

Teil 1

Zonobiom III: Die Namib-Wüste im südwestlichen Afrika (Namibia, Südafrika, Angola)

(K. Loris, N. Jürgens & M. Veste)

Allgemeines

(Jürgens & Loris)

Einführung

Die Namib-Wüste liegt an der Südwestküste Afrikas und ist ein Teil des subtropischen Wüstengürtels der Südhemisphäre. Sie erstreckt sich auf einer Länge von ca. 2000 km (Abb. I-1) als küstennahes Band vom Namaqualand in der südafrikanischen Kapregion bis Süd-Angola. Im Gegensatz zu dieser beachtlichen Länge bedeckt sie zwischen dem Atlantischen Ozean im Westen und dem Randstufengebirge im Osten meist nur einen schmalen Streifen von maximal 120-140 km Breite.

In einer globalen ökologischen Betrachtung ist die Namib klimatisch als eines der Trockengebiete zu verstehen, die nördlich und südlich des Äquators durch die subtropischen Hochdruckzellen verursacht werden. Aus dieser Logik heraus läßt sich die Namib einteilen in einen südlich gelegenen Winterregenteil, in den während der Wintermonate Tiefdruckgebiete der zirkumantarktischen Westwindzone eindringen und einen nördlichen Sommerregenteil, in den während der Sommermonate tropische Feuchtluftmassen eindringen.

Die Namib nimmt eine Sonderstellung unter den Trockengebieten der Erde ein. Im Unterschied zu anderen Wüsten des Zonobioms III stehen (a) ihr hohes Alter, (b) ihre hohe ökologische und biologische Diversität, (c) das Vor-

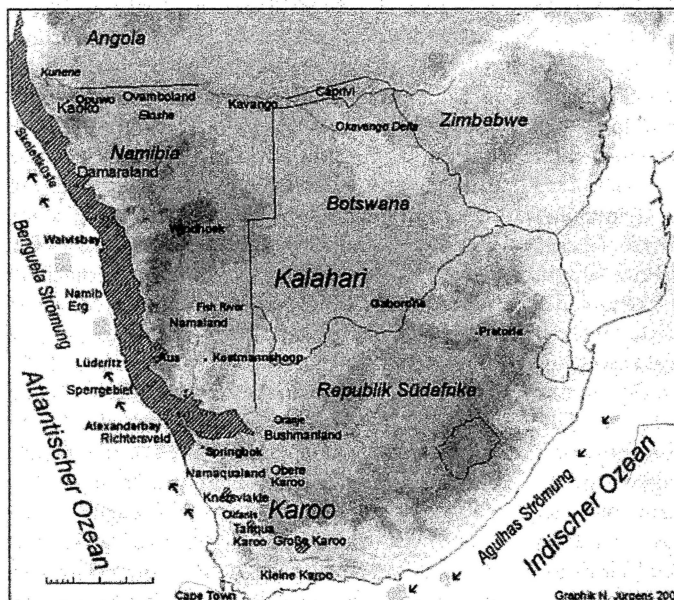


Abb. I-1

Geographische Lage und Ausdehnung der Namib-Wüste (schraffierte Fläche) an der Südwestküste Afrikas. Die Namib erstreckt sich über eine Länge von ca. 2 000 km vom südafrikanischen Namaqualand bis Süd-Angola. Im Gegensatz zu dieser beachtlichen Länge bedeckt sie zwischen dem Atlantischen Ozean im Westen und dem Randstufengebirge im Osten meist nur einen schmalen Streifen von maximal 120-140 km Breite.

kommen einer Vielzahl außergewöhnlicher organischer Anpassungen an die ariden Bedingungen und (d) der zum Teil ökologisch sehr bedeutende ozeanische Klimaeinfluß im Vordergrund.

Im Vergleich der Wüsten des afrikanischen Kontinentes kann die Namib als völliger Gegensatz zur Sahara beschrieben werden:

Während die Sahara als eine riesig ausgedehnte Wüste (ca. 800 000 km² den Kontinent vom Atlantik bis zum Indischen Ozean durchquert, ist die subtropische Hochdruckrinne im südlichen Afrika nicht hinreichend ausgeprägt, um den Kontinent auf einem Niederschlagsniveau von <100 mm a⁻¹ von West nach Ost zu durchdringen. In der Folge ist die Namib »nur« ca. 200 000 km² groß und auf den südwestlichen Teil des Kontinents beschränkt.

Trotz dieser relativ geringen Größe weist die Namib eine große klimatische Vielfalt auf. Während in der Sahara der aride Kern der subtropischen Hochdruckzelle eine Nord-Süd-Erstreckung von weit mehr als 1 000 km aufweist und die temperaten, mediterranen Winterregengebiete und die tropischen Sommerregengebiete des Sahelraumes weit voneinander getrennt sind, ist der aride Kern (>100 mm Jahresniederschlag) der Hochdruckzone in der Namib-Region maximal 200 km breit und erlaubt häufig eine großräumige Überlappung der kapensischen Winter- und der tropischen Sommerniederschläge mit der Folge bimodaler Saisonalitätsregime.

Die Ariditätsgeschichte der Namib-Region dürfte bis in die Zeit vor der Entstehung des Atlantiks zurückreichen, als die Namib-Region im Zentrum des Kontinentes Gondwanaland lag und zumindest in Teilen ein kontinentales Trockengebietsklima aufwies. Besser belegt ist die ausgeprägte Aridität seit ca. 60 Mio. Jahren, wobei geowissenschaftliche Ergebnisse und der aus der Phylogenese rekonstruierbare Evolutionsverlauf der Angiospermen zu übereinstimmenden Ergebnissen führten (WARD & CORBETT 1990). Eine feuchtere Phase vor ca. 15 Mio. Jahren hat zu einer regionalen Unterbrechung der Aridität geführt, die z. B. zu der Ausbildung ausgeprägter Kalkkrustensysteme führte, dies hat aber offensichtlich nicht zum Verlust aller alten paläotropischen Trockenelemente der Flora geführt (z. B. *Welwitschia mirabilis*).

Für KOCH (1961), dem Gründer der Wüsten-Forschungsstation Gobabeb, war die hohe Endemitenzahl der Namib einer der Gründe, die Namib sogar als die älteste Wüste der Welt zu betrachten und ihren Ursprung in der Kreidezeit zu vermuten. Nachfolgende Forschungen, die bei WARD et al. (1983, 1990), MARTIN (1960/61), BESLER et al. (1994), PARTRIDGE (1997), BLÜMEL & EITEL 1994, EITEL (1994), HÜSER et al. (1998) zusammengefaßt sind, zeigen jedoch ein differenzierteres Bild. Danach muß zwischen dem Alter des Reliefs und dem derzeit herrschenden, sehr ariden Klima unterschieden werden. Die Tieferlegung der Gondwana-Gebirge seit der Kreidezeit führte zu einer Rumpffläche (BLÜMEL & EITEL 1994), die einerseits von der Randschwelle bis in die Kalahari reicht und sich andererseits als »Namib unconformity surface« (OLLIER 1977, WARD & CORBETT 1990) zum Atlantik erstreckt.

Im Süden der Namib bildete sich dann vor ca. 4–5 Mio. Jahren nach der endgültigen thermischen Isolation der Antarktis mit den sie umkreisenden Meeresströmungen und der Ausbildung des circumantarktischen Westwindgürtels und seinen Cyclonen das heutige Winterregenklima heraus.

Von großer Bedeutung für Klima und Ökologie der Namib ist vor ca. 5 Mio. Jahren die Ausbildung des kalten Benguela-Stromes, ähnlich wie es bei der chilenisch-peruanischen Wüste mit dem Humboldt-Strom der Fall ist. Hierbei handelt es sich um eine durch die vorherrschenden SSW-Winde angetriebene Meeresströmung, die von Kapstadt bis Nordangola nachweisbar ist und sich z. T. mit etwa 40 km pro Tag nach N bewegt, zugleich aber durch Erdrotation und Passatsystem nach Westen abgelenkt wird. Vor der Oranje-Mündung hat die Strömung schon eine Breite von 150 km, und vor Südangola von über 400 km. Die Bewegung des Oberflächenwassers nach W hat ein Emporquellen des kalten Tiefenwassers an der Küste zur Folge, dessen Temperatur an der Meeresoberfläche nur 12°C betragen kann, während sie zeitgleich 300 km von der Küste entfernt 16–20°C erreicht.

Aufgrund der Kondensation wärmerer Luftmassen liegt über dem Benguela-Strom häufig eine dichte Nebelbank. Vom Flugzeug aus kann ihre Oberfläche wie eine geschlossene Schneedecke aussehen, die sich oft bis in die späten Vormittagsstunden auch über die Küstenebene der

Namib oder in tiefergelegene Talungen nach Osten hin ausbreiten kann. Die mächtigste West-Ost-Erstreckung erreicht der Nebel im Bereich der Zentralen Namib und im Richtersveld. Vor der Kunene- und Oranjemündung kann man gelegentlich erkennen, daß über dem einfließenden warmen Flußwasser, das durch den Benguelastrom nach Norden abgelenkt wird, der Nebel aufgelöst wird. Das dunke Meerwasser bildet in der weißen Nebelbank dann scheinbar einen breiten Fluß.

Mit der endgültigen Etablierung des Benguelastromes und dem daraus resultierenden Luftzirkulationssystem war – neben dem Großraumrelief und der Randstufe die letzte Stellgröße für das aride bis hyperaride Klima der Namib gegeben, womit also auch Teilaspekte der »modernen« Namib wie z. B. die Ausbildung der Küstennebel verbunden war.

Das aride Klima blieb während der Folgezeit im wesentlichen erhalten und hatte den Aufbau von Dünenfeldern zur Folge. In der Nördlichen Namib sind es die vom Huab bis nach Angola reichenden Dünen, im Süden ist es das große Dünenfeld (Südliche Namib) vom Kuiseb bis südlich von Lüderitz. Das exakte Alter dieser Dünen wird jedoch noch kontrovers diskutiert (SEELY 1987).

Im Pleistozän wurden klimatische Schwankungen nachgewiesen, die mit dem Wechsel zwischen Kalt- und Warmzeiten auf der Nordhalbkugel korreliert werden können (VOGEL et al. 1981, FRENZEL 2000, HÖVERMANN 1988). EITEL et al. (2002) ermitteln mit optisch bestimmten Sedimentationsaltern von Dünen aride Verhältnisse mit weniger als 100 mm Jahresniederschlag in ganz Namibia (außer Caprivi) während des Maximums der letzten Kaltzeit vor ca. 20 000–18 000 Jahren. Nach EITEL et al. (2002) drangen dann allmählich semiaride Verhältnisse von 200 mm Jahresniederschlag nach Süden vor und erreichten bis 14 000 BP den Windhoek-Raum. Das holozäne Klimaoptimum wurde von 8 000 bis 4000 BP ausgebildet und war wohl etwas feuchter als heute (BLÜMEL et al. 2000).

Die von EITEL et al. (2002) formulierte Annahme einer in ganz Namibia extrem ariden Kaltzeit steht aber im Gegensatz zu dem von JÜRGENS (1991, 1997) und BURKE et al. (1998) gezeigten starken Vorstoß von Floren-Elementen des Winterregengebietes, welche mit zahlreichen pflanzlichen Reliktpopulationen (z. B. aus den

Genera *Euclea*, *Rhus*, *Erioccephalus*, *Pteronia*) sowie disjunkten Taxa (z. B. *Brownanthus kuntzii*, *Eberlanzia* sp.) sowohl in der Namib und ihren Inselbergen wie auch im Escarpment bis weit nach Norden (z. T. nördlich der Zentralen Namib) nachweisbar sind. Diese Muster werden als Expansion des Winterregengebietes interpretiert (JÜRGENS 1997, JÜRGENS et al. 1997, BURKE et al. 1998). Pollenanalysen aus Tiefseebohrkernen vor der Küste belegen, daß zur Zeit des letzten glazialen Maximums sogar mit Wind und Meeresströmung transportierter Pollen von Restionaceen bis nördlich des 25. Breitengrades sedimentierte (SHI et al., 1998, 2000).

Für die Namib betrachtet ist eine wichtige Konsequenz der langfristigen und relativ konstanten ariden Bedingungen die Evolution von Organismen mit z. T. ausgeprägten Anpassungen an aride Bedingungen. Dies ermöglichte letzten Endes die Herausbildung von arid-adaptierten Ökosystemen, von denen manche bis heute von massiven anthropogenen Eingriffen teilweise verschont geblieben und in naturnahem Zustand erhalten sind.

Geographische Lage, Geologie, Geomorphologie, Topographie und Gliederung

(Jürgens & Loris)

Großraumlage

Die langgestreckte Form der Namib (vgl. S. 441) wird z. T. durch klimatische Besonderheiten bewirkt, die im nächsten Kapitel näher besprochen werden, sie wird aber zugleich durch die Topographie verstärkt. Durch die besondere tektonische Geschichte des Subkontinentes, insbesondere die Öffnung des Atlantiks finden wir entlang der gesamten Namib-Region (und sogar auf der Ostseite des Subkontinentes) eine sehr ähnliche Topographie. Von der Küste ins Inland verlaufen 80 bis 120 km breite Ebenen, die nach Osten hin leicht ansteigen. An ihrem Ostrand folgt ein Steilanstieg (Great Escarpment, Steilrand), der auf eine Randschwelle hinaufführt, die im Windhoek-Bergland bis über 2 000 mNN (im Osten im Bereich der Drakensberge sogar bis über 3 000 mNN) reicht. Nach Osten hin fällt das Pla-

teau vom Escarpment aus allmählich wieder ab und bildet das große, mit Sanden ausgefüllte Kalahari-Becken. Ein Querschnitt durch Südafrika etwa entlang des Wendekreises hat also die Form eines umgekehrten Tellers (Abb. I-2). Im Süden sind dem Hochland (African Plateau) die küstenparallelen Bergketten der Kapfaltung vorgelagert, die die Becken der Großen Karoo und der Kleinen Karoo einschließen. Nach Norden ist das Kalahari-Becken durch die wenig markante Lunda-Schwelle vom Kongobecken getrennt. In diesem topographischen Muster ist die Namib über weite Strecken nahezu deckungsgleich mit dem Bereich der Küstenebene westlich des Great Escarpment.

Latitudinale Gliederung

In der Namib können vor dem Hintergrund der klimatischen, geomorphologischen und vegetationskundlichen Gliederung 8 Untereinheiten unterschieden werden (vgl. Abb. I-3). Hier sollen

zunächst die Einheiten mit Sommerregen, danach diejenigen mit Winterregen (s. Abb. I-17) vorgestellt werden.

Die Sommerregen-Namib läßt sich von Nord nach Süd in 5 Abschnitte untergliedern.

1. Die Nördliche Namib (A) von der Nordgrenze bis zum Huab oder Uniab. Für die Grenzlegung am Huab sprechen die ersten Dünen der Scelet Coast Dünenfelder, das Fehlen von Flechtenfeldern nördlich des Huab, sowie die Dominanz der SW- gegenüber den NE-Winden (Boyd) 1983). Dafür spricht auch die Orientierung der Küstendünen (Haufendünen an Sträuchern), die südlich des Huab nach SW orientiert sind, nördlich des Huab nach NE. Abgesehen von den Dünen sind weite Flächen mit Kies bedeckt. Hamadas (Blockschuttfelder) nehmen ebenfalls einen großen Raum ein, vor allem die Schuttfächer um Inselberge.
2. Die Zentrale Namib (B) südlich vom Huab bis zum Kuiseb mit Sandwich Harbour (50km S Walvis Bay). Es handelt sich hierbei

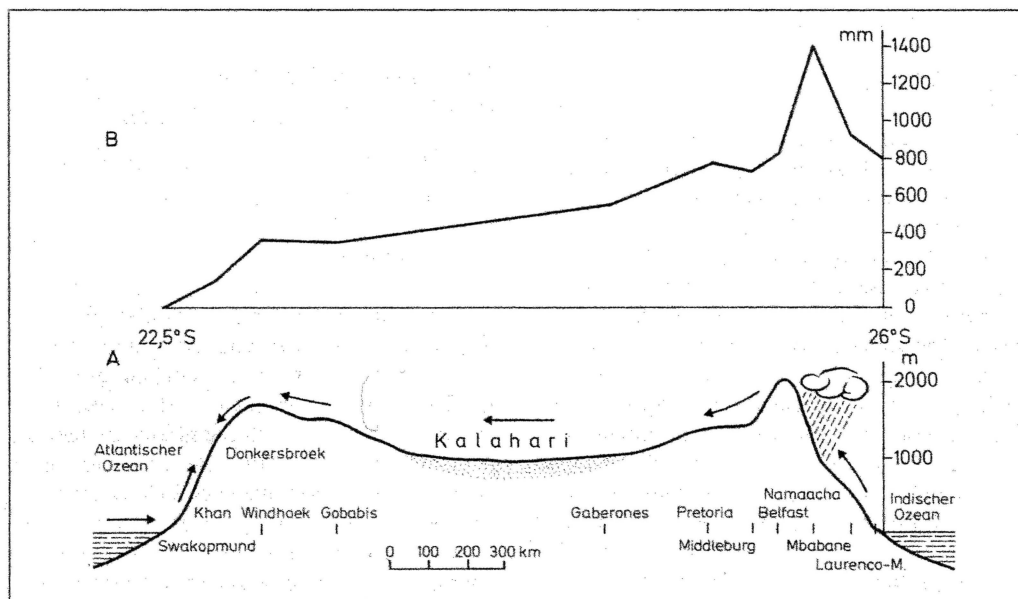


Abb. I-2 A (unten): Ein schematischer W-E-Querschnitt durch Südafrika etwa entlang des Wendekreises hat die Form eines umgekehrten Tellers. Die Pfeile zeigen die Hauptwindrichtung an (SE-Passat; nur im W bei Swakopmund SW-Brise)

B (oben): das entsprechende Niederschlagsprofil: Am Osthang der Drakensberge auf der Luvseite fallen die höchsten Niederschläge als Steigungsregen, im Lee starker Abfall, nach W weitere Abnahme, der Hochrand in Namibia wirkt sich nicht aus, am westlichen Steilabfall Abnahme der Niederschläge bis auf praktisch Null bei Swakopmund.

um eine typische Gruswüste (Serir), mit weiten eingeebneten Fastebenen, durchsetzt von Rivieren, flachen Abflußrinnen und wenigen Inselbergen. Typisch sind allerdings die Doleritrückfalten die SW-NE orientiert sind und ab ca. 20 km Küstenentfernung gehäuft vorkommen. Der Grus liegt als Schicht von 1 bis mehreren cm Dicke entweder Gips- oder Kalkkrusten auf und ist meistens in Sand eingebettet, der auch die Zwischenräume füllt. Er ist meist einige mm mit Salz verbacken, wodurch die Oberflächen stabilisiert werden. Dünen kommen nur als schmaler Streifen entlang der Küste zwischen Swakopmund und Walvis Bay vor.

Alle Gebiete südlich des Kuiseb wurden in der Vergangenheit häufig als Südliche Namib zusammengefasst. Aufgrund der klimatischen und geomorphologischen Besonderheiten sollte hier aber unterschieden werden:

3. Der Große Namib-Erg (C) (oder: das große Dünenfeld der Namib, Abb. I-23) erstreckt sich vom Kuiseb bis in den Raum nördlich von Lüderitz.
4. Die Südliche Flächen-Namib (D) umfaßt die dem Sommerregendlima zuzuordnenden mit Inselbergen durchsetzten Flächen südlich des Erg. Diese Einheit hat im Hinterland von Lüderitz noch erhebliche Ost-West-Ausdehnung. Nach Süden hin verschiebt sich die

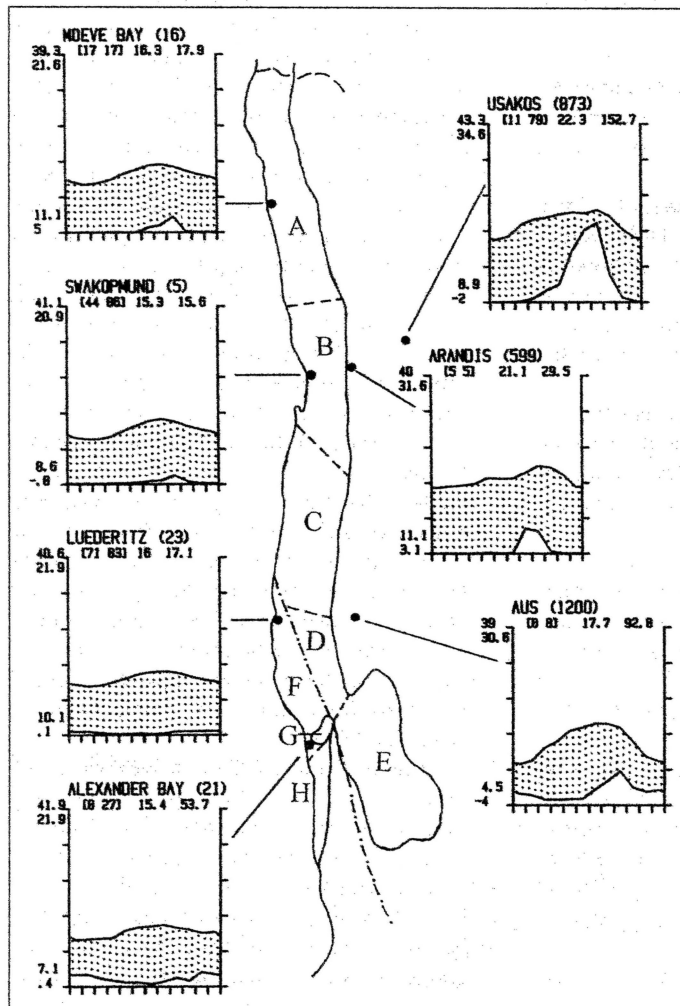


Abb. I-3 Gliederung der Namib mit typischen Klimadiagrammen.

A: Nördliche Namib (Moeve Bay). **B:** Zentrale Namib (Flächen-Namib, Kieswüste; Swakopmund, Arandis). **C:** Großer Namib-Erg (Dünenfeld). **D:** Südliche Flächen-Namib. **E:** Ost-Garieb-Namib. **F:** Sperrgebiets-Namib (Lüderitz, Alexander Bay). **G:** West-Garieb-Namib. **H:** Namaqualand-Namib. Punktiert gestrichelte Linie - Grenze zwischen Sommer- und Winterregen. Usakos und Aus Stationen schon mit deutlichen Sommerregen (ZÖ 111/11) (veränd. nach Jürgens et al. 1997).

Westgrenze des Sommerregengebietes aber immer weiter ins Inland und die Einheit läuft als Flächen-Namib im Bereich der Mine Rosh Pinah am Fuß des Escarpments (Hunsberge) keilförmig aus.

5. Die **Ost-Gariep-Namib** (E) (JÜRGENS 1991, 1997) wurde lange nicht als Teil der Namib verstanden, weil dieser weiter im Inland gelegene Teil der Sommerregen-Namib frei von den Nebel-effekten der ozeanisch getönten Teile ist. Als Gebirgswüste und als Abfolge ausgedehnter Schichtflut-Ebenen erstreckt sich die Ost-Gariep-Namib entlang und beiderseits des Oranje weit ins Inland bis in die Region um Warmbad und folgt damit der nach Osten abknickenden subtropischen Hochdruckrinne zwischen Sommerregen und Winterregen. Dieser Teil der Namib ist stark kontinental getönt.

Die **Winterregen-Namib** läßt sich ebenfalls weiter untergliedern. Die hier vorgeschlagenen Einheiten sind Übergangsgebiete zur Karoo (vgl. Kap. J, S. 514):

Die **Sperrgebiets-Namib** (F), die im Hinblick auf Landschaftscharakter und Flora bereits etwas nördlich von Liideritz als küstennahes Band ansetzt, die sich von Liideritz an zunehmend nach Osten erweitert und im Bereich der Gomsawihberge bei 70 km Küstendistanz auskeilt.

Die **West-Gariep-Namib** (G) umschließt den Nahbereich nördlich und südlich des unteren Oranjetales, der sich durch zahlreiche pflanzliche Endemiten und ein Übergangsklima auszeichnet.

Die **Namaqualand-Namib** (H) umfaßt die Bereiche der Küstenebene von Nord-Namaqualand nördlich der 100 mm Isohyete. Aufgrund der hohen Vegetationsbedeckung wird dieser Bereich oft zur Sukkulenten-Karoo (vgl. Kapitel J, Karoo, S. 514 ff.) gestellt.

Auch in der Karoo gibt es aride Gebiete mit weniger als 100mm Jahresniederschlag. Hier sind Teile der zentralen bis nordöstlichen Knersvlakte, der zentralen Tanqua-Karoo (im Regenschatten der Cederberge) und der Großen Karoo (zwischen Laingshurg und Beaufort West) zu nennen (vgl. Abb. 1-I, J-1).

Küste-Inland-Gliederung

Die besten Daten zur Gliederung der Namib in Bezug auf die Polarität zwischen der durch den kühlen nebelreichen Benguelastrom charakterisierten Küste und dem Inland liegen für die Zentrale Namib vor und sind dort bereits durch WALTER (WB2) beschrieben und in jüngerer Zeit weiter differenziert worden (JÜRGENS et al. 1997; HACHFELD 1996; HACHFELD & JÜRGENS 2000; SCHIEFERSTEIN & LORIS 1992).

Unterschieden werden:

1. Die **Nebelzone** (Äußere Namib). Die Nebelzone der Zentralen Namib wird hier über die häufige Nebelpräsenz hinaus definiert anhand der Verbreitung hoher Bodenflechtendominanz und des dominanten Strauches *Artbracrua leubrritziae* als wichtigster Vertreter der ausdauernden Vegetation, sowie edaphisch durch das Vorkommen von Gipskrusten. Im Bereich der Zentralen Namib zwischen Kuiseb und Omaruru-Fluß hat die Nebelzone die größte Ausdehnung und erreicht 50–60 km Küstenentfernung. Nach Norden wird sie enger, da nördlich der Randstufenlücke ab dem Brandberg Gebirgszüge und die Sommerniederschläge näher an die Küste rücken und dementsprechend die schütterten Strauch- und Zwergstrauchsavannen des Nama-Bioms sowie die Galeriewälder der Trockenflüsse. Auf der Höhe des Brandberges z. B. hat die Nebelzone nur noch 35 km, auf der Höhe von Möve Bay ca. 20 km Breite. Südlich des Kuiseb liegen keine systematischen Messungen der Nebelfrequenz vor. Allerdings ist davon auszugehen, daß die Nebel über dem Dünenfeld weniger weit nach Osten vordringen als in der Zentralen Namib. Im Bereich der Oranjemündung dagegen reichen die häufigen Nebelereignisse im Oranjetal (Lokalbezeichnung: Malmokkie) bis zu 80 km landeinwärts.
2. Die **Innere Namib** schließt nach Osten an und umfaßt nach dem Konzept von WALTER (WB2) diejenigen Bereiche der Zentralen Namib, die zwischen der Nebelzone und dem Randstufengebirge liegen. Innerhalb dieser Einheit wechseln mit den klimatischen Verhältnissen (5.447, 449) und den Bodenbedingungen (S. 458f.) auch die Artenzusammensetzung und die Deckungsgrade (HACHFELD

1996, HACHFELD & JÜRGENS 2000) der Vegetation. BESLER (1972) unterscheidet aufgrund von geomorphologischen Merkmalen eine Übergangszone zwischen der Äußeren und der Inneren Namib, die auch von HACHFELD & JÜRGENS (2000) als Minimumzone (ca. 25–75 km) aufgrund der Artenarmut an Höheren Pflanzen ausgegliedert wurde. In diesem hyperariden Bereich ist *Zygophyllum stapfii* die dominante perenne Art, während nach Osten hin mit zunehmendem Sommerregen annuelles oder perennierendes Grasland, Stammsukkulente (*Euphorbia danianana*), Zwergsträucher (*Calicorema capitata*) und Sträucher hinzutreten (*Acacia reficiens*, *Boscia foetida*, *Parkinsonia africana*).

3. Die Vornamib umfaßt den Übergang zu den Savannen (ZÖ III/II) und befindet sich im Bereich der Nördlichen und Zentralen Namib weitgehend im Bereich des Randstufengebirges. Entsprechend der gebirgigen Geomorphologie sind hochwüchsige Stammsukkulente hier charakteristisch; die Wiederauferstehungspflanze *Myrothamnus flabellifolius* dominiert auf flachgründigen Felsstandorten.

Deutlich anders ist die Zonierung im Bereich von Küste-Inland-Transekten südlich der Zentralen Namib. Im Süden ist eine Ausdehnung des Winterregengebietes von der Küste ins Inland hinein zu beobachten, wodurch das Ariditätsmaximum im Süden immer weiter nach Osten verschoben wird. Südlich des Breitengrades von Aus bzw. Lüderitz ist sogar festzustellen, daß die Gebirge des Escarpments (z. B. Huns-Plateau) orogene Winterniederschläge hervorrufen, wodurch das Ariditätsmaximum gänzlich an den Fuß des Escarpments rückt, d. h. zwischen das Gebirge und die nebelreichen Winterregengebiete der Küstenebenen.

1 Klima (Loris)

1.1 Allgemeines

Wie oben schon erwähnt, ist das Klima der Namib keineswegs homogen, sondern eher durch Gradienten charakterisiert, die drei große Klimaprovinzen mit jeweils spezifischen Bedingungen voneinander trennen. Allen gemeinsam

ist die Regenarmut, die unter 100 mm im Jahr liegt. Der Norden, das Zentrum und der Südosten der Namib gehören zum subtropischen **Sommerregengebiet** (Abb. 1-3, A–E). Der Südwesten wiederum befindet sich im Einflußbereich des südhemisphärischen Tiefdruckgürtels mit **Winterregen** (Abb. I-3, F–H). Entlang der Küste erstreckt sich in unterschiedlicher Breite die Nebelzone, die ein besonderes Klima aufweist.

Die Übergänge zwischen den Klimaprovinzen können sich allmählich vollziehen oder aber abrupt innerhalb von wenigen Kilometern. Von Norden nach Süden z. B. erstreckt sich der Übergang vom Sommer- zum Winterregengebiet (Abb. I-3) über das gesamte Dünenfeld vorn Kuiseb im Norden bis nach Lüderitz. Wie aus den Klimadiagrammen ersichtlich ist, regnet es in Swakopmund nur im Sommer, 30 km südlicher (Walvis Bay) können bereits Winterregen vorkommen, obschon sehr selten. In Lüderitz hingegen regnet es hauptsächlich im Winter, ebenso weiter südlich an der Oranjemündung und in Port Nolloth. Im Gegensatz zu diesem langgestreckten Gradienten vollzieht sich der Übergang von der kühl-feuchten Nebelzone zur trocken-heißen Inneren Namib, aufgrund der vom kalten Benguelastrom bedingten Inversionsschicht, innerhalb von wenigen Kilometern. Der in Abb. I-4 erkennbare deutliche Knick im Verlauf der Lufttemperatur- und feuchte bei ca. 50 km Küstenentfernung gibt den Übergangsbereich an. Ähnlich verhält sich die potentielle Evaporation (BESLER 1972). Während sie an der Küste (Walvis Bay) 1 328 mm a⁻¹ beträgt, steigt sie in Swartbank (33 km) auf 1 935 mm a⁻¹ an, springt dann aber bei Gobabeb (56 km) auf 3 470 mm a⁻¹ und verbleibt bei Ganab (114 km) mit 3 697 mm a⁻¹ mehr oder weniger auf diesem Niveau.

Das **Sommerregengebiet** unterliegt im **Winter** dem Einfluß der subtropischen Hochdruckzellen, die über den beiden Ozeanen und dem Festland liegen und äquatorwärts verlagert sind. Niederschläge fallen deswegen keine, weder im Landesinneren von Namibia noch in der Namib. Während tagsüber warme Bedingungen herrschen, sind die Nächte kühl. Im Landesinneren, sowie im Südosten der Namib (Abb. I-3, Klimadiagramm Aus; SCHULZE 1997) kann es zu Frösten kommen. In der Zentralen und Nördlichen Namib und hier vor allem im Küstenbereich sind Fröste sehr selten, kommen offensichtlich aber

vor (Klimadiagramm Swakopmund). Deren Bedeutung für die Vegetation wurde bisher unseres Wissens noch nicht eingehend untersucht. Dies betrifft auch das Vorkommen von Bodenfrösten und deren Einfluß auf Jungpflanzen oder Keimlinge.

Abgesehen davon spielen in der gesamten Namib die Föhnwinde als Extremereignisse jedoch eine bedeutsame Rolle. Sie treten hauptsächlich in den Monaten Mai–August auf bei Großwetterlagen mit starken Luftdruckgegensätzen zwischen einer kräftigen Hochdruckzelle über dem Festland und Tiefdruck über dem Ozean (GÜLLAND 1907). Dabei kommt es zu kräftigen Ostströmungen, die kalte trockene Luftmassen aus dem Hochland von Namibia über die Randstufe in die Namib verfrachten. Auf der abfallenden schiefen Ebene werden sie adiabatisch erwärmt (SCHENK 1985) und können sich zu heftigen, heißen und sehr trockenen (60kmh^{-1} $47,5^\circ\text{C}$, $2\%\text{RF}$) Föhnstürmen aufbauen. Sie haben durch die Austrocknung und vor allem den Sandschliff z. T. katastrophale Folgen für die Vegetation (S. 495). In Abb. I-5 ist der Verlauf von Lufttemperatur und -feuchte während eines solchen Ereignisses in unmittelbarer Nähe der Küste, bei Wlotzkas Baken dargestellt. Der Wind setzte am 19.08 morgens um ca. 8:00 h unvermittelt ein, nachdem er sich während der

Nacht durch die vorlaufende Kaltluft von $4,8^\circ\text{C}$ angekündigt hatte. Anschließend stieg die Lufttemperatur sehr steil an und erreichte um 11:30 h $47,4^\circ\text{C}$, die RF fiel auf 3% ab. In der darauf folgenden Nacht flaute der Wind ab, setzte morgens wieder ein, hielt aber nicht lange an. In den Tagen danach baute sich das kühl-feuchte Küstenwetter wieder auf. In der Nacht vom 23.08 auf den 24.08 kündigte sich ein neuer Vorstoß des Ostwindes an, erkennbar an dem raschen Abfall der Lufttemperatur auf $4,5^\circ\text{C}$.

In der Regel ist der Föhn aber nur ein sehr warmer und lebhafter Wind. Er dringt nicht immer bis zur Küste vor, sondern »steht« meistens in ca. 30–40 km Entfernung davor. Ursache ist die Inversionsschicht, von der die warme Luft nach oben abgelenkt wird.

In diesen Fällen bleibt der Küstenstreifen von der austrocknenden Wirkung verschont, nicht aber der vom Wind überstrichene Osten. Da der Föhn hier über Tage und Wochen persistent weht, ist der austrocknende Effekt beträchtlich. Besonders ungünstig sind die Folgen für die Auskeimung bzw. für die Keimlinge im Spätsommer und Herbst, wenn der Wind sich unmittelbar

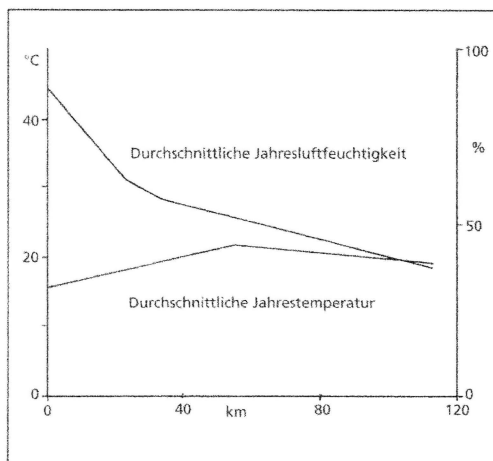


Abb. 1-4 Jahresmittel der Lufttemperatur ($^\circ\text{C}$) und relativen Luftfeuchte (RF in %) von der Küste bis an die Ostgrenze der Namib. Die Steigungsänderung in der Temperaturkurve gibt die Grenze zwischen der Äußeren Namib (Nebelzone) und der Inneren Namib deutlich an (aus Seely 1988)

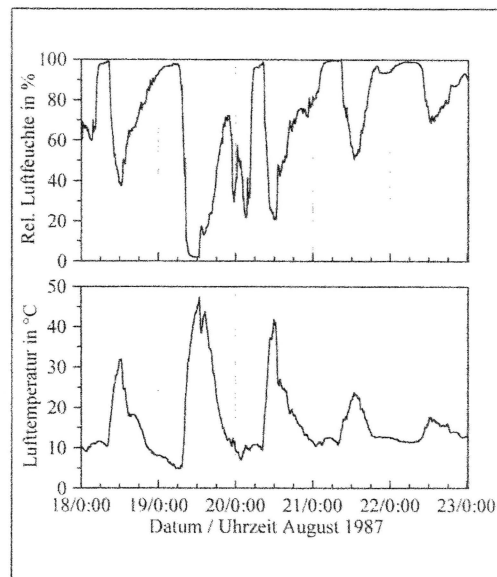


Abb. 1-5 Verlauf der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchte während eines Föhnereignisses (»Ostwind«) in der Zentralen Namib, im Flechtenfeld 4 bei Wlotzkas Baken und die Tage danach mit dem typischen kühl-feuchten Wetter in der Nebel-Zone.

nach Regen einstellt. Daher kann dieser Bereich der Namib (Innere Namib) auch als Föhnwüste bezeichnet werden.

Im **Sommer** verlagern sich die Hochdruckzellen nach Süden. Aufgrund der steigenden Temperaturen über dem Festland entstehen Hitzetiefs (über der Kalahari und Angola/Zaire) die feucht-warme Luftmassen aus dem Indischen Ozean (SE-Passat) vor allem aber aus den Tropen (SW-Monsun) über das Festland bzw. nach Süden lenken (STENGEL 1966b, HÜSER 1975, OLSZEWSKI 2000). Nach Namibia dringen diese Luftmassen meistens von NE ein und bewegen sich nach SW. Auf ihrem Weg verlieren sie durch Gewitterregen Feuchtigkeit. Die Niederschlagsmenge nimmt infolgedessen ab (STENGEL 1966b). Wie der Abb. 1-6 zu entnehmen ist, fällt sie vom namibianischen Hochland ausgehend (Windhoek, Okohandja) bis in den Randstufenbereich (Karibib, Usakos) mehr oder weniger stetig ab. Im Bereich der Inneren Namib ab Usakos (140 km Küstenentfernung) bis zum Beginn der Nebelzone bei Arandis (ca. 50 km Küstenentfernung), ist der Abfall deutlich steiler, ab hier bis zur Küste aber auffallend flacher. Diese Modulation der Niederschlagskurve hat verschiedene Gründe. So wird der steile Abfall in der Inneren Namib einerseits von den als Barriere wirkenden Gebirgsmassiven (WARD et al. 1983) im Bereich der Randstufe (Brandberg, Spitzkoppe, Erongo, Gamsberg) und andererseits von der Inversionsschicht verursacht. Hierzu kann in der Zentralen Namib oft beobachtet werden, daß sich bei Ostströmungen mit feucht-warmen Luftmassen aus dem Inland, über den Gebirgen mächtige Gewitterwolken aufstürmen, die sich dort stationär abregnen. Dennoch können die Gewitter auch in die Namib ziehen, verlieren aber auf ihrem Weg nach Westen zusehends an Intensität (SHARON 1981). Dies tritt besonders dann ein, wenn eine weit ins Inland reichende Inversionsschicht mit einem starken SW-Wind vorliegt. Da dieser Aufwinde verhindert, verlieren die Quellwolken den Kontakt zum Boden, lösen sich zunehmend auf und ziehen oberhalb der Inversionsschicht Richtung Ozean. Zu Regen über der Namib kommt es daher nicht. Als Ursache für die Auflösung der Wolken ist auch ein »Föhneffekt« denkbar.

Falls die Inversionsschicht aber nur schwach entwickelt ist und nicht weit ins Inland reicht, kann es über der Namib durchaus zu Gewitter kommen. Aber auch dann nimmt ihre Häufig-

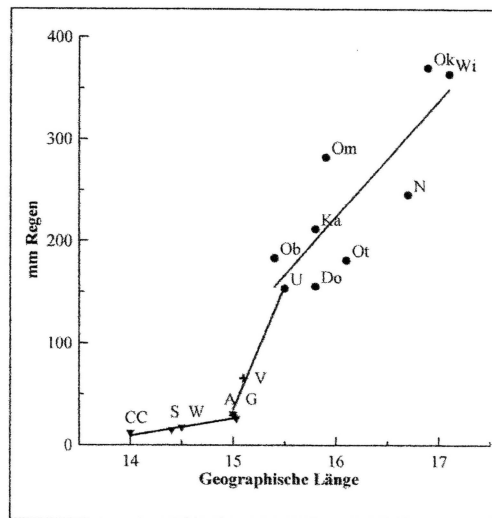


Abb. 1-6 Dreistufige Abnahme der Niederschlagsmengen ausgehend vom Hochland im Landesinneren im Osten bis zur Küste im Westen. Abkürzungen der Ortsnamen: Wi — Windhoek, Ok — Okohandja, Om — Omaruru, N — Naos, Ka — Karibib, Ot — Otjimbingwe, Ob — Okombahe, Do — Donkerhuk, U — Usakos, V — Vergenook, A — Arandis, G — Gobabeb, W — Walvis-Bay, S — Swakopmund, CC — Cape Cross.

keit und Intensität mit zunehmender Nähe zur Küste ab (LANCASTER et. al. 1984). Die räumliche Verteilung der Gewitter ist offensichtlich zufällig, da in dem untersuchten Gebiet zwischen Kuiseb und Swakop keine bevorzugten Bahnen beobachtet werden konnten, offenbar aber eine positive Korrelation zur Höhenlage (SHARON 1981, GAMBLE 1980).

Die Gewitterregen können demzufolge nicht für den flacheren Abfall der Niederschlagskurve in der Nebelzone verantwortlich sein. Dies wird von anderen Regenfällen bewirkt, die in der Namib, vor allem aber nördlich des Swakop Rivier beobachtet wurden. Es handelt sich um einen »Landregen«, dessen Herkunft und Mengen aufgrund fehlender Daten nicht ermittelt werden können (SHARON 1981). Die Beobachtungen lehren jedoch, daß es sich in einem variablen Grenzbereich zur Inneren Namib (zwischen 25-60 km) offenbar um Durchmischungsregen an der Front zwischen der kühlen Ozeanluft und der feucht-warmen Inlandsluft handelt. Darüber hinaus kann an den höheren Inselbergen und Doleritrückén, die in ca. 20 km Küstenentfer-

nung gehäuft auftreten, Regen auch orographisch ausgelöst werden, wie des öfteren beobachtet wird. Die feuchten Luftmassen stammen aus nördlichen bis nordwestlichen Richtungen. Die Regenfälle treten räumlich nur begrenzt auf und sind auch nicht ausgiebig (Messungen liegen bisher keine vor). Dennoch ist ihre Wirkung auf die Vegetation deutlich zu erkennen, nämlich an schmalen Streifen von frischer Vegetation, vor allem auf Felsstandorten, da hier das Regenwasser von den Felsen abläuft und am Fuße derselben versickert. Schon geringe Regenmengen können somit die Wasserversorgung der Pflanzen verbessern, die meistens an diesen bevorzugten Stellen wachsen. So erhält z. B. eine Spalte zwischen zwei Felsen von 1 m² Fläche 1 Liter Wasser nach einem Regen von nur 1 mm.

Bemerkenswert ist, daß die Namib (abgesehen vom Süden) keinen Regen aus dem Westen, also unmittelbar vom Atlantik erhält. Zwei Ursachen sind dafür verantwortlich. Einerseits liegt die atlantische Hochdruckzelle sehr nahe am Festland (LANCASTER et. al. 1984). Dies hat zur Folge, daß die auf dem Festland ankommenden Luftmassen einen kurzen Weg über den Ozean zurücklegen und nur wenig Feuchtigkeit aufnehmen können. Hinzu kommt, daß der Atlantik deutlich kälter als der Indische Ozean ist und dementsprechend denselben Effekt hat.

Abgesehen von diesen generellen, über Jahrzehnte hinweg wirksamen Mechanismen, kommt es aber auch zu Konstellationen, die der Wüste starke Niederschläge bescheren. Es sind die sogenannten »Jahrhundertregen«: 1892 und 1934 waren solche Regenjahre. 1934 fielen von Februar bis April insgesamt 147 mm. Auch im Jahre 2000 fielen mehr Niederschläge als normal. In Arandis (50 km von der Küste entfernt) waren es 78 mm, 10 km von der Küste entfernt immerhin noch 59 mm. Solche Regenmengen sind für die ausdauernde Vegetation sehr wichtig, da größere Wassermengen im Boden gespeichert werden. Sträucher, wie *Arthroa leubnitziae* und *Salsola* sp., sowie *Welwitschia mirabilis* mit tiefen Wurzelsystemen können davon jahrelang profitieren. Das gespeicherte Wasser liegt jedoch nicht, wie bisher angenommen, hauptsächlich als Haftwasser vor, sondern als Staunässe oberhalb einer kompakten Kalkkruste (s. S. 460, 487). Die »Jahrhundertregen« treten nur unter bestimmten Voraussetzungen ein. Eine davon ist eine außergewöhnlich weite Verlagerung tropischer Luft-

massen (HÜSER 1975, STENGEL 1966b, »Kongo Air Boundary«) nach Süden. Eine zweite ist das Verschwinden der Temperaturinversion. Dies tritt dann ein, wenn der Benguelastrom schon weit südlich nach Westen abgelenkt wird und warmes Wasser aus Äquatornähe nach Süden strömt. Ein Zusammenhang zum El Niño-Phänomen an der südamerikanischen Küste wird diskutiert (TAUNTON-CLARK et. al. 1988, SHANNON et. al. 1986).

Der **Südwesten der Namib** (F, G und 1-1 in Abb. 1-3) unterliegt dem Einfluß der circumantarktischen Tiefdrucksysteme, die mit der kühlfeuchten Luft aus dem Südatlantik Winterregen bringen. In Lüderitz sind die Mengen mit denen in der Zentralen Namib vergleichbar, weiter südlich mit über 50 mm sind sie jedoch deutlich höher (Alexanderbay, Port Nolloth).

Die **Nebelzone** besitzt ein »paradoxes« Klima (LOGAN 1960, 1970). Es herrscht extreme Niederschlagsarmut, aber bei kühlfeuchten atmosphärischen Bedingungen mit häufigem Nebel und Tau. Diese Bedingungen spiegeln sich unmißverständlich in der Vegetation wider, mit der reichhaltigen, poikilohydran Flechtenvegetation und den Höheren Pflanzen, die Nebel als Wasserressource nutzen (s. S. 482) und offenbar deswegen in der Nebelzone auch endemisch sind. Die Feuchtigkeitsquelle ist der Atlantische Ozean. Wenn warm-feuchte Luftmassen aus küstenfernen Gebieten über das kalte Wasser des Benguelastromes (12–15°C) strömen und dabei unter den Taupunkt abgekühlt werden, entsteht Nebel. Dieser kann sich zu einer Nebelbank von bis zu 600 m Höhe auftürmen. Während des Vormittages verbleibt er meistens über dem Ozean, greift aber vor allem im Winter als Hochnebel (Stratuswolken) einige km über das Festland. Hier bewirkt er eine andauernde Bewölkung, die für die Vegetation in Küstennähe von großer Bedeutung ist (s. S. 482 ff.).

Die Verteilung des Ozeannebels und der kühlfeuchten Luftmassen über das Festland, sowie die Entstehung von Nebel daselbst und dessen Abscheidung am Boden besorgen die lokalen Windsysteme und Luftströmungen. Von großer Bedeutung ist der aus SW wehende Seewind, sowie die Kaltluftströme aus dem Osten. Der SW-Wind baut sich ab dem frühen Nachmittag kontinuierlich auf. Der Antrieb hierfür wird durch die Aufheizung der Luft auf den Flächen der Namib und den küstenfernen Gebieten des Inlandes vor

allem der Gebirgsmassive gesetzt. Da die warmen Luftmassen hochsteigen, sinkt in Bodennähe der Luftdruck. Im Gegensatz dazu bleibt die Lufttemperatur über dem Ozean kühl und der Luftdruck vergleichsweise hoch. Die Folge ist ein ins Inland gerichteter abfallender Druckgradient, entlang dessen die kühl-feuchte Ozeanluft einfließt und sich zum Seewind (aus SW) aufbaut. In der oberen Atmosphäre setzt ein Gegenwind ein (SCHENK 1985; LINDESAY & TYSON 1990), der die dort aufgebauten Druckgradienten (Hoch im Inland, Tief über dem Ozean) wieder ausgleicht. Dauer und Stärke des Seewindes werden von dem Grad der Aufheizung im Inland gesteuert. Da diese im Sommer deutlich höher ist, nimmt der Wind während dieser Jahreszeit an Stärke zu und hält länger an. Unabhängig davon werden zu jeder Jahreszeit Stratuswolken vom Ozean landeinwärts verfrachtet. Falls solche nicht vorhanden sind, fließt kühl-feuchte Luft ein.

Während der Nacht dreht sich der thermische Gradient um, denn durch die langwellige Ausstrahlung über den wolkenfreien Gebieten, vor allem östlich der Nebelzone, wird in Bodennähe Kaltluft produziert, deren Temperatur (3–5°C) deutlich unter der der Ozeanluft (13–15°C) liegen kann. Die Kaltluft bleibt nicht an Ort und Stelle liegen, sondern fließt entlang der schiefen Ebene Richtung Küste und macht sich schon ab ca. 21 Uhr zunächst als laminare Strömung in den Rivieren bemerkbar, sie kann sich aber auch zu einem kalten NE-Wind entwickeln. Dieser Zustrom von Kaltluft ist ausschlaggebend für die Nässebildung in der bodennahen Luftschicht.

1.2 Räumliche und zeitliche Verteilung der Nebelnässe in der Zentralen Namib

Die aus Beobachtungen abgeleitete Annahme, daß der Nebel für Pflanzen und Tiere eine bedeutsame Wasserquelle ist, führte schon frühzeitig zu systematischen Messungen seiner Häufigkeit und Mengen. Die ersten Beobachtungen zur Häufigkeit wurden in den Jahren 1899–1905 durchgeführt (GÜLLAND 1907), systematische Messungen einschließlich der Mengen von G. Boss in Swakopmund. Diese wurden von WALTER (1936) ausgewertet. Danach trat in Swakopmund

Nebel an 200 Tagen im Jahr auf, die durchschnittliche Menge pro Jahr lag zwischen 40–50 mm. Spätere Messungen ebenfalls in Swakopmund (NAGEL 1962, LANCASTER et. al. 1984) durchgeführt, ergaben eine Häufigkeit von nur 155 bzw. 121 Tagen, mit jeweiligen Mengen von 130 mm bzw. 30–45 mm. Der Nebelbeitrag unterliegt in der gesamten Namib einer gewissen räumlichen und zeitlichen Variabilität (OLLIVIER 1992). Danach liegt das Gebiet mit der höchsten Nebelhäufigkeit von ca. 120 Tagen zwischen 21,5°S und 23,5°S (Cape Cross bzw. Conception Bay) im Küstenbereich der Zentralen Namib. Von hier ausgehend nimmt sie sowohl nach Norden wie auch nach Süden ab. In Möwe Bay im Norden sind es nur noch 79 Tage, in Lüderitz (Diaz Point) im Süden 117 und in Alexander Bay 67.

Auch landeinwärts nimmt die Nebelhäufigkeit ab. Im Bereich der Zentralen Namib von 120 Tagen an der Küste auf 40 Tage in 40 km Entfernung und auf ca. 5 Tage in 100 km Entfernung. Landeinwärts dringt der Nebel am weitesten im Bereich der Zentralen Namib zwischen dem Huab-Fluß im Norden und Walvis Bay im Süden vor, regelmäßig allerdings nur bis auf 60–70 km, episodisch aber bis 100 km. Auffallend ist, daß dieses Gebiet auf der Höhe der Randstufenlücke liegt (Abb. 1-9), wodurch der Luftaustausch zwischen Ozean und Festland begünstigt und das tiefe Vordringen der ozeanischen Luft erst ermöglicht wird. Von den genannten Orten ausgehend, verengt sich die Nebelzone sowohl nach Norden wie auch nach Süden auf eine Breite von 30 km und weniger, aufgrund der näher zur Küste rückenden Gebirgskzüge.

Im Gegensatz zu der mehr oder weniger asymptotischen Abnahme der Häufigkeit, weisen die Messungen von BESLER (1972) auf einen unterschiedlichen Verlauf der abgeschiedenen Mengen hin. Landeinwärts nimmt sie zunächst zu, von 38 mm an der Küste auf 67 mm in 22 km Entfernung, um dann wieder auf 61 mm in 33 km und auf 29 mm in 56 km Entfernung abzunehmen. Einen ähnlichen Verlauf stellten auch LANCASTER et. al. (1984) entlang eines Transektes weiter im Süden ausgehend von Walvis Bay bis Gobabeb im Inland fest.

Ein differenzierteres Muster stellte LORIS nach Messungen, die im Zusammenhang mit den Untersuchungen zur Ökologie der Flechtenfelder (s. unten, S. 454, 489f.) und zum Wasserhaushalt des Strauches *Arthroa leubnitziae*

durchgeführt wurden. Die Messungen begannen bereits 1987 und laufen bis auf weiteres.

Im Unterschied zu den eher meteorologisch begründeten Messungen, hatten diese aber zum Ziel die Bedeutung der Nässe zu untersuchen, die aus dem atmosphärischen Nebel auf Strukturen in unmittelbarer Bodennähe (Wuchsort von Pflanzen) abgeschieden wird. Dazu wurden Nebelsammler konstruiert, die an die Wuchsform von Pflanzen angepasst sind und am Wuchsort aufgestellt werden können. Für die Untersuchungen an Flechten (SCHIEFERSTEIN 1989, SCHIEFERSTEIN & LORIS 1989) wurden an die Strauchflechte *Teloschistes capensis* angepasste Drahtsammler verwendet, für alle weiteren aber Lamellensammler, die der Wuchsform des dominanten Strauches *Arthroa leubnitziae* entsprechen. Die verwendeten Sammler (Abb. I-7) unterscheiden sich in zwei Aspekten von den handelsüblichen engmaschigen Drahtnetzen. Einerseits wird mit ihnen die für die Pflanzen wichtige, kurz oberhalb des Bodens eingetragene Nässe aufgefangen. Die in der Meteorologie verwendeten Drahtnetze hingegen sind in 1,5 Meter Höhe installiert, hier unterscheidet sich der Nässeeintrag aber deutlich vom dem oberhalb des Bodens (SCHIEFERSTEIN 1989). Schon in 50 cm Höhe kann die Menge das Dreifache, in 150 cm sogar das Siebenfache, von der kurz oberhalb des Bodens betragen.

Andererseits ist, im Gegensatz zu den Drahtnetzen, die Winddurchlässigkeit gewährleistet, als eine wichtige Voraussetzung für die wirksame Auskämmung des Nebels (vgl. S. 490). Die Messungen wurden entlang von 3 Transekten durchgeführt. Die Angabe der Mengen erfolgt in Milliliter Wasser, da der Sammler eine räumliche Konstruktion ist und deswegen nicht den Nie-

derschlag auf die Flächeneinheit in Millimeter mißt. Dies gilt übrigens auch für die Drahtnetze (Abb. I-8).

Darüber hinaus können die Jahresangaben in mm (z.B. 67mm bei BESLER 1972) irreführend sein, da sie für die Wurzeln der meisten Höheren Pflanzen nicht verfügbar sind. Dies lehrt die Beobachtung, wenn bei einem schweren Nebelerignis der Boden nur 2–3 mm tief durchfeuchtet wird. In dieser Bodenschicht befinden sich aber keine Wurzeln und die geringe Feuchte verdunstet nach Sonnenaufgang innerhalb von 1–2 Stunden. Nebelmessungen sind nach wie vor ein methodisches Problem.

Transekt 1 liegt im zentralen Flechtenfeld von Wlotzkas Baken und erstreckt sich 28 km von der Küste landeinwärts parallel zur Längsachse des Flechtenfeldes, also von SW nach NE. Transekt 2 wurde entlang der Straße von Swakopmund nach Usakos eingerichtet und hat eine Länge von 70 km. Transekt 3 verläuft entlang der Küste (Abb. I-9) von Swakopmund im Süden bis Henties Bay im Norden (70 km). Die Nebelsammler wurden in möglichst kurzen Abständen zueinander auf vergleichbaren Geländestrukturen aufgestellt, damit die räumliche Verteilung des Nebeleintrages möglichst genau

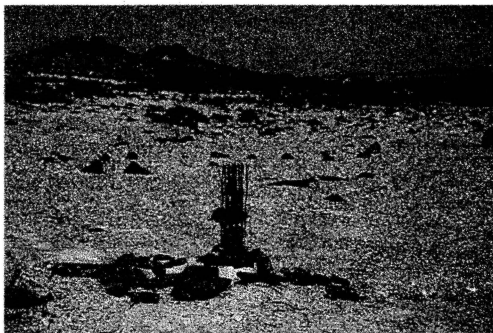


Abb. 1-7 Lamellen-Nebelsammler und Kontrollgefäß (Foto: Loris).

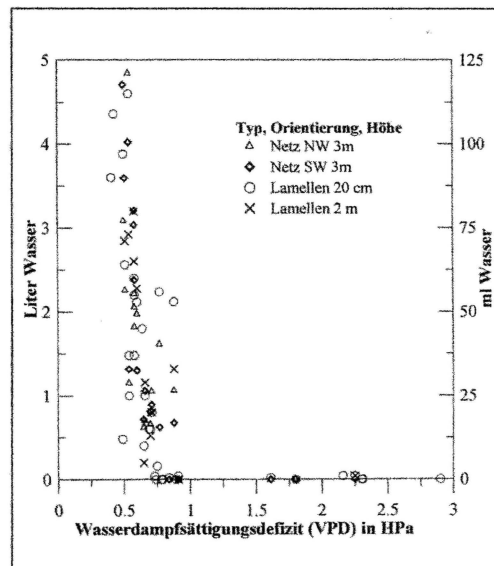


Abb. 1-8 Abhängigkeit des Nebeleintrages in der bodennahen Luftschicht vom Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD) für verschiedene Typen von Nebelsammlern mit unterschiedlicher Orientierung.

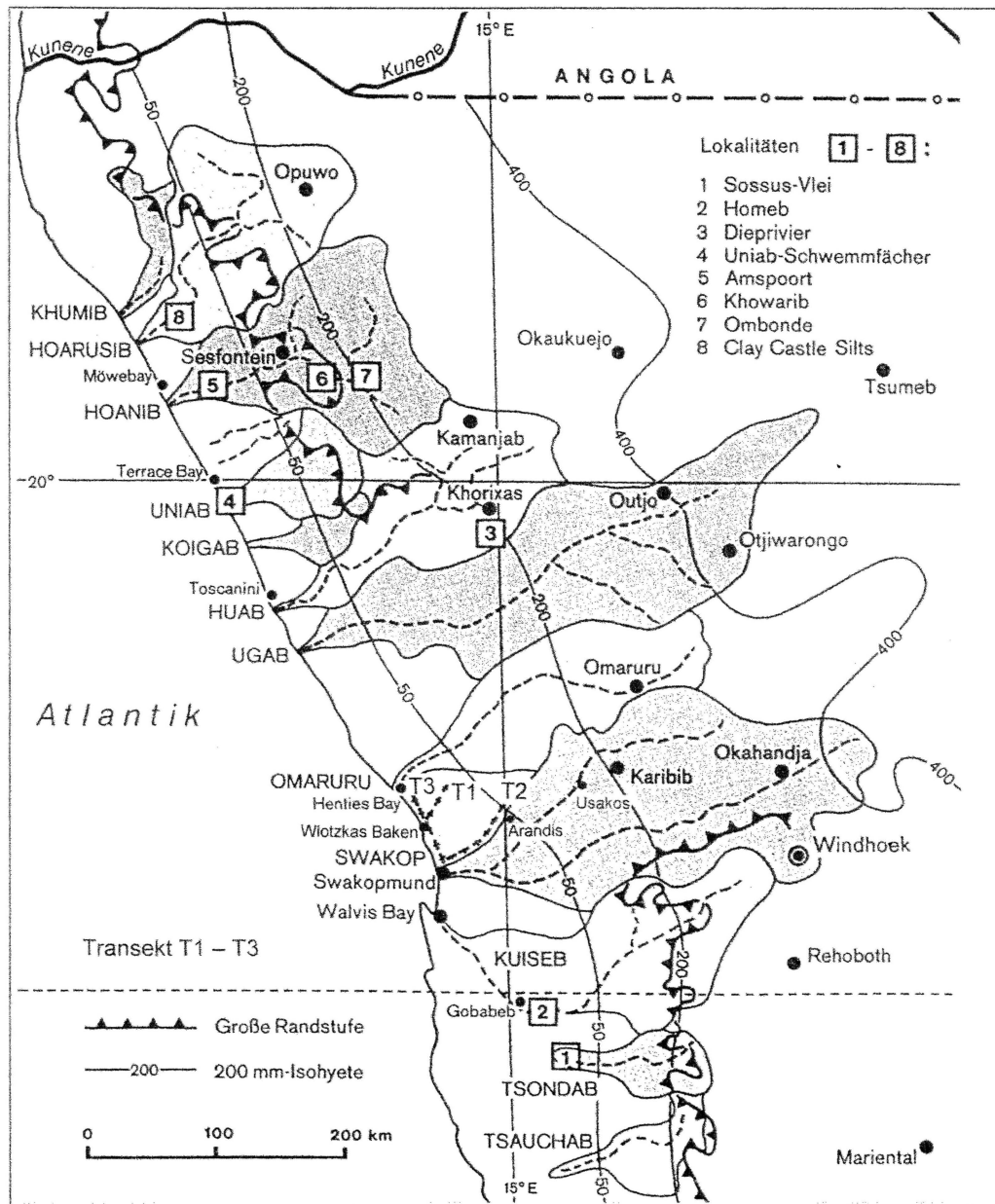


Abb. I-9 Die Einzugsgebiete episodischer Flüsse (Riviere) im nordwestlichen Namibia. Die 50 mm-Isohyete begrenzt die vollaride Küstenwüste, der östliche Rand der Namib entspricht der 100 mm-Isohyete (etwa auf halber Strecke zwischen der 50 mm. und der 200 mm-Isohyete). (nach Jacobsen et al. 1995, aus Blümel et al. 2000 verändert) T1-T3: Transekte der Nebelmessungen.

erfaßt werden konnte. Zur Klärung spezieller Fragestellungen erfolgten darüber hinaus aber auch gezielte Messungen an einzelnen Standorten (LORIS, unveröffentl.).

In Abb. I-10 sind die Ergebnisse für das längere Transekt 2 (Swakopmund-Usakos) aufgetragen. Dargestellt ist der Jahresmittelwert, sowie die für Winter und Sommer aufgeschlüsselten Mittelwerte. Als Winter werden die Monate April bis August betrachtet, in denen regelmäßig Föhnwinde vorkommen, als Sommer die Monate September bis März ohne Föhnwind. Es sind 2 Maxima ausgebildet, ein küstennahes bei ca. 20 km, gefolgt von einem Minimum bei 30 km und einem küstenfernen Maximum bei ca. 40 km. Ab hier nimmt der Nässeeintrag asymptotisch ab. Die beiden Maxima entstehen zu unterschiedlichen Jahreszeiten, das küstennahe durch einen übermäßig hohen Nässeeintrag während des Winters, das küstenferne im Sommer.

Ein vergleichbares Muster liegt auch entlang des 1. Transektes (im Flechtenfeld von Wlotzkas Baken) vor, das ca. 35 km nördlicher liegt. Obwohl es nur 28 km ins Inland reicht, ist auch hier

(Abb. 1-11) das küstennahe Maximum bei ca. 18 km und ein darauf folgendes Minimum bei 25 km ausgebildet. Das küstenferne Maximum ist durch die fehlende Entfernung nur noch angedeutet. Abgesehen davon besteht zu Transekt 2 (Swakopmund-Usakos) aber eine deutliche Übereinstimmung. Dies trifft auch für die jahreszeitliche Verteilung (Winter/Sommer, im Diagramm nicht aufgeschlüsselt) der Mengen zu (Abb. 1-12).

Bemerkenswert ist die Stabilität des Nässeeintrages, denn auch nach 10 Jahren hat sich an der zeitlichen und räumlichen Verteilung nichts geändert. Da auch LANGASTER et. al. (1984) nach ihren Messungen von 1976 bis 1981 zu ähnlichen Ergebnissen am Südrand der Zentralen Namib kamen, kann davon ausgegangen werden, daß die geschilderten Muster des Nässeeintrages in der Zentralen Namib generell gültig sind.

Davon ausgehend wurden die vorhandenen Daten, zusammen mit den Messergebnissen entlang der Küste (Transekt 3, Swakopmund-Hentiesbay, Abb. I-13) zu einem Modell für die gesamte Nebelzone zwischen Swakopmund und Hentiesbay zusammengefasst (Abb. 1-14). Abgesehen von der wellenförmigen Verteilung landeinwärts, fällt auf, daß auch entlang der Küste

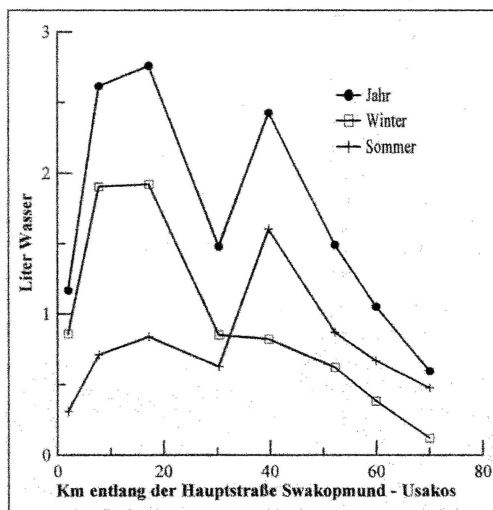


Abb. 1-10 Jahresmittel der gemessenen Nebelnässe (Lamellensammler) in der bodennahen Luftschicht und die für Winter und Sommer aufgeschlüsselten Werte, entlang des Transektes 2. Die Entfernungen sind nicht senkrecht zur Küste gemessen, sondern entlang der Hauptstraße von Swakopmund nach Usakos, die von SW nach NE, +/- parallel zur Hauptrichtung des Seewindes verläuft.

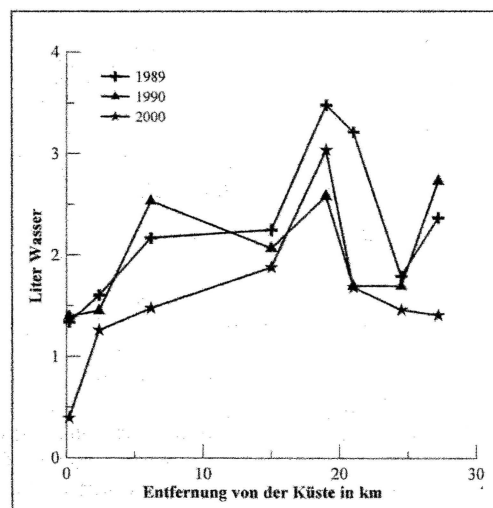


Abb. I-11 Vergleich der Mengen gemessener Nebelnässe in der bodennahen Luftschicht für einzelne Jahre, entlang des Transektes 1 im Flechtenfeld von Wlotzkas-Baken. Die Entfernungen sind parallel zur Längsachse des Flechtenfeldes gemessen, die von SW nach NE orientiert ist.

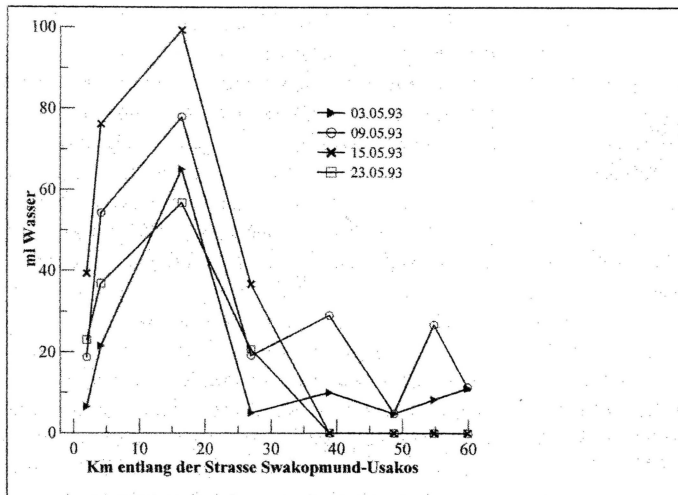


Abb. I-12
Vergleich der Mengen gemessener Nebelhäse in der bodennahen Luftschicht für einzelne Tage, entlang des Transektes 2. Der niedrige Eintrag ab 25 km ist auf häufigen Föhn zurückzuführen.

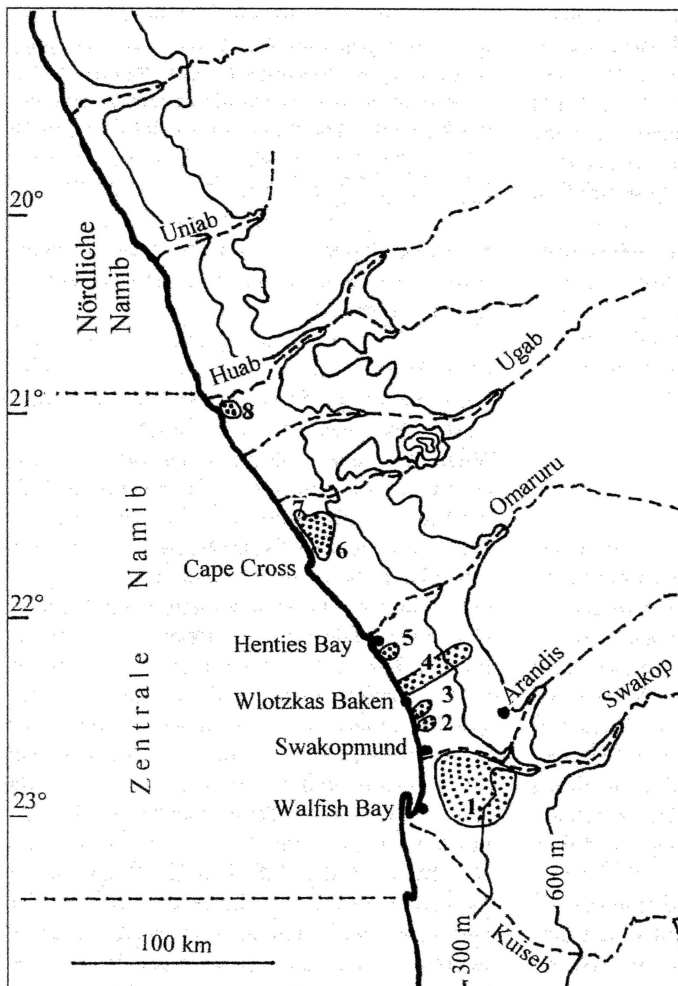


Abb. I-13
Geographische Lage und Ausdehnung der 8 Flechtenfelder in der Zentralen Namib (nach Schieferstein 1989).

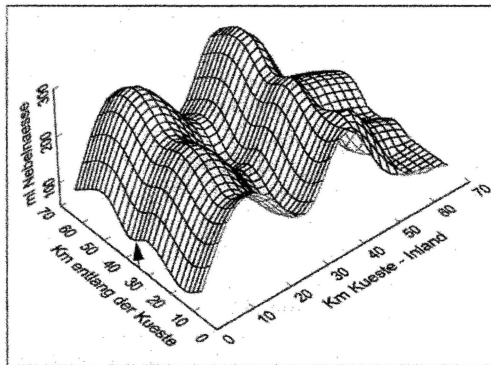


Abb. 1-14 Modellhafte Darstellung des Nebelintrages (Monatsmittel) in dem Landschaftsausschnitt der Zentralen Namib zwischen Swakopmund und Hentiesbay.

der Nässeeintrag nicht gleichmäßig erfolgt. Bemerkenswert ist die niedrigere Menge auf der Höhe des Flechtenfeldes von Wlotzkas Baken (bei 35 km, ein Gebiet mit hoher Flechtendichte) im Vergleich zu den flechtenfreien Gebieten nördlich und südlich davon (Abb. I-15). Die Problematik dieser unerwarteten Gegenläufigkeit wird weiter unten ausführlicher diskutiert.

Unterschiede liegen auch in den Nebel-Mengen von Jahr zu Jahr vor. So erfolgte der höchste Nässeeintrag in 1989 mit 2 183 ml, gefolgt von 1990 mit 1976 ml und von 2000 mit 1 885 ml (Die Angaben beziehen sich auf einen Sammler pro Jahr).

1.3 Nebeltypen

Die jahreszeitliche Verschiebung des maximalen Nässeintrages von der Küstennähe landeinwärts weist auf unterschiedliche Gesetzmäßigkeiten und die Bedeutung der verschiedenen Nebeltypen hin, die den Nässeeintrag in den jeweiligen Gebieten steuern. Diese sind: der Treib- oder Advektionsnebel, der Front- oder Durchmischungsnebel, der Nieselregen und der Bodennebel. Abgesehen vom Bodennebel, der kaum eine Rolle spielt, tragen die anderen zum jahreszeitlich unterschiedlichen Nässeeintrag an jedem Ort der Nebelzone bei.

Man kann eine küstennahe und eine küstenferne Zone differenzieren, getrennt durch eine Mittelzone bei ca. 30 km. Die Zonen unterscheiden sich nicht nur durch die Nebelniederschläge,

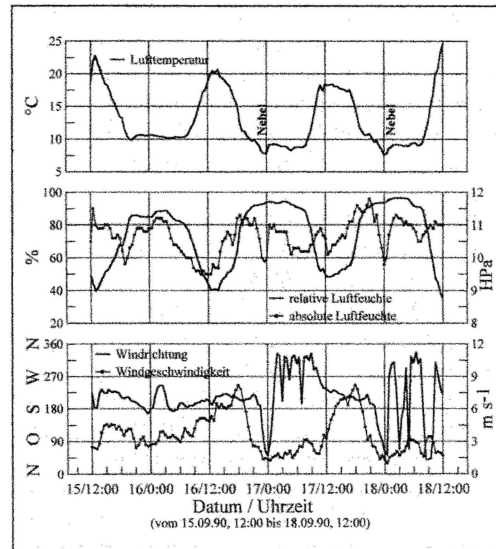


Abb. 1-15 Kaltluftströme in der Zentralen Namib und ihre Bedeutung für die Nebelbildung in der bodennahen Luftschicht. Hier bildet sich nassender Nebel nur, wenn vom Ozean feuchte und aus dem Inland kalte Luft einströmt, wie es am 17.09. und 18.09.1990 mit 1 ml bzw. 6 ml gemessener Nässe der Fall war.

sondern spiegeln sich auch in der Flechtenvegetation wieder.

Der Treibnebel hat seinen Ursprung über dem Ozean, wo er advektiv entsteht. Wie oben schon erwähnt, wird er am späten Nachmittag landeinwärts verfrachtet. Nässe schlägt sich aber noch keine nieder, da die Boden- und Lufttemperaturen über dem Festland höher liegen als die der Seeluft. Infolgedessen verdunsten die Nebeltröpfchen wieder, falls sie wegen den noch herrschenden Aufwinden überhaupt in Richtung Boden absinken. Die Unterkante der landeinwärts ziehenden Wolken wird daher in einer bestimmten und konstanten Höhe über der Bodenoberfläche gehalten und überdeckt die Landschaft wie eine Jalousie. Wird der Nebel auch noch nach Sonnenuntergang landeinwärts verfrachtet, kann sich die bodennahe Luftschicht, aufgrund der Ausstrahlung bei wolkenfreiem Himmel, schon bis zum Taupunkt abkühlen. Folglich sinkt der Nebel bis auf den Boden und schlägt sich als Nässe nieder (Abb. I-8). In diesen Fällen wandert eine Front als bodennaher Treibnebel landeinwärts. Er kann die gesamte Nebelzone überdecken, wenn kein Föhn weht. Andernfalls wird

er vom Föhn aufgelöst, dessen Front meistens zwischen 25 und 35 km Küstenentfernung liegt und damit für das **winterliche Minimum in der küstenfernen Zone** verantwortlich ist (Abb. 1-12). Dagegen ist das **winterliche Maximum in der küstennahen Zone** im wesentlichen auf die hohe Frequenz des Treibnebels zurückzuführen. Diese wiederum wird durch das kühle Benguelawasser und die tieferen Temperaturen über dem Festland hervorgerufen. Im Gegensatz dazu liegen die Temperaturen im Sommer höher. Hinzu kommt, daß die Seebrise länger anhält (OLIVIER 1992; z. T. bis Mitternacht) und dadurch die produzierte Kaltluft abführt. Zusammen genommen führt dies zu weniger Treibnebel und zum **sommerlichen Minimum in der küstennahen Zone**.

Der **Frontnebel** (Durchmischungsnebel) hat seinen Ursprung in der küstenfernen Zone und wird durch Kaltluftflüsse erzeugt. Dieser wird in der Nebelzone selbst bei wolkenfreiem Himmel, vor allem aber auf den Flächen östlich davon, produziert. Wie oben schon erwähnt, fließt die Kaltluft zunächst laminar in den Rivieren Richtung Küste, kann sich aber vor Sonnenaufgang zu einem lebhaften kalten Wind aus E bis NE entwickeln (Abb. 1-15). Bedingt durch die Turbulenzen, wird die feuchte Ozeanluft mit der Kaltluft durchmischt und abgekühlt. Falls der Taupunkt erreicht wird, entsteht schlagartig Nebel. Dieser bildet sich nicht nur in der bodennahen Luftschicht, sondern kann sich zu einer mächtigen Nebelbank entwickeln, falls von vornherein Hochnebel über der Landschaft lag. Er zieht Richtung Küste, erreicht diese aber nicht immer, sondern schwächt sich auf dem Weg dorthin ab.

Der Frontnebel entsteht zu jeder Jahreszeit. Im Winter jedoch nur dann, wenn kein Föhn herrscht. In diesen Fällen läuft dem Wind stets einige Stunden eine Kaltluftfront voraus, die eine dichte und stark nässende Nebelbank erzeugt, die meistens die Küste erreicht. Bedingt durch seine Entstehung in der küstenfernen Zone trägt er dort maßgeblich zum Nasseniederschlag bei. Ebenso hoch, wenn nicht höher ist der Beitrag des Nieselregens, der wie in anderen Landschaften auch in tief liegenden Schichtwolken entsteht (JACKSON 1941). Durch die intensive, langwellige Ausstrahlung an der Oberkante der Wolken kondensiert immer mehr Feuchte auf die vorhandenen Nebeltröpfchen, die nach Überschreiten eines bestimmten Gewichtes als Nässe ausfallen.

In der Namib wird der Vorgang von einem kalten und sehr oft heftigen N- bis NW-Wind zumindest begünstigt, wenn nicht sogar hervorgerufen. Dieser baut sich in den frühen Morgenstunden auf, wird im Verlaufe des Vormittags jedoch durch die Seebrise aus SW ersetzt. Dessen Herkunft ist noch nicht restlos geklärt (LANCASTER et. al. 1984), offenbar handelt es sich aber um eine Resultante aus 2 Windsystemen (SEELY et. al. 2000). Ebenso wie der Treibnebel ist der Nieselregen relativ ausgiebig und führt zu kräftigen Durchnässungen der Oberflächen. Bedingt durch sein Auftreten in den frühen Morgenstunden ist er für die Stoffproduktion der Flechten von größter Bedeutung, da ihnen genügend Feuchte bei schon ausreichendem Licht zur Verfügung steht.

Der **Nieselregen** hat in beiden Zonen große Bedeutung, vor allem in der **küstenfernen Zone**, wo er zusammen mit dem Frontnebel zu dem **sommerlichen Maximum** entscheidend beiträgt. Ebenso wie der Frontnebel hat er in der küstennahen Zone eine große Bedeutung für die Flechtenvegetation.

Die Erkenntnisse wurden durch langfristige Messungen und Beobachtungen, aber auch durch gezielte Einzeluntersuchungen gewonnen (LoRrs, unveröffentl.). Die Bedeutung der einzelnen Nebeltypen geht aus Untersuchungen hervor, die in ca. 10 km Küstenentfernung im Flechtenfeld von Wlotzkas Baken im Winter (Juli/August 1997) durchgeführt wurden. Danach waren von den 24 Nebelereignissen 11 Treibnebel, 9 Nieselregen und 4 Frontnebel. Bodennebel kam nicht vor. An den Mengen hatte der Treibnebel einen Anteil von 53%, der Nieselregen 31% und der Frontnebel 16%. Die Nebeltypen kommen naturgemäß nicht gleichzeitig vor, sondern folgten aufeinander. Der Treibnebel setzte abends ein und hielt etwa bis Mitternacht an. In den frühen Morgenstunden folgten dann entweder der Frontnebel oder der Nieselregen. Diese beiden Feuchtequellen sind für die Stoffproduktion der Flechten von größerer Bedeutung als der Treibnebel, da sie die Hydratation der Flechten am frühen Morgen sichern, wenn die Lichtverhältnisse für eine positive Stoffproduktion schon ausreichen.

2 Böden (Jürgens & Loris)

Eine frühe Übersicht über die Böden der Namib liefert die Arbeit von SCHOLZ (1972), später folgen JÄHNIG (1993) und JÄHNIG & JÜRGENS (1993). Weitere umfangreiche Untersuchungen, insbesondere zur geomorphologischen Bedeutung von Kalkkrusten, wurden von BLÜMEL (1991) und BLÜMEL & EITEL (1994) durchgeführt. Einigkeit besteht darüber, daß auch in der Namib Rohböden im weitesten Sinne dominieren. Gliederungsansätze beziehen sich deshalb weniger auf bodengenetische Klassifikationen, sondern auf Substrat-Klassen. Im folgenden sollen wichtige Bodengruppen im Hinblick auf die jeweiligen sie charakterisierenden Merkmale besprochen werden, wobei auf die Einordnung in übergeordnete Systeme wie die Boden-Taxonomie verzichtet werden muß, da hinreichende Daten für die Namib-Region nicht vorliegen.

2.1 Klassifizierung nach Bodenoberflächen-Formen

Die klassischen Oberflächen-Formen (Serir/Kies, Erg/Sand und Hamada/Blockschuttfelder, vgl. auch S. 445) beschreiben nur einen kleinen Teil der real vorhandenen Wüstenböden. Im folgenden werden einige weitere gut erkennbare Typen erwähnt, die näherungsweise wohl am besten als Variationen des Ausgangsgesteins und des Substrats beschrieben werden können, obwohl (nicht näher geklärte) genetische Prozesse einen bedeutenden Anteil an der Existenz dieser Böden haben.

2.2 Klassifizierung nach Boden-substraten

Aufgrund des reichen lithologischen Spektrums der Namib werden die Böden auch aus zahlreichen verschiedenen Substraten aufgebaut, die zudem durch die verschiedenen Transportvektoren gesteuert werden. Insbesondere Granit, Basalt, Sandstein, Quarzit, Kalkstein und verschiedene Konglomerate führen zu deutlich verschiedenen Substraten, die sich auch auf die Vegetationszusammensetzung auswirken.

Granitverwitterungsböden weisen von Namaqualand bis in die Zentrale Namib an der Oberfläche kiesig-grusige, in der Tiefe häufig lehmige Böden, die durch eine charakteristische Vegetation gekennzeichnet sind (z. B. häufig *Aloe dichotoma*, *Enneapogon scaber*). Hier muß auch die charakteristische Granitverwitterung genannt werden, bei der (z. T. unter Schalenverwitterung) großflächige Felsen oder Dome, z. T. ausgesprochener Inselberge, freigelegt werden, die durch ihre fokussierende Wirkung für Niederschlagswasser hohe Abflußraten auf das sie umgebende Substrat leiten und so häufig »Zisternen-Oasen« bilden. Diese können entweder an den Fußflächen der Dome liegen, so daß dort eine (humidere) extrazonale Strauch- oder Baumflora gedeihen kann oder aber auch auf den Plateauflächen, wo dann in Felslöchern ephemere Gewässer entstehen, die im Randbereich der Namib eine spezielle hochangepasste Flora aufweisen können (z. B. *Chamaejasme intrepida*).

Basaltverwitterung erfolgt im ariden Bereich langsam, führt deshalb häufig zur Freiwitterung und zum topographischen Hervortreten von Basaltgestein. Demzufolge ist im Nahbereich der im Bereich der Namib häufigen linearen oder isolierten Doleritvorkommen meist ein Boden vorzufinden, der fluviatil oder äolisch herantransportiert wurde und nicht Verwitterungseigenschaften des Basaltes verdeutlicht. Gerade die langsame Verwitterung ist eine wichtige Eigenschaft des Basaltes für die Vegetation, weil dadurch über lange Zeiträume stabile Habitate mit Schutz vor Wind und treibendem Sand sowie mit einer gewissen Neigung zur Bildung von »Zisternen-Oasen« kontinuierlich zur Verfügung standen.

Sandsteinverwitterung spielt eine gewisse Rolle in der Ostgariiep-Namib sowie im Bereich des Namib-Erg (Tsondab-Sandstein), weniger in der Nördlichen Namib. Von Bedeutung für die Vegetation ist hier bei höheren Niederschlägen die Tendenz zur raschen Versauerung, (z. B. vom Richtersveld an südwärts) und die Bildung von Dünenansanden als Verwitterungsprodukt.

Quarz- und Quarzitverwitterung erfolgen sehr langsam, weshalb auch hier (wie beim Basalt) die Umgebung der Quarz- oder Quarzitefelsen nicht durch charakteristische Substrate gekennzeichnet sein muß. Wichtiger scheinen die Eigenschaften des verbleibenden Fels oder

seiner Bruchstücke in Stein- bis Kies-Größe selbst zu sein. Jedenfalls sind insbesondere Quarzriffe und Quarzfelder durch eine spezialisierte Flora und Vegetation gekennzeichnet. Auch hier mag die hohe Beständigkeit über lange Zeiträume zu der evolutiven Anpassung beigetragen haben.

Kalkstein- und Dolomit-Verwitterung mit allen charakteristischen Phänomenen wie Lösungsverwitterung und Spitzkarren sind in der Namib häufig und von sehr großer Bedeutung, weil sie indirekt das Substrat für die Bildung der sehr wichtigen Kalkkrusten und (sekundär) der Gipskrusten liefern. Während Kalk und Dolomit selber für die Vegetation ungünstige Standorte liefern, die von einer spärlichen, aber spezialisierten Flora besiedelt werden (häufig *Zygophyllum*-Arten, z. B. *Z. prismatocarpum*), haben sich zahlreiche Taxa an die Standorte der Krusten angepaßt, die deshalb gesondert besprochen werden sollen.

Tonschiefer und Glimmerschiefer können günstige Substrate für die Vegetation produzieren, sind aber an Hängen häufig durch ihre platte Struktur und hohe Erosionsneigung vegetationsfeindlich.

2.3 Klassifizierung nach Krusten

Aride Klimate sind durch das Überwiegen der pot. Evapotranspiration gegenüber dem Niederschlag definiert. Bei vielen zonalen Böden muß dies nach Niederschlägen zu einer reversiblen Anfeuchtung des Oberbodens von der Ober-

fläche her und einer nachfolgenden Verdunstung des Bodenwassers an einem im Boden befindlichen Evaporationshorizont führen. Lösungsprozesse im Boden und die ihnen nachgeschalteten Transportprozesse gelöster Substanzen mit dem Bodenwasser enden also an diesem Evaporationshorizont, da das Wasser unter Zurücklassen gelöster Substanzen in die Gasphase übertritt.

Lösungs- und Fällungsprozesse der lösbaren Substanzen führen über längere Zeiträume zur Akkumulation in bestimmten Bereichen des Bodens, wobei laterale Transporte häufig eine entscheidende und im Hinblick auf die Menge dominierende Rolle spielen.

So kommt es gerade in Hangfuß- und Tal-lagen zur Bildung teils mächtiger (abiotischer) Krusten, wobei Kalk, Gips, Silikate und NaCl als krustenbildende Salze auftreten. Die Tiefe der Krustenlage ebenso wie die Position der Krustenböden innerhalb einer Catena zwischen Erosionsquelle und Sedimentationsebene kann sehr gesetzmäßig erfolgen.

Ein Beispiel hierfür liefert ELLIS (1980), der in der Annisvlakte im Richtersveld entlang der geneigten Ebene am Oberhang Silikatkrusten, am Mittelhang Kalkkrusten und am Unterhang Gipskrusten fand. Diese Catena findet insofern ihr großräumiges Gegenstück in der gesamten Namib, als überall Kalkkrusten im Inland von Gipskrusten in Küstennähe abgelöst werden. Eine großräumige Catena bodenlöslicher Salze am Beispiel der Zentralen Namib ist in Abb. 1-16 dargestellt, wo von W nach E über eine Distanz von 100km ein kontinuierlicher Wechsel mit

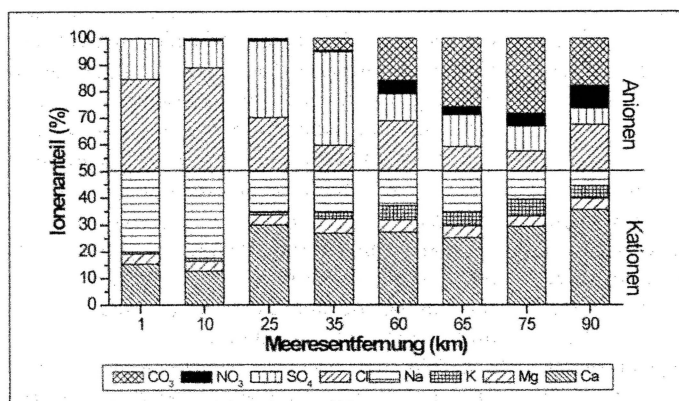


Abb. 1-16

Änderung der Zonenzusammensetzung in der Bodenlösung von Böden der Zentralen Namib entlang eines Transektes durch die Zentrale Namib nördlich Swakopmund von der Küste (links = 1 km Küstenentfernung) bis ins Inland (rechts = 90 km Küstenentfernung). Von links nach rechts sind Maxima erkennbar für Kochsalz (km 10), Gips (km 35) und Kalk (km 75) (nach Jähnig, 1993; Jähnig & Jürgens, 1993).

Dominanz von Kochsalz, Gips und Kalk erfolgt (JÄHNIG & JÜRGENS 1993).

Kalkkrusten haben eine sehr große Bedeutung und eine sehr weite Verbreitung in der Namib (EITEL 1993). GOUDIE (1972) unterscheidet in der Zentralen Namib junge Kalkkrusten mit weniger als 100 cm Mächtigkeit und bis zu 50 m mächtigen pliozänen Kalkkrusten-Konglomeraten, wie sie im Bereich des Kuiseb- und Swakop-Canyon auftreten. Als dritte Klasse nennt er die Kalkkrusten der pleistozänen Flutterrassen, die nach SMITH (1965) zwischen Khan und Swakop bis zu 12 m Mächtigkeit erreichen. In der Südlichen Namib haben Kalkkrusten eine sehr große Bedeutung. Die Erosion der mächtigen Krusten kann zur Bildung großflächiger Erosionswannen führen, die KAISER (1926) zur Definition der geomorphologischen Einheit der »Wannen-Namib« veranlaßte.

Für die Vegetation sind die Kalkkrusten von außerordentlicher Bedeutung, insbesondere bei nachfolgender Erosion des Oberbodens und einer Lage der Kalkkruste direkt an oder dicht unter der Bodenoberfläche. Entsprechende durch Krusten kontrollierte Pflanzengemeinschaften sind aus dem Tal von Numees (Richtersveld) bei JÜRGENS (1986) ausführlich dargestellt. Ein großer Teil der Flora der Namib ist auf Kalkkrustenböden spezialisiert, z. B. viele Poaceae und Zygothylaceae. Generell müssen die Kalkkrustenböden aber als für die Vegetation ungünstiger Bodenfaktor angesehen werden. Dies wird deutlich, wenn kleinräumige Störungen der Kalkkruste zu üppiger Vegetation an solchen Stellen führen, z. B. zu beobachten an Wohnhöhlen bodenwühlender Kleinsäuger und an 2 bis 4 m durchmessenden Auflösungsbereichen der Kalkkruste in der südlichen Namib.

Es besteht Einigkeit darüber, daß für die Entstehung der Kalkkrusten feuchtere Klimabedingungen als heute Voraussetzung sind (EITEL 1993, BLÜMEL 1991).

Gipskrusten

Die Verbreitung und Struktur von Gipskrusten in der Namib wird von WATSON (1979, 1988) beschrieben. Die Bildung der Gipskrusten wird von MARTIN (1963) auf die Produktion gasförmiger biogener Schwefelverbindungen aus marinen Faulschlamm zurückgeführt, die nach Oxydation in der küstennahen Namib deponiert werden und eine Umwandlung von Calciumkar-

bonat in Calciumsulfat bewirken. Dies ist ein Erklärungsversuch für die auffällige Tatsache, daß die Gipskrusten maximal bis etwa 60 bis 70 km von der Küste aus ins Inland vorkommen. In anderen Wüsten sind sie aber auch kontinental.

Diese Verbreitung der Gipsvorkommen ist insofern von Bedeutung für die Florengeschichte, als sie dem Areal der Sukkulente-Karoo-Region (SKR) in der Zentralen Namib sehr nahe kommt. Tatsächlich sind viele Taxa der küstennahen Namib auf Gipsböden spezialisiert. Diese Gipsflora umfaßt z. B. *Stipagrostis subacaulis* und *Teloschistes capeensis*. Sie ist auch in der Südlichen Namib zu finden (z. B. im Raum Lüderitz und Alexanderbay).

Die Existenz einer distinkten Gipsflora spricht für ein hohes Alter der Gipskrusten als bedeutendem Bestandteil der küstennahen Namib.

Gipskrusten neigen in hohem Maße zur Polygonbildung und zur Bildung von Schaumhorizonten an der Oberfläche.

Bodenpolygone sind aus der Namib wie aus anderen Wüsten vielfach beschrieben worden und stehen mehrheitlich in Verbindung mit Gipskrusten (z. T. auch Salzkrusten). Z.B. schildert GOUDIE (1972) verschiedene Polygonmuster aus der Nähe von Gobabeb in der Zentralen Namib, wobei Polygongrößen um 8 bis 9 m häufig sind und Extreme bis zu 20 m Durchmesser erreichen. Häufiger sind aber kleinere Polygone, wobei nach eigener Beobachtung ein Durchmesser zwischen 15 und 50 cm am häufigsten vorkommt. Beispiele hierfür sind auch in Polygonen der Knersvlakte zu sehen (JÜRGENS 1986) und in den von SCHIEFERSTEIN & LORIS (1992) beschriebenen Polygonen des Flechtenfeldes von Wlotzkas Baken. Die ausgeprägtesten Polygonmuster aber sind in der nördlichen Zentralen Namib im Vorland der Gobobose-Berge nördlich von Cape Cross zu beobachten.

Schaumhorizonte sind von VOLK & GEYGER (1970) beschrieben worden und haben eine weite Verbreitung mit Schwerpunkt in ariden Gebieten. Ihre Genese ist nicht geklärt, sie sind aber an schluffig-sandiges Substrat gebunden. Sie werden hier erwähnt, weil sie in extrem lockerer Ausbildung auf Gipskrusten (und in Salzböden) der Namib auftreten.

Salzkrusten sind im Vergleich zu anderen Trockengebieten der Erde in der Namib relativ

selten und auf lokale Vorkommen am Rand von Quellhorizonten, Rivieren oder anderen ephemeren Gewässern beschränkt. Stark versalzten Böden dagegen (aber ohne erkennbare Salzausblühungen oder Krustenbildungen) haben große Verbreitung.

Silikatkrusten treten häufig als Verbackung von Sanden oder Schluffen im Untergrund in Erscheinung. Sie können insbesondere nach Erosion des Oberbodens als zementartige Kruste auch das Pflanzenwachstum behindern oder unmöglich machen.

3 Die Produzenten (Jürgens)

Die Pflanzenwelt der Namib war und ist aufgrund hoher Endemitenzahlen, außergewöhnlicher Anpassungen und interessanter ökosystemarer Funktionen Gegenstand eines sehr starken internationalen Forschungsinteresses, nicht zuletzt mit Zielsetzung des Schutzes der Phytodiversität (BARNARD 1998). Der noch unvollständige floristisch-taxonomische Bearbeitungsstand wird z. B. daran erkennbar, daß bis heute stetig neue Arten beschrieben werden, bei den Gefäßpflanzen ebenso wie bei Kryptogamen.

Zwar ist keine Flora der Namib in Arbeit, aber die kurz vor ihrer Fertigstellung stehende Flora von Namaqualand deckt den Großteil der Winterregengebiete der Namib ab (LE ROUX, unveröffentl.). Für Namibia wurde kürzlich eine Checkliste der Landesflora zusammengestellt (CRAVEN 1999), die gemeinsam mit den Arbeiten von GIESS (1981) und MERXMÜLLER (1972) doch immerhin einen Zugang zur Flora der Namib ermöglicht.

Eine vollständige Bearbeitung der Vegetation der Namib ist in Vorbereitung und erlaubt durch den Rückgriff auf noch nicht publizierte Daten beim jetzigen Stand einen Überblick. Bei den veröffentlichten Informationen ist zu betonen, daß die in der Zentralen Namib vorkommenden Gefäßpflanzen bereits früh floristisch und in ihrer Verteilung auf die wichtigsten Biotope (Depressionen und Rinnsale, Flächen, Hügel, Gesteinsrücken und Inselberge, Große Rivierte) bearbeitet wurden (WALTER 1936, 1939, ROBINSON 1975, GIESS 1981). Weitere Übersichtsarbeiten zur Pflanzendecke stammen von IRISH

(1994), JÜRGENS (1991, 1997) und JÜRGENS et al. (1997).

3.1 Flora der Namib - Pflanzengeographische Gliederung

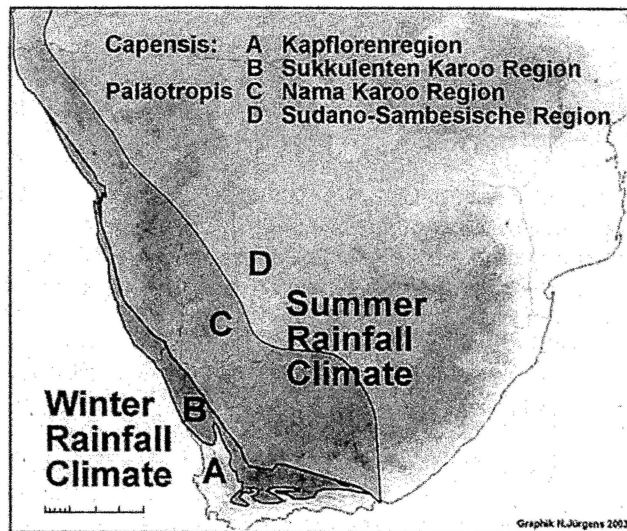
Die heutige Flora der Namib ist als Momentaufnahme der Evolutions- und Migrationsprozesse vor dem Hintergrund der geologischen und klimatischen Geschichte zu verstehen. Für die Gefäßpflanzen ist diese Geschichte in groben Zügen rekonstruierbar. Hierzu ist zunächst ein Verständnis der pflanzengeographischen Gliederung erforderlich.

Neben den ganz Namibia betreffenden Arbeiten von DINTER und MERXMUELLER sind GIESS die ersten gezielten Arbeiten zur floristischen und pflanzengeographischen Beschreibung der Namib zu verdanken, wobei der Schwerpunkt auf der Zentralen Namib lag (GIESS 1969, 1970, 1971, 1974, 1981). Allerdings wurden den Einheiten der auch als phytogeographische Gliederung dargelegten Vegetationskarte (GIESS 1971) keine übergeordneten Konzepte zugrunde gelegt.

Nachfolgende Vorstellungen zur Pflanzengeographie der Namib (zusammengefaßt bei WERGER 1978) gingen dann von einem einheitlichen Trockengebietsraum mit einer einheitlichen Phytogeographie aus, die als »Karoo-Namib-Region« vollständig dem »Paläotropischen Pflanzenreich« zugeordnet wurde. Eine systematische vegetationskundliche und pflanzengeographische Analyse (JÜRGENS 1991, 1997) ergab, daß die Flora der Namib aus zwei verschiedenen Quellen gespeist wurde. Es kann zwar bestätigt werden, daß der Großteil der Flora des heutigen Sommerregengebieten der Namib als evolutives Derivat und als pflanzengeographische Unter-einheit der altweltlichen Tropen entstanden ist, dagegen ist der artenreichste Anteil der Namib-Flora aus der gemäßigten Kapflora hervorgegangen und besiedelt in erster Näherung die heutigen Winterregengebiete der Namib. Dementsprechend sind im Umfeld der Namib 4 pflanzengeographische Einheiten von Bedeutung (Abb. 1-17 und Tab. 1-1).

Die beiden Florenregionen haben außer der Aridität nur wenige Gemeinsamkeiten. Wichtige Unterschiede sind in der Tabelle 1-2 zusammengefaßt.

Abb. I-17
Die floristische und klimatische Gliederung der Trockengebiete des südlichen Afrika in die Florenregionen (A und B) der Capensis mit temperaten Winter-regenklima und (C und D) der Paläotropis mit tropischen Sommerregenklima.



Die beiden Florenregionen (Nama-Karoo und Sukkulente-Karoo) sind räumlich über weite Strecken identisch mit den Klimazonen, die durch die Saisonalität der Niederschläge definiert sind, d. h. Winter- und Sommerregengebiet. Allerdings ist diese Deckung nicht vollständig. Eine genauere Betrachtung der Fälle, in denen Abweichungen von der allgemeinen Regel auftreten, trägt zum Verständnis der für die Produzenten relevanten ökologischen Faktoren bei:

- a. Nebelzone der Zentralen Namib
- b. Abgrenzung der Florenreiche im Richtersveld und Diamantensperrgebiet

a. In der Nebelzone der Zentralen Namib und z. T. weiter nördlich bis nach Angola hinein kommen viele Arten der Sukkulente-Karoo vor, deren südliche Verbreitungsgrenze im Richtersveld, in Namaqualand oder sogar in der Kapregion liegen, z. B. *Zygophyllum clavatum*, *Drosanthemum paxianum*, *Brownanthus kuntzei*. In dieser Region treten aber nur selten nennenswerte Winterregen auf. Offenbar sind die durch den Benguelastrom ausgelöste hohe Luftfeuchtigkeit, Nebelhäufigkeit, Salinität und milde Temperaturen in ihrer ökologischen Wertigkeit den Bedingungen des

Tab. I-1 Pflanzengeographische Einheiten im Umfeld der Namib

	Pflanzengeographische Zuordnung (Jürgens 1991, 1997)	Biom (Rutherford & Westfall 1986)	Klima
Fynbos	Kapflora s.l.: Kapflore-Region	Fynbos	Temperat subhumides Klima
Namib	Kapflora s.l.: Sukkulente-Karoo-Region	Sukkulente Karoo	Temperat-arides Klima mit vorhersagbaren Winter-niederschlägen
Namib	Palaeotropis: Nama-Karoo-Region	Nama Karoo	Tropisch-arides Klima mit hoch variablen Sommer-niederschlägen
Savanne	Palaeotropis: Sudano-Sambesische Region	Savanne	Tropisch subhumides Klima

Tab. I-2 Wesentliche Unterschiede der beiden Florenregionen im Umfeld der Namib

	Nama-Karoo	Sukkulenten-Karoo
Charakteristische Taxa	Poaceae Acanthaceae Amaranthaceae Fabaceae	Aizoaceae Crassulaceae
Charakteristische Formation	Grasland, Strauchsavanne, Zwerggesträuche	Blattsukkulente Zwerggesträuche
Charakteristische Lebensformen (abnehmende Bedeutung)	1. Gräser 2. kleine Holzgewächse 3. hochwüchsige Stammsukkulente	1. Blattsukkulente Zwergsträucher 2. kleine oder schlankachsige Stammsukkulente 3. Geophyten 4. Annuelle
Charakteristische Klimafaktoren (abnehmende Bedeutung)	1. Sehr heiße Sommertemperaturen 2. niedrige relative Luftfeuchtigkeit 3. Niederschläge im Sommerhalbjahr 4. konvektionelle Gewitterstarkregen	1. Mildere Temperaturen 2. Hohe relative Luftfeuchtigkeit 3. Niederschläge im Winterhalbjahr 4. zyklonale Landregen, Nieselregen, Nebelnässen

Winterregengebietes sehr ähnlich, wodurch die küstennahe Nebelzone als Ausläufer der Sukkulenten-Karoo-Region verstanden werden kann. Auch die Vorkommen von Flechtenfeldern mit Dominanz von *Telosdiistes capensis* und *Ramalina capensis* sind in diesem Sinne zu verstehen (JÜRGENS & NIEBEL-LOHMANN 1995). Bemerkenswert ist die Evolution einer halosukkulenten stammsukkulenten Amaranthaceae, *Arthroerua leubnitziae*, die speziell an diese Zone angepasst ist und vom Kuiseb bis SW-Angola vorkommt.

- b. Die Abgrenzung der Florenreiche im **Richtersveld und Diamantensperrgebiet** zeigt eine interessante Verzahnung, die ebenfalls nicht mit der Grenze zwischen Sommer- und Winterregen parallel läuft, sondern primär temperaturgesteuert und sekundär durch Luftfeuchtigkeit kontrolliert ist, wodurch die Grenze zwischen Sukkulenten-Karoo und Nama-Karoo im östlichen Richtersveld sehr eng mit der 330 m Höhenlinie einhergeht.

Innerhalb der beiden großen Florenregionen der Namib sind mehrere aride Endemitenzentren erkennbar, die in der Tab. I-3 mit abnehmender Bedeutung aufgelistet sind.

Dabei zeigen die einzelnen Regionen durchaus Querbezüge. Insbesondere sind das Ostgariiep-Zentrum und das Zentralnamib-Zentrum durch zahlreiche disjunkte Areale miteinander verknüpft, wobei dieses Muster als Glazialrelikt gedeutet wird (JÜRGENS 1991, 1997): Offenbar konnten manche wärmeliebende Trockenelemente der Nama Karoo während der letzten Kaltzeit nur in den warmen Tiefländern der Zentralen Namib, des Oranje-Beckens (bei manchen Taxa) und des Ostkaps überdauern, während sie auf den (kälteren) Hochflächen der Oberen Karoo und des Namalandes ausstarben.

Für Gesamt-Namibia haben MAGGS et al. (1998) die Artenzahlen der Flora zusammengestellt (Tab. I-4). Danach rechnet man heute mit über 4 000 Arten; bei den Angiospermen sind die Poaceae mit 422 Arten, die Asteraceae (385) und die Fabaceae (377) besonders artenreich. Die Mesembryanthemoideae sind mit 177 Arten vertreten. Etwa 17% (687 Arten) der Flora ist für Namibia endemisch, 275 Arten werden als endemisch für die Namib aufgelistet.

Tab. 1-3 Endemismuszentren im Umfeld der Namib

Endemitenzentrum	Pflanzengeographische Region	Namib-Gliederung (S. 444f.) Räumliche Lage	Wichtige Endemiten	Bemerkungen
Kaokoland-Damara- land Zentrum	Nama-Karoo	Nördliche Namib: Vom Ugab bis nach Südwest-Angola	<i>Ceraria longipedunculata</i> , <i>Rogeria longiflora</i> , <i>Sesamothamnus</i> <i>guerichii</i>	Umfaßt auch Teile von Süd- west-Angola.
Nördliche & Zentrale Namib Zentrum	Nama-Karoo/ Sukkulenten- Karoo	Zentrale Namib & Nördliche Namib: Zentrale Namib vom Kuiseb bis nördlich von Ugab und Huab.	<i>Arthroa leubnitziae</i> , <i>Zygophyl- um stapfii</i> , <i>Brownanthus kuntzii</i> , <i>Euphorbia damarana</i>	Kann in zwei Untereinheiten gegliedert werden (Küsten- und Inlandbereich)
Zentrale Namib Zentrum	Nama-Karoo/ Sukkulenten- Karoo	Zentrale Namib: Zentrale Namib vom Kuiseb bis zum Ugab oder weiter nördlich.	<i>Aizoanthemum galenioides</i> , <i>Myxopappus hereroensis</i>	
Escarpment Zentrum	Nama-Karoo	Nördliche & Zentrale Namib: Escarpment-Bereich nördlich Kuiseb	<i>Moringa ovalifolia</i> , <i>Myrothamnus</i> <i>flabellifolius</i> , <i>Cyphostemma</i> <i>bainesii</i>	Weitere Differenzierung erst nach verbessertem Daten- stand absicherbar
Ost-Gariep Zentrum	Nama-Karoo	Ost-Gariep-Namib: Konzen- trisch um das östliche Richters- veld vor allem nach Osten und Norden ausstrahlend	<i>Euphorbia gregaria</i> , <i>Pachypodium</i> <i>namaquanum</i> , <i>Mesembryanthem- um gariusanum</i> , <i>Brownanthus</i> <i>nucifer</i> , <i>Wellstedia dinteri</i> , <i>Tyle - codon hallii</i> , <i>Ceraria namaquensis</i>	Zahlreiche disjunkte Verbin- dungen in die Zentrale und Nördliche Namib.
Sperrgebiets- Zentrum	Sukkulenten- Karoo	Sperrgebiets-Namib: Raum Lüderitz bis nördlich von Oranjemund	<i>Psammophora</i> , <i>Dracophilus</i> , <i>Jutta- dinteria</i> , <i>Synaptophyllum</i> , <i>Namibia</i> <i>pomona</i> , <i>Eremothamnus marlothi- anus</i> , <i>Brownanthus marlothii</i>	Die Endemiten besiedeln das Winterregengebiet
West Gariep Zentrum	Sukkulenten- Karoo	West-Gariep-Namib: Nahbereich beiderseits des unteren Oranje	<i>Brownanthus pubescens</i> , <i>Hartman- thus pergamentaceus</i> , <i>Portulacaria</i> <i>pygmaea</i>	Räumlich überlappend mit Sperrgebiets-Zentrum
Namaqualand- Namib-Zentrum	Sukkulenten- Karoo	Namaqualand-Namib: Der trockenste Küstenbereich südlich des Oranje	<i>Euphorbia stapelioides</i> , <i>Cepha- lophyllum spongiosum</i> , <i>Arctotis</i> <i>merxmuelieri</i>	Vereinzelte ausgeprägte Flechtenfelder

Tab. 1-4 Übersicht über die Biodiversität der Pflanzenarten Namibias (aus Maggs et al. 1998).

Taxon	Familien	Gattungen	Arten*		eingebürgerte Arten	insgesamt (ca.)
			davon endemisch	davon endemisch		
Moose	21	46		91	?	91
Farne	12	19		61	1	62
Gymnospermen	1	1		1	—	1
Monocotyle	33	129	2	968	26	994
Dicotyle	124	730	14	3010	179	3189
gesamt (ca.)	192	927	16	4138	206	4344

* einschließlich der anerkannten infraspezifischen Taxa

3.2 Florengeschichte und Archäobotanik

Die Florengeschichte der Namib kann wegen des Mangels an fossilen und molekular-phylogenetischen Daten bisher nur in groben Zügen dargestellt werden. Demnach besteht wenig Zweifel, daß die Namibregion eine lange Geschichte arider Umweltbedingungen aufweist, wie ja auch die Präsenz relativ alter Florenelemente aus dem Bereich der Gymnospermen (*Welwitschia mirabilis*) und der Angiospermen (*Moringa* und andere SW-NE-Afrika-Disjunkte) unterstreicht.

Die Interpretation der Stammbäume alter Trockentaxa legt nahe, daß im Zuge der Einwanderung der Angiospermen zunächst eine Differenzierung in tropische und temperate Taxa erfolgte (JÜRGENS 1997), wobei noch im Tertiär ein großer Teil des südlichen Afrika durch die nähere Südpol-Lage ein kühleres Temperaturregime als heute erfahren hat. Erst nach dieser tropisch-temperaten Differenzierung erfolgte aus beiden Einheiten heraus die Evolution einer Trockenflora (tropisch-aride Trockenflora und temperat-aride Trockenflora). Verkompliziert wird die Lage durch die relativ junge Entwicklung des Winterregenklimas im Südwesten des Subkontinentes erst vor 4 bis 5 Millionen Jahren, wodurch als jüngste Radiation die Genese der reichen Flora der Sukkulenten-Karoo erfolgte. Hierbei muß in Betracht gezogen werden, daß die pleistozänen Kaltzeiten zu großräumigen Migrationen der Kapflora und der Trockenflora geführt haben, wobei Refugien (JÜRGENS 1997) eine große Rolle gespielt haben dürften. Als vermutliche Refugien wurden die in Tab. 1-5 aufgeführten Regionen benannt (JÜRGENS 1997, BURKE et al. 1998, JÜRGENS et al. 1997):

Pollenfunde aus alten Klippschliefer-Ablagerungen unterstreichen, daß auch während des letzten Glazials die Kapflora bis in die nördlichen Bereiche der aktuellen Sukkulenten-Karoo vorgedrungen war (SCOTT 1994, SCOTT et al. 1995) (z. B. *Elytropappus rhinocerotis* dominierte Vegetation - Rhenosterbos - im Richtersveld bei Eksteensfontein), wobei die Frage nach der Aussterberate bzw. Radiationsrate im Zuge solcher Migrationen große Bedeutung hat. Leider sind keine archäobotanischen Analysen anhand von Makroresten bekannt, die eine Interpretation der Migration der Grenze zwischen Nama-Karoo und Sukkulenten-Karoo während der letzten Kaltzeit erlauben. Archäologische Arbeiten aus der südlichen Namib (VOGELSSANG 1998) und archäobotanische Arbeiten aus dem nordwestlichen Namibia (EICHHORN 2002, EICHHORN & JÜRGENS 2002) weisen keine erheblichen Verschiebungen während des jüngeren Holozäns nach. Sie liefern lediglich für den Zeitraum vor 9 000 BP Hinweise für deutlich trockenere Bedingungen.

Tab. 1-5 Refugien der pleistozänen Kaltflora

Nama-Karoo:

Ost-Gariep-Zentrum inkl. südl. Namaland und östliches Richtersveld
Zentrale und Nördliche Namib
Escarpment-Schluchtsysteme
Inselberge der Namib

Sukkulenten-Karoo:

Knersvlakte
Kleine Karoo
Westliches und südliches Richtersveld

3.3 Aktuelle Vegetationslandschaften der Namib (Jürgens)

3.3.1 Pflanzenwuchs und die Standortbedingungen der Namib

Die Vegetation der Namib ist nicht einheitlich, sondern weist große Unterschiede in den einzelnen Teilräumen auf mit groß- und kleinräumigen Standortunterschieden. In einer übergeordneten Betrachtung und mit Hilfe multivariater Statistikverfahren ist die folgende Reihenfolge der vegetationsbestimmenden Faktoren feststellbar: (1) Klimabedingte latitudinale Gliederung der Namib, teilweise gekoppelt mit (2) Klimabedingter West-Ost-Gliederung der Namib, (3) primär hydrologisch wirksame topographische Differenzierung, (4) andere bodenkundliche Faktoren. Für die Beschreibung der Vegetation auf regionalem bis lokalem Maßstab sind also insbesondere die zuletzt genannten topographischen, hydrologischen und bodenkundlichen Merkmale entscheidend. Wie in anderen Wüsten, ist daher auch hier zwischen zonaler Vegetation und Pedobiomen keine scharfe Grenze zu ziehen.

Bezogen auf die Differenzierung der Strategietypen der Pflanzen ist insbesondere die Dauer der Wasserverfügbarkeit von Bedeutung. Für ausdauernde Pflanzen, die nicht durch sukkulente Organe über eigene Wasserspeicher verfügen, muß zumindest die ganzjährige Anwesenheit von Haftwasser und Stauwasser im Boden in für die Wurzeln erreichbarer Tiefe angenommen werden. Dieses Wasser ist in der Namib nur an Stellen vorhanden, die für die Speicherung günstig sind. Drei Voraussetzungen sind dafür von Bedeutung:

1. Es muß eine hinreichend große Wassermenge für die Versickerung im Boden vorhanden sein. Außer der durch den Niederschlag definierten Wassermenge pro Fläche spielt hier der Oberflächenabfluß oft eine entscheidende Rolle. Dies wird besonders überall dort deutlich, wo größere Felsoberflächen zu einem Wasserabfluß führen, der am Fuß der Felsflächen oft ein vieltausendfaches Wasseraufkommen pro m² Boden akkumuliert. Bei den Starkregen der Gewitterereignisse des Sommerregengebietes der Namib kann aber auch in offenen Landschaften ohne Felsflächen eine

Regenmenge von in Extremfällen mehrere 100 mm innerhalb weniger Stunden als flächiger Oberflächenabfluß in Bewegung treten. Als Ergebnis solcher Schichtfluten können größere Wassermengen in Talungen oder Pfannen zusammenlaufen und dort versickern.

2. Das Wasser muß in den Boden eindringen können, d. h. ein dichtes Steinpflaster oder eine feste Kruste darf nicht vorhanden sein.
3. Generell muß die einsickernde Wassermenge den Boden so tief durchfeuchten, daß das Wasser nicht durch Evaporation von der Bodenoberfläche alsbald wieder verloren geht. Dies erfolgt in grobkörnigem Boden mit starker Tiefenversickerung leichter als auf feinstrukturierten Böden, bei denen das Wasser in den feineren Poren gegen die Schwerkraft im Oberboden gehalten wird und damit der raschen Evaporation unterliegen kann.
4. Der Boden muß Wasser speichern können, was bei festem Fels nur in geringerem Maße der Fall ist, wohl aber bei Lockergesteinen, wie Feinsand oder Grobsand, wenn sie tiefgründig sind oder tiefreichende Spalten ausfüllen.

Die Vegetation wird im folgenden nach Standorttypen gegliedert besprochen (vgl. WB 2), wobei die Unterschiede zwischen den verschiedenen Teilregionen der Namib herausgestellt werden.

3.3.2 Die Vegetation der fast ebenen Flächen

Die fast ebenen Flächen der Namib weisen meist durch Ausblasung (Deflation) der feineren Partikel an der Oberfläche ein Grus- oder Steinpflaster auf, welches je nach Substrat aus verschiedenen Gesteinen, wegen der Widerstandsfähigkeit aber besonders oft aus meist hellen Quarzkieseln und -steinen von 5 bis etwa 50 mm Größe besteht. Darunter befindet sich meist Feinmaterial, welches oft in geringer Tiefe verbacken ist (durch Salz, Gips oder Kalk).

In den voll ariden Gebieten wird die einzige ständige Vegetation durch verschiedenfarbige Flechten auf den Steinen und unter durchsichtigen Steinen durch die Fensteralgen gebildet. In den küstennahen Bereichen der Zentralen Namib, der südlichen Namib und in der Nähe von Alexanderbay kann es dabei zur Ausbildung von arten- und biomassereichen Flechtenfeldern

kommen, die im Kapitel I-3.4.5.3 (S. 489 f.) näher besprochen werden.

In den voll ariden Gebieten kann es nach seltenen Niederschlägen zur Massenkeimung von angepaßten Samen der langlebigen Samenbanken kommen. Insbesondere kurzlebige Strategietypen können dann für einige Wochen das Bild prägen, wobei minimale Reliefunterschiede eine kleinräumige Differenzierung verursachen.

In der Zentralen Namib kann insbesondere *Mesenbryanthernuni cryptanthurn* Massenbestände bilden, eine Aizoaceae, die durch Wasserspeicherung in allen Teilen des Sprosses ein groteskes Aussehen annimmt und bis zu einem Jahr nach einem Niederschlag ausdauern kann. In geringerem Umfang kann *M. guerichianum* beteiligt sein. Daneben haben kurzlebige Gräser der Gattung *Stipagrostis* hohe Bedeutung. Im Bereich der Südlichen Namib kann diese Rolle von *Mesenbryanthernun hypertrophicurn*, *M. pelliturn* und *M. barklyi* eingenommen werden, in Teilen des Diamantensperrgebietes auch von *Synaptophyllum juttae*. Neben diesen Aizoaceae muß an dieser Stelle auch *Zygophyllum simplex* als annuelle C₄-Pflanze genannt werden.

Auch in den voll ariden Gebieten können die seltenen Niederschläge sogar zur Keimung perennierender Arten führen, wie es für Extremjahre beschrieben wurde (z. B. WB 2, HACHFELD 2000). Je nach Witterung und Region können dann einzelne Individuen durchaus über Jahre hinweg überleben oder sogar dauerhaft Anschluss an Grundwasser oder zusätzliche Wasserressourcen wie z. B. Nebel gewinnen.

Für die zentrale Namib müssen solche Arten nach Zonen gegliedert werden. In der Küstenzone mit ihrem Salzspray und salzigen Nebel finden sich eine Anzahl von Halophyten, die aus der Sukkulenten-Karoo abgeleitet sind: *Drosanthemum luederitzii* bildet kleine Polsterpflanzen an extrem salzigen Standorten (meist in Küstennähe), *Psilocaulon salicornioides* und *Zygophyllum clavatum* können ebenfalls Polsterwuchs einnehmen und große Mengen an äolisch transportiertem Sand als phytogene Kleindünen akkumulieren.

Östlich der Küstenzone ist *Arthraerua leubnitziae* mit *Zygophyllum stapfii* und *Tetragonia reduplicata* dominierend. Weiter im Inland tritt *Arthraerua leubnitziae* in der Bedeutung zurück.

Andere Abschnitte der Ebenen in der Zentralen Namib weisen hohe Dominanz von *Salsola*

tuberculata auf, die auch in der Südlichen Namib einige Bedeutung hat. Manche Ebenen mit Grundwasserpräsenz können auch Vorkommen von *Welwitschia urirabilis* aufweisen.

Ganz anders sind die voll ariden Ebenen in der Südlichen Namib besiedelt. Mit zunehmender Annäherung an die Sukkulenten-Karoo können Arten der Gattung *Sarcocaulon* (Buschmannkerze) hohe Bedeutung gewinnen, schließlich aber auch ein breites Spektrum von Aizoaceae, Zygophyllaceae und Asteraceae.

Im östlichen Anschluss an die voll ariden Ebenen sind bei etwas höheren Sommerniederschlägen in manchen Jahren ausgedehnte Grasflächen zu beobachten, wobei die Lebensdauer der Pflanzen von den Niederschlägen abhängt und deshalb generalisiert von West nach Ost zunimmt. Die dominanten Gräser gehören zur Gattung *Stipagrostis*. Die geringsten Ansprüche an die Wasserversorgung stellt die kleinste ausdauernde *Stipagrostis obtusa*, etwas höhere die größere *S. ciliata* und noch höhere die schon zur Vornamib gehörenden *S. hochstetterana* und *S. uniplumis*.

Da die Sommerregen unzuverlässig sind, entwickelt sich in Trockenjahren keine Grasdecke, während nach guten Regen der Grasbestand sehr dicht sein kann. Er besteht neben annuellen Arten auch aus den genannten ausdauernden *Stipagrostis* spp., die schon im ersten Jahr blühen und fruchten und, wenn das nächste Jahr trocken ist, absterben, sich somit wie annuelle Arten verhalten. Wie verschieden die Landschaft in einem trockenen und regenreichen Jahr aussieht, zeigen die Abb. I-18A, B) von derselben Fläche.

In der Ost-Gariep-Namib, in der die häufigen Stürme und Nebelereignisse der küstennahen Namib fehlen, treten geneigte Ebenen auf, die in ihrer gesamten Oberfläche bei Starkregen als Schichtflutflächen gestört und umgelagert werden. Sie weisen deshalb auch im Hinblick auf die Vegetation Strukturmerkmale und Artenzusammensetzung von Trockenflüssen auf (*Sisyndite sparteum* oder *Prenia tetragona*); auf stabilerem Substrat ersetzt durch eine Gemeinschaft mit *Calicorema capitata*.

In den Ebenen des Winterregensystems treten südlich der voll ariden Zone oft Arten der Gattung *Brownanthus* (Aizoaceae) in den Vordergrund, wobei die Vorkommen von *Brownanthus pseudoschlichtianus* meist mit Kalkkrusten, *B. pubescens* oft mit Gipskrusten und *B. marlothii* mit hohen Kochsalzkonzentrationen im Boden

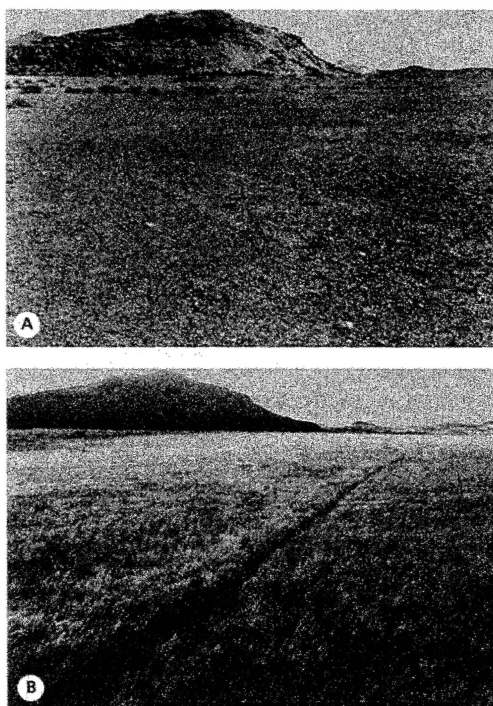


Abb.1-18 Landschaft der Inneren Namib (etwa 100 km von der Küste entfernt) beim Inselberg »Blutkuppe«. A: bevor ein Regen fiel, die Sandfläche ist ganz vegetationslos; B: nach einem guten Sommerregen, die Flächen sind mit *Stipagrostis obtusa* bedeckt (Foto: W. Giess).

korreliert sind. B. *arenosus* besiedelt tiefgründigere Sandflächen. Auf skelettreicheren oder mit Deflationspflastern bedeckten Böden sind die Aizoaceae *Dracophilus dealbatus* und *Hartmannthus pergamentaceus* dominant.

3.3.3 Die Vegetation der Inselberge und Gesteinsrücken

Felsstandorte sind in ariden Gebieten günstige Standorte, weil durch den Ablauf an der Gesteinsoberfläche eine Umverteilung des Wassers erfolgt und der Verdunstungsschutz in Spalten zur Akkumulation von größeren Wasserressourcen führt. Der Effekt ist auch in der küstennahen Nebelzone erkennbar, wo Gesteinsrücken durch eine hohe Artenvielfalt und Biomasse bei Flechten und blattsukkulenten Zwergsträuchern auffallen. Als Beispiele können der Lagunenberg

nördlich Hentjiesbay oder die Boegoe Twins südlich von Alexanderbay genannt werden.

Aber auch östlich der Nebelzone sind solche Spalten, Sand- und Schuttanhäufungen am Fuß von Felsflächen feuchte ökologische Nischen. Schwer verwitterbare Quarzit-, Dolerit- und Marmorrücken sind bevorzugte Biotope von Sukkulente. Generell kann festgestellt werden, daß auch größere Inselberge (z. B. Rössingberg, mit 66 Gefäßpflanzen-Arten) sich oft nicht sehr stark vom Artenspektrum kleinerer Gesteinsrücken unterscheiden (JÜRGENS & BURKE 2000). Sehr verschieden sind die Verhältnisse aber, wenn durch größere Höhe feuchtere und kühlere Standortbedingungen vorliegen oder aber, wenn in Granit temporäre Felswannen als besonderer Standorttyp auftreten. Dort (Beispiel: Spitzkoppe) treten besondere Lebensgemeinschaften auf, in denen z. B. die poikilohydre *Chamaegigas intrepidus* als spezielle Anpassung hervorgehoben werden muß (s. S. 509 f.). Mit zunehmendem Niederschlag nimmt nach Osten hin auch die Artenzahl zu. Für die als Mirabib bekannten Granitberge 35 km östlich von Gobabeb werden 121 Angiospermen-Arten genannt (ROBINSON 1977).

Inselberge, die im Großen Erg der Namib in alle Himmelsrichtungen durch ausgedehnte Dünenfelder isoliert sind, erweisen sich bei näherer Betrachtung als Habitate, in denen zahlreiche Arten überleben konnten, deren Areal im Laufe der klimatisch erzwungenen Migrationen heute weit entfernt liegt (BURKE et al. 1998). Geringer Konkurrenzdruck könnte in dieser isolierten Lage das Überleben von Florenrelikten erlauben.

Wo der Boden großflächig steiniger ist, kann von der Zentralen Namib bis zum Kaokoland im Bereich der Grasland-Zone (also östlich der voll ariden Gebiete) eine Zone mit bis zu drei Meter hohen Wolfsmilchgewächsen der Art *Euphorbia damarana* auftreten, die daumendicke sukkulente Achsen besitzen. Eine Vegetation sehr ähnlicher Struktur wird über weite Gebiete im Süden Namibias vom nördlichen Namaland südlich Gibeon bis ins Richtersveld von der nahe verwandten Art *Euphorbia gregaria* dominiert.

3.3.4 Die Vegetation der Namib-Riviere

Die vielen kleinen Erosionsrinnen auf den weiten Flächen vereinigen sich zu tieferen und breiteren Furchen mit einem sandigen Bett, die im

Bereich der Namib als Riviere (Washes, Wadis) bezeichnet werden; diese bilden entweder Seitenzuflüsse der großen Fremdlingsriviere oder laufen aus, ohne das Meer zu erreichen (Abb. I-9, JACOBSEN et al. 1995). Sie sind eigentlich azonale Biome, Pedobiome mit zusätzlicher episodischer Wasserzufuhr.

Die Karte von STENGEL (1964, 1966a) (Abb. I-19) zeigt, wie dicht zerfurcht die Zentrale Namib ist. Zwischen Swakop- und Omaruru-Rivier laufen viele Namib-Riviere auf weiten, kaum merklichen Schwemmlandensenken aus, die mit *Arthroa leubnitziae*- oder *Zygophyllum stapfii*-Beständen bedeckt sind. Als Charakterarten der Rivierläufe der Inneren Namib sind zu nennen: *Adenolobus pechuelii*, *Parkinsonia africana*, kleine *Acacia reficiens*-Sträucher. Daneben findet man noch viele Kräuter, die östlicher weit verbreitet sind, sich aber hier auf die feuchtesten Biotope, die Riviere zurückziehen und besonders zahlreich, nachdem das Rivier »gelaufen« ist, keimen.

Pflanzen der Riviere der äußeren Namib sind: Die krautigen Arten *Aizoon dinteri*, *Zygophyllum simplex*, *Heliotropium curassavicum*, *Sesuvium sesuvioides* und holzige Arten wie *Zygophyllum stapfii*, *Arthroa leubnitziae*. An dieser Stelle soll hervorgehoben werden, daß *Welwitschia mirabilis* als Phreatophyt ebenfalls oft Rivierinnen besiedelt. Dies ist besonders deutlich in den Gebieten südlich des Swakop und im Bereich des Messurn Kraters zu beobachten.

Im Süden der Namib sind zahlreiche Arten an den Rivierläufen zu finden. *Stipagrostis namaquensis* als strauchig verzweigtes Gras, *Monechma mollissimum*, *Trichodesma africanum*, *Codon royerii* und *Dyerophytum africanum* als krautige Arten; *Zygophyllum microrocarpum* und *Tetragonia sclienckii* (diese an versalzten Standorten) als leicht blattsukkulente Arten zeigen eine deutliche Vorliebe für Rivierstandorte.

3.3.5 Die Vegetation der großen Fremdlings-Riviere

Ein sehr bedeutendes Element der Namib sind Fließsysteme, die im regenreicheren Osten, meist sogar aus dem Hochland ihr Wasser beziehen (vgl. Abb. I-19), z. B. Omaruru, Swakop und Kuiseb). Die größeren Catchments sind auf Abb. I-9 (JACOBSEN et al. 1995) dargestellt. Wenn es im

Hinterland stärker regnet, »kommen diese Fremdlingsriviere ab«, d. h. das Wasser fließt durch sie zum Meere, selbst wenn es in der Namib überhaupt nicht geregnet hat. Beim Abkommen wälzt sich zunächst eine Hochwasserwelle, die ein Gemisch von Wasser, Sand und mitgerissenem Holz ist, rivierabwärts. Dann strömt das Wasser ruhiger und der Sand wird abgesetzt, schließlich bei ganz langsamer Strömung kommt auch die feine Trübe (Schluff) zum Absatz. Die Wasserführung und die Dauer des Fließens schwanken in Abhängigkeit von den Regenfällen auf dem Hochland sehr stark. Oft erreicht das Wasser das Meer nicht, sondern versickert auf halbem Wege im Sand des Rivierbetts. Abb. I-20 zeigt die geschätzte Ablaufmenge in den Atlantik vom Swakop für die Periode 1893–1963. In den tiefen lockeren Ablagerungen des Rivierbetts wird viel Grundwasser gespeichert, das bei dem Gefälle von 1:100 noch lange unterirdisch weiterfließt und nur dort an die Oberfläche kommt, wo ein Felsriegel das Bett abdämmt. Selbst wenn der Grundwasserstrom versiegt, bleiben einzelne Grundwasserseen und viel Grundfeuchtigkeit erhalten, so daß diese die Namib quer durchziehenden Riviere Oasen darstellen.

Als man im vorigen Jahrhundert die Namib vom früheren Sandwich Harbour und Walvis Bay mit dem Ochsenwagen durchqueren mußte, führte der einzige Weg in das Landesinnere den Swakop entlang nach Okahandja, weil man immer Wasser und Weide für die Ochsen fand und der Swakoplauf durch eine Lücke im Escarpment führt (VEDDER 1965).

Die Vegetation im Rivierbett wird bei jedem »Abkommen« einer Flut weitgehend vernichtet. Die ausdauernde Vegetation kann sich nur am Rande und auf höheren Terrassen halten. Die gute Wasserversorgung ermöglicht die Entwicklung eines üppigen Galeriewaldes (Abb. I-21). Da durch die Überweidung der Hochlandflächen der Abfluß beschleunigt wird, wurden die Spitzen der Hochflutwellen in den letzten Jahrzehnten beim Swakop immer gefährlicher und rissen immer größere Teile des Galeriewaldes durch Unterspülung und Entwurzeln der Bäume weg (SEYDEL 1951). Am Kuiseb dagegen sind, z. B. bei Homeb und an anderen Stellen, noch prächtige Wälder erhalten.

Die wichtigsten Baumarten, oft sehr alte 12–20 m hohe Exemplare, sind der *Anabaum* (*Faidherbia albida* = *Acacia a.*) und der Kamel-

dorn (*Acacia erioloba*), dazu kommen *Euclea pseudebenus*, *Ziziphus mucronata*, die durch frisch-grünes Laub ausgezeichnete *Salvadora persica* (oft an Bäumen empor-kletternd), die strauchförmigen *Lycium cinereum* und auf

brackigem Boden *Tamarix usneoides*. Sand wird bei Verwehungen im Sproßsystem der letzten beiden Arten abgelagert, wodurch hohe Haufendünen entstehen, aus denen die oberen Zweige der Tamarisken herausragen.

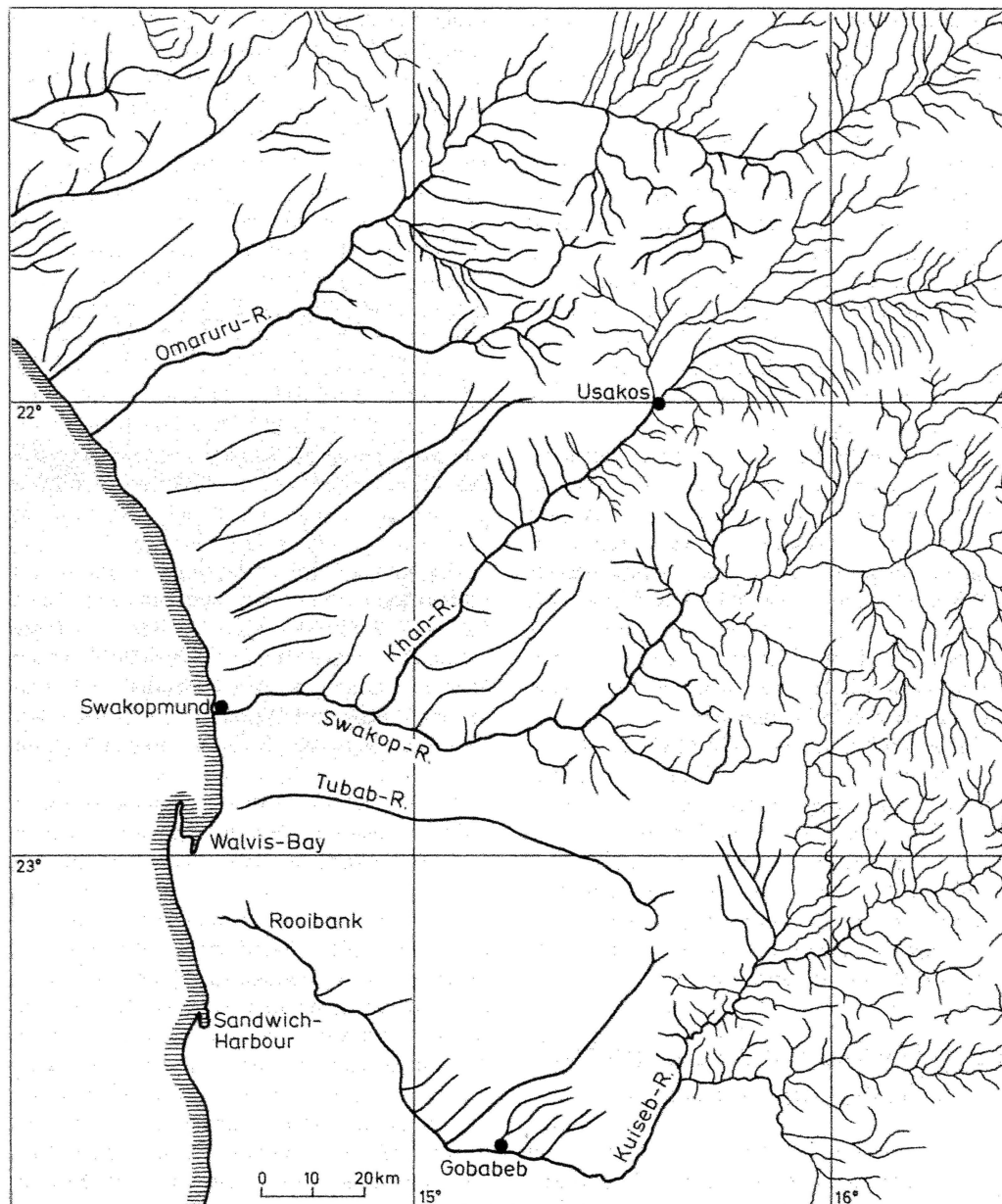


Abb. 1-19 Abflußsystem der Zentralen Namib. Die großen Riviere Kuiseb, Swakop mit Khan und Omaruru, die vom Hochland kommen, entwässern in guten Regenjahren ins Meer. Alle anderen versickern im Sande, auch das große Tubab-Rivier (zwischen Walvis-Bay und Swakopmund) (nach Stengel 1964).

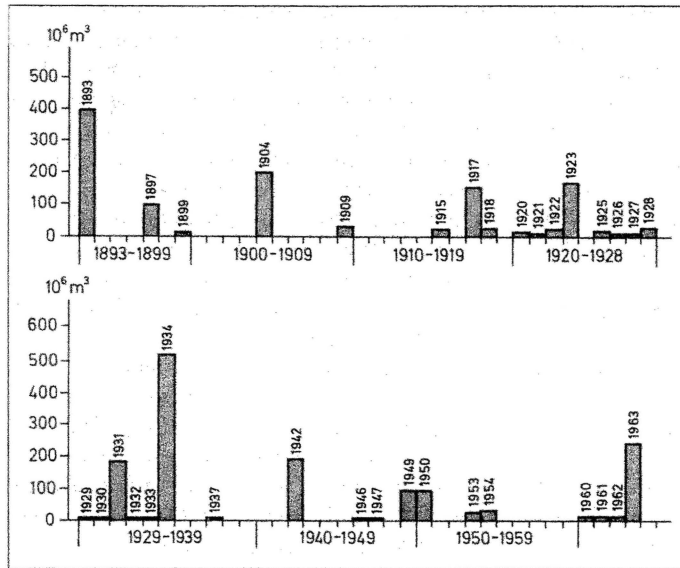


Abb. 1-20
Abflußmenge des Swakop-Riviers ins Meer in den einzelnen Jahren 1893-1963 (geschätzte Werte in 10^6 m^3) (nach Stengel 1964).



Abb. 1-21 Dichter Galeriewald aus *Acacia albida* auf der Terrasse des Kuiseb-Riviers. Im Vordergrund *Eragrostis spinosa* und *Nicotiana glauca* im Rivierbett (Foto: W. Giess).



Abb. 1-22 *Cladoraphis spinosa* (= *Eragrostis* s.) in der Sossusvlei bei Sesriem, am Dünenfuß (Foto: SWBr, Jan. 1987).

Sehr große Stauden (mehr im Rivierbett) sind *Ricinus communis* und die aus Amerika stammende *Nicotiana glauca*. Daneben findet man auf den Sandflächen *Datum stramonium* und *D. innoxia*, *Argemone ochroleuca*, *Tribulus zeyheri*, *Codon royenii*, viele weit verbreitete Gräser, aber auch das Riviergras *Stipagrostis namaquensis* und *Cladoraphis spinosa* (Abb. 1-22) mit holzigen Halmen, stark reduzierten Blättern und verdornen Seitenästen der Rispe. Beide Gräser bilden ebenfalls bis 1-2 m hohe Haufendünen. Auch sonst sind zahlreiche Arten aus dem Landesinne-

ren in diesen Oasen zu finden. Aber auch Arten des brackigen Bodens treten auf. Das Kuiseb-Grundwasser ist praktisch salzfrei, nicht jedoch das vom Swakop und seinem Nebenrivier Khan.

Zu den endemischen Pflanzen, die entlang der Reviere wächst, gehört *Acanthosicyos horrida* (Cucurbitaceae), die von den Einheimischen !Nara genannt wird. Im Laufe der Zeit akkumuliert die !Nara grössere Sandmengen, so daß Haufendünen entstehen. Die Panzerbeere wird von Tieren, aber auch der lokalen Bevölkerung genutzt. Untersuchungen von Kotproben haben

zeigt, daß der Schabrackenschakal der wichtigste Fernverbreiter der Samen ist, da die Samen nach der Passage des Darmtrakt äußerlich intakt sind und meistens auch keimfähig sind (MÜLLER 2000). Die ausgewachsenen Pflanzen dieses ausdauernden Kürbisgewächses benötigen aber eine hinreichende Wassermenge, so daß sie typischerweise nur im Nahbereich von Rivieren, Pfannen oder Felsen auftreten werden. Sie verfügen über extrem weitlumige Wasserleitgewebe. Eine Kartierung im Kuiseb-Revier in der Umgebung von Gobabeb hat eine Zahl von über 1 090 Pflanzen ergeben, wobei die Verteilung an den Grundwasserlauf gekoppelt war (MÜLLER 2000). Es können dabei weitreichende Wurzelsysteme gebildet werden (KUTSCHERA et al. 1997).

Der Grundwasserzufluß im Mündungsgebiet von Kuiseb ist nicht unbegrenzt. Es besteht die Gefahr der Grundwasser-Absenkung. Der Süßwasserzufluß von Sandwich Harbour scheint bereits nachgelassen zu haben, denn der Röhrichtgürtel weist Trockenschäden auf. Dagegen beruht die Vegetationslosigkeit der Kieswüste, die sich weit nach Osten über Gobabeb hinaus hinzieht, auf der Flachgründigkeit des Wüstenbodens über der anstehenden Grundgesteinsplatte (Granit). Grundfeuchtigkeit kann unter diesen Umständen nicht gespeichert werden.

In der nördlichen Namib (Skelettküste, SW-Angola) sind bei zunehmender Verengung der Küstenwüste die Galeriewälder und -gebüsche der Fremdlingsriviere von besonderer Bedeutung, weil sie die Wüstenflächen zunehmend fragmentieren und als Wanderwege für Tiere von großer Bedeutung sind. Selbst Elefanten und Giraffen können deshalb in Teilbereichen der Nördlichen Namib existieren (Abb. I-57).

3.3.6 Die vegetationsarmen Dünen

Südlich vom Kuiseb-Unterlauf beginnt das große Dünengebiet (Abb. I-23), das sich ohne Unterbrechung bei einer Breite von 30–130 km bis Lüderitzbucht hinzieht. Der Sand liegt auf der Namibplattform; nur wenige Inselberge ragen aus ihm heraus. Das Dünengebiet besteht im zentralen Bereich aus longitudinal verlaufenden Dünenkomplexen mit einzelnen Querdünenzügen. An der Küste dagegen führen die starken Stürme mit Richtungen aus SSW bis W zu komplizierten Überlagerungsmustern. Auch am

östlichen Rand werden die Paralleldünen durch Sterndünen abgelöst, die dort entstehen, wo zu den Süd- und Westwinden der Küstennamib in den Wintermonaten ebenfalls sehr stark materialtransportierende Ostwinde treten. Noch weiter östlich führen die zunehmenden Niederschläge fleckenweise zu ausdauerndem Bewuchs, der die Dünen in einem charakteristischen band-bis netzförmigen Muster fixiert (Netzdünen). Der Dünensand ist an der Meeresküste weiß bis gelbbraun, im zentralen Bereich gelb, am Ostrand leuchtend rot.

Die Vegetation der Dünen ist generell äußerst spärlich und weist eine Konzentration auf die nebeligen Küstenbereiche und den Inlandrand auf, zudem ist eine Zunahme der Artenvielfalt und Biomasse von Nord nach Süd festzustellen. Typische Dünenbewohner sind die Gräser *Stipagrostis sabulicola*, *S. seelyae* und *Cladoraphis spinosa* (Abb. I-22), um Inselberge herum wächst auch *S. lutescens*. Zum Inland hin sind *Kohautia ramosissima* und *Monsonia ignorata*, zur Küste hin *Trianthema hereroensis* als gelegentliche Begleiter zu nennen. Diese Bewohner können nach guten Regenjahren nennenswerte Deckung einnehmen und dann aus den Wasservorräten zehren, die durch rasche Versickerung im Inneren der Dünen relativ gut vor der Evaporation geschützt sind. Am Ostrand des Erg kann man auch beobachten, daß die gespeicherte Wassermenge vereinzelt Bäume zu unterhalten vermag, insb. *Acacia erioloba*.

Deutlich reichere Verhältnisse findet man in den Dünen der südlichen Namib südlich von Lüderitz. Dort sind aufgrund der hohen Luftfeuchtigkeit und der kühlen Temperaturen ar-



Abb. I-23 Hohe parallellaufende Sanddünen südlich Gobabeb (Foto: SWBr, Nov. 1986).

tenreiche pflanzliche Lebensgemeinschaften in der Lage, trotz der geringen Regenfälle Teile des Dünenystems zu fixieren. Die Asteraceae *Othonna cylindrica* und *O. sedifolia*, die Gräser *Stipagrostis ciliata* und *Cladoraphis spinosa* sowie die Aizoaceae *Stoeberia beetzii* und *Stoeberia utilis* (letztere auf mobilen Dünenkämmen) können als Charakterarten für die Lebensgemeinschaften hervorgehoben werden.

Wieder eine andere Vegetation weisen die roten Dünen der Ost-Gariep-Namib auf, die deutliche Bezüge zu den Kalahari-Dünen aufweisen. Hier sind das Gras *Stipagrostis amabilis* und, neben *Acacia erioloba*, auch *Acacia haematoxylon* charakteristisch.

Im zentralen Bereich des Großen Erg, wo die beweglichen Sande über weite Strecken nur vom Nebel regelmäßig oberflächlich befeuchtet wird, kommt es wohl zu keiner Speicherung von Grundfeuchtigkeit. Deshalb sind die Dünen fast vegetationslos. Es handelt sich um ein besonderes Ökosystem, in dem die Produzenten eine geringe Rolle spielen und durch von außen heringewehte organische Reste von Pflanzen ersetzt werden.

Von den vielen Tenebrioniden-Gattungen gibt es eine Anzahl solcher, die das Dünenrandgebiet als »plant-followers« oder »plant-satellites« bewohnen, aber auch eine Reihe von ultrasammophilen Formen, die inmitten der vegetationslosen Dünen leben (KOCH 1962). Als Grundlage für ihre Ernährung dient organisches Material von Pflanzenresten, das durch die vereinzelt starken Oststürme zusammen mit Staub aus den benachbarten Gebieten mit Pflanzenbewuchs, ins Dünengebiet hineingeweht und am Leehang abgelagert wird. Stellenweise kann der Sand bis zu 30% an organischer Masse enthalten.

Diese außerhalb vom Sand-Ökosystem erzeugte organische Substanz dient den Saprophagen unter den Konsumenten als Nahrung; damit beginnt eine Nahrungskette, die mit den Rauborganismen höheren Grades endet, wonach alle tierischen Reste von den Destruenten abgebaut werden. Es handelt sich somit um ein Ökosystem mit unvollständigem Stoffkreislauf, das nur in Abhängigkeit von einem benachbarten Ökosystem denkbar ist (S. 507).

3.4 Pflanzliche Strategietypen

(Jürgens)

Die Namib hat aufgrund ihrer langen Ariditätsgeschichte und wegen der besonderen ökologischen Verhältnisse eines ozeanisch getönten Trockengebietes zahlreiche Anpassungen hervorgebracht, die aus anderen Trockengebieten nicht oder nur in geringerer Bedeutung bekannt sind. Deshalb sollen die wichtigsten Strategietypen hier kurz angesprochen werden.

3.4.1 Phreatophyten

3.4.1.1 Ökologische Rahmenbedingungen der Grundwassernutzung

Die Nutzung von Grundwasser in tief gelegenen Bodenschichten oder Felsspalten ist eine nahe-liegende Anpassung an Trockengebietsbedingungen mit seltenen und unvorhersagbaren Niederschlagsereignissen. Wir finden diese Strategie entlang von Pfannen, Rivieren und anderen langzeitlich unterirdisch wasserführenden oberflächennahen Leitern realisiert, aber auch in manchen Dünenystemen und bestimmten Gesteinstypen. Deshalb ergibt sich nicht selten das scheinbar paradoxe Muster, daß die gleiche Pflanzenart in einer Landschaft sowohl am Rande der Riviere im tiefsten Tal als auch an Fels-spaltensystemen hoch oben auf dem Berg vorkommen kann (z. B. *Monoclethra nrollissi*; *niwi*, *Ozoroa dispar*, *Parkinsonia ajüeana*, *Arth aerea leubnitziae*).

Da das Erschließen der unterirdischen Wasserspeicher ausgedehnte Wurzelsysteme erfordert, sind die Strategietypen meist auch durch holzige Sproßsysteme von erheblichem Umfang charakterisiert. Deshalb erstrecken sich in der Namib entlang der Fließrinnen lineare Oasen aus Bäumen wie *Acacia erioloba*, *Acacia reficiens* usw. Je nach Umfang der zur Verfügung stehenden Wasserressourcen finden wir in dieser Gruppe auch Pflanzen mit extrem großlumigem Xylem und starker Wasserleitung (z. B. Cucurbitaceae, e.g. *Acanthosycios horrida*) und großen transpirierenden Oberflächen (z. B. *Welwitschia mirabilis*). Als Spezialtyp der Phreatophyten müssen die Petrophyten (Chasmophyten) angesehen werden, Pflanzen, die in besonderem

Maße in der Lage sind, mit ihrem Sproß- und Wurzelsystem in Felswände und Felsspalten einzudringen (z. B. *Ficus cordata*, *Ficus illicina*, *Boscia albitrunca*).

Ein wesentliches Problem für die Phreatophyten ist die Phase der Keimung und Etablierung, bevor die Pflanze die tieferliegenden Grundwasservorkommen durch Wurzelwachstum erschlossen hat. Ohne Zweifel sind in dieser Phase seltene Gunstereignisse wie Starkregenjahre von entscheidender Bedeutung.

Als außergewöhnlicher Phreatophyt soll *Welwitschia mirabilis* näher vorgestellt werden.

3.4.1.2 *Welwitschia mirabilis* (Veste)

Zu den bemerkenswertesten Pflanzen der Namib gehört *Welwitschia mirabilis* (Abb. I-24), deren Verbreitungsgebiet sich rund 1200 km vom Nicolau-Rivier nördlich von Namibe (Angola) bis zum Kuiseb-Rivier bei Gobabeb (Namibia) erstreckt (KERS 1967). Allerdings erreicht sie nie direkt die Küste. Nördlich von Khorixas wachsen *Welwitschia*-Pflanzen in der subtropischen Mopane-Savanne. Der mittlere Jahresniederschlag an den Wuchsstandorten von *Welwitschia* variiert zwischen rund 10 mm in Küstennähe und 250 mm in der Mopane-Savanne.

Welwitschia besteht aus einem kurzen rübenförmigen Stamm, der aus dem Hypocotyl der Pflanze hervorgeht, einer tiefen Pfahlwurzel und aus zwei Blättern, welche die beiden Keimblätter ersetzen. Zeitlebens wachsen sie aus einem basalen Meristem nach. Der oberirdisch verholzte Teil kann bis zu 1,50 m hoch werden. Die Blätter können mehr als 2,5 m lang werden, sterben

jedoch am Blattende nach und nach ab. Die ältesten Blattabschnitte können dabei ein Alter von mehr als 10 Jahren erreichen. Mit dem Wachstum faltet sich das Hypocotyl zu bizarren Formen auf und die Blätter reißen auf, so daß der Eindruck entsteht, daß *Welwitschia* mehr als zwei Blätter aufweist (Abb. I-24). Allerdings wurden in der Umgebung des Brandberges Pflanzen gefunden, die ein zusätzliches Blattpaar bildeten (VON WILLERT 1993). Untersuchungen an mehr als 300 Pflanzen zeigten, daß diese abnormale Blattentwicklung in mehr als 5% der Population auftritt. Die Blattdicke beträgt 1–2 mm, in der Nähe des Brandberges sogar bis zu 4,2 mm (WAGNER-DOUGLAS 1992). *Welwitschia* ist getrenntgeschlechtlich. Die verzweigten Infloreszenzen entstehen an der Blattachsel und tragen endständige zapfenähnliche Blütenstände.

Entdeckt und beschrieben wurde die Art 1859 von dem österreichischen Arzt und Naturforscher Friedrich Welwitsch im südlichen Angola. Die systematische Einordnung dieser Art erwies sich als sehr schwierig, da sie sowohl Merkmale der Gymnospermen aufweist, aber auch in ihrem Sekundärholz Tracheen hat, was ein typisches Merkmal der Angiospermen ist. Mittlerweile wird sie als einzige Art ihrer Gattung und der Familie Welwitschiaceae den Gnetales zugeordnet, die zwar eine Unterfamilie der Gymnospermen, aber näher mit den Angiospermen verwandt ist. Phylogenetisch ist diese Art vermutlich sehr alt, weshalb man diese Pflanze auch als »lebendes Fossil« bezeichnet. Nach LEUENBERGER (2001) lassen sich zwei Unterarten aufgrund morphologischer Unterschiede bei den männlichen Zapfen differenzieren: 1) in Angola *Welwitschia mirabilis* subsp. *mirabilis* und 2) im südlichen Verbreitungsgebiet in Namibia *Welwitschia mirabilis* subsp. *namibiana*. Diese Unterschiede lassen sich aus der geographischen Trennung der beiden Populationen erklären. In vielen Gebieten der Zentralen Namib ist *Welwitschia* die dominante mehrjährige Vegetation, wobei die weitaus größte Zahl der *Welwitschia*-Pflanzen in der Übergangszone zwischen der Äußeren und Inneren Namib, etwa 50–60 km von der Küste entfernt auf der *Welwitschia*-Vlakte im Dreieck zwischen dem Khan- und Swakop-Rivier wachsen. In einem Rivier in der *Welwitschia*-Vlakte wurden auf einer Fläche von rund 600 m Länge und einer Breite von 100 m 215 *Welwitschia*-Individuen gezählt, davon 113 männliche und 102 weibliche



Abb. I-24 *Welwitschia mirabilis* in der *Welwitschia*-Vlakte (Foto: M. Veste, Nov. 1990).

Pflanzen (ELLER et al. 1983). Guss (1969) schätzt die Gesamtzahl in der Vlake auf rund 5 000-6 000 Pflanzen.

Das Lebensalter von *Welwitschia* soll nach ^{14}C -Bestimmungen bis 500-600 Jahre betragen (HERRE 1961, JÜRGENS et al. 1997), während die größten Pflanzen sogar ein Alter bis zu 2000 Jahren erreichen sollen (VON WILLERT 1994). Jungpflanzen (Abb. I-25) findet man in der Zentralen Namib äußerst selten, da eine Etablierung nur nach extremen Niederschlägen möglich ist. Die Altersstruktur einer Population ist daher diskontinuierlich. Eine komplette Durchfeuchtung des Oberbodens muß gegeben sein, damit die Wurzeln in tiefere Schichten vordringen können. Immerhin beträgt die Wurzellänge eines Keimlings in einem Laborexperiment nach 8 Monaten fast 1 m (VON WILLERT 1994).

Das Wachstum der Blätter beträgt durchschnittlich 0,17-0,83 mm pro Tag, variiert allerdings an den einzelnen Standorten (Tab. I-6). Ein signifikanter Zusammenhang zwischen den Wachstumsraten und den Niederschlagsmengen konnte nicht nachgewiesen werden (Abb. I-26). Aber die topographische Lage und somit die Wasserverfügbarkeit beeinflusst maßgeblich das Wachstum. Die mittleren jährlichen Wachstumsraten der Pflanzen am Rande eines Riviers in der Nähe von Gobabeb waren mit $150 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ signifikant höher als in der Hauptabflußrinne ($118 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$) bzw. den Seitenrinnen ($106 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$) (HENSCHEL & SEELY 2000). Dies ist nicht generell übertragbar. In der Welwitschia-Vlake haben die Pflanzen in der Rinne ein höheres morgendliches Wasserpotential ($\text{WF}_{\text{a}} = -3,3 \text{ MPa}$) und auch eine größere Zuwachsrate ($0,34 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$) als die Pflanzen am



Abb. I-25 Junge Welwitschia-Pflanze am Standort Brandberg-Abzweige. Gut zu erkennen sind die beiden Blätter (Foto: M. Veste, Nov. 1990).

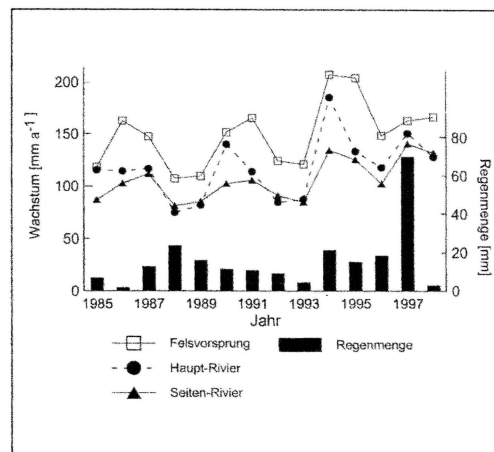


Abb. I-26 Mittleres jährliches Wachstum von *Welwitschia*-Pflanzen in einem Hauptrivier ($n=10$), Seiten-Rivier ($n=4$) und Felsvorsprung ($n=7$) und die jährlichen Regenmengen (nach Daten v. Henschel & Seely 2000).

Tab. I-6 Minimale und maximale jährliche Wachstumsraten der Blätter von *Welwitschia mirabilis* an verschiedenen Standorten der Zentralen Namib (Daten aus Henschel & Seely 2000, ²Moisel in WB2 1984, ³Von Willert 1994)

Standort	Beobachtungsjahre	Blattwachstum [$\text{mm} \cdot \text{a}^{-1}$]
Gobabeb'	1985-1998	43-291
Welwitschia-Vlake ²	1971-1975	91-292
Welwitschia-Vlake (Kleines Rivier) ²	1975-1980	84-131
Welwitschia-Vlake (Rivierrand) ²	1975-1977	157-244
Welwitschia-Vlake ³	1978-1993	98-150
Brandberg Abzweige ⁱ	1988-1993	317-409
Brandberg'	1977-1993	40-124

Rand ($W_{pd} = -5 \text{ MPa}$, Zuwachs = $0,2 \text{ mm d}^{-1}$) (VON WILLERT 1994). Dies zeigt auch deutlich, daß die Aridität eines Standorts nicht ausschließlich von den klimatischen Gegebenheiten abhängig ist, sondern auch von den hydrologischen Prozessen in Raum und Zeit beeinflusst wird. Das Längenwachstum ist bis zu einem morgendlichen Blattwasserpotential von -3 MPa von der Wasserverfügbarkeit beeinflusst und beträgt max. $0,25 \text{ mm d}^{-1}$. Wird dieser Wert des Wasserpotentials überschritten, so steigt die Wachstumsrate bis auf $1,1 \text{ mm d}^{-1}$ an, wird allerdings dann von anderen Faktoren beeinflusst.

Sandstürme aber auch Herbivoren können deutliche Schädigungen der Blätter verursachen. Vielerorts ist *Welwitschia* eine Futterquelle für viele Tiere u. a. Oryx-Antilopen, Zebras und Nashörner, was bis zu einem vollständigen Abfressen der Blätter führen kann (BRINKMANN & VON WILLERT 1987). Obwohl die Oryx-Antilopen die Blätter aus der Hypokotylgrube herausreißen, wird das Meristem nicht zerstört und die Blätter wachsen weiter, so daß sich die Pflanzen innerhalb weniger Jahre vollständig erholen.

Entlang der langen Blätter variieren auch die physiologischen Prozesse. So zeigt sich ein typisches Verteilungsmuster der Inhaltsstoffe entlang des Blattes. Deren Analyse hat gezeigt, daß die höchsten K^+ und Cl^- -Gehalte in den jungen Blattabschnitten zu finden sind und zur Blattspitze deutlich abnehmen, während der Na^+ -Gehalt zunimmt. Dies spiegelt sich auch im K/Na -Verhältnis wieder, das von ca. 5:1 im Meristem auf ca. 1:4 an der Blattspitze zurückgeht (VON WILLERT 1994). Eine Rückverlagerung des phloemmobilen K^+ und Cl^- in die jungen Blattabschnitte ist dafür mitverantwortlich. Um die hohen Akkumulationen von anorganischen Ionen in der Vakuole im Cytosol osmotisch auszugleichen, wird als Osmotikum primär Prolin gebildet. Auch organische Säuren, wie Malat, Citrat, Isocitrat und Chinat wurden mit mehr als $100 \text{ mmol kg}^{-1} \text{ TG}$ nachgewiesen und zeigen sowohl entlang als auch quer zum Blatt ein heterogenes Verteilungsmuster.

Viel spekuliert wurde über die Wasserversorgung von *Welwitschia* unter solchen sehr ariden Lebensbedingungen. Diesbezüglich wurden von VON WILLERT umfangreiche und langfristige Studien zur Ökophysiologie von *Welwitschia* an verschiedenen Standorten in der Namib durch-



Abb. I-27 Messung des Gaswechsels von *Welwitschia mirabilis* mit klimatisierten Walz-Küvetten in verschiedenen Abschnitten des Blattes am Standort Brandberg-Abzweige (Foto: M. Veste, Nov 1990).

geführt (VON WILLERT et al. 1982, VON WILLERT 1985, VON WILLERT 1994, VON WILLERT & WAGNER-DOUGLAS 1994). Vergleichende Messungen des Gaswechsels und Wasserhaushaltes erfolgten in der Welwitschia-Vlakte und an zwei Standorten am Brandberg. Zwei parallel am Blatt installierte klimatisierte Küvetten erlaubten die Messungen der Variabilität der Transpiration und der Photosynthese entlang des Blattes (Abb. I-27). Am Standort Brandberg-Abzweige wuchsen die Pflanzen direkt in einem Rivier und erreichten auch die größten Blattflächen und -dicken (Tab. I-7). In den jungen Blattabschnitten waren die Transpirationsraten mit fast $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ am höchsten und nahmen mit zunehmender Distanz vom Meristem auf $0,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ im ältesten Teil des Blattes ab. An den anderen Standorten konnte ein Anstieg der Transpiration mit zunehmendem Blattalter festgestellt werden, allerdings auf einem niedrigen Niveau (Abb. I-28 A).

Die hohen Transpirationsraten waren auf eine fehlende stomatare Steuerung der Transpiration in den jungen Blattabschnitten zurückzuführen, während sie in den alten Blattabschnitten vorhanden war und mit steigendem Wasserdampf-sättigungsdefizit die Transpiration nur unwesentlich anstieg. Die Pflanzen können ihre Wasserdefizite, die durch die Transpiration am Tag entstanden sind, in der Nacht wieder ausgleichen und das morgendliche Wasserpotential vom Vortag wieder erreichen. Der Standort Brandberg war von den untersuchten Standorten der trockenste. Hier lag das morgendliche Was-

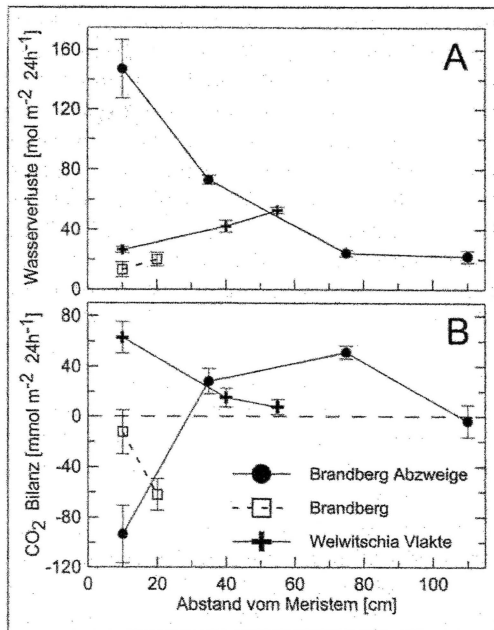


Abb. I-28 Abhängigkeit der täglichen Transpiration (A) und CO_2 -Bilanz (B) von *Welwitschia mirabilis* vom Blattalter in der Welwitschia-Vlakte, Brandberg und Brandberg-Abzweige (nach von Willert 1994, von Willert & Wagner-Douglas 1994).

serpotential von -5,7 MPa mehr als 2 MPa niedriger als an den beiden anderen untersuchten Standorten. Allerdings war die nächtliche Erholung des Wasserpotentials am Brandberg-Abzweige deutlich schneller als in der Welwitschia-Vlakte, was auf eine bessere Wasserversorgung an diesem Standort hinweist.

Über die Wasserquellen für eine Pflanze mit so hohen Transpirationsraten an einem ariden

Standort wurde viel spekuliert. Vor allem die Bedeutung des Nebels als direkte Wasserquelle wurde hierbei intensiv diskutiert und eine direkte Wasseraufnahme des Nebelwassers oder Taus durch die Blattoberfläche (BORNMAN et al. 1973) oder durch ein oberflächennahes Feinwurzelsystem (BORNMAN et al. 1972) angenommen. Gegen die Bedeutung des Nebels und Taus als direkte Wasserquelle spricht allerdings, daß *Welwitschia* über keine morphologischen Strukturen verfügt, um Wasser über die Blätter aufzunehmen. Die Blätter sind typisch xeromorph gebaut: die Kutikula ist sehr dick, die Stomata sind ein-gesenkt und die Spalten besonders kutinisiert. Auch reicht der Treibnebel selten landeinwärts bis zur Inneren Namib und die Mengen des auf den Blättern zu beobachteten Tausfalls sind gering. Hinzu kommt, daß das morgendliche Wasserpotential bereits wieder in der Nacht erreicht wird und kaum Schwankungen des morgendlichen Blattwasserpotentials auftreten. Somit dürfte die Wasseraufnahme aus dem Boden die alleinige Wasserquelle für *Welwitschia mirabilis* sein. Über die maximale Wurzeltiefe der Pfahlwurzel (Abb. I-29) ist bis zum heutigen Zeitpunkt nichts bekannt. Ein Grundwasseranschluss, wie bei den Akazien, muß vielerorts vorausgesetzt werden, um die hohen Transpirationsraten zu erklären.

Charakteristische Gaswechselkurven sind in Abb. I-30 dargestellt. Auch die Photosynthese ist entlang des Blattes vom Alter abhängig. Allerdings zeigten sich hier auch standörtliche Unterschiede (Tab. I-7).

In der Welwitschia-Vlakte wurden die höchsten Werte der Photosynthese in den jungen Blattabschnitten mit $2,5 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, während

Tab. I-7 CO_2 -Bilanz, Wasserverlust, Wasserausnutzungskoeffizient (WUE), Wachstum von repräsentativen *Welwitschia*-Pflanzen an drei Standorten der Zentralen Namib (Nov. 1990–März 1991). Alle Angaben beziehen sich auf das gesamte Blatt (von Willert 1994).

	Welwitschia-Vlakte	Brandberg Abzweige	Brandberg
Blattfläche [m^2]	0,651	1,84	0,309
CO_2 -Bilanz [$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2}$]	37,23	11,51	-6,07
Transpiration [$1 \cdot \text{d}^{-1}$]	0,916	2,60	0,053
Jährl. Wasserverlust [$1 \cdot \text{m}^{-2}$]	334	949	19,3
WUE über 24 h [$\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$]	0,73	0,08	–
Wachstumsrate [$\text{mm} \cdot \text{d}^{-1}$]	0,83	1,12	0,17
C-Verbrauch für das Wachstum [$\text{mmol} \cdot \text{d}^{-1}$]	28,7	31,7	6,9

die maximale CO_2 -Austauschrate in den älteren Teilen mit $1,3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ deutlich niedriger lag (WAGNER-DOUGLAS 1992). Ein anderes Bild ergibt sich für die Pflanze am Standort Brandberg-Abzweige. Obwohl die Stomata weit geöffnet waren, wurde nur in den Morgenstunden

CO_2 aufgenommen (max. $1,3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$) und im Laufe des Tages überwogen die CO_2 -Verluste, so daß die Tagesbilanz in diesem Blattabschnitt mit $-92 \text{ mmol m}^{-2} 24 \text{ h}^{-1}$ negativ war (Abb. I-28 B). Diese Versuchspflanze erreichte ihre maximale CO_2 -Aufnahme im mittleren Blattabschnitt. Die unterschiedlichen CO_2 -Bilanzen bezogen auf die gesamte Blattfläche haben auch Auswirkungen auf die C-Gewinne der Pflanze und somit auf die Wachstumsrate (Tab. I-7).

Über den Carboxylierungsmechanismus von *Welwitschia mirabilis* wurde lange diskutiert. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte (Diskriminierung des schweren ^{13}C gegenüber ^{12}C) liegen in der Welwitschia-Vlakte mit $-17,5 \text{ ‰}$ bis $-19,50 \text{ ‰}$ zwischen den üblichen Werten für C_3 - und C_4 -Pflanzen (SCHULZE et al. 1976, VON WILLERT et al. 1982), während im Grasland und in der Savanne Werte von bis zu $-23,3 \text{ ‰}$ erreicht wurden und die Unterschiede zu den C_3 -Pflanzen somit nicht gesichert sind (SCHULZE et al. 1976, WAGNER-DOUGLAS 1992).

Aus den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten, einer hohen Aktivität der PEP-Carboxylase und Gaswechsellmessungen im Labor wurde geschlossen, daß es sich bei *Welwitschia* um eine CAM-Pflanze handelt (SCHULZE et al. 1976, TING & BURK 1983). Das erschien allerdings auf Grund des xeromorphen Blattbaus und des geringen Wassergehaltes sehr unwahrscheinlich. Auch die Gaswechsellmessungen in der Welwitschia-Vlakte zeigten keine nächtliche Netto- CO_2 -Aufnahme, wie es für viele sukkulente CAM-Pflanzen typisch ist, sondern Atmungsraten von mehr als $0,2 \text{ pmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (VON WILLERT et al. 1982). Eine geringe CO_2 -Aufnahme oder ein Recycling von Atmungs- CO_2 ist allerdings nicht vollständig ausgeschlossen. Bei den Gaswechsellmessungen in der Welwitschia-Vlakte verläuft die CO_2 -Austauschrate in der Nacht auf der Kompensationslinie (Abb. I-30B), welches typisch ist für ein CAM-cycling, also dem Refixieren des Atmungs- CO_2 wie dies auch Laboruntersuchungen zeigten (WINTER & SCHRAMM 1986). Auch wurde bei anderen Freilandmessungen eine geringe nächtliche CO_2 -Aufnahme gemessen mit etwa 4% der täglichen CO_2 -Assimilation (VON WILLERT et al. 2001, VON WILLERT 2002). Allerdings ist es auf Grund der geringen CO_2 -Fixierungsmengen einerseits und der hohen Variabilität des Malat- und Citratgehaltes im Blatt andererseits schwierig eine diurnale Schwankung dieser organischen Säuren mit

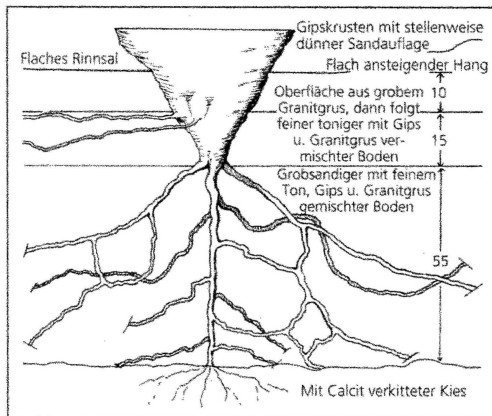


Abb. 1-29 Wurzelsystem von *Welwitschia mirabilis* am Rande eines breiten Riviers. Seitenwurzeln in 10cm Tiefe wurden 1,2 m ins Rivier verfolgt. Die Hauptverzweigungen sind unterhalb 25cm Tiefe, z.T. mit Wurzelanastomosen, vor allem in der Kalkkruste. In den harten verklebten Kies dringen nur feine Faserwurzeln ein (nach W. Giess aus WB 2).

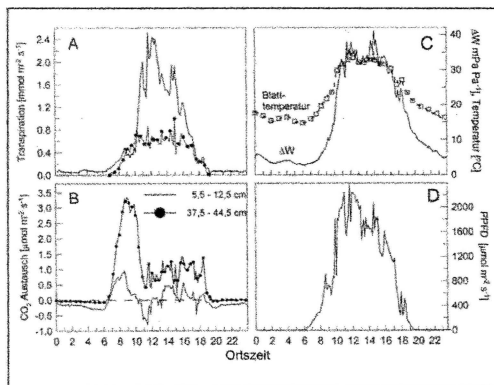


Abb.1-30 Tagesverlauf der Transpiration (A), Netto- CO_2 -Austauschrate (B), Blattemperatur und Wasserdampfdefizit zwischen Blatt und Umgebungsluft (ΔW) (C) sowie der Photonenflußdichte (PPFD) (D) eines jungen (5,5–12,5 cm vom Meristem) und alten (37,5–44,5 cm vom Meristem) Blattabschnittes von *Welwitschia mirabilis* (Welwitschia-Vlakte, 30. November 1990) (nach Wagner-Douglas 1992).

Sicherheit nachzuweisen. Nur eine diurnale Säureänderung ist ein deutlicher Hinweis auf das Vorliegen des CAM-Stoffwechsels.

Welwitschia hat auch eine hohe Photorespiration von nahezu 50% der Gaswechselaktivität, welche proportional mit der Temperatur ansteigt. Die Kombination von absinkender Carboxylierungseffizienz und Quantenausbeute sowie der Anstieg der Photorespiration erklärt vermutlich die hohen CO_2 -Verluste in den älteren Blattabschnitten. Das Verhältnis der dunkeladaptierten variablen zur maximalen Fluoreszenz (F_v/F_m) ist ein relatives Maß für die optimale photochemische Effizienz des Photosystems II und somit ein guter Indikator für die Auswirkung von thermischem Stress und der Photoinhibition auf die Photosynthese. Messungen der Chlorophyll a-Fluoreszenzkinetik am natürlichen Standort in der *Welwitschia*-Vlakte ergaben, daß Photoinhibition in allen Teilen des Blattes auftritt (HERPPICH et al. 1996, 1997). Die Reduktion der maximalen Quantenausbeute betrug in den jungen Blattsektionen 19% und in den alten 36% (Abb. I-31B).

In gut gewässerten jungen Pflanzen ändert sich die Carboxylierungseffizienz bis zu einer Blattemperatur von 36°C nicht merklich (WINTER & SCHRAMM 1986). Unter Feldbedingungen sank die Netto-Photosynthese, wenn die Temperatur von 32°C auf 36°C erhöht wurde (VON WILLERT & WAGNER-DOUGLAS 1994). Diese Untersuchungen belegen, daß der Anstieg der Temperatur in Kombination mit Trockenstress der wichtigste Faktor für die Reduktion der Photosynthese ist. Dabei können die Pflanzen am Standort einem sehr hohen Hitzestress ausgesetzt sein. So wurden an einem Novembertag 1990 am Brandberg Tagestemperaturen von $48,2^\circ\text{C}$ gemessen, während RF auf unter 5% absank. Die Blattemperaturen liegen in der Regel $6\text{--}12^\circ\text{C}$ über der Lufttemperatur, wobei maximal 49°C an Blättern ohne Bodenberührung gemessen wurden (SCHULZE et al. 1980).

Die berechneten Strahlungsanteile und die Temperaturen der Blätter bei einer Lufttemperatur von $31,3^\circ\text{C}$ zeigt Abb. I-32. Während die vorn bodenabstehenden Blattabschnitte in diesem Fall auf 36°C erhitzt wurden, erreichte die aufliegende Blattspitze $50,5^\circ\text{C}$. Die Strahlungsbilanz ergab, daß 38% der Globalstrahlung reflektiert und 56% vom Blatt absorbiert wird. Würde eine positive Strahlungsbilanz vorliegen,

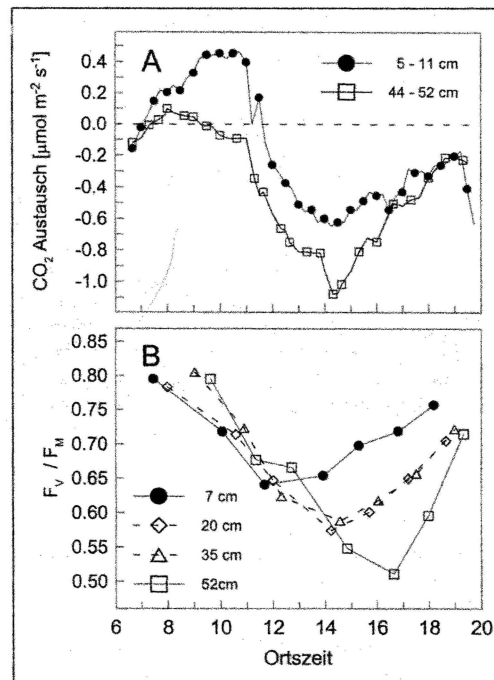


Abb. I-31 (A) Tagesverlauf der Netto- CO_2 -Austauschrate eines jungen (5–11 cm vom Meristem) und eines alten Blattabschnittes (44–55 cm vom Meristem), (B) Ausmaß der Photoinhibition bestimmt aus der Reduktion der maximalen Quantenausbeute F_v/F_m an vier verschiedenen Blattpositionen von *Welwitschia mirabilis* (nach Herppich et al. 1996).

d. h. ein Energieüberschuss, würde dies zu einer starken Aufheizung der Blattoberfläche und somit zwangsläufig zum Hitzetod der Pflanze führen. So sind Konvektion und auch Transpirationskühlung wichtige physikalische Prozesse, die zur Abführung der eingestrahnten Lichtenergie beitragen. Messungen der kompletten Energiebilanz eines horizontalen *Welwitschia*-Blattes ergaben, daß die emittierte Wärmestrahlung zu 68,2%, die Konvektion zu 27,4%, und Transpirationskühlung mit 4,4% zu den Energieverlusten in Höhe von $1\,350 \text{ W m}^{-2}$ des Blattes beitrugen (ELLER et al. 1983, VON WILLERT et al. 1992). Wie die Konvektion mit der Windgeschwindigkeit zusammenhängt und dies Rückwirkungen auf die Blattemperatur hat, zeigt folgendes Beispiel: bei einer Windgeschwindigkeit von $3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ lag die Blattemperatur nur um 1 K über der Lufttemperatur von 23°C (VON WILLERT et al. 1992).

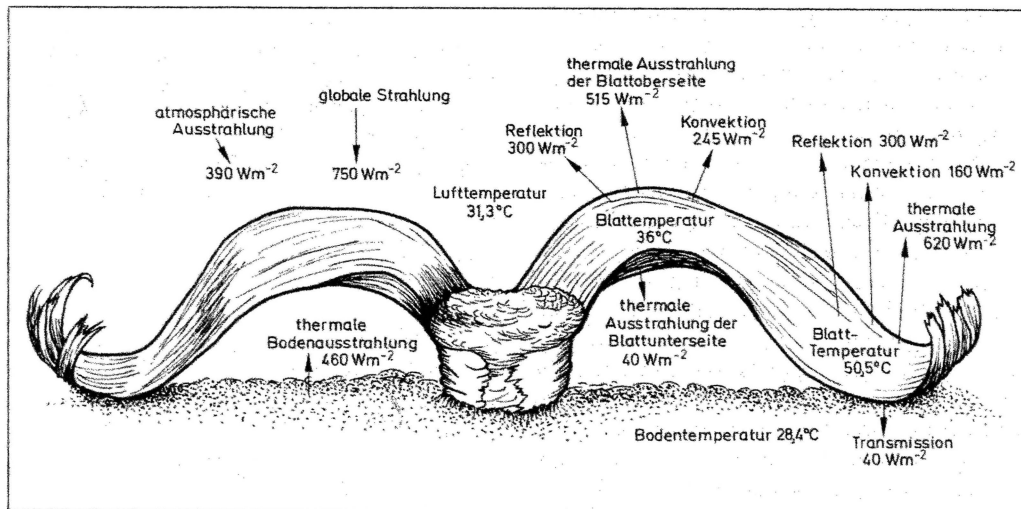


Abb. I-32 Strahlungsbilanz einer jungen *Welwitschia mirabilis* bei Torrabai am 30. März 1977 (nach Schulze et al. 1980).

Nach einer Stunde trat Windstille ein und die Temperatur des Blattes stieg auf 35°C , was einer Übertemperatur von 6 K entsprach.

Namib soll auf das entsprechende Kapitel J (Karoo, S. 520) verwiesen werden.

3.4.2 Sukkulente (Jürgens)

Wenn im Substrat kaum Wasser für die Pflanze verfügbar ist, kann eine erfolgreiche Anpassung der Pflanzen darin liegen, Wasserspeicher in den Organen der Pflanze selbst anzulegen. Dies wird im Detail im Kapitel J (Karoo, S. 521 ff.) besprochen, weil das Phänomen bei den dort vorkommenden alljährlich mit großer Zuverlässigkeit und geringer Variabilität auftretenden Niederschlägen eine sehr erfolgreiche Anpassung darstellt. In stärker ariden Gebieten und solchen mit geringer Vorhersagbarkeit der Niederschläge ist diese Anpassung nur in begrenztem Umfang erfolgreich. Zum einen finden wir hier sehr kurzlebige Pflanzen, die durch Wasserspeicherung in den Blättern ihr Leben um wenige Wochen verlängern und damit die Produktion von Blüten und Früchten maximieren (z. B. *Mesembryanthemum cryptanthum*, *Zygophyllum simplex*). Andererseits finden wir großwüchsige Stammsukkulente, die sehr große Wassermengen in ihrem Stamm speichern und sehr gut schützen können.

Das Winterregengebiet der südlichen Namib weist eine hohe Dominanz an blattsukkulenten Zwergsträuchern auf. Auch für diesen Teil der

3.4.3 Psammophore Pflanzen (Jürgens)

Eine besondere Anpassung einiger Pflanzen der (südlichen) Namib ist der außergewöhnlichen Konstellation von Umweltfaktoren zu verdanken, die im Zusammentreffen von (a) hoher Nebelfrequenz, generell hoher Luftfeuchtigkeit und milden Temperaturen sowie (b) seltenen Regenfällen und hohen Sturmgeschwindigkeiten definiert ist. Unter solchen Umständen finden wir einerseits alle Merkmale einer Vollwüste, insbesondere weite vegetationsfreie Bodenoberflächen und Sandstürme mit starker Abrasionswirkung, andererseits aber doch auch eine reiche Flora, die an geeigneten Standorten in diesem Sandstrahlgebläse zu wachsen vermag.

In dieser Situation hat die Evolution eine Reihe von Pflanzenarten hervorgebracht, die sich mit besonderen Mechanismen vor dem Sandstrahlgebläse schützen, wobei eine Vielzahl von Strategien unterschieden werden kann, für die jeweils ein kurzes Beispiel genannt werden soll (JÜRGENS 1996).

a. Regenerative »Wegwerfverpackungen«: Arten wie *Pelargonium mirabile* bildet Achsen, die von einer vielschichtigen Ringelborke gut geschützt sind, welche über längere Zeit-

- räume elastisch dem Aufprall der Sandkörner widerstehen kann, bevor sie schließlich zerstört wird. Die Abrasion erfolgt so langsam, daß sie durch Wachstum und Bildung neuer Schichten kompensiert werden kann.
- b. Leben an geschützten Standorten: Manche Arten haben Anpassungen entwickelt, die ein Leben fast der gesamten Individuen unterhalb der Bodenoberfläche erlauben, wobei lediglich die Blattspitzen die Bodenoberfläche erreichen und Lichteintritt in das Innere des sukkulenten Blattes erlauben, wobei in manchen Fällen durchsichtige Fenster im Gewebe die Energieausbeute optimieren. Beispiel: *Fenestraria rhopalophylla* (Aizoaceae)
 - c. Flexible Neutralisierung der mechanischen Belastung: Arten der Gattung *Monsonia* (Geraniaceae) und *Citrullus* (Cucurbitaceae) besitzen elastisch aufgehängte Blätter und Haare am Blattrand, an denen die aufliegenden Sandkörner des Sandstrahlgebläses abfedern.
 - d. Schaffung von biotischen Schutzpanzern: Arten der Gattung *Sarcocaulon* (Geraniaceae) besitzen mächtige Wachspanzer auf den Achsen, die stärkste Sandsturmbelastungen verkraften.
 - e. Schaffung von abiotischen Schutzpanzern: *Psammophora modesta* (Aizoaceae) und zahlreiche Arten aus anderen Familien scheiden auf jungen Blättern Klebstoffe aus, welche vom Sturm getriebene Sandkörner zunächst anheften und später durch Aushärtung dauerhaft als Sandschicht fixieren.

3.4.4 Parasiten (Veste)

Es sind vor allem die semi-ariden Gebiete mit Sommerregen, die einen hohen Reichtum an Parasiten aufweisen, die auf Bäumen und Halbsträuchern siedeln. In der Nama-Karoo sind 13 und in der Sukkulenten-Karoo 8 Mistelarten verbreitet (DEAN et al. 1994). Zu den Mistel-Gattungen in den Trockenregionen gehören aus der Familie der Viscaceae *Viscum* und aus der Familie der Loranthaceae *Tapinanthus*, *Moquinella* und *Septulina* (VrsoER 1981). Das Wirtsspektrum von *Tapinanthus oleifolius*, einer in der Nama-Karoo weitverbreiteten Art, umfaßt mehr als 30 verschiedene Wirtsarten, zu denen u. a. *Acacia*, *Albizia*, *Cotyledon*, *Lycium*, *Ziziphus*, aber

auch andere Parasiten wie *Viscum* und selbst die eigene Art gehören. *Tapinanthus* und *Septulina glauca* parasitieren auch auf CAM-Sukkulenten, wie *Aloe dichotoma* und *Euphorbia virosa* (Abb. 1-33) (SCHULZE et al. 1991, MJDCLY et al. 1994). In der Karoo kommt auf *Euphorbia* u. a. auch die winzig kleine *Viscum minimum* vor (Abb. J-8, S. 520).

Der Befall mit Parasiten kann sehr hoch sein. In den Karasbergen siedelten auf einer 5 m hohen *Acacia nebrownii* 122 *Tapinanthus oleifolius* und 46 *Viscum rotundifolium*. Parallele Messungen der Transpiration im Sommer ergaben, daß die maximale Transpiration des Wirtes *Acacia nebrownii* $4,2-9,8 \text{ mmol} \cdot \text{s}^{-1}$ und der auf demselben Baum parasitierenden *Viscum* $1,2-4,0 \text{ mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ und von *Tapinanthus* sogar $3-12 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ betrug (VON WJLLERT & Pörr 1995). Allerdings übertrafen die Transpirationsraten der Mistel *Tapinanthus* die des Wirtes nur bei einem hohen Wasserdampf-sättigungsdefizit zwischen Blatt und Luft ($\text{AW} > 32 \text{ mPa P}^{-1}$),



Abb. 1-33 Die Mistel *Tapinanthus oleifolius* parasitiert auf *Euphorbia virosa*, in den Karasbergen, Namibia (Foto: M. Veste, Nov. 1990)

da *Acacia* im Gegensatz zu *Tapinaethus* die Stomata mit steigendem Wasserdampfdefizit reguliert. Am Ende der Trockenzeit betrug der Wasserverbrauch der 122 *T. oleifolius* (Blattfläche $2,28 \text{ m}^2$) $3,881 \text{ d}^{-1}$ und von 46 *V. rotundifolium* (Blattfläche $1,34 \text{ m}^2$) $1,501 \text{ d}^{-1}$, während der Wirtsbaum laublos war. In den feuchten Sommermonaten wurden rund 20% der von *Acacia* täglich aufgenommen Wassermenge in Höhe von 281 d^{-1} durch die Parasiten verbraucht (*Tapinanthus* $4,351 \text{ d}^{-1}$, *Viscum* $1,041 \text{ d}^{-1}$). Ein deutlicher Wasserpotentialgradient besteht zwischen Wirt und Parasit, um den Wasserstrom in den Parasiten zu ermöglichen. Das morgendliche Wasserpotential von *T. oleifolius* und *V. rotundifolium* betrug $-2,5 \text{ MPa}$ und war deutlich negativer als das von *A. nebrowii* ($-0,9 \text{ MPa}$) (von WILLERT & POPP, 1995).

Die CO_2 -Aufnahmeraten des Wirtes waren grundsätzlich höher als die der beiden Misteln (*Acacia*: $8\text{--}12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, *Tapinanthus*: $3,5 \text{ pmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, *Viscum*: $3 \text{ pmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Der Halbparasit nimmt neben dem Wasser auch Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen über das Xylem auf. Es besteht ein linearer Zusammenhang zwischen dem N-Gehalt in den Blättern des Wirtes und der Mistel, ein erhöhter N-Gehalt auf der N-fixierenden *Acacia* konnte aber nicht gefunden werden (RICHTER et al. 1995). Der Kohlenstoffgewinn von *Tapinaethus* aus der Wirtspflanze betrug auf *Acacia nebrowii* 51,4% und auf der CAM-Sukkulente *Euphorbia virosa* in jungen Blättern 46,3% und in alten Blättern 87,3% (RICHTER et al. 1995). Der höhere heterotrophische Kohlenstoffgewinn der alten Mistel-Blätter auf *Euphorbia* wurde auf eine höhere Transpiration der Mistel zurückgeführt. Auch Ionen werden mit dem Transpirationsstrom in die Mistelblätter transportiert. Dabei ist die Akkumulation von wasserlöslichen anorganischen Ionen in *T. oleifolius* und *V. rotundifolium* vergleichbar, wenn sie auf derselben Wirtspflanze parasitieren (Popp et al. 1995). Besonders hohe Mengen an anorganischen Ionen werden von *T. oleifolius* aufgenommen, wenn die Mistel auf *Tamarix usneoides* und vor allem auf *Euphorbia virosa* parasitiert. Verbunden mit dem erhöhten GU-Gehalt in diesen Blättern war ein drastisch erhöhter Wassergehalt und Induktion von Blattsukkulenz, um die Ionenkonzentration in einem für die Mistel nicht-toxischen Bereich zu halten. Na^+ wurde in die alten Blätter transportiert,

während der Gehalt in den jungen Blättern niedrig gehalten wurde. Zum Aufbau eines osmotischen Gradienten werden auch organische Osmotika gebildet, die wohl zum Teil von Wirt in die Mistel transportiert werden.

3.4.5 Pflanzen, die Nebel als Wasserressource nutzen (Loris)

3.4.5.1 Nebelpflanzen

Bei der Diskussion über die Nutzung von Nebel und Tau muß zwischen den niederen poikilohydrischen Pflanzen (Flechten, Algen, Pilze) einerseits sowie den Gefäßpflanzen andererseits, unterschieden werden. Da bisher Tau- und Nebelnässe nicht ausreichend differenziert werden konnten, kann im folgenden nur die Bedeutung des Nebels im einzelnen dargestellt werden.

Für die zuerst genannte Gruppe sind Nebel, Tau und hohe Luftfeuchte von existentieller Bedeutung. Als wechselfeuchte Pflanzen ohne Wurzeln verhalten sie sich wie Quellkörper und nehmen mit ihrem ganzen Thallus sowohl nach Benetzung wie auch aus feuchter Luft Wasser auf. Die Trockenperioden überdauern sie im ausgetrockneten, latenten Zustand, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren (WB 1, S. 88).

Unter den Algen sind in der Nebel-Zone die »Fensteralgen« (WB 1, S. 89, 151) sehr verbreitet, die auch aus anderen ariden Gebieten bekannt sind (ULLMANN & BÜHEL 2001, RUMRICH et. al. 1989, VOGEL 1955). Es sind grüne oder blaugüne Algen, die auf der Unterseite von durchsichtigen, im Sand eingebetteten Steinen (vor allem Quarz, Calcit) eine dünne Schicht bilden und z. T. auch Luftstickstoff zu assimilieren vermögen (Abb. I-34). Bei Benetzung des Steines fließt das Wasser auf die Unterseite und bleibt dort, vor Verdunstung geschützt, längere Zeit erhalten, was die Algen zur Photosynthese befähigt. Auch an den Seitenwänden von dunklen Steinen oder unter abwitternden Granitschuppen findet man solche Algen, sofern sie nur genügend Licht erhalten.

Von den Moosen wurde bisher nur ein Fundort mit einer Art nämlich *Torf ula papillosa* nachgewiesen (LORIS & WIRTH unveröff.)

Die wichtigste Gruppe der poikilohydrischen Pflanzen sind die Flechten. Von diesen sind alle Wuchsformen vertreten, angefangen von der in Küstennähe dominanten Strauchflechte *Telo-*

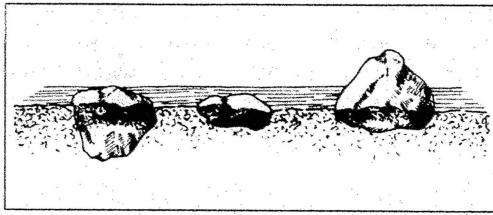


Abb. 1-34 Fensteralgen unter Quarzsteinen (nach Vogel 1955). Die Algenkruste ist dunkel dargestellt. Die Verteilung hängt von den Lichtverhältnissen ab. Bei großer Lichtdurchgangslänge bewachsen die Algen nur die Randzone der Steine (links, rechts), bei geringerer dagegen die gesamte Unterseite (Mitte).

schistes capensis, über die ebenfalls dominante und häufigste Blatflechte *Xanthoparmelia walteri*, bis zu der Vielzahl von Krustenflechten. Es kommt aber auch eine Wanderflechte vor (*Xanthomaculina convoluta*), die sich entweder vom Winde verweht, oder von Regenwasser abgespült in Rinnen anreichern kann. Für viele Flechten, mit Grünalgen als Symbionten ist die Nebelnässe nicht zwingend notwendig, die Aufnahme von Wasser aus der Luftfeuchte oder aus dem Tauniederschlag reicht für eine positive Stoffbilanz (LANGE et. al. 1991). Über die damit verbundenen ökologischen Zusammenhänge wird im Abschnitt 3.4.5.3, S. 489 f. ausführlich berichtet.

Im Gegensatz zu den poikilohydrn besitzen die homoiohydrn (eigenfeuchten) Höheren Pflanzen Wurzeln mit denen das Wasser aufgenommen wird, während die oberirdischen Organe von einer Cuticula oder Korkschicht überzogen sind. Diese Strukturen besitzen einen hohen Diffusionswiderstand, so daß nur wenig Feuchtigkeit hindurch diffundieren kann. Die cuticuläre Transpiration ist deswegen sehr gering, insbesondere bei Wüstenpflanzen. Da die Schutzgewebe nicht assymetrisch gebaut sind, kann auch umgekehrt bei Benetzung nur eine geringe Menge von Wasser in das Blatt eindringen. Diese reicht aber nicht aus, die stomatäre Transpiration zu kompensieren. Insofern kann bei den Höheren Pflanzen eine ökologisch relevante Wasseraufnahme durch Cuticula oder Kork aus Tau und Nebel ausgeschlossen werden.

Allerdings gibt es in der südlichen Namib bzw. Sukkulenten-Karoo eine Reihe von Sukkulenten, für die eine Aufnahme von Nebel oder

Tau über die Blätter angenommen wird, was allerdings nur für verschiedene *Crassula*-Arten mit ihren Hydathoden experimentell mit Sicherheit nachgewiesen wurde (vgl. S. 529, MARTIN & VON WILLERT 2000). Wenn Blätter während der Nacht durch Tau oder Nebel benetzt werden, ist die Luft um die Spalten mit Wasserdampf gesättigt. In den Interzellularen herrscht aber in Abhängigkeit von dem anstehenden Wasserpotential eine niedrigere Luftfeuchte. Damit ist ein nach innen gerichteter Gradient ausgebildet, entlang dessen Wasserdampf in das Blatt diffundieren könnte. Es handelt sich also um eine umgekehrte Transpiration. Dieser Mechanismus der Wasseraufnahme wird auch für den ausdauernden Strauch *Arthroa leubnitziae* angenommen, aber ein experimenteller Beweis steht noch aus. Bei den beiden anderen Arten, namentlich *Sutera* sp. und *Trianthema hereroensis*, die angeblich ebenfalls Nebel- oder Taunässe über die Oberfläche aufnehmen (SEELY et. al. 1977), sind die Mechanismen noch unbekannt.

Nebel ist aber nicht nur für diese Pflanzen bedeutsam, sondern für alle anderen auch, falls sie am Fuße von größeren Felsblöcken oder in den mit Sand gefüllten Spalten von Blockschutthalen wachsen. Dazu gehören z. B. *Trichocaulon pedicellatum*, *Euphorbia giesii*, *Kleinia longiflora*, *Euphorbia virosa*, *Pelargonium*, *Eberlania*, *Aloe asperifolia*, *Sesuvium sesuvioides*, *Drosanthemum luederitzii*, *Tetragonia reduplicata*, *Lycium* sp., *Cotyledon* u. a.

Systematische Untersuchungen über die abgechiedenen Mengen von Nebelnässe an den Felsen einerseits und den Verbrauch der betreffenden Pflanze andererseits liegen unseres Wissens nicht vor. Einzelne Messungen mit einem Felsnebelsammler von 0,15 m² Fläche wurden jedoch durchgeführt (LORIS, unveröff.). Die aufgefangene Menge war mit 1 Liter Wasser in 20 Tagen durchaus beachtlich. Im Mittel sind dies 50 ml pro Tag und für die Wasserversorgung z. B. einer sukkulenten Pflanze ausreichend. Diese Messung erfolgte allerdings im Winter in der Nähe der Küste mit ausgiebigem Treibnebel. Im Sommer wird es bedeutend weniger sein und den Wasserbedarf einer Pflanze nicht decken können. Erkennbar wird dies bei den oben erwähnten Pflanzen in den Blockschutthalen der Dolerittrücken, die nach einem Jahr ohne Regen deutliche Trockenschäden zeigen. Falls die Dürreperiode länger anhält, sterben sie basipetal bis

auf Erneuerungsknospen ab. Einige können aus diesen jedoch nach einem Regen wieder austreiben.

Effektiver nutzt das Gras *Stipagrostis sabulicola* die in den Sand abgeschiedene Nässe. Die Pflanze kommt auf den Dünen der Südlichen Namib vor. Sie ist dort endemisch. Sie besitzt ein flaches Wurzelsystem, das sich horizontal bis 20 m im Sand ausbreitet. Die Wurzeln liegen in 1–10 cm Tiefe, also in der Schicht, die von der Nebelnässe gerade durchfeuchtet wird. Mit markiertem Wasser (Tritium, $^3\text{H}_2\text{O}$) konnten Louw & SEELY (1980) nachweisen, daß die Feuchte tatsächlich durch die Wurzeln aufgenommen wird. Dies ist bemerkenswert, denn diese Art und Weise Nebelnässe zu nutzen, ist von keiner anderen Pflanze bekannt. Dank dieser Fähigkeit gehört die Pflanze jedoch zusammen mit *T. hereroensis* zu den einzigen Arten, die auf den Dünen längere Dürreperioden ohne größere Schäden überdauern.

Eine andere Strategie, nämlich Nebel effektiv auszukämmen, in den Boden zu leiten und von dort zu nutzen, ist bei dem Strauch *Asclepias buchenaviana* (Abb. I-35) realisiert. In der Zentralen Namib kommt die Pflanze sehr häufig im Bereich der Ostgrenze der Nebelzone vor. An den aufrechten bis zu 2,5 m langen, glatten und dicht nebeneinander stehenden Stengeln werden bedeutende Mengen an Nebel ausgekämmt, und Wassertröpfchen fließen in den sandigen Boden ab. Messungen mit einer TDR-Sonde ergaben in einer Bodenschicht von 10–20 cm Mächtigkeit einen Feuchtegehalt von 7,7 Vol.-% in unmittelbarer Nähe der Pflanze und immerhin noch 1,3% in 0,5 m Entfernung. Da in dem genannten Umkreis ein dichtes Netz von lebenden Wurzeln gefunden wurde, kann davon ausgegangen werden, daß die Pflanze dieses Wasser nutzen kann. Beobachtungen bestätigten auch, daß *A. buchenaviana* (Abb. I-35) damit ebenso wie *St. sabulicola* längere Dürreperioden ohne Schaden überlebt.

Auch wenn die genannten Arten Nebel- und Taunässe nutzen, bedeutet dies jedoch nicht, daß es sich um »echte Nebelpflanzen« handelt, wie die Tillandsien in der Atacama. Jene besitzen nämlich keine Wurzeln mehr und sind durch strukturelle und physiologische Mechanismen vollständig an die Nutzung von Nebelnässe angepasst (S. 422 f.). Solche Pflanzen gibt es in der Namib nicht. Hier benötigen alle Pflanzen für

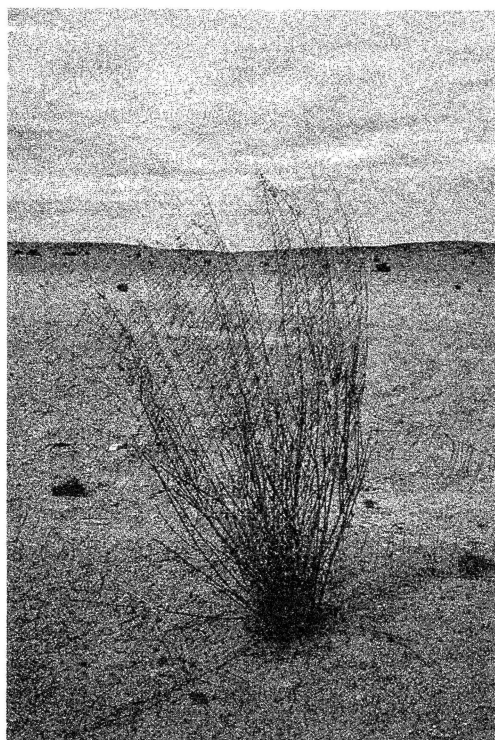


Abb. I-35 *Asclepias buchenaviana*, die ideale Nebelsammlerpflanze an der Ostgrenze der Nebelzone (Foto: Loris).

das Durchlaufen ihres Lebenszyklus (Keimung, Wachstum, Fortpflanzung) ausreichende Niederschläge. So wurde bisher nicht beobachtet, daß auf den ebenen Flächen Samen nur aufgrund der in den Boden abgeschiedenen Nebelnässe ausgekeimt wären (SEELY 1987). Das ist auch kaum denkbar, denn der oberflächlich befeuchtete Boden (2–3 cm) trocknet nach Sonnenaufgang wieder rasch aus. Auch am Fuße von größeren Felsen keimen Samen ohne Regen offenbar nicht aus, obwohl hier durch den Abfluß kondensierter Nebelnässe lokal mehr Feuchte im Boden vorhanden ist. Neben der Keimung ist Regen aber auch für die Entwicklung der Wurzelsysteme von Jungpflanzen notwendig. Diese überleben nur dann, wenn das Bodenprofil bis in tiefere Schichten von dem Regen durchfeuchtet wird. Erfolgt dies nicht, überleben sie auch nicht. So z. B. keimten nach einem Regen von ca. 20 mm auf einer Fläche von 100 m² 56 Samen von *Arthraerua leubnitziae* aus. Von den

Jungpflanzen blieben nach einem Jahr ohne Regen 7 übrig und nach dem zweiten Jahr ohne Regen keine mehr. Die Untersuchung der Wurzeln hat gezeigt, daß diese in ca. 30 cm Tiefe im trockenen Kies »steckengeblieben« waren.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Höheren Pflanzen in der Namib Nebel und Tau in vielfältiger Weise nutzen, mit dem Wasser werden hauptsächlich Wasserdefizite während der Dürreperioden ausgeglichen. Sie sind aber nicht in der Lage ausschließlich durch Nebel ihren Wasserbedarf zu decken.



Abb. I-36 *Arthroa leubnitziae* in Küstennähe mit dichter Polsterwuchsform (Foto: Loris).

3.4.5.2 Nebel als Wasserressource für den Strauch *Arthroa leubnitziae* (Loris)

Neben den Flechten gehört *A. leubnitziae* (Abb. I-36) zu den wichtigsten Vertretern der ausdauernden Vegetation in der Nebelzone. Diese strauchige Amaranthacee ist in der Nebelzone der Zentralen und Nördlichen Namib endemisch (Abb. I-37) und dominant (Abb. I-38). Die Südgrenze des Areals liegt am Kuiseb. Im Dünenfeld und südlich davon beispielsweise um Lüderitz ist der Strauch bisher nicht gesichtet worden. Die Nordgrenze liegt bei Angra Fria (mündl. Mitt. GIESS). Ob sie bis zum Kunene vorkommt, wie vermutet wird, ist nicht bekannt. Die Westgrenze bilden die Stranddünen des Atlantik. Die Breite des Areales in West-Ost-Richtung ist entsprechend der Ausdehnung der Nebelzone unterschiedlich. Zwischen dem Kuiseb im Süden und dem Omaruru im Norden liegt die Ostgrenze von geschlossenen Beständen 50–60 km von der Küste entfernt. Einzelne Pflanzen stehen auch noch in 65 km Entfernung. Von hier nach Norden verschiebt sich die Ostgrenze aber zusehends in Richtung Küste. Schon auf der Höhe der Brandberg-West Straße stehen die östlichsten Pflanzen in 30 km Entfernung von der Küste, am Huab in 25 km, bei Möve-Bay nur noch in 15 km. Außerhalb des genannten Areales wurde die Pflanze bisher nur an einem Standort von N. JÜRGENS & E. ERB in der Nähe des Ugabtales entdeckt. Unsicher ist, ob sie in anderen Flußtätern wie Huab, Uniab, Khumib weiter nach Osten reicht.

Auffallend ist, daß *A. leubnitziae* (Bleistiftstrauch) die häufigste der ausdauernden Arten ist. Dies gilt vor allem für die Zentrale Namib, also das Gebiet zwischen dem Kuiseb im Süden und

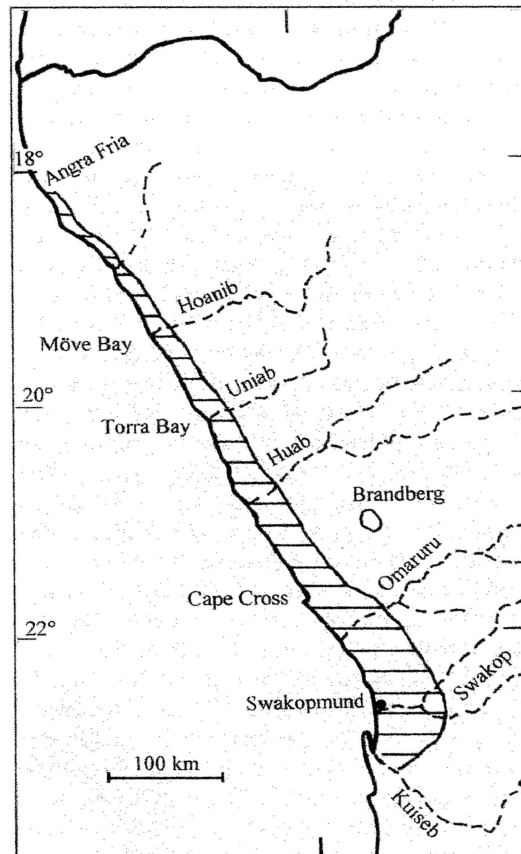


Abb. I-37 Die schraffierte Fläche gibt die Verbreitung von *Arthroa leubnitziae* in der Nebel-Zone der Zentralen und Nördlichen Namib

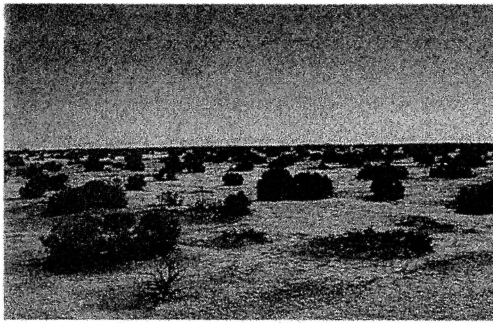


Abb. I-38 Dichte Bestände von *Arthroa leubnitziae* in der Zentralen Namib (Foto: Loris).

dem Huab im Norden. Einer der Gründe hierfür ist, daß der Strauch auf allen Standorten wachsen kann. Man findet ihn auf blanken aber rissigen Felsen, wie z. B. auf den Flanken des Swakop-ales und seiner Zuflüsse. Er steht auch auf Sand in den Blockschutthalden der Doleritrücken, ebenso auf den vergipsten ebenen Flächen, auf den Rivierkanten und in den Rivieren selbst. An der Küste steht er auf den Stranddünen und dahinter. Er ist in dichten Beständen vorzufinden oder einzeln stehend. In den Beständen sind nur bestimmte Größenklassen vertreten. Deren Alter konnte über Jahrringanalysen geschätzt werden. Eine exakte Bestimmung ist aufgrund des abnormalen Dickenwachstums nicht möglich. Allerdings konnte der Zeitpunkt der Auskeimung den guten Regenjahren (z. B. 1934, 1976) zugeordnet werden. Das bedeutet jedoch nicht, daß die Samen nur in guten Regenjahren auskeimen, sondern daß die Jungpflanzen nur dann heranwachsen können, wenn das Bodenprofil ausreichend durchfeuchtet ist und sich die Wurzelsysteme entsprechend entwickeln können.

Die Wuchsform der Pflanzen wechselt von der Küste nach landeinwärts. Während sie an der Küste Polsterform aufweisen, die meistens in Haufendünen eingebettet sind, stehen sie an der Ostgrenze meistens sandfrei, als aufrechte Sträucher mit normaler Wuchsform. Sie können bis zu 2 m hoch werden. Kleine sukkulente Blätter, die rasch abfallen, besitzen sie nur in der Jugendphase. Photosynthese und Transpiration werden von den Ästen übernommen, die immergrün sind und erst nach vielen Jahren ein Periderm ausbilden. Die Internodien sind reichlich mit Spaltöffnungen versehen, die am Grunde von tief eingesenkten Rillen liegen. Im Querschnitt sind diese

birnenförmig. Sie ziehen parallel zueinander in Längsrichtung des Internodiums. Die Spaltöffnungen liegen am Boden der Rillen. An den Seitenwänden der Rillen befinden sich mehrzellige lebende Haare, die sicherlich dazu dienen Feinsand und sonstige Verunreinigungen fernzuhalten. Bedingt durch die Dichte der Haare entstehen Kapillarräume, die verhindern, daß Nebel- oder Tauwasser eindringt und die Spaltöffnungen benetzen. Der wichtigste Effekt dürfte aber der dampfgesättigte Raum sein, der sich in den Rille aufbaut, wenn die Äste durch Tau oder Nebel benetzt werden. Bei klarem Himmel setzt die Taubenetzung schon kurz nach Sonnenuntergang ein.

Besonders auffallend ist die hohe Vitalität von vielen Pflanzen, erkennbar an dem permanenten Blüten und Früchten, aber auch an dem regelmäßig im September einsetzenden Längenwachstum, unabhängig davon, ob es geregnet hat oder nicht. Ohne Regen beträgt der Zuwach allerdings nur wenige mm. Schon diese Beobachtungen wiesen darauf hin, daß auch nach 4–5 Jahren Dürreperiode die Pflanzen ausreichend Wasser zur Verfügung hatten. Bestätigt wurde dies durch Porometermessungen, wonach Photosynthese und Transpiration (Abb. I-39) ständig aufrechterhalten werden, ausgenommen sind die Zeiten mit Föhnwinden. Die Tagesverläufe der Photosynthese und der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von -25‰ (eigene Bestimmung) bzw. $-24,4\text{‰}$ (VOGEL & SEELY 1977) weisen auf eine C_3 -Pflanze hin.

Dürreschäden treten nur in Perioden mit Föhnstürmen auf. Diese verursachen hauptsächlich auf den exponierten Nordostseiten Windbruch ganzer Hauptäste. Aber auch die Internodien vertrocknen von der Spitze ausgehend basalwärts. Kleinere Pflanzen (ca. 10cm hoch), deren Wurzeln die Feuchtigkeit führenden tieferen Bodenschichten noch nicht erreicht haben, sind davon besonders betroffen und sterben z. T. ganz ab. Auch größere Pflanzen sind von massiveren Schäden nicht ausgenommen, verursacht durch die Einsandung. Dabei können bis zur Hälfte der grünen, photosynthetisch aktiven Äste bedeckt werden und sterben in der Folgezeit ab, wie nach dem Föhn im Jahre 1990 beobachtet werden konnte.

Abgesehen von diesen seltenen Ereignissen ist die Vitalität von *A. leubnitziae* (auch *Salsola aphylla*) im Vergleich zu allen anderen Sträuchern aber deutlich höher. So verlieren z. B.

Zygophyllum stapffii, *Lycium tetrandrum*, *Galenia africana*, *Tetragonia reduplicata* spätestens ein Jahr nach dem Regen ihre Blätter und gehen in Trockenruhe. Blattlose Sträucher wie *Euphorbia giessii* oder *Kleinia longiflora* sterben ebenfalls basipetal ab, z. T. bis zum Stammfuß. Nach dem nächsten Regen können sie aus erhaltenen Erneuerungsknospen wieder austreiben.

Zusammenfassend kann vermutet werden, daß *A. leubnitziae* Wasserressourcen erschließt, zu denen andere Sträucher keinen Zugang haben. Die Untersuchungen erbrachten folgende Ergebnisse:

1. Die in die oberen Bodenschichten (1–3 cm) abgeschiedene Nebelnässe wird nicht genutzt, da *A. leubnitziae* wie andere Pflanzen auch hier keine Wurzeln besitzt, außerdem verdunstet dieses Wasser 2–3 h nach Sonnenaufgang.
2. Ab einer Bodentiefe von 20–40 cm ist ein reich verzweigtes Seitenwurzelsystem ausge-

bildet (Abb. 1-40), das in einem Umkreis von 2–3 m den Kies, vor allem aber die Feinsandschichten vollständig durchwurzelt. Wasser, das nach einem ausgiebigen Regen (mindestens 20 mm) bis in diese Tiefen versickert (Haftwasser) wird genutzt, ist aber nach ca. 1 Jahr verbraucht. In der Folgezeit sterben Wurzeln, die dünner als 1–2 mm sind, ab. Dickere Wurzeln mit einer als Wasserspeicher ausgebildeten Rinde, bleiben turgeszent und verharren bis zum nächsten Regen in Wachstumsruhe. Zwei Wochen nach einem erneuten Regen sind die Feinwurzeln wieder ausgebildet.

3. Die Pfahlwurzeln (Abb. 1-40) erreichen in einer Tiefe von 1,5–2 m eine kompakte Kalkkruste, oberhalb derer sich Sickerwasser aufstaut. In einigen Fällen waren der braungefärbte Kies und Feinsand oberhalb der Kruste feucht (1–7 Vol.%). Hier befanden sich

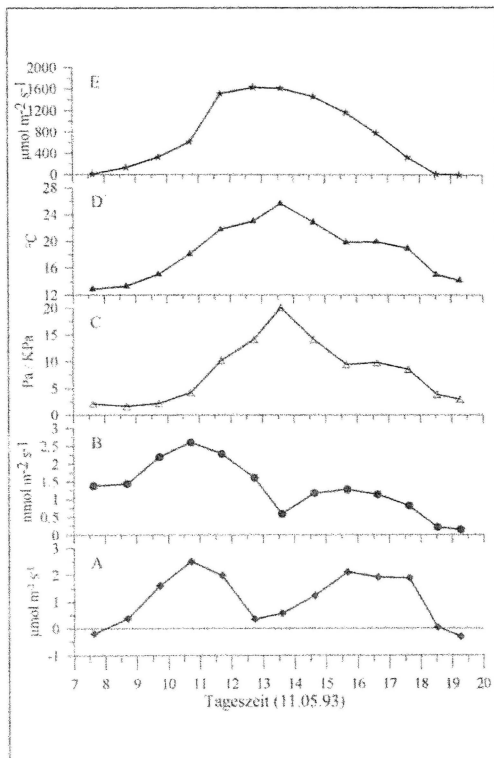


Abb. 1-39 Daten der Gaswechsellmessungen an *Arthroa leubnitziae* am 11.05.1993 in der Zentralen Namib, bei Wlotzkas Baken. A: CO_2 -Austausch; B: Transpiration; C: ΔW (Wasserdampfdifferenz); D: Lufttemperatur; E: Strahlung.

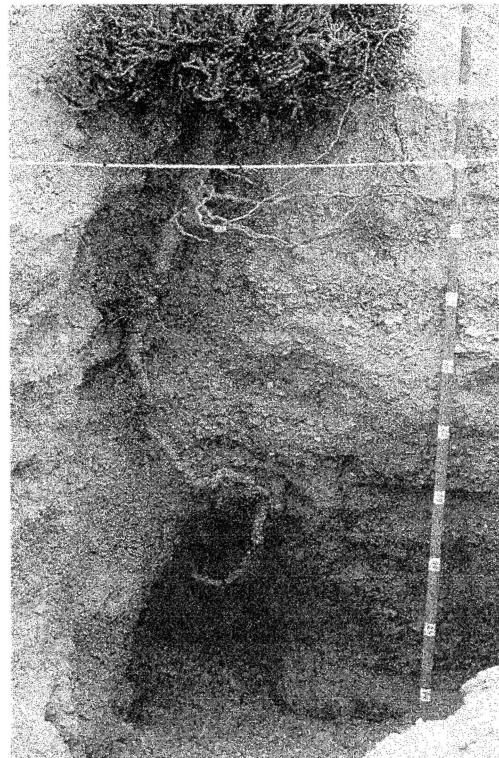


Abb. 1-40 Freigelegtes Wurzelsystem von *Arthroa leubnitziae* mit Pfahlwurzel, die in ca. 1,20 m auf eine kompakte Kalkkruste stößt und in ca. 30 cm Tiefe reichlich horizontale Seitenwurzeln ausbildet (Foto: Loris).

lebende Feinwurzeln. In anderen Fällen wurde keine Feuchtigkeit vorgefunden, die Feinwurzeln waren abgestorben, die Pflanzen dennoch vital. Wurzeln wurden auch in den mit Feinsand verfüllten Spalten der Krusten vorgefunden. Die meisten Spalten enden jedoch blind. Andere wiederum durchziehen die Kruste und erreichen den darunter liegenden feuchten Kies, der intensiv nach frischem Beton roch. Wurzeln waren hier keine vorhanden. Oder die Spalten enden am anstehenden Damara-Schiefer. Der Befund, daß bei allen 12 Grabungen die Kalkkruste (z. T. unter dem Gips) gefunden wurde, steht in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von HEINE & WALTER (1996) zwischen Kuiseb und Swakop, wonach die unter dem Gips liegenden, wohl miozänen Kalkkrusten weit verbreitet sind. Sie liegen dem tertiären Relief der Namib auf und sind als Stau- und möglicherweise auch als Fließhorizont für die Wasserversorgung von Pflanzen mit tiefreichenden Wurzeln existentiell wichtig.

4. Allerdings wurde nicht bei allen Ausgrabungen Feuchtigkeit vorgefunden, dennoch waren die darüberstehenden Pflanzen vital und zeigten keine besonderen Dürreschäden. Daher wurde angenommen, daß *A. leubnitziae* ebenso wie *Trianthema hereroensis* Nebel und Tau unmittelbar über die oberirdischen Organe aufnimmt. Mit Hilfe von Dendrometern und Saftflußmessungen konnte dies bestätigt werden. Abb. I-41 zeigt das Ergebnis eines Experimentes an 2 Pflanzen, von denen die eine während der Nacht wasserdicht abgedeckt war, die andere aber mit Hilfe einer Sprühflasche naß gehalten wurde. Im ersten Falle zeigten die Dendrometer eine Abnahme der Ast- und Wurzeldicke an, d.h. der Wassergehalt nahm ab. Bei der feucht gehaltenen Pflanze tritt das Gegenteil ein. Die Umfänge nahmen im Mittel kontinuierlich zu, besonders während der Nacht mit Nebel, d. h. diese Pflanze hat Nebelfeuchte aufgenommen und in die Äste und Wurzel eingelagert. Mit Hilfe der Saftflußmessungen konnte nachgewiesen werden, daß Wasser nicht nur aufgenommen wurde, sondern ein Teil davon tatsächlich in die Wurzel verlagert wurde (Abb. I-42). Die Menge ist jedoch geringer als die am darauf folgenden Tag transpierte (Abb. I-43). Das bedeutet, daß das aufgenommene Nebelwas-

ser langfristig den Bedarf der Pflanze nicht decken, aber als zusätzliche Ressource die Entwicklung hoher und letaler Wasserdefizite verhindern kann.

Die Mechanismen der Wasseraufnahme sind unklar. Es wird jedoch eine umgekehrte Transpiration während der Nacht und den frühen Morgenstunden angenommen.

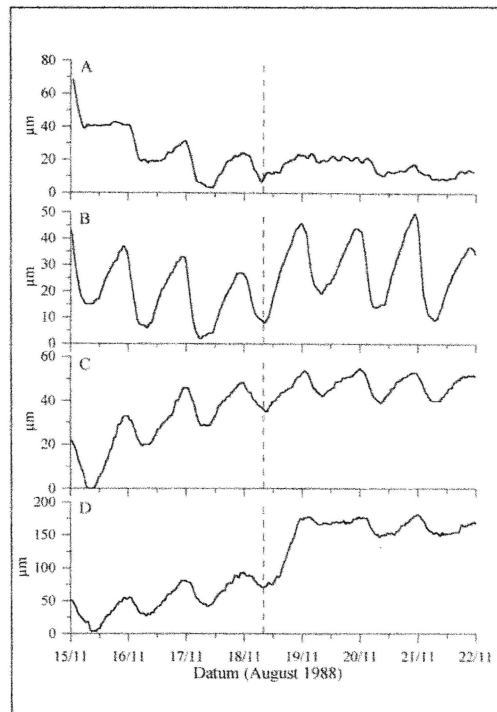


Abb. I-41 Dendrometermessungen an 2 Pflanzen von *Arthroa leubnitziae* zum Nachweis der Aufnahme von Nebelnässe durch die Äste bei unterschiedlicher Behandlung. Vom 15.11.–18.11. wurde Pflanze 1 (C = Wurzel; D = Ast) während der Nacht feucht gehalten, Pflanze 2 (A = Wurzel; B = Ast) gegen Nässe abgeschirmt. Danach (ab der gestrichelten Linie) wurden die Pflanzen nicht mehr behandelt und waren beide frei exponiert. In der Nacht vom 18. auf den 19. gab es heftigen Nebel mit Nieselregen am Morgen, als dessen Folge die Dicke aller gemessenen Organe durch Wassereinsparung zunahm. In den Nächten danach hatte es ebenfalls Nebel, allerdings weniger.

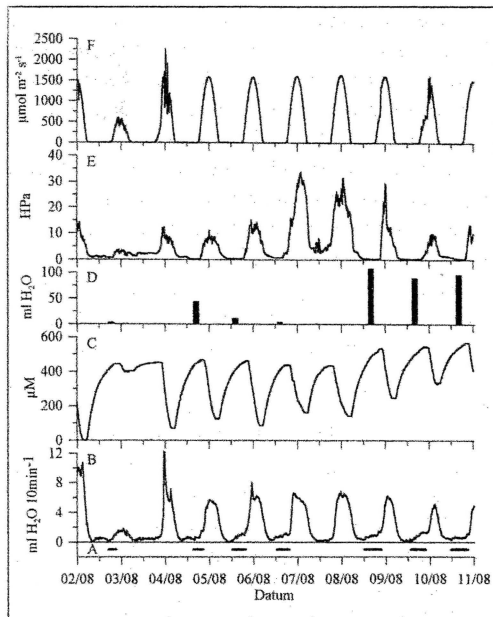


Abb.1-42 Saftfluss und diametrale Dickenänderungen an der Hauptwurzel von *Arthroa leubnitziae*, vom 02.08-11.08.1997. A: Horizontale Balken = Zeiten mit Saftfluß nach unten; B: Verlauf des Saftflusses vom 02.08.1997, 12:00 Uhr bis 11.08.1997, 12:00 Uhr; C: diametrale Dickenänderungen in μm ; D: Nebelbeitrag; E: Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft; F: Strahlung. Die Umkehr des Saftflusses in die Wurzel erfolgt in Nächten mit Nebel und hält meistens bis Sonnenaufgang an. Mit einsetzender Transpiration fließt das Wasser wieder aus der Wurzel in die Äste. In den Nächten mit starkem Nebelniederschlag (vom 8.-11.08) nimmt der Wassergehalt der Wurzel deutlich zu, erkennbar an dem Anstieg der Dicke (C).

3.4.5.3 Flechten, Flechtenfelder und Biologische Krusten (Loris)

3.4.5.3.1 Allgemeines

Obwohl in der Nebelzone der Namib auf den fast ebenen Flächen überall Flechten zu finden sind, konzentriert sich das Vorkommen auf 8 Gebiete (Abb. 1-13), die sich als sogenannte »Flechtenfelder« (FF) durch hohe Biomassen, hohe Artenzahlen und vor allem durch die Dominanz von Strauchflechten auszeichnen. Diese Bezeichnung wurde von MATTICK (1970) eingeführt und von SCHIEFERSTEIN (1989) präzisiert. Danach ist ein FF eine fastebene Kiesfläche (Serir, s. Kap. 1, S.

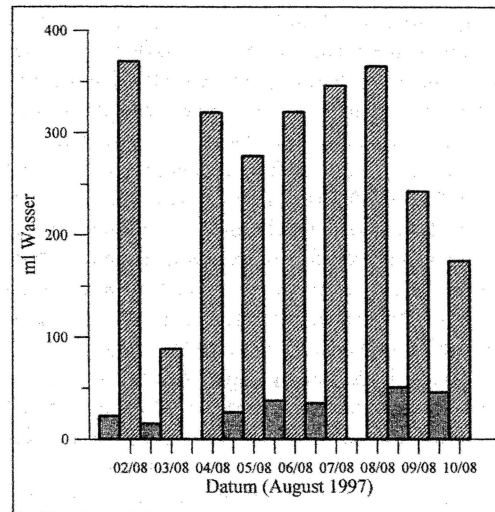


Abb.1-43 Saftflußmengen durch die Hauptwurzel von *Arthroa leubnitziae*. Die dunklen Balken geben die während der Nacht in die Wurzel nach unten geflossenen Wassermengen an, die hellen die während des darauffolgenden Tages nach oben in die Äste geflossenen Mengen.

445) mit einer Mindestgröße von ca. 4 km^2 , die dicht mit Flechten bewachsen ist. Ausgenommen von dieser Betrachtung sind die ebenso dichten und üppigen, orographischen Vorkommen auf Hügeln und Felsen der Inselberge (vgl. auch S. 468), die bisher noch nicht eingehend untersucht wurden.

Die FF liegen, abgesehen von einem kleinen Vorkommen im Süden (Alexander Bay, JÜRGENS & NIEBEL-LOHMANN 1995) in der Zentralen Namib zwischen dem Kuiseb im Süden und dem Huab im Norden (WESSELS & VAN VUUREN 1986). Auch zwischen den FF finden sich ausgedehnte Flechtenvorkommen, allerdings nur mit Krustenflechten. Blatt- und Strauchflechten sind selten oder kommen gar nicht vor.

Grundsätzlich sind die geographische Lage der FF entlang der Küste, ihre Ausdehnung, Artenvielfalt und Biomasse an eine Reihe von gemeinsamen klimatischen, geomorphologischen und edaphischen Voraussetzungen geknüpft.

Die wichtigste Voraussetzung ist die regelmäßige und ausreichende Versorgung mit Feuchtigkeit. Daher könnte erwartet werden, daß die Flechtenfelder in den Bereichen der Küste mit hohem Nebelbeitrag liegen. Die Messungen entlang der Küste (Transekt 3; Abb. 1-44)

zeigen aber eher das Gegenteil. Wie der Abb. I-44 zu entnehmen ist, erhalten 4 von den 5 FF (Stationsnummer 2, 3, 5, 9) weniger Nebel als die angrenzenden Gebiete. FF 5a bildet mit der hohen Menge eine Ausnahme, ist aber das kleinste und das artenärmste. Auffallend ist auch, daß im FF4 (Nr. 5), mit der reichhaltigsten Flechtenvegetation, die geringste Nebelnässe gemessen wurde. Die Ursache hierfür ist vorn Relief vorgegeben, denn die FF liegen alle tiefer als die umliegenden Gebiete. Aufgrund der bekannten (S. 451 ff.) Höhenabhängigkeit des Nebelbeitrages wird daher im Bereich der FF weniger eingetragen als in höheren Lagen. Dieser unerwartete Befund weist darauf hin, daß der Feuchteintrag entlang der gesamten Küste für die Ausbildung von FF zumindest ausreichend ist. Als Stellgröße für die Positionierung der FF spielt die Feuchte aber eine untergeordnete Rolle. In den Gebieten zwischen den FF sind Faktoren wirksam, die das Wachstum verhindern oder es fehlen notwendige Voraussetzungen für eine Ansiedlung dichter Flechtenbestände.

Wichtig ist die physikalische Stabilität der Oberflächen, die in der Nebelzone durch Vergipung der alluvialen Kiesflächen gewährleistet ist. Unterbrochen werden die Gipskrusten nur von

Spülrinnen, Sandanwehungen, Rivieren oder Inselbergen. Des weiteren sind verwitterungsfeste Kieselsteinchen aus Quarz, Dolerit, Marmor notwendig, da sie, abgesehen von den wenigen sand- und gipsbindenden Arten, allen anderen Flechten als Wuchsunterlage dienen. Voraussetzung ist allerdings eine minimale Größe und Dichte der Steinchen. Zudem müssen sie stabil im Feinsand eingebettet sein, ohne jedoch vollständig von diesem überdeckt zu werden. Der minimale Durchmesser liegt bei ca. 5 mm und hat damit zu tun, daß kleinere Steinchen von starken Winden und auch schichtflutartig abfließendem Regenwasser immer wieder umgelagert werden. Eine Besiedlung mit Flechten ist dadurch nicht möglich. Mehr oder weniger abgerundete Steinchen (0,5–4 cm), die in den FF 2 bis 7 die Unterlagen bilden, sind fast bis zur Hälfte in Sand eingebettet (Abb. I-45), der im trockenen Zustand oberflächlich durch Salz verkrustet ist, besonders im Einflußbereich des Treibnebels. Lichtdurchlässige Quarzkiesel werden zusätzlich durch die Abbauprodukte der darunter lebenden Fensteralgen (S. 483) in dem Sand verkittet. Zweifellos verbleiben diese Steinchen längerfristig in einer stabilen Lage und bieten den Flechten somit Gelegenheit sich anzusiedeln. Dennoch werden immer wieder Steinchen, die mit einem dichten Blatt- und Strauchflechtenbewuchs dem Wind eine hohe Angriffsfläche bieten, herausgelöst und abtransportiert. Dies geschieht offenbar nur während der nachts einsetzenden Föhnstürme und nur wenn die Sandkruste durch Feuchtigkeit noch gelockert ist.

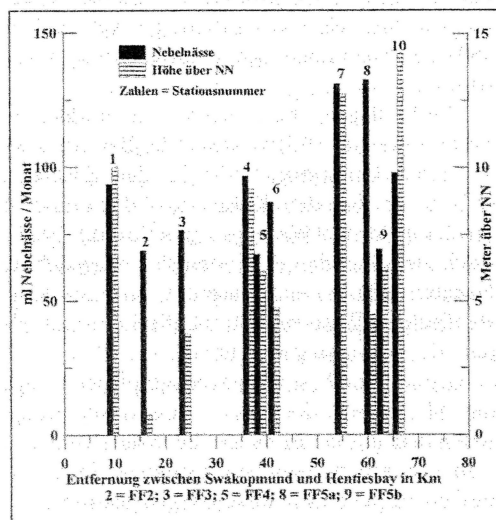


Abb. I-44 Möglicher Zusammenhang zwischen der Höhe der Nebelfänger (mNN) und dem Nässeintrag entlang Transekt T₃. Die Flechtenfelder liegen in der Regel tiefer als die umliegenden Gebiete, entsprechend kondensiert weniger Nebel (außer bei (= FF5a)).

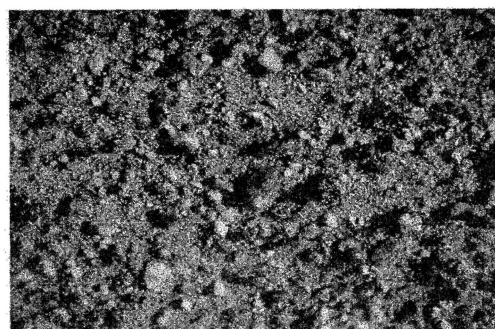


Abb. I-45 Typische Kiesfläche in FF4 in der Zentralen Namib. Die Steinchen sind bis zur Hälfte in Sand eingebettet und bilden die Wuchsunterlage für die meisten Flechten. Diese Substratbeschaffenheit liegt auch in den FF 2 bis 7 vor (Foto: Loris).

Wahrscheinlich ändert sich die Einbettungstiefe der Steinchen nicht wesentlich, weil durch die Winde in Zwischenräume sowohl Sand eingetragen wie auch ausgeblasen wird. Offensichtlich handelt es sich um ein Gleichgewicht zwischen den Windstärken und der Korngröße des transportierten Sandes, das sich in den meisten FF eingependelt hat.

Eine unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit liegt im FF 1 vor. Hier ist der Kies weitgehend mit verkrustetem Feinsand überdeckt. Verantwortlich dafür ist der strenge Südwestwind (Boyd 1983) zwischen Kuiseb (Walvis Bay) und Swakop (Swakopmund), der Feinsand aus dem schmalen Dünenfeld entlang der Küste einweht. Er wird nicht nur zwischen und auf die Steinchen abgelegt, sondern verkrustet außerdem, bedingt durch die Nebelfeuchte und Salz. Frei davon bleiben lediglich größere Steine, die mehrere cm aus der Oberfläche herausragen. Für die Diversität der Flechten hat dies tiefgreifende Folgen, denn im Gegensatz zu den anderen FF dominieren hier sand- und gipsbindende Arten. Strauch- und Blattflechten kommen nennenswert erst ab ca. 25 km Küstenentfernung vor. Sie wachsen aber auch hier nur auf der SW-Seite von Felsbrocken.

Unterschiedlich ist die Beschaffenheit der Oberfläche im FF 8. Hier liegen größere Steine vor (Durchmesser von mehr als 5 cm), die nicht gerundet (klastisches Material) und als Steinpflaster angeordnet sind. Obwohl die Zwischenräume ausgeblasen sind, werden sie schon aufgrund ihrer Masse nicht bewegt.

Aus obigen Angaben kann nicht abgeleitet werden, daß auf allen Flächen mit den genannten Voraussetzungen Flechtenfelder ausgebildet sind. Dort, wo sie fehlen, liegen besondere Gründe vor, wie z. B. ein geringer Anteil an Kieselsteinchen und ein hoher Anteil an Sand oder es handelt sich um abflußlose Senken, in denen das Substrat einen entsprechend hohen Salzgehalt aufweist. Auch in Rivieren mit Kiesauflage ist kein dichter Flechtenbewuchs möglich. Ältere Kiesbänke sind wohl besiedelt, aber nicht von Dauer, denn nach Jahrhundertregen werden sie wieder weggespült. Desgleichen fehlen dichte Flechtenbestände in den Windgassen der Föhnstürme. In diesen besitzt er eine besonders hohe Schleppkraft für Sand (WARD & BULLEY 1988), entsprechend werden Flechten bis auf kleine Reste abgeschliffen oder zugesandet. Da die

Schneisen vom Relief vorgegeben sind, werden sie immer wieder genutzt. Blatt- und Strauchflechten können sich daher nicht halten, sondern nur wenige windfeste Krustenflechten.

Entsprechend der begrenzenden Wirkungen auf das Flechtenwachstum und der mechanischen Schäden sind Riviere und Windschneisen die wesentlichen Ursachen für die jeweiligen Nord- und Südgrenzen der FF. Es liegt jedoch keine Regelmäßigkeit vor. Im FF 4 z. B. ist die Südgrenze vom Wind verursacht, während im Norden eine Gruppe von Rivieren die Begrenzung bilden. In FF 6 dagegen ist es genau umgekehrt. Das 1. FF wird im Süden von den Rivieren zum Kuiseb begrenzt, im Norden vom Swakop. Die beiden kleineren FF 2 und 3 sind ausschließlich von Rivieren umgeben.

Im Westen indessen beginnen die FF schon hinter den Stranddünen des Atlantik auf kleinen Anhöhen, die durch Spülrinnen aus den vergipsten Flächen herauspräpariert sind. Ausgenommen ist das südlichste FF 1, das erst östlich des Dünenzuges zwischen Kuiseb und Swakop beginnt.

Die Erklärung der Ostgrenzen ist problematischer. Sie liegen in jedem FF in unterschiedlicher Entfernung von der Küste. Im FF 1 z. B. liegt die E-Grenze bei ca. 40 km, im FF 4 bei 45–50 km, während FF 8 schon nach ca. 2 km Küstenentfernung endet. Hinzu kommt, daß die Grenzen nicht entlang einer durchgehenden Linie (etwa einer Isohypse) verlaufen. Die FF lösen sich eher in inselartige Vorkommen auf. Diese liegen im Schatten des Ost- und/oder Südwestwindes, da durch den Sandschliff in den Windgassen kein Wachstum möglich ist. Die größte Wirkung übt der E-Wind aus, aber auch der SW-Wind nimmt landeinwärts an Stärke zu und hat denselben Effekt (s. u.). Die Ostgrenzen sind demnach vornehmlich Winderosionsgrenzen. Bei den FF, die weit ins Inland reichen (FF 4, FF 1, FF 6 & 7), kommt die zunehmende Trockenheit hinzu, die jedoch nicht durch einen geringeren Nässeeintrag zustandekommt, sondern durch die kurze Dauer der Nebellagen in der küstenfernen Zone. Da der Nebel (unabhängig von der Art) sich morgens vom Inland ausgehend Richtung Küste auflöst, trocknen die Flechten im Osten rascher aus. Die Stoffproduktion wird infolgedessen deutlich verkürzt. Eine Ausnahme ist die Ostgrenze des FF 8 mit einer Ausdehnung von nur 2 km landeinwärts. Hier bilden die ersten Dünen

des Sandfeldes der Nördlichen Namib, sowie Salzpflanzen und darin mündende Abflußrinnen der nahe gelegenen Hügelketten die Ostgrenze.

3.4.5.3.2 Zonierung und Muster im Flechtenfeld von Wlotzkas Baken

Ebenso wie entlang der gesamten Küste sind die Flechten auch innerhalb der FF nicht diffus verteilt, sondern wachsen in charakteristischen kleinräumigen Mustern, die sich durch die Artenzusammensetzung, deren Lebens- und Wuchsformen, den Bedeckungsgrad und durch die Biomasse unterscheiden. Die Muster sind Bereiche innerhalb großräumiger Zonen, die von der Küste beginnend aufeinander abfolgen und durch dominante Arten charakterisiert werden.

Sowohl die Muster wie auch die Zonen werden durch klimatische und geomorphologische Faktoren bestimmt, die sich von der Küste ausgehend landeinwärts entlang von klein- und großräumigen Gradienten ändern. Eine bedeutsame Rolle spielt auch die Wechselwirkung mit Höheren Pflanzen. Bemerkenswert ist, daß innerhalb bestimmter Zonen vergleichbare Muster nicht nur horizontal auf den Fastebenen ausgebildet sind, sondern auch auf größeren Felsbrocken, die aus der Ebene herausragen, ebenso an Hügeln. Das gesamte FF besteht somit aus einem Mosaik von vertikalen und horizontalen Mustern, die sich zudem von der Küste bis an die Ostgrenze ändern.

Im FF 4 (Wlotzkas Baken) liegen die Zonen am deutlichsten vor und sind z. T. scharf voneinander abgesetzt. In anderen FF sind sie weniger ausgeprägt oder unterscheiden sich in der Anzahl. Die vorliegenden Erkenntnisse stammen hauptsächlich aus diesem FF, da hier ausführliche vegetationskundliche Aufnahmen erhoben und zur kausalen Erklärung auch ökophysiologische, klimatische und edaphische Untersuchungen durchgeführt wurden (SCHIEFERSTEIN 1989, SCHIEFERSTEIN & LORIS 1992, Loris, unveröffentlicht.).

Das Flechtenfeld beginnt unmittelbar hinter den Stranddünen des Atlantik, ca. 200 m von der Küste entfernt (alle Entfernungen sind nicht senkrecht zur Küstenlinie gemessen, sondern parallel zur Längsachse des Flechtenfeldes, die von SW nach NE verläuft). Die ersten Arten sind Krustenflechten wie *Caloplaca elegantissima*

(Abb. I-46), *C. namibensis*, *C. volkii*, *C. sp.*, *Lecidella crystallina*, *Neofuscelia dregeana*, *N. tentaculina*, *Lecidea sp. u. a.* noch nicht bestimmte Arten. Abgesehen von den sand- und gipsbindenden Arten *C. volkii* und *L. crystallina* haften die Flechten auf den Kiessteinchen kleiner Erhebungen, die landeinwärts ansteigen und durch Spülrinnen und kleine Riviere aus der Ebene herauspräpariert wurden. Da der Durchmesser der Steinchen an der Küste relativ klein ist, sind auch die Flechtenthalli nur schwach ausgebildet und z. T. problematisch zu identifizieren. Auf Sand- und Lockergipsflächen (Feingips) kommen *C. volkii* und *L. crystallina* vor, die das lockere Material binden und feste Krusten bilden. Sie wachsen aber auch bevorzugt auf anthropogen gestörten Flächen, hauptsächlich Kraftfahrzeugspuren. Da die Reifen nicht nur das Substrat bis auf einige cm Tiefe eindrücken, sondern vor allem die Steinchen in den Sand, kommt dieser an die Oberfläche und stellt für die beiden Arten einen günstigen Wuchsort dar. Hinzu kommt, daß in die Vertiefung Feinsand zusätzlich eingeweht wird und die Steinchen überdeckt werden. Die Krustenflechten bilden die erste horizontale Zone (Krustenflechtenzone; KFZ), aber auch die unterste Etage, da sie unmittelbar auf den Kiessteinchen haften. Bedingt durch die unterschiedlichen Ansprüche an das Substrat kündigt sich hier schon ein edaphisch bedingtes Bewuchsmuster an, das durch alle Zonen bestehen bleibt.

Die räumliche Ausdehnung der Zone kann von einigen bis zu einigen dutzend Metern betragen. Sie hängt von dem Anstiegswinkel und der Exposition der Fläche ab. Je steiler die Flächen zur Küste geneigt sind, um so rascher gesellt sich zu den Krustenflechten die Blattflechte *Xantho-*



Abb. I-46 *Caloplaca elegantissima* auf Quarz (Foto: Schieferstein).

parmelia walteri (Abb. I-47), die im weiteren Verlauf dann auch dominant wird. Parallel zur Zunahme des dadurch bedingten Bedeckungsgrades, steigt auch die Biomasse an. Die Grenze zwischen den beiden Zonen liegt bei ca. 250 m, ist jedoch keine küstenparallele Linie, sondern in Abhängigkeit von der Undulation des Geländes eher wellenförmig. Die Flechte haftet sehr oft auf den Krustenflechten, die weiterhin vorkommen, aber von den Thalli der Blattflechte überdeckt werden. Damit ist neben der zweiten horizontalen Zone (**X. walteri-Zone; XWZ**) auch die zweite Etage erreicht. Die Flechten sind ebenso wie in der KFZ nicht homogen über die Flächen verteilt. Auf SW-Flächen ist der Bewuchs z. T. sehr dicht (bis 50%), auf NE-Flächen kann er in Abhängigkeit von der Neigung bis auf einige Krustenflechten ganz fehlen. Das Relief bedingt somit ein weiteres Muster, das als Reliefmuster bezeichnet wird. Die Ausdehnung der XWZ ist ebenfalls sehr unterschiedlich. An der vom Föhn bedingten Südgrenze des FF 4 reicht sie einige km landeinwärts, im Zentrum und im Norden des FF aber nur einige hundert Meter.

Auf die XWZ folgt die dritte Zone (*T. capensis*-Zone; **TCZ**) mit der dominanten Strauchflechte *Teloschistes capensis*, (Abb. I-47) des öfteren vergesellschaftet mit *Ramalina* sp. Nach wie vor kommen Krustenflechten und auch *X. walteri* vor, werden aber diesmal von den Strauchflechten überdeckt. Diese haften mit ihren fädigen Thalli vor allem auf der Blattflechte und wachsen als Büschel von einigen cm Höhe und Durchmesser. Sie repräsentieren somit auch die 3. Etage. Auch die Büschel sind nicht gleichmäßig über die Flächen verteilt, sondern entlang

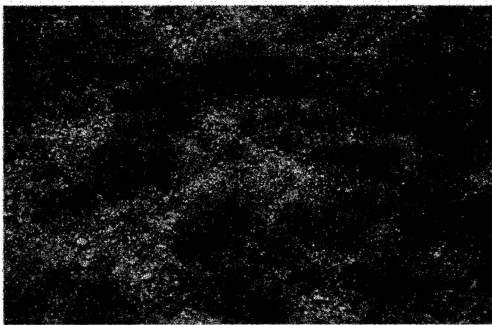


Abb. I-47 Büschel von *Teloschistes capensis*, *Ramalina* sp., daneben *Xanthoparmelia walteri* im »turgescenzen« Zustand (Foto: Loris).

der Reliefmuster angeordnet. Während die nach SW exponierten Flächen dicht bewachsen sind, befinden sich auf den nach NE sehr oft nur Krustenflechten. Die Asymmetrie ist um so schärfer je steiler die jeweiligen Flächen geneigt sind, am deutlichsten ist sie an kleineren Hügeln mit eindeutig orientierten Hängen. Gesteuert wird sie von den unterschiedlichen mikroklimatischen Bedingungen. Während auf den SW-Flächen der Nässeeintrag hoch ist, da der vom Ozean angewehrte Treibnebel aufgrund des Flächenanstieges verstärkt ausgekämmt wird (vergleichbar mit Steigungsregen), ist die an den NE-Flächen ankommende Luft an Nebeltröpfchen abgereichert. Die Wuchsbedingungen für die Flechten sind somit ausgesprochen ungünstig. So wurde z. B. auf der NE-Fläche eines Hügels auf der nur *C. elegantissima* vorkam, während eines Nebelereignisses im Nebelsammler nur 7 ml, auf der SW-Flanke mit dichten Büscheln von *T. capensis* 58 ml Wasser aufgefangen und auf der Ebene vor dem Hügel mit *X. walteri* 38 ml.

Der ausgiebige Feuchteintrag auf den SW-Flächen ist aber nicht der einzige Grund für das üppige Flechtenvorkommen. Hinzu kommt die Wirkung der Föhnstürme. Von diesen werden auf allen Flächen, bevorzugt aber von den nach NE exponierten, Thalli abgerissen und z. T. auch Steinchen mitsamt den Flechtenbüschel herausgelöst und abtransportiert. Die Bruchstücke werden auf dem Boden abgerollt und zu Agglomeraten aus *T. capensis*, *Ramalina* sp. und *X. walteri* verdichtet. Da das verwehte Material vornehmlich im Windschatten deponiert wird, verstärkt sich das Reliefmuster durch Anreicherung auf den SW-Flächen und Abreicherung auf den NE-Flächen. Die dichten Flechtenbestände auf den SW-Flächen sind demnach nur z. T. autochthon durch Neubesiedlung herangewachsen. Die Unterscheidung der beiden »Herkünfte« im Gelände ist relativ einfach zu treffen, denn das angewehrte Material sitzt dem Boden nur lose auf, im Gegensatz zu den autochthonen, die mit den Steinchen, auf denen sie haften, fest verankert sind. Sehr deutlich zeigt dies auch *X. walteri* an, die als lose Bruchstücke zwischen den Fäden der Strauchflechten hängt und nicht den Steinchen aufsitzt.

In einem schmalen Geländestreifen zwischen ca. 300 m und 2 km Küstenentfernung kommen die Strauchflechten neben der Büschelform aber auch als Polster und Matten (Abb. I-48) vor, in

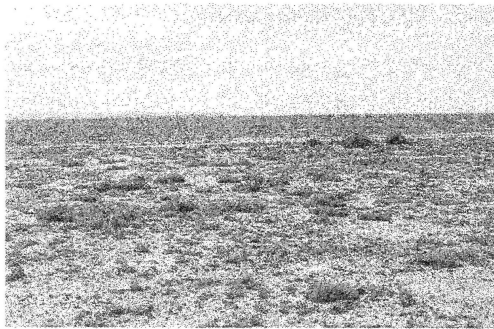


Abb. I-48 *Teloschistes capensis*-Zone im FF4 mit dichtem Bewuchs mit Matten und Polstern im Vordergrund (Foto: Loris).

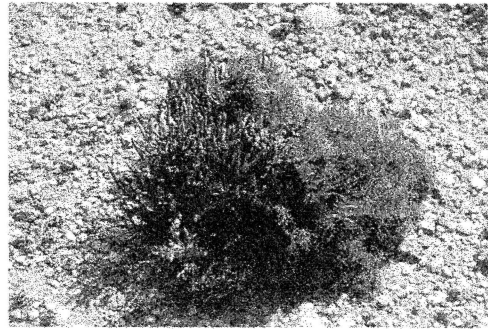


Abb. I-49 An *Arthroa leubnitziae*-Sträuchern angewehrte Flechtenbüschel von *Teloschistes capensis* und Bruchstücken von *Xanthoparmelia walteri* (Foto: Loris).

denen sie mit 10–12 cm deutlich höher wachsen. Während die Polster aus dicht gepacktem Strauchflechtenmaterial mit Beimischungen von *X. walteri* bestehen, sind die Matten aus zusammengedrängten Polstern aufgebaut, die auf der Umrandung von kreis- oder polygonförmigen Figuren angeordnet sind.

Die genannten Muster sind aber nicht die einzigen. Neben den oben genannten Matten liegen kreis- bis polygonförmige Anordnungen von *X. walteri* mit Büscheln von Strauchflechten vor, deren Durchmesser zwischen 10 cm und 1 m variieren können. Die Flechten wachsen mehr oder weniger dicht gedrängt auf der äußeren Umrandung, die inneren Flächen sind entweder flechtenfrei oder nur dünn besiedelt. In den Räumen dazwischen sind sie diffus verteilt. Es können aber auch flechtenfreie Flächen ohne deutliche Umrandung vorkommen, vorwiegend ab 3 km landeinwärts.

3.4.5.3.3 Ursachen der Zonierung und Muster

Der Ausgangspunkt der Entstehung der geometrischen Muster sind Höhere Pflanzen, die nach einem ausgiebigen Regen im Kreis-Mittelpunkt gewachsen waren (*Mesembryanthemum, esuvium, Tetragonia, Brownanthus, Lycium, Galenia*). Daher werden sie mit dem Begriff **Phanerogamenmuster** bezeichnet. Unter dem Kronenschirm der Pflanzen sind die Flechten, falls welche vorhanden waren, entweder durch zu hohe Beschattung oder durch Auswaschungsprodukte der lebenden und Zerset-

zungsprodukte der toten Pflanzen abgestorben. Die Anhäufung der Flechten am Kronenrand der lebenden Pflanzen übernahmen aber starke Föhnwinde, die das abgerissene oder herausgelöste Material aus dem Hinterland Richtung Küste verwehen. An Hindernissen wie den Höheren Pflanzen bleiben sie dann hängen (Abb. I-49). In Abhängigkeit von deren Wuchsform und von der Menge an angewehtem Material werden am Kronenrand Büschel angehäuft, oder bei starker Verdichtung zusammenhängende dichtgepackte Matten. Nach dem Absterben der Höheren Pflanze wachsen die Flechten entlang der geometrischen Muster weiter. Kleinere Pflanzen wie z. B. Jungwuchs von Sträuchern oder *M. cryptanthum* können z.T. völlig überdeckt werden. In diesem Falle bleiben die Flechten nach dem Absterben der Angiosperme als einzelnes Polster von 10–15 cm Durchmesser erhalten. In vielen Fällen können unter diesen noch Reste der Höheren Pflanze (z.B. *Mesembryanthemum* sp.) gefunden werden.

Die äolisch herbeigeführte Akkumulation von Flechten hat zwischen 0,5 und 1,5 km Küstenentfernung eine hohe Biomasse zur Folge, die aufgrund der guten Wuchsbedingungen erhalten bleibt. Dieser Landschaftsausschnitt kann daher als Akkumulationszone innerhalb der TCZ definiert werden.

Nach 2,5 km Küstenentfernung verschwinden die Polster und Matten sehr abrupt. Landeinwärts bleiben nur die Büschel der Strauchflechten übrig. Allerdings nehmen deren Häufigkeit und Höhe kontinuierlich ab. Nach ca. 7 km verschwinden sie im Süden des FF, im Norden nach

ca. 8–10 km. Übrig bleiben die Krustenflechten und *X. walteri*, die dominant wird. Parallel dazu nimmt auch die Biomasse ab. Der geschilderte Sachverhalt ist bemerkenswert, denn der zu erwartende positive Zusammenhang zwischen Nässeeintrag und Biomasse besteht offensichtlich nicht. Wie der Abb. 1-50 zu entnehmen ist, nimmt die Biomasse zunächst zu, erreicht das Maximum bei 1 bis 1,5 km, um dann abzunehmen (hauptsächlich durch den Ausfall der Strauchflechten), während der Nässeeintrag kontinuierlich ansteigt. Die Ursachen hierfür sind komplex und können an dieser Stelle nur kurz ausgeführt werden. Auffallend ist vor allem, daß beim Maximum der Biomasse der Nässeeintrag minimal ist und umgekehrt. Dies kann nur bedeuten, daß die Nebelmenge für diese Verteilung der Biomasse von sekundärer Bedeutung ist, obschon der Nebel selbst als Feuchtequelle unentbehrlich ist. Ausschlaggebend sind jedoch Föhnstürme, die als einmalige Ereignisse episodisch auftreten und wie schon erwähnt, Flechten zusammen mit der Unterlage abreißen und wegtransportieren. Stürme mit derart hoher Schleppkraft wurden in den Jahren 1990 und 2002 registriert. Dabei werden die Flechten nicht nur an Hindernissen im Windschatten und in Vertie-

fungen (Abb. I-51) akkumuliert, sondern auch in den Ozean verfrachtet. Im Jahre 1990 konnte mit Hilfe von Fangnetzen die abtransportierte Menge aus dem FF 4 auf 4 Tonnen geschätzt werden. Im Jahre 2002 wurde die Menge nicht bestimmt, die angewehten Mengen an den Sträuchern des Strandwalles waren schätzungsweise jedoch noch deutlich höher. Föhnstürme wirken sich aber nicht nur an der Küste aus, sondern entlang des gesamten Flechtenvorkommens. So ist die schwindende Bedeckung mit Strauchflechten auf den Flächen und ihr Biotopwechsel (s. S. 491, 496) auf die windgeschützte SW-Seite der Felsbrocken im wesentlichen darauf zurückzuführen. Die Krustenflechten sind ebenfalls betroffen, da sie von der Unterlage abgeschliffen werden, falls der Wind Sand transportiert. Dieser Eingriff konnte im Jahre 1990 in dem Bereich zwischen 15 und 25 km Küstenentfernung dokumentiert werden. Auf exponierten Flächen waren die Krustenflechten bis auf kleine Reste entfernt. Folgen für die Diversität hatte dieser Eingriff nicht, denn die Flechten wachsen aus den verbliebenen Resten nach, wie auf einer Dauerbeobachtungsfläche gut nachgewiesen werden konnte.

Die oben erwähnte Dominanz von *X. walteri* am Ende der TCZ bleibt landeinwärts bis auf ca. 15 km Küstenentfernung erhalten. Da die Diversität und der Bedeckungsgrad mit der XWZ an der Küste vergleichbar ist, aber mit Verschiebungen im Bereich der Krustenflechten zu rechnen ist, wird der Bereich als innere XWZ (IXWZ) bezeichnet.

Ab hier bahnen sich Veränderungen im Relief der Oberflächen durch größere Felsbrocken

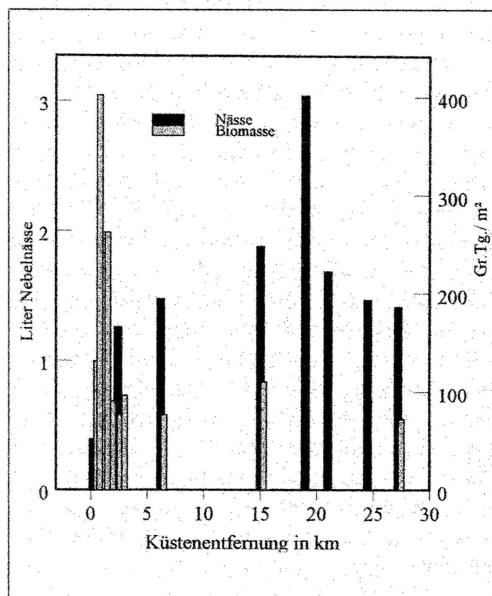


Abb. 1-50 Biomasse und Nebelnässe/Jahr entlang des Transektes 1 im Flechtenfeld 4 bei Wlotzkas Baken (Biomasse nach Schieferstein 1989).

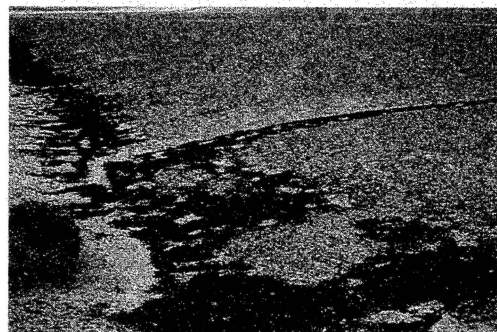


Abb. I-51 Angewehte *Omphalodium convolutum* (= *Parmelia* c.) als »Wanderflechten« in seichten Rinnen, 20 km E von Swakopmund (Foto: SWBr, Jan. 1987).

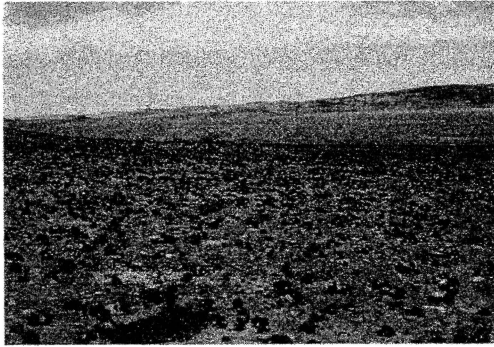


Abb. I-52 Dichte Bestände von *Xanthomaculina hottentotta* auf Felsbrocken in der *X. hottentotta*-Zone im FF 6 (Foto: Loris).

(Dolerit, Quarz, Granit) an, die im Kies eingebettet sind, aber 10–20 cm herausragen. Es handelt sich um klastisches Material von der in ca. 20 km Küstenentfernung landeinwärts gelegenen dichten Hügelkette, das auf dem kurzen Transportweg nur geringfügig zerkleinert wurde und nicht gerundet ist. Aus denselben Gründen nimmt auch der mittlere Durchmesser der Kiessteinchen zu. U. a. haben diese Veränderungen Folgen für die Diversität der Flechten. Einerseits taucht *T. capensis* wieder auf, zusammen mit *Ramalina* sp., die aber nur schwach vertreten ist und andererseits kommt die Blattflechte *Xanthomaculina hottentotta* (Abb. I-52) immer häufiger hinzu. Sie besitzt breitlobige, aufrechte Thalli, die im zentralen Bereich sehr fest an der Unterlage haften. Im trockenen Zustand sind sie sehr hart und deswegen auch sehr windfest. *T. capensis* und *Ramalina* sp. vollziehen einen Biotopwechsel und wachsen nur noch auf der (dem Ozean zugewandten) SW-Seite der Felsbrocken. Der wesentliche Grund ist jedoch nicht der höhere Feuchteeintrag (s. S. 490 ff.), sondern der Schutz gegen den Windschliff der Föhnstürme aus NE. Beigemischt sind die Krustenflechten *X. walteri* und *X. hottentotta*. Diese kann den Steinen aber auch aufsitzen und auf der NE-Seite zusammen mit Krustenflechten vor allem mit der ebenfalls sehr windfesten *C. elegantissima* vorkommen. Auf den Kiessteinchen wachsen nach wie vor Krustenflechten mit wenig *X. walteri*, auf größeren Steinchen *X. hottentotta*.

Im Bereich der Hügelketten in ca. 20 km Küstenentfernung, die sich ziemlich parallel zueinander von SW nach NE erstrecken, kommt

es zu einer deutlichen Reduktion der ebenen Kiesflächen. Die Hänge der Hügel sind von Blockschutthalen bedeckt, in die Sand eingeweht ist. Die Täler dazwischen sind flache mit Sand gefüllte Abflußrinnen, in denen das Regenwasser in Schichtfluten abfließt. Nur wenn sie sich weit öffnen, sind stabilisierte, vergipste Kiesbänke erhalten. Auf den Steinchen wachsen im wesentlichen nur Krustenflechten. *X. walteri* ist beigemischt, wird aber immer seltener. Ebenso die Strauchflechten auf den Felsbrocken, die ab ca. 30 km ganz ausfallen. Im Unterschied dazu erreicht *X. hottentotta* hier ihre Hauptverbreitung, ihr Vorkommen endet allerdings bei ca. 35 km. Aufgrund ihrer Dominanz wird dieser Landschaftsausschnitt zwischen 15 und 35 km als *X. hottentotta*-Zone (**XHZ**) bezeichnet. Es fällt auf, daß ihre Hauptverbreitung mit dem Bereich des Nebelminimums zusammenfällt, ein Sachverhalt, der sicherlich mit der Lebensform, der physiologischen Reaktionsnorm und den besonderen Bedingungen im Übergangsbereich vom vorherrschenden Treibnebel zum Frontnebel zu tun hat. Der experimentelle Nachweis steht allerdings noch aus.

Ab 35 km wird *X. walteri* durch die extrem xeromorphe Blattflechte *Xanthoparmelia serusiauxii* ersetzt und *X. hottentotta* tritt nicht mehr auf. Auch bei den Krustenflechten ist der Bedeckungsgrad reduziert, sie kommen ebenso wie *X. serusiauxii* nur noch in windgeschützten Nischen vor. Auffallend ist, daß die Felsen und auch exponierte Steinchen auf beiden Seiten (SW und NE) glatt poliert sind, was auch schon SELBY (1977) erwähnt. Hier wird (neben dem NE-Wind) die zunehmende Stärke des SW-Windes, verbunden mit einer hohen Schleppkraft für Sand offensichtlich. Dies führt zwangsläufig zu einer deutlichen Reduktion des Bedeckungsgrades. Das küstenferne Maximum des Nässeintrages hat hier offensichtlich keine Bedeutung. Hinzu kommt, daß potentielle Flechtenstandorte aus den oben schon genannten Gründen auf ein Minimum reduziert sind. Die Zone wird als *X. serusiauxii*-Zone (**XSZ**) bezeichnet. Das FF endet nach ca. 45 km, wobei *C. elegantissima* und *Acarospora*-Arten, vereinzelt noch weiter landeinwärts vorkommen.

3.4.6 Wiederauferstehungspflanzen:

Myrothamnus flabellifolius

(Loris)

Der Strauch *Myrothamnus flabellifolius* (Myrothamnaceae, Rosales) gehört zusammen mit einigen anderen Kormophyten und vielen Flechten, Moosen und Algen zu den poikilohydrischen Pflanzen (GAFF 1977, PUFF 1978). Diese sind bekanntlich in der Lage, bei Wassermangel am Standort ohne Schaden auszutrocknen (Abb. 1-53) und nach Wiederbefeuchten (Abb. 1-54) ihre Aktivität fortzusetzen. Die Blätter schrumpfen beim Austrocknen erheblich, beim Befeuchten falten sie sich wieder auf (Abb. 1-55).

Ermöglicht werden diese Fähigkeiten durch eine Reihe von besonderen morphologischen, strukturellen und biochemischen Eigenschaften, von denen die hohe Trockentoleranz des Plasmas von grundlegender Bedeutung ist (ZIEGLER 1969, ZIEGLER & VIEWEG 1970, WELLBURN &

WELLBURN 1976). Ebenso bedeutsam ist aber auch die Fähigkeit der ausgetrockneten Pflanzen ihren Wasserhaushalt wiederherzustellen, wenn am Standort erneut Wasser zur Verfügung steht. Von den Niederen Pflanzen ist belegt, daß sie sich wie Quellschacher verhalten und das Wasser über die gesamte Oberfläche aufnehmen. Im Gegensatz dazu muß bei den Kormophyten schon aufgrund ihres komplexen Bauplanes mit anderen und auch zusätzlichen Mechanismen der Wasseraufnahme gerechnet werden. So ist bei *M. flabellifolius* neben der Wiederbefeuchtung der Blätter auch die Reaktivierung der Transportsysteme notwendig, da nur dann die Fortsetzung von Wachstum und Entwicklung langfristig gewährleistet ist. In abgeschnittenen Ästen, die in Wasser gestellt werden, steigt das Wasser kapillar hoch. Bei intakten Pflanzen am Standort besorgt dies der Wurzeldruck, wie durch Untersuchungen an einem Marmorhang in Karibib gezeigt werden konnte (LORIS in Vorbereitung). Gleichzeitig mit der Wiederbefeuchtung der Blätter

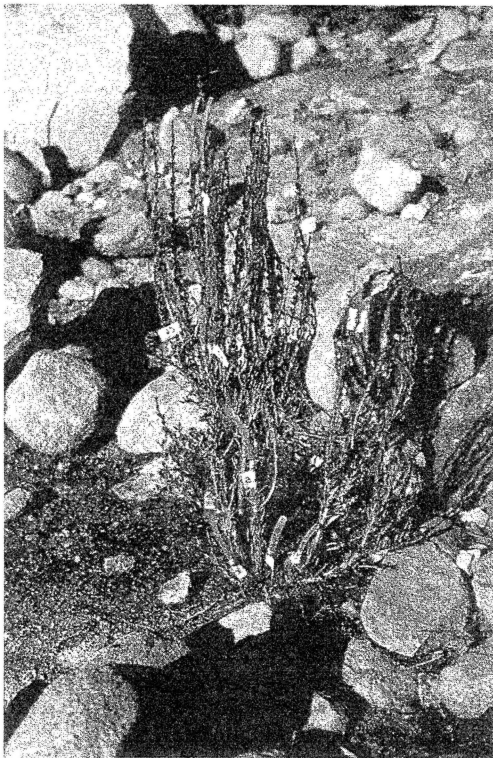


Abb. 1-53 *Myrothamnus flabellifolius* im ausgetrockneten Zustand auf einem Marmorhügel in der Vornamib bei Karibib (Foto: Loris).

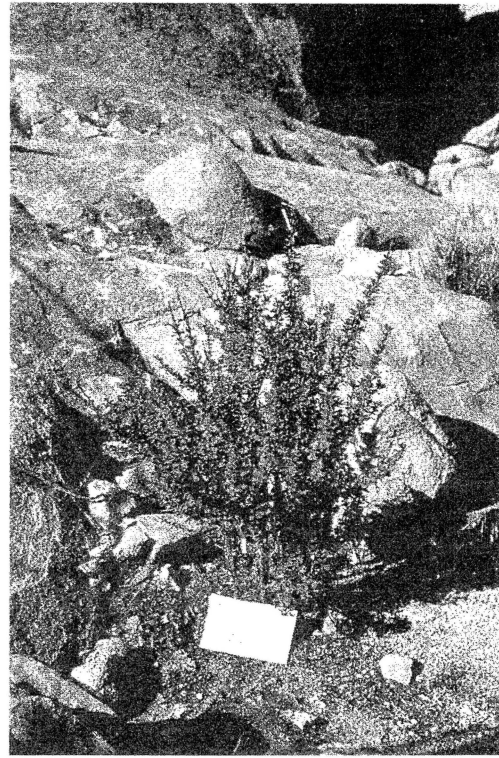


Abb. 1-54 *Myrothamnus flabellifolius* im turgescenzten Zustand, ca. 1 Stunde nach der Bewässerung des Wurzelraumes (Foto: Loris).

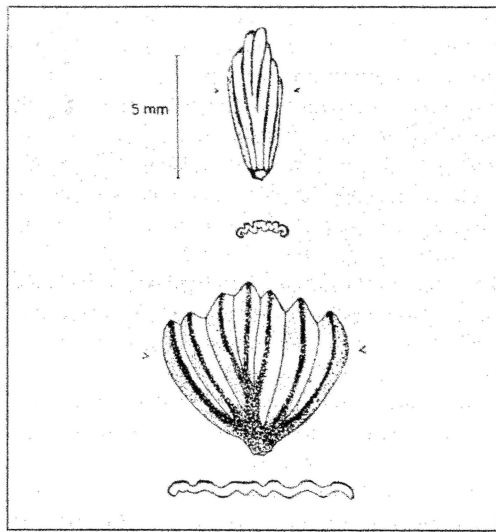


Abb. 1-55 Blatt von *Myrothamnus* in Gesamtansicht und im Querschnitt: oben im trockenen, unten im frischen Zustand (aus Walter & Kreeb 1970).

werden dabei auch die Wasserfäden in den Gefäßen wieder hergestellt, die im trockenen Zustand mit Luft erfüllt sind. Die vorhandene Luft wird während des Aufstieges des Wassers nicht komprimiert, sondern entweicht durch Hydathoden an den Blattspitzen und offenen Xylembahnen abgefallener Seitenäste und Blätter. Der ermittelte Druck betrug zwischen 20–30 kPa und reichte somit aus, das Wasser bis in die Spitze der 30–40 cm hohen Pflanzen zu heben. Bei den Versuchen stellte sich heraus, daß Wasser nicht nur im Xylem transportiert wird, sondern auch in der Borke hochsteigt. Die Steighöhe betrug 15–20 cm, der Transport erfolgt kapillar in dafür vorhandenen, charakteristischen Kapillarräumen. Da die Borke auch äußerlich naß wird, verdunstet ein großer Teil des Wassers, der Rest dringt durch Quellungskräfte radial in die lebende Rinde und die Zellwände des Holzes. Der ersichtliche Vorteil dieser Vorquellung des Holzes ist die Einsparung von Wasser, das durch den Wurzeldruck mit einem hohen Energieaufwand nach oben transportiert wird, verbunden mit einer Beschleunigung der Wiederbefeuchtung der Blätter. Die Untersuchungen ergaben des weiteren, daß über die benetzten Blätter kein Wasser aufgenommen wird und daß nach einer Trockenperiode von 5 Monaten die



Abb. 1-56 *Myrothamnus flabellifolius*-Bestand an Hang bei der Gamsberg-Farm (Foto: SWBr, Jan 1987).

Leistungsfähigkeit des Wurzeldruckes deutlich nachgelassen hatte. Die Zeitspanne bis zur vollständigen Wiederbefeuchtung verlängerte sich damit auf 4–6 Stunden.

Myrothamnus tritt vor allem in der Vornamib auf (s. S. 447) und bedeckt einzelne Hänge relativ dicht, die dann wie »unrasiert« aussehen (Abb. 1-56).

4 Konsumenten (Veste)

Die Tiere haben sich auf vielfältige Weise an den ariden Lebensraum angepasst. Als Konsumenten sind sie auch in der Namib von der pflanzlichen Produktion abhängig. Letztere ist in Wüsten mit episodischen Regen großen Schwankungen unterworfen, was sich auch auf die tierische Produktion auswirken muß. Allerdings sind die Tiere im Gegensatz zu den ortsgebundenen Pflanzen beweglich, jedoch in verschiedenem Ausmaße. Während die einen große Entfernungen zurücklegen können, wie z. B. die großen Säugetiere und insbesondere die Vögel, und damit die Möglichkeit haben, auf der Nahrungssuche in Trockenjahren neue, weiter entfernte Biotope aufzusuchen, sind andere mehr oder weniger auf ein Biotop oder nahe benachbarte angewiesen und damit den Schwankungen der pflanzlichen Produktion in höherem Maße ausgesetzt. In der Äußeren Namib kommen Tiere nur lokal dort vor, wo Pflanzen wachsen. Sie sind deshalb am Ostrand der Namib sehr viel stärker verbreitet, ebenso wie in den Oasen der Fremdriviere.