

- WARREN, S. G., HAHN, C. J., LONDON, J., CHERVIN, R. M. a. JENNE, R. L. (1986): Global distribution of total cloud cover and cloud tape amounts over land. National Council for Atmospheric Research Technical Notes, NCAR/TN-273+STR.
- WWR (1991): World Weather Records 1971–1980, Vol. 3. Published by US Department of Commerce, New York.
- WRIGHT, H. E. (1983): Late pleistocene glaciation and climate around the Junin Plain, central Peruvian Highlands. In: Geografiska Annaler 65A, 35–43.

BERICHTE UND MITTEILUNGEN

BODENTEMPERATUREN INNERHALB UND AUSSERHALB BEWALDETER UND UNBEWALDETER BLOCKHALDEN IN DEN BOLIVIANISCHEN HOCHANDEN Ein Test der Hypothese von WALTER und MEDINA (1969)

Mit 4 Abbildungen, 2 Photos und 1 Tabelle

MICHAEL KESSLER und STEFAN HOHNWALD

Summary: Soil temperatures inside and outside forested and treeless boulder slopes in the Bolivian high Andes. A test of the hypothesis of WALTER and MEDINA (1969)

In the northern and central Andes, isolated forest patches dominated by *Polylepis* (Rosaceae) occur at elevations of up to 1000 m above the closed timberline, in many cases growing on boulder slopes. WALTER and MEDINA (1969) proposed (a) that soil temperature determines the upper timberline in tropical mountains and (b) that boulder slopes have higher soil temperatures than fine-grained soils because the open structure of the boulder slope permits warm air to penetrate deeper into the soil, thus allowing trees to grow there. We tested these hypotheses by measuring soil temperatures in 5 cm and 12,5–17,5 cm depth at three sites in forested and treeless boulder areas and in adjacent unforested fine-grained soil at 4050 m a.s.l. in the Zongo Valley, La Paz, Bolivia, in 1995 and 1996. We found that minimum, maximum and average soil temperatures are about 2°C lower within the forested boulder slope and about 1°C lower within the unforested boulder slope than in adjacent fine-grained soil, thus rejecting the hypothesis of WALTER and MEDINA. This suggests that the restriction of *Polylepis* patches to boulder slopes above the present-day forestline is due to anthropo-zoogenic causes (burning and grazing). While our results do not provide decisive data to judge whether soil temperature is the limiting factor at the Andean timberline, they show that forest can grow at average soil temperatures of 4–5°C (and less than 3°C over periods of several months), which are lower than the limiting value of 7–8°C proposed by WALTER and MEDINA.

Zusammenfassung: In den nördlichen und zentralen Anden finden sich bis zu 1000 m oberhalb der geschlossenen Waldgrenze von *Polylepis* (Rosaceae) dominierte Wäldchen, die häufig auf Blockhalden stocken. WALTER u. MEDINA (1969) vermuteten (a), daß Bodentemperaturen die Waldgrenze in den tropischen Anden bestimmen und (b), daß Blockhalden höhere Bodentemperaturen als feinkörnige Böden haben, da ihre offene Struktur das Eindringen von warmer Luft bis in größere Bodentiefen und somit das Baumwachstum ermöglichen. Wir haben diese Hypothesen durch Messungen der Bodentemperatur in 5 und 12,5–17,5 cm Bodentiefe an drei Stellen in bewaldeten und unbewaldeten Blockhalden sowie in angrenzendem Feinboden auf 4050 m üNN im Zongo-Tal, La Paz, Bolivien, getestet. Unsere Ergebnisse zeigen, daß Mittel-, Maximum- und Minimumtemperaturen in bewaldeten Blockhalden ca. 2°C, jene in unbewaldeten Blockhalden ca. 1°C unter denen des unbewaldeten Feinbodens lagen. Dies widerlegt die Hypothese der thermischen Begünstigung von Blockhalden von WALTER u. MEDINA und deutet darauf hin, daß die Beschränkung von *Polylepis*-Gehölzen auf Blockhalden v. a. auf anthropo-zoogene Faktoren (Brand und Beweidung) zurückzuführen ist. Zur Hypothese der Bodentemperatur als begrenzendem Faktor an der andinen Waldgrenze konnte keine abschließende Aussage gemacht werden.

1 Einleitung

Aus allen tropischen Gebirgen sind oberhalb der geschlossenen Waldgrenze isolierte, von Páramo- oder Puna-Grasland umgebene Gehölze bekannt (TROLL 1959; MIEHE u. MIEHE 1994; ELLENBERG 1996). In den nördlichen und zentralen Anden reichen diese meist durch *Polylepis* (Rosaceae) gebildeten Wäldchen

bis auf über 5000 m üNN hinauf (JORDAN 1983). Das auffällige Vorkommen dieser „höchststeigenden Bäume und Gehölze der Welt“ (TROLL 1959) in den ansonsten oberhalb von 3500 (3000–3800) m üNN baumfreien Gebirgsregionen hat seit jeher Botaniker und Geographen vor die Frage nach den Ursachen für das isolierte Vorkommen dieser Waldstücke gestellt.

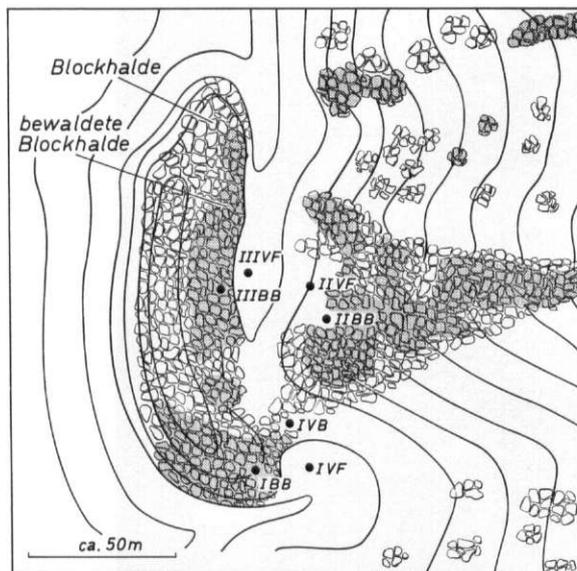


Abb. 1: Lageskizze der Blockhalde, der *Polylepis*-Gehölze und der Meßstellen auf ca. 4050 m üNN im oberen Zongo-Tal (Mitte der Skizze: 16°12'24"S/68°06'46"W). Die Höhenlinien wurden im Feld frei aufgenommen und liegen in Abständen von ca. 2 Höhenmetern. I–III = Numerierung der Meßreihen, BB = bewaldete Blockhalde, VB = unbewaldete Blockhalde, VF = unbewaldeter Feinboden

Sketch of the location of the boulder slope, the *Polylepis* thickets and the measuring points at about 4050 m a.s.l. in the upper Zongo Valley (center of the sketch: 16°12'24"S/68°06'46"W). The elevational contour lines were drawn in the field and correspond to altitudinal intervals of about 2 m. I–III = numbering of measuring series, BB = forested boulder slope, VB = treeless boulder slope, VF = treeless fine-grained soil

Traditionell wurden dabei Gras- und Strauchsteppen als zonale Klimaxvegetation angesehen (HERZOG 1910; 1923; WEBERBAUER 1911), während die Existenz der Gehölze durch edaphisch/lokalklimatische Bedingungen auf Sonderstandorten wie Blockhalden, Felswänden und an Bachufern erklärt wurde (WEBERBAUER 1945; TROLL 1959; WALTER 1960; VUILLEMIER 1984; SIMPSON 1986; RAUH 1988). Besondere Beachtung haben hierbei die Hypothesen von WALTER u. MEDINA (1969) und WALTER (1973) gefunden, wonach

(a) die Waldgrenze durch die Bodentemperatur bedingt und

(b) das Vorkommen von *Polylepis*-Beständen auf Blockhalden durch lokal erhöhte Bodentemperaturen zu erklären ist.

Hypothese (a) zufolge beeinflusst die Bodentemperatur die Fähigkeit zur Wasseraufnahme und biochemische Prozesse in den Wurzeln. Ab einem bestimmten Grenzwert (den Autoren zufolge bei ca. 7–8°C) wäre die Funktionsfähigkeit der Wurzeln beeinträchtigt.

Unter den Bedingungen eines tropischen Tageszeitenklimas ist nach WALTER (1973) schon in relativ geringen Bodentiefen (30 cm bewaldet, 60 cm unbewaldet) die Bodentemperatur das gesamte Jahr über mehr oder weniger konstant und nur die oberen Bodenschichten erwärmen sich im Tagesverlauf. Sind diese oberen Bodenschichten zu flachgründig für das Wachstum von Bäumen, so wäre die obere Waldgrenze erreicht. Hypothese (b) zufolge ermöglicht nun die lückige Struktur von Blockhalden tagsüber das Eindringen von warmer Luft bis in tiefere Bodenschichten, erlaubt somit das Vordringen der Wurzeln bis in größere Tiefen und ermöglicht so letztlich das Wachstum von Bäumen oberhalb der geschlossenen Waldgrenze.

Die Korrelation der Waldgrenze mit Bodentemperaturen ist seither vielfach untersucht worden (u. a. LAUER 1976; FRÖHLICH u. WILLER 1977; WINIGER 1979; 1981; MIEHE u. MIEHE 1994). Die Interpretation der Ergebnisse wird jedoch durch mehrere Faktoren erschwert: Zum einen reichen die an der Waldgrenze gemessenen Bodentemperaturen von 3,3°C (MIEHE u. MIEHE 1994) bis 7–12°C (FRÖHLICH u. WILLER 1977; WINIGER 1979), ohne daß in letzteren Fällen die Naturbelassenheit der untersuchten Waldgrenze berücksichtigt wird, zum anderen ist die Bodentemperatur auch in 60 cm Tiefe keineswegs konstant, sondern kann sowohl über mehrere Tage hinweg als auch im Jahresverlauf um bis zu 4°C schwanken (WINIGER 1979; 1981; MIEHE u. MIEHE 1994). In einer kritischen Übersicht über die vorliegenden Untersuchungen kommen MIEHE u. MIEHE zu dem Schluß, daß „eine Korrelation oder gar eine ursächliche Beziehung zwischen oberer Waldgrenze und Bodentemperatur bis jetzt zwar nicht ausgeschlossen werden konnte, aber auch nicht durch gezielte Messungen belegt ist“ (MIEHE u. MIEHE 1994; 1996).

Als alternative Hypothese zur Erklärung des bevorzugten Vorkommens von *Polylepis*-Beständen auf Blockhalden vermutet ELLENBERG (1958), daß Blockhalden Schutz vor anthropo-zoogenen Einflüssen, insbesondere in Form von Grasbränden und Beweidung, bieten. Seiner Auffassung nach müssen isolierte *Polylepis*-Bestände als Relikte einer ursprünglich weiter verbreiteten zonalen Waldvegetation angesehen werden. Diese Hypothese wurde ursprünglich scharf kritisiert (z. B. KOEPCKE 1961; LAUER 1979; SIMPSON 1979; 1986; RAUH 1988), erhält aber in letzter Zeit vermehrt Unterstützung auf der Basis zahlreicher biogeographischer, ökologischer und pflanzensoziologischer Untersuchungen (FJELDSÅ 1992a; 1992b; 1995; LÆGAARD 1992; KESSLER u. DRIESCH 1993; IBISCH 1994; MIEHE u. MIEHE 1994; 1996; HENSEN 1995; KESSLER 1995a; 1995b). Allerdings können alle diese Untersuchungen letztlich nur indirekte Hinweise liefern; direkte vergleichende Messungen liegen bislang nicht vor (MIEHE u. MIEHE 1994). In der vorliegenden Untersuchung wurden daher erstmals die Bodentemperaturen im



Photo 1: Teilansicht des *Polylepis*-Gehölzes im oberen Zongo-Tal mit den Meßstellen in bewaldeter (A) und unbewaldeter (B) Blockhalde sowie in unbewaldetem Feinboden (C) der Meßreihe (I). Die Beschränkung von *Polylepis* auf den Bereich mit bis zu 3 m großen Felsblöcken ist deutlich zu erkennen. Man beachte links im Vordergrund die Lücken zwischen den Felsblöcken sowie die mächtigen Moospolster auf und zwischen den Felsen

Photo: KESSLER, 13. 05. 1996

Partial view of the *Polylepis* thicket in the upper Zongo Valley with the measuring points in forested (A) and treeless (B) boulder slopes as well as in treeless fine-grained soil (C) of measuring series (I). The restriction of *Polylepis* to the area with up to 3 m tall boulders is clearly visible. Note the open spaces between boulders and the thick moss and lichen cover on and between the rocks

Wurzelbereich von *Polylepis*-Bäumen auf einer bewaldeten Blockhalde sowie in einer unbewaldeten Blockhalde und in unbewaldetem Feinboden gezielt gemessen.

2 Das Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wurde ein kaum hektar-großes, vollständig auf eine Blockhalde beschränktes *Polylepis*-Gehölz im oberen Zongo-Tal (Departamento La Paz, Bolivien) gewählt, da es zwei wichtige Versuchsbedingungen erfüllte:

– Es befindet sich auf 4050–4100 m üNN und liegt somit ca. 500 m über der geschlossenen Waldgrenze und kaum 50 Höhenmeter von den höchsten bekannten Baumvorkommen in der Region entfernt (KESSLER 1995 a). In dieser Höhenlage müßten die von WALTER u. MEDINA postulierten Temperaturunterschiede eine besonders große Rolle spielen und folglich gut nachzuweisen sein.

– Der Übergang von bewaldeten Blockhalden zu unbewaldeten Blockhalden und grasbewachsenen blockfreien Hängen erfolgt recht abrupt (Abb. 1 bzw. Photos 1 u. 2). Dies ermöglicht, die Vergleichsmessun-

gen in nur wenigen Metern Entfernung voneinander durchzuführen und mit Ausnahme der Bodenbedingungen alle weiteren Faktoren, die die Messung beeinflussen könnten (Exposition, Höhe, lokalklimatische Bedingungen, Reliefbedingungen, usw.), konstant zu halten.

Das untersuchte *Polylepis*-Gehölz, das durch *Polylepis pepei* SIMPSON (Rosaceae) und vereinzelte *Gynoxys astero-tricha* Sch.-Bip. (Compositae) gebildet wird, befindet sich oberhalb der Viscachani-Lagune in einem Seitental an der SE-Seite des Zongo-Tales (16°12'24"S/68°06'46"W) am Ende eines Talkessels mit bis zu 200 m hohen, fast senkrechten Felswänden aus Andesit. Es beschränkt sich auf eine fächerförmige, ca. 60 m lange und an der Basis ca. 30 m breite Blockhalde mit 0,5–3 m großen Blöcken sowie einige kleinere Blockgruppen und den ca. 8 m hohen und 50 m langen Wall einer quartären Endmoräne (Abb. 1). Der mittlere Jahresniederschlag beträgt ca. 1000 mm (RICHTER u. LAUER 1987); zudem lag das Gebiet in der Höhe einer Kondensationsstufe, war häufig in Nebel eingehüllt und wies zentimeterhohe Moos- und Flechtenpolster zwischen und auf den Felsblöcken auf (eigene Beob.). Das Klima ist somit als ganzjährig humid einzustufen (KESSLER 1995 a).

3 Meßanordnung und Datenverarbeitung

Es wurden drei Meßreihen, alle in 4050 m üNN, durchgeführt (Abb. 1):

Meßreihe (I) besteht aus parallelen Messungen in bewaldeter Blockhalde (BB), unbewaldeter Blockhalde (UB) und unbewaldetem Feinboden (UF) in je 5 und 15 cm Bodentiefe (13. 5.–12. 8. 1996). Die ca. 15° geneigte, S-exponierte Blockhalde befindet sich am Rande der Endmoräne und grenzt an das ca. 5° geneigte Grasland; die Meßpunkte liegen ca. 8 m auseinander. Standort (BB): Blöcke 30–150 cm Durchmesser, ca. 2,5 m hoch geschichtet, 20% Lücken (bis mindestens 1 m Tiefe), dichte Moosbedeckung auf Steinen 20 cm mächtig (Deckungsgrad 100%), Kräuter (v. a. *Polypodium* sp.) 20 cm hoch, Deckungsgrad 5%, Gehölze 1,5 m hoch, Deckungsgrad 80%. Punkt (UB) hat eine Struktur wie (BB): Bedeckung der Steine 1–3 cm dick (Deckungsgrad: 40% Moose, 40% Flechten). Den Standort (UF) charakterisieren: schluffiger, stark humoser Boden mit ca. 15% Skelettanteil, ca. 90% Bedeckung durch Moos- und Flechtenpolster, darüber bis zu 30 cm hohe Büschelgräser (*Calamagrostis intermedia*) und diverse Kräuter und Zwergsträucher (*Aciachne pulvinata*, *Muehlenbeckia* sp., *Werneria nubigena*, *Perezia* sp., *Lachemilla* sp., *Gentiana* spp.) (Photo 1).

Meßreihe (II): Die Messungen in (BB) und (UF) wurden in 5 und 12,5 cm Bodentiefe vorgenommen (14. 5.–21. 8. 1995) und zwar auf dem ca. 25° geneigten Hang mit NE-Exposition an der größten Blockhalde. Standort (BB): 1–3 m mächtige Blöcke, 20% Lücken (1–2 m tief), dichte Moosbedeckung auf Steinen 3 cm, in Lücken bis 30 cm mächtig (Lücken teilweise durch Moose verschlossen), Gehölze bis 3 m hoch, Deckungsgrad 85%. Standort (UF): schluffiger, stark humoser Boden mit 10% Skelettanteil, fast 100% Bedeckung durch Moos- und Flechtenpolster, darüber bis zu 30 cm hohe Büschelgräser und diverse Kräuter und Zwergsträucher wie unter (I).

Meßreihe (III): Hier erfolgten die Messungen in (BB) und (UF) in 5 und 17,5 cm Bodentiefe (21. 8.–10. 10. 1995) in einer flachen Mulde an der Basis des Moränenwalles, ca. 50 m von Meßfläche I und ca. 30 m von Meßfläche II entfernt. Standort (BB): 1–3 m mächtige Blöcke, 25% Lücken (1–2 m tief), dichte Moosbedeckung auf Steinen 3 cm, in Lücken bis 20 cm mächtig, Gehölze bis 2,5 m hoch, Deckungsgrad ca. 50%. Standort (UF): schluffiger, stark humoser Boden mit 20% Skelettanteil, fast 100% Bedeckung durch Moospolster, darüber bis zu 40 cm hohe Kraut- und Zwergstrauhvvegetation wie unter (I) (Photo 2).

Der Meßzeitraum lag im Südwinter, in dem eventuell vorhandene Unterschiede der Bodentemperatur durch niedrigere Temperaturen und geringere Bewölkung (Ausstrahlungsklima) besonders gut nachzuweisen sein dürften. In Meßreihe (I) wurden die Bodentemperaturen mit sechs unabhängigen Dataloggern des Typs HOTDOG DT1 der Firma ELPRO, in



Photo 2: Blick von dem Moränenwall am unteren Ende der Blockhalde auf die Meßstellen in bewaldeter Blockhalde (A) und unbewaldetem Feinboden (B) der Meßreihe (III). Man beachte, daß die Gehölzgruppen im Hintergrund an Ansammlungen von Grobblöcken gebunden sind. Die geringe Größe der Büschelgräser im Bereich der Feinboden-Meßstelle ist auf Brand und Beweidung zurückzuführen
Photo: KESSLER, 10.10.1995

View of the measuring points in forested boulder slope (A) and treeless fine-grained soil (B) of measuring series (III) as seen from the terminal moraine at the lower edge of the boulder slope. Note that the trees in the background are restricted to areas with large boulders. The low size of the tussock grasses in the area of the measuring point in fine-grained soil is due to burning and grazing

Meßreihen (II) und (III) mit einem Datalogger LI-1000 der Firma LI-COR mit vier Fühlerkabeln von je 5 m Länge (so daß die Meßpunkte ca. 9 m auseinanderlagen) erfaßt. Dabei wurden in bewaldeten Flächen die Temperaturfühler direkt in den Wurzelraum von *Polylepis* gesteckt (Abb. 2). Die für Bodentemperaturmessungen übliche Bodentiefe von 50–60 cm (WINIGER 1979) konnte in den verwinkelten Blockhalden nicht erreicht werden. Ohne die Blockhalde grundlegend zu

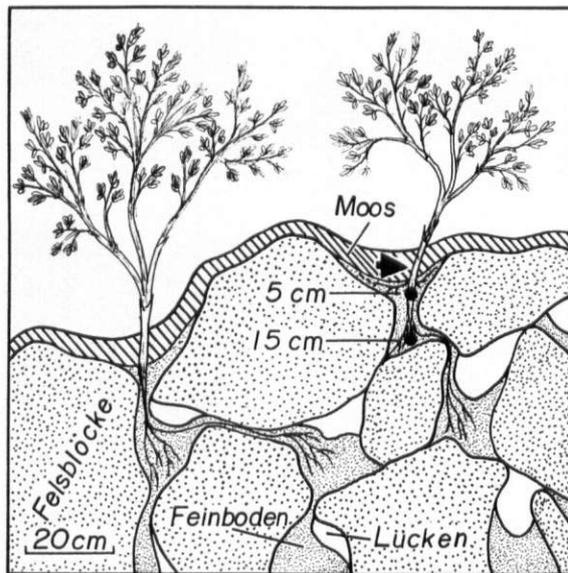


Abb. 2: Schematische Darstellung der Bodenstruktur und Meßanordnung in bewaldeten Blockhalden. Als „Bodenoberfläche“ wurde der meist etwas im Moospolster liegende Übergang von Stamm- zu Wurzelbereich der *Polylepis*-Bäumchen gewertet (Pfeil)

Schematic illustration of soil structure and measuring set-up in forested boulder slopes. „Soil surface“ in the uneven boulder slope was defined as the transition point from trunk to root system of the *Polylepis* trees (arrow)

stören, war es nicht möglich, die Meßfühler mehr als ca. 15 cm tief in die Spalten zu legen. Die Bodentiefe wurde in bewaldeten Blockhalden ab dem Übergang Stamm/Wurzel der Gehölze gemessen und in der unbewaldeten Blockhalde möglichst vergleichbar gehandhabt.

Bei der Auswertung wurden aus allen Meßreihen die ersten 7 Tage (um Fehler durch die Störung der Bodenstruktur zu vermeiden) und der letzte (angebrochene) Tag verworfen. Der zeitliche Abstand der Meßpunkte betrug 20 min in (I) und 2 Stunden in (II) und (III). Für jeden Tagesverlauf wurden Mittel-, Maximum- und Minimumtemperatur sowie die tägliche Amplitude ermittelt und über den Meßzeitraum gemittelt (Tab. 1). Die Meßgenauigkeit betrug ca. $\pm 0,2^\circ\text{C}$ bei der gewählten Meßamplitude von -5°C bis $+40^\circ\text{C}$; der besseren Übersicht halber wurden die Werte in Tab. 1 auf $1/10^\circ\text{C}$ gerundet.

4 Ergebnisse

Die exemplarisch dargestellten Tagesverläufe der Bodentemperaturen aus Meßreihe (I) (Abb. 3 u. 4) sowie die Daten in Tabelle 1 zeigen, daß Maximum-

Minimum- und Mitteltemperaturen in der bewaldeten Blockhalde ca. 2°C , in der unbewaldeten Blockhalde ca. 1°C unter denen der blockfreien Grasfläche lagen. Die täglichen Temperaturamplituden zeigten eine schwache Tendenz zu geringeren Schwankungen innerhalb bewaldeter und unbewaldeter Blockhalden im Vergleich zu unbewaldeten Grasflächen (Tab. 1). Deutlicher zeigte sich der wohlbekannte Einfluß der Bodentiefe: In allen Meßreihen waren die Schwankungen in 5 cm Tiefe stärker als in 12,5–17,5 cm Tiefe.

Die Temperaturverläufe innerhalb der Blockhalden sind, insbesondere in Meßreihe (I), über kürzere und längere Zeiträume hinweg auffallend unregelmäßig. Dies ist z. B. an den Messungen in der bewaldeten Blockhalde (Abb. 3 u. 4) sowie bei den Messungen in der unbewaldeten Blockhalde in 5 cm Tiefe (Abb. 4) zu erkennen. In letzterem Fall vollzog sich im Zeitraum von 24 Stunden eine Temperaturemniedrigung um ca. $1,5^\circ\text{C}$ relativ zu den beiden anderen, untereinander mehr oder weniger parallelen Temperaturverläufen. Diese unregelmäßigen Schwankungen könnten auf Luftströme innerhalb der Blockhalden zurückzuführen sein. Wenn auch auf diese Weise die Blockhaldentemperaturen kurzfristig über denen des Feinbodens zu liegen kamen, so führte dies jedoch nicht zu längerfristigen, regelmäßigen Temperaturbegünstigungen der Blockhalden.

Die auf den Südwinter beschränkte Meßperiode erlaubt keine direkte Berechnung der mittleren Bodentemperatur im Bereich der Blockhalde. Berücksichtigt man jedoch die nur geringe jährliche Schwankung der Lufttemperatur (4°C im ca. 100 km nördlich von Zongo gelegenen Charazani-Tal, LAUER 1982), so darf davon ausgegangen werden, daß die mittlere Bodentemperatur in der Blockhalde im Zongo-Tal im Bereich von $4\text{--}5^\circ\text{C}$ liegen dürfte.

5 Diskussion

Die Meßergebnisse zeigen nicht die von WALTER u. MEDINA (1969) postulierte thermische Begünstigung der Blockhalden auf. Es stellt sich die Frage, ob die beobachteten Temperaturdifferenzen auf Eigenschaften der Blockhalden an sich beruhen, oder aber durch den Einfluß des Gehölzbestandes verursacht werden. Der Befund, daß die Temperaturen in der unbewaldeten Blockhalde zwischen denen des Feinbodens und der bewaldeten Blockhalde liegen, deutet darauf hin, daß beide Möglichkeiten zutreffen. Einerseits sind die tieferen Maxima und Amplituden in der bewaldeten Blockhalde (im Vergleich zur unbewaldeten) sicherlich auf den Beschattungseffekt der Gehölze zurückzuführen, andererseits führt aber auch in einer unbewaldeten Blockhalde die Beschattung des Feinbodens in den Spalten zu einem ähnlichen, wenn auch nicht so starken Effekt.

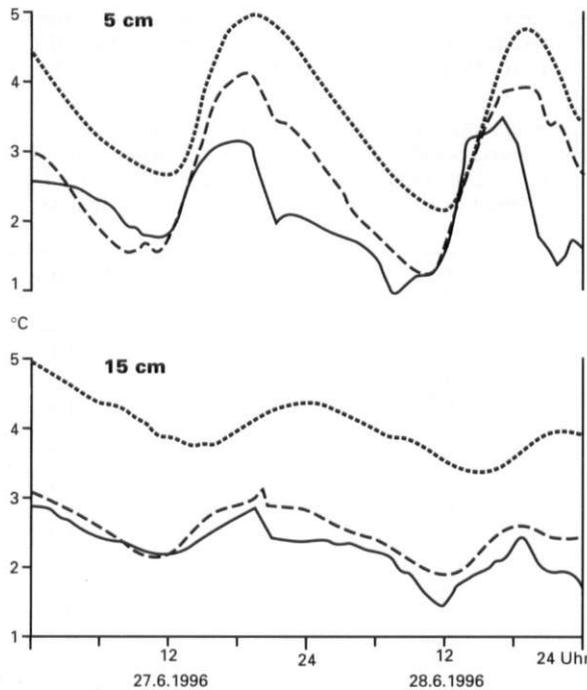


Abb. 3: Exemplarischer Verlauf der Bodentemperatur in 5 cm und 15 cm Tiefe in bewaldeter Blockhalde (durchgezogene Linien), unbewaldeter Blockhalde (gestrichelte Linien) und angrenzendem Grasland (gepunktete Linien) in Meßreihe (I) im oberen Zongo-Tal, Bolivien, auf 4050 m üNN an zwei aufeinanderfolgenden Strahlungstagen. Man beachte die niedrigeren Temperaturen innerhalb der Blockhalde. Weiterhin sind deutlich typische Tendenzen von Bodentemperaturverläufen zu erkennen: Geringere tägliche Amplituden und zeitlich verschobene Temperaturverläufe in größeren Bodentiefen sowie schnelles Ansteigen und langsames Abfallen der Tagestemperaturverläufe (vgl. WINIGER 1979; 1981)

Soil temperatures in 5 and 15 cm soil depth in a forested boulder slope (solid lines), a treeless boulder slope (dashed lines) and adjacent fine-grained soil (dotted lines) in measuring series (I) in the upper Zongo Valley, Bolivia, at 4050 m a.s.l. on two consecutive sunny days. Note the lower temperatures within the boulder slope. Further, several typical characteristics of soil temperatures are visible: rapid increase and subsequent slow decrease of temperatures, as well as lower amplitudes and a time lag at greater depth (WINIGER 1979; 1981)

Der Beschattungseffekt kann jedoch nicht die gemessenen tieferen Minima erklären, da diese bei reinem Bestandsklima mit verringerten Amplituden höher als im angrenzenden Feinboden liegen müßten. Es ist somit davon auszugehen, daß Eigenschaften der Blockhalde, vermutlich kalte Luftströme, zu einer Temperaturniedrigung führen. Derartige durch Kondensation und Abfluß aus höheren Lagen unterkühlte Luftströme sind in außertropischen Gebirgen mehrfach nachgewiesen worden (RICHARD 1961; WAKONIGG 1996;

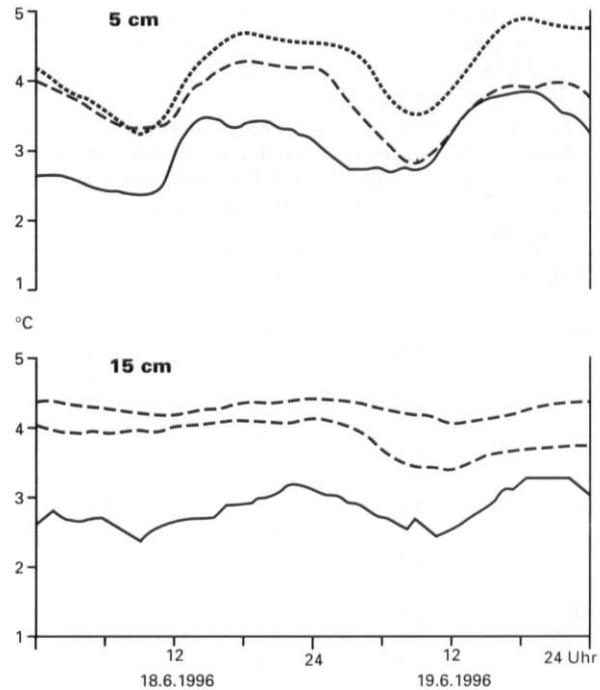


Abb. 4: Exemplarischer Verlauf der Bodentemperatur in 5 cm und 15 cm Tiefe in einer bewaldeten Blockhalde (durchgezogene Linien), einer unbewaldeten Blockhalde (gestrichelte Linien) und in angrenzendem Grasland (gepunktete Linien) in Meßreihe (I) im oberen Zongo-Tal, Bolivien, auf 4050 m üNN an zwei aufeinanderfolgenden Tagen mit bedecktem Himmel. Die im Vergleich zu Abb. 3 deutlich geringeren täglichen Temperaturamplituden sind auf die verringerte Wärmeein- und -ausstrahlung zurückzuführen

Soil temperatures on two consecutive cloudy days measured at 5 and 15 cm depth in a forested boulder slope (solid lines), a treeless boulder slope (dashed lines) and adjacent treeless fine-grained soil (dotted lines) in measuring series (I) at 4050 m a.s.l. in the upper Zongo Valley, Bolivia. The lower daily temperature amplitudes (as compared to sunny days in Fig. 3) are due to decreased insolation and radiation

WUNDER u. MÖSELER 1996). Auch tropische Blockhalden stellen somit thermische Ungunststandorte dar und es besteht im Gegensatz zu WALTER u. MEDINA (1969) keine Notwendigkeit, für Tropen und Außer-tropen von unterschiedlichen Luftströmungsmechanismen in Blockhalden auszugehen.

Die geringe Tiefe der Messungen läßt keine direkte Aussage zu den von WALTER u. MEDINA postulierten Temperaturbegünstigungen in größeren Bodentiefen zu. Angesichts der oben dargestellten Überlegungen ist jedoch nicht davon auszugehen, daß es bei der beobachteten thermischen Ungunst in den oberen Bodenschichten in tieferen Schichten zu einer Begünstigung kommen könnte. Zudem könnte dies nicht erklären, weshalb im zumindest oberflächlich wärmeren Fein-

Tabelle 1: Mittelwerte (\bar{x}) der täglichen Mittel-, Maximum- und Minimumtemperaturen, absolute Minima und Maxima sowie tägliche Temperaturamplituden in verschiedenen Bodentiefen in bewaldeter Blockhalde (BB), unbewaldeter Blockhalde (UB) und unbewaldetem Feinboden (UF) in drei Meßreihen (I: 13. 5.–12. 8. 1996, II: 14. 5.–21. 8. 1995, III: 21. 8.–10. 10. 1995) in 4050 m üNN in oberen Zongo-Tal, Bolivien. Alle Temperaturangaben in °C

Average values (\bar{x}) of daily average, maximum and minimum temperatures, absolute minima and maxima as well as average daily temperature amplitudes in different soil depths in forested boulder slopes (BB), treeless boulder slopes (UB) and treeless fine-grained soil (UF) in three measuring series (I: 13. 5.–12. 8. 1996, measuring intervals 20 min; II: 14. 5.–21. 8. 1995, III: 21. 8.–10. 10. 1995, measuring intervals 2 h) at 4050 m a.s.l. in the upper Zongo Valley, Bolivia. All temperatures in °C

Meßreihe	Substrat	Tiefe (cm)	Mittel \bar{x}	Max. \bar{x}	Max. abs.	Min. \bar{x}	Min. abs.	Amplitude
I	BB	5	2,5	2,8	6,7	1,7	-2,0	1,1
		15	2,2	2,5	4,5	1,9	-0,6	0,6
	UB	5	3,3	4,1	6,7	2,3	-1,7	1,8
		15	3,1	3,3	5,3	2,7	-0,6	0,6
	UF	5	4,1	5,2	7,7	2,0	-1,6	2,2
		15	4,2	4,4	6,5	4,0	-1,5	0,4
II	BB	5	3,4	4,4	6,8	2,3	0,1	2,1
		12,5	3,4	4,0	5,6	2,7	1,0	1,3
	UF	5	5,7	7,5	11,1	3,9	2,1	3,6
		12,5	5,4	5,7	8,0	5,1	3,3	0,6
III	BB	5	3,2	3,4	3,8	2,9	2,3	0,5
		17,5	3,1	3,2	3,5	3,0	2,6	0,2
	UF	5	5,1	6,2	8,3	4,1	3,3	2,1
		17,5	5,1	5,3	6,1	4,9	4,2	0,4

boden der Grasstandorte keine Verjüngung von *Polylepis* zu beobachten ist. Die Hypothese, daß die Beschränkung von *Polylepis* auf die Blockhalden durch Bodentemperaturen zu erklären ist, kann folglich abgelehnt werden.

Neben thermischen sind auch hygrische und edaphische Begünstigungen von Blockhaldenstandorten denkbar und teilweise nachgewiesen (FERNANDEZ 1970; GEYGER 1985). So konnte in Südbolivien in Regionen mit ≤ 300 mm mittlerem Jahresniederschlag eine signifikante Bevorzugung von Blockhaldenstandorten durch *Polylepis* gefunden werden (KESSLER 1995a; 1995b). Allerdings machen derart aride Gebiete nur ca. 20% des bolivianischen Andenraumes aus; das hier untersuchte Gebiet ist deutlich humider. Auch mögen Blockhalden im Vergleich zu offenen Hängen günstigere Bedingungen für Bodenbildung und -erhaltung bieten. Ob sich hierdurch jedoch die lückenhafte Verbreitung der *Polylepis*-Bestände erklären lassen kann, ist eher unwahrscheinlich. So stocken nur etwa ein Drittel der bolivianischen *Polylepis*-Bestände auf Blockhalden (KESSLER 1995b). Zudem ließ sich bislang keine höhenabhängige Bevorzugung von Blockhaldenstandorten durch *Polylepis* nachweisen (KESSLER 1995b). Eine solche wäre jedoch zu erwarten, wenn Blockhalden tatsächlich begünstigte Standorte darstellen sollten. Dies läßt darauf schließen, daß die mögliche hygrische oder edaphische Begünstigung von Blockhalden bei der aktuellen Verbreitung der *Polylepis*-Bestände nur eine untergeordnete Rolle spielt und – wenn überhaupt – durch andere Faktoren überprägt ist.

Die hier dargestellten Ergebnisse deuten somit darauf hin, daß die Beschränkung von *Polylepis*-Beständen auf Blockhalden und andere Sonderstandorte vor allem auf menschlichen Einfluß zurückzuführen ist, und daß entsprechend der Hypothese von ELLENBERG (1958) Wälder als die zonale Vegetation der Hochanden bis in die Nähe der heutigen Baumgrenze anzusehen sind. Zu einem entsprechenden Ergebnis sind auch LÆGAARD (1992) in Ecuador sowie KESSLER und DRIESCH (1993), IBISCH (1994) und HENSEN (1995) in Bolivien auf der Basis vegetationskundlicher Untersuchungen gekommen. Die anthropogene Überprägung des Verlaufes der oberen Waldgrenze ist auch aus zahlreichen weiteren tropischen Gebirgen bekannt (vgl. MIEHE u. MIEHE 1994; 1996; ELLENBERG 1996).

Zur Frage, ob die Bodentemperatur der begrenzende Faktor an der andinen Waldgrenze ist, läßt die vorliegende Untersuchung keine eindeutige Antwort zu. Zwar läßt sich belegen, daß der von WALTER u. MEDINA (1969) und WALTER (1973) angegebene Wert von 7–8°C für Bodentemperaturen an der Waldgrenze sicherlich zu hoch liegt, unklar ist jedoch, ob die Waldgrenze tatsächlich durch die Bodentemperatur bestimmt ist. Wäre dies der Fall, dann müßte man erwarten, daß sich die höchsten Gehölzvorkommen nach unseren Ergebnissen auf Feinböden befänden, während die thermisch ungünstigen Blockhalden spärlicher bewaldet sein müßten. KESSLER (1995b) hat jedoch festgestellt, daß die Häufigkeit von *Polylepis*-Gehölzen auf Blockhalden im Vergleich zu anderen Standorten höhenunabhängig ist. Demnach ist es unwahrscheinlich, daß Bodentemperaturen an tropischen

Waldgrenzen ausschlaggebend sind. MIEHE u. MIEHE (1994) und KESSLER (1995a) kommen auf der Basis vergleichender Untersuchungen zum Waldgrenzverlauf zu einem ähnlichen Schluß und sehen eher Lufttemperaturen, bzw. die Temperatur des photosynthetisch aktiven Gewebes, als begrenzenden Faktor an.

Geht man nun davon aus, daß isolierte Waldvorkommen oberhalb der aktuellen Waldgrenze Reliktvorkommen darstellen und die heutige Waldgrenze weitgehend anthropogen bedingt ist (ELLENBERG 1958; 1966), dann wird deutlich, daß fast alle bisherigen ökologischen Untersuchungen an tropischen Waldgrenzen entweder an Standorten weit unterhalb der natürlichen Waldgrenze oder in Beständen auf Sonderstandorten (wie z. B. den hier untersuchten Blockhalden) durchgeführt wurden. Die Aussagekraft dieser Untersuchungen zur Klärung des ökologischen Faktorenkomplexes an der natürlichen Waldgrenze muß demnach angezweifelt werden. In Zukunft sollte der Frage nach der Naturbelassenheit der untersuchten Waldgrenze mehr Beachtung geschenkt werden.

Danksagung

Für die Bereitstellung der Meßgeräte im Jahr 1995 und für konstruktive Kritik sei Prof. Dr. G. MIEHE herzlich gedankt. Die Reise- und Materialkosten wurden dankenswerterweise 1995 teilweise durch die Schimper-Stiftung, 1996 durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft getragen. Wir danken ferner A. ACEBEY, K. BACH, J. GONZALES, S. HERZOG, T. KRÖMER und E. RAPP für die Hilfe bei der Feldarbeit und T. TARIFA für den Transport auf unserer ersten Fahrt in das Zongo-Tal. Die Photos 1 und 2 wurden von S. HOURTICOLON und die Abbildungen 1 und 2 von C. MALDONADO erstellt. Für Kritik am Manuskript danken wir K. BACH, T. CAHILL, S. HERZOG, E. RAPP und den Herausgebern der Zeitschrift *Erdkunde*.

Literatur

- ELLENBERG, H. (1958): Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. In: *Umschau* 21, 645–648; 22, 679–681.
- (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. In: *Naturwiss. Rundschau* 19, 133–139.
- (1996): Páramos und Punas der Hochanden Südamerikas, heute größtenteils als potentielle Wälder anerkannt. In: *Verh. Ges. Ökol.* 25, 17–23.
- FERNANDEZ, J. (1970): *Polylepis tomentella* y orogenia reciente. In: *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 13, 14–30.
- FJELDSÅ, J. (1992a): Biogeographic patterns and evolution of the avifauna of relict high-altitude woodlands in the Andes. In: *Stenstrupia* 18, 9–62.
- (1992b): Biogeography of the birds of the *Polylepis* woodlands of the Andes. In: BALSLEV, H. a. LUTEYN, J. (Eds.): *Páramo. An Andean Ecosystem under Human Influence*. London, 31–44.
- (1995): Geographical patterns of neoendemic and relict species of Andean forest birds. In: CHURCHILL, S. P., BALSLEV, H., FORERO, E. a. LUTEYN, J. L. (Eds.): *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. Bronx, 89–102.
- FRÖHLICH, W. u. WILLER, M. (1977): Bodentemperatur und obere Waldgrenze. Vorläufiger Bericht über Untersuchungen an den Hochbergen Ostafrikas. In: *Die Erde* 108, 347–353.
- GEYGER, E. (1985): Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Vegetation im nordwest-argentinischen Andenhochland. In: *Dissertationes Botanicae* 88.
- HENSEN, I. (1995): Die Vegetation von *Polylepis*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. In: *Phytocoenologia* 25, 235–277.
- HERZOG, T. (1910): Pflanzenformationen Ost-Boliviens. In: *Bot. Jahrb. Syst.* 44, 246–305.
- (1923): Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. *Die Vegetation der Erde* 15. Leipzig.
- IBISCH, P. (1994): Flora y Vegetación de la Provincia de Arque, Departamento Cochabamba, Bolivia. Parte III: Vegetación. In: *Ecología en Bolivia* 22, 53–92.
- JORDAN, E. (1983): Die Verbreitung von *Polylepis*-Beständen in der Westkordillere Boliviens. In: *Tuexenia* 3, 101–116.
- KESSLER, M. (1995a): *Polylepis*-Wälder Boliviens: Taxa, Ökologie, Verbreitung und Geschichte. In: *Dissertationes Botanicae* 246.
- (1995b): Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. In: CHURCHILL, S. P., BALSLEV, H., FORERO, E. a. LUTEYN, J. L. (Eds.): *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. Bronx, 281–294.
- KESSLER, M. u. DRIESCH, P. (1993): Causas e Historia de la Destrucción de Bosques Altoandinos en Bolivia. In: *Ecología en Bolivia* 21, 1–18.
- KOEPCKE, H.-W. (1961): Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geographische Abhandlungen* 29.
- LÆGAARD, S. (1992): Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. In: BALSLEV, H. a. LUTEYN, J. (Eds.): *Páramo. An Andean Ecosystem under Human Influence*. London, 151–170.
- LAUER, W. (1976): Klimatische Grundzüge der Höhenstufung tropischer Gebirge. In: *Verhandl. Deutsch. Geographentag* 40, 76–90.
- (1979): Die hypsometrische Asymmetrie der Páramo-Höhenstufe in den nördlichen Anden. In: *Innsbrucker Geograph. Studien* 5, 115–130.
- (1982): Zur Ökoklimatologie der Kallawaya-Region (Bolivien). In: *Erdkunde* 36, 223–247.
- MIEHE, G. u. MIEHE, S. (1994): Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. In: *Phytocoenologia* 24, 53–110.
- (1996): Die obere Waldgrenze in tropischen Gebirgen. In: *Geogr. Rundsch.* 48, 670–676.
- RAUH, W. (1988): *Tropische Hochgebirgspflanzen. Wuchs und Lebensformen*. Heidelberg.
- RICHARD, J.-L. (1961): *Les forêts acidiphiles du Jura*. Geobot. Landesaufnahme Schweiz 38.
- RICHTER, M. u. LAUER, W. (1987): Pflanzenmorphologische Merkmale der hygrischen Klimavielfalt in der Ost-Kordil-

- lere Boliviens. Beitr. zur Landeskunde Boliviens, Geogr. Inst. RWTH Aachen.
- SIMPSON, B. B. (1979): A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). In: Smithsonian Contr. Bot. 43, 1–62.
- (1986): Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. In: VUILLEMIER, F. a. MONASTERIO, M. (Eds.): High Altitude Tropical Biogeography. New York, 304–316.
- TROLL, C. (1959): Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abh. 25.
- VUILLEMIER, F. (1984): Patchy distribution and systematics of *Oreomanes fraseri* (Aves, Coerebidae) of the Andean *Polylepis* woodlands. In: Am. Mus. Novit. No. 2777, 1–17.
- WALTER, H. (1960): Standortlehre. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil. Einführung in die Phytologie. Ludwigsbürg.
- (1973): Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. I. Die tropischen und subtropischen Zonen. Mit einem Beitrag von H. FLOHN. 3. Aufl. Stuttgart.
- WALTER, H. u. MEDINA, E. (1969): Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas (Vorläufige Mitteilung). In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. 82, 275–281.
- WAKONIGG, H. (1996): Unterkühlte Schutthalden. In: Arb. Inst. Geogr. Univ. Graz 33, 209–223.
- WEBERBAUER, A. (1911): Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Die Vegetation der Erde 12. Leipzig.
- (1945): El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos. Ministerio de Agricultura, Lima.
- WENIGER, M. (1979): Bodentemperaturen und Niederschlag als Indikatoren einer klimatisch-ökologischen Gliederung tropischer Gebirgsräume. Methodische Aspekte und Anwendbarkeit diskutiert am Beispiel des Mt. Kenya (Ostafrika). In: Geomethodika 4, 121–150.
- (1981): Zur thermisch-hygrischen Gliederung des Mount Kenya. In: Erdkunde 35, 248–263.
- WUNDER, J. u. MÖSELER, B. M. (1996): Kaltluftströme auf Basaltblockhalden und ihre Auswirkungen auf Mikroklima und Vegetation. In: Flora 191, 335–344.

BUCHBESPRECHUNGEN

BALTSCHJEFFSKY, HERRICK (Ed.): Origin and evolution of biological energy conversion. 313 S., zahlr. Abb. VCH Publishers, New York/Weinheim/Cambridge 1996, DM 185,–

Der Sammelband enthält 11 hochspezialisierte Beiträge zur Entstehung und Evolution biologischer Energieumwandlungsprozesse, in denen international angesehene Fachexperten auf Einladung des Herausgebers Stellung zum Stand der Forschung in ihren Fachgebieten nehmen. Die Darstellungen sollen nach der Vorstellung des Herausgebers so erfolgen, daß sowohl interessierte Fachstudenten wie auch in die Forschung involvierte Fachexperten angesprochen werden. Für den an biologischen Energieumwandlungsprozessen und deren Evolution interessierten Geographen fehlt eine Einführung und zusammenfassende Bewertung der Ergebnisse durch den Herausgeber, die den Einstieg in die einzelnen Spezialbeiträge erleichtert.

In den ersten fünf Beiträgen werden grundlegende Stoffwechselabläufe in ihren biochemischen Wirkungsabläufen beschrieben. Neueste Forschungsergebnisse und damit verbundene neue Fragestellungen finden breite Berücksichtigung. In den folgenden sechs Beiträgen wird schwerpunktmäßig der Erkenntnisstand zur Entstehung und Evolution der Photosynthese und Respiration referiert. Die Beiträge verifizieren insgesamt in vielfältiger Weise die Vielfalt der Formen und Funktionen, zu denen Materie sich in einem hinreichend starken Fluß arbeitsfähiger Energie verknüpft. Die energetische Betrachtung reicht aus, um die Bildung der komplexen, informationstragenden DNA- und RNA-Strukturen in Ansätzen zu erklären.

DIETER KLAUS

BARSCHE, DIETRICH: Rockglaciers: indicators for the present and former geocology in high mountain environments. XIV und 331 S., 143 Abb. und 50 Tab. Springer Series in Physical Environment 16. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York et al. 1996, DM 228,–/öS 1664,40/sFr 199,–

Als vor 10 Jahren ein Buch mit annähernd gleichem Titel und Umfang erschien (GIARDINO, SHRODER a. VITEK, Eds.: Rock Glaciers, Boston 1987, 355 S.), handelte es sich um ein Sammelwerk mit recht heterogenen Beiträgen von 18 Autoren. Das Werk von DIETRICH BARSCHE ist demgegenüber eine Monographie „aus einem Guß“, die verständlicherweise in hohem Maße durch die breiten Felderfahrten und die daraus abgeleiteten Konzeptionen des Autors bestimmt wird.

„Active rockglaciers are the visible expression of steady-state creep of ice-supersaturated mountain permafrost bodies in unconsolidated materials“ (S. 4). Nach Diskussion der Definition und der leidigen Terminologie der Blockgletscher erfolgt eine detaillierte Beschreibung der Formen bzw. Formtypen, die in eine umfassende Gliederung (Taxonomie) überleitet. Das Bemühen um Klarheit und systematische Übersicht ist vorbildlich, auch wenn man nicht allen Aussagen uneingeschränkt zustimmen mag. Wenig überzeugend bleibt z. B. die Benennung der beiden Grundtypen („Klassen“) als „talus rockglacier“ (aus Haldenschutt) und „debris rockglacier“ (aus Moränenmaterial). Bezeichnet „debris“ doch allgemein Lockermaterial (vgl. „debris cone“, „debris slide“ u. a.) und ist nicht auf Gletscherablagerungen einzuzengen. – Das Kapitel über die Blockgletscher-Verbreitung (S. 35–66) liefert eine überwiegend auf die Literatur gestützte und nach Kontinenten geordnete Beschreibung mit zahl-