

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

ÜBER DIE ROLLE DER NAHRUNGSSPEZIALISIERUNG UND DES WASSERHAUSHALTES IN DER ÖKOLOGIE UND EVOLUTION VON EINIGEN WÜSTENNAGERN

G.J. KENAGY

Abstract

Among the most conspicuous members of the desert faunas of the world are the nocturnal, seed-eating rodents. However, at least two species of desert rodents are known to utilize the leaves of chenopod shrubs as a primary food resource. Whereas the presence of seeds is ubiquitous in deserts, the availability of evergreen leaves is considerably restricted. The adaptations necessary to extract useful nutrition and water from the salty leaves of chenopod shrubs represent a substantial divergence from the common adaptive pattern of seed-eating. The comparative ecology of seed-eating and leaf-eating rodents has been examined in two North American kangaroo rats from the same habitat: *Dipodomys merriami*, a typical seed eater, and *D. microps*, which feeds on the leaves of the saltbush *Atriplex confertifolia* by shaving off the salty surface tissue from the leaves with its uniquely adapted lower incisors and then by eating the inner tissue. The broad dietary differences between these two coexisting congeneric rodents account for differences in the periodicity of reproduction in nature.

Es ist bekannt, dass die zeitliche und räumliche Verteilung des Niederschlags auf der Erde die Anpassung, Evolution, und Verteilung von Organismen stark beeinflusst hat. In den Wüsten sind die Vegetationsmenge und Vegetationsdichte sehr gering. Die Vegetation ist auch zeitlich diskontinuierlich, d.h., einjährige Pflanzenpopulationen verbringen die meiste Zeit als Samen in der Erde; aber selbst die perennierenden Pflanzen können nur bei günstigeren Tages- und Jahreszeiten funktionieren. Es gibt taxonomisch verschiedene, aber ökologisch ähnliche Nagerfaunen in den verschiedenen Wüsten der Welt, und ich möchte behaupten, dass sich das Leben der pflanzenfressenden Wüstennager in erster Linie an die oben erwähnten zeitlichen und räumlichen Eigenschaften der Wüstenvegetation angepasst hat.

Biologie der nacht-aktiven, körnerfressenden Wüstennager

Die erfolgreichsten und vielleicht am besten bekannten Wüstennager sind die nacht-aktiven Körnerfresser. Verschiedene Aspekte der Biologie der Wüstennager sind bereits von SCHMIDT-NIELSEN (1964), BARTHOLOMEW & DAWSON (1968), und MacMILLEN (1972) besprochen worden. Der taxonomische Umfang der Wüstennagerfaunen wird hier nicht dargelegt. Fünf wichtige Eigenschaften sind einleitend zu erwähnen.

1) **Aktivität bei Nacht auf der Oberfläche.**

2) **Bewohnen von unterirdischen Bauen, deren Luft mit Wasserdampf gesättigt ist.** Durch diese ersten zwei Eigenschaften, die auch bei vielen nicht wüstenbewohnenden Nagern vorhanden sind, wird die grosse unmittelbare Belastung durch die Sonnenstrahlung in der Wüste vermieden. Die physiologische Widerstandsfähigkeit gegen Hitze ist bei nacht-aktiven Wüstennagern nicht wesentlich grösser als bei den meisten anderen nacht-aktiven Nagern. Daher finden wir, dass diese Wüstennager

sich nicht hauptsächlich an die unmittelbare Wirkung der Hitze und Trockenheit selbst angepasst haben; sie zeigen vielmehr Anpassungen an die sich daraus ergebende spärliche, sporadisch auftretende, und unvorhersagbare Vegetation. Die weiter zu erwähnenden Eigenschaften der typischen Wüstennager sind zunächst solche, die stark unter dem Einfluss der besonderen Eigenschaften der Wüstenvegetation entstanden sind.

3) Fast ausschliessliche Ernährung von Körnern.

Körner bieten den Vorteil, dass sie das ganze Jahr vorhanden sind, aber Nachteile einer solche Nahrung sind (a) dass die Nahrungsmenge, die von einem Tier gebraucht wird, über eine verhältnismässig grosse Oberfläche verbreitet ist, und (b) dass Samen einen geringen Wassergehalt (nur ca 10%) haben. Aus diesen zwei Nachteilen entstehen die beiden folgenden Eigenschaften der Nager.

4) Schnelle, bipedale Fortbewegung.

Zu dieser Verhaltensweise gehören morphologische Anpassungen: verlängerte Hinterfüsse und ein ungewöhnlich langer als Gleichgewichtsorgan dienender Schwanz. Dieser Bipedalismus ("Zweifüssigkeit") ermöglicht es den Tieren, grosse Entfernungen auf der Suche nach Körnern zurückzulegen.

5) Physiologische Anpassungen.

Solche Fähigkeiten ermöglichen es den Tieren, ohne Wasser oder saftige Pflanzenteilen zu überleben. Diese Wasser-erhaltenden physiologischen Anpassungen sind vor allem: (a) grosse Urinkonzentrationsfähigkeit (b) geringerer Wasserverlust durch Verdunstung und (c) geringerer Wassergehalt des Kotes.

Die in den nordamerikanischen Wüsten verbreiteten Känguruhratten (*Dipodomys*, Heteromyidae) wurden in den letzten 25 Jahren physiologisch und ökologisch viel untersucht und sind typische Beispiele für die oben beschriebenen Anpassungen an das Wüstenleben. Die vielleicht am besten bekannte Art *Dipodomys merriami* ist ein beliebtes Labortier, das sich über mehrere Jahre hinweg bei guter Gesundheit halten lässt, wenn man ihm luftgetrocknete Körner und etwas Sand aber kein Wasser oder sonstiges wasserreiches Futter bietet. Mehrere Arten von Känguruhratten wurden inzwischen untersucht; sie zeigen alle eine ähnliche Lebensweise. Eine besondere Eigenschaft der Familie Heteromyidae sind die äusseren behaarten Backentaschen. Diese zwei Öffnungen, die sich auf beiden Seiten und gerade ausserhalb des Mundes befinden, sind von aussen mit den Vorderfüssen erreichbar, ohne dass dazu der Mund geöffnet werden muss. Diese ungewöhnlichen Backentaschen kommen unter den fast 50 Familien von Nagern nur bei der Familie Heteromyidae und bei der nah verwandten Geomyidae vor. Für *Dipodomys* sind diese äusseren Backentaschen besonders geeignet für den Transport grösserer Mengen von Körnern auf der Oberfläche, ohne dass das Tier die Körner enthülsen oder fressen muss.

Sonderfall: blattfressende Wüstennager

Ich habe vor kurzem berichtet, dass sich eine früher wenig untersuchte Känguruhratte-Art *D. microps* von salzreichen Chenopoden-Blättern ernähren kann (KENAGY 1972, 1973a). Wegen dieser Verhaltensweise weicht *D. microps* ziemlich stark von dem oben beschriebenen Anpassungs-Muster ab. Im Freiland habe ich *D. microps* an einem Ort untersucht, wo auch *D. merriami* vorkommt. Deswegen habe ich die zwei Arten sowohl im Freiland als auch im Labor gut vergleichen können.

ERRATA

Auf Seite 327 fehlt der Hinweis auf B. Heydemann – Ökologische Probleme im Grenzbereich Land-See dessen Referat an anderer Stelle veröffentlicht wird.

Durch eine unglückliche Verkettung von Umständen sind die Abbildungen 3, 5 und 1 auf bzw. Seiten 19, 21 und 212 und die Tabelle 2 auf Seite 183 nicht tadellos reproduziert. Wir geben hierbei neue Reproduktionen.

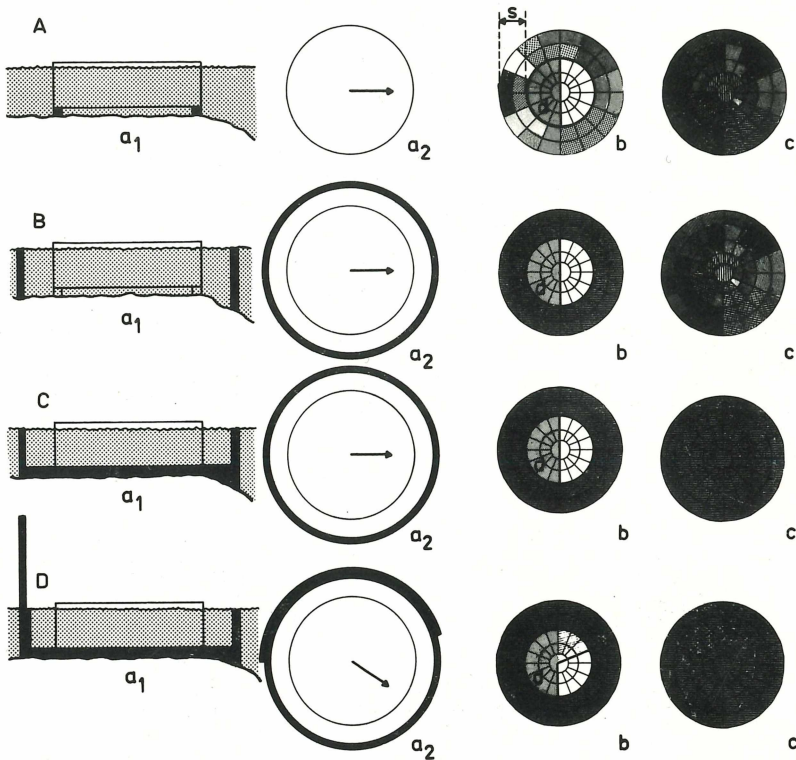


Abb. 3: Experimente im Litoral zur Analyse der "Uferflucht". Es sind 4 am selben Ort aufeinanderfolgende Experimente (A–D) dargestellt. Seitenansicht a_1 und Aufsicht a_2 der Anordnung. Stand der Plexiglasarena ohne (A) und mit (B–D) verschiedenen Hilfseinrichtungen. B: Die Arena ist mit schwarzer Schablone umgeben, dadurch wird lediglich der Seitenlichtbereich (s) abgedunkelt. C: Durch eine schwarze Unterlage wird auch der "Unterlichtbereich" (c) abgedunkelt. D: Es ist zusätzlich eine Horizontüberhöhung aufgebaut: Nun ist das Dunkelfeld (d) innerhalb des Grenzwinkelbereiches, das in A–C unverändert blieb, vergrößert worden. Erst nach dieser Veränderung wählen die Pelagialcrustaceen eine neue Wanderrichtung (Pfeile!). Das Helligkeitsmuster ist durch unterschiedliche Schraffierung der Felder in den Kreisflächen nur symbolisch dargestellt. Zum Verständnis denke man sich um den Mittelpunkt der Arena eine (unter dem Wasserspiegel angeordnete) Kugel, auf die das Helligkeitsmuster der Umgebung unter Verwendung eines groben Rasters (Messelement mit 20° Öffnungswinkel) projiziert sei. Diese Kugel ist in eine obere (b) und untere (c) Halbkugel zerlegt. Die Flächenprojektion der oberen Halbkugel enthält den Zenit mit dem Grenzwinkelbereich (dick ausgezogene Kreislinie) und den sich daran anschließenden "Seitenlichtbereich" (s). Die untere Halbkugel (c) enthält ausschliesslich den Unterlichtbereich (nach SIEBECK 1969, verändert).

sich nicht hauptsächlich an die unmittelbare Wirkung der Hitze und Trockenheit selbst angepasst haben; sie zeigen vielmehr Anpassungen an die sich daraus ergebende spärliche, sporadisch auftretende, und unvorhersagbare Vegetation. Die weiter zu erwähnenden Eigenschaften der typischen Wüstennager sind zunächst solche, die stark unter dem Einfluss der besonderen Eigenschaften der Wüstenvegetation entstanden sind.

3) Fast ausschliessliche Ernährung von Körnern.

Körner bieten den Vorteil, dass sie das ganze Jahr vorhanden sind, aber Nachteile einer solche Nahrung sind (a) dass die Nahrungsmenge, die von einem Tier gebraucht wird, über eine verhältnismässig grosse Oberfläche verbreitet ist, und (b) dass Samen einen geringen Wassergehalt (nur ca 10%) haben. Aus diesen zwei Nachteilen entstehen die beiden folgenden Eigenschaften der Nager.

4) Schnelle, bipedale Fortbewegung.

Zu dieser Verhaltensweise gehören morphologische Anpassungen: verlängerte Hinterfüsse und ein ungewöhnlich langer als Gleichgewichtsorgan dienender Schwanz. Dieser Bipedalismus ("Zweifüssigkeit") ermöglicht es den Tieren, grosse Entfernungen auf der Suche nach Körnern zurückzulegen.

5) Physiologische Anpassungen.

Solche Fähigkeiten ermöglichen es den Tieren, ohne Wasser oder saftige Pflanzenteilen zu überleben. Diese Wasser-erhaltenden physiologischen Anpassungen sind vor allem: (a) grosse Urinkonzentrationsfähigkeit (b) geringerer Wasserverlust durch Verdunstung und (c) geringerer Wassergehalt des Kotes.

Die in den nordamerikanischen Wüsten verbreiteten Känguruhratten (*Dipodomys*, Heteromyidae) wurden in den letzten 25 Jahren physiologisch und ökologisch viel untersucht und sind typische Beispiele für die oben beschriebenen Anpassungen an das Wüstenleben. Die vielleicht am besten bekannte Art *Dipodomys merriami* ist ein beliebtes Labortier, das sich über mehrere Jahre hinweg bei guter Gesundheit halten lässt, wenn man ihm luftgetrocknete Körner und etwas Sand aber kein Wasser oder sonstiges wasserreiches Futter bietet. Mehrere Arten von Känguruhratten wurden inzwischen untersucht; sie zeigen alle eine ähnliche Lebensweise. Eine besondere Eigenschaft der Familie Heteromyidae sind die äusseren behaarten Backentaschen. Diese zwei Öffnungen, die sich auf beiden Seiten und gerade ausserhalb des Mundes befinden, sind von aussen mit den Vorderfüssen erreichbar, ohne dass dazu der Mund geöffnet werden muss. Diese ungewöhnlichen Backentaschen kommen unter den fast 50 Familien von Nagern nur bei der Familie Heteromyidae und bei der nah verwandten Geomyidae vor. Für *Dipodomys* sind diese äusseren Backentaschen besonders geeignet für den Transport grösserer Mengen von Körnern auf der Oberfläche, ohne dass das Tier die Körner enthülsen oder fressen muss.

Sonderfall: blattfressende Wüstennager

Ich habe vor kurzem berichtet, dass sich eine früher wenig untersuchte Känguruhratte-Art *D. microps* von salzreichen Chenopoden-Blättern ernähren kann (KENAGY 1972, 1973a). Wegen dieser Verhaltensweise weicht *D. microps* ziemlich stark von dem oben beschriebenen Anpassungs-Muster ab. Im Freiland habe ich *D. microps* an einem Ort untersucht, wo auch *D. merriami* vorkommt. Deswegen habe ich die zwei Arten sowohl im Freiland als auch im Labor gut vergleichen können.

D. microps ist unfähig, ihr Körpergewicht bei einem ausschliesslichen Angebot von luftgetrockneten Körnern im Labor zu halten, und zeigte die bisher geringste gemessene Urinkonzentrationsfähigkeit (2827 milliosmol/liter) der Gattung *Dipodomys* (*D. merriami* = 4675 milliosmol/liter).

Im Freiland habe ich herausgefunden, dass *D. microps* ein Buschkletterer ist. Während typische auf Körner spezialisierte *Dipodomys*-Arten im Sand nach Körnern suchen, klettert *D. microps* auf Büsche, stopft ihre äusseren, behaarten Backentaschen mit Blättern voll, und trägt sie in den Bau ein. Im Bau können die Blätter entweder gleich gefressen, oder für spätere Verwendung gespeichert werden.

Dieses Kletterverhalten und das Sammeln von Blättern beschränken sich im Freiland während des ganzen Jahres fast ausschliesslich auf eine Busch-Art, *Atriplex confertifolia*. Die für Tiere vorteilhafte Eigenschaft dieser perennierenden Pflanzen-Art besteht darin, dass die Blätter eine ständige Wasser- und Nahrungsquelle den Tieren bietet. Der grosse Nachteil dieser Blätter ist ihr ungewöhnlich hoher Salzgehalt. Es ist bekannt, dass Schafe in Australien *Atriplex* Blätter fressen können, aber nur, wenn sie genügendes Wasser dazu trinken (WILSON 1966). Es ist nachgewiesen worden, dass zur Erhaltung der Homöostase von Wasser und Mineralien innerhalb des Stoffwechsel-aktiven Teiles solcher *Atriplex* Blätter, viele Mineralienionen ausgeschieden werden müssen; diese gehen durch die Epidermis, und sammeln sich in dem oberflächlichen Gewebe an (OSMOND *et al.*, 1969).

D. microps kann sich ausschliesslich von den *Atriplex* Blättern ernähren. *D. merriami* ist andererseits unfähig, entweder Nahrung oder Wasser aus den Blättern zu gewinnen.

D. microps hat dieses Problem des hohen Salzgehaltes der *Atriplex*-Blätter durch eine Spezialisierung des Fressverhaltens und auch durch eine Spezialisierung der Morphologie der Fresswerkzeuge gelöst, und zwar durch einen Vorgang, bei dem das Tier das salzreiche oberflächliche Gewebe der beiden Seiten des Blattes sehr sorgfältig entfernt. Beim Fressen greift das Tier mit den Vorderfüssen ein Blatt (ca 7–10 mm Durchmesser), hält es auf den unteren Nagezähnen senkrecht, und zieht es über die breiten unteren Nagezähne. Damit wird das oberflächliche Gewebe abgeschält. Das Tier dreht das Blatt um, wiederholt dasselbe auf der anderen Seite, und frisst schliesslich das innere Gewebe des Blattes. Beim Abtrennen des oberflächlichen Blattgewebes entfernt *D. microps* sowohl die salzspeichernden Blasen Zellen wie auch die direkt darunterliegende Epidermis. Nur das innere, wasserreiche, salzarme, und stärkehaltige Gewebe wird gefressen.

Es war schon lange bekannt, dass die unteren Nagezähne von *D. microps* sich von denen aller anderen *Dipodomys* Arten unterscheiden. Über die spezielle Funktion dieser Nagezähne war aber bisher nichts bekannt. Die typischen unteren Nagezähne der Gattung *Dipodomys* sind eng, vorne rund, und "ahleformig" — besonders zum schnellen Enthüllen von Körnern geeignet. Die unteren Nagezähne von *D. microps* sind dagegen breit, vorne platt, und "meisselförmig" — besonders zum Abschälen von oberflächlichen Blattgewebe geeignet.

Während des ganzen Jahres bringt *D. microps* solche Salzbuschblätter ein, die sie genau so abschält, wie gerade oben beschrieben. Aber zu bestimmten Zeiten kann sie auch einige ganze Blätter fressen, die den wasserreichsten neugewachsenen Frühlingsblättern entsprechen. Im Verlaufe des Jahres schwankt der Wassergehalt der wasserreichsten Blätter zwischen etwa 80% (bei den neugewachsenen Frühlingsblättern) und 50% (bei Blättern vom Spätsommer bis Winter). Bei den Blättern des

Wintertypes ist der Salzgehalt des oberflächlichen bzw. entfernten Gewebes erheblich grösser als im inneren Gewebe, das gefressen wird. Zum Beispiel betrug die Natrium Konzentration des inneren Gewebes nur 3% (im Verhältnis zum Wasser) der Konzentration des oberflächlichen Gewebes. Der Salzgehalt von den ganzen, fressbaren Frühlingsblättern ist nicht erheblich grösser als der Salzgehalt des inneren Gewebes von Winterblättern.

Es ist offenbar, dass die äusseren Backetaschen für *D. microps* eine besondere Bedeutung haben. Es wäre nicht möglich, die *Atriplex* Blätter in dem Mund zu tragen, ohne dass sich die oberflächlichen Salze in dem Speichel lösen würden. Mit den trockenen, behaarten, äusseren Backetaschen kann aber *D. microps* bis zu 200 Blätter tragen, ohne dass die Gefahr besteht, dass die oberflächlichen Salze eingenommen werden.

Die verschiedenen Wüstennagerfaunen der Welt sind dafür bekannt, dass sie eine parallele Evolution in Richtung Körnerspezialisierung und begleitende Anpassungen durchgemacht haben. *D. microps* ist eine Ausnahme, insofern als sie eine von diesem Muster abweichende, jedoch erfolgreiche Evolution als Blattfresser durchgemacht hat. Es ist deswegen interessant, dass es in der Sahara und in benachbarten Gebieten auch eine ähnlich abweichende, blattfressende Art einer anderen Nagerfamilie gibt. Die Sandrennmaus (*Psammomys obesus*, Gerbillinae) ernährt sich wie *D. microps* fast ausschliesslich von saftigen Pflanzenteilen von Chenopoden (PETTER 1951, 1961); die nächsten Verwandten von *P. obesus* sind aber Körnerfresser. Es ist merkwürdig, dass die natürliche Auslese eine Spezialisierung in Richtung Blattfressen zweimal aus zwei verschiedenen, auf Körner-Fressen entwickelten Systemen gefördert hat.

Ökologische und evolutionäre Unterschiede zwischen Körnerfressern und Blattfressern

D. merriami und *D. microps* unterscheiden sich in ihren jährlichen Zyklen der Fortpflanzung und des Körpergewichts, was auf Unterschiede in ihren Nahrungsquellen zurückzuführen ist (KENAGY 1973b). Im Freiland ist nachgewiesen worden, dass frische grüne Kräuter eine Voraussetzung für die erfolgreiche Fortpflanzung von körnerfressenden, wüstenbewohnenden Heteromyiden sind (BEATLY 1969), obwohl sich die Tiere während des grössten Teiles des Jahres fast ausschliesslich von Körnern ernähren. In Freilanduntersuchungen wurden vergleichend *D. microps* und *D. merriami* am selben Ort monatlich gefangen, markiert, gewogen, nach Fortpflanzungszustand kontrolliert und wieder freigelassen (KENAGY 1973b). Während drei Jahren zeigte *D. microps* regelmässige Zyklen der Fortpflanzung (Schwerpunkt März) und des Körpergewichts (Schwerpunkt des maximalen Gewichtes März); die Männchen standen nur etwa 4 Monaten in reproduktiver Bereitschaft. Das zeitliche Fortpflanzungsmuster von *D. merriami* war unregelmässig: trüchtige Weibchen traten zwischen Februar und Oktober auf, jedes Jahr aber zu einer anderen Zeit. In einem Jahr pflanzten sich zum Beispiel *D. merriami* erst im Juni fort, nachdem es im Mai viel geregnet hatte, und viele Kräuter anschliessend gekeimt hatten. Die Männchen von *D. merriami* standen bis zu 11 Monaten in reproduktiver Bereitschaft. Sowohl bei *D. microps* wie auch bei *D. merriami* könnte man sagen, dass in der Fortpflanzung die Weibchen stärker als die Männchen von der Umwelt abhängig sind,

d.h. unmittelbar an die Umwelt angepasst sind, während die Männchen mehr an die Weibchen angepasst sind.

Die Fortpflanzungszeit von den typischen Körnerfressern, z.B. *D. merriami*, ist unvorhersagbar, was auf die zeitliche Unvorhersagbarkeit der einjährigen Kräuter zurückzuführen ist, die eine Voraussetzung für die Fortpflanzung darstellen. Das Auftreten der einjährigen Kräuter kann jedes Jahr verschieden sein, d.h., es hängt vom Niederschlag (sowohl dessen Menge wie auch Zeit) sowie von der Temperatur ab. Bei *D. microps* ist die Lage aber anders als bei *D. merriami*, denn *D. microps* scheint ziemlich unabhängig von diesen unvorhersagbaren Bedingungen zu sein; sie hat eine ziemlich stabile und regelmässige Nahrungsquelle, die es ihr ermöglicht, sich jedes Jahr zu einer bestimmten Zeit fortzupflanzen. Bei perennierenden Pflanzen wird relativ wenig Wasser für den jährlichen Zuwachs benötigt, während bei den einjährigen Pflanzen wesentlich mehr Wasser notwendig ist, sowohl zur Keimung des Samens als auch zum Heranwachsen der ganzen Pflanze. Die Tatsache, dass die Fortpflanzungszeit von *D. microps* nicht über mehrere Monate streuen kann, könnte daran liegen, dass sich die Fortpflanzung sowie die Aufzucht der Jungen nur dann durchführen lassen, wenn der Wassergehalt der *Atriplex* Blätter relativ hoch (bis zu 80%) ist.

Zum Schluss, können wir die bisher erwähnten Faktoren zusammenfassen, die an der Evolution von körnerfressenden bzw. blattfressenden Nagern beteiligt sind (Abb. 1). Die Hitze und Trockenheit der Wüsten dienen als Selektionsdrücke gegen die Tagaktivität und den ständigen Aufenthalt auf der Oberfläche. Viele Wüstennager sind nur bei Nacht auf der Oberfläche aktiv, und halten sich während der meisten Zeit in unterirdischen Bauen auf. Die Entwicklung einer schnellen Fortbewegungsfähigkeit bei Wüstennagern dient als Anpassung an die spärlich vorhandene und weit auseinander liegende pflanzliche Nahrung. Einige der Eigenschaften der Vegetation, die gerade für Tiere wichtig sind, ergeben sich unmittelbar durch Hitze und Trockenheit: vor allem die geringe Menge und Dichte der Vegetation, aber auch die zeitliche Unvorhersagbarkeit der einjährigen Pflanzen sind dadurch bedingt.

Die Erschliessung von Körnern als Haupt-Nahrungsquelle lässt sich aus dem relativ häufigen Vorhandensein von Samen in der Wüste erklären. Um sich stärker auf Körner spezialisieren zu können, müssen die Tiere sich physiologisch anpassen, damit sie unabhängiger von Wasser werden. Die Spezialisierung auf Körner bei mehreren Nager-Arten bringt stärkere Konkurrenz um Körner mit sich, die zu der weiteren Spezialisierung zum Beispiel auf Körner bestimmter Grössen und Arten führen könnte. Die Voraussetzung von frischen grünen Blättern für die normale, erfolgreiche Fortpflanzung verhindert, dass die ausschliessliche Verwendung von Körnern als Nahrungsquelle für den Fortbestand der Art ausreicht.

Die Erschliessung von Blättern als Haupt-Nahrungsquelle sollte dort begünstigt werden, wo Blätter das ganze Jahr zur Verfügung stehen; in vielen Wüstengebieten sind salzreiche Chenopoden-Blätter die einzig vorhandenen, immergrünen Blätter. Die Konkurrenz unter mehreren Nager-Arten um Körner sollte einen Selektionsdruck für unterschiedliche Lebensweisen darstellen. Es ist angedeutet worden, dass bei den wüstenbewohnenden Heteromyiden die Körpergrösse und damit die entsprechenden unterschiedlichen Fähigkeiten beim Sammeln und Enthülsen der Körner verschiedener Grössen eine Rolle in der Besetzung verschiedener ökologischer Nischen spielen könnten (ROSENZWEIG & STERNER 1970, BROWN & LIEBERMAN 1973). Es ist klar, dass durch die Erschliessung von Blättern als Nahrungs-

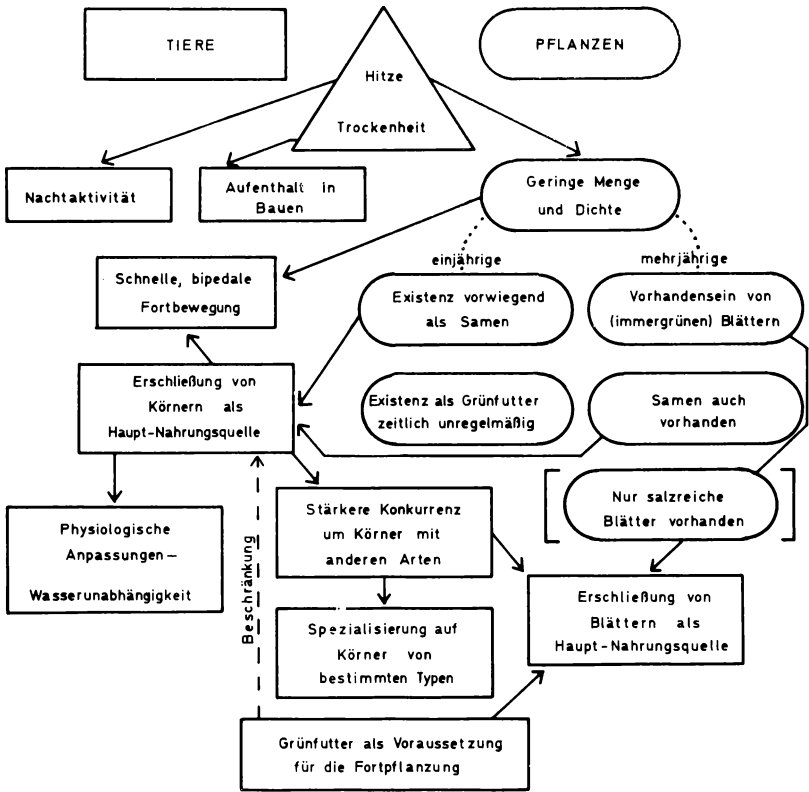


Abb. 1: Schematische Darstellung einiger an der Evolution von Wüstennagern beteiligter Faktoren. Dreieck: physikalische Umwelt; Kreise: Eigenschaften der Pflanzen; Kästen: Eigenschaften der Wüstennager. Pfeile deuten auf weitere daraus folgende Eigenschaften oder Erscheinung hin. Keine Pfeile sind für negative Wirkungen dargestellt, ausser bei der Grünfütter-Abhängigkeit der Fortpflanzung von ausschliesslichen Körnerfressern (mit "Beschränkung" und gestrichelter Linie gekennzeichnet).

quelle sich Arten von der Konkurrenz um Körner befreien könnten. Wenn salzreiche Blätter verwendet würden, könnten entweder physiologische Anpassungen an hohen Salzgehalt oder Anpassungen des Verhaltens und der Morphologie, wie zum Beispiel bei *D. microps*, entwickelt worden sein. Der Salzgehalt selbst der Blätter wäre vielleicht in diesem Fall der spezielle Selektionsdruck für die Entwicklung eines Fressverhaltens, bei dem das oberflächliche Blattgewebe entfernt werden kann. Über die Evolution eines solchen Nagers könnte man vermuten, dass sich zuerst das Verhalten entwickelte, d.h., das Klettern auf Büsche, Sammeln von Blättern, und das vielleicht nur teilweise Fressen von Blättern; dann würde durch dieses Verhalten ein weiterer Selektionsdruck geschaffen, dessen Folge der morphologisch spezialisierte "Abschabungsapparat" (die allmählich immer erweiterten unteren Nagezähne) war.

Die unterschiedliche Evolution von wüstenbewohnenden Körnerfressern und Blattfressern ergab sich durch den Einfluss der räumlichen und zeitlichen Eigen-

schaften der spärlichen Wüstenvegetation. Körner sind in allen Wüsten eine weit verbreite, potentielle Nahrungsquelle. Dementsprechend kommen zahlreiche körnerfressende Nager-Arten in allen Wüsten der Erde vor. Die komplexeren Bedingungen, die das Vorkommen von blattfressenden Spezialisten begünstigen, sind weniger weit in den Wüsten verbreitet. Aber die Betrachtung der abweichenden Anpassungen von Blattfressern wie zum Beispiel *D. microps* und *P. obesus* ermöglichen es, die Ökologie und Evolution von pflanzenfressenden Wüstennagern im allgemeinen besser zu verstehen.

Der Autor war Stipendiat der Alexander von Humboldt-Stiftung. Die hier berichteten Untersuchungen des Autors wurden zum Teil von dem an G.A. BARTHOLOMEW gewährten National Science Foundation Grant GB 18744 unterstützt. Für ihre kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich H. BIEBACH und E. GWINNER.

LITERATUR

- BARTHOLOMEW, G.A. & DAWSON, W.R. (1968): Temperature regulation in desert mammals. in BROWN, G.W. (ed.): Desert Biology. Academic Press, New York: 395–421.
- BEATLEY, J.C. (1969): Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. *Ecology* 50: 721–724.
- BROWN, J.H. & LIEBERMAN, G.A. (1973): Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788–797.
- KENAGY, G.J. (1972): Saltbush leaves: excision of hypersaline tissue by a kangaroo rat. *Science* 178: 1094–1096.
- KENAGY, G.J. (1973a): Adaptations for leaf eating in the Great Basin kangaroo rat, *Dipodomys microps*. *Oecologia* 12: 383–412.
- KENAGY, G.J. (1973b): Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology* 54: 1201–1219.
- MACMILLEN, R.E. (1972): Water economy of nocturnal desert rodents. *Symp. Zool. Soc. London* 31: 147–174.
- OSMOND, C.B., LÜTTGE, U., WEST, K.R., PALLAGHY, C.K. & SHACHER-HILL, B. (1969): Ion absorption in *Atriplex* leaf tissue II. secretion of ions to epidermal bladders. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 797–814.
- PETTER, F. (1951): Contribution à l'étude du genre *Psammomys* Cretzschmar (Rongeurs, Muridés). *Mammalia* 15: 39–46.
- PETTER, F. (1961): Repartition géographique et ecologie des rongeurs desertiques du Sahara occidental à l'Iran oriental. *Mammalia* 25: (No. spec.): 1–222.
- ROSENZWEIG, M.L. & STERNER, P.W. (1970): Population ecology of desert rodent communities: body size and seed-husking as bases for heteromyid coexistence. *Ecology* 51: 217–224.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964): Desert animals; physiological problems of heat and water. Oxford Univ. Press. 277 pp.
- WILSON, A.D. (1966): The intake and excretion of sodium by sheep fed on species of *Atriplex* (saltbush) and *Kochia* (bluebush). *Aust. J. Agric. Res.* 17: 155–163.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G.J. KENAGY, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen und Erling-Andechs.