

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 18, 149-160. Hannover 2006

Vegetation der Trockengebiete Nordamerikas

- Elgene O. Box, Athens, Georgia, USA -

Zusammenfassung

Nordamerika hat vier Wüsten- bzw. Halbwüstengebiete, die insgesamt das ganze Spektrum von subtropisch bis winterkalt zeigen.

- 1) Die subtropische Sonora-Wüste (Arizona-Sonora-Südkalifornien) liegt auf der Westseite des Felsengebirges. Sie erhält deshalb Niederschläge im Winter sowie im Sommer und zeigt vielleicht die meisten zusammenlebenden Pflanzenformen aller Wüstengebiete der Erde. Besonders auffällig sind die großen Säulenkakteen (*Carnegiea gigantea*), regengrüne Sträucher wie Ocotillo (*Fouquieria splendens*), Wüstenbäume wie *Acacia* und die merkwürdige *Idria columnaris* sowie die Vielfalt an anderen Sträuchern und Sukkulenten.
- 2) Die ebenfalls subtropische Chihuahua-Wüste (Chihuahua-New Mexiko-Westtexas) liegt zwischen bzw. auf der Ostseite der großen Bergketten und erhält deshalb nur Sommerregen; sie liegt auch etwas höher. Als Folge zeigt diese Wüste eine eintöne Vegetation, die hauptsächlich aus dem immergrünen Strauch *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) besteht.
- 3) Die Mojave-Wüste (Südost-Kalifornien) befindet sich nördlich der Sonora-Wüste, liegt aber etwas höher und hat deshalb leichte Fröste. Große Säulenkakteen kommen nicht mehr vor. Statt dessen gelangt das Kennzeichen dieser Wüste, der baumförmige Joshua-Tree (*Yucca brevifolia*), zur Herrschaft.
- 4) Das Große Becken (Nevada-Utah) liegt noch höher und auch in höheren Breiten im Regenschatten zwischen der Sierra Nevada und dem Felsengebirge. Die Winter sind in diesem großen Trockengebietes daher viel kälter. Die Vegetation entspricht hauptsächlich einer Kleinstrauch-Steppe, in der vor allem *Artemisia tridentata* (Compositae) und Chenopodiaceae vorherrschen.

In solchen Gebieten spielen die physikalischen Bedingungen eine führende Rolle bei der Entwicklung erfolgreicher Pflanzenformen bzw. -Anpassungen sowie für die räumliche Organisation der Vegetation. Bei der Untersuchung der Vegetation ergeben sich besondere methodische Probleme, z.B. durch die großen klimatischen Schwankungen zwischen verschiedenen Jahren sowie die hauptsächlich unterirdische Konkurrenz zwischen verschiedenen Pflanzen. Die Verarbeitung normaler Vegetationsaufnahmen wird außerdem durch die kleinen Deckungszahlen erschwert. Besonders interessant ist in Wüsten jedoch die Vielfalt an Lebensformen sowie deren Vor- bzw. Nachteile bei sich verändernden Standortbedingungen.

Key words: Chihuahua-Wüste, Sonora-Wüste, Mojave-Wüste, Großes Becken.

1. Einführung

Zu den Trockengebieten Nordamerikas zählen vier Wüsten- bzw. Halbwüstengebiete, die klimatisch sowie physiographisch von den Nachbargebieten gut getrennt und als

zonale Trockengebiete anzusehen sind (BARBOUR & BILLINGS 2000, MACMAHON 1985, KNAPP 1965; vgl. KÜCHLER 1964, RZEDOWSKI 1978, Pott 2005). Die Sonora-Wüste ist echt subtropisch und erstreckt sich von Süd-Arizona und Süd-Kalifornien über die ganze Länge der Baja-California-Halbinsel sowie bis Süd-Sonora im nord-westlichen Mexiko. Die Chihuahua-Wüste liegt in ungefähr den gleichen Breitengraden, aber auf der Ostseite des Felsengebirges (Rocky Mountains), auch etwas höher, und erstreckt sich von West-Texas über große Teile des mexikanischen Staats Chihuahua und südlich über Teile von Coahuila und Durango bis Zacatecas. Die Mojave-Wüste, das kleinste der vier Wüstengebiete, erstreckt sich von Südost-Kalifornien und Nordwest-Arizona bis Süd-Nevada und bildet einen Übergang zu dem Großen Becken (Great Basin), dem vierten Wüstengebiet. Dieses Wüstengebiet deckt fast ganz Nevada und Utah sowie Teile von Süd-Idaho und Südost-Oregon (s. Karten bei POTT 2005). Die überwiegend relativ niedrig liegende Sonora-Wüste gilt, wie gesagt, als echt subtropisch, während die anderen drei Wüstengebiete von ihren höheren Lagen beträchtlich beeinflusst werden. Die Chihuahua- und Mojave-Wüsten sind daher zutreffender als warmtemperiert anzusprechen und das Große Becken als rein temperiert, weil dort Winterfröste eine große Rolle spielen.

Ein kurzer geohistorischer Überblick über die Entwicklung der Wüstengebiete Nordamerikas beginnt mit dem Auseinanderbrechen des Pangaea-Kontinents im Mesozoikum sowie dem Aufstieg der Angiospermen, die bis zum Ende des Mesozoikums fast auf der ganzen Erde die Gymnospermen überflügelt hatten. Zu Beginn des Känozoikums gab es nach Ansicht mancher Autoren (von anderen bestritten) in den höheren Breiten der Nordhalbkugel ein sogenanntes Madro-Tertiäres-Florenreich, das ungefähr die Nordhälfte Nordamerikas bedeckt haben soll (AXELROD 1958, 1983). Zur gleichen Zeit existierte angeblich eine tropische Flora im Südwesten Nordamerikas und vielleicht ein drittes, viel kleineres Florengebiet im Südwesten, das man als „Madrisk“ bezeichnet. Im Oligozän wurde die Mitte Nordamerikas durch eine Meerestransgression von Süden her überflutet und vor etwa 30 Millionen Jahren entstanden die Rocky Mountains. Das globale Klima wurde kühler und trockener. Die östlichen und westlichen Teile des nordamerikanischen Artenreservoirs wurden durch die Meerestransgression und noch stärker durch die Entstehung der Rockies (verbunden mit einer Austrocknung der heutigen Great Plains) in zwei Regionen gespalten, mit der Folge, daß sich die Entwicklung der westlichen Flora mindestens seit dieser Zeit (wenn nicht früher) von der der östlichen trennte. Erst im Pliozän (vor etwa 3-5 Millionen Jahren) entstanden die Kaskaden (Cascade Mountains) und die Sierra Nevada, was zu einer starken Austrocknung des Großen Beckens führte. Mit den anschließenden Eiszeiten waren Wanderungen der Vegetationszonen nicht nur in Nord-Süd-Richtung, sondern in den Bergregionen auch abwärts bzw. aufwärts verbunden. Nach dem Rückzug der Eisdecken wurde das Klima wieder wärmer, in den höhergelegenen Gebieten im westlichen Nordamerika jedoch mit einiger Verzögerung. Die Entwicklung der heutigen Wüstenflora geht auf diese Zeit zurück.

Eine ökologische und taxonomische Untersuchung der Floren der Wüstengebiete setzte zu Anfang des 20. Jahrhunderts ein (vgl. MERRIAM 1898). Am häufigsten untersucht und beschrieben wurde die Sonora-Wüste, vor allem ihre in Arizona liegenden Teile, und zwar mit besonderem Interesse an dem Reichtum von Pflanzenformen und ihrer ökologischen Anpassungen an Umweltfaktoren (siehe vor allem SHREVE 1951). Die drei anderen Wüstengebiete wurden erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts, insbesondere während der Laufzeit des IBP (International Biological Program, 1964-74) und der anschließenden schriftlichen Zusammenfassungen der Ergebnisse

(z.B. WEST 1983) gründlich bearbeitet. Phytosoziologische Untersuchungen wurden von amerikanischen Wissenschaftlern in den nordamerikanischen Wüsten jedoch nicht durchgeführt, zum Teil wegen der in den Wüsten sehr kleinen Deckungszahlen. So sind wohl die rezenten Studien einer spanischen Gruppe (PEINADO et al. 1993, 1995) die ersten wichtigen pflanzensoziologischen Untersuchungen in diesen Wüstengebieten.

Dieser Beitrag versucht, eine kurze Übersicht der Vegetationstypen und Pflanzenformen der vier nordamerikanischen Wüstenregionen zu geben. Kurz hingewiesen wird auch auf frühere Studien sowie auf Ideen über noch zu bearbeitende Fragestellungen.

2. Die vier Wüstenregionen

Als erster Schnitt werden Wüsten oft in „warme“ und „kalte“ unterteilt. Fröste treten in den warmen Wüsten selten auf. Die kalten Wüsten liegen dagegen in höheren Breiten, und ihre Wintertemperaturen können über mehrere Tage hintereinander unter 0°C bleiben. Hier kommen Niederschläge meistens mit den Westwinden der echttemperierten Breiten, also meistens nicht im Sommer, und mehr als die Hälfte kann als Schnee fallen. Wenn man die betroffenen Klimate global betrachtet und die bekannten, zonalen Klimatypen von Heinrich Walter benutzt, ergeben sich der subtropisch-aride Typus III und der kontinental-aride Typus VIIa (a = arid), der landeinwärts von Typus IV (mediterran) liegt.

Klimatische Zone	Offen zu den Westwinden	Westwinde blockiert
III	Sonora	Chihuahua
	Mojave	
IV/VIIa	(mediterran)	Großes Becken

Die zonalen Positionen der vier Wüstengebiete im westlichen Nordamerika können dann folgendermaßen schematisiert werden:

Der Unterschied zwischen den zwei in subtropischen Breiten liegenden Wüstengebieten kommt daher, daß die Sonora-Wüste auf der westlichen Luvseite des Felsengebirges und die Chihuahua-Wüste auf der östlichen Leeseite liegt, wo die fast völlig blockierten Westwinde keine Niederschläge bringen. Die Chihuahua-Wüste bekommt also fast ausschließlich Sommerregen. Dagegen empfängt die Sonora-Wüste nicht nur Winterregen, sondern auch Sommerregen, welche durch ein Tiefdruckgebiet im Raum Arizona-New Mexico erzeugt werden, daß sich fast in jedem Jahr wegen der großen Hitze bildet (im Englischen als 'thermal low' bezeichnet) und von Juli bis September zu regelmäßigen Nachmittags- bzw. Abend-Gewittern führt. Sukkulenten werden im allgemeinen durch kürzere Dürreperioden gefördert, auch wenn diese Perioden zweimal statt einmal im Jahr auftreten. Die Sonora-Wüste wie auch die höherliegende und etwas weniger aride Mojave-Wüste sind also besonders reich an Sukkulenten. Die wärmeren Winter und zwei Regenperioden erlauben in der Sonora-Wüste auch das Wachstum der hochwüchsigen, aber frostempfindlichen Säulenkakteen sowie das von vielen niedrigen Wüstenbäumen, vor allem Leguminosen, die in den anderen Wüsten meistens fehlen.

Wichtige Eigenschaften der vier Wüstengebiete sowie ihre typische Vegetationsstruktur sind in Tab. 1 zusammengestellt (siehe auch MACMAHON & WAGNER 1985, MACMAHON 2000, WEST & YOUNG 2000). Die subtropische, niedrig liegende

Tab. 1: Eigenschaften der vier nordamerikanischen Wüstengebiete.

Wüstengebiet	Klimazone	Niederschläge	Topograph. Lage	Typische Vegetation bzw. Landschaften
Sonora	III	Sommer + Winter	meistens < 500 m NN	kleine Bäume, große Sukkulenten, + Sträucher, Kleinsukkulenten usw.
Chihuahua	III	Sommer	meistens > 1000 m NN	Hartlaub-Sträucher, Blattsukkulenten, teilweise Gräser
Mojave	IV-VIIa	Winter	meistens 600-1200 m NN	kleinere Sträucher, Kleinsukkulenten, <i>Yucca brevifolia</i>
Great Basin	VIIa	unregelmäßig, nicht Sommer	meistens 1200-2000 m NN	Zwergsträucher, Chenopodiaceen, <i>Artemisia tridentata</i>

Sonora-Wüste erhält zweimal im Jahr Niederschläge und hat deswegen eine relativ üppige, vielfältige Wüstenvegetation (AXELROD 1979, FELGER 1980, TURNER et al. 1995). Ihre Landschaften werden charakterisiert durch niedrige Wüstenbäume der Gattungen *Acacia* und *Cercidium* (Leguminosae), durch große Säulenkakteen wie *Carnegiea gigantea* und viele andere Pflanzenformen, darunter viele andere Sukkulenten und Sträucher. Besonders auffällig unter diesen Sträuchern sind der regengrüne Ocotillo (*Fouquieria splendens*, Fouquieriaceae) und der immergrüne Hartlaub-Strauch Creosote-Busch (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae). Besonders auf der Baja-Halbinsel wächst auch die merkwürdige *Idria columnaris* (Fouquieriaceae, siehe HUMPHREY 1974).

Die ebenfalls subtropische Chihuahua-Wüste, die nur Sommerregen empfängt, liegt größtenteils über 1000 m, zum Teil über 1500 m NN, und hat kältere Winter. Sie wird nur von wenigen Stammsukkulenten besiedelt und trägt überwiegend eine Strauchvegetation, die hauptsächlich aus dem immergrünen Strauch *Larrea tridentata* besteht. Diese Wüste ist aber mindestens stellenweise durch das Vorkommen von vielen Blattsukkulenten gekennzeichnet, wie *Yucca*, *Agave* und *Dasyliirion* (alle Agavaceae, im weiteren Sinne). Das glanzlose Grün von *Larrea tridentata*, die an den eintönigsten Stellen bis 90% der Biomasse ausmachen kann, wird oft durch das helle Grün von *Flourensia cernua* unterbrochen.

Die Mojave-Wüste, deren Eigenschaften einem Übergang zu denen des Großen Beckens entsprechen, liegt zum größten Teil zwischen 600 m und 1200 m NN, hat leichte Fröste und große Kakteen fehlen. Sie trägt überwiegend Strauchsteppen-Landschaften, wird aber gekennzeichnet durch den baumförmigen Joshua-Tree (*Yucca brevifolia*), der als einzige hochwüchsige Pflanze vorherrscht. In dieser Wüste wachsen auch viele niedrige Stammsukkulenten, vor allem die verzweigten, buschförmigen Cholla-Kakteen (*Opuntia*-Arten), sowie wichtige Elemente der angrenzenden Wüstengebiete, d.h. *Larrea* im Süden und *Artemisia*-Arten im Norden.

Im Großen Becken, das in höheren Breiten und zum größten Teil über 1200 m NN liegt, können die Wintertemperaturen auch während des Tages unter dem Gefrierpunkt bleiben. Die potentielle Wachstumsperiode beträgt also meistens nicht mehr als 5-6 Monate im Jahr. Die Dürreperiode ist dem entsprechend auch kürzer als in den drei anderen Wüstengebieten, die Vegetation der großen Ebenen ist aber trotzdem nicht üppiger, weil ausgedehnte Flächen wegen der endorheischen Topographie versalzt sind. Der Winter ist zu kalt für große Stammsukkulenten, und die Landschaft bietet meistens ausgedehnte, von *Artemisia tridentata* (Compositae) und Chenopodiaceae beherrschte Kleinstrauchsteppen.

Bodenfaktoren und Topographie spielen in allen Wüstengebieten eine große Rolle. Höher gelegene Stellen haben gröbere Böden, niedriger liegende Partien haben feine-

re Böden. Im Fließwasser bleibt Ton am längsten suspendiert und wird weiter zu den Niederungen im Flachland getragen. Der für die Vegetation beste Bodentyp ist normalerweise Sand, weil das Regenwasser relativ rasch und tiefer eindringt und nicht sofort wieder verdunstet. Wenn das Wasser in Niederungen hinein fließt und dort verdunstet, werden diese Stellen salinisiert, d.h. mit Salz (nicht nur NaCl, sondern auch Kalk- und Kalium-Salze) angereichert. Hier können nur Halophyten wachsen. Ton, der sich in weiten Niederungen anreichert, bildet ein besonders ungünstiges Substrat, weil das Wasser in dem größeren Hohlraumvolumen in sehr geringer Tiefe gehalten wird und rasch verdunstet, mit der Folge, daß der trocknende Boden aufreißt. Solche Stellen tragen oft fast keine oder gar keine Pflanzen.

Die besten Biotope dieser Landschaften bieten die großen, breiten 'bajadas' (spanisch: Hänge), die sich deltaartig am Fuß der abwärts gerichteten Wasserführungen bilden. Das Material besteht meistens aus Sand, nach unten feiner werdend, stellenweise auch aus Löß. Auf solchen, meist relativ salzfreien unteren Hängen findet man das größte Spektrum von zusammen wachsenden Pflanzentypen (vgl. PHILLIPS & MACMAHON 1978). Sandseen bieten besondere Standorte und sind stellenweise auch zu finden, vor allem in New Mexico (White Sands National Monument), in West-Texas (Monahans Sand Dunes) und in Süd-Colorado (Coral Pink Sand Dunes). Steinfluren sind in nordamerikanischen Wüsten seltener als z.B. in der Sahara, kommen aber vor. „Badlands“ sind fast völlig vegetationslose Landschaften auf ausgetrocknetem Ton. Die beiden letzt genannten Landschaften sind z.B. auf dem Kaibab-Plateau im nordöstlichen Arizona zu finden, die erste im Navajo-Indianer-Reservat und die zweite südlich davon im Petrified Forest National Monument.

3. Pflanzenarten und -Typen

Die Liste der in der Sonora-Wüste vorkommenden Pflanzenformen von SHREVE (1951) wurde schon erwähnt. Sie bildet den Ausgangspunkt für alle weiteren Diskussionen über die ökologischen Pflanzentypen der Sonora und der anderen wärmeren nordamerikanischen Wüsten. Man muß dabei aber zwischen Xerophyten und Sukkulanten unterscheiden: Xerophyten können kein Wasser speichern und müssen es daher ständig aufnehmen, auch während der Dürrezeit und auch, wenn sie keine Blätter tragen (weil Wasser auch über die Äste und andere Oberflächen verloren geht). Sukkulanten speichern Wasser und nehmen während der Dürrezeit fast kein Wasser auf. Infolgedessen sind Sukkulanten mehr von Wasservorräten in geringer Tiefe abhängig und haben deshalb meistens flachgründige Wurzelsysteme, die das Niederschlagswasser sofort nach Gewitterschauern aufnehmen. Xerophyten dagegen brauchen viel tiefere Wurzelsysteme, um während der Dürrezeit auch kleine Wassermengen aus großer Tiefe aufnehmen zu können. Diese vollkommen unterschiedlichen Anpassungsstrategien liegen der Untersuchung von ökologischen Pflanzentypen zugrunde.

Eine weitere Einteilung der verschiedenen Anpassungsstrategien bei Wüstenpflanzen wurde von ARCHIBOLD (1995) erläutert und ist in Tab. 2 (mit nordamerikanischen Beispielen) dargestellt. Erkannt wurden vier Haupttypen:

- **Escapers** (Entkommende), meistens einjährige, ephemere Pflanzen, die die Dürrezeit als Samen überdauern (siehe auch MULROY & RUNDELL 1977).
- **Evaders** (Vermeidende), meistens laubwerfende Pflanzen, die ihre transpirierenden grünen Teile während der Dürrezeit stark reduzieren.
- **Endurers** (Aushaltende), meistens immergrüne Xerophyten, die Hartlaub bzw. ande-

Tab. 2: Anpassungsstrategien von Wüstenpflanzen (nach ARCHIBOLD 1995) mit nordamerikanischen Beispielen.

Archibold-Typus	Pflanzenformen	Beispiele
Entkommende (Ephemere)	einjährige Kräuter, Gräser	Sommer- bzw. Winter-Annuelle
	einjährige Halbsträucher	<i>Salsola kali</i> (naturalisiert)
Vermeidende (besonders regen- grüne Mehrjährige)	laubwerfende Sträucher/ Zwergsträucher	<i>Fouquieria splendens</i> (Ocotillo), <i>Ambrosia deltoidea</i> (Bursage)
	Halbsträucher	<i>Hymenocloa salsola</i> , <i>Ceratooides lanata</i>
	mehnjährige Kräuter bzw. Stauden	Kompositen, Labiaten usw.
	mehnjährige Gräser	Horstgräser wie <i>Hilaria</i>
	Kleingeophyten poikilohydrische Farne	Wüsten-Tulpen, Ephemeroiden "resurrection ferns"
Aushaltende (besonders immer- grüne Xerophyten)	Hartlaub-Sträucher/ Zwergsträucher	<i>Larrea tridentata</i> (Creosote Bush) <i>Simmondsia chinensis</i> (Jojoba)
	laubwerfendes Gehölz mit grünen Ästen und Zweigen	<i>Cercidium</i> (Palo Verde)
	phreatophytische Bäume	<i>Prosopis</i> (Mesquite)
	dichtbehaarte Sträucher/ Zwerg- sträucher	<i>Artemisia tridentata</i> (Sagebrush), <i>Coleogyne ramossissima</i> , <i>Atriplex</i> (Shadscale)
	blattlose Sträucher/ Zwerg- sträucher	<i>Ephedra</i> (Mormon Tea), <i>Psoralea fremontii</i>
	Zwergsträucher mit grünen Zwei- gen und ephemeren Blättern	<i>Thamnosma montana</i> (Turpentine Broom)
	Zwergsträucher mit sukkulenten Kleinblättern	<i>Sarcobatus vermiculatus</i> (Greasewood)
	Widerstandsfähige (Sukkulenten)	Stamm-Sukkulenten
Ast- bzw. Stamm-Sukkulenten		"Cholla"-Kakteen (<i>Opuntia</i>)
Blatt-Sukkulenten		<i>Agave</i> , <i>Yucca</i>
Kladod-Sukkulenten		<i>Opuntia</i> (Prickly-Pear-Arten)
Wurzel-Sukkulenten		<i>Beaucarnea</i>
sukkulente Kleinhalophyten		<i>Allenrolfea</i> , <i>Suaeda</i> , <i>Salicornia</i>

re, meistens morphologische Anpassungen besitzen, um den Wasserverlust während der Dürrezeit zu minimieren.

- **Resisters** (Widerstandsfähige), d.h. immergrüne Sukkulenten, die Wasser speichern und die Dürrezeit auf diese Weise überleben.

Vermeidende (evaders) haben meistens weiche Blätter (Malakophylle), manchmal weiß-behaart, und wachsen rasch, solange Wasser vorhanden ist. Aushaltende (endurers) sind meistens immergrün, man findet unter ihnen aber auch weiß-behaarte Arten (oft halbimmergrün, z.B. *Artemisia*) sowie laubwerfende Formen (mit immergrünen Stämmen bzw. Ästen, z.B. *Cercidium*). *Ephedra*-Arten sind völlig blattlos. Bei Halophyten sind oft kompliziertere Kombinationen von morphologischen Merkmalen realisiert. Ein Eindruck von der Vielfalt der in der Sonora-Wüste zu findenden phenomorphologischen Anpassungen ist in Tab. 3 gegeben. Weitere, in Nordamerika nicht vorkommende Formen sollen noch erwähnt werden: Als Aushaltende (endurers) gelten z.B. die sklerophyllen Gräser (*Triodia*) der australischen Wüsten sowie die blattlosen Wüstenbäume der mittelasiatischen und westchinesischen Sandwüsten (*Haloxylon* u. a.).

Tab. 3: Pheno-Physiognomische Typen unter größeren Pflanzen der Sonora-Wüste.

Struktur-Typ	Laubwerfende			Immergrüne (Blätter, Äste / Zweige, Kladode)		
	braune Zweige	grüne Zweige	hartlaubig	lederig	blattlos	blattlos
Bäume/ Kleinbäume	<i>Acacia greggii</i> <i>Prosopis pubescens</i>	<i>Cercidium</i> (2) <i>Idria columnaris</i>		<i>Olneya tesota</i>		
Sträucher	<i>Fouquieria splendens</i>		<i>Larrea tridentata</i>	<i>Simmondsia chinensis</i>		
Zwergsträucher	<i>Ambrosia</i> <i>Atriplex canescens</i>			<i>Eriogonum fasciculat.</i>		<i>Ephedra</i> spp.
Halbsträucher		<i>Chrysothamnus nauseosus</i>		<i>Artemisia</i> spp.		
Blattsukkulente (hochwüchsig)	---	---	<i>Yucca brevifolia</i> , <i>Y. elata</i>			
Blattsukkulente (stammlos)	---	---	<i>Agave</i> spp. <i>Dasylipton leiophyllum</i> , <i>Nolina</i> <i>Yucca schottigera</i>			
Stammsukkulente (hochwüchsig)	---	---	---	---		<i>Carnegia gigantea</i> , <i>Cereus pringlei</i>
Kugelsukkulente	---	---	---	---		<i>Ferocactus</i> spp.
Kladod- Sukkulente - strauchförmig	---	---	---	---		<i>Opuntia echinocarpa</i> , <i>O. ramosissima</i>
- ohne Äste	---	---	---	---		<i>Opuntia basilaris</i>

In Wüsten mit kalten Wintern überdauern von den Sukkulente nur kleine Formen, im Großen Becken hauptsächlich Kladode besitzende *Opuntia*-Arten. Sträucher spielen dagegen eine wichtige Rolle und zeigen eine reiche Vielfalt an pheno-morphologischen Anpassungen (siehe vor allem auch die Darstellung von ZOHARY 1973, abgebildet bei WALTER 1973). Im Großen Becken (siehe Tab. 4) sind besonders *Artemisia*-Arten wichtig, auf salzhaltige Böden vor allem *Atriplex confertifolia* (Shadscale) sowie

Tab. 4: Pflanzen-Typen in Wüsten mit kalten Wintern, mit nordamerikanischen Beispielen.

	Beispiele
Xerophytische Sträucher	
- halbbimmergrüne Sträucher	<i>Artemisia tridentata</i> , <i>A. spinescens</i>
- dichtbehaarte (Zwerg-)Sträucher	<i>Atriplex</i> -Arten (auch <i>Artemisia</i>), <i>Coleogyne ramosissima</i>
- (Zwerg-) Sträucher mit sukkulenten Kleinblättern	<i>Sarcobatus vermiculatus</i>
- blattlose Zwergsträucher mit immergrünen Zweigen	<i>Ephedra</i>
- Halbsträucher (mit grünen Ästen bzw. Zweigen)	<i>Hymenoclea salsola</i>
Andere Formen	
stammlose kleinere Sukkulente	
- kladod-sukkulente	<i>Opuntia polyacantha</i>
- kugelförmig	<i>Pediocactus simpsonii</i>
halophytische Sukkulente	<i>Allenrolfea</i> , <i>Suaeda</i>
kleine Kräuter und Stauden (mit lederigen bzw. weichen Blättern)	<i>Haplopappus spinulosus</i>
Horst-Gräser	<i>Aristida</i>
Auf angrenzenden höhergelegenen Hängen	
Klein-Koniferen	<i>Juniperus</i> , <i>Pinus</i>

andere Chenopodiaceen. *Artemisia tridentata* (Sagebrush) dominiert auf sehr großen Flächen und gilt als Charakterart des Großen Beckens. Sie ist halbbimmergrün in dem Sinne, daß sie eine am Boden liegende, den Winter überdauernde Rosette immergrüner (oder besser gesagt „immergrauer“) Blätter sowie kleinere, ebenfalls weiß-behaarte Blätter an den 1,5-2 m hoch wachsenden Trieben besitzt. Die meisten Sträucher sind kleiner, viele sind eigentlich nur Halbsträucher (d.h. sie besitzen nur einjährige, im Winter absterbende Triebe). Manche haben fast sukkulente, sehr kleine Blätter, wie *Sarcobatus vermiculatus* (Greasewood, Chenopodiaceae). Besonders wichtig auf großen Flächen sind *Coleogyne ramosissima* (Blackbrush, Rosaceae), *Grayia* (= *Atriplex*) *spinosa* (Hopsage, Chenopodiaceae), *Ambrosia dumosa* (White Bursage, Compositae) und andere *Artemisia*-Arten. Aus der Gruppe der Halbsträucher sind *Ceratoides lanata* (Winterfat, Chenopodiaceae), *Chrysothamnus nauseosus* (Compositae) und „Cheeseweed“ (*Hymenoclea salsola*, Compositae) besonders hervorzuheben. Auf salzhaltigeren Böden, manchmal auch großflächig, kommen vor allem die eben genannten und weitere Chenopodiaceen vor, inklusive mehrerer *Atriplex*-Arten, sowie *Kochia americana* und *Allenrolfea*. Im Großen Becken spielen auch Gräser eine wichtige Rolle, vor allem Arten der Gattungen *Hilaria* und *Aristida*.

4. Angewandte Vegetationskunde in Wüsten

Viele Autoren haben gezeigt, daß die zonale Stellung der großen Wüstengebiete der Erde regelmäßig und völlig nachvollziehbar ist (WALTER 1968, 1973; WALTER & BRECKLE 1999 u.a.). Die Zonierung innerhalb der Wüstengebiete wird meistens vom Klima und dem Substrat bzw. der Topographie bestimmt und ist deswegen ebenfalls verständlich. Die Ausprägung der Vegetation wird hauptsächlich durch physikalische

Faktoren bestimmt. Auf der Boden-Oberfläche gibt es anscheinend nur geringe direkte Konkurrenz zwischen den Pflanzen. Dieser Eindruck ist falsch und entsteht, weil die Interaktionen zwischen den Pflanzen meistens unterirdisch ablaufen. Ihre Wurzelsysteme sind oft so konstruiert, daß sie gegenseitige Konkurrenz vermeiden. Echte Sukzessionen scheint es selten zu geben (aber siehe z.B. VASEK 1983).

Was könnte man in Wüsten noch untersuchen?

Erstens: Um mit Recht behaupten zu können, daß wir die limitierenden Faktoren von Pflanzen und Vegetationstypen global wirklich verstehen, muß die Kälte-Toleranz der verschiedenen Wüstenpflanzen, auch gegenüber kurzfristigen Tieftemperaturen, besser untersucht werden. Envelope-Modelle (vgl. BOX 1981, 1995, 1996) haben gezeigt, daß wir die Existenz der verschiedenen Pflanzenformen auch in Wüsten einigermaßen voraussagen können. Aber warum? In Tab. 5 sind wichtige Pflanzenarten bzw. -Typen der vier nordamerikanischen Wüstengebiete sowie die jeweils nächstliegenden limitierenden Faktoren (verallgemeinert) ihrer Wuchsgebiete zusammengestellt. Die Ergebnisse basieren auf einem globalen Envelope-Modell mit 114 Pflanzenformen. Die vermuteten klimatischen Grenzen jeder dieser Pflanzenform auf der ganzen Erde werden durch einen Envelope dargestellt. Interessant an diesen Modell-Ergebnissen ist, daß insbesondere die Sukkulente durch absolute Minimumtemperaturen (Tabmin), welche vielleicht nur einmal oder zweimal pro Jahrhundert auftreten, anscheinend limitiert werden. Ein Beispiel: In 64 Messjahren in Tucson (Südarizona, 800 m NN) lag die tiefste registrierte Temperatur bei $-14,4^{\circ}\text{C}$, bei einer mittleren Januartemperatur von $10,7^{\circ}\text{C}$. Die großen Säulenkakteen wie *Carnegiea gigantea* sind vorhanden, also müssen sie solche Fröste ertragen können und klimatische Envelopes solche Realitäten widerspiegeln. Dies bedeutet aber, daß in solchen Modellen die meisten Sukkulente nicht mittels tiefer Durchschnittstemperaturen zutreffend „zugelassen“ oder „ausgeschlossen“ werden, sondern durch seltene Extremwerte. Ist das vernünftig? Wir haben immer gelesen, daß z.B. *Carnegiea gigantea* von kurzfristigen Frosttemperaturen begrenzt wird, nicht von Temperaturen bis -15°C (vgl. STEENBERGH & LOWE 1976). Sind solche Grenzwerte überhaupt nötig, um die „richtigen“ Pflanzentypen in anderen Wüstengebieten der Erde zu bestimmen? Ja oder nein, es gibt offensichtlich etwas in der Kälte-Toleranz dieser Pflanzen, daß wir noch nicht verstehen.

Zweitens: Wir müssen anstreben, die Konkurrenz zwischen den verschiedenen Pflanzenformen in Wüsten besser zu verstehen. Wir haben schon bemerkt, daß die typische Architektur der Wurzelsysteme von Xerophyten und Sukkulente eine Konkurrenz zwischen diesen beiden Gruppen einigermaßen automatisch verhindert. Wie sieht es aber innerhalb dieser Gruppen aus, d.h. zwischen verschiedenen Xerophyten bzw. verschiedenen Sukkulente? Und welche Rolle spielen Allelopathie bzw. andere chemische Interaktionen?

Schließlich könnte man auch anmerken, daß die beiden obengenannten Fragenkomplexe eng mit Fragen der Variabilität in Wüsten verbunden sind. Seit der IBP-Zeit besitzen wir vertrauliche Messungen der NPP (Netto-Primär-Produktivität) und der vorhandenen Biomasse aus allen Landbiomen der Erde, mit Ausnahme der trockenen Wüsten, wo sowohl NPP-Werte als auch die Biomasse schwierig zu messen waren (und sind) (vgl. LUDWIG 1987). Wenn die Niederschläge gering ausfallen, sind sie auch an sehr wenige Witterungsereignisse gebunden, deshalb äußerst variabel, räumlich sowie zeitlich. Die Netto-Primär-Produktivität scheint viel schneller auf zunehmende Niederschläge in Wüsten zu reagieren als auf zunehmende Wärme in kalten Regionen (vgl. Miami-Modell, LIETH & BOX 1972, LIETH 1975). Die Variabilität von NPP und Biomasse im Verhältnis zu klimatischen Faktoren bleibt also unklar. Andere noch

Tab. 5: Wichtige klimaabhängige Pflanzentypen und klimatische limitierende Faktoren aus Envelope-Modell-Ergebnissen für Nordamerikanischen Wüsten. Die meisten hier mit Abkürzungen genannten Envelope-Modelle sind bei BOX (1981) beschrieben. Nicht klimaabhängige Typen wie phreatophytische Bäume (z.B. *Prosopis*) wurden nicht aufgenommen.

	Aktive Periode	Envelope-Modell	Sonora	Chihuahua	Mojoave	Great Basin
T/A:	<i>Cercidium</i> spp.	RG/eg	Miy			
	<i>Acacia</i> spp.	RGST, RGA	Tabmin	Tabmin		
	<i>Idria columnaris</i>	RG	Tabmin			
	<i>Olneya tesota</i>	EG	xx	xx		
TfA:	<i>Yucca brevifolia</i>	sukk			Miy	
	<i>Yucca</i> (mit kurzem Stamm)	sukk		Tmin	Miy	
S:	<i>Larrea tridentata</i>	skler	Miy	Tabmin	Tmin	
	<i>Fouquieria splendens</i>	RG	Tabmin			
	<i>Flourensia cernua</i>	SG		xx		
	<i>Artemisia tridentata</i>	suff			Tmin	
SS:	<i>Carnegiea gigantea</i>	--	Tabmin			
	<i>Opuntia</i> (stammig)	--	Tabmin	Tabmin		
	"Cholla"-Kakteen	--	Tabmin		Tabmin	
	Kugelkakteen	--	Tabmin	Tabmin	Tmin	
	Kladod-Buschkakteen	--	Tabmin	Tabmin	Tmin	
RS:	<i>Yucca, Agave</i> (stammlos)	sukk	Tabmin	Tabmin	Tabmin	
DS:	<i>Ambrosia</i> spp.	sEG	xx		xx	
	<i>Atriplex/Chenopod.</i>	sEG	Miy	Miy	Miy	Tabmin
	<i>Ephedra</i> spp.	--	Miy	Miy	Miy	Tabmin
	<i>Sarcobatus vermiculatus</i>	sukk				Miy
sS:	Halbsträucher	SG	Miy	Miy	Miy	Tabmin
G:	Horsträuser (klein)	RG/SG	Miy	Miy	Miy	Miy
	Wüstengräser	E	Miy	Miy	Miy	Miy
F:	Sukkulente Kräuter	sukk	Tabmin			
	Regengrüne Kräuter	RG	Tabmin	Miy	Miy	Miy
	Sommergrüne Kräuter	SG	Miy	Miy	Miy	Miy
	Ephemeren	E	Miy	Miy	Tabmin	Miy

T = Bäume

Tf = Schopfbäume

A = Kleinbaumförmig

SS = Stammsukkulente

RS = Blattsukkulente (stammlos)

S = Sträucher

DS = Zwergsträucher

sS = Halbsträucher

G = Gräser

F = Forbs (Kräuter und Stauden)

EG = immergrün

eg = mit immergrünen Ästen bzw. Zweigen

RG = regengrün

SG = sommergrün

sEG = halbbimmergrün

suff = halbstrauchartig

sukk = sukkulent

Klimavariablen:

Tabmin = tiefste gemessene Temperatur

(vieljährig)

Tmin = Durchschnittstemperatur des kältesten

Monats

Miy = jährlicher Moisture Index

(Niederschläge / potentielle Verdunstung)

xx = vorkommende, aber in den Modellen nicht

vorausgesagte Typen

schlecht interpretierbare Variabilitäts-Erscheinungen in Wüsten sind u.a. die räumlichen Aspekte der unterirdischen Konkurrenz und die ökologische Ausnutzung des Standortes sowie das zeitliche Erscheinen und Vergehen von Beständen und Populationen.

Literatur

- ARCHIBOLD, O. W. (1995): Ecology of World Vegetation. – Chapman and Hall, London. 510 S.
- AXELROD, D. I. (1958): Evolution of the Madro-Tertiary flora. – *Botanical Review* **24**: 433-509.
- AXELROD, D. I. (1979): Age and Origin of Sonoran Desert Vegetation. – *California Academy of Sciences, Occasional Papers* **132**: 174.
- AXELROD, D. I. (1983): Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province. – *Annals Missouri Bot. Garden* **70**: 629-657.
- BARBOUR, M. G. & W. D. BILLINGS (eds.) (2000): North American Terrestrial Vegetation. 2. Ausgabe – Cambridge University Press. 708 S.
- BOX, E. O. (1981): Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography. – *Tasks for Vegetation Science*, Bd. 1. Den Haag: Dr. W. Junk BV. 258 S.
- BOX, E. O. (1995): Factors determining distributions of tree species and plant functional types. – *Vegetatio* **121**: 101-116.
- BOX, E. O. (1996): Plant functional types and climate at the global scale. – *J. Vegetation Science* **7**: 309-320.
- DODGE, N. N. & J. R. JANISH (1985): Flowers of the Southwest Deserts. – Southwest Parks and Monuments Association, Tucson (Arizona). 136 S.
- ELMORE, F. H. & J. R. JANISH (1976): Shrubs and Trees of the Southwest Uplands. – Southwest Parks and Monuments Association, Tucson (Arizona). 214 S.
- FELGER, R. S. (1980): Vegetation and flora of the Gran Desierto. – *Desert Plants* **2**: 87-114.
- HUMPHREY, R. R. (1974): The Boojum and its Home. – University of Arizona Press, Tucson.
- KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. Vegetation der einzelnen Großräume, Bd. I. – Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart. 373 S.
- KÜCHLER, A. W. (1964): The Potential Natural Vegetation of the Conterminous United States. – New York: American Geographical Society, Special Research Publ. Nr. 36. 116 pp + Karte (1:3,168,000).
- LIETH, H. (1975): Modeling the Primary Productivity of the World. In: Primary Productivity of the Biosphere (H. LIETH & R. H. WHITTAKER, eds.), pp. 237-263. New York: Springer-Verlag.
- LIETH, H. & E. O. BOX (1972): Evapotranspiration and primary productivity; C. W. Thornthwaite Memorial Model. – *Public. in Climatology (University of Delaware)* **25** (3): 374-6.
- LUDWIG, J. A. (1987): Primary Productivity in arid lands. – *J. Arid Environm.* **13**: 1-7.
- MACMAHON, J. A. (1985): Deserts. – Audubon Society Nature Guides. Alfred A. Knopf, New York. 638 S.
- MACMAHON, J. A. & F. H. WAGNER (1985): The Mojave, Sonoran and Chihuahuan Deserts of North America. In: Hot Deserts and Arid Shrublands (M. EVANARI et al., eds.), pp. 105-202. – *Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam.
- MACMAHON, J. A. (2000): Warm Deserts. In: North American Terrestrial Vegetation (M. G. BARBOUR & W. D. BILLINGS). 2. Ausgabe, S. 285-322.
- MERRIAM, C. H. (1898): Life Zones and Crop Zones of the United States. – *Biological Survey Bulletins* Nr. 10, US Dept. of Agriculture, Washington. 79 S.
- MULROY, T. W. & PH. W. RUNDEL (1977): Annual plants: adaptations to desert environments. – *BioScience* **27**: 109-114.
- PEINADO, M., F. ALCARAZ, J. DELGADILLO & I. AGUADO (1993): Fitogeografía de la península de Baja California, Mexico. – *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **51**: 255-277.
- PEINADO, M., F. ALCARAZ, J. L. AGUIRRE & J. DELGADILLO (1995): Major plant communities of warm North American deserts. – *J. Veg. Sci.* **6**: 79-94.
- PHILLIPS, D. L. & J. A. MACMAHON (1978): Gradient analysis of a Sonoran Desert bajada. – *Southwestern Naturalist* **23**: 669-680.

- POTT, R. (2005): Allgemeine Geobotanik, Biogeosysteme und Biodiversität, Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, New York, 652 S.
- RZEDOWSKI, J. (1978): Vegetacion de Mexico. Editorial Lemusa, Mexico.
- SHREVE, F. (1951) Vegetation of the Sonoran Desert. – Carnegie Institute Publications Nr. 591. Carnegie Institute, Washington. 192 S.
- STEENBERGH, W. F. & C. H. LOWE (1976): Ecology of the saguaro: I. The role of freezing weather in a warm-desert population. – Research in the Parks (National Parks Service Symposium Series) **1**: 49-92.
- TURNER, R. M., J. E. BOWERS & T. L. BURGESS (1995): Sonoran Desert Plants. – University of Arizona Press, Tucson. 504 S.
- VASEK, F. C. (1983): Plant succession in the Mojave Desert. – *Crossosoma* **9**: 1-23.
- WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Band II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena. 1002 S.
- WALTER, H. (1973): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, Band I: Die tropischen und subtropischen Zonen. – VEB Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 743 S.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1999): Vegetation und Klimazonen. 7. Ausgabe (1. Ausg. 1970). – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. 544 S.
- WEST, N. E. (1983): In: Temperate Deserts and Semi-Deserts (N. E. WEST, ed.): Overview of North American Temperate Deserts and Semi-Deserts, pp. 321-330; Great Basin-Colorado Plateau Sagebrush Semi-Desert, pp. 331-349; Western Intermountain Sagebrush Steppe, pp. 351-374; Intermountain Salt-Desert Shrubland, pp. 375-397; Colorado Plateau-Mohavian Blackbrush Semi-Desert, pp. 399-411; Southeastern Utah Galleta-Three Awn Shrub Steppe, pp. 413-421. – *Ecosystems of the World*, Band 5. Elsevier, Amsterdam.
- WEST, N. E. & J. A. YOUNG (2000): Intermountain Valleys and Lower Mountain Slopes. In: North American Terrestrial Vegetation (M. G. BARBOUR & W. D. BILLINGS), 2. Ausgabe, pp. 255-284.
- ZOHARY, M. (1973): Geobotanical Foundations of the Middle East. – Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Elgene O. Box, University of Georgia, Franklin College of Arts and Sciences,
Dept. of Geography, Room 204, GGS Building Athens, Athens, Georgia 30602-2502,
USA

e-Mail: boxeo@uag.edu

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Box Elgene O.

Artikel/Article: [Vegetation der Trockengebiete Nordamerikas 149-160](#)