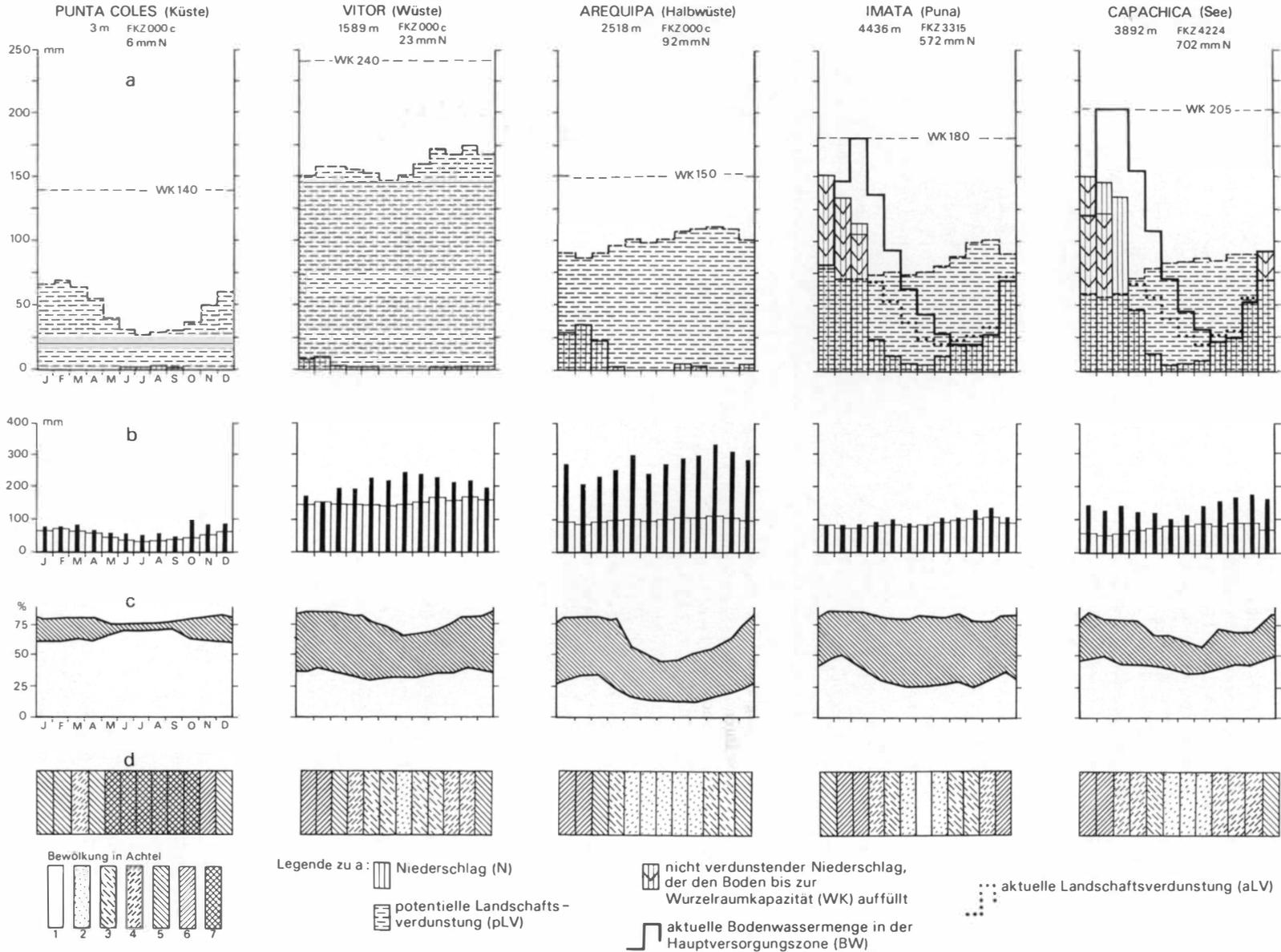
erreicht.

Schließlich erfolgte die Abgrenzung der thermischen Höhenstufen semicalido bis helado durch Einsetzen von Schwellenwerten, die W. LAUER und E. STIEHL (1973) am Beispiel des mexikanischen Kordilleren-Ostabfalles herausgearbeitet haben. Auch wenn der Wechsel der Vegetationsgürtel in Süderu im erheblichen Maße durch die hygrischen Verhältnisse bestimmt wird, so lassen sich einzelne Formationsgruppen recht gut durch die übernommenen Temperaturgrenzwerte markieren (s. u.).

Insbesondere ist das Fehlen einer ausgesprochen heißen Temperaturstufe bemerkenswert. Die „tierra templada“ umfaßt den gesamten Höhenbereich zwischen der Küste und 2000 m NN, bei Arequipa reicht sie auf Grund des Heizflächeneffektes der Pampas im Westen sogar bis knapp 2500 m NN hinauf. Die weite vertikale Erstreckung der ge-

*Abb. 5:* Wasserhaushaltsbilanzen nach W. SCHMIEDECKEN, 1978 (a), Gegenüberstellung der berechneten (helle Säulen) und gemessenen (schwarze Säulen) potentiellen Verdunstung (b). Durchschnittliche Tagesminima und -maxima der relativen Luftfeuchte (c) und mittlere Bewölkung (d) von fünf Stationen aus verschiedenen Höhenstufen

Balances of the hydrological cycle according to W. SCHMIEDECKEN 1978 (above), below the juxtaposition of the calculated (light columns) and measured (black columns) potential evaporation. Average diurnal minima and maxima of the relative atmospheric humidity (second diagram from bottom) and median clouding (below) of five stations at different altitudes



mäßigten Stufe bis in größere Höhen ist neben der hohen Einstrahlung tagsüber vor allem auf die relativ geringe nächtliche Abkühlung zurückzuführen, die durch die erwähnten Abwinde aus den Tälern und von den Berggipfeln verursacht wird (im Falle Arequipa aus dem Rio Chili-Tal und vom El Misti bzw. Chachani). Jedoch ist die Atacama in Südperu keinesfalls als „heiße Wüste“ anzusprechen, zum einen wegen der Meeresnähe, zum anderen wegen ihrer Höhenlage.

Die oberhalb gelegenen Stufen „fresco, frio“ und „helado“ nehmen im Vergleich zum gemäßigten Bereich nur schmale Gürtel ein, da sie im Gebiet der steilen Kordilleren-Abdachung liegen. Hier vollzieht sich auch der Wechsel vom vollariden über den subariden zum semiariden Klimatyp (s. o.). Oberhalb ca. 4300 m NN schließt sich die stellenweise mehr als 100 km breite Temperaturstufe „subnevado“ an. Im E, also zum Titicaca-Becken hin, reicht sie vereinzelt bis auf 3900 m NN hinunter, so z. B. bei Collacachi, wo zudem die Lage im Talgrund offensichtlich zu einer Unterkühlung führt (Jahresmitteltemperatur nur 4,6 °C; lokalklimatischer Kaltluftsee). Hingegen zieht sich das tiefergelegene Flußsystem des Rio Tambo zusammen mit den jenseits der Wasserscheide gelegenen Seen um Lagunillas als wärmeres Band in meridionaler Richtung durch die kalten Hochgebiete.

Den Hochflächen aufgesetzt sind zum einen die z. T. über 6000 m NN hohen Vulkankegel im W sowie die weniger markanten Gipfel der Wasserscheide. Diese Berge reichen ab ca. 4900 m NN in die Temperaturstufe „nevado“ hinein, die im vorliegenden Fall jedoch nicht mit „schneebedeckt“ gleichzusetzen ist. Vielmehr wird die mittlere klimatische Schneegrenze im W nur von den höchsten Gipfeln erreicht, so daß selbst die rund 6000 m NN hohen Berge Chachani und El Misti am Ende der Trockenzeit durchweg schneefrei sind. An der Gratpartie der Wasserscheide reicht die Schneegrenze tiefer hinab (ca. 5500 m NN), da hier die während der Regenzeit fallenden Niederschläge genügend Schnee bringen, der auch in der regenarmen Jahreszeit nicht restlos aufzehrt wird.

Die Region des Titicaca-Beckens weist eine relativ vielfältige Abfolge verschiedener Kontinentalitätsgrade auf. Verhältnismäßig kühl und trocken sind die an das westliche Hochland angrenzenden Gebiete um Juliaca und Puno. Dagegen entspricht das gesamte Ostufer des Sees zusammen mit dem Lago Arapa sowie der Halbinsel Copacabana und der Ilave-Mündung mit mildereren Temperaturen („frio“) und Niederschlägen über 700 mm/N/a bei 9–10 humiden Monaten einem ozeanischeren Klimatypus. Die intensive landwirtschaftliche Nutzung und dichte Besiedlung dieses Raumes läßt sich also nicht nur mit der orohydrographischen und edaphischen Situation sondern auch durch die klimatische Begünstigung erklären.

### *Mikroklimatische Untersuchungen*

Die bisherigen Ausführungen über die hygrothermische Differenzierung lassen bereits eine Interpretation der Abfolge verschiedener Vegetationsstufen und -gürtel zu. Die Verbreitung und Ausbildung spezieller Lebensformen wird je-

doch erst durch die Berücksichtigung der besonderen mikroklimatischen Bedingungen verständlich.

Die ohnehin gegebene Verschärfung klimatischer Extreme in der bodennächsten Luftschicht wird in Teilen Südperus durch geringe Bewölkungsgrade oder große Meereshöhen nochmals akzentuiert, da hier die Strahlungsbilanzen sehr hoch sind. Aus Untersuchungen von HIRSCHMANN (1973, zit. bei A. KESSLER, 1978, S. 56) im benachbarten Nordchile geht hervor, daß die Mittelwerte der Globalstrahlung von 410 cal/cm<sup>2</sup>/d in Iquique an der Küste (8 m NN) auf 520 cal/cm<sup>2</sup>/d in Chuquicamata am Kordillerenabfall (2850 m NN) ansteigen. Noch größer ist die vertikale Zunahme der Strahlungsbilanz (= Nettostrahlung), die nach A. KESSLER (1978, S. 57) für die im Untersuchungsgebiet gelegenen nebelfreien Stationen Pampa de Majes bei einem Mittelwert von 453 cal/cm<sup>2</sup>/d (1440 m NN) und in Arequipa bei 625 cal/cm<sup>2</sup>/d (2451 m NN) liegt.

Die Auswirkungen der verschiedenen Strahlungsklimate auf die bodennächste Luftschicht kommen in kurzfristigen Vergleichsmessungen zum Ausdruck, die im März 1978 bei für die Jahreszeit typischen Witterungsverhältnissen durchgeführt wurden. Dabei gilt Ilo in unmittelbarer Nähe von Punta Coles als Beispiel für die relativ stark bewölkte, luftfeuchte Küstenregion, während die Messungen in La Joya den trockenen Wüstenbereich und die am Mont Blanc-Punkt an der Ostflanke des El Misti die West-Kordilleren charakterisieren sollen.

Das Ausgleichsklima in Küstennähe spiegelt sich bei ziemlich starker Bewölkung auch an der Bodenoberfläche (Messungen mit Thermoelementen) in vergleichsweise niedrigen Temperaturschwankungen wider, wie die weitständige Konfiguration der Isolinien in Abb. 6a verdeutlicht. Entsprechend sind die Verdunstungswerte während der Mittagszeit nicht sonderlich erhöht; sie werden deutlich advektiv durch gleichmäßige Seewinde beeinflusst, denn die frei exponierten Piche-Messungen 150 cm über Grund zeigen höhere Werte als diejenigen in der bodennahen, windärmeren Luftschicht. Auch die Luftfeuchte-Verhältnisse sind mit der Meeresnähe zu erklären, d. h. die Unterschiede zwischen den Messungen in 150 cm und 1 cm über dem Boden sind weniger kraß als an den beiden anderen Meßpunkten, und ebenso reichen die Minima nicht so tief herab.

In der Kieswüste um La Joya sind die Tagesgänge der Temperatur, Verdunstung und Luftfeuchte wesentlich stärkeren Schwankungen unterworfen als in Ilo. Trotz der hellen Böden wurde an der Oberfläche eine Maximaltemperatur von 64 °C gemessen. Die starke Aufheizung der untersten Luftschichten drückt sich tagsüber in einer erheblichen Verdunstung in 5 cm über Grund aus, die trotz ähnlicher Windgeschwindigkeiten wie in Ilo die Werte in 150 cm Höhe deutlich übertrifft. Das Strahlungsklima verursacht natürlich auch eine geringere Luftfeuchtigkeit, die zudem in der vertikalen Schichtung stärker differiert (vgl. in Abb. 6e und 7e die verschieden weiten Abstände der einzelnen Tagesgang-Kurven).

Auch die Meßergebnisse am El Misti (Abb. 8) lassen eine dichte Scharung der Isothermen mit einem Temperaturmaximum von 44 °C am Boden erkennen. Dies ist insofern be-

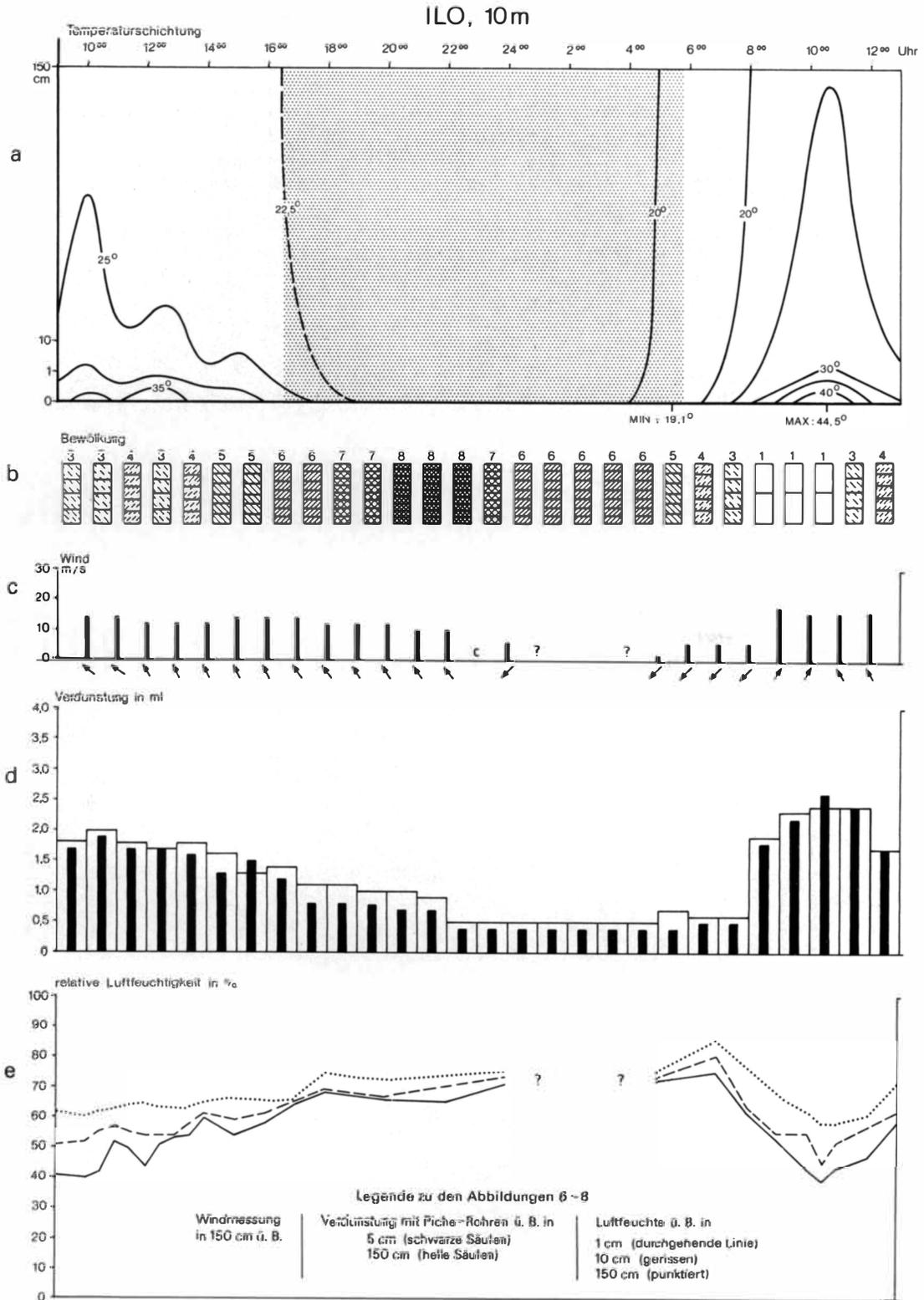
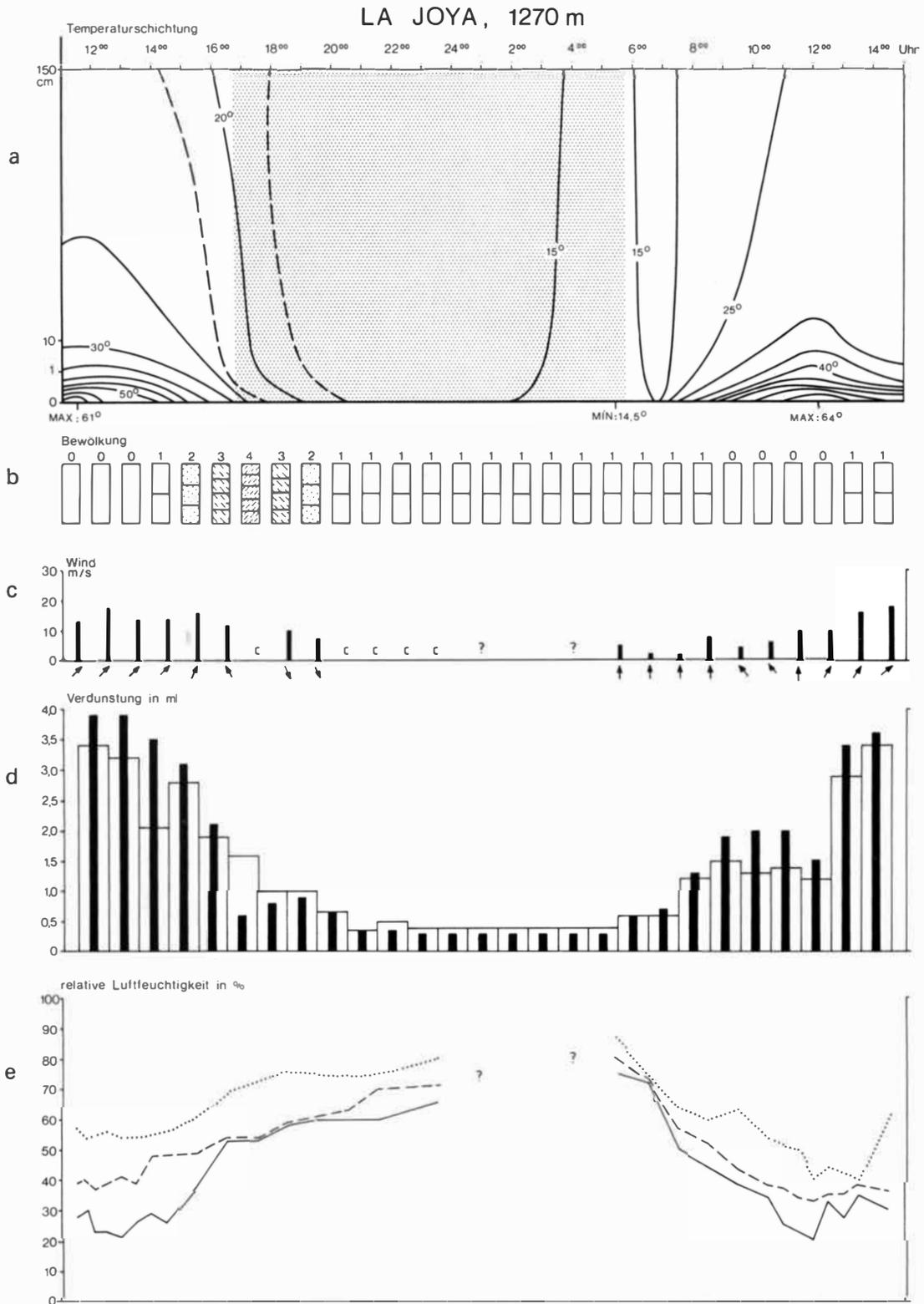
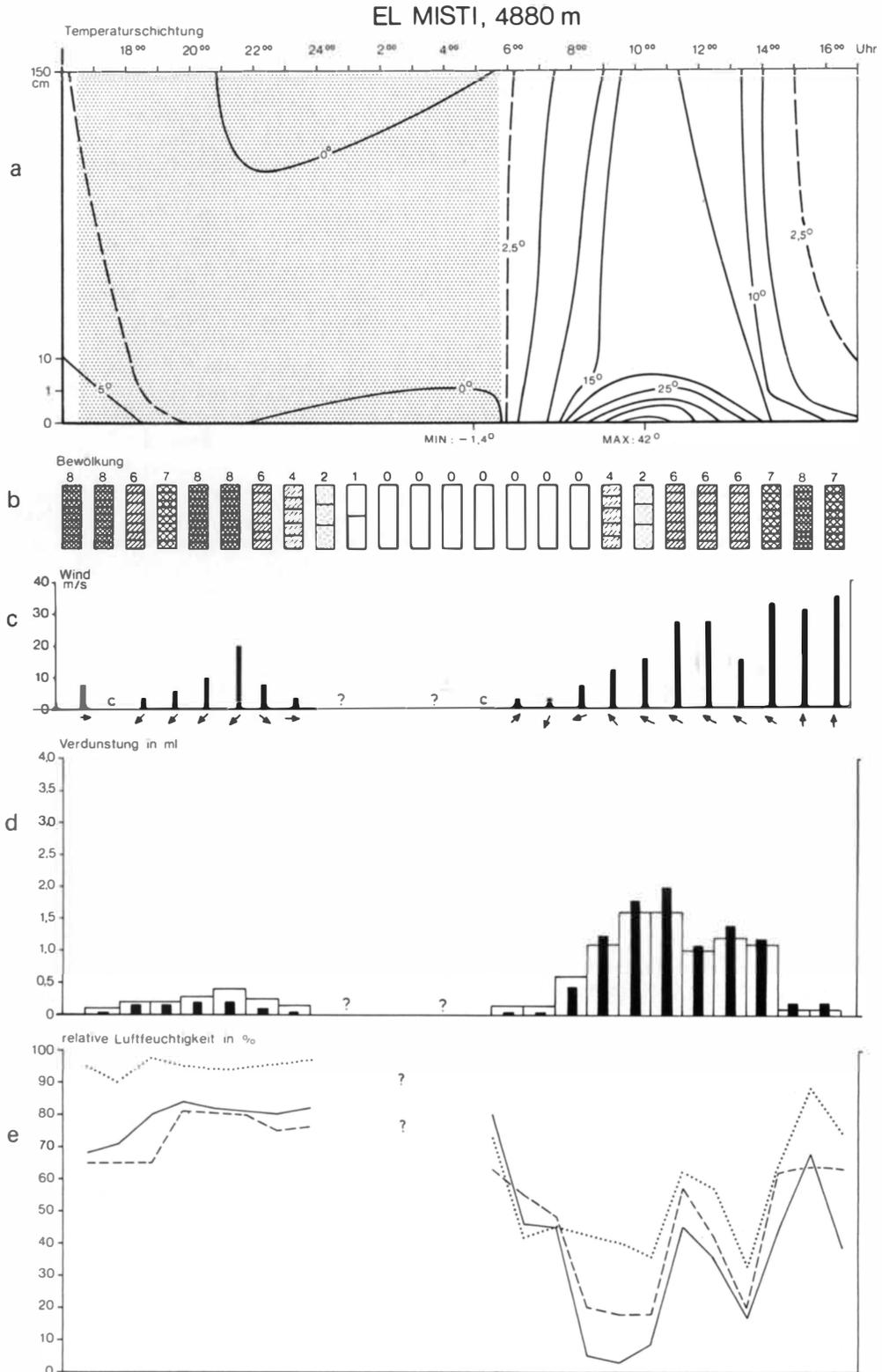


Abb. 6-8: Mikroklimatische Tagesmessungen in Ilo (21./22. 3. 78), La Joya (25./26. 3. 78) und am Mont Blanc-Punkt des El Misti (28./29. 3. 78)

Microclimatic day measurements at Ilo (21-22. 3. 78), La Joya (25-26. 3. 78) and at the Mont Blanc point of El Misti (28-29. 3. 78)





merkwürdig, als die zu dieser Jahreszeit übliche Kondensationsbewölkung bereits im Verlaufe des Vormittags aufkommt und einen weiteren Temperaturanstieg frühzeitig verhindert. Das bedeutet, daß im Südwinter bei unbewölktem Himmel an der Oberfläche der dunklen Aschenböden noch in rund 5000 m NN mit Maximaltemperaturen von ca. 60 °C zu rechnen ist, während in klaren Nächten scharfe Fröste auftreten. Dementsprechend können für die bodennächste Luftschicht Tagesamplituden von 80 °C durchaus als realistisch angesehen werden. W. RAUH (1978, S. 63) weist für die Cordillera Raura in den Zentralanden Perus bei 4900 m NN Temperaturdifferenzen an der Bodenoberfläche nach, die im Juli innerhalb von 24 Stunden bei 75 °C liegen. Neben den außergewöhnlichen Oberflächentemperaturen fallen die Minimumwerte der relativen Luftfeuchtigkeit auf (1 cm über Grund = 3 % r.L.).<sup>2)</sup>

Recht niedrige Werte zeigen die Verdunstungsmessungen, also auch diejenigen in 5 cm über Grund. Tatsächlich dürfte in unmittelbarer Bodennähe die Verdunstungskraft mittags außerordentlich hoch sein, da sich bei starker Erhitzung der Oberfläche und gleichzeitig sehr geringer Luftfeuchte das Mikroklima durch ein großes Wasserdampf-Sättigungsdefizit auszeichnet. Unter derartigen Bedingungen ist bei Pflanzen eine hochgradige ökophysiologische Spezialisierung zu erwarten, die sich auch physiognomisch ausdrückt (s. u.)

#### Die Vegetationsgürtel in Abhängigkeit von den Klimatypen

Im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Klimauntersuchungen in dieser Arbeit stellte sich die pflanzengeographische Zonierung durch A. WEBERBAUER als besonders geeignete Beobachtungsgrundlage für Beziehungsmerkmale zwischen Vegetation und hydrothermischen Klimatypen heraus. Weiterführende Untergliederungen in verschiedenste Formationsgruppen sind möglich (s. z. B. H.-W. KOEPCKE, 1961), sie sind jedoch nicht mehr großklimatisch zu erklären und tragen im vorliegenden Fall nicht zur Übersichtlichkeit bei.

#### Die Lomas

Mit Loma werden die kurzfristigen Pflanzenfluren angesprochen, die im Juli / August unter Einwirkung der Staubregen und Nebel erscheinen und zu Anfang des Sommers bereits verdorrt sind. Eine besonders deutliche Ausbildung zeigen die Lomaformationen an den steilen Küstenhängen. Gegenüber schwach geneigten Flächen ist die bessere Ausnutzung der Nebelniederschläge an Steilabfällen mit der kleineren Benetzungsoberfläche bei gleicher horizontaler Feuchtezufuhr zu erklären (vgl. schematische Darstellung in Abb. 9). Dazu kommt mit steigendem Neigungswinkel ein zunehmender Hangwassereinfluß, der zu einer besseren Bodendurchfeuchtung führt, während die flachen Gebiete einen vergleichsweise erhöhten Sickerwasserverlust aufweisen. Die Befeuchtungsintensität der Bodenoberfläche ist also im starken Maße von den orographischen Verhältnissen im Einflußbereich der Küstennebel abhängig, so daß die Lomas nicht

als durchgehender Gürtel, sondern vielmehr als isolierte Vegetationskomplexe mit mehr oder weniger stark ausgeprägten floristischen Eigenheiten anzusprechen sind (s. Beilage II).

Sogar die Pflanzenformationen können erhebliche Unterschiede aufweisen. Abweichungen von der üblichen hygrophilen Kräuterflora mit reicher Flechtenbedeckung des Untergrundes zeigt z. B. die Kakteenloma zwischen Ocoña und Atico, also knapp nördlich des Untersuchungsgebietes. – Aus dem Rahmen fallen auch die Vorkommen von *Tillandsia werdermanni* bei Tacna, die bereits durch O. BERNINGER (1925) besondere Erwähnung fanden. Trotz einer Küstentfernung von rund 50 km sind sie als reine Lomafluren anzusehen, da im vorliegenden Fall die Nebel über die an dieser Stelle niedrige Küstenkordillere hinwegreichen und an die Hangfußregion der Anden stoßen. Daß die feuchten Luftmassen bei Sama Grande und Tacna weit ins Landesinnere hineinreichen, kommt in Abb. 4b in der weitgreifenden Unterkühlung des Gebietes gut zum Ausdruck. Außerhalb dieses Gebietes sind die wurzellosen *Tillandsia*-Bestände in Südperu auf das äußerste Küstenvorland und auf die höheren Partien der Küstenlomas beschränkt, so z. B. oberhalb von Mollendo, wo sie bis 1000 m NN hinaufreichen.

Die beschriebenen Vorkommen beständig vegetierender Pflanzenformationen sollen jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß sich die Lomafluren normalerweise aus einer periodisch auftretenden Kräuterflora zusammensetzen, wobei Malvaceen (Abb. 10a), Compositen, Leguminosen und einige monokotyle Geophyten vorherrschen. In Abhängigkeit von der Nebel- bzw. Benetzungsintensität kann die Vegetationsdichte und -verbreitung Schwankungen unterworfen sein, die in Südperu jedoch weniger gewichtig zu sein scheinen als an den nördlicheren Küstenabschnitten.

#### Die Wüste

Zwischen der Lomazone und der Sukkulenten-Halbwüste herrscht eine schwer zugängliche, gebirgige Schuttwüste, die an einigen Stellen von weitflächigen, „Pampas“ genannten Kieswüsten mit kleinen Dünenfeldern unterbrochen wird. Sieht man von den zumeist landwirtschaftlich genutzten Talauen ab, so ist die Vegetation äußerst spärlich.

Für eine schütterere Pflanzenbedeckung kommen nur zwei Standorttypen in Frage, in denen die Wasserversorgung etwas günstiger ist. Zum einen handelt es sich um Felshänge, die

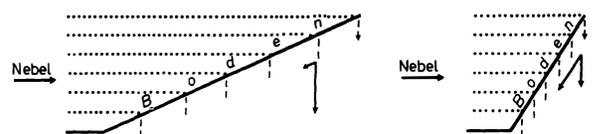


Abb. 9: Schematische Darstellung der Nebelbefeuchtung an einem flachen Hang und am Steilhang. Bo = Bodenoberfläche, Pfeilsymbol = Verhältnis subterrestrisches Hangwasser zu Sickerwasser. Schematic presentation of fog-dampening on a shallow slope and on a steep one. Bo = soil surface, arrow = relationship of sub-terrestrial slope water to seeping water

stellenweise einen Bewuchs mit Kakteen, insbesondere *Cereus*-Arten, sowie mit grauen, bodenständigen Tillandsien aufweisen. Die Vegetation hält sich an begrenzte Lockermaterial-Vorkommen in Felsspalten und -rinnen, wo sich vorübergehend Bodenwasser ansammeln kann und für eine längere Durchfeuchtung sorgt.

Die sehr zerstreut auftretenden Sträucher und Halbsträucher im gebirgsnahen Spülflächensaum der Pampas sind ausschließlich an weitflächige Trockenbetten gebunden. Lehmböden mit Polygonrissen weisen an diesen Stellen auf gelegentliche Überflutungen hin, wodurch die episodische Wasserversorgung der Pflanzen erklärt wird. Neben der verbreiteten Composite *Trixis cacalioides* wird die zerstreute Strauchformation von Leguminosen und Boraginaceen bestimmt.

### Die Matorrales

Oberhalb der Vollwüsten schließt sich ab ca. 2200 m NN eine allmählich dichter werdende Sukkulente-Halbwüste an, die sich ziemlich genau mit den Klimastufen „fresco“ und „frio“ deckt und zwischen der 100 und 200 mm/N/a-Isohyete liegt. Auch im Gebiet unterhalb von Arequipa, wo die trockene „tierra templada“ höher hinaufreicht (ca. 2500 m NN), ist eine Übereinstimmung zwischen der hydrothermischen Klima- und der Vegetationsgrenze festzustellen (vgl. Beilage I und II).

Die Zwergstrauchformation der Wüsten-Pampas greift in die Sukkulente-Halbwüste über, die in den ONERN-Schriften als „Matorral“ bezeichnet wird. Insbesondere die steinig und felsigen Talhänge werden von hohen Säulen- und Kandelaber-Kakteen beherrscht. Auf ihnen trifft man häufig *Tillandsia virescens* als Epiphyt an. Schließlich seien die stammbildenden, aber niederliegenden Schopfbblattpflanzen der Gattung *Puya* erwähnt.<sup>3)</sup>

### Die Tolares und Queñoales des Anden-Westabfalles

Oberhalb ca. 3200 m NN nimmt die Zahl der stammsukkulente Kakteen und der Zwergsträucher zugunsten einer dichteren und höheren Strauchformation ab. Als Charakterpflanze dieser „Tolares“ gilt *Lepidophyllum quadrangulare* (Abb. 10b), das oberhalb 3700 m NN im Einflußbereich der beiden oberen Kondensationsstufen (s. o.) Reinbestände bildet. Damit reicht die westliche Verbreitungsgrenze der *Lepidophyllum*-Heiden wesentlich tiefer hinunter als die östlichen, im Bereich der Hauptwasserscheide gelegenen Vorkommen (s. Beilage II), die erst oberhalb 4100 m NN anzutreffen sind. A. WEBERBAUER unterscheidet in seiner Vegetationskarte (1922, Taf. 13) eine mesotherme Tolaheide mit weiteren mesotherm-subxerophilen Formationen am Anden-Westabhang von einer mikrothermen Tolaheide im Gebiet strauchfreier Tussock-Bestände der Puna.

Obwohl sich der Verbreitungsschwerpunkt der kennzeichnenden *Lepidophyllum*-Sträucher in unmittelbarer Nähe ihrer Trockengrenze befindet, sind die weitgehend geschlossenen Vorkommen nicht unbedingt mit dem ökologischen Optimum dieser Art gleichzusetzen. Immerhin kommt ein

Großteil der Tola-Straucharten auch noch in Gebieten mit 6–7 pflanzenökologisch humiden Monaten vor, so z. B. neben *Lepidophyllum* die Rosacee *Tetraglochin strictum*. Hier sind die Sträucher allerdings gegenüber den Büschelgrasfluren in der Wurzelkonkurrenz erheblich benachteiligt. Da am Westabfall der Kordilleren Gräser wegen der Trockenheit nicht so verbreitet sind wie in der Puna, können sie in der Tolazone das Wachstum der Sträucher kaum beeinträchtigen. Daneben dürfte aber auch eine effektivere Nebelauskämmung durch die dichtgestellten schuppen- oder nadel-förmigen sowie stachelspitzen Blätter einiger Straucharten für die weite Verbreitung am Westabhang ausschlaggebend sein.

Entsprechende Beziehungen glaubt H. W. KOEPECKE (1961, S. 180 und Abb. 61) auch für die *Polylepis*-Gehölze im oberen Bereich der Tolazone nachweisen zu können. Diese als „Queñoales“ in der Karte eingezeichneten Wäldchen bilden ebenso wie die *Lepidophyllum*-Tolares Formationen, deren Dichte allein mit den niedrigen Niederschlägen von 200–250 mm/N/a bei 2–3 pflanzenökologisch humiden Monaten kaum zu erklären sind. Die Zusammenhänge zwischen den *Polylepis*-Vorkommen und verstärkter Wolkeineinwirkung kommt auch darin zum Ausdruck, daß Queñoales im wolkenarmen Hochland westlich der Wasserscheide restlos fehlen und erst wieder am Rande des Titicaca-Beckens anzutreffen sind, so z. B. in der Nähe eines Bestandes der Riesen-Bromelie *Puya raimondii* bei Caracara, nördlich von Lampa (s. Beilage II). Auch hier fallen die *Polylepis*-Gehölze an Berghängen offensichtlich mit Wolkenstufen zusammen (C. TROLL 1959).

### Die Puna

Oberhalb ca. 3800 m NN bzw. nach Osten werden die Tolares der Westkordillere allmählich durch die Büschelgrasfluren der Puna ersetzt, reichen stellenweise aber noch bis 4300 m NN hinauf. Im Vergleich zu den bisher behandelten Höhenstufen zeigen die Punaformationen eine viel weitere Verbreitung: sie umfassen den gesamten Bereich zwischen der paramo-verwandten nordperuanischen Jalca im Norden und den nordchilenischen Höhenwüsten im Süden.

Eine Differenzierung nach C. TROLL (1959) in klimatische Zonen mit Dorn-, Trocken- und Feuchtpuna ist sicherlich für den bolivianischen Altiplano angebracht, ist jedoch in Südperu bei einer Schwankungsbreite von 4–7 pflanzenökologisch humiden Monaten nicht so deutlich als klar ersichtliche W-E-Abfolge von Vegetationsgürteln nachvollziehbar. Zwar wird die Pflanzendecke von der Vulkankette der Westkordillere bis zum Titicacasee insgesamt dichter und spiegelt damit die zunehmenden Niederschläge wider. Viel prägnanter als diese kaum wahrnehmbare weitläufige Veränderung in der Vegetationsdichte ist aber der kleinräumige Wechsel der Pflanzengesellschaften, der maßgeblich durch die Bodenfeuchtigkeit bestimmt wird. Die Tolares können also nur bedingt als Abgrenzungskriterium für die Trockenpuna herangezogen werden, zumal die Tola-Gattung *Lepidophyllum* in Bolivien weit in den feuchten Punateil hineinreicht (vgl. Verbreitungskarte von A. WEBERBAUER, 1911, im Anhang).

Auch die Ausbildungsformen der vorherrschenden Büschelgrasfluren tragen kaum zur Differenzierung in Trocken- und Feuchtpuna bei, da die Tussockbestände beidseitig der Wasserscheide jeweils unterschiedliche Bedeckungsgrade erreichen können. So werden die weiten Schwemmlächen östlich des El Misti und Chachani, also ein Bereich, der nach C. TROLL weit in der Trockenpuna liegt, von einer recht dichten, aber niedrigen Hochgrasformation mit zahlreichen mehrjährigen Kräutern besiedelt (Bedeckungsgrad in 3850 m NN ca. 30–50%). Weiter oberhalb am Hangfuß des El Misti werden auf jungen Aschensanden die Büschelgräser mit ca. 1 m Wuchshöhe stattlicher als im vorigen Beispiel, weisen in 3900–4300 m NN aber nur einen Bedeckungsgrad von 10–20% auf. Weitere Pflanzen fehlen hier weitgehend, da das Wurzelgeflecht in den durchlässigen Andosolen besonders dicht ausgeprägt sein dürfte und wohl keine Konkurrenz zuläßt. Einzig im untersten Verbreitungsgebiet gibt es große *Lepidophyllum*-Pulke von 20–50 qm, die allerdings ausschließlich auf 1–2 m hohen Sandnebkas stocken. Zwischen den Lockerböden reichen auf kiesig-steinigen oder felsigen Partien, im Beispiel El Misti z. B. auf freigelegten Andesit-Rücken zwischen den Flugaschenschleppen, Kräuter und Sträucher von den höchsten Pflanzenvorkommen in die Horstgras-Formationen hinab. Das gleiche betrifft die Polster- und Rosettenstauden, die an entsprechenden Standorten schon ab 4100 m NN festgestellt werden können, so z. B. bei Titijones an der Straße Moquegua-Puno.

#### Die Llaretas

In einem Übergangsbereich zwischen 4300 und 4500 m NN treten die Büschelgrasfluren als beherrschendes Merkmal der Puna allmählich zurück und werden schließlich auch auf Lockerböden von vereinzelt Flecken mit Polsterpflanzen, Rosettenstauden und kleinen Grashorsten inmitten einer vegetationslosen Umgebung abgelöst. Diese Formation beschränkt sich keineswegs auf einen unbedeutenden Bereich höchstgelegener Gipfel, sondern nimmt, wie Beilage II zeigt, zusammen mit der subnivalen Kälteüste rund 30% der Punaregion ein. Die Zahl der Pflanzenarten ist in dieser Höhe sogar größer als in den tiefer gelegenen Tussock-Beständen, wobei schon innerhalb der einzelnen kleinen Vegetationsflecken die floristische Vielfalt auffällt. Diese Tatsache deutet komplexe ökologische Wirkungsgefüge auf begrenztem Raum an, die weniger mit einem kleinräumigen Wechsel von Felsspalten-, Schutt- und Lockerbodenstandorten zu erklären sind – wie es beispielsweise für die Hochgebirge der mittleren Breiten zutrifft. Daß verschiedenste Arten eine dicht zusammengedrückte Gemeinschaft bilden (vgl. Bild 10 in C. TROLL, 1966), hängt im vorliegenden Fall wohl eher mit den günstigeren und vielfältigeren Keimbedingungen zusammen, die die bereits bewachsenen Flächen schaffen. Samen und Früchte können sich nach A. WEBERBAUER (1911, S. 213) an solchen Stellen ansammeln, ohne sofort verweht bzw. fortgeschwemmt zu werden (s. „Polster-Epiphyten“ bei W. RAUH, 1978, S. 81). Daneben führt in unmittelbarer Umgebung der vorhandenen Pflanzen eine „bestandsklimatische“ Abschwächung der extremen Temperatur- und Luftfeuchteverhältnisse und der Einfluß der

Humusanreicherung auf die Wasserhaltekapazität des Bodens zu günstigeren Entwicklungsvoraussetzungen für einwandernde Arten.

Oberhalb ca. 4800 m NN sind Pflanzen nur noch einzeln anzutreffen und schmiegen sich eng an größere Steine bzw. an Felsen (vgl. Photo 2). Die charakteristischen Polsterpflanzen *Azorella diapensioides* und *Pycnophyllum molle* reichen auf diese Weise auf den Aschenhängen des El Misti bis 5100 m NN; auf anstehendem Andesit sind sie noch höher anzutreffen, vereinzelte Büschelgräser können sogar bei 5500 m NN festgestellt werden.

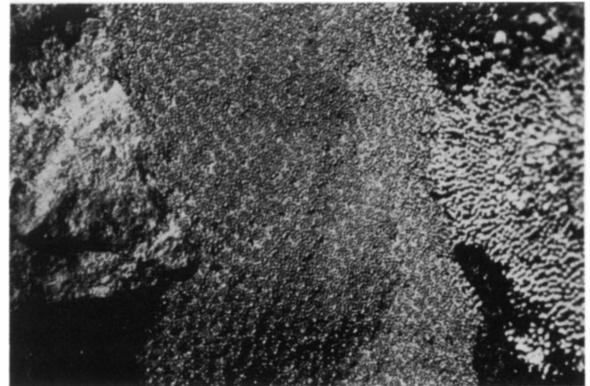


Photo 2: Blattrosetten-Oberfläche mit winzigen Blüten eines *Azorella*-Polsters, das sich oben fest an einen Felsbrocken schmiegt. Unten *Pycnophyllum*-Flachpolster. Aufn. SABINE MÜLLER, 29. 3. 78

Surface of leaf rosettes with tiny flowers of an *Azorella* cushion, nestling tightly against a piece of rock above. Below *Pycnophyllum* flat cushion. Photo: SABINE MÜLLER, 29. 3. 78

Auf Grund der Insektenarmut im Bereich der hochandinen Polsterpflanzenregion, die sich entgegen der Ansicht H. WALTERS (1973, S. 250) keineswegs auf die feuchten Punagebiete beschränkt, verbreiten sich die meisten Pflanzen anemocor. Die reproduktiven Organe beschränken sich folglich in den meisten Fällen auf unscheinbare Blüten, bei denen Selbstbestäubung eine häufige Erscheinung ist.

#### Die interandine Sierra

Auf Grund der floristischen Zusammensetzung ist die Grassteppe in den tiefergelegenen Gebieten der Umgebung des Titicacasees zu der zentralperuanischen Sierrazone zu zählen (A. WEBERBAUER, 1911, S. 184ff.). Physiognomisch unterscheidet sich diese Formation von der Puna durch einen dichteren Pflanzenbewuchs mit einem Deckungsgrad von über 70% bei niedrigerer Wuchshöhe von maximal  $\frac{1}{2}$  m. Die Sierra-Vegetation beschränkt sich im Untersuchungsgebiet auf die tiefgründigen Alluvionen der Beckenregion und der weiten Flußtäler, also auf einen Bereich, der von 3820 bis höchstens 4000 m NN hinaufreicht.

Es herrschen Gramineen der Gattung *Festuca*, *Calamagrostis* und *Mühlenbergia* vor, während die *Stipa*-Arten der

Puna zurücktreten. Zwischen den Gräsern, die nur gelegentlich Horste sondern vorwiegend Rasen bilden, bedecken niederliegende Kräuter den Boden, vor allem Leguminosen der Gattung *Astragalus*. Sträucher kommen selten vor, sieht man von vereinzelt Beständen an *Tetraglochin strictum* ab.

Felspartien, die über die Alluvionen hinausragen, zeigen mit der Anwesenheit mehrerer Bromeliaceen der Gattung *Puya* und *Tillandsia* eine floristische Verwandtschaft zu tiefergelegenen Gebieten der Sierrazone.

Was die Diskussion über den potentiell natürlichen Bewuchs in der näheren Umgebung des Titicacasees betrifft, so darf als sicher gelten, daß vor einer Beeinflussung durch den Menschen lichte Waldbestände vorhanden waren (z. B. mit der endemischen *Buddleia coriacea*). Weder edaphische Gründe können bei der Vielfalt an Bodenarten gegen Baumwuchs angeführt werden, noch sprechen die klimatischen Voraussetzungen dagegen: bei einer pflanzenökologisch humiden Zeit von 5–10 Monaten beinhaltet das sowohl die Wasserversorgung als auch das Wärmeangebot, die Bodentemperatur als maßgeblicher Faktor für den Baumwuchs tropischer Hochgebirge inbegriffen (H. WALTER und E. MEDINA, 1969). Dies betrifft ebenso die Hangpartien und Felsabschnitte der angrenzenden feuchteren Puna Südperus, wo vereinzelte Reliktvorkommen kleinerer *Polylepis*-Bestände (*P. tomentella* und *P. incana*) bis über 4600 m NN auf ehemals umfangreichere Waldgebiete schließen lassen.

#### Anpassungsmerkmale der Pflanzen an extreme Klimaverhältnisse

Das breite Spektrum verschiedenster Klimatypen verursacht in Südperu ein vielfältiges Angebot spezieller Ausbildungsformen an den Grundorganen des Vegetationskörpers (Wurzel, Sprossachse, Blatt). Auch hinsichtlich der Lebensdauer der Pflanzen und der Periodizität des Wachstums können die einzelnen Vegetationsgürtel erhebliche Abweichun-

gen voneinander aufweisen. Sogar die Fortpflanzungsorgane weisen in manchen Fällen eine deutliche Anpassung an die Klimaverhältnisse (z. B. Reduzierung der Blüten vieler Llarreta-Arten, s. o. und Foto 2).

Besonders eindrucksvoll sind die Unterschiede in den Lebensformenspektren zwischen den Lomas der Küstenwüste und den stellenweise kaum 100 km entfernten Llaretas der Hochkordillere. Berücksichtigt man jedoch die gegensätzlichen Klimaverhältnisse mit geringen Tagesschwankungen der Luft- und Bodentemperaturen, Luftfeuchte und Verdunstung an der Küste bzw. sehr hohen Amplituden der gleichen Faktoren im Hochgebirge, so sind die stark voneinander abweichenden Anpassungserscheinungen der Pflanzen einleuchtend.

Für die Lomas ist insbesondere der hohe Anteil an Therophyten bezeichnend, ferner treten Zwiebel- und Knollen-Geophyten auf. Beide Lebensformen zeigen mit ihrer deutlichen Periodizität einen Lebenszyklus, der mit dem Wechsel zwischen trockener und feuchter Jahreszeit zu verbinden ist: in der Nebelzeit entwickeln sich kurzfristig von Juli bis September die Vegetationsorgane, während die anschließende Blütezeit gerade in den südperuanischen Lomas schon in die Trockenperiode fällt. Als bezeichnendes Merkmal für die hohe Luftfeuchtigkeit bzw. geringe Austrocknungsgefährdung in der Garuazeit kann die hygromorphe Belaubung zahlreicher Arten hervorgehoben werden. Dunkelgrüne, zarte, aber ziemlich große Blätter sind für die Ephemerer der Lomavegetation typischer als Xerophyten-Merkmale wie Sukkulenz, Behaarung oder Hartlaub. Charakteristische Vertreter mit hygro- bis mesomorpher Belaubung sind die endemischen *Nolana*-Arten, einige Begoniaceen, Chenopodiaceen und Malvaceen (s. a. *Palaua malvifolia* in Abb. 10a) sowie in Ortsnähe diverse europäische Ackerunkräuter wie *Sonchus arvensis*, *Erodium cicutarium* und *Stellaria media* (H. ELLENBERG, 1958, S. 53). – Zu den wenigen perennen Arten zählen die bemerkenswerten *Tillandsien*, die als scheinbar wurzellose Bestände locker dem Boden in meterlangen Streifen aufliegen. Tatsächlich sind bei den Bromelien *Til-*



Abb. 10: a = *Palaua malvifolia* (Lomas), b = *Lepidophyllum quadrangulare* (Tolares), c = *Pycnophyllum aculeatum* (Llaretas). Aus A. WEBERBAUER, 1911

*landsia latifolia*, *T. pupurea* und *T. straminea* die Wurzeln in die Sproßachse nach innen gewachsen (W. RAUH, 1958). Die Wasserversorgung wird bei Nebelbenetzung der grauen Blätter mit Hilfe von Saugschuppen gewährleistet. Dabei lassen sich bereits innerhalb der einzelnen Tillandsien-Reihen, also auf kleinstem Raum, erhebliche Luv-Lee-Unterschiede feststellen: hinter der feuchten Seeseite sterben die im Windschatten gelegenen Pflanzenteile bei ungenügender Benetzung ab (s. Abb. 103 bei H. W. KOEPCKE, 1961, S. 230). Dieser offensichtliche Feuchtemangel wird sicherlich dadurch verstärkt, daß sich die Tillandsia-Bestände unter- und oberhalb der dichteren Kräuterfluren ohnehin auf den Grenzbereich der anhaltenden Nebel beschränken (s. Abb. 1 bei H. ELLENBERG, 1958, S. 50). – Schließlich ist auch die weite Flechtenverbreitung in engem Bezug zum Garuaklima zu sehen. Das Auftreten an Strauch- und Krustenflechten ist insofern erklärlich, als zum einen die Wasseraufnahme durch die Pilzhyphen auch in Dampfform erfolgen kann, zum anderen Erwärmungen bis 70 °C vertragen werden, und nach monatelanger, völliger Austrocknung die Photosynthese wieder wenige Minuten nach Befeuchtung einsetzt. Dieser Genügsamkeit entsprechend reicht der Flechtenbewuchs noch weit in Stein- und Sandwüsten hinein, die nur gelegentlich durch Nebel beeinflußt werden.

Während also Therophyten, Geophyten und Flechten für die Lomas die besten Anpassungsmerkmale zeigen, wird in den strahlungs- und lichtreichen Puna- und Llareta-Standorten des Hochgebirges Keimung und Wachstum von Pflanzen dieser Lebensform durch extreme Temperatur- und Luftfeuchte-Gegensätze verhindert. Vielmehr zeichnen sich insbesondere die hochandinen Azorella-Polster durch einen überaus langwierigen Stoffzuwachs aus, der sowohl jahreszeitlich (hygrisch) als auch tageszeitlich (thermisch) eingeschränkt ist. Er dokumentiert sich nach W. RAUH (1978, S. 68) in einer Hemmung des Internodien- und Blattwachstums. Gerade die geringe Wuchsleistung führt von der morphologisch ursprünglichen Kugelbuschform zur Ausbildung von Radialkugelpolstern, wobei die reich verzweigten und sehr dicht gedrängten Innovationstrieb zusammen mit den winzigen Blättern eine steinharte, harzverklebte Oberfläche bilden (s. Foto 2). Daß mit der resultierenden Einschränkung der Transpirationsfläche auch gleichzeitig ein optimaler Pflanzenschutz gegen Höchsttemperaturen, Windschurf und starke Verdunstung gegeben ist, kann also nur bedingt als ökologisches Anpassungsmerkmal im Sinne einer umweltbezogenen Lebensform-Ausbildung angesprochen werden. Vielmehr bilden die Radialkugelpolster primär eine genetisch fixierte Wuchsform, die sich im Laufe der Stammesgeschichte als eigenständige Organisationstypen entwickelt haben (W. RAUH, 1978, S. 67ff.). – Während bei den harten Azorella-Arten als Vertreter der Radialkugelpolster die abgestorbenen Pflanzenteile den Raum zwischen den dichten Zweigen ausfüllen und dort eine Humusanreicherung verursachen, wird bei den Radialvollflachpolstern der Pflanzenkörper restlos von Trieben ausgefüllt (Abb. 10c). Die Arten dieser Wuchsform weisen meist ein verstärktes Wachstum an der Peripherie auf, so z. B. die weichen Kissen von *Pycnophyllum molle*, bei denen ein randlicher Ring mit gelbgrün

beblätterten Trieben ein winderodiertes, abgestorbenes Zentrum graubrauner Sprosse umgibt. – Auch bei den Tussockgräsern der höchsten Pflanzenvorkommen ist häufig ein ausgeprägtes Randwachstum festzustellen. Die Zentren bestehen dagegen aus vertrockneten Sproßresten, die häufig schwarz verkohlt wirken und folglich weniger als Erosionsschäden anzusprechen sind, sondern möglicherweise auf eine Überhitzung der windgeschützten Partien schließen lassen (s. M. RICHTER, 1980, S. 260).

Im übrigen weisen alle Ichu-Gräser, also auch die der tiefergelegenen Puna, mit ihren steifen, in einer Spitze auslaufenden Rollblättern bei überdurchschnittlich hohem Sklerenchym-Anteil zu Lasten des parenchymatischen Gewebes einen xeromorphen Bau auf (s. A. CABRERA, 1968, S. 112). Im Gegensatz zu den Grashorsten der höhergelegenen Llareta-Standorte zeigen die Tussockgräser der Puna jedoch ein verstärktes Wachstum im Horstzentrum, während eine Strohnikka verrotteter Halme und Blätter am Rande einen Schutzring gegen Staub- und Sandgebläse bzw. Unterkühlung bildet (vgl. dazu O. HEDBERG, 1964, zit. in H. FRANZ, 1979, S. 143). –

Wird die Puna physiognomisch durch Büschelgräser bestimmt, so spielen bezüglich der Artenvielfalt perennierende Rosettenstauden die größte Rolle. Im Vergleich zum üblichen Hemikryptophyten-Habitus liegen in den peruianischen Anden nahezu alle Vertreter dieser Lebensform mit ihrer dichten Belaubung flach ausgebreitet dem Boden auf. Insbesondere die Malven-Gattung *Nototriche* und die *Werneria*-Arten (Compositen) bilden zudem holzige Rübenwurzeln aus; sie dienen nach W. RAUH (1978, S. 85) jedoch weniger der Nährstoffaufnahme und -speicherung, sondern ziehen infolge „... Kontraktion des Hypokotylabschnitts ... die kurze Sproßachse ständig in den Boden hinein“ und halten damit die Innovationsknospen nahe der Erdoberfläche. Im Gegensatz zu den Ichu-Gräsern zeigen die hochandinen Hemikryptophyten nur selten xeromorphe Strukturen. Nach A. WEBERBAUER (1911, S. 199) sind die Blattbehaarung einiger Arten ebenso wie gruben- oder schiffchenförmige Ausbildungen der Spreiten als anatomische Anpassungsformen für eine zusätzliche Wasseraufnahme durch Benetzung des Laubes zu verstehen. Möglicherweise wird hierdurch eine zusätzliche Wasserzufuhr bei eingeschränkter Aufnahme durch die Wurzeln während der Bodengefrorenis gewährleistet. Sicherlich dient die Blattbefeuchtung auch als Schutzeinrichtung gegen erhöhte Transpirations-Verluste. Das tiefreichende und weitverzweigte Wurzelsystem, das im krassen Gegensatz zu den stark verkürzten bzw. flach aufliegenden Laubsprossen der Rosettenstauden steht, ist gleichfalls als Anpassungsmerkmal an die erschwerte Versorgung der Pflanzen mit Wasser zu verstehen.

Bezüglich der Morphologie nehmen die Lebensformen in der Puna eine Übergangstellung zwischen der interandinen Sierra des feuchteren Titicaca-Beckens mit Pflanzen ohne wesentliche Anpassungsmerkmale an vorübergehenden Wassermangel und der xerophilen Vegetation des Anden-Westabfalles ein. Bis zur Extremwüste vollzieht sich der Wandel in der Pflanzenausbildung mit der gleichfalls plötz-

lichen Abnahme der Niederschläge sehr rasch, wobei sich die ansteigenden Temperaturen ebenfalls entsprechend auswirken. In der Tola-Zone spielen die Ichu-Gräser nur noch eine untergeordnete Rolle, während neben niedrigen Kakteenbeständen immergrüne, harzreiche Sträucher mit kleinen, fleischigen, ledrigen oder behaarten Blättern beherrschend werden. In großen Teilen der Matorrales treten schließlich auch die Sklerophyten hinter den auffallenden Säulen- und Kandelaberkakteen zurück, die mit ihren Wasserspeichern die deutlichste Anpassungserscheinung gegen übermäßig lange Trockenheiten zeigen.

Abschließend sei zusammengefaßt, daß sich die südperuanischen Vegetationsgürtel nicht nur im Bedeckungsgrad un-

terscheiden, sondern insbesondere in den jeweiligen Lebensformenspektren erheblich voneinander abweichen. Diese Tatsache mag als allgemeines Kennzeichen der meridionalen Hochgebirge in den Randtropen gelten (z. B. auch in Mexiko und Guatemala), da die größere Differenzierung der vegetativen Anpassungsmerkmale den ökologischen Bezug noch erheblich deutlicher werden läßt als in den Hochgebirgen der mittleren und höheren Breiten. In diesem Zusammenhang wird darauf hingewiesen, daß die Unterschiede in den Klima- und Vegetationsstufen es verbieten, die Höhengürtel tropischer bzw. randtropischer Gebiete mit den Stufenbegriffen der gemäßigten Klimazone (collin, montan, alpin etc.) zu belegen.

#### Anmerkungen

<sup>1)</sup> Für die Klimaberechnungen lagen Computerausdrucke der Temperatur- und Niederschlagswerte auf Monatsbasis für die Zeit von 1963 bis 1972 vor.

<sup>2)</sup> Entsprechende Messungen am 17. 12. 75 am Kraterand des Popocatépetl in 5200 m NN und am 25. 3. 80 auf dem Kibo in 5700 m NN, ergaben in der gleichen Bodenhöhe zwischen 13 und 14 Uhr ebenfalls ein Minimum von 3 bzw. 8% Luftfeuchte, so daß das rasche Absinken auf sehr tiefe Werte während der Mittagszeit in der bodennächsten Luftschicht tropischer Hochgebirgsregionen häufig vorzukommen scheint (s. a. M. Richter, 1980).

<sup>3)</sup> „Matorrales“ werden auch die Dornbusch-Kakteen-Gesellschaften in den semiariden Gebieten Mexikos genannt. Tatsächlich zeigen entsprechende Vegetationstypen in den trockenen Teilen des Tehuacántales (s. z. B. H.-J. KLINK, 1973, S. 218ff.), des Oaxaca-Beckens und des Balsas-Tales ganz ähnliche Formationsmerkmale wie die südperuanischen Matorrales: neben xeromorphen Sträuchern fallen die Yuccas als analoge Wuchsform zu den Puya-Arten auf, und ebenso sind hochwüchsige, stammsukkulente Kakteen typisch, auf denen auch in Mexiko Tillandsia-Epiphyten auftreten können.

#### Literatur

- BERNINGER, O.: Extreme Ausbildung einer Nebelvegetation in der nordchilenischen Wüste. Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkde., S. 383, Berlin 1925.
- CABRERA, A.: Ecología vegetal de la Puna. In: C. TROLL (Hrsg.): Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. Colloquium Geographicum, Bd. 9., S. 91–116, Bonn 1968.
- ELLENBERG, H.: Über den Wasserhaushalt tropischer Nebelosen in der Küstenwüste Perus. Ber. ü. d. Geobotan. Forschungsinst. Rübel, S. 47–74, Zürich 1959.
- : Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. Phytocoenologia, Vol. 2 (3/4), S. 368–387, Stuttgart 1975.
- FRANZ, H.: Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart 1979.
- HÖLLERMANN, P.: Soil movements in the subtropical mountain environment of High Tenerife (Canary Islands). Colloque sur la perglaicrière d'altitude du domaine méditerranéen et abords. Association Géographique d'Alsace, S. 91–112, Strasbourg 1978.
- HORMANN, K.: Geographische Gradienten der Lufttemperatur. Erdkunde, Bd. 31, S. 241–255, Bonn 1977.
- KESSLER, A.: Studien zur Klimatologie der Strahlungsbilanz unter besonderer Berücksichtigung der tropischen Hochgebirge und der kühlpemterierten Zone der Südhalbkugel. In: C. TROLL, (Hrsg.): Geoökologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen. Erdwissenschaftliche Forschung, Band XI, S. 49–63, Wiesbaden 1978.
- KLINK, H.-J.: Die natürliche Vegetation und ihre räumliche Ordnung im Puebla-Tlaxcala-Gebiet (Mexiko). Erdkunde, Bd. 27, S. 213–225, Bonn 1973.
- KOEPCKE, H. W.: Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. Bonner Geographische Abhandlungen, H. 29, Bonn 1961.
- LAUER, W.: Zusammenhänge zwischen Klima und Vegetation am Ostabfall der mexikanischen Meseta. Erdkunde, Bd. 27, S. 192–213, Bonn 1973.
- LAUER, W., STIEHL, E.: Hygrothermische Klimatypen im Raum Puebla-Tlaxcala (Mexiko). Erdkunde, Bd. 27, S. 230–234, Bonn 1973.
- LAUER, W., FRANKENBERG, P.: Untersuchungen zur Ökoklimatologie des östlichen Mexiko. In: W. LAUER (Hrsg.): Klimatologische Studien in Mexiko und Nigeria. Colloquium Geographicum, Bd. 13, S. VII–134, Bonn 1978.
- MONHEIM, F.: Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. Heidelberger Geographische Arbeiten, H. 1, Heidelberg 1956.
- ONERN-Schriften (Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales): Inventario, Evaluación y Uso Racional de los Recursos Naturales, Lima
- Puno, 1965, 5 Bde.
  - Cuenca del Río Camaná-Majes, 1973, 2 Bde.
  - Cuencas de los Ríos Quilca y Tambo, 1974, 3 Bde.
  - Tacna y Moquegua, 1976, 3 Bde.
- PAFFEN, K. H.: Das Verhältnis der tages- zur jahreszeitlichen Temperaturschwankung. Erdkunde, Bd. 21, S. 94–111, Bonn 1967.

- RAUH, W.: Beitrag zur Kenntnis der peruanischen Kakteenvegetation. Sitzber. Heidelberg. Akad. Wiss. (math. nat. Kl.), 1. Abh., Heidelberg 1958.
- : Die Wuchs- und Lebensformen der tropischen Hochgebirgsregionen und der Subantarktis, ein Vergleich. In: C. TROLL, W. LAUER (Hrsg.): Geoökologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen. Erdwissenschaftliche Forschung, Bd. XI, S. 62-92, Wiesbaden 1978.
- RICHTER, M.: Beobachtungen zum Mikroklima und zur Vegetation am Kilimanjaro. Die Erde, H. 4, Berlin 1980, S. 247-262.
- SCHMIEDECKEN, W.: Die Bestimmung der Humidität und ihre Abstufung mit Hilfe von Wasserhaushaltsberechnungen - ein Modell (mit Beispielen aus Nigeria). In: W. LAUER (Hrsg.): Klimatologische Studien in Mexiko und Nigeria. Colloquium Geographicum, Bd. 13, S. 135-159, Bonn 1978.
- TROLL, C.: Die tropischen Gebirge. Bonner Geographische Abhandlungen, H. 25, Bonn 1959.
- : Ökologische Landschaftsforschung und vergleichende Hochgebirgsforschung. Erdkundliches Wesen, Heft 11, Wiesbaden 1966.
- : Rasenabschälung (TurfExfoliation) als periglaziales Phänomen der subpolaren Zonen und der Hochgebirge. Zeitschrift f. Geomorphologie, N. F. Suppl.-Bd. 17, S. 1-32, Berlin 1973.
- WALTER, H.: Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Stuttgart 1973.
- WALTER, H., MEDINA, E.: Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 82, S. 275-281, Stuttgart 1969.
- WEBERBAUER, A.: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Die Vegetation der Erde, Bd. XII, Leipzig 1911.
- : Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17° s. Br. Petersmann geogr. Mitt., S. 89-91, Gotha 1922.
- WEISCHET, W.: Klimatologische Regeln zur Vertikalverteilung der Niederschläge in Tropengebirgen. Die Erde, H. 2-4, S. 287-305, Berlin 1969.

## NIEDERSCHLAGSVERHÄLTNISSE UND AGRARMETEOROLOGISCHE BEDINGUNGEN FÜR DIE LANDWIRTSCHAFT IM EINZUGSGEBIET DES TITICACASEES

Mit 2 Abbildungen und 6 Tabellen

RUDOLF SCHRÖDER

*Summary:* Circumstances of precipitation and agro-meteorological conditions for agriculture in the Lake Titicaca catchment area

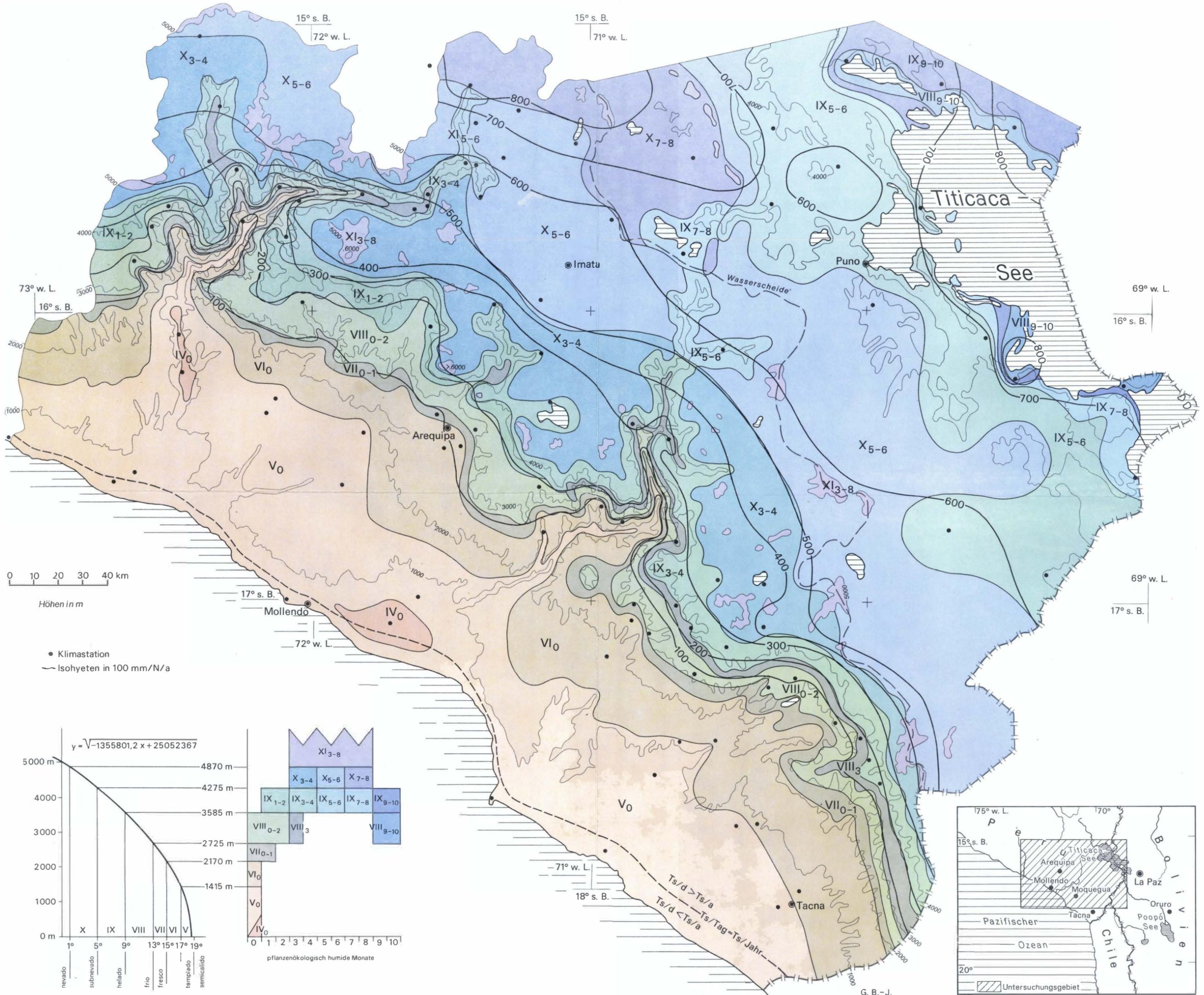
The hydrological catchment area of Lake Titicaca, which comprises about 60,000 km<sup>2</sup>, is of special agro-meteorological significance with its mean annual temperature of 8 °C., since temperature total here is no longer sufficient for most of the more demanding cultivated plants. The region is situated in the zone of summer precipitation of the southern part of the continent. The annual means fluctuate between 500 and 1,000 mm, with the highest values occurring in the vicinity of the lake or on islands. The probability of almost 500 mm falling annually in the vicinity of the lake is about 80 per cent. The water supply in the catchment area of the lake is sufficient for cultivation only in the summer rainy season (November to March). All plant development phase occur during this period. The other months produce a negative balance. Since temperatures fall below freezing point on most days between April and October, temperature too imposes a temporal limit for cultivation. Apart from indigenous tuber and root crops, grains and legumes are the imported wheat, barley and large field beans are the most important plants cultivated for nutritional purposes, which are able to grow and mature under these extreme conditions.

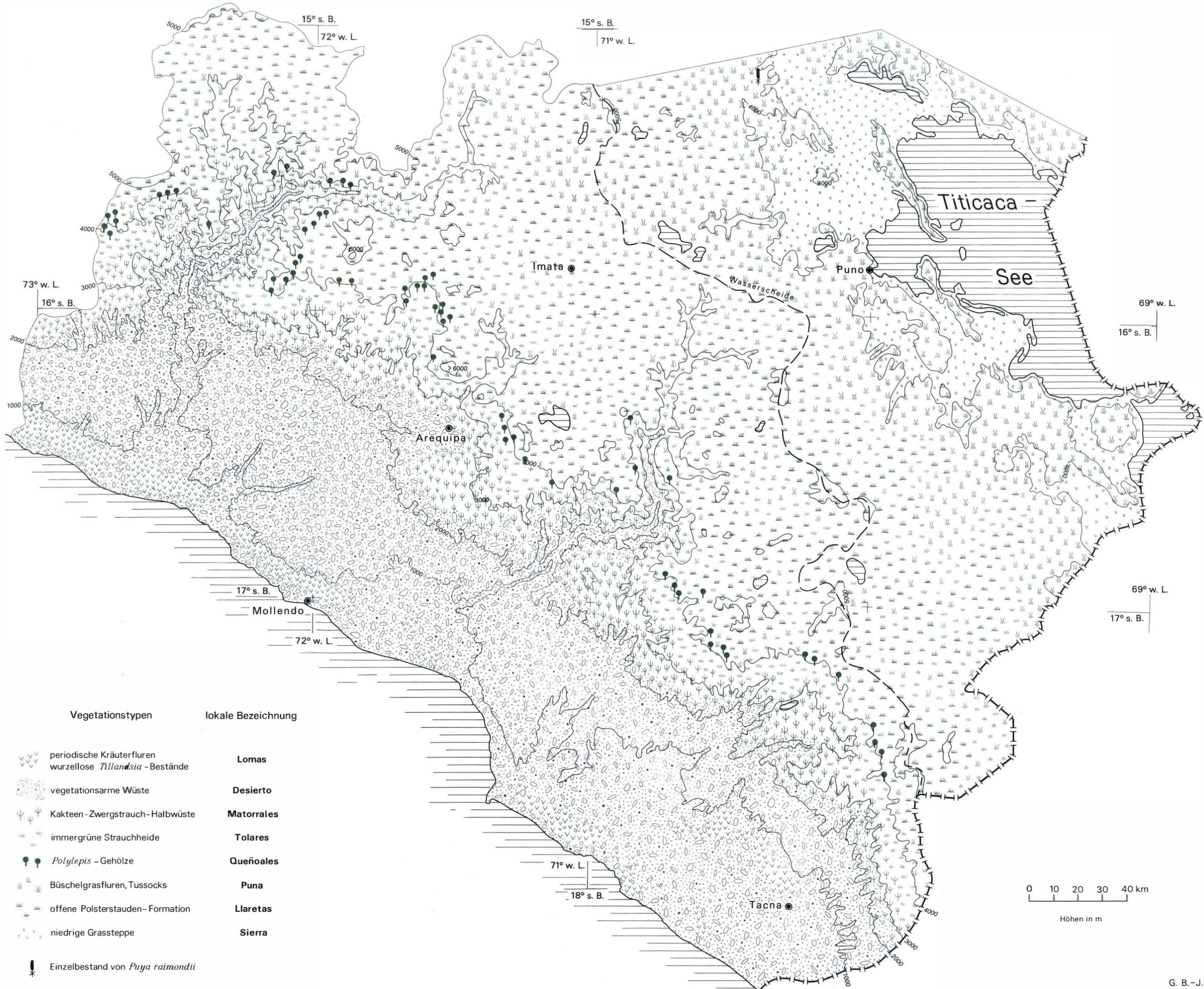
Der Titicacasee und sein Einzugsgebiet sind eine der bemerkenswerten Landschaften auf der Erde. Aus der Sicht des Agrarmeteorologen bietet sich ein besonders anregendes Forschungsfeld. Einmal werden die Höhengrenzen des landwirtschaftlichen Anbaus für alle Kulturen erreicht, dann ist der tägliche Frostwechsel in den Wintermonaten von besonderer Bedeutung beim Anbau der wichtigsten Kulturpflanzen. Der Frostwechsel als unerlässlich für die Konservierung der Knollen- und Wurzelfrüchte war schon den Inkas be-

kannt, die diese Kenntnis wahrscheinlich auch von den früheren Bewohnern übernommen haben. Diese klimatisch bedingte Methode der Vorratshaltung ermöglichte nicht nur eine dichte Besiedlung, sondern auch die Schaffung eines Großreiches.

Vor über 25 Jahren (1954) bereiste F. MONHEIM das zentrale Andengebiet und besonders das Titicacabecken. Die Ergebnisse seiner Reise legte er als „Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens“ vor (1956). Durch einen in späteren Jahren erfolgten Ausbau der klimatologischen und hydrologischen Beobachtungsnetze, insbesondere aber der Niederschlagsmeßstellen, zunächst in Peru, später auch in Bolivien, erschien eine zahlen- und wertmäßige Berichtigung gegeben. In weiteren Studien, zum Teil mit A. KESSLER (1968) wurden dann die neueren Ergebnisse vorgelegt.

Eine von den drei Sonderorganisationen der Vereinten Nationen (FAO, UNESCO und WMO) gebildete Kommission sammelte an Ort und Stelle Material und verfaßte einen umfangreichen Bericht über die agrarmeteorologischen Bedingungen der andinen Region von Venezuela bis Bolivien (1975). Die Autoren, M. FRÈRE und I. Q. RIJKS als Agrarmeteorologen und J. REA als Agronom trugen viele relevante Daten zusammen. Durch die Mitarbeit des bolivianischen Landwirts war es wohl zum ersten Mal möglich, eine umfassende Darstellung der außerhalb der Anden und besonders im südlichen Altiplano, mit Zentrum des Titicacasees, nur wenigen Spezialisten bekannten Feldfrüchte zu geben, die aber gerade für die innerandine Region von sehr großer Bedeutung sind.





Vegetationstypen      lokale Bezeichnung

-  periodische Kräuterfluren  
wurzellose *Tillandsia*-Bestände      **Lomas**
-  vegetationsarme Wüste      **Desierto**
-  Kakteen-Zwergstrauch-Halbwüste      **Matorrales**
-  immergrüne Strauchheide      **Tolares**
-  *Polylepis*-Gehölze      **Queñoales**
-  Büschelgrasfluren, Tussocks      **Puna**
-  offene Polsterstauden-Formation      **Llaretas**
-  niedrige Grassteppe      **Sierra**
-  Einzelbestand von *Puya raimondii*

