

## **Beiträge zu einer vergleichenden Wüstenökologie**

Von Prof. Dr. Herbert F r a n z, Wien

Über die Wüsten der Erde besteht eine umfangreiche Literatur, in der die Ökologie einen beträchtlichen Raum einnimmt. Zu einer vergleichenden Ökologie der Wüsten, die etwa der von C. Troll begründeten vergleichenden Hochgebirgsökologie entsprechen würde, sind zur Zeit aber nur wenige Ansätze vorhanden. Zu diesen zählen die einschlägigen Kapitel in den Hand- und Lehrbüchern der Geomorphologie sowie die Wüsten betreffenden Kapitel in H. Walters monumentalem Werk über die Vegetation der Erde. In dem letzteren wird eine umfassende ökologische Beschreibung der Wüsten gegeben, doch geht es dabei in erster Linie um eine ökologische Beschreibung der einzelnen wüstenartigen Landschaften, nicht um das allen oder doch bestimmten Kategorien Gemeinsame. Und doch stellen die Wüsten als extreme Lebensräume Objekte dar, die sich wie die Hochgebirge in besonderem Maße für

einen weltweiten Vergleich und die Herausarbeitung der ihnen gemeinsamen ökologischen Gegebenheiten eignen.

Für die Abgrenzung der Trockengebiete der Erde liefern die Klimadiagramme, die Walter, H. u. Lieth, H. (1960, 1964) im Klimadiagramm-Weltatlas zusammengestellt haben, eine wesentliche Grundlage. In ihnen ist bekanntlich der Verlauf der Monatsmittel der Temperatur zu dem der monatlichen Niederschläge über das Jahr derart in Kurven dargestellt, daß  $10^{\circ}\text{C} = 20\text{ mm}$  Niederschlag maßstäblich entsprechen. Bei dieser Darstellung treten Trockenperioden für die Vegetation in der Weise in Erscheinung, daß in Dürreperioden die Niederschlagskurve unter der Temperaturkurve liegt und die Dauer der Dürrezeiten einen Maßstab für den Grad der Trockenheit liefert.

Aride Gebiete sind solche, die lang andauernde Dürrezeiten aufweisen und in denen die Pflanzendecke infolge des Wassermangels nur spärlich entwickelt ist.

Walter (1961 bzw. 1964) unterscheidet in den warmen Zonen der Erde vier Kategorien arider Gebiete:

1. Aride Gebiete mit Winterregen und einer Sommerdürrezeit
2. Aride Gebiete mit Sommerregen und einer Winterdürrezeit
3. Aride Gebiete mit zwei Regenzeiten oder ohne bestimmte Regenzeit

4. Extrem aride Gebiete nur mit episodischen Regen oder regenlos.

Dazu kommt eine weitere Kategorie extrem arider Gebiete, die Nebelwüsten, die regenlos sind, in denen aber häufig nässende Nebel auftreten.

Gegenüber den ariden Gebieten der warmen Klimabereiche zeigen die Trockengebiete der temperierten und kalten Zonen in mancher Hinsicht abweichende Verhältnisse. Hier hat die Dauer der frostfreien Periode, die sehr kurz sein kann, einen entscheidenden Einfluß auf das biologische Geschehen.

Nach dem Grade der Trockenheit lassen sich die ariden Gebiete in Steppen und Savannen, Halbwüsten und Wüsten gruppieren, wobei die scharfe Abgrenzung der einzelnen Kategorien keineswegs leicht ist. Manche Autoren neigen dazu, als Vollwüsten nur jene Gebiete zu bezeichnen, die nur episodische Regenfälle oder überhaupt keinen Regen erhalten. Solche Gebiete sind, sofern sie nicht oberflächennahes Grundwasser aufweisen, vegetationslos oder sie weisen nur eine ephemere Vegetation auf, die sich nach den episodischen Regenfällen rasch entwickelt, um bei Wiedereinsetzen der Trockenheit abzuklingen. Vom biologischen Standpunkt ist diese Abgrenzung nicht befriedigend, da auch Gebiete, die regelmäßig sehr geringe Niederschläge empfangen, die für Wüsten typischen Merkmale aufweisen. Quézel (1965) fand

im Raum der Sahara, daß schon Bereiche, die weniger als 20 mm Niederschlag pro Jahr erhalten, praktisch vegetationslos sind und daß die Wüste gegen Norden annähernd dort ihre Grenze findet, wo die jährliche Niederschlagsmenge 100 mm überschreitet. Gegen Süden wäre die Grenze wegen der höheren Temperatur bei 150 mm Niederschlag zu ziehen. Eine solche Abgrenzung ist allerdings zu schematisch, da die Aridität einer Landschaft nicht bloß von der Niederschlagsmenge, sondern auch von der Verteilung, der Temperatur, dem geologischen Substrat, dem Landschaftsrelief und anderen Faktoren abhängt. Eine zutreffende Charakteristik der Wüsten erfordert daher so wie die der Hochgebirgslandschaften die Berücksichtigung einer Mehrzahl von Merkmalen, die einander allerdings wechselseitig beeinflussen. Einige dieser Merkmale seien im folgenden aufgezählt.

Beginnen wir mit einer Gruppe von Merkmalen der Böden, da sie die Voraussetzung für die Entwicklung der Vegetation und Tierwelt bilden.

1. Die Wasserverteilung und Wasserbewegung ist in den Böden der Trockengebiete, wie zuerst Rotmistroff (1926) gezeigt hat, von derjenigen humider Gebiete sehr verschieden. In humiden Gebieten reichen die Niederschläge aus, um die Bodendecke periodisch bis über ihre Speicherleistung (Wasserkapazität) zu sättigen, so daß ein

Teil des Niederschlagswassers bis zum Grundwasser versickert. In Zeiten, in denen die Verdunstung (Evaporation) und der Wasserentzug aus dem Boden durch die Vegetation (Transpiration) die Wasserzufuhr durch Niederschläge überschreitet, trocknet die oberste Bodenschicht zwar bis zu einem gewissen Maße aus, sie wird in der feuchten Jahreszeit aber wieder mit Niederschlagswasser gesättigt, ja übersättigt. Das Wasserhaushaltsprofil des Bodens weist deshalb eine obere wechselfeuchte Schicht auf, der nach unten die immer feuchte Schicht über dem Grundwasserspiegel folgt.

In ariden Gebieten reichen die periodischen Niederschläge nicht aus, um den Wasserverlust durch Evapotranspiration zu kompensieren. Es kommt daher zur Ausbildung einer immer trockenen Zwischenschicht zwischen der wechselfeuchten obersten und der immerfeuchten Schicht über dem Grundwasserspiegel. In den Wüsten und Halbwüsten reicht darüber hinaus der pflanzennutzbare Wasservorrat in der wechselfeuchten Schicht nicht mehr aus, um eine geschlossene Vegetation zu ermöglichen.

2. In den Wüsten mit weniger als 100 mm Jahresniederschlag (Walter 1961, 1964) ist überdies das Wasser in der wechselfeuchten Zone nicht mehr gleichmäßig, sondern relief- und substratbedingt ungleich verteilt, was sich in der Vegetationsverteilung widerspiegelt.

3. Das Eindringen des Niederschlagswassers nur bis zu einer gewissen Tiefe und der Entzug des Wassers aus den tieferen Schichten vorwiegend durch die Pflanznwurzeln führt zur Anreicherung von Stoffen beschränkter Löslichkeit im unteren Grenzbereich der wechselfeuchten Bodenzone. Solche Stoffe sind kohlenaurer Kalk und Kieselsäure, die beide im Laufe der Zeit im Bodenzentimeter- bis dezimeterdicke Krusten bilden. Die Krustenbildung engt die wechselfeuchte Haftwasserzone des Bodens weiter ein und beschränkt auch den von den Pflanzen durchwurzelten Raum. Die gelegentlich auftretenden heftigen Regen spülen die von der spärlichen Vegetation unzulänglich geschützte lockere obere Bodenschicht hinweg und legen die Kruste frei.

4. Wo Wasser in entsprechend bindigen Böden kapillar an die Bodenoberfläche oder in oberflächennahe Bodenschichten gehoben wird, und dort verdunstet, kommt es zur Anreicherung leicht löslicher Salze und damit zur Bodenversalzung.

5. Neben der Zufuhr von Regen und Schnee spielt in ariden und auch schon in semiariden Gebieten die Zufuhr von Wasserdampf aus der Luft und dessen Kondensation in den Bodenhöhlen für den Wasserhaushalt der Böden und Pflanzen eine nicht zu vernachlässigende Rolle.

6. Je geringer die Bodendurchfeuchtung ist, desto mehr tritt die chemische gegenüber der

mechanischen Verwitterung in den Hintergrund. Am stärksten ist das dort der Fall, wo feste Gesteine zutage treten. In tropischen Wüsten steht dann die Temperaturverwitterung mit Rindenbildung und Subkutanverwitterung als Folge der intensiven Insolation im Vordergrund, wobei durch „Absanden“ überwiegend feines Material anfällt. In Wüsten gemäßigter Breiten und schon in den Subtropen hat die Frostsprengung stärkere Wirkung, was sich in größerem Gesteinszerfall äußert.

Die angeführten Eigenschaften der Trockenböden haben auf die Vegetationsentwicklung einen tiefgreifenden Einfluß, wie andererseits die Beschaffenheit der Vegetation auf die Bodenbildungen Rückwirkungen hat. Es ist daher zweckmäßig, an die Besprechung der Bodenmerkmale die der Vegetation wüstenartigen Geländes als nächste Gruppe anzuschließen.

1. Ein besonders auffälliges Merkmal extrem trockener Gebiete ist das Fehlen einer geschlossenen Vegetationsdecke. Quézel (1965) unterscheidet in der Sahara drei Stufen des Wüstencharakters: die untere, die mittlere und die obere eremische Stufe. Die untere Stufe weist eine diffuse, die mittlere nur noch eine kontrahierte, in einzelnen Flecken auftretende Vegetation auf. Die obere eremische Stufe ist praktisch vegetationslos; auf sie beschränken manche Autoren die Wüste im strengen Sinne.

2. Die Abnahme der Vegetationsdichte steht, wie Walter (1961, 1964) gezeigt hat, mit der Wasserversorgung der Vegetation durch den Boden in engstem Zusammenhang. Dichtere Vegetation zeigt Stellen mit besserer Wasserversorgung an, geringere Vegetationsdichte kompensiert zusammen mit den verschiedenen Anpassungsformen der Wüstenpflanzen das Wasserdefizit derart, daß es in den Pflanzen nicht zu einer letalen Überhöhung des osmotischen Druckes im Zellplasma kommt.

3. Die Anpassungsformen der Wüstenpflanzen prägen den Aspekt der Wüstenvegetation und müssen daher unter den charakteristischen Merkmalen der Wüstenlandschaften angeführt werden. Ich folge dabei wieder der anschaulichen Darstellung Walters (1961, 1964). Er unterscheidet in bezug auf den Wasserhaushalt der Pflanzen zwei Haupttypen:

a) Die wechselfeuchten oder poikilohydrischen Pflanzen, deren Hydratur sich nicht wesentlich von ihrer Umgebung unterscheidet. Es sind überwiegend niedere Pflanzen, wie Cyanophyceen und Flechten, ferner vereinzelt Moose, Farne und ganz wenige Angiospermen.

b) Die eigenfeuchten oder homoiohydrischen Pflanzen, deren Organe ein Austrocknen nicht vertragen. Sie haben verschiedene Anpassungstypen an aride Standortverhältnisse entwickelt, die nachstehend aufgezählt seien.

1. Die Ephemerer weisen eine sehr kurze Entwicklungszeit auf, die sich den periodisch oder episodisch auftretenden Zeiten mit günstigem Bodenwasserhaushalt anpaßt. Die langen Dürreperioden überdauern sie als Samen (Annuelle) oder durch unterirdische Speicherorgane (Geophyten).

2. Die Sukkulente (nicht halophile) speichern während günstiger Perioden Wasser in Blättern, im Stamm oder in unterirdischen Pflanzenteilen und verbrauchen dieses in Trockenperioden äußerst sparsam.

3. Die Xerophyten überdauern die Dürrezeiten in mehr oder weniger aktivem Zustand und sind deshalb auf ständige Wasseraufnahme aus dem Boden angewiesen. Vor allem sie müssen die transpirierende Oberfläche mit dem Wasserhaushalt des Bodens in Einklang bringen und ein ausgedehntes Wurzelsystem entwickeln, um das Wasser von allen Seiten aus dem Boden herauszuholen. Ihr Standraum ist daher an extremen Standorten um vieles größer als die Fläche, die sie mit ihren oberirdischen Organen decken.

4. Die Halophyten verfügen über besondere Anpassungen, die sie zur Aufnahme und Anreicherung der Salze im Zellsaft und zur Aufnahme von Wasser mit hohem osmotischen Potential befähigen.

Mit der Anpassung der Wüstenvegetation an die Dürre stehen Besonderheiten des Stoffkreis-

laufes zwischen Boden und Pflanze in den ariden Biotopen in engem Zusammenhang.

Diese Besonderheiten hat Rodin (1961) im westlichen Turkmenien eingehend studiert, ich gebe die Wichtigsten von ihnen aus Walter (1968) wieder, sie haben wahrscheinlich weitgehend allgemeine Gültigkeit.

1. Bei allen Pflanzengesellschaften der Wüste ist der Anteil der unterirdischen Phytomasse bedeutend größer als derjenige der oberirdischen. Nur wenn es sich um ephemere Gesellschaften oder um solche auf nassen Böden handelt, ist der Unterschied gering. Im Mittel fallen auf die Wurzeln 75% (67 bis 91%) der gesamten Phytomasse, in Auwäldern 50% (45 bis 54%).

2. Auch beim jährlichen Bestandesabfall ist der Anteil abgestorbener Wurzeln weitaus größer. Da der Großteil des organischen Abfalls im Boden anfällt, kommt es zu einer merklichen Streuanreicherung nur dort, wo Strauchvegetation besteht.

3. Die absterbende Wurzelmasse ist aschenarm, die Hauptmenge der Asche befindet sich in der Streu, die aus abgeworfenen transpirierenden Organen besteht. Auf letztere entfallen 9 bis 28% des gesamten Abfalls, nur bei guter Wasserversorgung in den Auwäldern steigt der Anteil auf 41 bis 56%.

4. Der Stickstoffgehalt des Gesamtabfalls ist in den Wüsten relativ hoch. Der N-Gehalt in Prozenten des Gesamtabfalls beträgt im Mittel: in

der Wüste 8,0%, in der Steppe 7,3%, in Wäldern 3,3%

5. Je größer die gesamte Phytomasse ist, desto geringer ist der prozentuale Anteil des jährlichen Abfalls. Bei Wäldern wird die organische Masse in den verholzten Stamm- und Wurzelteilen gespeichert und erst nach langer Zeit wieder in den Stoffkreislauf einbezogen. Im Gegensatz dazu wird bei ephemeren Gesellschaften die relativ geringe Phytomasse jährlich vollständig umgesetzt.

Wie die Pflanzen, so zeigen auch die Tiere, die in Wüstenbiotopen leben, besondere Anpassung an die extremen Umweltbedingungen.

1. Während die Pflanzen an feste Standorte gebunden sind, vermögen die Tiere in bestimmten Grenzen den Standort zu wechseln. Viele Tiere entziehen sich der intensiven Bestrahlung und damit der Hitzeeinwirkung und dem Wasserverlust durch eine nächtliche Lebensweise (Tagesperiodizität). Sie verbringen die heißen Stunden intensiver Sonneneinstrahlung in den Boden vergraben, unter großen Steinen oder in Felsspalten.

Das gilt ebenso für homoiotherme Säugetiere (vgl. u. a. Kühnelt 1965), wie für gewisse Reptilien, zum Beispiel die Sandvipere der Namib, *Bitis peringueyi*, und für zahlreiche Insekten. In den Wüsten und Halbwüsten dominiert unter den Insekten die Käferfamilie Tenebrionidae. FIORI (1957) berichtet, daß in der Libyschen Wüste im Sommer tagaktive Tenebrioniden vollkommen

fehlen, was aber auch schon in wesentlich weniger extremen Gebieten, wie in Palästina, beobachtet wurde (BODENHEIMER 1934).

Nur einige hoch angepaßte Tiere, wie etwa die Namibeidechse *Aporosaura anchietae* und gewisse Insekten vermögen tagsüber während der heißesten Stunden aktiv zu sein. Unter den Käfern gehören hierher Tenebrioniden aus der Gattung *Zophosis* und auch einige dünenbewohnende Arten der Namib wie *Stenocara eburnea*, *Onymacris unguicularis*, *Onymacris rugatipennis*, *Cardiosis fairmairei* u. a. (C. KOCH 1962, HOLM u. EDNEY 1973).

2. Während noch in Halbwüsten eine sehr ausgeprägte jahreszeitliche Periodizität der Aktivität der Fauna, besonders der Arthropoden, in Abhängigkeit von der Niederschlagsperiodizität festzustellen ist, erscheint diese Periodizität bei den Wüstentieren stark abgeschwächt oder an die episodischen Niederschläge angepaßt. Diese Abschwächung gilt vor allem für die nokturnen Arten, aber auch für einige tagesaktive Dünenbewohner der Namib. Einige Wüstenarthropoden der Namib zeigen auch in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Temperaturverhältnissen im Sommer und Winter eine jahreszeitlich verschiedene Tagesperiodizität (HOLM u. EDNEY 1973).

3. Analog den ephemeren Pflanzen zeigen gewisse Tiere eine streng an die episodisch auftretenden Niederschläge angepaßte Aktivität. Sie werden während der oft sehr langen Trocken-

perioden nie gefunden und verbringen diese offenbar tief unter der Bodenoberfläche vergraben.

4. Viele Wüstentenebrioniden sind apter, so etwa 98% aller Namibtenebrioniden (C. KOCH 1962) und besitzen hochgewölbte Flügeldecken, mit einem geräumigen subelythralen Hohlraum. Ich habe seinerzeit (FRANZ 1930) darauf hingewiesen, daß dieser subelythrale Hohlraum die Tiere vor Überhitzung schützt, was inzwischen auch von DIZER (1955) bestätigt wurde. Weniger gewölbte Tiere, wie z. B. die *Zophosis*-Arten, scheinen durch sehr schnelle Fortbewegung und Aufsuchen von Rastplätzen unter Pflanzen eine Überhitzung ihres Körpers zu vermeiden.

5. In allen extremen Trockengebieten zeigen die terrikolen Avertebraten eine Anpassung an die Trockenheit, die wie die Bergmann'sche Regel als weitgehend allgemein gültige Regel formuliert werden kann. Die Bergmann'sche Regel besagt bekanntlich, daß sich innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsgruppen der Landsäugetiere, zum Beispiel der Bären, mit zunehmender Kälte des Klimas eine Zunahme der Körpergröße bei gleichzeitiger Verkürzung der Länge der Extremitäten feststellen läßt. Dadurch wird eine relative Verkleinerung der Körperoberfläche gegenüber dem Volumen erreicht, was eine Verminderung des Wärmeverlustes an die Umgebung bewirkt. In analoger Weise läßt sich bei avertebraten Wüstentieren, besonders bei Landarthropoden, die Ten-

denz zur Körpervergrößerung mit zunehmender Trockenheit des Milieus beobachten. Gleichzeitig kann man das gehäufte Auftreten runder, stark gewölbter Formen bei Wüsteninsekten feststellen, die starker Insolation ausgesetzt sind. Damit wird eine Reduktion der Körperoberfläche im Verhältnis zum Volumen erzielt, wodurch die Transpiration herabgesetzt und der Wasserhaushalt der Tiere verbessert wird. Ich bezeichne diesen Tatbestand analog der Bergmann'schen Regel als „Wüstenregel“. In beiden Fällen handelt es sich offensichtlich um eine durch natürliche Zuchtwahl bewirkte Auslese an die extremen Umweltbedingungen besonders gut angepaßter Formen.

Kommen ausnahmsweise in Wüsten kleine Bodenarthropoden vor, so sind es entweder Relikte, die sich aus einer feuchteren Klimaperiode der Vergangenheit an besonders günstigen Standorten bis zur Gegenwart erhalten haben, oder um Bewohner von „Nischen“, die ein feuchtes Sonderklima aufweisen, allenfalls auch besonderen Transpirationsschutz gewähren.

Eine solche Nische, die sich in allen Trockengebieten der wärmeren Zonen findet, stellen die absterbenden und schon abgestorbenen Triebe sukkulenter Pflanzen dar. In Afrika beherbergen die xerophytischen Euphorbien in ihren abgestorbenen, lange Zeit ein gewisses Maß an Feuchtigkeit speichernden Trieben, typische Arthropodengemeinschaften, die viele kleine Arten enthalten. Eine solche Arthro-

podengemeinschaft wurde zuerst von den Kanarischen Inseln aus *Euphorbia canariensis* beschrieben (ESCALERA 1923). Ich habe aus großenteils den gleichen Genera zusammengesetzte Synusien in der Namib an *Euphorbia hereroensis*, im Krüger-Nationalpark in Transvaal an *Euphorbia cooperi* und in Natal an *Euphorbia ingens* gefunden. Die Beschreibung dieser Synusien wird an anderer Stelle erfolgen.

6. Eine Besonderheit extrem trockener Standorte ist der Umstand, daß es dort, wo ausnahmsweise größere Mengen pflanzlichen Bestandesabfalls produziert werden, dessen Zersetzung weitgehend unterbleibt. So fand ich beispielsweise in der Oase Faya-Largeau im Norden der Tschadrepublik unter einem relativ dichten Bestand von *Acacia albida* und Palmen, eine ansehnliche Streudecke, die zwar verschimmelt war, aber keine Zeichen stärkerer Zersetzung zeigte. Einen noch extremeren Standort stellte ein Gebüsch im trockenen Bett eines offenbar nur selten Wasser führenden Zuflusses zum Swakop-River in der *Welwitschia*-Wüste der Namib dar. Hier war die Streu unter den Büschen mehr als 30 cm hoch angehäuft, ohne daß selbst die tiefsten Streulagen irgendwelche Anzeichen der Zersetzung zeigten. Die Erklärung hierfür gibt der Umstand, daß ab einer gewissen Trockenheit ein großer Teil der Mikroorganismen und so gut wie alle detritophagen Tiere nicht mehr aktiv sind. DOMMERGUES (1962, 1964) fand, daß für die

Bestandesabfallzersetzung wichtige Mikroorganismen ihre Aktivität einstellen, wenn die Saugspannung des Bodenwassers den pF-Wert 5,5 übersteigt (vgl. auch MARSHALL 1964). Bodenkleintiere erreichen die Aktivitätsgrenze bei verschiedenen hohen Saugspannungswerten. VANNIER (1970) ermittelte experimentell für Vertreter der Collembolenfamilie Isotomidae pF 4,2, für die Milbengruppe Oribatei pF 5,0 (vgl. auch FRANZ 1975).

Seit den bahnbrechenden Arbeiten von DAVIS wissen wir, daß die Oberflächenformen der Landschaften vom Klima entscheidend geprägt werden. Für die Wüste kommt den folgenden landschaftsformenden Prozessen entscheidende Bedeutung zu:

1. Das Überwiegen der potentiellen Verdunstung über den Niederschlag bewirkt Abflußlosigkeit und damit Anhäufung des Verwitterungsschuttes innerhalb des Trockengebietes.

2. Das fließende Wasser tritt gegenüber dem Wind als Erosionsträger an Bedeutung zurück, es fehlt eine einheitliche Erosionsbasis, wohl aber erfolgt bei den seltenen Regenfällen eine starke Abspülung von den vegetationslosen oder vegetationsarmen Flächen. Fluviale Sedimente zeigen eine geringe oder völlig mangelnde Sortierung.

3. Der Windwirkung kommt eine beherrschende Rolle bei der Oberflächengestaltung zu, Deflation und die Ausbildung von Windschliffen auf der einen, Akkumulation äolischer Sedimente, beson-

ders von Flugsand, auf der anderen Seite, sind entscheidend das Milieu prägende Faktoren.

4. Das Zurücktreten der Erosion durch fließendes Wasser bedingt es, daß sich reliktdäre Oberflächenformen in ariden Gebieten besser erhalten als in niederschlagsreichen. Wüsten sind Zonen der Flächen-Erhaltung (BÜDEL 1969), in denen disharmonische morphologische Formen, die oftmals mehreren Reliefgenerationen angehören, weit verbreitet sind. Sie bezeugen für viele der rezenten Wüsten ein relativ geringes Alter.

Aufgabe einer vergleichenden Wüstenökologie muß es sein, neben den gemeinsamen Merkmalen auch die regionalen Unterschiede herauszuarbeiten. Dazu bedarf es sorgfältiger, umfassender Vergleiche, für die zur Zeit weithin noch ausreichende Daten fehlen. Es läßt sich daher vorerst kaum mehr als eine grobe Gliederung in Wüstentypen geben, wie sie schon mehrfach von anderen Autoren versucht wurde.

Zunächst liegt es nahe, die Wüsten auf Grund ihrer klimabedingten Unterschiede in regionale Typen einzuteilen. Schließen wir die Kältewüsten mit Rücksicht auf ihre sehr abweichende Ökologie aus unserer Betrachtung aus und beschränken wir uns auf die Trockenwüsten, so lassen sich in bezug auf das Klima zonale und azonale Wüsten unterscheiden.

Innerhalb der zonalen Wüsten ergibt sich zwanglos eine Gliederung in solche temperierter

und warmer (tropischer und subtropischer) Klimazonen. Zu den azonalen Wüsten sind die Küsten- und Nebelwüsten und die Hochgebirgs- und Hochlandwüsten zu zählen. Während sich in den humiden Zonen der Erde die thermische und die hygrische Komponente der Klimaperiodizität weitgehend zur Deckung bringen lassen, indem in gemäßigten Breiten vorwiegend ein winter-, im tropischen ein sommerfeuchtes Klima herrscht, besteht eine solche Deckung für die ariden Zonen nicht oder doch nur in geringem Ausmaß. In Wüsten, in denen Winter- und Frühjahrstrockenheit herrscht, fehlen unter den Pflanzen die Geophyten vollkommen (WALTER 1969, 1968). Wie sich die Winter- bzw. Frühjahrstrockenheit auf die Fauna auswirkt, ist noch zu untersuchen. Die sehr ausgeprägte thermische Periodizität der Wüsten temperierter Breiten bedingt als Folge lang anhaltenden Winterfrostes eine winterliche Ruheperiode für Pflanzen und Tiere auch dann, wenn der Winter relativ feucht ist. Das Erwachen des Lebens erfolgt dann nach dem Schmelzen des Schnees und dem Ende des Bodenfrostes mit steigender Temperatur im Frühjahr. Seine Aktivität beschränkt sich auf den kurzen Zeitraum vor dem Einsetzen der sommerlichen Dürre. Noch in subtropischen Gebieten kann die winterliche Aktivität des Lebens durch Frost eingeschränkt werden. In der Nordsahara gibt es zwischen November und Februar Frosttage, nach QUÉZEL (1965) in

Colomb-Béchar 14, in Abiod Sidi Cheikh sogar 28 Frosttage im Mittel der Jahre. Selbst Tamanrasset in der Zentralsahara weist 4,9 Frosttage im mehrjährigen Durchschnitt auf.

In den temperierten Zonen verlängert sich die jährliche Frostperiode mit zunehmender Seehöhe, bis sie in den Hochlandwüsten dominierend wird. Schon in der Wüste Gobi, die im Mittel über 2000 m hoch gelegen ist, beträgt die Jahresmitteltemperatur nur im Süden wenige Grade über Null. Die Winter sind sehr kalt, trocken und wolkenlos, eine geschlossene Schneedecke fehlt, der Schnee verdunstet ohne zu tauen (WALTER 1968), wie das auch in den Hochanden des Norte Grande Chiles der Fall ist. Der Boden ist hier wie dort so trocken, daß er nicht gefriert. Die biologische Aktivität ist in der Gobi auf den kurzen Sommer beschränkt, währenddessen der größere Teil der Niederschläge, nicht über 100 bis 150 mm pro Jahr, in den trockenen Tälern nur 40 mm und in manchen Jahren überhaupt keiner, fällt. Im Herbst treten sehr frühzeitig Fröste auf, die Vegetation stirbt dann ab, wird aber auch dann noch als Weide genutzt. Über die Entomofauna der Äußeren Mongolei sind wir sehr genau durch die Ergebnisse von sechs Forschungsreisen Z. KASZABS unterrichtet. Überraschenderweise ist die Fauna der Vollwüste, zumindest was die charakteristische Käferfamilie Tenebrionidae betrifft, reicher als die der weniger ariden Teile der

Äußeren Mongolei. Von 171 bekannten Tenebrioniden-Arten sind 154 in der Mongolei endemisch. Davon gehören 113 Arten der Fauna der Wüsten und Halbwüsten der Gobi an, das sind 66,8% der Gesamtfaua (KASZAB 1969). Die breite Übergangszone zwischen Steppen und Wüsten enthält eine Mischfauna, in der nach dem Grad der Aridität entweder die Steppen -oder die Wüstenelemente dominieren. In der Übergangszone treten auffällige saisonbedingte Unterschiede auf. Im Frühjahr tritt an manchen Stellen der wüstenartige Charakter in den Vordergrund. Im Sommer, nach der Regenperiode, nehmen dieselben Stellen einen fast regelrechten Steppencharakter mit üppiger Steppenvegetation an. Die Mehrzahl der Tenebrioniden ist der Beschränkung ihres Lebenszyklus auf die wüstenartige Periode dieser Gegend angepaßt, d. h. man findet sie massenhaft, bevor die Steppenvegetation beginnt, also im Frühling, während dieselben Arten weiter südlich, wo keine Steppenvegetation entstanden ist, den ganzen Sommer über in nicht abnehmender Zahl vorhanden sind (KASZAB 1968).

Hochlandwüsten, die in sehr großen Höhen liegen, wie das Pamirplateau, dessen Becken und Flußtäler 3000 bis 4000 m erreichen, oder das Tibetische Hochland, dessen mittlere Höhe 4200 bis 4800 m beträgt, zeigen gewisse Beziehungen zu den Hochgebirgswüsten. Das Pamirhochland, in dem die UdSSR seit geraumer Zeit eine biologische

Station erhält, ist verhältnismäßig gut erforscht. Die geringen Niederschläge, in Murgab 66 mm im Jahr, an der biologischen Station im zehnjährigen Mittel 102,6 mm, fallen überwiegend im Sommer und meist in so kleinen Mengen, daß sie nicht in den Boden eindringen. Die mittlere Jahrestemperatur schwankt zwischen  $-1,0$  und  $-2,8^{\circ}\text{C}$ . Frostfrei sind nur 10 bis 30 Nächte im Jahr, tagsüber kann die Temperatur der Bodenoberfläche aber  $52^{\circ}\text{C}$  erreichen. Die Temperaturunterschiede der obersten Bodenschicht erreichen 25 bis  $30^{\circ}\text{C}$  pro Tag und über  $100^{\circ}\text{C}$  im Jahr (WALTER 1968); das sind Verhältnisse, die extremsten Hochgebirgslagen gleichkommen. Dementsprechend zeigt auch die Pflanzendecke Übergänge zur Hochgebirgsvegetation. Sie hat um die biologische Station wüstenhaften Charakter, im zentralen Teil überwiegen krautarme *Stipa*-Steppen, im Süden finden sich alpine Trockenwiesen mit *Festuca sulcata* und *Poa laxa* (WALTER 1968).

Einen sehr eigenartigen Wüstentypus stellen die Küstenwüsten dar, deren ausgeprägteste Vertreter die Namib und die nordchilenisch-peruanische Küstenwüste darstellen. Auch der atlantische Küstenstreifen der Sahara ist stark ozeanischen Klimaeinflüssen unterworfen. Das auffälligste Merkmal der Küstenwüsten ist die häufige Nebelbildung.

Der extreme Wüstencharakter der Namib ist durch den kalten Benguelastrom, der der chile-

nisch-peruanischen Wüste durch den kalten Humboldtstrom bedingt. Die vom Meer landeinwärts wehenden Winde führen der Küste kühle Luft zu, die sich über dem Land erwärmt und damit trockener wird. Dadurch kondensiert die Feuchtigkeit der Meeresluft zwar, es kommt aber nur zur Nebelbildung, nicht zu Regen. Die küstennahen Gebiete der Namib weisen 100 bis 200 Nebeltage auf, der Nebel reicht jedoch selten weiter als 50 km landeinwärts. Er stößt auf dieser Strecke nur auf niedere Bergrücken, die höheren Gebirgszüge liegen weiter landeinwärts, außerhalb der Nebelzonen, die Nebelkondensation ist daher gering. Anders liegen die Verhältnisse in der chilenisch-peruanischen Küstenwüste, wo die Bedingungen für die Nebelkondensation nach ELLENBERG (1959) viel günstiger sind, weil ein ständiger leichter Süd- bis Südwestwind der Küste ständig neue Nebelmassen zuführt, das Küstengebirge, die Sierra de la Costa, nahe ans Meer heranreicht und steil ansteigt und schließlich die Temperatur des Humboldtstromes höher ist als die des Benguelastroms und die vom Meer herangeführten Luftmassen daher wasserdampfreich sind. Die dichteste Nebeldecke bildet sich in etwa 600 m Höhe, wo die aufsteigende Meeresluft mit der darüber lagernden wärmeren Luft zusammentrifft. Dort kommt es zur Bildung der Garua, zu feinem Nieselregen, der Monate lang anhalten kann.

Bisher wurden nur die klimabedingten Wüstentypen besprochen, die edaphisch bedingten Unterschiede blieben unberücksichtigt. Dies geschah mit Absicht, da in allen Klimazonen verschiedene geologische Substrate auftreten und die durch sie bedingten edaphischen Unterschiede Standortunterschiede bewirken, deren Auswirkungen die des Klimas in mannigfacher Weise überdecken.

In der Hauptsache sind vier Gruppen von Substraten zu unterscheiden:

1. bindige Substrate, meist Lehme, im Extremfall Tone,

2. Sande, wobei stabilisierte Sande von beweglichem Dünen sand zu unterscheiden sind,

3. lockere Schutthalden und Schotterfluren, wobei Material mit reichlich feinem Füllmaterial von reinem Grobschutt zu unterscheiden ist, und schließlich

4. anstehender Fels.

Die erwähnten Substrate verhalten sich dem Niederschlagswasser gegenüber sehr verschieden und bedingen unterschiedliche Biozönosen. Mikroklima und Wasserhaushalt der substratbedingten Wüstentypen bedürfen im Zusammenhang mit den Großklimaeinflüssen noch sorgfältiger Erforschung. Diese beansprucht deshalb besonderes Interesse, weil von der Substratbeschaffenheit die Möglichkeit einer allfälligen Bodennutzung mit künstlicher Bewässerung abhängt. Eine solche wird

für immer größere Wüstenräume in Erwägung gezogen, denn die Wüsten stellen eine der letzten großen Lebensraumreserven auf der Erde dar.

### Literatur

- BODENHEIMER, F. S., 1934: Studies on the Ecology of Palestinean Coleoptera: II Saisonal and diurnal appearance and activity. — Bull. Soc. Roy. Ent. Egypte 18 (N. Ser.) 27, 211—241.
- BODENHEIMER, F. S., 1952: Problems of physiology and ecology of desert animals. — Biol. Deserts, London, 162—167.
- BÜDEL, J., 1969: Das System der Klimagenetischen Geomorphologie. Erdkunde 23/3, 165—183. •
- BUXTON, P. A., 1923: Animal Life in Deserts. — Arnold, London (Neudruck 1955), 1—176, fig. 1—43.
- BUXTON, P. A., 1924: Heat, moisture, and animal life in deserts. — Proc. R. Soc. 96, 123—131.
- CLOUDSLEY-THOMSON, J. L., 1954: Biology of Deserts. — Inst. of Biol., London.
- CLOUDSLEY-THOMSON, J. L., 1962: Lethal temperatures of some desert arthropodes and the mechanism of heat death. — Ent. exp. et appl. Amsterdam 5, 270—280, fig. 1.
- DIZER, Ju. B., 1955: Sul ruolo fisiologico delle elitre e della cavità subelitrare nei Tenebrionidi (Tenebrionidae) delle steppe e dei deserti (russisch). — Zool. Zk. S.S.S.R., XXXIV/2, 319—322.
- DOMMARGUES, Y., 1962: Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche. — Ann. Agron 13 (4), 265—324 u. 13 (5), 391—468.

- DOMMERGUES, Y., 1964: Étude de quelques facteurs influant sur le comportement de la microflore du sol au cours de la dessiccation. — *Science du Sol*, II<sup>e</sup> Semestre, 141—155.
- ELLENBERG, H., 1959: Über den Wasserhaushalt tropischer Nebeloasen in der Küstenwüste Perus. — *Ber. Geobot. Forsch.-Inst. Rübel für 1958*, 47—74.
- EMBERGER, L., 1955: Une classification biogéographique des climats. — *Rec. Trav. Lab. Bot., Heo et Zool. Fac. Sci. Univ. Montpellier fasc. 7*, 1—43.
- ESCALERA, M. M. de la, 1923: La Euphorbia canariensis y sus huéspedes. — *Bisgoda de los Insectos en preparaciones del Natural, Madrid*.
- FIORI, G., 1956: Appunti ecologici et etologici su l'Entomofauna estiva della "Hamáda el-Hámra" — *Boll. Inst. Entom. Univ. Bologna 21*, 277—296, fig. 1—9, taf. 14—15.
- FIORI, G., 1957: Ecologia ed Etologia della Entomofauna dello Uádi Caám. — *Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna 22*, 1—44, fig. 1—25, taf. 1—6.
- FIORI, G., 1968: Sui rifugi dei Coleotteri subdeserticoli e deserticoli. — *Result. della missione entom. dei Profri. G. Fiori ed E. Mellini del Nord Africa XX Studi-Sassaresi Sez. III-Ann. Fac. Agr. univ. Sassari XV/2, 1967*, 3—24.
- FRANZ, H., 1930: Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen. — *Biol. Zentralbl. 50*, 158—182.
- FRANZ, H., 1975: Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. — Teil I (Textband), XV u. 796 S. Teil II (Tabellenband) 485 S., Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.
- HOLM, E., 1970: The influence of climate on the activity patterns and abundance of xerophilous Namib Desert Dune insects. — *M. S. Thesis. Uni-*

- versity of Pretoria (wird gedruckt unter dem Titel "On the Ecology and Distribution of Dunearthpro-pods of the Southern Namib Desert).
- HOLM, E. u. EDNEY, E. B., 1973: Daily activity of Namib desert Arthropodes in relation to climate. — Ecology 54, 45—56.
- KÄMMER, Franco, 1974: Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebel-niederschlag. — Scripta Geobot. (Göttingen), 78 S.
- KASZAB, Z., 1968: Ergebnisse der zoologischen For-schungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. — 168. Tenebrionidae (Coleoptera). Acta Zool. Acad. Sci. Hungariae XIV (3—4), 339—397.
- KASZAB, Z., 1969: Ergebnisse der zoologischen For-schungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. — 197. Tenebrionidae (Coleoptera) der VI. Expedition. Acta zool. Acad. Sci. Hungariae XV (3—4), 299—332.
- KILLIAN, Ch., 1964: Conditions édaphiques et ravi-taillement en eau chez les plants du désert. — Rev. sci. 72, 477—482.
- KOCH, C., 1961: Some aspects of abundant life in the vegetationless sand of the Namib dunes: Positive psammotropism in Tenebrionid beetles. — J. S. W. A. Scient. Soc. 15, 8—34, 77—92, 8 figs., 2 maps, 10 pls.
- KOCH, C., 1962: The Tenebrionidae of Southern Africa. XXXI Comprehensive note on the Tenebrionid Fauna of the Namib Desert. — Ann. Transv. Mus. 24, 61—106, 7 maps, 7 pls.
- KÜHNELT, W., 1965: Die ökologischen Verhältnisse der Namibwüste (Südwestafrika). — Comunicación al Coloquio "Aportación de las Investigaciones Eco-logicas y Agrícolas a la lucha del mundo contra el hambre". Madrid, 20 al 25 de octubre.
- PIERRE, F., 1958: Écologie et peuplement entomolo-gique des sables vifs du Sahara Nord-occidental. — Publ. Centre Rech. Saharienne. Sér. biol. No 1, 1—332, fig. 1—140, tab. I—XVI.

- QUÉZEL, P., 1965: La Végétation du Sahara. Du Tchad à la Mauretanie. — Stuttgart (Verlag G. Fischer), XI u. 333 S.
- RODIN, L. E., 1961: Dynamik der Wüstenvegetation, am Beispiel des Westlichen Turkmeniens. — Moskau-Leningrad, 227 S. (russisch), (Zit. nach WALTER II S. 179).
- ROTMISTROFF, W. G., 1926: Das Wesen der Dürre, ihre Ursache und Verhütung. — Dresden u. Leipzig, 68 S., 7 Taf.
- TROLL, C., 1941: Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. — Bonner Mitt. Heft 21, 3—50.
- VANNIER, G., 1970: Réaction des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. — Paris, 320 S. 44 Fig., 37 Tab.
- WALTER, H., 1936: Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des D. G. Boos (Swakopmund). — Jb. wiss. Bot. 84, 58—222.
- WALTER, H., 1939: Grasland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. — Jb. wiss. Bot. 87, 750—860.
- WALTER, H., 1964—68: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. — 2. Aufl. Bd. 1, 592 S., 397 Abb., 114 Tab., 9 Taf. Bd. 2, 1001 S., 642 Abb., 161 Tab., 7 Taf. Jena Verlag, G. Fischer (1. Aufl. 1961).
- WALTER, H. u. LIETH, H., 1960—64: Klimadiagramm-Weltatlas. — 2 Lieferungen. Jena, G. Fischer-Verlag.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [117\\_118](#)

Autor(en)/Author(s): Franz Herbert

Artikel/Article: [Beiträge zu einer vergleichenden Wüstenökologie. 1-27](#)