

BONNER GEOGRAPHISCHE ABHANDLUNGEN

Herausgegeben vom Geographischen Institut der Universität Bonn

durch Carl Troll

Schriftleitung: Hans Voigt

Heft 29

Hans-Wilhelm Koepcke

Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden

1961

In Kommission bei
Ferdinand Dümmlers Verlag - Bonn

Bonner Geographische Abhandlungen

Herausgegeben vom Geographischen Institut
der Universität Bonn

durch Carl Troll

Schriftleitung: Hans Voigt

Heft 29

Hans-Wilhelm Koepcke

Synökologische Studien
an der Westseite
der peruanischen Anden



1961

In Kommission bei

Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

Hans-Wilhelm Koepcke, Synökologische Studien an der Westseite der
peruanischen Anden.

(aus dem Naturhistorischen Museum „Javier Prado“ der San Marcos Universität
in Lima, Peru).

Synökologische Studien
an der Westseite
der peruanischen Anden

von

Hans-Wilhelm Koepcke

Mit 112 Abb. im Text,
gedruckt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft



In Kommission bei

Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

1961

Alle Rechte vorbehalten

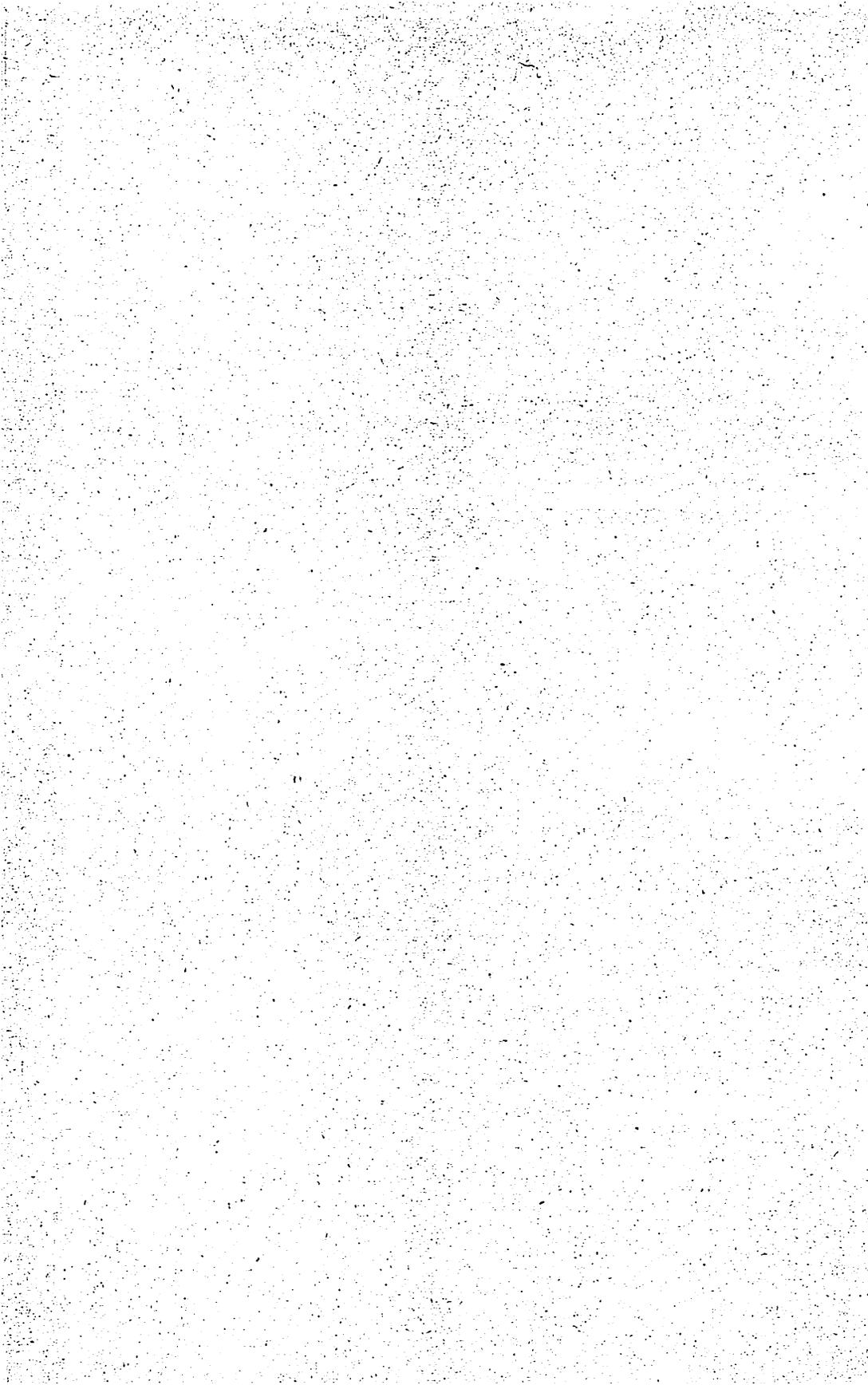
Satz und Druck: Richard Mayr, Würzburg

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG	9
II. MATERIAL UND METHODE	19
1. Zur Arbeitsmethode der landschaftlichen Ökologie	21
2. Über die Abgrenzung von Lebensstätten	19
3. Über die Beschränkung und Abgrenzung der durchgeführten Studien	23
4. Reisen und Reisewege	24
5. Liste der wichtigsten Beobachtungs- und Sammelorte mit kurzen Erläuterungen	26
III. ÜBER DIE ABIOTISCHEN BEDINGUNGEN AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN	38
1. Geographische Vorbemerkungen	38
2. Orographische Übersicht	38
3. Geologische Übersicht	45
4. Bodenkundliche Übersicht	46
5. Glaciologische Übersicht	50
6. Limnologische Übersicht	50
7. Ozeanographische Übersicht	55
8. Klimatologische Übersicht	59
9. Vergleich der abiotischen Bedingungen des Untersuchungsgebietes mit denen der Nachbargebiete	85
IV. GRUNDZÜGE DER ERD- UND KULTURGESCHICHTLICHEN VERGANGENHEIT DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES	78
1. Probleme der historischen Biogeographie der neotropischen Region	78
2. Palaeozoikum und Mesozoikum	83
3. Tertiär	85
4. Pleistozän (Eiszeit)	87
5. Veränderungen in geschichtlicher Zeit	92
6. Über die biogeographische Stellung des Untersuchungsgebietes innerhalb der neotropischen Region	95
7. Die biogeographischen Ausbreitungsschranken des Untersuchungsgebietes und ihre Geschichte	97
V. BESCHREIBUNG DER WESTLICHEN LEBENSSTÄTTEN DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES MIT HINWEISEN AUF IHRE FLORA UND FAUNA	103
1. Vorbemerkungen	103
2. Die Lebensstätten des offenen Meeres	106

3. Die Lebensstätten des Meeresgrundes	108
4. Die Lebensstätten des Meeresufers	109
5. Die Lebensstätten der Brack- und Süßgewässer	124
6. Die Lebensstätten der Fluß- und Secufer	134
7. Die Lebensstätten der durch Grundwasser bedingten Vegetation	140
8. Die Lebensstätten der immergrünen Regenwälder	150
9. Die Lebensstätten der immergrünen Gebirgssteppen	178
10. Die Lebensstätten der regenzeitgrünen Vegetation	193
11. Die Lebensstätten der Nebelvegetation der vom Humboldtstrom beeinflussten Küste	217
12. Die Lebensstätten der Wüsten	232
VI. DIE KULTURLANDSCHAFT UND DER EINFLUSS DES MENSCHEN AUF DIE NATURLANDSCHAFT AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN	236
1. Über die Veränderung der Naturlandschaft durch den Menschen	236
2. Raubbau und Ausnutzung natürlicher Lebensgemeinschaften	236
3. Bewirtschaftung ursprünglich natürlicher Lebensgemeinschaften	242
4. Kurze Übersicht über die Anthropozönosen des Untersuchungsgebietes	243
VII. ÜBER DIE ZONENGLIEDERUNG DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN	247
1. Die Zonengliederung als synökologisches Problem	247
2. Über die Zonengliederung der Gebirge des tropischen Amerikas	249
VIII. ÜBER DIE VERBREITUNG DER WÄLDER AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN	255
1. Die Bedeutung des Waldes für die ökologische Landschaftskunde	255
2. Allgemeine Gesichtspunkte über die Lage der Vegetationsmaxima im Untersuchungsgebiet	257
3. Die Wälder des Untersuchungsgebietes, ihre Verbreitung und ökogeographische Lage	258
IX. DIE GROSSKLIMABEREICHE AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN UND IHRE NATÜRLICHEN LEBENSGEMEINSCHAFTEN	268
1. Theoretische Vorbemerkungen	268
2. Die Großklimabereiche als ökologische Einheiten	268
3. Der nordwestliche Af- bis Am-Klimabereich (oder Bereich des makrothermen Regenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste)	270
4. Der pazifische Aw-Klimabereich (oder Bereich des regenzeitgrünen tropischen Trockenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste)	273
5. Der pazifische BShw-Klimabereich (oder Bereich der Steppen und Halbwüsten der südekuadorianisch-nordperuanischen Küste)	275
6. Die pazifischen BWh- und BWki-Klimabereiche (oder Bereich der südamerikanischen Trockenluftwüsten	279

7. Die pazifischen BW _{hn} - und BW _{kn} -Klimabereiche (oder Bereich der warmen und kalten Feuchtluftwüsten Südamerikas)	282
8. Der BSG _{kw} -Klimabereich des westlichen Andenabhanges (oder Bereich der mittel- und südperuanischen kalten Bergsteppen)	286
9. Der westandine Cf _{ia} -Klimabereich (oder Bereich des mesothermen Regenwaldes an der Westseite der südamerikanischen Anden)	289
10. Der westandine Cw _{ib} -Klimabereich (oder Bereich der oligothermen Bergwälder an der Westseite der südamerikanischen Anden)	291
11. Der hochandine ETH _w -Klimabereich (oder Bereich des Höhengraslandes der Anden oder Punagrasland)	292
12. Der hochandine EF _{Hi} -Klimabereich (oder Bereich des Schneeklimas der tropischen Anden)	295
13. Die Klimabereiche des Meeres	296
14. Biozönotischer Vergleich der Großklimabereiche des Untersuchungsgebietes	298
ZUSAMMENFASSUNG	303
VERZEICHNIS DER ANGEFÜHRTEN SCHRIFTEN	308



I. EINLEITUNG

Die Ergebnisse der Synökologie wurden bisher hauptsächlich durch Forschungen gewonnen, die in der Kulturlandschaft in den gemäßigten Breiten der nördlichen Erdhalbkugel durchgeführt wurden. Darin liegt eine gewisse Einseitigkeit, und es dürfte von Interesse sein, auch die ökologischen Besonderheiten der ganz andersartig beschaffenen Gebiete näher zu erforschen, in denen die vom Menschen wenig veränderte Naturlandschaft noch einen breiten Raum einnimmt und die in anderen Klimagürteln der Erde liegen. In der vorliegenden Arbeit wird ein im Tropengürtel auf der Südhalbkugel gelegenes Gebiet der amerikanischen Pazifikküste, das diese Voraussetzungen weitgehend erfüllt, unter besonderer Berücksichtigung seiner Naturlandschaft behandelt. Die große Mannigfaltigkeit der Landschaftsformen, die dieses Gebiet kennzeichnen, fordert eine synökologische Analyse geradezu heraus, die hier versucht werden soll. Wie TISCHLER (1954 und 1955 a) hervorhebt, ist allerdings gerade die Kulturlandschaft als Forschungsstätte für den Ökologen besonders gut geeignet und zwar deshalb, weil in ihr die Wirksamkeit und die Bedeutung der einzelnen Faktoren fast wie in einem Experiment isoliert studiert werden können, was in der Naturlandschaft wegen des meistens schwer analysierbaren Zusammenwirkens vieler Faktoren oft genug erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Bei eingehenden Vergleichen von Kulturlandschaft und Naturlandschaft zeigt es sich aber, daß beide in vieler Hinsicht grundverschieden sind, so daß uns wesentliche ökologische Gesetzmäßigkeiten verschlossen bleiben müssen, wenn nicht auch die Naturlandschaft zum Gegenstand eingehender Untersuchungen genommen würde.

Es darf vor allem nicht übersehen werden, daß wohl alle Organismen ihre als Anpassungen an (bzw. Einpassungen in) die Umwelt zu bezeichnenden Strukturen und Verhaltensweisen in der Naturlandschaft erworben haben. Selbst die Kulturpflanzen und Haustiere des Menschen machen nur in bezug auf bestimmte Merkmale Ausnahmen davon. Nur unter den über große Zeiträume hinweg in ihrer Periodizität relativ konstant bleibenden Umweltbedingungen in den Lebensstätten der Naturlandschaft konnten sich nämlich die im weitesten Sinne als Anpassungen zu bezeichnenden bis in die feinsten Einzelheiten hineingehenden Entsprechungen zwischen Organismus und Umwelt herausbilden. Diese Erscheinung als ein Ergebnis der Evolution verständlich zu machen, interessiert zwar vor allem den Phylogeneten und Deszendenztheoretiker, sie ist aber als Tatsache an sich auch für den Ökologen von grundlegender Bedeutung. Befinden sich also die Umwelten, in denen die heute vorhandenen Anpassungskomplexe entstanden sind, in der Naturlandschaft, so ist zu erwarten, daß es dort zur größtmöglichen Harmonie zwischen Organismus und Umwelt gekommen ist. Ganz im gleichen Sinne äußern sich auch SEHL & WARNKE (1933), wenn sie auf Grund ihrer Studien an den Lebensgemeinschaften der Frischen

Nehrung sagen: „Vor allem werden wohl die mannigfachen Anpassungserscheinungen interessieren, die sich bei den Populationen eines Biotops infolge der fast gleichartigen Lebensbedingungen, denen sie alle unterworfen sind, herausgebildet haben. Sie dürften wohl um so leichter analysiert werden können, je ursprünglicher die zu untersuchende Landschaft sich erhalten hat, und je einfacher und übersichtlicher die Verhältnisse liegen.“ In der Kulturlandschaft besteht zwischen den Organismen und den Lebensstätten eine so weit gehende Harmonie häufig nicht, und zwar deshalb nicht, weil die Kulturlandschaften noch so geringen Alters sind, daß tiefgreifende Anpassungserscheinungen bei den in ihnen lebenden Organismen im allgemeinen nicht feststellbar sein können. Statt dessen findet man dort wenig auf einander und nur bis zu einem gewissen Grade auf die betreffende Umwelt abgestimmte Bevölkerungssysteme, deren Mitglieder nur deshalb dort leben, weil ihre ökologischen Ansprüche soweit erfüllt sind, daß ihre Existenz an dem betreffenden Ort wenigstens zeitweilig möglich ist und weil außerdem für sie die Gelegenheit zur Besiedlung bestand. Es ist deshalb verständlich, daß man in der Kulturlandschaft solche Arten gehäuft antrifft, die zu den vielseitig angepaßten und wenig spezialisierten gehören, während dort nur wenige von den einseitig angepaßten und hochgradig spezialisierten (abgesehen von den Parasiten) zusagende Lebensbedingungen gefunden haben. Wie TISCHLER (1955a) betont und (1955b) ausführlich darlegt, stammt die Fauna der europäischen Kulturlandschaft hauptsächlich aus den Lebensstätten der Litoräa und vom Waldrand. Auch im peruanischen Küstengebiet tritt die enge Beziehung der Kulturlandschaft zu den Lebensstätten der Litoräa sehr deutlich hervor, indem die Anbauflächen allein schon infolge der Bewässerungsmaßnahmen als eine Sonderform der Flußufervegetation erscheinen.

Beachtenswert ist auch das ökologische Verhalten des Menschen selbst. Dieser ist als Ackerbautreibender ständig, als Hirte und Viehzüchter wenigstens zeitweilig, hochgradig an die Lebensstätten der Litoräa gebunden. Ja selbst der auf der Kulturstufe des Jägers und Sammlers stehende Eingeborene der ostandinen Urwaldgebiete, der zwar als ökologischer Faktor in den natürlichen Lebensstätten berücksichtigt werden muß, aber weder eigene biotopartige Lebensstätten (Anthropotope) noch eine Kulturlandschaft erzeugt, unterhält enge Beziehungen zu den Flußufern, eine Tatsache, der eine große theoretische Bedeutung zukommt.

Im peruanischen Küstengebiet sind nach H.-W. & M. KOEFCHE (1953a) die meisten Vogelarten der Kulturlandschaft — dasselbe gilt offenbar auch für viele andere Tiergruppen — in dichter bewachsenen Litoräa-Lebensstätten, besonders im Flußuferwald, beheimatet. Das ist schon dadurch ohne weiteres verständlich, daß in den vielseitig beschaffenen Uferlebensstätten, wie oben bereits ausgeführt wurde, die zur Besiedlung der Kulturlandschaft prädestinierten vielseitig angepaßten und dabei wenig spezialisierten Arten in großer Anzahl vorkommen. Auch die Tatsache, daß sowohl für die Kulturlandschaft als auch für den Bereich der Litoräa, Sukzessionsbiotope mit ihren Erst- und Sekundärbesiedlern sehr charakteristisch sind, dürfte hierfür von Bedeutung sein. Die Organismen der Kulturlandschaft, und zwar besonders die Kulturfolger, sind also nicht etwa nur als ein Teil der „erhalten gebliebenen“ ursprünglichen Tier- und Pflanzenwelt, ebenso

aber auch nicht einfach als die eingewanderte Flora und Fauna der umliegenden natürlichen Lebensstätten aufzufassen. Ihre Gemeinschaft entsteht vielmehr auch durch einen Selektionsvorgang, indem in der Kulturlandschaft nur die Träger ganz bestimmter Kombinationen von Anpassungen aus gewissen natürlichen Lebensstätten (Litoräa, Waldrand) bevorzugt geeignete Lebensbedingungen finden.

Es ergibt sich aus dem bisher Gesagten, daß die in der Kulturlandschaft gewonnenen Ergebnisse ökologischer Forschung nicht nur mit sehr großer Vorsicht verallgemeinert werden dürfen, sondern daß sie auch der Einseitigkeit der Besiedlung der Kulturlandschaft entsprechend lückenhaft sein müssen, ja daß manche Schlüsse direkt falsch sein können. So kam z. B. HEIKERTINGER (1954) auf Grund seiner in der Kulturlandschaft durchgeführten Studien an Halticiden zu einer weitgehenden Verneinung der Existenz von Tarn- und Warntrachten und damit auch zur Ablehnung der mit dem Problem der Schutztrachten und der Mimikry zusammenhängenden theoretischen Vorstellungen, eine Absurdität, auf die dieser Autor wohl kaum gekommen wäre, hätte er sich mit dem Studium einer Tiergruppe in den Lebensstätten der Naturlandschaft befaßt. Auch aus diesen Gründen sollte die Naturlandschaft und ihre Flora und Fauna in stärkerem Maße als bisher Objekt ökologischer Untersuchungen sein. Da der Vorgang der Vernichtung der Naturlandschaft durch Raubbau und durch Inkulturnahme immer weiterer Landflächen in den letzten hundert Jahren lawinenartig angewachsen ist, besteht die Gefahr der Ausrottung ganzer natürlicher Lebensgemeinschaften, ehe ihre Existenz überhaupt der Wissenschaft zur Kenntnis gelangt ist. Es ist also möglich, daß gewisse biologische Sachverhalte und Gesetzmäßigkeiten niemals erkannt werden können, wenn die Notwendigkeit der Erforschung der Naturlandschaft nicht bei Zeiten erkannt und mehr in den Vordergrund gestellt wird.

Die landschaftskundliche Ökologie, zu der mit dieser Arbeit ein Beitrag geliefert werden soll, dürfte nicht zuletzt deshalb ein noch so wenig bearbeitetes Gebiet sein, weil die an ausgeprägten, gegensätzlichen und leicht abgrenzbaren Landschaftsformen relativ armen Kulturlandschaften bisher der bevorzugte Ort ökologischer Forschung waren. Auch THIENEMANN (1942) hebt den Gegensatz zwischen Naturlandschaft und Kulturlandschaft besonders hervor, wenn er ausführt (Seite 327): „Allerdings kann sicher weitaus die Mehrzahl der Mitteleuropäer diesen Gegensatz nicht in seiner vollen Tiefe und Schärfe verstehen, denn sie kennt ja nur die Kulturlandschaft. Mitteleuropa ist Kulturlandschaft, abgesehen von kleinsten Teilstücken, und auch die meisten von diesen werden nur mit Mühe und Not als Naturschutzgebiete in einem auch nur verhältnismäßig natürlichen Zustande erhalten. Will man ‚Urnatur‘ wirklich erleben, so muß man schon weit hinausziehen, etwa bis an die Nordgrenze unseres Kontinents, in die Weite und Einsamkeit der lappländischen Tundra“. Demgemäß sind viele Ökologen danach bestrebt, die Restbestände der Naturlandschaft zu studieren. Solches Bemühen führt aber, wie KÜHNELT (1943) S. 106 ausführt, zur „Inselforschung“, indem einzelne relativ abgeschlossene Stellen wie Berggipfel, Höhlen, Thermen, xerotherme Stellen, Gebirgsbäche und Moore aus der Landschaft herausgehoben und ihre Tierbevölkerung mit großer Genauigkeit untersucht wer-

den. Dem kommt noch entgegen, daß alle diese Orte durch die an ihnen herrschenden Extremfaktoren — meistens sind es gerade dieselben Faktoren, die die wirtschaftliche Nutzung verhindern — ökologisch relativ leicht analysierbar sind. KÜHNELT sagt weiter: „Diese bevorzugten Beobachtungsstellen sind aber nur einzelne Punkte innerhalb der gesamten Landschaft, die keinerlei Beurteilung der Tierwelt der benachbarten Landschaftsteile ermöglichen. Über die ökologischen Verhältnisse der große Flächen einnehmenden Gebiete Mitteleuropas, wie etwa der Wälder, sind unsere Kenntnisse, abgesehen von der sehr speziellen Betrachtungsweise der Forstentomologie, überraschend gering.“ — Aber es würden solche Studien auch kaum sehr ergiebig sein, weil die großen Flächen in Mitteleuropa überall Kulturland (einschließlich der Forste) geworden sind. KÜHNELT hebt noch hervor, daß diese „Inseln“ innerhalb der Kulturlandschaft wegen des Vorherrschens eines bestimmten Faktors eine sehr charakteristische Tierwelt aufweisen, die mehr oder weniger fest an den betreffenden Biotop gebunden ist. Die in der vorliegenden Arbeit diskutierten Befunde aus Peru deuten aber darauf hin, daß dies ein Charakterzug fast aller Lebensstätten der Naturlandschaft ist.

Die vorstehend aufgeführten Betrachtungen über Kulturlandschaft und Naturlandschaften zeigen damit also, daß es nicht nur durchaus gerechtfertigt ist, ausgedehnte ökologische Untersuchungen in den verschiedenen Naturlandschaften der Erde vorzunehmen, sondern daß solche Arbeiten sogar für die Weiterentwicklung der Ökologie von großer Bedeutung sein können. Außerdem ergibt sich aus den beträchtlichen Unterschieden zwischen Kultur- und Naturlandschaft, vor allem aber aus der Unterschiedlichkeit der Problematik, die beide uns bieten, daß die Arbeitsmethoden, die zur Erforschung des Kulturlandes erfolgreich angewandt wurden, nicht ohne weiteres auf die Naturlandschaft übertragen werden sollten. Die Forschung der Zukunft wird hier zum Teil neue Wege gehen müssen. Die vorliegende Arbeit soll nicht zuletzt auch ein in dieser Richtung liegender Versuch sein. In ihrem Mittelpunkt steht die Behandlung eines über rund 14 Breitengrade ausgedehnten zum Teil stark zerklüfteten und schwer zugänglichen Gebirgslandes, das vom Meeresspiegel bis zum Bereich des ewigen Eises eine Anzahl verschiedener Klimazonen besitzt, und in dem die Naturlandschaft noch einen breiten Raum einnimmt, wenn auch hier und da bereits größere Flächen vom Menschen (besonders als Weideland) genutzt werden.

Wie schon TROLL (1950), WALTER (1953) und TISCHLER (1955a) ausführen, ist es zweckmäßig, die ökologische Untersuchung großer Landschaftsgebiete „von oben her“ vorzunehmen. In dieser Weise wurden auch schon die ökologischen Einteilungen der peruanischen Küste durch H.-W. & M. KOEPECKE (1951 und 1953a) und eines von der Küste bis über die kontinentale Wasserscheide hinwegreichenden Geländestreifens in Mittelperu durch M. KOEPECKE (1954) vorgenommen, d. h. indem von den größten und inhaltsreichsten Einheiten her abwärts schreitend eingeteilt wurde. Dabei bestehen methodische Unterschiede gegenüber der Biozönotik.

Der hauptsächliche Forschungsgegenstand der Biozönotik sind die Lebensgemeinschaften, vor allem die Biozönosen im Sinne eines Bevölkerungssystems eines Biotops. Jeder Biotop-Bestand ist ja eine ortsfeste Einheit und nimmt stets einen geographisch genau determinierbaren Ort ein. Er ist aber

immer nur ein Exemplar einer großen Anzahl ähnlicher Biotopbestände. Ist er das nicht, sondern ist er durch eine ungewöhnliche vielleicht sogar einmalige Faktorenkombination gekennzeichnet, also ein Unikum, so pflegt ihn der Biozönotiker mit Recht als „untypischen“ Mischbestand zu behandeln. Ziel biozönotischer Forschung kann es ja nicht sein, jedes einzelne Biotopexemplar mit allen seinen Einzelheiten und Besonderheiten zu beschreiben und um seiner selbst willen zu behandeln, sondern es muß stets ihr Ziel bleiben, durch Eliminieren der individuellen Besonderheiten der einzelnen Forschungsobjekte zu allgemeingültigen Erkenntnissen über den betreffenden Biotoptyp zu gelangen. Diese Erkenntnisse werden vor allem durch ein ausgiebiges Vergleichen ähnlicher Biotop-Bestände erlangt. Mag der Forscher sich auch noch so ausführlich mit den Besonderheiten eines einzelnen Biotopexemplars beschäftigen, stets wird es sein oberstes Ziel sein müssen, über den besonderen Einzelfall hinausgehend durch Erkennen des „Wesentlichen“ und „Unwesentlichen“ zum Allgemeingültigen zu gelangen.

Anders liegen dagegen die Dinge auf dem Gebiet der landschaftskundlichen Ökologie. Hier treten nämlich die Besonderheiten und Einmaligkeiten der Studienobjekte in hohem Grade als erforschenswert hervor. Schon allein die Größe und die beschränkte Anzahl der Objekte bedingt es, daß sich der Untersucher oft nur dem Studium einer einzigen Landschaft und nicht mehreren gleichzeitig zuwenden kann. In wie hohem Maße uns die Landschaften als Einzelobjekte bedeutsam sind, zeigt schon allein die Tatsache, daß man das Gebiet, in dem sich eine Landschaft befindet, auf einer Landkarte festzulegen pflegt, während sich das Kartieren von Biotopen nur lohnt, wenn man sie im Zusammenhang mit ihren Nachbarbiotopen, also „landschaftskundlich“ betrachtet. Die Naturlandschaften treten uns also in auffälliger Weise als Unika entgegen, was der Biologe von seinen Studienobjekten sonst kaum gewöhnt ist. Die Besonderheit und Einmaligkeit einer Landschaft beruht darauf, daß einerseits die zusammenwirkenden abiotischen Faktoren (vor allem die orographischen, geologischen und klimatologischen) in großen Gebieten in gleichartiger Weise in immer wiederkehrender Kombination auftreten, während sie in den Nachbargebieten wenigstens zum Teil andere sind, und daß andererseits Flora und Fauna in jedem Gebiet durch eine spezielle historische Entwicklung, bedingt durch Auslese- und Evolutionsvorgänge, dem Gebiet eigenartige Anpassungsformen an die besondere Kombination der abiotischen Faktoren ausgebildet haben. Außerdem sind das biotische Ausgangsmaterial und die in der Geschichte einer Landschaft stattgefundenen Wandlungen der organismischen Bevölkerung in jedem Einzelfalle andere. Sucht man also räumlich weit getrennte Landschaften mit einer weitgehend ähnlichen Kombination der abiotischen Faktoren auf, so sind dennoch die jede Landschaft charakterisierenden Organismen (zumindest in systematischer Hinsicht) grundverschieden, was z. B. ein Vergleich der Wüstengebiete Amerikas, Afrikas, Asiens und Australiens und ihrer Flora und Fauna unmittelbar vor Augen führt. Das ökologisch orientierte Studium einer Landschaft hat also im Prinzip manche Ähnlichkeit mit den Studien zur Biographie einer bedeutenden Persönlichkeit, bei der ja auch weniger die allen Menschen zukommenden Eigenschaften als vielmehr gerade die Besonderheiten und Einmaligkeiten das Studium rechtfertigen.

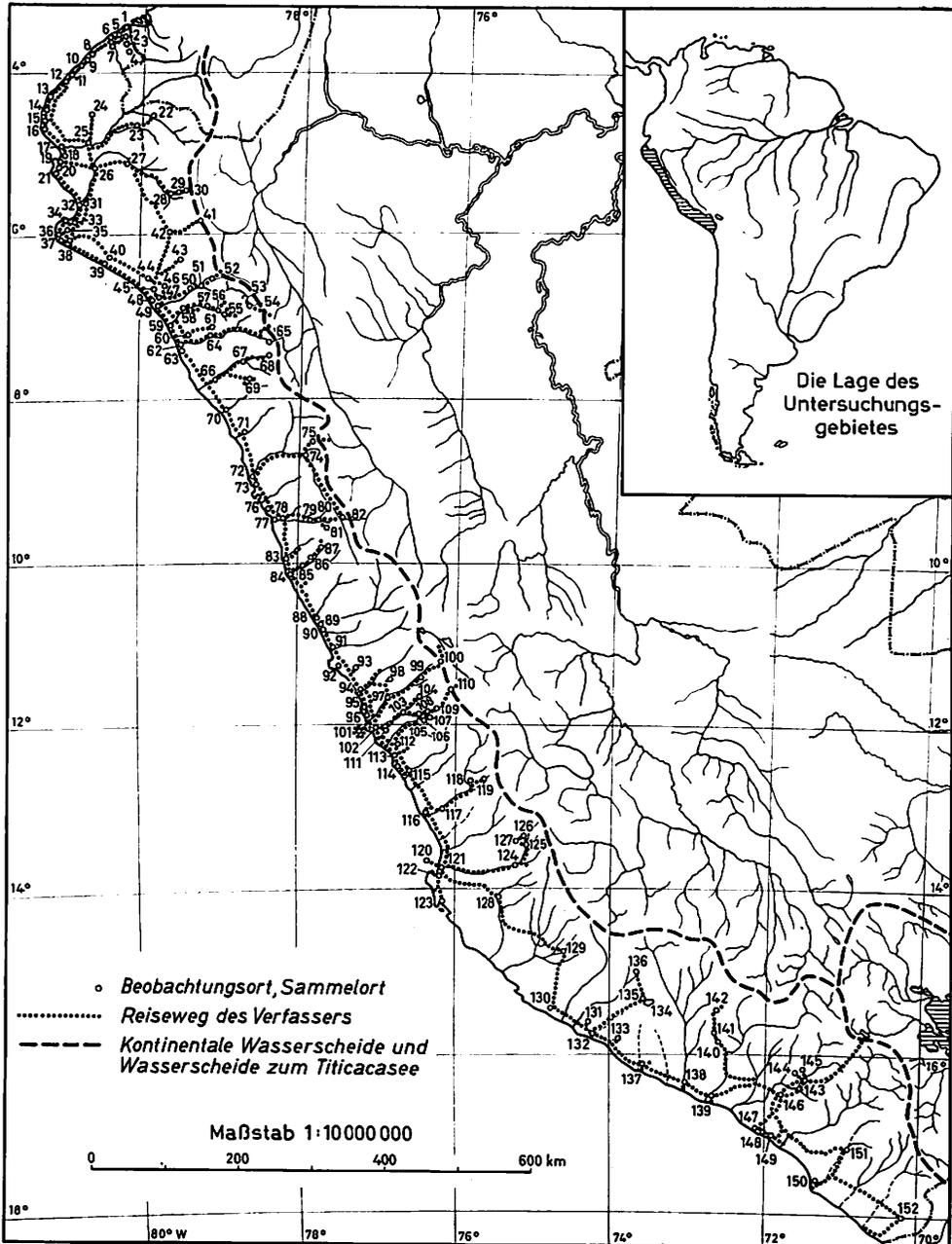


Abb. 1: Karte des Untersuchungsgebietes mit den wichtigsten Beobachtungs- und Sammelorten und mit den Reisewegen des Verfassers.

Die Namen der durch die Ziffern bezeichneten Sammel- und Beobachtungsorte im Untersuchungsgebiet.

- | | | |
|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| 1. Capón | 52. Llama | 100. La Viuda |
| 2. Zarumilla | 53. Ninabamba | 101. San Lorenzo-Insel |
| 3. Papayal und Lechugal | 54. Chugur | 102. Lima u. Callao |
| 4. Matapalo | 55. Taulis u. Udimá | 103. Chosica u. Santa Eulália |
| 5. Puerto Pizarro | 56. La Florida u. Montesco | 104. Autishà |
| 6. Malpelo | 57. Espinal | 105. San Bartolomé |
| 7. Tumbes | 58. Saña u. Cayalti | 106. Zárate |
| 8. Zorritos | 59. Lagunas | 107. Bergwald bei Surco |
| 9. Boca Pan | 60. Chepén u. Guadalupe | 108. Matucana |
| 10. Palo Santo | 61. San Gregorio u. Mirador | 109. San Mateo |
| 11. Cancas u. Pt. Sal | 62. Jequetepeque (Dorf u. Flußmündung), Faclo u. Hda. La Primavera | 110. Ticolio-Pass |
| 12. Máncora | | 111. Atocongo |
| 13. Los Organos und Cabo Blanco | | 112. Lurín u. Pachacamac |
| 14. Lobitos | | 113. San Bartolo |
| 15. Talara | | 114. Pucusana |
| 16. Negritos u. Pariñas | 63. Pacasmayo | 115. Mala |
| 17. Río Chira (Mündung) | 64. Tembladera | 116. Cañete |
| 18. Colán | 65. Huacraruco | 117. Lunahuaná |
| 19. Paita | 66. Casa Grande | 118. Catahuasi |
| 20. Silla de Paita | 67. Tambo | 119. Cachui |
| 21. La Tortuga | 68. Sunchubamba | 120. Chincha-Inseln |
| 22. Suyo | 69. Llaguén | 121. Pisco |
| 23. Las Lomas | 70. Trujillo | 122. Paracas u. Lagunilla |
| 24. Angolo | 71. Virú | 123. Laguna Grande |
| 25. Sullana u. Mallares | 72. Río Santa (Mündung) | 124. Pampa Blanca |
| 26. Piura | 73. Chimbote | 125. Ticrapo |
| 27. Pabur | 74. Huallanca | 126. Canchina |
| 28. Huabual | 75. Yánac | 127. Huachac u. Manzanallo |
| 29. Canchaque u. Palambra | 76. Tortuga | 128. Ica |
| 30. El Tambo | 77. Puerto Casma | 129. Nazca |
| 31. Sechura | 78. Casma | 130. Lomas |
| 32. Mataballo | 79. Yaután | 131. Atiquipa |
| 33. Virrilá | 80. Pariacoto | 132. Chala |
| 34. Bayóvar u. Pt. Aguja | 81. Colcabamba | 133. Lomas von Cháparra |
| 35. Quebrada Montera | 82. Huarás | 134. Parinacochas-See |
| 36. Pt. Tur | 83. Culebras | 135. Incahuasi |
| 37. Pt. Negra | 84. Huarmey | 136. Coracora |
| 38. Reventazón u. Quebrada Chorrillo | 85. Huamba | 137. Atico |
| 39. Cabo Verde | 86. Hayup | 138. Ocoña (Mündung) |
| 40. Salinas de Cañacmac | 87. San Damián | 139. Camaná |
| 41. Porculla-Pass | 88. Paramonga | 140. Pacaychacra |
| 42. Olmos | 89. Barranca | 141. Chuquibamba |
| 43. Magdalena | 90. Supe | 142. Rochanga |
| 44. Mórrope | 91. Huacho | 143. Arequipa |
| 45. Lambayeque | 92. Salinas | 144. Yura |
| 46. Ferreñafe | 93. Lachay | 145. Chachani (Vulkan) |
| 47. Chiclayo | 94. Chancay, Huaral u. Boza | 146. Vitor |
| 48. Pimentel | 95. Ancón | 147. Matarani u. Islay |
| 49. Eten u. Mündung des Río Chancay II) | 96. Ventanilla | 148. Mollendo |
| 50. Chongoyape | 97. Puente Trapiche | 149. Mejía |
| 51. Río Cumbil (Mündg.) | 98. Quilca | 150. Ilo |
| | 99. Canta | 151. Moquegua |
| | | 152. Tacna. |

Es scheint aus diesem Grunde notwendig zu sein, der landschaftskundlichen Ökologie im Rahmen der Synökologie eine Sonderstellung einzuräumen und sie als Ökogeographie¹⁾ der Biozönotik gegenüberzustellen. Die Stellung der Ökogeographie innerhalb der Ökologie kann demnach durch das folgende Schema veranschaulicht werden:



Der Zusammenhang zwischen Landschaft und Organismen wird vom Standpunkt des Geographen aus von PASSARGE (1921—1924) behandelt. PASSARGE ist der Begründer der geographischen Landschaftskunde, die ein unentbehrliches Grundlagenmaterial für jede ökogeographische Untersuchung liefert. Begriff und Wesen der Landschaft, ein Wort, das bisher in sehr unterschiedlichem Sinne gebraucht wurde, werden ausführlich von BÜRGER (1955) behandelt. Eine klare Definition des Begriffes Landschaft stammt von TROLL (1950), zitiert bei SIEBERT (1955): „Unter der geographischen Landschaft (Landschaftsindividuum, natürliche Landschaft) verstehen wir einen Teil der Erdoberfläche, der nach seinem äußeren Bild und dem Zusammenwirken seiner Erscheinungen sowie den inneren und äußeren Lagebezeichnungen eine Raumeinheit von bestimmtem Charakter bildet und der an geographischen natürlichen Grenzen in Landschaften von anderem Charakter übergeht.“

Die Tatsache, daß jeder Organismus spezielle Anpassungen an seine natürliche Umwelt besitzt, bedingt es, daß in ähnlichen Umwelten häufig in ganz ähnlicher Weise eingebaute Organismen leben, obwohl sie ganz verschiedene Plätze im natürlichen System der Organismen einnehmen können. Die Lehre von den Lebensformen, die diese Probleme behandelt, geht vor allem auf KÜHNELT (1940, 1948 und 1953) und REMANE (1943 und 1951) zurück. Neuere Arbeiten und Abhandlungen über diesen Gegenstand liegen ferner vor von SCHWENKE (1953), TISCHLER (1949 und 1955a), H.-W. KOEPCKE (1952, 1955, 1956a und 1958a) und ELLENBERG (1956). Lebensstätten, die in bezug auf ihre abiotischen Bedingungen einander ähnlich sind, aber in verschiedenen Bioregionen der Erde liegen, können also von Organismen mit weitgehend ähnlicher Lebensform bevölkert sein. Das vergleichende Studium solcher Isobiozönosen (oder Isozönosen) im Sinne TISCHLERS (1950 und 1955a) ist für die Ökogeographie von besonderer Bedeutung, weil auf dieser Basis (besonders wenn Lebensformspektren aufgestellt werden) ein Vergleichen verschiedener Landschaften besonders gut gelingt. Ein Studium der Lebensformen ist aber nur bei gleichzeitig durchgeführten Umweltstudien möglich, d. h. nur im Zusammenhang mit biozönotischen Untersuchungen. Die meisten Organismen sind ja in so komplizierter Weise in ihre Umwelt eingepaßt, daß eine Analyse ihrer Umweltbeziehungen nahezu einer Analyse der Lebensstätte(n) und Lebensgemeinschaft(en) gleichkommt, in der (denen) sie leben. Ein Beispiel dafür bildet

¹⁾ Der Terminus Ökogeographie wurde von Prof. Dr. W. TISCHLER (Kiel) brieflich vorgeschlagen und von mir bereits in einer spanischen Arbeit (H.-W. KOEPCKE 1958 a) angewandt.

die von H.-W. & M. KOEPCKE (1952a und 1953b) durchgeführte Analyse der Lebensform der Strandkrabbe *Ocypode gaudichaudii* und ihrer Lebensstätte, des marinen Sandstrandes der peruanischen Küste.

Der große Reichtum Perus an verschiedenartigen Naturlandschaften bedingt es, daß dieses Land eine ungewöhnlich große Mannigfaltigkeit an natürlichen Lebensstätten auf relativ engem Raume besitzt, wie schon RAIMONDI (1874), H.-W. KOEPCKE (1954) und RAUH (1956a und 1958) näher ausgeführt haben. Die zahlreichen Lebensstätten werden ihrerseits wiederum von einer Fülle von Arten bewohnt, die Vertreter der verschiedenartigsten Lebensformen sind. Peru ist also ein zum Studium der Lebensformen und der mit ihnen verknüpften Erscheinungen prädestiniertes Land. Auch PALLISTER (1956) hebt hervor, daß Peru wohl mehr verschiedene Landschaften mit ihren jeweiligen Bedingungen hat als irgend ein anderes Land der Erde von ähnlicher Größe. Die wichtigste Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es dementsprechend, den ausgedehnten und an gegensätzlichen Landschaftstypen reichhaltigen westlich der kontinentalen Wasserscheide gelegenen Teil Perus ökogeographisch zu analysieren und eine Gliederung jeder seiner Landschaften in natürliche Lebensstätten durchzuführen. Dadurch soll eine Voraussetzung für weitere Studien geschaffen werden, die die Erfassung der Gesamtheit der hauptsächlichsten Lebensformen der einzelnen Lebensstätten zum Ziel haben. Die Ökogeographie leitet aber durch ihre Beziehungen zur Taxonomie sowie zur Floristik und Faunistik, wir schon oben gesagt, zu den Disziplinen der mehr historisch orientierten Biologie über. Zur Charakterisierung der einzelnen Landschaften gehören natürlich auch Daten über die geographische Verbreitung der dort lebenden Organismen, worauf in einer späteren Arbeit noch näher eingegangen werden soll. Nicht zuletzt können auch die Angaben über die Verbreitung der einzelnen Lebensstätten zusammen mit den Daten über Biotopbindung und Verbreitung der Arten einen Beitrag zum Grundlagenmaterial für eine später noch zu entwickelnde „Geographie der Lebensformen“ abgeben.

Umfangreiche geographische Studien über das hier behandelte peruanische Zuflußgebiet zum Stillen Ozean wurden von RAIMONDI (1874—1902 sowie 1929 und 1942—1948) durchgeführt. Weitere Literaturangaben vergl. Kap. III, 1. Einteilungen peruanischer Landschaften in Lebensstätten wurden bereits von H.-W. & M. KOEPCKE (1951 und 1953a), M. KOEPCKE (1954a) und RAUH (1958) vorgenommen und bilden die Voraussetzung zu der vorliegenden Arbeit.

Von besonderer Wichtigkeit für das Verständnis der Ökogeographie des hier behandelten Untersuchungsgebietes erwies sich das Problem der Verbreitung der Wälder. Es ergab sich, daß die bisherige Kenntnis der Wälder an der Westseite der peruanischen Anden ganz erheblich revidiert werden muß, wie schon H.-W. KOEPCKE (1958b), H.-W. & M. KOEPCKE (1958) und M. KOEPCKE (1958) ausführten. Vor allem war es bisher im Schrifttum nicht bekannt, daß die tropische Höhenwaldzone (feucht-temperierte Waldzone im Sinne CHAPMANS) nach Süden zu wenigstens bis Mittelperu reicht. Ein eingehenderes Studium der Waldverbreitung bzw. der „Vegetationsmaxima“ an der westlichen Andenseite Perus hat sich daher als sehr fruchtbar erwiesen, nicht zuletzt auch dadurch, daß dort zahlreiche neue oder bisher nur wenig bekannte Arten und Unterarten gefunden wurden, deren

Verbreitungsmodus aufzuklären von besonderem Interesse für den Ökologen und Biogeographen ist.

Wie CHAPMAN (1926) in einem ähnlichen Zusammenhange ausführt, stellen sowohl Kolumbien als auch Peru natürliche Lebensbezirke (life areas) dar, die sich von den chilenischen deutlich abheben und von denen jeder für sich seine speziellen zoogeographischen Probleme hat. Ekuador dagegen nimmt nach CHAPMAN eine vermittelnde Stellung zwischen Kolumbien und Peru ein. Es hat nämlich zum Teil Charakterzüge dieser beiden Länder, daneben aber auch deutliche Besonderheiten. CHAPMAN sagt: „The world does not offer a more promising field for a study of the origin of zonal faunas than is to be found in the Andes.“ Er weist ferner eindringlich auf die Notwendigkeit hin, mehr über die geologische Vergangenheit der Anden, über Ergebnisse der Erosion, den Vulkanismus und die Eiszeit zu erfahren und bedauert das Fehlen meteorologischer Daten und guter Landkarten, alle Mängel, die auch heute noch die Arbeit im Bereich der peruanischen Anden erheblich erschweren.

II. MATERIAL UND METHODE

1. Zur Arbeitsmethode der Landschaftskundlichen Ökologie

Die Beschaffenheit einer Landschaft als Ganzes wird durch eine außerordentlich hohe Anzahl von Faktoren bestimmt, unter denen vor allem die orographischen, edaphischen, geologischen und klimatologischen als abiotische und die von der Pflanzenbedeckung, der Tierwelt und dem Einwirken des Menschen ausgehenden biotischen am wichtigsten sind. Wollte man nach der in den meisten Disziplinen der Naturwissenschaften üblichen Methode vorgehen und in detaillierter Einzelarbeit die Wirksamkeit jedes einzelnen Faktors möglichst eingehend untersuchen, um so „von unten her“ das Sosein einer Landschaft zu verstehen und zu erklären, so wären wohl, selbst wenn zur Untersuchung jedes Faktors ein ganzer Stab von Mitarbeitern zur Verfügung stünde, erst nach jahrzehntelanger mühevoller Kleinarbeit abschließende Ergebnisse zu erwarten. Wollte man z. B. die erforderlichen biozönotischen Arbeiten erst beginnen, nachdem die autökologischen Studien aller in den einzelnen Biozönosen der Landschaft vorkommenden Arten sich dem Abschluß nähern, so wäre in Anbetracht der großen Zahl sowohl von Arten von Organismen als auch von Lebensgemeinschaften, die sich in einer Landschaft befinden, wohl eine synökologische Behandlung von Landschaften überhaupt ernsthaft in Frage gestellt. In Anbetracht der gegenwärtig zur Verfügung stehenden Hilfsmittel besteht also, will man ohne einen umfangreichen Mitarbeiterstab in absehbarer Zeit zu brauchbaren Ergebnissen kommen, nur die Möglichkeit, seine Untersuchungen von vornherein in sinnvoller Weise zu beschränken.

Die Beschränkung darf natürlich ein gewisses Maß nicht unterschreiten, denn es muß zumindest garantiert sein, daß 1. die wesentlichen Eigenheiten der Landschaft erfaßt werden, 2. durch Verallgemeinerung der Resultate die bestehenden Untersuchungslücken mit hoher Wahrscheinlichkeit richtig ausgefüllt werden können und 3. ein Vergleichen mit anderen Landschaften möglich ist. Kombiniert man eine solche Beschränkungsmethode, die bei richtiger Anwendung durchaus schon zu endgültigen Ergebnissen führen kann, mit einer Klassifizierung der Objekte „von oben her“, also mit der größten Einheit beginnend zu immer kleineren und inhaltsärmeren Einheiten absteigend, so ist eine weitgehende ökogeographische Erforschung selbst eines großen Gebietes durch eine Einzelperson durchaus möglich. Natürlich ist es erforderlich, das Untersuchungsgebiet möglichst eingehend zu bereisen, und zwar müssen dieselben Gegenden in verschiedenen Jahreszeiten besucht werden, so daß die meist sehr einschneidende Wirkung des Jahreszeitenwechsels gebührend berücksichtigt werden kann. Außerdem muß das charakteristische Tier- und Pflanzenmaterial zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelt werden. Da seine Bearbeitung stets die Kräfte eines

Einzelnen überschreitet, wird zu seiner Bestimmung wohl stets die Unterstützung durch Spezialisten unausweichlich sein.

Die entgegengesetzte Auffassung, nämlich daß die sicher zum Ziel führende Arbeitsmethode ein Aufbauen „von unten her“ sei, daß also stets erst die Bearbeitung einer umfassenderen Einheit in Angriff genommen werden sollte, sobald die Erforschung ihrer Teilglieder einen gewissen Abschluß erreicht hat, darf jedoch nicht ganz übergangen werden. Unzweifelhaft ist die Kenntnis der Autökologie aller oder doch der wichtigsten Arten als Basis zu synökologischer Arbeit ein erstrebenswerter Idealzustand. Dieser kann allerdings zumindest in der neotropischen Region sobald nicht erreicht werden, weil die Autökologie selbst der gewöhnlichsten Arten dort bisher noch zu wenig bekannt ist. Der Synökologe muß dort also fast stets die erforderlichen autökologischen Vorstudien selbst durchführen. Wie H.-W. KOEPCKE (1956a) näher ausführt, läßt sich auf dem Wege über die Lebensformen ein abgekürztes Verfahren zur Feststellung der wesentlichen autökologischen Daten der Organismen einer Biozönose entwickeln. Jede Lebensform müßte durch eine autökologische Formel bezeichnet werden, die die grundsätzlichen autökologischen Daten in Form von Abkürzungen enthält. Die auf diesem Wege zu begründende Methode zur Kennzeichnung von Lebensgemeinschaften ist aber bisher noch so wenig erprobt, daß ihre Verwendung in dieser Arbeit noch nicht in Betracht kam.

Eine konsequente Durchführung des Prinzips des Einteilens „von oben her“ herab bis zur Art bzw. Lebensform, der niedrigsten (kleinsten) in Betracht zu ziehenden Einheit, ist also nicht angebracht. So wurde z. B. die Abgrenzung der Lebensstätten teilweise auf Grund der Lebensformen vorgenommen. Außerdem wurde in den bereits veröffentlichten Grundlagenarbeiten von kleinen zu immer größeren Einheiten fortgeschritten. Den Anfang machte eine autökologische Studie über die Lebensform einer Crustacee (H.-W. & M. KOEPCKE 1953b), die die Grundlage zu einer biozönotischen Arbeit über ihren Lebensraum, den marinen Sandstrand, bildete (1952), die ihrerseits zum Mittelpunkt einer landschaftskundlichen Studie über die peruanische Küste im Bereich des Humboldtstromes (1953a) gewählt wurde. Die letzte Arbeit, zusammen mit einem ökologischen Querschnitt durch die Anden von Mittelperu von M. KOEPCKE (1954), bildet schließlich die Voraussetzung zu der vorliegenden Untersuchung mehrerer benachbarter Landschaften. Es zeigt sich somit also, daß nicht etwa ganz auf das Prinzip der Einteilung „von unten her“ verzichtet wurde.

Die größte geographische Einheit, von der in dieser Arbeit ausgegangen wird, ist das Untersuchungsgebiet (abgekürzt Ugb.), das durch das Meer, die kontinentale Wasserscheide und die Landesgrenzen Perus zum Teil natürliche Grenzen besitzt. Die Aufteilung dieses ganzen Gebietes in einzelne Landschaften wurde zunächst nur provisorisch durchgeführt; erst nach und nach konnte die endgültige Einteilung erarbeitet werden. Von grundsätzlicher Bedeutung war dagegen von vorn herein die Methode zur Abgrenzung der Lebensstätten und Lebensgemeinschaften, auf die im folgenden Abschnitt näher eingegangen wird.

2. Über die Abgrenzung von Lebensstätten

In der Ökogeographie sind qualitative Einteilungen, d. h. Klassifikationen der charakteristischen Teile des Geländes von grundlegender Bedeutung. Als Grundeinheiten einer solchen Klassifikation würden sich wohl Biotope bzw. Biozönosen sehr gut eignen. In den meisten Fällen liegt jedoch weder eine synökologische Durcharbeitung aller in einem größeren Gebiet vorkommenden Lebensstätten bereits vor, noch ist es in jedem Falle möglich, durch eine Kurzuntersuchung zu entscheiden, ob eine Lebensstätte als Biotop zu bewerten ist oder nicht. Diese Probleme wurden bereits ausführlich bei H.-W. & M. КОЕРСКЕ (1953a) S. 131 diskutiert. Dort wurde, weil eine befriedigende Gliederung einer Landschaft in Biotope durch eine Kurzuntersuchung nicht möglich ist, ein Näherungsverfahren ausgearbeitet, das die Einteilung einer Landschaft in solche Bausteine ermöglicht, die in den meisten Fällen Biotope sind. Es wurden dazu acht Kriterien aufgestellt, nach denen man von einer biotopähnlichen Lebensstätte, die ein Biotop sein kann, verlangen muß, daß sie:

1. eine gegenüber ihrer Umgebung abgrenzbare Beschaffenheit besitzt,
2. so groß ist (oder sein kann), daß ihr biologisches Gefüge von ihrer Umgebung weitgehend unabhängig ist,
3. so groß ist (oder sein kann), daß eine Charakterart von wenigstens Ratten- oder Amselgröße dauernd in ihr lebt oder leben könnte,
4. aus Teilgliedern besteht, die — vielfältig miteinander verknüpft — eine Einheit bilden und einzeln nur in abgeänderter Form vorzukommen pflegen,
5. sich unter gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt,
6. sich durch Regulationsvermögen in einem labilen biologischen Gleichgewicht erhält,
7. Arten besitzt, die ihrer Umgebung für gewöhnlich fehlen, und daß in ihr solche Arten zu fehlen pflegen, die ihre Umgebung charakterisieren,
8. in einem größeren Gebiet mit gewisser Regelmäßigkeit und nur geringer Variabilität auftritt oder in einem Großklimabereich einen einzigen zusammenhängenden Riesenbestand bildet.

Die Erfahrung lehrt, daß eine nahezu lückenlose Einteilung einer Landschaft nur dann gelingt, wenn neben den biotischen Gegebenheiten auch die abiotischen Faktoren und Tatsachen eine gebührende Berücksichtigung finden. Dies gilt besonders für Wüstenlandschaften, nivale Gebiete und für die Litoräa-Bereiche. Die Einteilung wurde deshalb zuerst nach rein physiognomischen Gesichtspunkten vorgenommen, dann erst wurden je nach ihrer oberflächengestaltenden Bedeutung 1. die abiotischen Faktoren und Bedingungen, 2. die Flora und 3. die Fauna näher untersucht. Eine in vieler Hinsicht recht ähnlich geartete ökologische Einteilung gibt МААСК (1953) für den brasilianischen Staat Paraná. МААСК unterscheidet 6 Regionen mit zusammen 20 verschiedenen Lebensgemeinschaften, die bei ihm den Wert von klimatischen Pflanzenvereinen haben. Auch die Einteilungen von El Salvador durch LAUER (1954) und LÖRSCHERT (1955) liegen auf derselben Basis, obwohl sie die Fauna unberücksichtigt lassen.

Weniger brauchbar erscheint für eine derartige ökologische Gliederung eines großen Gebietes mit komplizierter Landschaftsstruktur eine pflanzensoziologische Gliederung. RAGONESE (1951) bringt eine solche für die argentinische Salinenflora. Wollte man ein derartiges Verfahren auf das Untersuchungsgebiet anwenden, so würde man nicht nur als Einzelperson niemals zum Ziele kommen, weil eine allzu minutiöse Analyse die Voraussetzung ist,

sondern man würde auch durch die im Sinne einer solchen Einteilung liegende Benennung der Gesellschaften nach ihren Charakterarten eher Verwirrung als Ordnung schaffen. Die Vielzahl der in der Natur vorhandenen Assoziationen ist nämlich eine so große, daß es nach dieser Methode nicht ohne weiteres möglich sein dürfte, die Lebensgemeinschaften der verschiedenen Bereiche der neotropischen Region geschweige denn einen ihrer Bereiche mit solchen anderer biogeographischer Regionen zu vergleichen, um das sich Entsprechende einander gegenüberzustellen. Ein derartiges Vergleichen muß aber nach der hier angewandten Methode durchaus möglich sein. Nicht viel anders verhält es sich auch mit der Arbeit von HUNZIKER (1952), der eine Gliederung der Cordillera de la Rioja nach den Gesichtspunkten der Pflanzensoziologie durchführt, wobei besonders auf die Sukzessions- und Klimaxgesellschaften geachtet wird. Auch HUNZIKERS Assoziationen haben, wie schon allein ihre Namen bezeugen, eine hauptsächlich örtliche Bedeutung.

Das hier angeschnittene Problem der Abgrenzung von natürlichen Lebensgemeinschaften wird ausführlich von BALOGH (1958) behandelt, der vier Hauptkategorien von Biozönosen unterscheidet: 1. Biozönose (s. str.) = gewöhnliche „flächenhafte B.“, 2. Saumbiozönosen (= streifenartige B., z. B. Waldrand), 3. Zonationsbiozönosen (in Faktorengelassen, z. B. Uferbiozönosen), 4. Choriozönosen, auch „Kleinbiozönosen“ (punktförmige Gebilde, z. B. Kuhfladen, Ameisenhaufen). Für die vorliegende Arbeit kommen davon nur 1. bis 3. in Betracht, da die Choriozönosen besser als Strukturteile eingeordnet werden. Die Abgrenzung der Biozönosen ist nach BALOGH nach den folgenden Gesichtspunkten möglich:

1. nach dem Biotop (abiotisch),
2. nach den Lebensformtypen,
3. nach den Artenkombinationen
 - a) Abgrenzung der Pflanzengemeinschaften,
 - b) Abgrenzung der stabilen tierischen Artenkombinationen,
 - c) Synthese beider Komponenten zur Biozönose.

BALOGH hält davon die Abgrenzung nach Artenkombinationen für die zweckmäßigste, während er derjenigen nach den Lebensformtypen eine nur untergeordnete Bedeutung beimißt. In der vorliegenden Arbeit wird demgegenüber aber gerade die Abgrenzung und Gliederung der Lebensgemeinschaften nach ihren Lebensformen in den Vordergrund gestellt und dementsprechend vielfach auch eine Benennung der Lebensgemeinschaften nach den für sie besonders charakteristischen Lebensformen versucht. CASPERS (1950) befaßt sich mit demselben Problemkreis und sagt über die Benennung von Biozönosen: „Wir kommen also zu einer allgemeingültigen Erfassung des Vergemeinschaftungssystems auf der Erde nur, wenn wir die Benennung nach dem Biotop oder einem bestimmten Faktor des Lebensraumes, letztlich also klausal vornehmen“. Damit entscheidet sich CASPERS für Nr. 1 der obigen Einteilung nach BALOGH. Dieser Art der Abgrenzung und Benennung widerspricht aber diejenige nach den Lebensformen nicht grundsätzlich, weil sich in den Lebensformen (oder autökologischer Komplex im Sinne von H.-W. KOEPCKE, 1956a) die abiotischen Faktoren des Biotops weitgehend widerspiegeln (H.-W. KOEPCKE 1955, 1956a, 1957b). Allerdings wird auf diesem Wege keine Benennung nach einem bestimmten abioti-

schen Faktor vorgenommen, die der Vielheit der gegebenen Bedingungen entsprechend ja auch nur zur Einseitigkeit führen würde. Auch TROLL (1959) betont die hohe Bedeutung, die den Lebensformen für die Charakterisierung der Lebensgemeinschaften zukommt oder doch zukommen sollte.

3. Über die Beschränkung und Abgrenzung der durchgeführten Studien

1. Um die Verhältnisse wenigstens in einem Sektor möglichst eingehend aufzuklären, wurde von M. KOEPCKE (1954) ein ökologischer Querschnitt mit besonderer Berücksichtigung der Avifauna durch die Westseite der Anden im Raume von Lima gelegt. Ähnliche Schwerpunktgebiete, an denen unsere Studien intensiver durchgeführt wurden, liegen im Raum von Chiclayo-Taulis in Nordperu und im Raume von Mollendo-Arequipa im Süden. Weniger detaillierte Querschnitte durch das Untersuchungsgebiet wurden von RAUH (1958) gelegt, wobei die Kakteenflora eine besondere Berücksichtigung fand.

2. Die Anzahl der natürlichen Lebensstätten des Untersuchungsgebietes ist so groß, daß ihre gleichmäßige Durcharbeitung nicht möglich ist. Es wurden deshalb die am dichtesten bewachsenen Lebensstätten jeder Gegend (Vegetationsmaxima) überall bevorzugt untersucht. Es ergab sich dabei bald, daß ein eingehendes Studium der Waldverbreitung an der Westseite der peruanischen Anden in verschiedener Hinsicht besonders aufschlußreich sein kann. Aus diesem Grunde wurde ein besonderes Gewicht auf das Aufsuchen von Wäldern, immergrünen Bergsteppen usw. gelegt (H.-W. KOEPCKE 1958b und M. KOEPCKE 1958). Es waren aber auch Vergleichsstudien in den Lomagebieten der Küste, den hochandinen *Polylepis*wäldern und den Wäldern am Osthang der peruanischen Anden erforderlich.

Die marinen Biozönosen wurden außer den besonders eingehend bearbeiteten Lebensstätten des Meeresufers, namentlich des Sandstrandes, nur kurz untersucht.

3. Die Anzahl der untersuchten Tiergruppen mußte weitgehend beschränkt werden. Bevorzugt bearbeitet wurde: 1. eine systematische Tiergruppe: die Wirbeltiere und 2. eine ökologische Gruppe: die am Tage unter Steinen und unter Fallholz in den verschiedenen Biotopen anzutreffende Makrofauna. Darüber hinaus wurde versucht, die Mehrzahl der häufigen oder ökologisch bedeutsamen Arten zur Kenntnis zu bringen. Außerdem wurde bei Tieren und Pflanzen besonders auf die Lebensformtypen geachtet. Die Pflanzenwelt wurde, soweit als möglich, nach WEBERBAUER (1945) beurteilt.

Wie KÜHNELT (1943) auf S. 117 hervorhebt, eignen sich je nach dem Ziel der Untersuchung zur Kennzeichnung von Lebensstätten die Mikro-, Makro- und Megafauna. Erstere ist z. B. nach KÜHNELT besonders geeignet zur Charakterisierung von Kleinlebensstätten (z. B. Moospolster), die zweite zur Kennzeichnung größerer Flächen (z. B. beim Vergleichen von Hang und Mulde, die an Moospolstern verschieden reich sind), während sich die dritte zur Kennzeichnung großer Einheiten (z. B. Fels- und Schneestufe gegenüber der Waldstufe) besonders eignen soll. Bei allen Untersuchungen wurde

nur die Makro- und Megafauna berücksichtigt, da eine besondere Herausarbeitung der Kleinlebensstätten nicht im Rahmen der hier behandelten Untersuchungen lag. Eine Unterscheidung von Makro- und Megafauna zum Zwecke der Abgrenzung verschieden großer Lebensstätten schien jedoch unzweckmäßig zu sein.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß ökologische Gliederungen desselben Gebietes recht verschieden auszufallen pflegen, je nach welcher systematischen Gruppe sie vorgenommen werden. Wie schon DAHL (1921) ausführt, ist ein endgültiges Ergebnis nur dann zu erhalten, wenn man alle Lebewesen aller Lebensstätten berücksichtigt. Ein solches Vorgehen ist aber in einem noch so wenig erforschten und dabei so reich gegliederten Land wie Peru nicht zugänglich, weil allein schon nur die Festlegung der Faunenliste eines Waldbiotops in Peru eine jahrelange intensive Forschungsarbeit erfordert. Auch auf diesem Gebiet muß also ein Schwerpunktprogramm von vorn herein festgelegt werden. Die Antwort auf die Frage, nach welchen Gesichtspunkten eine solche Beschränkung vorgenommen werden muß, sollte von der Lebensformkunde aus gegeben werden. Es sollten, nämlich solche Gruppen bevorzugt werden, in denen möglichst viele verschiedene Lebensformen bzw. Lebensformtypen ausgebildet sind.

Unsere noch sehr geringe Kenntnis der Faunistik der Westseite der peruanischen Anden, vor allem des Gebietes des westlichen Andenhanges machte eine Reihe von taxionomischen und faunistischen Grundlagenarbeiten erforderlich. In dieser Richtung liegende Veröffentlichungen sind vor allem diejenigen von: ZILCH (1953, 1954a und 1954b), KRAUS (1953, 1954a, 1954b, 1954c, 1955, 1956a und 1956b), BEIER (1954), M. KOEPCKE (1954b, 1957, 1958 und 1959), GRUNER (1955), MERTENS (1956) und ROEWER (1956). Weitere diesbezügliche Arbeiten sind in Vorbereitung. Grundlegend für die Faunistik Perus ist im übrigen das von TITSCHACK (1951—1954) herausgegebene Sammelwerk.

4. Reisen und Reisewege

Die der Arbeit zu Grunde liegenden Beobachtungen und Materialsammlungen wurden in den Jahren 1949 bis 1956 auf zahlreichen Reisen und Exkursionen gewonnen, die mich durch große Teile Perus führten und auf denen mich gewöhnlich meine Frau, Dr. Maria KOEPCKE, geb. von Mikulicz-Radecki begleitet hat. Sie unterstützte mich vor allem bei der Sammeltätigkeit und bei der Anfertigung der Geländenotizen (es wurden fast 1600 ökologische Aufnahmen in Peru durchgeführt), dazu hat sie in ihrer Eigenschaft als Bearbeiterin der Vogelsammlung des Museums „Javier Prado“ in Lima, die Präparation und Bestimmung der Vögel übernommen.

In den ersten Jahren bemühten wir uns gemeinsam, das peruanische Küstengebiet möglichst eingehend kennen zu lernen und bereiten zu diesem Zweck die gesamte über 2400 km lange Küste von Tumbes bis Tacna. Als erste Ergebnisse wurden drei Arbeiten veröffentlicht — eine autökologische, eine synökologische und eine ökogeographische (H.-W. & M. KOEPCKE 1953b, 1952a und 1953a) — von denen jede auf der vorhergehenden aufbaut, wenn sie auch aus technischen Gründen nicht in der Rei-

henfolge ihrer Entstehung veröffentlicht werden konnten. Alle drei stellen die unentbehrliche Voraussetzung zu der vorliegenden Arbeit dar. Auf die im Küstengebiet Perus durchgeführten Reisen und Exkursionen wurde zum Teil schon bei H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) eingegangen. Die nähere und weitere Umgebung von Lima wurde auf einer großen Anzahl von Exkursionen studiert. Die Küste nördlich von Huacho (etwa 120 km nördl. von Lima) bis Pimentel wurde hauptsächlich gelegentlich der zahlreichen Reisen untersucht, deren Endziel Orte am westlichen Andenabhang waren. Der durch sein abweichendes Klima und durch besondere ozeanographische Verhältnisse ausgezeichnete Raum von Pisco bis Ica war das Ziel mehrerer Exkursionen. Das südperuanische Küstengebiet wurde vor allem auf einer Reise im Juni 1951 und noch einmal im Januar 1956 besucht. Die letzte Reise fand hauptsächlich zur Untersuchung der Beziehungen zwischen den Lomas der Küste und ähnlichen Lebensstätten am Andenabhang statt.

Das zwischen der Küste und den Hochanden gelegene Gebiet des westlichen Andenabhanges wurde erst seit 1952 in das Arbeitsprogramm aufgenommen. Die erste Reise führte in das mit mesothermem Regenwald bestandene Gebiet der Hacienda Taulis und erbrachte eine Reihe äußerst interessanter Ergebnisse. Später wurden noch drei weitere Reisen in das Gebiet von Taulis unternommen. Zur Klärung der Frage, welche Lebensstätten an der Westseite der mittel- und südperuanischen Anden dem Wald von Taulis ökologisch entsprechen, der zuerst als eine „Ausnahmeerscheinung“ gedeutet wurde, wurde am Andenabhang im Raum von Lima nach der Gegend maximaler Vegetationsentfaltung gesucht, wobei der lichte Bergwald von Zárate gefunden wurde. Dieses versteckt gelegene und schwer zugängliche Gebiet war selbst so gründlichen Erforschern Perus wie RAIMONDI und WEBERBAUER entgangen. In und bei Zárate wurden auf 14 meist mehrtägigen Exkursionen ökologisch und biogeographisch bedeutende Ergebnisse gewonnen, worüber bereits M. KOEPCKE (1954a, 1954b und 1958) berichtet hat. Selbst von den beiden wichtigsten bestandbildenden Bäumen gehört der eine, die Myrtacee *Eugenia quinqueloba*, einer neuen und der andere, die Araliacee *Oreopanax sp.*, einer wahrscheinlich neuen Art an. Die Existenz dieser beiden Baumgattungen am Westhang der Anden von Mittelperu war noch nicht bekannt. Es wurde bald erkannt, daß der Wald von Zárate der obersten Waldzone von Taulis ökologisch gleichwertig ist und ferner, daß dieser Wald nicht etwa als eine Ausnahmeerscheinung am Westhang der Anden von Mittelperu bewertet werden darf. Weitere Reisen führten nämlich in die Gebiete der lichten Bergwälder von Huacraruco, Sunchubamba, Llaguén Yánc, Colcabamba und San Damián, von denen nur die drei ersten bereits von WEBERBAUER besucht worden waren. Die große Lücke von über 600 km Luftlinie zwischen Taulis und Zárate war damit weitgehend geschlossen. Die Bemühungen, die Südgrenze dieser Waldzone am Westhang der Anden festzulegen, führten noch zur Entdeckung eines waldartigen Gebietes bei Cahui im Bereich des Oberlaufes des Río Cañete und des Waldes von Manzanallo bei Huáchac im Zuflußgebiet des Río Pisco. Buschwald und immergrüne Bergsteppen wurden auf einer Südperureise im Januar 1956 als südlichste Ausläufer dieser Zone noch fast bis zur Breite von Arequipa (und zwar bei Chuquibamba) festgestellt. Zur Klärung der Frage, ob in Nord-

peru Waldverbindungen von Osten nach Westen über die kontinentale Wasserscheide hinweg bestehen, wurden im Jahre 1958 vor allem die Orte Llama, Chugur, Ninabamba, Huacraruco und Sunchubamba an der Westseite und Huambos, Cajamarca und Hualgayoc an der Ostseite aufgesucht.

Das dem westlichen Andenabhang Mittel- und Südperus; in verschiedener Hinsicht verwandte Gebiet der ekuatorianisch-nordperuanischen Küstentropen wurde auf einer Reise von August bis November 1950 aufgesucht und der Südteil des Gebietes im April 1953 bereist, als dort ungewöhnlich starke Regenfälle stattfanden. Eine Reihe weiterer Untersuchungen wurde in diesem Gebiet auch im April und Mai 1956 gelegentlich einer Reise zur Klärung der Waldverbreitung in Nordwestperu vorgenommen. Auf dieser Reise wurden besonders die Orte Canchaque, Suyu, Angolo, Lechugal und Matapalo besucht, die im Gebiet des laubabwerfenden Waldes bzw. im Übergangsbereich dieser Waldform in den makrothermen und den mesothermen Regenwald liegen.

Das Gebiet der Hochanden wurde auf einer größeren Anzahl mehrtägiger Exkursionen besonders im Raum um Junín, Oroya und Huancayo studiert. Ein längerer Aufenthalt im Bereich des Titicacases im Jahre 1953 war zur Erlangung eingehender Kenntnis der hochandinen Landschaft von besonderer Wichtigkeit. Kurze Vergleichsstudien wurden ferner in den nordperuanischen Anden bei El Tambo, oberhalb von Taulis, in der Cordillera Blanca und der Cordillera Negra, sowie in Südperu beim See Parinacochas, bei Chuquibamba, am Vulkan Chachani und im Raum um Cuzco gemacht.

Zu Vergleichsstudien wurde auch die Ostseite der Anden aufgesucht, und zwar wurden auf insgesamt acht Reisen zahlreiche Orte im Chanchamayo-Tal und seiner Umgebung, Oxapampa, die Gegend oberhalb von Sihuas (Ostseite der Cordillera Blanca), das Mantarotal, die Gegend um Ayacucho, das Gebiet um Cuzco und schließlich auch das Flachland des tropischen Regenwaldes um Pucallpa und an der Mündung des Río Tamaya in den Ucayali besucht. Alle östlich der kontinentalen Wasserscheide gelegenen Sammelorte wurden weder in die folgende Liste noch in die Karte der Beobachtungsorte (Abb. 1) aufgenommen.

5. Liste der wichtigsten Beobachtungs- und Sammelorte mit kurzen Erläuterungen¹⁾

Abra de Porculla — 41.²⁾ —: vergl. Porculla-Paß.

Amancaes — 102. —: Lomas-Berg am Nordrande von Lima, ca. 750 m Höhe; BWhn-Klima.

¹⁾ Die geographische Länge und Breite sowie einige Höhenangaben wurden bestimmt nach der „Carta Nacional“ 1:200 000, herausgegeben vom Servicio Geográfico in Chorrillos und nach dem „Anuario estadístico del Perú 1953“ herausgegeben vom Ministerio de Hacienda y Comercio, sowie im Bereich der Cordillera Blanca und C. Negra nach der Karte 1:200 000 des Österreichischen Alpenvereins, ausgeführt durch F. EBSTER. Die meisten Höhen wurden mit einem Höhenmesser der Firma LUFFT von mir ermittelt. Einige Korrekturen wurden nach den Höhenangaben der Eisenbahn von Lima nach Oroya vorgenommen.

²⁾ Vergl. Ziffern auf Abb. 1.

- Amotape-Berge** (oder Cerro de la Brea): Gebirgskette nördlich von Sullana. An der Ostseite mit dichten *Bombax*-Beständen, die mit *Tillandsia usneoides* behängt sind. Westlichster Ort des Ugb. mit ausgesprochenem Aw-Klima (vergl. Angolo).
- Ancón** — 95. — (11° 47' S., 77° 11' W.): Badeort nördl. von Lima; von Wüste umgeben, stille Meeresbucht.
- Angolo** — 24. — (ca. 4° 30' S., 80° 46' W.): kleine Siedlung am Fuß der Amotape-Berge; BSh-Klima; Dorf in 500 m Höhe.
- Arequipa** — 143. — (16° 24' S., 71° 32' W.): Stadt am Río Chili, Nebenfluß des Río Vitor; in 2400 m Höhe; dürftige Kakteensteppe, Kulturlandschaft.
- Atico** — 137. — (16° 14' S., 73° 42' W.): Fischerdorf am Pazifik; durch ausgedehnte Wüstengebiete von den Nachbardörfern getrennt; BWhn-Klima; nach SCHWEIGER (1947) „Kältepol“ des Humboldtstromes. — In der weiteren Umgebung Kakteenlomas, die etwa 10 km südlich vom Dorf sehr dicht sind und fast bis zum Meeresniveau hinabreichen.
- Atiquipa** — 131. — (15° 47' S., 74° 23' W.): Lomas von A., etwa 10 km NW von Chala; BWhn-Klima. Ungewöhnlich starke Entwicklung der Lomasvegetation, die hier Park- bis Waldcharakter besitzt. Einziger Ort, an dem die Garua-Niederschläge zur Bildung eines kleinen Baches ausreichen, durch den Kulturland am Fuße der Lomasberge bewässert wird und der die Existenz des Dorfes A. ermöglicht. Dorf wird in der Trockenzeit zum Teil geräumt; intensive Nutzung der Lomas als Weideland. Weitere Einzelheiten bei RAIMONDI (1929) und WEBER-BAUER (1945).
- Atocongo** — 111. — (12° 13' S., 76° 54' W.): Dorf und Lomas von A.; SO von Lima; Lomas bis 540 m Höhe; BWhn-Klima; große *Hymenocallis*-Bestände, kleine Gebiete mit Parkloma; nach Lurín und zum Meer zu ausgedehnte Sand- und Flechtelomas.
- Autisha** — 104. —: Dorf am Oberlauf des Río Santa Eulalia, Nebenfluß des Rímac.
- Avip** — 37. — (6° 05' S., 81° 09' W.): Quebrada A., Trockental nördlich von Punta Negra im Cerro Illescas. Übergang von BWhn-Klima in BSh-Klima; dürftige *Prosopis*-Bestände, breites Trockenflusbett mit sandigem Boden, Schutt- und Steinwüsten, stellenweise mit dürftigen Spuren von Lomasvegetation.
- Barranca** — 89. — (10° 45' S., 77° 46' W.): Stadt an der Küste Mittelperus; BWhn-Klima; in ausgedehnter Kulturlandschaft, die von drei Flüssen: den Ríos Supe, Pativilca und Fortaleza bewässert wird. Meeresnahe Geröllsteilwände mit Süßwasserquellen.
- Barranco** — 102. —: Am Meer gelegener Vorort von Lima. Meeresnahe Geröllsteilwände mit Süßwasserquellen.
- Bayóvar** — 34. — (5° 50' S., 81° 03' W.): Kleiner Hafen in der Bucht von Sechura, nördlich des Cerro Illescas; BWh- bis BSh-Klima; Halbwüsten und Wüsten.
- Bendito** — bei 5. — (3° 27' S., 80° 21' W.): Kanal im Mangrovegebiet („Estero“) bei Puerto Pizarro. Boca de B.: Mündung des Bendito; Mangrovevegetation und Sandstrand.
- Bocapán** — 9. — (3° 43' S., 80° 43' W.): Fischerdorf südl. von Zorritos. BSh-Klima; Trockenfluß, zeitweilig mit großer Mündungslagune; Sandstrand.
- Boza** — 94. — (11° 36' S., 77° 12' W.): Laguna de B.: Süßwasserteich und Kurhotel im Mündungsgebiet des Río Chancay (I). BWhn-Klima; Sumpfwiesen, ausgedehnte *Typha*- und *Distichlis*-Bestände.
- Brea**: Cerros de la B. Vergl.: Amotape und Angolo (24).
- Cabo Blanco** — 13. — (4° 15' S., 81° 14' W.): Felskap bei El Alto, südwestl. von Máncora. Übergang von BWh- in BSh-Klima (relativ starke Winde und niedrige Temperaturen); Felsufer des Meeres, Wüsten und Halbwüste.
- Cabo Verde** — 39. — (6° 22' S., 80° 37' W.): Unbewohnter Geländepunkt ungefähr in der Mitte des 160 km langen Sandstrandes zwischen Pimentel und Punta Negra (Cerro Illescas). Küste der Sechura-Wüste. BWh-Klima; flache Sandwüste, *Distichlis*-Bestände (besonders nahe am Meer).
- Cabrera** — 145. —: kleine Siedlung am Westhang des Vulkan Chachani, in 3400 m Höhe. Kakteensteppen, laubabwerfende Buschsteppe, darüber Tolaheide.
- Cachui** — 119. — (ca. 12° 49' S., 75° 50' W.): Dorf im Bereich des Oberlaufes des Río Cañete, in über 3000 m Höhe. Aufstieg von Catahuasi aus. — *Carica*- und *Jatro*-

- pha*-Bestände, laubabwerfende und immergrüne Buschsteppen, tolaheideähnliche Bestände; in 3000 m Höhe: lichter Bergwald.
- Callao** — 102. — (12° 04' S., 77° 09' W.): Hafen von Lima. BWhn-Klima. — Kulturland, Mündung des Río Rímac, mariner Geröllstrand.
- Camaná** — 139. — (16° 38' S., 77° 43' W.): Küstenstadt an der Mündung des Río Majes; BWhn-Klima. — Kulturland, Wüsten, Geröllstrand.
- Cancas** — 11. — (3° 55' S., 80° 54' W.): Fischerdorf an der Mündung der Quebrada Cancas oder Canoas, nördlich von Máncora. BSh-Klima. — Halbwüsten, mariner Sandstrand, Strandfelsen.
- Canchaque** — 29. — (5° 23' S., 79° 37' W.): großes Dorf an der Straße von Sullana nach Huancabamba in 1200 m Höhe. Unterer Teil der Cfia-Klimazone. — Von 1500 m an typischer mesothermer Regenwald in der Nachbarschaft; unterhalb von C., bei Huabual, Übergang in laubabwerfenden Wald.
- Canchero** — 145. — (Quebrada C.): Bachtal an der Westseite des Vulkans Chachani bei Arequipa. — Bergbach, Tolaheide; in 3700—4100 m *Polylepis*-Buschsteppe.
- Canchina** — 126. — (13° 21' S., 75° 28' W.): Kleines Dorf im Bereich des Río Pisco bei Ticrapo. BSGkw- und Cwib-Klima, teilweise immergrüner Buschwald in 2500—3000 m Höhe, darüber immergrüner Buschwald bis immergrüner, oligothermer lichter Bergwald bis zu 3400 m Höhe.
- Cañacac** — 40. — (6° 20' S., 80° 30' W.): Salinas de C.: Salzlage in der Securawüste im Hinterland von Cabo Verde; BWh-Klima; Salz- und Sandwüste.
- Cañete** — 116. — (13° 05' S., 76° 23' W.): Küstenstadt, an der Mündung des gleichnamigen Flusses. BWhn-Klima. — Kulturlandschaft, Wüsten, Flußmündung.
- Canta** — 99. — (11° 23' S., 76° 33' W.): Stadt am Río Chillón, in 2800 m Höhe. — Kulturlandschaft, Buschsteppen.
- Capón** — 1. — (3° 24' S., 80° 19' W.): Mündung (Boca de C.) des Río Zarumilla; Grenzposten an der ekuadorianischen Grenze. Übergang von BShw- in Aw-Klima. — Mangrovenwald, zahlreiche Mangrovekanäle („Esteros“).
- Cargarua**y — 69. —: vergl. Llaguén.
- Casa Grande** — 66. — (7° 45' S., 79° 11' W.): Große Hacienda im Chicama-Tal, nördlich von Trujillo. BWhn-Klima (Gebiet der Haupthacienda). — Kulturland (Zuckerrohr, Reis, Kasuarinenwäldchen), Wüsten.
- Cascabamba** — bei 52. — (6° 13' S., 79° 07' W.): Waldgebiet bei Llama im Oberlauf des Río Chancay (II) oder R. Reque. Cfi- bis Cwib-Klima; Übergang von mesothermen in oligothermen Regenwald; Sumpfwiesen, Kulturland; in 2200 bis 2650 m Höhe.
- Casma** — 78. — (9° 27' S., 78° 23' W.): Dorf im Mündungsbereich des gleichnamigen Flusses. BWhn-Klima. — Wüsten, Prosopisbestände. — Lomas von C. (weit südl. von C.) mit Weideloma, kleinen Parklomas, ausgedehnten Beständen wurzelloser Tillandsien. — Puerto C. (vergl. dort).
- Catahuasi** — 118. —: Dorf am Río Cañete oberhalb von Zúñiga, in 1200 m Höhe. — Kulturland, Berghalbwüsten, Kakteenbestände.
- Cayalti** — 58. — (6° 54' S., 79° 34' W.): Hacienda am Río Saña. BShw-Klima. — Große Zuckerrohrplantagen, *Prosopis*wald, Flußufergebüsch, Kakteenhalbwüste.
- Chachani** — 145. — (Gipfel: 16° 17' S., 73° 33' W.): Vulkanberg bei Arequipa, 6076 m hoch. — Am Westhang: Kakteensteppen, Tolaheide, Punagrasland, *Polylepis*-Buschsteppe.
- Chala** — 132. — (15° 52' S., 74° 15' W.): Stadt und Hafen am Pazifik. BWhn-Klima. — Marines Felsufer, Sandstrand, ausgedehnte Sandloma, Fels- und Parklomas in der weiteren Umgebung.
- Chancay** — 94. — (11° 36' S., 77° 16' W.): Dorf an der Mündung des gleichnamigen Flusses (Río Ch. [I]; vergl. auch Ch.-Fluß [II]), 65 km nördlich von Lima. BWhn-Klima. — Wüsten, Lomas-Berge, Flußmündung, Meeresufer, Guanofelsen.
- Chancay-Fluß (II)** — 49. —: vergl. Reque.
- Cháparra**, Lomas von — 133. — (Lomas-Berg am Weg nach C.: 15° 51' S., 74° 05' W.): — Das Dorf C. liegt über 30 km von der Küste entfernt am gleichnamigen Bach in über 1000 m Höhe. — Quebrada C. mündet SO von Chala; dort BWhn-Klima; niedrige Waldloma, gebildet von kleinem Bestand von *Eugenia ferreyrai*.

- Chepén** — 60. — (7° 14' S., 79° 27' W.): Stadt in der Küstenebene des Río San Gregorio (verschmolzen mit der Ebene des Río Jequetepeque). BWh- bis BShw-Klima. — Kulturland, *Prosopis*-bestände, Wüsten und Halbwüsten.
- Chiclayo** — 47. — (6° 47' S., 79° 50' W.): Stadt in der Küstenebene des Río Chancay (II) oder Río Reque. Übergang von BWhn-, BWh- und BShw-Klima. — Sandwüste, Halbwüsten, Küstenberge südöstl. von Ch. mit Tillandsien-Beständen.
- Chili** — bei 143. —: Río C., der Fluß von Arequipa, der in den Río Vitor mündet, der ein Nebenfluß des Río Sihuas ist.
- Chimbote** — 73. — (9° 05' S., 78° 36' W.): Stadt und Hafen südl. des Mündungsgebietes des Río Santa. BWhn-Klima; Unterbrechungsstelle des Humboldt-Stromes (Einstromgebiet wärmeren Wassers). — Sandstrände an tiefer, meist ruhiger Meeresbucht, Halophytenbestände, Sumpfwiesen.
- Chincha-Inseln** — 120. — (13° 38' S., 76° 24' W.): Guanoinselfn, vor Pisco gelegen. Waren früher mit bis 32 m hohen Guanoablagerungen bedeckt. BWhn-Klima. — Guanofelder, marines Felsufer und Sandstrand.
- Chira-Fluß** — 17. — (Mündung bei: 4° 55' S., 81° 08' W.): wasserreichster Fluß der peruanischen Küste; führt ständig Wasser; Unterlauf mit Booten befahrbar.
- Chongoyape** — 50. — (6° 38' S., 79° 23' W.): Ort am Río Chancay (II) oder Río Reque. BShw-Klima. — Kakteenhalbwüste, *Prosopis*-bestände.
- Chorrillo** — 38. — Quebrada el C. (Mündungsgebiet auf 6° 10' S., 81° 01' W.): BWhn-Klima; sandiges bis felsiges Trockenflußbett; im Oberlauf (in etwa 150 m Höhe) brackige Lomasquellen mit „Zwergsalzsümpfen“ und *Distichletum*; im Mündungsgebiet lichter *Prosopis*-wald, Grundwasserhalbwüsten und Sandwüsten; bis etwa 50 m Höhe Sandloma (dichte Bestände), Steinloma. Ort maximaler Lomasentfaltung im Cerro Illescas.
- Chosica** — 103. — (11° 55' S., 76° 42' W.): Stadt am Río Rímac, in 950 m Höhe. BWh-Klima. — Am untersten Rand der Kakteenhalbwüste.
- Chugur** — 54. — (6° 40' S., 78° 45' W.): Dorf im Oberlauf des Río Chancay (II) oder Río Reque. Cwib-Klima. — Oligothermer Regenwald mit Ausläufern bis zu 3500 m Höhe, Bergwiesen, Kulturland.
- Chuquibambá** — 141. — (15° 51' S. 72° 39' W.): Stadt in 2900 m Höhe im Zuflußgebiet des Río Majes. — Kakteen- und Buschsteppen, oberhalb des Ortes Tolaheide; südlichster Fundort dichter immergrüner Buschsteppe (war früher wohl lichter Bergwald); weiter oben Punagrasland und (bei Rochanga) *Polylepis*-Wald.
- Colcabamba** — 81. — (9° 36' S., 77° 49' W.): Dorf in 3100 m Höhe im Zuflußgebiet des Río Casma; Aufstieg von Pariacoto aus. — Bergsteppen; in der Nachbarschaft in 2500—2800 m Höhe lichter Bergwald mit *Oreopanax*.
- Colán** — 18. — (5° 01' S., 81° 04' W.): Badeort bei Paita. BWh- bis BShw-Klima. Sandwüste, mariner Sandstrand.
- Coracora** — 136. — (15° 01' S., 73° 47' W.): kleine Stadt in 3200 m Höhe, am Oberlauf des Río Yauca. — Kulturland, Bergsteppen.
- Culebras** — 83. — (9° 57' S., 78° 14' W.): Siedlung an der Mündung des gleichnamigen (selten Wasser führenden) Baches, nördlich von Huarmey. BWhn-Klima. — Große *Distichlis*-Bestände.
- Cumbil** — 51. — Río C. (Mündung bei 6° 36' S., 79° 15' W.): Nebenfluß des Río Chancay (II) oder R. Reque. BShw-Klima. — Kakteensteppen.
- El Tambo** — 30. — (5° 20' S., 79° 32' W.): kleine Siedlung in 2900 m Höhe auf der westlichen Andenseite (dicht unterhalb des Passes) am Weg von Canchaque nach Huancabamba. — Bergsteppen, kleine *Polylepis*-Wäldchen; Unterhalb El T. oligothermer Bergwald (vergl. auch: Tambo).
- Espinal** — 57. — (6° 49' S., 79° 12' W.): Hacienda und Dorf am Río Saña, in 350 m Höhe. BShw-Klima. — Kakteenpark und laubabwerfende Buschsteppen, dichtes Flußufergebüsch.
- Eten** — 49. — (6° 56' S., 79° 52' W.): Kleine Hafenstadt bei Chiclayo, südöstl. von Pimentel. BWhn-Klima. — Morro Eten: niedriger Berg südl. von E. mit dürrtigen Lomas.
- Faclo** — 62. — Cerro de F. (7° 17' S., 79° 30' W.): Lomas-Berg nördlich der Mündung des Río Jequetepeque (bei Pacasmayo), 528 m Höhe. BWhn-Klima. — Dürrtige Felsloma mit Säulenkakteen.
- Ferreñafe** — 46. — (6° 38' S., 79° 48' W.): Ort nördl. von Chiclayo, in 60 m Höhe. BShw-Klima. — Wüsten und Halbwüsten, Kulturland.

- Florida — 56. —: vergl. La Florida.
- Granadilla — 55. —: Verwaltungszentrum der Hda. Taulis (vergl. dort); in 1700 m Höhe. Cfi-Klima. — Mesothermer Regenwald, Kulturland.
- Guadalupe — 60. — (7° 15' S., 79° 29' W.): Ort nördlich von Pacasmayo. BWhn- bis BShw-Klima. — Kulturland.
- Huabual — 28. — (ca. 5° 21' S., 79° 39' W.): Kleine Siedlung bei Canchaque, in 650 m Höhe. Aw- bis Af-Klima. (Am-Klima). — Übergang von sommergrünem *Bombax*-Wald in makrothermen Regenwald, bei 650—750 m Höhe.
- Huacachina — bei 128. —: Lagune in der Wüste bei Ica. BWh-Klima. — Sandwüste, Brackwasserteich.
- Huachac — 127. — (13° 22' S., 75° 27' W.): Dorf im Bereich des Río Pisco bei Ticrapo. In etwa 2700 m Höhe; Bergsteppen, Kulturland.
- Huacho — 91. — (11° 07' S., 77° 36' W.): Küstenort und kleiner Hafen im Mündungsgebiet des Río Huaura. BWhn-Klima. — Kulturland, Wüsten.
- Huacraruco — 65. — (7° 19' S., 78° 26' W.): Hacienda im Bereich des Oberlaufes des Río Jequetepeque. Cfi- und Cwib-Klima. — Immergrüner oligothermer Regenwald, immergrüner oligothermer lichter Bergwald, in niederen Lagen mit Überganszönosen zum immergrünen mesothermen Regenwald (in etwa 2400 m Höhe), Bergsteppen, Kulturland (Weideland und Eucalyptuswald).
- Huallanca (auch Huayanca) — 74. — (8° 49' S., 77° 52' W.): Ort im Santa-Tal; Endstation der in Chimbote beginnenden Santa-Eisenbahn. — Kulturland, Berg-Halbwüsten.
- Huamba — 85. — (9° 58' S., 77° 51' W.): Hacienda am Río Huarney, in 530 m Höhe. BShw-Klima. — Kulturland; unterster Rand der Berghalbwüsten.
- Huaral — 94. — (11° 30' S., 77° 13' W.): Ort am Río Chancay (I), 11 km vom Meer entfernt. BWhn-Klima. — Kulturland, Wüsten.
- Huara's (auch Huaraz) — 82. — (9° 32' S., 77° 32' W.): Stadt am Río Santa, interandin zwischen Cordillera Blanca und Cordillera Negra in 3100 m Höhe gelegen. — Kulturland, Busch- und Grassteppen.
- Huarney — 84. — (10° 06' S., 78° 10' W.): Küstenort am gleichnamigen Fluß. BWhn-Klima. — Südl. von H.: große Bestände wurzelloser Tillandsien.
- Huayup — 86. — (9° 54' S., 77° 49' W.): Kleines Dorf am Río H., der ein Nebenfluß des Río Huarney ist. BShw-Klima. — Flußufergebüsch, dürrtige Kakteen-Steppe; weiter im Inneren: lichter sommergrüner Bergwald.
- Ica — 128. — (14° 05' S., 73° 44' W.): Stadt am Río Ica, in 450 m Höhe; Wüste von I.; an der Küste: Tablazo de I. BWh-Klima. — Große Sandwüsten, *Prosopis*-Bestände, Salzwüste mit Dattelpalmen-Hainen, *Distichlis*-Bestände („Kamelhockerform“). Unterbrechungsstelle des Humboldtstromes im Sektor von Pisco-Ica.
- Ijicucho — 69. —: Lichter oligothermer Bergwald im Bereich der Hda. Llaguén (vergl. dort).
- Illescas, Cerro — 34. bis 38. — (höchster Berg: 5° 57' S., 81° 03' W.): Isoliertes Gebirgsland westlich der Sechurawüste; bis 517 m hoch. Übergang von BWhn- in BShw-Klima; Nordgrenze des BWhn-Klimabereiches. Der Humboldtstrom setzt sich beim Cerro I. von der Küste ab und wird zur freien Meeresströmung. — Felsloma, Kakteenhalbwüste, *Prosopis*-Bestände, Grundwasser-Halbwüsten, marines Felsufer (zum Teil mit Kaltwasserfauna).
- Ilo — 150. — (17° 38' S., 71° 21' W.): Küstenort an der Mündung des Río Moquegua. Unterbrechungsstelle des Humboldtstromes im Raum von Ilo-Arica-Iquique. BWhn-Klima.
- Incahuasi — 135. — (15° 15' S., 73° 45' W.): Siedlung an der Westseite des Parinacochas-Sees, in 3200 m Höhe. — Punagrasland, felsige Berghänge mit gemischtem Bewuchs, Gebirgsbach.
- Islay, Punta — 147. — (17° 02' S., 72° 01' W.): Felsenkap zwischen Mollendo und Matarani. BWhn-Klima. — Felsufer des Meeres, Wüsten (zum Teil vulkanische Aschenwüste), weiter landeinwärts: Kakteenloma (hauptsächlich auf vulk. Asche).
- Jaupac, Quebrada — bei 84. —: Trockental südl. von Huarney.
- Jelí — bei 5. — (3° 29' S., 80° 22' W.): Kanal und Mündungsarm im Mangrovegebiet bei Puerto Pizarro.
- Jequetepeque — 62. — (7° 21' S., 79° 34' W.): Dorf im Mündungsgebiet des gleichnamigen Flusses.

- Lachay**, Lomas von — 93. — (11° 19' S., 77° 22' W.): Bekanntes Lomasgebiet nördl. von Chancay; Wetter- und Versuchsstation in 380 m Höhe. BWhn-Klima. — Parkloma, Weideloma, ausgedehnte Sandloma; angepflanztes Wäldchen, ständige Viehhaltung; beliebter Ausflugsort.
- La Florida** — 56. — (6° 53' S., 79° 06' W.): Dorf am Río Saña, in 1000 m Höhe. Untergrenze der mesothermen Zone; unterhalb von La F.: Aw- bis Af-Klima. — Kulturland; unten: laubabwerfender Wald und kleine Übergangsbestände in immergrünen makrothermen Regenwald; oberhalb: Übergang in mesothermen Regenwald.
- La Granadilla** — 55. —: vergl. Granadilla.
- Laguna Grande** — 123. —: Tiefe Meeresbucht südl. von Pisco. BWh- bis BWhn-Klima. Unterbrechungsstelle des Humboldtstromes.
- Lagunas** — 59. — (7° 05' S., 79° 44' W.): Kleine Siedlung an der Mündung des Río Saña. — *Distichlis*-Bestände, ausgedehnte marine Geröllstrände.
- Lagunillas** — 122. — (13° 55' S., 76° 18' W.): Meeresbucht südlich von Pisco. BWh- bis BWhn-Klima.
- La Leche** — bei 46. u. 43. —: vergl. Leche, Río de la.
- Lambayeque** — 45. — (6° 42' S., 79° 55' W.): Stadt 11 km nordwestl. von Chiclayo. Sandwüste.
- La Primavera** — 62. —: vergl. Primavera.
- La Viuda** — 100. — (ca. 11° 14' S., 76° 29' W.): Andenpaß im Hinterland von Lima (Straße von Canta nach Junín), 4655 m hoch. — Polsterpflanzen-Bestände, Höhengrasland, *Distichia*-Moore, Hochgebirgsseen; in größerer Höhe Gletscherlandschaft.
- Leche, Río de la** — bei 43. u. 46. —: Fluß nördlich des Río Chancay (II) oder Río Reque. Flußbett endet in der Wüste nordwestl. von Ferreñafe. — *Prosopis*-wald (große Bestände).
- Lechugal** — 3. — (3° 37' S., 80° 12' W.): Dorf am Río Zarumilla. Aw-Klima. — Sommergrüner Wald, zum Teil mit Kakteenpark gemischt.
- Lima** — 102. — (12° 03' S., 77° 02' W.): Landeshauptstadt; in der Mündungsebene des Río Rimac; Großstadt; Höhe: um 150 m (Bahnhof 153 m hoch). BWhn-Klima. — Kulturland, Wüsten; in der Nähe Lomas-Berge.
- Llaguén** — 69. — (ca. 7° 40' S., 78° 40' W.): Hacienda an einem Nebenfluß des Río Chicama; Hauptgebäude in 1700 m Höhe. BShw-, BSGkw- und Cwib-Klima. — Kakteen- und Buschsteppen; Übergangszönosen von Flußuferwald in mesothermen Regenwald; lichter immergrüner Bergwald bis Berg-Urwald der oligothermen Zone an einigen Stellen (Wälder von Cargaruay und Ijicucho) in 2400 bis ca. 2900 m Höhe.
- Llama** — 52. — (6° 31' S., 79° 08' W.): Dorf im Bereich des Oberlaufes des Río Chancay (II) oder Río Reque, in 2100 m Höhe. Kulturland, Bergsteppen; in der Nähe (bei Cascabamba) Reste immergrünen mesothermen Regen- und oligothermen Bergwaldes.
- Lobitos** — 14. — (4° 20' S., 81° 17' W.): Küstenstadt (Erdölproduktion). BWh-Klima. — Wüsten.
- Los Organos** — 13. —: vergl. Organos.
- Lomas** — 130. — (15° 34' S., 74° 51' W.): Kleiner Küstenort. BWhn-Klima. — Ausgedehnte Sandlomas in der Nähe; nahe der Nordgrenze des südl. Typus der Lomas.
- Lomas, Las** — 23. — (4° 40' S., 80° 16' W.): Dorf am Río Chilaco oder Chipillico, Nebenfluß des Río Chira. BShw-Klima. — Bergsteppen, Berghalbwüsten.
- Lunahuaná** — 117. — (12° 58' S., 76° 08' W.): Dorf im Cañete-Tal. BWh-Klima. — Schutt- und Steinwüsten; Flußufergebüsch.
- Lurín** — 112. — (12° 18' S., 76° 53' W.): Stadt nahe der Mündung des Río Lurín. BWhn-Klima. — Lomas von L.
- Magdalena** — 43. — (6° 26' S., 79° 38' W.): Siedlung am Río de la Leche. BShw-Klima. — Kakteensteppe, Savannen, *Prosopis*wald.
- Mala** — 115. — (12° 40' S., 76° 38' W.): Ort in der Mündungsebene des Río Mala. BWhn-Klima. — Kulturlandschaft, Flußmündung.
- Mallares** — 25. —: Hacienda und Dorf nördlich von Sullana. BShw-Klima. — Große Baumwollplantagen, *Prosopis*wald, Teiche mit *Typha*beständen.

- Malpelo**, Punta M. — 6. — (3° 30' S., 80° 31' W.): Kleine Fischersiedlung im Mündungsgebiet des Río Tumbes. BShw-Klima. — Sandstrand des Meeres, Flußmündung, Mangrovenvegetation (Südgrenze der Mangrovensümpfe an der amerikanischen Westküste).
- Máncora** — 12. — (4° 07' S., 81° 04' W.): Fischerdorf (durch Thun- und Schwertfischfang bedeutsam). BShw-Klima. — Halbwüste, Regen- und Grundwassersteppen.
- Manzanillo** — 127. — (13° 21' S., 75° 28' W.): Unbewohnte Örtlichkeit im Zuflußgebiet des Río Pisco, oberhalb von Huachac (vergl. dort), bei der sich ein kleiner, immergrüner oligothermer lichter Bergwald (*Eugenia*-Bestand) befindet. (Name des Wäldchens: „Lucmo-Lucmo“); ausgedehnte Bergsteppenlandschaft, Kulturland, Punagrasland.
- Maqui-Maqui** — 75. —: Quebrada bei Yánac (vergl. dort); Reste von lichthem Bergwald der oligothermen Zone.
- Matacaballo** — 32. — (5° 39' S., 80° 52' W.): Fischerdorf in der Secura-Bucht. BWh-Klima. — Sandwüste, Meeresdünen mit *Sesuvium*, mariner Sandstrand.
- Matapalo** — 4. — (3° 42' S., 80° 12' W.): Kleine Siedlung und Polizeiposten am Río Zarumilla, an der ekuatorianischen Grenze, in 80 m Höhe. Übergang von Aw- in Af-Klima (Am-Klima). — Teilweise immergrüner Wald auf ebenem Gelände.
- Matarani** — 147. — (17° 00' S., 72° 07' W.): Kleine Hafenstadt nordwestl. von Mollendo. BWhn-Klima. — Wüsten, Kakteen-Loma, marines Felsufer (in ruhiger Bucht).
- Matucana** — 108. — (11° 52' S., 76° 45' W.): Stadt am Río Rimac, in 2400 m Höhe. Berg-Grassteppen und *Pitcairnia*-Bestände.
- Mejía** — 149. — (17° 07' S., 71° 55' W.): Dorf und Badeort nordwestl. der Mündung des Río Tambo. BWhn-Klima. — Süßwasserteiche mit *Typha*-Beständen, ausgedehnte Sumpfwiesen, Lomasberge, mariner Sandstrand.
- Membrillar** — bei 69. —: Kleine Hacienda unterhalb von Hda. Llaguén. In etwa 1000 m Höhe und tiefer. BShw-Klima. — Kakteensteppe, laubabwerfende Buschsteppe.
- Mirador** — 61. — (7° 09' S., 79° 01' W.): Hacienda am Weg von Chepén nach Hda. Lives, Bereich des Río San Gregorio, BShw-Klima. — Bergsteppen; in 1000 m Höhe lichter laubabwerfender Bergwald.
- Mollendo** — 148. — (17° 02' S., 72° 01' W.): Hafenstadt. BWhn-Klima. — Wüsten, Lomas.
- Montera** — 35. — (5° 57' S., 81° 00' W.): Quebrada am Osthang des Cerro Illescas. BWh- mit Übergang zum BShw-Klima; Schutt- und Steinwüsten, dauernde Wasserstellen mit kleinen Brackwassertümpeln; auf der dem Cerro Illescas vorgelegerten Ebene: immergrüne grundwasserbedingte Busch- und Baum-Halbwüsten, Sand- und Lehmwüsten.
- Monteseo** — 56. — (6° 52' S., 79° 05' W.): Hacienda am Río Saña; Verwaltungsgeb. in 1150 m Höhe. Übergang von Aw- in Cfi-Klima (an der Grenze von makrothermer und mesothermer Zone). — Sommergrüner Bergwald mit Übergängen zu Xerophytenpark und zu immergrünem makrothermem Wald (nur sehr kleine Restbestände); große Kaffeeplantagen.
- Moquegua** — 151. — (17° 12' S., 70° 58' W.): Stadt am Río Moquegua, in 1400 m Höhe. — Wüste, Kulturland.
- Mórrope** — 44. — (6° 32' S., 80° 01' W.): Dorf am Südostrande der Securawüste im Bereich des Unterlaufes des Río de la Leche. — *Prosopis*-Wald; Kulturland.
- Morro Solar** — 102. — Niedriger Küstenberg bei Chorrillos, südlich von Lima; BWhn-Klima. — Bestände wurzelloser Tillandsien, dürftige Loma, marines Felsufer.
- Nazca** — 129. — (14° 50' S., 74° 57' W.): Stadt im Bereich des Río Grande, in 600 m Höhe. BWh-Klima (Südrand des Klimakeils von Pisco-Ica). — Wüsten.
- Negritos** — 16. — (4° 39' S., 81° 18' W.): Küstenstadt südlich von Talara (Erdölgewinnung). BWh-Klima. — Wüste.
- Ninabamba** — 53. — (6° 38' S., 78° 48' W.): Dorf im Bereich des Oberlaufes des Río Chancay (II) oder Río Reque. Guacharo-Höhlen (Grutas de N.), durch die ein Teil eines Nebenflusses des Río Chancay fließt. Höhle in etwa 1900 m Höhe, dabei kleine Reste mesothermen Regenwaldes. Kulturlandschaft, Bergsteppen.

- Ocoña — 138. — (16° 27' S., 73° 07' W.): Siedlung (Caleta O.) nahe der Mündung des Río Ocoña (wasserreichster Küstenfluß in Südperu). BWhn-Klima.
- Olmos — 42. — (6° 01' S., 79° 45' W.): Dorf östl. der Securawüste, in 150 m Höhe; Río Olmos (Trockenfluß, der in der Securawüste versiegt, wenn er Wasser führt). BShw-Klima (weiter östl.: Aw-Klima). — Grassteppe, Savannen, lichter *Prosopis*wald; an den Bergen stellenweise sommergrüner Bergwald.
- Organos, Los O. — 13. — (4° 10' S., 81° 08' W.): Ort bei Cabo Blanco, südwestl. von Máncora. BWh-Klima. — Wüsten.
- Oyotún — bei 57. — (6° 51' S., 79° 19' W.): Dorf am Río Saña. BShw-Klima. — Kakteensteppe
- Pabur — 27. — (5° 10' S., 80° 06' W.): große Hacienda 60 km ostwärts von Piura. BShw-Klima. — Kulturland (Viehzucht, Reisanbau), ausgedehnte *Prosopis*-Wälder (zum Teil mit sommergrünen Bäumen gemischt).
- Pacamayó — 63. — (7° 24' S., 79° 35' W.): Küstenstadt südl. der Mündung des Río Jequetepeque. BWhn-Klima. — Wüste, Grundwasser-Halbwüsten.
- Pacayachaca — 140. — (ca. 15° 53' S., 72° 35' W.): Hacienda im Einzugsgebiet des Río Majes, in 1400—1500 m Höhe. — Säulenkakteen-Bestände.
- Pachacamac — 112. — (Dorf auf: 12° 14' S., 76° 52' W.): Dorf und Ruinenstadt im Mündungsgebiet des Río Lurin. — Pachacamac-Inseln: Guano-Inseln vor der Lurin-Mündung. — Laguna de P.: Süßwasserteich mit *Typha*-Bestand und Sumpfwiesen bei den Ruinen von P.; BWhn-Klima. — Kulturland, Wüste, Lomas-Berge.
- Paita — 19. — (5° 05' S., 81° 07' W.): Hafenstadt in Nordperu. BWh- bis BShw-Klima. — Wüsten und Halbwüsten (vergl. Silla de P.).
- Palambra — 29. — (5° 24' S., 79° 38' W.): Dorf in 1200 m Höhe bei Canchaque. Cfi-Klima. — Kulturland (war früher mesothermer Wald); bekannter Sammelort.
- Palmito — 55. — Teil der Hda. Taulis; Haus in 2500 m Höhe. Cfi-Klima bis Cwib-Klima (untere Grenze der oligothermen Zone). — Mesothermer und oligothermer Regenwald; Weideland, Holzwirtschaft.
- Palo Santo — 10. — (3° 48' S., 80° 49' W.): Salzlagune südwestl. von Zorritos. BShw-Klima. — Xerophytenpark, mariner Sandstrand, Salzlagune.
- Pampa Blanca — 124. — (auf etwa 13° 35' S., 75° 31' W.): Örtlichkeit am Río Pisco oberhalb von Paraca, in 1600 bis 1700 m Höhe. Bergsteppen, besonders Säulenkakteenbestände.
- Pampa de Minas — 55. — (ca. 6° 50' S., 79° 02' W.): Hoch gelegener Teil der Hda. Taulis. Cwib- bis ETHiw-Klima. — Punagrasland (hier „Jalca“ genannt), Sumpfwiesen; Waldgrenze in 2900 bis 3000 m Höhe.
- Papayal — 3. — (3° 34' S., 80° 15' W.): Dorf im Bereich des Río Zarumilla in ca. 50 m Höhe. BShw- bis Aw-Klima. — Xerophytenpark bis sommergrüner Wald (Gelände eben).
- Paracas — 122. — (13° 50' S., 76° 16' W.): Station der Guano Gesellschaft und Hotel an der Paracas-Bucht bei Pisco. BWh-Klima („Paracas“: örtlicher, heftiger Staub- und Sandsturm). — Sand- und Salzwüsten, Salzlagune, marines Felsufer, Sand- und Schillstrände.
- Paramonga — 88. — (10° 40' S., 77° 50' W.): Hacienda im Mündungsgebiet des Río Fortaleza. BWhn-Klima. — Kulturland (Zuckerrohrplantagen).
- Pariacoto — 80. — (9° 33' S., 77° 53' W.): Dorf am Río Casma, in 1100 m Höhe. BShw-Klima. — Kakteen-Halbwüste bis Kakteensteppe, Flußufergebüsche.
- Parinacochas-See — 134. — (Seemitte etwa 15° 18' S., 73° 42' W.): Abflußloser See zwischen den Einzugsgebieten der zum Pazifik fließenden Ríos Yauca und Ocoña. See sehr flach; Wasser schwach salzig, erhebliche Schwankungen der Uferlinie; in 3200 m Höhe. ETHiw- und BSGkw-Klima. — Schlammufer, Grasland, Bergsteppen; zwischen See und Küste: Tolaheide, sommergrüne Krautsteppe, Kakteensteppe.
- Pariñas, Punta — 16. — (4° 40' S., 81° 20' W.): Westkap von Südamerika. BWh-Klima. — Wüste, mariner Sandstrand und Felsufer.
- Pasamayo — 94. bis 95. — (11° 38' S., 77° 12' W.): Lomasberg mit zum Meer abfallendem hohen Sandhang südl. der Mündungsebene des Río Chancay (I); bis 900 m hoch. BWhn-Klima. — Sand- und Flechtenloma (ausgedehnte Gebiete).
- Pescadores-Inseln — bei 95. — (11° 47' S., 77° 16' W.): Guanoinseln vor Ancón.

- Pimentel** — 48. — ($6^{\circ} 50' S.$, $79^{\circ} 57' W.$): Hafenort bei Chiclayo. BWhn-Klima. — Sandwüste, *Distichlis*-Bestände, Halophyten-Bestände.
- Pisco** — 121. — ($13^{\circ} 45' S.$, $76^{\circ} 14' W.$): Stadt an der Mündung des Río Pisco. BWh-Klima. Unterbrechungsstelle des Humboldtstromes; Klimakeil von Pisco-Ica. — Sand- und Salzwüsten, Dattelpalmen-Bestände.
- Piura** — 26. — ($5^{\circ} 12' S.$, $80^{\circ} 38' W.$): Stadt am Río Piura, 55 km vom Meer (Paita) entfernt; in 60 m Höhe. BShw-Klima. — Sandhalbwüste, *Prosopis*wald. — Große Halophyten-Bestände im Mündungsgebiet des Río Piura.
- Porculla-Paß** — 41. — (ca. $6^{\circ} 10' S.$, $79^{\circ} 30' W.$): Niedrigster Andenpaß zwischen Ekuador und Mittelchile, 2150 m hoch (nach Schild am Paß: 2144 m). (RAIMONDI, 1902, betont allerdings, daß der niedrigste Paß über die Westkordillere Perus der von Huarmaca sei, den er als 2180 m hoch angibt, und der etwa 30 km nördl. vom Porculla-Paß liegt.) — An der Westseite: immergrüne Buschsteppen und kleine Bestände mesothermen Regenwaldes. (Nach STRIGLICH, 1922, befindet sich im NW des Passes ein großer unberührter Wald). Die Ostseite ist sehr trocken: Buschsteppe bis Halbwüste.
- Primavera**, Hacienda La P. — 62. — ($7^{\circ} 21' S.$, $79^{\circ} 35' W.$): Kleine Hacienda im Mündungsgebiet des Río Jequetepeque. BWhn-Klima. — *Distichlis*-Bestände, Halophytenbestände, Flußuferwald, Flußmündung, marine Geröll- und Sandstrände.
- Pucusana** — 114. — ($12^{\circ} 28' S.$, $76^{\circ} 48' W.$): Fischerdorf und Badeort 70 km südostwärts von Lima. BWhn-Klima. — Wüsten, Halophytenbestände, ruhige Meeresbucht mit Sandstränden und Felsufer.
- Puente Mundaca** — bei 56. —: Brücke über den Río Saña unterhalb von La Florida. Aw-Klima. — Sommergrüne Buschsteppe, laubabwerfender makrothermer Wald (Restbestände).
- Puente Piedras** — bei 96. —: Dorf in der Mündungsebene des Río Chillón, 12 km nördl. von Lima. Lomas von P. P. (oder: Las Lomas). BWhn-Klima. — Wüsten, Kulturlandschaft, Lomas.
- Puente Trapiche** — 97. — ($11^{\circ} 44' S.$, $76^{\circ} 58' W.$): Brücke über den Río Chillón, nördl. von Lima. BWhn-Klima. — Wüsten, Bestände wurzelloser Tillandsien; weiter landeinwärts: Kakteenbestände.
- Puerto Casma** — 77. — ($9^{\circ} 28' S.$, $78^{\circ} 24' W.$): Kleines Dorf an der Mündung des Río Casma, 10 km von Casma entfernt. BWhn- bis BWh-Klima. — *Prosopis*-Bestände und große Flußufergebüsche, Halophytenbestände, *Distichlis*-Bestände, Salzlagen, Meeresdünen, mariner Sandstrand, Flußmündung.
- Puerto Chala** — 132. —: vergl. Chala.
- Puerto Pizarro** — 5. — ($3^{\circ} 30' S.$, $80^{\circ} 24' W.$): Fischerdorf nordostwärts von Tumbes. BShw-Klima. — Mangrovevegetation, Strandtümpel, Xerophytenpark, mariner Sandstrand.
- Punta Aguja** — 34. — ($5^{\circ} 48' S.$, $81^{\circ} 07' W.$): Nordkap der Illescas-Halbinsel. BWh-Klima. — Wüsten, marines Felsufer.
- Punta Negra** — 37. — ($6^{\circ} 06' S.$, $81^{\circ} 09' W.$): südlichstes Felsenkap der Illescas-Halbinsel. BWhn-Klima. — Wüsten, marines Felsufer, Lomas-Berge im Hinterland.
- Punta Pariñas** — 16. —: vergl. Pariñas.
- Punta Sal** — 11. — ($4^{\circ} 00' S.$, $80^{\circ} 59' W.$): Kleine Fischereisiedlung, BShw-Klima. — Halbwüste, Salzlagen, mariner Sandstrand, Strandfelsen.
- Punta Tur** — 36. — ($6^{\circ} 00' S.$, $81^{\circ} 10' W.$): Felsenkap der Illescas-Halbinsel. Übergang von BWhn- in BWh-Klima. — Sandwüste, halbwüstenhafte Trockentäler, Brackwasserquelle mit Zwerg-Sumpfwiesen, Kakteen- und Strauch-Steppe.
- Quilca** — 98. — ($11^{\circ} 31' S.$, $77^{\circ} 00' W.$): Hacienda und kleine Siedlung an einem Nebenbach des Río Chancay (I). — Wüste, Halbwüste, dürftige Kakteenbestände, *Prosopis*wald.
- Ramazón** — 37. bis 38. —: Flaches Küstenglände an der SW-Seite des Cerro Illescas, südöstlich von Punta Negra. BWhn-Klima; Sandwüste, Sandlomas, Trockenflußmündungen, Grundwasser-Halbwüste.
- Reque**, Río — oder Río Chancay (II) — 49. —: Küstenfluß, der südl. von Chiclayo mündet. Mündung bei Monsefú und Eten auf $6^{\circ} 56' S.$, $79^{\circ} 53' W.$

- Reventazón** — 38. — (6° 09' S., 80° 59' W.): Unbewohnte Örtlichkeit am Südrand des Cerro Illescas (Ruinen einer Schwefelfabrik, früher Endstation einer Eisenbahn); BWhn-Klima; Sandwüste, Sandlomas, lichte *Prosopis*-Bestände, Grundwasserhalbwüste.
- Rochanga** — 142. — (ca. 15° 43' S., 72° 45' W.): *Polylepis*-wald in 4000 m Höhe am Weg von Chuquibamba nach Pampacolca. ETHiw-Klima. — Lichter *Polylepis*-wald auf felsigem Grund, Punagrasland, Polsterpflanzenbestände.
- Salaverry** — bei 70. — (8° 13' S., 78° 59' W.): Hafenort südl. von Trujillo. BWhn-Klima. — *Distichlis*-Bestände.
- Salinas** — 92. — (11° 18' S., 77° 35' W.): Große Wüstenebene mit Salzlagenen, südl. von Huacho (Salz- und Gipsgewinnung, Badebetrieb). BWhn- bis BWh-Klima. — Salzlagenen, Salzwüsten.
- Saña** — 58. — (6° 56' S., 79° 35' W.): Stadt im Bereich des Unterlaufes des Río Saña. BWhn- bis BShw-Klima. — Kulturlandschaft.
- San Bartolo** — 113. — (12° 23' S., 76° 47' W.): Badeort südostwärts von Lima. BWhn-Klima. — Trockenfluß, Bestände wurzelloser Tillandsien, Lomas-Berge.
- San Bartolomé** — 105. — (11° 53' S., 76° 33' W.): Dorf und Bahnstation in 1500 m Höhe am Río San Bartolomé, Nebenfluß des Rímac. — Kakteenhalbwüste, sommergrüne Grassteppe, Kakteen-Bergsteppen, Flußufergebüsch, Obstgärten.
- San Cristóbal** — 102. — Berg am Nordrande von Lima, etwa 400 m hoch. BWhn-Klima. — Felsloma (wird nicht jedes Jahr grün).
- San Damián** — 87. — (9° 53' S., 77° 47' W.): Hacienda am Río Huayup, Nebenfluß des Río Huarmey, in der Cordillera Negra; Hauptgebäude in 1530 m Höhe. Übergänge von BShw- in BSGkw- und (in größerer Höhe) ETHiw-Klima. — Bergsteppen, Flußuferwald, Kulturland; um 1900 m Höhe: geringe Restbestände mesothermen Waldes (in den Bachschluchten); darüber: sommergrüne und immergrüne Buschsteppen und lichter immergrüner Wald der oligothermen Zone.
- San Gregorio** — 61. — (Dorf bei: 7° 04' S., 79° 06' W.): Dorf nordwestl. von Hda. Lives (nahe dem Weg von Chepén nach San Miguel); Río San G.: kleiner Küstenfluß zwischen den Ríos Jequetepeque und Saña, der das Meer nicht erreicht. BShw- bis Aw-Klima. — Bergsteppen und laubabwerfender Wald.
- San Lorenzo-Insel** — 101. — Der Hafencity Callao vorgelagerte Insel; bis 372 m hoch. BWhn-Klima. — Wüste, Guanofelder, Bestände wurzelloser Tillandsien, schwache Lomas.
- San Mateo** — 109. — (11° 46' S., 76° 19' W.): Stadt am Río Rímac, in 3220 m Höhe, (nach RAIMONDI: 3128,3 m), über 100 km von Lima entfernt. — Untergrenze der Lupinen-Bestände.
- Santa, Río** — 72. — (Mündung auf: 8° 58' S., 78° 39' W.): Langer und wasserreicher Küstenfluß; entspringt im Lago Colcacocha; trennt, ca. 180 km der Küste parallel fließend, die Cordillera Blanca von der C. Negra; Mündung nördl. von Chimbote. Das Santa-Tal wird meistens als „interandin“ bezeichnet.
- Santa Ana** — bei 26. — (4° 56' S., 80° 03' W.): Hacienda im Bereich des Piura-Flusses. BShw-Klima. — Busch- und Baum-Halbwüsten, *Prosopis*-Steppe, *Prosopis*-Wald.
- Santa-Eulalia** — 103. — (11° 51' S., 76° 40' W.): Dorf an der Mündung des Río Santa Eulalia in den Rímac. — Untergrenze der Kakteenhalbwüste.
- Santa Rosa** — bei 54. —: Montaña de Santa R.: Waldgelände zwischen Chugur und Ninabamba (vergl. dort). — Immergrüner oligothermer Bergwald mit Übergängen zum mesothermen Regenwald (Untersuchungen in 2500 bis 2700 m Höhe).
- Sechura** — 31. — (5° 38' S., 80° 52' W.): Stadt im Mündungsbereich des Piura-Flusses. Sechura-Wüste: größte peruanische Sandwüste. Sechura-Bucht: große Meeresbucht. BWh- bis BShw-Klima. — Sand und Salzwüsten, *Prosopis*-Bestände, Kulturland.
- Silla de Paita** — 20. — (Höchster Berg: 5° 11' S., 81° 09' W.): Bergland südl. von Paita, bis 390 m hoch. BWhn- bis BShw-Klima. — Nördlichster Lomasberg; Vegetation vielleicht auch durch Sommerregen beeinflusst; Halbwüsten, Wüste.
- Sullana** — 25. — (4° 53' S., 80° 42' W.): Stadt am Río Chira, in 87 m Höhe. BShw-Klima. — Sand-Halbwüsten, Kulturland. Flußufer.
- Sunchubamba** — 68. — (7° 29' S., 78° 23' W.): Hacienda im Bereich des Oberlaufes des Río Chicama, etwa 2500 bis 3000 m Höhe; BSGkw- und Cwib-Klima;

- Immergrüner oligothermer Bergwald, Bergsteppen, Kulturland (vor allem Eukalyptuswald); weiter talabwärts (in etwa 2150—2300 m Höhe) laubabwerfende Buschsteppen und kleine Bestände lichten regenzeitgrünen Waldes.
- Supe** — 90. — (10° 48' S., 77° 45' W.): Ortschaft und Hafen (Puerto Supe) an der Mündung des Río Supe. BWhn-Klima. — Wüsten, *Distichlis*-Bestände, Süßwasserteich mit *Typha*-Bestand.
- Surco** — 107. — (11° 53' S., 76° 29' W.): Dorf am Río Rímac, in 2050 m Höhe. — Berg-Grassteppe, Kakteensteppe, sommergrüne Buschsteppe; in größerer Höhe: lichter Bergwald der oligothermen Zone.
- Suro** — 68. — Ein noch relativ natürlicher Bestand immergrünen oligothermen Bergwaldes bei Sunchubamba (vergl. dort).
- Suyo** — 22. — (4° 32' S., 80° 01' W.): Dorf nördlich des Río Quiróz, Nebenfluß des Río Chira, in 400 m Höhe. Aw-Klima. — Sommergrüne Buschsteppe, sommergrüner Wald, auf den benachbarten Hügeln: Übergangszönosen zu immergrünem makrothermen Regenwald.
- Tacna** — 152. — (18° 00' S., 70° 14' W.): Küstenstadt nahe der chilenischen Grenze, 40 km vom Meer entfernt, in 570 m Höhe. BWhn- bis BWh-Klima. — Wüsten, Trockentäler, in der weiteren Umgebung: Lomas.
- Talara** — 15. — (4° 35' S., 81° 17' W.): Hafenstadt und Zentrum der Erdölgewinnung in Nordperu. BWh- bis BWhn-Klima. — Wüsten und Halbwüsten.
- Tambo** — 67. — (7° 35' S., 78° 42' W.): Teilhacienda von Casa Grande; in 1000 m Höhe. BShw- und (in größerer Höhe) BSGkw-Klima. — Säulenkakteenbestände (bis 1500 m Höhe), sommergrüne Bergsteppen.
- Tambo** — 30. —: vergl. El Tambo.
- Taulis** — 55. — (Verwaltungszentrum La Granadilla auf: 6° 50' S., 79° 10' W.): Waldhacienda im Bereich des Oberlaufes des Río Saña; 1650 bis über 3000 m Höhe. Cfi-, Cwib- und ETHiw-Klima. — Bis 2400 m mesothermer Regenwald (Berg-Urwald), von 2400 bis 3000 m oligothermer Bergwald, darüber Punagrasland oder „Jalca“. Kulturland (Weideland, Holzwirtschaft) nimmt bereits große Flächen ein.
- Tembladera** — 64. — (7° 15' S., 79° 08' W.): Dorf am Río Jequetepeque (Mittellauf), in 500 m Höhe. BShw-Klima. — Kakteensteppe, Bergsteppen; weiter im Inneren: lichter sommergrüner Bergwald.
- Ticlio-Paß** — 110. — (11° 38' S., 76° 12' W.): Andenpaß (auch Ticlio-P.) der Eisenbahn und Chaussee von Lima nach Oroya, in 4758 bzw. 4843 m Höhe. ETHiw- bis EFHi-Klima. — Polsterpflanzenbestände, *Distichiamoore*, Punagrasland, Hochgebirgsseen; in größerer Höhe Gletscher und Hochgebirgswüsten.
- Ticrapo** — 125. — (13° 22' S., 75° 25' W.): Dorf am Río Pisco in 2000 bis 2150 m Höhe. Kulturlandschaft, Bergsteppen, Lebensstätten des Flußufers.
- Torococha** — bei 100. —: Hochgebirgssee bei La Viuda (an der Straße Lima-Canta-Cerro de Pasco), einer der Quellseen des Río Chillón; in etwa 4200 m Höhe. ETHiw- bis EFHi-Klima. Polsterpflanzen - Bestände, *Distichiamoore*, Punagrasland.
- Tortuga** — 76. — (9° 22' S., 78° 25' W.): Kleine Fischersiedlung zwischen Casma und Chimbote. — Tortuga-Bucht, Tortuga-Insel. — BWhn- bis BWh-Klima. — Wüsten, mariner Geröllstrand und Felsufer.
- Tortuga, La** — 21. — (5° 16' S., 81° 08' W.): Fischerdorf südl. von Paita. BWhn- bis BWh-Klima. — Mariner Geröllstrand, Felsufer; in der Nähe (Silla de Paita): Lomasberge, die vielleicht von Sommerregen beeinflusst sind.
- Trapiche** — 97. —: vergl. Puente T.
- Trujillo** — 70. — (8° 07' S., 79° 02' W.): Stadt in der Mündungsebene des Río Moche. BWhn-Klima. — Kulturland, Wüsten, Lomasberge.
- Tumbes** — 7. — (3° 34' S., 80° 28' W.): Stadt nahe der Mündung des Río Tumbes (alte Schreibweise: Túmbez). Fluß sehr wasserreich, führt ständig Wasser, ist bis über die Stadt T. hinaus mit Booten befahrbar. Übergang von BShw- in Aw-Klima. — Kakteen- und sommergrüne Buschsteppen, Kulturland; landeinwärts: sommergrüner *Bombax*wald; an der Mündung des Río T.: großes Mangrovengebiet.
- Udima** — 55. —: Nachbarhacienda von Taulis (vergl. dort). — Große Bestände mesothermen und oligothermen Regenwaldes (bisher wenig durch menschlichen Einfluß verändert).

- Urcón — bei 75. — (8° 35' S., 77° 47' W.): Hacienda am Nordrande der Cordillera Blanca, bei Yánac. BSGkw-Klima. — Immergrüne Bergsteppen, Punagrasland.
- Ventanilla, La — 96. —: Kleine Hacienda nahe am Meer zwischen Lima und Ancón. BWhn-Klima. — Wüsten, dürftige Lomas, meeresnahe Salzlagenen, *Distichlis*-Bestände, Halophyten-Bestände, mariner Sandstrand, Felsufer.
- Villa — bei 102. —: Hacienda südl. von Chorrillos bei Lima. Laguna de Villa: großes verlandendes Süßwasserteichgebiet. BWhn-Klima. — *Typha*- und *Cladium*-Bestände. *Eichhornia*- und *Pistiazö*nos, *Distichlis*-Bestände mariner Sandstrand (Playa de Conchán), Kulturlandschaft.
- Virrilá — 33. — (Mündung bei: 5° 47' S., 80° 53' W.): Meeresarm, der durch den Ebbe- und Flutstrom offengehalten wird, in der Bucht von Sechura, ostwärts von Bayóvar (am Cerro Illescas). BWh-Klima. — Wüsten, Halophytenbestände.
- Virú — 71. — (8° 25' S., 78° 45' W.): Dorf im Mündungsgebiet des Río Virú. BWhn-Klima. — Kulturlandschaft, Wüsten.
- Vitor — 146. — (16° 26' S., 71° 50' W.): Ort am Río Vitor, Nebenfluß des Río Sihuas. — Wüsten, Flußufergebüsche.
- Yánac — 75. — (8° 37' S., 77° 52' W.): Dorf in 3100 m Höhe am Nordende der Cordillera Blanca, an einem Nebenfluß des Río Santa. BSGkw- bis Cwib- und ETHiw-Klima. — Sommergrüne und immergrüne Bergsteppen; in einigen kleinen Seitentälern Reste von immergrünem lichtigem Bergwald der oligothermen Zone (Quebradas Maqui-Maqui in 3000 m und Huichiacoj in 3000 bis 3300 m Höhe); in größeren Höhen *Polylepis*-Wälder.
- Yaután — 79. — (9° 30' S., 78° 00' W.): Dorf am Río Yaután, Nebenfluß des Río Casma, in 700 m Höhe. BWh- bis BShw-Klima. — Wüsten, Halbwüsten, Flußuferwälder.
- Yura — 144. — (16° 13' S., 71° 42' W.): kleines Dorf am gleichnamigen Bach (Nebenfluß des Río Vitor) bei Arequipa. Bergsteppen.
- Zaña — 58. —: vergl. Saña.
- Zárate — 106. — (ca. 11° 54' S., 76° 29' W.): Immergrüner, oligothermer lichter Bergwald am Río San Bartolomé, Nebenfluß des Río Rímac, in 2500 m bis 3200 m Höhe. Cwib-Klima (benachbart von Z.: BSGkw-, oberhalb: ETHiw-Klima). — Außer dem Wald: sommergrüne und immergrüne Bergsteppen, Punagrasland, Fluß- und Bachbetten.
- Zarumilla — 2. — (3° 30' S., 80° 17' W.): Grenzdorf am Río Zarumilla. Fluß führt wenig Wasser, ist auf großer Strecke Grenze zwischen Peru und Ekuador. BShw-Klima. — Xerophytenpark, Halbwüste; weiter flußaufwärts (unter Aw-Klima): sommergrüne Buschsteppen und Wälder.
- Zorritos — 8. — (3° 41' S., 80° 40' W.): Küstenort in Nordperu (Erdölgewinnung). BShw-Klima. — Halbwüsten, regenzeitgrüne Steppen, Xerophytenpark, mariner Sandstrand.

III. ÜBER DIE ABIOTISCHEN BEDINGUNGEN AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN

1. Geographische Vorbemerkungen

Das in dieser Arbeit ökogeographisch analysierte Gebiet ist der zu Peru gehörende Teil des Zuflußgebietes zum Pazifischen Ozean. Dieses Untersuchungsgebiet, die Westabdachung der 'peruanischen Anden¹⁾ einschließlich der vorgelagerten flachen Küstenteile, erscheint auf der Landkarte von Südamerika (vergl. die Nebenkarte in Abb. 1) nur als ein schmaler ungefähr von SO nach NW verlaufender Küstenstreifen. Es erstreckt sich in einer Länge von rund 1950 km (Luftlinie) bei über 2400 km Küstenlänge über 15 Breitengrade von 3° 24' S. (Capón) bis 18° 21' S. (chilenische Grenze) und über fast 12 Längengrade. Sein westlichster Punkt ist Punta Pariñas, das Westkap Südamerikas, auf 81° 20' W., sein östlichster Punkt liegt beim Vulkan Tacora auf 69° 40' W. Nahe bei seiner Südgrenze, in der Bucht von Arica liegt ferner bei etwa 70° W. der östlichste Punkt des Pazifischen Ozeans überhaupt. Die Breite des Untersuchungsgebietes schwankt zwischen 80 und 230 km, die von ihm eingenommene Fläche beträgt ziemlich genau 300 000 km², das sind rund 24 % der Gesamtfläche Perus, für die 1 250 000 km² angegeben wird.

Die geographische Erforschung der Westseite der peruanischen Anden beginnt mit Alexander v. HUMBOLDT, der, von Loja (Ecuador) kommend, im Jahre 1802 über Ayabaca und Trujillo auf dem Landwege nach Lima reiste. Zusammenfassende geographische Darstellungen, aus denen weitere Einzelheiten über das Untersuchungsgebiet entnommen werden können, findet man bei PAZ SOLDAN (1862), RAIMONDI (1874—1902, 1929 und 1942—48), MIDDENDORF (1893—95), SIEVERS (1913) und TROLL (1932), unter besonderer Berücksichtigung der Geologie ferner bei STEINMANN (1929). WEBERBAUER (1911 und 1945) schildert das Gebiet vom Standpunkt des Pflanzengeographen aus und veröffentlicht auch eine Phytogeographische Karte der peruanischen Anden (1923). Den Humboldtstrom und das peruanische Litoralgebiet behandelt schließlich SCHWEIGER (1947) zusammenfassend²⁾.

2. Orographische Übersicht

Da der Mittelteil des Untersuchungsgebietes die Besonderheiten der Westseite der peruanischen Anden in besonders klarer Form zeigt, wird hier seine Behandlung an den Anfang der Betrachtungen gestellt. Obwohl

¹⁾ Die peruanischen Anden, auch als Peruanden bezeichnet, bilden nach GERTH (1955) zusammen mit den argentinisch-chilenischen Anden die Zentralanden, die von den südlichen Antarktanden und den nördlich anschließenden Karibianden zu unterscheiden sind.

²⁾ Anmerkung bei der Korrektur: SCHWEIGER, E. (1959): Die Westküste Südamerikas im Bereich des Peru-Stroms. — 513 pp., 42 Abb.; Heidelberg u. München, konnte in der vorliegenden Arbeit nicht mehr berücksichtigt werden.

der Nordteil ebenso wie auch der Süden des gesamten Gebietes seine eigenen charakteristischen Merkmale besitzt, sind doch beide nur als in besonderer Weise abgewandelte Teilgebiete des Ganzen aufzufassen.

Das mittlere Westperu zwischen dem 7. und 14. Grad südl. Br. (Chiclayo bis Pisco) zeichnet sich durch seinen im großen gesehen sehr geradlinigen nach NNW (genauer: N 30° W) gerichteten Küstenverlauf aus. Die kontinentale Wasserscheide verläuft hier der Küstenlinie weitgehend parallel in einem durchschnittlichen Abstand von rund 100 km Entfernung. Nirgends liegt sie tiefer als 3800 m und zwar sinkt sie nur ganz nahe der Nordgrenze des Mittelsektors unter 4000 m; die meisten Pässe befinden sich sogar in über 4500 m Höhe. Wie schon RAIMONDI (1902) S. 9—11 betont, liegt südlich von 7° 45' S. (Otuzco-Huamachuco) kein Paß über die Westanden im peruanischen bis mittelchilenischen Raume tiefer als 4000 m, weiter nördlich dagegen keiner höher als 4000 m. Von den 41 peruanischen Pässen über die Westkordillere (einschließlich der Cordillera Negra), die RAIMONDI anführt, liegen 27 südlich von Huamachuco und zwar in Höhen zwischen 4066 und 5075 m. Der niedrigste der 19 Pässe, die sich zwischen der peruanischen Südgrenze und Yungay (9° 10' S.) befinden, ist der beim Vulkan Yucamani in der Cordillera Candarave auf 4439 m. Die Höhe der Pässe bedingt es, daß die tropische, subtropische und temperierte Zone im Sinne CHAPMANS (1917 und 1926) bzw. die Zonen der Tierra caliente, Tierra templada und Tierra fría im Sinne TROLLS (1959) der West- und Ostseite der Anden hier ebenso wie überall weiter im Süden bis weit nach Chile hinein vollständig voneinander geschieden sind.

Für das Verständnis der Gebirgsstruktur Perus sind die Gebirgsknoten von Vilcanota, Cerro de Pasco und Loja von großer Bedeutung. Alle drei liegen zwar in den mehr östlichen Andenteilen außerhalb des Untersuchungsgebietes, bestimmen aber dennoch seinen Gebirgscharakter bis zu einem gewissen Grade. Im Cerro de Pasco-Gebiet beginnen (um 10,5° S.) bedeutende der Küste parallele Gebirgszüge. Nach der nördlichen Seite sind es drei große Kettengebirge: die Cordillera Oriental, die C. Central und die C. Huayhuash, die in die C. Blanca übergeht und denen noch als vierte die kleinere C. Negra angeschlossen werden kann. In südöstlicher Richtung verlaufen dagegen nur zwei Hauptketten, als West- und Ostkordilleren bezeichnet, die sich auf 16,5° S. im Gebirgsknoten von Vilcanota (oder Knoten von Cuzco) wieder vereinigen. Vielfach wird als Westkordillere die Gesamtheit der peruanischen Westanden bezeichnet, eine Auffassung, die aus praktischen Erwägungen heraus auch in diese Arbeit übernommen wurde. Die vom Knoten von Cerro de Pasco ausstrahlenden Gebirgsketten sind durch größere Flüsse voneinander getrennt: nach Norden fließen Huallaga, Marañón und Santa und nach SO der Mantaro. Sie fließen mit Ausnahme des Santa zum Amazonasbecken, also zur atlantischen Seite. Der Río Santa nimmt dadurch eine Sonderstellung unter den Flüssen der peruanischen Küste ein, daß er abweichend von allen anderen Küstenflüssen zunächst 180 km weit der Küste parallel fließt (die Schwarze und die Weiße Kordillere trennend) und erst bei Chimbote nach Westen zum Meere durchbricht. Ebenso wie der Gebirgsknoten von Cerro de Pasco im Hinterlande liegt, so liegen auch die Knoten von Vilcanota und von Loja im Hinterlande des südlichen bzw. des nördlichen Westperus, und zwar beide dort, wo sich

die bei Cerro de Pasco ausstrahlenden Gebirgszüge wieder vereinigen (Abb. 2).

Die Cordillera Blanca oder Weiße Kordillere, das am stärksten vergletscherte tropische Hochgebirge der Erde, erreicht im Huascaran, dem höchsten Berg Perus, eine Höhe von 6768 m (nach KINZL 1942 und 1943). Der Huascaran ist gleichzeitig der höchste Berg der inneren Tropenzone der Erde überhaupt. Im Bereich der Cordillera Blanca (im Santa-Tal) ist ferner nach KINZL (1943) ein ungewöhnlich großer Höhenanstieg des Geländes auf relativ kurze Entfernung zu beobachten, indem dort auf nur 15 km Horizontalentfernung ein Höhenunterschied von 4000 m und an einer Stelle sogar auf 20 km Entfernung von 5000 m vorkommt. Nach Süden zu geht die Cordillera Blanca in die ebenfalls stark vergletscherte Cordillera Huayhuash über. Beide Cordilleren wurden besonders von KINZL erforscht und kartographiert. Eigenartig ist hier die Lage der höchsten Gipfel, von denen die meisten nicht im Zuge der Wasserscheide liegen, sondern nach Westen „vorgeschoben“ sind (KINZL, 1941).

Die unmittelbar unter dem Einfluß des Eises stehenden Teile des Gebirges in über 5000 m Höhe zeichnen sich durch die Steilheit und die charakteristische zerrissene Form der Berge aus. Das darunter liegende an Gletscherseen meist reiche Gebiet der Polsterpflanzenzönosen und erst recht der Bereich des Höhengraslandes (Punagrasland) unterscheiden sich davon in sehr auffälliger Weise durch die Flachheit und die meistens sanfte Rundung der Berge.

Große Teile des Punahochlandes wie z. B. die Umgebung des Junin-Sees oder des Lago Conococha zeigen sogar einen ausgesprochenen Flachlandcharakter, ganz ähnlich wie große Gebiete um den Titicacasee. Solche hochandinen Flachländer liegen allerdings in Mittelperu nicht in nennenswertem Umfange im Untersuchungsgebiet sondern hauptsächlich interandin zwischen der westlichen und der östlichen Andenkette. Am Westhang des Gebirges unterhalb der Puna, wo die Flüsse eine stärkere Abtragungswirkung ausüben, ist das Gelände außerordentlich steil und stark zerklüftet. Weiter küstenwärts unter dem Einfluß des Steppen- und Wüstenklimas herrschen regelmäßiger geformte und auch nicht so steile Berghänge vor. Die mittelperuanische Küste zeichnet sich durch große von den Flüssen aufgeschotterte Ebenen und durch zugeschwemmte Meeresbuchten sowie auf weite Strecken durch die sanft gerundeten Lomashügel aus. Felsufer, Geröllstrände und Sandstrände sind hier neben den Flußmündungsgebieten die einzigen Formen des Meeresufers. Nur in Mittelperu sind der Küste Guanoinseln vorgelagert, falls man die Lobos-Inseln nicht zu Nordperu rechnen will.

Im Südteil des Untersuchungsgebietes verläuft die Hauptrichtung der Küste von SO nach NW (genauer: N 51° W). Sie bildet somit mit der Küste Mittelperus einen Winkel von etwa 20°. Die Knickstelle befindet sich am 14. Breitengrad im Bereich von Pisco. Die Küstenlinie ist von Pisco bis Atico der Gebirgsachse parallel, von Atico bis zur chilenischen Grenze bilden beide dagegen einen kleinen Winkel. Die Anden sind in Südperu viel breiter als in Mittelperu; ihre größte Breite erreichen sie noch weiter südlich in Bolivien. Die südperuanischen Kettengebirge besitzen im allgemeinen keine so beträchtlichen Gipfelhöhen wie die mittelperuanischen, obwohl auch hier

die Pässe nicht niedriger liegen. Typisch für den zur pazifischen Seite entwässernden Teil Südperus ist seine erhebliche Breite. Wie bereits WEBERBAUER (1912) betont, zeichnen sich die südwestperuanischen Anden nämlich dadurch aus, daß sie den Charakter einer riesigen Hochebene haben. Diese Hochebene bedingt es, daß dort stellenweise überhaupt kein richtiger Gebirgskamm mit deutlich hervortretender Wasserscheide vorhanden ist. In die Hochebene, die zur Küste langsam bis auf 1000 m und weniger abfällt, haben sich die Flüsse örtlich tief eingeschnitten. Im Ocoña-Tal z. B. liegt nach WEBERBAUER (1912) der Talboden stellenweise bis zu 3000 m unter dem oberen Talrand. Die Ebene wird überragt von einer Reihe von Vulkanbergen. Die bekanntesten dieser „aufgesetzten“ Vulkane sind: Misti, Chachani, Coropuna, Ampato, Ubinas, Solimana, Sarasara, Tutupaca, Yucamani und Tacora. Das Untersuchungsgebiet erreicht seine größte Breite im Bereich der Gabelung der kontinentalen Wasserscheide ($15\frac{1}{4}^{\circ}$ S., 71° W.), wo sich zwischen die Zuflußgebiete zum Pazifischen und Atlantischen Ozean das abflußlose Einzugsgebiet zum Titicaca- und Pooposee einschiebt. Ein weiteres kleines abflußloses Gebiet ist das ganz innerhalb des Untersuchungsgebietes liegende Einzugsgebiet zum Parinacochas-See.

Die Hochgebirgslandschaft Südperus ist also von der mittelperuanischen recht verschieden und der westliche Andenabhang ist im Süden nicht nur weniger steil, sondern auch noch durch die Wirkung eines trockneren Klimas besonders charakterisiert. Im äußersten Süden des Untersuchungsgebietes allerdings ist wieder ein deutlicher Gebirgskamm vorhanden, der, wie GERTH (1955) ausführt, vom Titicacasee aus betrachtet, nur als ein mäßig hohes Bergland erscheint, während dort der Abfall zum Stillen Ozean auf verhältnismäßig kurze Entfernung über 4000 m beträgt. Dieser Abfall vollzieht sich in einer Reihe tektonisch bedingter Stufen.

Die mehr küstennahen dem Andenabhang zuzurechnenden Hochebenen, Pampas genannt (z. B. Pampa de Arrieros, P. de Yesera, P. de Majes, P. de Islay etc.), enden an der Küste in einem niedrigen Kettengebirge, das stellenweise nur als ein stark zerklüfteter Abhang in Erscheinung tritt, der als Küstenkordillere¹⁾ bezeichnet wird und dem die Küstenebenen der Flüsse vorgelagert sind. Eine besonders breite Ebene im Küstengebiet ist die Wüste von Ica, die sich zwischen Pisco, Ica und Nasca ausbreitet und in der das südliche und mittlere Westperu aneinandergrenzen. Die Küstenflüsse sind vor allem im südlichen Teil des Untersuchungsgebietes, der großen Breite des zum Meer abfallenden Geländes entsprechend, lang und auch

¹⁾ Nach RAIMONDI (1902) ist die Küstenkordillere dasselbe wie die Westkordillere (Cordillera Occidental), eine Auffassung, der die meisten späteren Autoren, z. B. SCHWEIGGER (1947) nicht mehr folgen. Nach GERTH (1955) ist die Küstenkordillere ein altes aber noch bis 1000 m hohes kristallines, stark abgetragenes Vorgebirge, das der Westkordillere vorgelagert ist. Sie streicht im Raum von Pisco an der Paracas-Halbinsel in den Ozean aus. In Mittelperu liegt die Küstenkordillere unter dem Meere, so daß dort altes Gestein an der Küste ganz fehlt. In Nordperu und im nördlichen Mittelperu sind Reste der Küstenkordillere vor allem in den Amotape-Bergen, im Cerro Illescas, in der Silla de Paita und den nördlichen Guano-Inseln (Guañape, Macabí, Lobos-Inseln) erhalten. In ihrem geologischen Bau gleicht sie nach GERTH ganz der chilenischen Küstenkordillere, indem paläozoische Schichten in einen Sockel aus kristallinen Gesteinen eingefaltet sind. Ihr Unterbau ist offenbar der Rumpf eines jungpaläozoischen Faltengebirges.

wasserreich. Die Ríos Ocoña und Majes sind an erster Stelle zu nennen. Die Meeresuferformen Südperus gleichen weitgehend den mittelperuanischen, es fehlen allerdings die Guanoinseln.

Auf 18,5° S. ganz nahe bei der Südgrenze des Untersuchungsgebietes ändern die Küstenlinie und die Gebirgsachse ihre allgemeine Richtung um etwa 50° und nehmen damit die für Chile so charakteristische Nord-Südrichtung an. Somit hat das Untersuchungsgebiet eine in gewisser Hinsicht natürliche Südgrenze.

In mancher Hinsicht verschieden von Mittel- und Südwestperu ist der Norden des Untersuchungsgebietes. Hier ist den auffallend niedrigen Anden ein sich nur unbedeutend über den Meeresspiegel erhebendes Flachland vorgelagert. Dieses liegt dort, wo sich die allgemeine SSO-NNW-Richtung der mittelperuanischen Anden um 45° in die SSW-NNO-Richtung der ekuadorianischen Anden ändert, also an einer Biegungsstelle der Gebirgsachse, ganz ähnlich wie sich vor der Biegungsstelle zwischen den mittel- und südperuanischen Anden die relativ flache Wüstenplatte von Ica befindet. Die Gebirgsketten besitzen jedoch im Norden keine scharfe Knickstelle, sondern haben dort eine breite Biegungszone, die zwischen 6° und 2,5° S. zum Teil auf ekuadorianischem Boden liegt. Zu dieser Biegung in Beziehung steht der Gebirgsknoten von Loja (4° 0' S., 79° 1' W.), an dem sich Ost- und Westkordilleren wieder vereinigen, nachdem sie sich im Gebiet von Cajamarca (um 7° S.) weit von einander entfernt hatten. GERTH (1955) bezeichnet das niedrige nordperuanische Gebirgsstück als „nordperuanische Lücke“, die das Grenzgebiet zwischen Zentralanden und Karibianden darstellt.

Der Porculla-Paß mit 2150 m Höhe (nach einem am Paß angebrachten Schild genau 2144 m) ist der niedrigste die kontinentale Wasserscheide überschreitende Andenpaß zwischen Kolumbien und Chile. RAIMONDI (1902) hielt den etwa 30 km weiter nördlich liegenden Paß von Huarmaca, für den er 2180 m Höhe angibt, für den niedrigsten Andenpaß. An zahlreichen weiteren Stellen in Nordperu und Südecuador liegt die Wasserscheide tiefer als 3000 m und kein Paß liegt höher als 4000 m. Weitere bekannte niedrige Pässe sind die bei Otuzco (3815 m), zwischen Cochabamba und Huambo (2240 m), zwischen Ninabamba und Chota (2358 m). Die temperierten¹⁾ Zonen (bzw. die Zonen der Tierra fría) der West- und Ostseite der Anden stehen also im Nordteil des Untersuchungsgebietes in breiter Verbindung. Die subtropischen¹⁾ Zonen (bzw. die Tierras templadas) können mit ihrem oberen Teil ebenfalls in Verbindung stehen; es scheint aber, daß zumindest in der Gegenwart wenigstens die feucht-subtropischen Zonen (mesothermer Regenwald) aus klimatischen Gründen nirgends quer über die Anden hinweggeht. Die tropischen¹⁾ Gebiete (Tierra caliente) beider Andenseiten sind auch in Nordperu weit voneinander getrennt.

Dem Fehlen von Gletschern in den nordperuanischen Anden entspricht dort die relativ geringe Anzahl von Gebirgsseen. Zwei wasserreiche Flüsse fließen in Nordperu zum Pazifischen Ozean: der Río Chira und der Río Tumbes, zwei weitere, die Ríos Piura und Zarumilla erreichen nicht in jeder

¹⁾ Die Bezeichnungen temperierte, subtropische und tropische Zonen werden hier im Sinne von CHAPMAN (1917, 1921 und 1926) gebraucht (vergl. Kap. VII, 2).

Regenzeit das Meer. Eine Reihe weiterer Flüsse versiegt für gewöhnlich in der Wüste und erreicht nur ausnahmsweise das Meer, wie die Quebradas von Olmos, Cascajal und Pariñas.

Ausgedehnte und nur wenig über dem Meere liegende, vor allem von Sand- und Salzwüsten sowie von Halbwüsten und Steppen eingenommene Flachländer (Sicura-Wüste) bestimmen neben mittelgebirgsartigen Hügel- und Bergländern (Cerro Illescas, Silla de Paita, Amotape-Berge) den Landschaftscharakter der nordperuanischen Küstengebiete. Vegetationsarmut verbunden mit gelegentlichen starken Sommerregen bedingt es, daß stellenweise beträchtliche Erosionswirkungen in Erscheinung treten. Dementsprechend sind die Hügel und Berge in Küstennähe meist durch zahlreiche Trockenflußtäler wild zerklüftet. Weiter im Hinterland, wo infolge feuchter Klimate sogar stellenweise ausgedehnte Waldbestände vorkommen, herrschen ganz andere Geländeformen vor. Wie WEBERBAUER (1914) hervorhebt, fehlen in Nordperu die steilen Andenabhänge in den tieferen Lagen.

Die bei weitem wichtigste Form des Meeresufers ist in Nordperu der Sandstrand. Zwischen Pimentel und Punta Negra am Cerro Illescas erstreckt sich ein nahezu gerader von keinem anderen Biotop unterbrochener Sandstrand von 160 km Länge, der längste der peruanischen Küste. Weitere „Riesenstrände“ befinden sich weiter nördlich. Geröllstrände dagegen sind in Nordperu äußerst selten und die wenigen, die man findet, sind nur sehr kurz. Die Felsufer sind hauptsächlich als „Strandfelsen“ ausgebildet, nur am Cerro Illescas, bei Paita und zwischen Punta Pariñas und Cabo Blanco gibt es richtige Felsufer, die mit denen der mittel- und südperuanischen Küste vergleichbar sind. Nördlich von Zorritos (bei Punta Malpelo) liegt die Südgrenze der Mangrovenvegetation.

Es ist sehr bezeichnend, daß vor jedem der drei vorstehend behandelten Abschnitte der Westseite der peruanischen Anden auch entsprechende Besonderheiten der Konfiguration des Meeresbodens ausgebildet sind. Vor der gesamten peruanischen und vor der nordchilenischen Küste befindet sich ein großer über 4000 m tiefer Meeresbezirk, das peruanisch-chilenische Tiefseebecken, dessen größte Tiefen innerhalb von 250 km Entfernung von der Küste liegen. Für die gesamte südperuanische Küste ist nach STEINMANN (1929) bezeichnend, daß die 200 m Isobathe sehr nahe dem Lande verläuft, ja selbst die 1000 m Linie nähert sich hier stellenweise dem Lande bis auf 20—30 km. Das völlige Fehlen von Inseln in diesem Küstenabschnitt ist eine leicht verständliche Folge dieser Tatsache. Weiter seewärts liegt der Krümmel-Graben oder Fosa de Arica, der in nur 180 km Entfernung vom Lande Tiefen bis zu 6867 m erreicht. Vor der Küste Mittelperus befindet sich der Milne-Edwards-Graben oder Fosa de Lima mit 6263 m maximaler Tiefe, der von SCHWEIGGER (1948) eingehend behandelt wird. Dieser Tiefseegraben liegt weiter vom Lande entfernt, so daß es hier zur Ausbildung eines relativ flachen Küstenmeeres (Shelfmeer) kommen konnte. Die 200 m Isobathe entfernt sich hier stellenweise über 100 km und die 1000 m Isobathe über 150 km von der Küste. Zahlreiche Inseln (Guanoinseln) und Untiefen charakterisieren diesen Küstenabschnitt und liegen bis zu 80 km vom Lande entfernt. Einzelheiten über die peruanischen Inseln bringt RAMONDI (1946). Die bekanntesten Guanoinseln Perus sind: die Chincha-Inseln, die San Lorenzo-Inseln, die Hormigas de Afuera, die Pescadores-Inseln, die Insel Don Martin, die Pachacamac-Inseln und die Lobos-Inseln. Wie SAUER (1950) und GERTH (1955) ausführen, ist es wahrscheinlich, daß die mittelperuanische Flachmeerküste dadurch zustande gekommen ist, daß das Meer die Küstenkordillere nördlich von Pisco abgetragen hat und nur noch die Guanoinseln zurückließ (vergl. Anmerkung S. 51). An der nordperuanischen Küste nähert sich, wenn man allerdings die für diesen Abschnitt so bezeichnenden tiefen Buchten außer acht läßt, die 200 m- und ihr dicht folgend die 1000 m-Isobathe erneut erheblich dem Lande, die letztere am Cerro Illescas bis auf 20 und vor Talara sogar bis auf 10 km. Die 4000 m Isobathe liegt dort an einigen Stellen

nicht weiter als 50 km vom Lande entfernt. Wie aus der Karte bei SCHWEIGGER (1948) Fig. 1 zu ersehen ist, besitzt der Meeresboden vor der nordperuanischen Küste ein kompliziertes Relief mit Tiefen bis zu 5293 m, die offenbar Ausläufer des Milne-Edwards-Grabens sind. Auch der nordperuanischen Küste fehlen Inseln fast ganz.

3. Geologische Übersicht

Die Geologie Perus wurde monographisch bisher nur von STEINMANN (1929) behandelt. Eine neuere Zusammenfassung unserer Kenntnis des Baues der südamerikanischen Anden, in der auch die Geologie von Peru eingehend behandelt wird, ist die von GERTH (1955). Im Zusammenhang mit den Bemühungen, die Bodenschätze des Landes (vor allem Erdöl und Erze) auszubeuten, sind zwar schon sehr zahlreiche Spezialstudien in Peru durchgeführt worden, der komplizierte geologische Bau der Anden bedingt es aber, daß immer noch zahlreiche Fragen, zum Teil sogar grundsätzlicher Art, ungeklärt geblieben sind. Wie die geologische Karte Perus von STEINMANN & LISSON (1929) zeigt, waren zu Anfang unseres Jahrhunderts beträchtliche Teile des Untersuchungsgebietes geologisch noch unerforscht. Nach der Karte von BELLIDO, NARVAEZ & SIMONS (1956) scheint inzwischen ein erheblicher Teil der damaligen Lücken geschlossen worden zu sein. Da für die vorliegenden Untersuchungen hauptsächlich die oberflächennahen Schichten von Bedeutung sind und zwar insbesondere natürlich die unter unmittelbarem Einfluß der Witterung und der Organismen stehenden obersten Bodenschichten, scheint für die Belange der Ökogeographie eine knappe Behandlung dieser Schichten ausreichend zu sein.

Von einschneidender Bedeutung für die Zusammensetzung der Flora und Fauna einer Gegend ist bekanntlich der Kalkgehalt des Untergrundes. Große Teile der südperuanischen Anden bestehen aus Eruptivgesteinen (Granite, Basalte, Andesite, etc.), die kalkarm sind. Desgleichen sind nach STAPPENBECK (1929) die vorgeschichtlichen Gesteine, sowie Silur und Devon in Peru praktisch kalkfrei. Alle jüngeren Formationen führen aber mehr oder weniger reichlich Kalkstein.

Zu den kalkarmen Gegenden gehören vor allem die tertiär-quartär vulkanischen Gebiete, die, zwischen dem Titicacasee und Moquegua in breiter Fläche beginnend, in einem nach Norden immer schmaler werdenden Gebiet vorherrschen. Dieses zieht sich nach Norden mehr und mehr auf die höchsten Teile des Gebirges zurück. Es reicht kontinuierlich bis zum Río Pativilca und mit Unterbrechungen noch bis zum Río Reque (Chancay II). Der Oberlauf fast aller Küstenflüsse außer den nördlichsten reicht in dieses Gebiet. Kalkarm sind ferner die Gebiete der kreidezeitlich-tertiären Intrusionen, die vom Río Ocoña bis Trujillo eine durchgehende Zone bilden und die im gesamten Untersuchungsgebiet, sich an die tertiär-quartär vulkanischen Gebiete anschließend, am westlichen Andenabhang vorkommen, aber kaum die Küste erreichen. Paläozoikum, das auf der Ostseite der Anden und zwar von Cajamarca an nach Süden zu in immer zunehmendem Umfang reich vertreten ist, fehlt dem Untersuchungsgebiet bis auf ganz kleine Vorkommen (z. B. bei Pisco).

Kalkreich sind in Peru meistens Mesozoikum und Tertiär, soweit es sich um Sedimentgesteine handelt. Mesozoisch sind große Teile der Anden von Ekuador bis Ayacucho mit Ausnahme der höchsten Teile, an denen die Deckgesteine von dem archaischen Untergrund abgetragen sind. So sind z. B. beide Seiten der vorwiegend archaischen Weißen Kordillere mesozoisch (Kreide). Aber auch im Südteil des Untersuchungsgebietes findet man Mesozoikum, vor allem eine Reihe von Jura-Schollen. Mesozoisch ist schließ-

lich noch ein Teil der mittelperuanischen Küste, nämlich ein fast durchgehendes Band von Cañete bis Casma und eine Reihe inselartiger Stellen weiter im Süden. GERTH (1955) sagt über das peruanische Mesozoikum: „In der Westkordillere ist das mesozoische Gebirge in Südperu größtenteils unter jüngeren vulkanischen Bildungen verborgen, und in Mittelperu ist es fast ganz der Intrusion eines ausgedehnten Pluton zum Opfer gefallen. In Nordperu zeigen die mesozoischen Schichten dagegen vielfach steilere und stärker durch Verwerfung gestörte Faltung.“

Terrestrisches Tertiär, das in den Hochanden (Cajatambo und im Juninsee-Becken) und ostandin vorkommt, findet man im Untersuchungsgebiet nur von Tacna bis Atico. — Marines Tertiär tritt besonders an zwei Stellen den Anden westlich vorgelagert auf, und zwar im Raume von Lomas bis Paracas (Miozän) und von Paita bis Zarumilla.

Quartär schließlich findet man vor allem im Bereich der Flußmündungen, außerdem in einem Band von Cañete bis südlich Nazca und in noch größerem Ausmaße zwischen Trujillo und dem Río Chira, ein Gebiet, das große Teile der Sechura-Wüste einschließt.

4. Bodenkundliche Übersicht

Grundlegende bodenkundliche Untersuchungen scheinen in Peru bisher noch nicht durchgeführt worden zu sein; jedenfalls konnte keine Literatur über die natürlichen Böden Perus und ihre Klassifikation aufgefunden werden. Es kann daher hier nur eine grob schematische Einteilung vorgenommen werden; auch lag es nicht im Rahmen dieser Arbeit, besondere bodenkundliche Messungen vorzunehmen. Nach den gemachten Erfahrungen können die im Untersuchungsgebiet häufigsten Bodenformen in der folgenden Weise eingeteilt und kurz charakterisiert werden.

a) **Nackter Felsboden** tritt im Gebiet an vielen Orten zu Tage, im Hochgebirge stellenweise in sehr großem Umfange oberhalb von 4700 m Höhe, ferner im steilen Teil des oberen Gebirgsabhanges, sowie im Bereich der Flüsse und am Meeresufer. Die bei weitem häufigste Form des nackten Felsbodens ist die steile Felswand. Schwach geneigte oder waagerechte Felsböden sind nur dort vorhanden, wo ungewöhnlich starke Wasserkräfte (Meeresbrandung, Flüsse, Gletscher) oder, in viel selteneren Fällen, starke Winde regelmäßig wirken.

b) **Geröll- und Steinböden** ohne nennenswerte Beimischung feineren Bodenmaterials findet man in den Schutt- und Geröllhalden der Hochanden und des Andenabhanges, sowie stellenweise auch am unteren Hang der Lomasberge der Küste. Steinreiche Wüstenböden zum Teil mit Wüstenlackbildung befinden sich in großer Ausdehnung nur an den wenigen windreichen Stellen der Küste wie im Gebiet um Talara und bei Nazca. — In einer anderen Form sind Geröllböden in den Betten der Flüsse und Trockenflüsse vorhanden, denen auch die marinen Geröllstrande Mittel- und Südperus anzuschließen sind. Die von den Küstenflüssen aufgeschotterten großen Mündungsebenen bestehen in Mittel- und Südperu zu einem sehr beträchtlichen Teil aus geröllreichen Böden, in denen das Feinmaterial nur als Füllsubstanz zwischen den meist etwa faustgroßen Geröllen erscheint, oder doch weniger als 50 % der gesamten Bodenmasse ausmacht.

c) **Schuttböden**, aus unsortiertem Verwitterungsmaterial aller Partikelgrößen bestehend, sind in Süd- und Mittelperu in den extrem wind-

und regenarmen Küstenwüsten mit hoher Luftfeuchtigkeit sehr charakteristisch für hügeliges Gelände. Sie reichen in das Gebiet nur gelegentlich fallender Sommerregen am westlichen Andenhang hinauf. Da die Faktoren der Verwitterung (besonders der Wechsel der Luftfeuchtigkeit und der Temperatur) am intensivsten an der Oberfläche des Bodens wirken, zerfällt dort das Gesteinsmaterial schneller als in der Tiefe, so daß die Schuttböden mit einer dünnen Schicht aus feinkörnigem bis staubartigem Material bedeckt zu sein pflegen. Die in ihren Verwitterungsprodukten ertrinkenden, bzw. ertrunkenen Berge bestimmen das typische Relief der peruanischen Schuttwüsten. Durch gelegentliche weiter küstenwärts reichende stärkere Regenfälle können am unteren westlichen Andenabhang große Schuttmassen aufgeweicht werden und zu Tal fließen, wo sie das Material zu Schlammströmen, sogenannten „Huaicos“ bilden und bis zum Meer gelangen können.

d) Sandböden befinden sich in gewaltigem Ausmaß in den flachen Wüstengebieten, also besonders in der Sechurawüste, in der Wüste von Ica und auf den höher gelegenen Pampas Südperus. Sie fehlen aber kaum irgend einem Küstenteil Perus ganz und nehmen vor allem nahe am Meere einen breiten Raum ein. Für gewöhnlich dehnen sich an solchen Orten große Sicheldünenfelder aus. Im Hochgebirge sind Sandböden unabhängig von den Flüssen selten, nur in Südperu (die „Arenales“ zwischen Titicacasee und der Küste) spielen sie eine bedeutendere Rolle.

e) Lehm- und Tonböden sind als Ergebnis der Auswaschung von Schuttböden durch fließendes Wasser in allen Flußtälern vorhanden. Im Bereich der nur gelegentlich fließenden Flüsse sind flache Lehmflächen so häufig und so umfangreich, daß man von regelrechten Lehmwüsten sprechen kann. Sehr häufig sind Lehme und Tone stark mit Steinen und Geröllen durchsetzt. Solche geröllreichen Böden, die in allen Übergangsformen bis zu reinen Geröll- und Steinböden vorkommen, sind offenbar die ursprünglichen Böden des heutigen Ackerlandes in den Flußoasen der Küste. Am mittleren Andenabhang sind steinreiche rote Lehm Böden eine sehr häufige Bodenform. Auch auf den flacheren Teilen der Hochanden sind Ton- und Lehm Böden gewöhnlich.

f) Humusarme Steppen- und Waldböden. Es ist sehr auffallend, daß in den Flußuferwäldern und -gebüsch und ebenso auch in den sommergrünen Wäldern die Humusbildung nur sehr schwach ist, ja stellenweise nahezu fehlen kann. Gelegentliche Überflutungen in den ersten und die in manchen Jahren sehr heftigen Regengüsse bei den letztgenannten dürften hier die Anreicherung von Humus durch ihre auswaschende Wirkung verhindern. Dasselbe scheint auch für die Tolaheide und für eine Reihe weiterer Steppenformen zu gelten, in denen ebenfalls nur eine unbedeutende Humusbildung festgestellt wurde.

g) Humusreiche Waldböden sind vor allem in den kleinen Waldgebieten der mesothermen und oligothermen Zone vorhanden. Dem Gebirgscharakter dieser Wälder entsprechend sind diese Böden meistens außerordentlich steinreich. Oft genug findet man Erde nur in den Zwischenräumen zwischen den Steinen und Felsblöcken. Orte ähnlich gearteter Humusbildung sind manche busch- oder krautreichen Steppenformationen wie z. B. die felsig-steinigen Berghänge mit gemischtem Bewuchs und die Fels-

lomas der Küste, vor allem Park- und Waldlomas, an denen auf kleinem Raum ähnliche ökologische Bedingungen herrschen können wie in einem Walde. Ein nur sehr langsam verrottendes, aber stellenweise reichlich Humus bildendes Material sind die Blätter der *Polylepis*-Bäume, die in den hochandinen Gebieten Wälder bilden.

h) **Humusreiche Steppenböden** findet man im Bereich des Höhengraslandes (Puna bzw. Jalca) an vielen Stellen des Andenabhanges. Besonders die den kolumbianisch-ekuatorianischen Páramos zuzurechnende Jalca hat dicke Humusböden mit hoher Acidität, worauf besonders TROLL (1959) hinweist. Der Boden der Puna dagegen leitet vielfach zu mehr oder weniger steinreichen Lehm- oder Tonböden über. Humushaltige Böden besitzen auch die Lomas der Küste. In den wirtschaftlich bedeutenden Weidelomas pflegt z. B. eine schwarze stark humushaltige Verwitterungsschicht vorhanden zu sein (Abb. 3). Humushaltige Feinsandböden nehmen ferner



Abb. 3: Bodenprofil einer Weideloma (rechts 13 cm langer Drehbleistift zum Größenvergleich). Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu).

in den Lebensstätten der Sandlomas große Flächen ein. Dort pflegt der Boden bis zu einer Tiefe von 0,5 bis über 1 m eine erdige an Ackerkrume erinnernde Konsistenz zu besitzen. Der nach unten zu abnehmende Feuchtigkeitsgehalt des Bodens in den Lomas stellt den Bodenkundler vor ungewöhnliche Verhältnisse.

i) **Wiesenböden** gibt es im Untersuchungsgebiet wohl nirgends mehr in natürlicher Form. Überall sind die Wiesen hier an die Flüsse und an die Umgebung der Süßwasserteiche gebunden, wo sie meist nur kleine Flächen einnehmen, die vom Menschen und seinen Haustieren stark verändert zu sein pflegen.

j) **Sumpf- und Moorböden.** Im Bereich der Küste und am Andenabhang sind Sumpfböden sehr selten und Moorböden scheinen dort gänzlich zu fehlen. Erstere sind dort an die Süßwasserteiche gebunden, wo sich aus abgestorbenem Pflanzenmaterial (in erster Linie sind es *Typha*, *Scirpus*, *Eichhornia* und *Pistia*) eine Bildung von Sumpfböden in bescheidenem Umfange vollziehen kann. Bedeutender sind schon die wiesenmoorartigen Bildungen mit *Sphagnum* im Bereich der oberen Waldgrenze der nordperuanischen Anden, die als ein Bestandteil der Jalca (Páramos) aufgefaßt werden können. Harter Torf ist nur aus dem hochandinen Teil des Untersuchungsgebietes bekannt, wo die *Distichia*-Moore nach STAPPENBECK (1929) größere Mächtigkeit erreichen.

k. **Salzböden** gibt es im Untersuchungsgebiet fast nur an der Küste und in den Hochanden. Sie fehlen dem Andenabhang nahezu ganz. In den Hochanden sind sie auf die wenigen abflußlosen Gebiete beschränkt (z. B. Parinacochas-See und den Boraxsee Salinas bei Arequipa). An der Küste kommen Salzböden auf sehr verschiedene Weise zustande: 1. Dicke Salzkrusten bilden sich lokal auf Felsen und anderem harten Untergrund durch Eintrocknen des in der Meeresbrandung zerstäubten und als „Brandungsnebel“ landeinwärts getragenen Meereswassers, ein Effekt, der nur im Bereich der meeresnahen Felsen bedeutsam zu sein scheint. 2. Durch Eintrocknen von Meerwasser, das bei gelegentlichen Hochwasserständen wie Springfluten, Bravezas und nach SIEBERG (1929) wohl auch durch seismische Wogen bei See- und Erdbeben weit in die flachen Wüstengebiete hineingelangen kann, so daß große Teiche entstehen, die später nach dem Verdunsten des Wassers zu Salzwüsten werden. 3. Durch Austrocknen von Salzlagunen oder durch die fortgesetzte Verdunstung von oberflächennahem Grundwasser (sogenannte Salzpfannen). 4. Durch natürliche Salzquellen, die meistens vulkanische Erscheinungen sind. Nähere Einzelheiten bringt STAPPENBECK (1929) S. 390 ff. Über die Halophytenvegetation der Küste und zwar hauptsächlich über *Distichlis*-Bestände berichten ferner MALDONADO (1943) und ANGIULO (1952 und 1955).

l. **Guanofelder** sind fast nur auf den der mittelperuanischen Küste vorgelagerten Guanoinseln und auf einigen weit vorspringenden Halbinseln des Festlandes vorhanden. Der Guanoboden besteht aus Vogelekrementen, den Speibällen (Gewöllen) der Vögel (JORDAN, 1956) und aus den zum Nestbau herangetragenen Vogelfedern und Meeresalgen. Außerdem sind Beimischungen von Fischresten und Vogelkadavern festzustellen. Die mächtigsten Guanolager scheinen sich auf den Chincha-Inseln befunden zu haben, die von einer dicken Guanokappe bedeckt waren, für die RAIMONDI (1946) 32 m als größte Dicke angibt. MURPHY (1927) schätzt nach den von ihm veröffentlichten Photos die größte Dicke sogar auf 125 Fuß. Der 1853/54 auf den drei Chincha-Inseln vorhanden gewesene Guano wurde nach RAIMONDI auf fast 13,5 Millionen Tonnen geschätzt. Sämtliche Orte der peruanischen Küste, an denen Guano in nennenswertem Umfange abgelagert wird, werden heute bewirtschaftet, indem die Guanoschicht dort regelmäßig abgebaut wird.

m) **Vulkanische Aschenböden** sind nur unter Wüstenklimaten längere Zeit erhaltungsfähig. Dementsprechend kommen sie heute nur in der Nähe der noch tätigen oder vor nicht sehr langer Zeit tätig ge-

wesenen Vulkane Südperus vor. Besonders im Raum um Arequipa und bei Mollendo spielen vulkanische Aschen als Bodenmaterial eine bedeutende Rolle.

5. Glaciologische Übersicht

Nach PALLISTER (1956) liegt die Schneegrenze in Peru bei 4600—5800 m (15 000—19 000 Fuß), und zwar meistens bei 5200 m (17 000 Fuß) Höhe. Ewiges Eis findet man in Peru nur selten unter 5000 m.

Die Schneegrenze senkt sich nach KINZL (1942) von W nach O, eine Tatsache, die für alle peruanischen Kordilleren gilt und die mit den stärkeren Niederschlägen auf der Ostseite des Gebirges zusammenhängt. So liegt in der Cordillera Huayhuash (um 10° S.) nach KINZL, SCHNEIDER und EBSTER (1942) die Schneegrenze an der Ostseite bei 4900 und an der Westseite bei 5200 m Höhe; jedoch sind hier wegen der Neigungsverhältnisse die Gletscher im Westen ausgedehnter als im Osten. Ganz ähnliche allgemeine Verhältnisse herrschen nach KINZL (1942) auch in der Cordillera Blanca, die wohl in dieser Hinsicht keine Ausnahmestellung unter den peruanischen Gebirgen einnimmt, wie einige ältere Autoren (z. B. RAIMONDI, SIEVERS und STEINMANN) annahmen.

West- und Ostkordilleren Mittel- und Südperus verhalten sich ebenfalls verschieden, indem die Untergrenze des ewigen Eises in der trockneren Westkordillere auf 5500 bis 6000 m, in der niederschlagsreicheren Ostkordillere aber nur auf 5300 bis 5400 m Höhe ansteigt.

Die Gletscher überschreiten an vielen Stellen die Schneegrenze; sie gehen z. B. im nördlichen Peru bis auf 4700—4600 m hinab. Der am tiefsten herabreichende Gletscher Perus ist der an der Westseite der Cordillera Huayhuash gelegene Solterahanca-Gletscher, der sogar bis auf 4120 m Höhe vorstößt.

6. Limnologische Übersicht

A. Hochgebirgsseen. Unterhalb der Gletscher befinden sich meistens zahlreiche kleine Gletscherseen, die stufenartig übereinander angeordnet zu sein pflegen. Große Seen liegen fast nur interandin, wie der Titicacasee, der Juninsee und die Lagos Orcoccocha und Choclococha. Der einzige große See innerhalb des Untersuchungsgebietes ist der 64 qkm große und sehr flache Parinacochas-See, ein abflußloser Brackwassersee mit größerem Zuflußgebiet.

B. Seen und Teiche des Küstengebietes.

Am gesamten Westhang der peruanischen Anden unterhalb von 3000 m wurden keine Seen oder Teiche von nennenswerter Größe aufgefunden. Im Küstengebiet dagegen findet man zahlreiche kleine Seen und Teiche (Lagunen), bei denen verschiedene Typen unterschieden werden können, wie bereits MALDONADO (1943) und H.-W. und M. KOEPCKE (1953 a) ausgeführt haben.

a) Ständig wasserführende Süßwasserteiche mit Abfluß (Lagunas del tipo circulante bei MALDONADO 1943). Sie sind meistens von *Typha*- und *Scirpus*-Beständen umgeben und besitzen oft schwimmende Pflanzendecken. Man findet sie hauptsächlich in den Flußtälern nahe

am Meer und es ist anzunehmen, daß die meisten von ihnen aus toten Armen der Flüsse entstanden sind. Das Wasser erhalten sie entweder direkt durch einen oberirdischen Zufluß aus dem benachbarten Fluß oder unterirdisch. Der Abfluß zum Meer kann ganz der Mündung eines kleinen Flusses ähneln. Ein gutes Beispiel für diesen Typ bildet die Laguna de Villa bei Lima, die schon MALDONADO (1943) als Muster untersucht hat. Ihr Wasser zeigt keine nennenswerte Alkalinität.

b) Ständig wasserführende Teiche ohne Abfluß¹⁾ und ohne *Arthrospira*. Das Wasser besitzt eine hohe Alkalinität, jedoch einen nur geringen Salzgehalt, so daß es berechtigt erscheint, sie nicht zu den Salztümpeln zu rechnen. Die Lagunen dieses Typs führen oft ein an Plankton reiches Wasser und ihr Boden ist mit einer dicken Faulschlamm-schicht bedeckt. *Typha* und *Scirpus* können reichlich am Ufer vorkommen. Beispiele sind Lagunen bei Trujillo, Chimbote, Huarmey und eine Reihe von Lagunen bei Ica.

c) Ständig wasserführende Teiche ohne Abfluß¹⁾ und mit *Arthrospira*. Zu diesem Typ, der dem vorigen recht ähnlich ist, gehören z. B. die Lagunen von Boza und von Huacachina. Sie sind nach MALDONADO (1943) durch den hohen Natriumkarbonat- und Bikarbonat-gehalt ihres Wassers besonders gekennzeichnet. Wahrscheinlich bilden sie nur eine Untergruppe der Gruppe b).

d) Zeitweilig wasserführende Süßwasserteiche. Eine heterogene Gruppe, in der stehende Gewässer ganz verschiedener Herkunft vereinigt werden: 1. Tümpel im Ober- und Mittellauf von gelegentlich oder regelmäßig versiegenden Flüssen und Bächen, die als Rückzugsgebiete der Wasserorganismen in der Trockenzeit funktionieren; 2. Mündungslagunen gelegentlich oder regelmäßig versiegender Flüsse, die oft unter dem Einfluß des Meeres stehen (sie wandeln sich zum Teil vor dem Austrocknen in Salzlagnen um); 3. Regentümpel, die sich bei gelegentlichen starken Regenfällen (besonders im nordperuanischen Steppengebiet) einstellen; 4. Regenzeittümpel, die mehrere Monate lang Wasser führen können und hauptsächlich im hochandinen Gebiet vorkommen; 5. Zwergtümpel, die sich in „Lösungswannen“ durch die Garuaniederschläge auf Felsblöcken in den Lomasgebieten der Küste bilden.

e) Salzlagnen. (Vergl. Salzböden Kap. III 4 k). Salztümpel sind im gesamten peruanischen Küstengebiet eine häufige Erscheinung. Sie sind entweder kleine abflußlose Senken (z. B. durch Lösung des Untergrundes entstandene Einsturzbecken) oder durch eine Nehrung vom Meer abgeriegelte Strandteiche, oder die versandete Mündung eines nur gelegentlich fließenden Flusses. Im Gebirge, besonders am Westhang der Anden sind Salzlagnen selten; soweit es sich nicht um abflußlose Gebiete handelt, pflegen sie dort vulkanischen Ursprungs zu sein.

C. Küstenflüsse. Die zum Pazifischen Ozean fließenden Flüsse und Bäche Perus können in 5 Hauptgruppen eingeteilt werden:

a) Wasserreiche Flüsse. Die Anzahl der Flußtäler der peruanischen Küste beträgt mehr als 50. Von diesen seien in diesem Absatz die

¹⁾ Unter Abfluß wird hier das oberirdische Abfließen des Wassers verstanden. Der Grundwasseraustausch dürfte den Charakter dieser Lagunen bestimmen.

ständig (oder infolge der Bewässerung des Kulturlandes zumindest in jeder Regenzeit) das Meer erreichenden folgenden Flüsse als Beispiele genannt. a. in Nordperu die Ríos Tumbes und Chira, b. in Mittelperu die Ríos Chancay II (oder Reque), Saña, Jequetepeque, Chicama, Santa, Casma, Huaramey, Pativilca, Chancay I (oder Huaral), Chillón, Rímac, Lurín, Mala, Cañete, San Juan und Pisco, c. in Südperu die Ríos Ocoña, Majes, Sihuas und Tambo. Nach PETERSEN (1935 und 1956) beträgt die mittlere Jahresmenge des Wassers in Millionen m³ beim Santa 5065, beim Tumbes 3519, beim Chira 3483 und beim Rímac 866, um nur einige Beispiele zu nennen. Nach GONZALES (1955) führen alle peruanischen Küstenflüsse zusammen jährlich nur etwa 15 000 Millionen m³ Wasser dem Pazifik zu. Die Zeit des größten Wasserreichtums der Küstenflüsse liegt zwischen Januar und April. Die Bemerkung RAUHS (1958): „Lediglich vom Río Chira nördlich Paita, Río Santa (Zentralperu), Río Rímac bei Lima und Río Majes (Südperu) fließen Wassermassen ungenutzt ins Meer“ ist insofern unzutreffend, als die Zahl der Flüsse, die das Meer regelmäßig erreichen, wesentlich größer ist.

b) Wasserarme Flüsse. Zu dieser Gruppe werden diejenigen Flüsse zusammengefaßt, die in ihrem Oberlauf ständig, im Unterlauf aber nur in der Regenzeit oder nur gelegentlich Wasser führen. Die bekanntesten von ihnen sind: a. in Nordperu die Ríos Zarumilla, Piura (durch die neuerdings erfolgte Umleitung des Río Quiroz erreicht er nunmehr regelmäßig das Meer), Olmos, La Leche, b. in Mittelperu die Ríos San Gregorio, Nepeña, Culebras, Jaupac, Chilca, Omas, c. in Südperu die Ríos Ica, Grande, Lomas, Yauca, Chala, Cháparra Moquegua, Locumba und Tacna (oder Caplana).

c) Gelegentlich fließende Flüsse (Trockenflüsse). Zu dieser Gruppe gehören alle Flüsse und Bäche, die wie die Quebradas Bocapán, Máncora und Pariñas in Nordperu auch in ihrem Oberlauf nur gelegentlich Wasser führen, bzw. dort bis auf einige kleine Tümpel zu versiegen pflegen. In ihrem Unterlauf befindet sich meistens eine an Grundwasservegetation reiche Küstenebene. Vor allem in Mittel- und Südperu treten die Trockenflüsse noch in einer besonderen Form als „Causas secos“ auf. Diese können große Schlamm- und Schuttmassen, sogenannte „Huaicos“ transportieren; ja sogar Felsblöcke von ansehnlicher Größe schwimmen in ihrem Schlamm bis zum Meer, wo sie am Strande ein Blocksteinfeld bilden, das die Mündungen solcher Flüsse besonders kennzeichnet. Sie fließen für gewöhnlich nur nach jahrelangen Unterbrechungen wenige Wochen oder Tage, manchmal sogar nur einige Stunden lang (vergl. Abb. 5).

Eng mit den gelegentlich fließenden Flüssen und ihren Problemen sind die Fragen des Grundwassers verbunden, die z. B. für Tacna (18° S.) von PETERSEN und ALBERCA (1954) behandelt werden.

d) Lomasquellen können die kleinen Rinnsale genannt werden, die in manchen Lomasgebieten der Küste austreten und ihr Wasser den Garua-Niederschlägen verdanken. Solche Quellen, die meist in einem oder einigen Tümpeln in unmittelbarer Nähe enden, wurden beobachtet: an drei Stellen im Cerro Illescas, nämlich in den Quebradas Chorillo, Tur und Montera, sowie in den Lomas von Lachay, den Lomas von Atocongo und in den Lomas von Atiquipa. Es ist wahrscheinlich, daß ähnliche Quellen auch noch in einer Reihe anderer Lomasgebiete vorhanden sind. Ein richtiger kleiner



Abb. 4: Bett eines gelegentlich fließenden Flusses („Trockenfluß“). Quebrada Avip im Cerro Illescas (Küste von Nordperu).



Abb. 5: Bett eines gelegentlich fließenden Flusses („Trockenfluß“). Bei San Bartolo (Küste von Mittelperu).

Bach scheint aber nur in den Lomas von Atiquipa zu existieren. Er fließt in einem bis ans Meer reichenden Tal und dient zur Bewässerung einer kleinen Kulturlandschaft, die ganz das Aussehen einer gewöhnlichen Mündungsebene eines Küstenflusses hat (Abb. 6). Auch in Atocongo wird das Lomaswasser zur Bewässerung einiger Felder abgeleitet.



Abb. 6: Die Kulturlandschaft (Kulturoase) von Atiquipa, deren Bewässerung durch einen Lomasbach erfolgt (Küste von Südperu).

e) *Esteros* werden in Peru kanalartige Einschnitte der Meeresküste genannt, wie sie für das Mangrovegebiet typisch sind, aber auch noch an der Mündung des Piurafusses und in abgeänderter Form im Virrilá vorkommen.

Eine ähnliche Einteilung der pazifischen Flußsysteme Perus wie die hier vorliegende, jedoch mit besonderer Berücksichtigung der Bewässerungsmöglichkeiten von Kulturland, veröffentlicht GONZALES (1955). Eine geographische und geologische Spezialarbeit liegt für den Río Zarumilla vor (PETERSEN, 1949). Spezialkarten einiger Flußsysteme wurden durch REPARAZ veröffentlicht (Abb. 7).

7. Ozeanographische Übersicht¹⁾

Wie A. von HUMBOLDT zu Anfang des vorigen Jahrhunderts feststellte und später zusammen mit einem Erklärungsversuch der Wissenschaft erstmalig zur Kenntnis gebracht hat, zeichnet sich die Küste Perus durch viel niedrigere Temperaturen aus, als man es der geographischen Breite nach erwarten sollte. Die gesamte peruanische Küste steht nämlich unter dem Einfluß des Humboldtstromes (auch Perustrom oder Peruanischer Küstenstrom genannt), einer kalten nach Norden setzenden Meeresströmung. In der Klassifikation der Meeresregionen durch DIETRICH (1956) gehört der Humboldtstrom zu den „PÄ-Regionen (Passatregion mit stark äquatorwärts gerichteter Bewegungskomponente)“. Meeresbereiche mit ähnlichen abiotischen Bedingungen findet man ganz allgemein an den äquatornahen Westküsten der Kontinente (Kalifornienstrom, Benguelastrom, Nordwestafrikanischer Küsten- oder Kanariensstrom, Westaustralischer Strom).

¹⁾ Für die kritische Durchsicht dieses und des folgenden Abschnittes danke ich Herrn Dr. E. SCHWEIGER, Lima.

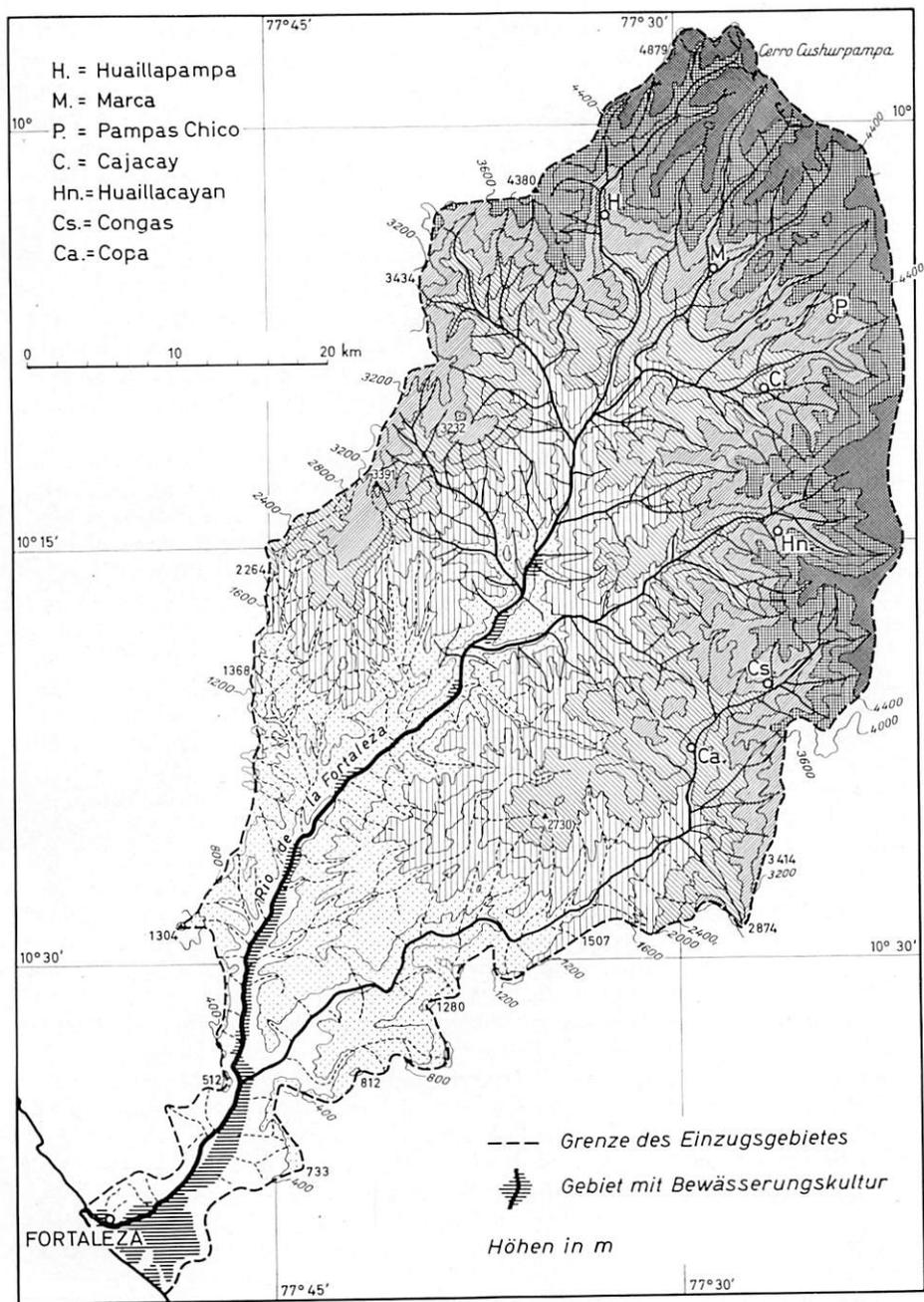


Abb. 7: Einzugsgebiet des Río de la Fortaleza als Beispiel für das hydrographische System eines mittelperuanischen Küstenflusses. Maßstab 1:800 000. Nach REPARAZ.

GUNTHER (1936) zieht die Südgrenze des Humboldtstromes bei 40-41° S., während sie MANN (1954a und 1954b) im Einklang mit der Verbreitung der Meeresfische weiter nördlich, ungefähr auf 36° S. (bei Talcahuano, Chile) annimmt. In Nordperu verläßt der Strom die Küste zum großen Teil auf 6° S. (kleinere Teile biegen jedoch erst bei 5° und 4° S. von der Küste ab) und fließt dann als freie Meeresströmung in Richtung auf die Galapagos-Inseln nach NW weiter. Nördlich von 4° S. in der Bucht von Guayaquil tritt der kalte Strom nur noch ausnahmsweise in Erscheinung. Nach TROLL (1932) ist aber das kalte Meereswasser noch an einem beträchtlichen Teil der ekuadorianischen Küste ein bedeutsamer das Klima bestimmender Faktor. Aus den Ausführungen SCHWEIGGERS (1955b) geht jedoch hervor, daß die Küstengewässer ganz Ekuadors zum Warmwassergebiet gehören, was es allerdings nicht ausschließt, daß im Süden des Landes oft kalte Seewinde wehen, die von dem weiter auf See fließenden Humboldtstrom abgekühlt sein dürften.

Die Wassertemperaturen liegen im Humboldtstrom-Gebiet für gewöhnlich wesentlich niedriger als in den landfernen Teilen des Meeres. CARRANZA (1946) nennt als Differenz gegenüber den übrigen Teilen des Ozeans gleicher Breite für Peru 12° C, MANN (ohne Jahreszahl) gibt für die nordchilene Provinz Tarapacá (18° 30'—21° S.) 10° C als Differenz an. In dem gesamten rund 80 % der peruanischen Küste umfassenden Litoralgebiet zwischen Punta Islay (17° S.) und Talara (4½° S.) herrscht nach SCHWEIGGER (1947) eine durchschnittliche Wassertemperatur von 18,9° C und zwar 16,8° C im Südwinter und 21,0° C im Südsommer. In besonders auffälliger und typischer Form tritt der kalte Strom zwischen Atico (16° S.) und Punta Aguja (6° S.) in Erscheinung. Wie H.-W. & M. КОЕРСКЕ (1953a) ausführen, findet man die niedrigsten Temperaturen in unmittelbarer Nähe des Meeresufers. Für gewöhnlich wird 15° C nicht unterschritten, obwohl Temperaturen bis zu 12,5° C vorkommen. Noch auf 5° 50' S. am Felsufer bei Bayóvar wurde (am 7. November 1950) eine Wassertemperatur von 15,5° C gemessen. PETERSEN (1935) S. 13 betont, daß im küstennahen Gebiet des gesamten Strombereiches weitgehend unabhängig von der geographischen Breite während des ganzen Jahres ziemlich gleichmäßige Bedingungen herrschen, wenn man von Ausnahmejahren absieht. Innerhalb einer 5 Seemeilen breiten Uferzone variieren nach PETERSEN die Monatsmittel der Temperaturen, im Raume von Iquique bis Callao nur zwischen 14,5° C im August und 17,7° C im Februar. Ähnliche Ausführungen über die weitgehende Gleichartigkeit der abiotischen Bedingungen im Gebiet des Humboldtstromes findet man bei MURPHY (1923 und 1936) und bei SCHOTT (1931), während SCHWEIGGER (1946) diese Behauptungen widerlegt und gerade den schnellen und häufigen Wechsel der Bedingungen, vor allem der Temperaturen, hervorhebt. Jahresmittel für verschiedene Orte des peruanischen Litorals verglichen mit den ungewöhnlichen Daten von 1954 bringen GRAVES, SCHWEIGGER & VALDIVIA (1955). Den Wechsel der durchschnittlichen Wassertemperaturen im Jahresablauf zeigt Abb. 8 bei SCHWEIGGER (1955).

Der Salzgehalt des Wassers beträgt nach SCHWEIGGER (1949) an der Küste 34,9 ‰ und ist im freien Ozean höher. MANN (1954a) nennt für Nordchile 34,5 ‰. Zu den allgemeinen Charakteren des Humboldtstromes gehört noch die auffallend grüne Wasserfarbe. Nicht selten findet man auch

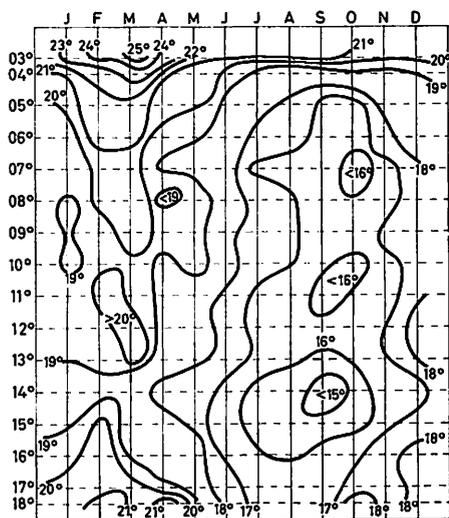


Abb. 8: Mittlere Wassertemperaturen im Humboldtstrom nach den Meßwerten der Jahre 1939 bis 1953. Nach SCHWEIGGER (1955 a).

abweichend gefärbte braune oder weißliche Stellen von wechselnder Größe. Über „rote Flecken“ (aguaje rojo), „weißes Wasser“ (mar de leche) und Meeresleuchten sowie auch über das Phänomen des „Callao painter“ berichten CARRILLO (1946) und SCHWEIGGER (1947). Alle Autoren, die sich mit den biologischen Problemen im peruanischen Küstenmeere auseinandersetzen, betonen den Reichtum des Wassers an Nährsalzen, der durch den Auftrieb des Wassers aus großer Tiefe bedingt wird und seinerseits den Reichtum dieser Gewässer an Plankton, Fischen und Meeresvögeln verursacht.

Die vorstehend geschilderten Verhältnisse bestehen in typischer Form nur in den Monaten Mai bis November (Südwinter) und zwar treten sie am intensivsten nahe am Meeresufer auf. Weiter auf See pflegen andere Verhältnisse zu herrschen, indem dort das Wasser wärmer ist, eine bläuliche Farbe besitzt und vor allem nicht oder doch nur sehr langsam fließt. Es wird demgemäß von einem Küstenstrom und von einem äußeren Strom gesprochen. Die Breite des Humboldtstromes wechselt nach Örtlichkeit und Jahreszeit sehr erheblich. Sie wird meist auf 80 bis 200 Seemeilen (etwa 150 bis 400 km) geschätzt und zwar 150 und mehr im Winter und 80 bis 100 Seemeilen im Sommer. SCHWEIGGER (1949) gibt an, daß sich von 6° S. im Südsommer normalerweise die 23°-Isotherme 65 bis 75 km und die 25°-Isotherme etwa 110 km weit vom Land entfernt befinden.

Nach SCHWEIGGER (1947) bildet der Humboldtstrom keine geschlossene Einheit als Strom, sondern besteht aus einer Reihe von örtlichen Auftriebszentren kalten Tiefenwassers, zwischen die Einstromgebiete wärmeren Wassers eingeschoben sind. Solche durch höhere Durchschnittstemperaturen gekennzeichnete Unterbrechungsstellen des Humboldtstroms, an denen auch das Klima, speziell die am Zustandekommen des Stromes wesentlich beteiligten Winde, von der Norm abweicht, sind der Raum von Chimbote-Huarmey (9°—10° S.), das Gebiet von Cerro Azul bis zur Bahía de Inde-

pendencia mit dem Zentrum südlich von Pisco (13° — $14,5^{\circ}$ S.) und besonders die Bucht von Arica zwischen Ilo und Iquique ($17,5^{\circ}$ — 20° S.). Nähere Angaben über die Verhältnisse im nördlichsten Chile (Raum von Iquique) bringt de BUEN (1955). Die komplizierten Gegebenheiten in der Bucht von Pisco behandelt M. BARREDA (1954), sowie SEARS (1954), die die Erwärmung des Wassers in dieser Bucht auf die Sonneneinstrahlung zurückführt.

Von großer Bedeutung für die Lebensstätten des Meeresufers der peruanischen Küste ist die starke Dünung, die überall im Bereich des Humboldtstromes trotz der für gewöhnlich schwachen Winde zu beobachten ist. Besonders hoher Seegang (oft bei völliger Windstille) wird als „Braveza“ bezeichnet und ist mit einem oftmals erheblichen Ansteigen des Meeres verbunden. SCHWEIGGER (1946 und 1947) geht näher auf die Bravezas ein. Sie sind besonders häufig im Südwinter, sollen aber auch oft noch im Dezember und im Mai die Fischerei und die Küstenschifffahrt behindern. Sie werden offenbar durch Stürme in entfernten Teilen des Pazifischen Ozeans (meist südlich der Osterinsel) verursacht.

Aus dem Golf von Guayaquil kommt nach SCHWEIGGER (1945 und 1949) der örtlich in dieser Bucht entstehende warme Niño-Strom im ursprünglichen Sinne (la „legítima“ Corriente del Niño), der in Südrichtung fließt und dem Humboldtstrom meistens zwischen Cabo Blanco und Paita begegnet, wo dementsprechend ein Gebiet besonders häufiger Schwankungen der abiotischen Faktoren, vor allem der Wassertemperaturen, liegt, wenn auch großklimatische Rückwirkungen durch diese Warmwassereinbrüche nicht verursacht werden. Viel bedeutsamer sind die Einbrüche warmen Wassers aus dem Raum des Äquatorialen Gegenstromes, der heute allgemein als Niño-Strom bezeichnet wird. Dieses für gewöhnlich küstenferne Warmwassergebiet des offenen Ozeans nähert sich im Südsommer häufig der nordperuanischen Küste im Bereich der Lobos-Inseln.

In manchen Jahren stößt das warme Wasser ungewöhnlich weit nach Süden vor, so daß die Grundbedingungen, die zur Bildung des Humboldtstromes führen, gestört werden, so daß er an großen Teilen der Küste dann nicht mehr in Erscheinung tritt. Solche Ausnahmejahre (vielfach auch als Störungs- oder Niño-Perioden bezeichnet) waren das Jahr 1891, die Jahre 1925/26 und bis zu einem gewissen Grade auch 1953 und 1957. Nähere Einzelheiten über Verlauf und Ursachen der Störungen bringen SCHOTT (1931) und SCHWEIGGER (1940 und 1949). Die Verhältnisse im Jahre 1925 erläutert Abb. 9 nach BINI (1952). SCHWEIGGER (1953) beschreibt den vorletzten Warmwasservorstoß, der im Südsommer 1953 stattfand und bei dem 28° C warmes Wasser bis Talara und weniger warmes Wasser bis 11° S. vorstieß. Es zeigen sich ferner des öfteren auch Anomalien von geringerer Wirkung. So stellt SCHWEIGGER (1949) fest, daß auch im Jahre 1949 ungewöhnliche Verhältnisse geherrscht haben, wenn es auch nicht zu biologisch bedeutsamen Erscheinungen kam. SEARS (1954) vertritt die abweichende Ansicht, daß den Warmwasservorstößen von See her keine so große Bedeutung zukommt, wie es die meisten Autoren behaupten, sondern daß beim Ausbleiben des Auftriebes kalten Tiefenwassers in den „Katastrophenzeiten“ eine Erwärmung des Küstenwassers durch die Sonneneinstrahlung, besonders in den tiefen Buchten, stattfindet und daß dieses warme Wasser sich dann seewärts ausbreitet. Die großklimatisch wirksamen Störungen im

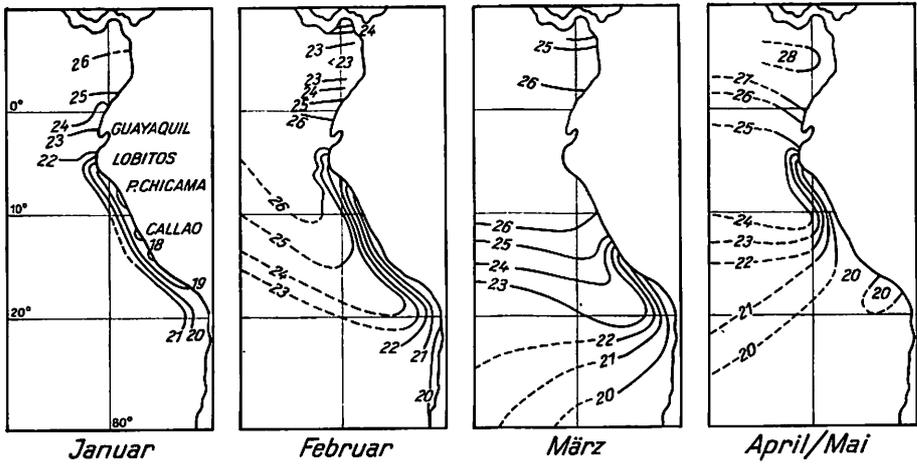


Abb. 9: Oberflächentemperaturen im Humboldtstrom in den Monaten Januar bis Mai des Ausnahmejahres 1925. Nach ZORRELL aus BINI (1952).

Gebiet des Humboldtstroms dürften aber doch wohl von See her kommen. Der kalte Meeresstrom bestimmt das Küstenklima Perus in entscheidender Weise. Das Aussetzen des Humboldtstromes in den Ausnahmejahren ist stets von einschneidenden Klimaänderungen begleitet, indem dann hohe Lufttemperaturen auftreten und starke Regenfälle niedergehen, die katastrophenartige Wirkungen auszulösen pflegen. Diese Regen scheinen übrigens auch der wichtigste das Gebirgsrelief der wüstenhaften peruanischen Küstenlandschaft bestimmende Faktor zu sein.

In Bezug auf alle weiteren Einzelheiten, insbesondere auf die theoretische Erklärung der Phänomene durch Erddrehung, jahreszeitliche Winde usw. muß auf die Spezialliteratur verwiesen werden und zwar vor allem auf SCHOTT (1931), GUNTHER (1936) und SCHWEIGGER (1947 und 1949), sowie auf den von der Guanogeseellschaft in Lima herausgegebenen ozeanographischen Atlas des peruanischen Litorals. Kurzgefaßte Schilderungen, wie sie zur Orientierung des Biologen erforderlich sind, findet man u. a. bei MURPHY (1925, 1936 und 1939), ROSPIGLIOSI (1937), BINI (1952), H.-W. & M. KOEPCKE (1953a), MARTELY (1955), DIETRICH (1956) und KOEPCKE (1956b).

8. Klimatologische Übersicht

Entsprechend der entscheidenden Bedeutung, die dem Klima für die Verbreitung der Organismen und damit auch für die Beschaffenheit der Lebensgemeinschaften, Lebensstätten und Landschaftsformen zukommt, müssen die klimatischen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet an dieser Stelle etwas eingehender behandelt werden als die übrigen abiotischen Bedingungen. Auch TISCHLER (1955a) betont, daß es besonders die verschiedenen Kombinationen der Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse sind, auf die sich die Typen der Lebensräume mit ihren speziellen Organismengemeinschaften zurückführen lassen, wobei nicht so sehr die absoluten Niederschlags-

mengen und die Temperatursumme im Jahreslauf, sondern die Zahl und Verteilung der kalten und warmen, wie der trockenen und nassen Monate ausschlaggebend ist. Nach TROLL (1952) bilden sich z. B. in den tropischen Gebieten Südamerikas und Afrikas Regenwälder und Feuchtsavannen bei 0 bis 4, Trockenwälder und Steppen bei 5 bis 10 und Halbwüsten und Wüsten bei über 10 Trockenmonaten im Jahre aus.

Zur allgemeinsten Kennzeichnung aller Klimate des Untersuchungsgebietes sei hervorgehoben, daß die Tropenklimate nicht, wie es der Leser aus der gemäßigten Zone kennt, so sehr Jahreszeitenklimate sondern vielmehr vor allem thermische Tageszeitenklimate sind (TROLL, 1952), indem die Jahreszeiten fast nur durch die Niederschläge bestimmt werden. Nach TROLL (1959) liegen die Jahresamplituden der Temperatur in den Äquatorialgegenden unter 2°C . So beträgt z. B. für Quito (Ecuador) die Schwankung der Monatsmittel sogar nur $0,8^{\circ}\text{C}$, die jährliche Schwankung der Temperatur bei Sonnenaufgang $1,8^{\circ}\text{C}$ und die der Mittagstemperatur $2,2^{\circ}\text{C}$, d. h. es herrscht dort ein reines äquatoriales Tageszeitenklima. Im Norden

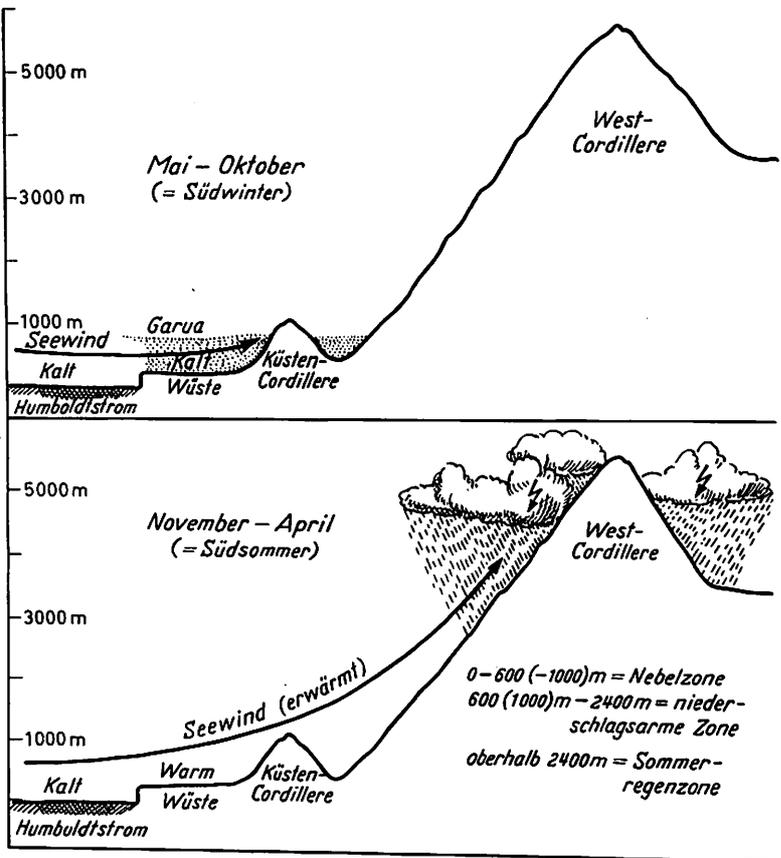


Abb. 10: Schema der jahreszeitlichen Niederschlagsverteilung an der Westseite der Anden von Mittel- und Südperu. Nach RAUH (1958).

des Untersuchungsgebietes dürften ähnliche Verhältnisse wie in Quito herrschen, während sich im Süden die äquatorferne Lage schon erheblich bemerkbar macht. So beträgt für Arequipa ($16^{\circ} 24' S.$, etwa 2400 m Höhe) die jährliche Schwankung der Temperatur bei Sonnenaufgang etwa $8^{\circ} C$ (ein sehr hoher Wert, infolge der starken nächtlichen Ausstrahlung des Wüstenklimas), während der entsprechende Wert für die Mittagstemperatur $3,3^{\circ} C$ beträgt. Auf dem Gipfel des 5850 m hohen Misti bei Arequipa beträgt die Jahresschwankung sowohl für die Morgen- als auch die Mittagstemperatur $5,0^{\circ} C$.

Über die allgemeine klimatische Situation der Westseite der peruanischen Anden innerhalb Südamerikas unterrichtet die Abb. 10 nach RAUH (1958), der dazu noch erläuternd bemerkt; daß die warme und feuchte vom Ozean kommende Luft über der kalten Auftriebszone des Küstenmeeres abgekühlt wird und Nebel bildet. Im Südsommer aber fehlt der Nebel an der Küste trotz hoher Luftfeuchtigkeit. Die feuchten Winde steigen dann über dem stärker erwärmten Lande auf und es kommt erst am Andenabhang oberhalb von 3000 m Höhe zur Wolkenbildung und zu Regenfällen. Das bedeutet, daß Küste und Westhang der Anden immer abwechselnd in Wolken gehüllt sind. Diesen beiden Wolkengürteln, von denen der untere (Garua-Bewölkung) weit in 400—1000 m und der zweite (Sierra-Bewölkung) um 2800—3300 m Höhe liegt, ist noch ein dritter in über 4000 m Höhe (Puna-Bewölkung) hinzuzufügen. Den nur schwach ausgeprägten temperaturbedingten Jahreszeiten in den Tropen entspricht es, daß sich über längere Zeit fast täglich dieselben örtlichen klimatischen Besonderheiten wiederholen. So kommt es, daß den genannten drei Wolkengürteln drei Waldzonen bzw. Zonen dichter Vegetation entsprechen, worauf bereits TROLL (1955a) besonders hinweist.

Der Humboldtstrom ist derjenige Faktor, der das Klima der gesamten peruanischen Küste und weiter Teile des Hinterlandes entscheidend bestimmt. Nördlich vom Äquator (genauer Cabo Pasado auf $0,5^{\circ} S.$) und südlich von etwa $23^{\circ} S.$ ist an der südamerikanischen Pazifikküste das Meer wenigstens zeitweilig wärmer als das benachbarte Land, so daß es zu Niederschlägen kommen kann. Für das gesamte dazwischen liegende Küstengebiet ist es umgekehrt: das Meer ist dort kälter als das durch die Sonneneinstrahlung erwärmte Land, so daß es nicht zu Regenfällen kommt. Es ist so, wie WOLF (zitiert bei CHAPMAN 1926, S. 30) sagt: „Extend the Antarctic Current with its low temperature to the Gulf of Panama and it would soon convert the coast of Ecuador and Colombia into a desert resembling that of Peru; on the other hand, give the coast of Peru a tropical sea with normal temperature, and the aspect of the coast and western slope of the Cordillera would soon become covered with vigorous vegetation as a result of regular, solstitial rains.“ Die nach jahrzehntelangen Zwischenräumen auftretenden Ausnahmejahre beweisen die Richtigkeit dieser Aussage am klarsten. Hohe Lufttemperaturen und starke Regenfälle bedingen dann völlig andere Verhältnisse. In der Kulturlandschaft können dann durch Aufweichen der nicht auf Regen eingestellten dachlosen Häuser, durch Bodenfließen, Auftreten von Hochwasser und durch die Schlammströme der Trockenflüsse katastrophenartige Verhältnisse eintreten. Als im Jahre 1953 sich derartige ungewöhnliche Verhältnisse an der nordperuanischen Küste einstellten, war

bis zur Gegend um Olmos (6° S.), die zur Übergangszone von Steppen- in Wüstenklima gehört, ein nahezu typisches tropisches Regenwaldklima ausgebildet. Sonnenschein und Morgennebel am Vormittag und tägliche starke Regengüsse nachmittags bedingten bei um 30° C liegenden Temperaturen eine Art „Treibhausluft“.

Das hochandine und erst recht das ostandine Gebiet Perus liegen weitgehend außerhalb des Einflußbereiches des Humboldtstromes. Dort ist überall eine sehr deutlich ausgeprägte Regenzeit im Südsommer vorhanden. Am westlichen Andenabhang und an der Küste findet man demgegenüber die verschiedensten Übergangsklimate bis zur Extremwüste. In dieser Übergangszone wird nicht zuletzt auch durch die den verschiedenen Höhenlagen entsprechenden Temperaturverhältnisse eine charakteristische Zonierung hervorgerufen. Ganz allgemein nimmt die Niederschlagsmenge in den Anden zwischen Ekuador und dem südlichen Wendekreis ab. Örtlich kann es außerdem als Folge von Lokalwinden in den größeren Flußtälern sehr niederschlagsarm sein (TROLL, 1952). Durch diese Gegebenheiten wird eine große Mannigfaltigkeit der Klimate in Peru und speziell im Untersuchungsgebiet bedingt, die wiederum eine Fülle der verschiedenartigsten Vegetationsformen nach sich zieht.

KÖPPEN (1931) klassifiziert die Großklimate der Erde von der Voraussetzung ausgehend, daß die Böden und die Vegetation ein Mittel zum Erkennen der klimatischen Bedingungen einer Region abgeben. Auch HARE, zitiert bei ROLDAN (1956), betont, daß die Vegetation den Spiegel des Klimas bildet. Auf dieser Tatsache beruht auch die Einteilung de CANDOLLES (1874), der die Pflanzen ihrem Verhalten gegenüber Wärme und Feuchtigkeit in die fünf Gruppen Megathermen, Xerophilen, Mesothermen, Mikrothermen und Hekisothermen einteilte. Besonders geeignet zur kurzen Charakterisierung des Klimas einer Landschaft erweisen sich die Klimaformeln nach KÖPPEN (1931). Diese Formeln wurden weitgehend nach den unter bestimmten klimatischen Bedingungen normalerweise auftretenden natürlichen Pflanzenformationen geschaffen. KÖPPEN (1931, S. 133) sagt: „... so kommen wir zu Klimaformeln, welche die Natur und Verwandtschaft der Klimate in ähnlicher Weise kurz ausdrücken, wie die chemischen Formeln diejenige der Stoffe. Wie weit man darin gehen will, hängt natürlich in der Klimatologie, wo man überall Mannigfaltigkeit und Übergänge findet, vom Gutdünken und vom Zweck ab, den man verfolgt. Die Klimaformel ist aber wohl der einfachste Weg, um sich in dieser verwirrenden Mannigfaltigkeit zurechtzufinden und Verwandtes zu verknüpfen.“ Es darf in diesem Zusammenhange allerdings nicht verschwiegen werden, daß einige Autoren die KÖPPENSchen Formeln strikt ablehnen. So bezeichnen z. B. THORNTHWAITE & HARE (1955) diese Formeln als rudimentär und grob (rudimentario y toscó) und behaupten von ihnen, daß sie in ihrer Anlage verfehlt seien, so daß selbst bei weiterer Unterteilung der KÖPPENSchen Gruppen nichts gewonnen werden könne. Das THORNTHWAITSche System dagegen basiert auf der Evapotranspiration, die als der fundamentale Vorgang geschildert wird, der sich zwischen Erdboden und Atmosphäre abspielt. In der hier vorliegenden Arbeit wird jedoch den KÖPPENSchen Formeln deshalb der Vorzug gegeben, weil mit ihrer Hilfe sehr wohl eine Gliederung des Landschafts- und Vegetationsbildes des Untersuchungsgebietes erlangt werden kann und da die zahl-

Tabelle 1: Klimaformel-Symbole nach KÖPPEN (1931).

A	: kältester Monat (d. i. dessen vieljährige Mitteltemperatur) über 18°		
B	: Regenmenge unter der Trockenheitsgrenze		
C	: kältester Monat zwischen 18° und —3°		
D	: kältester Monat unter —3°, wärmster über 10°		
E	: wärmster Monat unter 10°		
F	: wärmster Monat unter 0°		
(G)	: Gebirgsklima	} nur bei Bedarf angewendet	
(H)	: Höhenklima, oberhalb 3000 m		
S	: Steppenklima		
W	: Wüstenklima		
T	: Tundrenklima, wärmster Monat zwischen 0 und 10°		
a	: Temperatur des wärmsten Monats über 22°		
b	: Temperatur des wärmsten Monats unter 22°, mindestens 4 Monate über 10°		
c	: nur 1—4 Monate über 10°, kältester Monat über —38°		
d	: Temperatur des kältesten Monats unter —38°		
f	: beständig feucht (genügender Regen oder Schnee in allen Monaten)		
g	: Ganges-Typus des jährlichen Temperaturganges, mit Maximum vor der Sonnenwende und der sommerlichen Regenzeit		
h	: heiß, Jahrestemperatur über 18°		
i	: isotherm, Differenz der extremen Monate unter 5°		
k	: (winter-) kalt, Jahrestemperatur unter 18°, wärmster Monat über 18°		
k'	: desgl. aber wärmster Monat unter 18°		
l	: lau, alle Monate 10—22°		
m	: Mittelform, Urwaldklima trotz einer Trockenzeit		
n	: häufiger Nebel		
n'	: Nebel selten, aber große Luftfeuchtigkeit und Regenlosigkeit bei relativer Kühle (Sommer unter 24°)		
n''	: desgl. bei Sommertemperatur 24—28°		
n'''	: desgl. bei sehr hoher Temperatur (Sommer über 28°)		
s	: trockenste Zeit im Sommer der betreffenden Halbkugel		
w	: trockenste Zeit im Winter der betreffenden Halbkugel		
s', w'	: desgl., Regenzeit zum Herbst hin verschoben		
s'', w''	: desgl., Regenzeit gegabelt, mit kleiner Trockenzeit dazwischen		
t'	: Kap-Verdescher Wärmegang, mit in den Herbst verschobener wärmster Zeit		
t''	: sudanesischer Wärmegang mit kühlestem Monat nach der Sommersonnenwende		
x	: Regenmaximum im Frühsommer, heiterer Spätsommer		
x'	: Seltene, aber heftige Regen zu allen Jahreszeiten		
Af	: Tropisches Regenwaldklima	Cf	: Feuchttemperiertes Klima
Aw	: Savannenklima	Dw	: Transbaikalisches Klima
BS	: Steppenklima	Df	: Feuchtwinterkaltes Klima
BW	: Wüstenklima	ET	: Tundrenklima
Cs	: Etesienklima	EF	: Schneeklimate
Cw	: Sinisches Klima		

reichen bisher gemessenen meteorologischen Daten als Grundlagen Verwendung finden können. Andererseits ist die Evapotranspiration nicht oder nicht in ausreichender Weise im Untersuchungsgebiet gemessen worden, so daß das THORNTHWAITsche System hier vorläufig noch nicht anwendbar ist.

Mit den Mängeln, die dem Formelsystem KÖPPENS anhaften, beschäftigt sich LAUER (1952). Danach krankten diese Formeln vor allem daran, daß sie sich nur auf die Regenmengen, aber nicht auf die Dauer der Regenzeiten beziehen. Wie TROLL (1952) und LAUER (1952) überzeugend darlegen, ist nämlich die Zahl der Regenzeitmonate für die Ausbildung der Vegetation von grundlegender Bedeutung. Nach letzterem Autor herrschen im Untersuchungsgebiet die folgenden Typen ombrothermischer Klimate (Humidi-

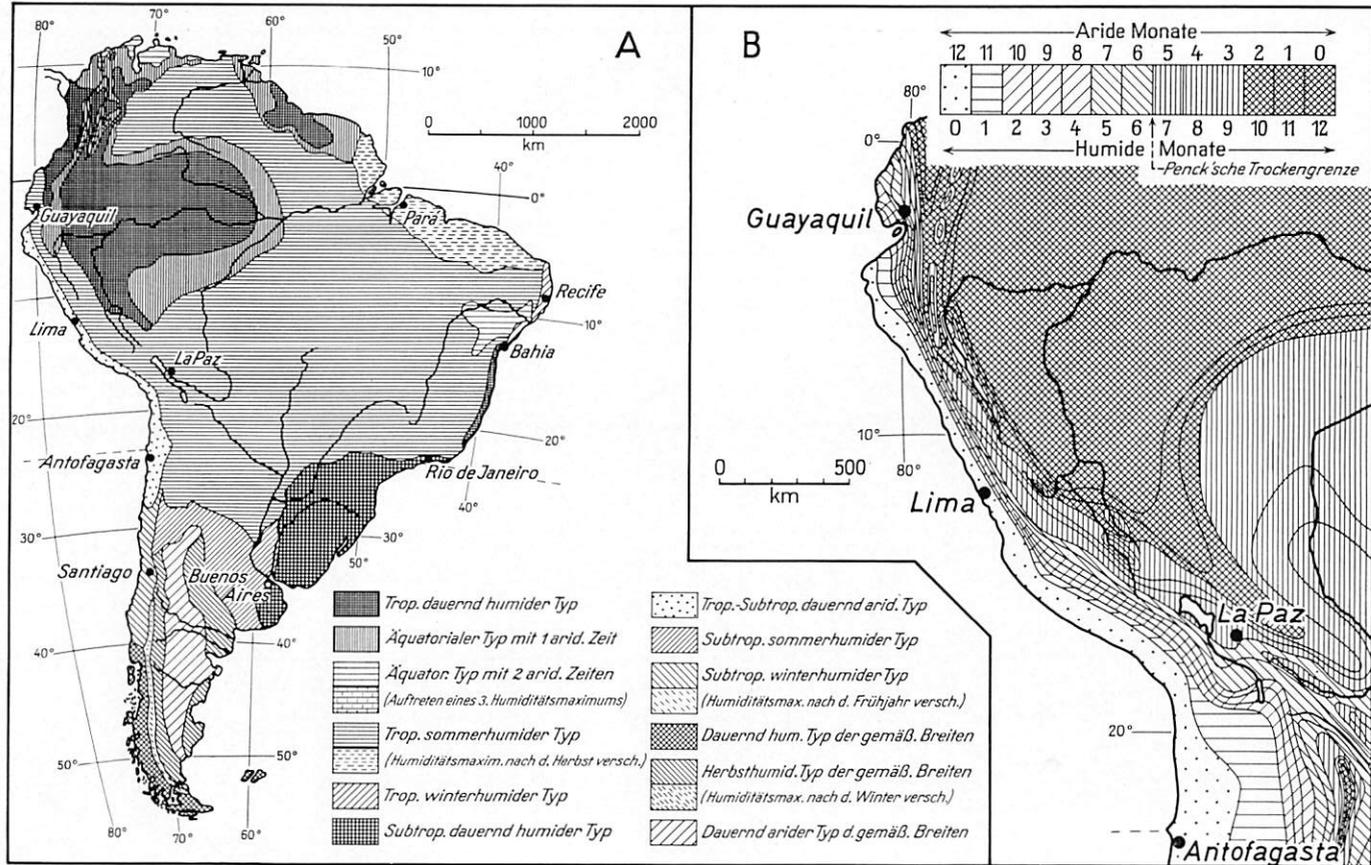


Abb. 11: Die allgemeine klimatische Situation des Untersuchungsgebietes. A. Typen der ombrothemischen Klimate in Südamerika; B. Die Zahl der humiden bzw. ariden Monate (Isohygromenen). Nach LAUER (1952).

tätstypen) vor: Typ 4: tropisch-sommerhumider Typ (sommerhumider Tro- pentyp) = Tfso; Typ 7: tropisch-subtropisch dauernd arider Typ (semper- arider Tropen- und Subtropentyp) = Ttd + sTtd.

Eine zur Orientierung des Botanikers und Biogeographen bestimmte Zu- sammenfassung über das Klima der Küstengebiete und des Andenraumes Perus bringt WEBERBAUER (1945) S. 117—138. Das Klima Nordwestperus wird ausführlich von PETERSEN (1935) und das des äußersten Südwestens (Tacna, um 18° S.) von PETERSEN & ALBERCA (1954) behandelt. Über das Klima der peruanischen Küste und seine Beziehungen zu den ozeanographi- schen Gegebenheiten findet man bei SCHWEIGGER (1947) allgemeinverständ- liche Angaben. Im übrigen muß auf die sehr zersplitterte Spezialliteratur verwiesen werden. Das Fehlen zuverlässiger meteorologischer Daten für ge- wisse Teile des Landes erschwert es, sich für manche Gebiete ein klares Bild zu machen.

Geht man von den KÖPPENSchen Klimaformeln (Tabelle 1) aus, so sind für das Untersuchungsgebiet die folgenden grundsätzlichen Angaben über die in ihm vorhandenen Großklimabereiche zu machen:

a) **Tiefland-Regenwaldklima** oder makrothermes Regenwald- klima (Af-Klima und Am-Klima) mit dem Niederschlagsmaximum im Süd- sommer findet man nur ganz im Norden des Untersuchungsgebietes, wo die äußersten Ausläufer des kolumbianisch-ekuatorianischen Tiefland-Regen- waldgebietes enden. Nähere Angaben über dieses Gebiet bringen CHAPMAN (1917 und 1926), MURPHY (1939), TROLL (1932) und SCHMIDT (1952). Der letztgenannte Autor hebt hervor, daß das pazifische Gebiet Kolumbiens das niederschlagsreichste von Südamerika ist. In Quibdo (5° 41' N.) wurden z. B. im Jahre 1936 fast 20 m Regenhöhe gemessen. Die Regenhöhe liegt dort zwar für gewöhnlich niedriger, unterschreitet aber in keinem Jahre 8 m. TROLL (1952) geht auf die merkwürdige Überschneidung der Sommer- regen mit den durch den Humboldtstrom bedingten Nebeln näher ein, die für manche Teile West-Ekuadors charakteristisch sind (vergl. Kap. IX 2). Einzelheiten über den auf peruanischem Territorium liegenden kleinen Teil des Tiefland-Regenwaldgebietes bringt BARREDA (1945) gelegentlich der Behandlung der Waldbestände des Departamento Tumbes. Das Zentrum des westandinen Tiefland-Regenwaldes liegt in Peru bei El Caucho.

b) **Savannenklima** (Aw-Klima). Nach Süden zu und in Richtung auf das Meer zu geht der Tiefland-Regenwald in laubabwerfenden, d. h. nur im Südsommer grünen Wald über, dessen lichteste Bestände Savannen sind. Dieses Gebiet ist durch hohe Temperaturen und durch eine gut ausgeprägte Regenzeit im Südsommer (Regen fällt hier jedes Jahr), aber auch durch eine längere Trockenzeit gut charakterisiert. Die regengrünen Trockenwälder der Tropen beginnen nach LAUER (1952) an der Isohygromene 7 (d. h. sechs Monate sind arid). Das Aw-Klimagebiet bedeckt einen Teil von Südwest- Ekuador und reicht im Süden bis zur Breite von Huarmey. Seine West- grenze fällt ungefähr mit der Linie zusammen, die das Gebiet jährlichen Re- gens von dem der gelegentlichen Regenfälle trennt (Abb. 12). Ausführliche meteorologische Daten liegen bisher über den peruanischen Teil des Ge- bietes noch nicht vor. Einige Angaben über das Klima von Zarumilla bringt PETERSEN (1949).

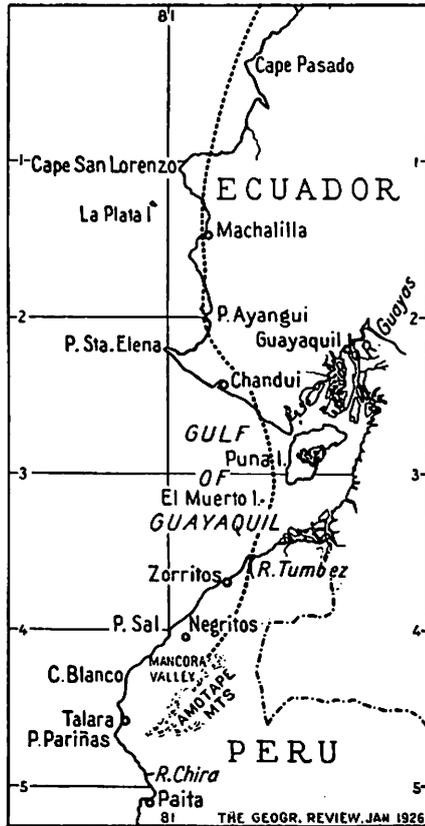


Abb. 12: Die Westgrenze des Gebietes in Ekuador und NW-Peru, in dem jährlich ökologisch wirksamer Regen fällt. Nach CHAPMAN (1926).

c) Heißes Steppenklima (BShw-Klima). Im Süden und im Westen des Aw-Klimabereiches fallen nur noch nach jahrelangen Unterbrechungen (jedenfalls aber nicht jährlich) zur Erzeugung einer dichteren Vegetation ausreichende Regenmengen. Dieser zwischen dem Savannenklima und dem heißen Wüstenklima einzuschiebende Klimagürtel nimmt in den nordperuanischen Flachlandgebieten einen breiten Raum ein und reicht zwischen Capón und Máncora bis ans Meer. Weiter nach Süden zu entfernt er sich aber immer mehr von der Küste und wird schließlich zu einem schmalen Streifen, der sich, allmählich höher hinaufsteigend, am westlichen Andenabhange hinzieht. Einzelheiten über das BShw-Klima des nordperuanischen Küstengebietes findet man bei PETERSEN (1935), dessen ausführliche Angaben sich hauptsächlich auf langjährige meteorologische Messungen und Studien im Gebiet um Zorritos stützen. Die von RAUH (1958) gemachten Erläuterungen dürften zutreffen, nach denen zwischen dem 5. und 8. Grad südl. Br. alle 5—7 Jahre die Zeit der Dürre durch biologisch wirksame Regenfälle durchbrochen wird, wenn auch diese Regen die Küste selbst wohl

meist nicht erreichen. Für Piura nennt RAUH für das Jahr 1945: 143,40 mm, für 1946: 7,52 mm und für 1947: 29,75 mm Jahresniederschlag.

SCHOTT (1931), der die Daten von EGUIGÜREN (1894) verwendet, führt aus, daß für Piura im Laufe von 140 Jahren (1791—1931) mindestens 12 Jahre (nämlich: 1791, 1804, 1814, 1828, 1845, 1864, 1871, 1877, 1878, 1884, 1891 und 1925) mit übermäßig heftigen, ja zerstörenden Regen und 21 Jahre mit mäßigen Regen zu verzeichnen sind. Die übrigen rund 100 Jahre blieben für Piura trocken oder hatten nur verschwindend geringe Niederschläge.

d) Kaltes Steppenklima (BSGkw-Klima). Da die Zahlen gleicher Niederschlagsmengen von N nach S nach und nach am Andenabhang hinaufsteigen, verlagern sich die meisten Klimazonen Nordwestperus nach Süden zu in den Anden mehr und mehr nach oben. Es geht aus diesem Grunde das BShw-Klima (bzw. BSchw-Klima) schließlich in einem Streifen mit BSGkw-Klima über. Dieses Klima findet man in Nord- und Mittelperu überall dort, wo das niederschlagsarme Klima sich hoch am Andenabhang hinaufzieht und außerdem in Südperu oberhalb des Wüstengürtels, der dort ja hoch am Westhang der Anden hinaufreicht. Die von RAUH (1958) S. 61 gemachte Bemerkung, daß die obere Verbreitungsgrenze von *Espostoa melanostele* (2000—2400 m) mit der unteren Grenze der Sommerregenzone zusammenfalle, dürfte unzutreffend sein, da diese Grenze bereits am Unterande der *Neoraimondia*-Zone (also zwei Kakteenzonen tiefer) liegt. Genauere Daten liegen für Arequipa vor, für das RAUH (1958) die folgenden Regenmengen für das Jahr 1946 bringt:

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	S
11,0	79,5	33,0	3,5	0	0	0	0	0	0	2,8	2,8	132,6

Die Talaufwinde können in den Tälern der Küstenflüsse im Bereich der Bergsteppen Sturmstärke erreichen. Wie RAUH (1958) schildert, beginnen diese Winde in der Regel gegen 9 Uhr morgens, erreichen in den Mittagsstunden ihre größte Stärke und flauen kurz vor Sonnenuntergang wieder ab. Wegen seiner besonders starken Talwinde hat das Churín-Tal (um 11° S.) besonders ausgedehnte Kakteensteppen. TROLL betont ebenso wie RAUH den bedeutenden Einfluß der Talwinde auf die Verteilung der Niederschläge und damit der Vegetation. Die relative Luftfeuchtigkeit in solchen Tälern mit starken Talwinden (wie das Churín-Tal) ist sehr gering und beträgt nach RAUH mittags nur 30—40 %.

e) Heißes Wüstenklima (BWh-Klima). Heiße Wüsten gibt es entlang der gesamten peruanischen Küste südlich von 4,5° S. Nach LAUER (1952) reichen sie im Süden bis etwa 28° S., d. h. bis ins nördliche Mittelchile¹⁾. An das Meeresufer grenzen sie jedoch nur in Nordperu und im Bereich der Unterbrechungsstellen des Humboldtstromes. Die Tagestemperaturen pflegen infolge der fehlenden oder doch äußerst geringen Bewölkung sehr hoch zu sein. Häufig herrscht Windstille oder es wehen nur schwache

¹⁾ GOODALL, JOHNSON & PHILIPPI (1946) ziehen die Grenze jedoch auf Grund der Verbreitungsgebiete der Vögel bereits am Río Loa auf etwa 22° S., eine Auffassung, der der Vorzug zu geben sein dürfte.

Lokalwinde. Stärkere Winde beobachtete man fast nur dort, wo die Zone der heißen Wüsten eine erhebliche Breite erreicht, wie in der Wüste von Ica und in Nordperu (besonders in der Sechurawüste). Der „Paracas“ ist ein gefürchteter Staub- und Sandsturm im Gebiet von Pisco — Ica — Nasca. Wüstenlack wurde in größerem Ausmaß bisher nur bei Talara und bei Nazca gefunden. Ein Jahreszeitenwechsel ist kaum ausgeprägt, jedoch kommt es wohl fast jährlich während des Südsommers vor, daß vereinzelt Gebirgsregen noch in der Wüstenzone fallen. Die Regentropfen pflegen allerdings schon beim Aufschlagen restlos zu verdunsten. Zu einer geschlossenen feuchten Bodenoberfläche dürfte es in einem beträchtlichen Teile der peruanischen heißen Wüsten unter normalen Bedingungen nie kommen (vergl. aber das in Abschnitt 7 dieses Kapitels über die Ausnahmejahre gesagte). Für den Pflanzenwuchs sind diese Regen praktisch ohne Bedeutung.

f) Kaltes Wüstenklima (BWki-Klima). Relativ tiefe nächtliche Temperaturen findet man in den südperuanischen Flachlandgebieten östlich der Küstenkordillere, soweit sie höher liegen als etwa 1000 m. Ein ausgesprochen kaltes Wüstenklima tritt jedoch erst in den höher gelegenen Teilen der Atacama-Wüste in Nordchile auf. Die Angabe MONHEIMS (1955), daß zwischen Lima und Arequipa der gesamte Küstenbereich bis zu einer Höhe von 2000 m (im Süden bis etwa 2500 m) hinauf von Vollwüste eingenommen werde, muß insofern korrigiert werden, als die Vollwüste nur ungefähr von Chala an südwärts bis zu dieser Höhe hinaufgeht. Nach LAUER (1952) besteht bei Arequipa in 2000 m Höhe bereits ein humider Monat, der in der nordchilnischen Salpeterwüste allerdings erst in 4000m Höhe eintritt. Nach TROLL (1959) zeichnet sich die Wüstenpuna (d. h. die Hochgebirgswüsten) durch die größten tageszeitlichen Temperaturschwankungen aus (angeblich bis 56° C), die man auf der Erde bisher überhaupt gemessen hat.

Das Hochgebirgsklima der Gebiete oberhalb des Pflanzenwuchses ist in mancher Hinsicht dem Wüstenklima verwandt, wird hier jedoch im Abschnitt über Eisklima behandelt.

g) Warmes Feuchtluftwüstenklima (BW hn-Klima). Über dem kalten Wasser des Humboldtstromes bildet sich eine kühle Luftschicht, die wohl durch die täglich im wüstenhaften Hinterland entstehenden Aufwinde angesaugt wird und weit landeinwärts die Lufttemperaturen beeinflusst. In den Monaten Mai bis Anfang Dezember, d. h. im Südwinter, liegt ständig eine Wolkendecke über dem Lande und dem küstennahen Meere; nur recht selten reißt sie, meist am Nachmittag für einige Stunden auf. Sie reicht in den Flußtälern meist um 20 bis 30 km, gelegentlich aber auch bis zu 50 ja 70 km weit landeinwärts. Außerhalb der Flußtäler wird sie durch die Berge begrenzt. Sie ist für gewöhnlich auf See unterbrochen, so daß die Sonne in Lima kurz vor ihrem Untergange häufig unter ihr hindurchscheint. Diese Wolkendecke verhindert es nicht, daß der Wüstenboden infolge der durchdringenden Wärmestrahlung erheblich erwärmt zu werden pflegt, wenn auch die Sonne selbst meistens den ganzen Tag über unsichtbar bleibt. Die Wolkenuntergrenze liegt für gewöhnlich bei 300 bis 600 m Höhe, die Obergrenze bei 800 bis 1000 m. Die Lufttemperatur nimmt nach GARCÍA (1946) dabei von der Erdoberfläche bis zur Wolkenobergrenze von etwa 18° bis 13,5° C ab und springt dann unmittelbar über den Wolken in 850 bis

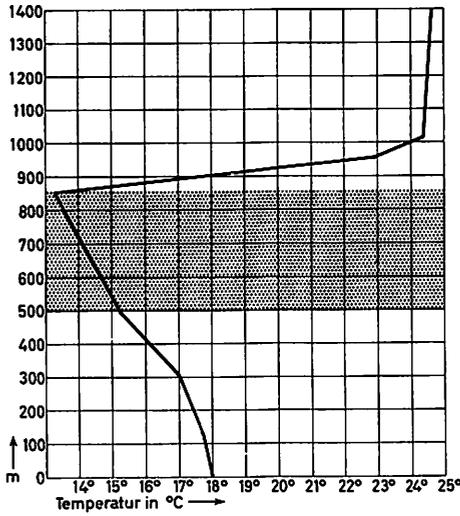


Abb. 13: Die normalen Lufttemperaturen im Südwinter an der peruanischen Garua-küste (BWhn-Klimabereich) zwischen Meeresniveau und 1400 m Höhe. Nach GARCÍA (1946).

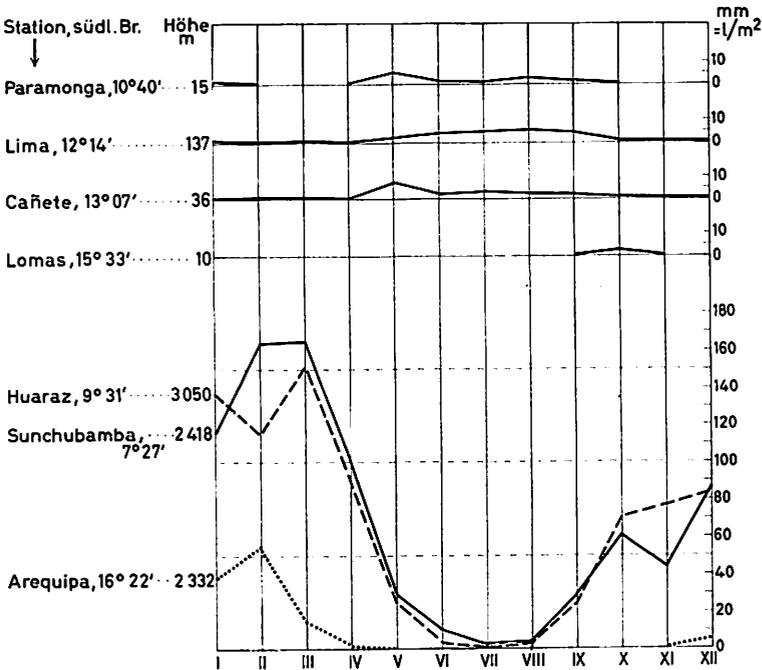


Abb. 14: Niederschläge im BWhn-Klimabereich im Vergleich zu den Niederschlägen an drei Orten am westlichen Andenabhang. Nach Daten des Servicio Meteorológico in Lima.

1000 m Höhe auf über 24° C. Diese Temperatur-Sprungschicht ist für das Gebiet des Humboldtstromes sehr bezeichnend (Abb. 13). Die Temperatur über der Wolkendecke dürfte ungefähr derjenigen entsprechen, die in der betreffenden geographischen Breite und Meereshöhe zu erwarten ist. Unter der Wolkendecke kommt es zu den als Garua bekannten Staubregen. Diese liefern aber nur eine geringe meßbare Regenmenge. Sie beträgt z. B. für Casa Grande (Norden des Klimabereiches) 16 mm, für Lima (Mitte) 34 mm und für Tacna (Süden) 43 mm als Mittel von 17, 28 und 20 Beobachtungsjahren.

Ganz anders liegen die Verhältnisse dort, wo die Garua-Wolkendecke an die Berge anstößt oder den Küstenhügeln längere Zeit über regelmäßig in breiter Fläche aufliegt. Hier sind die Garua-Niederschläge so beträchtlich, daß sich eine geschlossene Pflanzendecke ausbilden kann, die als Vegetation der Lomas bezeichnet wird. FERREYRA (1953) gibt für Lachay 210 mm Niederschlag als Mittel von 17 Jahren und für Atocongo 265 mm als Mittel von 7 Jahren an. Für die Organismen der Lomas ist es bedeutsam, daß die Niederschläge, obwohl ihre Gesamtmenge nur gering ist, einige Monate lang nahezu kontinuierlich fallen, wobei die niedrigeren Temperaturen, die sehr hohe Luftfeuchtigkeit, die geringen Windstärken und die fast ununterbrochene Beschattung durch die Wolkendecke die Verdunstung erheblich herabsetzen. Es ist zu erwarten, daß durch eine Bestimmung der Niederschlagsmengen nach Art der Taumessung und durch Bestimmen der Verdunstungswerte ein Zahlenmaterial gewonnen werden kann, das die besonderen Verhältnisse in den Lomas noch klarer zum Ausdruck bringt. In der Übergangszeit zur Trockenzeit und in der Trockenzeit selbst herrscht in den Lomas ein ständiger Wechsel der klimatischen Bedingungen, vor allem schwankt dann die Luftfeuchtigkeit sehr erheblich. In Zusammenhang damit dürfte die starke chemische Verwitterung der Gesteine stehen, beson-

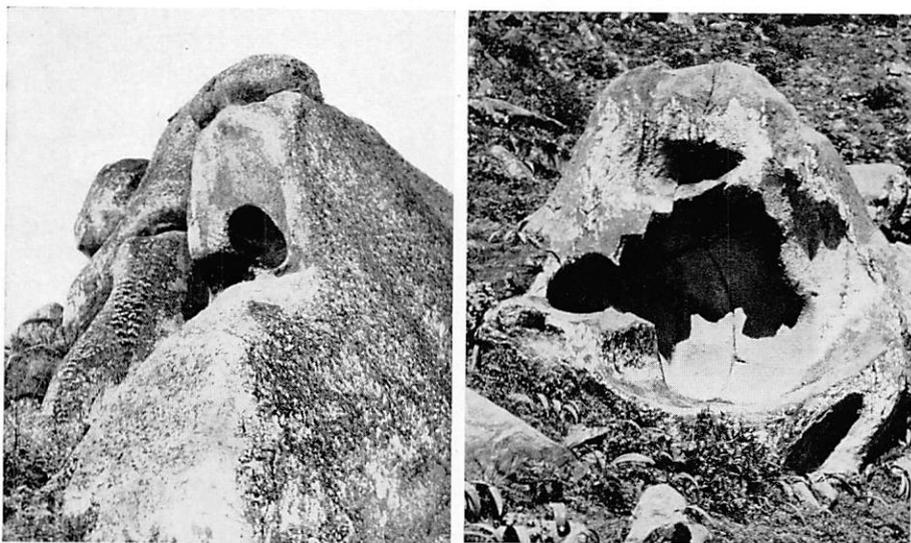


Abb. 15: Tafonis (Aushöhlungen des Gesteins infolge chemischer Verwitterung) in einem Felsloma-Gebiet. Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu).

ders die Bildung von Tafonis, die die meisten Lomasgebiete auffällig charakterisieren. (Abb. 15). Messungen des Standortklimas wurden in den Lomas von Atocongo bei Lima von AGUILAR (1954) durchgeführt.

Wie FERREYRA (1953) betont und wie es auch aus den Arbeiten von VELARDE (1945 und 1949) hervorgeht, liegen die an Garuaniederschlägen reichen Monate allgemein zwischen April und November. WEBERBAUER (1945) bringt nach KNOCH (1930) die folgenden Niederschlagswerte für Lima in mm:

Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	S.
0	0	1	1	2	6	9	10	10	5	3	1	48

Nach FERREYRA (1953) wurden die folgenden Jahresmittel festgestellt, wobei zu beachten ist, daß Lima und Tacna unter der Garuawolkendecke, also in der Wüste liegen, während sich Atocongo und Lachay in typischen Lomasgebieten befinden:

1. Lima (12° 04' S.) in 157 m Höhe (Mittel von 19 Jahren) 37,4 mm
2. Tacna (18° S.) in 560 m Höhe (Mittel von 11 Jahren) 48,8 mm
3. Atocongo (12° 13' S.) in 220 m Höhe (Mittel von 7 Jahren) 264,8 mm
4. Lachay (11° 19' S.) in 380 m Höhe (Mittel von 17 Jahren) 210,0 mm

Nach SCHMITHÜSEN (1956) liegen die Jahresniederschläge in der nordchilenischen Küstenwüste meist unter 10 mm, wenn auch stellenweise Sommerregen vorkommen. An manchen Orten wurden dort noch niemals meßbare Niederschläge festgestellt. Sehr niedrige Werte hat z. B. Arica an der peruanischen Grenze mit 0,6 mm Jahresniederschlag als Mittel aus 39 Jahren.

Auffällig ist, daß das Niederschlagsmaximum nicht etwa an allen Teilen der peruanischen Küste in dieselben Monate fällt. Es ist im Norden mehr zur ersten Jahreshälfte und im Süden gegen das Ende des Jahres verschoben. Nach FERREYRA (1953) sind im Norden (Trujillo) die Monate Juli und August die feuchtesten, in Mittelperu sind es August und September (vergl. oben) und im Süden (Mollendo) Oktober und November, doch verlängern in Südperu viele Pflanzen ihre Blütezeit noch auffällig über diese Zeit hinaus, und zwar nach FERREYRA sogar bis in den März hinein.

Der gesamte BWhn-Klimabereich (Wüsten, Lomas und Flußoasen) ist, wie H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) näher ausführen, durch seine außerordentlich hohe Luftfeuchtigkeit besonders gekennzeichnet. Diese liegt meistens zwischen 80 und 95 % und sinkt selten unter 60 %. RAUH (1958) gibt die folgenden wohl von ihm selbst gemessenen Werte an: in den Nebelmonaten 94—98 % mit dem Minimum zwischen 76—81 % in der nebelfreien Zeit 92—94 % (Maximum) und 64—72 % (Minimum).

In den Monaten Dezember bis März fehlt in Mittelperu die Garuawolkendecke und es bilden sich statt dessen oft örtliche tiefliegende Küstenebel. Außerdem bilden sich Seenebel, die die Schifffahrt behindern können. Der Himmel pflegt dann unbewölkt zu sein und die Temperaturen steigen erheblich an.

Die Winde im BWhn-Klimabereich werden eingehend von SCHWEIGGER (1949b) behandelt. Es ist vor allem zwischen „Virazón“ (Seewind, Seebrise) und „Terral“ (Landwind) zu unterscheiden. Virazón entsteht durch Erwärmung des Landes am Tage und weht zumindest im Raume von Callao bis Pimentel am Tage von etwa 10 Uhr an, während abends und nachts der

Terral vorherrscht. Der wichtigste dieser beiden Winde ist unzweifelhaft la Virazón. Auffällig ist, daß dieser Wind, der auf See vorherrschend S- bis SW-Richtung hat, an der Küste auf SSO umzuschwenken pflegt, also unter einem beträchtlichen Winkel abgelenkt wird, d. h. im Sinne einer Parallelrichtung mit dem allgemeinen Küstenverlauf. Diese Ablenkung ist gleichzeitig mit einer Verstärkung des Windes verbunden und kommt nach SCHWEIGGER durch die tagsüber über dem Lande aufsteigende Luft zustande. Der Seewind hat die größte Stärke am Nachmittag (13—18 Uhr) und zwar vor allem im Südsommer. Das bedeutet, daß in den Sandwüsten der Küste größere Sandbewegungen vor allem im Südsommer nachmittags stattfinden. Der durch Virazón ins Land hineingewehte Sand scheint stellenweise durch den Terral wieder zum Meere zurückzugelangen. Auch RAUH (1956b) hebt hervor, daß an der gesamten peruanischen Küste die Orientierung der Sicheldünen das Vorherrschen mehr oder weniger südlicher Winde beweist.

Sturm, Gewitter und starke Regenfälle sind im BWhn-Klimabereich sehr ungewöhnliche Erscheinungen und pflegen in der Kulturlandschaft des Menschen großen Schaden anzurichten. Das letzte bei Lima beobachtete Gewitter soll nach WEBERBAUER (1945) im Jahre 1877 stattgefunden haben. Fast jedes Jahr kommt es im Südsommer, also in der Trockenzeit, zu vereinzelten Regenfällen, die aber sehr schwach zu sein pflegen. Diese Regen kommen meist vom Gebirge her, wo zu derselben Zeit Regenzeit herrscht. Sie bestehen für gewöhnlich aus nur wenigen, weit von einander fallenden großen Tropfen und pflegen weder die Oberfläche der Wüstenlandschaft nachhaltig zu befeuchten noch einen merkbaren Einfluß auf die Vegetation auszuüben. Stärkere Regen gehen aber im Zusammenhang mit den Anomalien des Humboldtstromes in gewissen Ausnahmejahren nieder. Das war z. B. der Fall in den Jahren 1891 und 1925/26 und in wesentlich schwächerer Form, nur Nordperu betreffend, auch 1953, wie schon in Kap. III 6 ausgeführt wurde. Solche Katastrophenjahre dürften für Flora und Fauna der peruanischen Wüstengebiete von einschneidender Bedeutung sein. Die Regen dieser Ausnahmejahre können oft als ungewöhnlich weit nach Süden vorstoßende Regen des ekuatorianisch-nordperuanischen Aw- und BShw-Klimabereiches aufgefaßt werden. Die Südgrenze der biologisch bedeutsamen Regenfälle dieser Klimabereiche ist im Zusammenhang mit der Ausbreitung warmen Meereswassers von Norden her sehr erheblichen Schwankungen unterworfen. Der Verfasser hatte Gelegenheit, 1953 zu diesem Thema Beobachtungen zu sammeln, ein Jahr, in dem der Regen bis zum 7. südl. Breitengrad ökologisch wirksam war. Mit der erhöhten Regenmenge geht in den Ausnahmejahren stets ein völliger Klimaumsturz, (vor allem wesentlich erhöhte Temperaturen) einher. Einzelheiten über das Jahr 1953 bringt SCHWEIGGER (1953).

h) Kaltes Feuchtluftwüstenklima (BWkn-Klima). Die Südgrenze der Lomasgebiete liegt nach FERREYRA (1953) zwischen Huasco und Coquimbo (30° S.) in Chile. Der Südteil des Gebietes der Lomas muß als Bereich der kalten Feuchtluftwüsten abgetrennt werden. Wo die Grenze zwischen den beiden Bereichen zu ziehen ist, läßt sich zur Zeit nach den zur Verfügung stehenden Daten noch nicht sagen. Flora und Fauna der Lomasgebiete südlich von Nazca zeigen deutliche Unterschiede zu denen der wei-

ter im Norden liegenden Gebiete. Ob diese Unterschiede allerdings auf Temperaturunterschieden, oder auf die im Süden weiter zum Jahresende verschobene Garuzeit, auf edaphische Verschiedenheiten oder auf die durch den Klimakeil von Pisco-Ica bedingte geographische Isolation der südlichen Lomasgebiete von den nördlichen zurückzuführen ist, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden. SAUER (1950) zieht eine provisorische Grenze bei Arica.

KÖPPEN (1931) unterscheidet bei seiner Einteilung der Großklimareiche vier Formen des Nebelklimas, die er (vergl. Tabelle 1) mit n , n' , n'' , und n''' bezeichnet. Das echte BWkn- (bzw. BWkn-) Klima würde man also nur in den Lomasgebieten finden, während in der umliegenden Wüste und in den Flußoasen je nach der Sommertemperatur der betreffenden Gegend n' bis n''' zu setzen wäre. Das bisher vorliegende meteorologische Tatsachenmaterial ist jedoch noch so lückenhaft, daß es nicht gerechtfertigt erscheint, schon jetzt eine so weitgehende Unterteilung des Klimabereiches vorzunehmen, der trotz aller Verschiedenheiten der einzelnen Gegenden doch eine große seiner Umgebung gegenüber ziemlich klar abgrenzbare Einheit bildet. Faßt man die drei „Strich-Klimate“ zu n_1 zusammen und stellt dieses dem eigent-

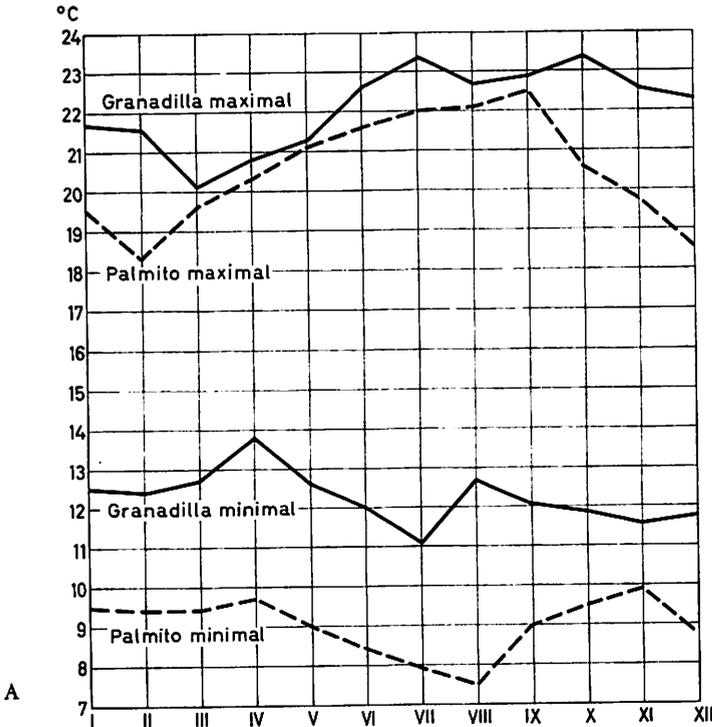
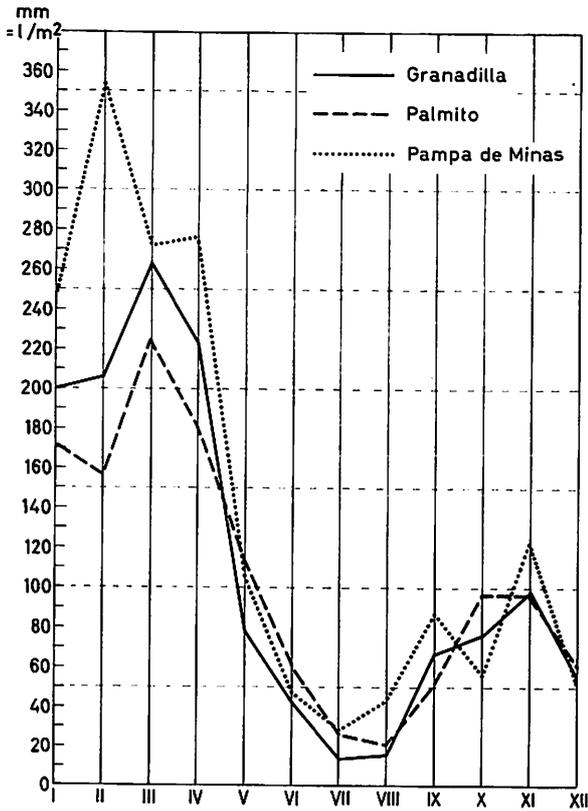


Abb. 16: Klima von Taulis (westlicher Andenabhang von Nordperu) nach den auf der Hacienda durchgeführten Messungen. — A. Temperaturen von La Granadilla (1700 m) und Palmito (2500 m); B. Niederschläge von La Granadilla, Palmito und Pampa de Minas (3000 m). Mittelwerte aus fast vierjährigen Messungen (1952—56).

B
(zu Abb. 16)



lichen n-Klima gegenüber, so ist damit eine allen hier in Betracht kommenden Zwecken entsprechende Einteilung bereits gegeben.

i) Mesothermes Regenwaldklima oder subtropisches Regenwaldklima (Cfi-Klima). Nach der KÖPPENSchen Nomenklatur sollte dieses Klima als „isothermes feuchttemperiertes Klima“ bezeichnet werden. Da es aber das charakteristische Klima der montanen mesothermen (bzw. subtropischen im Sinne CHAPMANS) Regenwälder Nordwestperus ist, wird hier dem obigen Terminus der Vorzug gegeben. Einzelheiten sind aus Abb. 16 zu entnehmen. An Orten gleicher Höhenlage, an denen eine geringere Regenmenge fällt, findet man BShw- bis BSGkw-Klima.

j) Ceja-Waldklima oder oligothermes bzw. temperiertes Waldklima (Cwib-Klima). Dieses Klima, dem wärmeren Cfi-Klima gegenüber als „kühles feuchttemperiertes Klima“ zu bezeichnen, ist für die Hartlaubwälder der Sierrazone, die in Peru auch „Ceja de la Montaña“ genannt werden und die CHAPMANS temperierten Wäldern entsprechen, charakteristisch. Diese Wälder liegen über dem mesothermen (bzw. subtropischen) Regenwald, von dem sie vielfach durch eine schmale Nebelwaldzone getrennt sind (vergl. Kap. V 8 e). Das Vorhandensein einer deutlichen Trockenzeit bedingt es, daß dieser Klimabereich durch immergrüne Hartlaubwälder be-

sonders gekennzeichnet wird. Seine Untergrenze liegt bei 2500 m, die obere Grenze ist die („untere“) Waldgrenze, über der sich das Höhengrasland ausdehnt. Sie liegt zwischen 3000 und 3500 m Höhe (meist um 3200 m). TROLL (1959) bemerkt, daß zumindest noch in Südperu in der Regenzeit gelegentlich Schneedecken bis 3000 m herabreichen, wenn sie dort auch niemals lange liegen bleiben. Bei 3000 m Höhe liegt ferner die Untergrenze der Zone, in der mit gewisser Regelmäßigkeit Nachtfröste auftreten.

k) Puna-Klima (ETHiw-Klima). D-Klimate (boreale Klimate), die sich durch niedrige, einem E-Klima entsprechende Temperaturen in der einen und durch sehr viel höhere Temperaturen in der anderen Jahreszeit auszeichnen, fehlen in ganz Südamerika, wie überhaupt auf der südlichen Halbkugel. Es schließt sich hier vielmehr an die C-Klimabereiche unmittelbar die E-Klimazone an, in der nach KÖPPEN der wärmste Monat unter 10° sein soll. Da in den tropischen Hochgebirgen nicht die jahreszeitlichen sondern die täglichen (Tag-Nacht) Temperaturschwankungen von Bedeutung sind, sollte zur Abgrenzung des EH-Klimas nicht so sehr die Temperatur des wärmsten Monats als vielmehr die Grenze regelmäßig auftretender und biologisch bedeutsamer Nachtfröste herangezogen werden. Nach TROLL (1959) beginnen am Abhang des Misti (Südperu) ziemlich regelmäßige Nachtfröste in 3000 m Höhe; bereits in 4137 m Höhe waren dort 337 Tage des Jahres Frosttage.

Nach NIETHAMMER (1953) S. 232 betragen die Schwankungen der monatlichen Durchschnittstemperaturen im Jahresablauf bei dem auf etwa 18° S, 67° W liegenden Ort Oruro in Bolivien in 3700 m Höhe nur $6,68^{\circ}$ C. die täglichen Temperaturschwankungen in der Puna nähern sich dagegen den größten auf der Erde überhaupt festgestellten Werten, indem sie nach TROLL (1952) im Extrem 50° C, nach TROLL (1959) vielleicht sogar 56° C erreichen können. Allerdings scheinen so hohe Differenzwerte selten zu sein; KOFORD (1957) maß z. B. im Extrem nur 28° C, RAUH (1958) jedoch maß bei Caillán in 4225 m Höhe am selben Tage um 5^{h} -7° C und um 11^{h} $+38^{\circ}$ C an der Bodenoberfläche, und seinen Ausführungen zufolge scheint eine solche Differenz von 45° C dort nichts Ungewöhnliches zu sein. Extremwerte findet man offenbar vor allem in der Trockenpuna, die sich von etwa 14° S. an nach Süden ausdehnt. Auch PEARSON (1954) betont die Einförmigkeit des Klimas der Hochanden das Jahr über bei erheblichem Tageswechsel der Temperatur. Nach seiner Beschreibung beginnt dort ein typischer Regentag sonnig und klar. Der Boden ist morgens meist mit Schnee bedeckt, der aber bis 10 oder 11 Uhr weggetaut ist. Bald danach bedeckt sich der Himmel, bis es am Nachmittage meist regnet oder schneit. Die im Bereich des Lago Suche (Dept. Moquegua) in 4450 m (14600 Fuß) Höhe am 18. April 1952 einen Fuß hoch über dem Boden aufgenommenen mikroklimatischen Daten dieses Autors zeigen ein Ansteigen der Temperatur von -8° C um 6^{h} bis 13° C um 12^{h} und eine mit steigender Temperatur fallende Luftfeuchtigkeit, die von 80 % (7^{h}) bis 15 % (12^{h}) absank und am Nachmittage mit fallender Temperatur wieder anstieg. Detailliertere Beschreibungen des Puna-Klimas bringen BOWMAN (1916) und WEBERBAUER (1945).

l) Páramo-Klima (ETHif-Klima). Ein ausgesprochen feuchtes Hochgebirgsklima besitzen die kolumbianischen und ekuadorianischen Páramos,

die im übrigen aber sehr viele Gemeinsamkeiten mit der peruanischen und bolivianischen Puna haben. Im Norden Perus reicht, und zwar besonders oberhalb des Bereiches der mesothermen (bzw. subtropischen) Regenwälder und der oligothermen Ceja- (bzw. temperierten) Wälder noch ein als Jalca bezeichnetes, den Páramos ähnliches Gebiet bis etwa 7° S. nach Süden. TROLL (1959) betont, daß die Páramos im Gegensatz zur Puna weitgehend oligotherm sind. Die tageszeitlichen Temperaturschwankungen werden dort mit zunehmender Höhe kleiner.

m) Hochgebirgs-Schneeklima (EFHwi-Klima). Große zusammenhängende Gebiete mit EF-Klima befinden sich in der Cordillera Blanca. Nach TROLL (1959) sind am Misti (16° 18' S.) zwischen 4700 m und 5000 m Höhe alle Tage des Jahres Frostwechseltage. Am Chimborazo (am Äquator) sind in 4700 m Höhe die Mitteltemperaturen aller Monate nahe bei 0° C, so daß dicht darüber das Gebiet des ewigen Schnees beginnt. Die durch das tägliche Auftauen und Gefrieren des Bodens bedingten engmaschigen Strukturböden und die Solifluktionsformen charakterisieren die von diesem Klima beherrschte Landschaft und unterscheiden sie von der polaren Tundra (TROLL, 1952). Kurze allgemein gehaltene Ausführungen über das Höhenklima der Anden bringt auch BROGGI (1955).

9. Vergleich der abiotischen Bedingungen des Untersuchungsgebietes mit denen der Nachbargebiete

Das Untersuchungsgebiet besitzt im Osten und Westen natürliche Grenzen, nämlich die kontinentale Wasserscheide und den Pazifischen Ozean; im Norden und Süden dagegen hat es politische Grenzen: die peruanisch-ekuatorianische und die peruanisch-chilenische Grenze, die sich nur in gewisser Hinsicht als natürlich erweisen (vgl. weiter unten). Dementsprechend verhalten sich die Nachbargebiete dem Untersuchungsgebiet gegenüber recht verschieden.

Innerhalb der Hochanden ist die kontinentale Wasserscheide keine landschaftsbegrenzende Linie, denn die hochandine Landschaft ist meistens auf beiden Seiten der Wasserscheide weitgehend gleichartig ausgebildet und Tiere und Pflanzen sind, wenn man von ganz wenigen Ausnahmen absieht, über diese Linie hinweg verbreitet. Klimatisch besteht allerdings in Mittel- und Südperu die Tendenz zu größerer Niederschlagsarmut auf der Westseite der Wasserscheide.

Das an die hochandine Landschaft nach Osten anschließende Gebiet des ostwärtigen Andenabhanges ist vom westlichen Andenabhang in mancher Hinsicht verschieden. Auch der Osthang der Anden zeichnet sich durch große Steilheit und seine durch die hier besonders tief eingeschnittenen Täler bedingte Zerrissenheit aus; er ist aber nach STEINMANN (1929) als Ganzes gesehen doch nicht so steil wie der Westhang. Klimatisch scheint die Ostseite der Anden wenig einheitlich zu sein, indem niederschlagsreiche und relativ kühle Gegenden mit extrem trockenen und heißen abwechseln. Auffallend trocken sind vor allem die tiefen Längstäler, besonders die Täler des Marañón, Huallaga und Mantaro, ein Phänomen, das TROLL (1952) näher analysiert hat. Auch der andersartige geologische Aufbau dürfte ein Faktor sein, der für die Art der Pflanzenbedeckung entscheidend ist.

Der im Norden an das Untersuchungsgebiet angrenzende Teil Ekuadors ist als eine Fortsetzung des nordperuanischen Anden- und Küstengebietes zu bezeichnen. Geht man weiter nach Ekuador hinein, so ändern sich aber die Verhältnisse nach den Schilderungen CHAPMANS (1926) und TROLLS (1932) sehr erheblich. Die Hauptrichtung der Andenkette verläuft dort von N nach S; die Anden erreichen erneut größere Höhen und besitzen tätige Vulkane. Das Klima ist außerdem viel feuchter. Dementsprechend sind die Páramos Ekuadors und Kolumbiens von der durch eine ausgeprägte Trockenzeit charakterisierten Puna Perus deutlich unterscheidbar. Eine Übergangsform zwischen beiden stellt die nordperuanische Jalca vor. An der ekuadorianischen Küste von der peruanischen Grenze an nordwärts nimmt die Niederschlagsmenge sehr erheblich zu, so daß in Nordekuador und Kolumbien große Teile der Küste mit Regenwald bedeckt sind. Am Westhang der ekuadorianischen Anden sind mesotherme (subtropische) und oligotherme (temperierte) Wälder die vorherrschenden Lebensgemeinschaften.

Ist der im Norden an das Untersuchungsgebiet anschließende Teil Ekuadors durch sein feuchteres Klima gut gekennzeichnet, so ist der im Süden anschließende Teil Nordchiles gerade umgekehrt besonders trocken. In Nordchile steigt die Wüste immer mehr im Gebirge aufwärts und erreicht nach SCHMITZ (1956) bei Chuquicamata in Nordchile eine Höhe von 3200 m, so daß dort die Existenz der BShw-, BSGkw-, Cfi- und Cwib-Klimabereiche aus Mangel an Niederschlag unmöglich ist. Die chilenischen Anden südlich der peruanischen Grenze setzen sich ebenso wie die ekuadorianischen in N—S Richtung fort. Das Untersuchungsgebiet umfaßt also den dazwischengeschalteten ungefähr von SO nach NW gerichteten Teil der Anden, besitzt insofern also durchaus natürliche Nord- und Südgrenzen. Die Küste und der ganze Andenabhang Nordchiles sind so niederschlagsarm, daß zwischen Pisagua (19° S.) und Copiapó (28° S.) außer dem Río Loa kein ständig Wasser führender Fluß das Meer erreicht. Nach GOODALL, JOHNSON & PHILIPPI (1946) fielen in der Atacamawüste stellenweise in 20 Jahren im ganzen nur 2 cm Niederschläge. Der Humboldtstrom gibt aber auch im Norden Chiles zur Nebelbildung (dort Camanchaca genannt) und damit zur Existenz von Lomasvegetation Anlaß. Interessante Verhältnisse scheinen an der ekuadorianischen Küste zu bestehen, wo sich die Garuas (wahrscheinlich „n“-Klima“ im Sinne KÖPPENS) der Wintermonate zu den regelmäßig fallenden Sommerregen gesellen und dadurch die Voraussetzung zu einer Waldvegetation geben (TROLL 1932). Auch die hochandine Landschaft setzt sich südlich des Untersuchungsgebietes in anderer Weise fort. Besonders die großen salzreichen Ebenen, die „Salare“ des westbolivianischen Hochlandes sind dort charakteristisch. Außerdem erreichen die Anden am Südrande des Untersuchungsgebietes in Bolivien ihre größte Breite (bis 730 km).

Es ergibt sich damit, daß die Landschaften, die das Untersuchungsgebiet umgeben, zu einem beträchtlichen Teil in wesentlichen Merkmalen von denen abweichen, die man im Inneren dieses Gebietes antrifft. Das Untersuchungsgebiet erscheint dadurch also als ein einigermaßen geschlossener Komplex natürlicher Landschaften, der sich weitgehend von seiner Umgebung unterscheidet.

IV. GRUNDZÜGE DER ERD- UND KULTURGESCHICHTLICHEN VERGANGENHEIT DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES¹⁾

1. Probleme der historischen Biogeographie der neotropischen Region

„Südamerika zeigt, allen anderen Erdteilen gegenüber, faunistisch einen so hohen Grad von Eigenart und verbindet diese Eigenart mit einem derartigen Formenreichtum, daß die Stellung dieses Erdteils bei tiergeographischen Einteilungen der Erdoberfläche von allen Autoren ohne Ausnahme gleich hoch bewertet worden ist. Es ist von je her ein Tiergebiet höchster Ordnung gewesen, mochte dies nun ein Reich, eine Region oder einfach ein Tiergebiet genannt werden.“ Mit diesen Worten charakterisiert DAHL (1923) in treffender Weise die faunistische Besonderheit seines „Neogäischen Reiches“. Die Abgrenzung dieses in neuerer Zeit allgemein als neotropische Region bezeichneten Landkomplexes macht außer im Norden und in bezug auf einige ozeanische Inseln eigentlich keinerlei Schwierigkeiten. Die meisten Autoren ziehen die erforderliche nördliche Landgrenze durch das nördlichste Mittelamerika; SCHMIDT (1954) allerdings vertritt die Ansicht, daß ganz Mittelamerika ein Übergangsbereich zwischen der neotropischen und der holarktischen Region darstellt.

Die Sonderstellung der Flora und Fauna der neotropischen Region ist auf die Isolierung dieses Gebietes von anderen Festlandkomplexen zurückzuführen, die über lange Zeiträume bestand. Bedeutsam ist dabei, daß eine der heutigen ähnliche Sonderstellung Südamerikas erst nach dem Mesozoikum feststellbar ist. Trotz aller Eigenart besitzt die neotropische Flora und Fauna aber doch sehr auffällige verwandtschaftliche Beziehungen zu den entsprechenden Bewohnern anderer Landgebiete. Diese beruhen zum Teil auf einer Einwanderung von Norden her in neuer und neuester Zeit, andererseits bestehen aber auch unzweifelhafte Beziehungen älteren Datums. Unter den letzteren treten drei Gruppen besonders hervor: Ähnlichkeiten mit der Tertiärfauna Nordamerikas, Ähnlichkeiten zwischen den Tropenfaunen Amerikas und Afrikas und Ähnlichkeiten zwischen den Floren und Faunen der Südspitzen der Kontinente und der im Süden der Ozeane gelegenen Inseln („Südspitzenbeziehungen“).

Zur Erklärung solcher disjunkten Verbreitungen kommen nach RENSCH (1950) im wesentlichen drei Theorien in Betracht: Die Reliktentheorie, die Brückentheorie und die Kontinentalverschiebungstheorie, denen als vierte noch die Verfrachtungstheorie angeschlossen werden kann.

Nach der Reliktentheorie werden die betreffenden Organismen als Überbleibsel alter, früher weltweit verbreitet gewesener Taxons gedeutet, die

¹⁾ Den Herren Ing. B. BOIT und Dr. G. PETERSEN, Lima, danke ich für die kritische Durchsicht einiger Teile dieses Kapitels.

von der ökologisch überlegenen (bzw. „moderneren“) Flora und Fauna der Holarktis in Refugien abgedrängt wurden, wo sie vorläufig noch als Relikte weiterexistieren können (z. B. Onychophoren). Eine besondere Stellung unter den Erklärungen mit Hilfe der Reliktentheorie nimmt die Auffassung ein, daß eine Reihe von Süßwasserorganismen mit Südspitzenverbreitung von marinen Vorfahren abstammt, die früher an verschiedenen Stellen der Erde in das Süßwasser eindringen (wie es heute z. B. unter den Fischen die Mugilidae demonstrieren) und später im Meere ausstarben, vielleicht bedingt durch das Auftreten neuer überlegener Konkurrenten oder Feinde im Meer, so daß man sie heute nur noch an weit von einander entfernten Stellen als Süßwasserrelikte findet. Derartige Verhältnisse treffen vielleicht für die Galaxiidae zu, eine Fischfamilie mit typischer Südspitzenverbreitung, deren Angehörige nach DAHL (1923) und MANN (1954) zur Fortpflanzungszeit noch im Meere in der Nähe der Flußmündungen angetroffen werden. Auf Grund der offensichtlich marinen Herkunft einer Anzahl von Parasiten der neotropischen Characidae und Siluroidea erwägt SZIDAT (1954a) die marine Herkunft dieser Fische, die zusammen wohl ungefähr drei Viertel der Fischarten der südamerikanischen Binnengewässer stellen. Die Verbreitung der Characidae (nur in Südamerika und Afrika) bildet ein interessantes tiergeographisches Problem. Eine ganz entsprechende Auffassung wie SZIDAT vertritt auch BOTT (1955), indem er annimmt, daß die Süßwasserkrabben (Potamonidae) der Erde an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten unabhängig von einander aus Meerestieren entstanden sind und dementsprechend auf verschiedene Familien verteilt werden sollten.

Die Brückentheorie, nach der die disjunkten Verbreitungen mit Hilfe im Meere versunkener Landbrücken erklärt werden, gilt wohl z. B. für die Spitzmausgattung *Blarina*, die über die gegenwärtig bestehende Landbrücke in das nördliche Südamerika eingewandert sein dürfte. Die von manchen Autoren angenommenen zahlreichen alten Landbrücken haben sich vielfach später als unbegründet erwiesen; man sollte deshalb, wie es RENSCH (1950) betont, niemals eine Landbrücke nur auf Grund von biogeographischen Erwägungen konstruieren.

Die WEGENERSche Kontinentalverschiebungstheorie wird von vielen Autoren diskutiert und zwar mit besonderer Vorliebe in bezug auf Südamerika und Afrika. Solche disjunkten Verbreitungsgebiete wie die der oben genannten Characidae pflegt man mit ihrer Hilfe zu erklären.

Die Verfrachtungstheorie oder Theorie des passiven Transportes behandelt die Möglichkeiten des direkten Überwanderns der Ozeane durch Überfliegen (Stürme), bzw. seine Überquerung auf treibenden Gegenständen. Sie scheint z. B. für die sowohl im tropischen Afrika als auch in Südamerika vorkommenden Baumenten *Dendrocygna viduata* (LINNAEUS) und *Dendrocygna bicolor* (VIEILLOT) zu gelten.

Überprüft man nun die umfangreiche und sehr zersplitterte biogeographische Literatur über die neotropische Region, so ergibt es sich, daß nach wenigstens vier Richtungen hin alte Landverbindungen gefordert werden, nämlich nach Norden, Osten, Süden und von einigen Autoren auch nach Westen.

Nach Norden hatte Südamerika außer im Paläozoikum wohl nur im Tertiär und zwar zunächst nur bis zum Anfang des Eozän und vielleicht noch

einmal für eine kurze Zeit im Miozän Landverbindung mit Nordamerika. Die gegenwärtige Landbrücke existiert wohl seit dem Pliozän. Die Annahme GRISCOMS (1932), daß sie ununterbrochen bereits seit dem unteren Miozän bestünde, dürfte zu korrigieren sein. Die für den gegenwärtigen Zustand entscheidende große Isolierung Südamerikas bestand also offenbar vom Anfang des Eozän bis zum Pliozän (SCHILDER 1956). RENSCH (1950) betont, daß noch bis zum Beginn des Pliozän ein beide Ozeane verbindender Meeresarm quer durch Panama und Kolumbien bestand. Im mittleren Pliozän standen die beiden Landmassen dagegen bereits offenbar in Verbindung. Für Mittelamerika muß im Pliozän ein tropisches Klima angenommen werden. Die dann folgende Eiszeit bedingte es, daß seit dem Beginn des Pleistozäns wohl kaum noch echte tropische Faunenelemente von Norden her nach Südamerika einwandern konnten, was vorher der Fall war. Die Auswirkung dieser Einwanderung auf die Zusammensetzung der heutigen neotropischen Fauna ist bedeutend, wie u. a. PAULA (1952) an Hand der Säugetiere demonstriert. Nach den Arbeiten von GRISCOM (1932), HEDGPETH (1953), GIERLOFF-EMDEN (1958), DUELLMAN (1958) u. a. liegen allerdings die Verhältnisse im mittelamerikanischen Raum im Tertiär doch wesentlich komplizierter, als es nach den vorstehenden sehr summarischen Bemerkungen zu sein scheint. Nach DUELLMAN (1958) wurde das Gebiet zwischen Süd-Mexiko und dem kontinentalen Südamerika im Tertiär von nicht weniger als vier Meeresdurchbrüchen zerteilt. Es sind dieses:

1. der kolumbianische Durchbruch (colombian portal) vom Ende des Paläozän bis zum mittleren Pliozän;
2. der panamaische Durchbruch (panamanian portal) vom oberen Eozän bis über die Mitte des Miozän;
3. der Nikaragua-Durchbruch (nicaraguan portal) durch Süd-Nikaragua und Nord-Costa Rica vom oberen Eozän bis durch das obere Pliozän;
4. der Tehuantepec-Durchbruch (Tehuantepec portal), der nur eine kurze Zeit über entweder im späten Miozän oder im frühen Pliozän bestand.

Im Zusammenhang mit der Frage nach dem Alter der mittelamerikanischen Landbrücke steht auch die für die Glazialzeiten anzunehmende Senkung des Meeresspiegels um 60 bis 100 m.

Die Frage einer ehemaligen Landverbindung nach Osten, also zwischen Südamerika und Afrika, die für das Paläozoikum und Mesozoikum, ja sogar noch bis in das Tertiär hinein angenommen wird, wird in vielen Arbeiten behandelt, mit besonderer Berücksichtigung Perus z. B. von MAISCH (1940), der sich vor allem auf ARLDT (1938) stützt. Das Südamerika und Afrika umfassende große alte Südländ wird für gewöhnlich als Gondwanaland, dessen Aufspaltung meist mit Hilfe der WEGENERSchen Kontinentalverschiebungstheorie erklärt wird, bezeichnet. IHERING (1907) dagegen nimmt die durch die später überflutete Landbrücke Archhelenis verbunden gewesenen alten Festlandschollen Archibrazil und Archafrika an. BOTT (1955) führt bei der Behandlung der geomorphologischen Voraussetzungen Afrikas aus, daß am Ende der Kreidezeit noch die Tethys, jenes ausgedehnte Mittelmeer bestand, das sich bereits seit dem Paläozoikum von Mittelamerika über das Gebiet des heutigen Mittelmeeres bis nach Ostasien erstreckte und einen gewaltigen Afrika und Südamerika umfassenden Kontinent (Gondwana-

land) von einem ähnlichen trennte, der nördlich der Tethys lag. BOTT sagt: „Afrika und Südamerika waren also am Ende des Mesozoikums und vielleicht auch zu Beginn des Tertiär vereinigt. Nachdem in der älteren Kreidezeit schwächere Überflutungen der Küstenbezirke vorausgegangen waren, vollzog sich um die Mitte der Kreidezeit eine ausgedehnte Transgression, die wohl die größte der ganzen Erdgeschichte gewesen sein mag. Sie dauerte bis zum Ende des Turon (mittlere obere Kreide) und zog sich erst vom Emscher an (oberste Kreide) allmählich mit einigen Unterbrechungen zurück (KAYSER, 1925: 431). In dieser Zeit dürfte zum ersten Mal die Trennung von Afrika und Südamerika durch einen Meereseinbruch entlang der Westküste Afrikas erfolgt sein, der das ganze Küstenland bis nach SW-Afrika überflutete (ARLDT, 1919: 565).“

Alte Landverbindungen nach Süden werden zur Erklärung der „Südspitzenbeziehungen“ angenommen, die in auffälliger Weise zwischen dem südlichen Südamerika, Neuseeland, Südaustralien mit Tasmanien und Madagaskar, aber auch zwischen diesen Gebieten und den Fidschi-Inseln, Neukaledonien, Samoa, Tahiti, Südafrika, ja sogar noch nach Neuguinea und Hawaii bestehen, weil viele Autoren die Relikten- und Verfrachtungstheorien als unzureichend empfinden. Nach ihrer Auffassung werden die Taxons mit „Südspitzenverbreitung“ als Reste der voreiszeitlichen Flora und Fauna der Antarktis gedeutet. Die Südländer sollen früher eine große Einheit gebildet haben, die durch Kontinentverschiebung bzw. durch Absinken von Landbrücken später aufgelöst wurde. Eine derartige Ansicht wird in der neueren Literatur z. B. von SKOTTSBERG (1955) vertreten. Dieser Autor folgert aus der bestehenden phytogeographischen Ähnlichkeit der südlichen (subantarktischen) Landgebiete außerdem noch, daß die Antarktis ein bedeutendes Entwicklungszentrum gewesen sein muß (wohl vom Range einer besonderen biogeographischen Region), d. h. daß sie also nicht etwa nur von Norden her besiedelt wurde. SKOTTSBERG hält es der Fortsetzung der Anden auf dem antarktischen Kontinent (Antarktanden) entsprechend für möglich, daß die letzte Landbrücke von der Antarktis nach Südamerika bestand und daß sie vielleicht noch bis in das Spät-Tertiär hinein vorhanden war. TROLL (1959) weist aber darauf hin, daß die Verbreitung eines Teiles der hochandinen Flora bis zum Bereich der subantarktischen Inseln durch eine Reihe klimatischer Übereinstimmungen beider Gebiete verständlich gemacht werden kann.

Eine große Ausdehnung des Landes nach Westen hielt STEINMANN (1929) für möglich, indem er die „Chimuanden“ konstruierte, die eine ehemalige Landverbindung vom Ugb. aus nach Asien und zwar von den Amotape-Bergen und dem Cerro Illescas über die Lobos- und Galapagos-Inseln hinweg gewesen sein sollen (vergl. Absch. 2 dieses Kapitels). In neuerer Zeit spricht STIASNY (1940) davon, daß EKMANS (1935) Auffassung, der Pazifische Ozean sei ein sehr alter Teil der Erdkruste in dem Sinne, daß sich besonders im Bereich des jetzigen Ostpazifik schon sehr lange Meer befinde, nicht ohne Widerspruch hingenommen werden könne, da gerade dieser Teil des Ozeans besonders jung zu sein scheine. Es sollen sich dort im Tertiär, vielleicht sogar noch im Posttertiär ein großer nördlicher und ein südlicher Kontinent befunden haben. Die für die marinen Litoralfaunen als geltend angenommene „Ostpazifische Sperre“ oder „Marquesas-Linie“ EKMANS soll

deshalb auch nicht die ihr von den meisten Autoren zugeschriebene große biogeographische Bedeutung haben und außerdem besser durch die sogenannte „Andesitic line“ ersetzt werden (vergl. Abschnitt 7 dieses Kapitels).

Eine Reihe weiterer Autoren versucht es, weitgehend ohne ehemalige Landbrücken und auch ohne die Annahme der Kontinentverschiebung auszukommen. So sind nach RENSCH (1950) die alten Beziehungen Südamerikas zu Afrika und Antarktis-Australien nur noch an einem geringen Prozentsatz der heutigen neotropischen Fauna feststellbar, und schon DAHL (1923) betont auf Grund von biogeographischen Erwägungen (die nach anderen Autoren ja gerade die Annahme von Landbrücken erforderlich machen sollen), daß im Falle Südamerikas die hypothetischen Landbrücken nicht nur überflüssige Annahmen seien, sondern daß bei ihrer Annahme sogar gewisse Verbreitungsverhältnisse unverständlich werden.

Die bisher behandelten biogeographischen Auffassungen von der Vergangenheit Südamerikas gehen ganz allgemein von der Voraussetzung aus, daß dieser Erdteil stets eine in sich geschlossene Einheit gebildet hat. Demgegenüber unterscheidet v. IHERING (1907) auf Grund der verschiedenartigen tiergeographischen Beziehungen der einzelnen Teile der neotropischen Region zu anderen Gebieten, in Südamerika drei als alte Ausbreitungszentren aufzufassende Landkomplexe: Archibrasil im Osten (mit tiergeographischen Beziehungen nach Afrika), Archiguiana im Nordosten (mit Beziehungen zur holarktischen Region und zum Teil auch nach Afrika) und Archiplata, das gesamte Gebiet der Anden und Teile Argentiniens bis Feuerland umfassend (mit Beziehungen zu Australien und Neuseeland). Diese drei Faunen-zentren werden als alte Landkomplexe gedacht, die früher durch Teile des Tethysmeeres von einander getrennt waren und durch Landbrücken (Archihelenis nach Afrika und Archinotis zur Antarktis) mit anderen Kontinenten in Verbindung gestanden haben sollen. RENSCH (1950) S. 165 hält die von v. IHERING geforderte Herleitung der neotropischen Fauna von drei alten Landgebieten für wenig überzeugend, während SZIDAT (1954a und 1954b) meint, daß sie kaum zu bezweifeln sei. SZIDAT hat die v. IHERINGSche Theorie weiter vertieft und sie vor allem auch mit der WEGENERSchen Kontinentalverschiebungstheorie in Übereinstimmung gebracht. Nach seiner Auffassung sind Teile der großen Ebenen Südamerikas wie die Amazonasebene und das La Plata-Becken verlandete Teile des Tethysmeeres, das (ähnlich wie die großen Seen Asiens) allmählich aussüßte. Das unzweifelhaft in der aquatischen Fauna der großen südamerikanischen Ströme vorhandene Element mariner Herkunft wird danach als Reliktfauna des Tethysmeeres gedeutet. Von besonderem Interesse ist es, daß neuerdings CAMP (1952), zitiert von SZIDAT (1954b), auf Grund pflanzengeographischer Erwägungen zu einer ganz ähnlichen Aufteilung Südamerikas gekommen ist wie v. IHERING und zwar offensichtlich, ohne die Arbeiten des letzteren zu kennen.

Die vorstehenden Ausführungen und die im 6. Abschnitt dieses Kapitels folgenden Darlegungen zeigen, daß das Untersuchungsgebiet, vom Standpunkt der einzelnen Autoren aus betrachtet, sehr verschiedenartig beurteilt werden kann. Es ist von Interesse, die geologische Vergangenheit eines solchen Teilgebietes näher zu untersuchen, nicht zuletzt auch um entscheiden zu können, ob die von vielen Autoren geforderte biogeographische Sonderstellung des Andenraumes gerechtfertigt ist.

Eine grundlegende zusammenfassende Bearbeitung der Geologie Perus verdanken wir STEINMANN (1929), der auch einen Abriß der geologischen Geschichte des Landes bringt (dem wesentliche Teile der folgenden Darstellung entnommen wurden), die nach der modernen Behandlung der Geologie der gesamten Anden durch GERTH (1955) zum Teil modifiziert worden ist. Weitere Einzelheiten findet man in der einschlägigen Spezialliteratur, von der hier nur auf die Arbeiten über Ekuador von HOFFSTETTER (1951), sowie über das Küstengebiet bei Ica von PETERSEN (1954) und über Teile der nordperuanischen Küste von CHALCO (1954) hingewiesen werden kann.

Im Gegensatz zur brasilianischen Masse (brasilianischer Schild) hat das Gebiet der Anden eine außerordentlich wechselvolle geologische Vergangenheit, in der Festlandsperioden, Zeiten der Meeresbedeckung und Epochen der Gebirgsbildung in bunter Folge miteinander abwechseln. Kein Teil der gesamten südamerikanischen Anden kommt dem peruanischen Teil in bezug auf die Kompliziertheit und Mannigfaltigkeit der Schichtenfolge gleich. Es ist daher selbstverständlich, daß an dieser Stelle nur eine ganz knappe Zusammenfassung der bekanntesten Tatsachen gebracht werden kann, soweit sie für das Verständnis der in den folgenden Kapiteln dieser Arbeit behandelten biogeographischen Beziehungen erforderlich sind.

2. Paläozoikum und Mesozoikum

In ganz Peru fehlen Ablagerungen aus dem Kambrium, Obersilur und Oberdevon wahrscheinlich vollständig, so daß für diese Zeiten lange Festlandperioden angenommen werden müssen. Dazwischen fallen Zeiten, in denen das Untersuchungsgebiet wenigstens teilweise vom Meere bedeckt war. Das gilt nach STEINMANN (1929) zunächst für das Untersilur (Ordovizium), in dem das Meer eine große Ausdehnung besaß und sich wohl über das Gebiet der heutigen nördlichen und östlichen Kordillere bis hinein in das Becken des Amazonas erstreckte. Im Devon ist im peruanischen Andenraum nur für das Unterdevon Meeresbedeckung feststellbar. „Sie bringt eine typisch australe Fauna mit, die weitgehende Beziehungen zum Unterdevon des Kapegebirges aufweist und für eine Verbindung mit der Gondwaniden-synklinale spricht“ (GERTH 1955, S. 232). Es folgt darauf wieder eine Festlandperiode, die im Oberkarbon endete, in der das ganze Gebiet mit der brasilianischen Masse zusammen eine große Einebnungsfläche bildete, die nur wenig über dem Meere lag. Nach STEINMANN (1929) war ein den heutigen Anden ähnliches Gebirge wohl noch nicht vorhanden. GERTH (1955) führt jedoch aus, daß es den Anschein hat, daß es im gesamten Andenraum ein als Vorläufer der Anden zu betrachtendes paläozoisches Gebirge gegeben hat. In Brasilien bestanden große von Flachsee bedeckte Gebiete, die aber bald wieder verlandeten. Es folgt, wenigstens für den nördlichen Teil der Anden, eine lange Festlandperiode, die das Oberperm und die erste Hälfte der Trias über andauerte. Es ist möglich, daß im andinen Raum das ganze Paläozoikum hindurch trotz der wiederholten Meeresvorstöße stellenweise kontinuierlich Land vorhanden gewesen ist, wenn auch das Meer zeitweilig, z. B. im Oberkarbon, den überwiegenden Teil von Peru bedeckt hat.

In der Trias gibt ein schmaler Senkungstreifen in der Richtung der heutigen Andenkette die Anlage einer andinen Geosynklinale zu erkennen und mit epirogenetischen Bewegungen, durch die die Abtragung der paläozoischen Gebirge verursacht wurde, beginnt die Geschichte der jungen Kordillere. An der Grenze der Trias zum Jura werden Nord- und Mittelperu von der Obertrias-Unterlias-Transgression betroffen, die im Norden bis nach Ecuador und Kolumbien reichte. Im Jura fand im Andenraum ein mehrfacher Wechsel von Festland- und Meeresperioden statt.

In das Ende der Kreidezeit fällt nach STEINMANN (1929) die erste Phase der Andenentstehung. Der große Sedimentiertrog, in dem sich die mesozoischen Sedimente gesammelt hatten, wird, zumindest in einem beträchtlichen Teil seiner Ausdehnung, von einer Faltung erfaßt. Das Ergebnis war ein niedriges Kettengebirge, das stellenweise nicht einmal den Meeresspiegel überragte. Auch DUELLMAN (1958) betont, daß die erste wesentliche Faltung im Andenraume erst ganz am Ende der Kreidezeit stattfand. Die letzte größere Wasserbedeckung im Bereich der heutigen Peruanden fällt in die mittlere Kreide. Es ist dies die bekannte weltweit nachweisbare Cenoman-Transgression. Der bei weitem größere Teil des Untersuchungsgebietes scheint seit dem Barrème-Apt (Ende des Neokom = obere Unterkreide) durchgehend Land gewesen zu sein, wenn auch Teile der nordperuanischen Küste und ein sich von Pisco aus nach Süden erstreckendes Küstengebiet in wechselndem Umfange sogar noch bis in das Pliozän hinein vom Meere bedeckt waren. Terrestrische Ablagerungen aus der obersten Kreide, bzw. dem unteren Tertiär der peruanischen Westseite der Anden sind unter dem Namen Rímac-Formation bekannt. Der Vulkanismus, der in Peru seit dem Oberperm wohl nur eine geringe Bedeutung hatte, macht sich in der Kreide erneut bemerkbar, allerdings weniger stark als später im Tertiär.

Nach GERTH (1955) S. 235 wurde der peruanische Andenraum während des Mesozoikums von fünf großen Transgressionen betroffen, von denen wohl nur zwei (die beiden letzten) das Untersuchungsgebiet nur wenig berührt haben:

1. zur Zeit der Trias-Jura-Wende die „Obertrias-Unterlias-Transgression... in Kolumbien, Ecuador, Nord- und Mittelperu“;
2. im Jura die „Meeresbedeckung vom Mittelias bis Bajocien sowie im Callovien und Oxford von Südperu durch die chilenisch-argentinische Kordillere mit Lias-Ausläufer nach Nordpatagonien“;
3. zur Zeit der Jura-Kreide-Wende die „Tithon-Neokom-Transgression in Nordwestperu und der chilenisch-argentinischen Kordillere“;
4. in der mittleren Kreide die „Alb-Coniacien-Transgression... in Ecuador und Peru mit Ausläufern nach Bolivien“;
5. in der Oberkreide die „Pazifische Transgression der Oberkreide in Panama, Westkolumbien, Ecuador und Nordperu“.

Nach der alten WEGENERSchen Kontinentalverschiebungstheorie ist es vorstellbar, daß die Auffaltung der Anden durch die Verschiebung der alten südamerikanischen Festlandsmasse (Brasilianischer Schild) nach Westen verursacht worden ist, eine Auffassung, die in neuerer Zeit u. a. SZEPESSY (1953) diskutiert, die von anderer Seite aber als grundfalsch abgelehnt wird (PETERSEN, mündl. Mitteilung).

Die mesozoischen Ablagerungen in den Zentralanden sind fast ausschließlich durch wiederholte Regressionen unterbrochene Absätze in Shelfmeeren, in denen die Fossilien der neritischen Lebensgemeinschaften eine bedeutende Rolle spielen. Im Jura findet man eine reichhaltige Meeresfauna, die eine weitgehende Übereinstimmung mit der entsprechenden Fauna der europäischen Meere zeigt, eine sehr auffällige Erscheinung, die vorher nicht bestanden haben soll und die nun nach STEINMANN bis an das Ende der Kreidezeit im großen und ganzen bestehen bleibt. GERTH (1955) S. 237 betont demgegenüber aber den pazifischen Charakter der meisten Faunen des Juras und der Kreide der Anden, von denen nach ihm einige ausgesprochen indopazifische Beziehungen aufweisen. SCHINDEWOLF (1957) stellt aber fest, daß die Ammonitenfauna des peruanischen Lias (Hettangium und Sinemurium) durchaus in enger Beziehung zu der des mittteleuropäisch-mediterranen Lias steht, indem eine erhebliche Anzahl von Ammoniten-Arten tatsächlich identisch oder lediglich unterartlich verschieden ist. Auch die chronologische Folge der Leitgattungen und -arten stimmt in den Hauptzügen überein. STEINMANN (1929) vermutet, daß die Verbindung nach Europa durch die „Chimuanden“ (vergl. Kap. IV, 1) erfolgte, die ein heute im Ozean versunkener Ast der Anden gewesen sein sollen, der nördlich von Trujillo abzweigte und sich bis Ostasien fortgesetzt haben soll, eine seitdem wohl nicht wieder ernsthaft erwogene Auffassung. Berechtigter erscheint die schon oben behandelte Annahme eines großen Südkontinents, des Gondwanalandes, das im Paläozokium und Mesozoikum bestanden haben soll.

3. Tertiär

Von Beginn des Tertiär an ist der größere Teil des Andengebietes Land, in das das Meer nur noch an wenigen Stellen gelegentlich vordrang. Die zweite Faltungsphase der Anden fällt in das Alttertiär und zwar in das Mittel-Eozän. Es entstanden steil aufgerichtete Falten; dennoch wurden keine erheblichen Gebirgshöhen erreicht und während eines beträchtlichen Teiles der zweiten Hälfte des Tertiärs lag das Andengebiet wohl nur wenige hundert Meter über dem Meeresspiegel. Die Emporhebung des heutigen Andenmassives erfolgte erst in der dritten Phase der Andenentstehung, die in das späte Pliozän und in das Quartär fällt. Diese Phase ist nicht durch Faltungsprozesse gekennzeichnet, sondern durch nahezu vertikales Aufsteigen gewaltiger Blöcke. Gleichzeitig senken sich am Westrande des Kontinentes größere Flächen und sinken unter den Meeresspiegel ab. Diese Senkung des pazifischen Landstreifens ist ein Vorgang, der bis zur Gegenwart andauert und einen gewaltigen Betrag erreicht hat, denn anstelle des Landes liegen heute die Tiefseegräben von Milne-Edwards (Graben von Lima) und von Krümmel (Graben von Arica) vor der peruanischen Küste. Die Flachseesedimente erreichen in dem abgesunkenen Gebiet eine Mächtigkeit von 6000 m. Erst durch die dritte Phase der Andenentstehung, also im Ober-Pliozän, entstand ein dem heutigen Zustand ähnliches Gesamtbild, charakterisiert durch den steilen westlichen Gebirgsabfall zu einem westlichen Ozean. Im Zusammenhang mit den geschilderten Krustenbewegungen haben sich die Flüsse an der Westseite des Gebirges erheblich verkürzt,

indem ihre Unterläufe durch Versenkung im Meere verschwanden, ein Vorgang, auf den besonders STEINMANN (1929) hingewiesen hat. Noch heute ist eine auf diesen Vorgang zurückzuführende untermeerische Fortsetzung mancher Flußtäler feststellbar. So besitzen z. B. die Linien gleicher Meerestiefe in der Breite von Lima eine auffallende Ausbuchtung, die bis über die 3000 m Isobathe hinunterreicht und vor den Mündungen der Ríos Chancay (I), Chillón, Rímac und Lurín liegt, die damals wohl ein zusammenhängendes größeres Flußsystem gebildet haben. Ähnliche Ausbuchtungen der Isobathen liegen ferner vor der Mündung des Río Pariñas, sowie vor denen der Ríos de la Leche, Chancay (II) und Saña und außerdem noch in Südperu vor der des Río Vitor. Die meisten von diesen Flüssen, die sich wohl erst durch die dritte Phase der Andenentstehung gebildet haben können, führen heute nur recht unbedeutende Wassermengen, während andere, die gegenwärtig wasserreich sind, wie die Ríos Chira, Santa und Ocoña solche Unregelmäßigkeiten des Isobathenverlaufes vor ihren Mündungen nicht erkennen lassen, ein Hinweis darauf, daß sich seit der damaligen Zeit noch sehr erhebliche Umstellungen innerhalb der Flußsysteme ereignet haben müssen. Es muß in diesem Zusammenhange aber noch erwähnt werden, daß es neben der Versenkungshypothese auch noch die Hypothese von der untermeerischen Erosion zur Erklärung der Fortsetzung der Flußläufe am Meeresboden gibt, die auch an anderen Stellen der Erde festgestellt wurde. SHEPARD (1953) glaubt, daß jede der beiden Hypothesen für sich alleine unbefriedigend ist, daß sie aber kombiniert zur Erklärung der gegebenen Tatsachen ausreichen. Es erscheint allerdings schwer vorstellbar, daß die zum Teil eigentlich nur kleine Bäche vorstellenden peruanischen Küstenflüsse gegenwärtig noch eine untermeerische Erosion bis in größere Tiefen bewirken sollen.

Das Gefälle der westlichen Andenflüsse wurde durch die Senkung und Kippung des ganzen Küsten- und Andenabhanges-Bereiches erheblich erhöht und ihre Täler haben sich beträchtlich vertieft. So entstand der Gegensatz zwischen den kurzen und steilen Flußtälern quer zum Westhang und den schwächer geneigten und daher wesentlich längeren am Osthang der peruanischen Anden, an dem die Flüsse außerdem auch mehr in Längstälern fließen. Viele Flüsse sind zweifellos recht alt und es wurden sicherlich eine Reihe von ihnen in ihrem Laufe erheblich verändert, während andere wohl ihren ursprünglichen Lauf beibehielten und zu Durchbruchtälern wurden, wie die Unterläufe der Ríos Marañón, Mantaro und Santa.

Zu Beginn des Neogen dürften die peruanischen Anden infolge starker Abtragung eine mittlere Höhe von nur wenigen hundert Metern besessen haben. Es ist dies die Zeit der Punaebene. Daran schloß sich eine Injektion durch „Andengesteine“ (Granodiorite und Rhyoandesite) an, also eine Zeit gewaltiger vulkanischer Vorgänge, durch die auch das bestehende Relief großer Teile der Westkordillere vor allem in Südperu verhüllt wurde und die es auch bewirkte, daß sich manche Abflüsse änderten. Unter diesen vulkanischen Vorgängen ist nach STEINMANN (1929) eine ungewöhnlich starke sich über sechs Breitengrade erstreckende Magmaintrusion in der Westkordillere besonders hervorzuheben, die in einem gewaltigen Pluton bestand, der die mesozoischen Schichten verdrängte. Danach erloschen die Eruptionen im größeren Teil der peruanischen Anden; nur im Süden ist der Vul-

kanismus im Quartär wieder aufgelebt und dauert in schwacher Form südlich von 15° S. noch bis zur Gegenwart an.

Über das Klima im Tertiär sagt DUELLMAN (1958), daß im Paläozän und Eozän wenigstens auf der Nordhalbkugel der Vegetation nach zu urteilen ein bis in hohe Breiten hinein tropisch feucht-warmes Klima geherrscht hat. Im späten Oligozän begann die Abkühlung. Die Entwicklung des Klimas an der südamerikanischen Pazifikküste ist noch nicht restlos geklärt. Als die Ozeane durch den kolumbianischen Durchbruch noch in Verbindung standen, müssen die Meeresströmungen andere gewesen sein als die heutigen und damit auch das Klima. Dieses war wohl auch wegen der noch niedrigen Anden an der kolumbianischen und ekuadorianischen Küste nach DUELLMAN trockener als jetzt. Das bedeutet, daß der tropische Regenwald an der Pazifikküste des nördlichen Südamerikas damals wohl noch nicht existierte, also wohl erst seit dem Pliozän oder Pleistozän besteht. Nach FENNER (1948) soll sich das trockene Klima an der heute vom Humboldt-Strom beeinflussten Küste des Untersuchungsgebietes erst während des Pleistozäns eingestellt haben. Es ist aber mit DUELLMAN anzunehmen, daß vorher wegen der geringen Höhe der Anden noch des öfteren feuchter Wind von der Ostseite herüber kam, so daß das Klima damals schon aus diesem Grund wesentlich feuchter war als jetzt.

Das heute vom Amazonaswald bedeckte Gebiet wurde am Ende des Tertiär wohl von einem großen Binnengewässer eingenommen, das zeitweilig eine Brackwasser- und zeitweilig eine Süßwasserfauna besaß. Seine heutige Ausdehnung erreichte der Amazonaswald wohl erst im späten Pleistozän. Für die Fragen der Verbreitung der heutigen Steppenfauna in Südamerika ist es bedeutsam, daß nach DUELLMAN (1958) die Savanne und das offene Waldland, das gegenwärtig im südlichen Mittelbrasilien existiert, wahrscheinlich im späten Pliozän bis in das Pleistozän hinein mit den entsprechenden Biotopbeständen im nördlichen Südamerika in direkter Verbindung gestanden hat.

4. Pleistozän (Eiszeit)

Die Eiszeit hat auch in den südamerikanischen Anden eine bedeutsame Rolle gespielt. Auch in diesem Gebiet war sie ein Faktor, der von entscheidendem Einfluß auf die heutige Verbreitung von Tieren und Pflanzen ist.

Über den zu Anfang des Pleistozän im peruanischen Andenraum bestehenden Zustand sagt STEINMANN (1929) S. 293: „Auf die letzte erkennbare, allgemeine Faltung zur Pliozänzeit folgte eine erneute Abtragung und Ein-ebnung des gesamten Kordilleregebietes, und diese schufen ein Relief, das von dem heutigen noch sehr wesentlich unterschieden war, wenn auch die Reste davon in dem heutigen Bilde noch deutlich erkennbar geblieben sind. Das heute von der Kordillere eingenommene Gebiet haben wir uns damals vorzustellen als einen langgestreckten, flach gewölbten Schild, dessen durchschnittliche Oberfläche in ihren höchsten Teilen, die wohl mit der West- und Ost-Kordillere zusammenfielen, etwa in Höhen zwischen 2000 und 2500 m lag. Über diese sanft gewellte und nur von flachen Tälern durchschnittene Fläche erhoben sich einzelne Bergzüge zu größeren Höhen, wie i. bes. die

Cordillera Blanca. Die jetzigen Flüsse besaßen schon im wesentlichen ihren heutigen Verlauf, nur reichten die pazifischen Abflüsse der Westkordillere auf der heute größtenteils versunkenen, pazifischen Küstenmasse noch viel weiter nach W. Die fast ebenen, nur mit dürftigem Graswuchs bedeckten Hochflächen des heutigen Gebirges, die sich zwischen den größeren Tälern in Höhen von 3900—4200 m ausdehnen, als Jalca oder Puna bekannt, sind die Reste der pliozänen Einebnungsfläche, die fast überall alle älteren Strukturen des Untergrundes abschneidet und die vielfach von der späteren Erosion nur wenig verändert ist“ ... „McLAUGHLIN hat diesen Zustand als Puna-Episode bezeichnet.“

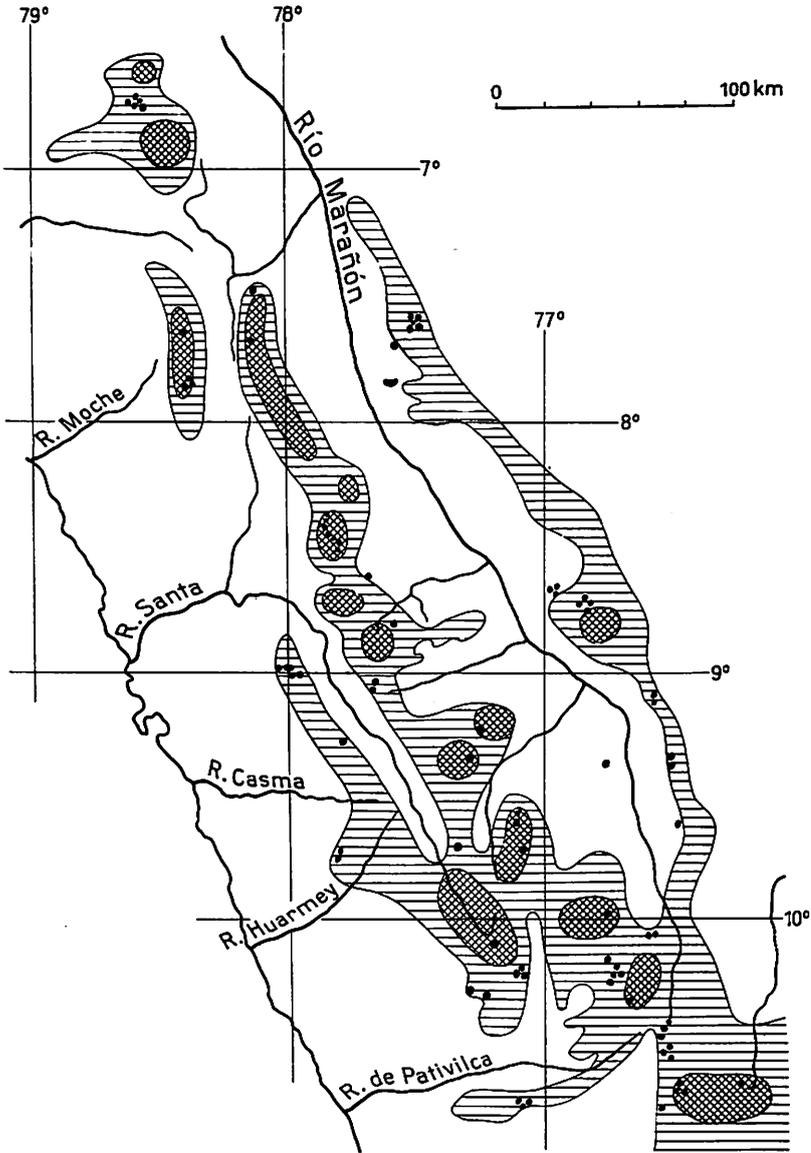
Der gegenwärtige Zustand wurde aus dem Relief der „Puna-Episode“ im Laufe des Pliozäns und Quartärs hauptsächlich durch die Wirksamkeit von vier Faktoren erzeugt:

1. Hebung des gesamten Andengebietes,
2. fortschreitende Versenkung des pazifischen Küstenstreifens,
3. Entstehung von Vulkanbergen im südlichsten Teil der Westkordillere,
4. die quartäre Vereisung.

In über 4000 m Höhe, aber auch schon bei 3300 m beginnend, ist das Gebirgsrelief durch die pleistozäne (quartäre) Vereisung erheblich verändert worden, indem durch das Eis U-Täler und Kessel (Kare), Moränen und Schotterflächen gebildet und auf großen Flächen die Verwitterungskruste abgeschabt wurde. Das heutige Relief wurde dabei hauptsächlich durch die letzte Vereisung bestimmt, weil die Spuren älterer Vereisung infolge der während der Pleistozänzeit erfolgten Hebungen um viele hundert Meter zum großen Teil durch neues Eis vernichtet worden sind. Die Schneegrenze lag in der Eiszeit in der Cordillera Blanca nach KINZL (ohne Jahreszahl) 600 bis 700 m tiefer als heute, während sie in der Kordillere von Huayhuash (westliches Mittelperu) nach KINZL, SCHNEIDER & EBSTER (1942) nur um 400 bis 500 m tiefer gelegen haben dürfte als jetzt; sie hat damals also in den peruanischen Anden wohl durchschnittlich bei 4500—4400 m Höhe gelegen. Stellenweise wird sie aber auch bis auf 4000 m herabgegangen sein. Größere Gletscher haben bis auf 3700—3400 m, ja nach MAISCH (1940) und KINZL (1942) ausnahmsweise sogar bis auf 2000 m und in einem Falle bis auf 1800 m Höhe herabgereicht, das heißt also im Durchschnitt wenigstens um 1000 m tiefer als heute.

Für die Cordillera Blanca stellt KINZL (1941) fest, daß es dort wenigstens zwei Eiszeiten gegeben hat. KINZL (1942) fügt dieser Feststellung noch hinzu, daß ein eindeutiges Interglazialprofil dort aber bisher noch nicht aufgefunden wurde, was auch WELTER (1947) hervorhebt. Demgegenüber berichtet aber OPPENHEIM (1942), daß man in Kolumbien, wo man Spuren der Vereisung von 3000 m Höhe an aufwärts findet, drei Eisvorstöße klar unterscheiden kann, die bis 2700—3250 m, 3350—3550 m und bis 4000—4700 m herabreichen. Diese Grenzen sollen weitgehend mit den für Ekuador, Peru und Argentinien bekannten übereinstimmen.

OPPENHEIM (1942) hebt hervor, daß im Bereich des trockenen Klimas der Punaregion von Chile und Argentinien zwischen 22° und 26° S. die Schneelinie bei 6000 m Höhe über dem Meere liegt, während sie unter dem Äquator in Ekuador sich auf etwa 4700 m Höhe befindet, eine Erscheinung, die ganz offensichtlich durch die verschiedenen Niederschlagsmengen bedingt



-  ...ungefähre Vereisung zur Quartärzeit
-  ...ungefähre Verbreitung der Plateaugletscher
-  ...Lagunen

Abb. 17: Karte der quartären Vergletscherung der Anden des nördlichen Mittelperu.
Nach SIEVERS aus STEINMANN (1929).

wird. Als eine wesentliche Ursache der pleistozänen Vereisung der Anden wird deshalb von OPPENHEIM neben einer beträchtlichen Senkung der Temperatur auch ein Steigen der Niederschläge angenommen. Für diese Auffassung spricht das Vorhandensein der großen von den peruanischen Küstenflüssen in der Eiszeit aufgeschütteten Schotterterrassen und Mündungsebenen, in die sich die Flüsse in der Nacheiszeit zum Teil erneut tief eingeschnitten haben.

Das Eis erreichte im Gegensatz zu heute wohl erhebliche Dicken und hat sich über große Teile des Gebirges als geschlossene Decke ausgedehnt (Abb. 17). So besaß z. B. auch die heute unvergletscherte Cordillera Negra nach KINZL (1942) damals eine weithin geschlossene Plateauvergletscherung. Im südlichen Südamerika war nach OPPENHEIM (1942) der gesamte Westteil des Kontinentes bis etwa 44° S. nach Norden mit einer mehr oder weniger kontinuierlichen Gletscherdecke bedeckt. Lange Gletscherzungen stießen nach dieser Darstellung in die argentinischen Pampas vor und erreichten im Westen das Niveau des Meeres. Teilweise im Gegensatz zu den Ausführungen OPPENHEIMS stehen die Befunde von CASTELLANOS (1955), nach denen es in den Mittelgebirgen und Ebenen Argentiniens überhaupt keine pleistozäne Vereisung gegeben hat. Nach dieser Darstellung war das Klima in Argentinien im Pleistozän nicht so kalt wohl aber feuchter als auf der Nordhalbkugel der Erde. Die starken Niederschläge sollen durch die geringe Höhe der Anden im Unterpleistozän bedingt gewesen sein, durch die es den Regen bringenden pazifischen Winden möglich war, Argentinien zu erreichen. Das Pleistozän hat nach CASTELLANOS ferner in Argentinien vier Fluvialperioden und drei Interfluvialzeiten. Nach GRISCOM (1932) findet man auch in Mittelamerika keine Anzeichen einer richtigen Vereisung, wenn auch die „subtropische“ Zone wohl fast überall bis zum Meeresniveau herabgereicht haben dürfte und die „temperierte“ Zone überall wesentlich niedriger lag. Auch DUELLMAN (1958) betont, daß die Vereisung in Mittelamerika nur auf die allerhöchsten Berge beschränkt war. NEILL (1957) stellt fest, daß auch Florida nicht vergletschert war, obwohl es natürlich auch dort kälter gewesen sein muß als heute. Auch dieser Autor nimmt für sein Untersuchungsgebiet (Florida) an, daß dort in der Eiszeit zeitweilig größere Feuchtigkeit herrschte als gegenwärtig.

Viel diskutiert wird die Frage, um welchen Betrag die Temperatur in der Eiszeit auf der Südhalbkugel niedriger gewesen sein mag als heute. Die meisten Autoren sind sich zunächst darüber einig, daß die Vereisungen auf der Nordhalbkugel der Erde ausgedehntere waren als im Süden (KINZL ohne Jahreszahl, CASTELLANOS 1955, NEILL 1957). HUBBS (1952) leitet aus den Besonderheiten der antitropischen („antitropical“) Verbreitung mancher Organismen, besonders der Meeresfische, ab, daß im Pleistozän das Oberflächenwasser im tropischen Ostpazifik im Winter um etwa 8° C, während des wärmsten Sommermonats dagegen notwendigerweise nicht mehr als 3° C kälter gewesen sein muß als in der Gegenwart. MAYR & PHELPS (1955) halten es für wahrscheinlich, daß im Amazonasbecken die Jahresdurchschnittstemperatur in der Eiszeit nicht tiefer lag als 3° C unter der heutigen. GRISCOM (1932) nimmt an, daß die Durchschnittstemperaturen in der Eiszeit weltweit um 7° C, NEILL (1957), daß sie um 7 bis 14° C unter den gegenwärtigen gelegen haben.

Viele der für das Untersuchungsgebiet charakteristischen Gletscherseen haben sich nach KINZL (1942) erst postglazial gebildet, weil sie noch nicht verlandet sind, trotzdem sie von Gletscherbächen durchflossen werden, die viele Sinkstoffe führen. Eine Reihe von größeren Seen Perus ist inzwischen aber doch schon verlandet und zu Ebenen geworden, wie der „Lago-Lisson“ nordöstlich von Sicuani. STEINMANN (1929) führt auch die Entstehung der größeren Andenseen wie Titicacasee und Juninsee auf die Vereisung zurück, obwohl auch vulkanische Vorgänge zu ihrer Bildung beigetragen haben dürften. WELTER (1947) glaubt dagegen, daß der Titicacasee eine gehobene Meeresbucht sei, eine Ansicht, die schon AGASSIZ (1876) vertrat. WELTER beruft sich dabei besonders auf das angebliche Vorkommen des Seepferdchens (*Hippocampus*) in diesem See, was H.-W. KOEPCKE (1959) mit Anführung von Gründen bezweifelt.

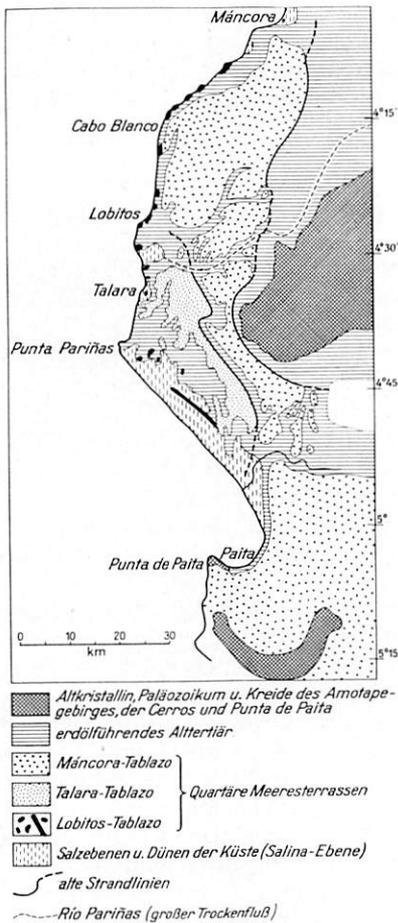


Abb. 18: Geologische Karte des westlichen Amotape-Gebietes mit der Verbreitung der Tablazos. Nach BOSWORTH (1922) aus STEINMANN (1929).

Sehr auffällige quartäre Bildungen der nordperuanischen Küste, die aber in beschränkterem Umfange auch an der gesamten übrigen Westküste vorkommen, sind die Tablazos. Es handelt sich um an Fossilien reiche nahezu ebene Flächen gehobenen Flachseebodens. Vier Hebungsstufen sind zu unterscheiden, die zur Bildung von Tablazos Anlaß gegeben haben. Der älteste ist der Máncora-Tablazo, der bei 25 bis 100 m Dicke in eine Höhe von 66 m (bei Paita) bis zu 344 m (im Norden der Amotape-Berge) gehoben worden ist. Eine spätere Hebungsphase hat den etwa 5 m mächtigen und weniger ausgedehnten Talara-Tablazo bis zu 25 m im Süden und 100 m im Norden gehoben. Der nur etwa 3 m mächtige Lobitos-Tablazo beschränkt sich auf einen nur 6 bis 7 km breiten Streifen entlang der heutigen Küste. Seine Oberfläche liegt etwa 30 bis 36 m über dem Meere. Der jüngste Tablazo schließlich, der nur 1 bis 3 m mächtige Negritos-Tablazo wurde nur um 15 m gehoben und reicht bis zu 2 km landeinwärts (Abb. 18). Jede Tablazoperiode umfaßt eine Hebungs- und eine Senkungsphase, die möglicherweise, wie STEINMANN (1929) es vermutet, den europäischen Eiszeiten (Günz, Mindel, Riss und Würm) und ihren Zwischeneiszeiten entsprechen. Die maximale Hebung eines Tablazos (bei Cháparra in Südperu) beträgt 650 m.

5. Veränderungen in geschichtlicher Zeit

Für die Entwicklung des Landschaftsbildes des Untersuchungsgebietes war das Auftreten des Menschen von großer Bedeutung, denn der Mensch scheint hier die Landschaft in entscheidender Weise verändert zu haben, und zwar wohl noch mehr als er es auf der Ostseite der peruanischen Anden zu tun vermochte. Nach der herrschenden Ansicht ist der Mensch bald nach der letzten Vereisung, also vor etwa 10 000 bis 15 000 Jahren von Norden her nach Südamerika eingewandert. WELTER (1947) vermutet, daß er in Peru vor 12 000 Jahren erschien, falls nicht die Einwanderung bereits schon in der letzten Zwischeneiszeit stattfand.

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, müssen vom Standpunkt des Synökologen aus gesehen, grundsätzlich drei Kulturstufen des Menschen unterschieden werden:

1. Die in Familienverbänden (Großfamilien) lebenden Jäger und Sammler, die nomadisierend den natürlichen Lebensgemeinschaften Nahrung und Material für Gebrauchsgegenstände entnehmen, ohne dadurch eine wesentliche Umgestaltung dieser Lebensgemeinschaften und ihrer Lebensstätten zu verursachen. Für die vom Verfasser am unteren östlichen Andenabhang beobachteten Jäger und Sammler vom Stamme der Kampas sind für einen großen Teil des Jahres die Litoräabiotope als normale Lebensstätte anzusehen.

2. Die in kleineren Dörfern ansässigen Jäger, Sammler und Kleinbauern, deren Wohnstätten zusammen mit ihrer näheren Umgebung sich als besondere Lebensstätten deutlich von der von ihnen weniger beeinflussten Landschaft abheben und die deshalb schon als Anthropozönosen bezeichnet werden müssen. Beispiele liefern zahlreiche Indianerstämme, soweit sie in kleinen Dorfgemeinschaften leben, ferner Kleinsiedler im Urwald und auch die

auf „schwimmenden“ Inseln in den Scripus-Beständen des Titicacasees lebenden Urus.

3. Die Angehörigen größerer Sozialverbände mit differenzierter Arbeitsteilung, die durch Herstellung einer ganzen Anzahl von Anthropozöosen einen besonderen Landschaftstypus, die Kulturlandschaft, erzeugen.

Die erste und die zweite Gruppe spielen in der Gegenwart im Untersuchungsgebiet außer geringen Resten (besonders im Norden) keine wesentliche Rolle mehr. Es ist aber anzunehmen, daß sie vor dem Auftreten der dritten Stufe schon lange auch in diesem Gebiet vorhanden gewesen sind. Der Beginn der ältesten indianischen Hochkulturen in Peru (Paracas-Kultur) ist auf etwa 1200 Jahre v. Chr. anzunehmen. Nach COLLIER (1955) bestand im peruanischen Küstenraum bis etwa 1200 v. Chr. die Kulturstufe „Agricola incipiente“ (Huaca, Prieto, Cerro Prieto) mit Gartenbau in den Mündungsebenen der Flußtäler. Fischerei und Sammeln waren außerdem für die damalige Bevölkerung von größter Wichtigkeit. Erst während der folgenden Kulturstufe, im „Formativo temprano“ werden von dem kulturell bereits wesentlich weiter entwickelten Hochgebirge her Bewässerung des Landes, Metallbearbeitung, Haustiere, sowie Mais, Yuca und andere Kulturpflanzen eingeführt. Erst in dieser Zeit findet man im Küstenraum die Spuren größerer Siedlungen. Dem ganz unbedeutend landschaftsumbildenden Charakter der beiden ersten Stufen entsprechend, können wir also annehmen, daß vor etwa 3000 Jahren das gesamte Untersuchungsgebiet praktisch noch Naturlandschaft war.

Die menschliche Zivilisation hat im Untersuchungsgebiet vor allem die folgenden Veränderungen bewirkt:

1. Vernichtung der meisten natürlichen Lebensstätten in den Flußoasen der Küste (Flußuferwälder, Prosopiswälder, Halophytenbestände, Sumpfwiesen etc.) und ihr Ersatz durch Ackerland und Siedlungen,
2. Umwandlung von Waldland am westlichen Andenabhang in Kulturland,
3. Abholzen von Wäldern ganz allgemein (Raubbau),
4. Umwandlung von Wüsten und Steppen in Ackerland durch künstliche Bewässerung,
5. Bewirtschaftung von Steppen- und Lomagebieten durch Beweidung,
6. Bewirtschaftung der Guanoinseln,
7. Raubbau auf dem Gebiet der Fischerei und Jagd.

In geschichtlicher Zeit scheint das Klima an der Westseite der peruanischen Anden im allgemeinen immer trockener geworden zu sein. Das betont vor allem WELTER (1947). KINZL (1941 und 1942) führt aus, daß in der Cordillera Blanca ähnlich wie in den Alpen die heutigen Gletscher das Ergebnis einer jungen „Schlußvereisung“ sind, die von den spätglazialen Gletschervorstößen durch die postglaziale Wärmezeit getrennt war. Derselbe Autor stellt ferner fest, daß ein Gletscher in der Cordillera Blanca in der Zeit von 1932 bis 1939 um 60 m zurückging. Seine Schwankungen stimmen außerdem mit denen der Alpengletscher überein, für die Vorstöße um die Jahre 1600, 1820 und 1850 festgestellt worden sind. Ferner gibt es Anzeichen dafür, daß die Gletscherschwankungen in Peru und in den Alpen in der gesamten Nacheiszeit parallel und wohl auch gleichzeitig verliefen. Die Gletscher waren ferner in beiden Gebieten bis zu 1 km länger als heute. Ob für diese

Gletscherschwankungen Veränderungen der Temperatur oder der Niederschläge oder beide Faktoren gemeinsam verantwortlich zu machen sind, wurde bisher noch nicht geklärt.

Für Klimaänderungen in geschichtlicher Zeit spricht möglicherweise auch, daß Wälder, die von den spanischen Eroberern im 16. Jahrhundert beschrieben werden, heute nicht mehr zu finden sind. Nach GONZALES (1955) sollen in Peru sogar die Mehrzahl der heute wüstenhaften Gebiete noch zur Zeit der Eroberung Perus durch die Spanier von „bosque xerifitico como también mesofítico“ bedeckt gewesen sein. In der Umgebung der Amotape-Berge soll der Wald, wie die Bevölkerung berichtet und wie es auch die Reste vieler abgestorbener Bäume zu bestätigen scheinen, sogar schon in den letzten 50 Jahren merkbar auf gewisse Rückzugszentren zurückgegangen sein. Einige Vogelarten, die TACZANOWSKI (1864) für die Umgebung der Stadt Tumbes nennt, dürften heute dort nicht mehr vorkommen, weil die biozönotischen Voraussetzungen für ihre Existenz dort nicht mehr gegeben sind. Inwieweit die Tendenz zu immer größerer Trockenheit des Landes mit der fortschreitenden Umwandlung des ganzen Gebietes in Kulturland in Zusammenhang steht, kann nicht entschieden werden. ELLENBERG (1958a und 1958b) vertritt die Auffassung, daß der peruanische Andenraum erst vom Menschen entwaldet worden sei. Nach diesem Autor ist außerdem das gesamte Punagrasland ein Kunstprodukt des Menschen, das er den europäischen Kulturwiesen gegenüberstellt, eine Ansicht, die wohl kaum haltbar erscheint, wie in Kap. VI, 8i und VI, 9m näher begründet wird. Über die in neuester Zeit durch Meßwerte einwandfrei nachgewiesene ikosäonische Klimaschwankung berichtet ausführlich ERKAMO (1956). Nach diesem Autor lag das nacheiszeitliche Wärmemaximum vor etwa 8000 bis 5000 Jahren und das darauf folgende Minimum wohl im letzten Jahrtausend v. Chr. Seitdem hat sich das Klima unter Schwankungen wieder langsam erwärmt. Die moderne („ikosäonische“) Klimaschwankung, auf die ERKAMO näher eingeht, wirkt sich vor allem in einer Zunahme der Temperatur aus und ist erst seit 1920 bekannt geworden. Sie bewirkte nicht zuletzt auch eine Verschiebung der Nordgrenzen des Anbaus einer Reihe von Feldfrüchten in Finnland und anderen Orten. Durch KINCER (1933), zitiert bei ERKAMO, wurde ferner nachgewiesen, daß ein entsprechender Temperaturanstieg auch in Ostindien und auf der Südhalbkugel der Erde eingetreten ist und zwar sowohl in Südamerika als auch in Afrika. Nach AUER (1941 und 1954) ist ferner das Zurückgehen des Waldes in Patagonien im Grunde genommen die Folgeerscheinung einer im Bereich der südlichen Halbkugel eingetretenen positiven Temperaturänderung, die eine Wirkungssteigerung der Luftströmungen bedeutet. ERKAMO sagt: „Die Gebiete, in welchen der Niederschlag am meisten, um mehr als 20 %, abgenommen hat, verteilen sich auf zwei schmale Streifen, die sich nördlich und südlich des Äquators hinziehen . . .“ (S. 41). Das bedeutet, daß auch im Untersuchungsgebiet noch in neuester Zeit wesentliche klimatische und in ihrer Folge ökologische Veränderungen erfolgt sein können.

6. Über die biogeographische Stellung des Untersuchungsgebietes innerhalb der neotropischen Region

Die schon im ersten Abschnitt dieses Kapitels behandelten Einteilungen Südamerikas durch v. IHERING (1907) und CAMP (1952) sind bereits Möglichkeiten einer Gliederung der neotropischen Region in Unterregionen auf historischer Basis. Bekannter ist allerdings die Einteilung DAHLS (1921 und 1923), nach der vier Provinzen unterschieden werden: die zentralamerikanische, die westindische (Antillenprovinz), die brasilianische und die chilenische. Dieser Gliederung sind viele Autoren gefolgt, wenn auch vielfach eine Abänderung der Namen erfolgt ist. Nach DAHL gehört das gesamte Untersuchungsgebiet zur chilenischen Provinz oder im Sinne PAULAS (1952) zur peruanisch-patagonischen Subregion. Andersartig ist die Einteilung durch HERSHKOVITZ (1958), die sich auf die Verbreitung der Säugetiere gründet. Danach ist die neotropische Region (einzige Region des Realm Neogaea) in drei Subregionen aufzuteilen: die brasilianische, patagonische und westindische. Die brasilianische Subregion wird weiterhin in Provinzen: „Middle American, Colombian, Guianan, Amazonian, etc.“ unterteilt. Von besonderem Interesse ist dabei, daß die mittelamerikanische Provinz einen schmalen Fortsatz besitzt, der sich an der pazifischen Küste entlang bis Südwest-Ecuador erstreckt. Das liegt ganz im Sinne CHAPMANS (1926), der auf die Beziehungen der mittelamerikanischen Avifauna zu der „Colombian-Pazific Fauna“ aufmerksam macht, deren Gebiet sich an der westkolumbianischen und ecuadorischen Küste hinzieht und mit seinem südlichsten Ausläufer noch in das Untersuchungsgebiet hineinreicht. Das bedeutet, daß die mittelamerikanische Provinz der brasilianischen Subregion HERSHKOVITZ' wohl erst im nördlichsten Teil des Untersuchungsgebietes enden dürfte. Die biogeographische Stellung eines Teils von Nordwest-Peru scheint HERSHKOVITZ noch offen zu lassen, da sich auf seiner Karte die mittelamerikanische Provinz und die patagonische Subregion, zu der der Rest des Untersuchungsgebietes gehört, nicht berühren. Wieder anders ist die nach der Verbreitung der Chilopoden (besonders der peruanischen) entworfene Einteilung von TURK (1955), nach der die neotropische Region wiederum in vier zoogeographische Provinzen gegliedert wird. Der Süden des Erdteils wird von der chilenischen und der südöstlichen Provinz ausgefüllt. Erstere reicht an der Pazifikküste nach Norden bis 20° S., letztere an der Atlantikküste bis etwa 26° S. nordwärts. Die brasilianische Provinz umfaßt den gesamten Mittelteil Südamerikas. Ihre Nordgrenze erreicht den Pazifischen Ozean in Süd-Ecuador (Golf von Guayaquil), während sie in Britisch Guayana auf die Atlantikküste trifft. Das nördliche Südamerika, soweit es nördlich einer geschwungenen Verbindungslinie zwischen diesen beiden Grenzpunkten liegt, wird von TURK als Teil der mittelamerikanischen Provinz gewertet. Ganz Peru und damit das gesamte Untersuchungsgebiet gehören nach TURK also zur brasilianischen Provinz und seine Nordgrenze ist gleichzeitig die Grenze zur mittelamerikanischen Provinz, während seine Südgrenze sehr nahe bei der zur chilenischen Provinz verläuft.

Eine etwas von der Norm abweichende Großeinteilung entwirft SCHILDER (1952 und 1956), indem er die Landgebiete der Erde in 27 Regionen aufteilt, von denen jede aus 9 Unterabschnitten besteht. Anstelle der neotro-

pischen Region befinden sich bei SCHILDER vier Regionen, die ungefähr den vier Provinzen DAHLs entsprechen. Es sind: Y = Mittelamerika („Yucatan“), W = Westindien, B = Trop. Südamerika („Brasilien“) und F = Südl. Südamerika („Feuerland“). Das gesamte Untersuchungsgebiet gehört zur Region B, die sich quer durch den ganzen Kontinent erstreckt und die, von den nördlichen Gebieten abgesehen, ganz der brasilianischen Provinz Turks entspricht. Die weitere Unterteilung von B, nach der das Untersuchungsgebiet als Ganzes in den Unterabschnitt „B7: Peru, Ecuador“ fällt, kann wohl kaum Anspruch erheben, mehr als eine für gewisse statistische Zwecke verwertbare Lösung zu sein.

CHAVEZ (1947) folgt einer anscheinend auf MELLO-LEITAO (1942) zurückgehenden Einteilung Südamerikas in elf Distrikte: Sabánico, Amazónico, Tropical, Sub-Tropical, Tupí, Pampásico, Chileno, Andino, Incásico, Patagónico und Subandino. Davon gibt es in Peru vier (Incásico, Andino, Subandino und Amazónico) und zwar umfaßt Incásico die gesamte Pazifikküste von Arica bis Ekuador in einer Breite von 80 bis 180 km einschließlich des westlichen Andenabhangs („Ceja de la Costa“) von 800 bis 2000 m Höhe. Darüber schließt sich das Andino an, zu dem die gesamten Hochanden gehören. Damit kommen wir zu denjenigen Einteilungen, nach denen ein mittelgroßes Gebiet in eine Vielzahl kleine mit in sich weitgehend gleichartiger Landschaftsstruktur gegliedert wird. Dazu gehört z. B. die Aufteilung Kolumbiens durch MEYER de SCHAUENSEE (1948) in sechs „Regionen“, oder die von GOETSCH (1932) für Chile durchgeführte in ebenfalls sechs als „Regionen“ bezeichnete Gebiete.

Für die Meere einschließlich der Küstengewässer wird für gewöhnlich eine von den Landgebieten völlig unabhängige biogeographische Gliederung vorgenommen. DAHL (1921) unterscheidet an der südamerikanischen Westküste nur zwei Meeresgebiete: die amerikanisch-antarktische Provinz des Antarktischen Reiches und die südamerikanisch-pazifische Provinz des Indopazifischen Reiches, die in Mittelchile aneinandergrenzen, so daß das gesamte Untersuchungsgebiet zur letzteren gehört. Detaillierter ist die Einteilung von RENSCH (1950), die auf EKMAN (1935) zurückgeht. Danach gehören die Küste Nordchiles und die von Peru bis etwa 6° S. zum „Peruanisch-Nordchilenischen Gebiet, und der Norden der peruanischen Küste (nördlich von etwa 6° S.) ist der südlichste Teil des „Tropisch-Pazifischen Gebietes an der amerikanischen Westküste“. Nach HEDGPETH (1957), der hauptsächlich EKMAN (1953) folgt, gehört die Küste des Untersuchungsgebietes als Teil von „Peru and Northern Chile“ zusammen mit den Küsten von Südostafrika, Südaustralien und Nord-Neuseeland zu den „Warm Temperate of S. Hemisphere“-Gebieten. Eine wesentlich detailliertere Einteilung der chilenischen Küste bringt MANN (1954), von der ausgehend H.-W. KOEPCKE (1956b) eine Einteilung der südamerikanischen Westküste entwirft, die weitgehend mit der unabhängig davon erarbeiteten Einteilung des gesamten südamerikanischen Litorals durch BALECH (1954) übereinstimmt. Nach BALECH gehört die gesamte Küste des Untersuchungsgebietes zur „Provincia peruana“, während sie nach KOEPCKE in den Bereich des Humboldtstromes mit seinen Unterbrechungsstellen und in den panamaischen Litoralbereich zu gliedern ist, welche miteinander verzahnt sind, für die aber der 6. südl. Breitengrad eine bedeutende Scheide darstellt. Wie H.-W. KOEPCKE (1958c) ausführt,

ergibt es sich bei detaillierteren Einteilungen, daß die einander benachbarten Land- und marinen Küstenteile in gleicher Weise eingeteilt werden können, d. h. daß dann die strenge Scheidung zwischen den Einteilungen des Landes und denen des Meeres ihre Berechtigung verliert.

7. Die biogeographischen Ausbreitungsschranken des Untersuchungsgebietes und ihre Geschichte

Bedeutsame Ausbreitungsschranken für die marine Litoralfauna sind an der peruanischen Küste hauptsächlich die nahezu von Pol zu Pol reichende Festlandsmasse des amerikanischen Kontinents und das für pelagische Stadien (Larven etc.) der Küstentiere nicht überschreitbare insellose Becken des Pazifischen Ozeans, die sogenannte „Ostpazifische Sperre“ (EKMAN 1935). Von nicht geringerer Bedeutung ist aber auch das auf einer ganz anderen Ebene liegende Vorhandensein kalter und warmer Meeresströmungen.

Die im Lias auftretende auffällige (schon oben hervorgehobene) Übereinstimmung der peruanischen marinen Fauna mit der europäischen wurde von STEINMANN (1929) durch die hypothetischen Chimu-Anden zu erklären versucht. Südamerika ist vielleicht schon seit dem Beginn des Tertiärs vom australisch-südasiatischen Raum durch den Pazifischen Ozean weit getrennt (vergl. aber Kap. IV, 1), der nach EKMAN (1935) die wirksamste biogeographische Scheide für die Litoralfauna auf unserem Planeten ist. Die ost- und westpazifischen Litoralfaunen sind dementsprechend auch sehr verschieden, wenn man von einigen sehr altertümlichen Formen absieht. Der Einwand STIASNYS (1940), daß die ostpazifische Sperre keine große biogeographische Bedeutung habe und nur für die Litoralfaunen nicht aber für die pelagische Fauna gälte, ist als unberechtigter Einwand, der an den Problemen vorbeigeht, zurückzuweisen. Die Befunde von MYERS (1941) an marinen Fischen bestätigen voll und ganz die EKMANsche Auffassung in bezug auf die Litoralfauna, während danach für die pelagisch lebenden Fische keine Verbreitungsgrenze im tropischen Pazifik liegt und aus ökologischen Gründen auch garnicht liegen kann. Beachtenswert ist in diesem Zusammenhange auch die Feststellung FELLS (1953) zitiert bei NIETHAMMER (1958), daß die australoasiatischen Echinodermen Australiens und Neuseelands erst seit dem Spättertiär west-östliche Wanderungen ausgeführt haben, die ihnen durch die Westwinddrift ermöglicht wurden, die sie nach Südamerika gebracht haben soll.

Die Ähnlichkeit der Litoralfauna der Galapagos-Inseln mit der der südamerikanischen Westküste, besonders mit der Nordperus und Ekuadors, macht keineswegs etwa eine ehemalige Landverbindung zu diesen Inseln (Chimu-Anden) von den Amotape-Bergen und dem Cerro Illescas aus erforderlich, sondern ist leicht durch den mit erheblicher Geschwindigkeit beim Cerro Illescas und bei Paita vom Lande in Richtung auf die Galapagos-Inseln abschwenkenden Humboldtstrom zu erklären. Wie der Verfasser im Jahre 1950 beobachten konnte, transportiert der stets sehr wasserreiche Rio Chira zeitweilig große Mengen Treibholz zum Meer, das den Strand nördlich der Mündung dieses Flusses bis zu einer Entfernung von

über 20 km ungewöhnlich dicht bedeckte, während südlich der Flußmündung kaum Treibholz gefunden wurde, eine Erscheinung, durch die die vorherrschende Richtung der dortigen Meeresströmungen augenfällig demonstriert wird. Für einen passiven Transport der feststehenden Stadien der Litoralfauna von der peruanischen Küste zu den Galapagos-Inseln bestehen also jedenfalls zeitweilig günstige Bedingungen, desgleichen natürlich auch für planktonisch lebende Larvenstadien.

Die heute vollständig den Pazifischen vom Atlantischen Ozean trennende Landmasse Amerikas, war, wie in Kap. IV, 1 bereits näher ausgeführt wurde, im mittelamerikanischen Raum vom Eozän bis zum Pliozän wohl ständig durchbrochen. Besonders lange bestand der kolumbianische Durchbruch. Dies war ein beide Ozeane verbindender Meeresarm, der sich quer durch Kolumbien erstreckte, so daß damals die West- und Ostseite des nördlichen Südamerikas eine zusammenhängende Küste besaßen (Abb. 19), an der ein Faunenaustausch möglich gewesen sein kann. Dieser Faunenaustausch betraf aber wohl hauptsächlich die Warmwasserfauna. Die kälteliebenden Arten des Humboldtstromes sind dagegen wohl schon lange wenig von denen des subantarktischen Bereiches des südlichen Südamerikas isoliert gewesen. In der Eiszeit können sie aber weiter nach Norden gereicht haben. Es ist also verständlich, daß die Litoralfaunen des südlichen Südamerikas um Feuerland herum bis Nordargentinien und Uruguay manche Gemeinsamkeiten mit der des Untersuchungsgebietes besitzen.

Eine Neubesiedlung der wärmeren Buchten und der Unterbrechungsstellen des Humboldtstromes mit wärmeliebenden Arten des Meeresufers und der ufernahen marinen Lebensgemeinschaften ist ohne Zweifel in den Ausnahmejahren möglich, in denen der Humboldtstrom aussetzt und warmes tropisches Wasser weit nach Süden vorstoßen kann (z. B. im Jahre 1891 bis Pisco und 1925/26 bis Callao).

Die Süßwasserfauna des Untersuchungsgebietes ist heute durch die kontinentale Wasserscheide, und wenn man von der Hochgebirgsfauna absieht, auch durch das Dazwischentreten klimabedingter Schranken streng von der Ostseite der Anden, besonders auch von der Fauna des Amazonasgebietes geschieden. Außerdem bestehen keine direkten Verbindungen zwischen den zahlreichen kleinen Flußsystemen, die heute für das peruanische Abflußgebiet zum Stillen Ozean so charakteristisch sind. Es scheint aber, daß früher eine viel geringere Anzahl von selbständigen Flußsystemen an der Küste Perus vorhanden gewesen ist. Durch die Versenkung des pazifischen Küstenstreifens seit dem Tertiär wurden, wie STEINMANN (1929) näher ausführt, die Unterläufe der damaligen Küstenflüsse vom Meere bedeckt, so daß damals zu einem einzigen großen Flußsystem gehörende Nebenflüsse heute selbständige ganz von einander isolierte kleine Flußsysteme bilden. STEINMANN vermutet, daß außerdem die bedeutende Länge der Rios Ocoña und Majes, deren Quellgebiete über 200 km von der Küste entfernt sind, auf die Tätigkeit der südperuanischen Vulkane zurückzuführen ist. Der Majes scheint einige nach NW gerichtete Zuflüsse des zum Amazonas fließenden Apurímac „geraubt“ zu haben und auch der nach Norden gerichtete Oberlauf des Rio Tambo dürfte früher nach Titicacabecken geflossen sein. Diese Flußverlegungen werden von STEINMANN auf Zuschüttungen und Talabsperungen durch vulkanische Ereignisse zurückgeführt, ebenso wie auch

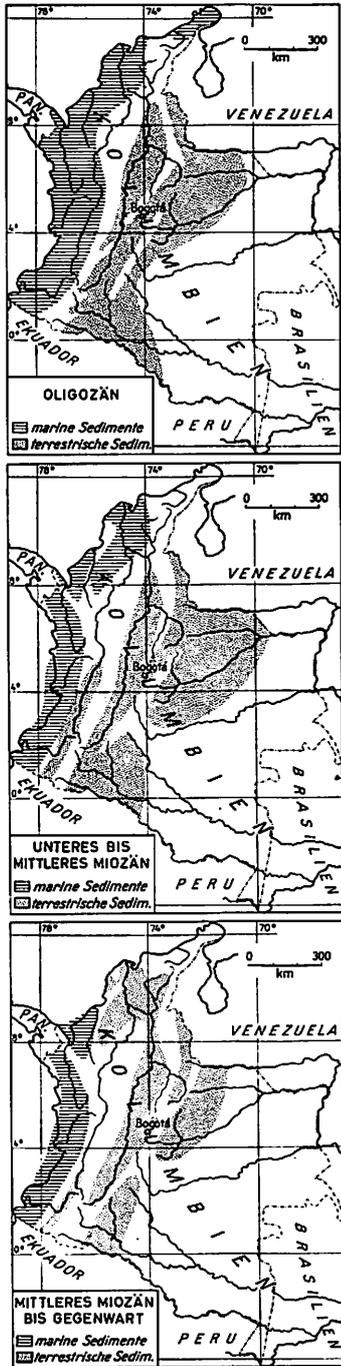


Abb. 19: Die Meeresbedeckung Kolumbiens vom Oligozän bis zur Gegenwart. Nach BELDING (1955).

die Abflußlosigkeit des Titicacasees, des Salinasgebietes und wohl auch des Parinacochas-Beckens.

Die wichtigsten heutigen Ausbreitungsschranken für die Landfauna an der Westseite der peruanischen Anden sind: im Westen der Stille Ozean und im Osten der Kamm des Hochgebirges. Die Ausbreitung der Organismen wird außer diesen orographisch bedingten Verbreitungshindernissen aber noch sehr erheblich durch ihre Anpassungen an ein bestimmtes Großklima und an spezielle Charakterzüge der Landschaft eingeschränkt.

Die für die Landfauna wohl am schwersten zu überwindende Schranke dürfte der Stille Ozean sein, da die nächsten Inseln (Marquesas-Inseln und Tuamotu-Archipel) rund 53 Längengrade westlich der peruanischen Küste liegen, von ihr also ungefähr 5800 km entfernt sind. An ein Überfliegen oder Durchschwimmen dieser Strecke durch ein normales Landtier kann kaum gedacht werden. Das Kontiki-Experiment lehrte jedoch, daß bei Ausnutzung der Meeresströmungen und der Winde durch ein segelndes Floß, also wohl auch durch treibende Gegenstände wie Baumstämme, dieser Raum sehr wohl innerhalb von drei bis vier Monaten überwunden werden kann. Auf diesem Wege ist allerdings nur ein Verlassen des Untersuchungsgebietes möglich. Vielleicht haben die an eine mehrere Monate dauernde Trockenzeit angepaßten Arten der nordperuanischen Steppengebiete noch am ehesten Aussicht, diesen Transport zu überleben. Ein Antreiben westpazifischer Formen von Übersee her ist an der peruanischen Küste dagegen sehr wenig wahrscheinlich, nicht dagegen ganz unmöglich an der süd- und mittelchilenischen Küste. Dort könnte eine Verfrachtung durch die auf die südamerikanische Küste gerichtete südpazifische Meeresströmung vom inselreichen Teil des Pazifiks diskutiert werden. Dem kommt noch der günstige Umstand entgegen, daß am südlichen Wendekreis die Entfernung vom östlichsten Ausläufer der pazifischen Inselwelt (die zum Tuamotu-Archipel gehörende Insel Ducí) bis Chile (Antofagasta) nicht nur etwas kleiner (rund 5100 km) ist, sondern, daß hier auch noch eine Reihe von Inseln als Zwischenstationen benutzt werden kann. Es sind nämlich von Ducí bis zur Osterinsel 1500 km, von dem benachbarten etwa 300 km weiter westlich liegenden Sala-y-Gomez bis zu den San Felix-Inseln 2400 km und von dort bis zum südamerikanischen Festland noch 900 km. Wie lange die heutigen Meeresströmungen und Windverhältnisse schon bestehen, entzieht sich unserer Kenntnis, es besteht aber Grund dazu, mit FELL (1953) zu vermuten, daß sie sich frühestens im Spättertiär eingestellt haben. Es ist aber ebenso wohl möglich, daß sie sich erst in oder nach der Eiszeit herausbildeten, denn die Tatsache, daß in den peruanischen Anden während der Eiszeit ein viel niederschlagsreicheres Klima geherrscht hat als gegenwärtig, läßt vermuten, daß der das heutige trockene Klima der Küste bedingende Humboldtstrom nicht oder doch in anderer Weise existierte, so daß im gesamten pazifischen Raum andere Verhältnisse geherrscht haben können.

Die kontinentale Wasserscheide ist für alle Organismen des Hochgebirges keine Ausbreitungsgrenze, sehr wohl aber ist es das Hochgebirge für die meisten Arten, die in einem tiefer gelegenen Klimabereich leben. Für sie sind die Anden in Mittel- und Südperu eine nur sehr schwer oder garnicht übersteigbare Schranke, während das in Nordperu, wo ja fast alle Pässe unter 3000 m Höhe liegen, hauptsächlich für die an ein heißes Tiefland-

klima angepaßten Formen gilt. Es ist wahrscheinlich, daß dieser oder doch ein in ähnlicher Weise wirksamer Isolationszustand schon seit dem Beginn der Eiszeit bestanden hat.

Es muß nochmals hervorgehoben werden, daß das Klima in der Eiszeit nicht nur kälter sondern auch feuchter war, als es heute im Untersuchungsgebiet ist. Das bedeutet, daß damals die heute bestehenden Klimabereiche, soweit sie überhaupt vorhanden waren, eine andere Lage und Ausdehnung als gegenwärtig gehabt haben müssen (vergl. Abs. 3 dieses Kap.). So ist z. B. mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß damals die jetzt weit voneinander entfernten liegenden und zum Teil völlig isolierten mesothermen („subtropischen“) und oligothermen („temperierten“) Waldinseln miteinander in Verbindung stehend eine nahezu geschlossene Waldzone gebildet haben, die übrigens tiefer gelegen haben dürfte als ihre heutigen Relikte. Es ist außerdem möglich, daß der Bereich der Lomas von dem durch entgegengesetzten Jahreszeitenwechsel charakterisierten Bereich der Bergsteppen des westlichen Andenabhangs am Ende der Eiszeit noch nicht überall durch eine breite Wüstenzone getrennt war wie heute. Auch die Küstenwüsten scheinen in Peru nur im Süden ein höheres Alter zu haben.

Vor der Bildung des nordperuanischen Tieflandes im Pleistozän war der Küstenverlauf dort stärker von N nach S oder ONO-WSW gerichtet, ein Umstand, der zu der Vermutung Anlaß geben kann, daß damals bis zur Gegend um Chiclayo ein wärmeres Klima geherrscht hat als in der Gegenwart.

Das große heute einen beträchtlichen Teil des Amazonas-Beckens erfüllende Gebiet tropischen Regenwaldes dürfte, wie aus der Existenz zahlreicher altertümlicher Formen zu schließen ist, ein hohes geologisches Alter besitzen. Es ist jedoch zweifellos seit der Kreidezeit einem vielfachen Wechsel seiner Ausdehnung und Lage unterworfen gewesen. Im Pleistozän wird es dem Wechsel der Eiszeiten entsprechend zeitweilig erheblich von der vordringenden Steppe eingeengt, jedoch niemals ganz verschwunden gewesen sein. Das Regenwald- ebenso wie das Steppenelement spielt in der neotropischen Flora und Fauna eine sehr bedeutende Rolle; nicht zuletzt sind beide auch für die Beurteilung der Tier- und Pflanzenverbreitung im Untersuchungsgebiet von großer Bedeutung.

CHAPMAN (1931) vermutet, daß die Faunenelemente der „subtropischen“ und „temperierten“ Zonen, die man auf den isolierten von tropischem Regenwald eingeschlossenen Berggipfeln wie Mount Roraima und Mount Duida in Venezuela antrifft, eiszeitlichen Ursprungs seien. Er nimmt an, daß diese beiden Zonen damals über weite Teile des Amazonasflachlandes ausgebreitet waren und daß die damals weit verbreiteten Arten heute auf den besagten Berggipfeln in Refugien leben. Über die Vögel eines weiteren Bergmassivs, das die tropische Urwaldzone überragt, Auyan-Tepui, berichtet ferner GILLIARD (1941). Neuerdings wird dieser Fragenkomplex unter dem Namen „Pantepui-Problem“ von MAYR & PHELPS (1955) wieder aufgenommen. Diese Autoren kommen zu dem Schluß, daß die Gipfelfaunen von Pantepui zum Teil von tropischen Formen herzuleiten sind, zum anderen Teil aber (durch „hopping“) eingewandert sein können. Demnach stellt also die Pantepui-Fauna eine Inselfauna vor, die durch dauernde Neueinwanderung fortlaufend ergänzt und neugebildet wird. Die Annahme

CHAPMANS einer zeitweiligen Umwandlung des tropischen Flachlandes in ein „subtropisches“ oder sogar „temperiertes“ Gebiet während der Eiszeiten wird von diesen Autoren ausdrücklich abgelehnt, weil die Temperatursenkung nur etwa 3° C und nicht, wie es für mesotherme Verhältnisse erforderlich wäre, etwa 10° C betragen haben kann. Dennoch ist es wohl nicht zu bezweifeln, daß die „subtropischen“ und „temperierten“ Zonen der Anden im Pleistozän eine von der gegenwärtigen sehr verschiedene Ausdehnung und Lage hatten.

Das Untersuchungsgebiet hat schließlich auch noch eine mehr oder weniger deutlich erkennbare innere biogeographische Gliederung, die seinen bereits in Kap. III, 2 herausgearbeiteten drei Teilen weitgehend entspricht. Diese Gliederung kann aber zum Teil durch abiotische Einflüsse erklärt werden, da jeder der drei Teile eigene Klimabereiche und damit auch eigene Biozönosen hat. RAUH (1958) hebt hervor, daß die Grenze zwischen Mittel- und Nordwestperu am Río Saña (genauer: zwischen Saña und Jequetepeque) liegt und daß sich anderseits ein auffälliger Wechsel am Río Pisco vollzieht, der die Grenze zwischen Mittel- und Südwestperu darstellt.

V. BESCHREIBUNG DER WESENTLICHEN LEBENSSTÄTTEN DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES MIT HINWEISEN AUF IHRE FLORA UND FAUNA

1. Vorbemerkungen

Die Aufgabe des folgenden Kapitels ist es, die Kennzeichen der charakteristischen Lebensstätten des Untersuchungsgebietes in kurzer Form in geographischer Ordnung zur Kenntnis zu bringen. Es soll eine möglichst kurzgefaßte Beschreibung der abiotischen und biotischen Verhältnisse gegeben werden. Alle Lebensstätten und Lebensgemeinschaften, die nur in einem oder in ganz wenigen kleinen Beständen gefunden wurden, wie z. B. die *Phragmites*- und die Schachtelhalmbestände der Küste oder seltene Vergesellschaftungen von Kakteen, wurden nur ganz kurz behandelt oder fortgelassen, weil sie einerseits kein „ökologisches Schwergewicht“ haben dürften, also wohl kaum eigene Charakterarten beherbergen und weil andererseits bei ihrer Berücksichtigung das Gesamtbild unnötig kompliziert würde. Die Gruppierung der Lebensstätten erfolgt in Anlehnung an das von TISCHLER (1955a) S. 2 entwickelte System der Lebensstätten.

Die in den einzelnen Abschnitten genannten Tiere und Pflanzen sollen als charakteristische biotische Komponente der Landschaft das Gesagte näher erläutern. Das bedeutet, daß in keinem Falle angestrebt wurde, eine auch nur annähernd vollständige Artenliste der betreffenden Lebensgemeinschaft zu bringen. Durch umfangreiche Namenslisten würde zudem auch der Rahmen dieser Arbeit überschritten werden. In der Nomenklatur der Tiere und Pflanzen folge ich den grundlegenden zusammenfassenden Werken über die peruanische Flora und Fauna und zwar: Phanerogamen mit Ausnahme der Kakteen nach WEBERBAUER (1945), Kakteen nach RAUH (1958), Meeresmollusken nach DALL (1909), höhere Krebse nach RATHBUN (1910), Meeresfische nach HILDEBRAND (1946), Süßwasserfische nach FOWLER (1945) und Vögel nach CONOVER, CORY & HELLMAYR (1918—1949). Die in diesen Werken genannten Arten werden ohne Autornamen und ohne Angabe der Familie gebracht. In allen sonstigen Fällen wird aber der wissenschaftliche Name durch diese Daten ergänzt.

Mit der horizontalen und vertikalen Gliederung der Klima- und Vegetationsgürtel der tropischen Anden befassen sich eingehend vor allem LAUER (1952) und TROLL (1959). Die von diesen beiden Autoren erarbeitete Großgliederung bringt Tabelle 2. Sie wird in diesem Kapitel weitgehend berücksichtigt, wenn auch eine andere Reihenfolge gewählt und eine weitere Aufteilung der einzelnen Kategorien vorgenommen wurde. Die in dieser Tabelle enthaltene Großgliederung der Vegetationsformen der Tropen nach den durch die Niederschlagsmenge bedingten Klimaxgesellschaften geht auf JAEGER (1945) zitiert bei LAUER (1952) zurück, der die folgenden sechs Kategorien unterscheidet:

1. Regenwald,
2. Feuchtsavanne,
3. Trockensavanne (anbaufähig),
4. Dornsavanne (nicht anbaufähige Trockensavanne),

Tabelle 2:

Horizontale und vertikale Anordnung der Vegetationsgürtel in den tropischen Anden [nach TROLL (1959)].

Tierra Helada	Paramo	Feuchte Puna (Gras-Puna)	Trocken-Puna	Dorn-Sukkulenten-Puna	Wüsten- oder Salz-Puna								
Tierra Fria	Tropischer Höhen- u. Nebelwald u. Höhenbusch	Tropischer Feucht- Sierra-Höhenbusch	Tropischer Trocken-Sierra- Höhenbusch	Tropischer Dorn- Sukkulenten- Sierra-Höhenbusch	Tropische Höhen-Wüste Halbwüste Wüsten-Sierra								
Tierra Templada	Tropischer Bergwald	Tropische Berg- Feucht-Savannen	Tropisch-montane Trocken-Savannen	Tropisch-montane Dorn-Sukkulenten- Gehölze (Valle-Gehölze)	Trop.-montane Halb-Wüste	Trop.-montane Wüste Wüsten-Valle							
Tierra Caliente	Tropischer immer- grüner Tieflands- Regenwald u. halb- immergrüner Über- gangswald	Tropischer Feucht- Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Trocken- Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Dorn- Sukkulenten- Savannen-Gürtel (Wald u. Grasland)	Trop. Wüsten- Savanne (Halbwüste)	Trop. Vollwüste							
	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0

Zahl der humiden Monate

5. Halbwüste (Wüstensteppe),
6. Wüste.

Begriffliche Schwierigkeiten entstehen dadurch, daß die grundlegenden Begriffe Wüste, Halbwüste, Steppe und Wald von den verschiedenen Autoren sehr unterschiedlich gebraucht werden. In dieser Arbeit wird dem folgenden Schema gefolgt, das aus den Verhältnissen im BShw-Klimabereich des Untersuchungsgebietes hergeleitet wurde, der zum Studium der verschiedenen Steppen- und Halbwüstenformen besonders geeignet erscheint.

Tabelle 3:

Die durch die Wasserverhältnisse bedingte Grobgliederung der Pflanzendecke.

I. Die ständig oder gelegentlich vorhandene Wassermenge ermöglicht keinen das Landschaftsbild beeinflussenden Pflanzenwuchs.	} W ü s t e
II. Die zur Verfügung stehende Wassermenge bedingt zumindest zeitweilig eine gleichmäßige Pflanzendecke, deren Deckungsgrad ständig (oder doch jahrelang) unter 1% liegt und dementsprechend eine nur sehr unbedeutende Bodenbildung bewirkt.	
III. Die zur Verfügung stehende Wassermenge bedingt eine gleichmäßige Pflanzendecke, deren Deckungsgrad über 1% liegt, bei der Kraut- und Buschschicht (2 Strata) ausgebildet sein können und die eine auffällige Bodenbildung bewirkt.	} S t e p p e
IV. Die zur Verfügung stehende Wassermenge bedingt eine dichte Pflanzendecke (Deckungsgrad: 100%), bei der durch Kräuter, Buschpflanzen und Bäume oder durch die Wuchsform der bestandbildenden Gewächse (Bäume) selbst 3 bis 4 Strata ausgebildet sind, und die eine intensive Bodenbildung bewirkt.	
	} W a l d

Die in diesem Kapitel gebrachte Zusammenstellung der wichtigsten Lebensstätten der Naturlandschaft des Untersuchungsgebietes ist trotz ihrer Unvollständigkeit so umfangreich, daß sie wohl kaum von der eines anderen Gebietes der Erde von gleicher Flächenausdehnung übertroffen wird. Vergleichsweise sei eine ähnliche Einteilung gebracht, die LÖTSCHERT (1955) für die mittelamerikanische Republik El Salvador gibt, in der nur die folgenden 13 Lebensgemeinschaften bzw. Pflanzenformationen (die ganz ähnliche Einteilung El Salvadors durch LAUER (1954) umfaßt nur 11 Lebensgemeinschaften) unterschieden werden:

- A. Untere trockene Tropenzone: 0—800 (1000) m
1. Vegetation des Sandstrandes
 2. Mangrove-Formation
 3. feucht-heißer Niederungswald
 4. Sumpfwald
 5. Laubabwerfender Trockenwald
 6. Morro- oder Kalebassen-Savanne
 7. Dornbusch
- B. Obere trockene Tropenzone: 800 (1000) — 1800 (2000) m
8. Eichenwälder
 9. Kiefernwälder
 10. Kaffee-Plantagen
 11. sekundäre Gebüschformation

- C. Obere feuchte Tröpenzone: oberhalb von 1800 (2000) m
12 Nebelwald
13. Ericaceen Windbusch.

Diese Liste würde allerdings durch die Einbeziehung der Gewässer noch etwas umfangreicher werden.

Die in diesem Kapitel gebrachte Einteilung des Untersuchungsgebietes in natürliche Lebensstätten gründet sich neben der von WEBERBAUER (1911, 1923 und 1945) vorgenommenen ökologisch-phytogeographischen Gliederung Perus vor allem auf den Einteilungen durch H.-W. und M. KOEPCKE (1951 und 1953 a), M. KOEPCKE (1954 a) und H.-W. KOEPCKE (1958 b), sowie auch auf der von RAUH (1958) S. 136—138 gegebenen, die allerdings fast nur auf der Verbreitung der Kakteen basiert und deshalb in mancher Hinsicht einseitig ist.

2. Die Lebensstätten des offenen Meeres

a) Das ozeanische Pelagial. Das küstenferne Meer außerhalb des Bereiches des Humboldtstromes bildet vor der gesamten peruanischen Küste ein ziemlich einheitliches Warmwassergebiet. Das Wasser besitzt hier die typische blaue Farbe des offenen Ozeans. Die Charakterarten der Makro- und Megafauna dieses Lebensraumes sind meist weit verbreitet, indem sie im gesamten Raum des mittleren Pazifischen Ozeans leben oder sogar zirkumtropische oder kosmopolitische Arten sind. Einige Beispiele aus der Fischfauna: *Isurus glaucus* (MÜLLER & HENLE) — Isuridae, fliegende Fische wie *Cypselurus californicus* NICHOLS & MURPHY — Exocoetidae, ferner *Coryphaena hippurus*, *Thunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis* etc. Weitere Beispiele bringt MANN (1954 S. 79) in seiner Liste der pelagischen Fische Chiles. Die Vögel sind fast nur durch Tubinares vertreten und zwar besonders durch *Macronectes giganteus*, *Daption capensis*, *Prionocella antarctica*, *Procellaria ae. aequinoctialis*, mehrere *Puffinus*- und *Diomedea*-Arten, *Oceanites oceanicus* usw. Weitere Beispiele bringen M. KOEPCKE (1954a) und KREFFT (1955), der auch den an der peruanischen Küste sonst selten nachgewiesenen *Phaëthon aethereus* mehrfach beobachtete.

b) Die Warmwassergebiete des neritischen Pelagials. Das warme Wasser des offenen Ozeans reicht im nördlichsten Teil der peruanischen Küste für gewöhnlich bis an das Meeresufer heran. Südlich davon, zwischen Máncora und Punta Aguja (etwa 4—6° S.) liegt ein Übergangsgebiet, in dem ein häufiger Wechsel der Meeresströmungen und dementsprechend auch sehr erhebliche Schwankungen der Wassertemperaturen zu beobachten sind, weil hier der warme Äquatorialgegenstrom, bzw. der Niño-Strom, dem von Süden kommenden Humboldtstrom begegnen. Mit der jeweiligen Strömung ändert sich nicht nur die Temperatur und die Wasserfarbe, sondern es wechselt auch die pelagische Fauna (H.-W. KOEPCKE, 1956b). Ähnliche Verhältnisse herrschen im Gebiet des Humboldtstromes zeitweilig an den Einstromstellen wärmeren Wassers aus dem ozeanischen Pelagial, die besonders zwischen Chimbote und Huarmey, zwischen Cerro Azul und Pisco sowie zwischen Ilo und Iquique liegen (vergl. Kap. III, 7). An allen diesen Stellen treten den jeweiligen Bedingungen entsprechend einige Charakterarten des ozeanischen Pelagials ständig oder zeitweilig auf. SCHWEIGER (1955a) vergleicht das Gebiet von Ilo bis Iquique mit dem Norden Perus (Region um Cabo Blanco) und stellt fest, daß die Wassertempera-

turen von Atico an nach Süden zu allgemein ansteigen und bei Camaná ein Maximum erkennen lassen. Ferner ist in diesem Raum die Blaufärbung des Wassers, vor allem aber die tropische Tierwelt auffällig, indem dort Fische wie *Xiphias*, *Makaira ampla* ssp. — Istiophoridae, *Thunnus* und *Katsuwonus* regelmäßig gefangen werden. Manche Arten werden jedoch nicht (oder nur ausnahmsweise) an den Unterbrechungsstellen des Humboldtstromes gefunden, sondern nur nördlich von 4° S. Dazu gehören z. B. die Fische *Nematistius pectoralis*, *Caranx hippos*, *Caranx caballus* etc. Unter den Vögeln fallen tropische Arten auf, die das Land wenigstens zeitweilig als Ruhehabitat benötigen wie *Fregata magnificens*.

Eine weitere Gruppe bilden diejenigen Arten, die den Meeresbereich bevorzugen, in dem sich Kalt- und Warmwasser zu mischen bzw. zu begegnen pflegen. Diese Arten, die wenigstens zeitweilig bei tieferen Temperaturen zu leben vermögen als die rein tropischen Formen, leben demgemäß vor allem in der Übergangszone des ozeanischen Pelagials in das neritische des Humboldtstromes und auch außerdem an den Unterbrechungsstellen des letzteren. Nach H.-W. KOEPCKE (1956b) gehören dazu der Hai *Prionace glauca* und *Mola mola* (LINNAEUS) — Molidae sowie vielleicht auch *Sphyrna zygaena*. *Diomedea irrorata*, *Sula nebouxi* und *Creagrus furcatus* sind Beispiele aus der Vogelwelt. Hier liegen auch die bevorzugten Walfanggebiete. Wenigstens fünf Arten großer Wale kommen nach KOSTRITSKY (1952) an der peruanischen Küste vor, von denen der Potwal, *Physeter*, bei weitem am heftigsten verfolgt wird.

Das Wasser des Humboldtstromes gilt als besonders planktonreich. Ein Maximum der Planktonentwicklung liegt aber vor der nordperuanisch-ekuatorianischen Küste, also im Gebiet des Überganges des neritischen Pelagials des Kaltwassers in das des Warmwassers. Nach HOLMES, SCHAEFER & SHIMADA (1957) lag z. B. ein Gebiet maximaler Planktonmenge (über 500 cm³ pro 1000 m³ Wasser) sowohl 1952 als auch 1955 vor dem Golf von Guayaquil und vor der nordperuanischen Küste.

c) Das neritische Pelagial des Humboldtstromes. Niedrige Wasser- und Lufttemperaturen, Fehlen von Regen und stärkeren Winden sind zusammen mit der im Südwinter besonders intensiven Beschattung durch eine tiefliegende Wolkendecke die schon geschilderten wichtigsten Charakterzüge des Humboldtstromes und des durch ihn bedingten Klimas. Diese Bedingungen bestehen im Küstengebiet von Nordchile bis zum 6. südl. Breitengrad etwa acht Monate lang im Jahr. Das Wasser des Humboldtstromes ist sehr planktonreich und daher auffallend grün gefärbt. Zeitweilig beobachtet man auch ausgedehnte weißliche oder braune Stellen, die eine abweichende Fauna haben können. Den Entwurf zu einem Schema des biozönotischen Konnexes dieser Lebensgemeinschaft veröffentlicht H.-W. KOEPCKE (1955 und 1956a). Eine besonders wichtige ökologische Stellung in der Biozönose nimmt der Fisch *Engraulis ringens* ein, der in großen Massen auftritt und die Grundlage der Ernährung für zahlreiche Raubfische wie *Sarda chilensis* und *Trachurus murphyi* sowie der Guanovögel: *Phalacrocorax bougainvillii*, *Sula variegata* und *Pelecanus occidentalis thagus* bildet. DORST (1956) sagt, indem er sich auf Ausführungen SCHWEIGGERS beruft, daß an der peruanischen Küste jährlich 5 ½ Millionen Tonnen Fische (meist *Engraulis*) von den Guanovögeln verzehrt werden. Eine einzelne Ko-

lonie von *Phalacrocorax bougainvillii* soll nach diesem Autor bis zu 1000 t Fische pro Tag konsumieren. Andere bezeichnende Arten des neritischen Pelagials des Humboldtstroms sind die Fische *Ethmidium chilcae*, *Austromeniidia regia*, *Neptomenus crassus* und eine Reihe von Vögeln wie *Spheniscus humboldti*, *Pelecanoides garnotii*, *Oceanodroma markhami*, *Oceanodroma tethys kelsalli*, *Phalacrocorax gaimardi* usw.

In Jahren mit abweichenden ozeanographischen Verhältnissen kann es zu katastrophenartigem Massensterben der Organismen im neritischen Pelagial des Humboldtstromes kommen. SEARS (1954) unterscheidet dabei zwei biologische Ursachen der Katastrophen: 1. das Verschwinden bzw. das abweichende Verhalten von *Engraulis ringens* und 2. das Auftreten roter Flecken im Wasser.

3. Die Lebensstätten des Meeresgrundes

Der Meeresgrund vor der peruanischen Küste ist bisher noch so wenig erforscht, daß es unmöglich ist, schon jetzt genauere Angaben über die einzelnen Lebensstätten und ihre Verbreitung zu machen. Es ist zur Zeit nicht einmal möglich, eine Liste der Lebensstätten des Meeresgrundes aufzustellen, die Anspruch auf Vollständigkeit erheben könnte. Erschwerend ist, daß das Ufer auf große Strecken, besonders in Südperu, sehr steil zum Meere abfällt und daß schon in geringer Entfernung vom Lande große Tiefen vorhanden sein können. Es scheint somit, daß Flachseebiotopie auf weite Strecken nur in relativ geringem Umfange vorhanden sind. Über die Lebensstätten in größeren Tiefen sind bisher anscheinend noch keine Einzelheiten veröffentlicht worden.

Den vorherrschenden Wassertemperaturen entsprechend müssen am Meeresgrund drei Faunengebiete unterschieden werden: 1. das nordperuanische (warme, bzw. „tropische“), 2. das Übergangsgebiet zum Bereich des Humboldtstromes einschließlich der Unterbrechungsstellen des letzteren und 3. der Bereich des Humboldtstromes.

Eine dem felsigen Litoral der peruanischen Küste entsprechend weitverbreitete und außer in Nordperu wohl überall häufige Meeresbodenform ist der marine Felsgrund. Als charakteristische Vertreter seiner Fischfauna können genannt werden: *Rhypticus saponaceus bicolor* und *Conodon macrops* für den Norden, *Heterodontus quoyi*, *Pontinus dubius* und *Cratinus agassizii* für das Übergangsgebiet und *Acanthistius pictus*, *Hemilutjanus macrophthalmos*, *Cheilodactylus variegatus*, *Aplodactylus punctatus* und *Scorpaena histrio* für den Humboldtstrom.

Geröllgründe befinden sich stellenweise in großer Ausdehnung manchen Geröllstranden vorgelagert. Sie scheinen ebenso wie die Geröllstrände nur in Mittel und Südperu vorzukommen. Sie beherbergen eine außerordentlich arten- und individuenreiche Fauna. *Anisotremus scapularis* und *Sciaena fasciata* sind Fische, die hier regelmäßig gefangen werden. *Austromeniidia regia* scheint außerdem flache Geröllgründe als Laichplätze aufzusuchen.

An vielen Stellen der Küste, besonders an der südperuanischen befinden sich große Algenbestände. Sie setzen sich im Norden aus recht zahlreichen Algenarten zusammen, unter denen eine *Eisenia*-Art häufig ist; in Mittel-

und Südperu dagegen dürfte die kälteliebende Laminariacee *Macrocystis pyrifera humboldti* (BONPLAND) bei weitem die vorherrschende Alge sein. *Hippocampus ingens* und *Antennarius avalonis* sind typische Fische der Algenbestände. Von den ebenfalls zwischen Algen aber auch zwischen *Ruppia* lebenden *Syngnathus*-Arten ist *S. independencia* wahrscheinlich eine für das Gebiet um Pisco endemische Form.

Als hauptsächlichlicher Lebensraum der handelswichtigen Muschel *Pecten purpuratus* kommt dem Schillgrund an der peruanischen Küste eine gewisse wirtschaftliche Bedeutung zu. Dieser Biotop scheint zwar an allen Teilen der Küste vorzukommen, jedoch nirgends große Flächen einzunehmen. *Branchiostoma elongatum* und der Krebs *Hepatus chiliensis* sind häufige und regelmäßig anzutreffende Arten des Schills.

Sandgründe scheinen vor der peruanischen Küste in großer Ausdehnung zu liegen, besonders natürlich vor den langen Sandstränden Nordperus. Über ihre Fauna ist noch sehr wenig bekannt. Im nördlichen Warmwassergebiet mit der Südgrenze ungefähr bei Chiclayo ist die Muschel *Tivela planulata* sehr häufig; im Bereich des Humboldtstromes wird sie durch die stellenweise sehr häufige *Mesodesma donacium* ersetzt. Unter den für die marinen Weichgründe bezeichnenden Rochen und Plattfischen sind im mäßig warmen Wasser *Squatina armata*, *Rhinobatos planiceps*, *Dasyatis brevius*, Arten von *Urotrygon* sowie *Cyclopsetta querna* mit gewisser Regelmäßigkeit auf Sandgründen anzutreffen, während *Aetobatus peruvianus* und *Paralichthys adpersus* typische Kaltwasserformen sind. Weitere Fische, die ihre Nahrung im Sandgrunde suchen, sind im Gebiet des Humboldtstromes *Sciaena gilberti*, *Sciaena deliciosa* und einige *Mustelus*-Arten.

Sehr große Flächen des Meeresbodens vor der peruanischen Küste scheinen aus Schlammgrund zu bestehen. Seine Makrofauna dürfte, wie Dredgerversuche ergaben, ziemlich artenarm sein. Mehrfach wurden Exemplare des Fisches *Ophichthus pacifici* im Schlamm gefunden.

4. Die Lebensstätten des Meeresufers

a) Das Felsufer des Meeres. Ein beträchtlicher Teil der peruanischen Küste ist Felsufer (Abb. 20). Außer im Inneren von tiefen Buchten ist überall eine starke Brandung zu beobachten, durch die tiefe Höhlen und tunnelartige Durchbrüche ausgekolkt zu sein pflegen. Das Felsufer bietet durch seine große Anzahl von Strukturteilen und Biochorien wie Felswand, Felsritze, „unter Steinen“, Algenbewuchs, *Mytilus*polster, Spritztümpel, Gezeitentümpel usw. den Organismen eine Vielzahl von Lebensplätzen. Man begegnet dementsprechend dort einer großen Anzahl von Arten, die zum Teil eine enge Bindung an gewisse leicht abzugrenzende Zonen wie *Stichaster*-, *Modiolus*-, *Ahnfeltia*-, *Chthamalus*- und *Littorina*-Zone zeigen. Diese Zonierung des peruanischen marinen Felsufers hat mit der von STEPHENSON (1937) beschriebenen des entsprechenden Lebensraumes an der südafrikanischen Küste vieles gemeinsam, wenn auch der Artenbestand ein anderer ist. Die Vermutung STEPHENSONS, daß die von ihm aufgestellten drei Zonen: Sublitoralbereich, Balanidenzone und *Littorina*-Zone weltweit (wenigstens in vergleichbaren Formen) vorkommen, kann durch die Befunde in Peru be-



Abb. 20: Felsufer des Meeres und meeresnahe Felsen. Bei La Herradura (Küste von Mittelperu). Nach H.-W. KOEPCKE (1954).

stätigt werden. Auch die von BENNETT & POPE (1953) in Algen-, Balaniden- und *Littorina*-Zone vorgenommene Gliederung der marinen Felsufer von Victoria (Australien) stimmt im Grundprinzip mit der peruanischen überein, obwohl hier wiederum ein ganz anderer Artenbestand anzutreffen ist.

Als häufig wiederkehrende Typen des Felsufers der peruanischen Küste werden von H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) unterschieden: Felswandufer, zerklüftete Felsufer, Stein-Felsufer, Strandfelsen, Meeresklippen, brandungsarme Felsufer und Höhlen einschließlich fensterartiger Durchbrüche.

Im tropischen Gebiet nördlich von 4° S. findet man fast nur Strandfelsen und Stein-Felsufer, welche beide als Kleinvarianten des normalen Felsufers zu betrachten sind. Als Strandfelsen werden einzelne große Felsen oder auch Felsbarrieren bezeichnet, die von Sandstrand umgeben sind. Unter Stein-Felsufer (oder Blocksteinufer) werden Anhäufungen von großen Steinen verstanden, die eine Übergangsform zum Geröllstrand darstellen können; die Steine sind aber so groß, daß sie nur selten von der Brandung bewegt werden. Man findet derartige Blocksteinufer vor allem in den Mündungsgebieten der nur gelegentlich fließenden Flüsse (*causes secos*), die manchmal beträchtliche Schlammassen transportieren, in denen große Steine bis zur Größe kleiner Felsblöcke eingeschlossen sein können. Trotz der nur dürftigen Ausbildung des Felsufers in Nordperu ist die Tierwelt dort doch sehr reich an Arten wie auch an Individuen. Zahlreiche Hornkorallen, große

Austern, die austernähnliche Muschel *Chama corrugata* und stellenweise ein dichter *Mytilus*-bewuchs sind hervorzuheben. Der Scalpellide *Mittella* sp. kann örtlich bestandbildend auftreten. Unter den höheren Krebsen sind *Eriphia squamata*, *Menippe* sp. und *Grapsus grapsus* fast überall zu finden. *Echinometra van-brunti* und *Phataria* sp. sind Charakterarten unter den Echinodermen. In den während der Ebbe vom Meere abgetrennten Felsaquarien und Gezeitentümpeln findet man eine reiche Kleinfischfauna, u. a. mit *Abudefduf saxatilis* und anderen farbenprächtigen Pomacentriden.

Bei Cabo Blanco, bei Punta Pariñas, bei Paita und am Cerro Illescas gibt es ausgedehnte Felsuferformationen mit allen in Peru vorkommenden Typen des Felsufers, die denen in Mittel- und Südperu ähneln. Alle diese Orte sind in das Meer vorgeschobene Kaps, an denen sich zumindest zeitweilig der Einfluß des kalten Humboldtstromes bemerkbar macht, so daß die Ähnlichkeit ihrer Fauna mit der mittel- und südperuanischen verständlich ist. Strenggenommen sind also alle diese Orte Einsprenglinge von Kältegebieten in den Bereich der wärmeliebenden Fauna Nordperus. Kälteliebende Tiere wie die Schnecken *Thais chocolata*, *Concholepas concholepas* und *Fissurella crasa*, die Fische *Scartidichthys gigas* und *Doydixodon laevifrons*, so wie die Felsvögel *Haematopus ater*, *Phalacrocorax gaimardi* und *Spheniscus humboldti* und schließlich auch der Seelöwe *Otaria flavescens* SHAW — Otariidae erreichen hier die Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes (oder kommen nur noch ausnahmsweise weiter nördlich vor) und demonstrieren somit den bedeutenden Einfluß, den der Humboldtstrom noch in diesem Gebiet auf diesen Biotop ausübt. Die Felsufer südlich des 6. südl. Breitengrades sind also sicher, die zwischen dem 6. und 4. Grad gelegenen noch bedingt zum Bereich des Humboldtstromes zu rechnen.

Im Bereich des Humboldtstromes zeichnen sich die Felsufer durch eine von Nordchile bis 6° S. ziemlich einheitliche Flora und Fauna aus; nur an den Unterbrechungsstellen des kalten Stromes sind geringe Abweichungen festzustellen. Besonders charakteristisch für die Felsufer des Humboldtstromes ist die Alge *Ahnfelita durvillaei* (BORY) J. AG. — Phylloporaceae, die große Flächen der Felsen im Brandungs- und Spritzwasserbereich bedeckt und der Lebensstätte ein charakteristisches Gepräge verleiht. Bezeichnend ist auch das Fehlen von Hornkorallen. Groß ist die Zahl derjenigen Arten, die als spezielle Anpassungen an das Leben in der starken Brandung Hafteinrichtungen, Panzerung oder eine leder- bis gummiartige Körperoberfläche bei leicht gewölbten bis helmförmigen Körperformen entwickelt haben. Hierzu gehören vor allem die Mollusken: *Acanthopleura* (*Corephium*) *echinata*, *Enoplochiton niger*, *Fissurella crassa*, *Fissurella maxima*, *Acmaea viridula*, *Acmaea orbigny*, *Concholepas concholepas*, *Crepidula*-Arten und *Trochita trochiformis*. Auch der große Sonnenstern *Heliaster helianthus* (LAMARCK) — Heliasteridae gehört zu diesen Formen. Andere weniger dem Anprall der Brandungswellen ausgesetzte Echinodermen sind *Stichaster aurantiacus* (MEYEN) — Tiarechinidae, *Loxechinus gibbosus* (AGASSIZ) — Echinidae und nur in Südperu *Loxechinus albus* (MOLINA). Von den häufigen großen Krebsen des Felsufers scheint nur *Grapsus grapsus* mit Nordperu gemeinsam zu sein. Ein ausgezeichnet an das Leben in der Brandung angepaßter Fisch ist der Gobiesocide *Sicyases sanguineus*. In den Gezeitentümpeln findet man *Scartidichthys gigas* und *Doydixodon laevifrons*. Zu

den Charaktervögeln des Felsufers im Bereich des kalten Stromes gehört vor allem der Furnariide *Cinclodes taczanowskii* und der schwarze Austernfischer *Haematopus ater*. Als Zugvogel aus Nordamerika besucht noch *Aphriza virgata* regelmäßig die Felsen. Neben den Seelöwen (Otariidae) *Otaria flavescens* SHAW und *Arctocephalus australis* ZIMMERMANN lebt am Felsufer auch ein Fischotter *Lutra felina* MOLINA — Mustelidae. Es zeigt sich also, daß das marine Felsufer Perus eine sehr artenreiche Lebensgemeinschaft besitzt, die sich durch zahlreiche gut angepaßte Charakterarten auszeichnet.

b) Meeresnahe Felsen. (Abb. 20). Die Landgrenze des marinen Felsufers ist soweit landeinwärts zu ziehen, wie das Meerwasser bei gelegentlichen Hochwasserständen reichen kann. Zwischen dieser Grenze und der Schutt- und Steinwüste des Hinterlandes befindet sich aber stets noch eine durch das Meer erheblich beeinflusste Zone, die meeresnahen Felsen. Ebenso wie Geröllsteilwände und Meeresdünen gehören sie zu den Überganglebensstätten zweiten Grades vom Meer zum Land. Der Einfluß des Meeres besteht hier hauptsächlich im Küstenabbruch, der die typische steile und zerklüftete an Schutt relativ arme Felssteilküste schafft. Von großer Bedeutung ist auch der hier fast ständig wehende schwache Südwind, der das Spritzwasser der zersprühenden oft 10 bis 15 m an den Felsen heraufreichenden Brandungswellen sowohl weit hinauf als auch ein Stück landeinwärts trägt. Dadurch werden die Felsen ständig befeuchtet, so daß an ihnen ein hauptsächlich aus Cyanophyceen bestehender oft nur wenige Millimeter dicker Algenbelag existieren kann. Diese dunkle Blaualgenvegetation gibt schon von weitem gesehen, dem felsigen Meeresufer im Gebiet des Humboldtstromes die so charakteristische schwarze Färbung, die scharf mit dem Weiß der mit Guano bedeckten oberen Felsteile und den gelblichen Tönen der Wüstenlandschaft kontrastiert. Von nahem betrachtet, sehen die Felsen meistens wie angeräuchert aus, weil die im Windschatten liegenden Felspartien frei von Algen sind. Durch Verdunsten des Spritzwassers können sich an geeigneten Stellen dicke Salzkrusten bilden.

Die meeresnahen Felsen des Humboldtstromes bieten einer an Individuen reichen Vogelfauna Ruhestätten und Nistgelegenheiten. Hier, und zwar hauptsächlich am Ufer der Guanoinseln, brüten *Sula variegata* und *Larosterna inca* in großen Kolonien. Im Inneren der zahlreichen Höhlen findet man die Nester von *Phalacrocorax gaimardi*, *Cinclodes taczanowskii* und *Cathartes aura jota*. Auch Fledermäuse, von denen der blutsaugende *Desmodus rotundus* (GEOFFROY) auch auf den Guanoinseln vorkommt, kann man hier ziemlich regelmäßig antreffen. Weitere häufige Bewohner der meeresnahen Felsen sind der Iguanide *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) und die Ratte *Rattus rattus alexandrinus* GEOFFROY. In den Blaualgenbezügen und in den Ritzen der Felsen lebt eine Kleintierfauna, deren fliegende Komponente von Schwalben: *Progne modesta murphyi* und seltener von *Pygochelidon cyanoleuca* peruviana gejagt wird. Die Fauna der meeresnahen Felsen ist also im Gegensatz zu der des marinen Felsufers im wesentlichen terrestrischer Herkunft.

In Nordperu, wo zwar ebenfalls vom Brandungsnebel befeuchtete meeresnahe Felsen vorkommen, wo aber allgemein eine geringere Luftfeuchtig-

keit herrscht und wo auch die Sonneneinstrahlung nicht monatelang durch eine Wolkendecke abgeschirmt wird, findet man den für Mittel- und Südperu so charakteristischen Blaualgenbelag nur an ganz wenigen Stellen. Alle diese Orte, wie der Cerro Illescas und die Silla de Paita, stehen noch unter dem Einfluß des Humboldtstromes. Auch Weißfärbung durch Guano tritt in Nordperu fast nur dort auf. Die für Nordperu typischen meeresnahen Felsen sind sehr arm an eigenen Arten und kaum von den angrenzenden Wüsten- und Halbwüsten-Biotopen zu unterscheiden.

c) **Guanofelder** (Abb. 21). Guanoablagerungen sind an der peruanischen Küste nur unter dem extrem regenarmen durch den kalten Humboldtstrom verursachten Klima möglich. Verhältnismäßig geringe Guanomengen findet man schon an den meeresnahen Felsen des Festlandes, wo die Vögel beliebte Ruheplätze haben; bei weitem die Hauptmenge wird aber an den Brutstätten auf den der Küste bis zu 80 km Entfernung vorgelegerten Guanoinseln abgelagert. Die Neigung der Vögel, auf den Inseln zu brüten, steht in Zusammenhang mit dem Vorkommen des Fuchses *Dusicyon sechurae* THOMAS, der in den Küstenwüsten auf dem Festlande häufig ist, auf den Inseln aber fehlt. Einige weit ins Meer vorspringende Halbinseln, die beliebte Ruheplätze der Vögel sind, wurden von der Guanogesellschaft mit gutem Erfolg durch hohe Mauern abgeriegelt, so daß den Füchsen der Zutritt vom Lande verwehrt ist und die Vögel dort nicht mehr gestört werden. Tatsächlich haben die Vögel an solchen Orten zu brüten begonnen und abbauwürdige Guanofelder gebildet. Das fast gänzliche Fehlen von Inseln nördlich von Lobos de Tierra ($6\frac{1}{2}^{\circ}$ S.) und südlich der Independencia-Bucht ($14^{\circ} 20'$ S.) beschränkt die Nistplätze der Vögel und damit die Guanofelder fast ganz auf Mittelperu. Nach RAIMONDI (1946) gibt es vor der peruanischen Küste 30 Inseln und 54 Inselchen (islotos) und Riffe.



Abb. 21: Guanofeld. Brutplatz von *Phalacrocorax bougainvillii* auf der San Lorenzo-Insel bei Callao (Küste von Mittelperu).

Praktisch der gesamte Guano wird von vier zu den Steganopoden gehörenden Vogelarten produziert. Bei weitem der wichtigste von ihnen ist der in gewaltigen Massen auf den flachen Teilen der Inseln brütende *Phalacrocorax bougainvillii*. Seine Brutkolonien bedecken fast die gesamte Oberfläche mancher Inseln und sind, wenn sich die Vögel auf der Insel befinden, schon aus großer Entfernung als dunkle Flächen zu erkennen (Abb. 21). Der zweithäufigste Guanovogel ist *Sula variegata*, ein Tölpel, der die meeresnahen Felsen als Brutstätte bevorzugt, aber auch die den Hauptbrutstätten benachbarten Gebiete der flacheren Inseloberfläche dicht besiedeln kann. Eine zweite Tölpelart ist die auf flachem Grunde brütende *Sula nebouxii*, die als Wärme liebende Art, große Brutkolonien auf den Lobos-Inseln hat, im Süden aber fehlt. Auf dem flachen Teil der Inseln brütet schließlich auch *Pelecanus occidentalis thagus*, der Pelikan des Humboldtstromes. Alle diese Arten besitzen Nester aus Guano, die sie allerdings unter Zuhilfenahme anderen Nistmaterials wie Federn, Fischgräten und Meeresalgen bauen. Auf allen Brutplätzen bildet der Guano ausgedehnte den Boden vollständig verhüllende Schichten. Alle zwei bis drei Jahre hat die Schicht eine so große Dicke erreicht, daß sie abgebaut werden kann.

Die Guanofelder besitzen eine eigene Biozönose, die der meeresnahen Felsen nahe verwandt ist. Aaskäfer und Fliegenlarven leben in den zahlreichen Vogelkadavern; Parasiten der Vögel, besonders Zecken und Lausfliegen, suchen in den Unebenheiten des Guanobodens Schutz; Webspinnen, Solifugen und auf manchen Inseln auch Skorpione (*Hadruidoidea lunatus* KOCH — Vejovidae) jagen Kleintiere. Die Hippobosciden der Vögel (*Stelgodipteryx* sp.) sind ein wichtiges Nahrungstier für die Eidechse *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) — Iguanidae, die von der Guanogesellschaft aus diesem Grunde besonders geschützt wird. Große Aasfresser sind die Geier *Cathartes aura jota* und auf manchen Inseln auch *Coragyps atratus*, während der Kondor, *Vultur gryphus*, nach übereinstimmenden Berichten des Wachpersonals den Jungvögeln nachstellen soll. Eierräuber sind die Möwen *Larus belcheri* und *Larus marinus dominicanus*. Nach GOODALL, JOHNSON & PHILIPPI (1951) soll der in Peru nicht mehr häufige *Pelecanoides garnotii* seine Bruthöhlen in den Guano graben.

Alle näheren Einzelheiten müssen der Spezialliteratur entnommen werden. Über die peruanischen Inseln allgemein berichtet RAIMONDI (1946); spezielle Angaben über die Guanoinseln bringen MURPHY (1925, 1927 und 1936) und SCHWEIGGER (1947). Einige Angaben über die Populationsdichte veröffentlicht GAMARRA (1955). VOET (1942) entwirft ein Schema der Nahrungsbeziehungen der Guanovögel und der wichtigsten Organismen, die mit ihnen zusammenleben, das der erste Versuch ist, den biozönotischen Konnex einer natürlichen Lebensgemeinschaft Perus zu erfassen.

d) Der Geröllstrand des Meeres. (Abb. 22) Wie schon in Kap. III, 4 b ausgeführt wurde, bilden Flußgerölle einen wesentlichen Bestandteil der von den Flüssen aufgeschotterten Mündungsebenen. Überall wo das Meer diese Ebenen anschneidet, findet man größere oder kleinere Geröllstrände. Sie sind eine sehr charakteristische Form des Meeresufers im Bereich des Humboldtstromes. Sie fehlen im Norden Perus, weil dort keine aus Geröllen bestehenden Ebenen von den Flüssen aufgeschottert wurden. Die nördlichsten zwar kleinen, aber durchaus typischen Geröllstrände wurden bei der Silla de Paita und beim Cerro Illescas gefunden. Die Länge der Geröllstrände kann einige Kilometer betragen, jedoch übertrifft sie wohl

kaum 10 km, eine Länge, die ein solcher Strand zwischen Eten und Jequetepeque erreicht. Die Gerölle sind meistens etwa faustgroße gleichmäßig gerundete Steine von mehr oder weniger elipsoidischer Gestalt.



Abb. 22: Geröllstrand des Meeres und meeresnahe Geröllsteilwände. Bei Miraflores (Küste von Mittelperu).

Durch die mit großer Wucht aufschlagenden Brandungswellen werden die Gerölle bewegt, wobei ein lautes Geräusch entsteht. Der Geröllstrand ist ein sehr extremer Lebensraum, besonders weil dem Anprall der von den Wellen umhergeschleuderten Steine nur wenige Organismen mechanisch Widerstand leisten können. Der Pinnotheride *Pinnotherelia laevigata* ist eine an jedem typischen Geröllstrand anzutreffende häufige Charakterart. Die Tiere leben im Lückensystem zwischen den Geröllen und sind meistens in sehr großen Mengen vorhanden. Von See her nähern sich den Geröllstränden regelmäßig einige Fischarten wie *Sciaena fasciata* und *Anisotremus scapularis*. Unter den Vögeln sind nur *Actitis macularia* und *Arenaria interpres morinella* mit gewisser Regelmäßigkeit in diesem Lebensraum anzutreffen; alle anderen Arten sind gelegentliche Gäste oder wie die Geier (*Cathartes* und *Coragyps*) Ubiquisten.

Alle Geröllstrände sind durch einen sehr steilen Böschungswinkel zum Meer besonders charakterisiert. Der Anwurf liegt deshalb ständig im Bereich des Spritzwassers. Die Folge ist, daß Aas und angeworfene Pflanzenteile (besonders Büschel von *Macrocystis*) nicht wie am Sandstrande schnell eintrocknen, sondern in besonderer Weise jauchig zerfallen. Die Fauna des Anwurfes ist schon allein aus diesem Grunde eine ganz andere als an den Sandstränden.

Einige Geröllstrände im Gebiet um Pisco zeichnen sich durch Besonderheiten ihrer Fauna aus, indem dort der Gobiesocide *Arbaciosa pyrrhocincla* und der Chilopode *Litoschendyla litoralis* KRAUS — Schendylidae neben Isopoden und Amphipoden (Talitridae) in großen Mengen im Lückensystem der Gerölle auftreten. Es sind dies Arten, die sonst selten zu sein pflegen oder ganz fehlen.

Eine besondere Form des Geröllstrandes, die nicht an die Flußebenen gebunden ist, findet man an manchen Felsufern. Die Gerölle sind hier aus dem ins Meer gelangten Verwitterungsschutt der Felsen hervorgegangen, der vom Wasser einigermaßen rund geschliffen und nach Größen sortiert wurde. Meist sind die Steine abgeflacht und weniger gut gerundet als Flußgerölle. Zwischen ihnen kann ebenfalls *Pinnotherelia* vorkommen; für gewöhnlich fehlt sie aber und der mehr an das Leben in sehr flachen Spaltensystemen angepaßte Porcellaniide *Petrolisthes violaceus* tritt an ihrer Stelle in Massen auf.

Kiesstrände ebenso wie auch typische Grobsandstrände, also die Überganglebensstätten vom Geröllstrand zum Sandstrand, sind an der peruanischen Küste selten und spielen ökologisch keine Rolle.

e) **Meeresnahe Geröllsteilwände.** (Abb. 22) Diese Lebensstätte gibt es in Peru nur dort, wo das Meer die von den Flüssen aufgeschotterten Mündungsebenen anschneidet. Das ist bei weitem nicht im Mündungsgebiet aller Küstenflüsse der Fall, weil sich die Schotterebenen häufig ganz allmählich bis zum Meeresniveau senken, ohne irgendwo vom Meer nennenswert abgetragen zu werden. In ganz Nordperu sind meeresnahe Geröllsteilwände eine Ausnahmerecheinung, weil alle Flüsse nördlich von Chiclayo nur wenig Geröll in ihrem Unterlauf führen und die meeresnahen Teile der großen Flußebenen dort vorwiegend aus Feinmaterial bestehen.

Die meeresnahen Geröllsteilwände treten in zwei ökologisch sehr verschiedenen Formen auf, nämlich in einer trockenen und in einer feuchten Variante. Die häufigste ist die trockene Form. Solche Wände pflegen völlig vegetationslos zu sein, können aber auch durch einen dünnen Algenbelag den meeresnahen Felsen ähneln, oder sogar direkt eine Sonderform von ihnen sein.

Die feuchte bis nasse Form dagegen findet man nur an wenigen Stellen der peruanischen Küste, z. B. zwischen Barranco und Miraflores (Río Rimac), vor Chancay (Río Chancay I) und bei Barranca (Río Pativilca). Voraussetzung für ihre Existenz ist das Vorhandensein eines vom zugehörigen Fluß gespeisten Grundwasserhorizontes, der an der Geröllsteilwand in einer gewissen Höhe austritt und die darunter liegenden Teile der Wand mit Wasser versorgt. Es entsteht so ein ganzer Komplex sehr verschiedener aber eng mit einander verzahnter Lebensstätten auf engem Raume dicht nebeneinander. Die meisten sind zwerghafte Fragmentvarianten der Lebensstätten im Bereich der Flüsse und Süßwasserteiche, die hier als Biochorie einer in großen Zügen einheitlichen Lebensstätte in Erscheinung treten. Besonders auffällige Biochorien sind:

1. **Permanente Süßwasserquellen** mit kleinen Wasserläufen und flutenden Grünalgenbeständen, in denen man meistens eine reiche Kleintierfauna findet.

2. **Kleine ableitende Bäche** am Fuße der Geröllwand, in denen sich das Quellwasser sammelt und zum Meer fließt. In ihnen können Krebse: *Bithynis (Cryphiops)*

caementarius gaudichaudii und *Pseudothelphusa sp.* und sogar Fische wie *Brycon-americanus peruanus*, *Lebiasina bimaculata* und *Mugil*-Arten vorhanden sein.

3. Quellsinter können als poröse Massen große Teile der Geröllwand überziehen. Häufig bilden sie auch kleine Höhlen mit tropfsteinartigen Bildungen im Inneren.

4. „Tiefende Vegetation“ vorwiegend aus Moosen und an extreme Feuchtigkeit angepaßten Farnen (*Adiantum concinnum*) bestehend, die ständig vom Wasser berieselt werden und daher fortgesetzt tropfen.

5. Flußufergebüsch, kleine aber oft bis über mannshohe Dickichte bildend, in denen ein ziemlich reiches Tierleben fast so wie in einem gewöhnlichen Flußufergebüsch vorhanden sein kann.

6. Zwerg-Sumpfwiesen bilden stellenweise kleine, oft nur wenige Quadratmeter große Flächen am Rande der ableitenden Bäche.

7. Schwimmende Pflanzendecken können sogar vorhanden sein, wenn die ableitenden Bäche kleine Seitentümpel haben.

8. Mündung der ableitenden Bäche, die als „Miniatur-Flußmündungen“ nicht mehr zur eigentlichen Geröllwand-Lebensstätte gehören.

Weitere Einzelheiten bringt WEBERBAUER (1945) S. 229 in bezug auf die Pflanzenwelt; nähere ökologische Angaben bei H.-W. & M. KOEPECKE (1953a).

f) Meeresnahe Lehm- und Schuttsteilwände. Diese Form der Steilküste tritt vor allem in Nordperu anstelle der mittel- und südperuanischen Geröllsteilwände auf. Die Lebensstätte ist ökologisch den meeresnahen Felsen Nordperus sehr nahe verwandt.

g) Schillstrand des Meeres. Einen Strandanwurf, in dem die Reste der Kalkschalen von Meerestieren einen so beträchtlichen Anteil ausmachen, daß sie im Material des Untergrundes vorherrschen, findet man an den nordperuanischen Stränden häufiger als in Mittel- und Südperu. In der Sechura-Bucht bei Bayóvar wurde 1950 auf einer großen Strecke ein sehr starker Anwurf von grobem Bruchschill (hauptsächlich aus Molluskenschalen, Seeigelpanzern und Resten von Krebspanzern bestehend) festgestellt. Die Schalenreste lagen stellenweise über 1 m hoch, ohne daß der darunter befindliche Sandboden irgendwo sichtbar war. Ein ähnlicher Strand, an dem der Schill aber aus Resten anderer Arten (besonders Schalen von Schnecken wie *Crepidula* und *Calyptrea*) gebildet wird, liegt in der Bucht von Paracas südlich von Pisco. Eine ganz andere Form des Schillstrandes zeigt ein nordperuanischer Strand, dessen Boden ganz aus dem Schill fein zerriebener Tablazo-Fossilien besteht und eine auffallend gelbliche Farbe besitzt. Die hier beobachteten *Crocethia alba* waren dementsprechend nicht wie an den Sandstränden „sympatisch“ zum Untergrunde gefärbt, sondern kontrastierten lebhaft mit dem gelben Grund.

Schillstrände gehören an der gesamten peruanischen Küste zu den Ausnahmeerscheinungen und sind deshalb ökologisch ohne große Bedeutung. Ihre Makrofauna ähnelt einer verarmten Sandstrandfauna und scheint keine typischen Schillstrand-Tiere zu enthalten. *Ocyrode gaudichaudii* wurde nicht, *Olivella columellaris* nur in geringer Anzahl gefunden; dagegen war *Emerita analoga* vorhanden.

h) Sandstrand des Meeres. (Abb. 23) Über 90 % des Meeresufers der nordperuanischen Küste nördlich von Eten (7° S.) sind Sandstrand. Besonders die langen Brandungsstrände von 10 bis 160 km Länge sind für dieses Gebiet sehr charakteristisch. In Mittelperu südlich von 7° S. bis Pisco

beherrschen die Sandstrände nicht mehr so auffallend das Gesamtbild der Küste, sie nehmen aber wohl auch hier noch mehr als die Hälfte der Gesamtlänge des Meeresufers in Anspruch. Noch weiter südlich werden sie stellenweise sogar recht selten und Geröllstrände und Felsufer sind dort vorherrschend. Die nordperuanischen Sandstrände unterscheiden sich von denen des Humboldtstrom-Gebietes auffallend durch die größere Breite und Flachheit ihrer Brandungszone und im Zusammenhang mit dem im Norden erheblich größeren Gezeitenunterschied auch durch ihre viel breitere Gezeitenzone. Vergrößert werden die Unterschiede noch durch das andersartige Klima Nordperus, besonders die intensivere Sonneneinstrahlung, die höheren Temperaturen, stärkeren Winde, und auch die gelegentlichen Regenfälle dürften bedeutsame Faktoren sein. Die meisten peruanischen Strände sind typische Feinsandstrände.



Abb. 23: Sandstrand, vorspringende Felsufer und Geröllstrände. Die obere dunkle Zone der Düne wird durch Nebelvegetation (Flechtenloma) hervorgerufen. Die gerade Linie in der Mitte der Düne ist eine Autostraße. Pasamayo bei Ancón (Küste von Mittelperu).

Der Strandanwurf setzt sich in Nordperu wegen der relativ großen Artenfülle in den benachbarten marinen Lebensstätten aus einer recht großen Anzahl verschiedener Organismen zusammen. Die oft in zahlreichen Arten auftretenden Algen spielen hier meist eine verhältnismäßig bedeutende Rolle, ja es können sogar manche Strände (z. B. in der Sechura-Bucht) fast völlig mit angeworfenen Algen zugedeckt sein. In Mittel- und Südperu treten Algen als Anwurfkomponente dagegen ganz zurück, nur *Macrocystis* kann örtlich eine gewisse Bedeutung haben. Dort bilden statt dessen die Kadaver von Seevögeln und zwar besonders von *Phalacrocorax bougainvillii*, *Sula variegata* und *Pelecanus occidentalis thagus*, sowie gelegentlich auch von *Puffinus griseus*, eine ökologisch wichtige Anwurfkomponente.

Von Zeit zu Zeit findet ein epidemieartiges Massensterben der Guanovögel statt, so daß dann alle Strände mit vielen Vogelleichen bedeckt zu sein pflegen. Die anemohydrische Komponente (auf See gewehrte Flugtiere, meist Insekten, die durch die Brandung wieder angeworfen werden) ist wohl wegen der großen Ausdehnung des tierarmen wüstenhaften Hinterlandes überall in Peru verschwindend gering. Dagegen findet man von den Flüssen ins Meer geschwemmte und wieder angetriebene Land- und Süßwassertiere oft in ansehnlicher Anzahl am Strand nahe bei den Flußmündungen. Die Flüsse können bei Hochwasser ferner beträchtliche Mengen von Treibholz und anderen Pflanzenteilen führen, ein Material, das der vorherrschenden Strömungsrichtung des Humboldtstromes entsprechend fast nur nördlich von den Flußmündungen antreibt.

Strandpflanzen fehlen in Mittel- und Südperu fast ganz, denn nur die Aizoacee *Sesuvium portulacastrum* tritt gelegentlich am Strande auf, ebenso auch die Gramineen *Distichlis* und *Sporobolus*. Es ist aber nicht angebracht, die beiden letzten zur Strandvegetation zu rechnen, wie es RAUH (1956) tut (vergl. Kap. V, 7i). An den nordperuanischen Sandstränden, besonders in der Nähe der Magrovensümpfe, kommen weitere Strandpflanzen vor, wie *Ipomoea pes-caprae*.

An allen peruanischen Sandstränden tritt die Makrofauna, vor allem dekapode Krebse und Vögel, sehr auffällig in Erscheinung. Einzelheiten zur Biozönotik besonders über den Stoffumsatz bringen H.-W. & M. KOEPECKE (1952a, sowie in gekürzter Form in ihrer Arbeit von 1953a, S. 109—111). Eine an allen peruanischen Sandstränden meist massenhaft auftretende Charakterart ist die rote Strandkrabbe *Ocypode gaudichaudii*, deren Lebensform von H.-W. & M. KOEPECKE (1953b) analysiert wurde. An allen peruanischen Stränden trifft man auch eine Reihe von Aasfressern an, von denen die Geier *Cathartes aura jota*, *Coragyps atratus* und *Vultur gryphus* Ubiquisten sind. Der Käfer *Phaleria koepeckei* PIC dagegen ist eine Charakterart dieses Biotops, die ihren gesamten Entwicklungszyklus am Strande durchmacht und bereits in den Meeresdünen zu fehlen pflegt. *Phaleria* pflegt zeitweilig (besonders während eines Guanovogelsterbens) in Massen aufzutreten. Auch der Iguanide *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) und die Mehrzahl der alljährlich aus Nordamerika kommenden und in Peru überwinternen Strandvögel, besonders *Crocethia alba* und *Numenius phaeopus hudsonicus*, kommen an allen Sandstränden von Peru vor.

Ökologisch bedeutsame Arten, die nur an den nordperuanischen Sandstränden vorkommen, sind z. B. die in der Spülzone massenhaft (bis zu 6400 Ex. pro m²) lebende Schnecke *Olivella columellaris*, der große Hippide *Emerita emerita*, die Muschel *Tivela planulata* und der Brandungsfisch *Umbrina xanti*. Auch ein Spezialfeind des *Ocypode*, der kleine Skunk *Conepatus zorrilla* THOMAS — Mustelidae wurde nur im Norden gefunden. Interessant ist, daß einige im Hinterlande weit verbreitete Vogelarten nur in Nordperu an den Strand kommen, wie z. B.: *Geositta p. paytensis* (LESSON), *Mimus longicaudatus*, *Pyrocephalus rubinus* und *Falco sparverius*.

Zu den Arten, die nur oder hauptsächlich in Mittel- und Südperu leben, gehört auch *Emerita analoga*, der im Bereich des Humboldtstromes in der Brandungszone in sehr großen Massen bankbildend auftritt. Er fehlt zwar im Norden nicht, spielt aber dort eine nur geringe ökologische Rolle. Vom

Lande her wird er von der Möwe *Larus modestus* verfolgt, die sein Spezialfeind ist und die Strände bis zu 750 Ex. pro km besetzen kann. Die Fortpflanzung von *Emerita analoga* findet im Südsommer statt, in der Zeit, in der die Möven zu ihren Brutplätzen nach Chile gezogen sind. Man findet dann die jungen *Emerita* zusammen mit der kleinen Assel *Cirolana koepckeii* Borr in Massen in der Spülzone. Von See her wird *Emerita* von einer Anzahl von Fischen verfolgt, die nicht im Norden vorkommen, wie *Aetobatus peruvianus*, *Sciaena gilberti* und *Sciaena deliciosa*. Weitere Arten des Sandstrandes im Humboldtstrom-Gebiet sind *Blepharipoda occidentalis*, *Lepidopa chilensis*, *Pseudocorystes sicarius* unter den Krebsen und die Muschel *Mesodesma donacium*.

i) Innenstrände der Mangroven-Lagunen. Ökologisch verschieden von den Brandungsstränden der offenen Meeresküste sind die Sandstrände der großen Lagunen in den Mangrovensümpfen, wo die Wirkung der Wellen nur gering ist, wo aber doch beträchtliche Wasserstandsschwankungen infolge des Gezeitenwechsels bestehen. Die Grenze gegen die sandigen Flußufer dürfte dort zu ziehen sein, wo *Ocypode gaudichaudii* nicht mehr vorkommt.

Am Innenstrand der großen dem Mangrovegebiet vorgelagerten Strandlagune bei Puerto Pizarro wurden einige Echinodermen als besonders bezeichnende Formen festgestellt und zwar in der Gezeitenzone: *Astropecten erinaceus* und mit sehr hoher Populationsdichte der scheibenförmige Seeigel *Melitta stokesii*, während im flachen Wasser der Seestern *Luidia columbia* und der Herzigel *Agassizia scrobicularia* häufige Arten sind. Zu den für den marinen Sandstrand bezeichnenden Vögeln kommen noch einige Arten hinzu wie *Limnodromus scolopaceus* und die *Erolia*- und *Tringa*-Arten.

Für die sandigen Brandungsstrände von El Salvador nennt SCHUSTER-DIETERICHS (1956 und 1957) eine Reihe von Gattungen wie *Astropecten*, *Encope*, *Melitta*, die in Peru wegen der starken Brandung (3 bis 4 m hohe Brandungswellen sind besonders im Süden nichts Ungewöhnliches) an marinen Sandstränden zumeist nicht vorkommen. Es ist deshalb von Interesse, daß eine Parallele zwischen den Brandungsstränden von El Salvador und den nur im äußersten Nordwestperu existierenden Innenstränden der Lagunen vor dem Mangrovegebiet zu ziehen ist, während sonst nur eine recht geringe Ähnlichkeit in der Besiedlung der marinen Sandstrände El Salvadors und Perus zu bestehen scheint.

j) Meeresdünen. Die in Nordperu stärkeren und öfter wechselnden Winde bedingen es, daß Meeresdünen eine viel häufiger vorkommende Erscheinung sind als weiter im Süden des Landes. Je nach dem Bewuchs können verschiedene Dünentypen unterschieden werden. Die bei weitem häufigsten sind wohl die mit *Sesuvium portulacastrum* bewachsenen niedrigen Dünen, viel höher sind die mit *Capparis*-Büschen bestandenen. Auch *Batis maritima* und *Distichlis spicata* können an der Dünenbildung beteiligt sein. Völlig unbewachsene Meeresdünen treten ferner an zahlreichen Stellen auf; für gewöhnlich erstrecken sie sich weit landeinwärts und sind dann schwer oder garnicht von den Dünen der Sandwüste zu trennen.

SEHL & WARNCKE (1933) stellten auf der Kurischen Nehrung, die ein Gebiet ist, das in mancher Hinsicht mit der peruanischen Wüstenküste ver-

glichen werden kann, eine besondere Dünenfauna fest. In Peru scheinen dagegen in den Meeresdünen hauptsächlich Arten zu leben, die auch in den Nachbarbiotopen vorkommen, zumindest aber keine speziellen Dünenformen sind. In den nordperuanischen Meeresdünen mit gewisser Regelmäßigkeit anzutreffende Wirbeltiere sind: die Iguaniden *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) und *T. o. occipitalis* PETERS, die Vögel *Geositta p. paytensis* (LESSON), *Burhinus superciliaris*, *Thinocorus rumicivorus* und die Säugetiere *Dusicyon sechurae* THOMAS und *Conepatus zorrilla* THOMAS.

An der gesamten unter dem Einfluß des Humboldtstromes stehenden Küste sind bewachsene Meeresdünen so selten, daß hier kaum von einer besonderen Makrofauna gesprochen werden kann. Die unbewachsenen Dünen sind für Strandvögel beliebte Ruheplätze und auch Warten für Raubvögel.

k) **M a n g r o v e n s u m p f**. Das ekuadorianische Mangrovegebiet reicht noch ein Stück nach Peru hinein. Seine Südgrenze und damit die Südgrenze der Mangrovenvegetation an der Westküste Südamerikas überhaupt, liegt bei Malpelo nördlich von Zorritos (3° 30' S.) (vergl. PETERSEN (1939) und H.-W. & M. KOEPCKE (1951)). Allgemeine Angaben über das peruanische Mangrovegebiet bringen COKER (1910), WEBERBAUER (1945 S. 20) und H.-W. KOEPCKE (1956c). Außer in El Salvador wurden die Magrovensümpfe der amerikanischen Pazifikküste bisher nur wenig untersucht. Abiotische Daten (Geologie und Bodenzusammensetzung) über die Mangrove von El Salvador bringt vor allem WEYL (1954); einen Vergleich der Mangrovensümpfe mit den europäischen Watten nimmt HARTMANN (1956) gelegentlich seiner Bearbeitung der Ostracodenfauna der Mangrovegebiete von El Salvador vor.

In einem Mangrovensumpf sind eine ganze Anzahl verschiedener Lebensgemeinschaften vereinigt. PETERS (1955) unterscheidet nach den Lebensstätten dekapoder Krebse fünf Zonen, die auch für das peruanische Mangrovegebiet gelten. Es sind das:

1. *Ocypode*-Zone (Eulitoral des Meeresprallhanges),
2. *Gecarcinus*-Zone (Supralitoral des Prallhanges und Strandwalls),
3. *Uca*-Zone (Eulitoral der nicht mit Mangrove bestandenen Esteroteile),
4. *Ucides*-Zone (Mangrove-Gebiet im engeren Sinne),
5. *Cardisoma*-Zone (Supralitoral der Landseite des Estero mit terrestrischer Vegetation oder ohne Vegetation).

Eine auf der Gliederung des Meeresufers im Sinne REMANES in Supralitoral (über der HW-Linie), Eulitoral (zwischen normaler HW- und NW-Linie), und Sublitoral (unter der NW-Linie) basierende Einteilung des Mangrovegebietes von El Salvador befindet sich ferner in der bereits oben zitierten Arbeit von HARTMANN (1956) über die Ostracodenfauna.

Dem gesamten auf peruanischem Territorium liegenden Teil des Mangrovegebietes ist Sandstrand (Brandungsstrand) vorgelagert, hinter dem sich ein Kanal- und Lagunensystem ausbreitet. Die durch Besonderheiten ausgezeichneten Sandstrände der Lagunen (Innenstrände) wurden schon im Absatz i behandelt.

Die Fauna der Lagunen dürfte nicht etwa völlig identisch mit der Fauna der ufernahen Flachsee sein, obwohl sicherlich hier viele Arten vom Meer

her eindringen. Unter den Fischen sind besonders häufig: *Sphoeroides annulatus*, *Citharichthys* sp., *Mugil curema* und auch *Centropomus* sp.; sogar *Branchiostoma* wurde in einer der Lagunen gefunden.

Die Mangrovenkanäle zeichnen sich durch Schlamm- und Sandboden aus. In ihnen bewirkt der Gezeitenwechsel meist eine recht starke Strömung. Hier findet man die Muscheln *Modiolus guyanensis* und *Arca grandis*. *Sphoeroides annulatus* ist ein häufiger Fisch der Kanäle.

Die großen bei Ebbe trocken fallenden Schlammflächen besitzen ein reiches Tierleben. Stellenweise (besonders an etwas sandigen Ufern) stehen die Röhren eines großen Polychäten fast wie Stoppeln eines abgemähten Getreidefeldes im Boden. In gewaltigen Massen findet man in Strandnähe die Schalen der Schnecke *Rhinocoryne humboldti*. *Uca*-Arten, besonders *Uca princeps*, leben in Massen auf den Schlammflächen. Sie kommen aber auch noch im Mündungsgebiet des Río Piura vor, wo sich ein einem Mangrovegebiet sehr ähnliches verzweigtes Kanalsystem befindet, dem aber die Mangrovenbäume fehlen. Auf den Schlamm- und Uferflächen hält sich eine an Arten und Individuen reiche Vogelfauna auf. Im Südsommer findet man hier vor allem: *Numenius phaeopus hudsonicus*, *Catoptrophorus semipalmatus (inornatus)*, *Limnodromus scolopaceus*, *Himantopus himantopus mexicanus*, *Actitis macularia*, *Squatarola squatarola*, *Erolia-Ereunetes*- und *Tringa*-Arten, *Egretta candidissima*, *Leucophoyx t. thula*, *Ardea cocoi*, *Florida caerulea*, *Hydranassa tricolor*, *Mycteria americana*, *Ajaja ajaja* und *Guara alba*. Auch das große Krokodil *Crocodylus americanus* LAUR soll hier gelebt haben, scheint aber ausgerottet zu sein.

Der Mangrovenwald besteht hauptsächlich aus *Rhizophora mangle*, enthält aber auch *Laguncularia racemosa* und *Avicennia tomentosa* als weitere Charakterbäume (WEBERBAUER 1945). Zwischen den Stelzwurzeln der Bäume sammeln sich große Schlammmassen an, in denen *Arca tuberculosa* zahlreich vorkommt. An den Wurzeln haftet die von der Bevölkerung sehr gesuchte Mangrovenauster *Ostrea* sp. (*columbiensis*?). Zu den Vögeln des Mangrovenwaldes gehören besonders: *Dendroica petechia peruviana*, *Cassidix mexicanus peruvianus*, *Rallus longirostris cypereti* und *Nyctanassa violacea*. Die Mangrovenbäume sind auch beliebte Ruheplätze für die oben genannten Reiherarten und für den Fischadler *Pandion haliaetus carolinensis* und den Krebsen nachstellenden Bussard *Buteogallus anthracinus* (LICHTENSTEIN). Nach TACZANOWSKI (1884 und 1886) soll in den Mangrovenwäldern früher das inzwischen wahrscheinlich ausgestorbene Huhn *Penelope albipennis* vorgekommen sein.

1) Flußmündung. Die Mündungsgebiete der zahlreichen kleinen peruanischen Küstenflüsse unterscheiden sich von ihrem übrigen Unterlauf meistens erheblich, indem dort für gewöhnlich eine Endlagune von wechselnder Größe ausgebildet ist, bei der auch Schlammبانke vorhanden sein können, die an den Flüssen sonst selten sind. Brackwassergebiete findet man normalerweise nur in geringem Umfange vor der Mündung im Meer. Sie sind biologisch gekennzeichnet durch das Fehlen einiger mariner Arten wie *Emerita analoga*. Meerwasser kann aber auch durch den Gezeitenwechsel oder anders bedingte Hochwasserstände (Bravezas) in die Mündungslagunen eindringen. Die Endlagunen der zahlreichen nur gelegentlich Wasser

führenden Flüsse trocken nicht immer ganz aus, besonders dann nicht, wenn ihr Boden tiefer liegt als der Meeresspiegel. Der Verfasser hatte an der Mündungslagune bei Bocapán im Jahre 1950 Gelegenheit, den Vorgang der Umbildung einer solchen Lagune in einen Salztümpel zu beobachten. Schon sehr bald nach dem Aufhören der Süßwasserzufuhr beginnen die Süßwasserfische wie *Bryconamericus*, *Pygidium* und *Pimelodella* zu sterben. Die vom Meer her eingewanderten Fische wie *Mugil* und *Etropus* gehen aber erst zu Grunde, sobald die Salzkonzentration des Meereswassers erheblich überschritten wird. Das ganze Ufer der sehr großen Lagune war zu dieser Zeit mit toten Fischen bedeckt.

Die Flußmündungen in Nordperu nördlich von Chiclayo bilden eine sehr heterogene Gruppe von Lebensstätten. Die Mündungen der beiden nördlichsten Flüsse, der Ríos Zarumilla und Tumbes liegen im Mangrovegebiet und erhalten dadurch ihre Besonderheiten. Der einzige außerdem noch ständig Wasser führende Küstenfluß Nordperus ist der sehr wasserreiche Río Chira, der eine einfache Trichtermündung besitzt. Bedeutsam ist auch der Río Piura, der alle drei bis vier Jahre Wasser bis zur Mündung haben soll, während alle sonstigen Trockentäler Nordperus (Ríos Pariñas, Bocapán usw.) nur nach sehr langen Unterbrechungen und auch dann nur immer für ganz kurze Zeit soviel Wasser haben, daß es das Meer erreicht. An der Piuramündung befindet sich ein Kanalsystem, das in mancher Hinsicht sehr an die Verhältnisse im Mangrovegebiet erinnert (vergl. Absatz k). Durch den Gezeitenstrom wird dort die Mündung offen gehalten, so daß ein ständiges Ein- und Ausströmen des Meerwassers stattfindet¹⁾. Zum Mündungsgebiet des Río Piura gehört wohl auch der Virrilá, ein etwa 25 km weit in die Sechurawüste südlich von Matacaballo hineinreichender alter Mündungsarm, der nur Meerwasser führt.

Der Palaemonide *Bithynis (Cryphiops) caementarius gaudichaudii* der mittel- und südperuanischen Flüsse vermehrt sich hauptsächlich in den Mündungsgebieten. In seiner Fortpflanzungszeit findet man dort oft große Mengen von Jungkrebse besonders an ganz flachen Stellen mit Sand- oder Kiesgrund. Später wandern die Jungkrebse nach HARTMANN (1957) in geschlossenem Zuge flußaufwärts. Von See her dringen ferner die *Mugil*-Arten ein, deren Jungfische die Mündungsgebiete bis etwa 2 km flußaufwärts in sehr großen Massen zu bevölkern pflegen. Ein bisher nur in den Mündungen der Ríos Huarmey und Casma gefundener Fisch ist *Dormitator sp.* Die Flußfische außer *Pygidium* pflegen im Mündungsgebiet nicht so zahlreich zu sein wie im Fluß selbst.

Die meisten als Zugvögel nach Peru kommenden Strand- und Ufervögel bevorzugen die nahrungsreichen Flußmündungen als Rast- und Überwinterungsplätze. Vor allem an der Piuramündung herrscht zur Zugzeit und im Südsommer ein ungewöhnlich reiches Vogelleben.

¹⁾ Neuerdings soll der Piura infolge der Umleitung des Río Quiroz ständig Wasser führen.

5. Die Lebensstätten der Binnengewässer

a) **Salzlagune.** Gewässer mit hoher Salzkonzentration findet man an allen Teilen der peruanischen Küste; recht zahlreich sind sie vor allem in Nordperu. Von den dort im Küstenbereich vorkommenden Typen von Salzlagunen sind die aus abgeriegelten Strandteichen hervorgegangenen und die sich in den Endlagunen der Trockenflüsse bildenden die häufigsten. Bei weitem am zahlreichsten sind die letzteren, die natürlich nur zeitweilig vorhanden sind und für längere Zeit ganz austrocknen können (vergl. das bei Flußmündung Gesagte). Im typischen Falle ist das Wasser der Salzteiche eine gesättigte Salzlösung, den Teichboden überziehen dann dicke Kochsalz- und Gipskrusten und auch das Ufer pflegt ein weißer Salzstrand zu sein. Die Fauna solcher Seen und Teiche ist meistens sehr individuenreich; Ephydriden und Corixiden findet man hier für gewöhnlich in Massen, noch zahlreicher kann *Artemia (Callaonella) jelskii* KULCZYCKI sein. Ist der Teich von feuchtem Schlamm oder erdigem Sandboden umgeben, so pflegen in Nordperu dort *Uca*-Arten mit hoher Populationsdichte vorzukommen. Der südlichste Fundort für *Uca* ist die Lagune bei Puerto Casma. Stellenweise tritt an den nordperuanischen Lagunen auch das kleine Stinktier *Conepatus zorilla* THOMAS auf, das neben *Ocypode* gelegentlich auch *Uca* zu fressen scheint, aber wohl mehr am Sandstrand und in den Meeresdünen zu Hause ist. Vögel, die man häufig an Salzteichen antrifft, sind in der Zugzeit am Ufer *Erolia*-Arten und Regenpfeifer und auf der Wasserfläche die oft sehr häufigen *Steganopus tricolor*. Oft sind die Lagunen so flach, daß die Flamingos, *Phoenicopterus ruber chilensis*, bis zur Mitte hineinwaten können. Die Flamingos bevorzugen Salzlagunen den Süßgewässern; ihre nördliche Verbreitungsgrenze liegt in Südekuador und fällt wohl mit der Nordgrenze des Vorkommens typischer Salzlagunen ungefähr zusammen. In Mittelperu und ebenso im Süden ist die Anzahl der Salzteiche soweit ihre Größe über die eines kleinen Tümpels hinausreicht, gering. Von Bedeutung ist dort aber das Salzgewinnungszentrum von Salinas bei Huacho, in dem *Tropidurus peruvianus salinarum* MERTENS (eine das Salzufer bewohnende endemische Rasse) häufig ist. Einzelheiten über die Salzlagunen der Küste veröffentlicht MALDONADO (1943).

Am westlichen Andenabhang fehlen Salzlagunen wahrscheinlich ganz, sie treten aber in größerer Höhe im Gebirge auf und zwar in anderer Form als an der Küste. Bekannt sind die Boraxlagunen von Salinas bei Arequipa, die sich durch ihre sehr reiche Vogelfauna auszeichnen. Eine andere Form der andinen Salzseen stellt der abflußlose Parinacochas-See dar, der nur schwach brackiges Wasser besitzt, aber doch schon beim Fallen des Wasserspiegels salzreiche Ufer zurückläßt. Fische fehlen dem See, Amphibien sind auf die Süßwasser führenden Zuflüsse beschränkt. Der See ist sehr flach (angeblich nirgends tiefer als $1\frac{1}{2}$ bis 2 m) und sein Boden mit einer dichten oft fast bis zum Wasserspiegel reichenden Vegetation bedeckt, in der eine reiche Kleintierfauna festgestellt wurde. Über den ungewöhnlichen Reichtum dieses Sees an Wasservögeln berichten H.-W. & M. KOEPECKE (1952b und 1956).

b) **Süßwassersee des Tieflandes.** An der Küste Perus sind Süßgewässer nur dann dauernd existenzfähig, wenn sie einen ständigen Zu- und Abfluß haben, weil sie sich andernfalls unter dem herrschenden Wü-

stenklima in Salzlagenen umwandeln müßten. Sie treten aus diesem Grunde an der Küste nur in Verbindung mit einem Flußsystem auf, können aber auch durch strömendes Grundwasser gespeist werden. An der ganzen Westseite der peruanischen Anden sind Seen und Teiche zwischen 500 und 3500 m Höhe ziemlich selten. In sehr großer Anzahl treten sie aber im Hochgebirge als Gletscherseen und als große Hochgebirgsseen auf.

MALDONADO (1943) teilt die Süßwasserteiche der Küste nach ihren Abflußbedingungen und nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Alge *Arthrospira* ein (vergl. Kap. III 6 B b und c). Inwieweit die Einteilung MALDONADOS durch weitere biologische Befunde gerechtfertigt werden kann, muß noch durch spätere Untersuchungen geklärt werden.

Die Fauna der Küstenteiche ist der der Stillwässer im Unterlauf der Küstenflüsse sehr ähnlich. Die Fische scheinen meist dieselben zu sein, wie die, die im Unterlauf der Flüsse leben; doch gibt es einige Abweichungen von dieser Regel, so findet man z. B. *Aequidens rivulatus*, der in den Süßgewässern Nordperus sehr häufig ist, auch in der Lagune von Villa (wahrscheinlich dort ausgesetzt), während er in den benachbarten Flüssen nicht aufgefunden werden konnte. Die Vogelwelt der Küstenteiche ist artenreich, und man findet hier auch einige Arten, die an den Flüssen nicht oder nur selten vorkommen wie *Fulica americana peruviana*, *Gallinula chloropus pauxilla* und andere Rallen. ORTIZ DE LA PUENTE (1952) stellte an der Lagune von Villa 14 Arten von Entenvögeln fest. Außerdem findet man auf den Teichen vier Arten von Tauchern, die in den schnell strömenden Flüssen nur selten gesehen werden.

c) Süßwassersee des Hochgebirges. Die Hochanden über 3500 m Höhe sind sehr reich an Seen und Teichen. Von den großen Hochgebirgsseen der Anden, die meist in ausgedehnten Flachlandgebieten liegen, wie der Titicaca- und der Junín-See, gehört jedoch nur der Parinacochas-See zum Untersuchungsgebiet, der wegen seines schwach salzhaltigen Wassers bereits im Abschnitt 5 a (Salzlagune) behandelt wurde. MONHEIM (1956) ordnet den Titicacasee und damit die Andenseen Perus überhaupt in die „Seen der periodisch-trockenen äußeren Tropen ein“. Nach SCHINDLER (1955) zeichnet sich der Titicacasee dadurch aus, daß ihm eine Sprungschicht (Thermokline) fehlt, die nach MONHEIM (1956) jedoch mit geringer Differenz (ca. 2° C) vorhanden sein könnte, und daß sein Wasser eine ziemlich gleichmäßige Durchwärmung bis zu großer Tiefe zeigt (Oberfläche: 14,7° C; 10 m: 14,4° C; 50 m: 12,4° C; 100 m: 11,5° C; 150 m: 11,4° C). Inwiefern die übrigen Andenseen mit dem Titicacasee übereinstimmen, dürfte noch unbekannt sein

Wie schon M. KOEPCKE (1954a) ausführt, müssen in Peru zwei Typen von Hochgebirgsseen unterschieden werden: flache Seen mit Binsenbeständen (Totoral) und tiefe Seen ohne Binsen. Beispiele für den ersten Typ sind der Junín-See, der See Parinacochas und die Bucht von Puno des Titicacasees. Diese Seen sind an der pazifischen Andenseite die Ausnahme. Die tiefen binsenlosen Seen sind meistens Gletscherseen und liegen dementsprechend für gewöhnlich sehr hoch in der Polsterpflanzen- und Gletscher-Zone.

Für die gesamte Süßwasserfauna der Anden ist der Titicacasee wahrscheinlich ein wichtiges Artbildungs- und Ausbreitungszentrum. Von den 15 *Orestias*-Arten, die FOWLER (1945) für Peru nennt, leben z. B. 9 im Titicaca-

see und dessen nächster Umgebung, 4 in relativ geringer Entfernung vom See und nur 2 weit vom See entfernt in Mittelperu. Die eine von ihnen, *Orestias empyraeus*, ist häufig im Junín-See, während die andere, *O. elegans* aus den Lagunen im Gebiet des Oberlaufes des Río Rímac (bei Casapalca) stammt, also eine Art des Untersuchungsgebietes ist, die aber seit ihrer Entdeckung nicht mehr wiedergefunden zu sein scheint. Die westlich der kontinentalen Wasserscheide sehr zahlreichen Gletscherseen scheinen eine nur recht artenarme Makrofauna zu beherbergen.

Die Vogelwelt der Hochgebirgsseen zeigt enge Beziehungen zu der Wasservogelwelt der Küste im Bereich des Humboldtstromes. Zahlreiche Enten z. B. sind beiden Gebieten gemeinsam. Dasselbe gilt auch für *Larus serranus*, *Fulica americana peruviana* und *Phalacrocorax b. brasilianus*. Manche Wasservögel leben nur an den Hochandenseen wie *Fulica gigantea*, *Fulica ardesiaca* und *Colymbus taczanowskii*. In anderen Fällen ist dieselbe Art an der Küste und im Gebirge durch verschiedene geographische Rassen vertreten wie bei *Gallinula chloropus garmani* mit der Rasse *pauvilla* an der Küste, und *Rallus sanguinolentus tshudii*, der an der Küste durch *simonsi* vertreten ist. Formen, die im Ugb. nur von den Küstenteichen her bekannt sind, sind u. a. *Porzana carolina* und *Porphyryula martinica*. Wie diese Beispiele zeigen, ist es oft unmöglich, die Fauna der Gewässer von der ihrer Ufer streng zu trennen.

d) **Regenzeitteiche**. Unter diesem Begriff sollen alle solchen stehenden Gewässer zusammengefaßt werden, die während einer längeren Regenperiode kontinuierlich bestehen bleiben, dann aber für eine mehrere Monate dauernde Trockenperiode völlig versiegen und beim Eintreten neuer Regenfälle, oft erst nach jahrelangen Unterbrechungen wieder Wasser führen. Solche Teiche treten im Untersuchungsgebiet nur im Hochgebirge und im nordwestperuanischen Steppengebiet auf. Im Gebirge besitzt der Teichboden in der Trockenzeit eine von der Umgebung sehr verschiedene Vegetation. Häufig ist er auch völlig unbewachsen und verklebte Algenwatten bedecken teilweise den eingetrockneten Schlamm Boden. In der Steppe, besonders dort, wo die Regenzeit jahrelang aussetzen kann, sind die Stellen, an denen sich Teiche bilden können, nicht immer gut zu erkennen.

Die Organismen der Regenzeitteiche müssen an das zeitweilige Verschwinden ihres Lebensraumes besondere Anpassungen besitzen, die sie befähigen, lange Trockenperioden zu überwinden. Viele von ihnen, wie Ostracoden und Cladoceren überdauern an Ort und Stelle als Eier oder andere Trockenstadien, viele andere wie Wasserkäfer, Corixiden usw. wandern aber ein, oder machen in solchen Teichen nur eine Phase ihrer Entwicklung durch wie Libellen- und Mückenlarven, die hier meist zur Massenentwicklung kommen. Die Vogelwelt zeigt keine Besonderheiten, da nur Arten auftreten, die Wanderungen ausführen.

e) **Regentümpel und Zwergtümpel** (vergl. Kap. III 6 B d). Tümpel und Teiche, die sich bei gelegentlichen starken Regenfällen in den Steppen- und Halbwüstengebieten einstellen um bald wieder völlig zu verschwinden, ohne irgendwelche bleibenden Spuren zu hinterlassen, bilden keine selbständige Lebensstätte, sondern gehören entweder zu den Regenzeitteichen oder sind als eine gelegentlich auftretende Eigentümlichkeit des

betreffenden Landlebensraumes zu bewerten. Eine besondere Tier- und Pflanzenwelt kommt ihnen wohl nirgends zu.

Die Zwergtümpel der Felslomas, die meistens nur einige Liter Wasser enthalten, sind wie die Wasseransammlungen in Blattschalen von Bromeliaceen oder in Baumhöhlen nur als Biochorien einer umfassenderen Lebensgemeinschaft zu betrachten.

f) Rückzugsteiche der Flüsse und Bäche. (Abb. 24). In der Trockenzeit verwandeln sich viele Flußbetten in eine durch feine Rinnale oder unterirdische Zuflüsse verbundene Kette von Teichen, die bis auf einige wenige nach und nach ganz versiegen. Solche Rückzugszentren der aquatischen Fauna der nur gelegentlich fließenden Flüsse und Bäche pflegen hauptsächlich im Mittel- und Oberlauf des Flusses zu liegen. Sehr oft findet man in ganz kleinen Wasserlöchern große Mengen von Fischen (meist

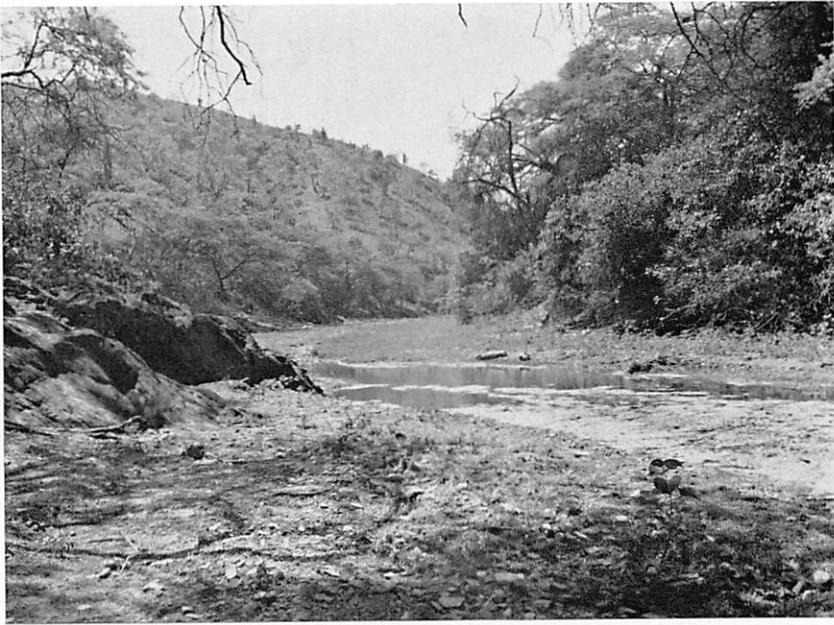


Abb. 24: Rückzugsteich eines zeitweilig fließenden Baches in den Amotape-Bergen bei Angolo (Küste von Nordperu).

Bryconamericus, *Lebiasina* und *Pygidium*) und auch den Krebs *Bithynis*, die hier auf engstem Raum zusammengedrängt die Trockenzeit überdauern. Sie werden oft von Eisvögeln, *Chloroceryle americana cabanisi* und Reihern sehr dezimiert. Von den Rückzugszentren aus kann selbst bei Flüssen, die nur nach langjährigen Unterbrechungen einmal wasserreich sind, sehr schnell eine Besiedlung des ganzen Flusses erfolgen, wie es am Río Olmos im regenreichen Jahre 1953 beobachtet werden konnte.

Diese Flußbetteiche haben als Rückzugszentren der Flußfauna natürlich dieselben Tiere wie der Fluß. Werden sie bei lange anhaltender Trocken-

heit immer kleiner, so wandern zuerst die Schwimmvögel ab und an ihrer Stelle nehmen die Ufervögel, besonders Uferläufer und Reiher zu. Gyriniden, Dytisciden, Corixiden und Libellenlarven können sich hier sehr zahlreich entwickeln.

g) Durchströmtes Flußbett. (Abb. 25 und 31). Wie in Kap. III 6 schon näher erläutert wurde, können die Flüsse des Untersuchungsgebietes nach ihrem dauernden oder zeitweiligen Wasserreichtum eingeteilt werden. Außerdem ist aber noch eine Einteilung innerhalb jedes einzelnen Flusses erforderlich, weil er verschiedene Klimazonen durchschneidet, über verschieden beschaffenen Untergrund fließt und auch örtlich sehr verschie-

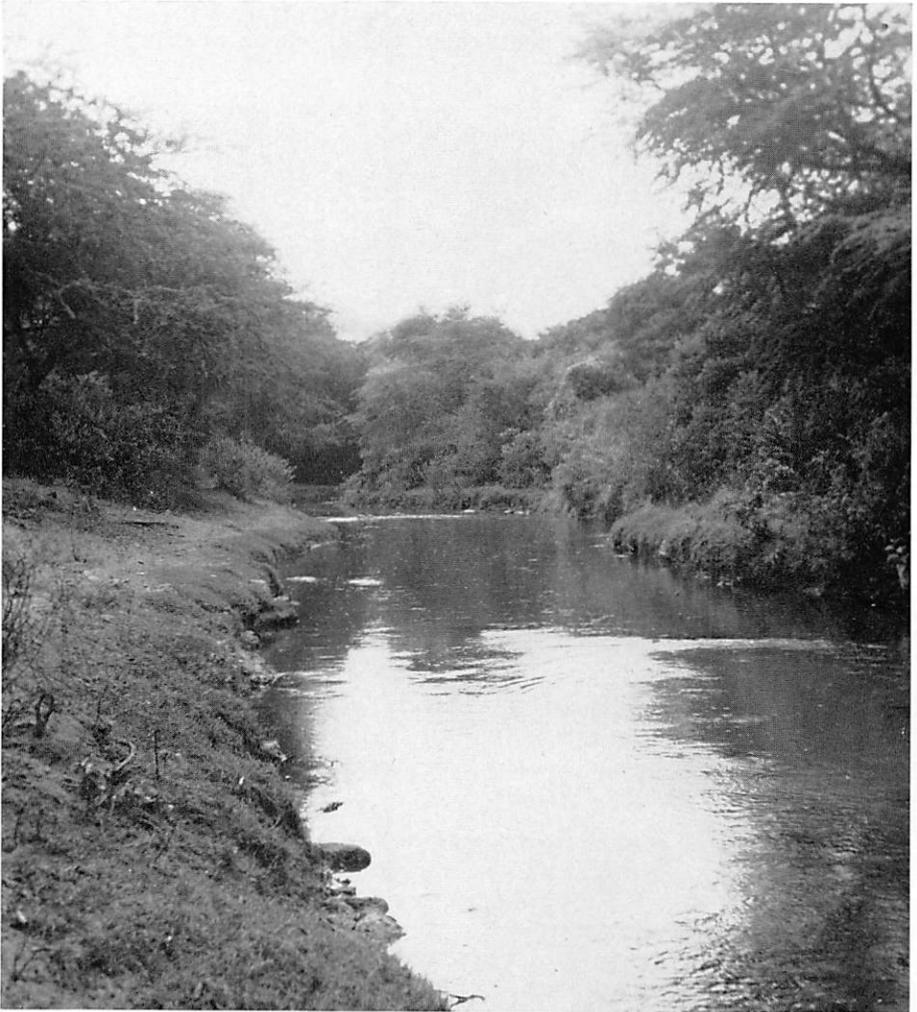


Abb. 25: Küstenfluß mit Prosopiswald. Río de la Leche unterhalb von Magdalena (Küste von Nordperu).

dene Strömungsgeschwindigkeiten zu besitzen pflegt. Ferner durchfließen die Küstenflüsse in Nordperu ganz andere Großklimabereiche als die mittel- und südperuanischen. Die Flüsse, und dasselbe gilt auch für die sie ständig begleitenden Biotope der Litoräa, gehören zu den Lebensstätten, die fast in allen Teilen der Erde in vergleichbaren Formen vorkommen, so daß ihre Faunen zahlreiche Beispiele für parallele Anpassungen an die Umwelt (Stellenäquivalenz) liefern.

In Nordperu sind die wasserreichsten Flüsse die Ríos Chira und Tumbes. Beide führen ständig Wasser bis zur Mündung und sind in ihrem Unterlauf, d. h. sobald sie in die großen nur wenig geneigten nordperuanischen Schotter- und Schwemmlandebenen eintreten, im Vergleich mit den übrigen Küstenflüssen Perus, ruhig dahinfließende relativ breite Ströme, die sogar mit Booten befahrbar sind. Das Wasser des Río Zarumilla erreicht dagegen das Meer oft nur zur Regenzeit, das des Piura nur in gewissen Jahren, während alle anderen Flüsse Nordperus (nördlich von Chiclayo) das Meer nur ganz selten (Río de la Leche) oder praktisch nie (Río Olmos) (Abb. 26) erreichen



Abb. 26: Grundwasserbedingte Steppe in der Ebene eines gelegentlich Wasser führenden Flusses. Río Olmos bei Olmos im April 1953 (Küste von Nordperu).

und in den Küstenwüsten versiegen. Zahlreiche Trockenbachbetten münden hier ins Meer, in denen nur bei örtlichem starken Regen Wasser fließt und die in ihrem Oberlauf nirgends einen ständig wasserführenden Teil besitzen. Vom Río Chancay II (oder Río Reque) an nach Süden haben die Flüsse schon ganz den Charakter der mittel- und südperuanischen Küstenflüsse.

Die Wirbeltierfauna der Flüsse ist im nordwestperuanischen Tiefland, wenn man von den reinen Uferbewohnern absieht, recht artenarm. Es sind bisher nur die folgenden Arten von dort bekannt: Fische: *Bryconamericus*

peruanus, *Tetragonopterus branickii*, *Curimatus peruanus*, *Brycon atricaudatus*, *Lebiasina bimaculata*, *Pygidium punctulatum piurae*, *Pimelodella yuncensis* und *Aequidens rivulatus* Reptilien: *Crocodylus americanus* LAUR; Vögel: *Podilymbus podiceps antarcticus*, *Phalacrocorax b. brasiliensis*, *Dafla bahamensis rubrirostris*, *Chloroceryle americana cabanisi*, *Streptoceryle (Megaceryle) torquata stillata*, *Pandion haliaetus carolinensis*; Säugetiere: *Lutra sp.* — Mustelidae. Unter den Wirbellosen sind wirtschaftlich bedeutsam die Krebse *Bithynis (Cryphiops) caementarius gaudichaudii*, *Macrobrachium sp.* und in manchen Gegenden auch die *Pseudothelphusa*-Arten. Von diesen wurde *Bithynis* von HARTMANN (1957 und 1958) eingehender untersucht. Die Herkunft der Fische diskutiert EIGENMANN (1920) und stellt fest, daß das Gros der Fische der westlichen Andenseite vom Amazonas bzw. vom Orinoco her stammt und nur zum kleinen Teil auf mittelamerikanische oder marine Vorfahren zurückgeht. Eine Analyse der Herkunft der fünf Fischarten des Río Rímac führt H.-W. KOEPECKE (1957a) durch.

Die einzigen größeren Küstenflüsse in Mittelperu sind die Ríos Santa und Pativilca; in Südperu sind vor allem Ocoña, Majes und zeitweilig auch der Tambo sehr wasserreich. In der Fischfauna ist eine Abnahme der Artenzahl von Norden nach Süden sehr auffällig. Im Rímac z. B. sind nur noch *Bryconamericus peruanus*, *Lebiasina bimaculata* und *Pygidium p. punctulatum* vorhanden, wenn man von dem nur im Mündungsgebiet lebenden *Mugil* und den in größerer Höhe auftretenden *Basilichthys* und *Orestias elegans* absieht. Südlich von Mala fehlen auch noch *Bryconamericus* und *Lebiasina*, während die genaue Verbreitung von *Pygidium* noch nicht geklärt ist und *Basilichthys archaicus* in den südlichen Flüssen bis zur Mündung herunter geht. Es ist erstaunlich, daß selbst so wasserreiche Flüsse wie Ocoña und Majes nur eine (oder zwei) Fischarten besitzen. In ihnen liegt dagegen das Zentrum der Verbreitung des Krebses *Bithynis (Cryphiops) caementarius gaudichaudii*, der dort nicht nur besonders häufig ist, sondern auch in auffallend großen Exemplaren gefangen wird. Nähere Angaben bringt HARTMANN (1957). Es ist möglich, daß die Flußfische, deren Herkunft (mit Ausnahme von *Basilichthys*) wohl im Norden zu suchen ist, die südperuanischen Flüsse noch nicht erreicht haben, es kann aber auch sein, daß ihre Existenz in diesen Flüssen aus ökologischen Gründen unmöglich ist. Als ein für sie sehr existenzerschwerender Faktor kommen die großen Schlammströme in Betracht, die bei gelegentlichen Regenfällen aus den Bergwüsten kommen und sich in die Flüsse ergießen.

Am westlichen Andenabhang zwischen 1000 und 3000 m Höhe sind die Flüsse meistens wasserreicher als in ihrem Unterlauf, wo sie in den wüstenhaften Gebieten der Küste keine Nebenflüsse mehr erhalten und wo ihnen viel Wasser zur Bewässerung des Kulturlandes entnommen wird. Ausnahmslos fließen sie im Bereich des Andenabhanges schäumend in Kaskaden zu Tal und große Steine und Felsblöcke füllen ihr meist nicht sehr tiefes Bett aus. Weiter im Oberlauf wird das Flußbett stellenweise durch steile Felswände stark eingeeengt. Trotz der starken Strömung ist in dieser Zone ein reichhaltiges Tierleben zu beobachten. Selbst in der stärksten Strömung findet man an Steinen haftende oder angeklebte Insektenlarven, vor allem Blepharoceriden, die der Küste fehlen. In Nordperu lebt in kleinen Bächen

am unteren Andenabhang der kleine Wels *Astroblepus rosei* (vom Río Jequetepeque an nach Norden). Manche Flüsse sind in Nordperu bereits von 1500 m an aufwärts völlig ohne Fische wie der Río Saña, in dem aber Fische sehr wohl leben können, wie es die ausgesetzten Forellen beweisen. Weiter südlich findet man im Mittellauf des Santa noch *Astroblepus simonsi*. *Bryconamericus*, *Lebiasina* und *Pygidium punctulatum* reichen nur stellenweise bis an den mittleren Andenabhang herauf. Eine südliche Art ist der schon mehrfach genannte *Basilichthys archaicus*, der von Chile bis Mittelperu (wahrscheinlich bis zum Río Santa) verbreitet ist. Im Süden bewohnt er die Flüsse bis zur Mündung, weiter im Norden kommt er aber nur noch am Andenabhang vor. Am Andenabhang in Südperu bei Arequipa wurde ferner *Pygidium quechuorum* gefunden. Vögel der Gebirgsbäche und der Flüsse des Gebirgsabhanges sind *Merganetta leucogenys turneri*, *Cinclus leucocephalus*, *Cinclodes fuscus albiventris*, *Serpophaga cinerea* und in den mesothermen („subtropischen“) Waldgebieten noch *Sayornis nigricans*.

Die Hochanden westlich der Wasserscheide zeichnen sich durch eine große Zahl kleiner Bäche aus, von denen nur die größten die Eigenschaften eines Flusses haben (vergl. den folgenden Absatz h). Außer den eingeführten Forellen, wurden dort bisher keine Fische gefunden; es ist aber möglich, daß hier *Oretias elegans* (vergl. Kap. V 5 c) auftritt.

In den Hochanden östlich der Wasserscheide, also bereits außerhalb des Untersuchungsgebietes gibt es einige große Flüsse wie den Mantaro, die sich ebenso wie die westandinen durch eine starke Strömung auszeichnen. Ruhig fließende große Flüsse scheint es in den Hochanden nur im Titicacasee-Gebiet zu geben, wie die Ríos Ilave und Ramis.

h) G e b i r g s b ä c h e. Es scheint, daß die Umweltbedingungen in kleinen Bächen ganz andere sind als in den großen Flüssen. Dies trifft zumindest für die Westseite der peruanischen Anden zu, wo Gebirgsbäche nur bis zur Höhe von etwa 1000 m im Norden und etwa 2500 m und höher im Süden herabreichen. Der untere Andenabhang und die ganze Küste ist ja, abgesehen von den Lomas und den meeresnahen Felsen fast ganz ohne Quellen also auch ohne Gebirgsbäche. Sehr charakteristisch dagegen sind kleine Bäche für die niederschlagsreicheren mesothermen und oligothermen Waldgebiete der westlichen Andenseite. Für diese Waldgebiete ist es typisch, daß sie nicht im unmittelbaren Bereich der größeren Flüsse liegen, über deren tief eingeschnittenen und breiten Tälern es nur wenig regnet. Regenwälder findet man deshalb nur abseits von den größeren Flüssen, und in ihnen befinden sich im Gegensatz zu der Umgebung der Flüsse in derselben Entfernung von der Küste fast stets ständig Wasser führende Bäche. In ihrem kalten und klaren Wasser leben an Steinen zahlreiche Insektenlarven, wie Blepharoceriden u. a.; *Cinclus leucocephalus* und *Cinclodes fuscus albiventris* treten hier auf.

In den tiefer herabreichenden Gebirgsbächen Nordperus sind der Fisch *Astroblepus rosei* und die Süßwasserkrabbe *Pseudothelphusa conradi* häufige Bewohner.

Steigt man höher im Gebirge hinauf, so nimmt auch mit zunehmender Niederschlagsmenge die Anzahl der Bäche zu, die meistens als Gießbäche den Flüssen zufließen. Dies ist der hauptsächliche Lebensraum der Bufoniden der Gattung *Telmatobius*, die VELLARD (1951 u. 53) monographisch be-

handelt. Die Gletscherbäche in den großen Höhen sind sehr tierarm, vielleicht sogar zum Teil ganz ohne Makrofauna. Ihre ständig niedrigen Wassertemperaturen, das starke Gefälle und wohl auch der Mangel an Salzen stellen offenbar eine sehr ungünstige Kombination von Extremfaktoren dar.

i) *Schwimmende Pflanzendecken*. (Abb. 27 und 28). Für alle windgeschützten Teile der stehenden Süßgewässer Perus sind schwimmende Pflanzendecken eine gewöhnliche Erscheinung. Offensichtlich handelt es sich um eine Reihe verschiedener Lebensgemeinschaften, da aber bisher noch keine Analyse durchgeführt wurde, erscheint es zweckmäßig, sie hier zunächst noch gemeinsam zu behandeln.

Große Mengen schwimmender Algen bedecken auf manchen Hochgebirgseen weite Teile der Wasseroberfläche nahe am Ufer. Sie werden durch die Sonnenstrahlung am Tage beträchtlich erwärmt. Auf dem Parinacochas-See wurde z. B. am 20. Juli 1952 in den schwimmenden Algenwatten um 13 Uhr 25°C , dagegen im Wasser dicht darunter nur 19° und etwas tiefer sogar nur 13°C gemessen. Nachts bildete sich auf dem Wasser eine dünne Eisdecke. Ähnliche Beobachtungen wurden am Titicacasee (wo Temperaturen bis zu 31°C in den Algen gemessen wurden) und am Junin-See gemacht. Auch NIETHAMMER (1953) berichtet, daß das etwa 12°C warme Wasser des Titicacasees an der Oberfläche bis 25°C warm werden kann. Nach THIENEMANN (1942) herrschen vergleichbare Verhältnisse z. B. in den „Mückentümpeln“ Lapplands, wo im April und Mai trotz der unmittelbaren Nähe des Eises (gefrorener Untergrund) das Wasser sich bis auf 20° ja 22°C erwärmen kann, während die Lufttemperatur am Tage nur zwischen $4,9$ und 19°C

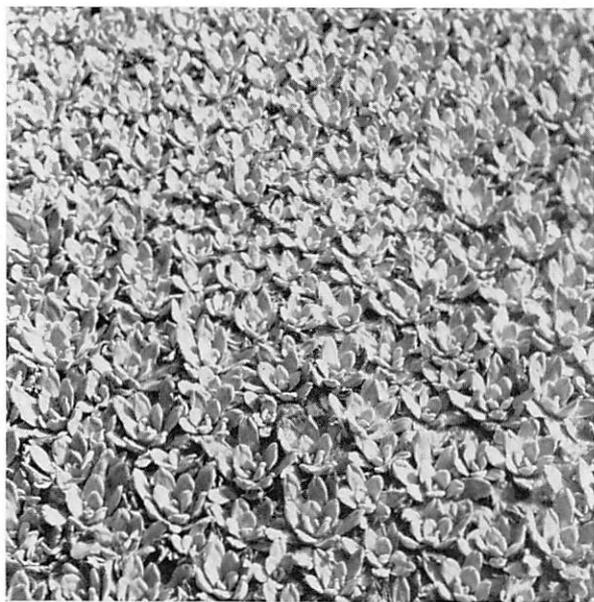


Abb. 27: Schwimmende Pflanzendecke aus *Pistia stratiotes*. Laguna de Villa bei Lima (Küste von Mittelperu).

schwankt und nachts noch unter 0°C sinken kann. Die zeitweilig hohen Temperaturen machen es verständlich, daß in den schwimmenden Algendecken der peruanischen Hochgebirgsseen sich eine sehr reichhaltige Kleintierwelt entwickelt. Sehr ähnliche schwimmende Algendecken findet man auch an der Küste. In ihnen liegen die Temperaturen zur Mittagszeit natürlich noch höher, jedenfalls in Nordperu, wo meist unbedeckter Himmel ist.

Schwimmende *Lemna*- und *Azolla*-Decken sind auf den Teichen des Küstengebietes ebenso wie auf den Andenseen in nicht zu großer Höhe nichts seltenes.

Eichhornia- und *Pistia*-Zönosen sind sehr typisch für die Süßwasserteiche der gesamten nord- und mittelperuanischen Küste. *Pistia stratiotes* ist im allgemeinen nicht sehr häufig, größere Bestände wurden auf der Lagune von Villa (Abb. 27) beobachtet. *Eichhornia crassipes* dagegen ist die häufigere schwimmende Pflanze der Küste. Beide fehlen in den Anden und wie es scheint, auch in Südperu.



Abb. 28: Schwimmende Pflanzendecke aus *Eichhornia crassipes* (Vordergrund) und Typhabestand (Hintergrund). Laguna de Villa bei Lima (Küste von Mittelperu).

Eine Seerose, *Nymphaea sp.*, findet man auf manchen nordperuanischen Küstenteichen, z. B. bei Lambayeque; sie fehlt in ganz Mittel- und Südperu und in den Anden, soll aber nach RAIMONDI (1942) noch 1859 auf einem Teich im Tal des Río Moche (bei Trujillo) vorgekommen sein.

Die Fauna der schwimmenden Pflanzendecken wurde noch nicht untersucht. Gelegentlich auf ihnen im Küstenbereich vorkommende Vögel sind die Rallen *Rallus sanguinolentus simonsi*, *Gallinula chloropus pauxilla* und *Porphyrula martinica*. Sie dürften auch der Lebensraum von *Jacana spinosa scapularis* sein, die von Lechugal bekannt ist, aber wohl auch noch weiter südlich vorkommt.

Die schwimmenden Pflanzendecken sind den Lebensstätten der Litoräa sehr nahe verwandt, sollten aber von ihnen getrennt als Bestandteil des Gewässers selbst behandelt werden.

6. Die Lebensstätten der Fluß- und Seeufer

a) Fels- und Blocksteinufer der Flüsse und Seen. An der Küste, wo alle Flüsse nur die von ihnen früher abgelagerten Geröll- oder Schwemmlandgebiete durchlaufen, findet man nur an so wenigen Stellen Felsufer, daß dieser Lebensstätte im gesamten Küstenbereich ökologisch keine besondere Bedeutung zukommt. Auch die Seen und Teiche sind hier fast ganz ohne Felsen, so daß keine eigene Felsuferfauna des Tieflandes entwickelt ist. Dasselbe gilt auch für den unteren Teil des westlichen Andenabhanges. Obwohl hier einige Flüsse, wie die Ríos Santa und Huarmey Felsuferpartien besitzen, beweist doch das fast völlige Fehlen einer eigenen Felsuferfauna (wenn man von den Gästen, wie fliegende Insekten absieht), daß auch hier das Felsufer noch kein ökologisches Schwergewicht besitzt. Von den Bewohnern der höheren Lagen wurden zwischen 1000 und 1500 m Höhe *Pseudothelphusa*, *Cinclodes* und *Merganetta* nur ausnahmsweise angetroffen.

In Mittelperu bilden Felsen nach M. KOEPCKE (1954a) erst oberhalb von 2500 m Höhe einen bedeutenden Anteil der Litoräa. In anderen Teilen, z. B. in NW-Peru reichen sie wesentlich tiefer herab, bleiben aber überall nicht für die Küste sondern für den mittleren und oberen Andenabhang kennzeichnend, und zwar sind am mittleren Andenabhang mehr Blocksteinufer, am oberen Abhang mehr Felsufer zu finden. In Höhen zwischen 2500 und 3000 m sind viele Flüsse Mittelperus besonders tief in das Gebirge eingeschnitten und werden dort von sehr hohen, steilen und fast unbewachsenen Felswänden begleitet. Am besonders tief eingeschnittenen Río Santa reichen sie ungewöhnlich weit talabwärts. Nach RAUH (1958) ist der schwer zu erlangende Kaktus *Matucana haynii* eine Charakterpflanze der Felswände des mittleren Westperu in Höhen von 2400 bis 3000 m.

Obwohl Blocksteinufer und Felswandufer dem Menschen als etwas sehr Verschiedenes erscheinen, dürften ihre Faunen dennoch gleich sein, soweit klimatische Einflüsse und die Höhenlage ausgeschaltet wird. Zwischen 1500 und 3500 m Höhe, findet man *Cinclus leucocephalus* und *Merganetta leucogenys*. *Cinclodes fuscus albiventris* lebt hier und im Hochgebirge; *Serpophaga cinerea* kommt hier ebenfalls vor, soweit Büsche vorhanden sind, geht aber bis zur Küste herunter, wo er statt an Felsen oder Blocksteinen auch an Ufern mit großen Geröllen leben kann. In den Gebieten mit mesothermem Wald treten noch *Sayornis nigricans* und *Tigrisoma sp.* auf. *Sayornis* benötigt überhängende Felswände zur Anlage seines nach Art der europäischen Rauchschwalbe gebauten Nestes.

Im Gebirge oberhalb von 3500 bis 4000 m sind Felsufer wieder seltener als am Gebirgshang; sie kommen aber doch überall bis zu großen Höhen hinauf vor, und zwar im Hochgebirge auch an Seen. Neben dem auch hier häufigen *Cinclodes fuscus albiventris* werden sie nach M. KOEPCKE (1954a) noch von *Cinclodes a. atacamensis* und *Phalcooenus albogularis megalopterus* gelegentlich besucht.

b) Kies- und Geröllufer der Flüsse und Seen. Kies und Geröll fehlt wohl keinem Teil eines peruanischen Küstenflusses. Die aus diesem Material gebildeten Uferformen kommen daher in jedem Teil des Untersuchungsgebietes vor, ja an der vom Humboldtstrom beeinflussten Küste

sind sie sogar die bei weitem häufigste Fluß-Uferform. Sehr gewöhnlich sind sie aber auch an großen Teilen des westlichen Andenabhangs und in den Hochanden, nur im Unterlauf der Flüsse des nordperuanischen Flachlandes sind sie seltener. Geröllufer sind auch an den größeren Andenseen, an deren Ufer eine gewisse mechanische Wirkung durch den Wellenschlag zu beobachten ist, eine normale Erscheinung. Am Titicacasee findet man sogar mit den marinen Geröllstränden vergleichbare Uferformen. Bei niedrigem Wasserstand, also in der Trockenzeit, nehmen die Geröllufer fast überall sehr beträchtliche Teile der Flußbetten ein.

Die Kleintierwelt der Kies- und Geröllufer ist sehr reichhaltig; Cicindeliden und Springspinnen fallen besonders auf. Vögel, die man hier mit gewisser Regelmäßigkeit antrifft, sind die Reiher *Casmerodius albus egretta* und *Leucophox t. thula* und zur Zugzeit *Tringa*-Arten. Auf den Küstenbereich beschränkt ist *Charadrius vociferus peruvianus*. An bebauten Fels- und Geröllufeln des westlichen Andenabhangs lebt in Nord- und Mittelperu der Tyrann *Serpophaga cinerea*, der auch bis zur Küste herunter vorkommen kann (vergl. Abs. a).

c) Geröllsteilwände der Flüsse. Geröllablagerungen von bedeutender Mächtigkeit findet man fast nur an der mittel- und südperuanischen Küste, wo die Flüsse während bzw. am Ende der Eiszeit große Mündungsebenen aufschotterten, (vergl. Kap. IV 4), in die sie sich in neuerer Zeit erneut tief eingeschnitten haben. Geröllsteilwände sind deshalb im gesamten Untersuchungsgebiet besonders zahlreich innerhalb dieser Mündungsebenen zu finden. Die Mündungsebenen sind dabei in sich und untereinander überall so gleichartig gebaut, daß Steilwände, die von der Norm abweichen, also aus Sand, Ton, Lehm oder Schutt bestehen, zu den Ausnahmen gehören. Man findet sie aber in den Tälern der Trockenflüsse. Die Makrofauna der Geröllsteilwände ist arm an Wirbeltieren.

d) Lehm- und Schuttsteilwände. Im nordwestperuanischen Küstengebiet sind lehmige, steinige und auch örtlich sandige Steilhänge an den Flüssen und Trockenflüssen keine Seltenheit. Weiter im Süden werden sie außer an den Trockenflüssen fast ganz von den Geröllsteilwänden verdrängt.

Am unteren Westabhang der Anden sind sie ebenfalls nicht selten und zwar treten sie neben den Geröllsteilwänden meist dort auf, wo der Fluß den Endkegel eines alten Schlammstromes durchschneidet. Am oberen Andenabhang sind sie dagegen, wie schon M. КОЕРКЕ (1954a) betont, seltener und fast nur da vorhanden, wo das vom Fluß abgelagerte Material noch wenig sortiert ist und die Steine wenig gerundet sind.

Steilküste als Seeufer scheint, wenn man das Felsufer ausschließt, in den peruanischen Anden nur der Titicacasee zu haben, dagegen sind Lehm- und Schuttsteilwände in den höheren Lagen der gesamten Anden eine sehr gewöhnliche Uferform der Flüsse und Bäche.

Im Hochgebirge legen einige Vögel ihre Nist- und Schlafhöhlen in den Steilwänden an, soweit die Wände aus einigermaßen weichem Material bestehen. Es sind besonders der Specht *Soroplex puna*, der Furnariide *Upucerthia validirostris jelskii* und wohl auch *Geositta tenuirostris*. Vögel, die man hier regelmäßig antrifft, sind noch *Falco sparverius peruvianus* und *Speotyto cunicularia juninensis*. In den an Steinen sehr reichen Wänden des

Andenabhanges und in den Geröllsteilwänden der Küste findet man keine Bruthöhlen, dagegen nistet die Schwalbe *Pygochelidon cyanoleuca peruviana* in sandigen Wänden der gesamten peruanischen Küste. Ganz ähnlich wie die europäischen Uferschwalben graben die Tiere kolonieweise lange Nisthöhlen.

e) **Überhängende Böschungen.** Zwischen dem Flußbett und den benachbarten dichter bewachsenen Uferbiotopen (Flußufergebüsch, Sumpfwiese usw.) bildet sich häufig eine niedrige Böschungskante aus, die durch Unterspülung durch den Fluß zustande kommt. Oft hängt hier die unterspülte Grasnarbe über dem Wasser. Im Schatten darunter leben im Küstengebiet: der Krebs *Bithynis* und die Kröte *Bufo spinulosus*; im Hochgebirge suchen hier die *Telmatobius*-Arten Schutz.

f) **Höhlen.** Natürliche und großräumige Höhlen sind außer am Meeresufer im Untersuchungsgebiet nur wenige vorhanden. Die wichtigste ist ohne Zweifel die Höhle von Ninabamba im Oberlauf des Río Chancay (II), durch die ein Nebenfluß hindurchführt und in der noch immer Guacharos, *Steatornis caripensis* vorkommen, trotzdem sie vom Menschen intensiv verfolgt werden. Es ist dies der einzige Fundort von *Steatornis* an der Westseite der peruanischen Anden. RAIMONDI (1940) S. 253—257 beschreibt die Höhle eingehend und stellt fest, daß sie in Peru nur noch in der am Osthang der Anden gelegenen Höhle von Tingo María ihresgleichen hat.

g) **Sandige Fluß- und Seeufer.** Kleine Sandflächen und Sandbänke an Flüssen treten in allen Teilen des Untersuchungsgebietes auf. Am häufigsten sind sie im Küstengebiet, besonders im Norden, wo die Flüsse ein geringes Gefälle haben.

Sandstrand als Seeufer kommt an einigen Andenseen vor, doch sind die Strände nirgends so lang und breit wie am Titicacasee, wo sie stellenweise an den Strand eines Binnenmeeres erinnern. An den Hochandenseen tritt *Phalcooboenus albogularis megalopterus* als Anwurffresser auf, ganz ähnlich wie *Caracara plancus cheriway* an nordperuanischen Sandstränden des Meeres. *Cinclodes fuscus albiventris* und *Muscisaxicola*-Arten sind gelegentliche Gäste.

h) **Seedünen.** Dünen als ein dem Strand benachbarter Lebensraum wurden an den Andenseen bisher nur am Titicacasee gefunden, wo sie sehr an Binnenmeerdünen erinnern. Es ist möglich, daß sie auch an größeren Seen des Untersuchungsgebietes in kleinem Ausmaß vorkommen.

i) **Salzufer.** Die Ufer mancher Salzlagunen (Salinas bei Huacho, Lagune von Chilca) bestehen aus dicken weißen Salzkrusten. Sie sind der Lebensraum von *Tropidurus peruvianus salinarum* MERTENS, eine auffallend dunkle Variante des in der gewöhnlichen Form überall an der Küste häufigen Iguaniden. Trocknen solche Teiche ganz aus, so entstehen Salzwüsten (vergl. Kap. III 4 k und V 12 c).

j) **Unbewachsene Schlammufer der Flüsse und Seen.** Schlammränke findet man im Untersuchungsgebiet besonders in den Mündungsgebieten der Küstenflüsse und an manchen Hochgebirgsseen. An großen flachen Seen können sie eine sehr gewöhnliche Erscheinung sein, wie am Junín-See und am Parinacochas-See. Wie M. KOEPECKE (1954a) S. 89 ausführt, ist der Tyrannide *Lessonia rufa oreas* eine an die Schlammufer der Hochgebirgsseen speziell angepaßte Form. Die Uferzone, die bei niedrigen

Wasserständen zum Schlammufer wird, liegt meistens zwischen den Landbiotopen und den ständig eine gewisse Wassertiefe benötigenden *Scirpus*-Beständen. Sie ist ein beliebter Nahrungsbiotop für zahlreiche Arten von Ufer- und Wasservögeln wie *Chloëphaga*, *Phoenicopterus*, *Nycticorax*, *Capella*, *Erolia*, *Larus*, *Fulica* usw., um nur die wichtigsten Gattungen zu nennen.

k) *Typha*- und *Scirpus*-Bestände (Abb. 28 und 29). *Typha domingensis* ist die bei weitem wichtigste schilfähnliche Pflanze der peruanischen Küste, die besonders in Mittel- und Südperu, große Bestände bildend, an fast allen Süßwasserteichen und an den meisten Stillgewässern der Flüsse vorkommt. Große und typische Bestände findet man z. B. bei Mejía, Pisco, Pachacamac, Villa, Boza, Chancay und Puerto Supe. In Nordwestperu ist *Typha* nicht ganz so häufig, doch findet man sie auch dort an den meisten geeigneten Orten, z. B. bei Pacasmayo, Mallares und Tumbes. Das fast völlige Fehlen von Teichen am westlichen Andenabhang bedingt es, daß *Typha* dort recht selten ist, und auch nur in sehr kleinen Beständen vorkommt, wie z. B. am Río Huayup in 800 m, am Rimac in 1500 m und an einem südperuanischen Wüstenteich in über 1000 m Höhe. Auf der Ostseite der Anden bei Cuzco liegt die Obergrenze der *Typha*-Bestände bei etwa



Abb. 29: *Scirpus*-bestand. Mündung des Río Chancay I (Küste von Mittelperu). Aus KOEPCKE & KOEPCKE (1953 a).

3200 m. Meistens findet man reine *Typha*-Bestände, nur hier und da sind einige *Scirpus*-, *Jussieua*- oder *Sagittaria*-Pflanzen eingestreut. Für gewöhnlich sind die Pflanzen etwa 2½ bis 3 m hoch; sie können aber auch 4 ja 5 m Höhe erreichen. Sie stehen meist in ½ bis 1 m tiefem Wasser.

Eine große *Scirpus*-Art bildet in flachen und ruhigen Teilen mancher Andenseen ausgedehnte und dichte Bestände, die in Peru ebenso wie die *Typha*-Bestände der Küste „Totoral“ genannt werden. *Scirpus* steht wie *Typha* im Wasser und beide nehmen ganz die Stelle des europäischen *Phragmites* ein. Besonders große *Scirpus*-Bestände gibt es in der Bucht von Puno des Titicacasees und am Junín-See, wo sie mehrere Kilometer Breite erreichen. Im Untersuchungsgebiet scheinen sie an den Gebirgsseen nur am Parinacochas-See in beschränktem Umfange vorzukommen. Auch an der Küste kommt dieselbe oder eine ihr sehr ähnliche *Scirpus*-Art vor. Sie wurde bisher dort aber in bemerkenswerten Beständen nur bei der Mündung des Río Chancay I und an der Lagune von Villa gefunden.

In den Totorales findet man ein reiches Tierleben, was wohl mit dem wenigstens im Gebirge günstigen Öklima im Inneren der Bestände im Zusammenhang stehen dürfte. Zwei Charaktervögel, die den europäischen Rohrsängern vergleichbar sind, sind der Tyrannide *Tachuris rubrigastra libertatis* HELLMAYR und der Furnariide *Phleocryptes melanops brunnescens* ZIMMER, die, wie in H.-W. & M. KOEPECKE (1953a) Abb. 23 gezeigt wird, typische Rohrvogelnester bauen. Beide Arten wurden bisher nicht südlich von Pisco gefunden, treten aber erneut, und zwar jeder in der Rasse *loensis* wieder in Nordchile auf. Sie kommen aber auch noch in je einer besonderen Rasse (*T. r. alticola* und *Ph. m. schoenobaenus*) in den großen *Scirpus*-beständen der Andenseen vor. Neben Reihervögeln wie *Ixobrychus*, *Butorides*, *Leucophoyx*, *Casmerodius* und einer Reihe von Entenarten sind die Totorales der Küste der bevorzugte Lebensraum zahlreicher Rallen der Gattungen *Fulica*, *Gallinula*, *Rallus*, *Laterallus*, *Porphyryla*, *Porzana*, *Neocrex*. Einige von ihnen leben in denselben oder vergleichbaren Formen auch auf den Andenseen. Es wäre interessant, die Gemeinsamkeiten und Verschiedenheiten beider Lebensgemeinschaften herauszuarbeiten.

1) *Cladium*-, *Equisetum*-, *Phragmites*- und *Arundo*-Bestände. Der Vollständigkeit halber seien noch einige Pflanzen genannt, die ausnahmsweise an Teich- und Flußufeln, oder nicht weit von ihnen getrennt, größere Bestände bilden.

Cladium mariscus wurde bestandbildend bisher nur an der Lagune von Villa bemerkt, wo es auf trocknerem Grund als *Typha* vorkommt. — Eine über mannshohe *Equisetum*-Art bildet am Río Majes größere Bestände; ähnliche Gebiete soll es auch noch bei Chimbote geben. RAIMONDI (1942) S. 160 nennt ferner Huacho und Huaura gelegentlich der Beschreibung seiner Reise von 1859 als Standorte von *Equisetum giganteum*. — *Phragmites communis* wurde nur an zwei Stellen, bei Cañete nahe am Meer und bei Surco in über 2000 m Höhe, beide Male etwas weiter vom offenen Wasser entfernt, gefunden. — Die eingeführte *Arundo donax* ist an der Küste sehr häufig, bedeckt aber nur hier und da größere Flächen, die meistens schwer vom Flußufergebüsch abzugrenzen sind. In keiner von diesen nur gelegentlich auftretenden Sonderzönosen wurde eine spezielle Makrofauna gefunden.

m) Dürftig bewachsene Fluß- und Seeufer. Geröllbänke und Sandflächen im Flußbett werden von Pflanzen besiedelt, wenn sie längere Zeit über nicht überflutet werden, also nicht der mechanischen Wirkung des Wassers ausgesetzt sind. Je nach Höhenlage, Klima und Bodenverhältnissen ist das Endstadium der Besiedlung Flußuferwald, Bachschluchtengebüsch, Sumpfwiese oder Wiesenufer. Das erste Stadium der Besiedlung ist ein dürtiger Bewuchs mit bestimmten Pionierbesiedlern, unter denen im Norden Perus *Ipomoea pes-caprae* wichtig ist. Im Bereich des Humboldtstromes ist *Tessaria integrifolia* auffällig. Für gewöhnlich gelangen große Teile der Flußufer nicht über diese erste Sukzessionsstufe hinaus, weil schon durch das Hochwasser der nächsten Regenzeit das unbewachsene Ausgangsstadium wiederhergestellt wird. Aus diesem Grunde können die dürtig bewachsenen Fluß- und Seeufer doch als eine eigene Lebensgemeinschaft aufgefaßt werden, die zwar eine Sukzessionsstufe zu anderen dichter bewachsenen Uferlebensgemeinschaften sein kann, es aber nicht zu sein braucht. Die Beobachtung lehrt im Gegenteil, daß jahrelang immer wieder dieselben Teile des Flußbettes in regelmäßigem Wechsel überflutet und neu besiedelt werden, während es ohne Eingreifen des Menschen wohl nur selten zur Bildung neuer Endstadien (Flußuferwälder usw.) kommt. Der Regenpfeifer *Charadrius vociferus peruvianus* ist ein häufiger Bewohner dieses Lebensraumes.

Unter den extremen Bedingungen am Ufer der Hochgebirgsflüsse und Gletscherseen kann das dürtig bewachsene Ufer bereits das Endstadium der Besiedlung sein. Dort sind ferner die zeitweilig trockenen Teichböden (Kap. V 5 d) eine vergleichbare Lebensgemeinschaft auf feinkörnigem (meist schlammigem) Grund. Die Ufer der Hochgebirgseen besitzen eine häufig wiederkehrende Zonierung, auf die M. KOEPCKE (1954a) näher eingeht, deren diesbezügliche Angaben später von DORST (1955/56) übernommen wurden.

n) Wiesenufer. Eine häufige Uferform der Flüsse und mancher Seen des Hochgebirges sind wiesenartige Flächen mit kurzrasigem Bewuchs. Die an Bächen auftretende Form dieser Wiesenufer wurde von WEBERBAUER (1911 und 1945) als Bachufermatte bezeichnet. Wie M. KOEPCKE (1954a) S. 89—90 näher ausführt, werden die Wiesenufer von einer Vielzahl von Vögeln regelmäßig aufgesucht.

o) Sumpfwiesen. Die meisten Sumpfwiesen des Untersuchungsgebietes stehen unter starkem menschlichen Einfluß, indem sie als Viehweiden genutzt werden. Man findet sie ziemlich regelmäßig bei den Süßwasserteichen der Küste und hier und da im Gebiet des Unterlaufes der Küstenflüsse. Sie werden häufig überschwemmt und zeigen meist eine starke Blütenbildung ihrer Pflanzen. Am Westhang der Anden sind Sumpfwiesen in den Flußtälern recht selten, sie gehören aber in der Umgebung der Wälder der oligothermen („temperierten“) Zone zu den gewöhnlichen Lebensstätten. Auch im Hochgebirge sind sie in einer etwas anderen Form nicht selten.

Ausgedehnte und wohl auch noch weitgehend natürliche Sumpfwiesen gibt es an der Küste noch in Südperu, besonders im Bereich der Mündung des Río Tambo südlich von Mejia. Die Fauna ist reichhaltig. Unter den Vögeln sind *Anthus chii peruvianus* NICHOLSON und *Charadrius vociferus peruvianus* besonders regelmäßige Bewohner der Sumpfwiesen. Reiher,

zahlreiche Entenarten, viele Limicolen, Schwalben und sogar Kolibris trifft man hier regelmäßig an. Von niederen Wirbeltieren wurde nur *Bufo spinulosus* WIEGMANN und bei Casma *Leptodactylus curtus* festgestellt.

Sowohl für die feuchtligotherme Zone (Sierra- oder Ceja-Zone) der Westseite als auch für die der Ostseite der Anden sind kleine Sumpfwiesen und Wiesenmoore mit *Sphagnum* sehr charakteristisch (Abb. 30). Sie sind besonders auffällig im Bereich der oberen Waldgrenze (z. B. bei El Tambo, Taulis, Yánac und Zárate), wo sie oft nur locker an die Bäche gebunden sind, so daß sie nicht immer als Uferbiotope bezeichnet werden können (vergl. Abschnitt 9 v dieses Kapitels).

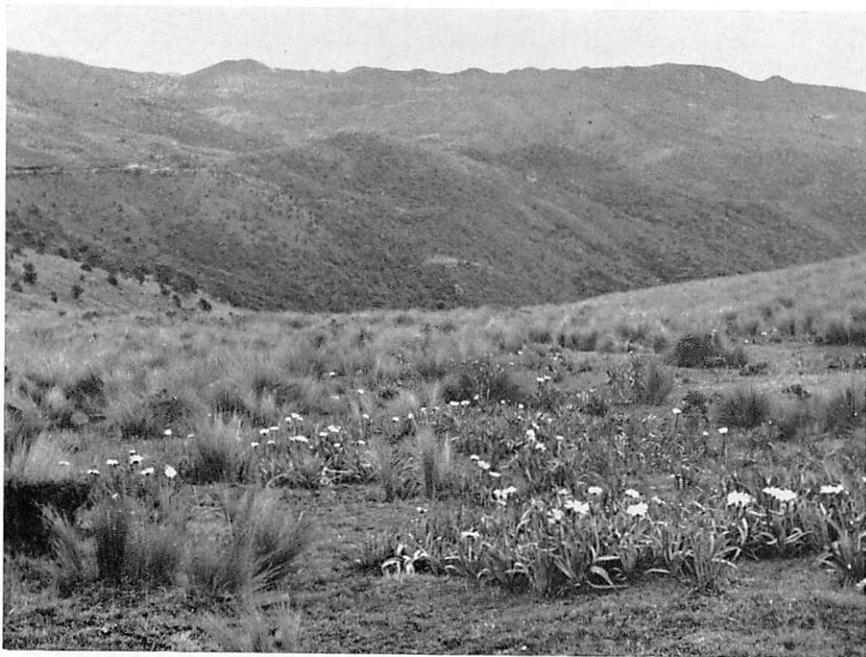


Abb. 30: Sumpfwiese an der Waldgrenze in 3000 m Höhe. Taulis (westlicher Andenhang in Nordperu).

7. Die Lebensstätten der durch Grundwasser bedingten Vegetation

Eine klare Abgrenzung der echten Uferlebensstätten von denen, die in den ariden Gebieten durch das Grundwasser und die Bodenfeuchte bedingt werden, ist unmöglich. Zum Ufer werden hier hauptsächlich diejenigen Lebensstätten gerechnet, zu deren Merkmalen es gehört, daß in ihnen Wasser entweder an der Oberfläche (wenigstens zu bestimmten Zeiten des Jahres) zu beobachten ist oder daß es sie durch seine mechanische Wirkung (wie z. B. die Steilwände) grundlegend beeinflusst.

a) Flußufergebüsch und Galeriewald (Abb. 31). Fast alle Flüsse der peruanischen Küste werden in ihrem gesamten Unterlauf von dichtem Gebüsch und Uferwald gesäumt. Oft bildet diese Vegetation auf größere Strecken ein nahezu undurchdringliches Dickicht, in dem bis zu 20 m hohe Bäume eine artenreiche Buschvegetation überragen. Im Erscheinungsbilde bestehen keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen den Flußufergebü-

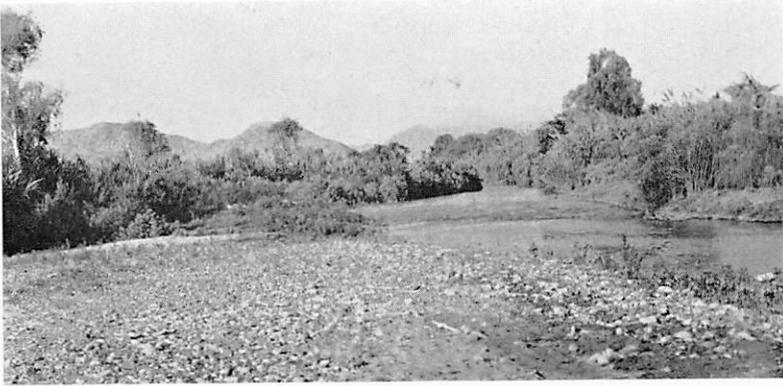


Abb. 31: Küstenfluß mit Geröllufer und Flußufergebüsch. Río Lurín (Küste von Mittelperu). Aus KOEPCKE & KOEPCKE (1953 a).

schen Nordwestperus und denen im Bereich des Humboldtstromes bis zur chilenischen Grenze. Sie sind nicht an das fließende Wasser gebunden, sondern kommen auch im Tal der Trockenflüsse und an sonstigen Stellen im Wüstengebiet vor, wo es Grundwasser oder ausreichende Bodenfeuchte in der Nähe der Erdoberfläche gibt. Auch zwischen den Flußufergebüschern der Küste und denen des westlichen Andenabhangs besteht kein grundsätzlicher Unterschied, nur sind die Bestände an der Küste meist viel ausgedehnter. Die Obergrenze der typischen Flußufergebüscheliegt in Nordwestperu bei etwa 1000 m Höhe, in Mittelperu dagegen bei ungefähr 2500 m. Im oberen Teil des Andenabhangs sind nur noch ganz schmale und niedrige Flußufergebüschstreifen vorhanden, deren äußerste Ausläufer hier und da noch bis etwa 3000 m hinaufreichen.

Die Flußufergebüscheliegt im Vergleich mit den anderen Lebensgemeinschaften der wüsten- bis steppenhaften Küstengebiete Perus als artenreich zu bezeichnen, wenn sie auch manchen Wäldern gegenüber (besonders im Vergleich mit denen der östlichen Andenseite) arm zu nennen sind. Sie bilden, wie in der Tabelle bei H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) S. 141 zum Ausdruck kommt, eine unter relativ wenig Extremfaktoren stehende Biozönose in einer an Extremfaktoren reichen Landschaft, in der sie ein „Vegetationsmaximum“ darstellen.

Besonders wichtige Bäume und Sträucher der Flußufergebüscheliegt sind: *Prosopis juliflora*, *Acacia macracantha*, *Schinus molle*, *Salix humboldtiana*. Häufig sind hier ferner *Tessaria integrifolia*, *Gynerium sagittatum*, *Arundo donax* u. a. Amphibien und Reptilien sind außer *Bufo spinulosus*, *Ameiva*

und gelegentlich *Tropidurus* hier nur selten. Die Vogelwelt ist reich an Arten und Individuen. Arten, die an der gesamten Küste Perus vorkommen, sind z. B. *Zenaida asiatica meloda*, *Crotophaga sulcirostris*, *Tyrannus melancholicus*, *Troglodytes musculus audax*; nur in Nordwestperu findet man dagegen *Furnarius leucopus cinnamomeus*, *Heleodytes fasciatus*, *Cyanocorax mystacalis* u. a.; Arten, die in Südperu fehlen, sind *Mimus longicaudatus* und *Euscarthmus meloryphus fulviceps*. Nur in Mittel- und Südperu lebt *Zonotrichia capensis peruviansis*. Die meisten dieser Vögel gehen am Andenabhang bis zur oberen Grenze des Flußufergebüsches herauf, einige wie *Zenaida asiatica meloda* und *Pezites militaris bellicosa* verschwinden schon vorher und einige andere wie *Aratinga frontata* und *Chrysoptilus atricollis* dringen von den Nachbarbiotopen her regelmäßig ein. Manche Arten treten schließlich in einer Reihe verschiedener geographischer Rassen im Flußufergebüsch auf wie *Pyrocephalus rubinus* in der Rasse *piurae* im Norden, *obscurus* im Zentrum und *cocachacrae* im Süden des Untersuchungsgebietes. Im Flußufergebüsch findet man wohl um 90 % der gesamten Vogelfauna der wüsten- bis steppenhaften Küstengebiete Perus. Die Arten der Kulturlandschaft der Küste können zum Teil von denen der Flußuferwälder abgeleitet werden. Einzelheiten sind aus H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) und M. KOEPCKE (1954a) S. 48 und 70—71 zu entnehmen. Die Säugetierwelt ist weniger zahlreich, *Dusicyon*, *Odocoileus*, *Conepatus*, *Sciurus* und *Didelphys* sind hier beobachtete größere Formen.

b) *Prosopiswald* (Abb. 25, 32 und 33). Die Leguminose *Prosopis juliflora* ist ohne Zweifel der wichtigste bestandbildende Grundwasserbaum des peruanischen Küstengebietes, Nach WEBERBAUER (1945) kommt er in Nordperu am Andenabhang nur bis 300 m Höhe hinauf vor, aber wenig südlich von Taulis findet man einzelne Exemplare sowie auch *Acacia macracantha* (vergl. Abs. c) noch in größerer Höhe.

Es ist wahrscheinlich, daß früher große Teile der Flußebenen der Küste mit *Prosopiswald* bedeckt waren. Heute findet man solche Wälder in großer Ausdehnung nur noch im Norden des Untersuchungsgebietes. Kleinere Bestände gibt es u. a. bei Ica, bei Quilca usw. Besonders im Hinterland der Sechurawüste nehmen *Prosopiswälder* im flachen Gelände noch große Gebiete ein. In der Nähe der Flüsse sind die Bäume oft relativ hoch und können sehr dicht stehen. Weiter von den Flüssen entfernt sind die Bestände meist viel lichter, die Bäume sind kleiner und besitzen oft den schirmförmigen Wuchs von Savannenbäumen. Die dichten und hohen Bestände sind meistens reine *Prosopiswälder* ohne oder mit nur geringer Beimischung anderer Bäume. In den lichten mehr parkartigen Beständen treten aber auch häufig noch andere immergrüne Bäume und Sträucher hinzu wie *Capparis angulata*, *Celtis iguanea*, *Caesalpinia corymbosa*, *Parkinsonia aculeata*, *Zizyphus piurensis*. Ein sehr typischer Strauch der *Prosopiswälder* ist auch die Apocynacee *Vallesia dichotoma*.

In der Trockenzeit ist eine Bodenvegetation, wenn man von den Resten vertrockneter Gräser und Kräuter absieht, meistens nicht feststellbar. Abb. 32 zeigt einen solchen *Prosopiswald* in der Trockenzeit. Zur Regenzeit aber, besonders in Jahren mit ungewöhnlich starken und weit nach Süden reichenden Regenfällen kann sich hier eine sehr dichte Gras- und Krautvegetation entwickeln. Schnellwüchsige groß- und zartblättrige Kletterpflanzen

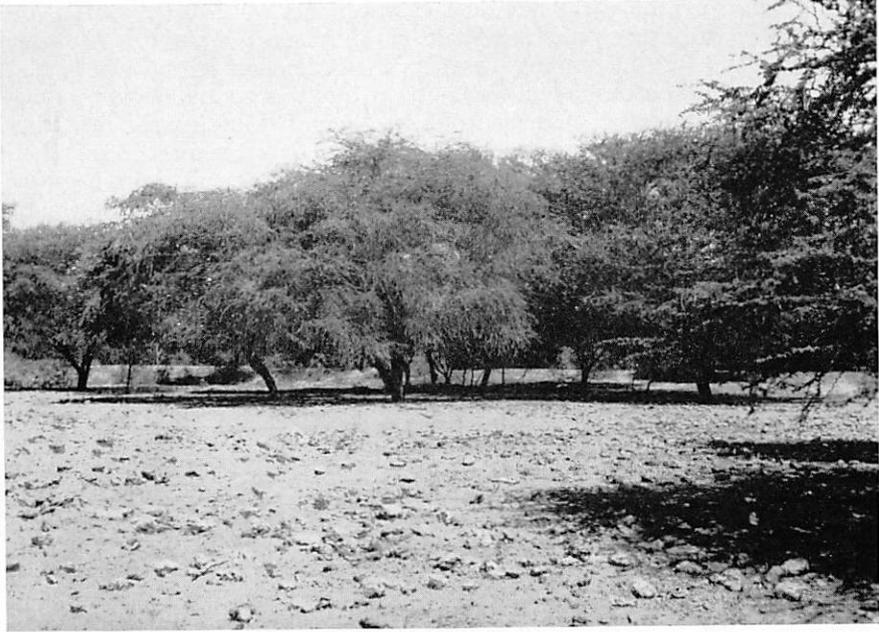


Abb. 32: Prosopiswald in der Trockenzeit. Bei Cayaltí (Küste von Nordperu).



Abb. 33: Prosopiswald nach starkem Regen. Die Büsche sind dicht mit Sicyos überwuchert. Bei Olmos, April 1953 (Küste von Nordperu).

zen, besonders eine Cucurbitacee der Gattung *Sicyos*, können die Bäume vollständig überwuchern, so daß der Wald ein durchaus verändertes Aussehen bekommt (Abb. 33). Die hohen Temperaturen, die sehr hohe Luftfeuchtigkeit und die starken besonders nachmittags niedergehenden Regen erwecken dann den Eindruck, daß man sich in einem Sekundärwald des tropischen Niederungs-Regenwaldgebietes befindet. WEBERBAUER (1914) hebt hervor, daß die Sommerregenvegetation der nordperuanischen *Prosopis*-wälder sehr üppig sein könne und den Boden zu 100 % bedecke und dabei sich durch eine große Anzahl von Ruderalpflanzen auszeichne. Fast alle Kräuter dieser Bodenvegetation sind einjährig und bilden eine typische Schattenflora, in der außer dem schon genannten *Sicyos* noch *Amaranthus*, *Heliotropium*, *Nicandra*, *Solanum*-Arten usw. vorherrschen. WEBERBAUER sagt, daß dieselben Stellen, die im März frisch grün waren, bereits im Mai desselben Jahres kahl und staubig waren.

Für das nordperuanische Steppengebiet mit BShw-Klima ist der *Prosopis*-wald offenbar der „Kernbiotop“ der Landfauna. Der bei weitem größere Teil der Vogelarten dieses Klimabereiches lebt im *Prosopis*wald, oder kommt dort gelegentlich vor. Mit gewisser Regelmäßigkeit trifft man hier an: *Zenaida asiatica meloda*, *Leptotila verreauxi decolor*, *Zenaidura auriculata hypoleuca*, *Eupelia cruziana*, *Buteo p. polyosoma*, *Forpus c. coelestis*, *Aratinga spec.*, *Coccyzus erythrophthalmus*, *Veniliornis callonotus major*, *Chloronerpes rubiginosus rubripileus*, *Otus roboratus*, *Glaucidium brasilianum ssp.*, *Amazilia amazilia leucophoea*, *Myrtis fanny*, *Sakesphorus bernardi piurae*, *Synallaxis stictothorax maculata*, *Lepidocolaptes s. souleyettii*, *Melanopareia e. elegans*, *Phaeomyias murina tumbezana*, *Camptostoma obsoletum sclateri*, *Tyrannus niveigularis*, *Tyrannus melancholicus obscurus*, *Tumbezia salvini*, *Pyrocephalus rubinus obscurus* und *piurae*, *Myiodynastes bairdi*, *Elaenia l. leucospodia*, *Myiarchus semirufus*, *Euscarthmus meloryphus fulviceps*, *Cyanocorax mystacalis*, *Troglodytes musculus audax*, *Heleodytes f. fasciatus* und *pallescens*, *Thryothorus superciliaris baroni*, *Mimus longicaudatus*, *Polioptila plumbea bilineata*, *Piranga flava lutea*, *Thraupis episcopus quaesita*, *Molothrus bonariensis occidentalis*, *Dives dives warszewiczi*, *Icterus grace-annae*, *Neorhynchus peruvianus devroni*, *Sicalis flaveola valida*, *Sporophila telasco*, *Volatinia jacarina peruviana*. Lichte Stellen mit kahlen Bodenflächen bevorzugten ferner *Burhinus superciliaris*, *Chordeiles acutipennis exilis* und *Muscigralla brevicauda*. Ist Wasser in der Nähe, so sind Tauben und Finken meistens sehr zahlreich und es kommen noch einige Arten hinzu, die den Flußuferwald kennzeichnen wie *Furnarius leucopus cinnamomeus*, *Crotophaga sulcirostris*, *Pezites militaris bellicosa* und *Geothlypis aequinoctialis auricularis*. — Säugetiere, die man regelmäßig im *Prosopis*wald Nordwestperus antrifft, sind *Dusicyon sechurae* THOMAS, *Conepatus sp.*, *Odocoileus peruvianus* (GRAY), *Sciurus stramineus ssp.* und *Didelphys azarae* TEMMINCK. Unter den wenigen Reptilienarten ist *Tropidurus o. occipitalis* PETERS hier besonders häufig.

c) *Acacia*wald. Habituell dem *Prosopis*wald sehr ähnlich sind die lichten Bergwälder aus *Acacia macracantha*, die man an vielen Stellen Nordperus antrifft, wo der Höhe nach, aber nicht den Niederschlagsverhältnissen entsprechend mesothermer („subtropischer“) Regenwald zu erwarten wäre. Solche Bestände befinden sich z. B. um 1600 bis 1900 m Höhe

unterhalb von Llama und auch nach den Angaben von RAUH (1958) am Río Jequetepeque in 1500 bis 2300 m Höhe.

d) **Bachschluchtengebüsch.** Von den Flußufergebüschern des unteren Andenabhangs sind die Bachschluchtengebüsche zu unterscheiden, die von 3000 m Höhe an auftreten und oft zu einem beträchtlichen Teil von *Alnus jorullensis* gebildet werden. Man findet diese Gebüscharten besonders in Mittelperu, wo sie örtlich bis fast 4000 m Höhe im Gebirge hinaufreichen. Im Südteil des Untersuchungsgebietes wurden sie bisher nicht bemerkt.

Die Bachschluchtengebüscharten haben viel Ähnlichkeit mit der Vegetation der Bachufer in den oligothermen („temperierten“) Wäldern des westlichen Andenabhangs. Stellenweise, wie z. B. bei Yánac und Colcabamba fließt der Bach durch eine Art Tunnel, indem er von einem dichten fast undurchdringlichen Gebüsch vollständig überwölbt wird. Häufig kommt im nördlichen Teil des Gebietes eine *Chusquea*-Art darin vor. Ein sehr ähnliches und ebenfalls sehr dichtes Bachufergesträuch gibt es auch in den mesothermen und oligothermen Bergwäldern der Ostseite der Anden. Zu den Voraussetzungen dieser Vegetationsform scheint es zu gehören, daß der betreffende Bach stets ungefähr gleichviel Wasser führt, so daß ein für die Ufervegetation katastrophales Ausräumen des Bachbettes nicht vorkommt und zweitens, daß er durch ein relativ flaches erdiges Gelände fließt.

e) **Grundwasserbedingte immergrüne Steppen und Halbwüsten.** Grundwasser und Bodenfeuchte sind in den ariden und semiariden Gebieten die für die Vegetation entscheidenden abiotischen Faktoren. Ein sehr beträchtlicher Teil des Untersuchungsgebietes ist arid bis semiarid und Grundwasser pflegt in einer für die Wurzeln der Pflanzen erreichbaren Tiefe nur in den von den Flüssen aufgeschotterten großen Ebenen vorhanden zu sein. Besonders ausgedehnt sind solche Flußebenen in Nordperu. Dort sind sie sogar so groß, daß sie von den kleinen Küstenflüssen nicht überall mit Grundwasser versorgt werden können. Dementsprechend findet man in diesen Gebieten auch alle Übergänge vom dichten Grundwasserwald bis zur extremen Wüste.

Ist das Grundwasser das ganze Jahr über in relativ großer Menge vorhanden, so stellt sich *Prosopis*wald ein (Abs. b). Nimmt die Wassermenge ab (entscheidend dürfte die in den trockensten Monaten vorhandene Wassermenge sein), so wird für den einzelnen Baum nicht mehr nur die Tiefe, in der sich das Wasser befindet, sondern auch die Fläche bedeutsam, die ihn in den trockensten Monaten noch mit genügend Wasser zu versorgen vermag. Mit zunehmender Wasserarmut des Bodens wächst die von jedem Baum benötigte Fläche, so daß die Bäume immer weiter von einander entfernt stehen müssen. Liegt der Grundwasserspiegel dazu noch so tief, daß außer den Bäumen keine andere Pflanze das Wasser erreicht, so entstehen Baumsteppen und Baumhalbwüsten. Eine Voraussetzung der Existenz dieser Pflanzenformation ist aber wohl überall das Eintreten von Regenjahren (bzw. das gelegentliche Emporsteigen des Grundwasserspiegels bis nahe zur Oberfläche), in denen der Boden so intensiv durchfeuchtet wird, daß es nicht nur den Samen der Bäume möglich ist auszukeimen, sondern auch den jungen Pflanzen ausreichend Zeit bleibt, ihre Wurzeln bis zum ständigen Grundwasserhorizont vorzutreiben. Es fällt auf, daß größere Bestände aus gleich großen, wie es scheint, also auch gleich alten Bäumen bestehen, was

zur Vermutung berechtigt, daß sie gemeinsam auf dasselbe oder mehrere unmittelbar aufeinander folgende gute Regenjahre zurückgehen. Auch WEBERBAUER (1914) sagt, daß *Prosopis* nur in den seltenen Regenjahren keimen kann, die z. B. in der Sechurawüste durchschnittlich nur alle 20 Jahre eintreten dürften.

Je nach der örtlich verwirklichten Kombination der entscheidenden Faktoren wie absolute Menge des Wassers, Zahl der Monate, in denen es knapp ist, Entfernung des Grundwassers von der Oberfläche und nicht zuletzt auch der Bodenverhältnisse, stellt sich eine sehr unterschiedliche Flora ein. Diese kann aber über große Flächen sehr einheitlich verteilt sein, woraus auf eine entsprechende Gleichartigkeit der Faktorenkombination geschlossen werden kann. Nach der Wuchsform der vorherrschenden Pflanzen kann man Buschsteppen und Buschhalbwüsten neben den entsprechenden Baumbeständen unterscheiden. Diese Bestände entsprechen den „weiterstreuten immergrünen Grundwasser-Hölzern“ bei WEBERBAUER (1922), die Sträucher und sehr kleine Bäume, aber keine Kräuter und Kakteen besitzen, und daher viele vegetationslose Bodenflecke zwischen den Holzgewächsen zeigen.

Es ist klar, daß sich Regen- und Grundwasserformationen in der verschiedenartigsten Weise überlagern können; so sind z. B. manche in Nordwestperu auftretende Savannen von Kraut- und Grassteppe überlagerte und vom Grundwasser abhängige Baumhalbwüsten und Baumsteppen.

Die wichtigsten Bäume und Sträucher der steppen- bis halbwüstenhaften Grundwasservegetation sind *Prosopis juliflora*, *Acacia macracantha*, *Parkinsonia aculeata* und vor allem im Norden die *Capparis*-Arten.

Die Tierwelt ist besonders durch Arthropoden artenreich vertreten. Schnecken fehlen dagegen anscheinend ganz; ebenso wie sie auch in den *Prosopis*wäldern und in den Flußufergebüschern ganz oder fast ganz fehlen, was wohl auf den ständigen Mangel an tropfbarem Wasser zurückzuführen ist. Die Reptilien sind fast überall durch *Tropidurus* vertreten. Die Vogelwelt ähnelt der des *Prosopis*waldes, ist aber viel artenärmer. Andererseits sind hier *Burhinus* und *Chordeiles* häufiger und im Norden sind *Piezorhina cinerea* und *Rhynchospiza stolzmanni* sehr gewöhnliche Vögel, die man im *Prosopis*wald nur gelegentlich sieht. Auf den kahlen Flächen zwischen den Bäumen und Büschen findet man überall *Geositta paytensis* und zwar im sandreichen Norden (südwärts bis Casma) und in der Wüste von Ica die hellen sandfarbigen Rassen *paytensis* LESSON und *rostrata* SZTOLCMAN, in dem an dunklen Lomaböden reicheren Teilen Mittelperus dagegen die dunklere Rasse *peruviana* LAFRESNAYE, die in den Lomas der Küste optimale Lebensbedingungen findet. Südlich der Wüste von Ica wird die Art durch *Geositta cunicularia deserticolor* ökologisch vertreten. Unter den Säugetieren sind *Dusicyon sechurae* THOMAS im Norden und Zentrum und *Dusicyon griseus* (GRAY) im Süden des Gebietes besonders häufig.

An der gesamten peruanischen Küste sind die oft tief eingeschnittenen Betten der nur gelegentlich fließenden Flüsse sehr zahlreich. Diese „Quebradas secas“ oder „Causas secos“ haben oft jahrlang kein Wasser. In Mittel- und Südperu führen sie, wenn sie einmal fließen, meistens gewaltige, alles Leben vernichtende Schlammassen (vergl. Kap. III 6 C c). Meistens ist in den Flußbetten in geringer Tiefe Grundwasser vorhanden. Ein solches Trockenflußbett ist oft nur wenige Meter breit, aber man findet in ihm eine

Vegetation, die auf engem Raum alle Stadien von der Wüste über Halbwüste und Steppe bis zum Flußufergebüsch durchläuft. Wegen der erodierenden Kraft des Wassers bzw. Schlammes sind größere Bäume allerdings selten und mehr auf die Randgebiete beschränkt. Da in einem solchen Trockenflußbett die verschiedenartigsten Halbwüsten- und Steppenbiotope vereinigt sind, ist auch die hier anzutreffende Fauna keine einheitliche. Die große Anzahl der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Trockenflüsse läßt es vermuten, daß ihnen ein gewisses ökologisches Schwergewicht zukommt. Wie RAUH (1958) ausführt, findet man den kleinen Strauch *Bulnesia retamo* in Peru nur in den Trockenflußtälern auf Schotterterrassen in der Wüste zwischen Ica und Nasca bis zu einer Höhe von 1000 m, während er sonst nur noch in Argentinien vorkommt.

In den nordwestperuanischen Trockenflußtälern wurden die folgenden Vogelarten besonders häufig angetroffen: *Falco sparverius peruvianus*, *Geositta p. paytensis* LESSON, *Synallaxis stictothorax*, *Muscigralla brevicauda*, *Polioptila plumbea bilineata*, *Mimus l. longicaudatus*, *Piezorhina cinerea*, *Rhynchospiza stolzmanni*.

Eine besondere Variante der immergrünen grundwasserbedingten Steppen sind auch die *Trixis*-Bestände, die man vielfach am Fuße der Lomasberge im Bereich der Ausmündungen ihrer „Quebradas“ in das wüstenhafte Vor- gelände antrifft. Es sind oftmals recht dicht kniehoch bewachsene Flächen von meist geringer Ausdehnung, die ein Charakteristikum vieler Lomasberge sind, ohne jedoch zur eigentlichen Lomavegetation zu gehören.

f) **Gemischte Halophytenbestände.** Wo ständig salzhaltiges Grundwasser vorhanden ist, findet man eine reiche Halophytenvegetation, die von der Vegetation des süßen Grundwassers deutlich verschieden ist. In diesen Beständen sind besonders häufig: *Sesuvium portulacastrum*, *Salicornia fruticosa*, *Distichlis spicata*, *Batis maritima* und *Cressa truxillensis*, von denen die drei ersten, wie unten näher ausgeführt wird, häufig auch große reine Bestände bilden. Gemischte Halophytenbestände gibt es nur an der Küste, wo man sie für gewöhnlich nahe am Meer in der Umgebung von Salzlagen findet. Sie sind in Nordwestperu besonders häufig, kommen aber auch weiter südlich vor wie bei Pucusana und bei Mejía. Ihre Wirbeltierfauna ähnelt sehr derjenigen, die in Absatz e für die grundwasserbedingten immergrünen Steppen und Halbwüsten schon geschildert wurde.

g) ***Sesuvium*-Bestand.** Die Aizoacee *Sesuvium portulacastrum* kommt fast überall an der peruanischen Küste vor. Größere Bestände findet man aber fast nur nahe am Meeresufer. *Sesuvium* ist neben *Distichlis* die einzige Dünenpflanze in Mittel- und Südperu. Die Tierwelt dieser Lebensstätte ist arm an Arten. An größeren Tieren wurden hier nur *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) und *Thinocorus rumicivorus cuneicauda* gefunden.

h) ***Salicornia*-Bestand.** *Salicornia fruticosa* kann als Uferpflanze der Salztümpel auftreten; sie bedeckt aber auch an einigen Orten der mittelperuanischen Küste größere Flächen, an denen man keine Tümpel findet. Ebenso wie in den *Sesuvium*-Beständen ist auch hier die Fauna auffallend artenarm. Die einzigen hier bisher nachgewiesenen Wirbeltiere sind die Eidechsen (Iguanidae) *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON) und *Tropidurus thoracicus* (TSCHUDI).

i) *Distichletum*. (Abb. 34 und 35). An der vom Humboldtstrom beeinflussten Küste nehmen Salzgraswiesen (in Peru „Gramadal“ genannt) auf mäßig salzigen und stets sandigen Böden oft sehr große Flächen ein. Es handelt sich meist um fast reine Bestände des Grases *Distichlis spicata*, nur stellenweise pflügt *Sporobolus sp.* und nach ANGULO (1955) auch *Paspalum vaginatum* beigemischt zu sein. Die mittelperuanischen *Distichlis*-bestände wurden bereits eingehend bearbeitet durch MALDONADO (1943) und die des Gebietes um Trujillo und Pacasmayo durch ANGULO (1952 und

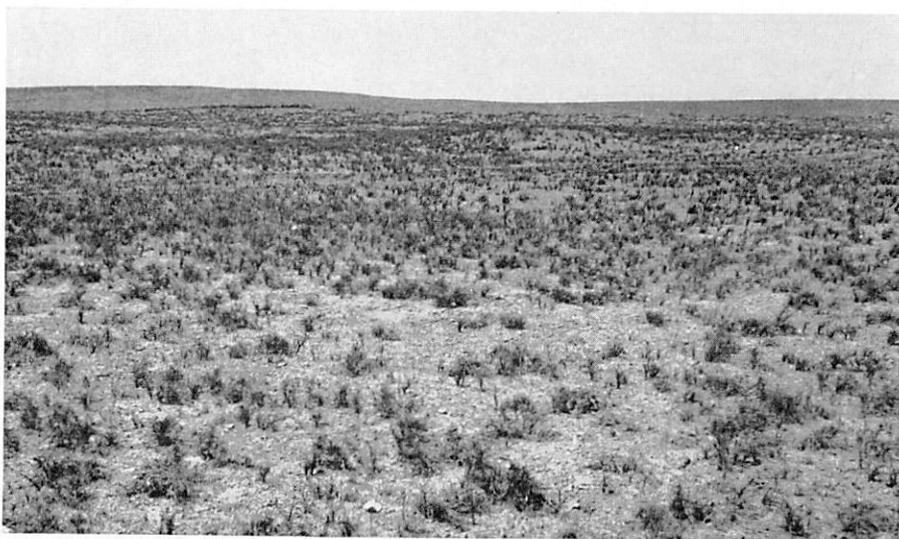


Abb. 34: *Distichletum* (lichter Bestand). Bei Pimentel (Küste von Nordperu).

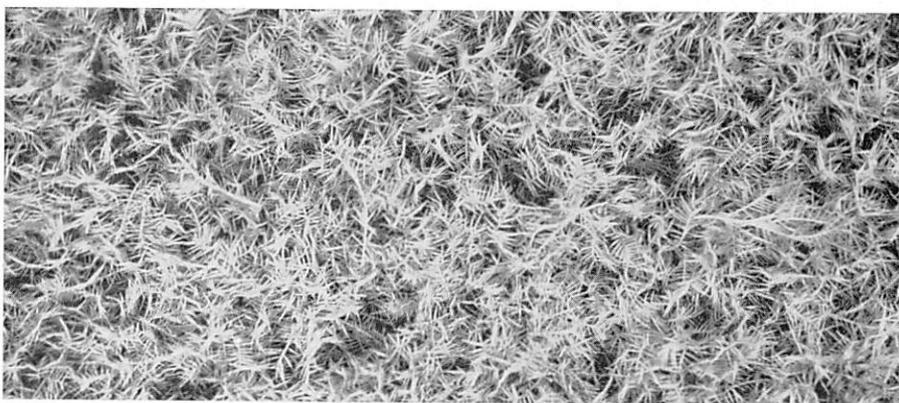


Abb. 35: *Distichletum* (dichter Bestand), Aufsichtsbild. Bei Trujillo (Küste des nördlichen Mittelperu).

1955). Der letztgenannte Autor erwähnt einige „Riesen-Gramadales“, von denen eins einen 7 km und ein anderes sogar einen 12 km langen geschlossenen Bestand bildet. Diese Bestände sind jedoch nur schmale Streifen, die parallel dem Meeresstrand verlaufen und stellenweise nur 20 bis 100 m breit sind.

Die gewöhnliche Form des Distichletums ist ein weites gleichmäßig bewachsenes Flachland, das ganz wie eine dunkelgrüne Wiese aussieht. Nur an den windreicheren Unterbrechungsstellen des Humboldtstromes (z. B. zwischen Pisco und Ica) findet man eine Dünenform, die ich als „Kamelhöckerform“ bezeichnen möchte. Es handelt sich dabei um 1 bis 2 m hohe meistens ziemlich spitze und ganz von *Sporobolus* oder *Distichlis* bewachsene Hügel, die ein ursprünglich wahrscheinlich eben gewesenes Gelände dicht bedecken. Die einzelnen Hügel oder Höcker sind entsprechend der vorherrschenden Windrichtung schief gestellt und hängen ähnlich wie ein Kamelhöcker oftmals oben weit über. RAUH (1955) behandelt diese Bildungen unter dem Namen „Grastürme“. Die an den Meeresstrand angrenzenden *Distichlis*- oder *Sporobolus*-Bestände können ohne Schaden für kurze Zeit gelegentlich vom Meere überflutet werden, wie es die vom Wasser zurückgelassenen Anwurfzonen beweisen, die man in vielen Gramadal-Beständen antrifft. Ein weiterer erheblicher Einfluß des Meeres besteht bei den Beständen nahe am Strand darin, daß durch den Brandungswind fein zerstäubtes Meereswasser eingeweht wird, wodurch sich an den Pflanzen und auch am Boden eine Salzkruste bilden kann. Es kommt sogar ausnahmsweise vor, daß *Distichlis* am Meeresrande selbst wächst, dennoch möchte der Verfasser nicht dem Vorgange RAUHS (1955) folgen, der *Distichlis* und *Sporobolus* zur Strandvegetation der peruanischen Küste rechnet. Die Nordgrenze der Verbreitung der Distichleten liegt im Gebiet des Cerro Illescas, wo sich noch vor der Quebrada Chorrillo ein großer, allerdings lichter Bestand befindet.

Die Fauna des Distichletums ist arm an Arten, aber reich an Individuen. Der Iguanide *Tropidurus thoracicus* (Tschudi) ist eine Charakterart dieses Lebensraumes, die sonst nur noch ausnahmsweise in den *Salicornia*-Beständen und im Tillandsietum gefunden wurde und die in Färbung und Zeichnungsmuster gut an ihre Umwelt angepaßt erscheint. *T. thoracicus* ist in allen untersuchten *Distichlis*-Beständen sehr häufig, während andere *Tropidurus*-Arten hier nicht gefunden wurden. Ein häufiger, aber nicht ausschließlich im Distichletum lebender Vogel ist *Anthus chii peruvianus* NICHOLSON. Dort wo sich *Distichlis*-Bestände auf feuchtem bis nassen Grund in der Umgebung von Süßwasserteichen befinden (sie umgeben solche Teiche oft als äußersten an die Wüste angrenzenden Vegetationsgürtel), kommt auf ihnen auch *Charadrius vociferus peruvianus* vor. Seltener sieht man hier *Sporophila*, *Muscisaxicola*, *Thinocorus rumicivorus cuneicauda* und *Pezites*.

j) Dattelpalmen-Bestände. Die eingeführte Dattelpalme *Phoenix dactylifera* bildet nur im Klimakeil von Pisco-Ica einigermaßen natürlich erscheinende Bestände in der dortigen Salzwüste. Sie fehlen in allen anderen Teilen der peruanischen Küste. Ihre Fauna wurde nicht untersucht.

8. Lebensstätten der immergrünen Regenwälder

a) Immergrüner Niederungs-Regenwald (oder immergrüner macrothermer Regenwald, bzw. in Westkuador: „Humid Tropical Zone Forest“ im Sinne CHAPMANS, 1926) (Abb. 36, 37 und 38). Der Regenwald des Flachlandes an der Pazifikküste Kolumbiens zieht sich durch Ekuador am Fuße der Anden entlang und reicht mit seinem äußersten Ausläufer noch nach Nordwestperu herein. Wie BARREDA (1945) ausführt, liegt das Zentrum dieser Waldform in Westperu bei El Caucho im Hinterlande von Tumbes in den niedrigen Andenvorbergen und enthält noch verhältnismäßig



Abb. 36: Übergangszönose von immergrünem makrothermem Regenwald in Bombaxwald. Am Río Zarumilla bei Matapalo (Küste von Nordperu). Aus KOEPCKE (1958 b).

große Holzreserven. Die Umgebung von El Caucho ist die einzige größere mit diesem Waldtyp bestandene Fläche des Untersuchungsgebietes. Er ist durch große *Ficus*bäume besonders gekennzeichnet. In den benachbarten Gebieten sind noch große Waldbestände vorhanden, die aber als Übergangsbiozönosen zwischen dem immergrünen und dem regenzeitgrünen (laubabwerfenden) Niederungswald zu bezeichnen sind. Bestände, die dem immergrünen Walde in verschiedener Hinsicht schon recht nahe stehen, wurden untersucht bei Matapalo ($3^{\circ} 42' \text{ S.}$, in 60 m Höhe), Angolo ($4^{\circ} 30' \text{ S.}$, in 600 bis 750 m Höhe), Suyo ($4^{\circ} 32' \text{ S.}$, in 500 bis 700 m Höhe) und bei Huabual ($5^{\circ} 21' \text{ S.}$, in 650 bis über 1000 m Höhe). Viel weniger typisch sind noch die weiter südlich aufgefundenen sehr kleinen Fragment- und Reliktvarianten zwischen Olmos und dem Porculla-Paß ($6^{\circ} 00' \text{ S.}$, um 850 m Höhe) und bei La Florida ($6^{\circ} 53' \text{ S.}$, in 700 m Höhe). WEBERBAUER (1914) zieht bei Huabul (Weg nach Canchaque) die Grenze zwischen dem laubabwerfenden und dem immergrünen Wald bei 900 m Höhe. Dort findet man bis über

1000 m (wohl bis 1200 m) Höhe einen vorwiegend immergrünen Wald, für den WEBERBAUER *Anona cherimolia* und strauchartige Fuchsien etc. anführt. Die meisten dem immergrünen Niederungs-Regenwald nahestehenden Waldformen Nordwestperus befinden sich auf hügeligem bis bergigem Gelände.



Abb. 37: Übergangszönose von immergrünem makrothermem Regenwald in regenzeitgrünen Trockenwald; in 650 bis 700 m Höhe. Bei Suyu (unterster westlicher Andenhang in Nordperu).

Die eingehender studierte Vogelwelt ist reich an Endemismen und enthält zahlreiche Arten und Rassen, die in Peru nur hier vorkommen. Sie ist eine verarmte kolumbianisch-westekuatorianische Regenwaldfauna, in der so typisch „tropische“ Elemente vorherrschen wie: *Claravis pretiosa*, *Ictinia plumbea*, *Herpetotheres cachinnans fulvescens*, *Piaya cayana nigricrissa*, *Taraba major transandeanae*, *Sittasomus griseicapillus aequatorialis*, *Megarynchus pitangua chrysogaster*, *Onychorhynchus occidentalis*, *Pachyrampus spodiurus*, *Cacicus cela flavicrissus* u. a. Diese Arten demonstrieren den durchaus selbständigen Charakter der Fauna dieses immergrünen Niederungs-Regenwaldes. Die geringe Artenzahl, die dieses Gebiet mit dem mesothermen Regenwald („subtropischer“ Regenwald) des westlichen Andenabhangs gemeinsam hat, deutet an, daß zwischen beiden Lebensbereichen eine recht markante ökologische Grenze verläuft. Die von CHAPMAN (1926) betonten, ebenfalls nur sehr geringen Beziehungen zum trockenheißen („tropischen“) Teil der ekuadorianisch-nordperuanischen Küste, treten in Peru weniger klar hervor, weil im südlichsten Zipfel des Gebietes, das noch bis 6° 53' S. (unterhalb von La Florida) zu erkennen ist, Übergangs-

biozöosen sehr auffällig in Erscheinung treten und weil in die kleinen meist nur noch als Fragmentvarianten zu bezeichnenden Waldstücke zahlreiche Arten der angrenzenden Lebensgemeinschaften einwandern.



Abb. 38: Übergangszönose von immergrünem makrothermem Regenwald in Bombaxwald; in 700 m Höhe. Die Bäume sind dicht mit *Tillandsia usneoides* bewachsen. Bei Anglo (Küste von Nordperu).

Eine auffällige Eigenart der „Colombian-Pacific Fauna“, wie CHAPMAN (1917 und 1926) die Fauna der immergrünen Niederungs-Regenwälder des nordwestlichen Südamerikas nennt, ist ihr Reichtum an mittelamerikanischen Formen, die etwa 50 % der Avifauna ausmachen. CHAPMAN (1926) führt das darauf zurück, daß das vom Amazonasbecken isolierte Gebiet der Einwanderung von Mittelamerika her offensteht. Umgekehrt wird aber auch die mittelamerikanische Ornis durch Einwanderer von Süden erheblich bereichert worden sein. Von den 186 dem Faunengebiet eigentümlichen Vogelarten und -Rassen analysiert CHAPMAN (1926) 105 nach ihrer Herkunft: 57 werden als mittelamerikanische, 30 als amazonische und 18 als weit verbreitete Formen bezeichnet. In einer Liste (S. 59—61) bringt der zitierte Autor 191 Arten und Unter-Arten von Vögeln zur Kenntnis, die ganz oder doch hauptsächlich der „Colombian-Pazific Fauna“ angehören. Nach eigenen Feststellungen kommen von diesen aber wenigstens 11 außerdem noch in benachbarten Klimabereichen vor. Von den restlichen 180 Formen wurden bisher nur 13, das sind 7 %, auf peruanischem Gebiet nachgewiesen. 11 davon sind Endemismen des Klimabereiches, die meistens nach Norden nur bis Esmeraldas in Ekuador verbreitet sind und 2 (*Myiobius*

atricaudus portovelae und *Myiophobus fasciatus crypterythrus*) kommen auch noch auf der Ostseite der Anden vor, können also im Bereich des Porculla-Passes eingewandert sein. Weitere von CHAPMAN nicht aufgeführte 12 Arten kommen noch im feucht-heißen Gebiet Nordwestperus vor, fehlen aber ganz oder fast ganz den angrenzenden Gebieten, so daß die Zahl von Arten und Unterarten von Vögeln, die den peruanischen Teil des Klimabereiches charakterisieren nach den bisherigen Untersuchungen 23 beträgt.

b) Der Waldrand des immergrünen Niederungs-Regenwaldes (Abb. 39 und 40). Die Waldränder an Bächen und Lichtungen sind vom Inneren des Waldes sehr verschieden. Sie zeichnen sich vor allem durch eine sehr artenreiche Fauna aus. Ein Teil der schon im vorigen Absatz genannten Vogelarten kommt auch häufig an den Waldrändern vor; dazu kommen aber noch Arten wie *Sporophila aurita ophthalmica*, *Brotheris pyrrhopterus*, *Cyclarhis guyanensis virenticeps*, *Compsothlypis pitiayumi pacifica* und *Tanagra saturata*.

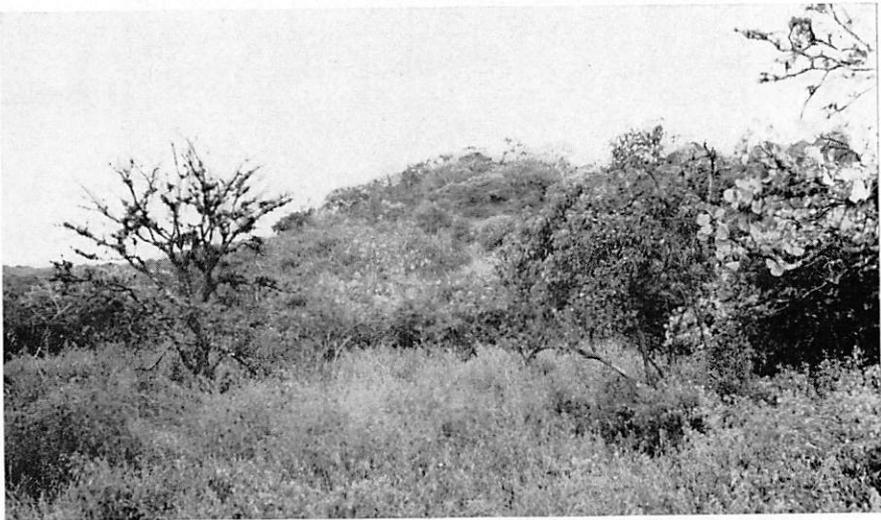


Abb. 39: Teilweise immergrüner makrothermer Buschwald. Bei Angolo (Küste von Nordperu).

Dem Waldrand ökologisch nahe verwandt scheint der teilweise immergrüne Niederungs-Buschwald zu sein. Ob aber dieser im Waldgebiet Nordwestperus häufige Lebensraum als eine natürliche Lebensstätte bezeichnet werden kann, ist sehr ungewiß. Die untersuchten Bestände gleichen ganz dem sekundären Buschwald auf Kahlschlägen. *Columbigallina buckleyi*, *Myrmia micrura* und *Rhodospingus cruentus* sind hier charakteristisch.

Als dem Waldrand nahe verwandt müssen auch die Reliktvorkommen des tiefergelegenen Waldes zwischen Olmos und dem Porculla-Paß und bei La Florida aufgefaßt werden, wo u. a. *Arremon a. abeillei* lebt.



Abb. 40: Übergangszönose von immergrünem makrothermem Regenwald in regenzeitgrünen Trockenwald (Reliktbestand); in 600 m Höhe. Bei La Florida (unterster westlicher Andenabhang in Nordperu).

c) Immergrüner mesothermer Regenwald (oder immergrüner „subtropischer“ Regenwald) (Abb. 41 bis 44). Der am eingehendsten studierte „subtropische“ Wald befindet sich auf dem Gebiet der Hacienda Taulis. Die Untergrenze liegt bei etwa 1200 m, die Obergrenze bei 2000 m, wobei das Zentrum des Waldes bei 1700 m Höhe liegen dürfte. Unterhalb von 1200 m, besonders im Gebiet der Hda. Montesecco, sind nur noch wenige Waldreste erhalten, die interessante Übergangsformen zum „tropischen“ Regenwald und zum regenzeitgrünen Wald sind. Diese sind, ebenso wie auch die Untergrenze des mesothermen Regenwaldes selbst, aber nur schwer zu erkennen, weil der Wald unterhalb von 1600 m fast ganz durch Kulturland ersetzt worden ist. Die Obergrenze liegt dort, wo durch Anstoßen der normalerweise in der Regenzeit über dem Walde liegenden Wolkendecke Nebelwald auftritt. Es reicht jedoch der Wald vom

vorwiegend „mesothermen“ Typ in den Taleinschnitten (Quebradas) stellenweise noch bis etwa 2600 m Höhe in den oligothermen Regenwald hinein. Der mesotherme Regenwald ist durch sehr gleichmäßige Bestände hoher Bäume gekennzeichnet, unter denen ein „Higuerón“ genannter baumwürgender *Ficus* besonders auffällt. Im Gegensatz zum oligothermen Regenwald findet man hier sehr viele zartblättrige Pflanzen.



Abb. 41: Mesothermer Regenwald; 1700 m Höhe. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

Im Inneren des Waldes, wo der Einfluß des Menschen fehlt, ist der mit verrottendem schwarzgefärbten Laub bedeckte Humusboden mit einer auf weite Strecken nur recht dürrtigen Krautvegetation bedeckt, in der eine Anzahl von Farnen und eine *Selaginella*-Art eine wichtige Rolle spielen. Die Strauchschicht, in der stellenweise Baumfarne auffallen, ist meistens deutlich zu erkennen, obwohl sie für gewöhnlich nicht so dicht ist, daß es dem Menschen schwer fiele, außerhalb der Wege durch den Wald zu gehen. Die Kronen der Büsche und Bäume der Strauchschicht breiten sich in etwa 3 bis 10 m Höhe aus. Die Waldbäume sind wohl überall wenigstens 20 m hoch. Die Bestände sind geschlossen, indem die Baumkronen aneinander stoßen. Die Epiphytenflora ist reichhaltig. Neben einer besonders häufigen Bromeliacee findet man eine Reihe von Orchideen, Farnen, *Peperomia* usw. auf den Ästen in den Baumkronen.

Die Fauna des mesothermen Regenwaldes ist artenreich und in den einzelnen Waldgebieten reich an Endemismen, die man besonders unter den nicht fliegenden Wirbellosen findet. Bisher nur von Taulis bekannt sind z. B. die Schnecken *Thaumastus (Quechua) taulisensis* ZILCH, *Nenia (Columbinia)*

koepcke ZILCH und *Epiphragmophora haasi* ZILCH, der Chilopode *Lamyctes taulisensis* KRAUS, die Diplopoden *Leptodesmus (Leptodesmus) taulisensis* KRAUS, *Alocodesmus olivaceus* KRAUS, *Olmodesmus taulisensis* KRAUS, *Taulidesmus nodosus* KRAUS, *Perucricus rostratus* KRAUS, *Eurhinocricus angustiramus* KRAUS, *Epinannolene cylindricaulis* KRAUS und die Opilioni-
den *Timoleon armatanalis* ROEWER, *Taulisa koepcke* ROEWER und *Vononissus silvestris* ROEWER.



Abb. 42: Mesothermer Regenwald (im Inneren des Waldes); in 1700 m Höhe. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

Schon ganz verschieden von der Fauna von Taulis ist die Fauna der um weniger als einen Breitengrad weiter nördlich gelegenen kleinen mesothermen Waldgebiete (Fragmentvarianten) in 1400 bis 2000 m Höhe am Wege von Olmos zum Porculla-Paß. Hier ist die Schneckengattung *Thaumastus (Quechua)* durch die Art *olmosensis* ZILCH vertreten, von den zahlreichen Diplopoden ist nur *Leptodesmus (Perudesmus) nodosus* KRAUS mit Taulis gemeinsam, während sonst erhebliche Verschiedenheiten festzustellen sind.

Nur unterhalb vom Porculla-Paß gefunden wurden: *Porcullosoma castaneum* (KRAUS), *Leptodesmus (Desmoleptus) ornatus* KRAUS und *L. (D.) similis* KRAUS, *Alocodesmus pseudolivaceus* KRAUS und *A. aporus* KRAUS, sowie zwei weitere *Olmodesmus*-Arten und je eine Art der Gattungen *Oncodesmoides*, *Eurhinocricus* und *Siphonophora*. Unter den Opilioniden scheint in der dortigen Gegend *Avima olmosa* ROEWER endemisch zu sein; auch ein Onychophore: *Oroperipatus koepcke* ZILCH ist von dort bekannt, neben Canchaque und Chugur der einzige Fundort dieser Gruppe an der Westseite der peruanischen Anden.

Unter den Amphibien und Reptilien, die im Wald von Taulis zahlreich vertreten sind, aber noch nicht zusammenfassend bearbeitet wurden, befinden sich weitere endemische Arten. Weniger eng verbreitet sind die Vögel, obwohl gerade sie sich besonders gut zur Charakterisierung der einzelnen Waldzonen und nicht zuletzt auch der mesothermen Zone eignen. Typische mesotherme („subtropische“) Waldvögel sind z. B. in der Nähe des Waldbodens: *Catharus fuscater caniceps*, *Grallaria ruficapilla albiloris*, *Scytalopus unicolor subcinereus* ZIMMER, Arten der Strauchschicht



Abb. 43: Mesothermer Regenwald (Übersichtsbild); in 1700 bis 2000 m Höhe. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

sind *Atlapetes torquatus* ssp., *Boissonneaua mathewsii*, in der Gipfelregion findet man *Pharomachrus pavoninus auriceps*, *Calospiza viridicollis fulvigula* u. a. Unter den Säugetieren sind bemerkenswert: der große Marder *Galera (Tayra) barbara peruviana* (NEHRING), ein Greifstachler *Coendou* sp. (? *quichua* THOMAS), der Skunk *Conepatus quitensis* (HUMBOLDT) und der Brillenbär *Tremarctos ornatus* (CUVIER).

Ein großes mesothermes Regenwaldgebiet, das vor seiner teilweisen Zerstörung durch den Menschen vielleicht größer war als das von Taulis ist der tiefergelegene Teil der Montaña de Santa Rosa bei Chugur, die nicht weit von der kontinentalen Wasserscheide entfernt liegt. Ebenfalls erheblich durch Abholzung gelichtet ist das Waldgebiet um Canchaque/Palambla. Von den sicherlich recht zahlreichen Reliktvarianten des mesothermen Regenwaldes zwischen der ekuadorianischen Grenze und Taulis wurde die von Palambla/Canchaque am gründlichsten untersucht. Südlich von Taulis



Abb. 44: Mesothermer Regenwald (Reliktvariante); von 1900 m Höhe aus gesehen. Unterhalb des Porculla-Passes (westlicher Andenabhang in Nordperu).

wurde nur eine Reliktvariante im Bereich des Oberlaufes des Río Jequetepeque bei Huacararuco gefunden; an den mesothermen Regenwald erinnernde „Zwerg-Bestände“ sind allerdings noch bis in die Cordillera Negra (Hda. San Damián) auf fast 10° S. in Übergangsbiozönosen zum Flußufergebüsch in manchen Quebradas feststellbar. Die offenbar schon lange bestehende Isolierung der mesothermen Regenwaldgebiete an der Westseite der peruanischen Anden hat eine Aufspaltung mancher Arten in geographische Rassen zur Folge gehabt, ein Vorgang, von dem vor allem die nichtfliegenden Wirbellosen erfaßt wurden und der in einigen Fällen sogar, wie oben ausgeführt wurde, bis zur Bildung endemischer Arten ja sogar Gattungen fortgeschritten zu sein scheint.



Abb. 45: Bergsteppe mit Erosionstälern am Porculla-Paß; von 2140 m Höhe aus gesehen; oberhalb des auf Abb. 44 gezeigten Reliktbestandes mesothermen Regenwaldes. (Anden von Nordperu).

Das Gebiet des mesothermen („subtropischen“) Regenwaldes und der oberste Teil des („tropischen“) Niederungs-Regenwaldes ist das Gebiet des Kaffeeanbaus, der in Peru nach PLATENIUS (1957) in einer Höhe von 800 bis 2000 m (am erfolgreichsten etwas höher als 1000 m) Höhe bei einer Niederschlagshöhe von 1 bis 3 m und einer zwischen 17° und 25° C liegenden Temperatur vorgenommen wird. Monteseco (bei Taulis) und Canchaque sind die einzigen bedeutenden Kaffeeorte an der Westseite der peruanischen Anden. Auch auf der Ostseite der Anden liegen die Kaffeezentren in Peru weit zerstreut und sind von einander isoliert. Die mesothermen und ebenso auch die oligothermen Wälder („temperierten“ Wälder) sind ferner als

Holzlieferanten und nach ihrer Zerstörung als guter Weidegrund von großer wirtschaftlicher Bedeutung.

d) Waldrand des immergrünen mesothermen Regenwaldes (oder Waldrand des immergrünen „subtropischen“ Regenwaldes). Größere Variation der ökologischen Faktoren bedingt es, daß auch im Bereich des mesothermen Regenwaldes gerade die Waldränder besonders reich an Arten sind. An ihnen findet man eine große Zahl von Pflanzen und Tieren, die nur hier vorkommen, dem Waldesinneren aber ganz fehlen. Es müssen wenigstens drei verschiedene Waldrandtypen unterschieden werden: 1. Waldrand an Flüssen und Bächen, der durch großblättrige Araceen, Bambus und Baumfarne und durch einen reichen Epiphytenbewuchs der Bäume gekennzeichnet ist, 2. Waldrand an Felswänden und steilen Berghängen, wo meistens kein besonderer Vegetationswechsel beobachtet wurde und 3. Waldrand an zeitweiligen Lichtungen, die meistens durch Zusammenstürzen eines großen Baumes entstehen. Auf und in der nächsten Umgebung der Lichtungen von Typ 3 bildet sich sehr schnell ein dichtes fast undurchdringliches Gestrüpp, das besonders viele Tierarten beherbergt. Solche Stellen sind den vom Menschen geschaffenen künstlichen Waldrändern an Kahlschlägen sehr ähnlich, am meisten natürlich denen, die unbewohnte und nicht in Kultur genommene Lichtungen begrenzen.

Die Fragmentvarianten des mesothermen Regenwaldes, besonders die südlichen, auf den Gebieten der Hacienden Llaguén und San Damián gelegenen müssen als fast nur aus Waldrand bestehend aufgefaßt werden. Interessant ist, daß der Brillenbär, obwohl er zeitweilig außerhalb des Waldes zu leben vermag, eng an das Vorhandensein der Fragmentvarianten des mesothermen Waldes gebunden ist. Die Südgrenze seines Verbreitungsgebietes liegt im Bereich des Río de la Fortaleza, wo auch die südlichsten Ausläufer des mesothermen Regenwaldes zu suchen sind. Auf der Ostseite der Anden geht der Brillenbär wesentlich weiter nach Süden (bis Bolivien).

Das Studium der Waldrandbiotope dürfte deshalb von besonderer Bedeutung sein, weil nach TISCHLER (1955a) S. 175 zahlreiche Kulturfolger von den Bewohnern der Waldränder abstammen, während die eigentlichen Waldbewohner nur zum geringen Teil in Anthropozönosen zu existieren vermögen, d. h. bei einer einschneidenden Veränderung des Waldes meistens aussterben.

e) Nebelwald (Abb. 46, 47 und 48). In solchen Andentälern, wie das von Taulis oder das von Canchaque, in denen sich mesothermer Regenwald befindet, beobachtet man, daß sich in der Regenzeit fast an jedem Morgen in einer bei etwa 2000 m liegenden Höhe lange Wolkenketten bilden, die eng an die Berghänge angeschmiegt, langsam von den meerwärts liegenden Talgebieten her aufsteigen. Am späten Vormittage pflegen diese Wolken zu einer geschlossenen Wolkendecke über dem Gebiet des mesothermen Regenwaldes zusammenzufießen. An den Stellen, an denen diese Talwolken regelmäßig die Berghänge berühren, befindet sich in einer Höhe zwischen 1900 und 2400 m ein sehr moosreicher und relativ artenarmer Nebelwald. Über ihm liegt der oligotherme Wald, der in Nordperu noch bis 3000 m Höhe hinaufgeht. Der Nebelwald ist also eine nur schmale zwischen mesothermen und oligothermen Wald eingeschobene Zone. Extrem hohe Luftfeuchtigkeit und niedrige Temperaturen werden durch die Nebel be-



Abb. 46: Baumfarn mit Epiphytenbewuchs in der Übergangszone vom Nebelwald in immergrünen oligothermen Regenwald; in 2500 m Höhe. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

dingt, die in der Regenzeit fast täglich den Wald durchziehen. Zwei Formen des Nebelwaldes sind zu unterscheiden: 1. der „Mooswald“, den man vorwiegend an den exponierten Berghängen antrifft und der durch dünne Bäume gekennzeichnet ist, die dicht mit Moosen bewachsen sind, welche stellenweise sogar in langen Fahnen von den schrägen Stämmen und Ästen herabhängen und 2. den Baumfarn-Mischwald, den man mehr in den Taleinschnitten also auf feuchterem Untergrunde antrifft. Größere Nebelwälder findet man in Taulis und bei Canchaque-Palambra; kleine bis kleinste Bestände gibt es aber auch bei Llaguén und im Walde von Zárate und zwar Mooswald, während der Baumfarn-Mischwald an die großen Waldgebiete gebunden ist.

f) Immergrüner oligothermer Regenwald (immergrüner „temperierter“ Regenwald oder Ceja-Wald) (Abb. 48 und 49). Im Gegensatz zu dem an zartblättrigen Pflanzen reichen mesothermen („subtropischen“) Regenwald sind im immergrünen oligothermen Regenwald die hartblättrigen Bodenpflanzen sehr auffallend, eine Erscheinung, die sicherlich sowohl mit dem niedrigen Wuchs der Bäume als auch mit dem extremer ausgeprägten Wechsel von Regenzeit und Trockenzeit, der größeren Zahl von Sonnenstunden in der Regenzeit bei einer vielleicht nicht einmal niedriger liegenden absoluten Regenmenge im Jahr und wohl auch mit den niedrigeren Temperaturen im Zusammenhang stehen dürfte. In der Regenzeit kann man ja fast täglich von der oligothermen Waldzone aus am Nachmittage auf ein Wolkenmeer sehen, das sich über dem darunter liegenden mesothermen („subtropischen“) Walde ausbreitet (Abb. 47) und ihm Regen und Schatten gibt, die dem oligothermen Gebiete viel häufiger fehlen.

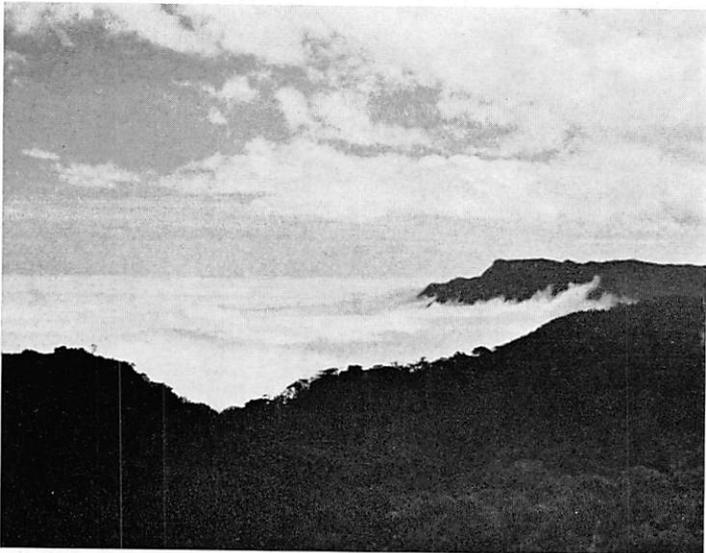


Abb. 47: Blick aus 2600 m Höhe vom Gebiet des immergrünen oligothermen Regenwaldes auf die Wolkendecke, unter der der mesotherme Regenwald liegt. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

Wie schon M. KOEPECKE (1954a und 1954b) auseinandergesetzt hat, deren Angaben von DORST (1955 und 1955/56) übernommen wurden, dehnt sich das Gebiet der immergrünen oligothermen („temperierten“) Bergwälder viel weiter nach Süden aus, als man nach den bisherigen Veröffentlichungen (CHAPMAN 1926, WEBERBAUER 1945) annehmen konnte. Die südlichsten Spuren dieser Waldzone wurden noch in der Umgebung von Arequipa gefunden. Es scheint, daß immergrüner oligothermer Regenwald, mit den entsprechenden lichten Bergwäldern abwechselnd, von Ekuador aus eine nur hier und da auf weite Strecken (meist durch besonders tief eingeschnittene Flußtäler) unterbrochene Zone bildet, die in ganz Nordperu besteht und weiter im Süden in eine Kette von kleinen inselartigen Gebieten aufgespalten ist, die um so weiter auseinander liegen, je weiter man nach Süden geht.

Die Bäume des immergrünen oligothermen Regenwaldes sind zum großen Teil Hartlaubgewächse, von denen manche, wie die Myrtacen der Gat-



Abb. 48: Immergrüner oligothermer Regenwald; in 2600 m Höhe. Hda. Taulis (westlicher Andenabhang in Nordperu).

tung *Eugenia* habituell an die Kiefern der nördlichen Halbkugel erinnern. Charakterbäume dieser Wälder sind in Nordperu die Konifere (Podocarpacee) *Podocarpus oleifolius*, der „Saucecillo“ und nach WEBERBAUER (1945 und 1951) Arten von *Weinmannia* (Cunoniaceae) und *Ocotea architectorum* welche letztere besonders für den Wald von Chugur typisch ist. Auch die Magnoliacee *Drimys* tritt hier auf, weshalb RAUH (1958) den immergrünen oligothermen Regenwald von Taulis auch als *Podocarpus-Drimys*-Wald bezeichnet. Hartblättrige Farne, Bärlappe, Moose, halbsukkulente Orchideen kennzeichnen die meist dichte Bodenvegetation. Die Bäume sind stellenweise dicht mit Epiphyten (Bromeliaceen, Ericaceen, Orchideen, Farne etc.) bewachsen. Die Bodenbildung ist von der im mesothermen Regenwalde herrschenden sehr verschieden, was zum Teil wohl auf die schwer verrotten Blätter der Hartlaubgewächse und auf die größere Trockenheit zurückzuführen ist.

Die recht artenreiche Tierwelt weicht auffällig von der des mesothermen Regenwaldes ab; inwieweit sie aber über die geographisch bedingte Variabilität hinaus von der der lichten Bergwälder der oligothermen („temperierten“) Waldzone unterschieden werden kann, müssen spätere Untersuchungen ergeben. Vögel, die für die immergrünen oligothermen Regenwälder von Taulis besonders kennzeichnend sind, sind u. a.: *Ensifera ensi-*



Abb. 49: Immergrüner oligothermer Regenwald (Blick auf die Waldzone der gegenüberliegenden Talseite); in 2450 bis 2800 m Höhe. Hda. Llaguén (westlicher Andenabhang des nördlichen Mittelperu).

fera schliephakei, *Ochthoeca rufi-pectoralis obfuscata*, *Pseudocolaptes boissonneautii pallidus* ZIMMER, *Automolus r. ruficollis*, *Basileuterus nigro-cristatus*, *Anisognathus lacrymosus caerulescens*, *Thraupis cyanocephala*, *Calospiza v. vassorii*, *Atlapetes rufinucha chugurensis*, *Myioborus melanocephalus griseonuchus*, *Aglaeactis cupripennis parvula*. Bei allen diesen Formen mit Ausnahme von *Basileuterus*, *Calospiza*, *Atlapetes* und *Aglaeactis*, die noch bei Huacraruco bzw. Sunchubamba angetroffen wurden, liegt die Südgrenze ihres bisher bekannten Verbreitungsgebietes bei Taulis.

g) Der Waldrand des immergrünen oligothermen Bergwaldes. Wie TROLL (1959) hervorhebt, ist die Waldgrenze gegen das Jalca- bzw. Punagrasland in den Anden entweder scharf, was meistens der Fall ist, oder sie besteht aus einer schmalen Gebüschzone. Charakteristisch für die obere Waldgrenze ist in Peru das schon von CHAPMAN betonte Aufwärtslecken des Waldes in schmalen Schluchten, so daß die Waldbestände oftmals „fingerartige“ Fortsätze nach oben in das angrenzende Grasland vortreiben. Die Waldrandfauna scheint weitgehend mit der der immergrünen oligothermen lichten Bergwälder übereinzustimmen.

h) Immergrüner oligothermer lichter Bergwald. (Abb. 50 bis 56). Der oberste Teil der oligothermen (bzw. „temperierten“) Waldzone zeichnet sich auch in den dichter bewaldeten Gebieten wie bei Taulis durch lichtere und niedrigere Baumbestände aus. Dieser lichte Bergwald ist ein Waldtyp, der fast am gesamten Westhang der peruanischen Anden entlang verbreitet ist, während der viel dichtere und höhere immergrüne oligotherme Regenwald auf den Norden des Ugb. beschränkt bleibt. In Mittelperu findet man den Wald nur in besonders regenreichen Tälern und zwar meistens nur auf der einen Talseite, was wahrscheinlich mit der Intensität der Sonneneinstrahlung in Zusammenhang steht. Der Boden ist meistens sehr reich an Steinen, oft genug besteht er eigentlich nur aus Felsblöcken und Steinen, zwischen denen sich etwas Erde befindet. Die Bodenbildung ist aber intensiver als in den laubabwerfenden Wäldern, wenn auch nirgends so reichlich wie im mesothermen Regenwald. Obwohl die lichten Bergwälder ausnahmslos zu den immergrünen Wäldern gehören, so ist doch ihre Vegetation hochgradig regenzeitabhängig. In der Regenzeit entwickelt sich hier eine überaus reiche Bodenvegetation (Abb. 56), in der zartblättrige (hygrophile) Gewächse vorherrschen. Außerdem entwickeln sich dann sehr auffällige regenzeitgrüne Kletterpflanzen, die manche Bäume so stark überwuchern können, daß ihr Laub von dem der Kletterpflanze ganz verdeckt ist. Die immergrünen oligothermen lichten Bergwälder haben also in der Regenzeit ein ganz anderes Aussehen als in der Trockenzeit. In allen in den vorigen Abschnitten behandelten immergrünen Wäldern ist dieser jahreszeitliche Unterschied zwar ebenfalls vorhanden, aber viel weniger ausgeprägt.

Unter den nur zeitweilig grünen Kräutern fallen die knollenbildenden Arten (z. B. eine Reihe von Wildkartoffel-Arten und Begonien) besonders auf. Die Tierwelt ist hier ebenfalls stark saisonabhängig, indem sich ein Teil der Tiere (Myriapoden, Opilioniden, Isopoden, Schnecken etc.) in der Trockenheit tief in den Erdboden zurückzieht, oder wie manche Schnecken, schon in den oberflächennahen Bodenschichten in „Trockenschlaf“ verfällt. Auf Bäumen übersommert dagegen die stellenweise seltene Schnecke *Steno-*



Abb. 50: Immergrüner oligothermer Bergwald; in 2900 m Höhe. Zárata (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

stylus zilchi WEYRAUCH. Besonders wesentlich ist der Jahreszeitenwechsel natürlich für die nur zu bestimmten Zeiten fliegenden Insekten. Auch wandernde Formen treten hier in Erscheinung, so findet man z. B. manche Kolibris wie *Aglaeactis curipennis caumatonotus* hier oft zur Blütezeit des *Phrygilanthus*, während die Cotingiden *Heliochera rubro-cristata* und *Zaratornis stresemanni* M. KOEPCKE nur im Oktober und November, wenn die *Oreopanax*-Beeren und andere Früchte reif sind, beobachtet werden konnten.

Der immergrüne oligotherme Regenwald ist ebenso wie die Niederungsregenwälder und die mesothermen Regenwälder eine über große Flächen ausgebreitete in sich gleichartige Biozönose, deren Bestände trotz ihrer Fülle an Pflanzen- und Tierarten untereinander (abgesehen von den Fragmentvarianten) relativ wenig variieren. Ganz anders verhält sich in dieser Hinsicht der immergrüne oligotherme lichte Bergwald. Er läßt sich nämlich, offenbar durch die verschiedene Wirkung einiger Extremfaktoren, in leicht unterscheidbare Waldtypen einteilen. Es werden unterschieden:

1. *Oreopanax*-Bestände. — *Oreopanax* sp. (Araliaceae) ist ein dicker im Lebensformtyp an eine Roßkastanie erinnernder Kugelbaum, der häufig lichte Bestände bildet, in denen die Baumkronen für gewöhnlich nicht an-



Abb. 51: Immergrüner oligothermer Bergwald (lichter Eugeniawald, Reliktbestand); um 3000 m Höhe. Blick auf das Wäldchen von Manzanallo bei Huachac im Zuflußgebiet des Río Pisco (westlicher Andenabhang des südlichen Mittelperu).

einanderstoßen. TROLL (1959) sagt, daß der Lebensformtyp des „Kugelschirmbaumes“ für die Höhenwälder der Tropen charakteristisch sei. Die Gattung *Oreopanax* war in Peru bisher hauptsächlich von der Ostseite der Anden bekannt, wie u. a. aus WEBERBAUER (1945) hervorgeht. Größere Bestände wurden in Zárate und bei Colcabamba gefunden.



Abb. 52: Immergrüner oligothermer Bergwald (gelichteter *Oreopanax*-bestand); von ungefähr 3000 m Höhe aus gesehen. Bei Colcabamba (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

2. *Eugenia*-Bestände. — Die Myrtacee *Eugenia quinqueloba* McVAUGH wurde im Wald von Zárate entdeckt, wo sie dichte Bestände bildet. Ganz ähnliche, teilweise aber kleinere *Eugenia*-Gehölze wurden später bei Llaguén, Yánac, San Damián, Manzanallo und Cachui gefunden. Das harte Laub des in der Wuchsform an eine Kiefer erinnernden Baumes bildet eine harte Bodenstreu, die sich nur sehr langsam in Humus umwandelt.

3. *Escallonia*-Bestände. — Verschiedene Arten der Saxifragaceen-Gattung *Escallonia* sind für das Andengebiet Perus charakteristisch. *Escallonia* ist ein häufiger Baum und Strauch der oligothermen Bergwälder, der viel-

fach eigene lockere Bestände bildet. Oft liegen diese um einen *Oreopanax*- oder *Eugenia*-Kern herum. Ganz reine und dichte Bergwälder aus *Escallonia* sind nicht allzu häufig, meistens sind vielmehr Buschwälder oder lichte Mischwälder vorhanden. *Escallonia* ist ein häufiger Charakterbaum bei Taulis, Llaguén, Colcabamba, San Damián, Zárate, Surco und Cachuí.



Abb. 53: Immergrüner oligothermer Bergwald; in 2800 bis 3000 m Höhe. Bei Chugur (westlicher Andenabhang in Nordperu).

4. *Polylepis*-Bestände der oligothermen Zone (Abb. 54). — Wie schon WEBERBAUER (1945) ausführt, bildet eine *Polylepis*-Art bei El Tambo und vielleicht auch noch an anderen Stellen Nordwestperu kleine Wäldchen dicht unterhalb der Baumgrenze in etwa 3000 m Höhe. RAUH (1958) nennt den Wald von El Tambo einen *Polylepis*-*Weinmannia*-Wald. Das Auftreten der Gattung *Polylepis* in so geringer Höhe und die Tatsache, daß solche Bestände ohne Schwierigkeit in die vorhandenen Waldzonen eingegliedert werden können (Oberrand der oligothermen Zone), ist um so merkwürdiger, als in Mittel- und Südperu die *Polylepis*wälder nur in großen Höhen auftreten (vergl. Abschnitt i) und zwar in den Hochanden völlig losgelöst von der oligothermen Zone.

5. Mischbestände. — Außer den Übergangswäldern, die durch den Übergang von einem der vier vorstehend genannten Waldtypen in einen der anderen entstehen, gibt es auch noch richtige Mischwälder, in denen die vier Baumarten mit anderen Bäumen durcheinander stehen. Derartige Be-



Abb. 54: Immergrüner oligothermer Bergwald (lichter *Polylepis*-Bestand); in 3000 m Höhe. El Tambo, oberhalb von Palambra (westlicher Andenabhang in Nordperu).

stände findet man besonders in den kleinen Taleinschnitten, die die lichten Bergwälder durchziehen. Hier kann die Vegetation so dicht sein, daß man versucht ist, von einem Berg-Urwald zu sprechen. Diese Waldform stellt also das Vegetationsmaximum der Bergwälder am mittelperuanischen westlichen Andenabhang dar.

Die abgeschlossene Lage der immergrünen Wälder der oligothermen Zone der westlichen Andenseite Perus bedingt es, daß die Fauna jeder einzelnen Waldinsel ihre Besonderheiten hat. Am zahlreichsten sind diese natürlich wieder unter den nicht fliegenden Wirbellosen. So tritt z. B. in fast allen bisher untersuchten Wäldern dieser Art die Schneckengattung *Epiphragmophora* auf und zwar in einer Reihe verschiedener Arten, von denen bis jetzt beschrieben wurden: *E. (Pilsbrya) taulisensis* ZILCH von Taulis, *E. llaguénica* ZILCH von Llaguén und *E. tiscei* WEYRAUCH (i. l.) im mittelperuanischen Sektor. Weit verbreitet scheint auch die große Baumschnecke *Stenostylus zilchi* WEYRAUCH zu sein, die bisher von San Damián bis Záráte gefunden wurde. Unter den allgemein sehr eng verbreiteten Diplopoden wurden bis jetzt nur zwei Arten gefunden, die in mehr als einer Waldinsel vorkommen: *Olmodesmus minimus* KRAUS, der in Taulis und unterhalb des Porculla-Passes lebt und *Habrodesmus llaguénicus*, der in der Nominatform von Llaguén und in der Rasse *taulisensis* KRAUS von Taulis bekannt ist. Im übrigen bieten die Diplopoden ein buntes Bild. Es wurden gefunden in Llaguén: *Leptodesmus (Pseudoleptodesmus?) bivittatus* KRAUS und *Olmodesmus longipes* KRAUS, in Yánac: *Rhinocricus ancashi* KRAUS, *Rhinocricus corongus* KRAUS und *Mestosoma maquisi* KRAUS und in Záráte: *Catharosoma mamillatum* KRAUS, *Rhinocricus zaratensis* KRAUS und *Epinannolene flagellata* KRAUS. — Auffallend weit verbreitet sind die meisten Chilopoden, von denen einige wie *Otocryptops f. ferrugineus* LINNAEUS in den meisten Teilen des Untersuchungsgebietes gefunden werden. Eng verbreitete Arten gehören zur Gattung *Newportia*, von der in Llaguén *N. peruviana* KRAUS und *N. koepckei* KRAUS und in Záráte *N. ignorata* KRAUS leben. — Auch bei den Opilioniden findet man neben fast überall vorkommenden weitverbreiteten



Abb. 55: Übergangszönose von immergrünem oligothermem Bergwald in immergrüne Bergsteppe; in 3200 m Höhe. Bei Chuquibamba (westlicher Andenabhang in Südperu).

Arten wie *Acrographinotus curvispina* ROEWER einige, die bisher nur von einer Waldinsel bekannt sind, wie: *Metarhaucus variatus* ROEWER von Taulis, *Zamora peruviana* ROEWER und *Cargaruaya insignita* ROEWER von Llaguén.

Über die Vögel der lichten Bergwälder der temperierten Zone wurden bereits von M. KOEPCKE (1954a und 1958) am Beispiel des Waldes von Zárate grundsätzliche Angaben gemacht. Neben weitverbreiteten Arten wie *Zonotrichia capensis peruviansis* oder *Thraupis bonariensis darwini* und Arten, die von den benachbarten Hochgebirgs- und Tiefland-Biotopen her in die Wälder eindringen, findet man eine ganze Anzahl von Arten der temperierten Zone, die in allen oder fast allen Waldinseln angetroffen werden wie *Heliochera rubro-cristata*, *Cranioleuca antisiensis*, *Ochthoeca albididema* und *Leptasthenura pileata*. Bis jetzt nur von Zárate und Yánac bekannt ist der Cotingide *Zaratornis stresemanni* M. KOEPCKE. Relativ eng



Abb. 56: Immergrüner oligothermer Bergwald (im Inneren eines lichten *Eugenia*-Bestandes in der Regenzeit); in 2900 m Höhe. Zárate (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

verbreitet sind wohl auch *Ochthoeca piurae*¹⁾, die bisher nur von Palambra, Samne, San Damián und Colcabamba bekannt ist und *Atlapetes nationi*.

Der letztgenannte ist ein Charaktervogel der mittel- und südperuanischen lichten Bergwälder. Nach den bisherigen Ermittlungen liegt sein Verbrei-

1) Bisher als *O. leucophrys piurae* bekannt. Die Begründung der Namensänderung soll später durch M. KOEPCKE veröffentlicht werden.

tungsgebiet zwischen Maynapall bei Otuzco (8° S.) und Chuquibamba (16° S.). (Als Fundort des Typusexemplars von *A. nationi* wird allerdings Ninarupa genannt. Falls es sich um den am östlichen Andenabhang gelegenen Ort dieses Namens handeln sollte, dürfte ein Irrtum vorliegen, denn die Art wurde sonst nur an der Westseite der Anden gesammelt und ist auf der Ostseite durch den ähnlichen *A. schistaceus* ersetzt.) Die Rasse *seebohmi* von *A. nationi* ist nach Süden bis etwa 10 1/2° S. verbreitet und bei Colcamba und San Damián ein überaus häufiger Vogel. Die Nominatrasse lebt bei Zárate, Surco, Matucana und am oberen Río Chillón, während von Cachui an nach Süden zu die Rasse *brunneiceps* gefunden wird.



Abb. 57: Immergrüne oligotherme Buschsteppe; in 2600 m Höhe. Zwischen San Bartolomé und Zárate (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

i) *Polylepis*-Wald oder mikrothermer Andenwald (Abb. 58 und 59). Es ist bisher noch wenig bekannt, daß die baumförmigen Rosaceen der Gattung *Polylepis* in den Hochanden von Mittel- und Südperu größere Wälder bilden. Kurze Angaben über diese „Queñoales“ findet man besonders bei WEBERBAUER (1945), BARREDA (1952 und ohne Jahreszahl), RAUH (1956c), M. KOEPCKE (1954a) und TROLL (1954). Die größten Waldbestände dieser Art gibt es in der Cordillera Blanca, aber auch in Südperu, z. B. bei Chuquibamba und auch in der weiteren Umgebung des Titicacasees sind *Polylepis*wälder zu finden. Selten sind sie offenbar in Mittelperu, fehlen dort aber durchaus nicht etwa. Eine Umfrage ergab, daß Queñoa-Wälder u. a. im Bereich des Oberlaufes des Río Santa Eulalia, sowie in der Nähe von Chinchina bei Zárate und auch bei Cachui vorhanden sein sollen. BARREDA nennt sie ferner für die Oberläufe der Ríos Pativilca und Huaura

im Distrikt Oyón im Departament Lima. RAIMONDI (1945) berichtet, im Jahre 1862 einen kleinen *Polylepis*wald am oberen Río Lurín besucht zu haben und erwähnt einen großen Wald, der sich im Bereich des Oberlaufes des Río Rímac befinden soll. Die Südgrenze der Queñoa-Vegetation liegt an der Westseite der Anden in Nordchile und zwar nach SCHMITHÜSEN (1956) auf etwa 19° S.



Abb. 58: *Polylepis*-Bestand; in 4200 m Höhe. Bei Chuquibamba (Hochanden in Südperu).

Die *Polylepis*bäume sind nach BARREDA ausgewachsen etwa $\frac{1}{2}$ m dick, können aber mehr als 1 m Durchmesser (ausnahmsweise sogar 1,8 m) bei einer Höhe von 5 bis 8 m erreichen. Nach RAUH sollen sogar noch dickere Stämme vorkommen und gelegentlich findet man auch einzelne Bäume, die bis 10 m hoch sind. Es wachsen meist 350 bis 800 Bäume pro ha. Die Wälder haben sehr verschiedene Flächenausdehnung; es werden 1 ha bis zu mehreren Quadratkilometern genannt. RAUH (1956c) betont, daß es Queñoales von kaum vorstellbarer Üppigkeit gebe, und zwar liegen diese hauptsächlich in der Weißen Kordillere. Man findet die *Polylepis*wälder meist in Höhen von 3500 bis 4500 m und noch darüber. Im allgemeinen scheint ihr Optimum bei 4200 m Höhe zu liegen. Ihre Untergrenze liegt wohl überall deutlich über der Obergrenze der oligothermen („temperierten“) Waldzone. Beide pflegen durch große Puna-Graslandgebiete weiträumig getrennt zu sein. Queñoawälder zeichnen sich auch dadurch aus, daß sie (wie viele andere Extrembiozönosen) für gewöhnlich aus nur einer einzigen Baumart bestehen, denn es scheint, daß nur gelegentlich andere Bäume wie *Buddleia*-Arten beigemischt sind. Die nur sehr langsam verrottenden und in Humus

übergehenden Blätter und Rindenteile der Bäume können örtlich eine dicke Bodenstreu bilden, die aber arm an Bodentieren zu sein scheint.

Polylepis-Bestände wachsen vor allem auf steinigem Grunde. Oftmals ist ein Steinfeld oder ein steiniger Berghang mit *Polylepis*, das angrenzende an Steinen arme erdige Gebiet aber mit Puna-gräsern bewachsen. Die von ELLENBERG (1958a und 1958b) für diesen sehr auffälligen Sachverhalt gegebene Erklärung, nämlich daß der Mensch und seine Haustiere den Wald auf dem flachen steinarmen Untergrund vernichtete, was er auf dem steinigen Grunde wegen der Belästigung durch die Steine nicht vermochte, kann nur einer falschen Einschätzung der sportlichen Fähigkeiten der Gebirgsindianer und ihrer Haustiere entspringen. Außerdem beweist die von ELLENBERG gebrachte Abbildung eines an einer Mauer stehenden *Polylepis*-Baumes, daß diese Bäume trotz der unmittelbaren Nähe von Mensch und Haustieren sogar innerhalb von Ortschaften zu gedeihen vermögen, wenn sie nur an einem mikroklimatisch für sie günstigen Platz aufwachsen konnten, d. h. falls in ihrer Jugend gegen Wind schützende und das Regenwasser ableitende bzw. sammelnde Steine oder Mauern vorhanden waren, die auch für die erforderliche Erwärmung des Bodens erforderlich sein dürften. WEBERBAUER (1907), der *Polylepis* ebenfalls als eine Art der Felsen und Steinfelder behandelt, sagt: „... auf steinigem Untergrund liegt die Vegetationsgrenze höher als auf reichlich befeuchteter Erde. Die Erklärung dieser Erscheinung hat meines Erachtens von den Wärmeverhältnissen des Bodens auszugehen.“ WEBERBAUER (1930) stellt diesbezügliche Daten über die mikroklimatischen Verhältnisse der Böden der Hochanden zusammen. Sehr wesentlich ist in den tropischen Hochgebirgen aber auch das örtliche Geländeklima. Dazu sagt TROLL (1959): „Auf Plateaus und in Becken können durch die Bildung von Kaltluftseen und Temperaturinversionen Fröste auftreten, während an Hängen und Gipfeln in beträchtlich größerer Höhe noch Frostfreiheit herrscht.“ Auch CERRATE (1957) hebt hervor, daß die *Polylepis*wälder an geschützten Stellen in Quebradas und an Felsen auftreten. Es sei dem noch hinzugefügt, daß die Bäume nach BARREDA meist auf um 40 bis 60° geneigten Hängen stehen und zwar vor allem auf solchen, die nach O bis SO orientiert sind.

Über die offenbar sehr wenig artenreiche Boden- und Strauchvegetation der *Polylepis*wälder, wurde bisher fast nichts veröffentlicht. WEBERBAUER (1945) S. 394 führt nur die Composite *Gynoxys* an. Vielfach bilden Puna-gräser den wesentlichen Bodenbewuchs. Ein rotblühender *Phrygilanthus* ist ein oft zu beobachtender Parasit oder Epiphyt der Bäume.

Die Tierwelt dieser mikrothermischen Wälder WEBERBAUERS (1945) scheint bisher noch von keinem Zoologen näher studiert worden zu sein. Aus tiergeographischen Erwägungen heraus wäre ihre Untersuchung jedoch sehr wünschenswert, weil man auf diesem Wege wohl einige Aufschlüsse über den Zusammenhang von westandiner und ostandiner Waldfauna erhalten könnte. Auch vom Verfasser konnten bisher nur Kurzuntersuchungen durchgeführt werden. Die Wirbellosenfauna scheint nicht sehr artenreich zu sein. In dem außerhalb des Untersuchungsgebietes im Zufußbereich zum Titicacasee gelegenen *Polylepis*wald von Choquechacra bei Caracara wurden u. a. der Opilionide *Caracarana inermis* ROEWER und der Chilopode *Schendylurus titicacaensis* (KRAUS) als relativ häufige Tiere der Bodenstreu

gefunden. — Ein Charaktervogel der *Polylepis*wälder ist der Coerebide *Oreomanes fraseri*, der eine mit der Rindenfärbung der *Polylepis*-Bäume hervorragend übereinstimmende kleiberähnliche Färbung besitzt. Eine besonders reichhaltige und wertvolle Vogelausbeute brachte CARRIKER von einer nur sehr kurzen Exkursion in die *Polylepis*wälder oberhalb von Yánac mit: *Yanacea a. alpina*, *Xenodacnis p. petersi*, *Leptasthenura yanacensis* und *Scytalopus magellanicus affinis* wurden bisher nur durch ihn und zwar nur bei Yánac gefunden und scheinen Charaktervögel der *Polylepis*wälder zu sein. Auch *Zaratornis stresemanni* wurde dort geschossen, eine Art, die sonst nur aus dem oligothermen („temperierten“) lichten Bergwald von Zárate bekannt ist.



Abb. 59: Polylepiswald (lichter Bestand); in 4200 m Höhe. Choquechacra bei Caracara (Hochanden im Bereich des Titicacasees).

Es ist anzunehmen, daß die *Polylepis*wälder früher eine größere Ausdehnung besessen haben als heute, ob sie aber eine geschlossene Waldzone gebildet haben, oder ob sie sogar die letzten Reste einer geschlossenen Waldbedeckung der Anden sind, kann nach dem gegenwärtig vorliegenden Tatsachenmaterial nicht endgültig entschieden werden. ELLENBERG (1958a) allerdings erklärt folgendes: „Alle Beobachtungen führen mithin zu dem Schluß, daß die heutigen Gebirgssteppen der peruanischen Anden bis zu etwa 4500 m Höhe hinauf von Natur aus bewaldet oder doch bebuscht wären. Sie sind das Ergebnis einer seit vielen Jahrhunderten fortschreitenden Waldverwüstung durch Viehweide und unregelmäßige Holznutzung“. An anderer Stelle fährt ELLENBERG (1958b) fort: „Im ersten Teil dieses Aufsatzes (Heft 21) wurde der Beweis erbracht, daß die bisher von allen Forschern

für natürlich gehaltenen Gebirgssteppen der Hochanden Perus bis zu etwa 4500 m Höhe hinauf Wald tragen könnten. Die verhältnismäßig dichte bäuerliche Bevölkerung auch früherer Zeiten hat den Wald im Laufe von vielen Jahrhunderten durch Holzschlag, Brand und vor allem durch Beweidung fast restlos vernichtet. Die Gebirgssteppen Perus haben also eine ähnliche Landschaftsentwicklung durchgemacht wie die Heiden, Trockenrasen und Macchien der europäischen Kulturländer.“ ... „Peru bietet eines der großartigsten Beispiele dafür, daß der Einfluß der extensiven Holz- und Viehwirtschaft auf das Landschaftsbild bisher unterschätzt wurde.“ Es wäre wohl kaum erforderlich, auf diese Ausführungen ELLENBERGS (der im übrigen einen Rückgang der Bewaldung durch Klimaänderungen nicht für diskutierbar zu halten scheint) ausführlich einzugehen, wenn er seine Ansicht nicht mit sehr weitgehenden auf die praktische Anwendung ausgerichteten Folgerungen verknüpfen würde. Er führt nämlich weiter aus: „Es erscheint deshalb aussichtsreich, großflächige Aufforstungen vorzunehmen, die dem Land sein früheres blühendes Aussehen zurückgeben, das Kleinklima verbessern und die Bodenerosion verlangsamen könnten.“ ELLENBERG meint außerdem, daß seine Auffassung, das gesamte Punagrasland Perus sei nichts als ein Kunstprodukt des Menschen, das heute die Stelle des ursprünglichen Waldes einnimmt, hauptsächlich wegen der Ungewohntheit dieser Vorstellung Einwänden begegnen muß. Es besteht kein Zweifel darüber, daß die zerstörende Wirkung des Menschen und seiner Haustiere im Andenraum eine erhebliche ist. Andererseits darf man aber auch diesen Faktor nicht überschätzen. Nach BARREDA (1952) werden die meisten *Polylepis*-bestände in regelmäßigem Turnus abgeholzt bzw. durchgeschlagen. Wo der Wald gerodet wurde, wächst er innerhalb von 35 Jahren wieder neu. Keineswegs bedeutet seine Abholzung also unbedingt seine Vernichtung. Es ist schwer, noch völlig unberührte *Polylepis*-bestände zu finden, und die meisten dieser Wälder sind garnicht die bisher noch vom Zugriff des Menschen verschont gebliebenen Restbestände einer ursprünglichen die gesamten Anden bedeckenden Waldbestände, wie ELLENBERG es vermutet, sondern die seit vielen Jahrhunderten unverändert unter erheblichem menschlichem Einfluß stehenden Wälder an Orten mit besonderen gehölzfreundlichen ökologischen Bedingungen. Man kann auch nirgends beobachten, daß sich die Queñoawälder irgendwo in erkennbarem Maße weiter ausdehnen, oder daß Punagrasland irgendwo Anzeichen einer „Rückentwicklung“ zum Walde zeigte, was bei der Menschenarmut des hochandinen Raumes eigentlich zu erwarten wäre. Im Gegensatz zu den Ausführungen ELLENBERGS muß nämlich betont werden, daß das gesamte Gebiet des Punagraslandes, das ja die *Polylepis*-wälder einschließt, mit Ausnahme der näheren Umgebung der größeren Seen (vor allem des Titicaca- und auch des Junin-Sees), sowie der Minenorte und der weitverstreuten Hirtenhütten praktisch weitgehend unbesiedelt ist, ja sich sogar dadurch auszeichnet, daß es oberhalb der Ackerbaugrenze liegt (TOVAR, 1957). Der Auffassung ELLENBERGS steht auch entgegen, daß an durchaus nicht wenigen Stellen dicht bei den Dörfern und Städten Strauchbiozöten vorkommen, die in größerer Entfernung vom Ort fehlen. Dies trifft z. B. für die nähere Umgebung des Titicacasees zu, die eine sehr hohe Bevölkerungsdichte aufweist, die der von Belgien entsprechen soll. Hier findet man ganz

nahe der Stadt Puno (ebenso wie auch an vielen anderen geeigneten Stellen in Seenähe) auf steinigem Grunde ausgedehnte Buschbestände, während man in einiger Entfernung vom See, trotzdem das Gelände dort fast unbewohnt ist, überhaupt keine Büsche sondern nur üppiges Punagrasland antrifft.

Nach TROLL (1955a) entsprechen die Waldgebiete der Anden den verschiedenen Wolkengürteln und die Beobachtung zeigt auch, daß *Polylepis*-wälder häufig gerade dort liegen, wo der Punawolkengürtel regelmäßig die Berge berührt. ELLENBERG faßt allerdings die Wolken als eine Folge des Waldes auf. TROLL (1959) sagt außerdem: „Dabei macht man die Erfahrung, daß solche Gehölze inmitten von Höhengrasland immer an bestimmte Bodenbedingungen, besonders blockreiche, steinreiche, gut durchlüftete Böden geknüpft sind, während die feinkörnigen dichten Böden daneben von baumfreien Grasfluren eingenommen werden. Hier macht sich offenbar die ganz verschiedene Bewurzelung von Holzpflanzen und Gräsern, auf die erstmals H. WALTER (1932) für die tropischen und subtropischen Trockengebiete aufmerksam gemacht hat, entscheidend geltend. *Polylepis*-Gehölze treten schon in den äquatorialen Anden weit über der Grenze des geschlossenen Waldes bis 4300 m Höhe auf (DIELS 1937), in den trockenen Puna-Anden reichen sie noch viel höher. In der Grenzkordillere von Westbolivien und Nordchile kommen sie nahe an 5000 m heran und liefern dort die höchsten baumförmigen Gewächse überhaupt.“ ... „Man kann oft von einem regelrechten *Polylepis*gürtel sprechen, der an den über den Altiplano aufragenden Bergen mit einer Wolkenstufe zusammenfällt. Auf den feinkörnigen Böden der Beckensohlen fehlen sie vollständig, ebenso wie viele andere holzige Gewächse, wodurch dann reine Puna-Steppen entstehen. Ihr Vorkommen zeigt enge Zusammenhänge mit Lokalklima und Bodenzusammensetzung.“ TROLL lehnt sodann im Folgenden den Standpunkt, es habe eine geschlossene Waldbedeckung der Anden bestanden ab und meint, daß es „nur einzelne durch gehölzfreundliche Bedingungen ausgestattete Gehölzstandorte“ gebe und gegeben habe, wenn auch der vernichtende Einfluß des Menschen durch diese Feststellung nicht bestritten wird. Für die von TROLL vertretene Auffassung spricht auch die schon oben behandelte Tatsache, daß die *Polylepis*wälder nach ihrer Abholzung an der alten Stelle wiederwachsen können.

9. Die Lebensstätten der immergrünen Gebirgssteppen

Vorbemerkung. In den Hochanden ist eine klare Abgrenzung zwischen Wald, Buschwald und Buschsteppe schwierig, weil diese Vegetationsformen dort durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind und ineinander übergehen. Im vorigen Abschnitt, in dem die von den Niederschlägen direkt abhängigen immergrünen Wälder behandelt wurden, wurde versucht eine Einteilung nach der Höhe der Pflanzen und nach ihrem Deckungsgrad vorzunehmen, indem von Wald gesprochen wurde, sobald die biozönosebestimmenden Charakterpflanzen höher als 3 m waren und 50% oder mehr des Bodens bedeckten. Im Gegensatz zur Auffassung WEBERBAUERS (1945) wurde deshalb die Tolaheide (weil zu niedrig) und außerdem die *Puya rai-*

mondii-Bestände (wegen zu geringen Deckungsgrades) nicht zum Walde gerechnet. Letztere sind auf kleine Areale beschränkte Savannen. Da in ihnen aber nur die „stangenartigen“ Blütenstände der Puyas eine erhebliche Höhe erreichen, sollen sie aus praktischen Gründen hier dennoch diesem Abschnitt eingefügt werden, wenn auch TISCHLER (1955a) S. 274 als Steppen alle natürlichen Lebensstätten des Landes bezeichnet, die eine mehr oder weniger geschlossene niedrige Vegetationsdecke besitzen.

Es werden in diesem Abschnitt zwei auch von der Bevölkerung unterschiedene Landschaftszonen der Anden des tropischen Amerikas zusammen behandelt: die Sierra und die Puna. Wie besonders MONHEIM (1956) betont, hat die erste als besonderes Kennzeichen die mesothermen (im hier angewandten Sinne mesotherm und oligotherm) Grassteppen mit eingestreuten Sträuchern in zahlreichen Variationen, während die Puna vorwiegend eine mikrotherme Horstgrassteppe und weiter oben („Puna brava“) eine Polsterpflanzengesellschaft ist.

Ein Problem besonderer Art stellt uns die Einordnung von Jalca und Punagrasland. Die Jalca ist ohne Zweifel eine immergrüne Gebirgssteppe, während es durchaus vertretbar erscheint, das Punagrasland erst im folgenden Abschnitt, also als ein Bestandteil der sommergrünen (bzw. nur in der Regenzeit grünen) Vegetation zu behandeln. Durch ein solches Vorgehen würde aber eng Zusammengehöriges auseinandergerissen werden, so daß es zweckmäßig erscheint, das Punagrasland, obwohl es vor allem in Südperu nur teilweise immergrün ist, dennoch in diesem Abschnitt mit der Jalca zusammen zu behandeln.

a) Immergrüne oligotherme Buschsteppe oder immergrüner Sierra-Busch. (Abb. 57). Überall wo der lichte Bergwald der oligothermen (bzw. „temperierten“) Zone, sei es infolge der Niederschlags- oder der Bodenverhältnisse nur gering entwickelt ist, findet man steppenartige immergrüne Buschbestände. Sie treten somit hauptsächlich an der oberen Waldgrenze (in Mittelperu bei 3100 bis 3200 m Höhe) auf, sind aber auch in den seitlichen Randgebieten der Bergwälder (also dort in niedrigeren Höhenlagen), ebenso aber auch in einer etwas anderen Form im Übergangsbereich vom Bergwald in die regenzeitgrünen Bergsteppen vorhanden. In Südperu, z. B. bei Chuquibamba und am Vulkan Chachani findet man keinen richtigen Bergwald mehr, sondern nur noch immergrüne oligotherme Buschsteppen, in denen allerdings noch einzelne höhere Bäume und auch kleine Baumgruppen vorhanden sein können. Eine sehr ähnliche Lebensgemeinschaft ist der immergrüne sekundäre Buschwald (bzw. Buschsteppe), der durch das Abholzen der lichten Bergwälder der oligothermen Waldzone entsteht.

Die immergrünen oligothermen Buschsteppen dürften weitgehend dem ostandinavischen Ericaceengürtel entsprechen, dessen Äquivalente nach TROLL (1959) zirkumtropische Verbreitung (Amerika, Afrika, Indonesien) besitzen. LAUER (zitiert von TROLL 1959) gliedert die Sierragebüsche in drei Gruppen: 1. feuchter Sierrahöhenbusch, 2. trockener Sierrahöhenbusch und 3. Dorn-Sierrahöhenbusch, von denen ein jeder nach oben zu in die entsprechende Punaform (feuchte, trockene und Dorn-Puna) übergeht. Die von TROLL (1952) S. 128 veröffentlichte Karte zeigt eine dort als „mesophytischer Gebüschgürtel“ bezeichnete schmale Zone, die südlich von Arica in Chile be-

ginnt und offenbar dem immergrünen Sierra-Busch entspricht, wenn auch die Karte wohl noch insofern abgeändert werden sollte, als die Taleinschnitte der Flüsse breiter und die Ausdehnung der in Rede stehenden Lebensgemeinschaft in der Umgebung des Parinacochas-Sees wohl weniger ausgedehnt gezeichnet werden müssen.

Soweit bisher festgestellt werden konnte, ähnelt die Fauna der immergrünen oligothermen Buschsteppen einer verarmten Bergwaldfauna, doch ist hier der Einfluß der angrenzenden Steppen-Biozönosen stärker.

b) *Polylepis*-Buschsteppe (Abb. 60 und 61). Am Rande der *Polylepis*wälder, aber auch als selbständige Lebensgemeinschaft findet man nicht selten Büschelgraslandflächen mit eingestreuten kleinen *Polylepis*-bäumen und -büschen. Derartige Kümmerformen des *Polylepis*waldes kön-



Abb. 60: *Polylepis*-Buschsteppe in 4300 m Höhe. Vulkan Chachani bei Arequipa (Hochanden in Südperu).

nen große und sehr regelmäßig bewachsene Flächen einnehmen und dann als Buschwälder oder Buschsteppen in Erscheinung treten, wie z. B. bei Canchero am Vulkan Chachani. In jedem Falle handelt es sich aber um einen verarmten *Polylepis*wald, d. h. um eine Übergangslbensstätte vom Wald zum Büschelgrasland.

c) *Puya raimondii*-Bestand. (Abb. 62 und 63). Die mit einem kräftigen Stamm versehene Riesen-Bromeliacee *Puya raimondii* bildet an ähnlichen Orten wie *Polylepis* größere lichte Bestände. Die Blattschöpfe dieser Pflanzen erreichen 3 bis 4, ihre Blütenstände 8 bis 10 m Höhe. Sie sind mit den Espeletien der kolumbianischen Páramos, mehr aber noch mit der Riesenlobeliacee *Lobelia rhynchoptalum* in der Lebensform (Typ des niedrigen Palmenbaumes mit Kolbeninfloreszenz) vergleichbar, worauf vor



Abb. 61: Blick auf den Vulkan Chachani. Die Wolkenzone liegt in der Höhe der Poly-
lepis-Buschsteppe (Abb. 60); (westlicher Andenabhang und Hochanden in
Südperu).

allem TROLL (1958) hinweist. Die Bestände befinden sich in Südperu nach DORST (1957b) in Höhen zwischen 3700 und 4200 m; KINZL (1949) gibt für zwar meist auf trockenen Quarzböden. Stets handelt es sich um lichte klar begrenzte Bestände, in denen die einzelnen Pflanzen in einem Abstand von durchschnittlich 10 bis 12 m stehen. Durch ihr örtliches Massenvorkommen kann *Puya raimondii* durchaus zur das Landschaftsbild beherrschenden Charakterpflanze werden. Das größte aller *Puya*-Vorkommen liegt nach KINZL (1949) bei Cajamarquilla in der Cordillera Negra (am Wege nach Huinac). Dort soll sich nach RAIMONDIS Bericht ein regelrechter *Puyawald* befinden, und in der ganzen Gegend wachsen etwa 10 000 Exemplare. Aus dem Untersuchungsgebiet sind nur wenige Standorte bekannt, die alle in der Cordillera Negra und Blanca liegen. Außer diesem Verbreitungszentrum sind nur noch zwei Zentren bekannt, nämlich das Gebiet zwischen Titicacasee und Cuzco in Südperu und ein Gebiet in Bolivien, wo an einer Stelle ein Gebiet von $\frac{1}{2}$ qkm von *Puyas* bedeckt ist (nach HERZOG 1923, zitiert bei KINZL 1949). Die diskontinuierliche Verbreitung der *Puya raimondii*, deren drei Vorkommen sich über eine Strecke von ca. 1000 km verteilen, kennzeichnet diese Pflanze als ausgesprochenes Relikt.

Ähnlich wie in den *Polylepis*wäldern findet man auch in den park- bis savannenartigen *Puya*-Beständen zwischen den einzelnen Pflanzen ein mehr oder weniger typisches Büschelgrasland. Ob eine vielleicht nur artenarme spezielle Begleitflora vorhanden ist, scheint bisher noch nicht festgestellt worden zu sein.

Die Blätter der *Puya raimondii* stellen mit ihren kräftigen einwärts (d. h. stammwärts) gerichteten Stacheln für viele Vögel regelrechte Fallen dar. Bei Caracara (Titicacabecken) wurden in den Blattachseln der *Puyas* zahlreiche Vogelleichen gefunden. Andererseits brüten manche Vögel gerade zwischen den Blättern der *Puya*. Diese Verhältnisse werden eingehend von DORST



Abb. 62: *Puya raimondii*; in 4200 m Höhe. Bei Choquechacra bei Caracara (Hochanden im Bereich des Titicacasees).



Abb. 63: *Puya raimondii*-Bestand; in 4200 m Höhe. Bei Choquechacra bei Caracara (Hochanden im Bereich des Titicacasees).

Mittelperu 4000 bis 4400 m Höhe an. Die meisten Standorte befinden sich nach dem zuletzt genannten Autor auf stärker besonnten Berghängen und (1957b) geschildert, nach dem die *Puyas* auch ein beliebter Schlafplatz der Taube *Metriopelia m. melanoptera* sind, die hier in Massen übernachtet und auch regelmäßig ebenso wie *Zonotrichia capensis pulacayensis*, *Phrygilus gayi punensis* und *Asthenes d'orbigny arequipae* das Innere der Blattschöpfe als Nistplatz wählt. DORST fand bis zu 14 Nester in einer *Puya*-Pflanze. Andere Arten wie *Leptasthenura andicola peruviana* oder *Oreotrochilus estella* brüten in dem Gewirr abgestorbener Blätter unterhalb des grünen Schöpfes.

Angeblich wegen ihrer Stacheln, an denen die Schafe hängen bleiben können, werden die *Puya*-Bestände immer wieder abgebrannt, wodurch die Pflanzen aber nicht immer vernichtet werden, da hauptsächlich die herunterhängenden toten Blätter verbrennen. Auch KINZL (1949) betont, daß er trotz des Ab Brennens überall frischen Nachwuchs gefunden habe. Dennoch muß die Pflanze früher in den peruanischen Anden weiter verbreitet gewesen sein, worauf alte Ortsnamen schließen lassen. Die Blütenstände werden vielfach als Türpfosten oder Balken beim Häuserbau verwendet und aus den Stämmen geschnittene Klötze dienen als Hocker.

d) T o l a h e i d e (Abb. 64). Die durch ihre schuppenartigen Blätter und den harzigen Saft äußerlich etwas an gewisse Koniferen erinnernde Composite *Lepidophyllum quadrangulare* bildet riesige Monobestände zwischen 2800 und 4000 m Höhe, die in Peru Tolares (Singular: Tolar) genannt werden. Sie scheinen besonders auf den vulkanischen Aschenböden Südperus gut zu gedeihen. Die Höhe der Sträucher beträgt $\frac{1}{2}$ bis $1\frac{1}{2}$ m (gelegentlich erreicht sie auch 2 m und mehr). Die Tolaheide zeigt, trotzdem sie eine immergrüne Pflanzenformation ist, doch sehr deutliche Anpassungen an eine ausgeprägte Trockenzeit. TROLL (1952) bezeichnet die Tolare mit dem Namen Dorn- und Salzpuna oder trockene Puna.

Die Hauptbestände der Tolaheide reichen, wie auf der Karte von TROLL (1952) S. 128 angegeben wird, bis zum Raum von Ica/Nasca. Sehr niedrige an Tolaheiden erinnernde Bergsteppen findet man aber nach Norden bis wenigstens Cachui (Bereich des Río Cañete). Die Tolares sind aber nicht nur auf die westliche Andenseite Südperus beschränkt, sondern sie gehen auch an einigen Stellen in das Zuflußgebiet zum Titicacasee herüber, wie z. B. am Weg von Tacna nach Ilave.

Zwischen den *Lepidophyllum quadrangulare*-Sträuchern sind stellenweise eingestreut: *Lepidophyllum rigidum*, *Senecio idiopappus*, *Adesmia*-Arten u. a., die aber zum Teil auch selbst größere reine Bestände bilden können. Ein die Tolaheide begleitender Kaktus ist nach RAUH (1958) *Oreocereus hendriksenianus*. Hervorzuheben ist noch, daß die Erosionsrinnen eine abweichende Flora zu besitzen pflegen. In der Regenzeit pflügt sich auf dem teilweise mit *Stipa ichu* und *Festuca orthophylla* bedeckten Boden eine kurzlebige Krautflora zu entwickeln.

Die Tierwelt der Tolaheide scheint noch nicht genauer untersucht worden zu sein. Sie ist ein beliebter Aufenthaltsort von Steißhühnern wie *Tinamotis pentlandii* und *Nothoprocta sp.*

e) *Tetraglochin*-H e i d e (Abb. 65). In den Hochanden Mittel- und Südperus bildet *Tetraglochin strictum*, eine *Polylepis* nahe verwandte klein-

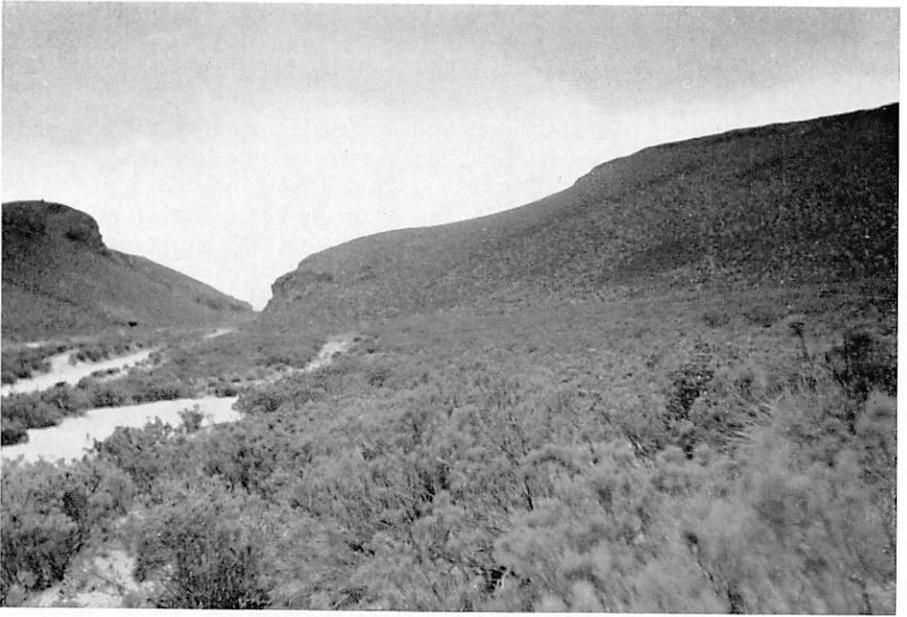


Abb. 64: Tolaheide; etwa 4100 m Höhe. Am Weg von Ilave nach Moquegua (Hochanden im Bereich des Titicacasees).

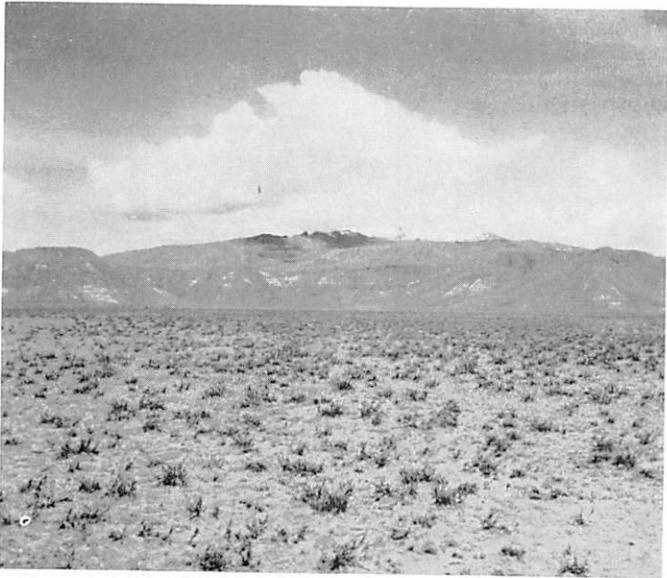


Abb. 65: Tetraglochin-Heide; etwa 4000 m Höhe. Hinterland von Ilave (Hochanden im Bereich des Titicacasees).

wüchsige Rosacee, große auf weite Flächen gleichmäßig bewachsene steppenartige Bestände. Im Bereich des Titicacasees sind sie besonders häufig. Man findet die *Tetraglochin*-Heiden meistens auf ebenem erdigem bis sandigem Grunde, aber auch auf steinigem Gelände an Berghängen.

f) *Lupinen-Heide*. Von den zahlreichen Lupinenarten, die in Peru vorkommen, bildet nur *Lupinus allargyreus* C. F. SMITH (nach RAUH 1958 ist es *Lupinus paniculatus*), ein bis um 2 m hoher Strauch mit holzigem Stamm, größere zusammenhängende Bestände. Solche Lupinen-Heiden, die man schon von weitem an ihrer graugrünen Färbung erkennen kann, wurden bisher vor allem in Mittelperu (besonders im Bereich des Oberlaufes der Ríos Rímac und Chillón) in typischer Form zwischen 3700 und 4000 m Höhe gefunden. Die Bestände können die Dichte eines Buschwaldes erreichen. Zu ihrer Begleitflora gehört nach RAUH (1958) *Ambrosia peruviana*, *Mutisia viciaefolia*, halbstrauchige *Calceolaria*-Arten, *Clematis peruviana* etc. Der Hackfruchtbau fällt zu einem beträchtlichen Teil in die Zone der Lupinen-Bestände, indem hier vielfach Kartoffeln: *Solanum tuberosum*, Oca: *Oxalis tuberosa*, Ulluco: *Ullucus tuberosus* und Mashua: *Tropaeolum tuberosum* angebaut werden.

g) *Hochandine Buschbestände*. In den Anden sind größere zusammenhängende Buschbestände, die weder zu den *Polylepis*- und *Tetraglochin*- noch zu den Tola-Formationen gehören, in Höhen über 4000 m nur recht selten. Erwähnenswert sind die Gebüsche von *Chuquiragua spinosa* und die zum Teil bis in sehr große Höhen hinaufgehenden Bestände von *Tafalla* und *Senecio*, sowie nach RAUH (1958) auch die *Baccharis*-Bestände oberhalb der Lupinen-Heide im Fortaleza-Tal. Von allen diesen Arten wurden im Untersuchungsgebiet bisher keine große Flächen bedeckenden Bestände aufgefunden; sie spielen aber in den höheren Lagen der interandinen Täler (z. B. bei Junín), also östlich der kontinentalen Wasserscheide, eine bedeutendere Rolle.

Die Wirbeltierfauna besteht neben Viscachas (*Lagidium*) und Eidechsen der Gattung *Liolaemus* hauptsächlich aus Vögeln. *Troglodytes musculus puna*, *Sicalis ruopygialis sharpei*, *Phrygilus gayi chloronotus*, *Upucerthia validirostris jelskii* und *Metriopelia m. melanoptera* sind nach M. КОЕРСКЕ (1954a) einige Beispiele, jedoch alle Arten, die man auch in den anderen hochandinen Busch- und lichten Waldformationen anzutreffen fliegt.

h) *Pitcairnia*-Bestand oder Pitcairnietum. Im Mittellauf der Ríos Rímac und Chillón befinden sich in 2400 bis 2900 m Höhe vorwiegend an steilen Felshängen sehr ausgedehnte Bestände der Bromeliacee *Pitcairnia* sp. Nahezu reine *Pitcairnia*-Bestände wurden bisher nur in diesen beiden Flußtälern gefunden, denn an anderen Orten bildet *Pitcairnia* zusammen mit zahlreichen Sträuchern und Kräutern andersartige Gemeinschaften, die besser als Felsformationen mit gemischtem Bewuchs bezeichnet werden. Die *Pitcairnia*-Formationen sind sehr arm an Tieren; *Catamenia analis analoides*, *Troglodytes musculus audax* und *Myiotheretes s. straticollis* sind einige der dort mit gewisser Regelmäßigkeit anzutreffende Vogelarten. *Pitcairnia*-Bestände findet man ungefähr in denselben Höhen wie die immergrünen oligothermen Bergwälder, sie befinden sich aber im Gegensatz zu diesen hauptsächlich in den regenarmen Haupttälern der größeren Flüsse.

i) *Deuterocohnia*-Bestand oder Deuterocohnietum. Diese Lebensgemeinschaft ähnelt habituell sehr den *Pitcairnia*-Beständen, scheint aber stets auf mehr erdigem und auch weniger geneigtem Untergrunde vorzukommen. *Deuterocohnia longipetala* tritt besonders im Tal des Río Jequetepeque auf, wo große Flächen zwischen 500 und etwa 800 m Höhe von mehr oder weniger reinen Beständen eingenommen werden. Nach WEBERBAUER (1945) ist *Deuterocohnia* auch im Chicama-Tal um 500 m Höhe bestandbildend, sie fehlt dagegen den dem Jequetepeque nördlich benachbarten Tälern der Ríos Saña und Chancay II (Reque). Die Südgrenze der Verbreitung von *Deuterocohnia* liegt nach RAUH (1958) im Churin-Tal.

j) Sonstige Bromeliaceen-Bestände. Verschiedene *Tillandsia*-Arten, an manchen Stellen auch andere Bromeliaceen und nicht zuletzt auch kleine *Puya*-Arten, z. B. *Puya roezlii*, können örtlich größere Bestände bilden, die von den Pitcairnieten der höher gelegenen Gebiete deutlich verschieden sind. Da es sich jedoch nur um hier und da örtlich auftretende Lebensgemeinschaften handelt, wurden bisher in ihnen noch keine speziellen Untersuchungen durchgeführt.

k) Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs (Abb. 66). Wo sich zwischen zerklüfteten Felsen oder übereinandergeschichteten Blocksteinen an den Berghängen Erdmassen angesammelt haben, stellt sich zumeist eine artenreiche Vegetation ein, in der neben Xerophyten und Sukkulenten auch kleine immergrüne Sträucher auftreten. Das von den großen Steinen ablaufende Regenwasser bedingt offenbar örtlich eine Durchfeuchtung des Bodens bis in eine beträchtliche Tiefe, wo stellenweise die ganze Trockenzeit über feuchte Erde vorhanden sein kann. Es bestehen also zwischen den Steinen auf engstem Raume ganz dicht nebeneinander sehr verschiedene Grade der Bodenfeuchtigkeit, wodurch es verständlich wird, daß hier Pflanzen mit ganz verschiedenartigen Formen des Wasserhaushaltes anzutreffen sind. Ebenso finden auch zahlreiche Tiere, zum Teil auch wegen der stets zwischen den Steinen vorhandenen Schlupfwinkel, in dieser Lebensstätte zusagende Lebensbedingungen. Für Schnecken, Asseln, Spinnen, Myriapoden und andere ständig oder zeitweilig im Erdboden lebende Tiere gibt es hier beliebte Übersommerungsplätze, die sehr tief an der Grenze des immer feucht bleibenden Erdreiches liegen können.

Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs sind eine in den Anden, soweit Steppenklima herrscht, fast überall vorhandene Lebensstätte. Je nach den in den verschiedenen Gegenden herrschenden speziellen Klimabedingungen, den Boden- und Gesteinsverhältnissen, der Höhenlage und der geographischen Lage (z. B. ob westlich oder östlich der kontinentalen Wasserscheide, bzw. im Titicacabecken gelegen), kann man eine große Anzahl verschiedener Varianten dieser Lebensstätte und ihrer Lebensgemeinschaft feststellen. Immer wieder findet man neue Kombinationen der Teile der schon bekannten Mannigfaltigkeit. Da hier auch zahlreiche Einwanderer aus anderen Lebensstätten anzutreffen sind, so daß wenigstens teilweise Misch- bzw. Übergangsbiozönosen vorliegen, ist ein eingehendes Studium dieser Lebensgemeinschaften von Bedeutung. Außerdem pflegen sie das Vegetationsmaximum der Gebirgs-Steppenlandschaften zu sein.



Abb. 66: Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs; in 3850 m Höhe. Bei Puno (Hochanden im Bereich des Titicacasees).

Besonders interessante Beziehungen bestehen zwischen den felsig-steinigen Berghängen mit gemischtem Bewuchs am unteren westlichen Andenabhang Mittel- und Südperus und der entsprechenden Lebensstätte in den Felslomas der Küste. Beide haben einen um ein halbes Jahr gegeneinander verschobenen Jahreszeitenwechsel, aber dennoch sind ihre Faunen nahe miteinander verwandt. Außer einer Anzahl von Vögeln ist beiden z. B. die Eidechse *Tropidurus peruvianus tigris* (Tschudi) gemeinsam, die in beiden Lebensstätten sehr typisch ist und den Nachbarbiotopen fehlt. Einige Schnecken wie *Scutalus* oder in Südperu *Epiphragmophora* erscheinen in je einer besonderen geographischen Form. Die Chilopoden sind ähnlich wie die Vögel an beiden Stellen durch eine Reihe gleicher Arten vertreten.

Ganz ähnlich wie am Andenabhang sind auch in den Hochanden felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs an vielen Orten vorhanden. Unter den Kakteen ist dort eine große Opuntie besonders weit verbreitet, die sogar ein richtiges Kakteengestrüpp bilden kann. Auch in den Hochanden fällt die Reichhaltigkeit der Fauna an dieser Lebensstätte auf.

1) **Ausdauernde Grassteppe mit eingestreuten Sträuchern.** In einer Höhe von ungefähr 2900 bis 3300 m findet man auf sehr ausgedehnten Flächen eine immergrüne Steppe, in der ausdauernde Gräser wie *Festuca*, *Calamagrostis* und *Poa* eine sehr wichtige Rolle spielen. Besonders kennzeichnend für diese Lebensstätte sind aber größere und kleinere Sträucher, die unregelmäßig über das Gelände verteilt sind. Nach WEBERBAUER (1945) und M. KOEPCKE (1954a) sind an erster Stelle zu nennen: *Mutisia viciaefolia*, *Bomarea involucrosa*, *Muehlenbeckia volcanica*, *Monnina salicifolia*. Nach oben zu geht diese Steppe allmählich in das Büschelgrasland über. Sie ist also streng genommen eine Übergangsbiozönose zwischen immergrüner Buschsteppe und Büschelgrasland. Die Fauna scheint sich nur unbedeutend von der der hochandinen Buschbestände und der des Puna-

graslandes zu unterscheiden, d. h. sie ist hauptsächlich aus Arten zusammengesetzt, die in den Hochanden weit verbreitet sind und noch etwas an den Andenabhängen heruntergehen.

m) **Büschelgrasland** (Abb. 67 und 68). Das hochandine Büschelgras *Stipa ichu*, das nach Soukup (1955) in den Anden von Mexiko bis Argentinien verbreitet ist, bildet im gesamten peruanischen Andenraum Riesenbestände, die fast überall den Landschaftscharakter der Hochanden bestimmen. Das Büschelgrasland oder „Pajonal de ichu“ tritt in zwei Varianten auf: 1. als immergrünes Büschelgrasland oder „Jalca“ (Jalca-Grasland) und 2. als teilweise immergrünes Büschelgrasland oder „Puna“ (Puna-Grasland). Die Jalca ist den kolumbianischen und ekuadorianischen Páramos sehr nahe verwandt. Die Literatur über die Páramos wird von Troll (1959) diskutiert, der ihre Südgrenze etwa bei Trujillo zieht, aber bemerkt, daß sie sich noch als mehr oder weniger schmaler Streifen am gesamten Osthang der peruanischen Anden bis Bolivien hinziehen. Auch am Westabhang der Anden Mittelperus findet man noch kleine der Jalca ähnelnde Gebiete oberhalb der oligothermen lichten Bergwälder. Rauh (1958), der die Grenze zwischen Jalca und Puna bei Cajamarca zieht, bemerkt, daß der Jalca im Gegensatz zur Puna die Kakteen fehlen. Da Jalca und Puna nicht nur im äußeren Erscheinungsbilde sondern auch in ihrer Flora und Fauna sehr weitgehende Übereinstimmungen aufweisen, werden hier beide in einem einzigen Abschnitt behandelt. Verschiedenartig sind vor allem die vom Büschelgrasland umschlossenen „eingesprenkten“ Lebensgemeinschaften, nämlich Sumpfwiesen und Moore in der Jalca und Kakteenbestände, *Puya*-bestände und *Polylepis*wälder in der Puna, um nur die auffälligsten hervorzuheben.

Man hat zwischen dem Büschelgrasland auf flachem bis schwach geneigtem erdigen Grund und demjenigen zu unterscheiden, das auf Stein- und



Abb. 67: Büschelgrasland (Punagrassland); in 4000 m Höhe. Bei La Oroya (Hochanden in Mittelperu).

Felsböden wächst. Die Untergrenze dieser Lebensgemeinschaften liegt in Nordperu bei nur 3000 m Höhe (TROLL (1959) gibt 3500 (3200—3700) m an), in Mittel- und Südperu aber bei 3800 bis 4000 m, wenn auch wohl fast überall einzelne Bestände viel tiefer angetroffen werden, bei Zárate z. B. bereits in 2300 m Höhe. Die Untergrenze fällt, wie TROLL (1959) u. a. Autoren bereits hervorgehoben haben, ungefähr mit der ersten oberen Waldgrenze (Sierra-Wolkengürtel) und mit der Obergrenze des Ackerbaues zusammen. Die Obergrenze des Büschelgraslandes liegt bei 4300 bis 4500 m Höhe. Besonders auf steinigem Grund geht das Büschelgrasland hoch hinauf und dringt an den Berghängen vorzugsweise in kleinen geschützten Schluchten weit in den Bereich der Polsterpflanzen ein. Auf diese Erscheinung weist besonders WEBERBAUER (1907) hin.

Eine zusammenfassende Bearbeitung der hochandinen Gramineen des Gebietes um Huancavelica liegt von TOVAR (1957) vor. Die Punagräser sind hart und bis etwa kniehoch. Sie gehören fast ausschließlich den Gattungen *Calamagrostis*, *Festuca*, *Poa* und *Stipa* an; ihr gemeinsamer Ketschua-Name ist „ichu“.



Abb. 68: Büschelgrasland (Jalcagrasland); in 3100 m Höhe. Im Hintergrund ist die Obergrenze des immergrünen oligothermen Bergwaldes sichtbar. Pampa de Minas, Hda. Taulis (Andenhochland in Nordperu).

Die meisten Tiere des Büschelgraslandes sind im Andenraume weit verbreitet; viele Gattungen sind darüber hinaus sogar mit der Holarktis gemeinsam. Die Artenzahl ist bei meist hoher Individuenzahl relativ gering, wie es in extremen Lebensräumen die Regel ist. Unter den Reptilien ist *Liolaemus m. multiformis* nach PEARSON (1954) vor allem in Südperu häufig. Die Vogelwelt ist zahlreich vertreten: *Nothoprocta ornata branickii*, *Speotyto cunicularia juninensis*, *Soroplex puna*, *Thinocorus orbignyianus ingae*, *Geositta cunicularia juninensis*, *Asthenes wyatti graminicola*, *Agriornis montana insolens*, *Anthus bogotensis immaculatus*, *Upucerthia validirostris jelskii* und andere bilden Beispiele (vergl. M. KOEPCKE 1954a). Das Büschel-

grasland wird auch regelmäßig von dem in manchen Gegenden Südperus sehr häufigen Vicugna, *Lama vicugna*, aufgesucht. Das Vicugna ist bereits in Mittelperu im Raume von Junín selten. Seine nördliche Verbreitungsgrenze liegt nach RAIMONDI in der Cordillera Blanca, was auch KOFORD (1957) bestätigt, wenn auch nach seiner Verbreitungskarte das Vicugna nur bis Cerro de Pasco nach Norden zu gehen scheint. Derartige Verbreitungsgebiete zeigen an, daß zwischen der trockenen Puna und der feuchten Jalca trotz aller Ähnlichkeiten und Gemeinsamkeiten, doch auch ökologische und biogeographische Unterschiede bestehen. Diese Unterschiede werden von den Botanikern allgemein beachtet (z. B. WEBERBAUER 1945 und RAUH 1958), jedoch nicht von einer Reihe von Zoologen. So spricht CHAPMAN (1921) stets von Jalca oder Puna, deren Verschiedenartigkeit er aus den Verbreitungsverhältnissen bei den Vögeln offenbar nicht klar zu erkennen vermochte, so daß er zu der Auffassung gelangte, die peruanische Puna entspreche direkt den kolumbianischen Páramos. Auch NIETHAMMER (1953) spricht in diesem Sinne von der Páramo-Zone Boliviens.

Im Abschnitt 8 i dieses Kapitels wurde schon die von ELLENBERG (1958a und 1958b) vertretene Auffassung diskutiert, nach der das gesamte Puna-Grasland Perus (und natürlich erst recht die an Niederschlägen viel reicheren Páramos Kolumbiens und Ekuadors) ein durch Vernichtung der ursprünglichen Waldbedeckung der Anden entstandenes Kunstprodukt des Menschen und seiner Haustiere sein soll. Dieser Wald soll nach ELLENBERG wenig widerstandsfähig gewesen sein und unter Dürre und Kälte gelitten haben. TROLL (1935) zitiert bei LAUER (1952) führt demgegenüber aber aus, daß Gehölz und Grasflur sich nicht etwa ausschließen, sondern beide unabhängig vom Einfluß des Menschen unter den gleichen klimatischen Voraussetzungen vorhanden sein können.

n) Gleichmäßig und niedrig bewachsenes Grasland. Besonders auf flachem und erdigem Grund findet man in das Büschelgrasland kurzrasige und ziemlich gleichmäßig bewachsene Flächen eingestreut, die man als „Punarasen“ bezeichnen kann. Diese von M. KOEPCKE (1954a) „Graminales bajos“, von RAUH (1958) „Kurzgraspuna“ genannte Lebensgemeinschaft kommt zwar überall im andinen Graslandgebiet vor, ist aber für gewöhnlich nicht in dem Maße für den Charakter der Landschaft entscheidend wie es das Büschelgrasland ist. *Calamagrostis vicunarium*, *Festuca*-Arten und andere Gräser spielen hier eine bedeutende Rolle. Sie besiedeln arme und stark austrocknende Böden. Nähere Einzelheiten für das Gebiet um Huancavelica bringt TOVAR (1957).

o) Felswände mit immergrünem Bewuchs. In der Vegetation der Felswände macht sich schon eine kurze Trockenzeit sehr deutlich bemerkbar. Daher sind in dieser Lebensgemeinschaft im allgemeinen die nur zeitweilig grünen Pflanzen vorherrschend. Mit vorwiegend immergrünem Bewuchs können die Felswände nur unter einem sehr feuchten Klima bedeckt sein, also vorzugsweise in bewaldeten Gebieten. Man findet eine solche Lebensgemeinschaft deshalb in den Anden hauptsächlich am feuchteren ostwärtigen Abhang. An der Westseite ist sie im Bereich der immergrünen lichten Bergwälder kaum auffindbar. Im Inneren der Regenwaldgebiete, vor allem im Bereich der sehr feuchten mesothermen („subtropischen“) Regenwälder Nordwestperus beobachtet man, daß sich an den Fels-

wänden neben den speziellen Felspflanzen auch ein Teil der sonst auf den Bäumen wachsenden Epiphyten ansiedelt. An allen Felswänden, auch an denen der feuchtesten Gegenden des Untersuchungsgebietes ist die Zahl der Sukkulenten und Xerophyten groß.

p) Schutthalden und erdige Abhänge. Auf schutthaltigen und erdigen Böden mit stark geneigter Oberfläche, die noch vor kurzer Zeit in Bewegung waren, stellt sich eine Vegetation aus Kräutern und kleinen Büschen ein, die als Pionierbesiedler eine Sukzession einleiten, die je nach dem Klima in laubabwerfende oder immergrüne Formationen übergehen kann. Wohl nur in den feuchtesten Bergwäldern ist diese Vegetation rein immergrün. Unter dem feuchteren Klima der Hochanden besonders in Nordperu herrschen in größeren Höhen ausdauernde Gewächse an solchen Abhängen vor, während an der gesamten peruanischen Küste diese Abhänge kahl sind oder fast nur regenzeitgrüne Gewächse hervorbringen.

q) Hochgebirgs-Halbwüsten. Je mehr man sich dem Bereich des ewigen Eises nähert, um so spärlicher wird die Vegetation. Schließlich wird das Gelände (meistens erst in Höhen über 5000 m) zur Halbwüste und völlig vegetationslosen Wüste. Strukturböden verhindern ebenfalls den Pflanzenwuchs fast ganz. Sie treten nach TROLL (1959) besonders zwischen 4500 und 4700 m Höhe auf. Sand-Halbwüsten („Arenales“) findet man im peruanischen Hochgebirge wohl nur ganz im Süden. Es ist dies die Trockenpuna, die in Wüstenpuna übergehen kann. In dieser findet man nach TROLL (1959) die größten tageszeitlichen Temperaturschwankungen, die bisher auf der Erde überhaupt gemessen wurden und die bis zu 56° C betragen sollen.

Die hochandinen Sand-Halbwüsten dürften die Lebensstätte des Straußes *Pterocnemia pennata tarapacensis* sein. Auf den südperuanischen Vulkanbergen sind Aschenwüsten und Aschen-Halbwüsten vorhanden. Fels- und Steinhilbwüsten sind außer in großen Höhen im allgemeinen recht selten.

r) Polster- und Rosettenpflanzen-Matten. Die Untergrenze dieser für die Hochanden sehr charakteristischen Pflanzengemeinschaft liegt bei 4400 bis 4500 m Höhe. Die Bestände gehen bis 5000 m und stellenweise wohl noch höher hinauf. NIETHAMMER (1953) sagt, daß in Bolivien Pflanzenwuchs erst unterhalb der 5000 m-Grenze auftritt. Wie schon WEBERBAUER (1945) und M. КОЕРСКЕ (1954a) ausführen, hat diese Puna-Matte, oder auch „Hochgebirgs-Tundra“ genannt, im äußeren Erscheinungsbild manche Ähnlichkeit mit der arktischen Tundra; doch handelt es sich in den Anden nicht nur um eine unter einem ganz andersartigen Klimamechanismus stehende Lebensstätte, sondern die Floren beider Lebensbereiche sind auch grundverschieden, indem in den Anden hauptsächlich Phanerogamen mit Polsterwuchs auftreten, und, ganz im Gegensatz zur polaren Tundra, Flechten und Moose zurücktreten.

Die andinen Polsterpflanzen bevorzugen schwach geneigten und mäßig feuchten Untergrund. Auf nassem Untergrund werden sie durch die *Distichiamoore* ersetzt. Die einzelnen Polster stoßen meistens nicht aneinander, sondern es befinden sich zwischen ihnen Stellen kahlen oder doch wenig bewachsenen Erdbodens. Die Bezeichnung „Polster“ bezieht sich übrigens nur auf die Wuchsform der Pflanzen, nicht aber etwa auch auf ihren Härtegrad, denn sie sind nicht weich wie ein Moospolster, sondern im allgemeinen fast

so hart wie Holz. Zu den wichtigsten polsterbildenden Pflanzen der peruianischen Anden gehören Arten der Caryophyllaceen-Gattungen *Pycnophyllum*, *Plettkea*, *Arenaria* und *Paronychia*, ferner die *Azorella*-Arten unter dem Umbelliferen, die *Lucilia*-Arten unter den Compositen und die Valerianacee *Aretiastrum aschersonianum*. TROLL (1959) führt aus, daß in diesem Lebensraum zwei Lebensformtypen vorherrschen, die man als den *Azorella*-Typ (oder Hartpolstertyp) und den *Nototriche*-Typ (oder Rosetten-typ) bezeichnen kann.

Die Wirbeltierfauna ist in diesem Lebensraum vorwiegend durch Vögel vertreten, die hier trotz der großen Höhe noch verhältnismäßig artenreich sind. Regelmäßig trifft man dort an: *Muscisaxicola*-Arten, *Phrygilus plebejus*, *Phrygilus unicolor inca* und *Diuca speculifera*.

s) K a k t e e n - P u n a. Mit diesem Namen bezeichnet RAUH (1958) die oftmals sehr umfangreichen polsterartigen Bestände von *Tephrocactus floccosus*, die 4 m Durchmesser erreichen können. Es ist möglich, daß spätere Untersuchungen ergeben, daß diese auf ebene Flächen oder nur leicht geneigte Hänge beschränkte Formation nur eine Untergruppe der im Absatz r behandelten Polster- und Rosettenpflanzen-Matten sind.

t) D i s t i c h i a - M o o r. Nach STAPPENBECK (1929) findet man in den peruanischen Anden mehrere Meter mächtige Torflager. Die hochandinen Moore bilden sich hauptsächlich, aber durchaus nicht ausschließlich, auf ebenem Grund und zwar häufig im Umkreis eines Gletschersees. Die Seen können verlanden und dann nach und nach ganz durch ein Moor ersetzt werden. Die wichtigste torfbildende Pflanze ist die Juncacee *Distichia muscoides*, die dunkelgrüne harte Polster auf nassem Grunde bildet. Zwischen den Polstern befinden sich tiefe rinnenartige Einschnitte, die mit Wasser gefüllt zu sein pflegen. Es gibt aber auch große Bestände mit einer vollkommen geschlossenen panzerartigen Oberfläche. Die *Distichia*-Moore sind so hart, daß man über sie wie über ein Kopfsteinpflaster hinweggehen kann, ohne wie auf einem *Sphagnum*-Moor ständig in Gefahr zu sein, einzusinken. Man findet *Distichia*-Moore hauptsächlich im mittel- und südperuanischen Andenraum und zwar in Höhen von 4200 m an aufwärts. *Cinclodes fuscus albiventris* und *Cinclodes palliatus* sind Beispiele aus der Vogelwelt dieses Lebensraumes. Auch wilde Meerschweinchen, *Cavia* sp., trifft man hier an.

u) P l a n t a g o - M o o r. *Plantago rigida* besiedelt, wie RAUH (1956c) ausführt, vor allem die schwach geneigten Hänge. Diese Moore sind also mit Gehängemooren zu vergleichen. Auch die *Plantagopolster* sind hart wie die von *Distichia*, so daß man ohne einzusinken über ein solches Moor hinweggehen kann.

v) J a l c a - M o o r. Auf diese Lebensgemeinschaft wurde schon bei der Behandlung der Sumpfwiesen (Kap. V 6 o) kurz eingegangen. Diese Moore treten besonders in den Anden Nordperu und weiter im Süden an der Obergrenze der oligothermen („temperierten“) Bergwälder auf. Sie sind wie die mit ihnen ökologisch nahe verwandten Gebirgssumpfwiesen eine Charakterbiozönose der Jalca-Landschaft. RAUH (1958) erwähnt ein *Sphagnum*-Gehängemoor oberhalb von Churín (Mittelperu) in 3400 m Höhe, auf dem er *Blechnum*- und *Brachychiton*-Arten fand, und er vermutet, daß sich früher an dieser Stelle Wald befunden hat. Bei Taulis findet man Jalca-Moore bereits in einer Höhe von 2800 m.

10. Die Lebensstätten der regenzeitgrünen Vegetation

a) Flaschenbaumwald (oder *Bombax*wald). (Abb. 38 und 69). Laubabwerfende Wälder gibt es an der südamerikanischen Nordwestküste hauptsächlich in Westkuador und an der Küste Nordperus. Ein sehr charakteristischer Baum dieser Wälder ist der „Ceibo“, *Bombax (Eubombax) sp.* (nach einigen Autoren auch als *Ceiba sp.* bezeichnet), der vom Meeresniveau bis etwa 800—900 m Höhe lichte Wälder auf ebenem bis hügeligem Grunde bildet. Seine südliche Verbreitungsgrenze liegt bei $5\frac{1}{2}$ bis 6° S. Der Boden der Flaschenbaumwälder ist meistens nur mit einer sehr dünnen Humusschicht bedeckt. Häufig ist eine dichte Strauchschicht (Unterholz) vorhanden, in der auch immergrüne Gewächse aufzutreten pflegen. In der Regenzeit bedeckt sich der Boden mit einer dichten Krautvegetation, die in der Trockenzeit fast ganz verschwindet. Kakteen kommen in diesen Wäldern vor, beherrschen aber nicht das Vegetationsbild. RAUH (1958) nennt als solche Unterholzkakteen besonders *Monvillea diffusa*, der recht ausgedehnte Dickichte bilden kann, ferner den kletternden „Schlangenkaktus“ *Hylocereus venezuelensis* und *Psilocereus tweedyanus*, den er als charakteristischen Begleiter dieser Wälder bezeichnet.



Abb. 69: Lichter regenzeitgrüner Bergwald (Vordergrund) und Bombaxwald (Hintergrund) zur Regenzeit; in 600 m Höhe. Bei Angolo (Küste von Nordperu). Aus H.-W. KOEPCKE (1958 b).

Es müssen drei Varianten des Flaschenbaumwaldes unterschieden werden: 1. der teilweise immergrüne *Bombax*wald, 2. der Nebel-*Bombax*wald und 3. der trockene *Bombax*wald. Diese Unterscheidung ist deshalb bedeutsam, weil diese Wälder sowohl zum Am- als auch Aw-Klimabereich gehören. Die erste und zweite Variante stehen dem „tropischen“ immergrünen Nie-

derungs-Regenwald nahe, während der trockene *Bombaxwald* eine typische Lebensgemeinschaft des Aw-Klimas ist.

Der teilweise immergrüne *Bombaxwald* hat in der Regenzeit eine besonders große Ähnlichkeit mit dem immergrünen Niederungs-Regenwald, nimmt jedoch in der Trockenzeit auf weite Strecken ein fast baumsteppenartiges Aussehen an. Es gehören aber nur diejenigen Bestände dazu, die im belaubten Zustand als schattige Hochwälder bezeichnet werden können und die wenigstens einige immergrüne Waldbäume besitzen. Solche Stellen findet man vorzugsweise in den Trockenbachtälern nahe beim Gebiet des immergrünen Niederungs-Regenwaldes, also dort, wo auch noch in der Trockenzeit eine beträchtliche Bodenfeuchtigkeit vorhanden ist. Der Nebel-*Bombaxwald* (Abb. 38) ähnelt der teilweise immergrünen Variante in mancher Hinsicht sehr. Man findet ihn auf hügeligem Gelände. Er ist leicht an den von den Ästen der Bäume tief herabhängenden Tillandsien, *Tillandsia usneoides*, zu erkennen. Der trockene *Bombaxwald* sieht meistens park- bis baumsteppenartig aus. Ihm begegnet man in Nordwestperu am häufigsten. Die südliche Verbreitungsgrenze der großen Flaschenbäume liegt südlich von Canchaque (Río Piura).

Es ist nicht verwunderlich, daß eine solche in zwei Großklimabereichen vorkommende Lebensstätte, die besonders das Übergangsgebiet zwischen beiden charakterisiert, eine Mischfauna besitzt. Während unter den nicht fliegenden Tieren das semiarid-tropische Element wohl sehr stark vertreten ist, scheint ein Teil der Vögel zu wandern, so daß an Stellen, an denen in der Regenzeit Regenwaldvögel auffallen; in der Trockenzeit das Steppenelement mehr in Erscheinung tritt. Streng genommen sollte man also eine bewegliche durch die jeweiligen Regenfälle bestimmte Grenze zwischen den Af- und Aw-Klimabereichen ziehen. Das Eindringen der kulturfolgenden Arten der Trockenfauna in das im Bereich des Waldes gelegene Kulturland ist ferner sehr bezeichnend.

Vögel, die man in den *Bombaxwäldern* antrifft sind u. a.: *Crypturellus transfasciatus*, *Brotogeris pyrrhopterus*, *Momotus argenticinctus*, *Curucujus m. melanurus*, *Ceophloeus fuscipennis*, *Tolomyias sulphurescens aequatorialis*, *Todirostrum cinereum sclateri*, *Compsothlypis pityayumi pacifica*, *Icterus mesomelas taczanowskii*, alles Formen, die auch in den Niederungs-Regenwäldern vorkommen, aber größtenteils doch ein beschränktes meist nur bis Esmeraldas in Ekuador reichendes Verbreitungsgebiet haben. Zu den Arten, die hauptsächlich in den laubabwerfenden Wäldern leben und die Regenwälder ebenso wie die Steppengebiete meiden, gehören: *Columbigallina buckleyi*, *Synallaxis tithys* und *Atlapetes albiceps*. Zahlreich sind die Vögel, die die Flaschenbaumwälder mit der nordwestperuanischen Küstensteppe gemeinsam haben: *Otus roboratus*, *Aratinga rubrolarvata*, *Psittacula c. coelestis*, *Chloronerpes rubiginosus rubripileus*, *Veniliornis callonotus major*, *Sakesphorus bernardi piurae*, *Tumbezia salvini*, *Cyanocorax mystacalis*, *Thraupis episcopus quaesita*, *Dives dives warczewiczi* gehören dazu. CHAPMAN (1926) bezeichnet als „arid-tropical fauna“ vorwiegend diese Komponente und rechnet zu ihr 58 Vogelarten (einschließlich 71 Subspezies). Weitere Arten wie *Eupelia cruziana*, *Amazilia amazilia*, *Tyrannus melancholicus* sind noch weiter verbreitet und bewohnen auch noch die Küstenoasen im Bereich des Humboldtstromes.

b) Lichter regenzeitgrüner Bergwald. Die Anacardiacee *Loxopterygium huasango* und die Bombacacee *Bombax sp.* (wohl meist *B. discolor*) sind in ganz Nordwestperu sehr häufig laubabwerfende Bäume. An vielen Stellen sind sie ferner ein wichtiger Bestandteil der Flaschenbaumwälder oder bilden bis zu einer Höhe von etwa 1500 m große Mischbestände, denen vielfach noch die Leguminose *Erythrina* beigemischt ist. Es gibt aber auch große regenzeitgrüne Wälder, in denen *Loxopterygium huasango* fast der einzige Baum oder doch der vorherrschende Charakterbaum ist. Derartige meistens aus niedrigen und dünnen Bäumen bestehende lichte Wälder findet man vorzugsweise auf niedrigen Hügeln und an Berghängen bis etwa 800 m Höhe. Im Gebiet der Hacienda Pabur und bei Olmos sind sie der vorherrschende Vegetationstyp des hügligen Geländes. Sie gehen viel weiter nach Süden als der Flaschenbaumwald, in typischer Form wenigstens bis zur Breite von Trujillo (8° S.). Nach eigenen Feststellungen zieht sich aber noch ein schmaler Streifen regenzeitgrünen Waldes weiter am Westhang der Anden entlang nach Süden, der noch unterhalb von San Damián am Río Huayup (um 10° S.) bis rund 1700 m Höhe vorhanden ist. Die Fauna der regenzeitgrünen Wälder hat viel Ähnlichkeit mit der des Flaschenbaumwaldes, doch überwiegen in ihr bei weitem die Trockenheit liebenden Formen.

c) Regenzeitgrüner Buschwald. Laubabwerfende Buschbestände kennzeichnen besonders das Übergangsgebiet vom regenzeitgrünen Wald in den immergrünen („tropischen“) Niederungs-Regenwald Nordwestperus. Sie sind vielleicht nur eine an immergrünen Gewächsen arme oder ihrer ganz ermangelnde Variante des in Kap. V 8 b dem Waldrand des „tropischen“ Regenwaldes angefügten teilweise immergrünen Niederungs-Buschwaldes. Auch hier sind Vögel wie *Myrmia micrura*, *Rhodospingus cruentus* und *Sporophila aurita ophthalmica* kennzeichnend.

Ähnliche aber aus anderen Büschen bestehende Formationen gibt es auch im Bereich der mesothermen („subtropischen“) Wälder, besonders an ihrer Untergrenze, und schließlich noch in einer dritten Form an der unteren Grenze mancher oligothermer („temperierter“) Wälder.

Alle regenzeitgrünen Buschwälder haben große Ähnlichkeit mit den sekundären Buschwäldern, die sich auf Kahlschlägen bilden. Es kann sehr schwer sein, zu entscheiden, ob ein regenzeitgrüner Buschwald ein natürlicher oder durch den Einfluß der Menschen bedingter Bestand ist.

d) Regenzeitgrüne Buschsteppe (Abb. 70). Wo in Mittelperu immergrüner oligothermer lichter Bergwald vorkommt, liegt zwischen der *Carica*- und *Jatropha*zone und der Untergrenze des immergrünen Waldes eine Zone laubabwerfender Gebüsche. Diese regenzeitgrüne Buschsteppe pflegt nur dort in typischer Form ausgebildet zu sein, wo sich über ihr der immergrüne Wald ausbreitet oder ausbreitete. Größere Bestände wurden gefunden bei Colcabamba, Zárate, Cachui und Manzanallo. Ein einer wahrscheinlich noch nicht beschriebenen Form angehörender *Synalaxis* ist ein Charaktervogel dieser Lebensstätte.

Regenzeitgrüne Buschbestände, die man häufig in den Randgebieten der lichten regenzeitgrünen Bergwälder und der regenzeitgrünen Buschwälder antrifft, sind keine eigene Lebensstätte, sondern nichts als kümmerformen



Abb. 70: Regenzeitgrüne Buschsteppe. Zwischen Pariacoto und Colcabamba (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

dieser dichteren und höheren Formationen oder Übergangsbiozönosen zu anderen Lebensgemeinschaften.

e) Regenzeitgrüne Grassteppe (Abb. 71 und 72). Diese Lebensgemeinschaft bedeckt sehr große Flächen der niedrigen Andenvorberge in Nordperu südlich des 6. Breitengrades. Wenn dort nach mehrjähriger Trockenheit stärkere Regen niedergehen, verwandeln sich weite Strecken von Halbwüste bis Wüste in dicht bewachsene Grassteppen, wie es Abb. 72 zeigt. Das Hügelland unterscheidet sich dort von den flachen sandigen Ebenen auffällig durch die von Schutt- und Steinwüsten herzuleiten-

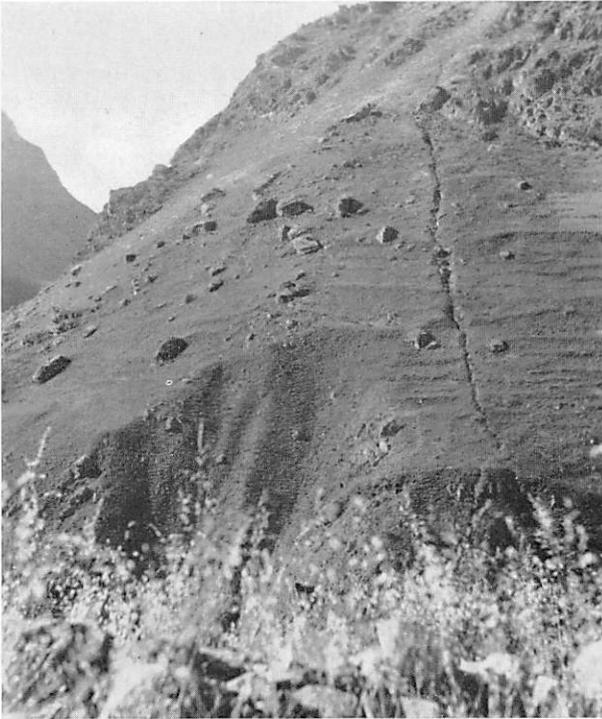


Abb. 71: Regenzeitgrüne Grassteppe in etwa 1800 m Höhe. Zwischen Santa Eulalia und Autisha (westlicher Andenabhang in Mittelperu).



Abb. 72: Regenzeitgrüne Grassteppe; in 150 m Höhe. Bei Olmos (Küste von Nordperu).

den Böden, die aus wenig sortiertem Verwitterungsschutt bestehen und daher auch viele erdige Substanzen enthalten.

Die Flora zeichnet sich sehr auffällig durch ihren Reichtum an kurzlebigen (einjährigen) Gräsern aus. WEBERBAUER (1945) hebt hervor: *Bouteloua disticha*, *Aristida adscensionis*, *Chloris virgata*, *Anthephora hermaphrodita*, *Eragrostis* sp. Die Makrofauna, besonders die Wirbeltierfauna ist sehr arm. Unter den Vögeln wurden hier vor allem umherstreichende Körnerfresser festgestellt wie *Gymnoplelia c. ceciliae* und *Sporophila telasco*. Ferner kommen hier *Falco sparverius peruvianus* und *Buteo p. polyosoma* nicht selten vor.

Die für den bergigen Teil des nordwestperuanischen Küstenlandes so charakteristische Grassteppe nimmt auch am unteren Andenabhang Mittelperus nördlich der Wüste von Ica einen breiten Raum ein. Es sind dies die bei M. KOEPECKE (1945) als „Laderas con herbazal verde en verano“ bezeichneten Flächen, die hauptsächlich mit einjährigen Pflanzen, und zwar in erster Linie wieder mit Gräsern bestanden sind. Ebenso wie im Norden sterben auch hier die Gräser schon sehr bald nach Aussetzen des Regens ab und färben die erdigen Abhänge dann auf weitere Strecken gelblich.

f) Regenzeitgrüne Krautsteppe auf sandigem Grund (Abb. 73). Für die flachen und sandigen Küstengebiete Nordwestperus sind Krautsteppen sehr charakteristisch, die nur durch die dort nicht in jedem Jahre voll wirksame Regenzeit grün werden. Weiter im Süden werden die Krautsteppen ganz durch regenzeitgrüne Grassteppen abgelöst, weil dort die sandigen Ebenen unter dem entsprechenden Klima fehlen.



Abb. 73: Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden, in der Trockenzeit; in 2000 m Höhe. Im Hintergrund: immergrüne oligotherme Buschsteppe. Bei San Damián (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

WEBERBAUER (1914 und 1945) hebt hervor, daß die regenzeitbedingte Vegetation, deren Reste in der Trockenzeit kaum noch feststellbar sind, sehr von der Lomavegetation des BWhn-Klimabereiches verschieden ist, die einen hygrophilen Charakter besitzt. In den regenzeitgrünen Krautsteppen tritt dagegen ein sukkulentes Element viel stärker hervor, d. h. es fehlt ihr das hygrophile oligotherme („temperiert-andine“) Element und ebenso auch die Küstenpflanzen, vor allem die der Lomas mit ihren biogeographischen Beziehungen nach Chile, wofür *Nolana*, *Tetragonia*, *Palaua* etc. Beispiele sind. Die Ursache dieser Verschiedenheit ist darin zu suchen, daß die Gebiete mit zeitweiligem Sommerregen nicht wie die Lomas in der niederschlagsreichen Zeit wochenlang unter einer dichten Wolkendecke liegen, sondern daß die Regen meistens in unregelmäßigen zeitlichen Abständen fallen und besonders auch darin, daß an allen Vormittagen wolkenloser Himmel zu sein pflegt. Dadurch tritt trotz der an den Nachmittagen bzw. in der Nacht niedergehenden Regen täglich eine mehr oder weniger intensive Austrocknung der oberflächlichen Bodenschichten ein. WEBERBAUER geht näher auf die regenzeitgrünen Krautsteppen zwischen Piura und Chulucanas ein, die eine typische nur zeitweilig auftretende kurzlebige Vegetation darstellen, obwohl in ihnen auch einige immergrüne Grundwassersträucher vorkommen wie *Prosopis juliflora* und mehrere *Capparis*-Arten. Außer einigen Gräsern wie *Eragrostis cilianensis*, *Aristida adscensionis*, *Bouteloua aristoides*, *Eriochloa peruviana* führt er die folgenden Kräuter an: *Amaranthus haughtii*, *Froelichia interrupta*, *Boerhaavia verbenacea*, *Boerhaavia erecta*, *Tephrosia purpurea*, *Stylosanthes psammophila*, *Oxalis ramulosa*, *Sida weberbaueri*, *Turnera pumilea*, *Merremia pentaphylla*, *Coldenia paronychioides*, *Cacabus multiflorus*. Dazu kommen noch sieben weitere Pflanzen, die nur bis zur Gattung bestimmt wurden: *Desmodium*, *Tribulus*, *Euphorbia*, *Browallia*, *Solanum*, *Pectis* und *Verbesina*. Als Pflanzen mit Speicherorganen führt WEBERBAUER dagegen nur die Martyniaceae *Proboscidea altheaeifolia* und die Cucurbitaceae *Apodanthera biflora* an.

Die Tierwelt der regenzeitgrünen Krautsteppen scheint relativ artenarm zu sein. Eidechsen (*Tropidurus sp.*) sind stellenweise häufig, die Vogelwelt ist besonders durch *Burhinus superciliaris*, *Falco sparverius peruvianus* und *Piezorhina cinera* vertreten. Zahlreiche weitere Arten kommen hinzu, wo etwas Buschwerk vorhanden ist: *Eupelia cruziana*, *Chordeiles acutipennis exilis*, *Amazilia amazilia leucophoea*, *Neorhynchus peruvianus devronis*, *Sicalis flaveola valida* und *Sporophila telasco*. Ein häufiges Säugetier ist *exilis*, *Amazilia amazilia leucophoea*, *Neorhynchus peruvianus devronis*. Maus *Sigmodou simonsi* ALLEN.

g) Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden (Abb. 74). Die regenzeitgrüne Grassteppe (Abschnitt 10 e dieses Kapitels), die am westlichen Andenabhang Mittelperus einen breiten Raum einnimmt, geht an niederschlagsreicheren Stellen in eine Krautsteppe über, in der neben einjährigen Kräutern auch ausdauernde Gewächse vorkommen wie verschiedene laubabwerfende Zwergsträucher, Knollen- und Zwiebelgewächse (z. B. die Amaryllidacee *Stenomesson sp.*) und vereinzelt *Fourcroya* und Kakteen. Diese Bestände können im äußeren Erscheinungsbild sehr an manche Bestände der Strauch- und Krautlomas der Küste erinnern.

Auf erdigem Untergrund und auf vulkanischer Asche nimmt auch am un-



Abb. 74: Beweidete regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden, am Rande der Carica- und Jatrofahazone; in 2200 m Höhe. Bei Zárate (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

teren Andenabhang Südwestperus eine regenzeitgrüne Krautsteppe einen sehr breiten Raum ein, in der ausdauernde aber nur zeitweilig zu aktivem Leben erwachende Sträucher wie die durch einen Harzüberzug ihrer Blätter klebrige *Franseria fruticosa* und *Enselia canescens*, beide Compositen, vorherrschen. Auch hier treten die Gräser zurück oder fehlen ganz. In der Trockenzeit hat diese Lebensstätte das Aussehen einer dürftig bewachsenen Heide. Nach unten zu grenzt sie an die Wüste. Bei Arequipa beginnt sie in einer Höhe von 1800 bis 2000 m, geht aber sonst stellenweise bis auf 1000 m Höhe herunter. Die Obergrenze liegt vielfach um 3000 m Höhe.

Die regenzeitgrünen Krautsteppen auf Schutt- und Steinböden treten in einer Reihe von Varianten auf. Es würde den Rahmen dieser Abhandlung übersteigen, auf alle diese Formen näher einzugehen. RAUH (1958) macht einen Einteilungsversuch für das Gebiet der südperuanischen Vulkane Misti, Chachani und Picchupicchu und unterscheidet:

1. die *Franseria fruticosa*-Gesellschaft (2200—2900 oder 3000 m),
2. die *Diplostephium tacorense*-Gesellschaft (3000—3600 m),
3. die *Senecio idiopappus*-Gesellschaft (3600—3900 m), die schließlich in

die *Lepidophyllum*-Gesellschaft (über 3900 m) übergeht, die die typische Tolaheide ist (vergl. Kap. V 9 d).

Alle regenzeitgrünen Krautsteppen pflegen infolge der Beweidung durch Ziegen erheblich vom Menschen genutzt zu werden. Sie erhalten dadurch ein ziemlich verändertes Aussehen. Sehr auffällig ist ihre Oberflächenstruktur, die mit ihrem engen Netz von Viehwegen sehr viel Ähnlichkeit mit der der Weidelomas besitzt.

h) Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf sandigem Grund. (Abb. 75). Die nordperuanischen Halbwüsten sind Übergangslbensstätten zwischen Wüste und Regensteppe. In den Oberflächenformen und in der Bodenbildung ähneln sie sehr den Wüsten, ihre Flora jedoch scheint zu einem beträchtlichen Teil dieselbe zu sein, die man auch in den angrenzenden Steppen findet. Die „Regen-Halbwüsten“ erscheinen aus diesem Grunde als Steppen, die in quantitativer und qualitativer Hinsicht verarmt sind. Nicht nur die geringe jährliche Niederschlagsmenge sondern auch die Kürze der Regenzeit, besonders aber das oft jahrelange Ausbleiben von Regenfällen, die für ein aktives Pflanzenleben ausreichende Wassermengen liefern, sind die besonderen das Leben erschwerenden Extremfaktoren der Halbwüsten. Dazu kommen auch noch die intensive Sonneneinstrahlung und die Bodenumlagerungen durch den Wind. Große Gebiete, die man zur Trockenzeit für extreme Wüste zu halten geneigt ist, begrünen sich, sobald dort einmal ausreichende Regen niedergehen, wie es z. B. im Jahre 1953 im nordwestperuanischen Küstenraum zu beobachten war, und wandeln sich in kürzester Zeit in Halbwüsten oder sogar in Steppen um. Nach kurzer Vegetationsperiode vertrocknen die Pflanzen und schon nach ein bis zwei Jahren sind ihre Reste nur noch mit Mühe aufzufinden. Die Grenze zwischen Wüste und Halbwüste ist also keine starre Grenze. Sie

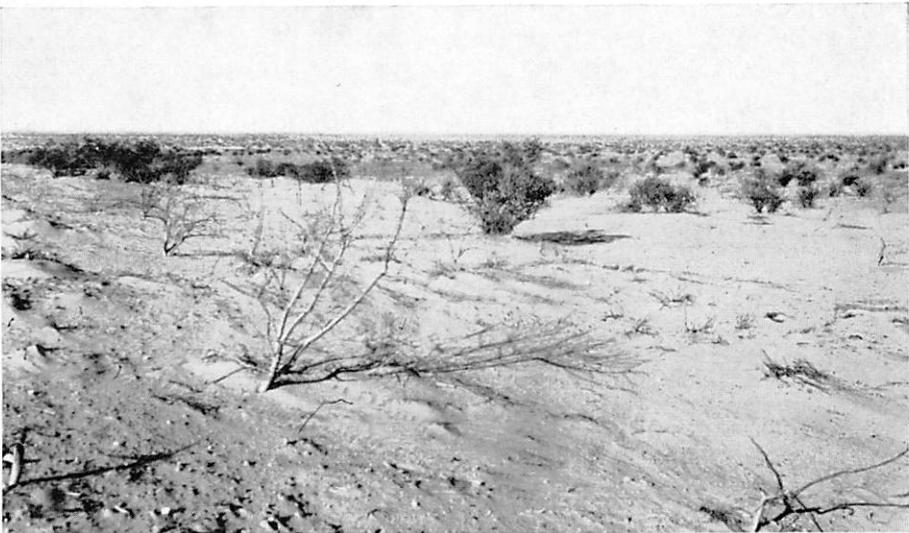


Abb. 75: Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf sandigem Grund, in der Trockenzeit. Im Vordergrund: *Cercidium praecox*; im Hintergrund: grundwasserbedingte Buschsteppe. Zwischen Piura und Sullana (Küste von Nordperu).

pendelt vielmehr mit den in jeder Regenzeit verschieden weit in das Wüstengebiet hereinreichenden Regenfällen in einer mehr oder weniger ausgedehnten Zone hin und her.

In der Vegetation der regenzeitgrünen Halbwüsten findet man in Anpassung an diese besonderen Lebensbedingungen bei den Pflanzen hauptsächlich zwei Lebensformtypen: 1. äußerst kurzlebige halb-xerophytische kleinwüchsige Formen, die sehr schnell wachsen und schnell zur Blüte und Samenreife kommen (hauptsächlich kleine Kräuter und einige Gräser) und 2. ausdauernde saftarme Holzgewächse, die die jahrelang anhaltende Trockenheit in latentem Leben überstehen und sich nur gelegentlich belauben, d. h. nur zeitweilig zu aktivem Leben erwachen, so wie es z. B. der „Cani“ oder „Palo verde“, *Cercidium praecox*, (Abb. 75) tut. Sukkulente ebenso wie auch ausdauernde Knollen- und Zwiebelgewächse trifft man in den sandigen regenzeitgrünen Halbwüsten nur ganz wenige an. Zu den ersten gehört z. B. *Melocactus*, der in Nordperu vor allem im Küstenbereich angetroffen wird, wo er in Mittelperu ganz fehlt und dort nur am unteren Andenabhang vorkommt. RAUH (1958) sagt, daß *Melocactus* die trockensten Standorte von allen peruanischen Kakteen bewohnt und daß er sich mittags in seiner bis um 60° C warmen Umwelt im Inneren bis zu 45° C erwärmt. Ganz ähnliche abiotische Verhältnisse schildert WALTER (1936) für gewisse Teile der Namibwüste Südafrikas, in denen offenbar eine ganz ebensolche Kombination der klimatischen Faktoren wirksam ist.

Dem Untergrund nach sind hauptsächlich zwei Typen von regenzeitgrünen Halbwüsten zu unterscheiden: solche auf Sandboden und solche auf Schutt- und Steinböden. Die ersten findet man hauptsächlich im nur wenig über dem Meere gelegenen nordwestperuanischen Tiefland. Meistens sind sie durch einige *Cercidium*-Büsche auch nach langen Trockenperioden und erheblichen Sandverwehungen noch leicht zu erkennen. Unter den ausdauernden Holzgewächsen dürfte der soeben genannte „Cani“ *Cercidium praecox* bei weitem das wichtigste sein, wie die als typisch zu bezeichnenden Biotopbestände zwischen Piura und Sullana demonstrieren.

Die Tierwelt ist in der Trockenzeit arm. Ständig anzutreffen ist hier außer den schon für die sandigen regenzeitgrünen Krautsteppen (V 10 f) genannten Arten noch der Furnariide *Geositta p. paytensis* (LESSON). Als echte Halbwüstentiere sind auch *Burhinus* und *Sigmodon* zu bezeichnen.

Über die kurzlebige Kräutervegetation der regenzeitgrünen Halbwüsten Nordwestperus sind wir durch WEBERBAUER (1914 und 1945) kurz informiert. Sie reicht nach diesem Autor bis an das Meeresufer (z. B. im Raume um Paita) nur in Ausnahmejahren, wie es die Jahre 1884 und 1891 waren. Ein gründliches Studium dieser interessanten Vegetationsform steht jedoch noch aus. Über die Tierwelt dieser Lebensstätte, insbesondere über die in den Regenjahren hier kurzfristig in großer Individuenzahl auftretenden Wirbellosen und über die Einwanderung aus anderen Biotopen fehlen noch alle Beobachtungen.

i) Regenzeitgrüne Krauthalbwüsten auf Schutt- und Steinböden (Abb. 76). Wie schon WEBERBAUER (1945) S. 280 hervorhebt, ist die Vegetation der halbwüstenartigen Lebensstätten auf bergigem Untergrund von der der sandigen Ebenen insofern recht verschieden, als hier Gräser mengenmäßig sehr auffällig in den Vordergrund treten. Kraut-

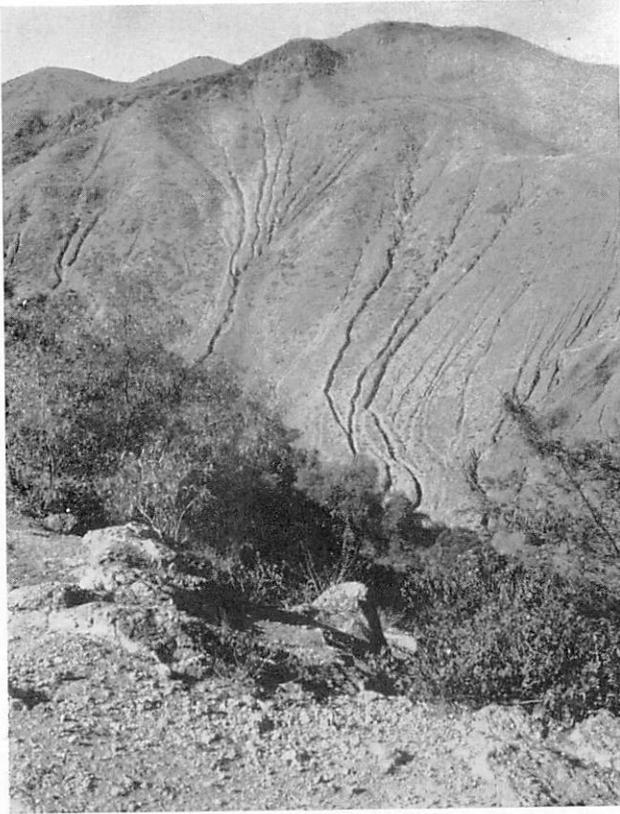


Abb. 76: Regenzeitgrüne Krauthalbwüste (am von Regenrinnen zerfurchten Berghang im Hintergrund) und Flußufergebüsch (Vordergrund); aus 1800 m Höhe aufgenommen. Bei San Bartolomé (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

halbwüsten sind in Nordwestperu auf Schutt- und Steingrund nur recht selten; in Mittel- und Südperu dagegen sind sie als Übergangsform von den regenzeitgrünen Krautsteppen zur Wüste am unteren westlichen Andenabhang in großer Flächenausdehnung vorhanden. Ihre Tierwelt ist eine verarmte Fauna der benachbarten Krautsteppen-Biozönosen.

j) **Savannen** (Abb. 77 und 78). Bezeichnet man als Savanne eine lichte Baumsteppe mit niedriger aber geschlossener Bodenvegetation, so findet man im nordwestperuanischen Küstengebiet zwei Haupttypen von Savannen, die bereits WEBERBAUER (1914) unterscheidet: 1. eine lichte immergrüne Grundwasser-Baumsteppe (meistens auf flachem sandigem Grund) mit regenzeitgrüner Krautsteppe kombiniert („Algarrobo-Savanne“) und 2. eine weiter landeinwärts auftretende regenzeitgrüne Baumsteppe (meistens auf hügeligem und lehmig- bis erdig-steinigem Grund) mit einer regenzeitgrünen Grassteppe zwischen den Bäumen. Savannen sind also im Untersuchungsgebiet ausgesprochene Mischbiozönosen. Dementsprechend findet man in ihnen auch sowohl die Fauna der entsprechenden Steppentypen als auch die Elemente des lichten Waldes. Savannenbäume des ersten Typs



Abb. 77: Grundwasserbedingte Baumhalbwüste, überlagert von regenzeitgrüner Krauthalbwüste. Beim Cerro Illescas (Küste von Nordperu).

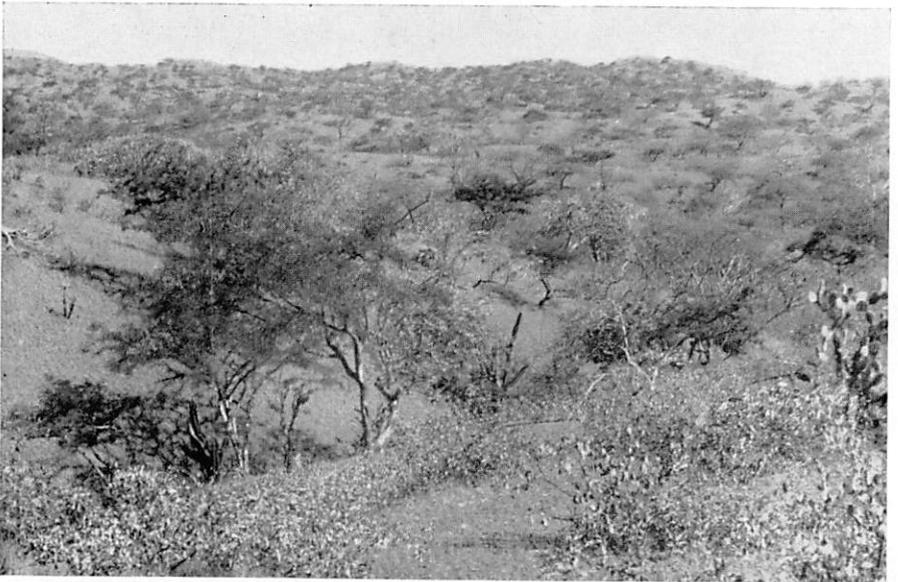


Abb. 78: Savanne. Bei Santa Ana (Küste von Nordperu).

sind vor allem *Prosopis juliflora* und *Capparis mollis*, zu den Bäumen des zweiten Typs gehören in erster Linie *Loxopterygium huasango* und stellenweise auch *Bombax sp.*

PETERSEN (1935 und 1949) hebt mit Recht das Vorhandensein von Savannen als ein besonderes Merkmal des nordwestperuanischen Flachlandgebietes hervor. Andererseits aber sind die mit Savannen bedeckten Flächen Nordwestperus recht klein, was auch WEBERBAUER (1945) betont. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, hier die Savannen in nur einem einzigen Absatz abzuhandeln. Eine Aufteilung wird aber unvermeidlich sein, sobald ein eingehenderes Studium dieser interessanten Gruppe von Lebensgemeinschaften begonnen wird. Eine solche Aufgliederung ist wohl am besten im Sinne von LAUER (1952) durchzuführen, der die folgenden Typen herausstellt:

- a) Feuchtsavanne, die von der folgenden (b) durch die Isohygromene 7 begrenzt wird, die meist der „Penckschen Trockengrenze“ (Linie des Aufhörens dauernd fließender Flüsse) entspricht;
- b) Trockensavanne, die zwischen den Isohygromenen 7 und 4 (in Südamerika 7 und 5) liegt, wobei die Isohyg. 4 die Ackerbaugrenze (agronomische Trockengrenze) ist;
- c) Hochgrassavanne (fehlt im Untersuchungsgebiet);
- d) Dornsavanne (Dornbuschsteppe, Dornwald etc.), die im Bereich von 4 humiden Monaten auftritt und sich durch ihren xerophilen Charakter und spärlichen Graswuchs auszeichnet (Beispiel: die brasilianische Caatinga);
- e) Halbwüste, die im Bereich von 1 humiden Monat auftritt und in der die Dorn- und Sukkulentegebüsch nur noch „punkthaft“ vorkommen.

Von diesen vier Gruppen werden hier die beiden letzten (d und e) nicht zu den Savannen gerechnet. Als Savannen sind andererseits die *Puya raimondii*-Bestände des Hochgebirges (Kap. V. 9 c) zu bezeichnen.

k) Xerophyten- und Sukkulente(n)park (Abb. 79 bis 82). Diese bei WEBERBAUER (1945) und H.-W. & M. KOEPCKE (1951) als „Parque xerofítico“ bezeichnete Pflanzengesellschaft ist als eine Übergangsbiozönose zwischen einer Sukkulente(n)vergesellschaftung (nach Art der in den Abschnitten I bis O auf den folgenden Seiten behandelten) und entweder einer immergrünen Grundwasser-Formation oder einer regenzeitgrünen Steppen- bis Waldzönose aufzufassen. Ein Xerophyten- und Sukkulente(n)park des ersten Typus wurde vom Verfasser bei Palo Santo (südlich von Zorritos) untersucht. Sehr ähnliche Vergesellschaftungen gibt es bei Zarumilla in ebenfalls nur geringer Höhe über dem Meer. Größere Bestände des zweiten Typs findet man in 350 bis 600 m Höhe im Übergangsbereich zwischen der *Neoraimondia*-Zone und dem Gebiet des regenzeitgrünen Bergwaldes in der Umgebung von Espinal (Saña-Tal).

Die Vegetation der Xerophyten- und Sukkulente(n)parke ist recht reichhaltig, und zwar sowohl in Bezug auf die Artenzahl als auch auf die Anzahl der zu beobachtenden Lebensformen. Für große bestachelte Sukkulente(n) liefern verschiedene Säulenkakteen wie die *Neoraimondia*-Arten (vergl. Abs. m), *Armatocereus cartwrightianus*, *Haageocereus (cf. laredensis)*, *Monvillea diffusa* und einige Opuntien gute Beispiele. Eine gedrungene, fast kugelige Sukkulente ist *Melocactus*, ein Genus, das nur westwärts und im Marañón-Tal vorkommt. Eine an dichten Stellen dieser Pflanzenformation auftretende kletternde Sukkulente ist *Hylocereus venezuelensis*, sowie *H. peruvianus*, der

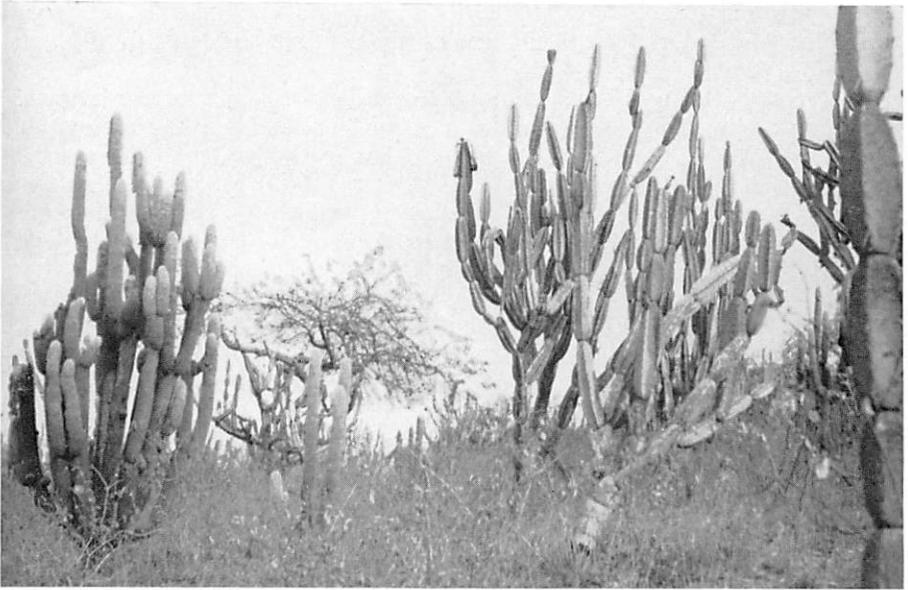


Abb. 79: Xerophyten- und Sukkulentenpark; in 500 m Höhe. Bei Espinal im Saña-Tal (Küste von Nordperu).



Abb. 80: Übergangszönose von Xerophyten- und Sukkulentenpark in regenzeitgrünen lichten Bergwald; in 500 m Höhe. Bei Espinal im Saña-Tal (Küste von Nordperu).

(nur von 300 m Höhe an aufwärts) bis in den regenzeitgrünen Wald hinein vorkommt, und zwar geht die erste Art bis 6° S und die zweite bis zum Saña-Tal nach Süden. Ein unbestachelter Blattsukkulent mit Riesenblättern ist die Amaryllidacee *Fourcroya* sp.; *Bursera graveolens* dagegen ist ein regenzeitgrüner Stamm-Halbsukkulent mit einem penetranten aromatischen Geruch, der ihm beim Abbrechen oder Zerreiben der Zweige entströmt (sie geht mit der regenzeitgrünen Vegetation bis 1700 m im Gebirge hinauf und reicht nach Süden bis 10° S.). Ein ähnlicher laubabwerfender Stamm-Halbsukkulent, jedoch mit Milchsaft an Stelle des aromatischen Geruches ist die Euphorbiacee *Jatropha macrantha*, die vor allem im BSGkw-Klimabereich Mittel- und Südperus vorkommt. Immergrüne Grundwasserbäume der Xerophyten- und Sukkulentenparks sind *Prosopis juliflora* und *Acacia macracantha*, *Parkinsonia aculeata* und *Schinus molle*. Nur in sehr trockenen Gebieten kann noch der sich nur gelegentlich begrünende Hartstrauch *Cercidium praecox* hinzutreten. Ein Beispiel für die regenzeitgrünen Bäume dieser Pflanzenformation ist das schon mehrfach erwähnte *Loxopterygium huasango*. Unter den regenzeitgrünen Kräutern der Xerophyten- und Sukkulentenparks fallen *Luffa opercularis* und die *Ipomoea*-Arten besonders auf.

Die Tierwelt scheint dem Mischcharakter dieser Lebensgemeinschaft entsprechend ebenfalls sehr artenreich, dabei aber arm an solchen Formen zu sein, die der Biozönose eigentümlich sind. Es fehlen jedoch bisher noch eingehende Untersuchungen, durch die dieser nur durch Kurzuntersuchungen



Abb. 81: Übergangszönose von Xerophyten- und Sukkulentenpark in teilweise immergrünen makrothermen Regenwald; in etwa 1000 m Höhe. Unterhalb des Porculla-Passes am Wege nach Olmos (westlicher Andenabhang in Nordperu).



Abb. 82: Übergangszönose von Xerophyten- und Sukkulentenpark in teilweise immergrünen makrothermen Regenwald; in 700 m Höhe. Bei La Florida im Saña-Tal (unterster westlicher Andenabhang in Nordperu).

gewonnene Eindruck bestätigt werden kann. In der Avifauna der mit Grundwasserbäumen durchsetzten Bestände herrschen dieselben Arten vor, die in Kap. V 7 b für den *Prosopis*wald aufgezählt wurden. Die zum regenzeitgrünen Wald überleitenden Bestände haben eine davon etwas abweichende Vogelwelt, z. B. fehlt ihnen *Piezorhina cinerea*, während typische Arten der regenzeitgrünen lichten Bergwälder und der Flaschenbaumwälder wie *Atlapetes albiceps* und *Compsothlypis pitiayumi pacifica* wenigstens in der Regenzeit regelmäßig beobachtet wurden. An Großsäugern trifft man hier den peruanischen Weißwedelhirsch *Odocoileus peruvianus* und den Fuchs *Dusicyon sechurae* an. Im Xerophytenpark südlich von Zorritos wurde der mittlere Ameisenbär *Tamandua tetradactyla* gefunden.

1) *Carica*- und *Jatropha*-Stepp e. Zwei halbsukkulente regenzeitgrüne Sträucher mit ähnlichem Lebensformtyp, die Caricacee *Carica candicans* und die Euphorbiacee *Jatropha macrantha* bilden in Mittelperu am westlichen Andenabhang auf große Strecken in 1900 bis 2400 m Höhe eine sehr markante Zone. Besonders die unter günstigen Bedingungen sogar baumförmige *Carica* ist sehr auffällig. In der Regenzeit sind hier alle

Büsche dicht belaubt und das gesamte Gelände ist mit Kräutern bedeckt, die eine geschlossene Pflanzendecke bilden. Im Erscheinungsbild ähnliche Lebensstätten findet man in den Felslomas der Küste.

Die Tierwelt der *Carica*- und *Jatropha*-Steppe ist durch Arten gekennzeichnet, die Anpassungen an die lange Trockenzeit erkennen lassen. Schnecken wie *Scutalus proteus* (BRODERIP) und der große Chilopode *Scolopendra gigantea weyrauchi* BÜCHERL sind solche Formen. Häufige Vögel sind *Nothoprocta pentlandii oustaleti*, *Gymnopelia c. ceciliae* und *Catamenia analis analoides*.

m) *Neoraimondia*-Steppe Abb. 83–87). In den Gebieten mit zwar schwachen, aber jährlich oder fast jährlich fallenden Regen befinden sich große Sukkulenten- und Xerophytenbestände. Unter den hohen und bestandbildenden Kakteen dieser Gebiete sind die von den Peruanern „Gigante“ oder „Gigantón“ genannten Säulenkakteen des Genus *Neoraimondia* die häufigsten und neben dem „Cardo“ *Armatocereus cartwrightianus* in Nordperu und *Armatocereus matucanensis* in Mittelperu auch die größten und auffälligsten.

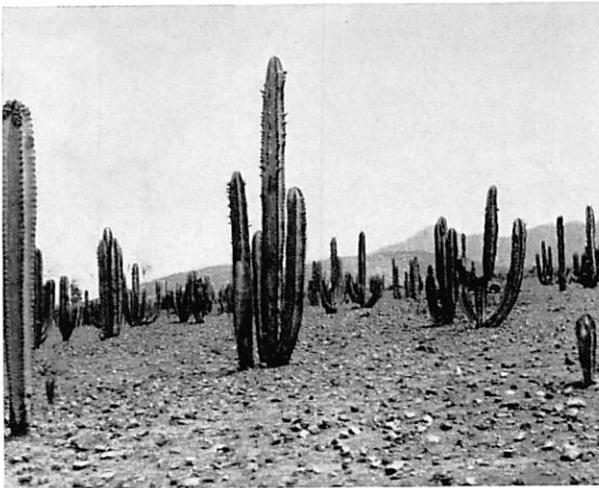


Abb. 83: *Neoraimondia*-Steppe; in 200 m Höhe. Oberhalb von Cayaltí, Río Saña (Küste von Nordperu).

Die Gattung *Neoraimondia* ist nach RAUH (1958) ein Endemismus der Westseite der peruanischen Anden, fehlt demnach also sowohl im Marañón-Tal als auch in Ekuador und Nordchile. Im Norden des Untersuchungsgebietes findet man die große *N. gigantea*, die von der mittelperuanischen nur bis 2 m hohen *N. rosiflora* nach RAUH durch eine Verbreitungslücke getrennt ist. *N. rosiflora* kommt nur vom Churín- bis zum Nasca-Tal vor. Im Süden findet man die in mehreren Varietäten auftretende *N. arequipensis*, von der Abb. 85 die *var. majensis* und Abb. 86 die *var. aticensis* zeigen. Nördlich des 6. Breitengrades wurden keine größeren *Neoraimondia*-Bestände bemerkt, obwohl *N. gigantea* bis zur ekuadorianischen Grenze an geeigne-



Abb. 84: Neoraimondia-Steppe; in etwa 800 m Höhe. Bei El Tambo, Hda. Casa Grande (unterster westlicher Andenabhang im nördlichen Mittelperu). Nach H.-W. КОРСЬКЕ (1954).

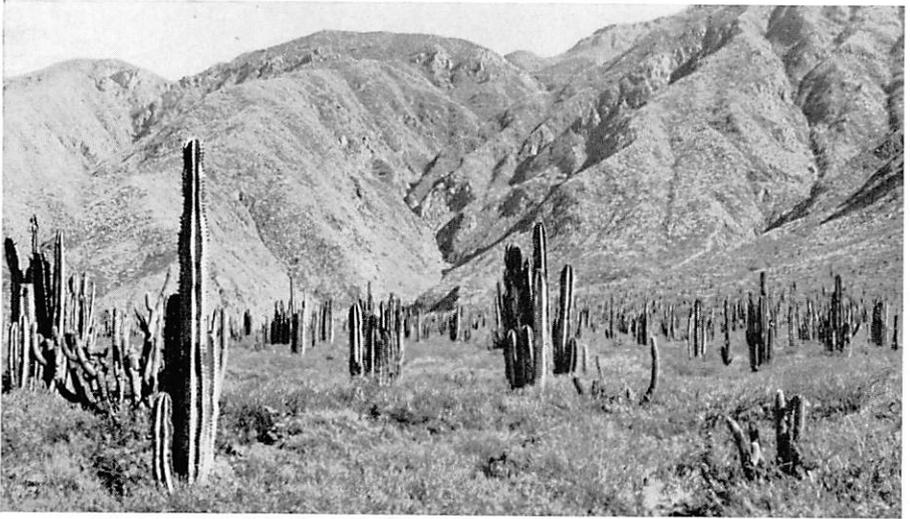


Abb. 85: Neoraimondia-Steppe; in 1500 m Höhe. Bei Pacaychacra (westlicher Andenabhang in Südperu).

ten Orten überall vorkommt. In den Amotape-Bergen soll sich aber ein größeres mit diesem Kaktus bestandenes Gebiet befinden, das dort als „Gigantal“ bekannt ist und das von den dortigen Einwohnern als etwas für diese Gegend Ungewöhnliches bezeichnet wird. WEBERBAUER (1914) betont, daß in Nordwestperu zwischen 5 und 6° S. die mesotherme Xerophytenflora, zu der er die *Neoraimondia*-Bestände rechnet, fehlt, während sie in derselben geographischen Breite in dem östlich der kontinentalen Wasserscheide gelegenen Marañón-Gebiet verarbeitet ist, wo aber *Neoraimondia* selbst trotzdem völlig zu fehlen scheint. RAUH (1958) nennt als Begleitpflanzen von *Neoraimondia rosiflora* im Rímac-Tal eine weißblühende *Loasa*, *Trixis calicioides*, *Onoseris albicans*, *Solanum lycopersicum* etc. Vom Río de la Leche an südwärts, von wo an die gesamte Küste wüstenhaft ist und die Steppe hauptsächlich auf die Andenvorberge und auf den westlichen Andenabhang beschränkt bleibt, sind große fast nur mit Säulenkakteen bestandene Flächen häufig. Am Río Saña findet man sie von 100 m bis etwa 300 m Höhe (Abb. 83), am Río Casma liegt die Untergrenze dichter Kakteenbestände in rund 700 m Höhe und im Hinterland von Lima bei etwa 1100 m (Santa Eulalia und unterhalb von San Bartolomé). Überall findet man aber einzelne Exemplare und sogar kleine Bestände noch viel tiefer; in den Seitentälern des Río Rímac z. B. sind sie schon in ca. 800 m Höhe vorhanden. RAUH (1958) sagt, daß *Neoraimondia* im Rímac-Tal zwischen 1000 und 1200 m Höhe das Vegetationsbild beherrscht, aber bereits über 1400 m Höhe fehle. In der Nähe der unteren Verbreitungsgrenze dieses Kaktus gibt es noch auf den schwach geneigten Schotterebenen der gelegentlich fließenden Flüsse große *Neoraimondia*-Bestände, weil dort die Bodenfeuchte über

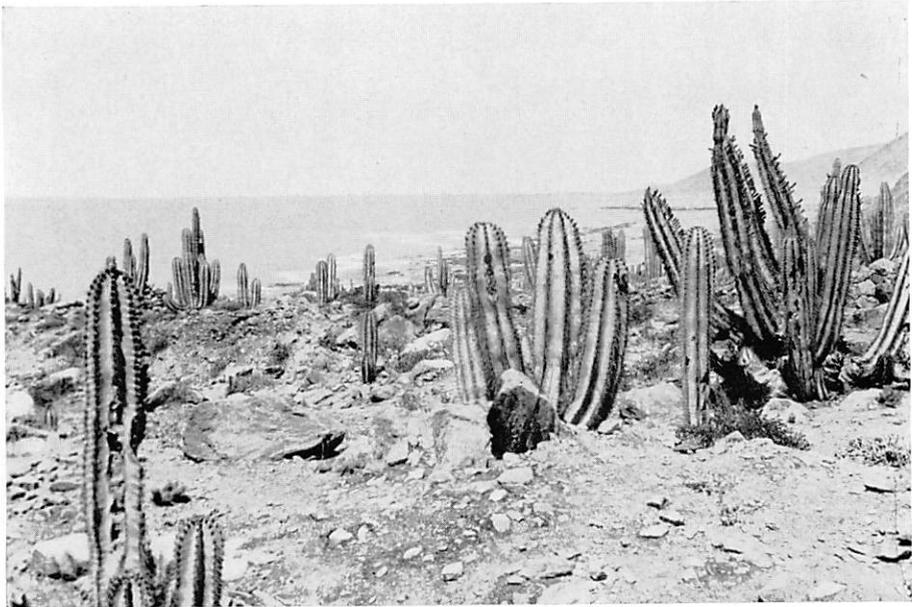


Abb. 86: *Neoraimondia*-Loma; in 30 m Höhe. Bei Atico (Küste von Südperu).

längere Zeit beständiger sein dürfte als an den Berghängen. Für die unteren Lagen des westlichen Andenabhanges in Mittelperu sind die *Neoraimondia*-Steppen sehr typisch. Sie charakterisieren jedoch nicht nur das BSh- und Bergsteppen-Klima, sondern gehen sogar an einigen Stellen als Kakteenloma bis zur Küste herab (Kap. V 11 j). Dies ist in großem Umfange nur in Südperu und zwar besonders in der Umgebung von Atico der Fall. Am westlichen Andenabhang Südperus bildet *Neoraimondia* nur stellenweise große Bestände wie z. B. in 1800 m Höhe bei Pacaychacra, wo sie zwischen 1500 und 2000 m Höhe auftritt. Diese Bestände unterscheiden sich von den Säulenkakteen-Lomas der Küste und auch von den nord- und mittelperuanischen erheblich dadurch, daß sich zwischen den Kakteen eine fast geschlossene Vegetationsdecke aus Zwergsträuchern und zwar besonders *Franseria fruticosa* befindet. Auch in Südperu bevorzugt *Neoraimondia* flaches Gelände. Nach Regenfällen tritt auch in dieser Lebensstätte eine dichte Krautflora auf.

Die Fauna der *Neoraimondia*-Steppen ähnelt der Fauna der *Carica*- und *Jatropha*-Steppen. Auch hier tritt unter den Schnecken der an lange Trockenperioden angepaßte *Scutalus proteus* (BRODERIP) auf. Ebenso wie auch in

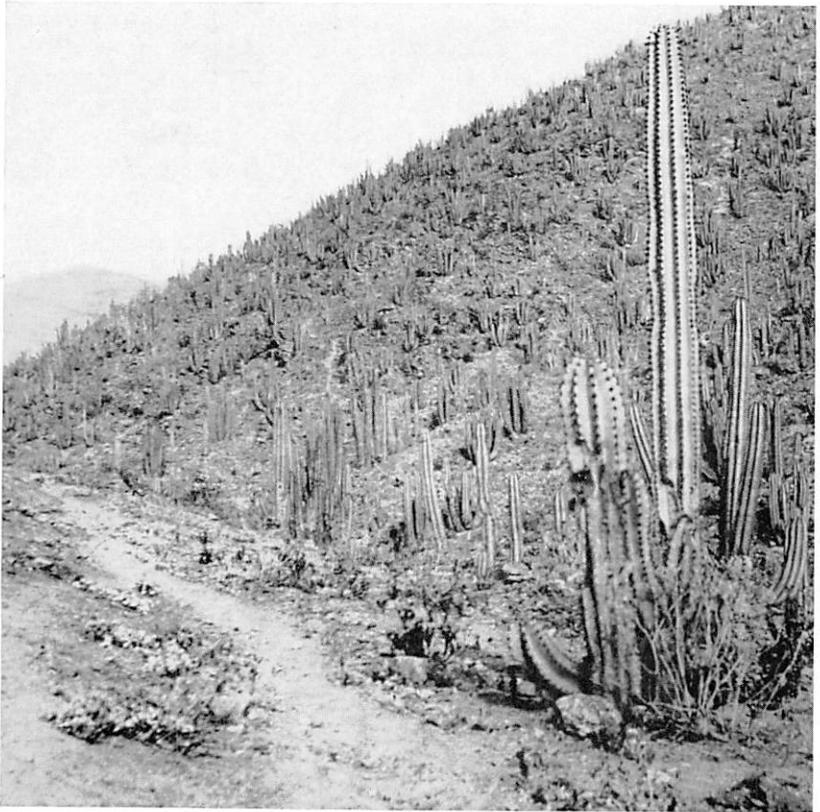


Abb. 87: *Neoraimondia*-Loma; in 200 m Höhe. Bei Atico (Küste von Südperu).

den Lomas der Küste können bei dieser Art auch am westlichen Andenabhange mehrere geographische Rassen unterschieden werden. Zur Rassenbildung neigt auch *Bostryx (Geopyrgus) turritus* BRODERIP, von dem die Rasse *tamboensis* ZILCH in der Nähe der Hda. Casa Grande gefunden wurde. Unter den Vögeln findet man regelmäßig in den *Neoraimondia*-Steppen: *Buteo p. polyosoma*, *Pyrocephalus rubinus obscurus*, bzw. *cocachacrae*, *Tyrannus melancholicus obscurus*, *Mimus l. longicaudatus* (fehlt südl. von Chala), *Falco sparverius peruvianus*. In Nordwestperu kommt eine Reihe weiterer Arten hinzu; die wichtigsten von diesen sind: *Psittacula c. coelestis*, *Polioptila plumbea bilineata*, *Piezorhina cinerea*, *Rhynchospiza stolzmanni* und *Sicalis flaveola*. In Mittel- und Südperu lebt ferner der Specht *Chrysoptilus a. atricollis*, der seine Bruthöhle in den *Neoraimondia*-säulen anlegt. Nur in Südperu wurde *Leptasthenura aegithaloides* gefunden und auch *Asthenes cactorum* M. KOEPCKE scheint im Süden sein Verbreitungszentrum zu haben.

n) *Espostoa*-Steppe oder *Cephalocereus*-Steppe (Abb. 88). Arten der Kakteengattung *Espostoa* (auch als *Pseudoespostoa* oder *Cephalocereus* bezeichnet) treten an zahlreichen steppenartigen Stellen des Untersuchungsgebietes auf. Diese sehr auffälligen Kakteen können große geschlossene Bestände bilden. Sie bevorzugen als Standorte steinige und felsige Berghänge in ungefähr derselben Höhenlage wie die *Carica*- und *Jatropha*-Steppe. Besonders große Flächen werden von *Espostoa* in der Cordillera Negra oberhalb von Pariacoto in 1600 bis 1800 m Höhe eingenommen. Weiter im Norden liegt die *Espostoa*-Zone tiefer; so liegt sie im Jequetepeque-Tal ober-



Abb. 88: *Espostoa*-Steppe; in 1600 m Höhe. Bei Pariacoto (westlicher Andenabhang in Mittelperu).

halb der *Deuterocohnia*-Gesellschaft in etwa 1200 bis 1500 m Höhe, während sie weiter südlich im Rimac-Tal erst zwischen 1400 und 2000 m auftritt. Die häufigste westperuanische Art ist *Espostoa melanostele*, die nach RAUH (1958) vom Saña- bis zum Cañete-Tal verbreitet ist. Im Pisco-Tal und weiter im Süden findet man *Espostoa* nicht mehr. Es scheint, daß die in ihrem Verbreitungsgebiet recht unregelmäßige Verteilung der *Espostoa*-Bestände zum Teil edaphisch bedingt ist und vielleicht mit dem Kalkgehalt des Bodens im Zusammenhang steht.

Die Tierwelt der *Espostoa*-Bestände ähnelt der der *Carica*- und *Jatropha*-Steppe, zum Teil auch der der *Neoraimondia*-Steppe. Unter den Vögeln fällt *Incapiza p. pulchra* besonders auf, eine Art, die sonst nur noch in der *Carica*- und *Jatropha*-Steppe und in der immergrünen Buschsteppe angetroffen wurde.

o) *Armatocereus*-Steppe. *Armatocereus procerus* tritt noch unterhalb der *Neoraimondia*-Zone auf. Nach RAUH (1958) bewohnt diese Art zwei getrennte Verbreitungsgebiete: 1. zwischen dem Río Casma und dem Chillón und 2. zwischen den Ríos Pisco und Nasca. Oft ist dieser Kaktus mit *Haageocereus* vergesellschaftet. Meistens treten beide Arten in lichten Beständen in Höhen von nur 700 bis 1000 m auf, so daß sie zu den Über-

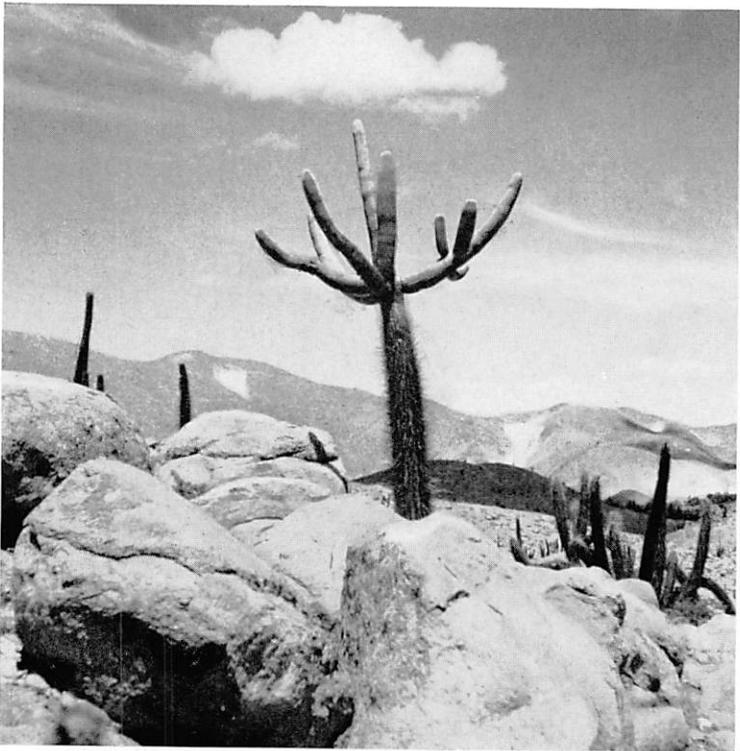


Abb. 89: Browningia-Halbwüste; in 2500 m Höhe. Bei Arequipa (westlicher Anden-
abhäng in Südperu).

brückern des Streifens von Extremwüste gerechnet werden müssen, der sich zwischen das Küstengebiet mit seinen Lomas und den westlichen Andenabhang in Mittel- und Südperu schiebt. Manchmal sind diese Kakteen dicht mit Tillandsien bewachsen, so daß man geneigt ist, sie trotz der großen Entfernung ihrer Standorte vom Meere noch zu den Lomas der Küste zu stellen. RAUH (1958) schildert einen *Armatocereus procerus*-Bestand, den er im Fortaleza-Tal in 1000 bis 1200 m Höhe auf Granitfelsen antraf und den er, was Ausdehnung und Üppigkeit betrifft, als einmalig am westlichen Andenabhang bezeichnet, indem diese Kakteen dort „regelrechte Wälder“ bilden.

Eine große Art ist *Armatocereus matucanensis*, der in Mittelperu oberhalb der *Neoraimondiazone* sehr lichte Bestände bildet. *Armatocereus cartwrightianus* wurde bereits bei der Behandlung des Xerophyten- und Sukkulentenparks (Abs. k dieses Abschnittes) der nordperuanischen Küste genannt. Er ist ein charakteristischer Bestandteil dieser Biozönose, ohne jedoch reine Bestände zu bilden.

p) *Browningia*-Halbwüste (Abb. 89). Der sehr auffällige nur in einem beschränkten Verbreitungsgebiet in Südperu und Nordchile (die Nordgrenze liegt im Nasca-Tal) vorkommende baumförmige Kandelaberkaktus *Browningia candelaris* bildet in einer meist um 2000 m liegenden Zone (die Extreme liegen zwischen 1000 und 3300 m Höhe) sehr weitläufige Bestände. Für gewöhnlich stehen die Kakteen auf steinigem Grund. Zwischen ihnen befindet sich eine dürrtige halbwüsten- bis steppenartige regen-

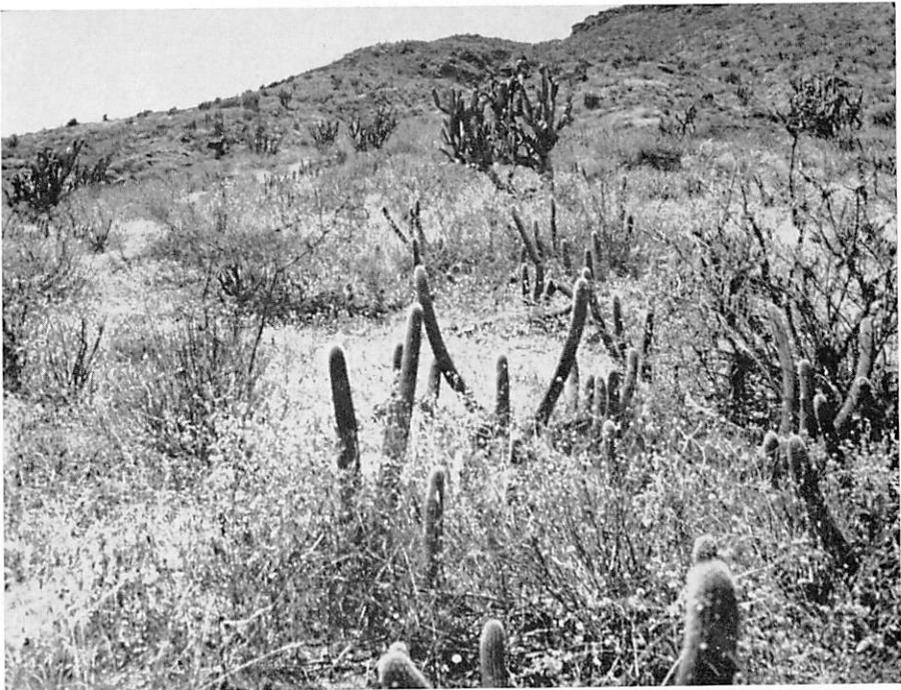


Abb. 90: Gemischte Busch- und Kakteensteppe; in 1600 m Höhe. Hda. San Damián (westlicher Andenabhang in Mittelperu).



Abb. 91: Gemischte Busch- und Kakteensteppe (mit *Weberbauerocereus weberbaueri* und Nest von *Asthenes cactorum*); in 2500 m Höhe. Bei Arequipa (westlicher Andenabhang in Südperu).

zeitgrüne Vegetation. *Browningia* tritt aber auch in einigen Lomas der südperuanischen Küste von etwa 500 m Höhe an auf.

q) Gemischte Busch- und Kakteensteppen (Abb. 90 und 91). Es gibt im Untersuchungsgebiet sehr verschiedenartige Mischbestände zwischen Kakteen, halbsukkulenten Sträuchern und regenzeitgrüner Krautvegetation. Diese Übergangszönosen sind im nordwestperuanischen Tiefland ganz andere als am westlichen Andenabhang Mittelperus und diese wiederum sind von denen des südperuanischen Andenabhanges sehr verschieden. In Südperu z. B. können besonders auf Steingrund verschiedene Kakteen wie *Browningia*, *Weberbauerocereus*, *Armatocereus riomajensis*, oder Sträucher wie *Jatropha* und eine kleine *Ficus*art derartige Mischbestände in den unteren Trockengebieten bilden. Sie dürften der bevorzugte Lebensraum von *Asthenes cactorum* M. KOEPECKE sein. — Ganz andersartig sind die zu den immergrünen Formationen überleitenden gemischten Busch- und Kakteensteppen, die man stellenweise oberhalb von 2500 m Höhe (unterhalb der Tolaheide) in Südperu antrifft. Besonders große Bestände dieser Art befinden sich oberhalb von Chuquibamba. Dort ist der mit

vielen Pflanzen vergesellschaftete *Corryocactus puquiensis* sehr typisch, der hier oft von einem *Psittacanthus* parasitiert wird, was schon RAIMONDI als eine besonders merkwürdige Erscheinung hervorhebt und den RAUH (1958) als *P. cuneifolius* bestimmte. RAUH ist übrigens wahrscheinlich im Irrtum, wenn er sagt, daß *Asthenes cactorum* vermutlich in den *Corryocactus puquiensis*-Beständen vorkäme oder daß eine *Asthenes*-Art ausschließlich auf diesem Kaktus brüte.

11. Die Lebensstätten der Nebelvegetation der vom Humboldtstrom beeinflussten Küste

Die Großeinteilung des vorliegenden V. Kapitels dieser Arbeit wurde nach der Art des Wasserhaushaltes der Lebensstätten vorgenommen. Danach muß auch für die Lebensgemeinschaft, für die Nebel und Staubregen (Garua) die einzigen bedeutsamen Wasserquellen sind, ein eigener Abschnitt eingeräumt werden. Solche Lebensstätten nehmen in den vom kalten Humboldtstrom beeinflussten Küstenteilen große zusammenhängende Flächen ein, die als Lomas bezeichnet werden und die eine Vielfalt von Lebensgemeinschaften enthalten. Von den dürtigsten Halbwüsten über nur zeitweilig grüne Steppen bis zum immergrünen Wald können in einem solchen Lomasgebiet alle Zwischenstufen vorhanden sein. Man könnte wohl nun die sich bietende Mannigfaltigkeit dadurch verkleinern, daß man einen Teil der Lebensstätten der Lomas auf die übrigen Abschnitte des Kap. V zu verteilen versucht. Das wurde auch bis zu einem gewissen Grade durchgeführt, indem die Zwergtümpel, kleinen Salztümpel, Lomasquellen und Lomasbäche zu den Gewässern, die Trixisbestände aber zu den Lebensstätten der durch Grundwasser bedingten Vegetation gestellt wurden. Andererseits wurden die Nebelwälder der mesothermen und oligothermen Waldzonen nicht zur Nebelvegetation im engeren Sinne gestellt, weil für sie nicht der Nebel sondern der Regen die die charakteristische Vegetationsform ermöglichende Niederschlagsform ist. Konsequenterweise könnte man nun aber auch noch eine Reihe weiterer Lebensgemeinschaften der Lomas abteilen und in andere Abschnitte einordnen; die immergrüne Strauchloma z. B. zu den immergrünen Gebirgssteppen, die Phanerogamen-Sandloma zu den Lebensstätten der regenzeitgrünen Vegetation und die Park- und Waldloma schließlich zu den Regenwäldern. Als eigentliche Nebelvegetation blieben dann nur noch die letzten 7 oder 8 Lebensgemeinschaften übrig. Bei einer solchen radikalen Aufteilung der Lomas würde aber eine bestehende natürliche Ordnung zerstört und Zusammengehöriges auseinander gerissen werden. Für das Vegetationsmaximum der Lomasgebiete, die immergrünen Park- bzw. Waldlomas, gilt nämlich ganz allgemein, daß in dem von ihnen eingenommenen Gebiet die Garuaniederschläge nicht immer wesentlich stärker als in anderen Teilen der Lomas fallen, sondern das Wesentliche ist, daß die tägliche Anzahl von Nebelstunden und die Anzahl der Nebeltage im Jahr hier das Maximum erreicht. Die Park- und Waldlomas sind also (von wenigen Ausnahmen abgesehen, vergl. V 11 a) typische Ausbildungsformen der Garuavegetation und nicht etwa Regensteppen. Die in den Lomas vorliegenden Formen von Biozönosen können in allen ihren Eigenarten überhaupt erst richtig verstanden werden, wenn man alle durch Nebel und Garuaniederschläge bedingten Lebensstätten vom feuchtesten bis zum trockensten Extrem lückenlos der Reihe nach vorführt. Dabei ist es allerdings nicht zu umgehen, daß einige Lebensgemeinschaften wie z. B. die *Neoraimondia*-Lomas nicht bei den ihnen nahe verwandten *Neoraimondia*-Steppen des westlichen Andenabhangs aufgeführt werden konnten. Es wurden aber an solchen Stellen entsprechende Hinweise gegeben. Trotz ihrer Ähnlichkeit mit anderen Lebensgemeinschaften besitzen aber doch alle Lomasformationen so zahlreiche Besonderheiten, daß die hier durchgeführte Zusammenfassung berechtigt ist.

Die Lomas der peruanischen Küste wurden bereits ausführlich von WEBERBAUER (1911 und 1945) behandelt. Weitere Einzelheiten sind zu entnehmen aus: OEHLHEY (1939), VELARDE (1945 und 1949), FERREYRA (1953), H.-W. und M. KOEPCKE (1953 a), AGUILAR (1954), M. KOEPCKE (1954 a), und RAUH (1958). Die folgende Darstellung kann sich auf das Notwendigste beschränken, da in allen Einzelheiten auf die oben zitierten Arbeiten verwiesen werden kann.



Abb. 92: Örtliche Wolkendecke über einem Tal des Lomasgebietes von Atico (Küste von Südperu). Luftaufnahme.

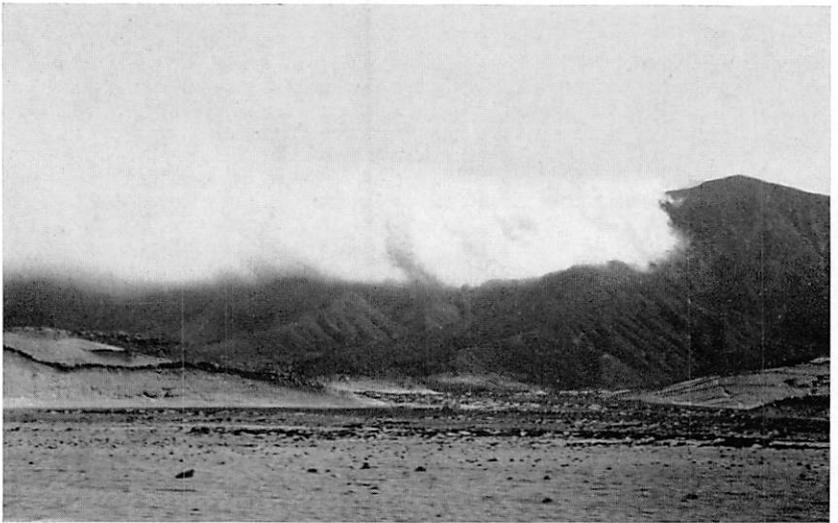


Abb. 93: Örtliche Wolkendecke über dem Lomasgebiet von Casma (Küste von Mittelperu).



Abb. 94: Nördlicher Randteil des Lomasgebietes von Atiquipa (Küste von Südperu). Die sich zeitweilig bildende örtliche Wolkendecke bedingt es, daß dichtere Vegetation nur örtlich auftritt. Die dem Meere abgewandten Seiten der Lomasberge sind häufig fast vegetationslos. Luftaufnahme.

Infolge orographischer und klimatischer Gegebenheiten sind die Lomas im peruanischen Küstengebiet in eine lange Reihe von Gebieten zerteilt, die streng voneinander isoliert sind und die sich wie eine Kette von Inseln längs der gesamten peruanischen Küste hinziehen. Als nördlichste Lomas werden von den meisten Autoren (z. B. FERREYRA 1953, ANGULO 1955, RAUH 1956b) die von Trujillo (8° S.) bezeichnet, jedoch findet man Lomavegetation noch weiter nördlich, vor allem an der Südwestflanke des Cerro Illescas (bei Punta Negra) auf etwa 6° S. und in der Silla de Paita auf 5° S. Die Lomas des Cerro Illescas beschreibt schon WEBERBAUER (1914) nach den Berichten der Leute. Später (1945) glaubte WEBERBAUER aber, daß diese Vegetationsgebiete auch dem Sommerregen ihr Dasein verdanken, d. h. also keine richtigen Lomas seien. Ein Besuch des Cerro Illescas im Jahre 1950 und eine

weitere Reise in dieses Gebiet im Jahre 1958 ergaben aber, daß die ursprünglich von WEBERBAUER vertretene Ansicht doch die richtige ist, indem die Vegetationsgebiete am Cerro Illescas als vollwertige, obwohl artenarme Lomas zu bewerten sind.

Wie schon WEBERBAUER (1914) hervorhebt und wie später von H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) näher beschrieben wurde, ist die Lomavegetation eine durch ihre Zartblättrigkeit ausgezeichnete hygrophile Flora und erinnert sehr an die Schattenvegetation eines Waldes, etwa von der Art, wie man sie in einem europäischen Laubwald im Frühling findet. Eine Reihe von Pflanzen der Lomas stimmen in der Lebensform mit den europäischen Anemonen, Leberblümchen, Veilchen etc. überein. Die Lomavegetation ist also von der Vegetation der nordperuanischen Regenhalbwüsten sehr verschieden, die im Gegensatz zu der der Lomas wenigstens zeitweilig starke Sonneneinstrahlung ertragen muß und daher der Austrocknung gegenüber widerstandsfähiger ist.

Nur in Südp Peru reicht die Lomavegetation bis zum Meeresspiegel herab. In Mittelperu liegt ihre Untergrenze meist bei 100 bis 300 m Höhe. Ihre Obergrenze wird für gewöhnlich um 1000 m Höhe angegeben (z. B. für die Lomas von Lupín von VELARDE 1945). Die von RAUH (1958) angegebenen Höhengrenzen von nur 500 bis 700 m dürften fast überall von der Vegetation überschritten werden. Die Südgrenze der Lomasgebiete liegt nach FERREYRA (1953) bei 30° S. in Chile.

Eine Besonderheit der südperuanischen Lomasgebiete ist ihr Vorkommen weit landeinwärts und die Tatsache, daß sie zum Teil noch im Südsommer grün sind. Auf diese Eigenheiten weisen schon VELARDE (1945) und MONHEIM (1955) hin. Es wurde sogar von einigen Autoren vermutet, daß diese Lomas andersartigen klimatischen Grundlagen (d. h. nicht oder doch nicht nur der Garua) ihr Dasein verdanken. FERREYRA (mündl. Mitteilung) vermutet jedoch, daß es sich ausnahmslos um typische Lomasgebiete handelt, die allerdings wegen der Flachheit des nur allmählich ansteigenden Geländes weit (bei Tacna angeblich bis zu 60 km weit) von der Küste entfernt liegen.

Die biogeographischen Beziehungen der Lomas weisen zum westlichen Andenabhang (Sierragebiet), was u. a. auch bereits VELARDE (1949) gelegentlich der Behandlung der Lomas von Pongo (oder Lomas von Acarí) südlich Nasca hervorhebt. Dort kommen z. B. *Jatropha macrantha* und der Kaktus *Binghamia* vor, die sonst nur am westlichen Andenabhang angetroffen wurden. Auch GOODSPEED & STORK (1955) betonen, daß die Lomasgebiete mit der Ceja de la Montaña vergleichbar seien, weil die abiotischen Bedingungen in beiden Lebensbereichen sich ähneln. Es ist ferner für die Lomas sehr typisch, daß jedes Lomasgebiet seine speziellen Einheiten besitzt. So stellt FERREYRA (1953) die Lomas von Trujillo als etwas Besonderes heraus. Nach VELARDE (1945) waren von 143 Arten von Pflanzen, die in den Lomas von Lupín gesammelt worden waren, 25 % nicht aus dem Gebiet um Lima bekannt, während eine Reihe von Arten und Gattungen, die in den Lomasgebieten von Lima gewöhnlich sind, in Lupín fehlen wie z. B. *Palaua*, *Evolvulus*, *Senecio*, *Plantago limensis* etc. bzw. in beiden Lomasbereichen durch verschiedene Arten desselben Genus repräsentiert werden, wofür

Hymenocallis ein Beispiel ist. VELARDE betont aber besonders, daß die meisten Pflanzen der Lomas von Lupín auch am westlichen Andenabhange des Hinterlandes vorkommen.

A. Baumlo ma

a) Immergrüne Waldlo ma (Abb. 95 und 96). Die üppigste Lomaentwicklung der gesamten peruanischen Küste findet man in Südperu. Es scheint, daß die Lomas in Chile wieder schwächer entwickelt sind. Das Maximum stellen unzweifelhaft die Lomas von Atiquipa bei Chala dar. Dichtes Gebüsch und mittelhohe Bäume beschatten den von einer Laubschicht be-



Abb. 95: Immergrüne Waldlo ma. Lomas von Atiquipa (Küste von Südperu).

deckten schwarzen Waldboden, auf dem der einzige bisher an der Küste Mittel- und Südperus gefundene einheimische Diplopede sowie auch eine Art der Schneckengattung *Epiphragmophora* leben. Die Lomas von Atiquipa haben schon die Aufmerksamkeit RAIMONDIS (1948) S. 88—92 erregt, der sie bereits als die am stärksten entwickelten Lomas der peruanischen Küste schildert. Nur hier reichen die Garuaniederschläge aus, das Wasser für einen zeitweilig Wasser führenden kleinen Bach zu liefern, der sogar soviel Wasser hat, daß er zur Bewässerung einer kleinen Kulturfläche (Abb. 6) benutzt werden kann. Ein weiteres, allerdings sehr kleines Waldlomastück befindet sich in den Lomas von Cháparra (Abb. 96), wo die Myrtacee *Eugenia ferreyrai* kleine Baum- und Buschbestände bildet. Ein anderes kleines Waldlomagebiet befindet sich nach PETERSEN (mündl.) südlich der Mündung des Río Tambo.

Ein einem Lomawalde in mancher Hinsicht ähnelndes Reliktwaldgebiet scheint der Wald von Fray Jorge bei La Serena in Chile ($30\frac{1}{2}^{\circ}$ S.) zu sein, über den vor allem von SCHWABE (1954) und SCHMITHÜSEN (1956) berichtet



A



B

Abb. 96: Immergrüne Waldloma (Reliktbestand von *Eugenia ferreyrai*). Lomas von Chaparrá (Küste von Südperu). — A. Aus größerer Entfernung gesehen, Kakteengestrüpp im Vordergrund; B. Blick vom *Eugenia*-Wäldchen auf die Wüste und das Meer.

wird. SCHWABE führt die dort vielfach zu beobachtende Nebelbildung darauf zurück, daß der in der Nähe des bewaldeten Berges mündende Küstenfluß das Meer örtlich mit Kaltwasser überschichtet, so daß es zur Kondensation kommt. An der peruanischen Küste scheint kein ähnlicher Fall vorzukommen. Nach SCHMITHÜSEN kommen bei Fray Jorge aber offenbar ganz ebenso wie an der peruanischen Küste verschiedene Nebelsorten vor, von denen dieser Autor eine typische Garuawolkendecke mit allen Einzelheiten beschreibt. Die phytogeographischen Beziehungen des Waldes von Fray Jorge, der einem oligothermen („temperierten“) Regenwalde entsprechen dürfte, zu den Wäldern von Valdivia sind bemerkenswert.

b) Parkloma (Abb. 97 und 98). Das von größeren Steinen und Felsen ablaufende Wasser durchfeuchtet den Boden in manchen zentralgelegenen Teilen der Lomasgebiete vielfach so stark, daß dort immergrüne Hartlaub-bäume gedeihen können, obwohl es bis zur Waldbildung nicht kommt. Den örtlichen Verhältnissen entsprechend sind in Mittelperu immer nur kleine Baumgruppen und aufgelockerte parkähnliche Bestände vorhanden, während in Südperu auch recht große Flächen von dieser Vegetationsform bedeckt sein können. Die Zahl der Lomasgebiete, deren Vegetationsmaximum die Dichte und Höhe der Parkloma erreicht, ist nur klein. Nördlich von Lima sind es nur die Lomas von Lachay und die von Casma; in der Umgebung von Lima selbst sind es die von Atocongo, Pachacamac und die bei San Bartolo. Weiter südlich im Klimakeil von Pisco-Ica sind die Lomas seltener und dürftiger entwickelt, sind dann aber in Südperu wieder üppiger und zahlreicher.

Bäume wie *Caesalpinia tinctoria* und *Capparis prisca*, zu denen in Südperu noch weitere hinzukommen und die mit dicken Moospolstern, Farnen (besonders *Polypodium*), *Peperomia* usw. dicht bewachsen zu sein pflegen,



Abb. 97: Parkloma und immergrüne Strauchloma. Lomas von Atiquipa (Küste von Südperu).

sind das besondere Charakteristikum der Parklomas. Die Cucurbitacee *Sicyos bederoa* ist ein hygrophiles nebelzeitgrünes Schlinggewächs, das in guten Lomajahren bis in die Gipfel der Bäume hinaufklettern kann und auch beträchtliche Teile des Bodens überwuchert.

Noch ungeklärt ist es, ob die von RAUH (1958) geschilderten Bestände der Julianacee *Orthopterygium huacui*, die man auf der Hochfläche von Nasca-Río Blanco in Höhen von 1200 bis 1400 (1600) m antrifft, noch zu den Lomas gehören, was RAUH nicht für möglich zu halten scheint. Diese bis 4 m hohen Bäumchen entsprechen weitgehend den nordperuanischen *Loxopterygium huasango*. *Orthopterygium* bevorzugt als Standort die kleinen „Quebradas“ (Regenrinnen) und kommt oft mit *Nolana* und *Stenomesson* zusammen vor.



Abb. 98: Parkloma. Lomas von Atocongo (Küste von Mittelperu).

Die Tierwelt der Parklomas ist sehr reichhaltig, wie aus der ausführlichen Aufzählung der in den „Lomas pedregosas“ der Umgebung von Lima angebotenen Vögel durch M. KOEPECKE (1954a) S. 40 hervorgeht. Die auch am westlichen Andenabhang lebende Eidechse *Tropidurus peruvianus tigris* Tschudi ist an den Felsen der Parklomas meist häufig. Einige Angaben über die Säugetiere der Lomas bringt ZÚNIGA (1942). Faunistische Daten über die Lomas von Trujillo findet man bei OEHLHEY (1939).

B. Strauch- und Krautloma

c) Immergrüne Strauchloma. Wo die Niederschlagsmengen ausreichen, den Boden wenigstens in einer gewissen Tiefe das ganze Jahr hindurch feucht zu halten, tritt neben der Parkloma auch immergrüne Strauchloma auf. Diese Bestände sind zu unterscheiden von den ebenfalls immergrünen, aber zur grundwasserbedingten Vegetation gehörenden und daher von den Nebeln und den Garuaniederschlägen nur indirekt abhängigen *Trixis*-beständen in den unteren Lagen der Lomasgebiete.

d) Laubabwerfende Strauchloma (Abb. 99). Auf den Berg-
rücken im Zentrum der Lomasgebiete und an anderen Stellen, wo in der
Garuazeit eine intensive Durchfeuchtung des Bodens eintritt, wo aber keine
ausreichenden Wasserreserven den Südsommer hindurch im Boden verblei-



Abb. 99: Verschiedene Lomaformen. Im Vordergrund: Weideloma, im Mittelgrund: Felsloma, laubabwerfende Strauchloma bis Parkloma, im Hintergrund: Wüste mit Sandloma und Meer. Lomas von Atocongo (Küste von Mittelperu).

ben, findet man in einer Reihe von Lomasgebieten Bestände von garuazeitgrünen Sträuchern. Sie können ein über mannshohes dichtes Gebüsch bilden. Der halbsukkulente Strauch *Carica candicans* ist neben anderen Sträuchern dort eine häufige Erscheinung.

e) Hygrophyten-Sandloma (Abb. 100 und 101). Diese Lomaform, die von H.-W. & M. KÖRPERCKE (1953) mit der *Calandrinia*-Zone zusammen als Phanerogamen-Sandloma bezeichnet wurde, enthält eine Reihe von

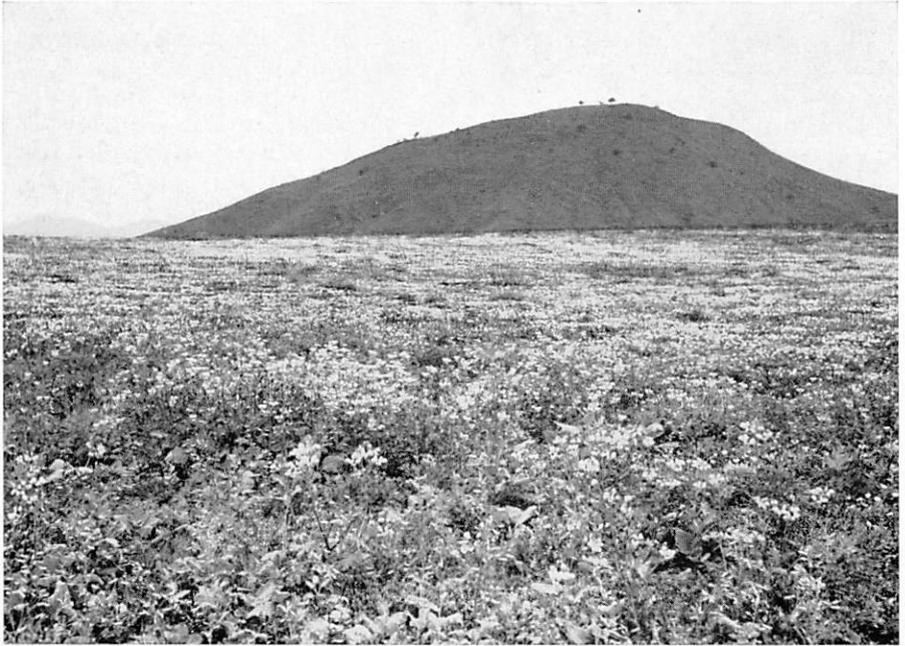


Abb. 100: Hygrophyten-Sandloma (blühender *Loasa*-Bestand). Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu).

Assoziationen zartblättriger Kräuter, die in mancher Hinsicht, besonders soweit es die Lebensformen betrifft, mit der Bodenflora eines europäischen Waldes im Frühling verglichen werden können. Das Gesamtbild wird dadurch kompliziert, daß gerade in diesen Lebensstätten (ebenso auch im Absatz f) sowohl eine Anzahl verschiedener Aspektfolgen vorhanden als auch eine die einzelnen Lomasgebiete charakterisierende geographische Variation zu bemerken ist. In Mittelperu können große Flächen der Hygrophyten-Sandloma in der Trockenzeit durch die Blüten der Amaryllidacee *Stenomesson coccineum* orange gefärbt sein, eine Pflanze, die in der Nebelzeit nur die Laubblätter und in der Trockenzeit nur die Blüten zeigt. In den Nebelmonaten können dieselben Flächen durch die Blüten der *Nolana humifusa* (Abb. 101) blau oder durch *Stellaria* weißlich gefärbt erscheinen.

Es ist möglich, daß auch die von SCHMITHÜSEN (1956) von Copiapó in Chile beschriebenen ephemeren Kräuterfluren, die dieser Autor dort nach episodischen Regen auftreten sah, eine Sandloma-Flora war. Es hatte dort nämlich nur 30 mm „geregnet“ und trotzdem war eine zartblättrige Annuellenflora entwickelt, durch die man auf 100 km wie „durch ein einziges Blütenmeer“ fahren konnte, was ganz auf die peruanischen Sandlomas passen könnte. Die von SCHMITHÜSEN mit dem Namen Lomavegetation bezeichnete xerophytische Zwergstrauchformation scheint mit der am Fuße der peruanischen Lomaberger häufig vorhandenen Vegetation (*Trixis* etc.) identisch zu sein.



B

Abb. 101: Hygrophyten-Sandloma (blühender *Nolana*-Bestand). Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu). — A. Gesamtansicht; B. in Aufsicht.

Die dürrtig bewachsenen Sandlomagebiete sind ein beliebter Aufenthaltsort von *Geositta paytensis peruviana* LAFRESNAYE, *Anthus chii peruvianus* NICHOLSON, *Thinocorus orbignyianus ingae* u. a. Diese Gebiete werden auch gelegentlich von Zugvögeln wie *Crocethia alba* und *Numenius phaeopus hudsonicus* besucht. Ferner wandert hier der große Regenpfeifer *Oreopholus ruficollis* ein, um dort in der Garuazeit zu brüten (Nachweis bisher nur für die Lomas von Lachay).

f) Hygrophyten-Steinloma (Abb. 102). Ebenso wie die Hygrophyten-Sandloma so sind auch die entsprechenden Bestände auf steinigem Untergrund keine einheitliche Lebensgemeinschaft. Für Mittelperu sind hier die großen von *Hymenocallis* bestandenen Flächen zu nennen, in denen *Anthus chii peruvianus* NICHOLSON häufig auftritt.

C. Sukkulente n-Loma

g) *Calandrinia*-Loma. Die Lomas sind im allgemeinen arm an Sukkulente n. Diese findet man hauptsächlich in den untersten Randteilen der Hygrophyten-Sandloma, wo einerseits eine für den Pflanzenwuchs ausreichende Durchfeuchtung des Bodens schon vorkommt, andererseits aber auch in der Vegetationsperiode so häufig kurze Trockenzeiten eintreten, daß an diesen Stellen eine Hygrophytenflora nicht oder kaum existenzfähig ist. Neben *Calandrinia* ist eine *Oxalis*-Art die wichtigste sukkulente Pflanze in dieser meistens nur schmalen Zone. In Mittelperu findet man hier (z. B. Lomas von Lachay) die sandfarbige Eidechse *Ctenoblepharys adspersa* TSCHUDI.

h) *Islaya*-Loma. Wie RAUH (1958) betont, findet man in Südperu, vor allem in typischer Form bei Chala, unterhalb der *Haageocereus decum-*



Abb. 102: *Hymenocallis amancaes*, eine Charakterpflanze der mittelperuanischen Hygrophiten-Steinloma. Lomas von Atocongo (Küste von Mittelperu).

bens-Gesellschaft einen 1 bis 2 km breiten Streifen, der ausschließlich von *Islaya* (zwei Arten) besiedelt wird, der der einzige Kugelkaktus der peruanischen Wüstenküste ist. Die einzigen sonst noch in der *Islaya*-Zone von RAUH aufgefundenen Pflanzen sind Blaualgen, die aber nur spärlich auftreten.

i) *Haageocereus*-Loma. Sehr ausgedehnte Bestände von *Haageocereus lachayensis* befinden sich im Hinterlande der Lomas von Lachay. Ein für solche Kakteenlomas charakteristischer Vogel ist der schon für manche Kakteenbestände am westlichen Andenabhang Südperus genannte *Asthenes cactorum* M. KOEPCKE, der in Lachay die Nordgrenze seines Verbreitungsgebietes zu haben scheint. Kleine Kakteenbestände, die bei H.-W. & M. KOEPCKE (1953a) als Kakteengestrüpp bezeichnet wurden, findet man besonders im unteren Teil der Lomasgebiete und zwar meistens auf steinigem bis erdigem Untergrund. Nach RAUH (1958) besteht das Kakteengestrüpp in den Lomas von Lurín aus *Haageocereus olowinskianus* var. *repandus* u. a. Varietäten dieser Art und aus einer *Loxanthocereus*-Art. Oft tritt ein dichter Flechtenbewuchs auf, durch den die Kakteen sogar zum Absterben gebracht werden sollen. Ebenso gefährlich, wenn nicht noch verderblicher, sind die Larven einer *Volucella*-Art (Syrphidae), durch die das Innere der Säulen zum jauchigen Zerfall gebracht werden kann.

Größere Bestände von „Kakteengestrüpp“ sind ein besonderes Kennzeichen der südperuanischen Lomasgebiete, die sie (wenn man von der fast wüstenhaften *Islaya*-Zone absieht) nach unten zu begrenzen. RAUH (1958) nennt diese Bestände (Vordergrund von Abb. 96) *Haageocereus decumbens*-Gesellschaft.

j) *Neoraimondia*-Loma. (Abb. 86 und 87). Säulenkakteenbestände gibt es im BWhn-Klimabereich vor allem im Süden Perus. Man findet sie

dort hauptsächlich südlich von Atico, wo sie bis an das Meer heranreichen. Nach RAUH (1958) handelt es sich bei Atico um *Neoraimondia arequipensis* var. *aticensis*. Diese Lomaform ist mit der Neoraimondia-Steppe am westlichen Andenabhang Südperus nahe verwandt (vergl. Kap. V 10 m). In beiden sind die Furnariiden *Leptasthenura aegithaloides* und *Asthenes cactorum* M. KOEPECKE zu finden. In Mittelperu gibt es keine Neoraimondia-Lomas; sie treten jedoch von Trujillo an nordwärts in einer andersartigen Form (z. B. Lomas von Trujillo, Cerro Faclo etc.) mit *Neoraimondia gigantea* wieder auf, allerdings in nur recht kleinen Beständen und ohne die beiden südperuanischen Charaktervögel.

D. Xerophyten- und Halb-xerophytenloma

1. Bestände haftender und wurzelnder Xerophyten und Halb-xerophyten:

k) Felswände mit Bromeliaceenbewuchs. Die Felswände in und nahe beim Vegetationsmaximum eines Lomagebietes sind oft mit *Pitcairnia* und einer wurzelnden Tillandsie bewachsen. Die Felsen sind an diesen Stellen meistens erheblich durch die chemische Verwitterung verändert (Tafoni-Bildung). Ein Charaktervogel solcher Felswände ist *Geositta crassirostris*. Zu den in Kap. V 9 h und j geschilderten ähnlichen Lebensgemeinschaften am westlichen Andenabhang dürften enge faunistische und biogeographische Beziehungen bestehen.

l) Moosloma. Im niedrigen Teil der Lomas gibt es hier und da ganz von Moosen bewachsene Flächen. Diese Mooslomas befinden sich meistens auf erdigen Hügeln. Sie sind für gewöhnlich nicht sehr ausgedehnt.

m) Flechtenloma auf hartem Grund. Dies ist die an die extremsten Bedingungen angepaßte Lomasform, was daraus hervorgeht, daß man Flechten schon an einzelnen Steinen mitten in der Sandwüste antreffen kann. Soweit es die chemische Verwitterung zuläßt, sind die Felswände in allen Lomasgebieten mit Flechten mehr oder weniger dicht bewachsen. Außerdem sind auf Schutt- und Steinböden die Flechtenlomas die unmittelbar an die Schutt- und Steinwüste angrenzende primitivste Form der Fels- und Steinlomas. In der Trockenzeit beweist der Flechtenbewuchs stellweise eindeutig den Lomascharakter mancher Berge. Die Flechten sind dann nur an der dem Meere zugewandten Seite der Felsen zu beobachten, wie am Cerro de Faclo, bei Punta Negra und in der Silla de Paita. Sie sind außerdem die am weitesten nach Norden reichende Lebensgemeinschaft der Lomas in Peru, weil man sie selbst noch an den Felsen bei Punta Pariñas findet.

n) Algenloma auf hartem Grund. Auf Lehmgrund oder auf lehmigem Sand, der oberflächlich verkrustet, befinden sich in der an die Wüste anstoßenden untersten Lomazone häufig große Gebiete, die durch den Belag mit Blaualgen dunkel gefärbt sind, so daß die betreffenden Flächen wie angeräuchert auszusehen pflegen. Einige Insekten (Fliegen, Kleinschmetterlinge, eine Mutillide etc.) und mehrere Spinnen treten regelmäßig auf, und unter Steinen, Knochen und Kuhfladen findet man hier und da Gekkos der Gattung *Phyllodactylus* und die Eidechse *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON). Auch *Geositta paytensis peruviana* LAFRESNAYE ist hier häufig.

2. Bestände wurzelloser Xerophyten und Halb-xerophyten:

Die Charakterpflanzen dieser Lebensgemeinschaften sind typische Liegeformen, deren Wurzellosigkeit wegen der ständigen Trockenheit des Untergrundes und wegen des Fehlens stärkerer Winde für sie nicht von Nachteil ist. Das Wasser wird aus der Luft, durch Nebel einwirkung oder aus Garuaniederschlägen aufgenommen. Die hierher zu stellenden Pflanzen vertragen einen täglichen schnellen Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit, den bei Flechten und Algen der eines Verdunstungsschutzes entbehrende Körper mitmacht.

o) Bestände wurzelloser Tillandsien (Abb. 103) (*Tillandsia*-sietum). *Tillandsia latifolia*, *T. straminea* u. a. bilden durch Verfilzen zahlreicher nebeneinander liegender Pflanzen große langgestreckte Polster, wie sie Abb. 103 zeigt und die wegen der Wurzellosigkeit dieser Pflanzen ohne weiteres als Ganzes vom Boden aufgehoben werden können. Die im Windschatten liegenden Teile solcher Tillandsienpolster sterben nach und nach

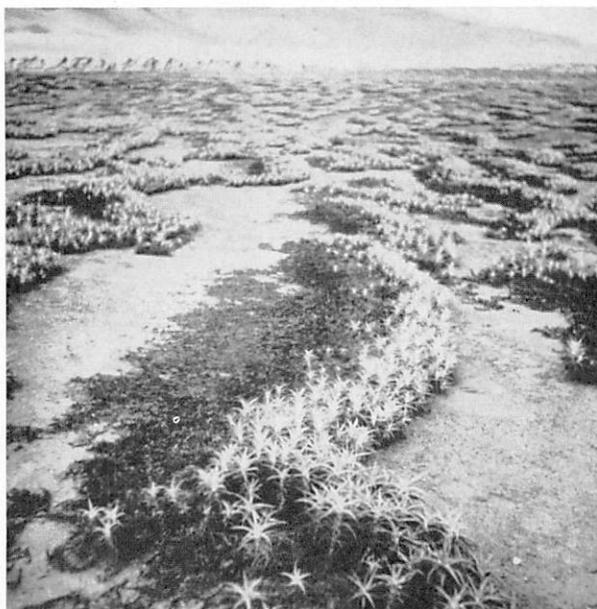


Abb. 103: Bestand wurzelloser Tillandsien. Bei Casma (Küste von Mittelperu).

ab, so daß eine Art Wellenmuster entsteht. Besonders ausgedehnte Tillandsienbestände auf ebenem Grunde befinden sich nördlich des Tals des Río Pativilca und südlich von Casma. Häufig sieht man auch Tillandsienbestände an den Berghängen auf teilweise sandigem Untergrunde unterhalb und oberhalb bzw. hinter den eigentlichen Lomas. Meistens ist *Tillandsia latifolia* vorherrschend; im Bereich von Lima allerdings ist nach RAUH (1958) *T. straminea* tonangebend. Nach demselben Autor gehören die Kakteen *Haageocereus repens*, *Loxocereus* und *Islaya* der Tillandsienzone an; es

muß aber betont werden, daß sie mit den Tillandsien für gewöhnlich keine Mischbestände bilden. Außer Algen und Flechten pflegen nämlich in den Tillandsienbeständen keine weiteren Pflanzen vorzukommen.

In Südperu (z. B. Hinterland von Mollendo) findet man große Bestände auch in höheren Lagen an der vom Meere abgewandten Seite der Loma-berge, soweit eine wenigstens zeitweilige Einwirkung von Küstennebeln vorhanden ist. Nach FERREYRA (1953) und RAUH (1958) reichen die Tillandsienbestände dort bis 1000 m Höher herauf.

Vielleicht sind hier auch die Bestände von *Tillandsia paleacea* anzuschließen, von denen RAUH (1958) berichtet, daß sie im Fortaleza-Tal in 1200 m Höhe vorkommen, bis wohin morgens und abends noch die Küstennebel reichen.

p) Rentierflechten-Sandloma. Rentierflechten treten in größeren Beständen nur im unteren Teil der Sandlomas auf, und nur dort, wo keine regelmäßige Störung durch das Vieh eintritt, gibt es große und unveränderte Bestände. Die Flechten bilden ganz ähnlich wie die wurzellosen Tillandsien quer zur vorherrschenden Windrichtung angeordnete längliche Polster, die ebenfalls in charakteristischer Weise wie kleine Wellen angeordnet sind. *Cladonia rangiformis* ist nach WEBERBAUER (1945) die wichtigste Flechte in dieser Lebensgemeinschaft. Stellenweise treten auch Mischbestände auf, in denen eine große Anzahl von Flechten-Arten nebeneinander wachsen. *Bulimulus (Lissoacme) scalariformis* ist eine sehr häufige Schnecke der Flechtenlomas. Sie sind ferner ein beliebter Nistplatz von *Geositta puytensis peruviana* LAFRESNAYE.



Abb. 104: Übergang von Nostoc-Sandloma in einen Nolana-Bestand der Hygrophyten-Sandloma. Auf dem Sande liegend: Nostoc commune (dunkel) und Reste der Gehäuse von *Bulimulus (Lissoacme) scalariformis* (weiß). Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu).

q) *Nostoc-Sandloma* (Abb. 104). Im untersten (küstennahen) Teil der Sandlomas können viele Quadratkilometer mit einer dürrftigen Algenvegetation bedeckt sein. Dort liegen die bis zu mehreren Zentimeter großen und unregelmäßig geformten Kolonien der Cyanophyceae *Nostoc commune* lose auf dem Sandboden und verwandeln sich, sobald sie in ausreichender Weise befeuchtet werden, in erheblich aufgequollene gallertige Häufchen. Bei Sonnenschein trocknen sie sofort wieder aus und schrumpfen in kürzester Zeit wieder zu kleineren unscheinbaren, leicht zerreibbaren, schwärzlichen Krümeln zusammen. Wo zeitweilig stärkere Garuaniederschläge fallen, ist diese Lomaform als ein Vorstadium (Sukzessionsform) der dürrftigen Form der Hygrophysten-Sandloma zu bewerten, die zu Beginn und dann noch einmal am Ende einer jeden Vegetationsperiode in Erscheinung tritt. Eine in Mittelperu häufige Schnecke der *Nostoc-Sandlomas* ist *Bulimulus (Lissoacme) scalariformis*, durch deren leere Gehäuse Flächen von vielen Quadratkilometern Ausdehnung weißlich gefärbt sein können und dann wie bereift erscheinen.

12. Die Lebensstätten der Wüsten

(Extremwüsten bzw. Vollwüsten)

a) Schutt- und Steinwüste. Vom 5. südl. Breitengrad an bis weit nach Chile hinein ist die südamerikanische Westküste wüstenhaft. Die bei weitem vorherrschende Wüstenform ist südlich von 8° S. die Schutt- und Steinwüste. Alle anderen Lebensstätten sind, wo das Land gebirgig ist, nichts weiter als Einsprengsel in diese Wüstenbiotope. Da die einzelnen Klimafaktoren, besonders Regen, Nebel, Sonneneinstrahlung (bzw. Bewölkung) und Wind, je nachdem ob die Wüste ein BWH-, BWk-, BWHn- oder BWkn-Klima hat, in verschiedenen Verhältnissen zueinander stehen, zeigen die Wüsten bei näherer Betrachtung entsprechende Unterschiede in der Beschaffenheit des Bodens und in den Verwitterungsformen. Organismen sind stellenweise nur nach langwierigem Suchen aufzufinden oder sie fehlen auch ganz. Nach RAUH (1958) wächst der Kaktus *Islaya grandis* im Bereich der Hda. Ongoro (Río Majes) in absoluter Wüste ohne jede weitere Begleitflora (in 900 bis 1000 m Höhe).

Schutt- und Steinwüsten treten in einer andersartigen Form auch oberhalb der Grenze des Pflanzenwuchses im Hochgebirge im Bereich der Gletscher auf.

b) Lehmwüste. Lehm als hauptsächlicher Bodenbestandteil kommt in den Wüstengebieten des Untersuchungsgebietes nur in der Nähe der gelegentlich fließenden Flüsse und der Schlammströme vor, die nach starken und weiter küstenwärts als sonst reichenden Regenfällen am Andenabhang, katastrophenartig zu Tal gehen können. Streng genommen gehört die Lehmwüste also zu den Litoräa-Biotopen. Organismen pflegen in den Lehmwüsten fast nur dort vorhanden zu sein, wo Grundwasser von den Wurzeln der Pflanzen erreicht wird (vergl. Kap. V 7 e: grundwasserbedingte immergrüne Steppen und Halbwüsten). *Tropidurus theresiae* STEINDACHNER ist eine in den Lehmwüsten Mittelperus regelmäßig auftretende Eidechse.



Abb. 105: Schutt- und Steinwüste mit dem Bett eines gelegentlich fließenden Flusses („Trockenfluß“); in 1000 m Höhe. Bei Chosica (Grenzgebiet zwischen Küste und westlichem Andenabhang in Mittelperu).

c) **Salzwüste** (Abb. 106). Salzwüsten entstehen dort, wo das Grundwasser in der Umgebung von Salzteichen wenigstens zeitweilig nahe an die Oberfläche kommt, oder wo Meerwasser bei gelegentlichen besonders hohen Wasserständen weit landeinwärts läuft und dann in der Wüste verdunstet. H.-W. & M. КОЕРСКЕ (1953a) rechnen die Salzwüsten wegen ihrer Herleitung von Gewässern zum Litoräabereich der Salzlagunen. Man trifft Salzwüsten vornehmlich dort an, wo das BWh-Klima bis an das Meer herreicht, also in der Sechurawüste (dort gibt es auch Gipswüsten) und in der Wüste von Ica. Eine weitere große Salzwüste ist ferner die Umgebung von Salinas bei Huacho. Im BSh-Klimabereich scheinen Salzwüsten nirgends so auffällig hervorzutreten wie in den weiter südlich anschließenden Wüstengebieten, denn die zeitweilig austrocknenden Salztümpel der nordperuanischen Küste sind ja vergleichsweise nur sehr klein. Salzgewinnung scheint im BSh-Klimabereich dementsprechend nur bei Palo Santo betrieben zu werden.

Organismen wurden in den peruanischen Salzwüsten bisher nicht gefunden.



Abb. 106: Salzwüste. Bei Pisco (Küste des südlichen Mittelperu).

d) *Aschenwüste*. Vulkanische Asche ist in Südperu ein wichtiger Bestandteil des Bodens, nicht zuletzt auch in der Wüste. Stellenweise kommen sogar aus Asche bestehende Sicheldünen vor. Organismen wurden hier nicht beobachtet. In Mittel- und Nordperu fehlen Aschenwüsten vollständig.

e) *Sandwüste* (Abb. 107). Vor allem in der Sechurawüste, bei Casma und in der Wüste von Ica bestimmen riesige Sandflächen, die zum Teil mit Sicheldünen bedeckt sind, den Charakter der Landschaft. Überall wo große Sandwüsten, besonders solche mit Sicheldünenfeldern vorhanden sind, herrscht kein typisches BWhn- bzw. BWkn-Klima, sondern es sind dort zumindest örtlich BWh- oder BWk-Klimabereiche ausgebildet, in denen vor allem die Lomas fehlen. Ein auffälliger Wechsel dieser Klimate ist an der Nordseite eines jeden größeren Lomagebietes zu beobachten. Ganz andersartige Sandwüsten sind die flachen Ebenen der tiefen zugesandeten Meeresbuchten, z. B. die Bucht von Ventanilla. Diese Ebenen sind ein beliebter Brutplatz der kleinen Seeschwalbe *Sterna lorata*. Unter einzeln liegenden Steinen, aber auch am Fuße von Sicheldünen im Sande vergraben findet man hier und da einzelne Exemplare von *Tropidurus p. peruvianus* (LESSON), der sich ebenso wie Geckos der Gattung *Phyllodactylus* und die Eidechse *Ctenoblepharys adspersa* TSCHUDI von eingewehten Insekten ernähren dürfte. Von Staub und dem vom Winde zusammengewehten pflanzlichen Detritus ernähren sich offenbar die hier ebenfalls vorhandenen Silberfischchen der Gattung *Acrothersella*.



Abb. 107: Sandwüste mit Übergangsstellen zur Sandloma; im Hintergrund Schutt- und Steinwüsten. Bei Ventanilla (Küste von Mittelperu).

VI. DIE KULTURLANDSCHAFT UND DER EINFLUSS DES MENSCHEN AUF DIE NATURLANDSCHAFTEN AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN

1. Über die Veränderung der Naturlandschaft durch den Menschen

Die Einwirkung des Menschen auf die Naturlandschaft kann in dreierlei Weise erfolgen: 1. durch Raubbau, 2. Bewirtschaftung und 3. durch Ersetzen der natürlichen Lebensgemeinschaften durch Anthropozöosen. Beim Raubbau werden nur einzelne Arten von Organismen oder nur gewisse Substanzen aus der Naturlandschaft in der dem Menschen dienlich erscheinenden Menge entfernt, ohne daß irgend eine Beschränkung oder Regelung der Ausbeutung beabsichtigt wird. Dadurch werden die Lebensvoraussetzungen der von der Ausbeutung betroffenen Organismen sehr wesentlich verändert, indem der Mensch meistens als ein so bedeutender Feindfaktor auftritt, daß der Bestand der betreffenden Arten bedroht ist. Andererseits wird durch den Raubbau das biozönotische Gefüge der Lebensgemeinschaft im Prinzip nur recht wenig verändert. Bewirtschaftung natürlicher Lebensstätten liegt vor, sobald Maßnahmen ergriffen werden, die geeignet sind, eine Kontrolle über den jeweiligen Bestand der auszubeutenden Organismen zu erlangen. Dies geschieht für gewöhnlich dadurch, daß die Entnahme aus den Lebensgemeinschaften nach Menge und Zeit geregelt (kontrolliert) wird und auch dadurch, daß die sonstigen Feindfaktoren gedrosselt werden. Durch diese Maßnahmen pflegt eine tiefergreifende Veränderung der natürlichen Lebensgemeinschaften zustande zu kommen als durch Raubbau. Die Herstellung einer Anthropozöose schließlich pflegt mit der radikalen Vernichtung der natürlichen Lebensgemeinschaften zu beginnen, deren Stelle die Anthropozöose räumlich einnimmt. Roden oder Abbrennen des Waldes zur Gewinnung von Ackerland, Trockenlegen von Sümpfen, Planieren von Plätzen sind einige Beispiele für diesen Vernichtungsvorgang, den nur sehr wenige, oft sogar gar keine höheren Organismen zu überleben pflegen. Es geht daraus hervor, daß die Kulturlandschaft mit der ursprünglichen Naturlandschaft nur wenige Gemeinsamkeiten haben kann.

Eine der obigen ähnliche Einteilung stammt von KÜHNELT (1955), der die durch Raubbau veränderte Naturlandschaft als Zivilisationslandschaft und die Gesamtheit der „geregelten“ Lebensgemeinschaften als Kulturlandschaft bezeichnet. Diese Einteilung ist aber in Peru nur schwer anwendbar, weil es dort schwer ist, diese Landschaftsformen von einander abzugrenzen. Das gilt besonders für die Grenze zwischen Natur- und Zivilisationslandschaft; aber auch Zivilisations- und Kulturlandschaft sind nicht immer leicht von einander zu trennen. Leichter wird die Abgrenzung, sobald das Schwergewicht nicht so sehr auf die von den einzelnen Landschaftsformen eingenommenen Flächen gelegt wird, sondern mehr auf die Vorgänge, die die Entstehung der Landschaftstypen bewirken, wie es in den folgenden Abschnitten versucht wird.

2. Raubbau und Ausnutzung natürlicher Lebensgemeinschaften

Die Wälder werden überall im Untersuchungsgebiet durch Entnahme von Brennholz und in geringerem Maße auch durch Schlagen von Bauholz und von Grubenhölzern (*Polylepis*wälder) geschädigt. Von großer Bedeutung ist außerdem die Gewinnung von Holzkohle, wodurch die *Prosopis*-

wälder der nordperuanischen Küstengebiete und die immergrünen lichten Bergwälder der oligothermen Zone bereits erheblich reduziert worden sind. Ein Durchforsten des Waldes zwecks Entnahme von Bäumen, deren Holz für Bretter und zur Möbelherstellung geeignet ist, findet hauptsächlich in den Regenwäldern statt. Gummigewinnung durch Raubbau gibt es nur in sehr bescheidenem Umfange bei El Caucho im Hinterland von Tumbes. Auch die Flußufergebüsche und Galeriewälder werden ebenso wie die Park- und Waldlomas durch Fällen der Bäume gelichtet.

Scirpus und *Typha* (in Peru Tatora genannt) werden zur Herstellung von Binsenbooten und zum Decken der Dächer besonders im Gebirge abgeschlagen.

Am Titicacasee ist die Totoragewinnung von sehr großer Wichtigkeit, besonders für die am Desaguadero und in der Bucht von Puno auf „schwimmenden“ Inseln am seewärtigen Rande der Binsenbestände lebenden Urus. Dies ist ein primitiver Indianerstamm, dessen Existenz und Kultur ganz auf *Scirpus tatora* basiert, indem diese Pflanze zur Herstellung ihrer Wohninseln, als Baumaterial ihrer Hütten, zur Herstellung von Booten und früher auch Segeln und Kleidung sowie als wichtiges Nahrungsmittel dient.

Distichlis wird, wie MALDONADO (1943) ausführt, an einigen Orten der Küste in großem Maßstabe verarbeitet. Als Viehweide sind die *Distichlis*-Bestände nur von geringer Bedeutung.

Von den Meeresalgen wird nur eine als Yuyo bezeichnete *Gigartina*-Art als Nahrungsmittel verwendet und kommt in geringen Mengen auf die Märkte. Eine großangelegte Ausbeutung von Meeresalgen wird von der Guanogesellschaft geplant, die die Algen dem Guano beimischen will.

Da es in Peru bisher noch kein von der Bevölkerung beachtetes Jagdgesetz gibt, ist die gesamte Jagd vollständig unkontrolliert, und muß deshalb definitionsgemäß als Raubbau bezeichnet werden. Von den jagdbaren Säugetieren der westlichen Andenseite ist der peruanische Weißwedelhirsch, *Odocoileus peruvianus* (GRAY) — Cervidae durch die rücksichtslose Verfolgung schon sehr selten geworden, ja er muß für einen großen Teil der Küste als ausgerottet angesehen werden. Eigene Beobachtungen aus dem Küstengebiet liegen nur von Pabur, Mallares und den Lomas von Casma vor. Das in größeren Verbänden lebende Taruca (*Hippocamelus*) wird ebenfalls sehr verfolgt, kommt aber an schwer zugänglichen Stellen des Hochgebirges noch zahlreich vor. Die Tylopoden sind in Peru das ganze Jahr über gesetzlich geschützt. Wo der Schutz konsequent durchgeführt wird, lebt das Vicugna, *Lama v. vicugna* MOLINA und *L. vicugna mensalis* THOMAS, in großen Herden im Andenhochland und kann als Nahrungskonkurrent der dort gehaltenen Schafherden in Erscheinung treten. Das am Andenabhang Südperus (nördliche Verbreitungsgrenze wohl etwa bei Mala) und in den südperuanischen Lomasgebieten vorkommende Guanaco, *Lama guanicoë cacsilensis* LÖNNBERG, ist durch die unausgesetzte Verfolgung sehr stark im Bestand zurückgegangen. Wildschweine, *Tayassu pecari* FISCHER — Tayassuidae, gibt es im Untersuchungsgebiet nur in den feucht tropischen Gebieten des äußersten Nordwesten, wo sie selten sind und wenig gejagt werden. Das Vischacha, *Lagidium peruvianum* MEYEN — Chinchillidae, kommt noch überall im Gebirge und zwar vorzugsweise an den felsig-steinigen Berghängen mit gemischtem Bewuchs häufig vor, trotzdem es an manchen Orten sehr verfolgt zu werden scheint. Der Brillenbär, *Tremarctos ornatus* (CUVIER) — Ursidae, lebt an schwer zugänglichen Stellen in Gegenden, in denen meso-

thermer Wald oder wenigstens kleine Reliktbestände von ihm vorhanden sind. Auch der Brillenbär ist durch die fortgesetzte Verfolgung durch Sonntags- und Sportjäger überall selten geworden. Die kleinen Raubtiere (Füchse, Wildkatzen, Marder, Wiesel, Stinktiere und Fischottern) werden kaum verfolgt, die Großkatzen (Puma und im feucht warmen Teil Nordwestperus der Jaguar) werden meist nur in Fallen gefangen.

Der Seelöwe, *Otaria flavescens* SHAW — Otariidae, ist ebenfalls nicht mehr häufig, wofür die übermäßig starke Verfolgung durch Lederfirmen verantwortlich zu machen ist. Nur selten sieht man noch Ansammlungen bis zu hundert Exemplaren. Der Seebär, *Arctocephalus australis* ZIMMERMANN (?), soll nach PIAZZA (im Druck) nur noch bei Pisco vorkommen, aber auch dort wurden in den letzten Jahren keine Tiere mehr mit Sicherheit gesehen. Da es von dieser Art kein sicher aus Peru stammendes Stück in den Museumssammlungen zu geben scheint, kann nicht entschieden werden, ob es sich um eine Art der Gattung *Arctocephalus* oder um eine *Arctophoca* handelt. Der Walfang beschränkt sich hauptsächlich auf das Schießen von Pottwalen (*Physeter*). Wale haben an der peruanischen Küste keine Schonzeit, dürfen aber innerhalb einer 200 Seemeilen breiten Zone nur von peruanischen Schiffen erbeutet werden.

Von den jagdbaren Vögeln werden die Tinamiden und die Tauben (besonders *Zenaidura auriculata hypoleuca*, *Zenaida asiatica meloda* und *Columba fasciata albilinea*) am meisten gejagt. Auch Enten werden viel geschossen und sind an manchen Küstenteichen schon recht selten geworden. Die scheuen Waldhühner *Aburria aburri* und *Penelope argyrotis inexpectata* CARRIKER der mesothermen und oligothermen Wälder Nordwestperus werden noch hin und wieder erbeutet, dagegen scheint *Penelope albipennis*, die nach TACZANOWSKI (1884) noch im 19. Jahrhundert bei Tumbes und auf der Hda. Pabur häufig gewesen sein soll, inzwischen ausgestorben zu sein. — Der Fang von Kleinvögeln zur Käfigung ist nur in der Umgebung der Großstädte von einiger Bedeutung. In Lima kommen *Eupelia cruziana*, *Columbigallina m. minuta*, *Gymnopelia c. ceciliae*, *Psilopsiagon aurifrons*, *Mimus longicaudatus*, *Poospiza hispaniolensis*, *Spinus magellanicus paulus*, *Volatinia jacarina peruviensis*, *Zonotrichia capensis peruviensis*, *Sporophila telasco*, *Thraupis bonariensis darwini*, *Molothrus bonariensis occidentalis* und der aus Nordamerika kommende Zugvogel *Dolichonyx oryzivorus* am häufigsten auf den Markt.

Reptilien werden im Untersuchungsgebiet außer den nur im Norden und im Gebiet um Pisco (Laguna Grande) in nennenswerter Menge auftretenden Meeresschildkröten (besonders *Caretta*), nicht wirtschaftlich genutzt. Die früher nicht seltenen Krokodile der Ríos Chira und Tumbes scheinen ausgerottet zu sein. Die im Juninsee lebenden Frösche der Gattung *Batrachophrynus* werden als Delikatesse in den Städten verkauft. Ihr Fang wird kontrolliert und bedarf einer Genehmigung.

Die Fischerei ist in Peru in sofern geregelt, als das Fischen mit Dynamit und Gift (Barbasco oder Cube) verboten ist und die Einrichtung neuer Fischmehl- und Konservenfabriken einer staatlichen Genehmigung bedarf. Außerdem wird versucht, an allen größeren Küstenorten Fangstatistiken aufzustellen. Die Konservenfabriken beschränken sich ganz auf die Verarbeitung von *Sarda chilensis* und *Ethmidium chilcae* im Bereich des Hum-

boldtstromes und *Thunnus macropterus* im Norden und auch bei Ilo. Fischmehl wird aus *Engraulis ringens* in sehr großem Maßstabe hergestellt. Schwertfische: *Xiphias gladius*, *Makaira mazara* (JORDAN & SNYDER) und *M. mitsukurii* (JORDAN & SNYDER), werden vor allem von Cabo Blanco bis nördlich Máncora gefangen und hauptsächlich in Gefrierschiffen zur Verarbeitung nach den USA transportiert. Im übrigen beschränkt sich die Fischerei ganz auf den Küstenfang mittels kleiner und kleinster Fahrzeuge. Ein großer Teil der Marktfische wird ferner mit Strandzugnetzen (Chinchorro), Wurfnetzen (Ataraya), Angeln und nicht zuletzt (trotz des Verbotes) mit Dynamit gefangen. Die wichtigsten Marktfische im Bereich des Humboldtstromes sind: *Sarda chilensis*, *Ethmidium chilcae*, *Paralabrax humeralis*, *Sciaena deliciosa*, *Sciaena gilberti*, *Neptomenus crassus*, *Anisotremus scapularis*, *Paralichthys adspersus*, *Mustelus*-Arten, *Aetobatus peruvianus*, *Sciaena wieneri* und *S. starksi*, *Sardinops sagax*. Im Norden ist die Anzahl der Arten wesentlich größer: *Thunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis*, *Caranx hippos*, *Coryphaena hippurus*, *Caulolatilus cabezon*, *Paranthias pinguis*, *Etropus ectens* gehören zu den am häufigsten auf den Fischmärkten angebotenen Arten. Von den Süßwasserfischen werden die *Mugil*-Arten in den Mündungsgebieten der Flüsse und *Basilichthys archaeus* in den Flüssen Mittel- und Südperus in kleinen Mengen gefangen. Unter den größeren Fischen der nordwestperuanischen Küstenflüsse sind einige wie *Brycon atrocaudatus* Gegenstand einer örtlich intensiven Fischerei. Die *Orestias*-Arten spielen nur am Titicacasee eine erwähnenswerte Rolle als Marktfische, dasselbe gilt auch für die Welse der Gattung *Pygidium*, die aber überall von der ärmeren Bevölkerung gefangen und gegessen werden.

Von den marinen Wirbellosen werden an der peruanischen Küste hauptsächlich die Arten der Meeresuferbiotope ausgebeutet und zwar fast ausschließlich durch primitives Sammeln. An den Felsufer Mittel- und Südperus werden gesammelt: die Mollusken *Concholepas*, *Fissurella*, *Enoplochiton*, *Acanthopleura*, *Octopus fontaineanus* zusammen mit dem ebenfalls an den Felsen haftenden Fisch *Sicyases sanguineus*; in etwas tieferem Wasser außerdem noch *Thais*, *Mytilus magellanicus*, *Crepidula*, der große Seeigel *Loxechinus albus* (MOLINA) (nur in Südperu) und die Krebse *Cancer polyodon* und *Platyxanthus orbignyi*. Handelswichtige Felsentiere der nordperuanischen Küste sind *Ostrea chilensis*, *Chama corrugata* und einige Krebse wie *Menippe* und *Jasus*. Wirtschaftlich wichtige Wirbellose des Sandstrandes sind im vom Humboldtstrom beeinflussten Teil der Küste die Muscheln *Mesodesma* und *Donax* und in erster Linie der Brandungskrebs *Emerita analoga*, der ein beliebter Angelköder ist, aber auch in größeren Mengen getrocknet und als Hühner- und Entenfutter an die Geflügelfarmen verkauft wird; im Norden werden *Tivela planulata* und *Donax*-Arten am Strand gefangen. Mittels Dredgen und Taucher wird die sehr begehrte Muschel *Pecten purpuratus* vom Schillgrund heraufgeholt. Für Marktware wurde bei dieser Art eine Mindestgröße festgelegt. Die nur im Übergangsbereich zwischen Humboldtstrom und den tropischen Meeresteilen in nennenswerter Menge vorkommende Perlmuschel *Pteria peruviana* soll früher zur Perlen- und Perlmuttgewinnung gefischt worden sein. Zur Zeit wird ihr Fang nicht betrieben. Im Mangrovengebiet endlich werden hauptsächlich Muscheln: *Arca tuberculosa*, *Arca grandis*, *Ostrea* sp. (? *columbiensis*), *Ano-*

malocardia subrugosa und *Modiolus guyanensis* und unter den Krebsen *Ucides occidentalis* auf den Markt von Tumbes gebracht..

Nähere Einzelheiten über die Küstenfischerei und den Fang von marinen Wirbellosen an der peruanischen Küste findet man bei SCHWEIGGER (1947), HOWARD & GODFREY (1951) und BINI (1952).

Der einzige wirtschaftlich wichtige Wirbellose der Süßwasser- und Landgebiete des Untersuchungsgebietes ist außer den von WILLE (1952) eingehend behandelten landwirtschaftlichen Schädlingen und den Parasiten der Haustiere der in den mittel- und südperuanischen Küstenflüssen lebende Krebs *Bithynis (Cryphiops) caementarius gaudichaudii*, der von HARTMANN (1958) bearbeitet wurde. Diese Art ist durch den fortgesetzten Fang in vielen Flüssen sehr zurückgegangen, so daß eine Bewirtschaftung der Küstenflüsse ins Auge gefaßt wird. Die Süßwasserkrabben der Gattung *Pseudothelphusa* werden nur an sehr wenigen Orten als Nahrungsmittel verwendet.

Bedeutende Veränderungen werden auch durch die Haustiere des Menschen in manchen natürlichen Lebensgemeinschaften hervorgerufen. Die Lomas der Küste z. B. werden durch die Beweidung durch Ziegen und Rinder, in geringerem Umfange auch noch durch Pferde, Esel und Schafe sehr erheblich verändert. An vielen Orten sind die erdigen Abhänge mit einem engen Netz von Trampelpfaden überzogen und der Pflanzenwuchs durch den Viehverbiß geschädigt. Es ist selbstverständlich, daß diese „Weide-



Abb. 108: Weideloma. Unter einzelnen stehenden Bäumen, in deren Schatten sich das Vieh häufig lagert, tritt oft eine besondere Vegetation auf. Lomas von Lachay (Küste von Mittelperu).

lomas“ eine andere Zusammensetzung der Flora und Fauna besitzen als ihre unbeweidete Ausgangsform, daß sie also als eine andere Biozönose aufzufassen sind als die nicht beweideten Flächen. Vor der Einführung der europäischen Haustiere scheinen viele Lomagebiete durch Lamas beweidet worden zu sein, worauf die Funde großer Mengen Lamadung in manchen Lomas durch MALDONADO (nach einem in Lima gehaltenen Vortrag) hinweisen. Vor der Besiedlung durch den Menschen kann aber bereits infolge der Beweidung durch Guanacos und Weißwedelhirsche (*Odocoileus*) ein dem heutigen recht ähnliches Gesamtbild bestanden haben. Aus diesem Grunde ist es berechtigt, alle heute schwach beweideten Steppengebiete Perus überhaupt als Gebiete aufzufassen, die der ursprünglichen Naturlandschaft noch sehr nahe stehen. Stark beweidete Lebensgemeinschaften wie die Weidelomas (Abb. 108) allerdings sind als durch Raubbau veränderte oder sogar als bewirtschaftete Flächen zu bezeichnen. Eine den Weidelomas ähnliche Lebensgemeinschaft findet man auch am unteren westlichen Andenabhang (Abb. 74), wo die Feuchtigkeitsverhältnisse ähnliche sind wie in den Lomas. Auch das hochandine Grasland wird durch Beweidung beeinflußt, da dort stellenweise große Schafherden gehalten werden. Auch hier werden früher die Vicuñas eine ähnliche Wirkung hervorgebracht haben wie heute die Haustiere.

Erhebliche Veränderungen werden an manchen Orten durch Hauschweine verursacht, die in Bergwälder und Buschsteppen getrieben werden, wo sie durch Verbiß an Wurzeln und unterirdischen Speicherorganen (Knollen, Zwiebeln usw.) große Verheerungen anrichten können. Dieser Einfluß kann in den sommergrünen Wäldern und Steppen und in den immergrünen lichten Bergwäldern der oligothermen Zone in der Trockenzeit eine vorzeitige Austrocknung des Bodens bewirken und dadurch, wie z. B. im lichten Bergwald von Colcabamba, von einschneidender ökologischer Bedeutung sein (Abb. 52).

Durch den Menschen in das Untersuchungsgebiet eingeführte Tiere sind z. B. die Schnecke *Helix (Cryptomphalus) aspersa* MÜLLER in Lomagebieten und Flußoasen der weiteren Umgebung von Lima und die Forelle *Salmo irideus* GIBBONS, die in viele Flüsse, Bäche und Gebirgsseen ausgesetzt wurde und durch die das biozönotische Gefüge stellenweise verändert worden zu sein scheint. Der Haussperling, *Passer domesticus*, ist nach M. KOEPECKE (1952) von Chile her in das südperuanische Küstengebiet eingewandert. Wie M. KOEPECKE (im Druck) ausführt, hat er sich in Südperu inzwischen weiter ausgebreitet. Ein weiteres Ausbreitungszentrum ist Callao, wohin er wahrscheinlich auf dem Schiffswege von Chile her gelangt ist. Ferner leben verwilderte Esel im Cerro Illescas und in den Lomas bei Atico und anderen südperuanischen Lomagebieten, sowie verwilderte Rinder am Cerro Bonbón zwischen den Ríos Casma und Culebras. Nicht erfolgreich waren Einbürgerungsversuche von Fasanen. Karpfen, *Cyprinus carpio* LINNAEUS, werden nur an einigen Orten in abgeschlossenen Fischteichen gehalten; Rot- und Damhirsche leben auf dem Gebiet der Hda. Casa Grande und in Taulis in Gehegen. Über eingeschleppte Schadinsekten und über die biologische Schädlingsbekämpfung durch eingeführte Nutzinsekten berichtet WILLE (1952).

3. Bewirtschaftung ursprünglich natürlicher Lebensgemeinschaften

Die Guanofelder auf den der Küste Mittelperus vorgelagerten Inseln und neuerdings auch auf durch Mauern vom Lande abgeschlossenen Halbinseln sind Gegenstand einer intensiven Bewirtschaftung. Früher bildete der Guano wohl überall eine mehrere Meter dicke geschlossene panzerartige Schicht an den Brutstellen der Guanovögel. Diese Schicht ist überall vollständig vom Menschen abgebaut worden. Der Guano wird heute in einem feststehenden Rhythmus nach der Brutzeit der Vögel vollständig von den Brutplätzen entfernt. Beim Abbau werden auf einer Insel gleichzeitig bis zu 1500 Arbeiter beschäftigt. Die vier Arten der Guanovögel genießen das ganze Jahr über im ganzen Lande einen durch strenge Maßnahmen durchgeführten Schutz. Die Inseln werden ständig durch Wachpersonal beaufsichtigt und besonders in der Brutzeit wird jede Störung von den Vögeln ferngehalten. Es werden ferner Möwen, Truthahngerier (*Cathartes aura jota*) und Kondore bekämpft und die sich von den Hippobosciden der Vögel ernährenden Eidechsen *Tropidurus peruvianus* (LESSON) geschützt. Der wirtschaftlichen Ausbeutung des Hauptnahrungsfisches der Vögel, der „Anchoveta“ *Engraulis ringens*, werden von der Guanogesellschaft (Compañía Administradora del Guano) Schwierigkeiten entgegengesetzt, die auf ein Verbot der Verarbeitung dieses Fisches zu Fischmehl hinzielen. Um möglichst viele ebene bis schwach geneigte Flächen zu schaffen, deren Vorhandensein der Ausweitung der Brutkolonien der Vögel und der Durchführung des Abbaus des Guanos förderlich ist, wurden auf den meisten Inseln große Terrassen angelegt bzw. Gelände planiert. Mit der Entfernung der Guanoschicht werden die Vögel auch ihres hauptsächlich aus Federn bestehenden Nistmaterials beraubt, so daß sie gezwungen sind, hin und wieder Meeresalgen und gelegentlich sogar Material von den Müllabfuhrplätzen des Festlandes auf die Guanofelder zu tragen, sobald die Guanoschicht entfernt worden ist. Um weitere sinnvolle Maßnahmen ergreifen zu können, wurden vorübergehend von der Guanogesellschaft an verschiedenen Stellen der peruanischen Küste Arbeitsplätze für Biologen geschaffen, die die Kenntnis der Ökologie der Vögel, ihrer Nahrungstiere und Feinde vermehren sollen. Besonders durch parasitologische Studien hoffte man die Ursachen des zeitweiligen epidemieartigen Massensterbens der Vögel erkennen zu können, um in der Lage zu sein, die zur Verhinderung dieser Erscheinung geeigneten Vorkehrungen zu ergreifen. Durch alle diese Maßnahmen wird erreicht, daß die vom Menschen benötigte Substanz, der Guano, in größtmöglicher Menge und in einer bequem zu erlangenden Form erzeugt wird. Die peruanischen Guanofelder können also als Musterbeispiel für Bewirtschaftung einer ursprünglich natürlichen Lebensgemeinschaft bezeichnet werden.

Eine andere in Peru häufig bewirtschaftete natürliche Lebensstätte sind die Salzlagnunen, an denen große Mengen Kochsalz, stellenweise aber auch Gips und Borax gewonnen werden. Hier wird besonders die Tiefe und die Uferform der Teiche verändert. Auch die meistens in Kulturwiesen umgewandelten Sumpfwiesen des Küstengebietes müssen in diesem Zusammenhang genannt werden. Oft ist es unmöglich, einwandfrei zu entscheiden,

ob bei einer vom Menschen beeinflussten Lebensgemeinschaft eine Bewirtschaftung durchgeführt wird, oder ob noch Raubbau vorliegt. So ist das zwar planmäßige Abholzen der mesothermen Wälder dem Raubbau nahe verwandt, jedoch wird dort in den meisten Fällen die Lebensgemeinschaft grundlegend verändert, indem an Stelle des Waldes (oftmals nur wenig genutzte) Wiesen und später sekundärer Buschwald entstehen. Eine Bewirtschaftung der Lomas der Küste durch Aufforsten besonders feuchter Stellen wurde in den Lomas von Lachay mit einigem Erfolg versucht. Da hauptsächlich eingeführte Baumarten angepflanzt wurden wie Casuarinen und Eukalypten, leitet diese Form der Bewirtschaftung bereits zur Anthropozöosenbildung über. Dasselbe gilt auch für die primitive Form der Anlage von Kaffeeplantagen durch einfaches Lichten des mesothermen („subtropischen“) Regenwaldes und Ersetzen des Unterholzes durch Kaffeesträucher (vergl. das in Kap. V 8 c Gesagte).

Von großer Bedeutung für die Landschaftskunde ist das von ELLENBERG (1958a und 1958b) aufgeworfene und bereits in Kap. V 8 i und 9 m diskutierte Problem der einstigen Waldbedeckung der Anden und die von diesem Autor angenommene Entwaldung durch den Menschen und seine Haustiere. Nach ELLENBERG ist das gesamte Jalca- und der überwiegende Teil des Punagraslandes ein durch die Vernichtung des Waldes entstandenes Kunstprodukt. Die Obergrenze des geschlossenen Andenwaldes soll bei etwa 4500 m Höhe gelegen haben. Die von verschiedenen Autoren betonte Tatsache, daß das Punagrasland oberhalb der Ackerbaugrenze liegt (z. B. TOVAR, 1957), ist eine wohl nur schwer mit der Auffassung ELLENBERGS zu vereinbarende Gegebenheit. MONHEIM (1956) führt aus, daß die Ackerbaugrenze in Südperu bei 3800 m Höhe liegt. Bis zu dieser Grenze rechnet er die „Sierra“; das darüberliegende Land ohne Ackerbau nennt er Puna, offenbar im Hinblick auf das Büschelgrasland (Punagrasland). Besondere Verhältnisse herrschen jedoch am Titicacasee, wo die „Sierra“ infolge des den Tagestemperturgang ausgleichenden Seeklimas bis 4000 m Höhe hinaufreicht, was sonst nirgends der Fall ist. Es liegt dort also eine ganz von Punaland eingeschlossene „Sierra-Insel“ vor. Das Fehlen des Ackerbaus in der Jalca und Puna bedingt die sehr dünne Besiedlung dieser Gebiete. Nach BOWMAN (1916), zitiert bei TROLL (1959) S. 32 kommen Hirtensiedlungen am Coropuna sogar noch bis 5200 m Höhe hinauf vor.

4. Kurze Übersicht über die Anthropozöosen des Untersuchungsgebietes

Die bis an die Grenze der Vernichtung einer Lebensgemeinschaft gehende Ausbeutung kann noch dem Raubbau zugerechnet werden, besonders weil sich nach dem Aufhören der Ausbeutung meistens nach längerer Zeit als Endglied einer Reihe von Sukzessionsstadien wieder der alte oder ein dem alten ähnlicher Zustand einzustellen pflegt, allerdings nur falls mit dem menschlichen Einfluß kein tiefgreifender Klimawechsel für die gesamte Landschaft verbunden war. Eine andere Form der Entstehung von Anthropozöosen beruht auf mehr oder weniger unbeabsichtigten Veränderungen der Naturlandschaft, wie sie z. B. durch das Entziehen von Flußwasser eintre-

ten, das in Peru im Küstenbereich zu einem sehr beträchtlichen Teil zur Versorgung des Kulturlandes verbraucht wird. Im Hochgebirge spielt auch die Vergiftung des Bach- und Flußwassers durch die Abfallprodukte der Minen und der Verhüttungswerke (Blei- u. a. Schwermetallsalze) eine Rolle. So wurden 1954 in dem interandin fließenden Río Mantaro bis zu rund 200 km Entfernung von der Minenstadt La Oroya keine makroskopischen Organismen festgestellt, während in den einmündenden Bächen und im Hauptfluß oberhalb von La Oroya ein recht reichhaltiges Tierleben zu beobachten war. Andere Schädigungen der Naturlandschaft entstehen durch mutwilliges Abbrennen von Grasland und Steppengebieten in der Trockenzeit. Anders liegen die Dinge dagegen, sobald die Vernichtung von natürlichen Lebensgemeinschaften zu dem Zwecke erfolgt, andere den speziellen Wünschen des Menschen dienende Lebensgemeinschaften (Anthropozönosen) an ihrer Stelle aufzubauen. Erst dadurch entsteht die typische Kulturlandschaft, die bei reicher innerer Gliederung doch in allen Kontinenten eine im Vergleich mit der Naturlandschaft verhältnismäßig große Einförmigkeit aufweist.

Es liegen bisher noch keine genauen Daten vor, nach denen angegeben werden könnte, bis zu welchem Teil das Untersuchungsgebiet in Kulturland umgewandelt worden ist. GONZÁLEZ (1955) schätzt, daß etwa 500 000 ha, das sind 2,77 % der von diesem Autor mit 180 000 km² angegebenen Küstenlandschaft Perus, gegenwärtig Kulturland sind, und daß diese Fläche in Anbetracht der Tatsache, daß die peruanischen Küstenflüsse jährlich rund 15 000 Millionen m³ Wasser ungenutzt dem Pazifischen Ozean zuleiten, auf das vierfache, also zwei Millionen ha (11 %), gesteigert werden könnte.

Die Kulturlandschaft des Untersuchungsgebietes kann in der folgenden Weise gegliedert werden:

- I. Anthropozönosen vom Gewässer- und Litoräatypus
 1. Hafenanlagen
 2. Fischteiche und Zierteiche in Parks
 3. Bewässerungsgräben
 4. Abwasserkanäle
 5. Reisfelder (vergl. IV 1 d dieser Liste).
- II. Waldartige Anthropozönosen
 1. Parks und Gärten
 - a) Stadtparks
 - b) Gärten in Villenvierteln und Vorstädten,
 - c) Chacras und Campiñas (kleine Gartenbaubetriebe und Kleinstbauernhöfe Abb. 109).
 2. Obstplantagen
 - a) Apfelsinenpflanzung
 - b) Apfelbaumpflanzung
 - c) Bananenplantage
 - d) Paltagärten (Anpflanzungen von *Persea americana*).
 3. Palmenhaine
 - a) Cocospalmenhain
 - b) Dattelpalmen-Bestände, (vergl. Kap. V 7 j),
 4. Kasuarinenwald
 5. Eukalyptuswald

6. Olivenhain
 7. Kaffeeplantage (zum Teil bewirtschafteter mesothermer Regenwald; vergl. Kap. V 8 c).
- III. Buschsteppenartige Anthropozöosen
1. Baumwollplantage
 2. Weingärten
 3. Gemüsegärten
 - a) Tomatenfeld
 - b) Bohnen- und Erbsenfelder
 4. Maisfeld
 5. Zuckerrohrfeld
 6. Yucafeld.
- IV. Gras- und krautsteppenartige Anthropozöosen
1. Getreidefelder
 - a) Weizenfeld
 - b) Haferfeld
 - c) Roggenfeld
 - d) Reisfeld (zeitweilig, vergl. I 5 dieser Liste).
 2. Krautfruchtfelder
 - a) Alfalfafeld
 - b) Kartoffelfeld
 - c) Gemüsfelder (Kürbisse, Melonen, Zwiebeln, Spargel, Artischocken, Ananas, Quinoa: *Chenopodium quinoa*, Oca: *Oxalis tuberosa* etc.)
 - d) Blumenfelder.
 3. Wiesen und Weiden.
- V. Halbwüstenartige Anthropozöosen
1. Müllabfuhrplätze
 2. Baugelände und Ruderalplätze
 3. Dörfer und Vorstädte (soweit ohne Gärten).
- VI. Wüstenartige Anthropozöosen
1. Wege, Straßen, Eisenbahnlinien,
 2. Sport-, Exerzier- und Flugplätze (zum Teil)
 3. Häusermeer der Großstädte
 4. Ruinenfelder.
- VII. Relikte natürlicher Lebensgemeinschaften in der Kulturlandschaft und sekundär natürliche Lebensgemeinschaften
1. Dorfteich mit Ufervegetation
 2. Grabenrandgebüsch
 3. Wegrandgebüsch und Wallhecken
 4. Gärten verlassener Siedlungen
 5. Sekundärer („tropischer“) Niederungs-Buschwald
 6. Sekundärer mesothermer („subtropischer“) Buschwald
 7. Sekundärer oligothermer („temperierter“) Buschwald.

Für die Küstenoasen sind große Monokulturen (Baumwolle und nördlich von Paramonga Zuckerrohr) sehr typisch, in denen die Massenvermehrung von Schädlingen durch Vergiftung vom Flugzeug aus auf Grund ständiger

Beratung durch Entomologen unterdrückt wird (vergl. WILLE 1952). Um eine gute Ernte zu erzielen, müssen z. B. die großen Baumwollplantagen in Nordwestperu in einer Vegetationsperiode wenigstens vier- bis fünfmal vom Flugzeug aus vergiftet werden. Das der Monokultur entgegengesetzte Extrem der Kulturlandschaft ist in Peru die Campiña. Dies ist eine von Klein- und Kleinstbauern bewirtschaftete Landschaftsform der Gebirgs-

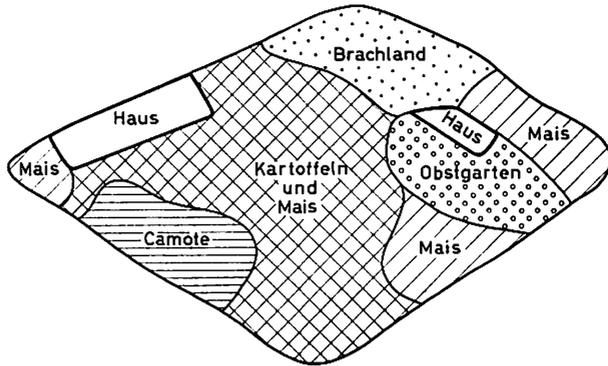


Abb. 109: Campiña. — Skizze der Verteilung des Landes eines $\frac{1}{8}$ ha großen Geländestückes in Shacsha (Santa-Tal), auf dem eine Familie wohnt. Abgeändert nach VERGARAY (1949).

täler (z. B. im Santa-Tal), die sich durch ein buntes Gewirr von kleinsten gut bewässerten und intensiv bewirtschafteten Feldern sowie durch viele hohe Bäume und Hecken auszeichnet, worüber VERGARAY LARA (1949) ausführlich berichtet.

VII. ÜBER DIE ZONENGLIEDERUNG DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN

1. Die Zonengliederung als synökologisches Problem

Nach den in Peru gemachten Beobachtungen grenzen natürliche Lebensgemeinschaften häufig aneinander, ohne daß in jedem Falle eine breite Übergangszone ausgebildet sein muß, in der sich die Einheiten der beiden Gebiete überlagern oder in einander übergehen. Die entscheidenden abiotischen Faktoren im Grenzgebiet wandeln sich nämlich in vielen Fällen „sprunghaft“, d. h. nur in einer auf einen minimalen Raum zusammengedrängten Zone und bilden nicht immer ein kontinuierliches Faktorengefälle. Beispiele für derartige Sprünge der Werte von abiotischen Faktoren sind der durch den Wechsel der geologischen Schichtenfolge des Untergrundes bedingte Wechsel edaphischer Faktoren, oder hohe und steile Geröll- und Lehmsteilwände, die oft praktisch ohne Übergangszone an die oben und unten angrenzenden Lebensstätten anstoßen; auch die Temperatursprungschicht (Thermokline) mancher Gewässer gehört hierher. In allen solchen Fällen kann eine Gliederung der Lebensbereiche durch die abiotischen Faktoren direkt bedingt, ja erzwungen werden, und es ist ohne weiteres verständlich, daß sie sich meistens auch in einer entsprechenden Verschiedenartigkeit der Lebensgemeinschaften diesseits und jenseits der Sprunglinie widerspiegelt. Beispiele für ein auf große Strecken ziemlich gleichmäßiges Faktorengefälle werden durch die Abnahme der Lichtintensität in einem Gewässer mit zunehmendem Abstand von der Oberfläche, durch die Abnahme der Temperatur mit zunehmender Höhe im Gebirge oder durch die meist breite Übergangszone zwischen einem niederschlagreichen zu einem an Niederschlägen ärmeren Gebiet demonstriert. Ein sehr gleichmäßiges Faktorengefälle findet man z. B. dort, wo sich über einem Grundwasserhorizont ein gleichmäßig ansteigendes Trockengelände befindet, so wie es in Peru häufig am Rande von Wüstenteichen vorkommt. In diesem Falle ist die Entfernung der Erdoberfläche vom Grundwasserspiegel eine vom Teichrand bis in die höher gelegenen Wüstenteile hinein kontinuierlich wachsende Größe, die nirgends Sprungcharakter besitzt. Die nähere Umgebung solcher Teiche pflegt dicht mit *Distichlis spicata* bewachsen zu sein, ein Gras, das völlig vom Grundwasser abhängig ist, da hier Niederschläge ganz fehlen. Die Wurzeln von *Distichlis* können, wie bei jeder anderen Pflanzenart, natürlich nur eine bestimmte maximale Länge erreichen, ein Maß, das also zu den Artcharakteren von *Distichlis spicata* gehört. An der Stelle, wo sich die Erdoberfläche weiter vom Grundwasser entfernt als die maximale Wurzellänge beträgt, hört zwangsläufig der Bewuchs mit *Distichlis* auf, während sich noch ganz dicht dabei ein dichter *Distichlis*rasen befinden kann, weil dort das Wasser erreichbar ist und deshalb auch sogleich im Überfluß zur Verfügung steht. Dieses Beispiel zeigt, daß sich durch einen im Wesen des Organismus liegenden Grenzfaktor auch bei einem ideal kontinuierlichen Faktorengefälle deutliche Grenzen ausbilden können, die durch die abiotischen Faktoren allein in keiner Weise vorgebildet sind. Im Prinzip ähnlich ist es bei der kontinuierlichen Abnahme des Lichtes im Wasser, wo erst durch den verschiedenen Absorptionsbereich der assimilierenden Substanzen in den Algen einem allmählichen Faktorengefälle durch die Ausbildung der Grün-, Braun- und Rotalgenzonen ein sehr deutlicher Stufencharakter aufgeprägt wird. In allen ähnlichen Fällen des Auftretens einer Serie von ökologischen Grenzen, die untereinander und zu einem kontinuierlichen Faktorengefälle ungefähr parallel verlaufen, spricht man von Zonierung.

Aus der bloßen Tatsache der Zonierung oder Stufenbildung folgt notwendigerweise, daß innerhalb der Zonen oder Stufen trotz des in ihnen ja auch bestehenden Faktorengefälles weitgehende ökologische Homogenität herrscht. Alle kleinen Hügel im von *Distichlis* bewachsenen Gebiet sind, soweit ihre Oberflächen nirgends weiter vom Grundwasserspiegel entfernt sind als die maximale Wurzellänge der Pflanzen, ebenso

dicht mit *Distichlis* bewachsen wie das umliegende Gelände. Die Organismen sprechen also auf Schwankungen der Umweltfaktoren innerhalb von gewissen Grenzen nur wenig an, so daß eine relativ gleichmäßige Besiedlung eines abiotisch inhomogenen Geländes resultieren kann. Hierin liegt offenbar eine der Ursachen für den Zusammenschluß der Organismen zu natürlichen Lebensgemeinschaften begründet. Außerdem, und zwar besonders in den Lebensgemeinschaften, die eine Wandlung (Sukzession) durchmachen, spielt auch die Frage der Erstbesiedlung eine große Rolle, da dort, wo bereits ein Besiedler existiert, häufig kein Platz mehr für einen zweiten vorhanden ist.

Die durch Grundwasserverhältnisse, edaphische und orographische Faktoren bestimmten biozönotischen Grenzen pflegen in der Naturlandschaft Lebensgemeinschaften zu trennen, denen der Rang von Biotopen zukommt. Wie sie im einzelnen beschaffen sind, wird aber noch zum großen Teil durch das Großklima (besonders durch die Niederschlags- und Temperaturverhältnisse) bestimmt, das für den Charakter der ganzen Landschaft entscheidend ist. Durch das Großklima erhält erst jede Lebensgemeinschaft ihre besondere Note, auch wenn sie zu den überall vorkommenden gehört wie Flußufer, Blocksteinfeld u. a.

Gerade für die Faktoren des Großklimas ist es bezeichnend, daß sie auf sehr große Entfernungen ganz allmähliche Übergänge zeigen. Man sollte also erwarten, daß in diesem Falle auch die Lebensgemeinschaften gleitende Übergänge aufweisen. Das ist aber nur bis zu einem gewissen Grade in den überall auftretenden Lebensstätten der Fall. Kommen bei den spezielleren von ihnen Übergangslbensgemeinschaften vor, so sind diese meistens durch eine Vielzahl von eigenen Arten gekennzeichnet, die der Nachbarschaft fehlen. Sie sind also selbständige Bizöosen, wie es bei den verschiedenen nordwestperuanischen Steppen- und Halbwüstenformen der Fall ist, soweit sie durch Regen bedingt werden. Es bildet sich also selbst in solchen Gebieten, die ein nur auf größere Entfernungen überhaupt feststellbares Faktorengefälle haben, doch meistens eine Zonierung aus. Betrachtet man z. B. in Nordwestperu die vom Gebiet des makrothermen Niederungs-Regenwaldes bis zur Wüste kontinuierlich abnehmende Menge des Regens, so sind die folgenden Zonengrenzen besonders wichtig: 1. die Grenze zwischen dem Gebiet im Norden, in dem in allen Jahreszeiten Regen fällt und dem Gebiet, in dem die Trockenzeit auf den Wald Einfluß hat, 2. die Grenze zu dem Gebiet, in dem nicht mehr in jedem Jahr soviel Regen fällt, daß er einen wesentlichen Einfluß auf die Organismen ausübt und 3. die Grenze zur Wüste, in der die Regenmengen für gewöhnlich so gering sind, daß sie auf die Organismen keinen merkbaren Einfluß haben. Ein anderer häufig über große Strecken sich allmählich verändernder abiotischer Grundfaktor ist die Temperatur, bei der (im Gegensatz zu den Niederschlägen) eine von den Organismen unabhängige Größe, der Gefrierpunkt des Wassers, schon eine deutliche abiotische Zonenbildung verursacht. Von diesen Grenzen sind im Gebirge für das Leben von Bedeutung: 1. die Grenze, unterhalb der es niemals friert, 2. die Grenze, unterhalb der es nur gelegentlich friert, das ist die Grenze, oberhalb der es fast jede Nacht friert und 3. die Grenze des ewigen Frostbodens. Das Vorhandensein solcher schon abiotisch feststellbarer Grenzen in einem Temperaturgefälle bedingt es, daß an Orten relativ schnellen Temperaturwechsels wie im Gebirge eine besonders deutliche Zonierung der natürlichen Lebensgemeinschaften festzustellen ist. Die durch die Änderung der geographischen Breite bedingten Temperaturunterschiede wirken sich erst auf Entfernungen von hunderten ja tausenden von Kilometern ökologisch aus, während im Gebirge ein Höhenunterschied von nur wenigen hundert Metern schon einen entsprechenden biozönotischen Effekt ausüben kann. Lebensgemeinschaften, die in der Ebene große Flächen einnehmen, müssen, soweit sie in vergleichbarer Form auch im Gebirge vorkommen können, dort dem viel schnelleren Wechsel der Temperaturen entsprechend auf schmale und lange, also streifenartige Gebiete beschränkt sein, d. h. zu typischen Zonen werden. In diesem Zusammenhange muß auch die schon in Kap. III 8 behandelte Tatsache, daß den Wolkengürteln in den Anden Waldzonen (bzw. Zonen dichter Vegetation) entsprechen (TROLL 1955 a), nochmals hervorgehoben werden. Der sich täglich fast gleichartig wiederholende örtliche Temperaturgang in den Tropen bedingt es, daß sich solche Wolken monatelang fast täglich in derselben Höhe und an denselben Orten bilden, wodurch eine erhebliche Wirkung auf die Vegetation ausgeübt wird.

2. Über die Zonengliederung der Gebirge des tropischen Amerikas

Die Anordnung der Lebensstätten im Gebirge und ihr Zusammenschluß zu Zonen ist schon wiederholt studiert worden. Für die Gebirge Mittelamerikas und des nördlichen Südamerikas sind auf diesem Gebiet die Arbeiten CHAPMANS (1917, 1921 und 1926) über Kolumbien, das Urubamba-Tal in Südperu und über Ekuador grundlegend. CHAPMAN unterscheidet überall vier Zonen: die tropische, die subtropische, die temperierte und die Paramozone, von denen die tropische und die temperierte noch in einer feuchten und in einer trockenen Form (Sektion) in Erscheinung treten können.

Es wurden schon zahlreiche Versuche unternommen, um die verwirrende Fülle der aufeinanderfolgenden Zonen in den tropischen Anden durch eine Grobeinteilung übersichtlich zu gestalten. Nicht nur die Nomenklatur ist bei den einzelnen Autoren sehr verschieden, sondern auch die für wesentlich erachteten Zonengrenzen wurden nach sehr unterschiedlichen Gesichtspunkten festgelegt. Die in manchen Teilen Lateinamerikas und zwar besonders in Mittelamerika übliche Grobeinteilung des Gebirgslandes in Tierra caliente, Tierra templada, Tierra fría und Tierra helada, der u. a. LAUER (1954) und TROLL (1959) folgen, ist in Peru nur wenig gebräuchlich. Statt dessen unterscheiden die Peruaner Costa (Küste), Sierra (Gebirge) und Montaña (Regenwaldgebiet). Die Sierra gliedert man für gewöhnlich in die Sierra im engeren (bzw. eigentlichen) Sinne, die das Gebiet des vom Regen abhängigen Ackerlandes umfaßt, und in die Puna (in Nordperu. Jalca), die aus dem Bereich des Pajonal de Ichu (Punagrasland) und der darüberliegende Puna brava besteht. Statt Montaña, ein Wort, das eigentlich soviel wie Berg-Urwald bedeutet, ist vielfach auch das Wort Selva (tropischer Urwald) in Gebrauch. Dieser Einteilung folgt im Prinzip auch WEBERBAUER (1911 und 1945); allerdings schiebt er zwischen Costa und Sierra noch die Vertientes Occidentales (Westabhänge) und entsprechend auf der atlantischen Seite die Vertientes Orientales (Ostabhänge) ein. Diese sind, wie M. KOEPECKE (1954a) näher ausführt, eine kompliziert gebaute, aus mehreren Unterzonen bestehende Hauptzone. Eine ganz andersartige Einteilung Perus stammt von PULGAR VIDAL (1941), die hauptsächlich auf völkerkundlichen und wirtschaftlichen Gesichtspunkten basiert. Von den acht Zonen der Einteilung dieses Autors kommen sechs im Untersuchungsgebiet vor: Costa, Yunga, Quechua, Suni, Jalca o Puna und Janca o Cordillera. Vom Standpunkt der Ökologie und der Landschaftskunde aus gesehen dürfte dieser Einteilung nur eine geringe Bedeutung zukommen.

Die Zonengliederung CHAPMANS und seiner Nachfolger (z. B. GRISCOM 1932) und ebenso auch die von LAUER (1954) und TROLL (1959) unterscheiden sich von den meisten anderen Einteilungen dadurch, daß mit ihnen versucht wird, eine für den gesamten tropischen Andenraum, bzw. für alle tropischen Gebirge der Erde gültige und befriedigende Einteilung zu schaffen, während die Mehrzahl der übrigen Autoren ihre Gliederungen ganz den örtlichen Gegebenheiten anpaßten, oder ihre Einteilung nur als ein mögliches Prinzip zur Ordnung einer speziellen Mannigfaltigkeit anwandten. CHAPMAN dagegen glaubt, daß seine Zoneneinteilung überall im tropischen Amerika im Prinzip Gültigkeit hat, zumindest fand er sie überall dort bestätigt, wo versucht wurde, sie nachzuprüfen. Nach CHAPMAN (1921) ist es erstaunlich, daß soweit voneinander entfernt liegende Gebiete wie Kolumbien und das Urubamba-Tal (bei Cuzco) in Peru einander vollständig entsprechende Zonen besitzen, die in beiden Gebieten jeweils durch fast dieselben Höhenlinien begrenzt werden und die viele gemeinsame Vogelarten aufweisen.

Ein Mangel der Gliederung CHAPMANS liegt in der Benennung der Zonen, in der die Termini tropisch, subtropisch und temperiert auf die mit den selben Worten benannten Klimazonen der Erde anspielen. CHAPMAN (1921)

führt ferner aus, daß der früher gewählte und inzwischen eingebürgerte Name „temperate zone“ eigentlich der Puna-Zone zukommen sollte, weil nur letztere der temperierten Zone Patagoniens entspreche, mit der die Puna vieles gemeinsam hat und von der sich auch der Hauptteil der Vogelwelt der Puna herleitet. Seit CHAPMAN (1917, 1921, 1926 und 1931) haben vor allem die Nordamerikaner in grundlegenden Arbeiten, z. B. GRISCOM (1932), ALLEE, EMERSON, PARK etc. (1949), GOLDMAN (1951) diese Terminologie einschließlich der sich aus ihr ergebenden Benennungen wie „alpine Tundra“ für die tropischen Anden angewandt, und ihrem Vorgange gemäß sind ihnen auch M. KOEPCKE (1954a und im Druck) und H.-W. KOEPCKE (1958b) gefolgt. Wie aber TROLL (1959) überzeugend klargestellt hat, sind die durch den tageszeitlichen und nicht jahreszeitlichen Temperaturgang der Tropen bedingten klimatischen Besonderheiten so bedeutsam, daß es zweckmäßig erscheint, die Begriffe tropisch, subtropisch und temperiert nicht mehr für die Klimazonen der tropischen Gebirge anzuwenden, sondern nur noch für die Klimazonen der Erde. An die auf DE CANDOLLE (1874) zurückgehende Einteilung der Pflanzen nach ihrem Verhalten gegenüber Wärme und Feuchtigkeit anknüpfend wird hier deshalb die folgende Umbenennung der Zonen CHAPMANS vorgeschlagen:

1. makrotherme Zone = tropical zone
2. mesotherme Zone = subtropical zone
3. oligotherme Zone = temperate zone
4. mikrotherme Zone = puna-zone.

Diese Benennungen wurden bereits in den vorhergehenden Kapiteln, besonders gelegentlich der Behandlung der Regenwälder im Kap. V, angewandt.

Das Wesentliche an der CHAPMANSchen Einteilung ist die Unterscheidung von vier in biologischer Hinsicht ungefähr gleichwertigen Zonen, deren Breite nach oben zu im Gebirge fortschreitend abzunehmen pflegt. CHAPMAN nimmt in seinen Arbeiten die von ihm aufgestellte Einteilung als Tatsache hin, ohne Gründe dafür anzugeben, warum es gerade vier Zonen sind oder sein müssen. Er gibt ferner keine Erklärungsversuche dafür, warum die Zonengrenzen gerade in den betreffenden Höhen liegen müssen, bzw. dort gezogen werden können. Im folgenden sollen anhand der im Untersuchungsgebiet gemachten Beobachtungen diese Probleme diskutiert werden.

Prüft man die Zonenfolge im Sinne CHAPMANS zunächst in Nordwestperu, wo von vorn herein eine große Ähnlichkeit mit dem von CHAPMAN genau studierten Ekuador zu erwarten ist, so zeigt es sich, daß dort dieselbe Gliederung uneingeschränkt durchführbar ist, die CHAPMAN für Kolumbien und Ekuador erarbeitete. Die Küste bis zu etwa 1000 m Höhe gehört zur makrothermen („tropischen“) Zone, die hier noch in eine trockene (küstenwärtige) und eine feuchte (am Gebirgsfuß gelegene) Sektion zu unterteilen ist; darauf folgen bis um 2500 m Höhe die mesotherme („subtropische“) und von dort ab bis zur Baumgrenze bei etwa 3000 m die oligotherme („temperierte“) Waldzone, woran sich das Höhengrasland (Páramo in Ekuador, Jalca in Nordperu genannt) anschließt. Zu einer etwas anderen Auffassung kommt WEBERBAUER (1914) in seiner Einteilung von Nordwestperu zwischen 5 und 6° S. Danach schließt an den laubabwerfenden (megathermen)

Wald die Region der immergrünen Gehölze an, die in zwei Stufen zu gliedern ist: a) die untere Stufe von 900 bis 1800 oder 2000 m Höhe und die obere Stufe, die bis 3500 m heraufreicht. Offensichtlich entsprechen diese beiden Stufen der mesothermen („subtropischen“) und der oligothermen („temperierten“) Zone im Sinne CHAPMANS. Der wesentliche Unterschied, nämlich die Annahme der Grenze zwischen den beiden Zonen bei 1800 oder 2000 m Höhe durch WEBERBAUER statt bei 2400 oder 2500 m liegt wahrscheinlich daran, daß WEBERBAUER wohl den Nebelwald (vergl. Kap. V 8 e) zur oberen statt zur unteren Stufe stellt.

Nach den in Nordperu gemachten Beobachtungen sind die drei Zonengrenzen, die die vier CHAPMANSchen Zonen voneinander trennen, folgendermaßen zu begründen: Die im Flachland unter sehr gleichmäßigen Temperaturbedingungen lebende makrotherme Flora und Fauna ist an die in ihrem Lebensraume dauernd herrschenden hohen Temperaturen so hochgradig angepaßt, daß schon eine relativ geringe Senkung der Temperatur katastrophenartige Folgen haben muß. Dasselbe gilt natürlich in verstärktem Maße auch für die Fauna des flachen Amazonasbeckens. Es ist allgemein bekannt, daß die Organismen der heißen Tropenwälder, ebenso wie die der ständig gleichwarmen Tropengewässer sehr kälteempfindlich sind und zum Teil schon ein kurzfristiges Absinken der Temperatur unter 21° C nicht überleben. Es ist außerdem nach MAYR & PHELPS (1955) wahrscheinlich, daß selbst in der Eiszeit die Jahrestemperatur im Amazonasbecken kaum mehr als 3° C tiefer lag als heute. Diese hohe Stenothermie der Organismen der flachen feuchten Tropengebiete ganz allgemein bedingt es, daß für einen großen Teil der hierher zu stellenden Arten die Existenzbedingungen im Gebirge dort nicht mehr gegeben sind, wo die Temperatur regelmäßig tiefer sinkt als sie es im flachen Tropenlande gelegentlich tut. Nach dieser Auffassung scheint also auch hier ein ähnlicher Fall vorzuliegen wie bei *Distichlis spicata* (vergl. Abs. 1), indem einem an sich kontinuierlichen Gefälle eines abiotischen Faktors (Temperatur) durch ein Anpassungsmerkmal der Organismen eine deutliche Grenze aufgeprägt wird. Während bei *Distichlis* nur eine Pflanzenart die Grenze bestimmt, sind an der Grenze des makrothermen Regenwaldes zur mesothermen Zone viele gleichsinnig angepaßte Arten entscheidend. Je nach dem durch das Großklima bedingten Grad von Stenothermie der Flora und Fauna einer makrothermen Regenwaldlandschaft ist zu erwarten, daß die Grenze zur mesothermen Zone in einer vorauszusagenden Höhe zu suchen ist, ein noch durch exakte Messungen näher aufzuklärendes Problem.

Die Grenze zwischen der mesothermen und der oligothermen Waldzone beruht, wie die Beobachtungen lehren, zumindest in Taulis, Canchaque und auch an den bisher untersuchten Stellen des ostwärtigen Andenabhanges in Mittelperu dagegen auf einer ganz anderen Ursache. Die in Kap. V 8 f beschriebene und in Abb. 47 gezeigte Wolkendecke, die sich in der Regenzeit fast täglich über dem mesothermen Walde ausbildet und dem darunter liegenden Land mehr Regen, mehr Schatten, eine höhere Luftfeuchtigkeit und ausgeglichenerere Temperaturverhältnisse gibt als den darüber liegenden Waldgebieten, ist hier der entscheidende Faktor, der es bedingt, daß der über den Wolken liegende Wald viel häufiger Sonnenschein hat bei relativ tiefen nächtlichen Temperaturen und aus diesem Grunde zu den Hartlaub-

gehölzen gehört. Die sich regelmäßig in derselben Höhe einstellende Wolkendecke hat aber eine nicht unerhebliche Dicke. Eine scharfe Grenze ist also hier von vorn herein nicht zu erwarten. Dort, wo die Wolken für gewöhnlich die Berge berühren, findet man auch eine Zwischenzone, den Nebelwald, der hier zur mesothermen Zone gerechnet wird. Nach KÖPPEN (1931) S. 98 fängt der Wolkengürtel an der Windseite tropischer Gebirge für gewöhnlich in 1300 bis 1600 m Höhe an. Er sagte ferner: „In vielen Gebirgen der heißen Zone geht der Regenwald nach oben, auf der mittleren Höhe der Wolken, in den fast ständig von Nässe triefenden, an Epiphyten, Moosen, Flechten und Unterholz reichen Nebelwald über, der die Abhänge in etwa 1600—3000 m Seehöhe einnimmt. In der mittleren Hälfte dieser Region, bei Mitteltemperaturen von 14—18° C wachsen die Chinarindenbäume am Osthang der Anden“. KÖPPEN rechnet also den gesamten Wald von der Wolkenuntergrenze an zum Nebelwald. Für das Untersuchungsgebiet gilt allerdings diese Gleichsetzung von mesothermer und oligothermer Waldzone nicht.

Die dritte Grenze schließlich ist die obere Waldgrenze, die durch die Linie, bis zu der herab den Pflanzenbewuchs beeinflussende Nachtfröste regelmäßig auftreten, bestimmt zu werden scheint.

Die drei Grenzen und damit das Vorhandensein der von ihnen eingeschlossenen Zonen sind also ohne weiteres zu verstehen. Gleichzeitig wird aber auch klar, daß diese Art der Zonierung nur dort ausgebildet sein kann, wo bis zur Waldgrenze Wald vorhanden ist. Fehlt der Wald, so sind ganz andere Verhältnisse gegeben und eine andersartige Zonierung tritt an die Stelle der CHAPMANSCHEN. CHAPMAN selbst sagt bereits, daß dort wo kein Wald ist, auch keine „subtropische“ Zone vorhanden sei, und daß sich dort die Vögel der „tropischen“ Trockengebiete mit den Arten der Gebirgssteppen mischen. Eine weitere sehr erhebliche Schwierigkeit der CHAPMANSCHEN Einteilung liegt auch in der Uneinheitlichkeit der makrothermen („tropischen“) Zone. Diese teilt CHAPMAN, wie schon oben gesagt, in eine feuchte und eine trockene Sektion ein. Es zeigt sich aber bei näherer Untersuchung, daß CHAPMAN zwei sehr verschiedene Faunen unter demselben Oberbegriff zusammenfaßt. TACZANOWSKI (1877) betont bereits, daß im flachen makrothermen Teil Nordwestperus selbst im ganz flachen Lande eine Gliederung besteht, denn wie aus einem Brief STOLZMANNNS hervorgeht, sei die Avifauna zweier so nahe benachbarter Orte des Flachlandes wie Tumbes und Palmal (letzterer auf ekuadorianischem Gebiet gelegen) so verschieden, daß es schwer falle, überhaupt einige Arten zu finden, die beiden gemeinsam sind. Bei näherer Untersuchung erweist sich aber nur die Fauna der feucht makrothermen Zone als einheitlich, während die der trocken makrothermen Zone noch in drei Gruppen aufgespalten werden muß. Geht man im flachen Andenvorlande des Untersuchungsgebietes weiter nach Süden, so hört im Bereich des Humboldtstromes die makrotherme Zone überhaupt auf und mesotherme bis oligotherme Verhältnisse treten an ihre Stelle. Die feuchte oligotherme Zone kann in mittlere Hochwaldzone und obere lichte Bergwaldzone unterteilt werden, alles Kleinzonen, die den Teilen der makrothermen Zone keinesfalls als gleichwertig gegenübergestellt werden können. Muß man die feucht mesotherme und die feucht oligotherme Zone als recht einheitliche Gebiete auffassen, so gilt das wieder

nicht für ihre trockenen Äquivalente. Es zeigt sich ferner, daß die Zonen in den verschiedenen Teilen des Untersuchungsgebietes in recht verschiedenen Höhen anzutreffen sind, und zwar fallen sie nach Süden zu, was man leicht vermuten könnte, nicht etwa mit steigender geographischer Breite mehr und mehr zum Meere ab, sondern sie steigen im Gegenteil nach Süden zu immer höher im Gebirge hinauf. Dieses Ansteigen der Zonen bewirkt, daß die Zonen bei gleichbleibenden Niederschlägen, je weiter man nach Süden geht, unter andere Temperaturverhältnisse kommen. Die Zonen werden demgemäß immer schmäler und sind, bevor sie schließlich ganz aufhören oder sich in etwas anderes umwandeln bzw. durch andere ersetzt werden, oft noch in eine Reihe von Inseln (Fragment- und Reliktvarianten) aufgespalten. Unter den durch die Niederschläge bedingten Zonengrenzen ist im Untersuchungsgebiet diejenige zwischen Wüste und Halbwüste, d. h. die Grenze der biologisch wirksamen Regen die wichtigste. Sie kann gleichzeitig als die untere Grenze des westlichen Andenabhanges Mittelperus angesehen werden, denn nur im äußersten Süden (und mehr noch in Nordchile) steigt sie zu so großer Höhe an, daß man dort zum Andenabhang auch große Wüstengebiete rechnen muß, während in Nordperu diese Grenze durch das Küstengebiet geht und schließlich sogar das Meeresufer erreicht. Wie bei M. КОЕРСКЕ (1954a) ausgeführt wird, ist die betreffende Grenzlinie meist keine auch nur annähernd gerade Linie; es reichen vielmehr wüstenhafte Gebiete stellenweise weit über die für eine bestimmte geographische Breite anzusetzende Grenze nach Osten in das Gebirge hinein, während andererseits die Halbwüste zungen- bzw. inselartig bis in das Küstengebiet hinunter vorstoßen kann. Diese Grenze zwischen Wüste und Regenvegetation steigt, bei Talara am Meeresspiegel beginnend, nach Süden zu im Gebirge immer mehr aufwärts und erreicht bei Saña etwa 100—150 m, bei Casma ca. 600 m, bei Lima etwa 1000 m Höhe; bei Arequipa überschreitet sie bereits die 2000 m-Linie und geht schließlich bei Chuquicamata in Nordchile nach SCHMITHÜSEN (1956) bis 3200 m hinauf und erreicht damit die in Peru bei 3000 bis 3300 m Höhe liegende Waldgrenze. Damit entfällt für die Zonen des Untersuchungsgebietes teilweise das für eine Landschaft wesentliche Merkmal der einheitlichen und immer wiederkehrenden Kombination derselben Lebensstätten und Lebensgemeinschaften. Die CHAPMANSchen Zonen sind also am westlichen Andenabhang Perus nur ganz im Norden einheitliche Landschaften. Will man zu einer zwanglosen Einteilung des Untersuchungsgebietes kommen, so ist also die Zonierung nur eins der zu beachtenden Einteilungsprinzipien.

CHAPMAN entwickelte seine Zoneneinteilung in bewaldeten Gebieten; er fand sie überall bestätigt wo sich Wald befindet, auch am ostwärtigen Andenabhang Perus; z. B. im Urubambatal. Wo Wald ist, fällt viel Regen; CHAPMAN konnte deshalb bei seiner Einteilung der Waldgebiete die Niederschläge überhaupt als „unwesentlich“ vernachlässigen und fast nur auf der durch die Temperatur gegebenen Zonierung aufbauen, weil die Niederschläge in den Waldgebieten nur selten als entscheidender ökologischer Minimumfaktor in Erscheinung treten. Sobald man aber auch die an Niederschlägen ärmeren Lebensstätten mitberücksichtigt, rücken die Wasserverhältnisse in vielen Gebieten an die erste Stelle und erfordern dann eine ganz andere Einteilung, die in Kapitel IX behandelt wird. Im Gebirge kön-

nen durch die örtlichen Reliefverhältnisse gerade die Niederschläge sehr bedeutend beeinflußt werden, so daß überall dort, wo der Regen nicht zur Bewaldung ausreicht, ein fortgesetzter Wechsel der Zonen in horizontaler Richtung die Regel sein muß.

VIII. ÜBER DIE VERBREITUNG DER WÄLDER AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN

1. Die Bedeutung des Waldes für die ökologische Landschaftskunde

In Kap. V wird eine so große Anzahl natürlicher Lebensstätten zur Kenntnis gebracht, daß es wohl nur demjenigen möglich ist, sich nach diesem „Rohmaterial“ klare Vorstellungen über die in dem behandelten Gebiet vorkommenden Landschaftsformen zu bilden, der das Untersuchungsgebiet bereits durch eigene Anschauung kennt. Zu einer übersichtlichen und Grundsätzliches aussagenden Zusammenstellung kann man durch Simplifikation kommen, d. h. durch Fortlassen dessen, das nach Anlegen eines Wertmaßstabes als unwesentlich erscheint. Je nachdem, was als unwesentlich erachtet wird, können Simplifikationen in sehr unterschiedlicher Weise vorgenommen werden. Eine dieser Möglichkeiten ist, nur die Wirkung eines einzigen Faktors zu beachten, wie es CHAPMAN durch Bevorzugung des mit der Höhenänderung gekoppelten Temperaturfaktors bei seiner Gliederung in Höhenzonen getan hat. Eine auf derselben Ebene liegende weitere Möglichkeit, zu einer Übersicht zu kommen, ist, die Lebensgemeinschaften maximaler Vegetationsentfaltung, im folgenden kurz als Vegetationsmaxima bezeichnet, in den Vordergrund zu stellen, wie es in diesem Kapitel durchgeführt wird.

Das Wort Vegetationsmaximum enthält eine relative Aussage, indem es die Stelle bezeichnet, die in einem Gebiet am dichtesten (d. h. jedenfalls dichter als ihre Umgebung) bewachsen ist. Zum Maß für die Vegetationsdichte bzw. Vegetationsentwicklung kann dabei das Gewicht der lebenden Substanz pro Flächeneinheit genommen werden. Die Tiere können dabei in den terrestrischen Lebensgemeinschaften im allgemeinen vernachlässigt werden, weil sie nur einen sehr kleinen Gewichtsanteil ausmachen. Wird nur Besiedlungsdichte und Totalgewicht der lebenden Substanz betrachtet, so ist aber erst recht wenig gewonnen, denn es kann fast jede Lebensgemeinschaft, selbst eine fast unbelebte Halbwüste in bezug auf ihre Umgebung ein solches Besiedlungszentrum sein. Zu einer brauchbaren Simplifikation kommt man in diesem Falle erst dann, wenn man von einem Vegetationsmaximum verlangt, daß es ein gewisses Mindestmaß der Vegetationsentfaltung nicht unterschreitet. Wo diese Grenze zu ziehen ist, ist von dem jeweils zu erreichenden Zweck (Simplifikationsgrund) abhängig. Für die vorliegende Arbeit erscheint es angängig, sie möglichst hoch zu legen, also z. B. nur Wälder zu betrachten.

Wald ist jede geschlossene Vegetationsform, in der hohe Holzgewächse (Bäume) die führende Gruppe von Lebensformen sind, wenn ihre Kronen ein mehr oder weniger geschlossenes Dach bilden. Zu einem normalen Wald gehören dabei vier Schichten: Wurzel- (bzw. Erd-), Kraut-, Strauch- und Baumkronen-Schicht, die etagenartig übereinander angeordnet sind. Unter extremen Bedingungen können aber auch einige von diesen Schichten (jedoch nicht die Baumkronenschicht) ausfallen.

Das absolute Vegetationsmaximum der terrestrischen Lebensgemeinschaften der Erde stellen unzweifelhaft die makrothermen („tropischen“) Regenwälder dar. In ihnen dürfte die Menge der lebenden Substanz, aber auch die Anzahl der Arten pro Flächeneinheit Höchstwerte erreichen, und zwar gilt das für alle makrothermen Regenwälder, gleichgültig in welchem Kontinent sie sich befinden. Die abiotischen Voraussetzungen für die Existenz von makrothermem Regenwald sind: 1. hohe Niederschläge, die in allen Jahreszeiten fallen können und 2. das ganze Jahr über gleichmäßig hohe Temperaturen. Wo diese beiden Voraussetzungen auf dem Lande gegeben sind, befindet sich normalerweise makrothermer Regenwald. Die üppige quantitative wie qualitative Entwicklung der Organismen in dieser Lebensgemeinschaft berechtigt uns zu der Annahme, daß bei makrothermem Regenwaldklima (Af-Klima) optimale Existenzbedingungen für das organische Leben bestehen. Das bedeutet, daß überall dort, wo andere Bedingungen herrschen, jede einzelne Abweichung vom makrothermen Regenwaldklima für das Leben ganz allgemein ein Existenzerschwerendes, d. h. ein Extremfaktor ist, dessen Überwindung spezielle Anpassungen erfordert. Die wichtigsten Abweichungen vom makrothermen Regenwaldklima sind: 1. die Temperaturen liegen tiefer (mesotherme Wälder bis Hochgebirgsformationen der tropischen Gebirge); 2. die Temperatur liegt zeitweilig unter dem Aktivitätsminimum der meisten Organismen (boreale Wälder bis arktische und antarktische Tundren); 3. die Regenmenge ist ständig gering (Hartlaubgehölze bis Wüsten in den Tropen); 4. die Regenmenge liegt zeitweilig unter dem Aktivitätsminimum der meisten Organismen (regenzeitgrüne Wälder bis Gras-Halbwüsten und Algenloma); 5. Wasser ist nur als Grundwasser oder Bodenfeuchte vorhanden (Galeriewälder bis Salzwüsten). Aus diesem Schema können durch Kombinieren der verschiedenen Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse und durch Berücksichtigung von Wind, Nebel, Bewölkung, Luftfeuchtigkeit, edaphischen Faktoren und nicht zuletzt auch der für die Organismen bestehenden Ausbreitungsschranken und der erdgeschichtlichen Vergangenheit der einzelnen Gebiete alle auf der Erde vorhandenen terrestrischen natürlichen Lebensgemeinschaften abgeleitet werden.

Wendet man diese allgemeinen Betrachtungen auf die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Waldformen an, so erhält man die folgende Übersicht:

Tabelle 5
Klimatische Grundbedingungen der Wälder des Untersuchungsgebietes

Temperaturen Niederschläge	makrothermes (heißes) Klima	mesothermes (warmes) Klima	oligothermes (kühles) Klima	mikrothermes (kaltes) Klima
Regen in allen Jahreszeiten möglich	immergrüner (makrothermer) Niederungs-Regenwald	immergrüner mesothermer Regenwald	immergrüner oligothermer Regenwald	Polylepiswald (oder mikrothermer Wald)
mit ausgeprägter Trocken- und Regenzeit	regenzeitgrüne Trockenwälder	immergrüne Waldloma	immergrüner oligothermer lichter Bergwald	
Wasser nur als Grundwasser vorhanden	Mangroven-, Prosopis- und Flußuferwald	Flußuferwälder	Bachschluchtengebüsch	

Für alle Wälder gilt, daß in ihnen weniger extreme Verhältnisse herrschen als in den sie umgebenden nicht zum Walde oder Waldrand gehörenden Lebensstätten bzw. Lebensgemeinschaften. Dadurch wird es verständlich, daß in den Artenlisten für die terrestrische Flora und Fauna eines größeren Gebietes, falls in diesem Wälder vorkommen, fast immer die im Walde lebenden Arten einen sehr großen, wenn nicht den bei weitem überwiegenden Anteil der Gesamtzahl der Arten ausmachen. Das gilt natürlich nicht etwa für jede systematische Gruppe, z. B. nicht für solche Gruppen, zu deren taxionomischen Charakteren gewisse Anpassungen an das Leben im offenen Gelände gehören, wie sie u. a. die ganz allgemein Trockenheit liebenden Skorpione besitzen. Die Erscheinung, daß in den geographisch orientierten Faunenlisten die im Walde lebenden Arten meistens zahlenmäßig überwiegen, ist eine logische Folge der Tatsache, daß in den extremen Biozönosen die wenigen dort vorkommenden, aber speziell angepaßten Arten meist in hoher Individuendichte auftreten, während an weniger extremen Lebensstätten die dort in geringerer Populationsdichte lebenden weniger spezialisierten, wenn auch nicht deshalb immer gleich vielseitig angepaßten Arten vorherrschen. Es würde also bei einer Simplifikation, die von einer Überbewertung der Vegetationsmaxima ausgeht, indem von den zahlreichen Lebensstätten einer Landschaft nur die Wälder berücksichtigt werden, trotzdem ein unverhältnismäßig hoher Anteil der Gesamtzahl der in dieser Landschaft lebenden Arten quantitativ erfaßt werden können.

2. Allgemeine Gesichtspunkte über die Lage der Vegetationsmaxima im Untersuchungsgebiet

Nach den in Kap. III 8 über das Klima des Untersuchungsgebietes gemachten Ausführungen ist es für die Organismen entscheidend, daß in Richtung auf die Küste der Faktor Trockenheit und umgekehrt in Richtung auf die kontinentale Wasserscheide der Höhen- und damit der Kältefaktor immer lebensfeindlicher werden, d. h. daß diese Faktoren in wachsendem Maße als lebenbegrenzende Extremfaktoren wirken. Die extremsten Werte werden in den äußerst pflanzen- und tierarmen Küstenwüsten und im vergletscherten Hochgebirge erreicht. Dazwischen, am westlichen Andenabhang, liegt eine Zone, in der keiner der beiden Faktoren allzu extreme Werte annimmt, wo es also mäßig trocken und gleichzeitig nur mäßig kühl ist. In dieser Zone der minimalen Wirksamkeit der entscheidenden Extremfaktoren liegt, wie die Höhe und Dichte sowie der große Reichtum an Arten zeigen, das Optimum der Entfaltung des Lebens an der Westseite der peruanischen Anden. Diese Zone maximaler Vegetationsentfaltung befindet sich im mittleren Teil des Untersuchungsgebietes (im Sektor von Lima) in einer Höhe von 2000 bis 3000 m. Ihre genaue Höhenlage wird jeweils noch durch das örtliche Klima und durch orographische und edaphische Faktoren bedeutend modifiziert.

Unter diesen Faktoren sind noch die von TROLL (1952) behandelten Lokalwinde der Tropengebirge von Wichtigkeit. Nach TROLL bedingen es nämlich die Windverhältnisse über den tief eingeschnittenen Flußtälern, daß es im Bereich der Täler der Küstenflüsse nicht so oft zu Regenfällen

kommt, als weiter von den Tälern entfernt, wo solche Winde nicht herrschen. Dadurch werden in den Kettengebirgen senkrecht zu den Zonen gleicher Höhe verlaufende „Vertikalzonen“ maximaler und minimaler Regengängen bedingt. Es überschneiden sich also am westlichen Andenabhang die der Entfaltung des Lebens besonders günstige horizontale „Optimalzone“ mit den vertikal gerichteten örtlichen „Optimalbereichen“. An den Schnittstellen beider Zonen liegen besonders interessante Vegetationsmaxima. Diese Gebiete wurden bisher von den Geographen und Biologen, die das Untersuchungsgebiet studiert haben, fast garnicht beachtet, weil diese Reisenden meistens den großen Straßen folgend die Anden in den trockenen Flußtälern überquerten. Für die richtige ökogeographische Beurteilung der westlichen Andenseite Perus ist aber das Studium gerade dieser Gebiete besonders aufschlußreich. Während die von den Gewässern unbeeinflussten Lebensstätten in Mittel- und Südperu sonst höchstens den Charakter einer Buschsteppe annehmen, findet man hier sogar immergrüne lichte Wälder. Diese Bergwälder können zwar durch den Menschen ganz oder fast ganz abgebrannt, abgeholzt oder in Kulturland umgewandelt sein; man findet aber dennoch, besonders wenn nur Raubbau vorliegt, meistens noch Stellen, an denen ein Teil der alten Waldbodenfauna überlebt hat. Sehr ähnliche Feststellungen werden auch von KÜHNELT (1943) gemacht, der auf S. 113 ausführt, daß die seßhaften Formen, wie z. B. die Fauna unter Steinen, soweit ihre ökologischen Ansprüche nicht allzu speziell sind, sich oft an einer Stelle über längere Zeit halten können, deren augenblickliche Bedingungen nicht ganz dem Optimum entsprechen, infolge der Unempfindlichkeit der betreffenden Arten aber ertragen werden. Solche Formen sind häufig Anzeiger ehemaliger Verhältnisse, also Relikte. KÜHNELT führt Beispiele für das künstlich entwaldete Mittelmeergebiet an, wo an den jetzt waldlosen Stellen noch eine recht reichhaltige Waldfauna unter Steinen gefunden wird. Entsprechende Beispiele aus dem Untersuchungsgebiet sind die Restbestände des immergrünen oligothermen lichten Bergwaldes bei Yánac und Cachui.

3. Die Wälder des Untersuchungsgebietes, ihre Verbreitung und ökogeographische Lage

Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Wälder können in der folgenden Weise zusammengefaßt und in Bezug auf ihre Verbreitung eingeteilt werden:

I. Nordperuanisches Küstengebiet

1. Mangrovenwald
2. Grundwasserwälder
 - a) Flußufer- und Galeriewälder
 - b) *Prosopis*wald
3. Regenzeitgrüne makrotherme Trockenwälder
 - a) Flaschenbaumwald
 - b) Regenzeitgrüner lichter Bergwald
 - c) Regenzeitgrüner Buschwald

4. Immergrüner Niederungsregenwald
- II. Küste im Bereich des Humboldt-Stromes
 1. Grundwasserwälder
 - a) Flußufer- und Galeriewälder
 - b) *Prosopis*wald
 2. Baumloma
 - a) Immergrüne Waldloma
- III. Westlicher Andenabhang
 1. Grundwasserwälder
 - a) Flußufer- und Galeriewälder
 - b) Acacienwald
 - c) Bachschluchtengebüsch
 2. Montane Regenwälder
 - a) Immergrüner mesothermer Regenwald
 - b) Nebelwald
 3. Hartlaubwälder
 - a) Immergrüner oligothermer Regenwald
 - b) Immergrüner oligothermer lichter Bergwald
- IV. Hochandengebiet
 1. *Polylepis*wald

Im folgenden werden die wichtigsten Daten über diese acht grundsätzlichen Waldtypen des Untersuchungsgebietes nochmals in Kurzform zusammengefaßt und einander gegenübergestellt.

a) Mangrovenwald (vergl. Kap. V 4 k).

Vorherrschende Baumart: *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae); stellenweise auch *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) und *Avicennia tomentosa* (Verbenaceae).

Höhe über dem Meer: Meeresniveau (Meeresufervegetation).

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Nur an der makrothermen Küste Nordwestperus, nach Süden bis Punta Malpelo (3° 30' S.). Nach BARREDA (1945) gibt es in Peru etwa 2500 ha Mangrovenwald.

Geographische Verbreitung: An den meisten tropischen Küsten soweit gleichmäßig hohe Temperaturen, wenigstens gelegentliche Regenfälle und schlammreiche Mündungen wasserreicher Flüsse vorhanden sind. Die an der Ostseite Amerikas ungefähr zwischen den Wendekreisen vorkommenden Mangrovenwälder sind von den westamerikanischen tiergeographisch verschieden. An der amerikanischen Westküste nach Norden bis Niederkalifornien reichend; auch auf den Galapagos-Inseln, wo endemische Formen vorkommen.

Benachbarte Lebensstätten im Untersuchungsgebiet: 1. meerwärts: Innenstrände der Mangrove-Lagunen, Flußmündung, Sandstrand des Meeres; 2. landwärts: Flußuferwald (Galeriewald), Übergangszönsen von regenzeitgrünem Buschwald in Flaschenbaumwald, Xerophyten- und Sukkulentenpark; 3. seitlich und eingeschoben: Meeresdünen, Grundwassersteppen, Flußbett.

In Nordekuador und besonders in Kolumbien tritt der immergrüne makrotherme Regenwald als wichtigster Nachbarbiotop der Mangrovenwälder auf. An der panamaischen Westküste findet man Übergangsformen von Re-

genwald in den regenzeitgrünen Wald, in dem auch *Bombax*bäume vorkommen. Daran zeigt sich, daß die Mangrovenvegetation eine Meeresuferform der Waldgebiete ist, die den typischen Steppen- und Wüstengebieten fehlt.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Ausgesprochene Trockenzeit, regelmäßige Überschwemmung und Umlagerung des „Waldbodens“ durch Brack- und Süßwasser.

Besonderheiten: „Waldboden“ aus Schlick bestehend; mit mariner Fauna; Kraut- und Strauchschicht durch Stelzwurzelzone ersetzt. Die südliche Verbreitungsgrenze an der Westküste Amerikas wird durch den Humboldtstrom bestimmt.

b) Regenzeitgrüne makrotherme Trockenwälder (Unter diesem Namen sollen die ökologisch miteinander verwandten Flaschenbaumwälder, Kap. V 10 a, lichten regenzeitgrünen Bergwälder, Kap. V 10 b, und regenzeitgrünen Buschwälder, Kap. V 10 c, zusammengefaßt werden).

Vorherrschende Baumarten: Im Flaschenbaumwald *Bombax (Eubombax) spec.* (Bombacaceae) und *Loxopterygium huasango* (Anacardiaceae); im lichten regenzeitgrünen Bergwald nur *Loxopterygium huasango*.

Höhe über dem Meer: In Nordperu von Meeresniveau bis 800 bis 900 m Höhe, im nördlichen Mittelperu bis 1600 m.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: In Nordwestperu im Flachland und auf den niedrigen Andenvorbergen. Der Flaschenbaumwald erreicht in der typischen Form bei etwa $5\frac{1}{2}^{\circ}$ S. seine Südgrenze. Kleinere Bestände einer anderen Bombacacee reichen in einer schmalen Zone am westlichen Andenabhang aber noch bis zum Río Huarmey.

Geographische Verbreitung: An der Westseite der Anden von Nordwestperu bis weit nach Ekuador hinein verbreitet; isolierte Bestände ferner im Marañóngebiet an der ostwärtigen Andenseite.

Benachbarte Lebensstätten im Untersuchungsgebiet: 1. unterhalb: Mangrovenwald, Xerophyten- und Sukkulentenpark, Savannen, Regenkrautsteppe; 2. oberhalb: immergrüner makrothermer Regenwald, immergrüner mesothermer Regenwald, sommergrüne Bergsteppen, immergrüne Buschwälder; 3. seitlich und eingeschoben: *Prosopis*wald, Flußuferwald, regenzeitgrüne Buschwälder, immergrüner Niederungsregenwald.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Mehrere Monate dauernde Trockenzeit.

Besonderheiten: Der Wald ist einen großen Teil des Jahres unbelaubt; an vielen Stellen entwickelt sich kein Waldboden, indem die Humusschicht nur sehr dünn ist oder ganz fehlt. Der lichte regenzeitgrüne Bergwald kann als eine verarmte Form des *Bombax*waldes aufgefaßt werden. Er ist eine sehr charakteristische Übergangsform des *Bombax*waldes in regenzeitgrünen Buschwald und in die Savanne.

c) Immergrüner Niederungsregenwald (oder immergrüner makrothermer Regenwald, vergl. Kap. V 8 a und IX 3).

Vorherrschende Baumarten: Eine Bestimmung der in Peru vorkommenden Arten scheint bisher noch nicht durchgeführt worden zu sein. WEBERBAUER (1945) erwähnt das Gebiet überhaupt nicht. BARREDA

(1945) führt die Populärnamen von 11 wirtschaftlich verwertbaren Baumarten auf, die 50—64 m³ Nutzholz pro ha liefern können.

Höhe über dem Meer: 100 bis 1000 m; nach BARREDA (1945) liegen bei El Caucho die dichtesten Stellen höher als 250 m. Das Gebiet wird auf nur 400 ha geschätzt.

Geographische Verbreitung: Entlang der Pazifikküste von Nordkolumbien durch Westekador bis zum äußersten Nordwestperu. Dieses Waldgebiet ist vom Amazonaswald vollständig getrennt und in biogeographischer Hinsicht sehr von diesem verschieden.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Nur im äußersten Nordwesten Perus am Fuße der Anden; Fragmentvarianten und Übergangsbiozönosen noch bis fast 7° S.; Zentrum bei El Caucho.

Benachbarte Lebensstätten im Untersuchungsgebiet: 1. unterhalb: Flaschenbaumwald, teilweise immergrüne Buschsteppe; bei Kleinstbeständen meist an lichten regenzeitgrünen Bergwald; in Kolumbien an Mangrovenwald grenzend; 2. oberhalb: immergrüner mesothermer Regenwald; 3. seitlich und eingeschoben: teilweise immergrüne Buschsteppe, Flaschenbaumwald.

Extremfaktoren, die vom Wald getragen werden: Einfluß einer beschränkten Trockenzeit.

Besonderheiten: Alle auf der Westseite der peruanischen Anden vorkommenden Bestände immergrünen makrothermen Regenwaldes sind Fragment- bzw. Reliktvarianten, die durch geringere Artenzahl, Endemismen und von den Nachbargebieten her eingewanderte Arten von den kolumbianischen Küstenurwäldern in mancher Hinsicht abweichen.

d) Immergrüne Waldloma (vergl. Kap. V 11 a).

Vorherrschende Baumarten: *Caesalpinia tinctoria* (Leguminosae) und in den Lomas von Cháparra und Atiquipa *Eugenia ferreyrai* McVAUGH (Myrtaceae).

Höhe über dem Meer: 400 bis 800 m.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Nur kleine Bestände in den Lomas von Atiquipa und in den Lomas von Chala und Cháparra, die vom Menschen stark gelichtet wurden.

Geographische Verbreitung: Vor allem an den drei oben genannten Orten. Außerhalb von Peru wahrscheinlich auch noch in Chile (Fray Jorge) vorhanden.

Benachbarte Lebensstätten im Untersuchungsgebiet: Parkloma, Weideloma, nebelzeitgrüne Strauchloma, Felsloma, Felswände mit Bromeliaceenbewuchs, Lomasbach.

Extremfaktoren, die vom Wald getragen werden: Mehrere Monate dauernde Trockenzeit, relativ geringe Niederschläge, häufiger Nebel, niedrige Temperaturen.

Besonderheiten: Die Waldloma ist als eine besonders stark entwickelte Parkloma aufzufassen. Sie hat in gewisser Hinsicht Ähnlichkeit mit den immergrünen oligothermen lichten Bergwäldern am westlichen Andenabhang in Mittel- und Südperu. Wie VELARDE (1945 und 1949) vermutet, spielt in den dichter bewachsenen und gleichzeitig ungewöhnlich weit landeinwärts gelegenen Lomasgebieten vielleicht stellenweise neben der Garua

auch vom Gebirge her kommender Sommerregen eine Rolle. Nach VELARDE (1949) scheint nämlich in den Lomas von Pongo bei Acari ein derartiger Einfluß von Sommerregen zu bestehen. Diese Lomas liegen bis 1000 m hoch und etwa 20 und mehr Kilometer von der Küste entfernt. Es sind dieselben Lomas, von denen MONHEIM (1955) berichtet, daß er dort in 300 bis 700 m Höhe am 16. März, d. h. mitten in der sommerlichen Trockenzeit der Lomas, eine reiche blühende und grüne Vegetation fand, die er nur durch Sommerregen erklären zu können glaubt. Auch für die weit im Hinterland von Atiquipa liegenden Park- und Waldlomas spielt möglicherweise Sommerregen eine gewisse Rolle.

e) Immergrüner mesothermer Regenwald (vergl. Kap. V 8c und IX 9).

Vorherrschende Baumarten: Zahlreiche bisher noch nicht bestimmte Bäume, unter denen eine riesige *Ficus*art besonders auffällt.

Höhe über dem Meer: Von 1200 bis 2400, stellenweise bis 2600 m heraufreichend; das Zentrum des Waldes liegt bei 1700 m Höhe.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Größere Bestände nur in Nordwestperu, besonders bei Taulis, Chugur und Chanchaque. Große Teile sind heute abgeholzt, darunter auch das ganze Waldgebiet um Palambla. Weitere in der Literatur genannte Orte sind Nanchó und Seques, beide nicht sehr weit von Taulis entfernt. Zum Teil sehr kleine Fragmentvarianten wurden gefunden am Porculla-Paß, bei Llaguén, und in erheblich abgeänderter Form noch bei San Damián.

Geographische Verbreitung: Der mesotherme Wald zieht sich an der Westseite der Anden als ziemlich geschlossene Zone von der ekuadorianischen Grenze bis Nordkolumbien hin; in Peru gibt es nur inselartige Bestände, die bis ca. 7° S. nach Süden reichen. Außerdem charakterisiert er die gesamte Ostseite der Anden von Kolumbien bis Bolivien. Ost- und Westseite haben trotz des niedrigen Porculla-Passes anscheinend keine direkte Zonenverbindung, wenn auch ZIMMER (1932) XII, S. 14, eine solche vermutet, die aber eher für den oligothermen Wald möglich erscheint.

Benachbarte Lebensstätten im Untersuchungsgebiet: 1. unterhalb: immergrüner makrothermer Regenwald, Flaschenbaumwald, lichter regenzeitgrüner Bergwald; 2. oberhalb: immergrüner oligothermer Regenwald; 3. seitlich und eingeschoben: Flußbett, unbewachsene Felswände, immergrüner Buschwald und Bergsteppen.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Kurze Trockenzeit und zeitweilig tiefere Temperaturen als im makrothermen Gebiet (tiefste bisher in Taulis in 1700 m Höhe gemessene Temp.: 8° C).

Besonderheiten: Die mesothermen Wälder im Untersuchungsgebiet sind durch dazwischenliegende Trockengebiete von einander isoliert. Sie breiten sich in relativ flachen Tälern aus. Über ihnen pflegen zwei Wolkendecken vorhanden zu sein, eine untere in 2200 bis 2500 m und eine obere um 3500 bis 5000 m Höhe. Der zwischen den mesothermen und oligothermen Wäldern liegende Nebelwaldstreifen wird zweckmäßigerweise zum mesothermen Gebiet gerechnet.

f) Oligotherme Hartlaubwälder (Unter diesem Namen sollen der immergrüne oligotherme Regenwald und die immergrünen oligo-

thermen lichten Bergwälder zusammengefaßt werden, vergl. Kap. V 8 f, g und h).

Vorherrschende Baumarten: In Nordperu, besonders in Taulis *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), das einzige Koniferengenus in Peru, Arten des Myrtaceengenus *Eugenia*; bei El Tambo ist eine *Polylepis*-Art (Rosaceae) bestandbildend und in den weiter im Süden des Untersuchungsgebietes liegenden Bergwäldern sind je nach der Örtlichkeit *Escalonia*, *Eugenia* oder *Oreopanax* (Araliaceae) die vorherrschenden Bäume.

Höhe über dem Meer: 2400 bis 3300 m; in Mittel- und Südperu erst bei 2500 bis 3000 m Höhe beginnend.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Oligotherme Hartlaubwälder, zum Teil in lichten Beständen, kommen am ganzen Westhang der peruanischen Anden vor. Sie bilden eine lange Kette inselartiger Gebiete, die von einander durch Steppen und Flußtäler isoliert sind. Untersuchte Orte sind: El Tambo, Llama, Chugur, Taulis (Palmito), Huacarucu, Sunchubamba, Llaguén, Yánac, Colcabamba, San Damián, Zárate, Cachui, Manzanallo und Chuquibamba. Damit ist aber die Zahl der Orte, bei denen oligotherme Hartlaubwälder vorkommen, bei weitem noch nicht erschöpft, denn südlich von Llaguén, wo früher die Südgrenze dieser Wälder angenommen wurde, scheinen auch noch bei Otuzco, am Río de la Fortaleza, am Río Chancay (I), bei Coracora und bei Pauza ähnliche Waldstücke vorhanden zu sein.

Geographische Verbreitung: An der westlichen Andenseite von Kolumbien bis Südperu (aber nur bis Nordperu eine fast kontinuierliche Waldzone bildend); auf der ostwärtigen Andenseite von Kolumbien und Venezuela bis Argentinien verbreitet. West- und ostandine Zonen sollen nach den Ausführungen ZIMMERS (1937, XXVI, S. 15) in Nordwestperu zwischen Chugur und Cutervo eine direkte, die kontinentale Wasserscheide überschreitende Verbindung haben, die allerdings vom Verfasser dieser Zeilen nicht aufgefunden werden konnte. Bei Huacarucu und Sunchubamba gibt es außerdem Stellen, an denen die oberen Spitzen der westlichen und östlichen oligothermen Wälder nicht weit voneinander entfernt liegen. SCHMITHÜSEN (1956), der, wie es scheint, die oligotherme Vegetation in Nordchile nicht klar von den *Polylepis*wäldern abtrennt, sagt, daß in Nordchile ein Gürtel von *Polylepis*bäumen bei rund 4000 m Höhe am 19. Grad südl. Br. oder noch etwas weiter südlich beginnt und nach Norden zu dann einen mehr oder weniger zusammenhängenden Gürtel von Krüppelhölzern bildet. Dieser liegt am oberen Rande eines relativ feuchten Höhen-gürtels (nach TROLL in 3500—3800 m) und besitzt Formationen immergrüner Sträucher mesophytischen Charakters über einem Vegetationsgürtel mit hohen Stammsukkulenten. Die Sommerregen sind dort durch Nebel verstärkt.

Benachbarte Lebensgemeinschaften im Untersuchungsgebiet: 1. unterhalb: mesothermer Regenwald, im Norden Perus besonders die Nebelwaldzone. Weiter im Süden und an relativ trockenen Stellen in Nordperu geht der Wald in immergrüne und regenzeitgrüne Buschsteppen über, die ihrerseits an eine Halbsukkulentensteppe (z. B. *Carica*- und *Jatropha*-Steppe) angrenzen kann. 2. oberhalb: immergrüne Buschsteppe, die in das Punagrasland übergeht. Im Norden pflegen

ferner Sumpfwiesen und Jalcamoore im Gebiet der oberen Grenze zu liegen. 3. seitlich und eingeschoben: immergrüne Bergsteppen, Bachschluchtengebüsche, Bergbäche und ihre Litoräabiotope.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Wechsel von Regenzeit und ausgeprägter Trockenzeit; zeitweilig niedrige Temperaturen, in den oberen Lagen gelegentlich Nachtfroste.

Besonderheiten: Die oligothermen Hartlaubwälder pflegen nur in größerer Entfernung von den großen Flußtäälern aufzutreten. Im Flußtal befinden sich in derselben Höhe *Pitcairnia*-Bestände und Grassteppen mit eingestreuten Sträuchern. In Mittel- und Südperu sind leicht unterscheidbare Waldtypen ausgebildet. Die oligothermen lichten Bergwälder südlich von 8° S. sind nur der obersten Zone der nordperuanischen (bzw. ekuadorianisch-kolumbianischen) oligothermen Hartlaubwälder gleichzusetzen.

g) *Polylepis*wald (vergl. Kap. V 8 i).

Vorherrschende Baumart: Die Rosacee *Polylepis* sp. (wohl mehrere Arten).

Höhe über dem Meer: 3500 bis 4500 m und höher.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: Hauptsächlich in den südperuanischen Anden und in der Cordillera Blanca; aus Nordperu und Ekuador nicht bekannt (vergl. aber Kap. V 8 h 4). Sie kommen auf beiden Seiten der kontinentalen Wasserscheide und (selten) im Titicacabecken vor.

Geographische Verbreitung: Peru, Bolivien und Nordchile. Sie sind eine Waldform der Hochanden des mittleren Südamerika.

Benachbarte Lebensgemeinschaften im Untersuchungsgebiet: Da die *Polylepis*wälder über der normalen Waldgrenze liegen, grenzen sie meist nicht an andere Wälder, auch nicht an die gemäßigten Hartlaubwälder. Meistens werden sie rundherum von Büschelgrasland und Polster- und Rosettenpflanzenmatten eingeschlossen, die Übergangszonen pflegen hochandine Buschsteppen zu sein. Häufig durchqueren kleine Bäche den Wald, so daß auch Bachufermatten zu den seitlichen Grenzbiotopen gehören.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Ständig niedrige Temperaturen, häufige Nachtfroste, am Tage intensive Sonneneinstrahlung, Wechsel von Regenzeit und relativ kurzer Trockenzeit. Die Niederschläge fallen häufig als Hagel oder Schnee.

Besonderheiten: Da sich diese Wälder über zahlreichen Andenpässen befinden und im allgemeinen sowohl westlich als auch östlich der kontinentalen Wasserscheide vorkommen, sind sie für das Problem der Ausbreitung der Fauna der Hochgebirgswälder quer über die Anden hinweg von großer theoretischer Bedeutung.

h) Grundwasserwälder (vergl. Kap. V 7 a bis d).

*Prosopis*wald (I), Acacienwald (II), Flußufer- und Galeriewälder (III) und die Bachschluchtengebüsche (IV) werden hier unter dem Oberbegriff Grundwasserwälder vereinigt.

Vorherrschende Baumarten: Im *Prosopis*wald die Leguminose *Prosopis juliflora*; im Acacienwald die Leguminose *Acacia macracan-*

tha; in den Flußufer- und Galeriewäldern außerdem *Schinus molle* (Anacardiaceae), *Salix humboldtiana* (Salicaceae) u. a.; in den Bachschluchtengebüsch die Betulacee *Alnus jorulensis*.

Höhe über dem Meer: (I) reicht vom Meeresniveau meist bis etwa 300 m, selten bis fast 1000 m Höhe; (II) liegt hauptsächlich zwischen 1500 m und 2300 m Höhe; (III) reicht vom Meeresspiegel bis etwa 2500 m (über 1000 pflegt es nur noch Kümmerformen zu geben) und (IV) von etwa 2700 bis 3400 m Höhe.

Verbreitung im Untersuchungsgebiet: (I) kommt in typischer Form und in großer Ausdehnung nur nördlich von Chiclayo vor, kleinere Bestände auch noch z. B. im Gebiet um Pisco-Ica; (II) tritt nur stellenweise am nordperuanischen Westhang der Anden auf; (III) findet man an allen Flüssen der gesamten peruanischen Küste (mit Ausnahme der Trockenflüsse), je nach dem Großklima müssen geographische Varianten unterschieden werden, die sich auch biogeographisch kennzeichnen lassen; (IV) benötigt wenigstens zeitweilig Regen, kommt hauptsächlich in einiger Entfernung von den Hauptflüssen vor und scheint in Südp Peru zu fehlen.

Geographische Verbreitung: In entsprechenden Formen in allen Trockengebieten Südamerikas vorhanden; an der Westseite der Anden ist (III) am weitesten verbreitet (von Ekuador bis Mittelchile). Sehr ähnliche Bestände kommen auch im Marañóntal vor.

Benachbarte Lebensgemeinschaften im Untersuchungsgebiet: Fast alle in Kap. V genannten Wüsten, Halbwüsten- und Steppenformen, mit Ausnahme der hochandinen.

Extremfaktoren, die vom Wald ertragen werden: Völliges Fehlen von Niederschlägen bei (III), Fehlen von Regen bis auf gelegentliche Schauer bei (I) und (II), tiefe Temperaturen und gelegentliche Nachtfröste bei (IV).

Besonderheiten: Süßes Grundwasser und das Vorhandensein einer ausgeprägten Trockenzeit sind die abiotischen Voraussetzungen der Grundwasserwälder, sie sind ferner durch ihre sehr weite Verbreitung in den südamerikanischen Trockengebieten besonders gekennzeichnet.

Jeder der acht Waldtypen des Untersuchungsgebietes stellt eine ganz besondere Waldform vor; sie stehen unabhängig nebeneinander, ohne viele Gemeinsamkeiten zu haben. Höchstens Waldloma und oligotherme Hartlaubwälder lassen sich in gewisser Hinsicht zu einander in Beziehung bringen. Mit alleiniger Ausnahme der Grundwasserwälder ist außerdem jede dieser Waldformen im Ugb. relativ eng verbreitet und gehört auch einem bestimmten geographischen, leicht beschreibbaren Gebiet an. Die Besonderheiten dieser Wälder werden ohne weiteres verständlich, wenn man sich die klimatischen Voraussetzungen vergegenwärtigt, die für jeden von ihnen andere sind.

Jede Waldform hat nicht nur die für sie typischen Baumarten, sondern auch eine ganz spezielle Flora und Fauna, wenn man von einigen, in allen Wäldern lebenden „allgemeinen“ Waldarten absieht. Die weit verbreiteten, mehr klimaunabhängigen Grundwasserwälder fallen allerdings auch in dieser Hinsicht aus dem Rahmen. KÜHNELT (1943, S. 119) meint, daß „die Unabhängigkeit vom Großklima mit der Feuchtigkeit des Standortes zunimmt,

wie der Vergleich der Uferfauna fließender Gewässer mit der trockener Sandböden in verschiedenen Teilen Europas beweist“. Die Grundwasserwälder des Untersuchungsgebietes bestätigen also diese Vermutung KÜHNELTS. Die Anzahl der Lebensstätten, die an die einzelnen Waldformen angrenzen können, ist außerdem relativ klein, nur die Grundwasserwälder machen wieder eine Ausnahme, indem sie fast allen Lebensstätten der Küste und des Andenabhanges benachbart sein können, allerdings, von (II) abgesehen, wohl nicht den immergrünen Regenwäldern.

Geht man von dem Begriff des Vegetationsmaximums aus, so ergibt sich eine interessante Staffelung von Norden nach Süden, wobei gleichzeitig das Maximum immer höher am Andenabhang hinaufrückt: 1. bis $3\frac{1}{2}^{\circ}$ S. nach Süden bildet der makrotherme Regenwald (von mesothermem Regenwald und regenzeitgrünem Trockenwald eingeschlossen) das Vegetationsmaximum; 2. von dort bis 7° S. ist es der mesotherme Regenwald (von immergrünem Hartlaubwald und regenzeitgrünem Trockenwald umgeben); von dort bis 16° S. ist es schließlich der oligotherme Hartlaubwald (von immergrünen und regenzeitgrünen Bergsteppen umgeben). Eine etwas abseitige Stellung nehmen dabei die hochandinen *Polylepis*wälder ein, die, von Hochgebirgssteppen eingeschlossen, erst von 8° oder 9° S. an nach Süden vorkommen. Es ergibt sich damit, daß die durch die Niederschläge bedingten Wälder des Untersuchungsgebietes sowohl als Ausgangspunkt für eine Einteilung eines Gebirgslandes geeignet erscheinen, daß sie aber auch für eine Einteilung in Großklimabereiche grundlegend sind, wie sie im IX. Kapitel vorgenommen wird. TROLL (1955a) hebt hervor, daß die Waldgebiete der Anden den verschiedenen Wolkengürteln entsprechen (vergl. Kap. III, 8).

Die Waldgebiete des Untersuchungsgebietes wurden von den Wissenschaftlern und Sammlern, die Peru bisher bereisten, nur sehr wenig beachtet, ja manche Autoren scheinen überhaupt die Existenz von Wäldern und waldähnlichen Gebieten an der Westseite der peruanischen Anden leugnen zu wollen. So sagt z. B. HOPP (1951) in seinem für einen größeren Leserkreis bestimmten Buch: „Vom Stillen Ozean aus betrachtet, gleichen die peruanischen Andenketten schneebedeckten Sandhaufen. An der Küste startt sterile ausgesprochene Wüste, die sich bis zu den Hochflächen erstreckt; erst von viertausend Meter Höhenlage aufwärts kümmert ein hartes, starres Gras, *Stipa ichu* genannt, das keinen geschlossenen Rasen bildet...“ Zu solchen Ausführungen, die auch ganz im Sinne vieler weiterer Autoren liegen, wird leicht derjenige verleitet, der auf den großen Straßen, die fast ausnahmslos in den tiefen Flußtälern verlaufen, die Anden überquert. Wer sich dagegen die Mühe macht, auch einmal in das unwegsame Gelände seitlich von den Flußtälern vorzudringen, sich also von den guten Reisewegen zu entfernen, der findet bald auch andere Lebensstätten. Wirklich waldarm scheint das an das Untersuchungsgebiet anschließende Nordchile zu sein, für das STEIN (1956) nur die dort schon fast verschwundenen *Prosopis*wälder der Flußtäler und den Wald von Fray Jorge bei La Serena nennt, der, wie in Kap. V 11 a ausgeführt wurde, wohl ein Lomaswald zu sein scheint.

RAIMONDI hat zwar große Teile Perus bereist, aber nur die so auffallende Bewaldung von Gebieten wie Taulis (nach ihm Taolis) und der benachbarten Montaña de Nanchó als erwähnenswert erachtet. Die oligothermen lichten Bergwälder scheint er im Untersuchungsgebiet nirgends bemerkt zu ha-

ben. So findet man z. B. in der Schilderung seines Besuches von Yánac im Jahre 1860 (RAIMONDI, 1943) den damals wohl noch dort vorhandenen lichten Bergwald mit keinem Wort erwähnt. Auch die lichten Bergwälder von Surco und Zárate, die er z. B. auf seiner Reise von Lima nach Morococha im Jahre 1861 hätte finden können, erwähnt RAIMONDI nicht. WEBERBAUER (1911, 1922, 1923 und 1945) vermehrte unsere Kenntnis der Vegetation der peruanischen Anden erheblich, ohne aber, wohl durch RAIMONDI beeinflusst, den wenigen ihm bekannten Wäldern Bedeutung beizumessen. Ganz anders verfuhr CHAPMAN, der für seine Arbeiten über Kolumbien (1917) und Ecuador (1926) die Südgrenzen der in diesen Ländern vorkommenden Waldtypen zu erfahren bemüht war. Sein Mitarbeiter, der Sammler H. WATKINS (1929) bereiste Nordperu extra zu dem Zwecke, um dort die Verbreitung der Wälder aufzuklären, was ihm nach seiner Expeditionskladde aber nur zum Teil gelungen ist. Er fand eine Anzahl mesothermer und oligothermer Wälder, aus denen er größere Vogelsammlungen zusammenbrachte, und zwar sammelte er auf der Westseite der Anden vor allem in Taulis, Chugur und Seques und auf der Ostseite hauptsächlich bei Cutervo, Leimebamba, Chaupe usw. WATKINS stellte fest, daß die Südgrenze der typischen mesothermen Regenwälder bei Taulis zu suchen ist. Die Südgrenze der immergrünen Hartlaubwälder scheint er ebenfalls in der Gegend um Taulis angenommen zu haben. Der Wald von Llaguén, den WEBERBAUER besuchte, war ihm nicht bekannt. Auf die weiter südlich liegenden oligothermen Wälder, besonders auf den Wald von Zárate wurde erstmalig von M. KOEPCKE (1954a, 1954b, 1955, 1958) hingewiesen. Die Hochgebirgswälder wurden bisher anscheinend nur von CARRIKER besucht, der bei Yánac gesammelt hat.

ELLENBERG (1958a und 1958b) vermutet, daß das gesamte Punagrasland bis zu einer Höhe von etwa 4500 m hinauf früher eine geschlossene Walddecke trug, die nicht durch Klimaänderungen, sondern allein durch den Einfluß des Menschen und seiner Haustiere beseitigt worden ist. In den Kap. IV 5, V 8 i, V 9 m und VI 3 wurde bereits ausgeführt, daß die Berechtigung einer solchen Auffassung unter unseren gegenwärtigen Kenntnissen kaum haltbar erscheint. Unzweifelhaft ist jedoch, daß vor der Eroberung durch die Spanier und erst recht in vorgeschichtlicher Zeit die Wälder des Untersuchungsgebietes wesentlich ausgedehnter waren. CHAPMAN (1926) sagt über Ecuador, daß dieses Land mit Ausnahme der Paramozone, der arid-temperate Zone, gewisser interandinischer Täler und Teile der äquatorial-ariden Zone ganz bewaldet gewesen sein muß, er nimmt also selbst für das viel niederschlagsreichere Ecuador keine geschlossene Bewaldung an.

IX. DIE GROSSKLIMABEREICHE AN DER WESTSEITE DER PERUANISCHEN ANDEN UND IHRE NATÜRLICHEN LEBENSGEMEINSCHAFTEN

1. Theoretische Vorbemerkungen

Nach KÜHNELT (1958) hat man bisher bei der Gliederung großräumiger Landschaften auf biologischer Grundlage die folgenden Wege eingeschlagen: 1. Einteilung in „Life zones“ im Sinne von MERRIAM. Diese stellen „einseitig auf Grund von Temperatursummen gekennzeichnete transkontinentale Landschaftsgürtel dar, deren Fauna eben wegen der großen west-östlichen Ausdehnung nur in geringem Maße übereinstimmt“, 2. Einteilung in „biotic provinces“ im Sinne von DICE (1943 und 1952), BLAIR (1950), PETERS (1955) u. a., die nach KÜHNELT als geschlossene Flächen zu bezeichnen sind, die auf Grund des Vorkommens oder Fehlens einzelner Arten abgegrenzt werden und 3. Einteilung in „biomes“, die demgegenüber sich dadurch auszeichnen, daß sie insofern ökologisch orientiert sind, „als sie einen vorwiegend physiognomisch gekennzeichneten Vegetationstyp mit charakteristischer Tierwelt darstellen“. Die vorliegende Studie unterscheidet sich methodisch von diesen drei Einteilungsarten dadurch, daß sie weder von einem einzelnen Klimafaktor noch von den Verbreitungsarealen der einzelnen Taxions und auch nicht von einem Charakter- bzw. Klimax-Biotop ausgeht. Sie beginnt vielmehr mit der möglichst lückenlosen Einteilung eines großen Territoriums in natürliche Lebensstätten; der zweite Schritt besteht in der Feststellung der geographischen Verbreitung dieser Lebensstätten und der dritte ist ihre Zusammenfassung zu den von den abiotischen Gegebenheiten abhängigen Großklimabereichen. Das Ergebnis ist dadurch interessant, daß die so abgrenzbaren Großklimabereiche weitgehend mit den „biotic provinces“ im Sinne der oben zitierten Autoren identisch sind. Wie PETERS (1955) näher ausführt, wurde der Begriff „biotic province“ von VESTAL (1914) eingeführt und von DICE (1943) weiter präzisiert und zur Einteilung Nordamerikas in 29 Provinzen verwendet. Nach DICE bedeckt jede Provinz „a considerable and continuous geographic area and is characterized by the occurrence of one or more important ecologic associations that differ, at least in proportional area covered, from the associations of adjacent provinces. In general, biotic provinces are also characterized by peculiarities of vegetation type, ecological climax, flora, fauna, climate, physiography and soil.“ Die biotischen Provinzen sind also wie die hier diskutierten Großklimabereiche in sich einheitliche und von ihrer Umgebung verschiedene, großräumige, geographisch determinierbare Flächen. In der Praxis gehen die Bearbeiter der „biotic provinces“ aber wohl stets von einer besonderen Organismengruppe aus, wie BURT (1938) von den Säugetieren bei seiner Einteilung von Sonora, MELLO-LEITAO (1942) von den Skorpionen für Südamerika oder J. PETERS (1955) bei seiner Analyse des Faunenwechsels in der im Grenzgebiet zwischen der Holarktischen und der Neotropischen Region gelegenen „Nayarit-Guerrero Biotic Province“ (Pazifikküste von Mexico) von der Herpetofauna.

2. Die Großklimabereiche als ökogeographische Einheiten

Aus dem VIII. und IX. Kapitel geht klar hervor, daß das Untersuchungsgebiet keine einheitliche Landschaft darstellt, sondern sich aus einer Vielzahl von Landschaften zusammensetzt, die aus den im V. Kapitel behandelten Bausteinen gewissermaßen aufgebaut werden müssen. Es ist klar, daß zur Einteilung eines großen Territoriums in Landschaften gerade diejenigen Besonderheiten herangezogen werden müssen, durch die sich ein

großes Gebiet von seiner Umgebung unterscheidet, während alle die Teile, die überall vorhanden sind, wie Flüsse, Seen, Uferformen, einzelne Felsen, Berge etc. nicht so sehr geeignet dafür erscheinen. Ist jedoch ein alles beherrschender Faktor vorhanden, der auch diesen überall vorkommenden Teilen der Landschaften seinen besonderen Stempel aufdrückt, so wird ein solcher Faktor zur Einteilung brauchbar sein.

Ein derartiger Faktor ist unzweifelhaft die Temperatur, durch die, wie oben ausgeführt wurde, die Waldzonen der Gebirge hochgradig bestimmt werden. Der Schwierigkeit, ein nicht oder nur teilweise bewaldetes Gebiet in entsprechende Zonen einzuteilen, würde man weitgehend aus dem Wege gehen, wenn man die Wälder oder allgemein die Vegetationsmaxima als Leitpunkte der Zonen benutzen könnte. Wie in Kap. VIII gezeigt wurde, würde man dann eine Auslese der niederschlagsreichsten Teile des gesamten Territoriums indirekt nach den Temperaturverhältnissen ordnen, also ebenfalls die Niederschläge möglichst vernachlässigen. Ein solches Verfahren ist durchaus berechtigt, wenn man sich mit einer groben Näherung von vornherein zufrieden geben will. Das Verfahren hat aber alle Schwächen einer einseitigen Bewertung. Um den in der Natur gegebenen Verhältnissen gerecht zu werden, ist es nicht zu umgehen, daß man hier von dem eindimensionalen Einteilungsprinzip abgeht, wie es die Zonierung im Sinne CHAPMANS ist, und in einem mehrdimensionalen Kombinationsschema so viele Faktoren in Rechnung setzt, als von Fall zu Fall bedeutungsvoll sind. Das heißt, daß es unumgänglich erforderlich ist, auch die Niederschläge zu berücksichtigen und zwar sogar an erster Stelle, denn vor allem sind ja sie dafür verantwortlich zu machen, ob eine Landschaft Wald, Steppe oder Wüste ist. Zusammengefaßt heißt das, daß als oberstes Einteilungsprinzip nicht nur ein einzelner abiotischer Faktor genommen werden sollte, sondern das Großklima als Ganzes. Eine für diesen Zweck geeignete Einteilung der Großklimare der Erde ist die von KÖPPEN (1931). Jedes einzelne Großklima im Sinne der KÖPPENSchen Einteilung hat demnach seinen speziellen Landschaftstyp. Wie TROLL (1952) hervorhebt, stellen jedoch die vom Klima gegebenen Grundlagen nur Möglichkeiten dar, die gemäß des Standortes modifiziert werden. In Bezug auf das Problem der Zonengliederung im Gebirge ergibt sich also, daß Großklimabereiche zwar Zonenform haben können, aber daß Zonen deshalb noch lange keine Großklimabereiche zu sein brauchen.

Im folgenden Abschnitt werden die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Großklimabereiche im Sinne KÖPPENS behandelt. Dabei ist das Untersuchungsgebiet als Gebirgsland ein ganz besonders schwierig zu analysierendes Territorium, weil nämlich im Gebirge neben weiträumigen auch kleine und kleinste, als Großklimabereiche zu bezeichnende Einheiten vorkommen, was aus der komplizierten Reliefform eines Gebirges ohne weiteres abzuleiten ist. Um die Mannigfaltigkeit der sich in manchen Landschaften darbietenden Lebensstätten noch etwas übersichtlicher zu gestalten, wurde aber auch hier eine Simplifikation durchgeführt, indem die von den Gewässern und vom Grundwasser unabhängigen Lebensgemeinschaften, die für gewöhnlich große Flächen bedecken und in denen alle anderen, rein räumlich gesehen, nur „Einsprenglinge“ sind, besonders herausgestellt wurden.

3. Der nordwestliche Af- bis Am-Klimabereich (oder Bereich des makrothermen Regenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste)

Südamerika besitzt drei Gebiete immergrünen makrothermen Regenwaldes: 1. einen schmalen Streifen an der brasilianischen Küste südlich von Bahia, 2. das Amazonasgebiet, das das größte geschlossene makrotherme Regenwaldgebiet der Erde ist, und 3. eine kleine, den Anden vorgelagerte Waldzone am nördlichen Ende der Pazifikküste. Der letzte dieser drei Klimabereiche, der mit seiner äußersten Südspitze in das Untersuchungsgebiet hineinragt, von CHAPMAN (1917 und 1926) als Gebiet der „Columbian-Pacific Fauna“ bezeichnet, umfaßt hauptsächlich das niedrige Land der Küsten von Südost- und Nordpanama, von ganz Westkolumbien und Nordwest-Peru bis zur Bahía de Caraquez ($0^{\circ} 30' S.$). Weiter nach Süden zu löst sich das Gebiet von der Küste ab und setzt sich als ein immer schmaler werdender Streifen am Fuße der Anden noch bis nach Peru hinein fort. Nur noch einmal, im Bereich der Sierra de Colonche (um $2^{\circ} S.$) in Ekuador erreicht nach CHAPMAN (1926) ein schmaler Fortsatz der makrothermen Regenwaldzone die Küste. Nach TROLL (1932) befinden sich jedoch wenigstens vier Regenwaldgebiete an der ekuadorianischen Küste, das südlichste noch nahe der peruanischen Grenze an der Bucht von Guayaquil, die zum Teil südwinterlichen Garuaniederschlägen ihr Dasein verdanken. Vom Amazonaswald ist das gesamte Gebiet des makrothermen Regenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste nach CHAPMAN vollständig durch die Anden abgeriegelt.

Das Af-Klima ist durch hohe Temperaturen und starke Regenfälle gekennzeichnet. Für San José bei Buenaventura (um $4^{\circ} N.$), ein Ort, der keine richtige Trockenzeit besitzt, nennt CHAPMAN (1917) z. B. eine Regenhöhe von 400,88 inches (über 10 m) für das Jahr 1912. Aus dem peruanischen Teil des Gebietes liegen noch keine exakten Wetterbeobachtungen vor; ohne Zweifel sind hier aber die Niederschlagsmengen überall ganz erheblich geringer, und eine mehr oder weniger deutliche Trockenzeit zwischen Mai und Dezember bedingt es, daß hier auch regenzeitgrüne (laubabwerfende) Bäume eine Rolle spielen. Nach CHAPMAN (1926) reicht der makrotherme Regenwald in Westkolumbien im Gebirge bis 1350—1500 m Höhe hinauf, während in Westekuator die Obergrenze der Zone viel tiefer liegt und besonders in ihrem südlichen Teil örtlich nicht einmal 600 m erreicht. Auch in NW-Peru dürfte der makrotherme Regenwald nirgends über 1000 m hinaufgehen. In Ostekuator liegt die entsprechende Grenze dagegen wesentlich höher. Die Ursache dieser auffälligen Erscheinung sucht CHAPMAN in dem das Klima der westlichen Andenseite weit landeinwärts beeinflussenden kalten Humboldtstrom.

Nach KÖPPEN (1931) hat man von dem typischen Af-Klima (makrothermes Regenwaldklima) eine sich dem Aw-Klima (Savannenklima) nähernde Zwischenform, das Am-Klima zu unterscheiden. KÖPPEN führt aus (S. 130), daß es hochstämmigen Urwald trotz ausgeprägter Trockenzeit, aber nur auf beschränktem Raume gibt. Er sagt: „Dort wo die Jahresmenge des Regens über 200 cm beträgt wie an der Malabarküste, kann die Trockenzeit sogar vier Monate dauern, ohne der Vegetation ihren Stempel aufzudrücken.“

Ganz ähnliche Verhältnisse findet man im Hinterlande von Tumbes bei El Caicho und noch weiter südlich, wo man demnach besser von Am- als von Af-Klima spricht.

Für manche Übergangszönonen vom makrothermen Regenwald zum Flachsenbaumwald ist ein dichter Bewuchs mit *Tillandsia usneoides* sehr kennzeichnend. Diese Epiphyten hängen dann wie im Walde bei Angolo (Abb. 38) gardinenartig meterlang von den Ästen der Bäume herab. Es scheint, daß an solchen Orten zeitweilig starker Nebel ein wesentlicher Klimafaktor ist. Für die küstennahen Berge Ekuadors, besonders nördlich von Santa Elena, beschreibt TROLL (1932 und nach brieflicher Mitteilung) eine sehr starke, von den Südwestwinden ausgehende Nebelbildung, die von dem kühleren, noch vom Humboldtstrom beeinflussten Meere herkommt. Durch diese Nebel (Garuas) wird dort, wo sie auf Bergland treffen, besonders an der SW-Seite der Berge, eine regelrechte Umkehr der Jahreszeiten hervorgerufen, indem der Südwinter zur feuchteren Jahreszeit wird und die Sommerregenzeit die trockenere ist. Die winterlichen Garuaregen überschneiden sich also mit den sommerlichen Zenitarregen, so daß die Trockenzeit weitgehend ausfällt und Regenwald auftritt. Die Niederschläge werden noch durch die hohe Luftfeuchtigkeit und die Beschattung durch Wolken bzw. Nebel unterstützt. Nach der Karte von TROLL (1932), Fig. 343, reicht ein solches „Regenwaldgebiet auf Grund winterlicher Küstennebel“, das dem größeren Gebiet des „Regenwaldklimas auf Grund sommerlicher Regen“ westlich vorgelagert ist, ungefähr von Naranjal bis etwa Santa Rosa (Ecuador). Wahrscheinlich sind dieselben Küstennebel der ekuadorianischen Küste also auch noch auf peruanischem Gebiet wirksam; sie dürften aber nach TROLL wohl nirgends mehr als 30 km Küstenabstand erreichen.

Auch an den Flüssen reicht der Niederungs-Regenwald noch etwas in das Gebiet des regenzeitgrünen Trockenwaldes hinein. Dieselbe Erscheinung beobachtete der Verfasser auch in den walddahen Steppen Brasiliens, und nach TISCHLER (1955) ist es auch in der afrikanischen Steppen- und Savannenlandschaft ebenso. Das Gebiet, in dem dieses „Prinzip der Gleichwertigkeit verschiedener Umweltwirkungen“ gilt, ist aber in NW-Peru nur recht klein.

Die Avifauna des nordwestlichen Af-Klimabereiches („Colombian-Pacific Fauna“) ist nach CHAPMAN (1917) wohl die am besten zu charakterisierende und abzugrenzende Fauna ganz Südamerikas. Kein anderes Gebiet ähnlicher Flächenausdehnung des Kontinents hat so viele ihm eigentümliche Formen wie dieses, denn zwei Drittel der Arten sind endemisch. CHAPMAN (1926) führt für den ekuadorianischen Teil der Zone 389 Arten von Vögeln (nicht eingerechnet sind die Zugvögel und die Bewohner mariner und litoraler Lebensstätten) an, die sich auf 289 Genera verteilen. 186 Arten, aber nur die vier Genera *Androdon*, *Sipia*, *Sapayoa* und *Erythrothlypis* sind Endemismen.

CHAPMAN (1926) glaubt, daß die Verschiedenheit zwischen ost- und westandiner makrothermer Regenwaldfauna zum großen Teil ein Ergebnis der Eigenentwicklung dieser beiden Gebiete ist, die durch die Auffaltung der Anden voneinander geschieden wurden und vorher wohl eine weitgehende einheitliche Fauna gehabt haben. Die letzte Verbindung kann nach CHAPMAN (1926) beim Andalusia-Paß nahe dem Ende des Magdalenatals in

Nordkolumbien bestanden haben. Es darf aber nicht übersehen werden, daß auch in Nordperu in noch nicht sehr ferner Vergangenheit eine Verbindung der beiden Faunenbereiche bestanden haben kann. Gegenwärtig sind dort zwar die beiden Faunen durch mesotherme Gebiete und außer an dem nur 2150 m hohen Porculla-Paß auch noch durch die oligotherme Zone völlig voneinander getrennt. Eine weitere Isolierung bewirkt die in Nordperu auf weite Strecken steppenhafte Ostseite der Anden. Andererseits aber ist die entscheidende westliche Andenkette in dieser Gegend nur sehr schmal und die Flaschenbaumwälder treten dort auch auf der Ostseite auf, wo sie sogar noch weiter nach Süden reichen als auf der Westseite. Fossilfunde beweisen außerdem, daß in jüngerer Vergangenheit die heute nördlich von Zorritos befindliche Südgrenze der Mangrovenwälder viel weiter im Süden lag. Zumindest scheint es bei Bayóvar (6° S.) einmal eine typische Mangrovenfauna gegeben zu haben, was zu der Annahme berechtigt, daß damals das feucht-heiße Klima viel weiter nach Süden gereicht hat als heute. CHAPMAN (1917) vermutete zuerst, daß die „Colombian-Pacific Fauna“ zu einem beträchtlichen Teil von einer südöstlichen Fauna abzuleiten sei, die also in Nordperu über die Anden hinweg eingewandert sein müßte. Nach näherer Beschäftigung mit der Vogelwelt Ekuadors und Nordperus widerruft aber CHAPMAN (1926) seine frühere Ansicht mit der Begründung, daß das mittelamerikanische Element in dieser Fauna zu stark vertreten sei.

Es ist sehr auffällig, daß der Norden des Af-Klimabereiches (besonders Westkolumbien) eine viel reichhaltigere Fauna besitzt als der südliche Teil. CHAPMAN (1926) erklärt diese Erscheinung mit der Annahme, daß 1. noch nach der Auffaltung der Anden in Kolumbien eine Verbindung zwischen den west- und ostandinen feucht-heißen Gebieten bestanden haben kann, die in Ekuador fehlte und 2. daß das große alluviale flache Andenvorland in SW-Ekuador und NW-Peru erst spät von NW-Ekuador her besiedelt worden sein mag, so daß eine Reihe von amazonischen Formen bis heute noch nicht weiter als bis SW-Kolumbien oder NW-Ekuador nach Süden vorgedrungen ist. Vielleicht ist aber auch die nach Süden zu immer auffallender werdende Artenabnahme auch ganz einfach dadurch zu erklären, daß mit den nach Süden abnehmenden Niederschlägen für die echten Regenwaldvögel immer extremere Verhältnisse eintreten, die schließlich nur noch wenige Arten zu ertragen vermögen. Das bedeutet, daß die Fauna des Am-Klimabereiches, wie es von vorn herein zu erwarten ist, hauptsächlich eine verarmte Fauna des Af-Klimabereiches darstellt.

Zoologische Sammlungen wurden im peruanischen Teil des Gebietes bisher gemacht von STOLZMANN und JELSKI, wie TACZANOWSKI (1877) berichtet, von WATKINS und zuletzt von M. KOEPCKE (im Druck). Häufig in der Literatur genannte Sammelorte, die in oder doch noch am Rande des Niederungs-Regenwaldgebietes liegen, sind Paletillas, Milagros und vielleicht auch früher noch Lechugal, sowie die zwar auf ekuadorianischem Gebiet aber an der peruanischen Grenze gelegenen Orte Alamor und Palmar.

Die folgenden natürlichen Lebensstätten können im peruanischen Teil des Af- bis Am-Klimabereiches unterschieden werden:

A.: Bereich des immergrünen Niederungs-Regenwaldes:

1. Immergrüner Niederungs-Regenwald (immergrüner makrothermer Regenwald)

2. Übergangsliebenstätten zum Flaschenbaumwald
 3. Waldrand des Niederungs-Regenwaldes und teilweise immergrüner makrothermer Buschwald
- B.: Lebensstätten der Gewässer und der Litoräa:
4. Durchströmtes Flußbett
 5. Bach
 6. Süßwasserteich
 7. Rückzugsteiche der Flüsse und Bäche
 8. Schwimmende Pflanzendecken
 9. Kies- und Geröllufer der Flüsse und Bäche
 10. Sandiges Flußufer
 11. Dürftig bewachsenes Flußufer
 12. Lehm- und Geröllsteilwände
 13. Sumpfwiese.

4. Der pazifische Aw-Klimabereich (oder Bereich des regenzeitgrünen makrothermen Trockenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste)

Der Bereich des regenzeitgrünen Trockenwaldes, auch als tropisch-semiaride Zone bezeichnet, beginnt nach CHAPMAN (1926) in Ekuador bei Esmeraldas (1° N.) und zieht sich zunächst nur in Form eines schmalen Küstenstreifens nach Süden bis zur Bahía de Caraquez ($0^{\circ} 30' \text{ S.}$) hin. Weiter nach Süden nimmt das Gebiet erheblich an Breite zu, wird aber noch mehrfach von Gebieten des immergrünen Niederungs-Regenwaldes (TROLL 1932) unterbrochen, der noch an mehreren Stellen die Küste erreicht. In Peru ist der Aw-Klimabereich überall vom Meer durch das Gebiet des BShw-Klimas getrennt, nur ganz im Norden, wenige Kilometer vor der ekuadorianischen Grenze bei Capón reichen einige dürftige Baumsteppen mit Flaschenbäumen bis an den Mangrovenwald heran. Die Südgrenze der regenzeitgrünen Trockenwälder liegt nach WEBERBAUER (1945) wahrscheinlich im Hinterland von Trujillo, wo man fast nur noch buschwaldartige lichte Bestände in den niedrigen Vorbergen der Anden findet. Der Verfasser stellte aber fest, daß noch viel weiter südlich im Hinterland von Huarmey (um 10° S.) größere Bestände regenzeitgrünen Buschwaldes bis lichten Bergwaldes vorhanden sind, die wahrscheinlich vom Hauptgebiet abgetrennte Biotopinseln sind.

Ein sehr großer Teil des nördlichen und mittleren Südamerika hat Aw-Klima. Besonders groß ist das südlich des Amazonas gelegene brasilianische Gebiet, das sich von der Atlantikküste bis nach Peru erstreckt, und das venezolanisch-kolumbische Gebiet. Der pazifische Aw-Klimabereich ist im Vergleich zu diesen beiden Riesengebieten nur sehr klein. Er hat enge Beziehungen zu einem weiteren noch kleinern Aw-Bereich im Marañóntal auf der ostwärtigen Andenseite Nordperus. Diese beiden Gebiete sind voneinander nur durch die westliche Andenkette getrennt, die hier stellenweise nur sehr schmal und außerdem noch sehr niedrig ist, trotzdem sich auf ihr die Wasserscheide zwischen Stilem und Atlantischem Ozean befindet. Am Porculla-Paß besteht sogar eine direkte Verbindung zwischen den west- und

ostandinavien Steppengebieten der beiden Andenabhänge. Da die ganze Gegend um diesen Paß herum sehr trocken ist, so daß die Arten der ariden Lebensstätten hier weiter im Gebirge aufsteigen können als in den stärker bewaldeten Gebieten, dürfte an dieser Stelle für eine Reihe von Steppenarten ein Faunenaustausch über die Anden hinweg durchaus möglich sein. Wieweit das allerdings die charakteristischen Arten des Aw-Klimas berührt, müssen spätere Untersuchungen ergeben. CHAPMAN vermutet eine ehemalige Verbindung nach Norden.

Der pazifische Aw-Klimabereich umfaßt das unter 1000 m Höhe gelegene Gebiet mit ausgeprägter Trockenzeit, aber jährlichen Regenfällen in den Monaten Dezember bis April. Meteorologische Daten liegen von Orten auf peruanischem Gebiet bisher noch nicht vor. Die jährlichen Regenmengen dürften sehr erheblich schwanken. Im äußersten Nordwesten Perus befindet sich der Aw-Klimabereich vor allem auf ebenem Gelände in 50 bis 100 m Höhe, weiter nach Süden zu zieht er sich aber immer mehr auf das Hügelland in Höhen bis um 1000 m (ganz an der Südgrenze des Gebietes wohl auch bis 1500 m) hinauf. Nach Süden zu werden die Bestände immer lichter, schon bei etwa $5\frac{1}{2}^{\circ}$ S. verschwinden die großen Flaschenbäume, während der andere Charakterbaum *Loxopterygium huasango* noch viel weiter nach Süden reicht. Die südlichsten Ausläufer des Aw-Klimabereiches wurden noch im Gebiet des Río Huarmey zwischen Huayup und San Damián gefunden. Weiter nach Süden gehen die Bestände nach und nach in sommergrüne Buschwälder und Buschsteppen über, die nicht mehr dem Aw-Klima zugerechnet werden können.

Die „Equatorial Arid Fauna“ CHAPMANS (1926) umfaßt die Faunen des Aw- und des BShw-Klimabereiches. CHAPMAN betont die hohe Bedeutung der Feuchtigkeit für die Grenzen der steppenhaften Faunengebiete und die auffälligen Unterschiede im Faunencharakter der feucht-heißen und trocken-heißen Gebiete, trotzdem bemerkenswerte Höhenunterschiede nicht vorhanden sind. Die beiden feucht-makrothermen Faunen westlich und ostwärts der Anden sind trotz ihrer so großen Verschiedenheit immer noch einander viel ähnlicher als die Faunen der beiden Sektionen der makrothermen Zonen Ekuadors und NW-Perus. Erwägt man allerdings die Tatsache, daß die beiden durch die Anden getrennten Af-Bereiche dieselben Lebensstätten (Isozönos) besitzen, während Af- (bzw. Am-), Aw- und BShw-Klimabereiche völlig verschiedenartige Lebensstätten enthalten, so erscheint dieser Sachverhalt als eine Selbstverständlichkeit.

Nach den bei Lechugal (um 60 m Höhe), Angolo (500—700 m), Suyo (600—800 m), Huabual (800 m), Olmos (200—300 m), südlich von San Gregorio am Weg von Chépén nach Lives (1050 m) und zwischen Huayup und San Damián (um 1000 bis 1500 m) gemachten Beobachtungen gehören die folgenden Lebensstätten zum Aw-Klimabereich:

- A. Bereich des regenzeitgrünen makrothermen Trockenwaldes:
 1. Flaschenbaumwald
 2. lichter regenzeitgrüner Bergwald
 3. regenzeitgrüner Buschwald
- B. Bereich der regenzeitgrünen Steppen:
 4. regenzeitgrüne Buschsteppe

5. Savanne (Regen-Baumsteppe)
 6. Xerophyten- und Sukkulentenpark
- C. Lebensstätten der Gewässer und der Litoräa:
7. durchströmtes Flußbett
 8. Süßwasserteich
 9. Rückzugsteiche der Flüsse und Bäche
 10. Regenzeitsteiche
 11. Kies- und Geröllufer der Flüsse und Bäche
 12. sandige Flußufer
 13. dürrtig bewachsene Flußufer
 14. Lehm- und Geröllsteilwände
 15. Flußufergebüsch und Galeriewald
- D. Marine Lebensstätten:
16. Mangrovensumpf (einschl. Flußmündung)
 17. Innenstrände der Mangroven-Lagunen
 18. Sandstrand des Meeres
 19. Warmwassergebiet des neritischen Pelagials.

Von den sechs terrestrischen Lebensstätten der vorstehenden Liste kommt eine dem Flaschenbaumwald nahe stehende Übergangszönose schon im Af- bis Am-Klimabereich vor; ebenso ist auch der Unterschied zwischen dem regenzeitgrünen Buschwald und dem zum Waldrand des Niederungs-Regenwaldes gerechneten teilweise immergrünen makrothermen Buschwald nur unbedeutend. Andererseits ist Flußufergebüsch und Galeriewald im BShw- und in den BW-Klimabereichen in ganz ähnlichen Beständen vorhanden wie unter dem Aw-Klima. Die Lebensstätten des Mangrovensumpfes sind den Aw- und Af-Klimabereichen gemeinsam, ob sie auch noch dem BShw-Klima zugeordnet werden können, ist zweifelhaft.

Die Tatsache, daß der Aw-Klimabereich zwei Klimax-Lebensstätten besitzt, von denen die eine (Flaschenbaumwald) den Norden und die andere den Süden des Gebietes charakterisiert, scheint dafür zu sprechen, daß eine uneinheitliche Landschaft vorliegt; solange aber der lichte regenzeitgrüne Bergwald als ein verarmter Flaschenbaumwald und dieser selbst als eine Übergangsstufe zum immergrünen Niederungs-Regenwald zu gelten hat, erscheint es sinnvoll, keine weitere Aufteilung vorzunehmen.

5. Der pazifische BShw-Klimabereich (oder Bereich der Steppen und Halbwüsten der südecuadorianisch-nordperuanischen Küste)

Nach der Klimakarte von SAUER (1950) gibt es in Südamerika wenigstens 7 BSh-Klimabereiche: 1. den nordvenezolanischen, 2. und 3. zwei kleine Gebiete im oberen Magdalena- und Cauca-Tal in Kolumbien, 4. den an der südecuadorianisch-nordperuanischen Küste, 5. das Marañón-Tal, 6. den mittelchilenischen und 7. den nordargentinischen. Außer einigen sehr kleinen Gebieten in Bolivien und in Südostperu ist schließlich noch der Bereich der Galapagos-Inseln demselben heißen Steppenklimate zuzuordnen. Typisch für Südamerika ist die weite Zerstreuung der BSh-Klimabereiche und die ge-

ringe Flächenausdehnung jedes einzelnen von ihnen. Bei einer mehr ins Einzelne gehenden Analyse der Klimate Südamerikas würden ohne Zweifel noch weitere kleine BSh-Gebiete aufgefunden werden. Mit Ausnahme des mittelchilenischen, das am Nordrande des südlichen Winterregengebietes liegt, also ein BShs-Klima hat, sind alle aufgeführten Gebiete durch Sommerregen charakterisiert, also BShw-Klimabereiche.

Die weite Zerstreuung der BShw-Klimabereiche in Südamerika, die seit der Auffaltung der Anden unzweifelhaft viele Größenveränderungen und Verschiebungen durchgemacht haben, ist sicherlich für die weite Verbreitung zahlreicher wärmeliebender Steppentiere und -pflanzen in Südamerika verantwortlich zu machen. Andererseits aber sind die heute nur relativ kleinen Gebiete wohl schon lange weitgehend voneinander isoliert, so daß wohl jedes Gebiet durch einige Endemismen gekennzeichnet ist. Viele von diesen Endemismen sind deshalb homologisierbar, d. h. sie sind mit den entsprechenden Formen anderer BShw-Klimabereiche in Südamerika stammverwandt und scheinen auf ein altes neotropisches Steppenelement zurückzugehen. Im Rahmen dieser Arbeit interessieren davon aber hauptsächlich nur die Beziehungen des hier behandelten pazifischen BShw-Klimabereiches zu dem des Marañón-Tals und zu den Galápagos-Inseln.

CHAPMAN (1926) trennt die Faunen (Kap. V 10 a) der Aw- und BShw-Klimate nicht, sondern faßt sie zu seiner „Arid tropical fauna“ zusammen, mit der er auch Elemente vereinigt, die noch in BWh-Klimagebieten vorkommen. Die erheblichen klimatischen und vor allem die biozönotischen Unterschiede beider Gebiete machen aber eine Aufteilung erforderlich.

Der pazifische BShw-Klimabereich beginnt im äußersten SW von Ecuador, umfaßt an der peruanischen Grenze bei Zarumilla nur einen wenige Kilometer breiten Küstenstreifen, der aber nach Süden schnell an Breite zunimmt. Das Gebiet reicht bis Máncora (4° S.) bis an das Meer heran, dann beginnt die Küste wüstenhaft zu werden, und bereits bei Talara ($4\frac{1}{2}^{\circ}$ S.) wird an der Küste die Regenhalbwüste endgültig von der Wüste abgelöst. Die Grenze zwischen Halbwüste und Wüste, die die Grenze zwischen dem BShw- und dem BWh-Klima darstellt, entfernt sich südlich von Talara ganz langsam vom Meeresufer. Sie befindet sich anfangs noch so nahe am Meere, daß die einzelnen Sträucher der Halbwüste auf den niedrigen Hügeln von den Meeresdünen aus sichtbar sind. Bei Paita (5° S.) liegt diese Grenze schon viele Kilometer weit landeinwärts, sie weicht dann im Bereich der Sechurawüste weit nach Osten zurück, nähert sich aber der Küste erneut wieder bei Chiclayo-Pacasmayo bis auf 15 bis 20 km. Geht man weiter nach Süden, so steigt die Grenze der Wüste immer mehr am Andenabhang hinauf: bei Chiclayo liegt sie bereits in etwa 100 bis 150 m Höhe, bei Yaután (Hinterland von Casma, $9\frac{1}{2}^{\circ}$ S.) in 500 bis 600 m und bei Chosica (Hinterland von Lima, 12° S.) ungefähr bei 1000 m, stellenweise etwas tiefer und um 50 km vom Meer entfernt. Landeinwärts im Gebirge, also oberhalb des BShw-Klimabereichs liegt überall der regenzeitgrüne Wald, dessen Untergrenze ebenfalls am Andenabhang hinaufklettert; bei Zarumilla liegt diese Grenze nahezu in Meereshöhe, im Hinterland von Chiclayo (bei La Florida) bei 500—700 m und bei Huayup bei etwa 1000 m. Zwischen diesen beiden Grenzen: unten der Grenze zur Wüste, oben der Grenze zum regenzeitgrünen Wald, erstreckt sich das Gebiet des BShw-Klimas. Das Gebiet ist dem

Gesagten zufolge in zwei Teilgebiete aufzugliedern: 1. ein größeres nur wenig über dem Meer gelegenes küstennahes Stück des südekuadorianisch-nordwestperuanischen Flachlandes und 2. ein schmaler Streifen gebirgigen Geländes, der, sich nach Süden zu immer mehr verschmälernd, am Andenabhang hinaufsteigt. Will man beide Teilgebiete auch durch die Klimaformel unterscheiden, so müßte man den südlichen Teil als BSGhw-Klimabereich bezeichnen. Während das erste Teilgebiet im Osten wohl überall lückenlos vom Aw-Gebiet begrenzt wird, ist das für das südliche Teilgebiet nicht überall der Fall. Wo nämlich kein regenzeitgrüner Wald am Andenabhang vorhanden ist, reicht der BSGhw-Streifen noch etwas höher in den Bergen hinauf und geht dann in das BSGkw-Gebiet über. Die genaue Südgrenze des BSGhw-Klimas wurde noch nicht festgestellt, sie ist wohl im Bereich des Río de la Fortaleza (bei $10\frac{1}{2}^{\circ}$ S.) zu suchen.

Der pazifische BShw-Klimabereich ist eine durch eine Reihe von Endemismen gut gekennzeichnete Landschaftsform; dabei hat der südliche Gebirgsstreifen so viele Arten mit dem nördlichen Flachlandgebiet gemeinsam, daß kein Zweifel bestehen kann, daß beide zusammengehören. Sehr ähnlich ist dem Gebiet in klimatischer, wie auch in biogeographischer Hinsicht der BShw-Klimabereich im Marañón-Tal. Beide Gebiete zusammen mit den entsprechenden Aw-Klimabereichen vergleicht CHAPMAN (1926) eingehend, indem er die Artenlisten der beiden Gebieten eigenen Vögel gegenüberstellt. Seine Ergebnisse werden von DORST (1957a) bestätigt, der von CHAPMANS Arbeit offenbar keine Kenntnis hatte. Beide Gebiete sind durch die Anden zwar vollständig voneinander getrennt, da aber große Teile der Anden im Bereich der niedrigen nordperuanischen Pässe, wie beim Porculla-Paß, ein recht trockenes Klima, zum Teil BSGkw-Klima besitzen, ist es durchaus möglich, daß vor nicht allzu langer Zeit eine direkte Verbindung zwischen beiden Klimabereichen bestanden hat. Außerdem kann vielleicht sogar noch heute ein Teil der weniger kälteempfindlichen Arten in klimatisch günstigen Jahren die Pässe überschreiten. Die Galapagos-Inseln gehören im Grunde genommen zum pazifischen BShw-Klimabereich, weil sich dieses Klima über das Meer hinaus bis zu diesen Inseln erstreckt. Die isolierte Lage der Inseln bedingt es aber, daß ihre Land-Flora und -Fauna erheblich von der der nordwestperuanischen abweicht.

Die folgenden natürlichen Lebensstätten und Lebensgemeinschaften wurden im BShw-Klimabereich festgestellt:

- A. Bereich der regenzeitgrünen Steppen und Halbwüsten:
1. Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf sandigem Grund
 2. Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf Schutt- und Steinboden
 3. Regenzeitgrüne Krautsteppe auf sandigem Grund
 4. Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden
 5. Regenzeitgrüne Grassteppe
 6. Neoraimondia-Steppe
 7. Regenzeitgrüne Buschsteppe
 8. Savanne
 9. Xerophyten- und Sukkulentenpark
 10. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs.

- B. Bereich der Süßgewässer und Lebensstätten ihrer Litoräa:
11. Durchströmtes Flußbett
 12. Gebirgsbach
 13. Süßwasserteich
 14. Rückzugsteiche der Flüsse und Bäche
 15. Regenzeitteiche
 16. Schwimmende Pflanzendecken
 17. Fels- und Blocksteinufer der Flüsse und Bäche
 18. Kies- und Geröllufer der Flüsse und Bäche
 19. Sandige Flußufer
 20. Lehm- und Schuttsteilwände
 21. *Typha*-Bestand
 22. Dürftig bewachsene Flußufer
 23. Flußufergebüsch und Galeriewald
 24. *Prosopis*wald
 25. Grundwasserbedingte immergrüne Steppen und Halbwüsten
 26. Sumpfwiese.
- C. Bereich der Salzlagenen:
27. Salzlagune
 28. Salzufer
 29. *Sesuvium*-Bestände
 30. Gemischte Halophytenbestände
- D. Marine Lebensstätten
31. Felsufer des Meeres
 32. Meeresnahe Felsen
 33. Meeresnahe Lehm- und Schuttsteilwände
 34. Sandstrand des Meeres
 35. Meeresdünen
 36. Flußmündung
 37. Warmwassergebiet des neritischen Pelagials.

Nicht weniger als zehn vom Fluß- und Grundwasser unabhängige Lebensgemeinschaften müssen für den BShw-Klimabereich angeführt werden. Wenn auch einige von ihnen nur edaphisch bedingt sind, so kommt doch durch die restlichen sehr deutlich der Charakter des ganzen Gebietes als ein Übergangsbereich vom regenzeitgrünen Wald, d. h. vom Gebiet jährlicher Regenfälle zur Wüste, also zum Gebiet, in dem Regen biologisch praktisch unwirksam ist, zum Ausdruck. Sehr ausgeprägt ist auch hier der Stufencharakter der Klimaxlebensgemeinschaften. Es erscheint in Anbetracht der zahlreichen dem ganzen Gebiet gemeinsamen Arten nicht zweckmäßig, eine weitere Aufteilung des Klimabereiches in Unterbereiche durchzuführen. Die Regensteppen und Regenhalbwüsten Nordwestperus bilden außerdem auch physiognomisch betrachtet eine Einheit, die nur in gewisser Hinsicht von dem südlichen Gebirgstreifen des Gebietes abweicht.

Eine Anzahl der sonst noch in der Liste aufgeführten Lebensstätten ist mit den benachbarten Klimabereichen gemeinsam; einige von ihnen wie der *Prosopis*wald, die Lebensstätten des Meeresufers u. a. besitzen aber auch den Klimabereich charakterisierende Besonderheiten.

6. Die pazifischen BWh- und BWki-Klimabereiche (oder Bereich der südamerikanischen Trockenluftwüsten)

An der gesamten peruanischen Küste von $4\frac{1}{2}^{\circ}$ S. nach Süden bis weit nach Chile hinein erstreckt sich ein äußerst regenarmer Landstreifen, dessen Niederschlagsminimum in der Atacamawüste in Nordchile liegt. Im Norden des Untersuchungsgebietes ist der Wüstenstreifen zuerst noch sehr schmal, erreicht aber bereits in der Sechurawüste maximale Breite. Zwischen $4\frac{1}{2}^{\circ}$ und 7° S. reicht die heiße Wüste noch auf große Strecken bis an das Meeresufer heran; nur an den kapartigen Vorsprüngen Cabo Blanco bis Punta Pariñas, bei Paita und am Cerro Illescas befinden sich abweichende Gebiete, von denen wenigstens die beiden letzten ein BWhn-Klima haben. Südlich von Pimentel erreicht dagegen die BWh-Wüste nur noch örtlich das Meer, z. B. zwischen Chimbote und Casma und bei Pisco, weil ihr fast überall ein Streifen mit BWhn- bzw. im Süden BWkn-Klima vorgelagert ist.

Die Grenze zwischen BWh- und BWhn-Klima ist eine sehr kurvenreiche fast nirgendwo gerade verlaufende Linie. Sie liegt hinter den Lomasgebieten ungefähr 10 bis 20 km vom Meer entfernt; im Bereich der Flüsse geht sie dagegen viel weiter landeinwärts, weil der Nebel in den Flußtälern fingerartig (Abb. 110) bis zu 40 ja 60 km weit bis zur 1000 m-Höhenlinie



Abb. 110: Tal eines Küstenflusses, in dem die Garuawolkendecke weit landeinwärts reicht. Gebiet um Cañete (Küste von Mittelperu). Luftaufnahme.

eindringen kann. Im Osten werden die BWh- und BWki-Wüsten von den BShw- und BSGkw-Klimabereichen begrenzt, d. h. von dem Gebiet, in dem die Sommerregen so stark sind, daß unabhängig von den Flüssen oder vom Grundwasser Pflanzenleben möglich ist. Wie schon im 4. Abschnitt dieses Kapitels auseinandergesetzt wurde, steigt diese Grenze von Norden nach Süden langsam an; am Río Vitor westlich von Arequipa liegt die Grenze zwischen Wüste und Halbwüste bereits rund 75 km vom Meere entfernt in

2000 m Höhe und erreicht in Nordchile 3200 m. Nach RAUH (1956b) hat die Wüstenzone in Peru eine zwischen 50 und 150 km liegende Breite, Werte die sicher zu hoch sind, da dieser Autor offenbar die Halbwüsten noch zur Wüste rechnet. Die heiße (BWh-) Wüste geht also in Südperu, sobald die Wüsten-Halbwüstengrenze eine gewisse Höhe überschreitet in die kalte (BWki-) Wüste über. Wo diese Grenze zu ziehen ist, kann erst auf Grund umfangreicher meteorologischer Daten entschieden werden, die bisher noch nicht vorliegen. Es scheint, daß die kalte Wüste südlich der Wüste von Ica beginnt, von wo an hinter der Küstenkordillere größere hoch gelegene Wüstengebiete vorhanden sind. Es ist übrigens erforderlich, nicht BWk- sondern BWki-Klima zu schreiben. BWk ist nach KÖPPEN (1931) die Abkürzung für das „Araklima“, das das Klima binnenländischer winterkalter Wüsten mit Schneestürmen ist, in dem die Temperaturen im kältesten Monat zwischen 2° und -16° C im wärmsten dagegen zwischen 20° und 30° C schwanken. Die hier für Südperu angenommene Grenze zwischen BWh- und BWki-Wüste entspricht der in der Klimakarte von SAUER (1950) gebrachten Einteilung.

Die in den peruanischen BWh- und BWki-Wüsten fallenden Niederschläge gehören wahrscheinlich fünf verschiedenen Kategorien an, von denen die ersten drei allerdings wohl auf teilweise gemeinsame Ursachen zurückzuführen sind.

1. Nördliche Sommerregen. Sie sind nach PETERSEN (1935) überall in Nordperu einschließlich großer Teile der Sechurawüste jährlich zu beobachten; südlich von Chiclayo sind sie aber wohl nur noch in den Ausnahmejahren von einiger Bedeutung.

2. Östliche Sommerregen. Sie treten hauptsächlich in Mittel- und Südperu auf; wahrscheinlich sind sie den nördlichen Sommerregen nahe verwandt. Es kommt wohl in jedem Sommer selbst noch bei Lima zu ein bis zwei schwachen Regenfällen, die aber auf den Pflanzenwuchs ohne Einfluß sind, weil sie kaum ausreichen, um die Oberfläche des Wüstenbodens mit einer zusammenhängenden feuchten Schicht zu überziehen.

3. Die starken Regenfälle der Ausnahmejahre. Sie werden durch Anomalien des Humboldtstromes verursacht (vergl. Kap. III 7 u. 8). Die letzten Ausnahmejahre waren: 1953, in dem das Regengebiet nach Süden bis Chiclayo, 1925/26 als es bis Lima und 1891 als es bis Pisco reichte.

4. Garua-Niederschläge können gelegentlich vom benachbarten BWhn-Gebiet herkommend ungewöhnlich weit landeinwärts auftreten, wie es im Jahre 1956 der Fall war.

5. Tau scheint wenigstens an manchen Stellen regelmäßig zu fallen. Messungen liegen aber aus peruanischen Wüsten noch nicht vor.

Von diesen fünf Arten von Niederschlägen können sich Nr. 1 und 2 mit Nr. 4 überschneiden; alle Orte aber, an denen sich diese Überschneidung auf den Pflanzenbewuchs auswirken könnte, gehören den BWhn- bzw. BWkn-Klimabereichen an. Auf sehr große Strecken ist daher das BWh- und BWki-Gebiet frei von makroskopischen Organismen. Oft gelingt es erst nach langem Suchen, einige Flechten und unter einzeln liegenden Steinen einige Vertreter der spärlichen Fauna aufzufinden. Die wichtigste Wasserquelle scheint hier der Tau zu sein. Das Großrelief der Wüstenlandschaft wird aber in den Schutt- und Steinwüsten offenbar ganz durch das fließende

Wasser also durch Nr. 3, in den Sand- und Aschenwüsten aber auch stark durch den Wind bestimmt.

Die in den BWh- und BWki-Klimabereichen festgestellten natürlichen Lebensgemeinschaften sind:

A. Bereich der Wüste:

1. Schutt- und Steinwüste
2. Sandwüste
3. Salzwüste
4. Lehmwüste
5. Aschenwüste

B. Bereich der Süßgewässer

6. Durchströmtes Flußbett
7. Süßwasserteich
8. Schwimmende Pflanzendecken
9. Fels- und Blocksteinufer der Flüsse
10. Kies- und Geröllufer der Flüsse
11. Sandige Flußufer
12. Geröllsteilwände der Flüsse
13. Lehm- und Schuttsteilwände der Flüsse
14. Dürftig bewachsene Flußufer
15. *Typha*- und *Scirpus*-Bestand
16. Flußufergebüsch und Galeriewald
17. *Prosopis*wald
18. Grundwasserbedingte immergrüne Steppen und Halbwüsten
19. Wiesenufer
20. Sumpfwiese

C. Bereich der Salzlagenen:

21. Salzlagune
22. Salzufer
23. *Sesuvium*-Bestand
24. *Distichletum* („Kamelhöckerform“)
25. Gemischte Halophytenbestände
26. Dattelpalmen-Bestand

D. Marine Lebensstätten:

27. Felsufer des Meeres
28. Meeresnahe Felsen
29. Geröllstrand des Meeres
30. Meeresnahe Lehm- und Schuttsteilwände
31. Schillstrand des Meeres
32. Sandstrand des Meeres
33. Meeresdünen
34. Flußmündung
35. Warmwassergebiet des neritische Pelagials.

7. Die pazifischen BWhn- und BWkn-Klimabereiche (oder Bereich der warmen und kalten Feuchtluftwüsten Südamerikas)

Der Bereich des BWhn-Klimas der peruanischen Küste wurde bereits von H.-W. & M. KOEPECKE (1953a) eingehend behandelt, wo auch eine Einteilung in Lebensgemeinschaften gegeben wurde, so daß hier nur eine summarische Übersicht neben der Behandlung neuer Erkenntnisse und Ergänzungen gegeben zu werden braucht. Entscheidend für das Klima der gesamten peruanischen Küste ist der kalte Humboldtstrom (Kap. III 7). Er ist die Ursache sowohl für die Regenarmut des Gebietes als auch für die Bildung der tiefliegenden Garua-Wolkendecke im Südwinter und der Küstennebel im Südsommer. Von den durch fast immer unbewölkten Himmel und das zeitweilige Auftreten von Winden bereits ausreichend gekennzeichneten BWh- und BWki-Klimaten unterscheidet sich das BWhn-Klima besonders durch Windarmut, ungewöhnlich hohe Luftfeuchtigkeit, das Auftreten von Staubregen, fast ständige Bewölkung von April bis Dezember und durch niedrige Temperaturen.

Das Garuaklima kann in verschiedenen Formen auftreten; KÖPPEN (1931) nennt in seiner Liste der Symbole für die Klimaformeln vier Typen (vergl. Kap. III 8 h). Regelmäßiger Nebel tritt also im BWhn-Klima auf, das demnach das Klima der Lomas ist, d. h. derjenigen Stellen, an denen die Garua-Wolkendecke an die Küstenberge stößt, bzw. dem leicht welligen Lande aufliegt. In den unter der Wolkendecke liegenden Wüstengebieten und in den Flußoasen besteht statt dessen, ein n'- oder n''-Klima, ersteres in Südperu und Nordchile, das zweite in Mittelperu, während BWn''' vielleicht für manche Teile der ekuadorianischen Küste zutreffend sein mag. Betrachtet man die Lomasgebiete etwas genauer, so zeigt sich sofort, daß man von Nebelwüste eigentlich nur an der Peripherie dieser Gebiete sprechen kann, weiter im Inneren der Lomas besteht wenigstens in der Vegetationsperiode eine geschlossene tiefend nasse Pflanzendecke und ganz im Zentrum können parkartige Bestände, ja sogar kleine Wäldchen vorhanden sein, für die die Bezeichnung Wüste und selbst auch Steppe sinnlos erscheint. Will man die KÖPPENSchen Klimaformeln auf die Lomasgebiete anwenden, so müßte man also für die halbwüsten- bis steppenartigen Gebiete ein Nebelsteppenklima mit der Klimaformel BShsn und für die kleinen waldähnlichen Zentren etwa ein Csbm-Klima annehmen. Man hätte also auf engem Raume eine Vielzahl von Großklimaten beieinander, von denen jedes einzelne immer nur kleinen insel- oder ringförmigen Gebieten zukommt, die sich entlang der mittel- und südperuanischen Küste rhythmisch wiederholen.

Damit muß die Frage aufgeworfen werden, ob es überhaupt sinnvoll ist, die Klimaformeln nach KÖPPEN auch in einem derartigen Falle uneingeschränkt anzuwenden. Die Möglichkeiten, ein solches Territorium in Landschaften einzuteilen, liegen zwischen zwei Extremen, die man als „extremes Raffes“ und „extremes Spalten“ bezeichnen kann. Die erste Methode führt schließlich zur Zusammenfassung aller Wüstengebiete der Westküste zu einer „südamerikanischen Küstenwüstenlandschaft“, die das gesamte Gebiet der peruanisch-chilenischen Küste umfassen würde, soweit es zwischen dem Meer und der Grenze von Wüste und Regenhalbwüste liegt. Diesem Extrem steht die von H.-W. & M. KOEPECKE (1953a) gegebene Einteilung

schon sehr nahe, in der nur warme und kalte Feuchtluftwüsten unterschieden werden und in der zu den ersteren alle peruanischen Küstenwüsten als BWhn-Wüsten zu rechnen sind.

Die andere Seite, das Ergebnis einer zum Extrem gesteigerten Aufspaltung würde zu etwa der folgenden Gliederung der Küstenwüsten des Untersuchungsgebietes führen:

1. BWh: Heißes Trockenluftwüsten-Klima (Küstenteile von Nordperu, Klimakeil von Pisco-Ica, wüstenhaftes Hinterland in Mittelperu).

2. BWki: Kaltes Trockenluft-Wüstenklima (hochgelegene Gebirgswüsten in Südperu).

3. BWsn⁺: Warmes Feuchtluft-Wüstenklima (Wüsten und Flußoasen unterhalb der Garuanebeldecke in Nord- und Mittelperu).

4. BWsn⁻: Kühles Feuchtluft-Wüstenklima (Wüsten und Flußoasen unterhalb der Garuanebeldecke in Nordchile und wohl auch Südperu).

5. BWhsn: Warmes Nebel-Wüstenklima (Wüstenhafte Lomasformationen in Nord- und Mittelperu).

6. BWksn: Kühles Nebel-Wüstenklima (Wüstenhafte Lomasformationen in Nordchile und wohl auch Südperu).

7. BShsn: Warmes Nebel-Steppenklima (Steppenartige Lomasformationen in Nord- und Mittelperu).

8. BSksn: Kühles Nebel-Steppenklima (Steppenartige Lomasformationen in Nordchile und wohl auch Südperu).

9. Csbⁿ: Kühles Nebel-Waldklima (Waldartige Lomas in Südperu).

Zieht man nur das Großklima als Grundlage der Einteilung eines größeren Territoriums in Landschaften heran, so muß sich bei konsequenter Verfolgung dieses Prinzips die obige oder eine ihr sehr ähnliche Einteilung als die logisch richtige ergeben. Durch exakte meteorologische Beobachtungen in den peruanischen Wüstengebieten würde die Zahl der Klimabereiche wohl eher vermehrt als vermindert werden. Jedem der neun angeführten Klimabereiche entspricht auch tatsächlich eine charakteristische Landschaft mit besonderen Klimalexlebensstätten, mit Litoräabiotopten usw.; allerdings sind die einzelnen Landschaftsgebiete zum Teil nur klein, vielen von ihnen fehlt außerdem das wichtigste Merkmal einer Naturlandschaft: die Einmaligkeit (vergl. Einleitung). Das BWhsn-Klimagebiet z. B. kommt nicht in einem einzigen großen Gebiets-Exemplar vor, sondern in einer ganzen Serie von kleinen Gebieten, die aber in ihrer Gesamtheit in einem genau zu begrenzenden Territorium liegen. Dasselbe gilt auch für die anderen Lomasklimate, nen Gebieten, die aber in ihrer Gesamtheit in einem genau zu begrenzenden Territorium liegen. Dasselbe gilt auch für die anderen Lomasklimate und zwar haben sie nicht etwa verschiedene Verbreitungsgebiete, sondern sie sind zusammen mit den BWsn⁻- und BWsn⁺-Wüsten in genau demselben Bereich und zwar nur in ihm anzutreffen. Die einzelnen Klimagebiete der Nebelwüsten haben also in mancher Hinsicht Ähnlichkeit mit Lebensstätten vom Rang eines Biotops. Es nähert sich also in diesem Falle der ökogeographische Begriff der Landschaft sehr dem biozönotischen der Lebensstätte. Die gemeinsame Abhängigkeit von der Garuawolkendecke, die gleichartige geographische Verbreitung, die rhythmische Wiederholung der Klimate in

immer wieder derselben Reihenfolge rechtfertigt es, daß hier eine Zusammenziehung aller unter dem Einfluß der Garua stehenden Klimate zu den BWhn- und BWkn-Klimabereichen vorgenommen wurde.

Die sich an einem großen Teil der peruanischen Küste entlangziehende Kette der Lomasgebiete hat im Prinzip viel Ähnlichkeit mit einer langen Inselreihe, in der jede einzelne Insel mehrere Klimazonen besitzt. Ohne Zweifel muß man bei einer Inselwelt (z. B. Galapagos- oder Hawaii-Inseln) jede einzelne Zone in ihrer Gesamtheit als selbständige Landschaft auffassen. Man wird das mit um so mehr Recht tun dürfen, je mehr diese Landschaftsformen zu denen gehören, die man auch anderswo als selbständige Landschaften antrifft. Aber gerade diese Vergleichbarkeit fehlt in den Lomas weitgehend, wenn auch nicht vollständig. Gut vergleichbar ist die Garuaküste nur als Ganzes mit anderen ähnlichen Nebelküsten, z. B. der von Südwestafrika. Die Einheitlichkeit des Großklimas gegenüber dem der Nachbarlandschaften ist das entscheidende. Die Nebelküste als Ganzes hebt sich von ihrer Umgebung ab, und die orographischen und edaphischen Faktoren (Täler, Berge, Sand-, Felsboden u. a.) bedingen nichts weiter als Sonderformen, die im Rahmen des Gesamtklimas möglich sind. Würde man die einzelnen Lomaszonen zu eigenen Klimabereichen und damit zu selbständigen Landschaften erheben, so würde man nicht nur das Gesamtbild des Untersuchungsgebietes erheblich komplizieren, sondern man käme notwendigerweise auch zu solchen Absurditäten wie z. B. der, daß die Hochhäuser in Lima, deren oberste Stockwerke häufig in die Garuanebel hineinragen (während unten auf der Straße fast nie Nebel herrscht), oben bereits einer anderen Landschaft angehörten als unten.

Eine weitere Möglichkeit wäre BWh-, BWki-, BWsn⁺- und BWsn⁻-Klimagebiete zu einer Wüsten- und Flußoasenlandschaft zusammenzuziehen und diese einer sich aus den BWhsn-, BWksn-, BShsn-, BSksn- und Csbkn-Klimagebieten zusammensetzenden Lomaslandschaft gegenüberzustellen. Eine solche Wüsten-Flußoasenlandschaft wäre in biogeographischer Hinsicht sogar recht einheitlich aufgebaut. Diese Einheitlichkeit beruht allerdings 1. darauf, daß für die vom Grundwasser unabhängigen Lebensstätten die in den betreffenden vier Wüstenklimaten von einander abweichenden Klimafaktoren biologisch nur wenig bedeutsam sind, weil sie nur solche Faktoren modifizieren, die bereits unter dem Existenzminimum der meisten Organismen liegen oder im Vergleich zu anderen unwichtig sind, und darauf, daß 2. die sonst nur noch vorhandenen Lebensgemeinschaften der Gewässer und der Litoräa nur relativ wenig vom Großklima beeinflußt werden. In den Lomasgebieten würde dagegen eine wesentlich größere Vielfalt der Klimaxbiotope herrschen. Es würde auf diesem Wege außerdem erreicht werden, daß die Lebensstätten der Wüsten und der Litoräa und Gewässer nur in einem Klimabereich aufgeführt würden und nicht in sehr ähnlicher Weise mehrmals für die verschiedenen Wüstenklimabereiche wiederholt werden müßten. Trotz solcher praktischen Vorteile einer derartigen Einteilung wird hier aber doch eine Gliederung nach der sichtbaren Wirkung des Großklimas auf die Landschaft vorgezogen. Man ist sich nämlich selten im Zweifel, ob man sich in einem BWh- oder in einem BWsn⁺- usw. Gebiet befindet. Eine für die gesamten Feuchtluftwüsten zutreffende Abkürzung wäre BWhn- und BWkn-Klimabereich.

Die peruanischen Nebelwüsten bilden ein nur von Chimbote bis Casma, ferner von Pisco bis Ica und von Ilo bis Iquique (Chile) durch BWh-Wüsten unterbrochenes langgestrecktes Gebiet zwischen Chiclayo (typisch erst von Trujillo) und Nordchile. Weiter nördlich erreicht umgekehrt die BWh-Wüste in breiter Fläche das Meer, nur von einigen kleinen Nebelwüstengebieten unterbrochen, die am Cerro Illescas und in der Silla von Paita liegen. Spuren findet man auch noch bei Punta Pariñas. Nach Süden zu reicht die Wüste bis 28° S. (SCHMITHÜSEN, 1956) oder sogar bis 30° S. (FERREYRA, 1953).

Die Nebelwüstengebiete Perus sind in biogeographischer und biozönotischer Hinsicht nicht ganz einheitlich. In großen Zügen betrachtet, zeichnen sich in den Lomasgebieten zwei Teilgebiete ab, ein nördliches und ein südliches, die durch den Klimakeil von Pisco-Ica mit BWh-Klima von einander getrennt sind. Obwohl bisher noch keine ausreichenden meteorologischen Daten vorliegen, scheint der nahe liegende Schluß berechtigt zu sein, daß die mittelperuanische Küste ein BWkn-Klima und die südperuanische ein BWkn-Klima besitzt, das, wie auch aus SAUER (1950) hervorgeht, für die nordchilenische Küste typisch ist.

Die im BWkn- bzw. BWkn-Klimabereich bisher festgestellten natürlichen Lebensgemeinschaften (vergl. auch die Einteilungen in H.-W. & M. KOEPCKE 1951 und 1953a) sind die folgenden:

A. Bereich der Nebelwüste:

1. Schutt- und Steinwüste
2. Sandwüste
3. Lehmwüste
4. Aschenwüste
5. Salzwüste (nur an ganz wenigen Orten)

B. Bereich der Nebelvegetation

- I. Bestände wurzelloser Xerophyten und Halb-xerophyten
 6. *Nostoc*-Sandloma
 7. Rentierflechten-Sandloma
 8. Bestände wurzelloser Trillandsien (*Tillandsietum*)
- II. Bestände haftender und wurzelnder Xerophyten und Halb-xerophyten
 9. Algenloma auf hartem Grund
 10. Flechtenloma auf hartem Grund
 11. Moosloma
 12. Felswände mit Bromeliaceenbewuchs
- III. Sukkulentenbestände
 13. *Islaya*-Loma
 14. *Calandrinia*-Loma
 15. *Haageocereus*-Loma
 16. *Neoraimondia*-Loma
- IV. Kraut- und Strauchloma
 17. Hygrophyten-Sandloma
 18. Hygrophyten-Steinloma
 19. Laubabwerfende Strauchloma
 20. Immergrüne Strauchloma
- V. Baumloma

- 21. Parkloma
- 22. Waldloma
- C. Bereich der Flüsse:
 - 23. Durchströmtes Flußbett
 - 24. Kies- und Geröllufer der Flüsse
 - 25. Sandige Flußufer
 - 26. Geröllsteilwände der Flüsse
 - 27. Dürrtig bewachsene Flußufer
 - 28. Überhängende Böschungen
 - 29. Flußufergebüsch und Galeriewald
 - 30. *Trixis*-bestände der Lomas (vergl. Kap. III, 7 e)
- D. Bereich der Süßwasserteiche:
 - 31. Süßwasserteiche
 - 32. Schwimmende Pflanzendecken
 - 33. *Typha*- und *Scirpus*-Bestände
 - 34. *Equisetum*-, *Cladium*-, *Phragmites*-, *Arundo*-Bestände
 - 35. Sumpfwiese
- E. Bereich der Salzlagenen:
 - 36. Salzlagune
 - 37. Salzufer
 - 38. *Salicornia*-Bestand
 - 39. *Sesuvium*-Bestand
 - 40. Gemischte Halophytenbestände
 - 41. *Distichletum*
- F. Bereich des Meeresufers:
 - 42. Felsufer des Meeres
 - 43. Sandstrand des Meeres
 - 44. Geröllstrand des Meeres
 - 45. Flußmündung
 - 46. Meeresnahe Felsen
 - 47. Guanofelder
 - 48. Meeresnahe Geröllsteilwände
 - 49. Meeresdünen
- G. Bereich des Meeres:
 - 50. Neritisches Pelagial des Humboldtstromes.

8. Der BSGkw-Klimabereich des westlichen Andenabhanges

(oder Bereich der mittel- und südperuanischen kalten Bergsteppen)

Die BSChw-Variante des BShw-Klimabereiches geht schon in manchen Teilen Nordperus mit zunehmender Höhe über dem Meer ebenso aber auch nach Süden zu in andersartige Steppenformationen über. Die Ursachen dieser Verschiedenheit sind im Großklima zu suchen, das in Richtung auf den Gebirgskamm kälter und niederschlagsreicher, mit steigender südlicher Breite aber in denselben Höhenlagen ebenfalls langsam kälter, jedoch gleichzeitig trockener wird. An das nordwestperuanische Flachlandgebiet mit BShw-Klima schließt sich landeinwärts ein waldbedecktes Gebirgsland

mit höheren Niederschlägen an (Af-, Am-, Aw-, Cfi- und Cwib-Klimate), in dem das BSk-Klima nur auf kleine Gebiete beschränkt ist. Südlich von 7° S. erscheinen aber umgekehrt die Waldgebiete als in den BSk-, oder genauer BSGkw-Klimabereich eingestreute Inseln.

In biozönotischer Hinsicht besteht ein erheblicher Unterschied zwischen dem in Rede stehenden Bergsteppengebiet und dem im vorigen Abschnitt dieses Kapitels behandelten BSh- bzw. BSGhw-Bereich. Dieser Unterschied ist offenbar auf die allgemein niedrigen Temperaturen im erstgenannten Bereich zurückzuführen. Es ist aber möglich, daß die biozönotische Grenze zwischen diesen beiden Klimabereichen nicht genau an der von KÖPPEN definitionsgemäß festgelegten Grenze für das Formelsymbol k : "(winter-)kalt, Jahrestemperatur unter 18°, wärmster Monat über 18°", sondern stellenweise wesentlich tiefer verläuft. Trotzdem wird hier zur Kennzeichnung des Klimas der mittel- und südperuanischen Bergsteppen das Symbol k benutzt, weil andere durch die Klimaformeln ausdrückbare Unterschiede zwischen den beiden biozönotisch so verschiedenen Steppengebieten nicht zu bestehen scheinen. Da die KÖPPENSchen Klimaformeln auf biozönotischen Grundlagen beruhen, sollten die Definitionen der Formelsymbole notfalls den biozönotischen Gegebenheiten entsprechend abgeändert werden, was im Falle von k wahrscheinlich erforderlich ist.

Das biozönotisch so auffallend uneinheitliche Bild des BSGkw-Klimabereiches hat seine Ursache zum Teil darin, daß die beiden ökologisch entscheidenden Faktoren Feuchtigkeit und Temperatur hier fast gleichsinnig zusammenwirken, so daß hier mit zunehmender Höhe ein besonders schneller Wechsel der Zonen eintreten muß. Es besteht aber in diesem Teil des Andenabhangs nicht nur ein einfacher vertikaler Zonenwechsel sondern auch ein beträchtlicher Wandel in der Art der Zonierung und in den vorherrschenden Arten der Tiere und Pflanzen, den man besonders deutlich erkennt, sobald man an verschiedenen Stellen des Untersuchungsgebietes ökologische Querschnitte anlegt. Dieser biogeographische Wechsel innerhalb des BSGkw-Klimabereiches wird dadurch bedingt, daß an der Westseite der Anden Isohygren und Isothermen nicht genau parallel verlaufen, so daß im Norden eine ganz andere Kombination zwischen Temperatur, Niederschlagsverhältnissen und dem Höhenfaktor gegeben sein muß als im Zentrum oder gar im Süden des Gebietes.

Der BSGkw-Klimabereich erweist sich damit also als ein sehr komplexes Gebilde. Die für eine Landschaft verlangte ökogeographische Einheitlichkeit ist in diesem Falle nur zu erreichen, wenn man nicht nur jede einzelne Zone, sondern jedes durch eine besondere Klimax-Lebensgemeinschaft ausgezeichnete Gebiet als einen besonderen Großklimabereich betrachten und für sich behandeln würde. Durch ein solches Vorgehen würde ähnlich wie im Falle der warmen und kalten Feuchtluftwüsten (BWhn- und BWkn-Klimabereich) eine außerordentlich hohe Zahl von Großklimabereichen benannt werden müssen, die schnell wechselnd auf engem Raum dicht umeinander geschart und miteinander verzahnt wären. Die Ursache der Mannigfaltigkeit ist in diesem Falle aber eine andere als bei den Feuchtluftwüsten. Dort handelte es sich in erster Linie um eine durch verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse bedingte Mannigfaltigkeit, hier dagegen um eine durch die Kombination von Regenmenge (bzw. Zahl der Regenmonate)

und Temperatur verursachte Vielfalt. Während sich in den Feuchtluftwüsten unter einem einheitlichen Großklima alle Zwischenstufen von der Wüste bis zum Wald einstellen, gibt es in den BSGkw-Klimabereichen nur Halbwüsten bis Buschsteppen. Die Einheit dieses Gebietes ist dabei aber nicht durch die Arten sondern vor allem durch die Lebensformen gegeben. Große Sukkulenten, strauchartige Halbsukkulenten, immergrüne Hartlaubsträucher, regenzeitgrüne Kräuter und Gräser sind die in ihrem gegenseitigen Mengenverhältnis wechselnden hauptsächlichen Lebensformtypen der Pflanzen. Die Einheitlichkeit der Lebensformen berechtigt uns also dazu, dieses Gebiet als eine ökogeographische Einheit aufzufassen, das dem Wechsel der Arten entsprechend und damit auch der Lebensgemeinschaften weiter unterteilt werden muß, wie es die weiter unten folgende Liste der Lebensstätten erläutert. Als Grenze zwischen dem nördlichen und südlichen Unterbereich wird die Wüste von Ica angenommen. Wollte man das ganze Gebiet in eine Reihe von Klimabereichen weiter zerteilen, so müßten dafür übrigens erst die KÖPPENSchen Klimaformeln abgeändert werden, da sie in der gegebenen Form die biologisch bedeutsamen Klimaunterschiede in einem solchen Falle des ungefähr gleichsinnigen Variierens zweier Klimafaktoren nicht deutlich auszudrücken vermögen.

Für den Sektor von Lima wird von M. КОЕРСКЕ (1954a) eine horizontale Dreiteilung des Klimabereiches versucht. Hier wird dem eine Zweiteilung vorgezogen, weil dann wenigstens für den nördlichen Unterbereich in gewisser Weise Anschluß an die von CHAPMAN (1917 und 1926) für Kolumbien und Ekuador bis Nordwestperu vorgenommene Einteilung des westlichen Andenabhangs in „subtropische“ und „temperierte“ Zonen gefunden wird. Der komplizierte Bau des BSGkw-Klimabereiches ist für die theoretische Ökogeographie von besonderer Bedeutung. KÜHNELT (1943) geht neben der Behandlung der „Kleinzonation“ an Ufern auch auf die Zonen der Höhenstufen ein, wobei er feststellt, daß der Floren- und Faunenwechsel kein gleitender ist, sondern, daß es horizontale Verbreitungsgrenzen gibt, die sich an bestimmten Stellen häufen. Ein solches Gebiet der Häufung der höhen- und klimabedingten Kleinzonen ist der BSGkw-Klimabereich.

Im Erscheinungsbild ähnliche aber durch wiederum andere Arten ausgezeichnete BSGkw-Klimabereiche gibt es auf der atlantischen Andenseite in den tiefen interandinen Tälern, besonders auch im trockenen Marañón-Tal. Für den westlichen BSGkw-Klimabereich kann die folgende Einteilung in Lebensgemeinschaften und Lebensstätten gegeben werden:

A. Bereich der Bergsteppen:

I. Nördlicher Unterbereich des BSGkw-Klimabereiches:

a) Untere Sektion

1. Regenzeitgrüne Grassteppe
2. Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden
3. *Armatocereus*-Steppe
4. *Carica*- und *Jatropha*-Steppe
5. *Espostoa*-Steppe
6. Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf Schutt- und Steinboden
7. Schutthalden und erdige Abhänge

8. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs
9. Bromeliaceen-Bestände
 - b) Obere Sektion
10. *Pitcairnia*-Bestand
11. Ausdauernde Grassteppe mit eingestreuten Sträuchern
12. Immergrüne Schutthalden und erdige Abhänge
13. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs
14. Lupinen-Heide

II. Südlicher Unterbereich des BSGkw-Klimabereiches:

a) Untere Sektion

15. Regenzeitgrüne Krautsteppe auf sandigem Grund
16. Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden
17. *Browningia*-Halbwüste
18. *Neoraimondia*-Steppe
19. Gemischte Sukkulentenbestände
20. Bromeliaceen-Bestände
21. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs
22. Schutthalden und erdige Abhänge

b) obere Sektion

23. Tolaheide
24. Gemischte Busch- und Kakteensteppe

B. Bereich der Gewässer:

25. Durchströmtes Flußbett
26. Gebirgsbach
27. Fels- und Blocksteinufer
28. Kahle Felswände
29. Schuttsteilwände
30. Lehm- und Geröllsteilwände
31. Kies- und Geröllufer der Flüsse
32. Niedrig bewachsene Flußufer
33. Flußufergebüsch
34. Bachschluchtengebüsch
35. Sumpfwiese
36. *Typha*-Bestand

9. Der westandine Cfi-Klimabereich

(oder Bereich des mesothermen Regenwaldes an der Westseite der südamerikanischen Anden)

Nach CHAPMAN (1917 und 1926) nimmt der mesotherme („subtropische“) Regenwald in Kolumbien und Ekuador an der Westseite der Anden einen breiten Raum ein und reicht noch ein Stück nach Nordwestperu hinein: Auf peruanischem Gebiet besteht jedoch keine geschlossene Waldzone mehr, sondern der Wald ist in eine Reihe kleiner inselartiger Gebiete aufgeteilt. Solche Gebiete liegen z. B. bei Canchaque bzw. Palambla, beim Porculla-Paß und besonders im Bereich der Hacienda Taulis. In Taulis erreicht diese Zone auf fast 7° S. ihre Südgrenze, was bereits WATKINS (nach ZIMMER,

1931—1955) feststellte. Die besondere Bedeutung des Waldes von Taulis und der nur wenig weiter südlich gelegenen Montaña de Nanchó wurde bereits von RAIMONDI und von WEBERBAUER (1945 und 1951) erkannt. Weiter südlich scheinen nur noch Fragment- und Reliktvarianten ohne ökologisches Schwergewicht zu existieren wie z. B. auf den Hacienden Huacraruco und Llaguén, sowie bei San Damián. Die meisten Autoren übergehen diese Waldgebiete ganz. Ein besonderes Interesse an ihnen hatte aber CHAPMAN (1926). Abschließende Arbeiten über die Untersuchungen seines Sammlers WATKINS liegen nicht vor; einiges ist jedoch aus der Expeditions-Sammelkladde von WATKINS (1929, Manuskript) und aus verschiedenen Arbeiten ZIMMERS (1931—1955) zu entnehmen. ZIMMER (1937, XXVI, S. 15) glaubt auch, daß in Peru nirgends eine direkte Verbindung der west- und ostandinen mesothermen Zonen über die Anden hinweg besteht.

Nach KÖPPEN (1931) ist Cfi das Klima von Bogotá, das er ein „ewiges Aprilwetter“ nennt. Cfa bezeichnet er als „virginisches Klima“, das man z. B. im südlichen Japan und an der Ostküste Australiens von 25 bis 34° S. findet. Dort ist der Sommer heiß mit dem wärmsten Monat über 22° Mitteltemperatur. Verwandte Klimate sind noch Cfb, das „sommerkühle Buchenklimate“ mit der wärmsten Monatstemperatur unter 22° C (z. B. Teile von Deutschland, Südchile und Neuseeland) und das Cfb1-Klima, das „laue Klima“, in dem im kältesten Monat wenigstens 10°, im wärmsten weniger als 22° C Mitteltemperatur herrscht, was z. B. auf den Azoren, an der Südküste des Kaplandes und auf der Nordinsel von Neuseeland der Fall ist. KÖPPEN unterscheidet nicht zwischen Cfa-Klima und Cfb-Klima sondern behandelt nur Cfi, das er „feucht isothermes Bergklima der Tropen“ nennt. Der Unterschied zwischen dem wärmsten und dem kältesten Monat soll nicht mehr als 5° C betragen, was für Taulis wohl zutrifft. KÖPPEN sagt: „Am Osthang der Anden zieht sich ein Streifen solchen Klimas fast ununterbrochen vom nördlichen bis zum südlichen Wendekreis, wo dieser Unterschied nur im nördlichsten und südlichsten Teil etwas über 5° steigt“. An einer anderen Stelle sagt er: „Faßt man die lauen und isothermen Teile des Cf-Klimatypus zusammen und erweitert die Grenze bis zu etwa 7° Mitteltemperatur des kältesten Monats, so kann man unter allgemein bekannten Pflanzen die Fuchsien als besonders gute Vertreter dieser Klimate nennen“. . . . „Auch Baumfarne und die Koniferengattung *Podocarpus* sind für sie sowohl in Südamerika als in Afrika und Australien nebst der Inselwelt von Sumatra bis Neuseeland charakteristisch“. Dem in dieser Arbeit als feucht mesotherm bezeichneten Waldgebiet dürfte also die Klimaformel Cfi zukommen, wenn auch KÖPPEN (1931) zu seiner Charakterisierung Pflanzen nennt, die im Untersuchungsgebiet zum Teil erst oberhalb dieses Klimabereiches auftreten. Das Klima des mesothermen Waldes ist beständig feuchter (f) als das des darübergerlegenen oligothermen Cwib-Gebietes, das auch einen schärfer ausgeprägten Jahreszeitenwechsel (w) besitzt. Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführte, auf CHAPMAN (1917 und 1926) zurückgehende Trennung von mesothermen („subtropischen“) und oligothermen („temperierten“) Wäldern der Anden kann aber auch schon deshalb nicht exakt durch die von KÖPPEN definierten Formelsymbole zum Ausdruck gebracht werden, weil die Grenze zwischen diesen beiden Waldformen ganz oder teilweise in dem vom Klimafaktor b („Temperatur des wärmsten

Monats unter 22°, mindestens 4 Monate über 10°“) beherrschten Gebiet verläuft. Würde die definitionsgemäß bei 22° liegende Grenze zwischen den Klimafaktoren a und b um einige Grade tiefer angenommen werden, so wäre wohl Cfi die den mesothermen Wäldern gemäße Klimaformel.

Die Zahl der natürlichen Lebensstätten und Lebensgemeinschaften des westandinen Cfi-Klimabereiches ist nur sehr klein:

- I. Bereich des mesothermen Regenwaldes:
 1. Immergrüner mesothermer Regenwald
 2. Waldrand des immergrünen mesothermen Regenwaldes
 3. Dürftig bewachsene immergrüne Felswände
 4. Nebelwald
- II. Bereich der Gewässer
 5. Durchströmtes Flußbett
 6. Gebirgsbach
 7. Fels- und Blocksteinufer

10. Der westandine Cwib-Klimabereich

(oder Bereich der oligothermen Bergwälder an der Westseite der südamerikanischen Anden)

In Kolumbien schließt sich nach CHAPMAN (1917 und 1926) an die mesotherme („subtropische“) Waldzone die oligotherme („temperierte“) Zone an, die bis zur Waldgrenze hinaufreicht und in die Paramos übergeht. Auch im Untersuchungsgebiet besteht eine solche Koppelung der mesothermen und oligothermen Waldzonen, indem der oligotherme Wald überall dort vorhanden ist, wo es mesothermen Wald gibt. Umgekehrt braucht jedoch nicht mesothermer Wald vorhanden zu sein, wo es oligothermen gibt. Nördlich von Taulis besitzt die feucht oligotherme Zone eine große Kontinuität, wenn auch von einer geschlossenen Waldzone kaum die Rede sein kann, allein schon deshalb nicht, weil einige Pässe wie der Porculla-Paß unter der Untergrenze des oligothermen Waldes liegen. Südlich von Taulis gibt es praktisch keine das Landschaftsbild beherrschenden mesothermen Wälder mehr, wohl aber noch zahlreiche oligotherme, die sich als lange bis fast zur chilenischen Grenze reichende Kette von nach Süden zu immer weiter auseinander liegenden, immer kleiner, lichter und niedriger werdenden lichten Bergwäldern und Bergwäldchen fortsetzen. In sehr großer Ausdehnung und in über weite Strecken geschlossenen, als Ceja de la Montaña bezeichneten Beständen findet man den oligothermen Bergwald an den Osthängen der kolumbianischen, ekuadorianischen, peruanischen und bolivianischen Anden. Die Tatsache des Bestehens von direkten Verbindungen der westlichen und ostwärtigen oligothermen Wälder über die kontinentale Wasserscheide hinweg ist für die biogeographische Beurteilung des gesamten Untersuchungsgebietes von großer Bedeutung. Nähere Einzelheiten über die oligothermen Wälder sind aus Kap. V 8 f und h, VII 2 und VIII 3 f zu entnehmen.

Viele Autoren bezeichnen die Bergwälder überhaupt als Nebelwälder, ohne die gerade dort so gut ausgeprägte Zonierung zu beachten. Wie schon bei der Behandlung des eigentlichen Nebelwaldes ausgeführt wurde, sollte man aber lieber als Nebelwald nur eine ziemlich schmale Zone bezeichnen, die sich zwischen mesothermen und oligothermen Wald einschiebt, ohne daß etwa damit gesagt sein soll, daß es in den anderen Wäldern etwa niemals Nebel gäbe. Nebelwald kommt in den meisten tropischen Gebirgen vor. Die einzelnen Gebiete zeigen neben zahlreichen Gemeinsamkeiten aber auch bedeutende biogeographische Unterschiede. Auch die Park- und Waldlomas können mit den Nebelwäldern verglichen werden. Als Charakterpflanzen des Nebelwaldes werden vielfach die Baumfarne genannt. Im Untersuchungsgebiet erweisen sie sich aber als an kühles feuchtes Waldklima angepaßt, ohne so extrem an den Nebelwald gebunden zu sein, wie es nach manchen Darstellungen (z. B. HODGE 1956) zu sein scheint, da sie sowohl bis etwa 400 m unterhalb des bei 2000 m liegenden Nebelmaximums als auch noch bis 2700 m Höhe nicht selten gefunden werden.

Die für den Cwib-Klimabereich notierten natürlichen Lebensgemeinschaften sind:

A. Bereich der Hartlaubwälder:

1. Immergrüner oligothermer Regenwald
2. Immergrüner oligothermer lichter Bergwald
 - a) *Oreopanax*-Bestand
 - b) *Eugenia*-Bestand
 - c) *Escallonia*-Bestand
 - d) *Polylepis*-Bestand
 - e) Mischbestände

B. Bereich der Steppe:

3. Immergrüne Buschsteppe
4. Regenzeitgrüne Buschsteppe
5. Felsig-steinerne Berghänge mit gemischtem Bewuchs.

C. Bereich der Gewässer:

6. Bergbach
7. Bachschluchtengebüsch
8. Sumpfwiesen und Kleinmoore.

11. Der hochandine ETHiw-Klimabereich

(oder Bereich des Höhengraslandes der Anden bzw. Punagrasland)

Über der ersten Waldgrenze, also oberhalb des Cwib- und des BSGkw-Klimabereiches befindet sich das große andine Steppen- und Polsterpflanzen-Gebiet, in dem ziemlich regelmäßig Fröste und gelegentliche Schneefälle vorkommen. In diesem Klimabereich ist das Büschelgrasland, auch Puna- oder Ichu-Grasland genannt, die bei weitem vorherrschende natürliche Lebensstätte, so daß es sicher berechtigt ist, das gesamte Gebiet als den Bereich des Höhengraslandes der Anden zu bezeichnen. Das Büschelgrasland ist überall in den peruanischen Anden vorhanden und zeigt eine nur geringe geographische Variation. Bestanden schon recht enge Bezie-

hungen zwischen den oligothermen Zonen der westlichen und ostwärtigen Andenseiten, weil sie in Nordperu miteinander in Verbindung stehen, so ist im Bereich des Höhengraslandes überhaupt keine klare Trennung und deshalb auch kein deutlicher Unterschied zwischen Ost und West mehr feststellbar. Die kontinentale Wasserscheide ist hier keine biogeographische Grenze, da das Höhengrasland an zahlreichen Stellen des gesamten Andenraumes über sie hinweggeht. In wie weit isolierte Bergzüge und Berggipfel, wie man sie hauptsächlich auf der atlantischen Seite findet, biogeographische Eigenheiten besitzen, ist ein noch zu studierendes Problem.

Es wird sicherlich nicht ohne Widerspruch hingenommen werden, daß hier bereits das Punagrasland zum E-Klimabereich gerechnet wird, da doch KÖPPEN (1931) selbst ausführt, daß eine Zwischenform von Cw- und BSw-Klima z. B. am Titicacasee in 3800 m Höhe sowie in SO-Brasilien, Mexico und Abessinien vorkomme. Er teilt diese klimatische Zwischenform noch in eine untere Stufe („mexicanische Agaven- und Maisbaukultur“) und eine obere Stufe („peruanische Quinoa-Anbauzone“) ein. Dazu ist zu sagen, daß einerseits das gesamte Titicacabecken ohne Zweifel im Gebiet des Höhengraslandes liegt, daß es aber andererseits auch ein Gebiet intensiven Ackerbaus ist. Im ganzen Untersuchungsgebiet fällt dagegen die obere Grenze des Ackerbaus ungefähr mit der Grenze zwischen Wald bzw. Buschsteppe und Höhengrasland zusammen. Nur an ganz wenigen besonders geschützten Stellen findet man noch vereinzelt Äcker im unteren Teil der Puna. Da nur ein verhältnismäßig schmaler Gürtel um den Titicacasee herum Ackerland ist, ist anzunehmen, daß dort ein besonderes Seeklima herrscht, indem der See ausgleichend auf den täglichen Wechsel der Temperaturen wirkt. Nur wenige Kilometer vom See entfernt findet man in Gebieten, die kaum höher liegen als die terrassierten Berge am See (Abb. 111) riesige nur mit Büschelgras bestandene Flächen, in denen kein Ackerbau mehr möglich zu sein scheint.

Der Gegensatz zwischen dem im ganzen Andenraum sehr einheitlichen Höhengrasland, das riesige Flächen des Gebirges bedeckt, und dem Steppe- und Waldgebiet des westlichen Andenabhangs ist so groß, daß es nicht angeht, beide nur als besondere Formen des BS- bzw. Cw-Klimas aufzufassen. Vielmehr zeigt sich, daß von der Wald- und Buschsteppen-Grenze an aufwärts etwas Neues, der weitgehend in sich einheitliche Hochgebirgsraum beginnt. Seine Untergrenze ist offensichtlich die Grenze, bis zu der herab regelmäßig Nachtfröste auftreten. Wenn auch die Untergrenze des E-Klimas definitionsgemäß wohl etwas höher liegt, also irgendwo quer durch das Höhengrasland verläuft, so liegt dennoch die ökogeographisch entscheidende Grenze an der geschilderten Stelle; man müßte also, wenigstens für den peruanischen Andenraum, die von KÖPPEN (1931) (vergl. Tabelle 1) aufgestellte Definition: „E: wärmster Monat unter 10°C“ etwas erweitern. Eine solche Änderung wäre sicherlich im Sinne KÖPPENS, denn er bezeichnet E als „die kalten Klimate jenseits der Baumgrenze“. Er sagt ferner: „An mehreren Stellen, besonders in den Zentralalpen und am Kap Horn, gehen Waldungen und Baumgruppen nachweislich bis zu den Isothermflächen 8° und 7° des wärmsten Monats hinauf. Auf windgepeitschten Inseln, Küsten und Berggipfeln wird der Baumwuchs auf Schlupfwinkel beschränkt...“ Es kann also gelegentlich unter dem E-Klima selbst noch



Abb. 111: Ufer des Titicacasees mit Sandstrand, Flußmündung und terrasierten Bergen (Ackerland). Ostufer des Sees bei Camjata.

Waldungen und Baumgruppen geben. So ist es auch im Untersuchungsgebiet, in dem noch rund 1000 m über der eigentlichen Waldgrenze bei 4000—4200 m bis 4500 m an günstigen Stellen nochmals Wälder, die *Polylepis*-Wälder, auftreten. Die Jalca Nordperus ähnelt den ekuadorianischen Páramos, denen ein ETHfi-Klima zukommen dürfte.

Eine erste ökologische Einteilung des Höhengraslandes im Sektor von Lima bringt M. KOEPCKE (1954a), worauf die folgende Einteilung basiert:

- A. Bereich der Grassteppen (oder Puna-Grasland):
 - 1. Büschelgrasland
 - 2. gleichmäßig und niedrig bewachsenes Grasland
- B. Bereich der hochandinen Wälder und Buschsteppen:
 - 3. *Polylepis*wald
 - 4. *Polylepis*-Buschsteppe
 - 5. *Puya raimondi*-Bestand
 - 6. Hochandine Buschbestände
 - 7. Tolaheide
 - 8. *Tetraglochin*-Heide

9. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs
10. Hochgebirgshalbwüsten
- C. Bereich der Gewässer:
 11. Hochgebirgssee
 12. Salzlagune
 13. Durchströmtes Flußbett
 14. Gebirgsbach
 15. Regenzeitliche
 16. Schwimmende Pflanzendecken
 17. Fels- und Blocksteinufer der Flüsse und Seen
 18. Kies- und Geröllufer der Flüsse und Seen
 19. Sandige Fluß- und Seeufer
 20. Lehm- und Schuttsteilwände
 21. Überhängende Böschungen
 22. Unbewachsene Schlammufer der Seen
 23. Dürftig bewachsene Flußufer
 24. Wiesenufer
 25. Sumpfwiese
 26. *Scirpus*-Bestand
 27. Zeitweilig trockene Teichböden
 28. Bachschluchtengebüsch (nur stellenweise vom Andenabhang her eindringend).

12. Der hochandine EFHi-Klimabereich (oder Bereich des Schneeklimas der tropischen Anden)

Dem Höhengrasland in landschaftlicher und klimatischer Hinsicht nahestehend ist der zweite Großklimabereich der Anden Perus, das noch weiter oberhalb (bei etwa 4500 m beginnend) liegende Gebiet der Polster- und Rosettenpflanzenmatten, der Hochgebirgswüsten und Gletscher. Dies ist das Gebiet, in dem es in jeder Nacht friert und in dem nur wenig höher ein ständig gefrorener Boden vorhanden ist. Es sei nochmals besonders darauf hingewiesen, daß die tropischen Schneeklimate von den arktischen und antarktischen dadurch wesensverschieden sind, daß der Wechsel von Frost und Wärme kein Jahreszeitwechsel sondern ein Tageswechsel ist. Auch im EFHi-Klimabereich spielt die Wasserscheide zwischen Pazifik und Atlantik keinerlei biogeographische Rolle, wahrscheinlich ist sie auch ökologisch unwesentlich. Die im EFHi-Klimabereich beobachteten natürlichen Lebensgemeinschaften sind:

- A. Bereich der Polsterpflanzen:
 1. Polster- und Rosettenpflanzenmatten
 2. *Distichia*-Moore
 3. *Plantago*-Moore
- B. Bereich der Hochgebirgshalbwüsten, -wüsten und der Gletscher:
 4. Hochgebirgshalbwüste
 5. Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs

- 6. Hochgebirgswüste
- 7. Gletscher und Schneeflächen
- C. Bereich der Gewässer:
 - 8. Gletscherbach
 - 9. Gletschersee.

13. Die Klimabereiche des Meeres

Während sich die Lebensstätten der Süß- und Brackgewässer ohne große Schwierigkeiten in die terrestrischen Landschaften eingliedern lassen, ja sogar zu den „überall vorkommenden Einsprengseln“ gehören, ist eine besondere Diskussion der marinen Verhältnisse erforderlich.

In der Tiergeographie ist es üblich, Land (einschließlich der Süßgewässer) und Meer (einschließlich der Meeresufer) in verschiedener Weise unabhängig voneinander in biogeographische Regionen einzuteilen. Die für die Festländer geprägten Begriffe Neotropische, Äthiopische usw. Region wendet man nicht auf die benachbarten Meeresteile an, die man nach anderen Gesichtspunkten gliedert. So pflegt man z. B. die ganze Westküste Amerikas noch zum Atlantischen marinen Faunengebiet zu rechnen (SCHILDER 1952).

In dieser Arbeit steht jedoch nicht die Grobeinteilung der Meere zur Diskussion, wohl aber können auf Grund der gemachten Beobachtungen einige Aussagen über die natürliche Gliederung der Meeresteile gemacht werden, die der Küste des Untersuchungsgebietes vorgelagert sind.

Ein großer Teil dieser Küste steht unter dem Einfluß des kalten Humboldtstromes, der den angrenzenden Landbiotopen und damit der Landschaft großer Teile des Untersuchungsgebietes seinen Stempel aufdrückt. Es ist deshalb von vorn herein wahrscheinlich, daß gerade die marinen Lebensgemeinschaften ihre Eigenheiten besitzen werden. Eine nähere Betrachtung der Küstenfauna bestätigt das auch weitgehend, indem sich eine sehr große Anzahl von Arten als im Bereich des Humboldtstromes endemisch erweist. Da unsere Kenntnis der marinen Lebensstätten der peruanischen Küste aber noch sehr gering ist, ist es leider noch nicht möglich, festzulegen, welche Lebensstätten dem Humboldtstrom eigentümlich sind und besonders auch welche ihm von denjenigen fehlen, die in den angrenzenden Meeresbereichen vorkommen. Unter den Lebensstätten des Meeresufers scheint der Geröllstrand eine Eigenheit des Humboldtstromes zu sein, während er umgekehrt durch das Fehlen der Mangrovegebiete, sowie von Schlamm- und Schlickufern besonders charakterisiert wird.

Wie H.-W. KOEPECKE (1956b) näher erläutert und abbildet, befindet sich vor der nordperuanischen Küste, etwa bei Cabo Blanco oder Máncora beginnend und bis Mexico nach Norden reichend das als panamaisches Faunengebiet (panamaic province) bekannte tropische Meeresgebiet. Dieses liegt ungefähr den Af- und Aw-Klimabereichen des Landes vorgelagert.

Zwischen den Lobos-Inseln und Máncora befindet sich sowohl auf dem Lande als auch im küstennahen Meere ein interessantes Übergangsgebiet. Es besitzt eine Reihe endemischer Formen und zeigt nicht zuletzt auch bemerkenswerte Beziehungen zur marinen Küstenfauna der Galapagos-Inseln. Viele Arten dieses Übergangsgebietes sind aber auch noch bis Südekuador

verbreitet und einige von ihnen kommen auch noch an den Unterbrechungsstellen des Humboldtstromes vor, besonders von Chimbote bis Huarmey und bei Pisco. Alle diese Gebiete zeichnen sich weniger durch eine Übergangstemperatur des Wassers aus als vielmehr dadurch, daß hier die Wassertemperatur häufig und zwar oft nur für kurze Zeit wechselt. Diese Übergangsbereiche liegen vor den Gebieten der BShw- und BWh-Klimabereiche des Landes.

Damit erhebt sich die Frage, ob es im Meere ähnlich wie auf dem Lande (besonders wie in den Gebirgen), ebenfalls Gebiete schnellen Wechsels der Grundbedingungen gibt, so daß klare Grenzlinien gezogen werden können, oder ob wir im Meere nur ganz allmähliche Übergänge von einem zum anderen Gebiet auf große Entfernung finden. Die vom Verfasser 1950 an der nordperuanischen Küste gemachten Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, daß die Grenzen im küstennahen Meere im Prinzip ähnlich beschaffen sind wie auf dem Lande. Die Lebensstätten des Meeresufer im Übergangsbereich sind nicht so sehr Mischbiotope, sondern es verzahnt sich gewissermaßen der kalte mit dem warmen Meeresbereich, indem z. B. der Südteil des Cerro Illescas, die Silla von Paita und Punta Pariñas als vorgeschobene Inseln des Humboldtstromgebietes aufgefaßt werden müssen, während umgekehrt die Buchten von Sechura und von Paita mehr makrothermen Charakter haben. Für die an das Ufer und an den Meeresgrund gebundenen Lebensgemeinschaften ist das Zwischengebiet ein Gebiet häufigen Wechsels der abiotischen Bedingungen, nicht so sehr ist es das dagegen für die pelagischen Organismen. Für diese scheinen sehr scharfe Grenzen im Wasser selbst ausgebildet zu sein, wie es zahlreiche Temperaturbestimmungen SCHWEIGGERS wahrscheinlich machen. McLELLAN (1956) stellt Beobachtungen über die Schärfe ozeanographischer Grenzen zusammen. Das von ihm genannte Extrem ist ein von SMITH berichteter Wechsel von 12° C auf eine Schiffslänge von 37,5 m. McLELLAN findet außerdem sehr scharfe ozeanographische Grenzen südlich von Neuschottland, wo die Temperatur des Wassers in Größenordnungen von 3° C pro Meter Tiefe und um 1,5° C auf 100 m horizontale Entfernung wechseln kann. Auch Thermoklinen, in denen die Temperatur in 17 bis 20 m Tiefe von 20,0° C auf 9,5° C sank, gibt es dort. Ähnliche scharfe Grenzen scheinen auch im Golfstrom zu existieren, wo nach McLELLAN in einer Tiefe von 16 bis 20 m einmal ein Wechsel der Temperatur von 16,4° auf 3,5° C beobachtet wurde.

Es ergibt sich aus den vorstehenden Ausführungen, daß im Untersuchungsgebiet Land und Meer weitgehend nach denselben Gesichtspunkten ökogeographisch eingeteilt und behandelt werden können. Beim weiteren Verfolgen dieses Weges würde man auch zu Gesichtspunkten kommen, die Einfluß auf die biogeographische Großeinteilung haben können. Andererseits sind aber auch die grundsätzlichen Unterschiede von Meer und Land nicht zu vernachlässigen. Sie liegen für die Ökogeographie besonders darin, daß auf dem Lande Temperaturen und Niederschläge die wesentlichen den Landschaftscharakter bestimmenden Faktoren sind. Im Meere dagegen gibt es hauptsächlich nur Temperaturunterschiede und Strömungsverhältnisse, wenn auch die Niederschlagsverhältnisse sich indirekt auf die Salinität auswirken können, was besonders in den flachen Küstenmeeren wesentlich sein kann. Da nach der in dieser Arbeit durchgeführten Einteilung jede natürliche Lebensgemeinschaft ihre eigene Biogeographie hat, ist es ferner gar nicht möglich, daß Meer und Land in biogeographischer Hinsicht exakt übereinstimmen, ebenso wie ja auch die Lebensstätten des Hochgebirges einen anderen Verbreitungsmodus zeigen müssen als die eines Flachlandes. Es sei in diesem Zusammenhang der schon von FORSTER (1952) herausgestellte holarktische Einschlag in der Fauna der Hochanden hervorgehoben, der ganz im Gegensatz zu der rein neotropischen Fauna des Amazonasbeckens steht.

14. Biozönotischer Vergleich der Großklimabereiche des Untersuchungsgebietes

Die bei der Behandlung eines jeden Großklimabereiches gebrachte Liste der in ihm vorkommenden Lebensstätten und Lebensgemeinschaften enthält ein buntes Gemisch von solchen, die mehreren oder sogar allen gemeinsam sind und solchen, die nur wenige oder sogar nur einen charakterisieren (Abb. 112). Von besonderem Interesse sind die in den einzelnen Großklimabereichen endemischen Lebensstätten; es sind die folgenden:

1. Af- bis Am-Klimabereich
 - a) Immergrüner Niederungs-Regenwald
2. Aw-Klimabereich
 - a) Flaschenbaumwald
 - b) Lichter regenzeitgrüner Bergwald
3. BShw-Klimabereich
 - a) Regenzeitgrüne Krautsteppe auf sandigem Grund
 - b) Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf sandigem Grund
4. BWh- und BWki-Klimabereiche
 - a) Dattelpalmenbestand (zum Teil Kulturland)
 - b) Schillstrand des Meeres
5. BWhn- und BWkn-Klimabereiche
 - a—p) Lebensstätten der Lomas (ähneln zum Teil den Lebensstätten des BSGkw-Klimabereiches)
6. BSGkw-Klimabereich
 - a) *Armatocereus*-Steppe
 - b) *Carica*- und *Jatropha*-Steppe
 - c) *Espostoa*-Steppe
 - d) Bromeliaceen-Bestände
 - e) *Pitcairnia*-Bestand
 - f) Ausdauernde Grassteppe mit eingestreuten Sträuchern
 - g) Lupinen-Heide
 - h) *Browningia*-Halbwüste
7. Cfi-Klimabereich
 - a) Immergrüner mesothermer Regenwald
 - b) Nebelwald
8. Cwib-Klimabereich
 - a) Immergrüner oligothermer Regenwald
 - b) Immergrüner oligothermer lichter Bergwald
9. ETHiw-Klimabereich
 - a) Büschelgrasland
 - b) Gleichmäßig und niedrig bewachsenes Grasland
 - c) *Polylepis*wald (mikrothermer Wald)
 - d) *Polylepis*-Buschsteppe
 - e) *Puya raimondi*-Bestand
 - f) Tetraglochin-Heide
10. EFHi-Klimabereich
 - a) Polster- und Rosettenpflanzenmatten
 - b) *Distichia*-Moor

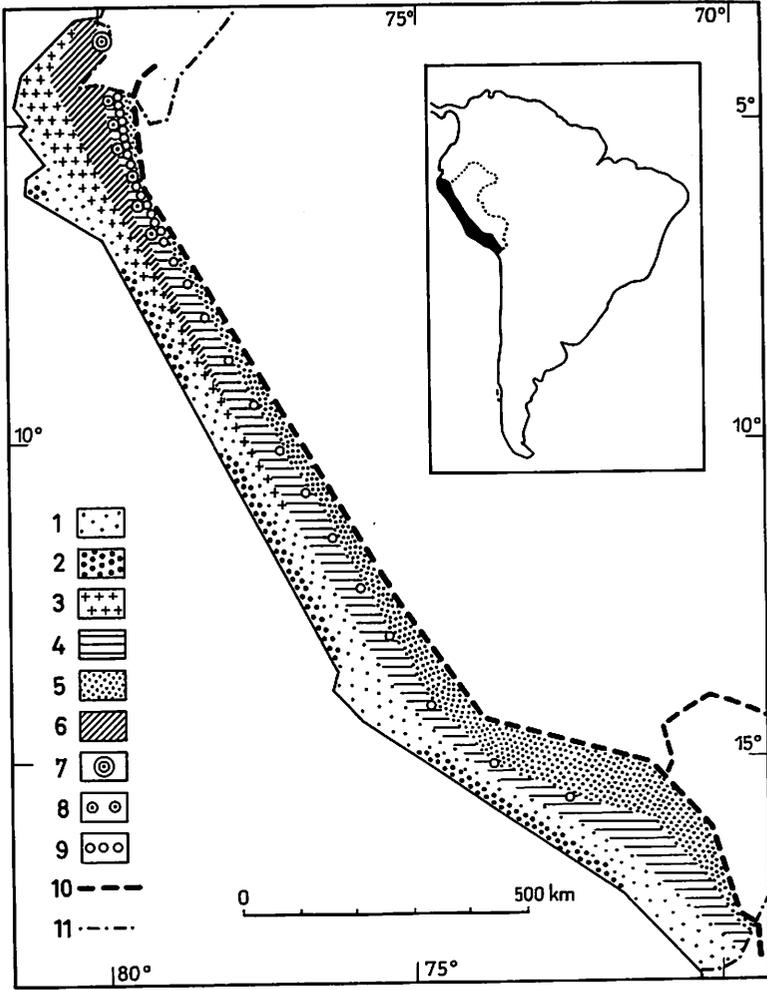


Abb. 112: Übersichtskarte der Großklimabereiche an der Westseite der peruanischen Anden.

1. Die pazifischen BWh- und BWki-Klimabereiche (oder Bereich der südamerikanischen Trockenluftwüsten).
2. Die pazifischen BWhn- und BWkn-Klimabereiche (oder Bereiche der warmen und kalten Feuchtluftwüsten Südamerikas).
3. Der pazifische BShw-Klimabereich (oder Bereich der Steppen und Halbwüsten der sükequadorianisch-nordperuanischen Küste).
4. Der BSGkw-Klimabereich des westlichen Andenabhanges (oder Bereich der mittel- und südperuanischen kalten Bergsteppen).
5. Der hochandine ETHiw-Klimabereich (oder Bereich des Höhengraslandes der Anden) und der hochandine EFHi-Klimabereich (oder Bereich des Schneeklimas der tropischen Anden).
6. Der pazifische Aw-Klimabereich (oder Bereich des regenzeitgrünen tropischen Trok-

- reich des regenzeitgrünen tropischen Trockenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste).
7. Der nordwestliche Af- bis Am-Klimabereich (oder Bereich des makrothermen Regenwaldes der südamerikanischen Pazifikküste).
8. Der westandine Cfi-Klimabereich (oder Bereich des mesothermen Regenwaldes an der Westseite der südamerikanischen Anden).
9. Der westandine Cwib-Klimabereich (oder Bereich des mesothermen Regenwaldes an d. Westseite der südamerikanischen Anden).
9. Der westandine Cwib-Klimabereich (oder Bereich der oligothermen Bergwälder an der Westseite der südamerikanischen Anden).
10. Kontinentale Wasserscheide und Wasserscheide zum Titicacasee.
11. Ländergrenzen.

c) *Plantago*-Moor

d) Gletscher und Schneeflächen.

Es ergibt sich aus dieser Übersicht, daß die Großklimabereiche hauptsächlich durch die von den Flüssen und vom Grundwasser weitgehend unabhängigen Lebensgemeinschaften charakterisiert werden, die also nur durch die Niederschläge direkt mit Wasser versorgt werden. Viele dieser Lebensgemeinschaften bedecken große Flächen in ihrem charakteristischen Klimabereich und solche, die nur kleine Einsprengsel sind, sind in der Minderzahl. Diese Tatsache bestätigt es, daß es richtig war, die Landschaften nach dem Großklima zu beurteilen. Unter den endemischen Lebensstätten der Großklimabereiche des Untersuchungsgebietes befinden sich alle Lebensstätten, die den Charakter der Landschaft im Großen bestimmen mit Ausnahme der Wüsten und des *Prosopis*waldes. Daß die Wüsten nicht in der Liste erscheinen, also mehreren Großklimabereichen angehören, erklärt sich dadurch, daß die verschiedenen Wüstenklimate mit verschiedener Intensität das Existenzminimum der Organismen unterschreiten, was sich zwar in ihrer Klimaformel, nicht aber in entsprechender Weise biologisch bemerkbar machen kann, weil die Wüsten fast ganz ohne Leben sind. Würde man alle Wüsten der Küstenregion zusammenfassen, so kämen nicht nur die Wüstenbiotope sondern auch noch die Guanofelder, das Distichletum und der Geröllstrand des Meeres in die Liste der endemischen Lebensstätten. Die *Prosopis*wälder nehmen als Grundwasserformation eine besondere Stellung ein. Eigentlich sind sie der Charakterbiotop großer Teile des BShw-Klimabereiches, gehen aber auch in ganz unbedeutendem Umfange über die Grenzen dieses Bereiches in den Aw- und den BWh-Bereich hinein. Es ist ferner hervorzuheben, daß sämtliche regenbedingten Wälder in der Liste erscheinen, wodurch es gerechtfertigt ist, daß der Verbreitung des Waldes in Kap. VIII ein besonderes Gewicht beigemessen wurde. Wieder fehlt unter den Wäldern der (grundwasserbedingte) *Prosopis*wald, sowie die Flußuferwälder und der Mangrovewald, die alle zur Litoräa gehören oder ihr doch nahe verwandt sind und daher zu weiter Verbreitung neigen.

Es ergibt sich damit weiter, daß vom Standpunkt der Landschaftskunde aus gesehen, die Lebensgemeinschaften durchaus nicht gleichwertig sind. Die an weit verbreitete (d. h. an in mehreren Großklimabereichen vorkommende) Lebensstätten angepaßten Tiere und Pflanzen werden oft ein viel weiteres Verbreitungsgebiet haben, als solche, die eine von denjenigen Lebensgemeinschaften charakterisieren, die nur einem Großklimabereich eigen sind. Es muß aber doch noch besonders herausgestellt werden, daß auch die mehr oder weniger „ubiquistischen“ Lebensstätten von Klimabereich zu Klimabereich nicht etwa ganz identisch sind. Häufig sind in solchen Fällen die Arten in geographische Rassen aufgespalten, oder ein Teil der Arten lebt nur in dem einen Großklimabereich, wofür gerade die Avifauna der *Prosopis*- und der Flußufer- und Galeriewälder eine lange Reihe von Beispielen liefert. Trotzdem haben sehr weit verbreitete Lebensstätten wie der Meeresstrand oder die Süßwasserteiche eine Häufung von weit verbreiteten, zum Teil zirkumtropischen oder sogar kosmopolitischen Gattungen.

Die charakteristischen Biozönosen der Lebensstätten der einzelnen Klimabereiche sind zum Teil als Klimaxgesellschaften im Sinne WALTERS (1954) aufzufassen. Danach ist hervorzuheben:

1. Unter einer Klimaxgesellschaft ist nur eine solche Pflanzengesellschaft zu verstehen, „die in einem großen Gebiet mit einheitlichen klimatischen Verhältnissen unter natürlichen Bedingungen ohne jede menschliche direkte oder indirekte Beeinflussung zur Vorherrschaft gelangt“ (Die Definition ist also frei vom Sukzessionsbegriff).
2. Alle besonderen Standorteigenarten (Exposition etc.) müssen ausgeschaltet werden. Es ist also nur die Vegetation von ebenen Flächen (Plateaustandorte) zu berücksichtigen.
3. Klimax ist die höchste natürliche Vegetationsform, die unter den entsprechenden Klimaverhältnissen möglich ist.
4. Vielfach sind Naturlandschaften „eintönig“, weil die Klimaxgesellschaft mehr als 90° der Fläche bedeckt.
5. Klimax bedeutet so viel wie zonale Vegetation und sollte nur bei geräumigen Betrachtungen Anwendung finden.
6. In Gebieten, die unter menschlichem Einfluß stehen, ist die Feststellung des Klimaxbiotops häufig erschwert.

Es ist klar, daß es an mehreren weit auseinander liegenden Stellen unseres Planeten dieselbe oder eine sehr ähnliche Kombination der abiotischen Faktoren geben kann. An solchen Orten ist damit die abiotische Voraussetzung für eine gleichartige Besiedlung durch die Organismen gegeben. So findet man in allen Kontinenten ähnlich beschaffene Sandstrände, Flüsse, Wüsten usw. An diesen Orten gibt es also, gleichgültig in welcher biogeographischen Region man sich befindet, immer wieder dieselben ökologischen Nischen, es herrscht Stellenäquivalenz (TISCHLER 1955a) und die einander entsprechenden gleichartigen Lebensgemeinschaften sind Isozönosen. Nach den obigen Ausführungen müssen zwei Formen von Isozönosen unterschieden werden: 1. solche, in denen die sich entsprechenden ökologischen Nischen vorwiegend von Organismen mit ähnlicher Lebensform, aber verschiedener systematischer Stellung ausgefüllt werden und 2. solche, in denen sich systematisch nahe verwandte Formen entsprechen, die sich oft nur artlich oder in der geographischen Rasse unterscheiden. Die ersten kann man als analoge, die zweiten als homologe Isozönosen bezeichnen. Vergleicht man zwei Territorien auf ihre biogeographische Stellung, so kann es aufschlußreich sein, auch die vorhandenen Isozönosen einander gegenüberzustellen und zu untersuchen, wie weit sie als analog und als homolog zu gelten haben.

Eine weitere Feststellung ergibt sich aus der Gegenüberstellung der Lebensstätten der einzelnen Großklimabereiche: wenig extreme Gebiete (Af-, Cfi-, Cwib-Klimate) sind auffallend arm an Lebensstätten; nimmt die Zahl der Extremfaktoren zu, so wächst die Anzahl der Lebensstätten erheblich, um beim Überschreiten eines gewissen Grades des Extremseins (BWh- und E-Klimate) wieder abzunehmen. Diese Erscheinung deckt sich mit der Auffassung, daß in den gemäßigten und kalten Breiten der Erde die Unterscheidbarkeit und die Anzahl der natürlichen Lebensgemeinschaften wächst, während in den Tropen (gedacht wird dabei meistens an die tropischen Regenwälder) die biozönotische Gliederung oftmals auf Schwierigkeiten stößt.

Es ergibt sich abschließend, daß selbst ein so kompliziert gebautes Gebilde wie es die Westseite der peruanischen Anden ist, ohne große Schwie-

rigkeiten in Landschaftstypen aufgeteilt werden kann. TROLL (1952) zitiert von TISCHLER (1955a) sagt darüber hinaus, daß: „die topographisch-ökologische Gruppierung, die das in der Natur gegebene Verbreitungsgefüge der Standortbedingungen zur Grundlage und zum Ausgang nimmt, die natürliche Gruppierung darstelle, der gegenüber das pflanzensoziologische System nur eine künstliche, um nicht zu sagen unnatürliche Gruppierung finden kann.“ Auch TISCHLER (1955a) und die von ihm auf S. 194 zitierten Autoren schließen sich dieser Auffassung an. Es ist also wohl kein Fehler, daß in der vorliegenden Arbeit die Gesichtspunkte der Pflanzensoziologie nur gelegentlich Berücksichtigung gefunden haben.

Die in dieser Arbeit festgestellte Tatsache, daß die einzelnen natürlichen Lebensgemeinschaften sich den verschiedenen Großklimaten gegenüber sehr unterschiedlich verhalten und deshalb eine verschiedenartige geographische Verbreitung zu besitzen pflegen, ist auch für die Einteilung der biogeographischen Regionen in Subregionen und Provinzen bedeutungsvoll, ein Problem, das eine eingehendere Untersuchung verdient.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Ökogeographie oder ökologische Landschaftskunde wird als ein der Biozönotik gleichwertiger Teil der Synökologie herausgestellt. Es wird betont, daß für die Ökologie, vor allem aber für ihr Teilgebiet Ökogeographie, Studien in den Naturlandschaften besonders aufschlußreich sein können.

Die Arbeit ist eine ökogeographische Abhandlung über den westlich der kontinentalen Wasserscheide gelegenen (pazifischen) Teil von Peru. Ein beträchtlicher Teil dieses Gebietes ist noch relativ wenig veränderte Naturlandschaft.

Das Untersuchungsgebiet ist ein auf engem Raum klimatisch und landschaftlich ungewöhnlich reich gegliedertes Gebirgsland. In ihm vollzieht sich in Meereshöhe der Wechsel vom makrothermen Regenwald zur Wüste, die nach Süden zu, an Breite zunehmend, immer höher an den Westhängen des Gebirges hinaufgeht. Diesem Wechsel entsprechend ist zwischen Meeresniveau und Gebirgskamm eine sich von Norden nach Süden fortgesetzt verändernde reiche Gliederung in Höhenzonen ausgebildet.

Die wichtigsten der im Untersuchungsgebiet wirksamen abiotischen Faktoren werden behandelt und unser diesbezügliches gegenwärtiges Wissen wird auf Grund der einschlägigen Literatur kurz zusammengefaßt. Auch die geologische Vergangenheit des Gebietes wird summarisch behandelt.

Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden natürlichen Lebensstätten werden beschrieben und einige charakteristische Vertreter ihrer Flora und Fauna genannt. Es werden die folgenden natürlichen Lebensstätten unterschieden:

Liste der im Untersuchungsgebiet angetroffenen natürlichen Lebensstätten

(zusammengestellt nach den in Kap. V gebrachten Beschreibungen)

Die Lebensstätten des offenen Meeres (2)

Das ozeanische Pelagial (2 a)

Die Warmwassergebiete des neritischen Pelagials (2 b)

Das neritische Pelagial des Humboldtstromes (2 c)

Die Lebensstätten des Meeresgrundes (3)

Die Lebensstätten des Meeresufers (4)

Felsufer des Meeres (4a)

Meeresnahe Felsen (4 b)

Guanofelder (4 c)

Geröllstrand des Meeres (4 d)

Meeresnahe Geröllsteilwände (4 e)

Meeresnahe Lehm- und Schuttsteilwände (4 f)

Schillstrand des Meeres (4 g)

- Sandstrand des Meeres (4 h)
- Innenstrände der Mangrovelagunen (4 i)
- Meeresdünen (4 j)
- Mangrovensumpf (4 k)
- Flußmündung (4 l)
- Die Lebensstätten der Binnengewässer (5)
 - Salzlagune (5 a)
 - Süßwassersee des Tieflandes (5 b)
 - Süßwassersee des Hochgebirges (5 c)
 - Regenzeitliche (5 d)
 - Regentümpel und Zwergtümpel (5 e)
 - Rückzugsteiche der Flüsse und Bäche (5 f)
 - Durchströmtes Flußbett (5 g)
 - Gebirgsbäche (5 h)
 - Schwimmende Pflanzendecken (5 i)
- Die Lebensstätten der Fluß- und Seeufer (6)
 - Fels- und Blocksteinufer der Flüsse und Seen (6 a)
 - Kies- und Geröllufer der Flüsse und Seen (6 b)
 - Geröllsteilwände der Flüsse (6 c)
 - Lehm- und Schuttsteilwände (6 d)
 - Überhängende Böschungen (6 e)
 - Höhlen (6 f)
 - Sandige Fluß- und Seeufer (6 g)
 - Seedünen (6 h)
 - Salzufer (6 i)
 - Unbewachsene Schlammufer der Flüsse und Seen (6 j)
 - Typha-* und *Scirpus*-Bestände (6 k)
 - Cladium*-, *Equisetum*-, *Phragmites*- und *Arundo*-Bestände (6 l)
 - Dürftig bewachsene Fluß- und Seeufer (6 m)
 - Wiesenufer (6 n)
 - Sumpfwiesen (6 o)
- Die Lebensstätten der durch Grundwasser bedingten Vegetation (7)
 - Flußufergebüsch und Galeriewald (7 a)
 - Prosopis*wald (7 b)
 - Acacienwald (7 c)
 - Bachschluchtengebüsch (7 d)
 - Grundwasserbedingte immergrüne Steppen und Halbwüsten (7 e)
 - Gemischte Halophytenbestände (7 f)
 - Sesuvium*-Bestand (7 g)
 - Salicornia*-Bestand (7 h)
 - Distichletum (7 i)
 - Dattelpalmen-Bestände (7 j)
- Die Lebensstätten der immergrünen Regenwälder (8)
 - Immergrüner Niederungs-Regenwald (8 a)
 - Waldrand des immergrünen Niederungs-Regenwaldes (8 b)
 - Immergrüner mesothermer Regenwald (8 c)
 - Waldrand des immergrünen mesothermen Regenwaldes (8 d)
 - Nebelwald (8 e)

- Immergrüner oligothermer Regenwald (8 f)
- Waldrand des immergrünen oligothermen Regenwaldes (8 g)
- Immergrüner oligothermer lichter Bergwald (8 h)
- Polylepis*-Wald (8 i)

Die Lebensstätten der immergrünen Gebirgssteppen (9)

- Immergrüne oligotherme Buschsteppe (9 a)
- Polylepis*-Buschsteppe (9 b)
- Puya raimondii*-Bestand (9 c)
- Tolaheide (9 d)
- Tetraglochin*-Heide (9 e)
- Lupinen-Heide (9 f)
- Hochandine Buschbestände (9 g)
- Pitcairnia*-Bestand (9 h)
- Deuterocohnia*-Bestand (9 i)
- Sonstige Bromeliaceen-Bestände (9 j)
- Felsig-steinige Berghänge mit gemischtem Bewuchs (9 k)
- Ausdauernde Grassteppe mit eingestreuten Sträuchern (9 l)
- Büschelgrasland (9 m)
- Gleichmäßig und niedrig bewachsenes Grasland (9 n)
- Felswände mit immergrünem Bewuchs (9 o)
- Schutthalden und erdige Abhänge (9 p)
- Hochgebirgs-Halbwüsten (9 q)
- Polster- und Rosettenpflanzen-Matten (9 r)
- Kakteen-Puna (9 s)
- Distichia*-Moor (9 t)
- Plantago*-Moor (9 u)
- Jalca-Moor (9 v)

Die Lebensstätten der regenzeitgrünen Vegetation (10)

- Flaschenbaumwald (10 a)
- Lichter regenzeitgrüner Bergwald (10 b)
- Regenzeitgrüner Buschwald (10 c)
- Regenzeitgrüne Buschsteppe (10 d)
- Regenzeitgrüne Grassteppe (10 e)
- Regenzeitgrüne Krautsteppe auf sandigem Grund (10 f)
- Regenzeitgrüne Krautsteppe auf Schutt- und Steinboden (10 g)
- Regenzeitgrüne Krauthalbwüste auf sandigem Grund (10 h)
- Regenzeitgrüne Krauthalbwüsten auf Schutt- und Steinböden (10 i)
- Savannen (10 j)
- Xerophyten- und Sukkulentenpark (10 k)
- Carica*- und *Jatropha*-Steppe (10 l)
- Neoraimondia*-Steppe (10 m)
- Espostoa*-Steppe (10 n)
- Armatocereus*-Steppe (10 o)
- Browningia*-Halbwüste (10 p)
- Gemischte Busch- und Kakteensteppen (10 q)

Die Lebensstätten der Nebelvegetation der vom Humboldtstrom beeinflussten Küste (11)

- Immergrüne Waldloma (11 a)
- Parkloma (11 b)
- Immergrüne Strauchloma (11 c)
- Laubabwerfende Strauchloma (11 d)
- Hygrophyten-Sandloma (11 e)
- Hygrophyten-Steinloma (11 f)
- Calandrinia*-Loma (11 g)
- Islaya*-Loma (11 h)
- Haageocereus*-Loma (11 i)
- Neoraimondia*-Loma (11 j)
- Felswände mit Bromeliaceenbewuchs (11 k)
- Moosloma (11 l)
- Flechtenloma auf hartem Grund (11 m)
- Algenloma auf hartem Grund (11 n)
- Bestände wurzelloser Tillandsien (Tillandsietum) (11 o)
- Rentierflechten-Sandloma (11 p)
- Nostoc*-Sandloma (11 q)

Die Lebensstätten der Wüsten (12)

- Schutt- und Steinwüste (12 a)
- Lehmwüste (12 b)
- Salzwüste (12 c)
- Aschenwüste (12 d)
- Sandwüste (12 e)

Die Zonengliederung der tropischen Anden im Sinne CHAPMANS wird diskutiert und ein Vergleich dieser Zonen mit den durch das Großklima bedingten Landschaften durchgeführt.

Als ein weiteres Näherungsverfahren zur ökogeographischen Analyse eines größeren Territoriums wird ein Vergleich der Wälder (bzw. Vegetationsmaxima) vorgeschlagen. Die im Gebiet vorkommenden Waldformen werden in diesem Sinne eingehend behandelt.

Jeder Versuch, ein Territorium auf Grund nur eines abiotischen Faktors in natürliche Landschaften einzuteilen, muß zu unbefriedigenden Ergebnissen führen. Vorteilhafter ist es, gleichzeitig von mehreren Faktoren auszugehen und sie als weitgehend gleichwertig zu behandeln, wie es mit Hilfe der Klimaformeln nach KÖPPEN möglich ist.

Das Untersuchungsgebiet wird demgemäß im Sinne KÖPPENS nach dem Klima und nach den den Charakter der Landschaft bestimmenden Klimaxlebensstätten in Großklimabereiche aufgeteilt.

Die in jedem dieser Großklimabereiche angetroffenen natürlichen Lebensstätten werden zusammengestellt. Jeder Großklimabereich besitzt charakteristische Lebensstätten, die nur in ihm auftreten, während sie den angrenzenden Gebieten fehlen. Andere Lebensstätten sind in mehreren Großklimabereichen in ähnlicher Form vorhanden, oder haben sogar eine fast kosmopolitische Verbreitung. Jede Lebensstätte hat ihren eigenen Verbreitungsmodus, der sich in der geographischen Verbreitung ihrer Bewohner weitgehend widerspiegelt, denn die Charakterarten einer Lebensstätte

haben dieselbe geographische Verbreitung wie die Lebensstätte selbst, während die weniger spezifischen Formen an eine feststehende Kombination von Lebensstätten angepaßt zu sein pflegen und dann ebenso wie diese Kombination verbreitet sind.

Bei diskontinuierlicher Verbreitung einer Landschaft sind die weitgehend gemeinsamen Lebensgemeinschaften Isozöosen, und zwar homologe Isozöosen, wenn ihr Organismenbestand überwiegend aus den gleichen oder nahe verwandten Arten bzw. geographischen Rassen besteht und analoge Isozöosen, wenn die Ähnlichkeit ihrer Bevölkerung hauptsächlich auf Gemeinsamkeiten in den Lebensformen beruht.

Der Einfluß des Menschen im Untersuchungsgebiet wird analysiert. Er besteht in Raubbau, Bewirtschaftung ursprünglich natürlicher Lebensgemeinschaften und in der Herstellung von Lebensstätten der Kulturlandschaft, ein Vorgang, der sich in den dichter besiedelten Gebieten bis zur völligen Vernichtung der Naturlandschaft steigern kann. Die im Untersuchungsgebiet angetroffenen Lebensgemeinschaften der Kulturlandschaft (Anthropozöosen) werden aufgezählt.

VERZEICHNIS DER ANGEFÜHRTEN SCHRIFTEN:

(Es wurde nur die bis Juli 1959 eingegangene Literatur berücksichtigt)

- ACASSIZ, A. (1876): Hydrographic sketch of Lake Titicaca. — Proc. Am. Acad. Sci., 3; (zitiert bei WELTER 1947).
- AGUILAR, Pedro G. (1954): Estudio sobre las adaptaciones de los artrópodos a la vida en las lomas de los alrededores de Lima. — Esc. Inst. Ci. Biol., Fac. Ci. Univ. Nac. San Marcos (Tesis p. Dr.), 52 pp., 7 Taf. u. 4 Fig.; Lima.
- ALBERCA, Alejandro: vergl. PETERSEN & ALBERCA (1954).
- ALLEE, W., EMERSON, E., PARK, O., PARK, T. & SCHMIDT, K. (1949): Principles of Animal Ecology. — 837 pp.; Philadelphia und London.
- ALLEN, William Ray: vergl. EIGENMANN & ALLEN (1942).
- ÁNGULO, Nicolás (1952): Mapa fito-geográfico con la distribución de la flora halófila de las playas marítimas de la provincia de Pacasmayo, Perú. — Univ. Nac. Trujillo, Bibl. José Faustino Sánchez Carrión, Monografías y Ensayos, 2, S. 3—7, 1 Karte; Trujillo (Perú).
- (1955): Mapa fitogeográfico de la distribución de la flora halófila de las playas marítimas de la provincia de Trujillo, del Departamento de La Libertad. — Rev. Univ. Trujillo, 4, (7/8), S. 21—35, mit einer Verarbeitungskarte; Trujillo (Perú).
- ARLDT, Th. (1919): Handbuch der Palaeogeographie, 1. (1919), 2. (1922). — Berlin; (zitiert von BOTT 1955).
- (1938): Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. — 2. Ed.; 1055 pp.; Berlin (Bornträger).
- AUER, Väinö (1941): Der Torf und die Torfschichten als historische Urkunden Feuerlands und Patagoniens. — Geol. Rundschau, 32, S. 647—671; (zitiert von ERKAMO 1956).
- (1954): Suomalainen tutkimus Tulimaassa ja Patagoniussa. — Tierra, 66, S. 1—21; (zitiert von ERKAMO 1956).
- BALECH, E. (1954): División zoogeográfica del litoral sudamericano. — Rev. Biol. Mar., 4, (1, 2, 3), S. 184—195, 1 Fig.; Valparaiso.
- BALOGH, János (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. — 560 pp., 125 Abb.; Berlin und Budapest (Akademie-Verlag).
- BARREDA, Alberto (1945): Estudio forestal preliminar del departamento de Tumbes. — Bol. Comité Nac. Protec. Naturaleza, 2, (1), S. 112—146, 7 Abb.; Lima.
- (1952): Los bosques de Queñoa en el Departamento de Lima. — 7 pp., 2 Fig.; (Sonderdruck ohne Angabe des Zeitschriftentitels); Lima.
- (ohne Jahreszahl): Los bosques de Quiñoal (*Polylepis* sp.) en la cordillera occidental de la provincia de Cajatambo, en el departamento de Lima. — S. 234—243, 4 Abb.; (ohne Angabe des Zeitschriftentitels).
- BARREDA, María (1954): Estudios hidro-biológicos efectuados en la Bahía de Pisco (1950—51—52). — Bol. Ci. Comp. Admin. Guano, 1, 2, S. 50—92, 7 Fig.; Lima.
- BEIER, Max (1954): Ein neuer Opilionide (*Pseudoscorp.*) aus dem Hochlande von Perú. — Senckenbergiana, 34, (4/6), S. 325—326, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- BELDING, H. F. (1955): Geological Development of the Colombian Andes. — Proc. Conference Latin-Amer. Geology, March 29—30, 1954; S. 43—63; 12 Abb.
- BELLIDO, Eleodoro, NARVAEZ, Sigfredo & SIMONS, Frank S. (1956): Mapa geológico del Perú. — Preparado bajo la dirección de: El Instituto Nac. Invest. y Fomento Minero y The U. S. Geol. Survey; publ. durch Soc. Geogr. de Lima; Lima.
- BENNETT, Isobel & POPE, Elizabeth C. (1953): Intertidal zonation of the exposed rocky shores of Victoria, together with a rearrangement of the biogeographical provinces of temperate Australian shores. — Austral. J. Mar. Freshwater Res., 4, 1, S. 105—159, 21 Abb.
- BINI, Giorgie (1952): Osservazioni sulla fauna marina delle coste del Chile e del Perú con speciale riguardo alle specie ittiche in generale ed ai tonni in particolare. — Bol. Pesca, Piscicoltura e Idrobiologia, 28, vol. VII (nova serie) (1), S. 11—61; Rom.

- BINI, Giorgio & TORTONESE, Enrico (1955): Missione sperimentale di pesca nel Chile e nel Perú, pesci marini peruviani. — Bol. Pesca, Piscicultura e Idrobiologia, 30, vol. IX (nova serie) (2), 39 pp., 9 Textfig., 1 Taf.; Rom.
- BLAIR, W. F. (1950): The biotic provinces of Texas. — Texas J. Sci., 2 (1), S. 93—117; (zitiert von PETERS 1955 und KÜHNELT 1958).
- BONPLAND, Aimé: vergl. HUMBOLDT & BONPLAND (1807).
- BOTT, R. (1955): Die Süßwasserkrabben von Afrika (Crust., Decap.) und ihre Stammesgeschichte. — Ann. Mus. Royal Congo Belge, Zool. C. III, 1, 3; S. 213—349, 30 Taf., 103 Abb.; Tervuren.
- BOWMAN, I. (1916): The Andes of southern Peru. — Amer. Geogr. Soc., 336 pp.; New York; (zitiert von KOFORD 1957).
- BROGGI, J. A. (1955): Clima y altitud. — Bol. Univ. Nac. Ingeniería; Ser. IV, 28, S. 31—36; Lima.
- BUEN, Fernando de (1955): Notas sobre un viaje de estudios de Oceanografía aplicada en el extremo norte de la costa chilena. — Bol. Ci. Comp. Admin. Guano, 2, S. 25—39, 5 Fig.; Lima.
- BÜRGER, K. (1955): Die Landschaft — Begriff und Wesen. — Auszug aus „Der Landschaftsbegriff“ (1935), in: Umschautdienst (Forschungsaussch. „Landschaftspflege und Landschaftsgestaltung“, Akad. Raumforsch. u. Landesplanung), 5, 2, S. 11—39.
- BURT, W. H. (1938): Faunal relationship and geographic distribution of mammals in Sonora, Mexico. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 39, S. 1—77; (zitiert von PETERS 1955).
- CAMP, Wendell H. (1952): Phytophyletic patterns on lands bordering the South Atlantic basin. — Bull. Am. Mus. Natural Hist., 99, S. 205; (zitiert von SZIDAT 1954b).
- CARRANZA, Luis (1946): La Corriente polar antártica. — Bol. Soc. Geogr. Lima, 63, (1/2) (Jornadas Oceanográficas), S. 22—29; (Neudruck eines Artikels von ? 1891); Lima.
- CARRILLO, Camilo N. (1946): Hidrografía Oceánica. — Bol. Soc. Geogr. Lima, 63, (1/2) (Jornadas Oceanográficas), S. 34—42, 1 Taf.; Lima.
- CASPERS, H. (1950): Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. — Biol. Zbl., 69, 1/2, S. 43—63; Leipzig.
- CASTELLANOS, Alfred (1955): Caracteres del Pleistoceno en la Argentina. — Actes IV Congr. int. Quaternaire Rome-Pise, Aug.-Sept. 1953; 7 pp., 1 Fig.; Rom.
- CERRATE, Emma (1957): Notas sobre la vegetación del Valle Chiquián. — Folia Biol. Andina, 1, S. 9—39.
- CHALCO, A. (1954): Informe geológico de la región Máncora-Fernández. — Bol. tecn. Emp. Petrolera Fiscal, 1, S. 127—143, 6 Taf.; Lima.
- CHAPMAN, Frank M. (1917): The distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America. — Bull. Amer. Mus. Natural Hist., 36, 729 pp., mit 41 Taf. u. 21 Textfig.; New York.
- (1921): The distribution of bird life in the Urubamba Valley of Peru. — Smithsonian Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 117, 138 pp., 9 Taf., 3 Abb.; Washington.
- (1926): The distribution of bird-life in Ecuador; a contribution to a study of the origin of Andean bird-life. — Bull. Amer. Mus. Natural Hist., 55, 784 pp., 30 Taf., 20 Textfig.; New York.
- (1931): The upper zonal Bird-life of Mts. Roraima and Duida. — Bull. Amer. Mus. Natural Hist., 63 (1), S. 1—153, 42 Fig.; New York.
- CHÁVEZ, Jorge (1947): Distribución geográfica de los principales mamíferos peruanos. — Univ. Nac. Cuzco (Tesis gr. Dr. Fac. Ci. Fis. y Naturales); 98 pp., 1 Fig.; Cuzco.
- COKER, Roberto E. (1910): La ostra en Tumbes, con observaciones sobre las condiciones físicas y la historia natural de la región. — Bol. Dir. Fomento, Agricultura y Ganadería, 8, (8), S. 64—114; Lima.
- COLLIER, Donald (1955): El desarrollo de la civilización en la Costa del Perú. — Las Civilizaciones antiguas del Viejo Mundo y de América. Estudios monográficos I, S. 20—28; Unión Panamericana — Washington.
- CONOVER, B. CORY, Ch. B. & HELLMAYR, Ch. E. (1918—1949): Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands. — Field Mus. Natural Hist., Zool. Ser. 13, pt. I bis XI; Chicago — I/1 (1942), 636 pp.; I/2 (1948), 434 pp.; I/3 (1948), 383 pp.; I/4 (1949), 358 pp.; II/1,2 (1918—1919), 607 pp.; III (1924), 369 pp.; IV (1925), 390 pp.; V (1927), 517 pp.; VI (1929), 258 pp.; VII (1934), 531 pp.; VIII (1935), 541 pp.; IX (1936), 458 pp.; X (1937), 228 pp.; XI (1938), 662 pp.

- CORY, Ch. B.: vergl. CONOVER, CORY & HELLMAYR (1918—1949).
- DAHL, Friedrich (1921 und 1923): Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. — 1. Teil: 113 pp., 11 Abb. u. 2 Karten; 2. Teil: 122 pp., 1 Karte; C. Fischer, Jena.
- DALL, William Healey (1909): Report on a collection of shells from Peru, with a summary of the littoral marine Mollusca of the peruvian zoological province. — Proc. U. S. Nat. Mus., 37, (1704), S. 147—294; Washington.
- DICE, L. R. (1943): The biotic provinces of North America. — Ann. Arbor, Univ. Mich. Press: vii 78; (zitiert von PETERS 1955).
- (1952): Natural Communities. — Univ. Michigan Press., Ann. Arbor, Mich., (zitiert von KÜHNELT 1958).
- DIETRICH, Günther (1956): Beitrag zu einer vergleichenden Ozeanographie des Weltmeeres. — Kieler Meeresforsch., 12, (1), S. 3—24, 5 Taf.; Kiel.
- DORST, Jean (1955): Quelques aspects biogéographiques du Pérou. — Séance, Colloque sur le peuplement de l'Amerique du Sud (5e partie); S. 122—128.
- (1955/56): Recherches écologiques sur les oiseaux des hauts plateaux péruviens. — Travaux Inst. Franç. d'études andines, 5; S. 83—140; 23 Abb.; Paris/Lima.
- (1956): L'exploitation du guano au Pérou. La protection de la nature au service de l'économie humaine. — La Terre et la Vie, 2, S. 49—63, 2 Fig.
- (1957 a): Contribution à l'étude écologique des oiseaux du Haut Maranon (Pérou septentrional). — L'Oiseau et R. F. O., V. 27; 3e tr., S. 235—269, 3 Fig.
- (1957 b): The *Puya* stands of the peruvian high plateaux as a bird habitat. — Ibis, 99, S. 549—599, 2 Abb.
- DUPELLMANN, William E. (1958): A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. — Bull. Mus. Natural Hist., 114, art. 1., 152 pp., 31 Taf., 25 Kartenabb., 25 Fig.; New York.
- EBSTER, Fritz: vergl. KINZL, SCHNEIDER und EBSTER (1942).
- EGUIGUREN, D. V. (1894): Las lluvias en Piura. — Bol. Soc. Geogr. de Lima, 4, 7—9, S. 241—258; Lima.
- EIGENMANN, Carl H. (1920): South America west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon, and Titicaca basin, and the horizontal distribution of its fresh-water fishes. — Indiana Univ. Studies, 7, 24 pp.; Bloomington.
- EIGENMANN, Carl H. & ALLEN, William Ray (1942): Fishes (fresh-water) of Western South America. — Univ. Kentucky, 494 pp., 22 Taf., 1 Karte; Lexington.
- EKMAN, Sven (1935): Tiergeographie des Meeres. — 512 pp.; Leipzig.
- ELLENBERG, Heinz (1956): Grundlagen der Vegetationsgliederung (Einführung in die Vegetationskunde für Studierende der Hochschulen), I. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — Bd. IV von „Einführung in die Phytologie“ von Heinrich WALTER; 136 pp., 19 Abb., 21 Tabellen; Stuttgart (Verlag Eugen Ulmer).
- (1958 a): Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus I, Wald oder Steppe? — Die Umschau, 21, S. 645—648, 10 Abb.
- (1958 b): Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus II. — Die Umschau, 22, S. 679—681, 9 Abb.
- EMERSON, E.: vergl. ALLEE etc. (1949).
- ERKAMO, V. (1956): Untersuchungen über die pflanzenbiologischen und einige andere Folgeerscheinungen der neuzeitlichen Klimaschwankungen in Finnland - Ann. Bot. Soc. „Vanamo“, 28, 3, 290 pp., 55 Abb., 29 Tabellen; Helsinki.
- FELL, H. B. (1953): The origin and migrations of Australasian echinoderm faunas since the Mesozoic. — Trans. Roy. Soc. New Zealand, 81, S. 245—255; (zitiert von NIETHAMMER 1958).
- FENNER, C. N. (1948): Pleistocene climate and topography of the Arequipa region, Peru. — Bull. Geol. Soc. Amer., 59, 9, S. 895—917, pls. 1—5; (zitiert in DUPELLMANN 1958).
- FERREYRA, Ramón (1953): Comunidades vegetales de algunas lomas costaneras del Perú. — Bol. Est. Exp. Agr. „La Molina“, 53, 88 pp., 13 Abb.; Lima.
- FORSTER, Walter (1952): Deutsche Forschung in Bolivien. — Mitt. Deutsch. Alpenver., 4, 8, S. 114.
- FOWLER, Henry W. (1945): Los peces del Perú, Catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas. — Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, 298 pp., 92 Abb.; Lima.
- GAMARRA, Luis (1955): Ensayo sobre la Zoonomía de las aves guaneras del Perú. — Bol. Ci. Comp. Adm. Guano, 2, S. 73—123, 20 Abb.; Lima.

- GARCÍA, Carlos (1946): La correlación entre la Corriente peruana y la Meteorología. — Bol. Soc. Geogr. de Lima, 63, (1 u. 2), S. 82—92, 5 Fig.; Lima.
- GIERLOFF-EMDEN, H. G. (1958): Erhebungen und Beiträge zu den physikalisch-geographischen Grundlagen von El Salvador unter Verarbeitung der Literatur. — Mitt. Geogr. Ges. Hamburg, 53, 140 pp., 56 Abb., 23 Fotos, 1 Landkarte; Hamburg.
- GILLIARD, E. Thomas (1941): The birds of Mt. Auyan-Tepui, Venezuela. — Bull. Am. Mus. Natural Hist., 77, (9), S. 439—508, 7 Fig., 1 Karte; New York.
- GERTH, Heinrich (1955): Der geologische Bau der südamerikanischen Kordillere. — Geologie von Südamerika, 2. Bd.; 264 pp., 6 Taf., 20 Blockdiagramme, 62 Textabb.; Berlin (Bornträger).
- GODFREY, Eileen: vergl. HOWARD & GODFREY (1951).
- GOETSCH, Wilhelm (1932): Estudios sobre zoogeografía chilena. — Bol. Soc. Biol. Concepción (Chile) 5 und 6 (1931—1932), S. 1—18; Concepción.
- GOLDMAN, E. A. (1951): Biological investigations in Mexico. — Smiths. Miscell. Col., 115; Washington; (zitiert von TROLL 1959).
- GONZÁLEZ, O. B. (1955): Los terrenos áridos de la costa peruana. — Bol. Comp. Adm. Guano, 31, 5, S. 4—8. — Und: Bol. Comité Nac. Protec. Naturaleza, 12 (1), S. 39—43; Lima.
- GOODALL, J. D., JOHNSON, A. W. & PHILIPPI, R. A. (1946 und 1951): Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres. — 2 Bd.: 358 u. 445 pp., mit je 50 Taf. von GOODALL; Buenos Aires.
- GOODSPEED, T. H. & STORK, H. E. (1955): The University of California Botanical Garden Expeditions to the Andes (1935—1952). With observations on the Phytogeography of Peru. — Univ. Calif. Publ. Bot., 28, 3, S. 79—142, 3 Textfig., 6 Taf.; Berkeley und Los Angeles.
- GRAVES, Maurice E., SCHWEIGER, Erwin & VALDIVIA, Jorge (1955): 1954 un año anormal. — Bol. Ci. Comp. Adm. Guano, 2, S. 49—52, 32 Fig.; Lima.
- GRISCOM, Ludlow (1932): The distribution of bird-life in Guatemala, a contribution to a study of the origin of Central American Bird-life. — Bull. Am. Mus. Natural Hist., 64, 439 pp., 11 Fig., 2 Karten; New York.
- GRUNER, H.-E. (1955): Die Gattung *Benthana* BUDDÉ-LUND 1908 (Isopoda, Oniscoidea). — Zool. Jb. (Systematik), 83, (6), S. 441—452, 26 Abb.; Jena.
- GUNTHER, E. R. (1936): A report on oceanographical investigations in the Peru Coastal Current. — Discovery Reports, 23, S. 107—276, 3 Taf., 71 Fig.; Cambridge.
- GYLDENSTOLPE, Nils (1945): A contribution to the ornithology of northern Bolivia. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 3 Ser., 3, (1), 300 pp., 1 Karte, 1 Taf., 8 Textfig.; Stockholm.
- HARE, F. Kenneth: vergl. THORNTWHAITE & HARE (1955).
- HARTMANN, Gerd (1956): Zur Kenntnis des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador und seiner Ostracoden-Fauna. — Kieler Meeresforsch., 12, 2, S. 219—248, Taf. 30—32; Kiel.
- (1957): Zur Biologie der peruanischen Garneele *Cryphiops caementarius* (MOLINA) (Palaemonidae; Decapoda). — Kieler Meeresforsch., 13, 1, S. 117—124, 1 Abb.; Kiel.
- (1958): Apuntes sobre la Biología del Camarón de Río, *Cryphiops caementarius* (MOLINA) Palaemonidae, Decapoda. — Pesca y Caza, 8, S. 15—28, 5 Abb.; Lima.
- HEDGPETH, Joel W. (1953): An introduction to the Zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna. — Publ. Inst. Marine Sci., 3, 1, S. 107—224, 46 Fig.
- (1957): Marine Biogeography. — Kap. 13 in: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology; Vol. 1 (Ecology); Geol. Soc. Amer., Mem. 67; S. 359—382, 16 Fig., 1 Taf.; Baltimore.
- HEIKERTINGER, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. — 208 pp., 114 Abb., 9 Taf.; Jena.
- HELLMAYR, Ch. E.: vergl. CONOVER, CORY & HELLMAYR (1918—1949).
- HERSHKOVITZ, Philipp (1958): A geographic classification of neotropical mammals. — Fieldiana: Zoology, 36, 6, S. 583—620, 8 Fig.; Chicago.
- HILDEBRAND, Samuel F. (1946): A descriptive catalog of the shore fishes of Peru. — Smithsonian Inst. U. S. Nat. Mus., Bull. 189, 530 pp., 95 Fig.; Washington.
- HODGE, Walter Henricks (1956): Tree Ferns. — Longwood Favorites, No. 2; 8 pp., 8 Fig.; Longwood Gardens, Kenneth Square.

- HOFFSTETTER, Robert (1951): Informe sobre las investigaciones científicas realizadas durante una misión en el Ecuador (1946—1951). — Bol. Inform. Ci. Nac., 43, S. 381—406; Quito.
- HOLMES, Robert W., SCHAEFER, Milner B. & SHIMADA, Bell M. (1957): Primary production, chlorophyll, and zooplankton volumes in the tropical Eastern Pacific Ocean. — Inter-Amer. trop. Tuna Comm. Bull., 2, 4, S. 129—156, 15 Fig.; La Jolla.
- HOPP, Werner (1951): Wunderwelt der Tropen. — 208 pp.; Berlin (Safari-Verlag).
- HOWARD, Gerald & GODFREY, Eileen (1951): A summary of information on the fisheries resources of Latin America. — Fish. Div. Food and Agric. Organ., 262 pp.; Vereinte Nationen, Washington.
- HUBBS, Carl L. (1952): Antitropical distribution of fishes and other organisms. — Seventh Pacific Sci. Congr., 3, S. 1—6; Wellington.
- HUMBOLDT, Alexander von (1811): Essai Politique sur le Royaume de la Nouvelle-Espagne. — Vol. 1; Paris; (zitiert von TROLL 1959).
- HUMBOLDT, Alexander von & BONPLAND, Aimé (1807): Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropen-Länder. — In: A. von Humboldt und Aimé Bonplands Reise; 1. Abt., Bd. 1; Tübingen; (zitiert von TROLL 1959).
- HUNZIKER, Juan Héctor (1952): Las comunidades vegetales de la Cordillera de la Rioja. — Rev. Inv. Agric., 6, (2), S. 167—196, 13 Taf. mit 18 Fig.; Buenos Aires.
- IHERING, H. von (1907): Archhelenis und Archinotis. Gesammelte Beiträge zur Geschichte der neotropischen Region. — Leipzig (W. Engelmann); (zitiert von SZIDAT 1954b).
- JAEGER, F. (1945): Zur Gliederung und Benennung des tropischen Graslandgürtels. — Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 56, 2. Tl.; (zitiert von LAUER 1952).
- JOHNSON, A. W.: vergl. GOODALL, JOHNSON, & PHILIPPI (1946 und 1951).
- KINCER, J. B. (1933): Is our climate changing? A study of long-time temperature trends. — Month. Weath. Rev., 61, S. 251—259; (zitiert von ERKAMO 1956).
- KINZL, Hans (1940): Las tres expediciones del „Deutscher Alpenverein“ a las cordilleras peruanas. — Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, 4, 12 (1), S. 3—24; Lima.
- (1941): Die Anden-Kundfahrt des Deutschen Alpenvereins nach Peru im Jahre 1939. Ziele und Verlauf der Kundfahrt. — Zeitschr. Dt. Alpenver., S. 1—17, 30 Abb.; München.
- (1942): Gletscherkundliche Begleitworte zur Karte der Cordillera Blanca (Peru). — Zeitschr. Gletscherkunde, 28 (1/2), 19 pp., 8 Abb., 1 Landkarte (Beilage 1); Berlin.
- (1943): Die anthropogeographische Bedeutung der Gletscher und die künstliche Flurbewässerung in den peruanischen Anden. — Sitzber. europ. Geogr., Würzburg 1942; S. 353—380; Leipzig.
- (1949): Die *Puya Raimondii* — ein Wahrzeichen der tropischen Anden. — Jb. österr. Alpenver., 74, S. 59—66, 8 Abb.
- (ohne Jahreszahl): Die Cordillera Blanca (Peru), das Arbeitsfeld dreier Alpenvereins-Expeditionen. — S. 37—48, 1 Übersichtskarte, 2 Tafeln.
- KINZL, Hans, SCHNEIDER, Erwin & EBSTER, Fritz (1942): Die Karte der Kordillere von Huayhuash (Peru). — Zeitschr. Ges. Erdkunde Berlin, 1/2, 35 pp., 1 Landkarte; Berlin.
- KOEPCKE, Hans-Wilhelm (1952): Formas de vida y comunidad vital en la naturaleza. — Mar del Sur, 24, S. 40—66, 16 Abb.; Lima.
- (1954): Naturlandschaften in Peru. — Kosmos, 50, 9, S. 439—446, 13 Abb.; Stuttgart.
- (1955): Las formas de vida y su significado ecológico. — Pesca y Caza, 6, S. 61—68, 1 Abb.; Lima.
- (1956 a): Zur Analyse der Lebensformen. — Bonn. zool. Beitr., 7, (1—3), S. 151—185, 5 Abb.; Bonn.
- (1956 b): Beiträge zur Kenntnis der Fische Perus I. — Beitr. z. neotrop. Fauna, 1 (1), S. 3—17, 4 Abb.; Jena.
- (1956 c): Invertebrados marinos comunes del Perú, Pt. I: Conchas comestibles de los manglares. — Pesca y Caza, 7, S. 85—95, 5 Abb.; Lima.
- (1957 a): Problemas ictiogeográficos del Perú. — Scientia, 3 (año IV), S. 47—53; Lima.
- (1957 b): Discusión sobre la forma de representar el nexa biocenótico. — Scientia, 3 (año IV), S. 8—15, 6 Abb.; Lima.

- (1958 a): Introducción al estudio de la Ecología y Biogeografía con referencia especial al Perú. Pt. I: Las formas de vida. — Ser. Divulg. Ci. (Minist. Agric., Dir. „Pesquería y Caza“) No. 11, 135 pp., 133 Fig.; Lima.
 - (1958 b): Über die Wälder an der Westseite der peruanischen Anden und ihre tiergeographischen Beziehungen. — Verhandl. Deut. Zool. Ges. in Graz 1957, 4, S. 108—119, 9 Abb.; Leipzig.
 - (1958 c): Contribución a la zoogeografía del mar peruano. — Bol. Soc. Geogr. Lima, 75, 3/4, S. 12—22; Lima.
 - (1959): Beiträge zur Kenntnis der Fische Perus II. — Beitr. z. neotrop. Fauna, 1 (3), S. 249—268, 4 Abb.; Jena.
- KOEPCKE, Hans-Wilhelm & KOEPCKE, Maria (1951): División ecológica de la costa peruana. — Ser. Divulg. Ci. (Minist. Agric., Dir. „Pesquería y Caza“) No. 3, S. 3—23, 22 Fig.; Lima.
- (1952 a): Sobre el proceso de transformación de la materia orgánica en las playas arenosas marinas del Perú. — Publ. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, Ser. A (Zoología), 8, S. 1—24, 2 Abb.; Lima.
 - (1952 b): El Lago Parinacochas, región que debe convertirse en „Parque Nacional“. — Pesca y Caza (Minist. Agric.), 5, S. 23—30, 10 Abb.; Lima.
 - (1953 a): Die warmen Feuchtluftwüsten Perus (Eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel). — Bonn. zool. Beitr., 4 (1—2), S. 79—146, 52 Abb.; Bonn.
 - (1953 b): Contribución al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* MILNE EDWARDS et LUCAS (Decapoda, Crust.). — Publ. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, Ser. A (Zoología), 13, S. 1—46, 14 Abb.; Lima.
 - (1956): La cuenca del Lago Parinacochas, región ideal para parque nacional. — Bol. Comité Nac. Protec. Natur., 15, 10 pp., 12 Fig.; Lima.
 - (1958): Los restos de bosques en las vertientes occidentales de los Andes peruanos. — Bol. Comité Protec. Natur., 16, S. 22—30, 11 Fig.; Lima.
- KOEPCKE, Maria (1952): El gorrión europeo en el Perú. — Mar del Sur, 22, S. 63—72, 4 Abb.; Lima.
- (1954 a): Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. Parte I: Costa, Vertientes occidentales y Región altoandina. — Memorias Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, 3, 119 pp., 20 Fig.; Lima.
 - (1954 b): *Zaratornis stresemanni* nov. gen. nov. spec., un cotingido nuevo del Perú. — Publ. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, Ser. A (Zoología), 16, S. 1—8, 2 Abb.; Lima.
 - (1955): *Zaratornis stresemanni*, ein neuer Cotingide aus Peru. — Acta XI Congr. Int. Orn. 1954, S. 329—332, 2 Abb.; Basel.
 - (1957): Una nueva especie de *Synallaxis* (Furnariidae, Aves) de las vertientes occidentales andinas del Perú central. — Publ. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, Ser. A (Zoología), 18, 8 pp., 1 Taf., 2 Fig.; Lima.
 - (1958): Die Vögel des Waldes von Zárate (Westhang der Anden in Mittelperu). — Bonn. zool. Beitr., 9 (2/4), S. 130—193, 14 Abb.; Bonn.
 - (1959): Ein neuer *Asthenes* (Aves, Furnariidae) von der Küste und dem westlichen Andenabhang Südperus. — Beitr. z. neotrop. Fauna, 1 (3), S. 243—248, 4 Abb.; Jena.
 - (im Druck): Birds of the Western Slope of the Andes of Peru. — Am. Mus. Novitates.
- KOFORD, Carl B. (1957): The Vicuña and the Puna. — Ecol. Monogr., 27, S. 153—219, 19 Abb.
- KÖPFEN, W. (1931): Grundriß der Klimakunde. — 388 pp., 9 Taf., 22 Textabb.; Berlin und Leipzig.
- KOSTRITSKI, León (1952): Las ballenas y su aprovechamiento en el Perú. — Pesca y Caza (Minist. Agric.), 4, S. 33—48; Lima.
- KRAUS, Otto (1953): Vaginulidae aus Peru. — Arch. Moll., 82 (1/3), S. 63—65, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1954 a): Weitere Veronicellidae aus Peru. — Arch. Moll., 83 (1/3), S. 81—83, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
 - (1954 b): Myriapoden aus Peru, I. — Senckenbergiana, 34 (4/6), S. 311—323, Taf. 1—3 (36 Fig.); Frankfurt a. M.

- (1954 c): Myriapoden aus Peru, II. — *Senck. biol.*, 35 (1/2), S. 17—55, Taf. 3—8 (93 Fig.); Frankfurt a. M.
- (1955): Myriapoden aus Peru, III. — *Senck. biol.*, 36 (3/4), S. 173—200, Taf. 17 bis 20 (68 Fig.) und 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1956 a): Myriapoden aus Peru, IV. — *Senck. biol.*, 37 (1/2), S. 139—165, Taf. 18—22 (77 Fig.); Frankfurt a. M.
- (1956 b): Über neotropische Strongylosomatidae (Diplopoda). — *Senck. biol.*, 37 (5/6), S. 403—419, Taf. 50—51 (20 Fig.) und 2 Abb.; Frankfurt a. M.
- KREFFT, Gerhard (1955): Ornithologische Beobachtungen auf einer Tankerreise durch den Süd-Pazifik. — *Bonn. zool. Beitr.*, 6 (1/2), S. 81—85; Bonn.
- KÜHNELT, Wilhelm (1940): Aufgaben und Arbeitsweise der Ökologie der Landtiere. — *Der Biologe*, 9, S. 108—117.
- (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — *Biologia Generalis*, 17 (1/2), S. 106—146, 3 Abb.; Wien u. Straßburg.
- (1948): Moderne Gesichtspunkte in der Ökologie der Landtiere. — *Wissenschaft und Weltbild*, 1 (2), S. 189—194; Wien (Verl. Herold).
- (1953): Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen (Lebensformen in Beziehung zur mechanischen Beschaffenheit des Aufenthaltsortes). — *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 93, S. 57—71.
- (1955): Gesichtspunkte zur Beurteilung der Großstadtfuna (mit besonderer Berücksichtigung der Wiener Verhältnisse). — *Österr. zool. Zeitschr.*, 6 (1/2), S. 30—54; Wien.
- (1958): Ökologie. — *Fortschritte der Zoologie*, 11, S. 277—353; Stuttgart.
- LAUER, Wilhelm (1952): Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehungen zu den Vegetationsgürteln. — *Bonn. geogr. Abh.*, 9, S. 15—98, 3 Karten, 12 Abb.; Bonn.
- (1954): Las formas de la vegetación de El Salvador. — *Com. Inst. trop. Inv. cient.*, 3 (1), S. 41—45, 1 Karte; San Salvador.
- LISSON, C. I. (1917): Estudio orográfico del Perú. — In: *Ensayo teórico sobre el levantamiento de los Andes peruanos, y estudio de algunas observaciones geológicas que son anexas.* — Karte 1:8 000 000; Lima.
- : vergl. STEINMANN & LISSON (1929).
- LÖTSCHERT, Wilhelm (1955): La vegetación de El Salvador. — *Com. Inst. trop. Inv. cient.*, 4 (3/4), S. 65—79, 2 Fig.; San Salvador.
- MAACK, Reinhard (1953): O aspecto fitogeográfico atual do Paraná e considerações sobre o problema do reflorestamento. — *Arquivos Biol. Tecnol. Paraná*, 8 (19), S. 425 bis 436; Curitiba (Brasilien).
- MACCAGNO, Luis (1932): Los auquénidos peruanos. — *Publ. Minist. Fomento, Dir. „Agricultura y Ganadería“*, 64 pp., 34 Abb.; Lima.
- MAISCH, Carlos (1939): Formaciones típicas de vegetación en el Perú. — *Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 3 (11), S. 16—20; Lima.
- (1940): De flora y fauna en el Perú. — *Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 4 (15), S. 444—452, 4 Abb.; Lima.
- MALDONADO, Angel (1943): Las lagunas de Boza, Chilca y Huacachina y los gramadales de la costa del Perú. — *Actas y Trabajos 2. Congr. Peruano de Química*, 143 pp.; Lima.
- MANN, Guillermo (1954 a): El mar chileno y sus regiones biogeográficas. — *Inv. zool. chilenas*, 2 (5), S. 75—86, 2 Fig.; Santiago de Chile.
- (1954 b): La vida de los peces en aguas chilenas. — 342 pp., zahlreiche Abb.; Santiago de Chile.
- (ohne Jahreszahl): Regiones ecológicas de Tarapacá. — *Terra Australis*, 13 pp., 10 Abb.
- MARTELLY, Julián (1955): La Corriente de Humboldt, contribución a su conocimiento experimental y ensayo sobre su teoría mecánica. — *Rev. Biol. Mar.*, 5 (1, 2, 3), S. 17—57; Valparaiso.
- MAYR, Ernst & PHELPS, William H. (1955): Origin of the bird fauna of Pantepui. — *Acta XI Congr. Int. Orn.* 1954, S. 399—400; Basel.
- McLELLAN, H. J. (1956): On the sharpness of oceanographic boundaries south of Nova Scotia. — *Jour. Fisheries Res. Board Canada*, 13, 3, S. 297—310, 4 Fig.
- MELLO-LEITAO, C. (1942): Los alacranes y la Zoogeografía de Sudamérica. — *Rev. Argentina Zoog.*, 2, S. 125—132, 2 Karten; (zitiert von PETERS 1955).

- MERTENS, Robert (1956): Zur Kenntnis der Iguaniden-Gattung *Tropidurus* in Peru. — Senck. biol., 37 (1/2), S. 101—136, Taf. 11—17 (34 Fig.); Frankfurt a. M.
- MEYER DE SCHAUENSEE, Rodolphe (1948): The birds of the Republic of Colombia, their distribution and keys for their identification. Pt. 1. — *Caldasia*, 5 (22), S. 251 bis 380; Bogotá.
- MIDDENDORF, E. W. (1893—1895): Peru. Beobachtungen und Studien über das Land und seine Bewohner während eines 25jährigen Aufenthaltes. — Berlin (Robert Oppenheim); 3 Bde. mit zusammen 1677 pp., 156 Textbildern, 163 Tafeln und 3 Karten.
- MONHEIM, Felix (1955): Bericht über Forschungen in den zentralen Anden, insbesondere im Titicacabecken. — *Erdkunde*, 9 (3), S. 204—216, 10 Abb.
- (1956): Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. — *Heidelberger geogr. Arb.*; Heft 1, 152 pp., 17 Abb.; Heidelberg.
- MURPHY, Robert Cushman (1925): *Bird Islands of Peru*. — 362 pp., 61 Abb.; New York & London.
- (1927): The peruvian guano islands of seventy years ago. — *Natural History*, 27 (5), S. 439—447, 11 Fig.; New York.
- (1936): *Oceanic Birds of South America*. — Vol. I u. II mit zus. 1245 pp.; New York.
- (1939): The littoral of Pacific Colombia and Ecuador. — *The Geographical Review*, 29 (1), S. 1—33, 31 Fig.; New York.
- MYERS, George S. (1941): The fish fauna of the Pacific Ocean, with especial reference to zoogeographical regions and distribution as they affect the international aspects of the fisheries. — *Sixth Pacific Sci. Congr. Pacific Sci. Assoc.*, S. 201 bis 210.
- NARVAEZ, Sigfredo: vergl. BELLIDO, NARVAEZ & SIMONS (1956).
- NEILL, Wilfried T. (1957): Historical biogeography of present-day Florida. — *Bull. Florida State Mus., Bol. Sci.*, 2, 7, S. 175—220; Gainesville.
- NIETHAMMER, Günther (1953): *Zur Vogelwelt Boliviens*. — *Bonn. zool. Beitr.*, 4 (3/4), S. 195—303, 43 Abb.; Bonn.
- (1958): *Tiergeographie (Bericht über die Jahre 1950—1956)*. — *Fortschritte der Zoologie*, II, S. 35—141; Stuttgart.
- OEHLEHY, H. R. (1939): Observaciones biocenóticas de las lomas cercanas a Trujillo. — *Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 3 (11), S. 32—49; Lima.
- OPPENHEIM, Victor (1942): Pleistocene glaciations in Colombia, S. A. — *Rev. Acad. Colombiana Ci. Exact., Fis. y Naturales*, Bogotá, 5 (17), S. 76—83, 1 Fig.; Bogotá.
- ORTIZ DE LA PUENTE, Javier (1952): Los patos del Perú. — *Ser. Divulg. Ci. (Minist. Agric., Dir. „Pesquería y Caza“)*, 4, S. 3—20; Lima.
- PALLISTER, John C. (1956): Skippers taken on the Frank C. Johnson Entomological Expedition to Peru, with distributional and ecological notes (Lepidoptera, Hesperriidae). — *Amer. Mus. Novitates*. Nr. 1763, 69 pp.
- PARK, O. & PARK, T.: vergl. ALLEE etc. (1949).
- PASSARGE, S. (1921): *Vergleichende Landschaftskunde*. — Berlin.
- PAULA COUTO, C. de (1952): As sucessivas faunas de mamíferos terrestres no Continente Americano. — *Publ. Avulsas Mus. Nac.*, 11, 159 pp., 91 Fig.; Rio de Janeiro.
- PAZ SOLDAN, Mateo (1862): *Geografía del Perú*. — 745 pp. (und CXXVII pp. Einleitungen etc.); Paris.
- PEARSON, Oliver P. (1954): Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in Southern Peru. — *Copeia*, 2, S. 111—116, 3 Fig., 1 Taf.
- PETERS, H. M. (1955): Die Winkgebärde von *Uca* und *Minuca* (Brachyura) in vergleichend-ethologischer, -ökologischer und -morphologisch-anatomischer Betrachtung. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 43, S. 425—500, 51 Abb.; Würzburg.
- PETERS, James A. (1955): Use and misuse of the Biotic Province concept. — *Amer. Naturalist*, 89, 844, S. 21—28, 1 Fig.
- PETERSEN, Georg (1935): *Estudios climatológicos del noroeste peruano*. — *Bol. Soc. Geol. Perú*, 7 (2), 141 pp., 30 Tabellen, 16 Taf.; Lima.
- (1939): Über Land und Leute in der Provincia Litoral de Tumbes (Nordwestliches Perú). — *Westküsten-Beobachter (Sonderausgabe Perú)*, Nr. 203, S. 16—25.
- (1949): Condiciones geográficas y geológicas del Río Zaramilla. — *Soc. Geol. Perú*, Vol. Jubilai, XXV aniversario, Pt. II (7), S. 1—39, 5 Fig.; Lima.
- (1954): Informe preliminar sobre la Geología de la faja costanera del Departamento de Ica. — *Bol. tecn. Empr. Petrolera Fiscal*, 1, S. 33—77, 12 Fig.; Lima.

- (1956): Estudios climatológicos en el noroeste peruano. — Bol. Soc. Nac. Minería y Petróleo, 49 (2. época), S. 2—55, 14 Fig.; (Neudruck der Arbeit von 1935); Lima.
- PETERSEN, Georg & ALBERCA, Alejandro (1954): Sobre las condiciones del agua del subsuelo en el valle de Tacna. — Bol. tecn. Empr. Petrolera Fiscal, 2, 81 pp., 42 Abb.; Lima.
- PEUS, F. (1954): Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biozönose“. — Deut. Ent. Zschr., N. F., 1 (3/4/5), S. 271—308.
- PHELPS, William H.: vergl. MAYR & PHELPS (1955).
- PHILIPPI, R. A.: vergl. GOODALL, JOHNSON & PHILIPPI (1946 und 1951).
- PIAZZA, A. (im Druck): Los Otariidae de la Región de Pisco. — Pesca y Caza; Lima.
- PLATENIUS, Hans (1957): Situación del café en el Perú. — Folleto del Minist. Agric., Serv. Coop. Inter Amer. Producción de Alimentos SCIPA (Div. Estud. Econom.), 35 pp., 4 Abb.; Lima.
- POPE, Elizabeth C.: vergl. BENNETT & POPE (1953).
- PULGAR VIDAL, Javier (1941): Las ocho regiones naturales del Perú. — Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, 5 (17), S. 145—160, 1 Abb.; Lima.
- RAGONESE, Arturo E. (1951): La vegetación de la República Argentina; II. Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. — Rev. Inv. agric., 5 (1—2), S. 1—233, 12 Taf. u. 46 Fig. (insgesamt 71 Abb.); Buenos Aires.
- RAIMONDI, Antonio (1874—1902): El Perú. — 4 Bde. (eingesehen wurden: 3. Bd., 614 pp. und 4. Bd., 515 pp.); Lima.
- (1929): El Perú — Itinerarios de viajes (Versión literal de las libretas originales). — Publiziert durch: El Banco Italiano de Lima; 118 pp.; Lima.
- (1940): El Perú. Tomo I, Parte preliminar. — 341 pp.; Lima.
- (1942—1948): Notas de viajes para su obra „El Perú“, Bd. 1 (1942) 431 pp.: Viaje a Chanchamayo y Montañas de Vitoc, Monobamba y Uchubamba 1855 — Viaje a las Montañas de Chinchao y Tingo María 1857 — Viaje al Cuzco y Valle de Santa Ana, Ayacucho, Huancavelica y Pisco 1858 — Viaje al norte y a la región del Amazonas, Cajamarca, Hualgayoc, Chachapoyas, Moyobamba; ríos Huallaga, Marañón, Aipena y Rumiayao. — Leymebamba 1859—1860. — Bd. 2 (1943) 288 pp.: Viaje a la provincia de Pataz; Río Huallaga 1860 — Viaje al departamento de Ancash 1860—1861 — Excursión de Lima a la Cordillera Región de Morococha 1861. — Bd. 3 (1945) 359 pp.: Viaje de Lima a Ayacucho, visitando las quebradas de Lurín, del río Rimac y Huarochiri 1862 — Valle del río Cañete y provincia de Yauyos, quebrada de Asia, quebrada de Mala, cordillera de Turpo y Cotai, Huancavelica y Castrovirreyna 1862. — Bd. 4 (1948): Viaje de Ica a Arequipa, visitando Nasca, San Juan de Lucanas, Puquío, Coracora, Chala, Caravelí y Ocoña 1863 — Viaje de Arequipa a Moquegua 1864. — Herausgegeben von Alberto JOCHAMOWITZ; Impr. Torres Aguirre; Lima.
- (1946): Islas, Islotos y rocas del Perú. — Bol. Soc. Geogr. Lima, 63 (1 u. 2), S. 12—21; Lima.
- RATHBUN, Mary J. (1910): The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast. — Proc. U. S. Nat. Mus., 38, S. 531—620.
- RAUH, W. (1955): Botanische Mitteilungen aus den Anden III. Zur Wuchsform von *Sporobolus virginicus* (L.) KUNTH. — Akad. Wiss. u. Literatur; Abh. math.-naturw. Kl., 3, S. 64—69; 5 Abb.
- (1956 a): Peru, Landschaft und Menschen. — Die Umschau, 56 (1), S. 9—12; Frankfurt a. M.
- (1956 b): Peruanische Vegetationsbilder I. Die großen Gegensätze: Die Küstenwüste und die Wälder des Ostens. — Die Umschau, 56 (5), S. 140—143; 8 Fig.; Frankfurt a. M.
- (1956 c): Peruanische Vegetationsbilder II. Die Andenwesthänge. — Die Umschau, 56 (6), S. 171—174, 10 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1958): Beitrag zur Kenntnis der peruanischen Kakteenvegetation. — Sitzber. Heidelberg. Akad. Wiss. (math.-naturw. Kl.), Jahrg. 1951, 1. Abh.: 542 pp., 234 Abb.; Heidelberg.
- REMANE, Adolf (1943): Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. — Biologia Generalis, 17 (1/2), S. 164—182.

- (1951): Die Besiedlung des Sandgrundes im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. — *Verhandl. Deut. Zool. Ges. in Wilhelmshaven* 1951, S. 328—359.
- RENSCH, Bernhard (1950): Die Verteilung der Tierwelt im Raum. — *Handb. Biol.*, 5: Das Tier, 1. Tl., S. 125—172, Abb. 107—122; Potsdam.
- ROEWER, C. F. (1956): Arachnida Arthrogastra aus Peru, II. — *Senck. biol.*, 37 (5/6), S. 429—445, Taf. 52—53 (21 Fig.); Frankfurt a. M.
- ROLDÁN, Ernesto (1956): La climatología de las zonas áridas. — *Bol. Soc. Geogr. Lima*, 73, S. 49—51; Lima.
- ROSPIGLIOSI, Carlos J. (1937): Influencia de las Corrientes de Humboldt y del Niño en el desarrollo de la fauna marina en el Perú. — *Bol. Mus. Hist. Natural (Lima)*, 1 (3), S. 1—5; Lima.
- SAUER, Karl O. (1950): Geography of South America. — In: J. H. STEWARD „Handbook of South American Indians“, Vol. 6, Pt. 4 (Geography and Plant and Animal Resources), S. 319—344; Smithsonian Inst., Bureau of American Ethnology, Bul. 143.
- SCHAEFER, Milner B.: vergl. HOLMES, SCHAEFER & SHIMADA (1957).
- SCHILDER, F. A. (1952): Einführung in die Biotaxonomie. — 162 pp.; Jena (G. Fischer).
— (1956): Lehrbuch der Allgemeinen Zoogeographie. — 150 pp., 134 Abb.; Jena (G. Fischer).
- SCHINDLER, Otto (1955): Limnologische Studien im Titicacasee. — *Arch. f. Hydrobiol.*, 51, 1, S. 118—124, 1 Abb.; Stuttgart.
- SCHINDWOLF, Otto H. (1957): Über den Lias von Perú. — *Geol. Jb.*, 74, S. 151—160; Hannover.
- SCHMIDT, K. P. (1954): Faunal realms, regions, and provinces. — *Quart. Rev. Biol.*, 29, S. 322—331, 3 Fig.; (zitiert von HERSHKOVITZ 1958).
- SCHMIDT, K.: vergl. ALLEE, EMERSON, PARK, PARK & SCHMIDT (1949).
- SCHMIDT, Rolf-Diedrich (1952): Die Niederschlagsverteilung im andinen Kolumbien. — *Bonn. geogr. Abh.*, 9 (Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen); S. 99—119, 7 Abb.; Bonn.
- SCHMITHÜSEN, Josef (1956): Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. — *Bonn. geogr. Abh.*, 17 (Forschungen in Chile), S. 1—86, 10 Abb.; Bonn.
- SCHNEIDER, Erwin: vergl. KINZL, SCHNEIDER & EBSTER (1942).
- SCHOTT, Gerhard (1931): Der Peru-Strom und seine nördlichen Nachbargebiete in normaler und anormaler Ausbildung. — *Ann. Hydrogr. u. marit. Meteor.* 1931, 5—7, S. 161—169 und 200—213 und 240—252, 4 Taf.
- SCHUSTER-DIETERICH, Ortrud (1956): Die Makrofauna am sandigen Brandungsstrand von El Salvador (mittelamerikanische Pazifikküste). — *Senck. biol.*, 37 (1/2), S. 1—56, 6 Taf. (mit 12 Fig.), 8 Abb. im Text, 10 Tabellen; Frankfurt a. M.
— (1957): La macrofauna de la playa arenosa de El Salvador. — *Comunicaciones (Inst. trop. Inv. Ci. El Salvador)*, 6 (3/4), S. 5—46, 10 Abb.; San Salvador.
- SCHWABE, G. H. (1954): Ecología de costas montañosas. — *Rev. Biol. Mar.*, Vol. IV, (1, 2, 3), S. 178—183, 1 Fig.; Valparaiso.
- SCHWEIGGER, Erwin (1940): Studies of the Peru Coastal Current with reference to the extraordinary summer of 1939. — *Proc. Sixth Pacific Sci. Congr.*, 3, S. 117—195, 8 Kartentafeln.
— (1945): La „Legítima“ Corriente del Niño. — *Bol. Comp. Admin. Guano*, 21, 8—9, S. 255—296, 17 Karten; Lima.
— (1946): La Corriente Peruana. — *Bol. Soc. Geogr. Lima*, 63 (1/2), S. 43—50, (Jornadas Oceanográficas); Lima.
— (1947): El litoral peruano. — 262 pp.; Lima.
— (1948): La fosa de Lima. — *Comp. Admin. Guano*, S. 35—50, 6 Taf. und Karten; Lima.
— (1949 a): Der Perustrom nach zwölfjährigen Beobachtungen. — *Erdkunde, Arch. wiss. Geographie*, 3 (2/3), S. 121—132 und 3 (4), S. 229—241.
— (1949 b): Vientos marinos y su influencia en el continente. — *Soc. Geol. Perú, Vol. Jubilar 25 aniv.*, pt. 2, 25, S. 1—21, 1 Fig.; Lima.
— (1953): Situación veraniega en el litoral peruano en 1953. — *Bol. Ci. Comp. Admin. Guano*, 1 (1), S. 1—18, 5 Karten; Lima.

- (1955 a): Estudio comparativo de temperaturas de mar y el régimen de vientos entre los años 1954 y 1939/53. — Bol. Ci. Comp. Admin. Guano, 2, S. 53—64, gráfico 1—10; Lima.
- (1955 b): Informe al Gobierno del Ecuador sobre fomento de la pesca marítima. — Informe FAO/ETAP No. 325, 23 pp.; Rom.
- SCHWEIGGER, Erwin: vergl. GRAVES, SCHWEIGGER & VALDIVIA (1955).
- SCHWENKE, W. (1953): Biozönitik und angewandte Entomologie (Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönitik und zur Schaffung einer biozönitischen Entomologie). — Beitr. Entomologie, 3 (Sonderheft), S. 86—162, 5 Tabellen; Berlin.
- SEARS, Mary (1954): Notas sobre la Corriente Costanera del Perú. — Bol. Ci. Comp. Admin. Guano. 1 (2), S. 133—180, 4 Fig.; Lima.
- SEHL, Alfred & WARNCKE, Gerhard (1933): Erste Mitteilung über den Zusammenschluß der Nahrungsauna zu Lebensgemeinschaften. — Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg/Pr., 68 (1), S. 1—16, 2 Abb.
- SHEPARD, Francis P. (1953): Submarine Canyons. — In: „Topographie sous-marine et sédimentation actuelle.“ — Congr. Géol. Internat., Comptes rendus de la 19^e session, Section IV, Fasc. 4, S. 127—149; Algier.
- SHIMADA, Bell M.: vergl. HOLMES, SCHAEFER & SHIMADA (1957).
- SIEBERT, Anneliese (1955): Begriff und Wesen der Landschaft. — Umschauldienst (Forsch. u. Landschaftspflege und Landschaftsgestaltung“, Akad. Raumforsch. u. Landesplanung), 5 (2), S. 1—7.
- SIEVERS, W. (1913): Die Cordillerenstaaten I, Einleitung, Bolivia und Perú. — 148 pp., 16 Taf., 1 Karte; Berlin & Leipzig (Slg. Göschen).
- SIMONS, Frank S.: vergl. BELLIDO, NARVAEZ & SIMONS (1956).
- SKOTTSBERG, Carl (1955): Influencia del Continente Antártico en la vegetación de las tierras australes. — Moliniana, 1, S. 99—105; Santiago de Chile. (Abgeänderte Übersetzung von: Influence of the Antarctic Continent on the vegetation of southern lands. — Seventh Pacific Sci. Congr., Wellington, 1953).
- SOUKUP, J. (1955): Catálogo de la flora del Departamento de Puno. — Biota, 1 (5—6), S. 108—139 (Fortsetzung); Lima.
- STAPPENBECK, R. (1929): Nutzstoffe. — In: STEINMANN: Geologie von Perú; S. 318—393; Heidelberg (Carl Winter).
- STEIN, A. H. (1956): Los bosques naturales de Chile. — Unasyuva, 10 (4), S. 164—170; 4 Abb.
- STEINMANN, G. (1929): Geologie von Perú. — 448 pp., 271 Fig., 9 Taf., 1 geol. Karte 1:3000000 von STEINMANN & LISSON; Heidelberg (Carl Winter).
- STEINMANN, G. & LISSON, C. I. (1929): Mapa geológico del Perú 1:3000000. — Anlage zu STEINMANN (1929).
- STEPHENSON, T. A. (1937): The constitution of the intertidal fauna and flora of South Africa, Pt. I. — J. Lim. Soc., Zool., 40, S. 487—536, 20 Fig.; London.
- STIASNY, G. (1940): Can Ekman's eastern Pacific Barrier („Ostpazifische Sperre“) be maintained and is Ekman's division of the pacific fauna into a western pacific and an eastern pacific justified? — Proc. Sixth Pacific. Sci. Congr. Pacific Sci. Assoc., 3, S. 493—494.
- STIGLICH, Garmán (1922): Diccionario geográfico del Perú. — 1193 pp.; Lima.
- STORK, H. E.: vergl. GOODSPEED & STORK (1955).
- SZEPESY, Ali de (1953): Contribución al conocimiento de la tectonica de los Andes peruano-bolivianos. — El Ing. Geol., 7, S. 16—18; Lima.
- SZIDAT, Lothar (1954 a): Trematodes nuevos de peces de agua dulce de la República Argentina y un intento para aclarar su carácter marino. — Rev. Inst. Nac. Inv. Ci. Naturales y Mus. Argent. Ci. Naturales „Bernardo Rivadavia“, Ci. Zool. 3 (1), 85 pp., 28 Fig.; Buenos Aires.
- (1954 b): Relikte der Tethys (Zoologische Forschungsergebnisse deuten die Entstehung Südamerikas an). — Die Umschau, 22, S. 676—678, 2 Fig.
- TACZANOWSKI, Ladislas (1877): Liste des oiseaux recueillis en 1876 au nord du Pérou occidental par MM. Jelski et Stolzmann. — Proc. Zool. Soc. London, vom 17. April 1877, S. 319—333, 1 Taf.; London.
- (1884 und 1886): Ornithologie du Pérou. — 3 Bde.: 1. Band (1884) 541 pp.; 2. Band (1884) 566 pp.; 3. Band (1886) 522 pp.; Tables (1886) 218 pp.; Paris und Rennes.
- THIENEMANN, August (1942): Vom Wesen der Ökologie. — Biologia Generalis, 15 (3/4), S. 312—331; Wien.

- THORNTHWAITE, C. W. & HARE, F. Kenneth (1955): La clasificación climatológica en dasonomía. — *Unasylva*, 9 (2), S. 54—63, 3 Abb.
- TISCHLER, Wolfgang (1949): Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. — 220 pp., 65 Abb.; Braunschweig.
- (1950): Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönotik. — *Biol. Zbl.*, 69 (1/2), S. 33—43, 2 Abb.; Leipzig.
 - (1954): Eignung der Kulturlandschaft für experimentell-synökologische Forschung. — *Biol. Zbl.*, 73 (5/6), S. 297—305, 1 Abb.; Leipzig.
 - (1955 a): Synökologie der Landtiere. — 414 pp., 116 Abb.; Stuttgart (G. Fischer).
 - (1955 b): Ist der Begriff „Kultursteppe“ in Mitteleuropa berechtigt? — *Forschungen und Fortschritte*, 29 (12), S. 353—356.
 - (1958): Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. (Ein Beitrag zur Ökologie der Kulturlandschaft). — *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, 47, S. 54—114, 6 Abb.; Würzburg.
- TITSCHACK, Erich (1951—1954): Beiträge zur Fauna Perus (Nach der Ausbeute der Hamburger Südperu-Expedition 1936, anderer Sammlungen, wie auch auf Grund von Literaturangaben), Bd. I: Reisebericht (1951), 403 pp., 223 Abb., 1 Karte; Bd. II, III u. IV: Wissenschaftliche Bearbeitungen (II: 344 pp., 179 Abb., 1 Taf.; III: 266 pp., 37 Abb., 4 Taf.; IV: 386 pp., 109 Abb.); Jena (G. Fischer).
- TOVAR, Oscar (1957): Las Gramíneas de Hunacavelica. — *Memorias Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 6, 110 pp., 43 Taf.; Lima.
- TROLL, Carl (1932): Die tropischen Andenländer. — In: KLUTE: *Handb. d. Geogr., Wiss.*, Bd. 3, Südamerika; Potsdam.
- (1935): Gedanken und Bemerkungen zur ökologischen Pflanzengeographie. — *Geogr. Z.*; (zitiert von LAUER 1952).
 - (1950): Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. — *Studium Generale*, 3 (4); (zitiert von SIEBERT 1955).
 - (1952): Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluß auf Niederschlag und Vegetation (Studien zur Vegetations- und Landschaftskunde der Tropen III.). — *Bonn. geogr. Abh.*, 9, S. 124—183, 13 Abb.; Bonn.
 - (1955 a): Über das Wesen der Hochgebirgsnatur. — *Jb. österr. Alpenver.*, 16 pp.
 - (1955 b): Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Klimagürteln der Erde. — *Studium Generale*, 8 (12), S. 713—733; Berlin, Göttingen, Heidelberg.
 - (1958): Zur Physiognomik der Tropengewächse. — *Jbr. Ges. Freund. u. Förd. Rhein. Univ. Bonn*; 57 pp., 68 Abb.
 - (1959): Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. — *Bonn. geogr. Abh.*, 25, 93 pp., 22 Abb., 28 Photogr., 1 Karte, 6 Tab.; Bonn.
- TURK, F. A. (1955): The chilopods of Peru with descriptions of new species and some zoogeographical notes on the peruvian chilopod fauna. — *Proc. Zool. Soc. London*, 125 (3 u. 4), S. 469—504, 2 Karten; London.
- VALDIVIA, Jorge: vergl. GRAVES, SCHWEIGGER & VALDIVIA (1955).
- VELARDE, M. Octavio (1945): Estudio sobre la vegetación y flora de las lomas de Lupín. — *Rev. Ci.*; 47, 454, S. 665—700, 2 Karten; Lima.
- (1949): La vegetación y flora de las lomas de la región de Acari. — *Rev./ Ci.*, 51, 467—468, S. 29—38, 9 Abb.; Lima.
- VELLARD, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. — *Mem. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 1, 89 pp., 30 Fig.; Lima.
- (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El Grupo *Marmoratus* y formas afines. — *Memorias Mus. Hist. Natural „Javier Prado“*, 2, 53 pp., 13 Abb., 3 Grafic.; Lima.
- VERGARAY LARA, Eraclides (1949): Estudio geográfico de la campiña de Yungay. — *Travaux Inst. Français d'Études Andines*, 1, S. 59—106, 3 Textfig., 3 Taf.; Paris & Lima.
- VESTAL, A. G. (1914): Internal relations of terrestrial associations. — *Amer. Naturalist*, 48, S. 413—445; (zitiert von J. A. PETERS 1955).
- VILLASANTE, Segundo (1955): Apuntes para un estudio fitogeográfico de la Provincia de Paucartambo. — *Rev. Univ. (Cuzco)*, 64 (109), 2. Sem., S. 127—145; Cuzco.
- VOGT, William (1942): Informe sobre las aves guaneras. — *Bol. Cía. Admin. Guano*, 18 (3); Lima.

- WAGNER, Helmuth O. & STRESEMANN, E. (1950): Über die Beziehungen zwischen Brutzeit und Ökologie mexikanischer Vögel. — Zool. Jb. (Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere), 79 (3), S. 273—308, 7 Abb.; Jena.
- WALTER, Heinrich (1936): Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des Dr. G. Boss (Swakopmund). — Jb. wiss. Botanik, 84 (1/2), S. 58—222.
- (1954): Klimax und zonale Vegetation. — Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. Aichinger, 1, S. 144—150.
- WALTER, H. & E. (1953): Einige allgemeine Ergebnisse unserer Forschungsreise nach Südwestafrika 1952/53: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften. — Ber. Deut. Bot. Ges., 66, S. 228—236.
- WARNCKE, Gerhard: vergl. SEHL & WARNCKE (1933).
- WATKINS, Harry (1929): Expeditions-Kladde (handschriftlich), enthaltend die Nr. 8081 bis 10751 der Vogelsammlung; die Nr. betreffen Sammlungen an den folgenden Orten: Jaén, Pomará, Santa Rosa, Saucos, Cabico, Pucará, San Felipe, Sondorillo, La Lejía, Río Seco (Rioja), Río Negro, Uschco, Chachapoyas, San Pedro, Chugur, Taulis, Seques. —
- WEBERBAUER, August (1907): Weitere Mitteilungen über Vegetation und Klima der Hochanden Perus. — Engler's Bot. Jb., 39 (3/4), S. 449—461, 2 Taf.; Leipzig.
- (1911): Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. — In: A. Engler & O. Drude: Die Vegetation der Erde, XII (Sammlung Pflanzengeographischer Monographien), 355 pp., 40 Taf., 63 Textfig.; Leipzig.
- (1912): Pflanzengeographische Studien im südlichen Peru. — Bot. Jb. Syst. Pflanzenges. u. Pflanzengeogr., 48 (3/4), S. 27—46; Leipzig.
- (1914): Die Vegetationsgliederung des nördlichen Peru, um 5° südl. Br. — Englers Bot. Jb., 50, S. 72—94.
- (1922): Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17° s. Br. — Petermanns geogr. Mitt., Jahrg. 1922, Taf. 13; Gotha.
- (1923): Mapa fitogeográfico de los Andes Peruanos, entre 5 y 17 grados de L. S. — (Übersetzung aus Petermanns geogr. Mitt., Gotha 1922); Lima.
- (1930): Untersuchungen über die Temperaturverhältnisse des Bodens im hochandinen Gebiet Perus und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben. — Englers Bot. Jb., 63 (4), S. 330—349.
- (1945): El mundo vegetal de los Andes Peruanos (Estudio fitogeográfico). — Minist. de Agricultura, Lima, 776 pp.; Lima.
- (1951): La protección de la vegetación y la flora del Perú. — Bol. Comité Protección Natur. S. 51—54; Lima.
- WELTER, Otto A. (1947): Sobre el levantamiento pliocénico-cuaternario de los Andes peruanos. — Bol. Soc. Geol. Perú, 20, S. 5—19, 4 Abb.; Lima.
- WEYL, Richard (1954): Estudios litogenéticas en los manglares de la costa del Pacífico. — Comunicaciones (Inst. trop. Inv. Ci. de El Salvador), 3 (4), S. 135—146, 9 Abb.; San Salvador.
- WILLE, Johannes E. (1952): Entomología Agrícola del Perú. — 2. Auflg., 543 pp., 221 Fig.; Lima.
- ZILCH, Adolf (1953): Landschnecken aus Peru (1). — Arch. Moll., 82 (1/3), S. 49—61, Taf. 14—15, 12 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1954 a): Landschnecken aus Peru, (2). — Arch. Moll., 83 (1/3), S. 65—78, Taf. 5—6, 8 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1954 b): Ein neuer *Oroperipatus* aus Peru (Onychophora). — Senck. biol., 35 (3/4), S. 151—154, Taf. 13, 3 Abb.; Frankfurt a. M.
- ZIMMER, John T. (1931—1955): Studies of Peruvian Birds, 1—66. — Amer. Mus. Novitates, publ. durch Amer. Mus. Natural Hist.; New York.
- ZÚÑIGA, Enrique (1942): Observaciones ecológicas sobre los mamíferos de las lomas. — Bol. Mus. Hist. Natural „Javier Prado“, 6 (22 u. 23), S. 329—399; Lima.