

Steppe, Wüste und Savanne : die Asymmetrie des ariden Gürtels und andere ökologische Probleme

Autor(en): **Stocker, Otto**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich**

Band (Jahr): **37 (1962)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308217>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Steppe, Wüste und Savanne

Die Asymmetrie des ariden Gürtels und andere ökologische Probleme

Von OTTO STOCKER, Darmstadt

In dieser Arbeit möchte ich, in Form eines vorläufigen Essays, einige allgemeine Probleme zur Debatte stellen, die sich mir bei meinen Arbeiten und Reisen in den ariden Zonen ergeben haben.

Als leitende Thesen stelle ich voraus: Durch den Temperaturfaktor wird eine ökologische Asymmetrie des ariden Gürtels bedingt, die wir, in Richtung Pol-Äquator, durch die Dreiteilung Steppe-Wüste-Savanne formulieren können. Physiognomisch äußert sich diese Asymmetrie in der Baumfreundlichkeit der Savanne gegenüber der Steppe und darin, daß an den Wüstenrändern äquatorwärts Bäume und kontrahierte Vegetationsformen, polwärts aber Halbsträucher und diffuse Vegetationsformen bestimmend sind.

Die klarste und großartigste Manifestation dieser Anordnung gibt Nordafrika mit der Sahara als zentralem Wüstenstreifen.

Der polseitige Steppengürtel ist allerdings durch das Mittelmeer abgeschnitten und muß weiter östlich, etwa in Israel, studiert werden. Dort sehen wir an noch wenig gestörten Stellen, z. B. im oberen Jordantal, die mediterrane Macchie sich auflockern durch Eindringen einer blütenreichen Wiesensteppe; dabei werden gleichzeitig immergrüne Gehölze durch sommergrüne laubwerfende ersetzt, z. B. innerhalb der Gattung *Quercus*. Die dann folgende *Stipa tortilis*-Steppe ist viel eintöniger und nur noch mit vereinzelt niederen *Zizyphus lotus*- und *spina Christi*-Büschen durchsetzt. Dieser Steppengürtel ist in Israel nur schmal, weil die Nähe des Mittelmeeres den Waldgürtel vortreibt; seine volle Ausbildung erreicht er z. B. in Südrußland.

Die Übergangszone von Steppe zu Wüste, die wir als Halbwüste bezeichnen wollen, finden wir in guter Ausbildung in Marokko und Algerien. Sie erscheint in zwei Formen, der Halfagras (*Stipa tenacissima*)- und der Wermut (*Artemisia herba alba*)-Formation. Beide sind diffuse Halbstrauch-Halbwüsten. Das bedeutet: Die geschlossene Vegetationsdecke der Steppe hat sich in einen Einzelstand von Individuen aufgelöst mit großen Zwischenräumen nackten Bodens, und die physiognomisch bestimmende Lebensform ist die des Halbstrauches geworden; auch das Halfagras verhält sich als solcher. Diffus nennen wir die Vegetation, weil sie sich gleichmäßig über große Areale erstreckt (7). Für die Alternative Halfagras- oder Wermuthalbwüste ist nicht das Klima, sondern der Boden entscheidend: Die erstere ist auf grobdispersen

Sand- und Kiesböden, die letztere auf feindispersen tonreicheren Böden bevorzugt.

Die Halbwüste geht unter weiterer Auflockerung und Wechsel des Artbestandes in die eigentliche Wüste über, die in ihrem nördlichen Teil, in der Sahara wie im Negev, eine diffuse Halbstrauchwüste ist.

Südlich von Colomb-Béchar und im mittleren Negev erlebt der Botaniker ein aufregendes Schauspiel: Trotz der zunehmenden Trockenheit tauchen Bäume auf, es erscheinen die markanten Schirmkronen von *Acacia tortilis* und anderen *Acacia*-Arten. Gleichzeitig werden Gräser, z. B. *Panicum turgidum*, ein stärker hervortretender Teil der Bodenvegetation. Endlich ändert sich auch die Vegetationsverteilung von diffus zu kontrahiert (7), indem immer größere Teile der Wüste vollständig pflanzenleer werden und die Vegetation sich auf die Wadis beschränkt, die durch das zusammenlaufende Regenwasser besser durchfeuchtet und entsalzt sind. Dieser so augenfällige physiognomische Wechsel fällt floristisch mit dem Übergang vom mediterran-irano-turanischen zum saharo-sindischen Gebiet zusammen. Wie das Auftreten von *Acacia tortilis* den Anfang des letzteren bezeichnet, so kündigt *Pistacia atlantica* nördlich von Colomb-Béchar das Ende des ersteren.

Auch die kontrahierte Vegetation der Wadis verschwindet mit zunehmender Trockenheit, und in der zentralen Sahara, etwa unter 28° n. Br., herrscht die Vollwüste.

Beim Weiterweg nach Süden lebt die Vegetation wieder auf, sobald einigermaßen verlässliche Regen fallen. Sie sind jetzt Sommerregen, im Gegensatz zu den Winterregen der nördlichen Sahara. Die Vegetation erscheint wieder in der kontrahierten Form mit *Acacia tortilis* und *Panicum turgidum* als Leitarten, aber jetzt bereichert um eine Anzahl von Bäumen und Großsträuchern afrikanischer Herkunft, wobei *Capparidaceen* eine besondere Rolle spielen. Gegenüber den Bäumen treten die Halbsträucher ganz zurück, an ihre Stelle treten Gräser in der Bodenvegetation stark hervor. Dies ist das Bild etwa im nördlichen Mauretania wenig südlich des Wendekreises. Einzelne *Acacien*, *Capparis*, *Maerua* usw. «Halbstamm»-Bäumchen in den Regenrinnen, größere lockere Baumbestände in den großen Wadis und im übrigen pflanzenleere Hamadaflächen (6).

In diesem Gebiet haben wir ebenso wie in der Halbstrauch-Wüste der nördlichen Sahara bei Béni-Ounif experimentell-ökologisch gearbeitet, hauptsächlich über den Wasser-, Photosynthese- und Wärmehaushalt der Wüstenpflanzen (4, 10, 11). Dabei haben sich sehr überraschende Unterschiede zwischen den beiden Standorten ergeben, die einiges Licht auch auf ihre physiognomische Verschiedenheit werfen. Bei den Halbsträuchern der Nord-Sahara (10) wird in der Trockenzeit

die Transpiration nicht in dem Maß gedrosselt, wie man es nach den Erfahrungen an Pflanzen gemäßiger Klimate erwarten sollte; die Tageskurven der Transpiration bleiben bei dauernd geöffneten Spaltöffnungen eingipflig. Die Photosynthese dagegen erleidet oft schon in den ersten Morgenstunden starke Einbußen bis zum völligen Zusammenbruch. Daß eine erhebliche Transpiration aufrechterhalten wird, obwohl eine Photosynthese infolge des Absinkens des Wasserpotentials nicht mehr möglich ist, kann mit dem Wärmehaushalt zusammenhängen; ohne die Senkung der Gewebetemperatur durch die Verdampfungskälte kann die Temperaturgrenze der Hitzeresistenz überschritten werden (3, 4). Man sieht, wie im Stoff- und Energiewechsel einer Wüstenpflanze die verschiedensten Prozesse ineinander greifen. Was uns hier vor allem interessiert, ist die Feststellung der nur sehr beschränkten Möglichkeit einer Stoffproduktion durch Photosynthese; Baumwuchs wird dadurch in der diffusen Halbstrauch-Wüste ausgeschlossen. Ein ganz anderes und sehr überraschendes Ergebnis hatten die Untersuchungen in der südlichen Sahara (11). Obwohl hier die Trockenbedingungen viel schärfer sind als in der Nordsahara und obwohl wir im Höhepunkt der Trockenzeit arbeiteten, fanden wir eine im Tagesverlauf ungestörte Transpiration und vor allem Photosynthese mit hohen Tagesausbeuten, wie sie der Möglichkeit eines Baumwuchses entsprechen. Die großen transpirierten Wassermengen müssen natürlich dem Boden entnommen werden. Im kontrahierten Vegetationstyp ist die Verteilung des Wassers im Boden offenbar sehr ungleichmäßig. Der Niederschlag läuft auf den pflanzenleeren Hamadas zum großen Teil ab und konzentriert sich in den Wadis, wo er bei geeigneter Bodenbeschaffenheit einsickert und Standorte mit einem Vielfachen des Wasservorrates bildet, der allein der örtlichen Niederschlagsmenge entsprechen würde. Warum aber geschieht nicht dasselbe auch in der nördlichen Sahara, wo infolge der geringeren Evaporation die Bedingungen einer Wasseransammlung günstiger sein sollten? Man hat an Verschiedenheiten des geologischen Untergrundes gedacht, aber dafür keine Beweise beibringen können (7). So bleibt eine zweite Denkmöglichkeit offen, daß die verschiedene Vegetationsverteilung in der nördlichen und südlichen Sahara gar nicht auf eine Verschiedenheit der Wasserverteilung im Boden zurückgeht, sondern auf verschiedene physiologische Qualitäten der mediterran-irano-turanischen Pflanzenwelt einerseits und der saharo-sindisch-afrikanischen andererseits. Es wäre denkbar, daß in einem geologisch so alten Erdteil wie Afrika und unter dem die Aridität begünstigenden Tropenklima die Natur Konstitutionstypen hervorgebracht hätte, die an Trockenbedingungen besonders gut adaptiert sind. In morphologischer Hinsicht ist ein solcher Vorgang bei den Sukkulenteu augenfällig, physiologisch sind durch unsere Untersuchungen erst gewisse Hinweise gegeben. Wir halten es jedenfalls für denkbar und möglich, daß

die reiche Gestaltung der Baumform in den Tropen auch zu Konstitutionen geführt hat, die in der Fähigkeit der Wasseraufnahme durch Entwicklung besonderer Eigenschaften des Wurzelsystems den Baumformen der gemäßigten und kalten Klimate überlegen geworden sind.

Kehren wir nun zu unserer Querschnittsbetrachtung des nordafrikanischen ariden Raumes zurück, so setzt sich die *Überlegenheit des Baumes* beim Austritt aus der Wüste nach Süden hin fort. An Stelle der Halbstrauch-Halbwüsten der Halfagras- und Artemisia-Formationen im Norden steht jetzt die *Dornbusch-Halbwüste* des Sahel, der Vorlandschaft der Sahara nördlich des Senegal. Sie entwickelt sich aus den kontrahierten Baumformationen der südlichen Sahara durch Ausbreitung zu einer diffusen Vegetationsverteilung. Den Grundstock bilden Akazienarten, weitere Bäume beteiligen sich in zunehmendem Maße. Auch einzelne große Sukkulente treten jetzt auf, wie *Euphorbia balsamifera*, *Caralluma retrospiciens* und *Adenium Honghel* (6). Die kleinen Bäume stehen mit weiten Abständen und haben einen lückigen Grasunterwuchs. Die Gräser können auch das Übergewicht bekommen und zu mehr oder weniger geschlossenem Grasland zusammentreten, in welches einzelne Bäume oder Baumgruppen eingestreut sind. Wie in der nördlichen Vorwüste im Verhältnis von *Halfagras-* und *Artemisia-*Formationen ist hier das zwischen Dornbusch und Grasland offenbar edaphisch bestimmt, indem der erstere auf rein sandigen, das letztere auf sandig-tonigen Böden steht. Diese edaphische Bedingtheit hängt wohl mit einer verschiedenen Konstitution des Wurzelsystems bei Bäumen und Gräsern zusammen (13). Bäume pflegen ein tiefgehendes extensives Wurzelwerk zu haben, mit dem sie das Wasser tieferer Bodenschichten ausnützen, während Gräser und Halbsträucher im allgemeinen flachere und intensivere, auf die oberen Bodenschichten eingestellte Bewurzelungen aufweisen. In ariden Gebieten sind deshalb auf Sand- oder Kiesböden, die ein tieferes Eindringen der Niederschläge erlauben, Bäume und Sträucher im Vorteil und hindern Graswuchs durch Beschattung. Auf wenig durchlässigen Böden aber reißen Gräser oder Halbsträucher das in den oberen Schichten vorhandene Wasser an sich und hindern durch die intensive Durchwurzelung des Bodens das Aufkommen von Bäumen.

Der edaphisch bedingte Wechsel von Wald und Grasland gilt für den ganzen *Savannenbereich*. Die *Baumfreundlichkeit* der Tropen äußert sich darin, daß auch das Grasland überall da Bäume duldet, wo lokal die Voraussetzung eines genügend tief durchfeuchteten Untergrundes gegeben ist. Das kann in Senken durch zusammenlaufendes Regenwasser oder durch Grundwasser der Fall sein. Es können aber auch auf kleinstem Raum Nester von Bodenwasser entstehen, wie z. B. durch den Boden lockernde Termitenbauten (12). So kommt es in der Graslandsavanne einmal zum Auftreten von Einzelbäumen, unter denen etwa

Palmen und Affenbrotbäume besonders malerische Bilder geben, und andererseits zur Bildung von Galeriewäldern, in denen sich Elemente des tropischen Regenwaldes weit in die Savannengebiete hineinschieben.

In Westafrika erreichen wir das Savannengebiet unter etwa 15° n. Br. Der Dornbusch wird dann dichter und höher, und *Acacien*, *Capparidaceen* usw. werden mehr und mehr durch Bäume anderer tropischer Familien, *Combretaceen*, *Meliaceen*, *Sapotaceen* usw. ersetzt (5). Es entsteht so der Typ des Trockenwaldes. Die andere Möglichkeit ist die der Graslandsavanne, die mit dem Trockenwald durch alle Übergänge verbunden ist. Diesen bunten Wechsel der Trocken-savannen, der sich natürlich auch in Richtung auf die Galeriewälder hin abspielt, kann man z. B. am oberen Niger bei Bamako studieren. Noch eine andere Erscheinung ist dort sehr auffallend und aufschlußreich für die Wasserverteilung in ariden Tropengebieten. Wenn man in der Trockenzeit von Dakar nach Bamako fliegt, fallen in der dann braunen Savanne große dunkelgrüne Kreise auf. Durchstreift man dann die Gegend, so ergeben sich die Kreise als die felsigen Abstürze von Sandstein-Tafelbergen, die mit einem dichten Wald der *Caesalpiniacee Copaifera Guibourtiana* bestanden sind (1). Der Anblick dieser grünenden Hangwälder inmitten der braunverdorrten Graslandsavannen ist verblüffend, aber das Phänomen erklärt sich aus dem Absickern des Niederschlagswassers auf dem Plateau in den Klüften des Gesteins.

In den Feuchtsavannen der Guinea (5) gehören die Wälder zum Typ der teilweise laubwerfenden Regenwälder (*Celtis*-Wald). In den Graslandsavannen spielen *Borassus*-Palmen eine große Rolle. Das Gebiet dieser Feuchtsavannen ist durch den Menschen zweifellos auf Kosten des *Celtis*-Waldes stark ausgeweitet. Die Frage des anthropogenen Faktors soll aber hier nicht näher diskutiert werden. Er ist auch in den anderen Gebieten fast überall stark wirksam. Ist es doch sogar in abgelegenen Teilen der Sahara kaum möglich, nicht verbissene Exemplare von Pflanzen zu sammeln; trotz der absolut äußerst geringen Bevölkerungsdichte ist die Sahara relativ zu ihrer Pflanzenproduktion stark überbevölkert und überweidet. Trotzdem habe ich den Eindruck, daß heute die Neigung besteht, den anthropogenen Einfluß zu überschätzen, wenn man ganze Formationen als rein künstlich durch den Menschen erzeugt ansieht.

Nachdem wir mit Erreichen des Regenwaldgebietes unsere Durchquerung des ariden Gürtels in Nordafrika beendet haben, wollen wir uns dem amerikanischen Kontinent zuwenden und sehen, inwieweit unsere Vorstellungen auch dort anwendbar sind. Dabei muß von vornherein berücksichtigt werden, daß die klare klimatische Nord-Süd-Zonierung der breiten nordafrikanischen Landmasse in Amerika keine Wiederholung hat. Sie ist hier durch die Nord-Süd streichenden Gebirge,

vor allem die Anden, so weitgehend gestört, daß die Ariditätsgradienten oft statt in nordsüdlicher in ostwestlicher Richtung verlaufen.

Wenn wir von dem äquatorialen Regenwaldgebiet des Amazonas ausgehen, so liegt südöstlich davon in Nordost-Brasilien ein stark arides Gebiet, und weiterhin sind die Gebirgsketten entlang der Ostküste bis über den Wendekreis hinaus stark humid. Dadurch wird die zonale Anordnung völlig verwischt. Entlang der Ostküste folgen aufeinander Regenwald, Trockensavanne (Caatinga) und wieder Regenwald, und in diesen Rahmen eingespannt liegt in Mittelbrasilien ein riesiges Gebiet von Feuchtsavannen (Campos Cerrados) bis hinab zum Wendekreis.

Die Caatingas sind grasreiche lichte Trockenwälder, in denen die meisten, aber nicht alle Bäume in der Trockenzeit das Laub abwerfen, und in denen auch große *Cereen* physiognomisch eine Rolle spielen. Sie entsprechen den Trockenwäldern bei Bamako. Die Campos Cerrados zeigen alle Übergänge von Graslandsavannen zu Waldsavannen, die sich eng an den teilweise laubwerfenden Regenwald, in Brasilien als tropischer Wald bezeichnet, anlehnen und von ihm oft nur an Verschiedenheiten der floristischen Zusammensetzung zu unterscheiden sind.

Über die Ökologie dieser Trocken- und Feuchtsavannen, namentlich hinsichtlich des Wasserhaushaltes, besitzen wir durch die experimentellen Arbeiten der Botaniker in São Paulo zahlreiche Daten (2). Sie ist in Caatingas und Campos Cerrados grundsätzlich verschieden. Während in der nordost-brasilianischen Caatinga die laubwerfende Vegetation starke Trockenheitsreaktionen zeigt, ist davon in den Campos Cerrados im Staat São Paulo auch in der Trockenzeit nichts zu bemerken. Damit in Übereinstimmung ist hier der Boden das ganze Jahr hindurch durchfeuchtet. Daß an solchen Stellen kein teilweise laubwerfender Regenwald steht, wird auf die große Nährstoffarmut der Böden zurückgeführt. Der menschliche Einfluß ist sicher von großer Bedeutung für die weite Ausbreitung der Campos Cerrados; bei dem sehr spezifischen Charakter der Flora müssen aber natürliche Gebiete vorhanden gewesen sein.

Mit der Auffassung der Campos Cerrados als edaphisch bedingte Feuchtsavannen steht im Einklang das merkwürdige Auftreten von Feuchtsavannen mitten im Regengebiet der Amazonas-Wälder. Solche Graslandsavannen gibt es z. B. bei sehr hohen Regenmengen im Mündungsgebiet des Amazonas bei Belém auf stark ausgelaugten Sandböden. Das Grasland ist mit Campos Cerrados-Bäumen durchsetzt, an Stellen hohen Grundwassers treten *Mauritia aculeata*-Palmen auf. Flußaufwärts bei Santarém gibt es Campos Cerrados vor allem auf den Plateaus der Tafelberge, inmitten des Regenwaldes. Eindeutig edaphisch sind die Inseln von Buschsavannen in den Regenwäldern bei Manaus und am Rio Negro. Die als Caatinga do Rio Negro, Campi-

ninas und anders bezeichneten Formationen sind an weißen Bleichsand gebunden. Sie sind entweder lichte niedere und grasreiche Wälder oder in der schärfsten Ausbildung sehr offene Buschgehölze mit nackten Sandflächen, auf denen *Cladonien* und *Eriocaulen* als einzige Vegetation kümmern. Daß es nicht an Regen und Feuchtigkeit fehlt, zeigt der bekannte Reichtum der Campininas an Epiphyten, vor allem *Orchideen* und *Bromeliaceen*, in dem sonst epiphytenarmen Gebiet des Amazonas-Regenwaldes; wahrscheinlich spielt hier der Lichtfaktor eine Rolle. Es sind dies eindrucksvolle Beispiele für die Bedeutung edaphischer Faktoren in den Tropen, die dort unter den optimalen Temperaturbedingungen vielfach viel einschneidender ist als in den gemäßigten und kalten Klimaten.

Die Gliederung Südamerikas südlich etwa 30° s. Br. ist im Rahmen unseres Schemas schwer zu deuten. In der Breite des Rio de la Plata haben wir ein starkes Feuchtigkeitsgefälle vom Atlantik bis zu den Anden. Am Ostfuß der Anden, etwa in der Gegend von Mendoza, findet sich eine diffuse Dornbusch-Halbwüste, die etwa dem Sahel in Afrika entspricht. *Mimosaceen* (*Prosopis*), *Papilionaceen* (*Gourliea*) und *Zygophyllaceen* (*Larrea*) bestimmen in erster Linie die Physiognomie; *Cacteen* sind vorhanden, wenn auch nicht in den Großformen von *Cereen*. An Maßstäben der nördlichen Halbkugel gemessen, hat man den Eindruck einer äquatorwärtigen Halbwüste. Gehen wir nach Osten, so kommen wir in der Provinz San Luis in eine Grasland-Trockensavanne. *Stipa*-Arten spielen in ihr eine große Rolle, und die eingestreuten Bäume und Waldgruppen werden von *Prosopis calden* und *nigra* und *Gourliea* gebildet; auch hier entspricht die Physiognomie einer äquatorseitigen Formation. Noch weiter nach Osten, in den Pampas, aber verschwindet jeder Baumwuchs, obwohl die Regenmengen stark steigen und sehr erhebliche Beträge erreichen. Man hat jetzt viel eher den Eindruck einer polseitigen Grassteppe als den einer Savanne. Der Widerspruch ist nicht zu lösen, solange nicht das Problem der Baumlosigkeit der Pampas gelöst ist. Wir haben keine geschichtlichen Anhaltspunkte für eine frühere, auch nur teilweise Bewaldung; eine klimatische Erklärung der Baumlosigkeit ist kaum möglich, und die Theorie, daß die Natur keine geeigneten Bäume zur Verfügung hatte, ist nicht sehr überzeugend. Vielleicht ist in diesen und noch südlicheren Breiten bei der geringen Entwicklung von Landmassen und der Ozeanität des Klimas der Südhemisphäre ein Vergleich mit den Verhältnissen auf der nördlichen Halbkugel überhaupt nicht mehr ohne weiteres möglich.

Auf der Westseite der Anden ist eine Nord-Süd-Zonierung eher zu erkennen, wenn wir in Chile von Süden her Sommerlaubwald, Hartlaubgehölze, Halbstrauch-Halbwüste, die ich aus eigener Anschauung allerdings nicht kenne, und Atakama-Wüste aufeinander folgen sehen (8). Interessant ist auch ein West-Ost-Schnitt vom

Pazifik durch die A t a k a m a hinauf auf die Anden, südlich von Antofagasta. Wir haben am Westabhang der Küstenkordillere eine diffuse Sukkulente-Nebelwüste mit baumförmigen *Cereen* und *Euphorbien*. Sie geht schnell in die Vollwüste der Atakama über, sobald wir aus der Zone der Küstenebel kommen. Die Atakama gehört, insoweit sie überhaupt Vegetation trägt, zum kontrahierten Baumtyp; die *Acacien* der Sahara sind ersetzt durch *Prosopis juliflora* und *tamarugo*. Der Anstieg im Osten auf die Anden entspricht einem polwärtigen Temperaturgefälle: Wir haben in etwa 3000 m Tola-Halbstrauch-Halbwüsten und Ichu-Halbwüsten, entsprechend den *Artemisia*- und *Halfagras*-Halbwüsten am Nordrand der Sahara.

Auch auf der N o r d h e m i s p h ä r e des amerikanischen Kontinentes interferieren Ost-West-Gefälle sehr stark mit der Nord-Süd-Zonierung. Deutlich ist diese in V e n e z u e l a, wo wir von den äquatorialen Regenwäldern in die Feuchtsavannen der Guinea, in die Trockensavannen der Llanos und in die Baum-Halbwüsten mit *Mimosaceen* (*Prosopis*, *Pithecolobium*), *Capparidaceen* (*Capparis*) und *Cactaceen* (*Cereus griseus*) in der Nordwestecke kommen. Halbwüsten dieses Typs haben wir dann in großer Ausdehnung in M e x i k o und S ü d a r i z o n a. Vollwüsten nördlich davon sind in Amerika nur sehr lokal ausgebildet. Ein westöstliches Ariditätsgefälle und die Verbreiterung des Kontinents n ö r d l i c h d e s G o l f s v o n M e x i k o bringt es mit sich, daß in Texas und Neu-Mexiko Graslandsavannen mit *Prosopis* östlich der Wüsten- und Halbwüstenzone zu liegen kommen. Die nördliche polseitige Wüste ist diffuse Halbstrauchvegetation, wie z. B. die *Coleogyne ramosissima*-Formation am Gran Canyon. Es folgen nach Norden in großer Ausdehnung diffuse Halbwüstenformationen aus bunch-grass und sagebrush (*Artemisia tridentata*), den *Halfagras*- und *Artemisia*-Halbwüsten in Nordafrika entsprechend. Der Steppengürtel ist, west-östlich gedreht, als Prärie großartig entwickelt, in short grass und tall grass prairies vom Felsengebirge mit zunehmender Feuchtigkeit nach dem östlichen Waldgebiet strebend (9).

Unser in Nordafrika gewonnenes Schema der Vegetationszonierung in Richtung Pol-Äquator, nämlich Steppe, Halbstrauch-Halbwüste, Wüste, Baum-Halbwüste, Savanne, bewährt sich also auch für den amerikanischen Kontinent, wenn man nur die dort häufigen Ariditätsgefälle in Ost-West-Achse berücksichtigt.

Zum Schluß noch einige Worte über das Problem der S u k k u l e n t e n w ü s t e n. Physiologisch stellen die Sukkulente einen Sondertyp in Hinsicht auf Wasser-, Atmungs- und Photosynthesehaushalt dar. Die Phylogenese solcher Typen erfordert offenbar eine geologisch lange Zeit ungestörter Entwicklung und bestimmte klimatische Voraussetzungen. Daher die starke Spezialisierung, die Beschränkung auf bestimmte Fami-

lien und die Lokalisierung ausgesprochener Sukkulententypen wie etwa *Kakteen*, *Euphorbien*, *Stapelien* usw. Was uns hier im Zusammenhang unserer Überlegungen unmittelbar interessiert, ist die Feststellung, daß Sukkulenteformationen in extremen Wüsten nicht vorkommen. Das ist sehr augenscheinlich in der Sahara. Es gibt dort nur eine Gegend mit einer typischen Sukkulentevegetation aus stammsukkulente *Euphorbien* und *Kleinien*, und das ist die Südwestecke von Marokko bei Agadir mit Fortsetzung auf den Kanaren. Dies aber ist eine ausgesprochene Nebelwüste des kalten Kanarenstromes. Genau dasselbe wiederholt sich in Südamerika in der Atakama, wo der Westhang der Küstenkordillere ebenfalls Nebelwüste ist. Es ist beinahe grotesk zu sehen, wie dort die großen Säulencereen über und über mit Flechten und Tillandsien besetzt sind. Über die Wirkung des Taues wissen wir in diesen Fällen leider nichts. Die andere Möglichkeit von Sukkulente-Halbwüsten ist ein genügend großer und genügend gleichmäßig verteilter Niederschlag. Wenn diese Bedingung nicht erfüllt ist, ist eine Speicherung von Wasser, das von den Sukkulente aus den oberflächlichen Schichten aufgenommen wird, offenbar nicht möglich. In der Kakteenwüste Südarizonas bei Tucson z. B. fallen im Jahr 302 mm Regen mit nur 3 Monaten unter 20 bzw. im Oktober 16 mm, und auch in diesen Monaten gibt es oft Regen. Es genügt dort aber schon die edaphisch erhöhte Trockenheit bestimmter Standorte, um Kakteen auszuschließen und eine *Larrea tridentata*-Formation auftreten zu lassen.

ZUSAMMENFASSUNG

Der aride Gürtel Nordafrikas wird von Nord nach Süd gegliedert in Steppe, Halbstrauch-Halbwüste, Halbstrauch-Wüste, Baumwüste, Baum-Halbwüste, Trockensavanne, Feuchtsavanne. Man kann eine diffuse und eine kontrahierte Vegetationsverteilung unterscheiden. Der Zusammenhang der Physiognomie der Vegetation mit der physiologischen Konstitution der sie zusammensetzenden Pflanzen wird an einzelnen Beispielen besprochen. Das nordafrikanische Schema läßt sich auch auf den amerikanischen Kontinent anwenden, wenn man die Störung der nord-südlichen Zonierung durch ost-westliche Ariditätsgefälle berücksichtigt.

LITERATURNACHWEIS

1. DUONG-HUU-THOI. Introduction à l'étude de la végétation du Soudan Français. — Actas Conferência Intern. dos Africanistas Ocidentais em Bissau. 1947, 2, 1. Parte. Lisboa 1950.
2. FERRI, M. G. Contribuição ao conhecimento da ecologia do Cerrado e da Caatinga. — São Paulo 1955.

3. HARDER, R. Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüste. — Zeitschr. f. Bot. 23, 703—744 (1930).
4. LANGE, O. L. Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretischer Wüsten- und Savannenpflanzen. — Flora (Jena) 147, 595—651 (1959).
5. MANGENOT, M. G., et MIÈGE, M. J. Côte d'Ivoire-Guinée. — VIII^e Congrès Intern. Bot. Paris 1954. Not. Bot. et Itinér. V-4.
6. MONOD, Th. Sénégal-Maurétanie. — VIII^e Congrès Intern. Bot. Paris 1954. Not. Bot. et Itinér. V-3.
7. MONOD, Th. Modes «contractés» et «diffus» de la végétation saharienne. — Biology of desert (ed. J. L. Cloudsley-Thompson). London 1954. 35—44.
8. SCHMITHÜSEN, J. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17 (1956).
9. SHANTZ, H. L., and ZON, R. Natural vegetation. — Atlas of American Agriculture I, E. Washington 1924.
10. STOCKER, O. Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 67, 289—299 (1954).
11. STOCKER, O. Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 411—423 (1957).
12. TROLL, C. Termiten-Savannen. — Länderkundliche Forschung, Festschr. Norbert Krebs. 275—312 (1936).
13. WALTER, H. Die Verbuschung, eine Erscheinung der subtropischen Savannengebiete und ihre ökologischen Ursachen. — Vegetatio 5/6, 6—10 (1954).