

Analyse von Blatteigenschaften zur Ermittlung klimatischer Verhältnisse*

Das Beispiel der Melastomataceae in den bolivianischen Yungas

VON

SABINE SCHULZ

mit 10 Abbildungen und 2 Fotos

1 Problemstellung und Vorgehensweise

1.1 Einleitung

Die unzureichende Ausstattung tropischer und randtropischer Gebiete mit Klimateßnetzen hat mehrfach zu Versuchen geführt, die fehlenden Daten anhand von Indikatoren zu erfassen. Die Vegetation spielt hierbei die wichtigste Rolle und wurde daher in verschiedenster Weise zur Interpretation herangezogen.

Möglich ist einerseits die Interpretation des Lebensformenwandels, der – in den Höhenstufen wie auch in den Vegetationszonen – die Veränderungen von Konvergenzen darstellt. Für feuchte Tropengebirge ist im allgemeinen ein Wandel charakteristisch, der von großen Bäumen am Gebirgsfuß über zunehmend kleinwüchsige Arten hin zu Grasland in der Höhe verläuft. In trockenen Gebirgen hingegen ist es je nach Grad der Trockenheit möglich, daß in der unteren Stufe der Wald oder sogar sämtliche Vegetation fehlt, und erst in Höhen größerer Feuchte baumhohe Pflanzen auftreten.

Eine andere Art der Vegetationsgliederung, die zur Ermittlung der ökologischen Verhältnisse beitragen kann, stellt die Differenzierung der Bestände nach der Artenzusammensetzung und der Zusammenfassung zu Pflanzengesellschaften anhand von Charakter- und Differentialarten dar. Dieses Verfahren ist in den tropischen Gebirgswäldern besonders zeitaufwendig und selten durchführbar, da einerseits große Teile der tropischen Vegetation noch unbekannt sind und andererseits auf Grund des Artenreichtums eine vollständige Pflanzenaufnahme kaum möglich ist, so daß eine einfachere Methode zur Erfassung der einzelnen pflanzenökologischen Einheiten wünschenswert wäre. Denkbar ist es, einige Familien herauszugreifen und deren Verbreitung und Vergesellschaftungen zu prüfen, um damit Gebiete gleicher ökologischer Voraussetzungen zusammenzufassen (M. KESSLER 1994 mündl.).

*) Zusammenfassung einer Diplomarbeit, die 1997 am Institut für Geographie der Universität Erlangen unter Betreuung von Prof. Dr. M. Richter fertiggestellt wurde.

Geht man weiter ins Detail, d.h. weg von der Systematik hin zur Physiognomie der Pflanzen und greift die Bedeutung der Konvergenzbildung wieder auf, so könnte man sich auf einzelne Pflanzenteile konzentrieren und deren Eigenschaften und Beschaffenheiten genauer betrachten, anstatt sich auf die Lebens- bzw. Wuchsform zu beziehen. Rinde kann glatt, schuppig oder sehr grob sein, die Internodien können verschiedene Längen haben, Blätter können groß, klein, schmal, breit, behaart oder glatt, ledrig oder weich sein, das Blatt kann eine Träufelspitze besitzen oder völlig stumpf und abgerundet sein, der Rand kann glatt, bewimpert, gezackt, die Basis herzförmig oder spitz sein u.ä.

Genau an diesem Punkt setzt die vorliegende Arbeit an. Die Aussagekraft der Zahl und der Zusammensetzung der Arten aus der Pflanzenfamilie Melastomataceae, ihrer Blattgröße, der Länge, der Breite, der Art der Spitze, des Randes, der Konsistenz und der Oberfläche – eine Auswahl, die in etwa derjenigen von DUDLEY (1978) entspricht und zugleich ein Ensemble, wie es heute unter dem Stichwort „plant functional types“ an Bedeutung gewinnt (IAVS-Tagung / Uppsala 1998) – sollte in Hinblick auf die Niederschlagsverteilung im Zongotal/Bolivien geprüft werden. Aufgrund langjähriger Meßreihen (alle mehr als 10 Jahre) der acht Elektrizitätswerke stellt dieses Tal eine Ausgangslage für Untersuchungen dar, die in den Tropen sonst nur selten möglich sind.

1.2 Vorüberlegungen

DUDLEY (1978), GEESKE et al. (1994), HAMANN (1979), MEINZER/GOLDSTEIN (1985), LEIGH (1975), RICHTER (1986), RICHTER (1991) bzw. RICHTER/LAUER (1987), ROTH (1995), RUTHSATZ/HOFMANN (1984), VARESCHI (1980) und WEBERBAUER (1906) kommen in ihren Arbeiten auf aussagekräftige Ergebnisse hinsichtlich der Veränderung von Artenzahlen und Blattmerkmalen unterschiedlicher Familien bei Untersuchungen in Peru, auf den Galapagos-Inseln, in Argentinien, in Mexiko, in Costa Rica, in Venezuela und in Bolivien. Die Herangehensweise und Ergebnisse dieser Arbeiten dienen als Grundlage für die eigenen Erhebungen im Zongotal:

- In Bezug auf die *Artenzahl* läßt sich in den verschiedenen Gebieten im allgemeinen bis in eine bestimmte Höhe eine Zunahme entsprechend den Niederschlägen und darüber eine Abnahme verzeichnen. Bei RICHTER (1991) ist dies in deutlicher Weise für die Melastomataceae-Artenzahl im Arbeitsgebiet Chirripó in Costa Rica gegeben. RICHTER/LAUER (1987:103) zeigen in vier Tälern Boliviens das Vorhandensein von *Maxima* in bestimmten Höhen auf. An der Nordostabdachung der Sierra Madre de Soconusco in Chiapas (Südmexiko) stellt RICHTER (1986) die Zunahme der Gesamtartenzahl bis zu 67 auf 1000 m und von da an eine kontinuierliche Abnahme bis auf unter 20 fest. Er weist ein sehr ausgeprägtes einziges Maximum nach, das exakt mit dem auf knapp 1000 m liegenden Niederschlagsmaximum (über 4000 mm) zusammenfällt. Bei RUTHSATZ/HOFMANN (1984; NW-Argentinien) ergab sich eine Zunahme von 250% zwischen 2000

und 4000 m, was der Zunahme des Niederschlags und der humiden Monate (von 2 auf 5) entspricht. Oberhalb von 4000 m wird die Artenzahl wieder kleiner und erreicht bei 5000 m mit leicht fallenden Niederschlagszahlen aber steigender Zahl humider Monate (7) nur noch 30% des Werts der Untergrenze des Untersuchungsgebiets.

- Auch die *Blattgrößen* orientieren sich eindeutig an den Niederschlagsverhältnissen. GEESKE et al. (1994) beschreiben die Blattmorphologien der Myrtaceae-Art *Metrosideros polymorpha* auf Hawaii und stellen unabhängig vom Untergrund eine steigende Blattgröße mit zunehmender Feuchte fest. Auf den Galápagos-Inseln untersuchte HAMANN (1979) die Vegetation auf die beeinflussenden Faktoren hin. Es zeigt sich ein Anwachsen der Blattgröße mit steigender Niederschlagsmenge, was in diesem Fall mit zunehmender Höhe bedeutet, da die höchsten Regionen zugleich auch die höchsten Niederschläge erhalten. Für die Anden liefern MEINZER/GOLDSTEIN (1985) in ihrer Arbeit über die große Rosettenpflanze *Espeletia schultzii* interessante Ergebnisse. Blattfläche, Blattlänge und -breite verringern sich in den höheren Lagen, was direkt mit den Niederschlagssummen in den unterschiedlichen Niveaus in Verbindung gebracht werden kann. Bei VARESCHI (1980) wird deutlich, daß die megaphyllen und makrophyllen Pflanzen hauptsächlich im Tieflandregen- und Wolkenwald vorkommen, wohingegen die mikro-, nano- und leptophyllen Vertreter in hohem Maße den Bergenebel- sowie den Niederwald bilden. Im Soconusco (RICHTER 1986; Südmexiko) liegt der Anteil der Nanophyllen auf Meeresebene bei knapp 10% des Gesamtartenbestands, bis auf 1000 m nimmt er nur leicht ab, um dann ab 2500 m wieder bedeutend zuzunehmen. Auf 4000 m erreicht der Anteil der Nanophyllen fast 50%. Die Höhenverteilung der mittleren Größen mikrophyll und mesophyll schwankt wesentlich weniger stark und beläuft sich durchgehend auf Werte zwischen 30% bis 50%. Die größten Melastomataceae-Blätter des Soconuscos sind makrophyller Art. Ihr Verbreitungsmaximum liegt in einer Höhe um etwa 800 m. Unterhalb ist nur eine schwache Abnahme, oberhalb von 1500 m jedoch eine starke Abnahme bis Null in 3000 m Höhe zu erkennen. Dieses Muster entspricht annähernd dem der Artenzahl sowie den Kurven der Niederschlagsverteilung. Das Profil in Venezuela zeigt einen „unkomplizierten Vertikalgradienten“ (RICHTER 1991:281), was auf eine Orientierung der Kurve der Blattgrößen an derjenigen der Niederschlagssummen hindeutet. Ganz im Gegensatz zu den genannten Autoren, stellt allerdings für LEIGH (1975) die Temperatur den stärksten Einflußfaktor auf die Blattgröße dar.
- Zu den *Blattspitzen* liegen widersprüchliche Interpretationen und noch nicht ausreichend repräsentative Untersuchungen vor. VARESCHI (1980:85) bezeichnet Träufelspitzen „als konforme Einrichtungen für einen beschleunigten Ablauf von Wasserfilmen“. DUDLEY (1978) zeigt dagegen enge Korrelationen zwischen der Blattgröße, -weite, -länge und der Zuspitzung der Blätter auf. Sie weist darauf hin, daß die sogenannten Träufelspitzen womöglich nur einem idioformen Prin-

- zip folgen, d.h. artspezifische Ausbildungen darstellen, denen jegliche Funktion fehlt.
- Über die Anpassungsformen der *Blattränder* an die Umweltbedingungen ist ebenfalls nur sehr wenig bekannt. DUDLEY (1978) setzt die Art des Blattrandes – ganz, gekerbt oder gewimpert – mit der Feuchtigkeit in Verbindung. Dabei sind Blätter von Arten an feuchten Standorten eher gewimpert als solche an trockenen. Bei VARESCHI (1980) hingegen scheint die Zahl der Blätter mit strukturiertem Rand mit der Höhe über das Niederschlagsmaximum hinaus zuzunehmen.
 - Da eine ähnliche *Konsistenz* der Blätter von jeweils sehr unterschiedlichen inneren Eigenschaften (Sklerenchym, verstärkte Cutinisierung, Kristalleinlagerungen, Verdickung durch Speichergewebe) bestimmt werden kann, ist es umso schwieriger, die ökologischen Faktoren festzustellen, welche die Ausprägungen bewirken. Denn eine dicke Cutinschicht beispielsweise kann sowohl Verdunstungs- als auch Strahlenschutz darstellen und deshalb in den heißen, verdunstungsintensiven Tieflagen genauso vorkommen wie in den strahlungsreichen Hochlagen. RICHTER/LAUER (1987) zeigen im Zongotal in einem Höhenintervall zwischen 2 700 m und 3 900 m eine Zunahme skleromorpher bzw. semiskleromorpher Elemente bei einer Abnahme des mesomorphen Anteils in der gesamten Vegetation auf. Die gleiche Tendenz in gleicher Höhe ist im Soconusco in Südmexiko ebenfalls von RICHTER (1991) nachgewiesen. Unterhalb von 2 200 m ist eine Abnahme des Krautlaubs zugunsten des Lederlaubs zu verzeichnen, was nach RICHTER nicht mit der Niederschlagskurve des Gebiets in Übereinstimmung gebracht werden kann. Für LEIGH (1975) ist die zunehmende Xeromorphie (Trockenresistenz), die in der Lederblättrigkeit deutlich wird, als Folge der extremeren Klimabedingungen in den Hochlagen zu sehen. Er weist dabei speziell auf die großen Temperaturschwankungen sowie auf die wegen des geringeren Anteils an Wasserdampf strahlungsreicheren Bedingungen des Winters hin. GEESKE et al. (1994) machen für Hawaii die Abhängigkeit der Blattstruktur von den jährlichen Niederschlägen deutlich. ROTH (1995) weist für die Pflanzen der venezolanischen Anden oberhalb 2 600 m auf die Härte der Blätter hin, die sowohl auf Cutinisierung der Epidermis, Sklerenchym oder Kristalleinlagerungen zurückzuführen sein kann.
 - Eine unebene oder behaarte *Blattoberfläche* ist mit den Niederschlagsverhältnissen nur schwer zu korrelieren, da für diese Ausprägungen auch andere Faktoren wie erhöhte Verdunstung oder Strahlung eine entscheidende Rolle spielen. Von einer unebenen Oberfläche als Ausdruck der Anpassung an mangelnde Feuchtigkeit im Boden bei gleichzeitiger Nebelbildung wie dies im Nebelwald typisch ist, schreibt WEBERBAUER (1906). Die Unebenheiten sollen die Ansammlung von Wasser begünstigen, das über die Epidermis aufgenommen wird. RICHTER/LAUER (1987:101) berichten aus dem Chapare von „hauchdünnen, krautigen und unbehaarten Blättern“ in einer Höhe um 1 200 m und vermuten hier die Stufe optimaler klimatischer Bedingungen. In Abb. 10 (RICHTER/LAUER

1987) läßt sich für die feuchten Gebiete ein Trend von unbehaart in geringer Höhe zu behaart in großer Höhe erkennen, wohingegen in den trockenen Gebieten insgesamt die behaarten Arten vorherrschen. Auch im Soconusco ist dieser Trend eindeutig belegt. Dort erreichen die behaarten Arten in einer Höhe von 4 000 m 50% der Gesamtartenzahl (RICHTER 1986:50).

Lassen sich diese Beziehungen in den eigenen Erhebungen verifizieren, dann wäre anhand der für das Zongotal vorhandenen Klimadaten eine recht genaue Zuordnung von Blattmerkmalen und Klimaparametern möglich. Diese wiederum könnten – sieht man von sämtlichen modifizierenden Faktoren wie kleinklimatischen Veränderungen oder pedologischen Voraussetzungen ab – als Grundlage für eine Klimaindikation überall dort verwendet werden, wo Melastomataceae anzutreffen sind. Bei hoher Übereinstimmung wäre es denkbar, die Korrelationen in Formeln zu fassen, die eine Abschätzung der Niederschlagsmenge auf der Basis von Blattmerkmalen erlauben. In Gebieten mit lückenhaftem Klimameßnetz könnte somit zumindest annäherungsweise eine Einordnung der klimatischen Situation erfolgen.

1.3 Untersuchungsgegenstand und Erhebungsmethoden

Das Verbreitungsgebiet der Melastomataceae ist auf die Tropen beschränkt, erstreckt sich aber rund um die Erde (Afrika, Asien, Australien und v.a. Amerika). Somit bietet sich zumindest theoretisch die Möglichkeit, diese Pflanzengruppe als einheitlichen Klimaindikator für die gesamten Tropen zu verwenden. Wenn in den verschiedenen Regionen und Kontinenten auch nicht auf gleiche Gattungen zurückgegriffen werden kann, so läßt sich doch der Vergleich von Wuchsform, Blattstruktur, Blattgröße u.ä. leichter innerhalb einer Familie vollziehen als in verschiedenen. Problematisch bleibt, daß in der Paläotropis die Blattformen nicht so einheitlich sind wie in der Neotropis (vgl. RICHTER 1991:288). Die verschiedenen Arten finden sich sowohl im Tiefland als auch in den Andentälern bis zur Waldgrenze, bleiben jedoch auf die feuchten Gebiete beschränkt. Vermutlich sind es fünf bis sechs pflanzenökologisch trockene Monate, die dem Vorkommen eine Grenze setzen (RICHTER/LAUER 1987:99). Eine weitere positive Eigenschaft für die Klimaindikation liegt in der sehr großen Artenzahl.

Aus der Familienbeschreibung lassen sich klar eine Reihe positiver Eigenschaften für die angestrebte Klimaindikation ableiten. Das Vorkommen von Melastomataceae-Arten in allen Höhenstufen des Waldes ermöglicht eine lückenlose Aufnahme, die Voraussetzung für eine Korrelation mit dem Klima ist. Die große Artenzahl erhöht die Gültigkeit der Ergebnisse – allein im Zongotal sind mindestens 70 Arten aus 11 Gattungen anzutreffen. Die Gleichartigkeit der Blätter (vgl. Foto 2) trägt nicht nur zur leichteren Erkennbarkeit bei, sondern ergibt ein klareres Bild der Abhängigkeit der Blattstrukturen von den Umweltfaktoren. Da die innerfamiliären artspezifischen Unterschiede sehr gering sind, ist ein schnelleres Erkennen der Strukturveränderun-

gen als Reaktion auf veränderte Standortbedingungen möglich, beispielsweise auf die Temperatur.

Von großem logistischen Wert war der im Rahmen der infrastrukturellen Erschließung durch die Elektrizitätsgesellschaft COBEE angelegte Fahrweg, der jedoch nach etwa 40 km auf 1 200 m in der Ortschaft Cahua endete. Desweiteren existierten Fußwege zu den von der Elektrizitätsgesellschaft angelegten Kanälen und Wassertanks, wodurch es möglich war, in fast allen Höhen- und Expositionslagen Aufnahmen zu machen. Die Artenzahlen wurden in mehrmonatiger Feldarbeit während der phänologisch günstigsten Jahreszeit (Februar bis April) in 100-m-Höhenintervallen notiert. Zur Erfassung der Blattmorphologien wurde ebenso wie bei DUDLEY (1978:136) das jeweils größte voll entwickelte gesunde Blatt einer Art gepflückt, noch in frischem Zustand auf kariertem Papier umzeichnet, um die Form festzuhalten und die Größe später anhand der Kästchen auszählen zu können. Desweiteren wurden die Beschaffenheit der Oberfläche und des Randes, die Konsistenz der Blattspreite sowie die Form der Blattspitze notiert.¹ Ergänzend zu den durch Feldarbeit gewonnenen Daten konnte der Bestand der Herbar-Exemplare aus dem Zongotal ausgewertet werden, wodurch das Höhenspektrum der Fundorte Erweiterung fand. Während der häufigen und teilweise auch längeren Aufenthalte im Tal war es möglich, vorhandene Klima-Meßdaten durch eigene Beobachtungen zum Wettergeschehen zu ergänzen. Darüber hinaus konnte die Verteilung von Wald, Bergsavanne und Pajonal

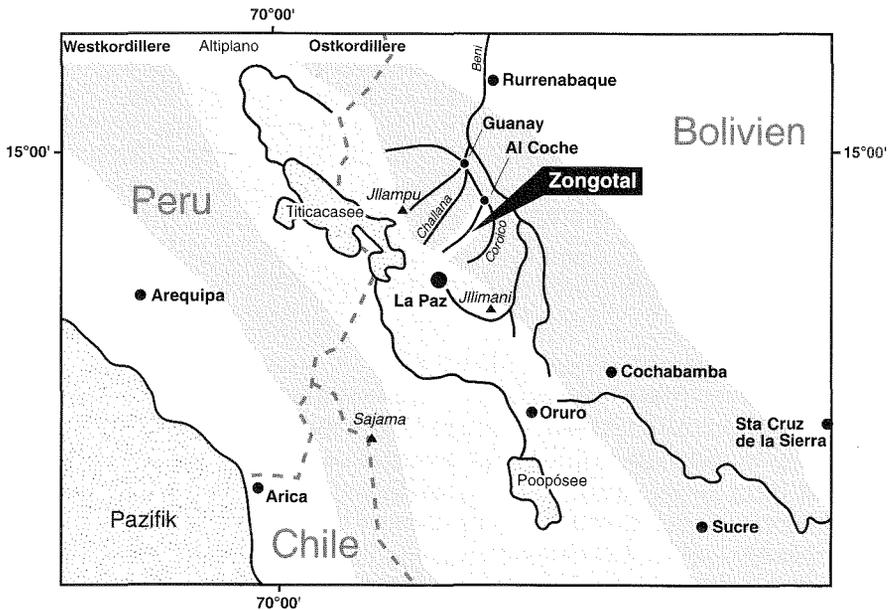


Abb. 1: Lage des Zongotals

(rasenartige Matten, vgl. Kap.2.3) kartiert werden, was ebenfalls der Erweiterung der Interpretation diene (Abb. 4).

2 Naturräumliche Rahmenbedingungen

2.1 Räumliche Einordnung

Das Zongotal (Foto 1) liegt im bolivianischen Teil des östlichen Gebirgszugs der am Andenknie von nordöstlicher in südliche Richtung umbiegenden Kordillere (Abb. 1). Die feuchten Ostabhänge der Kordillere werden hier Yungas genannt. Sie sind im allgemeinen humid bis perhumid, bewaldet und weisen eine hohe Reliefenergie auf: Das Zongotal fällt auf seinem Lauf vom Talschluß auf 4 800 m bis zur Mündung bei ca. 600 m auf einer Horizontalerstreckung von nur 100 km über 4 200 m ab. Der Einstieg in das Tal erfolgt von oben über eine Schotterstraße, die sich 40 km nordöstlich von La Paz über den 4 800 m hoch gelegenen Paß in das Tal schlängelt. Von Cahua bis zur Mündung des Zongo in den Coroico sind es weitere 40-50 km. Dort liegt Al Coche, das nur von La Paz aus über die einzige Straße ins Tiefland entlang des Coroico in zehnstündiger Fahrt erreichbar ist. Das Zwischenstück (etwa 800-1 100 m) ist nicht begehbar und kann daher nicht berücksichtigt werden. Die Ab-



Foto 1: Zongotal, Blick von ca 3500 m nach NE, im Talgrund der Ort Cuticutchu (2700 m)

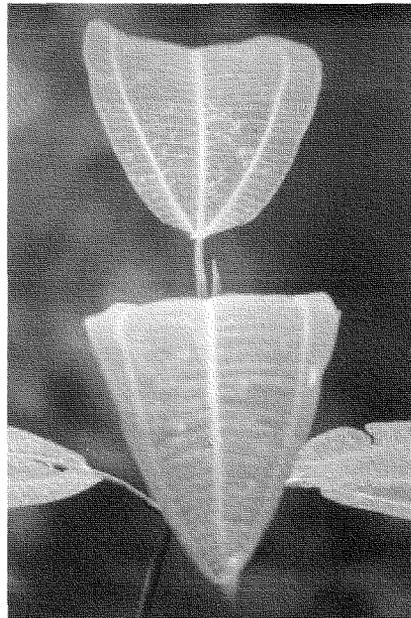


Foto 2: Typische Nervatur eines Melastomataceae-Blatts der Neotropen (*Miconia spec.*)

grenzung des Arbeitsgebiets ergibt sich aus den natürlichen Grenzen des Tals. So bilden die Nord- bzw. die Nordwestgrenze und die Süd- bzw. die Südostgrenze die Wasserscheide zu den benachbarten Flüssen Rio Challana und Rio Coroico. Im Südwesten fällt die Grenze mit dem Talschluß, im Nordosten in etwa mit dem Straßenende bzw. mit der erwähnten Mündung zusammen.

2.2 Klimatische Einordnung

Man kann den Abschnitt der Yungas, in denen das Zongotal liegt, nach SCHULTZ (²1995) den sommerfeuchten Tropen und nach WALTER/BRECKLE (²1991) dem Oro-biom II zuordnen, welches das Gebirgs-Biom des Zonobioms der tropischen Sommerregengebiete darstellt (WEISCHET 1969:291ff). Die Niederschläge sind advektiv-konvektiver Art. Das bedeutet, daß die herangeführten Luftmassen, die schon im Tiefland vor ihrem Aufstieg eine große relative Feuchte besitzen, in Höhen zwischen 900 m und 1 400 m das Kondensationsniveau erreichen und daher die ergiebigsten

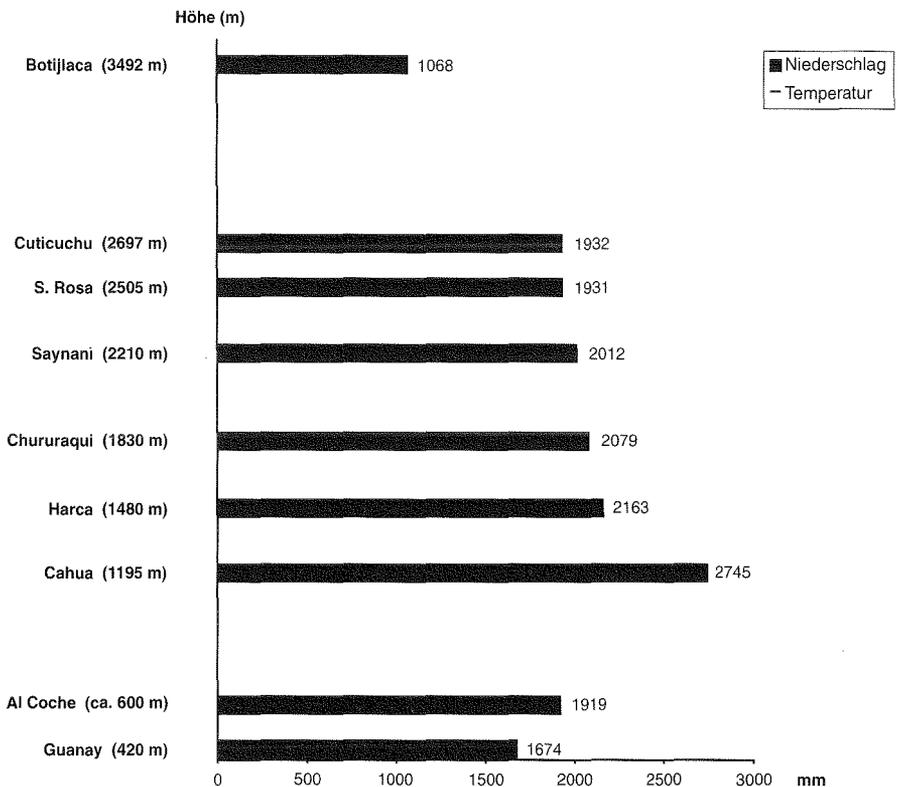


Abb. 2: Niederschlagsverteilung im Zongotal (Höhenangaben der COBEE)
Quelle: COBEE

Niederschläge in dieser Höhenlage fallen. Dieses charakteristische Grundmuster wird durch die Auswertung der Niederschlagsmessungen an den acht Elektrizitätswerken und zwei Stationen des *SENAMEHI* in Al Coche und Guanay belegt. Wie Abb. 2 veranschaulicht, erhält Guanay (420 m) als tiefste, jedoch außerhalb des Zongotals gelegene Station, 1 674 mm Niederschlag im Jahr. Darüber folgen mit zunehmender Jahressumme Al Coche (1 919 mm) an der Mündung des Zongo und weiter talaufwärts die schon oben angesprochene Aufnahmelücke bis 1 100 m. An der Untergrenze des Untersuchungsgebiets liegt die Stufe maximaler Niederschläge mit 2 745 mm (1 195 m). Leider schließt sich auch oberhalb dieser Station ein großes Intervall (400 m) ohne Niederschlagswerte an, so daß die nächste verfügbare Meß-

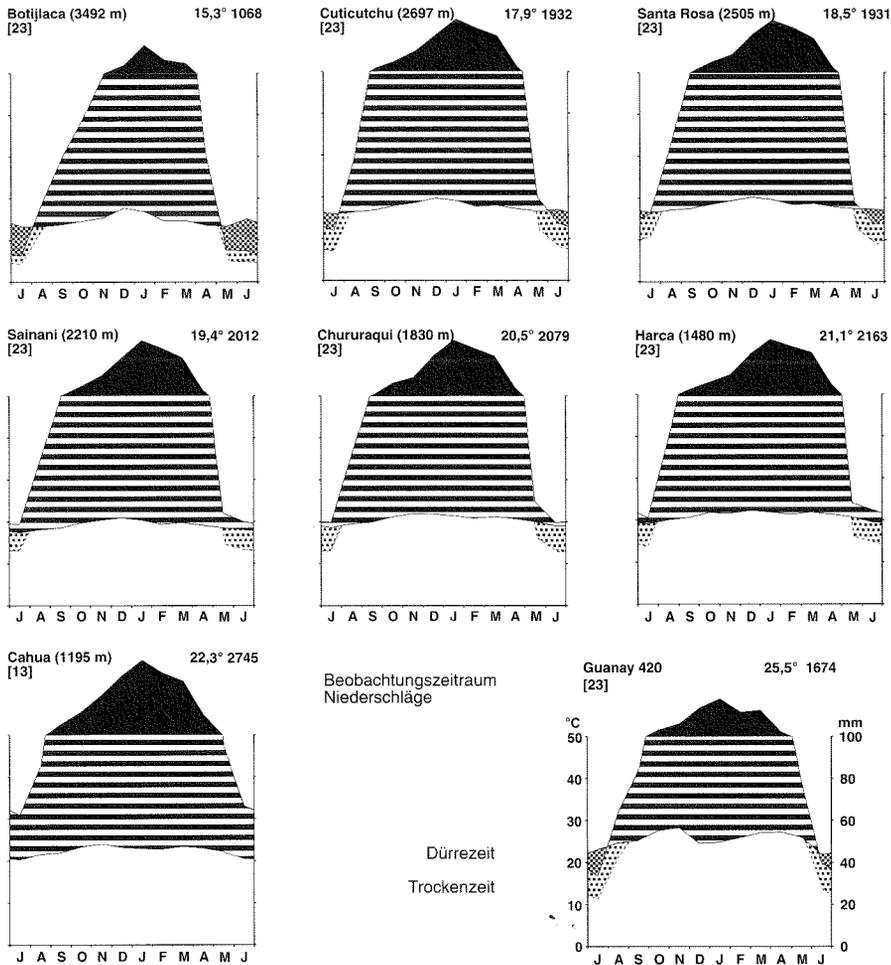


Abb. 3: Klimadiagramme des Zongotals, Temperaturwerte berechnet².

Quelle: Senamehi und COBEE

station bereits 600 mm weniger verzeichnet. Von hier an nehmen die Werte mit weiter zunehmender Höhe nur sehr langsam ab und erreichen bei 2 697 m (Cuticutchu) 1 932 mm. Darüber folgt wiederum eine deutliche Verringerung der Niederschlags-summe um etwa 900 mm. An der oberen Grenze des Gebiets liegen die Meßwerte somit bei 1 068 mm im Jahr und nehmen auch darüber weiter ab. Von der Unter- bis zur Obergrenze des Kernbereichs des untersuchten Raums beträgt die Differenz des Jahresniederschlags also knapp 1 700 mm. Jedoch kann die Höhe maximaler Niederschläge nicht exakt bestimmt werden, da das erfaßte Maximum auf 1 195 m in einem Vertikalbereich von 1 000 m Höhendifferenz die einzige Meßstelle darstellt. Es kann somit nur von einer Maximalstufe zwischen 600 m und 1 500 m gesprochen werden. Eine geringfügige Unregelmäßigkeit in der Abnahme der Niederschläge mit zunehmender Höhe oberhalb 1 195 m tritt bei Cuticutchu (2 697 m) auf. Die ausbleibende Niederschlagsabnahme ist hier die Folge einer starken Talverengung ab Santa Rosa bis Cuticutchu. Erst oberhalb des Ortes weitet sich das Tal wieder.

In Abb. 3 soll durch die kombinierte Darstellung von durchschnittlichen Niederschlags- und Temperaturkurven aller Monate eines Jahres der Verlauf der Feuchteverhältnisse des jeweiligen Orts verdeutlicht werden. Zur Ermittlung der Dürrezeit wurden Temperatur und Niederschlag im Verhältnis eins zu zwei, für die Trockenperiode (eine zwar deutlich trockenere Phase, die jedoch im langjährigen Mittel nicht arid ist) im Verhältnis eins zu drei angetragen.

Verglichen mit den Niederschlägen weisen die Feuchteverhältnisse (unter Berücksichtigung der Trockenzeiten) zumindest teilweise eine höhere Ausgeglichenheit auf. Die ausgeprägten Sprünge in der Niederschlagskurve zwischen Al Coche/ Guanay und Cahua sowie zwischen Cahua und Harca spiegeln sich zwar in Differenzen der Anzahl sicher feuchter Monate wider (3,25 bzw. 2,5), auf der anderen Seite aber fehlt der Sprung zwischen Botijlaca und Cuticutchu weitgehend.

2.3 Phytogeographische Einordnung

Der untere Yunga-Wald (KILLEEN et al. 1993), auch Bergregenwald genannt, unterscheidet sich nur wenig vom amazonischen Tieflandregenwald. Ganz anders ist das Erscheinungsbild des Nebelwaldes der oberen Yungas. Der englische Begriff „Elfin Forest“ spricht für sich. Insgesamt ist der Wald niedriger und geht an seiner Obergrenze in einen Gebüschgürtel über. Darüber folgt dann die für die gesamten Yungas typische Grasstufe, die „Pajonal“ (Bergweide) oder auch „Páramo yungeño“ genannt wird. Dieses, wie auch das zwischen 1 500 m und 2 500 m eingeschaltete, vermutlich anthropogen entstandene Grasland, die Bergsavanne (vgl. Abb. 4), ist bei der Interpretation der Veränderungen der Blattmerkmale von nicht unwesentlicher Bedeutung. Sie beeinflussen das natürliche Bestandsklima in ganz entscheidendem Maße, indem sie vermehrt klimaökologische Extrema aufweisen. Die Bergsavannen bestehen schon mindestens 40 Jahre, denn so alt sind die Luftbilder, auf denen sie

in gleicher Form und Ausdehnung zu finden sind. BECK (1993) geht davon aus, daß sie schon in präkolumbianischer Zeit existierten. Sie sind vermutlich aber nicht natürlichen Ursprungs sondern an von Natur aus begünstigten Standorten entstanden.

In der Übersichtskarte findet man die Waldgrenze durchschnittlich auf etwa 3 400 m. Sie liegt in Rinnen und an Flußläufen teilweise ca. 200 m höher, im oberen Talabschnitt an Spornen bis zu 400 m tiefer und greift an einer Stelle sogar auf 2 500 m hinunter bis an den Flußlauf des Zongos heran. Die Besiedlung und Nutzung im Waldgrenzökoton der Yungas erfolgte im Gegensatz beispielsweise zu den Alpen von oben herab, also vom Altiplano ausgehend über die Pässe der Cordillera Real. Auf Grund dieser Tatsache kann davon ausgegangen werden, daß der direkte menschliche Einfluß mit zunehmender Entfernung vom Altiplano abnimmt. Dies wird belegt durch den auf Luftbildern erkennbaren Übergangsbereich, in dem die Vegetation lichter wird. Hier existiert demnach ein ausgedehntes natürliches Waldgrenz-

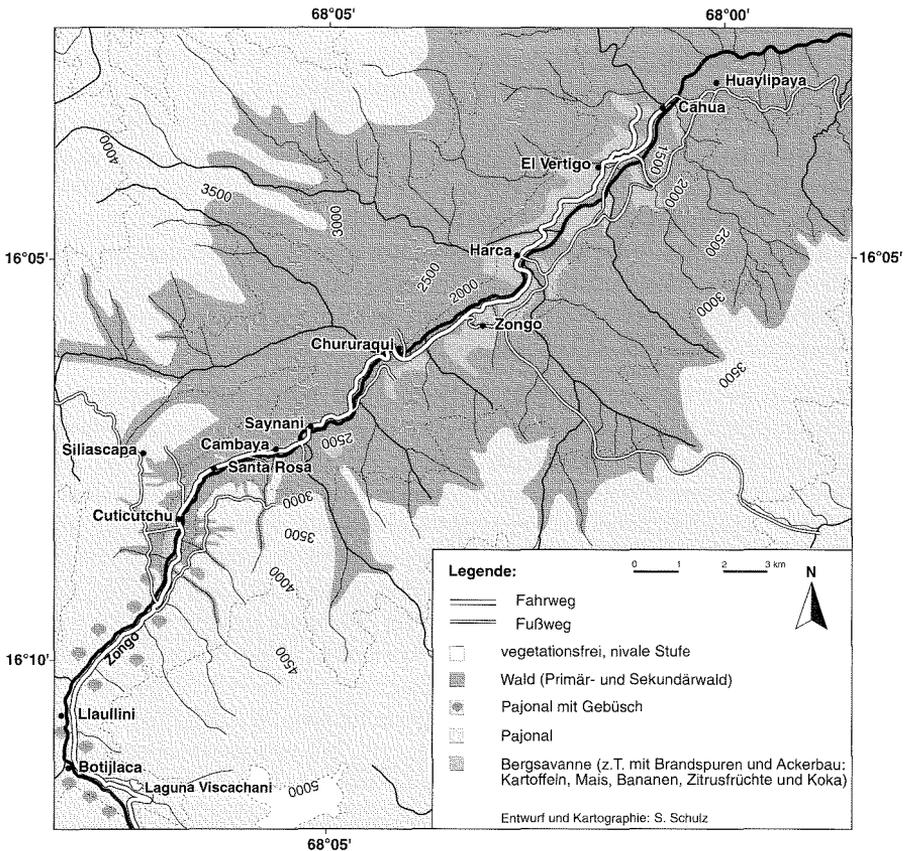


Abb. 4: Pflanzenformationen im Zongotal

Quelle: Topographische Karte des IGM im Maßstab 1:50 000 und eigene Erhebung

ökoton, wohingegen an den paßnäheren Waldgrenzen häufig sehr scharfe und auch senkrecht verlaufende Linien zu finden sind. Einzig im Talgrund am Zongo findet sich ein vermutlich nicht natürliches Ökoton ab etwa 3 000 m, das, überwiegend aus *Baccharis*-Gebüsch bestehend, eine offene Formation bis in eine Höhe von ca. 3 600 m darstellt. Überquert man die Wasserscheide zum Altiplano, so gelangt man in die Formation der Puna, das typische semihumide bis semiaride Gras- oder Strauchland der randtropischen Hochebenen.

3 Ergebnisse und Interpretation

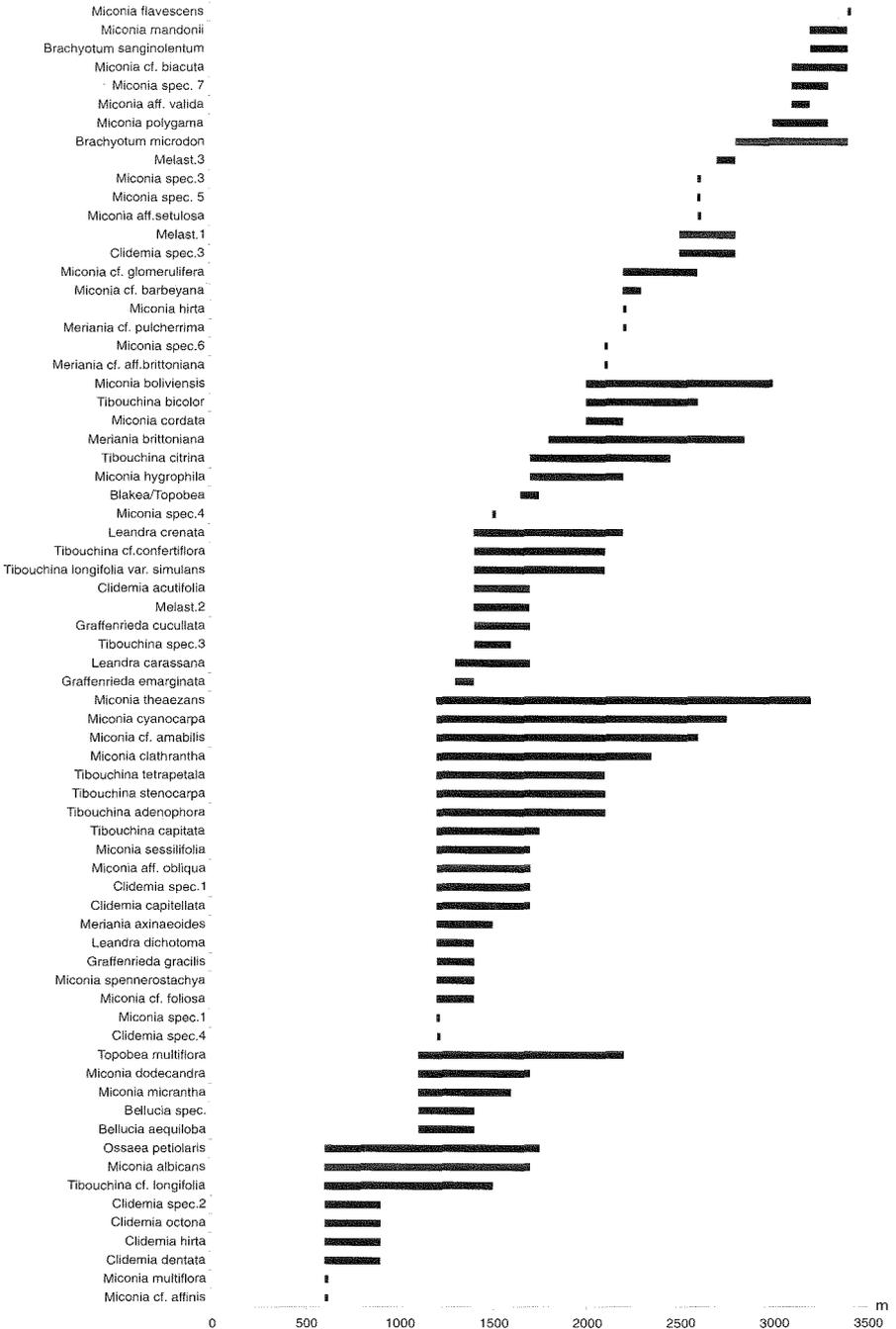
3.1 Artenzahl

Aus dem untersuchten Teil des Zongotals standen zur Auswertung 70 Melastomataceae-Arten zur Verfügung, von denen 63 selbst gesammelt und sieben aus den Beständen des Herbariums waren (Artenliste und Verbreitung s. Tab. 1). In Abb. 5 ist die absolute Anzahl verschiedener Arten in den einzelnen 100-m-Niveaus eingetragen. An der Abszisse kann die Zahl der angetroffenen Spezies, an der Ordinate das dazugehörige Höhenniveau abgelesen werden. Auf der zweiten Abszisse ist der Niederschlag angetragen. Lokal modifizierende Einflußfaktoren sowie eine schwere Zugänglichkeit des Geländes lassen es fraglich erscheinen, ob eine Interpretation in 100-m-Intervallen sinnvoll ist. Um den allgemeinen Trend deutlich zu machen, wurden die erhobenen Werte in einer zweiten Kurve zu einem gleitenden Mittel über jeweils 500 m zusammengefaßt. Dadurch werden die starken Schwankungen nivelliert und ausgehend vom Maximum in 1 400 m wird zuerst eine starke und dann schwächer werdende Abnahme mit zunehmender Höhe deutlich.

Zwar ist nicht bekannt, wo genau zwischen 600 m und 1 600 m das Maximum der Niederschläge liegt, es darf jedoch angenommen werden, daß es sich direkt unterhalb der häufigsten Untergrenze der Wolken bei Regen – d.h. eher über 1 200 m – befindet. Es scheint also gerechtfertigt, eine Beziehung zwischen den Niederschlägen und der Artenzahl herzustellen, auch wenn die Artenkurve nur bedingt mit den Niederschlagsverhältnissen in Übereinstimmung gebracht werden kann; die positive Korrelation beschränkt sich auf die absoluten Maxima. Für den weiteren Verlauf der Artenzahlkurve muß auf andere Faktoren zur Erklärung zurückgegriffen werden. Bestätigt wird jedoch die Hypothese, daß die Artenzahl, bedingt durch die veränderten Niederschlagswerte, mit zunehmender Höhe erst zu- und oberhalb des Niederschlagsmaximums wieder abnimmt. Die Klimadiagramme nach WALTER (Abb. 3) zeigen, daß die Feuchteverhältnisse zwischen 1 195 m und 2 205 m konstant sind, sofern man nur die Dürrezeiten betrachtet. In diesem Fall wären weniger die Niederschläge als vielmehr die Temperaturen (um 20°C im Jahresmittel), möglicherweise in Verbindung mit zunehmend stärkerer Strahlung, für die verstärkte Abnahme der höhen-spezifischen Artenzahlen ab 1 700 m verantwortlich. Betrachtet man hingegen die Dauer der Trockenzeiten, so stellt man fest, daß diese unmittelbar mit der Höhe der Nie-

Analyse von Blatteigenschaften zur Ermittlung klimatischer Verhältnisse

Tabelle 1: Melastomataceae-Artenliste des Zongotals und Höhererstreckung (sortiert nach der Untergrenze)



derschläge invers korrelieren und somit auf gleiche Art der Interpretation der Ergebnisse dienen.

Bessere Erklärungsansätze des Wandels der Arten- und Gattungszusammensetzung entlang des Höhengradienten liefert die Formationsverteilung. Oberhalb des mit dem Verlauf der Niederschlagskurve fast exakt übereinstimmenden Maximums bei 1 400 m findet der Übergang vom Regenwald zur Bergsavannenstufe statt. Deshalb ist für den Artenreichtum neben dem Niederschlagsmaximum auch die Koexi-

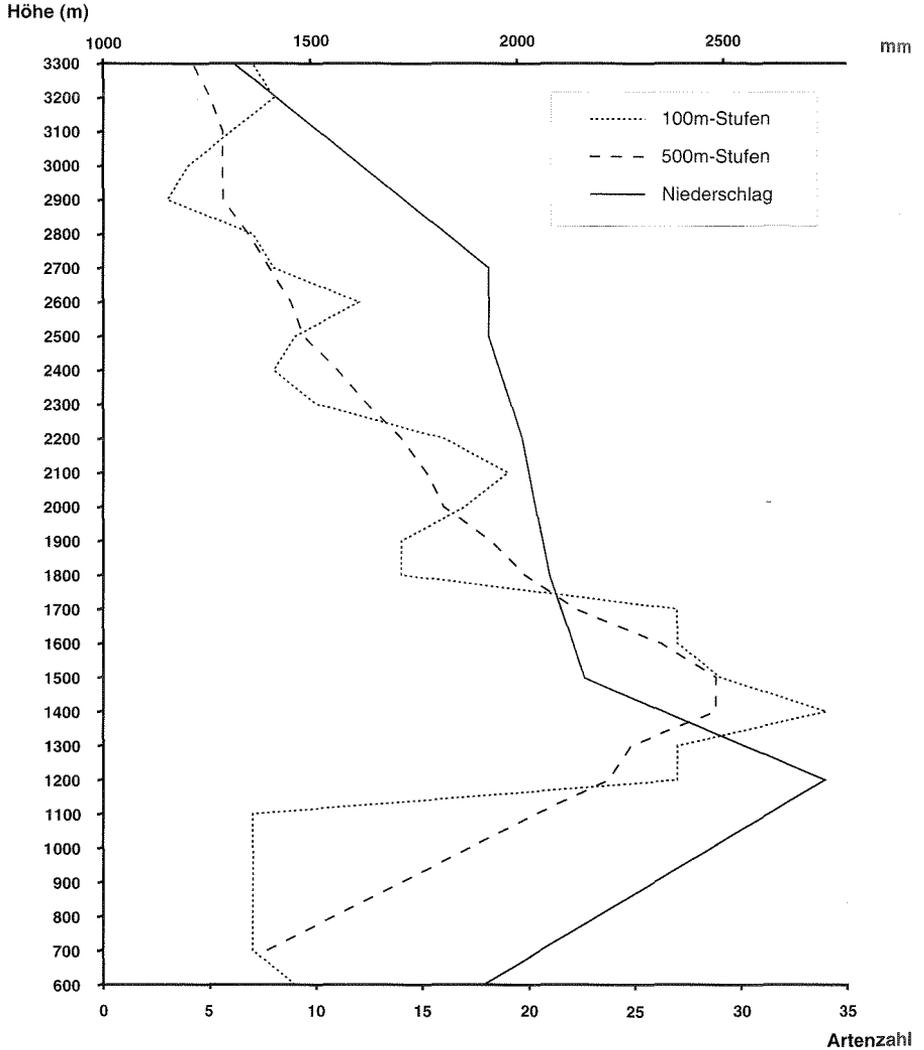


Abb. 5: Die Artenzahlen und Niederschläge im Zongotal
(Korrelationskoeffizient für mittl. Artenzahl in 100m-Stufen/Niederschlag: 0,8 für das gesamte Tal)

stanz von Vertretern aus zwei Formationen bestimmend. Das relative Minimum zwischen 1 700 m und 1 900 m ist als Zentralbereich der Bergsavannen zu deuten und wird durch die höhere klimaökologische Belastung der durchgehend offenen Standorte hervorgerufen. Hier existieren neben den fünf Hauptsavannenarten aus der Gattung *Tibouchina* erst wenige andere Arten der höheren Lagen. Da sich die Bergsavannen teilweise bis über 2 000 m erstrecken, findet man auch in dieser Höhe noch zahlreiche *Tibouchina*-Arten, die nun schon neben den in dieser Höhe zunehmenden Waldarten der Gattungen *Miconia*, *Meriania* u.a. erscheinen. Das sekundäre Maximum auf 2 100 m ist somit ein Zeichen für den Übergangsbereich von Grasland zur Bergnebelwaldstufe, in dem sowohl Arten der unteren als auch der oberen Formation zusammen auftreten. Ähnliche Verhältnisse müssen auch zur Erklärung des tertiären Maximums in Betracht gezogen werden. Ab 2 600 m beginnt bereits das Waldgrenzökoton, das sich entweder in langsamer Auflösung des Bergnebelwaldes oder in Form einer sehr bewegten, aber scharfen Grenze mit bis zu 700-m-Schwankungen zum Grasland hin ankündigt. Das von Natur aus empfindliche und durch den Menschen zusätzlich gestörte System ist geprägt vom häufigen Wechsel der Lebensformen auf engstem Raum. Eine solche Vielfalt an unterschiedlichen Standorten bedingt selbstverständlich eine erweiterte Artenliste. Es muß aber auch erwähnt werden, daß ein großer Teil der Arten nur in einem schmalen Höhenbereich unterhalb von 3 000 m vorkommt und oberhalb von 3 000 m von neuen Arten ersetzt wird (vgl. Tab. 1). Das weist auf eine Stufung in der natürlichen Vegetation hin, die durch ganz bestimmte Arten mit sehr geringer Höhenausdehnung gekennzeichnet ist.

Immer unter der Prämisse, daß nicht geklärt ist, wie sehr die klimatischen Voraussetzungen für die angenommenen Veränderungen bestimmend sind, ergeben die Ergebnisse eine Gültigkeit, die die Übertragung dieser Art von Klimaindikation auf andere Täler und Regionen der Randtropen erlaubt. Wird jedoch davon ausgegangen, daß die pflanzenökologischen Bedingungen im Zongotal eher anthropogen und weniger klimatisch geprägt sind, so beschränkt sich die Aussagegültigkeit der Interpretation auf Gebiete, die in ähnlicher Weise geformt sind. Das würde bedeuten, daß immerhin große Teile der Yungas nach gleichem Verfahren klimaökologisch bewertet werden könnten, da die vor Ort charakteristischen Bewirtschaftungsformen auch für vergleichbare Regionen typisch sind.

Das sich in Kap. 1 aus den Vorüberlegungen ergebende singuläre Maximum in bestimmter Höhe und eine von da ab stetig abnehmende Artenzahl wird m.E. bestätigt. Die meisten Arten findet man etwa in Höhe der maximalen Niederschläge (1 200 m) und nicht am Gebirgsfuß. Oberhalb des Artenzahlmaximums beginnt – betrachtet man das gleitende Mittel – eine allmähliche Abnahme. Die Abweichungen der tatsächlichen Aufnahmewerte vom gemittelten Verlauf der Kurve in diesem Abschnitt sind v.a. auf die Öffnung der Waldformation, auf extreme Auslappungen der Höhenstufengrenzen sowie auch auf Probleme bei der Aufnahme zurückzuführen und können nicht hinsichtlich der Höhe der Wolkendecke bzw. deren Obergrenze interpretiert werden.

3.2 Blattgrößen

In Abb. 6 sind die Höchst- und Tiefstwerte sowie das arithmetische Mittel der höhenpezifischen Blattflächengrößen dargestellt. Betrachtet man den Verlauf der Kurve der Mittelwerte, so erkennt man deutlich, daß die positiven Ausbuchtungen der Kurve stets eng mit dem Auftreten von extrem großen Blättern verbunden sind, während die Blattgrößenminima nur einen geringen Einfluß auf den Mittelwert ausüben. Dies ist darauf zurückzuführen, daß in allen Höhenstufen Arten mit kleinen Blättchen wachsen, deren Größen nur geringfügig schwanken und damit wohl nicht von klimaökologischen Faktoren abhängig sind. Die Maximalwerte der Blattgrößen

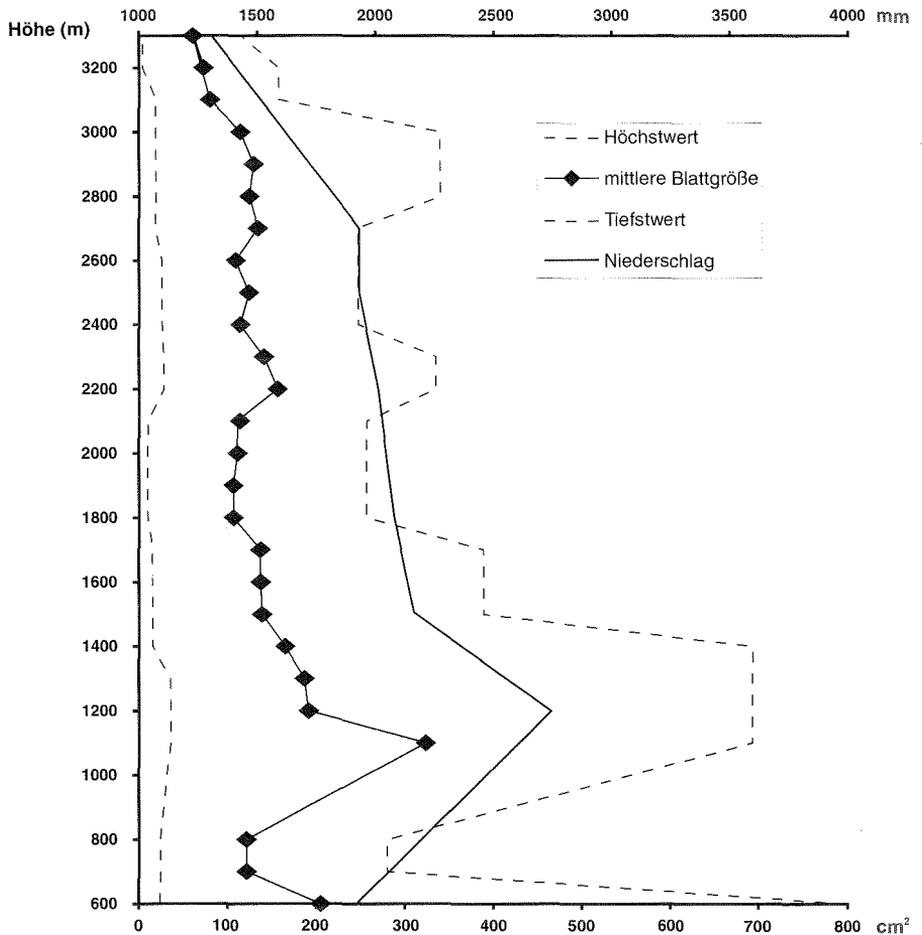


Abb. 6: Blattgrößen (untere Skala) und Niederschläge (obere Skala) im Zongotal
(Korrelationskoeffizient für mittl. Blattgrößen in 100m-Stufen/Niederschlag:
0,8 für 1200-3300 m; 0,4 für 600 m-3300 m)

hingegen variieren stark und können in bezug zu den Humiditätsbedingungen gesetzt werden. Die Artenzusammensetzungen sämtlicher Höhengiveaus besitzen also dieselbe untere Grenze der Blattgröße; höhen- und klimaabhängig zu variieren scheinen hingegen die jeweiligen Maximalausprägungen. Da sich die Kurven in Abb. 6 aus den summierten und gemittelten Werten aller in einer Höhenstufe anzutreffenden Arten ergeben, jedoch nur eine Art (*Miconia theaezans*) über fast das ganze Höhengspektrum hinweg auftritt, sind die Schwankungen der Kurven v. a. auf veränderte Artenspektren und nicht auf veränderte Blattgrößen bei gleichen Arten zurückzuführen.

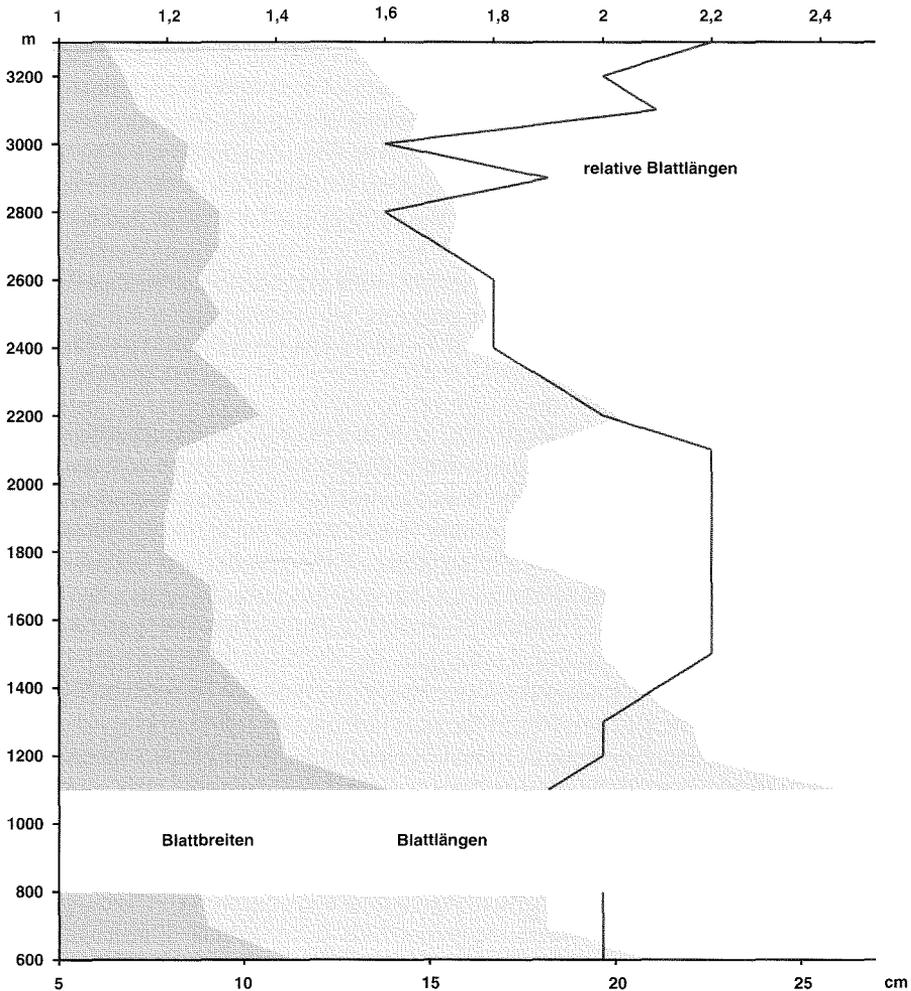


Abb 7: Durchschnittliche Blattbreite und -länge (untere Skala) sowie das Breiten-/ Längenverhältnis (relative Blattlänge, obere Skala)

Sowohl bei der Betrachtung des gesamten Artenspektrums, als auch bei einzelnen Arten (z.B. *Miconia theaezans*) kann mit zunehmender Höhe über dem Maximum bei etwa 1 200 m eine Abnahme der durchschnittlichen Blattflächengröße beobachtet werden, die erst abrupt und dann sehr langsam erfolgt. Wie auch bei den Artenzahlen fällt das Maximum der Blattflächen nur vermeintlich nicht mit dem Niederschlagsmaximum zusammen, weil dieses nicht unbedingt dort liegt, wo es gemessen wird, sondern im Höhenbereich zwischen 600 m und 1 500 m. Bezüglich der Ausführungen in Kap. 3.1 müßte zur Interpretation des Blattgrößenmaximums ein anderer Faktor als der Niederschlag herangezogen werden. Denn wenn das Niederschlagsmaximum aufgrund der Wolkenuntergrenze oberhalb des Meßpunktes vermutet wird, dann liegt das Maximum der Blattgrößen eindeutig darunter. Geht man dagegen davon aus, daß die in Kap. 3.1 angeführte Korrelation der Artenzahl mit dem Niederschlag nicht korrekt ist und eher vom Wechsel der Formationen abhängt, so könnte das Niederschlagsmaximum auch unterhalb des Meßpunktes vermutet werden und das Blattgrößenmaximum die Folge davon sein. Zweifellos wird die Blattgröße von der Artenzahl bzw. -zusammensetzung bestimmt, was sich darin äußert, daß sich mit zunehmender Artenzahl zwischen 1 100 m und 1 400 m die durchschnittliche Blattgröße verringert. Es handelt sich hierbei um den Übergangsbereich vom Regenwald zur Bergsavanne, wodurch die Koexistenz der Arten aus beiden Formationen gegeben ist. Dieser Interpretationsansatz wird belegt durch die noch bis 1 400 m reichenden sehr großen Blätter, die jedoch kaum noch Einfluß auf den Mittelwert haben.

Die relative Kleinblättrigkeit zwischen 1 500 m und 2 100 m läßt sich mit der höheren Verdunstung und Einstrahlung in der Bergsavanne begründen, die in dieser Höhe ihren Kernbereich besitzt. Oberhalb anschließend treten nochmals erhöhte Blattgrößenwerte auf, die auf den Wechsel von Grasland zu Wald hindeuten. Die schwach überdurchschnittlichen Werte zwischen 2 700 m und 3 000 m sind offensichtlich Folge des Auftretens ganz neuer Arten (v.a. *Miconia* div. spec.), das keine klimatische Erklärung findet. Diese meist großblättrigen Vertreter mit geringer Höhenausdehnung sind im großen und ganzen an die Waldreste in Rinnen gebunden, also auf Sonderstandorte beschränkt. Die eingangs formulierte Hypothese, daß die Blattflächengröße mit zunehmender Höhe abnimmt, ist prinzipiell richtig, das Zonogtal stellt hierin keine Ausnahme dar. Die Übereinstimmung der Niederschlagskurve mit derjenigen der Blattflächen ist hoch.

Veränderungen der Breite und Länge der Melastomataceae-Blätter (Abb. 7) scheinen parallel zu verlaufen, ein Richtungswechsel in der Blattbreitenkurve entspricht dem Veränderungstrend der Blattlängenkurve und umgekehrt. Allerdings sind die Ausschläge in der Blattbreitenkurve geringer als diejenigen der Blattlängenkurve, was daran liegt, daß die für Melastomataceae typische Blattform erhalten bleiben muß. Würde sich die Blattlänge nicht immer stärker vergrößern als die Blattbreite, dann ergäbe sich ein Formwandel – in diesem Fall eine extreme Verbreiterung – die durch eine Veränderung der Blattaderung, der Randlinie oder des inneren Baus ei-

nes Blatts begleitet sein müßte. Die Vergrößerung der Fläche eines Blatts erfolgt also immer über die gleichzeitige positive Veränderung sowohl der Breite als auch der Länge (vgl. auch DUDLEY 1978). Blattbreite und -länge sind daher eher Ausdruck von Veränderungen der Blattfläche, deren Interpretation schon oben erfolgte.

Die Verhältniskurve in derselben Abbildung ist der Quotient aus Blattlänge und Blattbreite und soll die teilweise sehr geringen Unterschiede in der relativen Blattlänge hervorheben, d.h. eine Höhenverteilung von relativ gesehen „schmalen“ und „breiten“ Blättern veranschaulichen. Es fällt auf, daß im unteren Teil des Tals die relative Blattlänge mit abnehmendem Niederschlag zunimmt, ab 2100 m jedoch wieder rückläufig ist und erst bei 3000 m mit dem zweiten Knick in der Niederschlagskurve erneut zunimmt. Als Ursache für die eher schmälere Blätter zwischen 1500 m und 2100 m muß die Bergsavanne in Betracht gezogen werden. Es kann hieraus gefolgert werden, daß Trockenheit oder höhere Einstrahlung nicht nur kleinere, sondern auch längere Blätter hervorrufen. Das gilt natürlich in gleichem Maße auch für das obere Waldgrenzökoton.

3.3 Blattspitze, Blattrand, Blattkonsistenz und Blattoberfläche

Abb. 8a-d geben die Verteilung der Merkmalsausprägungen für Blattspitze, -rand, -konsistenz und -oberfläche wieder. Eine deutliche Korrelation zwischen dem Anteil der geschweiften Blattspitzen und der Niederschlagsmenge (Abb. 8a) erlaubt die Wiederaufnahme der Diskussion um die Ausbildung von Träufelspitzen. Demnach wäre ihr völliges Verschwinden auf den zweiten Einbruch in der Niederschlagskurve oberhalb von 2700 m zurückzuführen, von wo an eine Träufelspitze nicht mehr notwendig zu sein scheinen. Versucht man jedoch, einen Bezug zum Breiten-Längenverhältnis herzustellen, um zu prüfen, ob Träufelspitzen mehr mit längeren oder mehr mit breiteren Blättern korrelieren, so ergeben sich Schwierigkeiten. Das durchschnittliche Breiten-Längenverhältnis der geschweiften Arten (2,24) liegt nur sehr wenig über dem aller Arten (2,19). Möglicherweise sind die Träufelspitzen jedoch von der Blattgröße abhängig, da große und der mechanischen Beanspruchung verstärkt ausgesetzte Blätter einen Regenablauf benötigen. DUDLEY (1978) weist diesen Zusammenhang nach; eine genauere Berechnung anhand der erhobenen Daten aus dem Zongotal widerlegt diese Beziehung allerdings. Die durchschnittliche Größe der geschweiften Blätter (149 cm²) ist sogar geringer als diejenige der Summe aller Arten (156 cm²). Das Verschwinden der geschweiften sowie gerundeten Arten deutet möglicherweise darauf hin, daß deren Vorkommen auf Höhen mit ausreichendem Niederschlag beschränkt ist.

Die Tatsache, daß unganze Blattränder (Abb. 8b) nur bei makrophyllen Arten auftreten, könnte die Vermutung aufkommen lassen, daß ein unganzer Rand sich auf irgendeine Weise positiv bei großen Blättern auswirkt, möglicherweise durch eine höhere Flexibilität, die dem Einreißen entgegenwirkt, oder durch einen besseren Was-

serabfluß bei Regen. Auch ein Vergleich mit der Blattgrößenverteilung (Abb. 6) ergibt eine positive Korrelation zwischen den glattrandigen Arten und der Blattgröße, die hingegen mit den gewimperten eine negative Korrelation aufweist. Dieser Zusammenhang kann aber mit Blick auf makrophyllte Arten mit ganzen Rändern sofort wieder verworfen werden. Nur 17% der großblättrigen Arten besitzen einen unganzen Rand, 56% sind ganzrandig und 27% bewimpert.

Läßt man den Abschnitt unter 900 m außer acht, so zeigt Abb. 8c in anschaulicher Weise eine Korrelation zwischen der Konsistenz der Blätter in unterschiedlichen Höhen und der Niederschlagskurve. Der größte Teil der Blätter ist mit Höchstwerten von über 80% flexibel. Obwohl das Verteilungsdiagramm den Anschein er-

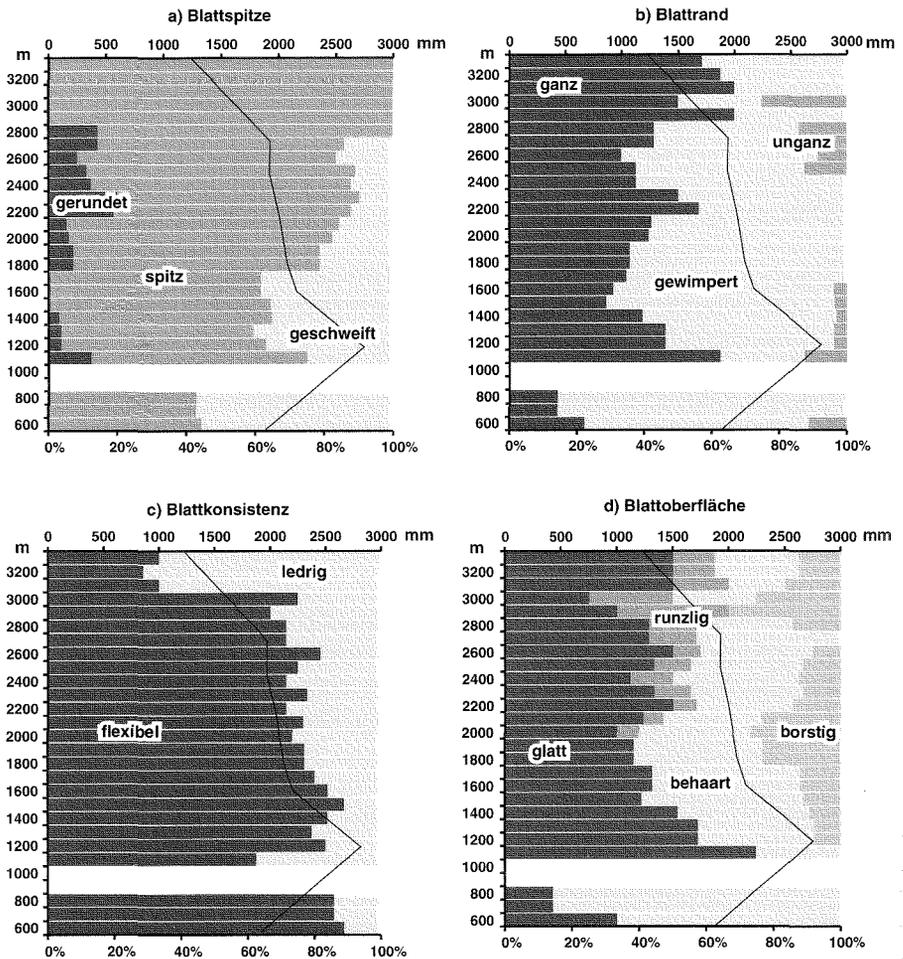


Abb. 8a-d: Die Ausprägungen sonstiger Blattmerkmale (— Niederschlag)

weckt, Arten mit flexiblen Blättern gehörten der Stufe der feuchtwarmen Klimaverhältnisse und deshalb den hygrophilen, großblättrigen Arten an, so sind es tatsächlich aber die Arten mit ledrigen Blättern, die eine höhere Durchschnittsgröße (208 cm² im Gegensatz zu 152 cm²) erreichen.

Vor allem im unteren Teil des Tals nimmt der Anteil der unbehaartblättrigen Arten (Abb. 8d) mit Anstieg der durchschnittlichen Blattgröße zu, dagegen nimmt der Anteil der behaartblättrigen bei Abnahme der Blattgröße zu. Auch hier kann das Bild der Niederschlagskurve wiedererkannt werden. Wie zu erwarten, ist der Anteil der glattblättrigen unterhalb der Aufnahmenlücke sehr gering. Auf etwa 1 200 m Höhe spiegeln sich im dominierenden Anteil der glattblättrigen die hohen Niederschlagswerte wider. Die starke Abnahme oberhalb davon deutet die in den vorhergehenden Kapiteln schon besprochene Bergsavanne an.

4 Schlußfolgerungen

Um, wie in Kap. 1 vorgeschlagen, höhenunabhängig gültige Formeln zur Errechnung der Niederschlagsmengen anhand der gezählten Arten eines 100-m-Intervalls zu erhalten, kann die Funktion einer geeigneten Trendlinie eines Artenzahl-Niederschlags-Diagramms (Abb. 9 unten) verwendet werden. Um diese zu erhalten, wurde zuerst eine Regression für die höhenabhängige Artenzahlkurve (Abb. 9 oben) gewählt, die den Realwerten möglichst entspricht. Damit ergibt sich eine Formel zur Berechnung einer ansteigenden Kurve, die für jeden Höhenwert genau einen Artenzahlwert liefert und in eine Tabelle übertragen werden kann. Aus der Tabelle können die Niederschlagswerte der Höhenstufen den Artenzahlen zugeordnet und auf ein zweites Diagramm (Abb. 9 unten) übertragen werden. Ist die Kurve nicht stetig steigend, dann kann es vorkommen, daß eine Artenzahl mehr als einem Niederschlagswert zuzuordnen ist, wodurch die Anwendbarkeit der Methode eingeschränkt wäre. Daher kann auch nur der Bereich zwischen 1 200 m und 3 300 m zu Berechnungen herangezogen werden, da in diesem Intervall eine Trendlinie mit konstant positiver Steigung gefunden werden kann. Durch die Berechnung einer zweiten Regression kann man nun eine Formel zur direkten Berechnung der Niederschlagssummen aus den Artenzahlen erhalten, die oberhalb von 1 200 m höhenunabhängig benutzt werden kann:

$$\text{Niederschlag} = 35 \cdot \text{Artenzahl} + 1600$$

Da die Übereinstimmung der Niederschlagskurve mit derjenigen der Blattflächen (Abb. 6) sehr hoch ist, ist eine solche Korrelation zur Klimaindikation geeigneter als die Aufnahme der Artenzahlen. Es ist sehr wohl möglich, Rückschlüsse von der durchschnittlichen Blattgröße auf die Niederschlagssumme der jeweiligen Höhenstufe zu ziehen. Um die Untersuchungen vor Ort zu vereinfachen, kann man statt der Durchschnittswerte auch die maximale Blattgröße heranziehen, da sie in ganz

entschiedenem Maß die durchschnittlichen Blattflächen beeinflusst (vgl. Kap. 3) und sich weitgehend proportional zu diesen verändert. Auch hier soll abschließend – analog zu dem Verfahren bei den Artenzahlen – die Berechnung der Niederschläge über die Blattgröße unabhängig von der Höhe ü.NN möglich gemacht werden. Wie oben dient auch hierzu eine Regression des arithmetischen Mittels (Abb. 10 oben), die über eine Tabelle auf ein zweites Diagramm (Abb. 10 unten) übertragen wird. Eine zweite Regression der Niederschlagskurve liefert dann die zur Niederschlagssummenberechnung verwendbare Funktion:

$$\text{Niederschlag} = 12,5 \cdot \text{durchschnittliche Blattgröße} + 460$$

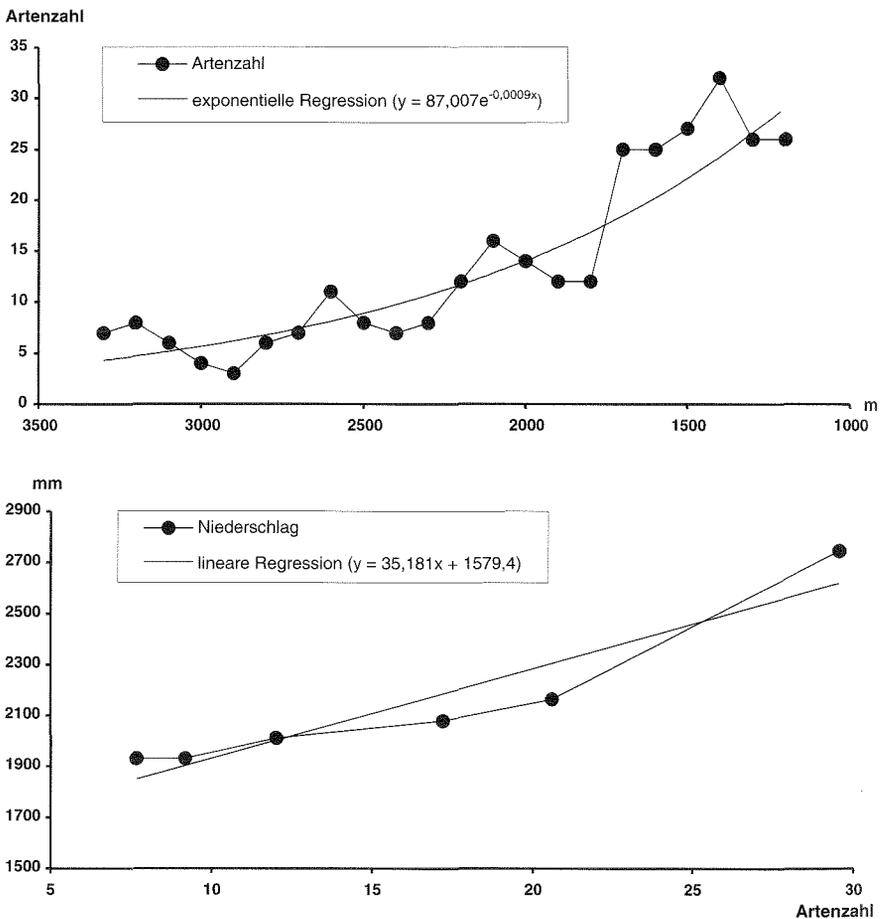


Abb. 9: Artenzahl in Abhängigkeit von der Höhe (oben) und als Indikator für die Niederschlagsmenge (unten)

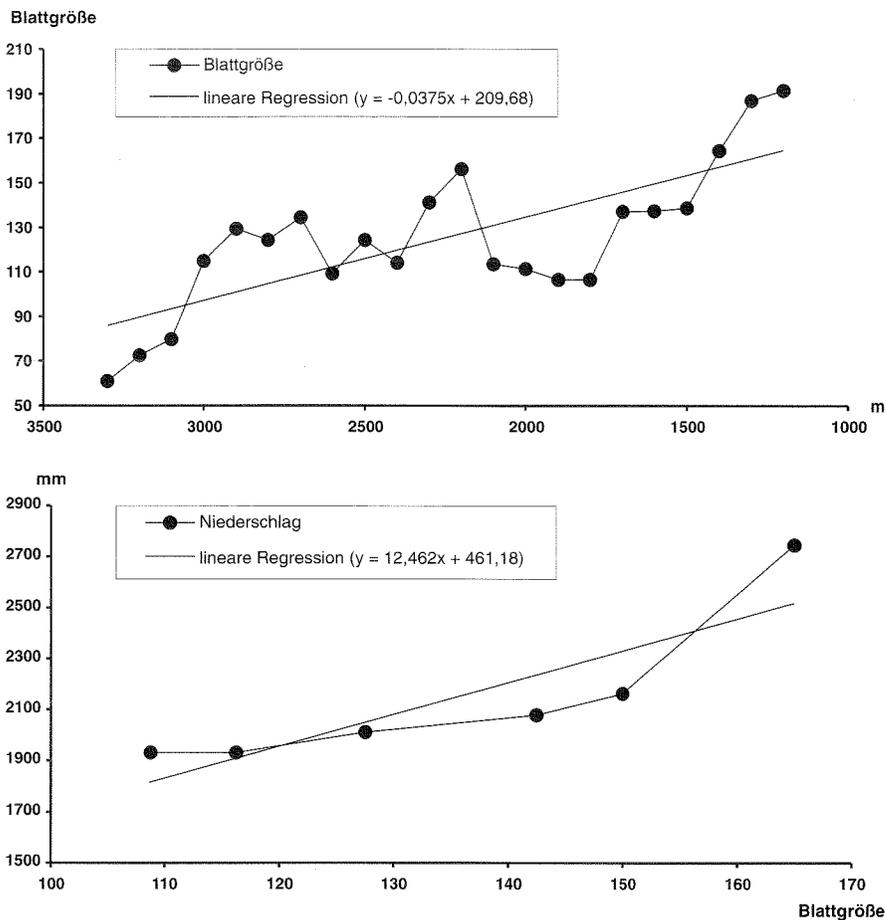


Abb. 10: Durchschnittliche Blattgröße in Abhängigkeit von der Höhe (oben) und als Indikator für die Niederschlagsmenge (unten)

Die Aufstellung allgemeingültiger Formeln wurde zwar angestrebt, muß jedoch hinterfragt werden. Möglicherweise verursacht die zweifache Regressionsbildung eine zu starke Vergrößerung der realen Verhältnisse, was beispielsweise darin Ausdruck findet, daß die Trendlinie im Gegensatz zur Originalkurve keine negativen Steigungen und somit keine Mehrfachindikationen aufweist. Die einfache Formel müßte empirisch in anderen Regionen überprüft werden.

Anmerkungen

- 1) Bei der Unterscheidung und Benennung der Merkmalsausprägungen hielt ich mich weitestgehend an DUDLEYS (1978) Vorgaben, die jedoch in einigen Fällen so geändert werden mußten, daß sinnvolle und gut unterscheidbare Ausprägungen daraus wurden. Für die Blattspitze wurde „gerundet“ hinzugefügt, wohingegen auf die Unterscheidung von „spitz“ und „langspitz“ verzichtet wurde, da beides in einer einzigen Art auftreten kann. Somit sind die Spitzen entweder „gerundet“, „spitz“ oder „geschweift“. Für den Rand unterscheidet DUDLEY fünf Ausprägungen. Die „gekerbten“ und „gezähnten“ Blätter wurden zu einer Kategorie zusammengefaßt, da es ohnehin nur ganz wenige Blätter mit unganzen Rändern gibt. Die Gruppe der „stacheligen“ fiel weg, da sie im Zongotal nicht existiert. Übrig blieben die Ausprägungen „ganz“, „unganz“ und „gewimpert“. Die Konsistenz ließ sich, wie auch bei DUDLEY zu sehen, in die zwei Ausprägungen „flexibel“ und „ledrig“ gliedern. Bei der Oberfläche ist die Unterscheidung von vier Charakteren – „glatt“, „runzlig“, „behaart“ und „borstig“ – angebracht.
- 2) Da für das Zongotal keine Temperaturmessungen vorliegen, wurden vergleichbare Stationen aus der näheren Umgebung ausgewählt: Circuata (2000 m, 1355 mm), Chulumani (1800 m, 1373 mm), Coroico (1600 m, 1504 mm), Guanay (420 m, 1674 mm) und Asunta (600 m, 1513 mm). Bei allen fünf Orten wurde darauf geachtet, daß sie wie das Zongotal gleichfalls an den durch die Cordillera vom Altiplano abgegrenzten Osthängen liegen und nicht im Einflußbereich des trockeneren Klimas der Durchbruchstäler. Die Funktion der linearen Regression lautet: $-0,0029y + 25,75$ (= Temperaturgradient von 0,29 K/100 m). Die monatlich unterschiedlichen Temperaturgradienten und die zur Berechnung der Temperatur notwendigen Funktionen lauten: Januar 0,25K/100 m ($y = -0,0025x + 25,8$); Februar 0,34K/100 m ($y = -0,0034x + 26,9$); März 0,36K/100 m ($y = -0,0036x + 27,6$); April 0,39K/100 m ($y = -0,0039x + 27,7$); Mai 0,37K/100 m ($y = -0,0037x + 26,6$); Juni 0,24K/100 m ($y = -0,0024x + 23,3$); Juli 0,29K/100 m ($y = -0,0029x + 23,7$); August 0,34K/100 m ($y = -0,0034x + 25,6$); September 0,34K/100 m ($y = -0,0034x + 26,0$); Oktober 0,36K/100 m ($y = -0,0036x + 27,6$); November 0,36K/100 m ($y = -0,0036x + 28,3$); Dezember 0,23K/100 m ($y = -0,0023x + 26,0$). Die höheren Lagen der feuchten Yungas sind, wohl aufgrund dünner Besiedlung, nicht mit Klimastationen versehen. Die vier anderen Stationen, die für eine vollständige Kurve notwendig wären, erhalten weniger Niederschläge: Layacota in La Paz (3632 m, 560 mm), Sorata (2647 m, 799 mm), Luribay (2480 m, 370 mm) und Camata (2250 m, 757 mm).

Literatur

- BECK, Stephan G. 1993: Bergsavannen am feuchten Ostabhang der bolivianischen Anden – anthropogene Ersatzgesellschaften? In: Festband Heinz Ellenberg: Vom Wechsel des Pflanzenkleides (=Scripta Geobotanica XX). S.11-20.
- CAMPOS GORRITI, Julio B. 1990: Estudio climatológico de la cuenca andina del Rio Beni (= Proyecto de Grado). La Paz.
- Compañía Boliviana de Energía Eléctrica S.A. COBEE. Versch. Jg. Daten zum Niederschlag im Zongotal/Bolivien (= unveröffentl. Meßreihen).
- DUDLEY, Elizabeth. 1978: Adaptiv radiation in the Melastomataceae along an altitudinal gradient in Peru. In: Biotropica 10 (1978), H 2. S. 134-143.
- GEESKE, Joel; APLET, Gregory und Peter M. VITOUSEK. 1994: Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros* polymorpha. In: Biotropica 26, H 1. S. 17-22.

- GENTRY, Alwyn H. 1996: A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Columbia, Ecuador, Peru). Chicago.
- HAMANN, Ole. 1979: On climatic conditions, vegetation types and leaf size in the Galápagos Islands. In: *Biotropica* 11, H 2. S. 101-122.
- Instituto Geografico Militar IGM*. 1983: Topographische Karte Bolivien (1:50 000), Blatt 5945 I (Zongo) und II (Milluni), 6045 IV (Suapi) der Serie H731.
- JORDAN, Ekkehard. 1991: Die Gletscher der bolivianischen Anden: Eine photogrammetrisch-kartographische Bestandsaufnahme der Gletscher Boliviens als Grundlage für klimatische Deutungen und Potential für die wirtschaftliche Nutzung (= Erdwissenschaftliche Forschung 23). Stuttgart.
- KESSLER, Michael. 1995: Polylepis-Wälder Boliviens: Taxa, Ökologie, Verbreitung und Geschichte (= Dissertationes Botanicae 246). Berlin.
- KILLEEN, Timothy; GARCIA E., Emilia und Stephan G. BECK. 1993: Guía de Árboles de Bolivia. La Paz.
- LEIGH, Egbert G. 1975: Structure and climate in tropical rain forest. In: *Annual Review of Ecology and Systematics* 6. S. 67-86.
- MEINZER, Frederick und Guillermo GOLDSTEIN. 1985: Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. In: *Ecology* 66 (1985), H 2. S. 512-520.
- MIEHE, Georg und Sabine MIEHE. 1994: Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. In: *Phytocoenologia* 24. S. 53-110.
- PARKHURST, D. F. und O. L. LOUCKS. 1972: Optimal leaf size in relation to environment. In: *The Journal of Ecology* 60, H 2. S. 505-537.
- RIBERA, M. O. et al. 1994: Mapa de la vegetación y áreas protegidas de Bolivia. La Paz.
- RICHTER, Michael. 1986: Natürliche Grundlagen und agrarökologische Probleme im Soconusco und im Motozintla-Tal, Südmexico (=Erdwissenschaftliche Forschung XX). Stuttgart.
- RICHTER, Michael. 1991: Methoden der Klimaindikation durch pflanzenmorphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. In: *Die Erde* 122, H 4. S. 267-289.
- RICHTER, Michael. 1993: Características fitomorfológicas como indicadores climatológicos en el sur de Chiapas. In: *Investigaciones ecogeográficas sobre la región del Soconusco, Chiapas*. S. 13-34. CIES – San Cristobal de las Casas.
- RICHTER, Michael und Wilhelm LAUER. 1987: Pflanzenmorphologische Merkmale der hygri-schen Klimavielfalt in der Ost-Kordillere Boliviens. In: *Aachener Geographische Arbeiten* 19. S. 71-108.
- ROTH, Ingrid. 1980: Blattstruktur von Pflanzen aus feuchten Tropenwäldern. In: *Botanisches Jahrbuch der Systematik* 101, H 4. S. 489-525.
- ROTH, Ingrid. 1995: Leaf structure: montane regions of Venezuela with an excursion into Argentina (=Handbuch der Pflanzenanatomie: spezieller Teil 14, H. 3). Berlin.
- RUTHSATZ, Barbara: 1983. Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation semiarider bis arider tropischer Hochgebirge am Beispiel der Hochanden. In: *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 96. S. 535-576.
- RUTHSATZ, B. und U. HOFMANN. 1984: Die Verbreitung von C4-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens: Mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewählter Beispiele. In: *Phytocoenologia* 12, H 3. S. 219-249.

- SCHULTZ, Jürgen. ²1995: Die Ökozonen der Erde: Die ökologische Gliederung der Geosphäre. Stuttgart.
- SENAMEHI (*Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología*). *Versch. Jg.* Daten zu Niederschlag und Temperatur in Bolivien (= unveröffentl. Meßreihen).
- VARESCHI, Volker. 1980: Vegetationsökologie der Tropen. Stuttgart.
- WALTER, Heinrich. 1955: Klimadiagramme als Grundlage zur Feststellung von Dürrezeiten. In: Wasser und Nahrung H 1. S. 3-10.
- WALTER, Heinrich. 1955: Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. In: Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft 68. S. 331-344.
- WALTER, Heinrich und Siegm.-W. BRECKLE. ²1991: Ökologie der Erde: Geo-Biosphäre; Band 2: Spezielle Ökologie der Tropen und Subtropen. Stuttgart.
- WEBERBAUER, August. 1906: Grundzüge von Pflanzenverteilung in den Peruanischen Anden. In: Petermanns Mitteilungen 52. S. 109-114.
- WEISCHET, Wolfgang. 1969: Klimatologische Regeln zur Vertikalverteilung der Niederschläge in Tropengebirgen. In: Die Erde 100, H 2-4. S. 287-306.