© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ökologische Verhältnisse und Vegetationstypen in der Intermontanen Region des westlichen Nordamerikas

Von Heinrich Walter, Stuttgart-Hohenheim *)

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 20. 7. 1970

1. Allgemeines

Das Felsengebirge (Rocky Mountains), das von NNW nach SSE Nordamerika durchzieht, teilt den Kontinent in eine größere östliche und kleinere westliche Hälfte. Es ist zugleich eine scharfe Klimascheide. Während die östliche Hälfte von N-Amerika die Feuchtigkeit vom Golf von Mexiko und dem Atlantischen Ozean erhält und sich durch vorherrschende Sommerregen auszeichnet, die von Osten nach Westen an Höhe abnehmen, ist die westliche Hälfte vorwiegend ein Winterregengebiet. Allerdings verlieren die vom Pazifik kommenden Luftmassen den größten Teil ihrer Feuchtigkeit schon westlich vom Hauptkamm der pazifischen Gebirgsketten, der Sierra Nevada und der Cascaden. Die Intermontane Region, die zwischen diesen Gebirgen und dem Felsengebirge eine große Beckenlandschaft darstellt, in der kurze Gebirgszüge in Nordsüdrichtung verlaufen, zeichnet sich durch geringe Niederschläge und große Sommertrockenheit aus. Nur die höheren Gebirge, insbesondere der Westhang des Felsengebirges, erhalten im Winter größere Schneemengen und im Sommer häufiger Gewitterregen. Der nördliche Teil der Intermontanen Region wird durch den Snake River mit seinen Nebenflüssen zum Columbia River und somit in den Pazifik entwässert, der südliche Teil dagegen durch den Green und Colorado River zum Golf von Californien. Der ganze zentrale Teil, das Great Basin (Abb. 1), ist dagegen ein großes abflußloses Becken, das sich durch extrem kontinentale Verhältnisse auszeichnet: Tiefsttemperaturen von −40° C und Höchsttemperaturen von +40° C werden hier an vielen Stellen gemessen. Man kann das Gebiet klimatisch etwa mit dem mittelasiatischen südlich vom Aral- und Balchasch-See vergleichen. Das Klimadiagramm von Salt Lake City erinnert an das von Kabul. Da die potentielle Evaporation das Vielfache der Niederschlagshöhe ausmacht, ist das ganze Gebiet mit Ausnahme der Tannen- und Fichtenstufe der Hochgebirge arid und war es, seit die es begrenzenden großen Gebirgszüge im Tertiär aufgefaltet wurden. Allerdings sank während der Glazial-

*) Verfasser hatte im Rahmen einer Gastprofessur am Ecology Center in Logan, Utah, von Mai bis September 1969 die Möglichkeit, ökologische Probleme innerhalb dieses Gebietes kennenzulernen, und möchte für alle Hilfe und Unterstützung wärmstens danken.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zeiten des Pleistozäns die potentielle Evaporation infolge der tiefen Temperaturen so stark, daß im abflußlosen Becken eine Reihe großer Seen entstand, von denen Lake Lahonton im heutigen Nevada und insbesondere Lake Bonneville im heutigen westlichen Utah die größten waren (1). Die Geschichte des letzteren ist am besten bekannt. Wie die heute an den Gebirgshängen gut erhaltenen Seeterrassen beweisen, lag der Spiegel des Lake Bonneville beim Höchststand 310 m über dem des heutigen Großen Salzsees. Vor etwa 18.000

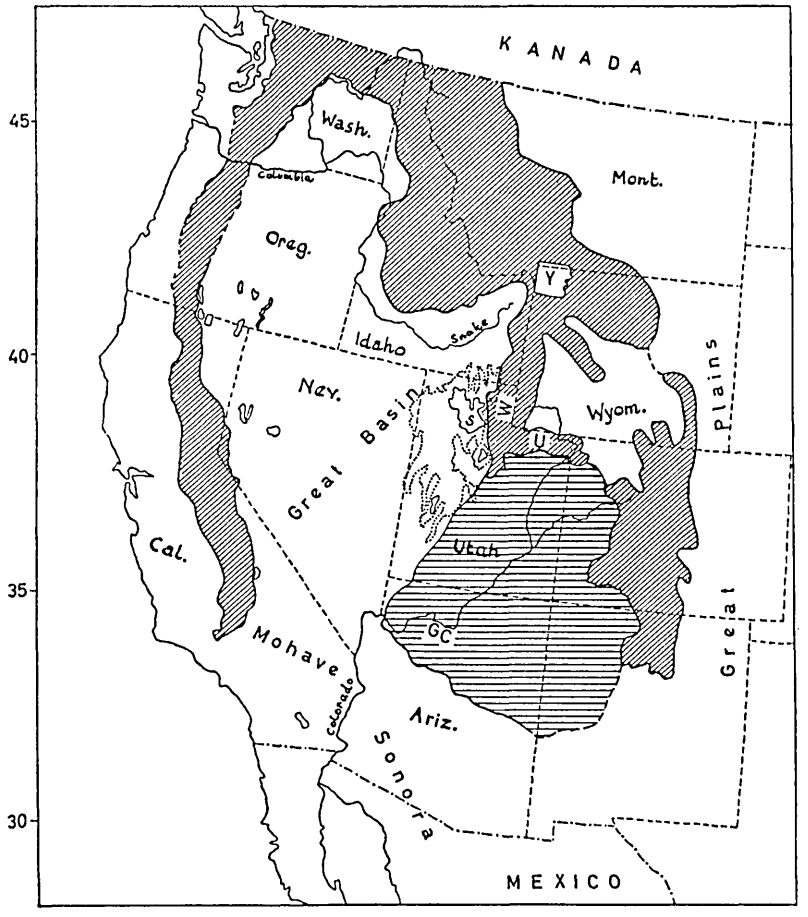

Abb. 1. Skizze der westlichen USA:
Die großen Gebirgszüge sind schräg schraffiert (im Westen Sierra Nevada und die Cascaden, im Osten das Felsengebirge = Rocky Mountains). Das Colorado-Plateau ist horizontal schraffiert.
Y = Yellowstone Park. W = Wasatch Mnts und U = Uinta Mnts (beide gehören zu den Mittleren Rocky Mnts), GC = Grand Canyon. S = Great Salt Lake (Großer Salzsee) in Utah, herum punktiert der frühere Lake Bonneville.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Jahren (nach C_{14}-Bestimmungen an Molluskenschalen) ist der See sogar einmal am Red Rock Paß (Süd-Idaho) übergeflossen, nachdem der die Uinta Mountains entwässernde Bear River durch einen Lavastrom gezwungen wurde, seinen Lauf zu ändern und statt dem Snake River das Wasser dem Lake Bonneville zuzuführen. Da der Überlauf an einer Stelle mit weichem anstehendem Gestein erfolgte, schnitt er sich 114 m tief ein, und das Niveau des Sees sank innerhalb von 25 Jahren um rund 100 m ab, wie die um diesen Betrag unter den Bonneville-Terrassen verlaufenden Provo-Terrassen beweisen. Zur Zeit des Höchststandes war der Lake Bonneville 586 km lang und 233 km breit. Er bedeckte eine Fläche von rund 31.800 km², und seine maximale Tiefe betrug über 300 m (Abb. 1).

In der Postglazialzeit nahm die potentielle Evaporation mit dem Anstieg der Temperatur wieder zu, und der Seespiegel des Lake Bonneville sank ständig. Die in dem ursprünglichen Süßwassersee geringe Salzkonzentration erhöhte sich dabei, so daß der See vor etwa 2.000 Jahren, als der Seespiegel nur noch 60 m über dem des Großen Salzsees lag, schon salzig war. Der Boden, der bei der weiteren Schrumpfung des Sees trocken wurde, ist entsprechend verbrackt. Der See zerfiel in einzelne Teilbecken, bis in der Gegenwart nur der Große Salzsee als letzter Rest mit der anschließenden Großen Salzwüste und einigen kleineren Salzflächen übrigblieb.

Der Große Salzsee (Great Salt Lake) ist nur noch 120 km lang und 56 km breit, wobei seine mittlere Tiefe nur etwa 5 m beträgt. Je nach den Niederschlagsverhältnissen der einzelnen Jahre können Schwankungen der Tiefe von einigen Metern vorkommen. Da im Einzugsgebiet des Sees immer mehr Wasser für Bewässerungszwecke verbraucht wird, muß mit einer weiteren Schrumpfung der Seefläche gerechnet werden. Beim Nullstand des Pegels ist das Wasser mit 27,7% Salz gesättigt. Von den gelösten Salzen entfallen 87,9% auf NaCl, 3,5% auf $MgCl_2$, 7,9% auf $MgSO_4$, 0,1% auf $CaSO_4$, 0,5% auf $Ca(HCO_3)_2$ und sehr geringe Mengen auf andere Salze, z. B. Li_2SO_4. Der pH-Wert ist 7,4, er steigt jedoch bei 6—8-facher Verdünnung infolge der Dissoziation der Karbonate auf pH = 8,4 an (2).

In dem konzentrierten Salzwasser leben zwei Cyanophyceen: *Coccochloris elabens* (= *Microcystis packardii*) — eine einzellige Alge in gallertigen Kolonien — und *Entophysalis rivularis*, blaugrüne bis gelbbräunliche Überzüge an Felsen im seichten Wasser bildend. Freischwimmend findet man 2 *Chlamydomonas*-Arten, die ihr Optimum bei einer Salzkonzentration von 13—14% haben, wogegen sich *Dunaliella salina* mit rotem Pigment besonders stark in den Becken zur Salzgewinnung entwickelt, dabei das Wasser und das gewonnene feste Salz rosa färbend. Andere Algen finden sich mehr im Einmündungsgebiet der Flüsse. Von Bakterien wurden 11 halophile Arten beschrieben.

Die Fauna besteht aus der Crustacee *Artemia salina* und den Larven und Puppen der Fliegen *Ephydra cinerea* und *E. hians*. Außerdem wurden 2 Amöben und einige Ciliaten gefunden, deren optimale Entwicklung in 2—3% Salzlösungen erfolgt, aber noch bei 18—20% möglich ist.

Auf die terrestrische Halophyten-Vegetation, die große Flächen einnimmt, kommen wir noch zurück.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

2. Die Wälder des extrem ozeanischen Gebietes

Die Vegetationsgliederung im NW der USA geht aus Abb. 2 hervor (3). Das Klima an der Pazifischen Küste in Washington und Oregon ist extrem ozeanisch: Die Winter sind milde und sehr feucht, die Sommer kühl und regnerisch. Fröste treten selten auf [1]). Die Niederschlagshöhe beträgt 1000—2000 mm mit einem Minimum im Sommer, jedoch ohne Sommerdürrezeit. Die Vegetation ist ein ozeanischer Nadelwald, der eine große Üppigkeit erreicht, mit Baumhöhen über 60 m. Die Hauptart ist *Tsuga heterophylla* und an etwas feuchteren Standorten *Thuja plicata*. Stets vertreten ist auch *Pseudotsuga menziesii*, die Douglastanne, die jedoch weniger Schatten verträgt als die beiden erstgenannten Arten und deshalb in diesem Gebiet als Vorholz betrachtet werden kann, das jedoch niemals ganz verdrängt wird (4). Da die Nadeln von *Tsuga* und die Sprosse von *Thuja* hellgrün sind, machen die Wälder nicht den dunklen Eindruck der borealen Nadelwälder, sondern wirken freundlicher. An der Küste mit den starken Winterstürmen, wobei Salzwasser versprüht wird, herrscht häufig die Sitka-Fichte, *Picea sitchensis*, vor, die salzresistenter ist als die anderen Nadelbäume. Laubbäume kommen nur in der unteren Baumschicht vor. Sie können mit den Riesen unter den Nadelbäumen nicht konkurrieren. Es sind vor allen Dingen *Acer macrophyllum* und *Alnus rubra* (= *oregana*). Noch kleiner ist *Acer circinatus*. Im Unterholz findet man oft *Taxus brevifolia*. Auf die Strauch- und Krautschicht können wir nicht eingehen. An lichten Stellen breiten sich Ericaceen aus, unter ihnen insbesondere *Gaultheria shallon*.

Diese Wälder sind für das ganze humide Gebiet bis zu den Cascaden charakteristisch. Weiter landeinwärts bei etwas geringerer Humidität nimmt *Pseudotsuga menziesii* zu [2]). Diese Art eignet sich am besten für eine geregelte Forstwirtschaft.

Weiter nach Süden treten in Süd-Oregon *Chamaecyparis lawsoniana* und in Nord-Californien *Sequoia sempervirens* auf. Zugleich wird die extrem humide Zone immer schmäler und keilt sich nördlich von San Francisco ganz aus (Abb. 2).

Überall, wo die Nadelhölzer geschlagen wurden, treten an ihre Stelle die Laubhölzer. Um alle Siedlungen herum findet man deshalb als Sekundärwald reinen Laubwald oder einen solchen mit sich verjüngender Douglastanne.

Diese üppigen Nadelwälder im extrem ozeanischen Gebiet sind für den Europäer eine ungewöhnliche Erscheinung, denn an der europäischen atlantischen Küste fehlen im extrem ozeanischen Gebiet von Nord-Spanien, Irland und Wales Nadelhölzer ganz. Man findet nur Laubwälder, die jedoch fast überall zu Heiden und Mooren degradiert sind. Dieser Unterschied ist historisch bedingt (5). Die Nadelhölzer der extrem ozeanischen Klimagebiete sind nicht kälteresistent. Sie waren in Europa noch in der Tertiärzeit vertreten, sind aber während der Eiszeiten restlos ausgestorben. Es verblieben nur die

---

[1]) In den Gärten findet man *Araucaria araucana* (= *imbricata*) und Hecken von *Prunus lauracerasus, Ilex aquifolium, Aucuba japonica*. Auch große Hortensien und Calla (*Zanthedeschia aethiopica*) überwintern im Freien.

[2]) Das etwas trockenere Willamette-Tal in Central-Oregon ist auch ein Douglastannen-Gebiet.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

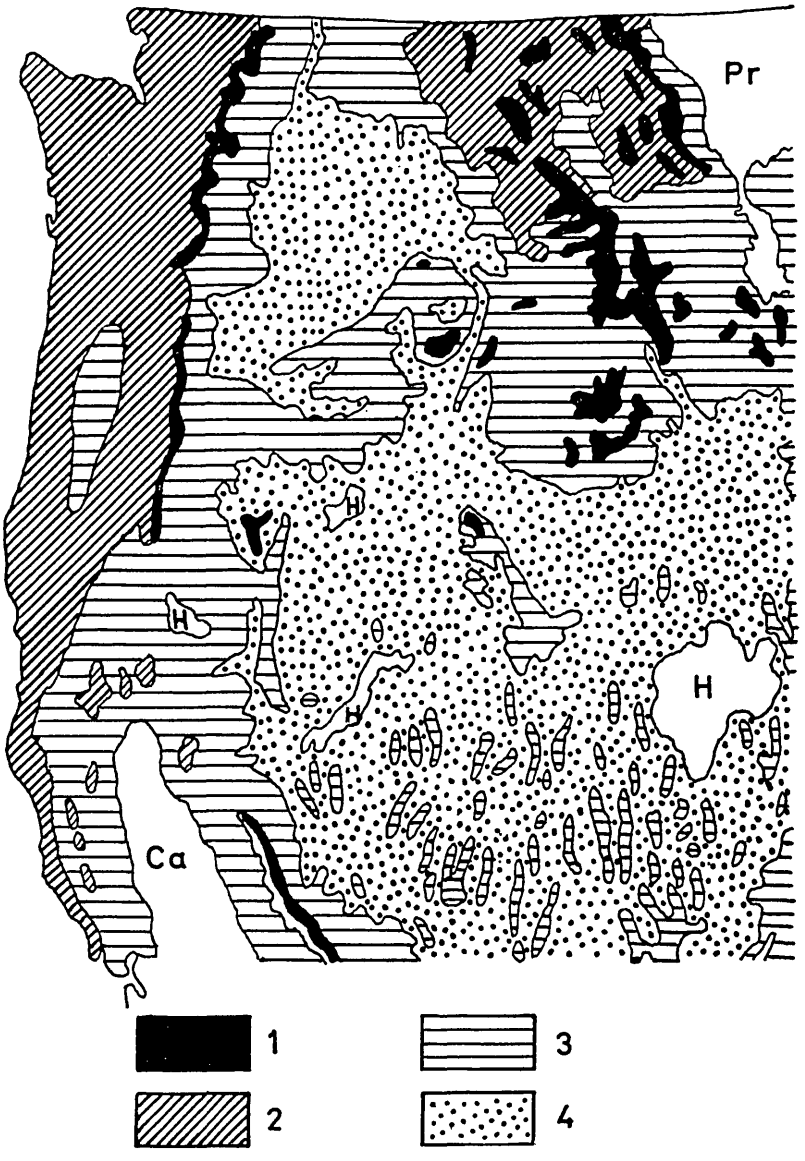

Abb. 2. Vegetationsgliederung im Nordwesten der USA (nach DAUBENMIRE, verändert):
1 Subalpine Wälder der kontinentalen Gebirge. 2 Extrem humide Nadelwälder im pazifischen Gebiet und an den Westhängen des nördlichen Felsengebirges. 3 Trockene Wälder der Intermontanen Region (semihumid bis semiarid). 4 Halbwüstenvegetation der ariden Intermontanen Region. H = Halophyten-Vegetation der größeren Salzgebiete. Pr = Prärie-Gebiet. Ca = Californisches Längstal.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kälteresistenten *Picea abies* und *Pinus silvestris* mit borealer Verbreitung und die mitteleuropäische *Abies alba*. Im Gegensatz dazu blieb im westlichen Nordamerika die tertiäre Baumflora fast unverändert erhalten, da sie nicht in dem Maße von der Vereisung betroffen wurde und auch leichter nach Süden auswandern konnte (6). Wären diese Nadelholzarten in Nord-Amerika nicht mehr vorhanden, dann fänden wir im humiden Gebiet auch nur die Laubhölzer des heutigen Sekundärwaldes, die bei starker Degradation durch den Menschen zur Heide würden. Dieselbe Rolle wie *Alnus rubra* am Pazifik spielt z. B. im nördlichen Spanien *Alnus glutinosa*; sie bedeckt in dem feuchtesten Gebiet der Picos de Europa alle Hänge und ist durchaus keine Art der Bruchwälder. Am Osthang der pazifischen Gebirge treten mit zunehmender Höhe neue Nadelholzarten auf, z. B. verschiedene *Abies*-Arten; *Tsuga heterophylla* wird durch *T. mertensiana* ersetzt, *Thuja plicata* durch *Chamaecyparis nutkaensis*. In der subalpinen Stufe gelangen *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa* zur Vorherrschaft. Sie bilden die Waldgrenze, doch weist diese eine Besonderheit auf. Sie liegt beim nach Westen vorgeschobenen Mt. Olympus in 1500—1650 m Höhe, am Mt. Rainier, der sich als 4300 m hoher vergletscherter Vulkankegel über das Cascaden-Gebirge erhebt, bei 2000—2250 m NN, aber sie bildet keine scharfe Grenze, sondern ist in diesen schneereichen, vom Menschen völlig unbeeinflußten Gebirgen ein Mosaik von nach oben immer kleiner werdenden Baumgruppen mit alpinen Matten. Dabei stehen die Baumgruppen immer auf etwas erhöhten, felsigen Stellen. Die offenen niedrigeren Stellen dazwischen sind entweder mit Zwergsträuchern (*Phyllodoce*, *Cassiope* usw.) oder mit im Sommer sehr blütenreichen alpinen Matten bedeckt. Die Ursache für diese Auflösung der Waldgrenze dürfte die verschiedene Aperzeit sein. Die Baumgruppen auf den höheren Stellen dürften früher ausapern, auch weil sie sich bei der starken Strahlung im Frühjahr rascher erwärmen. In den tieferen Senken liegen die viele Meter mächtigen Schneemassen sehr viel länger und die Aperzeit ist für Baumwuchs zu kurz. An Stelle einer scharfen Waldgrenze tritt somit eine mosaikartige Wald-Alpenmatten-Übergangszone auf, die etwa der Waldtundra entspricht.

3. Das Gebiet der trockenen Wälder

Sobald die Ozeanität des Klimas am Osthang der Cascaden abnimmt, ändert sich das Waldbild völlig. *Pseudotsuga* braucht noch ein deutlich humides Klima. Sie bildet am Osthang nur einen schmalen Streifen und fehlt den Gebirgen der Intermontanen Region bis auf die Blue Mnts. (Oregon) ganz, um erst wieder am niederschlagsreicheren Westhang des Felsengebirges aufzutreten (16). Eine viel größere Rolle spielen die Wälder mit *Pinus ponderosa* (südl. z. T. durch *P. jeffrei* ersetzt), die ein kaum humides Klima anzeigen und auf kalkarmes Gestein beschränkt sind. Das optimale Wachstum zeigt jedoch diese Kiefernart nicht in dieser Zone, sondern in der feuchteren *Pseudotsuga*-Zone, mit der sie jedoch nicht konkurrieren kann. Die *Pinus ponderosa*-Wälder mit geraden, hohen Stämmen sind licht. Im Unterwuchs findet man *Symphoricarpus*, *Physocarpus* und den xeromorphen Rosaceenstrauch *Purshia tridentata* sowie eine geschlossene Grasnarbe aus *Festuca*-, *Agropyron*-, *Stipa*- und *Aristida*-Arten.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Den Übergang von der Waldzone zu der ariden Halbwüstenzone bilden savannenartige Bestände von niederen Coniferen (*Pinus edulis* und die einnadelige *P. monophylla*), als „Pinyon" oder „Pigmy-Conifers" bezeichnet. Dazu kommen noch mehr Trockenheit vertragende baumartige *Juniperus*-Arten (*J. scopulorum*, *J. osteospermum* u. a.) [3]). Um richtige Savannen dürfte es sich jedoch nicht handeln. Die Baumbestände scheinen nur offen zu sein. Sie stocken auf flachgründigen, steinigen Böden mit einem geringen Wasserspeicherungsvermögen. Die Bäume müssen deshalb ein sehr weit horizontal streichendes Wurzelsystem besitzen, das sich mit dem der Nachbarbäume berührt. Sobald die Wasserverhältnisse günstiger sind, an Nordhängen oder in Tälchen, rücken die Bäume dichter zusammen und können sogar dichte Gehölze bilden. Jungwuchs tritt nur auf, wo die Wurzelkonkurrenz der Altbäume fehlt. Ebenso ist, im Gegensatz zu den Savannen, eine die Dichte des Baumbestandes bestimmende, konkurrierende Grasschicht nicht vorhanden.

Diese Übergangszone kann auch anders ausgebildet sein. Am Columbia-River wurde die laubabwerfende Eiche *Quercus garryana* mit dem Rosaceenstrauch *Holodiscus discolor* beobachtet. Am Westhang des Felsengebirges findet man *Quercus gambelii* oder auch den Rosaceenstrauch *Cercocarpus montanus*, an anderen Gebirgshängen oft nur Gebüsch von *Symphoricarpus albus* mit *Amelanchier ovalifolium*.

4. Die Espen-Zone

In der Übergangszone zwischen dem humiden Waldklima und dem ariden Steppen- oder Halbwüstenklima scheint außerdem eine besondere Rolle, auf die bisher nicht hingewiesen wurde, die Espe, *Populus tremuloides* zu spielen, die sich meistens durch Wurzelbrut vegetativ vermehrt, sonst jedoch der europäischen *Populus tremula* sehr nahe steht.

Die Expositionsunterschiede sind in der Intermontanen Region um den 40. Breitegrad herum sehr ausgeprägt. Während an Nordhängen in den Gebirgen und Canyons der Wald tief herunterreicht, kann an Südhängen bis in große Höhen hinauf die Übergangszone zur Halbwüste vorherrschen. Die Wasserverhältnisse im Boden sind oft wichtiger als die Höhenlage (7). Baumsämlinge können nicht Fuß fassen, weil der Boden im Sommer zu rasch austrocknet. Aber an quelligen Stellen oder an Sickerhorizonten stellt sich die Espe, *Populus tremuloides*, ein und breitet sich durch Wurzelbrut rasch aus. An der unteren Waldgrenze bedeckt sie oft im Reinbestand große Flächen und ist hier kein Vorholz, das für die Wiederbewaldung von Waldschlägen bezeichnend ist. Diese Rolle spielt sie erst höher in der eigentlichen Douglastannen- oder Fichtenzone. Besonders klar trat diese Bedeutung der Espe bei der Durchquerung der kontinentalen Übergangszone von der Prärie in South Dakota bis in die boreale Nadelholzzone in Kanada hervor.[4])

---

[3]) In S-Utah gesellt sich die strauchige *Fraxinus anomala* mit einfachen Blättern hinzu.

[4]) Exkursion von Dickenson (N. D.) nach Yorkton (Saskatchewan, Kanada) und Manitoba mit Dr. HARALD GOETZ von der University of North Dakota (23.—27. Juli 1969).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Im Prärieengebiet kommt man nördlich von New Town, N.-Dakota, in eine flache Moränenlandschaft, in der an den Ackerrändern Haufen von Lesesteinen auffallen. Gleich darauf treten im ganz flachen Gelände viele kleine Senken auf, die oft mit Wasser gefüllt sind und meist eine kreisrunde Form besitzen. Sie sind mit den Pods in der osteuropäischen Steppe zu vergleichen und bilden sich dort, wo im ebenen Gelände eine ausgleichende Schicht- oder Furchenerosion fehlt. Die Ursachen können verschieden sein: 1. „Buffalo wallows", 2. Deflation (Ausblasung), 3. Einfalltrichter, 4. Verdichtung darunter liegender Schichten, 5. Toteislöcher.

Diese Vertiefungen mit darin stehendem Wasser wiesen am Rande oft Salzausblühungen auf, die laugig schmeckten. Das Gras *Distichlis stricta* zeigte eine Sodaverbrackung oder Solonzierung des Bodens an. Diese Zone besaß also noch ein semiarides Klima. 200 km östlich befindet sich der große Brackwasser-See „Devils Lake".

Etwas weiter nördlich änderte sich das Landschaftsbild, weil in allen kleine Vertiefungen Espenhaine wuchsen, also Bäume in der sonst baumlosen Fläche auftraten. Nach Überschreiten der kanadischen Grenze vergrößerten sich diese Espenhaine, indem sie aus den Vertiefungen hinaus auf das ebene Gelände übergriffen. Bald darauf nahm hier die Espe immer größere Flächen ein und bei Yorkton (Saskatchewan) konnte man von einer richtigen Waldsteppe sprechen mit mosaikartig sich durchdringenden offenen Prärieflächen und dichten Espenhainen. In diesen traten nirgends Nadelbäume auf. Die Niederschlagshöhe beträgt in Yorkton 400—450 mm. Die Breite der Espenzone ist etwa 200—300 km. Unter den Prärieflächen findet man degradierte Schwarzerde, unter Espenbeständen ist bereits eine leichte Podsolierung bemerkbar. Nach Aufhören der Prärieбrände scheint die Espe sich rasch auszubreiten. Viele Bestände waren nur 25 Jahre alt, und die Farmer müssen Maßnahmen ergreifen, um die Espe zu bekämpfen. Früher haben das Feuer und die Bisonherden das Gleichgewicht zugunsten der Prärie verschoben.

Nordwestlich von Yorkton bedecken Espenwälder die ganze Fläche, sie werden älter und damit lichter. Zugleich treten in ihnen einzelne *Picea glauca* auf, insbesondere auf armen Sandböden. Bald ragen überall die hohen Fichten über die Kronen der Espen hinaus, und an Nordhängen oder auf schlecht drainierten Talböden sieht man schon reine Nadelwälder. Damit gelangt man in die boreale *Picea glauca-Abies balsamea*-Zone, in der die Espe nur die erste Vorholzart ist, auf die bald *Pinus banksiana* folgt, während an sumpfigen Stellen *Picea mariana* und *Larix laricina* dominieren.

Hier im Sommerregengebiet bildet die Espe die Übergangszone zwischen dem Grasland (der Prärie) im semiariden Gebiet mit einer leichten Sodaverbrackung der grundwassernahen Böden und der borealen Nadelwaldzone im bereits humiden Gebiet mit stark ausgelaugten sauren Podsolböden. Die Espe ist somit im stark kontinentalen Klimabereich mit sehr kalten Wintern für die semihumide Zone bezeichnend und kann eine ganz leichte Verbrackung der Böden gerade noch ertragen. Eine ähnliche Rolle spielen die Espenhaine (Osionowyje Kolki) in der östlichsten Waldsteppe Europas und in Westsibirien, doch scheint *Populus tremula* etwas weniger aggressiv zu sein. In der Intermontanen Region mit Winterregen bildet *Populus tremuloides* ebenfalls

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

eine Übergangszone, aber zwischen der Halbwüste und der Nadelwaldstufe der Gebirge und dürfte ebenfalls den Übergang vom semiariden zum semihumiden Klima anzeigen.

5. Die Halbwüstengebiete

Die vorherrschende Art in diesem Gebiet auf nicht salzigen Böden ist *Artemisia tridentata*, als „Sagebrush" bezeichnet. Es ist also eine Wermut-Halbwüste. Nur ganz im Süden von Utah bis Mittel-Arizona wird *Artemisia* von der weniger kälteresistenten Rosacee *Coleogyne ramosissima*, dem „Black bush", und bei noch geringerer Winterkälte in der Mohave- und N-Sonora-Wüste vom Zygophyllaceen-Strauch *Larrea divaricata* (= *tridentata*), dem „Creosote bush "abgelöst.

Das starke Vorherrschen der *Artemisia tridentata* im gesamten ariden nördlichen Winterregengebiet entspricht nicht den natürlichen Verhältnissen, sondern ist die Folge der Überstockung der natürlichen Weideflächen, die einsetzte, nachdem durch die Vollendung der ersten transkontinentalen Eisenbahnverbindung 1869 sich eine gute Absatzmöglichkeit für das Vieh ergab.

Ursprünglich dominierte *Artemisia tridentata* nur im trockensten Teil der Intermontanen Region unmittelbar im Regenschatten der Cascaden-Sierra Nevada-Gebirgszüge. Von Westen nach Osten lassen sich in SE-Washington 3 Zonen im Halbwüstengebiet unterscheiden (8). In der trockensten Zone mit etwa 150 mm Niederschlag dominiert *Artemisia tridentata*, ein Strauch, der unter ungünstigen Bedingungen 100 (200) Jahre alt werden kann. Gräser und andere Arten spielen hier nur eine geringe Rolle. In der zweiten, schon feuchteren Zone tritt *Artemisia* zurück, und von Gräsern können etwa 500 Horste auf 100 m² wachsen. *Agropyron spicatum* dominiert über *Festuca idahoensis*. Im östlichsten feuchtesten Teil kehrt sich das Verhältnis zugunsten von *Festuca* um, es bildet sich eine fast geschlossene Grasschicht, und es treten schon einzelne Sträucher von *Rosa* und *Symphoricarpus* auf. Die Zone 2 ist heute ein „dry farming"-Gebiet mit Weizenanbau.

Auch südlicher, im östlichen Teil des Great Basin, z. B. in Utah, dominierten früher die Gräser (*Agropyron*, *Festuca*, *Koeleria*, *Stipa*) dort, wo man heute *Artemisia tridentata* vorfindet.

Durch die Überstockung und die selektive Beweidung trat im Laufe der Jahre eine fast vollständige Eliminierung der perennen Gräser ein, während die vom Vieh kaum gefressene *Artemisia* sich immer mehr von Westen her ausbreiten konnte, so daß heute eine Wermut-Halbwüste vorgetäuscht wird.

Außerdem hat sich in den degradierten Graslandgebieten eine eingeschleppte annuelle Grasart *Bromus tectorum* ausgebreitet, die auch von den aufgelassenen Weizenfeldern Besitz ergreift. Dabei ergibt sich die überraschende Tatsache, daß die ursprünglichen perennen Gräser selbst bei völligem Schutz vor Beweidung und sogar bei Aussaat auf den von *Bromus tectorum* eroberten Flächen sich nicht wieder ansiedeln können.

In die natürlichen, von perennen Gräsern eingenommenen Flächen kann *Bromus tectorum* nicht eindringen, weil diese annuelle Art den perennen gegenüber nicht wettbewerbsfähig ist. Aber den Sämlingen der perennen Art gegenüber ist *Bromus tectorum* überlegen (9). Da dieses Gras sich von Jahr

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zu Jahr sehr stark aussät (200—600 Samen pro dm²), läßt es sich selbst bei Aussaat der perennen Gräser nicht verdrängen.

Die Keimung der Samen vom perennen *Agropyron spicatum* und von *Bromus tectorum* erfolgt im Herbst. Aber *Bromus* ist im Vorteil, weil sein Temperaturminimum = +3° C tiefer liegt als dasjenige von *Agropyron* (8—10° C). Außerdem braucht *Bromus* für die Verlängerung seiner feinen Wurzeln viermal weniger an organischer Trockenmasse und dringt deshalb um 50% rascher in die Tiefe vor. Diese Tatsache ist besonders wichtig, weil im Winterregengebiet der Boden nur bis zu einer bestimmten Tiefe durchfeuchtet wird und im Sommer keine weitere Wasserzufuhr durch Regen erfolgt. Die Wurzeln von *Bromus* dringen somit in die feuchten Bodenschichten vor, während den nachfolgenden, langsamer wachsenden Wurzeln von *Agropyron* nur das von *Bromus* nicht ausgenutzte Wasser zur Verfügung steht. Das führt dazu, daß die Keimlinge von *Agropyron* im Sommer absterben, noch bevor die im Juli reifenden Samen ausgebildet wurden. Die Samenreife von *Bromus* wird bereits Mitte Mai erreicht.

Die Agressivität von *Bromus tectorum* ist wirtschaftlich von großer Bedeutung. Zwar erreicht die Produktion bei einem Reinbestand von *Bromus tectorum* etwa 4 t/ha an Trockenmasse, aber dieses Gras wird nur im Frühjahr, vor der Samenreife, vom Vieh gefressen, während die perennen Gräser den ganzen Sommer noch einen gewissen Weidewert besitzen. Trotzdem ist der Weidewert von *Bromus tectorum* immer noch besser als der von *Artemisia tridentata*. Das veranlaßt die Farmer vielfach, die sich ausbreitende *Artemisia* zu vernichten, was zu reinen *Bromus tectorum*-Weiden führt. Diese gewährleisten wenigstens im Frühjahr einige Monate eine gute Weide; im Sommer muß das Vieh allerdings ins Gebirge getrieben werden. Die Agressivität von *Bromus tectorum* ist auf das reine Winterregengebiet beschränkt. Dort, wo es im Sommer regnet, erhalten die Keimlinge der perennen Grasarten nach der Samenreife von *Bromus* genügend Wasser und setzen sich durch.

Auch die Invasion von *Artemisia tridentata* auf überstockten Weideflächen macht sich nur in Gebieten mit Winterregen bemerkbar, nicht dagegen in der Prärie der Great Plains östlich des Felsengebirges mit einem Maximum der Niederschläge im Sommer.

6. Die Halophyten-Vegetation

Wie wir bereits erwähnten, sind im Great Basin Salzböden im Bereich der ausgetrockneten früheren großen Glazialseen sehr verbreitet. Auf ihnen findet man eine besondere Halophytenvegetation (Chenopodiaceen), die eine deutliche Zonierung um die tiefsten Stellen der früheren Seebecken aufweist. Die aus festem Salz bestehenden Böden der Großen Salzwüste sind vegetationslos. Aber am Rande tritt als erster Pionier *Allenrolfea occidentalis* auf, stellenweise mit *Salicornia utahensis* [5]). Beide Arten sind sukkulente, perenne, kugelförmige Halbsträucher, die den vom Winde verwehten Sand auffangen

[5]) *Allenrolfea* und *Salicornia* sehen sehr ähnlich aus, aber bei ersterer sind die Seitenzweige wechselständig bei letzterer dagegen gegenständig.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und deshalb meistens ½—1 m hohe Hügel bilden. In derselben, nicht geschlossenen Pionierzone tritt die annuelle *Salicornia rubra* auf, die im Frühjahr keimt, wenn die oberen Bodenschichten durch die Winterfeuchtigkeit eine geringe Salzkonzentration aufweisen, Diese Arten sind typische Hygro-Halophyten, d. h. sie wurzeln im stets nassen Salzboden, selbst wenn sich an der Oberfläche im Sommer eine weiße Salzkruste bildet und halten Konzentrationen der Bodenlösung bis über 50 atm aus.

In der nächsten Zone können sich *Suaeda*-Arten hinzugesellen, oft auch das absalzende Gras *Distichlis stricta*, das niedrige Rasen bildet. Steigt das Gelände langsam an und nimmt die Tiefe des Grundwasserspiegels zu, dann stellt sich als Phreatophyt der holzige Dornstrauch mit sukkulenten zylinrischen Blättern, *Sarcobatus vermiculatus* (Greasewood) ein, dessen Pfahlwurzel über 3 m (bis 17 m) tief bis zum weniger salzhaltigen Grundwasser reicht. Diese *Sarcobatus*-Zone kann mehrere Kilometer breit sein. Der Boden zwischen den *Sarcobatus*-Pflanzen bedeckt sich im Frühjahr mit Therophyten, die in den oberen, nicht salzigen Bodenschichten wurzeln und mit Beginn der Trockenzeit absterben. Es sind meist adventive Arten: *Bromus tectorum* u. a., *Salsola kali* var. *tenuifolia*, *Lepidium perfoliatum*, *Bassia hyssopifolia* usw. Dazu kommen das Moos *Tortula* (*Syntrichia*) *ruralis* und einige Flechten.

Steigt das Land weiter an, dann beginnt die Zone der Xero-Halophyten, die das Grundwasser nicht mehr erreichen. Sie wurzeln im Boden, dessen Salzkonzentration meist gering ist; da jedoch der Wassergehalt ebenfalls gering ist, kann trotzdem die Salzkonzentration hoch sein. Leider wurde in Utah immer nur der Salzgehalt auf das Bodentrockengewicht berechnet, so daß man keine Angaben über die im Laufe der Vegetationszeit wechselnden Salzkonzentrationen im Wurzelraum findet. Ohne diese Angaben und ohne die Kenntnis der Zellsaftkonzentration läßt sich die Ökologie der Halophyten nicht klären.

Unter den Xero-Halophyten ist die wichtigste und die extremsten Bedingungen aushaltende Art *Atriplex confertifolia* (Shadscale). Sie kommt auch außerhalb des früheren Seebodens auf Tonschiefern und Gipsböden im Colorado-Plateau-Gebiet vor (10) und soll in Utah eine Fläche von 49.000 km², in ganz USA 154.000 km² bedecken. Oft kann man erkennen, daß die obere Grenze von *A. confertifolia* einer Höhenlinie entspricht und wohl mit einer früheren Uferlinie zusammenfällt, als das Seewasser schon salzig war. Die Salzkonzentration in den sukkulenten Blättern kann 50—70 atm erreichen. Der Salzgehalt der Böden übersteigt 0,8% des Trockengewichts meist nicht. Bei 2,3% wachsen die Pflanzen schon sehr kümmerlich. Gegen Sulfate ist *A. confertifolia* nicht empfindlich, speichert im Zellsaft jedoch vorwiegend Chloride.

Den Übergang zu den salzfreien, höher gelegenen Böden mit *Artemisia tridentata* bildet *Eurotia lanata* (oder *Kochia*-Arten). Es sind Chenopodiaceen mit nicht sukkulenten Blättern, bei *Eurotia* mit einem dicken weißen Haarfilz.

Eine genaue Beschreibung der Zonierung dieser Halophytenvegetation mit einer Karte liegt für eine Fläche am Südrand des Salzsees (Tooele Valley) aus dem Jahre 1913 vor (11). Sie ist inzwischen der Urbanisierung zum Opfer

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gefallen, eine andere stammt aus dem Sevier-Lake-Gebiet (12). Mit chemischen Untersuchungen der Zellsäfte von diesen Halophyten wurde erst begonnen. Einige Stichproben ergaben, daß *Allenrolfea, Salicornia, Suaeda* und *Atriplex confertifolia* Chloridhalophyten sind. Bei *Sarcobatus* und dem adventiven annuellen *Halogeton glomeratum* dagegen stehen dem hohen Na-Gehalt keine entsprechenden Chlorid- oder Sulfatmengen gegenüber. Es liegen somit organische Natriumsalze (viel Oxalat) im Zellsaft vor. Diese beiden Arten gehören somit zu den Alkali-Halophyten (13). Bei *Salsola kali*, die oft neben *Halogeton* wächst, ist kaum Na im Zellsaft vorhanden, aber sehr viel Kalium (14).

7. Die Höhenstufen der Gebirge im Great Basin

Das aride kontinentale Klima wirkt sich auch noch in den höheren Lagen der einzelnen Gebirgszüge, die sich aus der Halbwüste erheben, aus, wenn auch ihre Westhänge gewisse Steigungsregen erhalten. Die niedrigen Gebirgsrücken sind nur mit lichten Beständen von *Juniperus* oder Pinyon bedeckt. In größeren Höhen treten *Pinus flexilis* und *P. albicaulis* auf. Letztere bildet die Waldgrenze. An feuchten Stellen der Übergangszone von der Halbwüste zum Walde findet man stets die Espe, *Populus tremuloides*.

Erst das mächtige Massiv des Felsengebirges (Wasatch und Uinta-Mnts) und südlich davon das Colorado-Plateau, das sich in Utah über 3000 m erhebt, erhalten mehr Niederschläge, so daß die Waldstufen gut entwickelt sind. Von unten nach oben findet man: *Pinus ponderosa* (nicht auf Kalk), dann *Pseudotsuga menziesii* mit *Abies concolor* und höher auch *Pinus flexilis*; schließlich in der subalpinen Stufe *Picea engelmannii* und *Abies lasiocarpa*, die über 3000 m gehen. In diesen Höhen tritt auch auf stark erodierten Sandsteinhängen die interessante *Pinus aristata*, die Grannenkiefer, auf, meist in stark verkrüppelter Form. Bei dieser Art hat man in den White Mnts. von Californien bei einem Exemplar, dessen Stamm nur noch in einer Richtung in die Dicke wuchs, über 4600 Jahresringe gezählt. Mit Hilfe von bereits abgestorbenen Stämmen in der Nähe ließ sich die Jahresringchronologie am Institute of Geochronology an der Universität von Arizona auf über 7000 Jahre ausdehnen.

Interessant ist wiederum, daß auf den höchsten Flächen des Colorado-Plateaus, die zwischen 3000—3200 m mit der Waldgrenze zusammenfallen, eine Parklandschaft festzustellen ist mit Bewaldung an den Hängen und auf etwas erhöhten Flächen mit steinigen Böden und Grasfluren in den kaum merklichen weiten Becken (15). Auch hier dürfte diese Erscheinung mit der kurzen Aperzeit oder einer zu langen Vernässung des tiefgründigen Bodens zusammenhängen.

An den steil abfallenden Rändern des Colorado-Plateaus enstanden durch Verwerfungen oder durch Erosion die märchenhaften Felslandschaften des Zion- und Bryce-Canyon in S-Utah, die ganz anders sind als das Grand Colorado Canyon, aber ebenfalls kaum ihresgleichen in andereren Erdteilen finden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

1. Morrison, R. B., 1966: Predecessors of Great Salt Lake. Guide book to the geology of Utah, Nr. 20, 77—104.
2. Flowers, S. and Evans, F. R., 1966: The flora and fauna of the Great Salt Lake region, Utah. 367—393 in „Salinity and Aridity", The Hague.
3. Daubenmire, R., 1969: Ecologic plant geography of the Pacific Northwest. Madroño **20**, 111—128.
4. Macnab, J. A., 1958: Biotic aspection in the coast range mountains of Northwestern Oregon. Ecol. Monogr. **28**, 21—54.
5. Jäger, E., 1968: Die klimatischen Bedingungen des Areals der dunklen Taiga und der sommergrünen Breitlaubwälder. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **81**, 397—408.
6. Wolfe, J. A., 1969: Neogen floristic and vegetational history of the Pacific Northwest. Madroño **20**, 83—110.
7. Daubemire, R. F., 1968: Soil moisture to vegetation distribution in the mountains of Northern Idaho. Ecol. **49**, 431—438.
8. — 1942: An ecological study of the vegetation of Southeastern Washington and adjacent Idaho. Ecol. Monogr. **12**, 53—79.
9. Harris, G. A., 1967: Some competition relationship between Agropyron spicatum and Bromus tectorum. Monogr. **37**, 89—111.
10. West, N. E. and Ibrahim, K. I., 1968: Soil vegetation relationships in the shadscale zone of Southeastern Utah. Ecol.**49**, 445—456.
11. Kearney, T. M., Briggs, L. J., Shantz, H. L., Mc Lane, J. W. and Piemeisel, R. L., 1913/14: Indicator significance of vegetation of Tooele Valley, (Utah). J. Agr. Res. **1**, 365—417.
12. Shantz, H. L. and Piemeisel, R. L., 1940: Types of vegetation in Escalante Valley, Utah, as indicators of soil conditions. USDA Techn. Bull. 713.
13. Walter, H., 1968: Die Vegetation der Erde, Bd. II, Jena, Seite 786ff.
14. — 1970: Vegetationszonen und Klima (Kurzlehrbuch). Stuttgart, Seite 105.
15. Ellison, L., 1954: Subalpine vegetation of the Wasatch Plateau, Utah, Ecol. Monogr. **24**, 89—184.
16. Kornaś, J., 1970: *Thuja plicata* — *Tsuga heterophylla* forest at Lake Mc. Donald, Glacier National Park, U.S.A., and its phytogeography. Fragm. Florist. et Geobot. **16**, 123—136 (Kraków).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 110-111

Autor(en)/Author(s): Wendelberger Gustav

Artikel/Article: Ökologische Verhältnisse und Vegetationtypen in der Intermontanen Region des westlichen Nordamerikas 111-123