

Klima und Vegetationsstufen in den Hochgebirgen, ihre Biozönosen

Großlebensräume der Biosphäre, Arboreal und Non-Arboreal

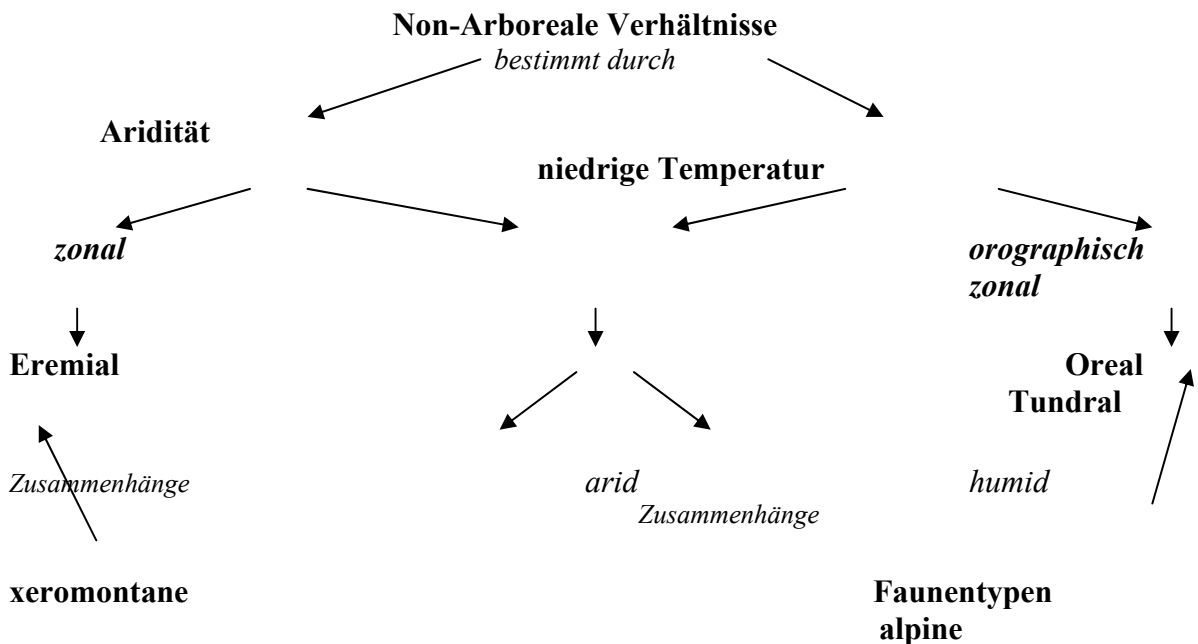
Die horizontalen Vegetationszonen bzw. die vertikalen Vegetationsstufen des Festlandes lassen sich grundsätzlich durch die limitierenden Faktoren der Primärproduktion bestimmen. Als ein solcher gilt auf dem Festland vor allem das Wasser, und zwar jene Wassermenge, welche den Pflanzen für die Stoffzirkulation zur Verfügung steht. Das Wasser kann der Stoffzirkulation hauptsächlich durch Frost oder Verdunstung entzogen werden, d.h. niedrige Temperaturen und Dürre können sich gleichfalls als hemmende Faktoren für die Primärproduktion auswirken. Betrachtet man die räumliche Verteilung der Primärproduktion auf den Kontinenten (vgl. RODIN & BAZYLEVICH 1965; BUDYKO 1977), so sieht man, daß sich Regionen mit sehr niedriger Primärproduktion sowohl in den Gebieten hoher geographischer Breiten, wie auch im Inneren der Kontinente erstrecken. Auch die höchsten Regionen der Gebirgszüge zeichnen sich durch ein niedriges Niveau der Primärproduktion aus. Wo die Voraussetzungen einer hohen Primärproduktion gegeben sind, sieht man meistens – mindestens potentiell – eine geschlossene Pflanzendecke, welche zumindest zum Teil aus baumförmigen Pflanzen besteht, sich auf mehrere Schichten (Synusien) aufgliedert und deren Wärmehaushalt weitgehend dem Wärmehaushalt des Wassers ähnlich ist. Solche Gebiete bzw. Vegetationszonen können als ***Arboreal*** bezeichnet werden, auch im Fall, wenn sie z. Z. keine Waldvegetation tragen, aber die Primärproduktion ihrer potentiellen natürlichen Vegetation mit jener der Waldvegetation gleichzusetzen ist. Als Gegenstück können die Gebiete mit den entgegengesetzten Eigenschaften, d.h. einem niedrigen Niveau der Primärproduktion, einer lückenhaften, meist niedriger Pflanzendecke, fehlender baumförmiger (aber oft verholzter, strauchförmiger) Vegetation und einem Wärmehaushalt, der weitgehend als substratbedingt gilt, als ***Non-Arboreal*** bezeichnet werden. In der folgenden Tabelle (Tab. 2) sind die wichtigsten Eigenschaften der beiden Großbereiche der Biosphäre einander gegenübergestellt.

Die “non-arborealen” Verhältnisse können sowohl durch die allgemeine Zonalität, aber auch orographisch bedingt, durch die vertikale Abnahme der Vegetationsperiode zustande kommen. Diese Bedingungen und die Zusammenhänge der Orobiome mit den non-arborealen Zonobiomen sind im folgenden Diagramm dargestellt (Tab. 3).

Tabelle 2. Die Großbereiche der Biosphäre

	Arboreal	Non-Arboreal
Dauer der Wasserzirkulation	Länger als 3 Monate	Etwa drei Monate oder kürzer
Primärproduktion pro Jahr:	Mäßig bis sehr hoch:	Niedrig bis sehr niedrig:
Produktion von organischer Substanz bzw. organische Kohlenstoffbindung	25-500 q ha ⁻¹ pro Jahr bzw. > 100 g C pro m ² pro Jahr	< 25 q·ha ⁻¹ pro Jahr bzw. < 100 g C pro m ² pro Jahr
Struktur der Vegetation	mehrschichtig	ein- oder zweischichtig
Wärmehaushalt der Oberfläche	der Wasserfläche gleich	Substratbedingt (wie Grundgestein)
Boden, Humifikation, Nitrifikation	Mehrschichtiges Bodenprofil intensive Humifikation, viele Pflanzen mit Mykorrhiza, symbiotische Nitrifikation	Schuttreiche Skelettböden, langsame Humifikation, meist zu Polsterpflanzen gebunden, schwache Nitrifikation

Tabelle 3. Biogeographische Übersicht über die non-arborealen Großbereiche bzw. deren Fauna



Vorausgeschickt sei, daß alle großzügigen Einteilungen der Natur zwangsläufig mit einer Verstümmelung ihrer Mannigfaltigkeit verbunden sind. Gliedert man also die Biosphäre großzügig in die Großbereiche (“makroökologische Großlebensräume”, mit der Terminologie von REINIG 1937; DE LATTIN 1957, 1967) *Arboreal* und *Non-Arboreal*, so läßt sich das *Oreal* als ein Großbereich der Biosphäre definieren, in dem die non-arborealen Zustände, d.h. das niedrige Niveau der Primärproduktion und die sehr kurze Vegetationsperiode durch orographische Faktoren bedingt anzufinden sind. Die jüngste Periode der Erdgeschichte, die Quartärperiode, zeigt eine deutliche gegenläufige, “*antagonistische*” Dynamik (DE LATTIN 1967) dieser Großbereiche. Während der sich wiederholenden Vereisungsperioden haben sich die non-arborealen Lebensräume, Tundren und Kältesteppen an den gemäßigten Breiten ausgebreitet; dagegen galten die wärmeren Interglazial- und Interstadialzeiten hier als Ausbreitungswellen des Arboreals; jedoch mit der Einschränkung, daß die periodischen Schwankungen der Temperatur bzw. der Humidität mit einer gewissen Phasenverschiebung vor sich gegangen sind. In dieser Hinsicht muß auch die allmähliche Erwärmung nach der letzten Eiszeit ebenfalls als die Anfangsphase einer Interglazialperiode betrachtet werden.

In diesem Sinne kann auch der Begriff der *Orealfauna*, als ein *Faunentyp* definiert werden, der zu den orographisch bedingten non-arborealen Bereichen gehört (VARGA 1975b, 1995b, 1996b). Ihre rezente Dynamik weist als Haupttendenz die Regression und die Aufsplitterung (*Disjunktion*) der Areale, als Folge der postglazialen Erwärmung bzw. der ausgedehnten postglazialen Wiederbewaldung, auf. Während im arborealen Bereich eine Diversifikation der Verbreitungsbilder durch die sehr unterschiedliche Ausbreitungsfähigkeit der einzelnen Arten zustandegekommen ist, kommt die Ausbildung konvergenter Disjunktionsformen als Haupttendenz der Arealgestaltung im orealen Bereich zur Geltung. Diese Tendenz ist freilich dort am meisten ausgeprägt, wo der Druck der sich ausbreitenden Waldzonen am stärksten ist, d. h. in den niederschlagsreichen Hochgebirgen. In diesen Hochgebirgen erscheinen die durch die Waldgrenze abgeschlossenen Bereiche als “kontinentale Inselreiche”. Im Gegensatz dazu beobachtet man diese Tendenz der rezenten Arealgestaltung in Gebieten, wo auch in der allgemeinen Zonalität die non-arborealen Verhältnisse herrschen, viel seltener. Hier sieht man eine viel weniger gestörte Arealgestaltung, und es befinden sich hier auch viel ältere Relikte. Als Ausdruck dieser unterschiedlichen Arealgestaltung der Orealräume bzw. ihrer Fauna unterscheidet man die beiden Haupttypen des Orealis bzw. der *Orealfauna*. Im humiden, im weiteren Sinne *alpinen* Oreal gilt vor allem die Kälte, der Permafrost im Boden, als limitierender Faktor, wie auch z. B. auf den Tundren der hohen geographischen Breiten. Auch die – ebenfalls im weiteren Sinne gefaßte – *alpine Fauna* hat mannigfaltige Beziehungen zur tundralen Fauna. In den ariden Hochlagen der Kontinente kommt aber neben der Kälte auch die Aridität stark in Betracht. Dieses Bereich wird hier dem alpinen als *Xeromontan* gegenübergestellt, und der entsprechende Faunentyp als *Xeromontanfauna* bezeichnet, welche mannigfaltige Beziehungen vor allem zur Fauna des *Eremials* zeigt (vgl. Tab. 3).

Die Hochgebirge des gemäßigten Eurasiens zeigen, wie erwähnt, eine deutliche klimatische Gliederung (Abb. 1). Manche Hochgebirge, wie z. B. die Pyrenäen, Alpen, aber auch das nördliche Altaj- und das Sajan-Gebirge, mächtige Ketten des Himalaja, die Hochgebirge des Fernen Osten, usw. erstrecken sich in niederschlagsreichen Klimazonen, wo in den gemäßigten Höhen der Hochgebirge die fluviale Erosion vorherrscht. Ein

bedeutender Teil des Niederschlags fällt hier in der Vegetationsperiode, d. h. in der Saison der Primärproduktion. Deshalb sieht man in diesen Gebirgen in den entsprechenden Höhen einen breiten Waldgürtel und eine obere, grundsätzlich thermisch bedingte Waldgrenze, wo die Vegetationsperiode kaum länger als 3-4 Monate dauert. Die Waldgrenze gilt als eine Trennungslinie und gleichzeitig auch als Kampfzone der Arboreal- bzw. Non-Arborealbiome, und man sieht hier in der Regel einen Gürtel verschiedener Gebüschformationen ("Krummholz", buschwerkförmige *Pinus*-, *Juniperus*-, *Betula*-, *Rhododendron*- und verschiedene *Ericaceae*-Arten).

In diesen Hochgebirgen liegt die Grenze der dauernden Schnee- bzw. Eisdecke, verglichen mit den ariden Hochgebirgen (s. unten), relativ niedrig, und die höheren Täler sind von Gletscherzungen ausgefüllt, die in den, auch im Winter niederschlagsreichen, ozeanisch geprägten Gebirgen sogar die obere Waldzone erreichen. In solchen Trogtälern kommt oft auch eine Zoneninversion zustande. Für das geomorphologische Bild solcher Hochgebirge gelten die glazialen Formen, die vom Eis gezackten scharfen Grate, die zirkusförmigen Firnbecken und die Trogtäler mit ihren Seiten- und Endmoränen als charakteristisch (Abb. 2). Neben der glazialen Erosion spielt aber auch der Frostwechsel hier eine wichtige Rolle. Die saisonale Humidität bzw. Perhumidität, die Solifluktion auf den Abhängen der höheren Regionen und die ausdauernde Schneedecke: alle gelten als solche Faktoren, welche eine Ähnlichkeit mit den zonalen Tundren aufweisen. Besonders ausgeprägt ist diese Ähnlichkeit bei den Gebirgstundren ("Goltsy") der süd- und ostsibirischen Hochgebirge (im pazifischen Gebirgssystem), wo man einen archipel-ähnlichen Zusammenhang zur subpolaren Tundren-Zone beobachten kann, mit einem Ausbreitungskorridor der Hochgebirgsarten nach dem hohen Norden bzw. gegenseitig.



2. Glaziale Formen in den Hochlagen des Hindukush Gebirgen. N von Darkut (NW-Pakistan), mit Firnbecken und Gletscherzungen.

Sehr ausgedehnte Hochgebirge befinden sich aber auch in den ariden Klimazonen. Hier sieht man keine oder nur eine sehr lückenhafte Waldvegetation, die sich entweder auf die mehr niederschlagsreichen Abhänge und feuchteren Bachtäler beschränkt oder aus

ausgesprochen xerophytischen Holzgewächsen besteht. Die Vegetation der höheren Gebirgsstufen wird nicht durch eine geschlossene Baumgrenze abgeschirmt, sondern sie geht oft allmählich in die offene Vegetation der ariden Zonen über. Das Relief dieser Gebirge wird vor allem durch die physische Verwitterung der Gesteine bestimmt. Riesige Flächen sind von dem, durch die Temperaturschwankung bzw. Frostverwitterung gebildeten Schutt oder durch bewegliches Geröll bedeckt; an den Bergfüßen erstrecken sich ausgedehnte Schuttpyramiden, die höheren Grate und Kuppen sind oft durch ihre eigenen Verwitterungsprodukte begraben (Abb. 3, 4). Die Anpassung an die Dürre, an die kargen Skelettböden und an den beweglichen Schutt hat sich viele solche Pflanzenformen und tierische Lebensformtypen entwickeln lassen, die auch gegenüber Beweidung, Fraß und Trampeln ziemlich widerstandsfähig sind. Man muß sich deshalb immer vor den Augen halten, daß die natürlichen Vegetationsverhältnisse in diesen Gebirgen meist sehr erheblich durch die jahrtausendelange Beweidung beeinflusst sind.



3. Die mehr niedrigen Lagen von Hindukush (GhizarTal) zeigen eher den Formenschatz der ariden Hochgebirge



4. Physische Verwitterung des Granits im Mongolischen Altai bei Chovd, mit „Wollsäcken“, Schuttpyramiden, sandigen Pedimenten und beweideten Flußauen (Foto: J. Varga-Sipos)

Wichtig ist noch zu bemerken, daß die xeromontanen Biome oft nicht ganze Gebirgszüge bedecken, sondern sie sind innerhalb der alpinen Vegetation – edaphisch und/oder meso- bzw. mikroklimatisch bedingt – an vielen Stellen mosaikartig entwickelt, wie z.B. in den föhn-beeinflußten inneralpinen Trockengebieten oder in den inneren, extrem kontinentalen Becken der südsibirischen Gebirge Altaj und Sajan. Auch die Schneegrenze liegt im xeromontanen Bereich meist wesentlich höher, als in den vergleichbaren alpinen Hochgebirgen (vgl. MANI 1968:28); ebenso ist auch die winterliche Schneedecke weniger tief, lückenhafter und oft vom Wind weggetragen. Die sehr niedrige Primärproduktion wird nicht nur durch die langanhaltenden Kälteperioden bestimmt, sondern auch durch die extreme Aridität, die oft sogar während der ganzen Vegetationsperiode vorherrscht, wie z. B. auf dem östlichen, wüstenähnlichen Hochplateau des Pamir-Systems oder im Gobi-Altaj-Gebirge. Deshalb sind die “non-arborealen” Zustände oft noch stärker ausgeprägt, als im alpinen Bereich (AGAKHANJANTS 1981; WALTER & BOX 1983; WALTER & BRECKLE 1986).