

3.6 Aktuelle Vegetationsökologie im zentralen Namibia: eine Kurzcharakteristik

1.6.2 Phytogeographische Zonierung

In das in Kap. 3.5 vorgestellte Morphomilieu-Arbeitsmodell fließt die zonale Vegetation als ein wichtiger Parameter ein. Sie wird als Ausprägung vorwiegend hygrischer (klimatischer) Determinanten angesehen und ist damit eng mit der Zonalität von Stofftransport und bodenbildenden Bedingungen verbunden. Die Evolution der phytogeographischen Beziehungen und Arealverhältnisse stellt ein wichtiges Indiz in der Milieugeschichte dar. Es ist daher unumgänglich, eine Kurzcharakteristik der weiter gefaßten Vegetationszonen in Zentral-Namibia zu geben. Dabei wird auch eine evtl. känozoische Verschiebung dieser Zonen berücksichtigt, indem benachbarte Zonen im südwestlichen Afrika mit eingeschlossen werden. Es wird in der Argumentation vor allem auf die gängige Literatur (u. a. GIESS 1989) aber auch auf unpublizierte Informationen sowie auf eigene Beobachtungen und Feldaufnahmen im Rahmen der Projektarbeiten (s. Vorwort) zurückgegriffen. Azonale Aspekte waren ebenfalls einzubeziehen.

Im Bereich der Randtropen-Subtropen-Grenze, die von dem Untersuchungsstranekt erfaßt wird, treffen üblicherweise sehr unterschiedliche Florenreiche aufeinander. Hierbei handelt es sich in Zentral-Namibia um das (tropische) *Palaeotropis*- und das (subtropische) *Capensis*-Reich. Die Vegetationsformationen des südwestlichen Afrika enthalten demnach Elemente aus unterschiedlichen Floren, die stark differierenden Standortbedingungen und physiognomischen Anpassungen unterliegen - und das in unterschiedlichen Mischungsverhältnissen. Gleichzeitig repräsentieren sie Grenzbereiche der eigentlichen Vegetationsgeographischen Zonen. Es ist zu erwarten, daß sich diese Grenzbereiche im Rahmen der känozoischen Klimageschichte mehrfach verlagert haben und es zur Bildung von Relikt- oder Inselfloren (Disjunktionen) mit einem gewissen Anteil (heute) extrazonaler Taxa gebildet haben (JÜRGENS 1991, 1997). Solche Arealverlagerungen haben z. B. BOND et al. (1994: 395) für die Karoo-Flora oder LINDER et al. (1992: 131) für die Kap-Flora festgestellt, was an dieser Stelle nicht vertieft betrachtet werden kann.

Es liegen von unterschiedlichen Autoren mehrere vegetationsgeographische Unterteilungen des südwestlichen Afrikas vor. Nach WALTER & BRECKLE (1984: 271) in Anlehnung an CANNON (1924) liegt das Untersuchungsgebiet hauptsächlich im Bereich des Zono-Ökoton II/III, also im Übergang vom „humido-ariden“ Zonobiom II (tropisches Zonobiom mit Sommerregen) zum ariden Zonobiom III (subtropische Wüsten). Die Namib, als westlicher Bereich des Untersuchungsstranekts fällt ins Zonobiom III. Als Grenze zwischen dem Zonobiom III und dem Zono-Ökoton II/III sehen

WALTER & BRECKLE (1984: 194f) die 200-mm-Isohyete, als Grenze zwischen Zono-Ökoton II/III und Zonobiom II die 500-mm-Isohyete (vgl. Karte 8). Diese Einteilung beruht allerdings weniger auf Florengesellschaften, als vielmehr auf rein physischen Faktoren, die ja den Ausführungen von Kap. 3.3 und 3.5 zufolge einer hohen Variabilität unterliegen.

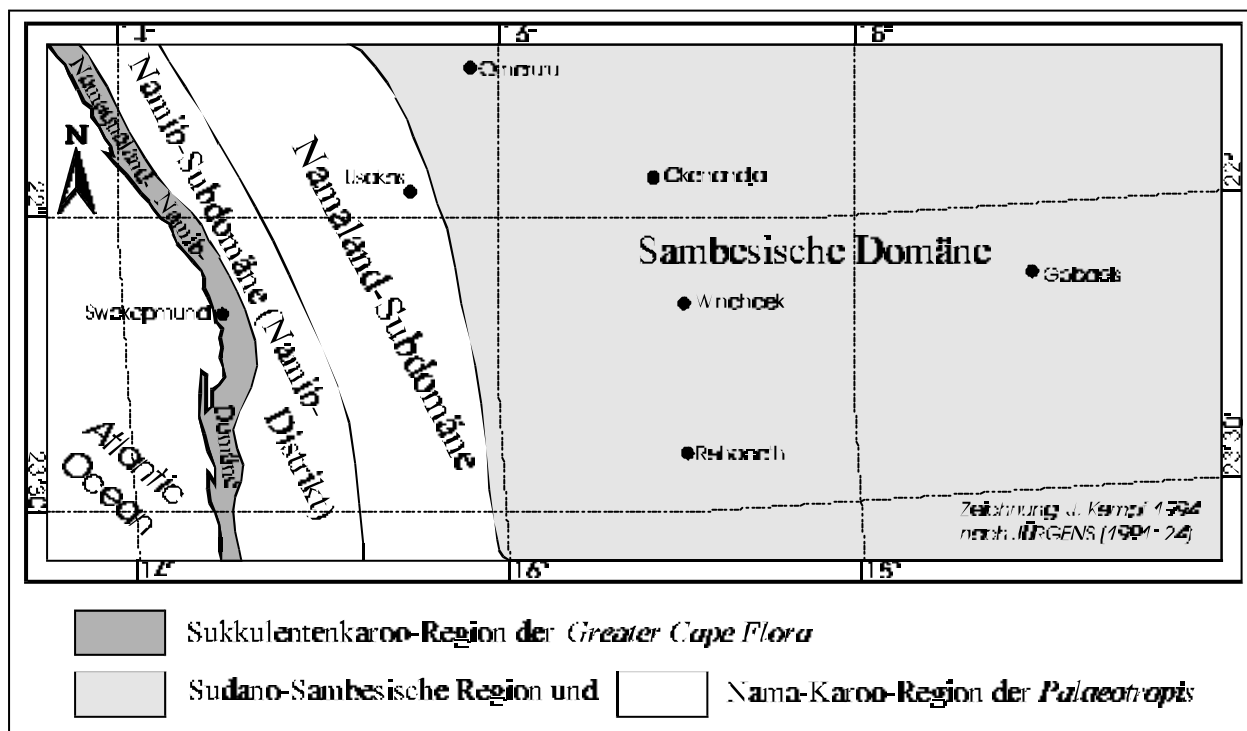
Eine eher auf Florengesellschaften basierende Einteilung geben VOLK (1966) und WERGER (1978a), der beim *Palaeotropis*-Reich zwischen einer Karoo-Namib-Region und der Sudano-Sambesischen Region unterscheidet. Als ungefähre Grenzlinie wird die 250-mm-Isohyete gesehen. Die Karoo-Namib wird weiter unterteilt in vier Domänen (Westkap, Namib, Nama-land, Karoo), wobei in der Namaland-Domäne noch eine Südkalahari-Subdomäne ausgegliedert wird. Der westliche Teil Zentral-Namibias, also die Namib-Formationen, gehören demzufolge zur Namib-Domäne (weniger als 100 mm Niederschlag) der Karoo-Namib, der südlich-zentrale Teil zur Namaland-Domäne der selben Region und der (größte) östliche Teil zur Sambesischen Domäne der Sudano-Sambesischen Region. Die tatsächlichen Grenzlinien der Areale von Charakterarten beider Regionen oder Domänen decken sich sehr selten, so daß alle Grenzen als breite Grenzsäume interpretiert werden müssen. Noch stärker sind die Grenzen bei Arealen von Gattungen oder Familien verwischt. Bereits bei den Arbeiten zu KEMPF (1993, 1994) wurden an Sonderstandorten gelegentlich extrazonale Taxa festgestellt (s. o. und JÜRGENS 1991).

Die Karoo-Namib-Region nach VOLK (1966) und WERGER (1978b) trennt JÜRGENS (1991: 24) in die Regionen Nama-Karoo und Sukkulenterkaro. Erstere wird untergliedert in die Ostkaro-, Namaland- und Damaraland-Kaokoland-Domänen, letztere in die Südkaroo und die Nama-qualand-Namib-Domänen (Tab. 8).

Reich	Region	Domäne	Subdomäne	Distrikt
Erweiterte Kap-Flora (<i>Greater Cape Flora</i>)	Kap (<i>Capensis</i>)			
	Sukkulenterkaro	Südkaroo		
		Namaqualand-Namib		
<i>Palaeotropis</i>	Nama-Karoo	Ostkaroo		
		Namaland	Namaland	
			Namib	Namib
			Ost-Gariep	
	Sudano-Sambesische	Damaraland-Kaokoland		
		Sambesische		
		Sudanische		

Tabelle 8: Phytogeographische Unterteilung der weiteren Namib-Karoo-Region nach JÜRGENS (1991: 24). Auf weitere Unterteilung Der Kap-Region und der Sudano-Sambesischen Region außerhalb Namibias wurde verzichtet. JÜRGENS (1991: 28) gliedert die Sukkulenterkaro provisorisch in 11 Distrikte, von denen nur einer an der Zentral-Namib-Küste vorkommt.

Von früheren Regionalisierungen unterscheidet sich diese Einteilung vor allem in der Zuordnung der Sukkulenterkaroo mit der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Namaqualand-Namib-Domäne zur erweiterten Kap-Flora (*Greater Cape Flora*, zusammen mit der eigentlichen Kap-Flora) anstatt zur *Palaeotropis*. Sie bildet einen kaum 10 Kilometer breiten Streifen entlang der Namib-Küste und endet nördlich von Terrace Bay am Südsaum des sog. Skelettküsten-Ergs. WERGER (1978a) hatte den gleichen Bereich als Teil der Namib-Domäne und damit innerhalb der *Palaeotropis* gesehen. Der östliche Teil von WERGERs (1978a) Namib-Domäne wurde von JÜRGENS (1991: 24) als Namib-Distrikt einer Namib-Subdomäne zur Namaland-Domäne zugeordnet (Tab. 8). Er verbleibt dadurch in der Nama-Karoo-Region der *Palaeotropis*. Somit kommen im Untersuchungstransekt nach JÜRGENS (1991: 24ff) zwei Florenreiche, *Palaeotropis* und (erweiterte) *Capensis* vor (Karte 12). Dies hat zur Folge, daß disjunkte Areale von *Capensis*-Elementen in früheren Zeitaltern viel weiter nördlich vorgekommen sein könnten, als bisher angenommen.



Karte 12: Phytogeographische Unterteilung Zentral-Namibias nach JÜRGENS (1991: 24). Die Namaqualand-Namib-Domäne der *Greater Cape Flora* (Tab. 8) erstreckt sich als schmaler Streifen entlang der Küste und umfaßt vorwiegend die Vegetation der dortigen Flechtenrasen. Der weitaus größte Teil des Untersuchungsgebiets umfaßt Areale der Nama-Karoo-Region und der Sudano-Sambesischen Region.

Die Ausgliederung der Sukkulenterkaroo als eigene Region begründet JÜRGENS (1991: 25) v. a. mit dem hohen Grad endemischer Arten innerhalb der Einheit und mit einem hohen Anteil an blatt-sukkulenter Pflanzen als verbindendes chorologisches Element. Als verbindende Taxa zur gemäßigten Kapflora nennt JÜRGENS (1991: 25) vor allem *Zygophyllum*, zahlreiche *Mesembryan-*

themaceae, *Tetragonia*, *Galenia*, *Euphorbia*, *Crassula*, *Tylecodeon*, *Pelargonium* und *Oxalis*. Die Beziehungen zur Namaland-Domäne und der Sudano-Sambesischen Region werden dagegen als unbedeutender angesehen. Im westlichen Untersuchungsgebiet erscheint die Sukkulentenkaroo als disjunktes Areal mit geringerer Artendiversität (u. a. mit *Drosanthemum paxianum*, *Ruschia sedoides*, *Zygophyllum clavatum*) und Beimengungen von Arten aus der Namaland Domäne. Als Beispiele für endemische Arten der Sukkulentenkaroo nördlich des Namib-Ergs nennt JÜRGENS (1991: 29) *Psilocaulon salicornioides* und *Brownanthus kuntzei* ebenso wie einige Flechtenarten (Kap. 3.6.1, MATTICK 1970, SCHIEFERSTEIN 1989, 1991).

Der verwandschaftliche Bezug der disjunkten Flechtenfelder von Zentral-Namib und Südnamib wurde erstmals von JÜRGENS & NIEBEL (1991) und JÜRGENS & NIEBEL-LOHMANN (1995) beschrieben. Er deutet ehemalige Habitatverbindungen in trockenen (Wüsten-) Zeitaltern an. Die Entwicklung disjunkter Areale von Taxa der Sukkulentenkaroo-Region stellt damit einen wichtigen Gesichtspunkt in der Milieugeschichte der küstennahen Namib dar. So zeigt nach JÜRGENS (1991: 29) die Verteilung von Flechtenfeldern an der namibischen Küste eine Affinität zur Verbreitung der Sukkulentenkaroo. Dies erscheint zunächst merkwürdig, da sich die limitierenden Bedingungen von Flechten und höheren Pflanzen der Sukkulentenkaroo insbesondere bei der Feuchteverfügbarkeit erheblich unterscheiden und sie deshalb zonal unterschiedlichen Milieus zugeordnet werden müssen.

Als limitierende Bedingungen für Namib-Flechten werden in erster Linie das Vorhandensein von mobilen Lockersubstraten (vgl. SCHIEFERSTEIN 1991: 10) und hoher Salzgehalt gesehen, während der Feuchtebedarf sehr häufig direkt über den Nebel (oder auch über den seltenen Winterregen) gedeckt wird. Flechtenvorkommen der küstennahen Namib sind daher vor allem vom Substrat bestimmt. Die höheren Pflanzen der Sukkulentenkaroo und der angrenzenden Nama-Karoo kommen dagegen fast ausschließlich an Standorten vor, die eine Aufnahme von Grundwasser ermöglichen, da Nebelwasser von ihnen nicht direkt genutzt werden kann (vgl. WALTER 1976: 7, WALTER & BRECKLE 1984: 274)¹. Zwar hat der Nebel indirekte Wirkungen durch Herabsetzung der Temperatur und Erhöhung der Luftfeuchte, wodurch kein Blatt-Luft-Feuchtigkeitsgefälle entsteht und letztlich der Grundwasserverbrauch der Pflanze gesenkt wird, doch ist der Standort letztlich phreatisch bestimmt. Daraus folgt eine Kontraktion der Nicht-Flechtenvegetation auf Fließrinnen und

¹ Durch Absorptionsversuche mit durch Tritium markiertem Wasser konnten SEELY et al. (1977: 171) und LOUW & SEELY (1982: 78) feststellen, daß *Trianthema hereroensis*, eine blattsukkulente Aizoazee auf Dünenstandorten, scheinbar in der Lage ist, Nebelniederschlag auf den Blättern direkt

kleine Senken. Beide Lebensformen, Flechten und höhere Pflanzen, nutzen also rezent lediglich ein unterschiedliches Ressourcenspektrum innerhalb des gleichen Milieus und können sich durchaus parallel zu disjunkten Arealen entwickelt haben.

Die Trennung der Areale in ein nördliches (Zentral- und Nordnamib) und ein südliches (Sperrgebiet-Namib) erfolgte dabei durch den „Großen Namib Erg“, der klimatische, edaphische und phreatische Limitierungen für die Sukkulenkaroo vereinigt. Da das „trennende Habitat“ vor allem im Fall der eng verwandten Flechtenfelder beider Areale im „Dünenmeer“ zu sehen ist, ergeben sich mindestens drei plausible hypothetische Deutungsmöglichkeiten der Arealverbreitung:

1. Die heutige Verbreitung bildet Reliktareale an denjenigen *topoi*, welche nach der Erg-Ausbildung einige ökologische Gunsträume zurückließ. Erst die Ausbildung einer Sandsee hat die Areale der Sukkulenkaroo aufgespalten, die sich vorher mehr oder weniger durchgängig küstennah nordwärts erstreckt hat. Der Erg wäre demnach als „trennendes Element“ jünger als wesentliche Teile der heutigen Sukkulenkaroo-Vegetation an der Küste des zentralen Namibia.
2. Eine nordwärtige Arealexpansion erfolgte in Zeitaltern niedrigerer Meeresspiegelstände über einen (weitgehend dünenfreien) trockenengefallenen Schelf bei bereits in etwa heutiger Ausdehnung existierendem Erg. Die Arealtrennung erfolgte in diesem Fall durch Anstieg des Meeresspiegels ohne wesentliche Klima- oder Milieuveränderungen. Dann wäre die Sukkulenkaroo-Vegetation im westlichen Untersuchungsgebiet wahrscheinlich jünger als der Namib-Erg.
3. Eine nordwärtige Arealexpansion der Sukkulenkaroo-Vegetation erfolgte östlich eines bereits existenten Ergs in Zeitaltern stärkeren ozeanisch-zyklonalen Einflusses (Winterregen). Davon wäre aber vermutlich die Flechtenvegetation aufgrund ihrer spezifischen physiognomischen Milieuanpassungen und Limitationen auszunehmen. Deren Verbreitung müßte anderweitig erklärt werden.

Die zonale Nordausdehnung der Sukkulenkaroo-Taxa kann nicht über einen existierenden Erg hinweg erfolgt sein, es sei denn, das Dünenfeld wäre großflächig mit Vegetation bedeckt, damit stabilisiert und nach einem nachfolgenden Klimawechsel erneut reaktiviert worden. Dafür sind jedoch anscheinend keine eindeutigen Anzeichen vorhanden. Auch die Ergvegetation gibt keine diesbezüglichen Hinweise.

Hypothese 3 (Habitatverbund östlich des Ergs) schließt die Flechtenvegetation sehr wahrscheinlich aus und ist damit nur in einer Expansionsphase denkbar, die nicht der Expansionsphase der

Flechtenvegetation entspricht. Hypothese 2 (Habitatverbund westlich des Ergs) impliziert, daß es in Phasen tieferen Meeresspiegelstandes nicht zur Dominanz der limitierenden Faktoren kam, sich also der Erg nicht oder nur gering auf das küstennahe Gebiet ausgedehnt hat. Dies ist möglich, würde aber wahrscheinlich mit einer Stabilisierung des (westlichen?) Ergs einhergehen. Dies wiederum ist v. a. durch Bodenbildung und Vegetationsbedeckung infolge verstärkten ozeanischen Zykloneinflusses (Nordverschiebung der Winterregenzone) denkbar (s. o.). Wie sich allerdings ein zunehmender Zykloneinfluß auf die eher nebelabhängigen Flechtenrasen auswirken würde, ist ungeklärt. Für Hypothese 2 gegenüber Hypothese 1 spricht möglicherweise die von JÜRGENS (1991: 29) festgestellte reduzierte Artendiversität der Sukkulenterkaroos nördlich des Ergs im Vergleich zu den südlichen Arealen, denn eine Arealtrennung infolge der Ergausbildung (Hypothese 1) würde wohl eher eine Artenanreicherung anstatt eine Verarmung der disjunkten Areale erwarten lassen (z. B. durch evolutive Inseleffekte).

Auch eine mehr oder weniger koinzidente Entwicklung trockenheitsangepaßter Formationen mit der Erg-Ausbildung im Zuge einer durchgreifenden Aridisierung eines vorher von zyklonal-ozeanischem Einfluß dominierten Areals ist denkbar (Element aus Hypothese 1). Dabei könnte eine Selektion von vorher auf edaphische Trockenstandorte beschränkten sukkulenten Taxa aus einer ursprünglich reichhaltigeren Nama-Karoo-Kap-Mischflora erfolgt sein, deren „evolutives Alter“ eigentlich höher als das Alter des Ergs wäre. Für die Existenz einer solchen Mischflora, die ihre Ursache in mehrfach verschobenen klimazonalen Einflüssen haben könnte, spricht z. B. das verbreitete Vorkommen von eigentlichen Winterregen-Taxa, wie *Eriocephalus*, *Pteronia*, *Ficus spp.*, *Rhus spp.*, *Euclea undulata* (vgl. WERGER 1978a, WALTER & BRECKLE 1984: 266) oder *Olea spp.* an feuchteren Standorten im Untersuchungstransect. Andererseits sehen LINDER et al. (1992: 131) und COWLING & RICHARDSON (1995: 33) in einigen dieser Taxa eher tropischen als Kap-Einfluß. Auf dem Khomas-Hochland konnte beobachtet werden, daß *Euclea undulata*, *E. pseudebenus* und *Rhus spp.* (*Rhus lancea*) oft an Standorten vorkommen, die häufiger Frost oder Kaltluftabströme aufweisen, z. B. in kurzen Tälern des Daan-Viljoen-Wildparks. Offenbar tolerieren diese Arten häufigere und stärkere Fröste als die der Zone entsprechenden tropischen Arten (wie z. B. *Acacia spp.*), die dann mit starkem Laubwurf reagieren.

Neben der Sukkulenterkaroo zeigen auch viele Nama-Karoo-Taxa in Namibia an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze eine Auflösung in disjunkte Areale. So reicht beispielsweise das Areal von *Aloe dichotoma* in den Randstufenlandschaften bis zum Erongo, tritt aber inselhaft an den Brandberg-Südhängen erneut auf (VOLK 1966: 41). In den nördlichen Randstufenlandschaften tritt A.

dichotoma nicht auf, obwohl dies vom Habitat her durchaus möglich wäre. Möglicherweise markiert das Inselvorkommen am Brandberg ein ehemaliges Areal, das sich über die sog. Randstufenlücke (zentralnamibische Hauptrumpffläche) hinweg erstreckte. Für eine der Leitarten der Nama-Karoo, *Rhigozum trichotomum*, gilt ähnliches (VOLK 1966: 37): die Nordgrenze bildet die Abdachungsfläche des Khomas-Hochlands zum Rehobother Becken hin und im Randstufenbereich reicht das Areal bis zum Erongo. Daneben gibt es disjunkte Areale am oberen Swakop (Raum Okahandja-Teufelsbach), zwischen Outjo und Fransfontein (Farmen Klein Tutara und Groß Tutara) sowie am Aba-Huab auf Farm Vrede (nahe Twyfontein). Solche Vorkommen können ebenfalls als Hinweis für eine ehemals weiter nordwärtig ausgedehnte Namaland-Domäne der Nama-Karoo-Region angesehen werden. Sie wird rezent z. B. noch von *Parkinsonia africana* (ebenfalls eine Charakterart der Nama-Karoo) repräsentiert, deren Areal über die Randstufenlücke hinweg bis ins Kaokoveld reicht (Karten bei VOLK 1966: 38 und BROWN 1998: 2). Ansonsten bietet heute die sog. Randstufenlücke als „trennendes Element“ eher Areale für sambesische Taxa.

Zusammenfassendes Fazit: Die komplexen phytogeographischen Verhältnisse des Untersuchungsgebiets im Grenzsäum zweier Florenreiche lassen auf eine sehr wechselhafte Milieugeschichte schließen und bestätigen damit die Hypothesen in Kap. 3.2 (S. 36+42). Sowohl die Verschiebung des zonalen Klimas, als auch Arealexpansions- und Kontraktionsphasen über Habitatbrücken auf dem phasenweise trockengefallenen Schelf sind wahrscheinlich.

3.6.2 Biome und Lebensformen des Untersuchungstransekts

Die phytogeographischen Gegebenheiten manifestieren sich im Untersuchungsgebiet in einigen charakteristischen Biomen. Darunter werden großräumige Ökosysteme verstanden, die - ungeachtet der evolutionären Herkunft - von bestimmten Lebensformen¹ dominiert und vor allem durch ihre Klimaparameter definiert werden. Daraus resultieren bestimmte Vegetationsformen.

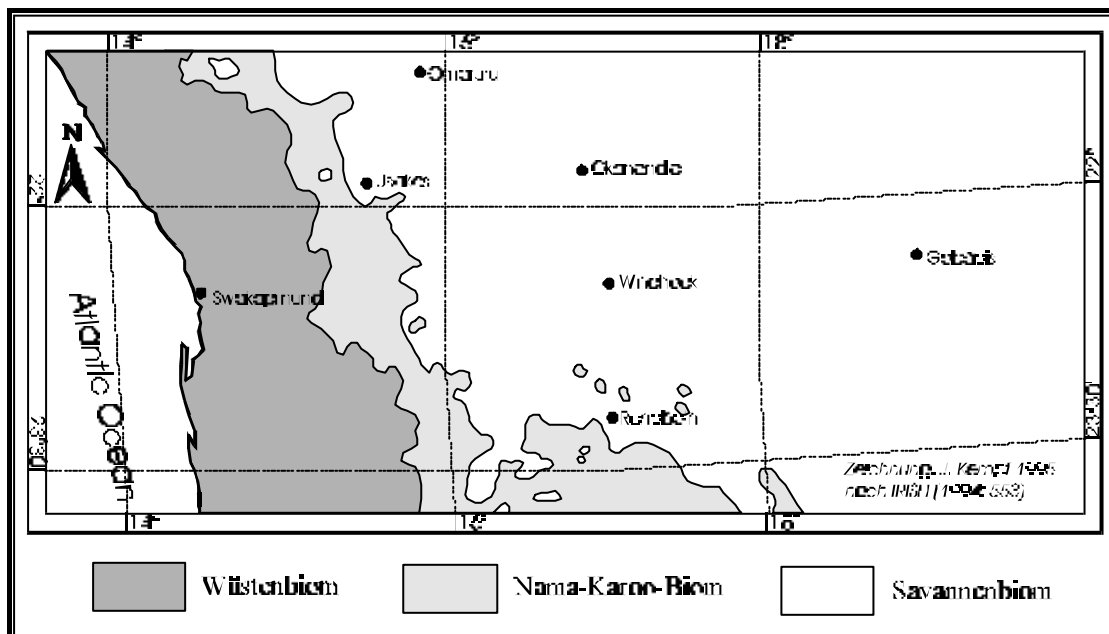
¹ Gemäß der gängigen ökologischen Literatur werden hier folgende Lebensformen unterschieden:

Kryptophyten / Geophyten	Überdauerung durch unterirdische Erneuerungsknospen (Rhizome, Zwiebeln, Knollen etc.)
Therophyten	Überdauerung durch Samen (Annuelle)
Hemikryptophyten	Erneuerungsknospen an der Erdoberfläche (z. B. Horstgräser, Rosettenpflanzen)
Chamaephyten	Erneuerungsknospen überirdisch an nicht absterbenden Sprossen bis 50 cm Höhe (z. B. Zwergsträucher, Polsterpflanzen)
Phanerophyten	Erneuerungsknospen über 50 cm hoch (z. B. Holzpflanzen)
Flechten (Lichenes)	symbiotische Lebensform zwischen Algen und Pilzen an Erdoberfläche

JÜRGENS (1986) unterscheidet bei Chamaephyten und Phanerophyten in blatt- und stammsukkulente Lebensformen. Letztere werden zusätzlich in assimilierende (z. B. *Euphorbia*, *Hoodia*, *Trichocaulon*, *Arthroaerua*, *Calicorema* etc.) und nicht-assimilierende Stammsukkulanten (mit Rinde, z. B. *Adansonia*,

RUTHERFORD & WESTFALL (1986: 34) unterscheiden im südlichen Afrika sieben Biome, nämlich das (1) Wüstenbiom mit Dominanz von Therophyten (nach IRISH 1994: 571 in Codominanz mit Chamaephyten), (2) Grasland-Biom mit Dominanz von Hemikryptophyten, (3) Sukkulenterkaroo-Biom (Chamaephyten dominierend), (4) Waldbiom (Phanerophyten dominierend), (5) Nama-Karoo-Biom mit Codominanz von Chamaephyten und Hemikryptophyten, (6) Savannenbiom mit Codominanz von Hemikryptophyten und Phanerophyten und (7) Fynbos-Biom (Codominanz von Hemikryptophyten, Chamaephyten und Phanerophyten). Sukkulenterkaroo-Biom und Nama-Karoo-Biom sind dabei nicht identisch mit den gleichnamigen phytogeographischen Regionen von Kap. 3.6.1.

Von diesen sieben Biomen kommen nach IRISH (1994: 553) drei aktuell im Untersuchungsgebiet vor, nämlich das Wüsten-, das Nama-Karoo- und das Savannenbiom (Karte 13). Den Ausführungen zur phytogeographischen Zonierung zufolge ist anzunehmen, daß eine Version des Sukkulenterkaroo-Bioms, das rezent in Südnamibia und dem Nordkap vorkommt, eventuell in früheren Zeitaltern auch Teile des Untersuchungsgebiets prägte.



Karte 13: Biome in Zentral-Namibia nach IRISH (1994: 553).

Die Biomverbreitung gibt demnach einen groben Überblick über die rezenten Milieuverhältnisse. Dominierende Lebensformen werden in dieser Studie als ein wichtiges Indiz der Morphomilieus gewertet. So lassen z. B. Therophyten und Geophyten den Boden über lange Zeit des Jahres unge-

schützt, so daß weder äolische, noch fluviiale Transportprozesse verringert werden. Hemikryptophyten und Chamaephyten erhöhen zwar die Oberflächenrauigkeit etwas, doch kommen sie meist relativ weitständig vor. Sie vermindern vor allem fluvialen Transport zu Beginn der Regenzeit nur wenig. Stattdessen kanalisieren sie Oberflächenabfluß auf Flächen und Hängen in undurchwurzelte Bereiche. Phanerophytendominanz kann hingegen als ein Indiz für herabgesetzten horizontalen Stofftransport und relative Oberflächenstabilität gelten. Algen-, Bakterien und Flechtenrasen verringern als mikrophytische Krusten vor allem äolischen Transport (es sei denn, der Wind transportiert allochthone Schleifmittel) und Infiltration. Im Falle von Oberflächenabfluß erhöhen sie aber die Abflußgeschwindigkeit und somit das Abtragsvermögen (vgl. CAMPBELL et al. 1989, ELDRIDGE & GREENE 1994, ELDRIDGE & ROSENTERETER 1999). Auch in der Nebel-Namib gibt es Flechtenarten, die mit ihren Hyphen oder Thalli Boden- und Substratpartikel binden, wie z. B. *Caloplaca volkii* und *Lecidella crystallina* (SCHIEFERSTEIN 1991: 11).

Karte 13 zeigt eine Unterteilung der Biome, die rein auf den statistischen Verteilungen der Lebensformen (s. Anm. 1, S. 103) beruht. Die Methode zur Erhebung der für eine Biom-Kategorisierung notwendigen Felddaten und ihre Verarbeitung ist bei RUTHERFORD & WEST-FALL (1986) und bei IRISH (1994: 534) beschrieben und kann hier nicht rekapituliert werden. Der breiten Varianzen sowie der graduellen Ausprägung von Dominanzen und Codominanzen innerhalb des jeweiligen Bioms wird bei diesem Konzept kaum Rechnung getragen. Ebenso werden Milieufaktoren wie lokalklimatische oder edaphische Verhältnisse nicht berücksichtigt.

Die Hochlandsvegetation in Höhenlagen von 1800-2500 m ü. NN wird dem gleichen Savannenbiom zugerechnet, wie tiefer liegende Gebiete (z. B. das östliche Kaokoveld, der Caprivi-Streifen oder die Zentral-Kalahari), obwohl hier ein stärker ausgeprägter Jahresgang der Temperatur mit regelmäßigen Frosteinbrüchen eine Form des Steppenklimas (Karten 4 und 5) und damit ein von den Savannen zu unterscheidendes Milieu erzeugt. Auch höhenbedingte extrazonale Gebiete, wie Brandberg und Spitzkoppe, dem Savannenbiom zugerechnet. Dabei bleibt es zwar bei der Codominanz von Phanerophyten und Hemikryptophyten, doch zum einen gewinnen in der Hochlandsvegetation auch Chamaephyten an Bedeutung und zum anderen überwiegen bei den Phanerophyten eher die gedrungeneren Formen (Nano-, Mikro- und Meso-Phanerophyten bis 5 m Höhe), während Mega-Phanerophyten (über 5 m Wuchshöhe) eher auf Sonderstandorte beschränkt sind. Deshalb sollte die Hochlands-vegetation als eigenes Biom kategorisiert werden.

Anders als RUTHERFORD & WESTFALL (1986: 4), die edaphische Faktoren als nicht relevant für die Vegetationsstruktur ansahen (sondern nur für die Artenkomposition), erwähnt IRISH (1994:

555) sehr wohl zwei edaphische Faktoren, welche innerhalb der Biome für Modifikationen verantwortlich zeichnen. Es sind dies zum einen das Vorkommen von tiefsandigen Substraten (s. Tab. 9) und zum anderen oberflächennahe Stauhohizonte (z. B. Krustenbildungen, tonige Horizonte) mit oder ohne Versalzungserscheinungen.

Biom	Dominante Lebensformen	
	normales Substrat	tiefer Sand
Savanne	Phanerophyten, Hemikryptophyten	Phanerophyten, Hemikryptophyten
Nama-Karoo, höhere Niederschläge	Chamaephyten, Hemikryptophyten	Phanerophyten, Hemikryptophyten
Nama-Karoo, niedrige Niederschläge	Chamaephyten, Hemikryptophyten	Hemikryptophyten
Wüste, höhere Niederschläge	Chamaephyten, Therophyten	Hemikryptophyten
Wüste, niedrigere Niederschläge	Chamaephyten, Therophyten	keine Vegetation
Sukkulentenkaroo	Chamaephyten	Hemikryptophyten

Tabelle 9: Substratbedingte Auswirkungen auf die dominanten Lebensformen der Biome in Zentral-Namibia nach IRISH (1994: 557). Innerhalb des Nama-Karoo-Bioms wird eine relevante Niederschlagsgrenze bei 170-180 mm jährlich in Verbindung mit einem *Summer Aridity Index* (SAI)¹ von $SAI \geq 4,1$ gesehen. Innerhalb des Wüstenbioms zieht IRISH (1994: 560) die Grenze bei 20 mm Jahresniederschlag bei $SAI \geq 6,5$. Unter „normalen Substraten“ werden mehr oder weniger flachgründige Böden auf Krusten oder Festgestein verstanden.

So erklärt IRISH (1994: 596) alle in Namibia vorkommenden Grasländer (ohne Phanerophyten) rein als Resultat von edaphischen Faktoren oder saisonaler Überflutung. Das echte „Grasland-Biom“ (s. o.) ist nach RUTHERFORD & WESTFALL (1986: 34) auf Gebiete mit ausgedehnten Winterfrösten (Transvaal-Highveld) beschränkt, die Phanerophyten weitgehend ausschließen sollen. Demnach kann dieses Biom in Namibia aufgrund der klimatischen Gegebenheiten nicht vorkommen. Es bleibt nach diesem Konzept nur eine Kategorisierung ins Nama-Karoo-Biom, was in Konsequenz zur Ausgliederung von Nama-Karoo-Inseln innerhalb des Savannenbioms führt.

Als Beispiel werden die Grasländer um die Etosha-Pfanne herum genannt. Sie werden von IRISH (1994: 568) als „edaphische Nama-Karoo“ bezeichnet, obwohl sie zonal dem Savannenklima unterliegen. Tatsächlich dürften die relativ stabilen (im Sinne der Definition von Kap. 3.5.2) Grasländer allenfalls im pfannennahen Bereich überwiegend edaphisch erklärbar sein, denn sie werden dort von Halophyten dominiert (vgl. LeROUX 1980). Bei den anderen von IRISH (1994: 569) aufgelisteten „Grasländern“ handelt es sich den eigenen Begehungen zufolge lediglich um grasdominierte Savannenflecken im Rahmen einer Mosaik-Zyklus- oder Patch-Dynamik, die den üblichen Savannendeterminanten unterliegen (vgl. WALTER 1971, WALKER & NOY-MEIR 1982, HUNTLEY 1982, COLE 1982, 1986, GILLON 1983, HOPKINS 1983, FROST et al. 1986 etc.).

¹ RUTHERFORD & WESTFALL (1986: 7) verwenden den SAI, neben dem Winterregenanteil am Gesamtniederschlag, als eine der Hauptgrößen zur Biom-Kategorisierung. Er ist definiert als der *Logarithmus naturalis* aus der Summe der Durchschnittsniederschläge der vier heißesten Monate, abgezogen von einer Konstante (um zu ansteigenden Werten bei zunehmender Aridität zu kommen).

KEMPF (1994: 33f) nennt neben den edaphischen Faktoren vor allem Feuer (vgl. TROLLOPE 1982, GOLDAMMER 1990) und das Fraßverhalten von Herbivoren (vgl. CUMMING 1982), die den Gras-Gehölz-Wettkampf innerhalb der namibischen Savannengebiete zeitlich differenziert in bestimmte Richtungen lenken. Bezüglich der exakten Prozesse und ihrer Determinanten sei auch auf KEMPF (1994) verwiesen.

Bei den von IRISH (1994: 568) erwähnten Tonhorizonten, welche lokal für die Ausbildung eines „edaphischen Nama-Karoo-Bioms“ ursächlich sein sollen, handelt es sich meist um Anreicherungshorizonte infolge Termitenaktivität, wie sie in Namibia weit verbreitet sind. An solchen Flecken konnte stets ein, im Vergleich zu sandigen Substraten erheblich erhöhter Gehalt an organischem Kohlenstoff in den obersten 10 Profilzentimetern gemessen werden. Dies könnte Hemikryptophyten gegenüber Phanerophyten ökologisch bevorzugen. Dabei dürfte es sich um einen selbstverstärkenden Prozeß handeln. Eine Einstufung der (zeitweise) grasdominierten, gehölzarmen Savannenflecken in ein Nicht-Savannenbiom allein aufgrund der dominanten Lebensform (Hemikryptophyten) ist also nicht gerechtfertigt, zumal Dominanzen und Codominanzen sich in anderen Savannen der Erde stark unterscheiden (vgl. SARMIENTO & MONASTERIO 1983: 81) und der großräumige (subkontinentale) Biom-Zusammenhang verlassen wird.

Tab. 9 macht deutlich, daß vor allem außerhalb des Savannenbioms die Dominanz der Lebensformen stark substratabhängig ist. So zeigt die feuchtere Nama-Karoo auf gut drainierten, tiefsandigen Arealen einen zunehmenden Ersatz der Strauchvegetation durch höhere Phanerophyten und die trockene Nama-Karoo den weitgehenden Ausfall der Gehölzvegetation zugunsten von Hemikryptophyten (hauptsächlich annuelle Gräser). Noch deutlicher werden die Substratunterschiede im Wüstenbiom und im Sukkulentenkaroo-Biom, wo tiefsandiger Untergrund die Ablösung der Sukkulentensträucher durch Hemikryptophyten bewirkt. Im östlichen Teil des Wüstenbioms, der jährlich noch 50-80 mm Niederschlag erhält, halten sich auf sandigen Substraten ebenfalls kaum noch Chamaephyten, sondern allenfalls einige gut angepaßte Hemikryptophyten, wie das endemische Dünengras *Stipagrostis sabulicola*. Nach Westen zu (trockenes Wüstenbiom) verschwinden auch letztere.

Diese Unterscheidung einiger grundsätzlicher edaphischer Faktoren bei der Betrachtung der Lebensformen innerhalb der Biome konnte im wesentlichen in Feld bestätigt werden. Allerdings werden die azonalen Aspekte, z. B. die Vegetationskontraktion auf flachgründige Aquifere (insbesondere Fließrinnen und kleine Hohlformen) und die Rolle der küstennahen Flechtenvegetation, die ja nicht über den SAI definierbar ist, nur unzureichend berücksichtigt.

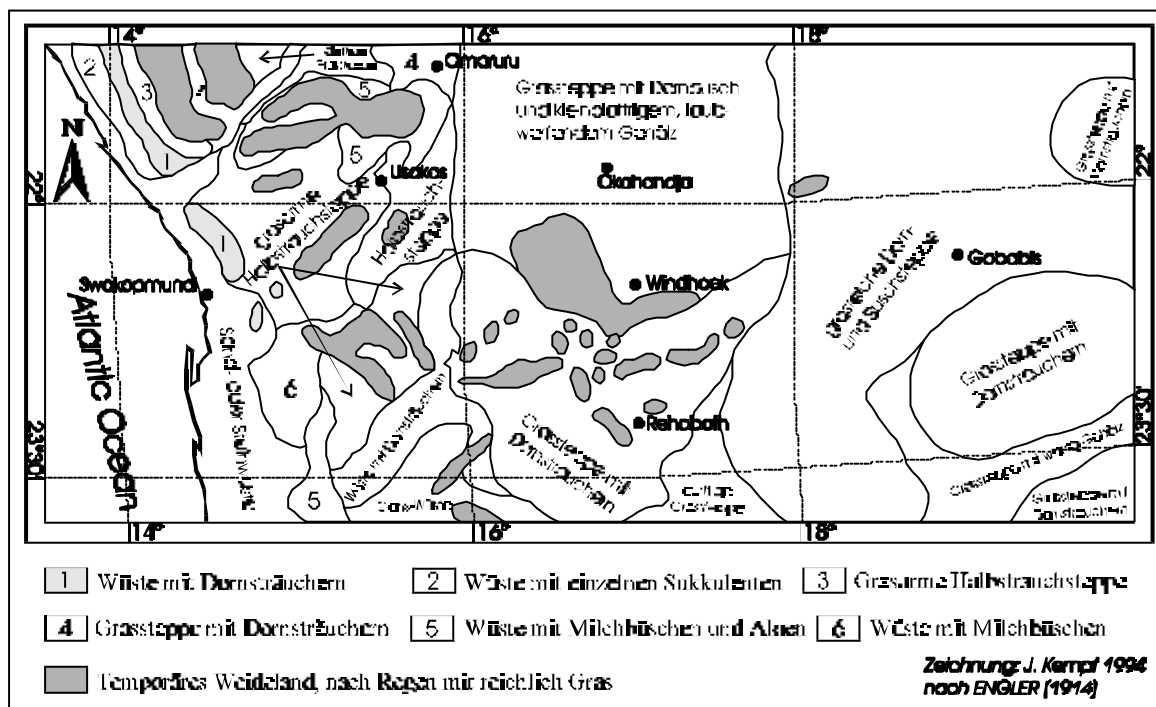
Fazit: Das Biom-Konzept bietet für das Untersuchungsgebiet einige Möglichkeiten zur Milieubeschreibung. Gleichzeitig werden aber die Grenzen der Konzeption aufgezeigt, sobald der (sub-) kontinentale Maßstab verlassen wird.

1.6.2 Vegetationsformationen als Milieuindikatoren

Die Verbreitung der Lebensformen im Rahmen der phytogeographischen Entwicklung manifestiert sich im Untersuchungsgebiet in charakteristischen Vegetationsformationen. Im Hinblick auf die in Kap. 3.1 angesprochene Aktualismusproblematik muß die Validität rezenter Vegetationsbedingungen als Milieuindikator beurteilt werden. Als zentrales Problem hierbei stellt sich die Frage, ob es Rahmen der Agrarkolonisation seit Ende des freien Wildbeutertums zu wesentlichen Änderungen in Struktur und Artenkomposition der Vegetationsdecke kam und inwieweit damit die heutige Vegetation als repräsentativ für das Untersuchungsgebiet unter ähnlichen Milieubedingungen ohne Nutzung betrachtet werden kann. Dem ersten Ansatz dieser Arbeit (Kap.1) wohnte die Beantwortung dieser Frage als ein zentraler Punkt inne (KEMPF 1994). Dabei erschien es wichtig, rezente Vegetationsinformationen mit Informationen aus möglichst frühen Zeitaltern der Agrarkolonisation zu vergleichen. Da aufgrund der Seltenheit von Pollensenken nur wenige Untersuchungsergebnisse zur Paläoökologie auf palynologischer Basis vorliegen (z. B. VAN ZINDEREN BAKKER 1984), eignen sich zum Vergleich mit heutigen ökologischen Verhältnissen allenfalls die Beschreibungen früher Reisender, Forscher, Missionare oder Siedler. Wichtige Vegetationsbeschreibungen aus dem 19. und frühen 20. Jahrhundert sind u. a. enthalten in den Werken von ALEXANDER (1838), GALTON (1852, 1853), ANDERSSON (1856, 1861, 1875), BAINES (1864, 1869), CHAPMAN (1868), EEN (1872) oder MØLLER (1899) sowie den später publizierten Tagebuchaufzeichnungen von HAHN (1837-1860; publ. HAHN 1859; LAU 1984-1985), TINDALL (1839-1855; publ. TINDALL 1959), BAINES (1842-1853; publ. KENNEDY 1961, 1964), WAHLBERG (1854-1856; publ. 1994), GREEN (1860), J. HAHN (1869), DE VYLDER (1873-1875, publ. 1998), Mc KIERNAN (1874-1875; publ. SERTON 1954) und PALGRAVE (1876-1885; PALGRAVE 1877 unpubl., publ. DAVIES 1942, STALS 1991) u. a.. Weitere ähnliche, teilweise ergiebige Quellen erläutern MORITZ (1915, 1916, 1918) und TABLER (1973).

Mit Beginn der Kolonialzeit in den 1880er Jahren etablierten sich zunehmend wissenschaftlich-landeskundliche Darstellungen, die im Zusammenhang mit dem Versuch der europäischen Agrarkolonisation zu sehen sind. Ein anschauliches Bild der naturräumlichen Verhältnisse, insbesondere der Vegetation, liefern die Werke von SCHINZ (1888-1890, 1891), DOVE (1896, 1913), REHBOCK (1898), HINDORF (1902), PASSARGE (1904, 1908), SEINER (1904, 1909),

SCHULTZE (1907, 1914), ROHRBACH (1907), DINTER (1909a/b, 1912, 1921), ENGLER (1910), NITSCHKE (1913, Owamboland), GAD (1915) und JAEGER & WAIBEL (1920, 1921). Auch einige landwirtschaftliche Abhandlungen enthalten Hinweise auf ökologische Bedingungen der frühen Kolonialzeit, so z. B. BÜTTNER (1885), SCHLETTWEIN (1907), GOLF (1911), SCHUBERT (1913), HERMANN (1914), CHURAN (1918), KOEPEL (1919), RODENBERG (1931), ERKRATH (1935) oder HALENKE (1942). Die älteste verlässliche Vegetationskarte stammt von ENGLER (1914), war aber in erster Linie auf die Beschreibung von Phytochoren vor dem Hintergrund der Nutzbarmachung ausgerichtet (Karte 14). Sie geben aber Aufschluß über den Vegetationszustand in den Anfangszeiten europäischer Farmwirtschaft und sind als Hilfestellung zur Beurteilung der „potentiellen natürlichen Vegetation“ verwendbar.



Karte 14: Vegetation des Untersuchungsgebiets nach der Kartierung von ENGLER (1914). Die verwendeten Kategorien unterscheiden sich erheblich von denen jüngerer Karten (s. u.). Problematisch aus heutiger Sicht ist die Einstufung der „temporären Weideländer“, die sich vom Windhoeker Hochland fleckenhaft bis an den Ostrand der Zentralnamib erstrecken, in ein und die selbe Kategorie, obwohl hier heute (und wohl auch damals) deutliche Vegetationsunterschiede auftreten. Diese erklären sich schon durch die großen Unterschiede im Jahresniederschlag (Karte 8). Heute sind die Weideländer der Ostnamib längst aus jeglicher landwirtschaftlichen Nutzung herausgefallen.

Des weiteren existieren zahlreiche belletristische Farmbeschreibungen, die oft historische Landschaftsfotos enthalten. Letztere sind für einen Vergleich mit aktuellen Aufnahmen geeignet, sofern sie genau lokalisiert werden können. ROHDE (1997) hat solche historischen Fotos auf Umweltveränderungen hin analysiert. Reliefänderungen durch Bodenabtrag und Änderungen des Gras-Gehölz-Verhältnisses können so lokal nachgewiesen werden. Da die Species-Zusammensetzung

insbesondere der Kraut- und Grasschicht in der Regel aus historischen Fotos nicht bestimmt werden kann und Niederschlagsdaten für die entsprechende Regenzeit, Nutzungsdaten sowie Datumsangaben des Aufnahmezeitpunkts zumeist fehlen, kann allerdings durch die Gegenüberstellung von Fotos allenfalls ein allgemeiner Überblick gewonnen werden. ROHDE (1997) hält die Anwendung der Methode auf Namibia für geeignet, um Aussagen über Umweltveränderungen zu treffen.

Spätestens seit den umfangreichen Forschungen von WALTER (1939, 1940 a/b/c, 1954) und WALTER & VOLK (1954) liegen detailliertere Untersuchungsergebnisse zur Vegetationsentwicklung und ihrer Dynamik unter Beweidungsdruck vor. Als ein wichtiges Phänomen wird das Problem der sog. „Verbuschung“ genannt. Dabei handelt es sich um die Verdichtung der Gehölzvegetation und das Zurückdrängen der Gräser. Die damit verbundene Gras-Gehölz-Dynamik ist in ihren regionalen Differenzierungen noch nicht endgültig erforscht (vgl. Zusammenfassung bei KEMPF 1994: 122-137). Als Ursache für die Gehölzverdichtung wird häufig ein über die eigentliche Tragfähigkeit hinaus gehender Einsatz von grasfressenden Weidetieren (sog. *grazers*) genannt, obwohl nach KEMPF (1994: 127ff) auch gegenteilige Prozesse zu Gehölzverdichtung führen können. Darauf kann an dieser Stelle nicht vertieft eingegangen werden.

Die Durchsicht alter Reiseberichte relativiert das Bild von der Verbuschung durch Überweidung, denn bereits in Zeiten sehr geringer Bestockung mit Rindern war das Land stellenweise von dichtem Dornbusch geprägt. So schreibt bereits GALTON (1853: 204) auf einer Reise ins Ovamboland: „*We pushed through thick thorns the whole time...*“.

Auf S. 51 erwähnt er: „*These hakis thorns have overspread the whole country on this side of Tsobis;...*“¹.

Das Vorwort zu seinem Reisewerk schließt GALTON (1853: xiii) mit der Abbildung der Dornenzweige von *Faidherbia albida*, *Acacia mellifera* ssp. *detinens*, *Acacia erioloba* und *Acacia karoo* (Abb. 37) unter dem Titel: „*The four Mimosas that, to the exclusion of nearly every other tree or bush, form the vegetation of Damaraland*“¹.

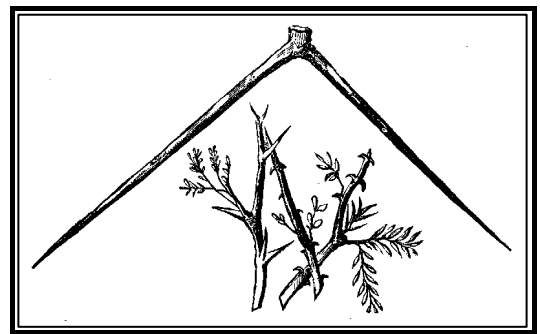


Abbildung 37: Dornen der Vegetation des Damaralandes nach GALTON (1853: xiii).

Dichter Dornbusch und steinige, felsige Bodenoberflächen oder Sandstürme wurden von fast allen oben angeführten Reisenden und Missionaren des 18. und 19. Jahrhunderts in einer Weise erwähnt,

¹ Reiseweg von Tsaobis am südwestlichen Swakopknie nach Barmen (Groß-Barmen)

daß sie nicht generell als rezente Veränderungsprozesse anzusehen sind, sondern als Zustände oder Prozesse der natürlichen oder naturnahen Umweltbedingungen - es sei denn, man nimmt an, daß sie bereits durch die Etablierung einer extensiven Weidewirtschaft vorkolonialer Bevölkerungen in Gang gesetzt wurden. Aufgrund deren hoher horizontaler Flexibilität (KEMPF 1996: 275, 1997: 35) ist dies allerdings nicht unbedingt zu erwarten und kaum nachzuweisen. Zwar berichten GALTON (1853: 155) und auch HAHN (LAU 1984: 497) von einer alarmierenden Dürre 1850/51 und von mit Rindern überfüllten Wasserstellen, in deren 10-Meilen-Umkreis jedes Blatt abgeweidet worden war, aber sie sehen dies als Ausnahmefall an: „... *the year will probably be remembered and named by the Damaras as that of the great drought*“ (ANDERSSON 1856: 204 und LAU 1984, Vol II: 514). Hungersnot herrschte und ein Großteil des Viehs ging während der Dürre zugrunde, so daß in den Folgejahren die Herden neu aufgebaut werden mußten. Die Vegetation konnte sich erst nach den ersten Regen im Dezember 1851 wieder erholen (HAHN in LAU 1984: 581ff).

Das Vorkommen von flächenhaft verbreitetem dichtem Dornbusch muß also in Namibia generell als Ausprägung des naturräumlichen Potentials angesehen werden. Abgesehen von lokalen Unterschieden beschreiben sämtliche alten Reiseberichte eine Landschaft, deren Determinanten auf große Ähnlichkeit zu dem heutigen Milieu und seinen determinierenden Prozessen schließen lassen. Möglicherweise handelt es sich bei der rezenten Gehölzverdichtung um ein Stadium innerhalb eines natürlichen Mosaik-Vegetationszyklus im Sinne von PETRIDES (1974) und REMMERT (1992: 220ff).

Das Erreichen und die Dauer dieses Stadiums könnte durch die Beweidung initiiert oder beeinflusst werden. Die Annahme solcher Zyklen wird durch das in jüngerer Zeit zu beobachtende Phänomen des Zurücksterbens (*die back*) stark verbuschter Gebiete bestätigt (SCHREUDER 1988, HOLZ & SCHREUDER 1989, KEMPF 1994: 136f). Der *die back* entspricht dabei einem Kohortensterben nach REMMERT (1992: 222). Dies muß im Rahmen der Savannendynamik als normaler Prozeß angesehen werden, da bei der Verbuschung lokal eine bestimmte Species vorherrscht (in Zentral-Namibia zumeist *Acacia mellifera* subsp. *detinens*). Für die Mopane-Wälder des südlichen Afrika (z. B. in Nord-Namibia) wurde ein solcher Prozeß ebenfalls nachgewiesen (REMMERT 1991: 10).

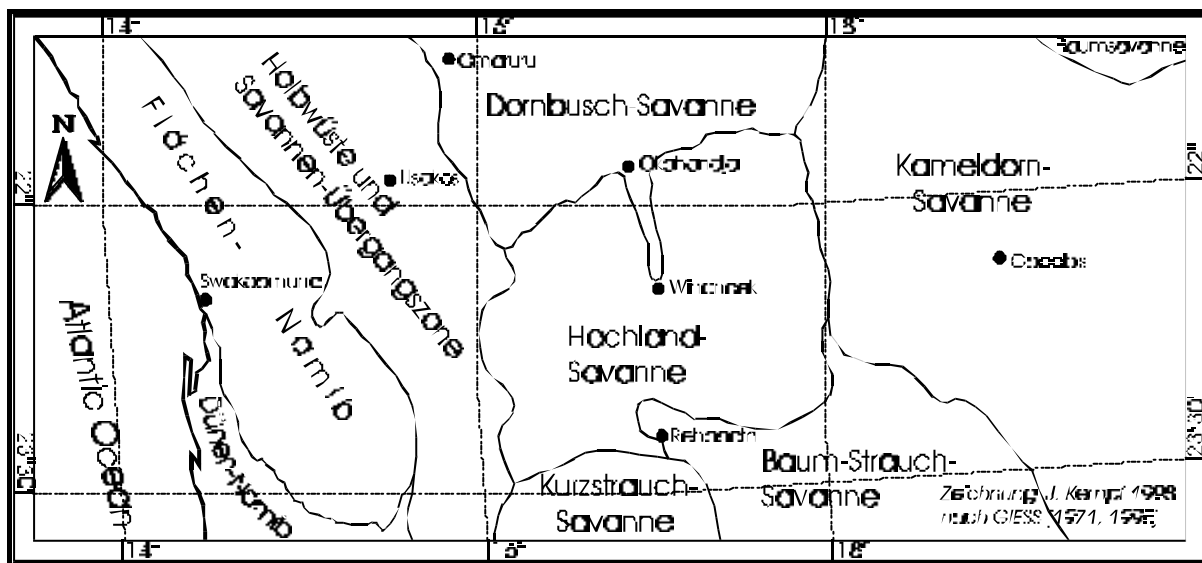
BERRY & SIEGFRIED (1991) beschreiben mosaikähnliche Strukturen in der Zentral-Namib und im Etosha-Nationalpark. Den treibenden Faktor des Mosaik-Zyklus sehen BERRY & SIEGFRIED (1991: 158) in der fleckhaften Niederschlagsverteilung. Die gleiche fleckhafte Dynamik beschreibt RUST (1970: 154ff) in seinem morphologischen Konzept der „Regenflächenspülung“, die

¹ Unter „Damaraland“ wurde im 19. Jhdt. Das gesamte Zentral-Namibia subsummiert; südlich schloss sich das Groß-Namaqualand, nördlich das Amboland und nordöstlich das Kaukaveld an.

In Abb. 34 und 36 (Morphomilieu-Arbeitsmodell) werden folgende Vegetationseinheiten unterschieden, die auf Grundlage der Feldarbeiten in Namibia ausgegliedert wurden:

- Namib (gemeint ist die küstennahe und die innere Vollwüste)
- Ost-Namib (Wüsten-Halbwüsten-Übergangszone)
- Halbwüste (Prä-Namib)
- Sukkulente steppe (hauptsächlich südliche Prä-Namib)
- Dorn-, Trocken- und Feuchtsavannen mit unterschiedlichem Gras-Gehölz-Verhältnis (Feuchtsavanne i. e. S. kommt rezent wohl in Namibia nicht vor)
- Trockenwälder (als Waldsavanne oder geschlossene Wälder, z. B. im Caprivi-Streifen und der Nordwest-Kalahari)
- Feuchtwälder (in Namibia rezent nicht vorkommend)

Diese Gliederung ist derjenigen innerhalb der Vegetationskartierung von GIESS (1971, 1998) vergleichbar (Karte 16):



Karte 16: Vegetationsformationen Zentral-Namibias nach GIESS (1971, 1998). Im Gegensatz zu Karte 14 nach ENGLER (1914) tritt die Nutzbarkeit der Formationen in den Hintergrund und es werden ausschließlich Einheiten auf der Basis des Vorkommens dominanter Schlüsselarten definiert.

Die Klassifizierung der Vegetation auf Basis der Schlüsselarten ergibt fest definierte Phänotypen, die einen deutlichen Bezug zum rezenten Milieu aufweisen. Im folgenden werden die jeweiligen Einheiten in ihrer Komposition kurz dargestellt. Bei den eigenen Aufnahmen stand jeweils der Bedeckungsgrad (als Maß für Oberflächenrauigkeit, Interzeptions- und Retentionsvermögen) im Vordergrund. Eigene systematische Aufnahmen wurden nur im Rahmen von repräsentativen Profil- und Standortbeschreibungen durchgeführt (Kap. 2), pflanzen-soziologische Daten, etwa nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) oder dem in Namibia entwickelten Transektkonzept von CHRIS-

TIAN et al. (1996) wurden nicht erhoben. Allerdings wurde gegebenenfalls auf Daten des Agriculture Laboratory (Windhoek) zurückgegriffen.

Zur Artenbestimmung wurden v. a. folgende Werke verwendet: MÜLLER (1985), GIBBS RUSSEL (1990) und VAN OUDTSHOORN (1992) für Gräser, PALMER & PITMAN (1972) und PALGRAVE (1992) für Gehölze, VAN WYK & SMITH (1996) für Aloen, SMITH et al. (1998) für Mesembryanthemaceae, VAHRMEIJER (1987), BROMILOW (1995) und der Prodrromus der Flora von Südwestafrika (MERXMÜLLER 1966-1972) für andere Pflanzen. Daneben wurden zweifelhafte Pflanzen Mitarbeitern des *Department of Forestry* (Windhoek) oder des *National Botanical Research Centre* (Windhoek) vorgelegt. Die Bezeichnung der Pflanzennamen richtet sich nach der Pflanzenliste Namibias von KOLBERG et al. (1992) und der südafrikanischen Gehölzliste von VON BREITENBACH (1995). Die den einzelnen Arten überlicherweise angefügten Namen von Erst- oder Umbeschreibern wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen. Sie sind den o. g. Publikationen zu entnehmen. Zitierte Pflanzennachweise wurden bei Bedarf in die neueste Artenterminologie übersetzt.

Es ist nicht die Intention vorliegender Arbeit, die vegetationsökologische Ausstattung des Untersuchungsgebiets im letzten Detail darzulegen. Vielmehr soll der morphoklimatische Indikatorwert vor Hintergrund des in Kap. 3.5.4 vorgestellten Arbeitsmodells herausgearbeitet werden.

3.6.3.1 Wüsten- und Halbwüstenvegetation der Namib

Die Namib und ihre Randgebiete sind wohl der am umfassendsten biologisch erforschte Teil des zentralnamibischen Transekts. Nach einigen Vorläufern (z. B. SCHINZ 1891, DINTER 1909, ENGLER 1910 oder BOSS 1934) stellt bereits die Arbeit von WALTER (1936b), der 1935 umfassende Aufnahmen in der durch das Maximalregenjahr 1933/34 (150-200 mm Niederschlag) „ergrünten“ Namib durchführte, den Beginn der eigentlichen ökologischen Erforschung dar. Ähnliche Verhältnisse, die zum Auskeimen und Blühen einer Vielzahl von vorher undokumentierten Therophyten und Kryptophyten (aber auch von sukkulenten Chamaephyten) führten, wurden seither in der Namib erst wieder während der Regenzeit 1975/76 (100-200 mm Niederschlag) beobachtet. Die von WALTER (1936b) gewonnenen Erkenntnisse wurden v. a. von GIESS (1962, 1968a, 1971, 1981), WALTER (1964, 1971), WERGER (1978b), WALTER & BRECKLE (1984), CRAVEN & MARAIS (1986) und zuletzt von JÜRGENS (1991, 1999, in prep., lag nicht vor) entscheidend erweitert, ergänzt und systematisiert. Teilgebiete der Namib wurden auch von ROBINSON (1976),

MOISEL & MOLL (1981), NEL & OPPERMAN (1985) u. a. systematisch aufgenommen. Zusätzlich gibt es umfangreiche Literatur zu Einzelaspekten der Namib-Ökologie (GIESS 1989).

Neben der phytogeographischen Zonierung kann die Haupttrumpffläche zwischen dem Litoral und dem Escarpment in unterschiedliche Habitattypen gegliedert werden. WALTER & BRECKLE (1984: 280f) unterscheiden die (1) „äußere Namib“ mit Ebenen, Inselbergen und Gesteinsrücken, Erosionsrinnen und kleinen Namibrivieren, Oasen der Fremdlingsriviere sowie Dünen von der (2) „inneren Namib“ mit Graslandflächen, Inselbergen und Rivieren, Escarpment-Vornamib sowie der (3) Übergangszone zwischen innerer und äußerer Namib. Es erfolgt also eine zonale Dreigliederung in äußere, Übergangs- und innere Namib, die schon in den drei klimageomorphologischen Zonen von BESLER (1972) erkannt wurde (Kap. 42.1), nämlich als Zonen der Nebelwüste, Nebelwechselwüste und Wüstensteppe.

Die eigenen Feldbegehungen bestätigen diese Gliederung in wesentlichen Teilen sowohl südlich als auch nördlich des Swakop. Allerdings läßt sich die „Nebelwechselwüste“ vegetationsgeographisch anscheinend nochmals in einen westlicheren und einen östlichen Teil differenzieren. Um die Relativbegriffe „außen“ und „innen“ für den Komplex der Namib-Vegetation zu vermeiden, wird in vorliegender Arbeit zwischen (A) der küstennahen („Küsten-Namib“), (B) der mittleren (eigentliche „Nebelwechsel-Namib“), (C) der Inland- (Ost-) Namib und (D) der Prä-Namib-Halbwüsten unterschieden (Karte 17, S. 136).

Auch wenn diese Zonen im Feld sehr homogen, ja bisweilen „monoton“, erscheinen, weisen sie dennoch eine Fülle von Habitattypen auf, die jegliche Zonalität teilweise auflösen. Trotz der langen Feldaufenthalte konnten nicht sämtliche Habitate aufgenommen werden, so daß eine Generalisierung zweckmäßig erscheint. In den einzelnen Zonen sind folgende Habitattypen zu unterscheiden:

1. Flächen mit mehr oder weniger ausgeprägten Krustenbildungen und/oder dünnen Lockermaterialdecken (Mikro-Abflußlinien eingeschlossen).
2. Autochthone Abflußrinnen, die ihren Ursprung in der gleichen Zone oder allenfalls im Übergangsbereich zur nächsten Zone haben oder die nur sehr selten Abflußereignisse von der nächsten oder übernächsten Zone aufweisen (autochthone Namibriviere). Zu diesem Typus werden auch kleinere, zumeist abflußlose Depressionen gerechnet, da sie oft eine vergleichbare Ausstattung aufweisen.
3. Allochthone Riviere, deren Dynamik im wesentlichen vom Hinterland (der Nicht-Namib) gesteuert wird (große Fremdlingsriviere, z. B. Kuiseb, Swakop, Omaruru).
4. Trockenhänge der allochthonen Riviere und deren autochthonen Zuflüsse (z. B. „Gramadullas“).

5. Inselberge oder größere Outcrops von Festgesteinen (abgedeckte Grundhöcker, Schildinselberge).
6. Schwemmsandbereiche der großen Riviere, insbesondere des Kuiseb und des Omaruru.
7. Sandtennen oder Dünenhänge südlich des Kuiseb.

(A) Küsten-Namib:

A1 Flächen der Küsten-Namib:

Dieser Habitattyp ist im Untersuchungsgebiet nördlich des Swakop bis zur Ugabmündung fast durchgängig vertreten. Südlich des Swakop wird er teilweise von Habitattyp A7, einem Dünenstreifen, der sich von der Küste 4-7 km landeinwärts erstreckt, überlagert. Südlich des Kuiseb ist er überwiegend durch B7 ersetzt, tritt aber in einem 5-6 km breiten Band zwischen Reutersbrunn/Meob-Bay und Conception Bay auf (vgl. GROSSARTH 1932, unpubl.). Diese Flächen sind zu weiten Teilen völlig vegetationslos (Bedeckungsgrad < 0,1%). Stellenweise gedeihen unter lichtdurchlässigen Steinen (v. a. Milchquarzen) grünlichgraue oder schwarz-braune sog. Fensteralgen. Fleckenhaft kommen Flechtenrasen von *Teloschistes capensis*, *Xanthoparmelia walteri*, *Parmelia dregeana* oder *Caloplaca spp.* vor, in die vereinzelt Exemplare von *Ramalina capensis* und anderen eingestreut sind. Nördlich des Swakop überwiegt eindeutig *Teloschistes capensis*, südlich eher *Xanthoparmelia walteri*. Dichtemessungen wurden an den ökologisch sehr sensiblen und extrem fragilen Flechtenrasen nicht vorgenommen, da dies eine inakzeptable Störung zur Folge gehabt hätte. MATTICK (1970: 35) gibt Bedeckungsgrade von 40-60% an. Da dabei keine jahreszeitlichen Unterschiede zu erwarten sind, übersteigt in der Trockenzeit der Bedeckungsgrad der Küsten-Namib stellenweise denjenigen von vergleichsweise „feuchten“ Savannenformationen bei weitem.

Eine Besonderheit stellen die losen Thalli der Wanderflechte *Xanthomaculina convoluta* dar, die vom Wind verfrachtet werden und sich mit teilweise großer Dichte (> 80%) in kleinen Depressionen oder Spülrinnen (des Habitattyps A2) anreichern (vgl. WALTER 1936b, MATTICK 1970: 40ff, SCHIEFERSTEIN 1990: 14). Weitere Angaben zur Ökologie der Flechtenfelder geben auch GIESS (1962, 1968), WALTER & BRECKLE (1984: 281f), WESSELS (1989), SCHIEFERSTEIN (1989, unpubl.) und SCHIEFERSTEIN & LORIS (1992).

Höhere Pflanzen sind in diesem Habitattyp nur sehr selten. Vereinzelt waren im Untersuchungszeitraum Horstreste von unbestimmbaren annualen *Poaceae* zu finden (GIESS 1981: 19 nennt

Sporobolus nebulosus, *Stipagrostis hirtigluma* subsp. *hirtigluma* und *Stipagrostis namibensis*). WALTER (1936b) dokumentierte zudem nach extremem Regenfall eine fleckenhafte Bedeckung von 20-50% mit verschiedenen sukkulenten *Aizoaceae* und *Mesembryanthemaceae* in der zentralen Küsten-Namib. Er nennt u. a. *Mesembryanthemum cryptanthum*, *Drosanthemum paxianum*, *Aizoanthemum dinteri*, *Psilocalon salicornioides*, *Tetragonia reduplicata* sowie Jungpflanzen von *Zygophyllum stapffii*, *Z. simplex* (*Zygophyllaceae*) und die nicht-sukkulente *Arthroerua leubnitziae* (*Amaranthaceae*). GIESS (1981: 19) verzeichnet zusätzlich *Aizoanthemum galenioides*. Keine dieser Arten wurde innerhalb des Habitattyps A1 im Untersuchungsgebiet beobachtet, *Zygophyllum* und *Arthroerua* nur in anderen Habitaten (s. u.).

A2 Autochthone Abflußrinnen der Küsten-Namib:

Der Habitattyp A1 ist mehr oder weniger von kleinen Abflußrinnen durchzogen, welche nur äußerst selten Oberflächenabfluß aufweisen, dafür aber in ihren Lockermaterialfüllungen infiltrierendes Kondens- und Nebelwasser speichern. Nördlich des Swakop kommen in 0-6 km Küstenentfernung auch in diesem Habitattyp häufig Flechten vor, nämlich die sandbindenden Arten *Caloplaca volkii* und *Lecidella crystallina* (SCHIEFERSTEIN 1990: 11) bei Lockersanden, *Teloschistes capensis* und *Ramalina capensis* bei gipsverkrusteten Oberflächen sowie die o. g. losen Wanderflechten. Südlich des Swakop wachsen in den Abflußlinien allenfalls vereinzelt *Arthroerua leubnitziae* und *Zygophyllum stapffii*, nördlich zusätzlich noch *Brownanthus kuntzei* (*Mesembryanthemaceae*). Nach GIESS (1981: 18) kommen auch *Salsola*-Arten schon in küstennahen Rinnen vor. Die Bewuchsdichte wurde nicht gemessen, dürfte aber 0,5% kaum übersteigen. Die Standorte von *Arthroerua* weisen vermutlich eine kontinuierliche Wasserverfügbarkeit auf (z. B. regelmäßige Einsickerung von Kondenswasser oder lateraler Interflow).

A3 Allochthone Riviere der Küsten-Namib:

Die vorwiegend nicht vom Lokalklima abhängige Vegetation der großen „Fremdlingsriviere“ im Untersuchungstransect bildet als azonales Element nicht die zonalen Milieuverhältnisse ab. Vielmehr ist die Vegetation der Betten von Kuiseb, Swakop und Omaruru sowie deren unteren und mittleren Terrassen vom Grundwasserstrom und lokalem Interflow bestimmt. Sowohl Grundwasser, wie auch Zustrom von den umliegenden Flächen sind im küstennahen Bereich oft stark brackig (starker Sulfat- und Chloridgehalt, vgl. WALTER 1936b: 91f, BOSS 1941, WALTER & BRECKLE 1984: 286, BLOM & BOUWER 1985), so daß hier häufig halophile Arten, wie z. B. *Atriplex vestita*,

Sarcocornia natalensis, *Suaeda plumosa*, *Salsola nollothensis* (alle *Chenopodiaceae*), *Juncus rigidus* (*Juncaceae*), *Heliotropium curassavicum* (*Boraginaceae*), *Zygophyllum simplex* und die häufige *Tamarix usneoides* die Galerie-vegetation dominieren. Daneben gedeihen im Niedrigwasserbett auch vereinzelt Gräser, v. a. *Stipagrostis namaquensis*, *S. sabulicola* (nur häufig am Kuiseb zwischen Rooibank und Swartbank) und das Salzkrustengras *Odysea paucinervis*.

Die Pflanzen des Niedrig- und teilweise auch des Hochwasserbetts werden beim Abkommen des jeweiligen Riviers bis in den Küstenbereich meist zerstört. Mehrjährige Pflanzen, wie die meisten Phanerophyten erreichen deshalb dort allenfalls jugendliches Alter. Sie halten sich aber auf den höheren Terrassen und in Bereichen, wo Grundswellen im Rivierbett den Grundwasserstrom stauen (in Habitat A3 am Swakop etwa bei Nonidas und Goanikontes, am Kuiseb bei Rooibank und Swartbank). An diesen Flußoasen wird außerhalb des Niedrigwasserbetts meist ein ganzjähriger Kronenschluß mit Mega-Phanerophyten, wie *Acacia erioloba* und *Faidherbia albida*, erreicht (Bedeckungsgrad bis über 50%). Bei extremen Abflußereignissen, als z. B. der Swakop 1933/34 über Monate hinweg mit Scheitelhöhen von über 10 m abkam (SEYDEL 1951: 29, KEMPF 1994: 158), werden auch große Teile des alten Galeriewalds zerstört.

Die Vegetation des küstennahen Kuiseb enthält im Gegensatz zum Swakop einen höheren Anteil nicht-halophiler Arten an hochflutsicheren Standorten, v. a. *Acacia erioloba*, *Faidherbia albida*, *Pechuel-loeschea leubnitziae* und *Euclea pseudebenus* (THERON et al. 1980, 1985a/b, STROHBACH 1991, unpubl.). An Mündungsbereichen von nördlichen Seitenrivieren kommen allerdings ebenfalls Brackwasseranzeiger vor (neben den o. g. auch *Salvadora persica*) bei einer Dominanz von *Tamarix usneoides*. Die Bedeckung des Niedrigwasserbetts am unteren Kuiseb ist ebenfalls dichter als am Swakop und umfaßt zwischen Swartbank und Rooibank u. a. Anzeiger eines hohen Grundwasserspiegels, z. B. *Phragmites australis*, *Cyperus marginatus*, *C. laevigatus*, *Typha capensis* und *Scirpus dioecus* (WALTER & BRECKLE 1984: 287).

Am küstennahen Omaruru östlich des Schwemmbereichs (s. A6) ist die entsprechende Vegetation infolge eines Staudammbaus einer veränderten azonalen Vegetation gewichen (überwiegend *Acacia erioloba*, *Faidherbia albida*, *Tamarix usneoides* und *Ricinus communis*, vereinzelt *Nicotiana glauca*, *Datura stramonium* und *D. innoxia*). Die weite Verbreitung von *Verbesina encelioides* am unteren Swakop stellt nach GIESS (1981: 20) ebenfalls eine anthropogen gesteuerte Veränderung dar. Sie ist in Namibia ursprünglich nicht heimisch.

A4 Trockenhänge der küstennahen allochthonen Riviere :

Der Swakop fließt bis zu den Nonidas-Kleinsiedlungen in einem tief in die Haupttrumpffläche eingeschnittenen Kastental mit steilen Hängen. Diese Trockenhänge sind weitgehend vegetationslos. Nur in vereinzelt Spalten und Mikroakkumulationsbereichen finden sich einige Sukkulente, wie *Hoodia currori*, *Euphorbia damarana* (?), *E. giessii* (?), *Sarcocaulon marlothii*, *Aloe namibensis*, *Lithops* spp. (*ruschiorum*?) und *Trichocaulon* spp.. An nicht-sukkulente Pflanzen wurde lediglich *Helichrysum roseo-niveum* beobachtet.

Am Omaruru und Kuiseb tritt dieser Habitattyp nicht auf, da dort die Kastentäler bereits weiter östlich in flachere Talformen mit Streckhängen oder Schwemmaterialkörper übergehen. Habitattyp B4 ist aber A4 sehr ähnlich.

A5 Inselberge der küstennahen Namib:

Zwischen Swakop und Kuiseb ist das Habitat A1 vereinzelt von granitischen Schildinselbergen oder vereinzelt Inselbergen aus Damara-Marmor unterbrochen. Nördlich des Swakop treten häufig bis über 50 m hohe, langgestreckte Dolerit-Dykes auf, deren Vegetation sich von derjenigen der Fläche unterscheidet. Der Dyke-Schwarm um Wlotzkasbaken bis zum Omaruru-Schwemmbereich weist eine dichte Bedeckung mit Krusten- und Blattflechten auf. Dabei dominieren die leuchtend-orangerote *Caloplaca elegantissima*, die glänzend-schwarze *Parmelia dregeana* (Krustenflechten) sowie *Xanthoparmelia walteri* und *Xanthomaculina hottentotta* (Blattflechten). Der Bedeckungsgrad zeigt leichte Unterschiede zwischen den meerwärtigen und den landwärtigen Flanken der Dykes. Westlich erreicht die Flechtenbedeckung 8-12% an den Unterhängen, östlich nur unter 5%. Dies ist auf die ozeanische Orientierung der Vegetation zurückzuführen, die zu einem höheren Wasserangebot auf den meerwärtigen Flanken führt. Zudem ist die solar bedingte Austrocknung frühmorgens auf der Ostseite deutlich höher als auf der Westseite, wo noch Nebelkondensate infiltrieren können. Innerhalb der küstennahen 8 km weisen die Inselberge und Dykes kaum eine Besiedlung mit höheren Pflanzen auf. Lediglich einige mikroklimatisch besonders günstige *topoi* auf Feinmaterialschleppen beherbergen einzelne unterwüchsige Exemplare von *Arthroerua leub-nitziae*, *Pelargonium otaviense* oder *Zygophyllum stapffii*. Die weiter landeinwärts ausstreichenden Dykes weisen eine leicht verdichtete höhere Vegetation auf, deren Bedeckungsgrad aber 0,1-1,0% kaum übersteigt. Ab ca. 12 km Küstenentfernung treten zusätzlich vereinzelt Exemplare von *Sarcocaulon marlothii*, *Hoodia macrantha*, *Aloe asperifolia*, *Kleinia longiflora*, *Sarcostemma viminale*, *Euphorbia*

lignosa und sogar einige niedrige *Commiphora saxicola*, südlich des Swakop auch *Hereroa puttkamerana*, *Aloe spp.* und *Lithops spp.* auf.

A6 Schwemmsandbereiche der Namib-Küste:

Insbesondere Kuiseb und Omaruru haben in ihren Mündungsbereichen breite, sandige Schwemmfächer ausgebildet, deren Habitate sich von den umliegenden Krustenflächen (A1) unterscheiden. Besonders charakteristisch sind die Kupstendünen und Nebkhas, die sich als Akkumulationskörper von äolisch verlagertem Schwemmsand um einige Mikro- und Meso-Phanerophyten herum bilden. Weit verbreitet sind hier *Arthroa leubnitziae* in teilweise dichten Beständen, *Zygophyllum clavatum*, an der Ostgrenze auch *Tamarix usneoides* und an der Südgrenze *Acanthosicyos horridus*. Im direkten Litoralbereich sind zusätzlich Arten enthalten, welche Seewasser tolerieren, z. B. *Sarcocornia natalensis*, *Salsola spp.*, *Psilocaulon salicornioides* (GIESS 1998: 7) oder *Tetragonia reduplicata*.

Am Rand der Flutlinien des Kuiseb, der westlich von Rooibank in endpfannenähnliche Formen ausläuft, kommen dichte Bestände von *Cyperaceae* (*Cyperus marginatus*, *C. laevigatus*, *Scirpus dioecus*), *Typha capensis* (*Typhaceae*) und der C_3 -*Poaceae*¹ *Phragmites australis* und *P. mauritanicus* vor. Die verbreitete Existenz von C_3 -Gräsern, wie *Poa annua*, *P. binata*, *Puccinellia angusta*, *Polypogon monspeliensis* und *P. viridis* im Kuiseb-Schwemmbereich unterstreicht nachdrücklich die von JÜRGENS (1991) postulierte phytogeographische Verwandtschaft der küstennahen Zentral-Namib zur Sukkulantenkaroo-Region. Insbesondere der untere Kuiseb mit dem sog. Kuiseb-Delta stellt ein disjunktes (Rückzugs-) Areal derartiger Taxa dar. Der Schwemmbereich des unteren Omaruru unterhalb des OMDEL-Staudamms ist wesentlich artenärmer und spärlicher bedeckt (*Arthroa* dominant; Bedeckung bis 5% in Gebieten ohne Flechten). Grundwasser ist außerhalb der Hauptwasserrinne für Pflanzen kaum verfügbar, da der Omaruru bis in direkte Küstennähe ca. 20 m in den Schwemmbereich eingeschnitten ist. Gräser wurden dort kaum beobachtet und waren unbestimmbar.

Im Swakop-Mündungsbereich kann keine zuverlässige Aussage über die „potentielle natürliche Vegetation“ getroffen werden, da insbesondere der Bereich unterhalb der Goanikontes-Furt durch land-, bau- und wasserwirtschaftliche sowie touristische Nutzung überformt wurde. Aus vorkolonialer Zeit liegen kaum Quellen vor, da fast alle frühen Reisenden von Walvis Bay aus in Lan-

¹ Pflanzen, die nicht den C_4 -Photosyntheseweg der meisten an trocken-heiße Standorte angepassten Savannenpflanzen verwenden (vgl. ELLIS et al. 1980).

desinnere den sog. Baai-Weg Jonker Afrikaners nutzten und den Swakop frühestens bei Goanikontes oder bei Heigamchab¹, einer Flußoase am Khan-Zufluß (in ca. 40 km Küstenentfernung) erreichten (vgl. ALEXANDER 1838 I: 9, GALTON 1853: 25, ANDERSSON 1857: 14, CHAPMAN 1868 I: 215 etc.). Lediglich RUXTON (1846) schildert die Vegetation am unteren Swakop im Jahre 1845 (s. Kasten):

„[...] Die Mündung des Somerset-Riviers [Swakop] ist von einer Barriere aus Sand blockiert und dicht mit „reeds“ [Riedgräser, vermutlich *Phragmites* oder auch *Cyperus*] und „flag“ [nicht bestimmbar, eigentlich „Schwertlilie“; mit hoher Wahrscheinlichkeit aber eine andere *Liliacee* (?) oder *Juncacee* (?); die Anzahl einkeimblättriger Arten außerhalb von Gräsern und Aloen ist hier relativ gering] bewachsen. Im Bett kommt „a specis of hamlock“ [vermutlich *Tamarix usneoides*] vor. [...] Der Schwemmboden besteht aus schwarzem, salpetrigem Lehm. [...] Der Fluß ist die ersten 20 Meilen von der Küste trocken, führt jedoch einige „inches“ unter der Oberfläche Grundwasser. Landeinwärts finden sich große Teiche und gute Weide für Tausende Stück Vieh. [...] An den Ufern der Walvis-Lagune existieren „beds of samphire“ [Meerdill, Meerfenchel; vermutlich *Sarcocornia natalensis*], die als antiskorbutisches Gemüse konsumiert werden. Sie wachsen auch an der Mündung des Somerset-Riviers [Swakop]. [...]“

frei übertragen nach RUXTON (1846)

Der Bericht gibt den Eindruck eines reichhaltigen, dichten Bewuchses Mitte des 19. Jahrhunderts wieder und gleicht damit ähnlichen Angaben anderer (meist späterer) Quellen. Allerdings beschrieb RUXTON (1846) wahrscheinlich die Verhältnisse in oder nach der Regenzeit 1844/45, die nach den Tagebuchaufzeichnungen von HAHN (in LAU 1984: 218+224) sehr viele Niederschläge brachte und in der der „Rhein“¹ mehrmals auf voller Breite abkam. So ist die Erwähnung von „Teichen“ bei Goanikontes und Heigamchab und von „Weide für große Mengen Vieh“ zu erklären. Insgesamt entsteht der Eindruck, daß der Schwemmbereich des Swakop vor der Landnutzungsperiode ähnlich dicht bewachsen war, wie der des Kuiseb.

A7 Küstennahe Dünen-Namib:

Die Dünenhabitate reichen südlich des Swakop in einem 5-7 km breiten Streifen bis zur Walvis Bay, wo sie in den Kuiseb-Schwemmbereich übergehen. Sie sind an der Küste weitgehend vegetationslos. Alle Standorte sind grundwasserfern, Pflanzen nutzen in der Regel das Haftwasser aus infiltrierenden Nebelkondensaten. Südlich des Kuiseb beginnt der Namib-Erg, der sich mit wenigen Lücken durchgängig bis Lüderitz erstreckt. Dieser ist vegetationsgeographisch nur schwer zu gliedern, da die wenigen angepaßten Arten sporadisch sehr weit verbreitet sind. Dabei handelt es sich vor allem um die endemischen *Acanthosicyos horridus* (!Nara) und *Stipagrostis sabulicola*. Vereinzelt kommen in den Zwischendünenbereichen oder an Dünenfüßen, wo zumindest zeitweise noch

¹ eigentl. |Hei|gamchab = Nama für „Platz mit viel kühlem Wasser“

Grundwasser erreicht wird, niedrige Büsche (v. a. Tamarisken) vor. Es sind dies Übergangsbereiche zu Habitattyp A2. Die Bedeckung erreicht 0,5% allenfalls an westlich orientierten Dünenfüßen (vgl. YEATON 1988, BOYER 1989, ROBINSON & SEELY 1980). Der lokal relativ dichte Bewuchs an der Sandvis-Lagune stellt einen Übergangsbereich zu Habitattyp A6 dar, obwohl aufgrund der tiefsandigen Struktur dort häufiger *Acanthosicyos* vorkommt. Hierbei handelt es sich nicht um grundwasserferne Standorte, da die Lagune von perkolierendem Kuiseb-Grundwasser erreicht wird. Aus dem Inneren des Namib-Erg liegen keine phytosoziologischen Aufnahmen vor.

(B) Mittlere Namib

B1 Flächen der mittleren Namib:

Östlich an Habitattyp A1, innerhalb dessen die Flechtenrasen ostwärts ausdünnen, schließt sich zwischen Kuiseb und Messumbergen ab 25-40 km Küstenentfernung eine fast vegetationslose Zone an, in der fast ausschließlich einige seltene *Arthroa leubnitziae* gedeihen. Die Dichtemessungen in dieser Zone ergaben mehrfach den Wert 0,0 %, d. h. von 300-400 Zufallspunkten innerhalb eines etwa hektargroßen Meßquadrats wurde keine einzige Pflanze getroffen. Andere Meßquadrate erbrachten unter 0,2 % Deckung an abgestorbenen Pflanzen. Nur selten wurde 0,5 % erreicht. Die gesamte Bewuchsdichte dieser „Minimalzone“ dürfte bei unter 0,2 % liegen. Nach Osten vergrößert sich das Artenspektrum um *Zygophyllum stapffii*, *Aloe asperifolia* und vereinzelte *Welwitschia mirabilis*, die sich aber innerhalb dieser Zone vorwiegend in Habitattyp B2 hält (s. u.). WALTER (1936b) stellte nach dem maximalen Regenjahre 1933/34 zusätzlich eine Verbreitung von *Sesuvium mesembrianthemoides* (*Aizoaceae*) und *Plexipus garipensis* (*Verbenaceae*) auf der Fläche fest (vgl. auch JACOBSEN & MUSS 1987).

B2 Autochthone Abflußrinnen der mittleren Namib:

Der küstennah von Flechten und anschließend von *Arthroa* dominierte Habitattyp A2 geht ab 30-40 km Küstenentfernung graduell über in eine Zone, in der nördlich des Swakop überwiegend *Zygophyllum stapffii* vorkommt. Lediglich die größeren dieser Namib-Riviere enthalten im Randbereich auch vereinzelt andere Phanerophyten, wie *Acacia reficiens*, *Parkinsonia africana* und *Commiphora saxicola*. *Welwitschia mirabilis* kommt nur fleckenhaft vor, z. B. in Fließrinnen am sog. „Welwitschia-Drive“ östlich von Station 7 (Militärschrott) bis zum Swakopfurt-Abzweig (Pad

¹ „Rhein“: Bezeichnung der Barmener (Rheinischen) Missionare für den Swakop

D1903). Nördlich des Swakop auf der Welwitschia-Vlakte, einem Streckhang zum Swakop hin, ist sie sehr häufig (MOISEL & MOLL 1981: 10).

Zwischen Swakop/Khan und Kuiseb weisen die autochthonen Riviere anscheinend eine größere Artenvielfalt auf, als zwischen Khan/Swakop und Messum. MOISEL & MOLL (1981) gliedern die dendritisch kontrahierte Vegetation phytosoziologisch in substratabhängige Gemeinschaften, nämlich (I) eine Schotter-Gemeinschaft, (II) eine Feinsand-Gemeinschaft, (III) eine Marmor-Dolerit-Gemeinschaft (s. Habitat B5), (IV) eine Granit-Gemeinschaft (s. Habitat B5) und (V) eine Brack-Gemeinschaft (s. Habitat B3). Nach den Aufnahmen lassen sich damit auf der Welwitschia-Fläche folgende Habitat-Untertypen ausgliedern:

1. **B2I:** grobkörnige Fließrinnen mit *Welwitschia mirabilis* als Charakterart und beigeordneten Individuen von *Arthroerua leubnitziae*, *Zygophyllum stapffii*, *Z. simplex*, *Hermbstaedtia spathulifolia* (*Amaranthaceae*), und *Cleome foliosa* var. *foliosa* (*Capparaceae*). Als Bedeckungsgrad werden 3-7 % angegeben (MOISEL & MOLL 1981: 10, keine eigenen Messungen).
2. **B2II:** feinkörnige Fließrinnen mit *Salsola aphylla* als Charakterart und beigeordneten Individuen von *Arthroerua leubnitziae*, *Welwitschia mirabilis*, *Zygophyllum stapffii*, *Z. simplex*, *Stipagrostis* spp. (*ciliata*, *abtus*, *uniplumis* ?), *Hermbstaedtia spathulifolia* und *Cleome foliosa* var. *foliosa* bei einem Bedeckungsgrad von über 10 %.

Südlich des Swakop, auf der Tumas- und Tinkas-Vlakte kommt *Welwitschia* seltener vor, dafür aber *Citrullus ecirrhosus* (*Cucurbitaceae*), *Blepharis* spp. (*Acanthaceae*), *Adenolobus pechuelii* var. *pechuelii* (*Fabaceae*), *Hermannia amabilis* (*Sterculiaceae*) und *Mesembryanthemum* spp..

Nördlich der Rössingberge bis zum Messum wachsen in den autochthonen Rivieren außer den am Anfang des Abschnitts genannten Phanerophyten nur sehr wenige Individuen anderer Arten. Beobachtet wurden am Capri-Rivier und in Fließrinnen nordöstlich von Wlotzkasbaken lediglich Exemplare von *Asclepias buchenaviana*, *Monechma cleomoides*, *M. genistifolium* subsp. *genistifolium* (*Acanthaceae*), *Salsola* spp., *Brownanthus kuntzei*, *Sutera* spp. (*maxii*?) (*Scrophulariaceae*), *Hermbstaedtia odorata* und *Blepharis gigantea*. Im östlichen Bereich (ab ca. 60 km Küstenentfernung) wächst in kleinen Depressionen auch *Stipagrostis obtusa*, *S. uniplumis* und *Aristida parvula*.

B3 Allochthone Riviere der mittleren Namib:

Mit zunehmender Küstenentfernung nimmt nach WALTER (1936b: 167ff) der Salzgehalt des Grundwassers in den großen Fremdlingsrivieren ab. Im Gegensatz zu Habitattyp A3 treten in B3 die

halophilen Arten der Riviervegetation zugunsten nicht-halophiler Arten zurück. Stellenweise wird an Swakop, Kuiseb und Omaruru ein hoher Galeriewald mit Kronenschluß und nahezu 100 % Bedeckung erreicht. Es dominieren *Acacia erioloba*, *Faidherbia albida*, *Ficus sycomorus*, *F. cordata* subsp. *cordata* und *Euclea pseudebenus* auf den hochflutsicheren Standorten. Auf episodisch überfluteten Terrassenresten ist der Galeriewald durch Makro-Chamaephyten und Meso-Phanerophyten, wie *Salvadora persica*, *Parkinsonia africana* und *Ziziphus mucronata* oder dichtem Unterwuchs mit *Datura* spp., *Ricinus communis*, *Lycium cinereum* (Solanaceae), *Argemone ochroleuca* (Papaveraceae), *Azima tetracantha* (Salvadoraceae), *Codon royenii* (Hydrophyllaceae), *Pechuel-loeschea leubnitziae* und *Cullen obtusifolia* (Fabaceae) oft ebenfalls dicht besiedelt. Die Niederterrassen und Talböden außerhalb der Flutlinien weisen bei länger ausbleibender Überflutung Grasbewuchs mit bis etwa meterhohen *Stipagrostis namaquensis* oder auch *Cladoraphis spinosa* auf. Außerdem wurden hier dichte Bestände von *Tribulus* spp. und *Asclepias fruticosa* festgestellt. Die weit verbreitete *Nicotiana glauca* wurde erst ca. 1859 von Missionar Eggert am Swakop eingeführt (vgl. BAINES 1864: 7ff).

Lediglich an Stellen, an denen autochthone Namib-Riviere münden, dominieren einige halophile Arten. Dabei handelt es sich v. a. um die Arten aus A3 (s. o.). MOISEL & MOLL (1981: 11) bezeichnen solche Standorte als Brack-Gesellschaften mit *Phragmites australis* und *Juncus rigidus* als Charakterspecies und den beigeordneten *Tamarix usneoides*, *Boscia foetida*, *Sporobolus virginicus* (am Swakop). Zusätzlich wurden *Suaeda* spp. und *Galenia papulosa* var. *papulosa* festgestellt. Im Habitat B3 des Kuiseb kommen auch Flecken mit reinen Beständen von *Pechuel-loeschea leubnitziae* und *Cladoraphis spinosa* vor (vgl. auch SEELY et al. 1981 und Vegetationskarte bei THERON et al. 1980, 1985a: 74).

Die Galerievegetation des Omaruru scheint in diesem Abschnitt erheblich artenärmer zu sein. Es überwiegen alte, große Exemplare von *Acacia erioloba* und *Faidherbia albida*, die häufig mit parasitären *Loranthaceae* befallen sind (*Tapinanthus* spp., „Streichholzbusch“). *Tamarix usneoides* ist seltener als im Lauf von Swakop und Kuiseb. Die Bedeckung schwankt sehr stark, meist sind die Terrassen zu über 50 % bedeckt, das Flußbett dagegen erreicht bis 20 %.

B4 Trockenhänge der allochthonen Riviere in der mittleren Namib:

Sowohl Kuiseb, als auch Swakop und Omaruru weisen in der mittleren Namib tief eingeschnittene Täler auf, in die kurze, steile Seitentälchen (am Kuiseb und Swakop teilweise „Gramadullas“¹) mün-

¹ „Gramadullas“ = Wüstenschluchten, vgl. Kap. 4.2.2

den. An den edaphisch trockenen Hängen können sich allenfalls einige Sukkulente außerhalb von Mikroakkumulationsbereichen halten (s. Habitattyp A4), wie *Hoodia spp.*, *Euphorbia spp.*, *Aloe namibensis*, *Lithops spp.*, *Trichocaulon spp.* und *Sarcocaulon marlothii*. Vereinzelt gedeihen auch *Orphanthera albida* (*Asclepiaceae*), *Blepharis spp.*, *Ruellia diversifolia* (*Acanthaceae*), *Commiphora saxicola*, *Fagonia isotricha* var. *isotricha* (*Zygophyllaceae*) und in den kurzen Seitentälern *Petalidium variable* sowie *P. pilosi-bracteolatum*. Die Gesamtdeckung dürfte selten 1 % übersteigen (keine Messung vorliegend) und unterscheidet sich damit von Habitattyp C4.

B5 Inselberge der mittleren Namib:

Die Vegetationsarmut der umgebenden Flächen von Habitattyp B1 setzt sich auch an den Inselbergen dieser Zone fort, obwohl sie gegenüber der Fläche durch stellenweise günstigere Standorteigenschaften (v. a. verfügbare Bodenfeuchte) bevorzugt sind. Der granitische Vogelfederberg (ca. 50 km landeinwärts von Walvis Bay) ist z. B. bis auf einige wenige randliche *Zygophyllum* weitgehend vegetationslos. Die von MOISEL & MOLL (1981: 10) untersuchten Granit-Outcrops der Welwitschia-Fläche weisen dagegen dort, wo dem Granit grusiges Verwitterungsresiduum aufliegt, eine differenzierte Pflanzengemeinschaft auf - mit *Sarcocaulon marlothii* als Charakterspecies und *Trichocaulon marlothii*, *T. dinteri*, *Monechma cleomoides*, *Tephrosia dregeana* (*Fabaceae*), *Orphanthera albida* und *Calicorema capitata* (*Amaranthaceae*) als beigeordnete Arten.

Im gleichen Untersuchungsgebiet weisen Marmor- oder Dolerit-Outcrops eine andere phytosoziologische Zusammensetzung auf (MOISEL & MOLL 1981: 8ff), nämlich mit *Commiphora saxicola* als Charakterspecies und den beigeordneten Arten *Trianthema triquetra* subsp. *triquetra* (Kriechpflanze mit hohem Bedeckungsgrad), *Adenolobus pechuelii* subsp. *pechuelii*, *Blepharis bossii*, *Euphorbia virosa*, *E. lignosa*, *Aloe namibensis* und *Sesuvium sesuvioides*. WALTER & BRECKLE (1984: 282f) nennen zusätzlich *Lithops ruschiorum* (var. *ruschiorum* ?), *Trichocaulon pedicellatum*, *Hoodia currori*, *Pelargonium otaviense*, *Othonna protecta*, *Kleinia longiflora* und *Adenia pechuelii*. Die Bedeckung variiert sehr stark. Festgesteinshänge sind quasi unbedeckt, Mikroakkumulationsbereiche können bis über 20 % mit Sukkulente bedeckt sein. Ähnliche Gesellschaften, wie an den Inselbergen der nördlichen Zentral-Namib beschreibt GIESS (1981: 19f) an denjenigen der südlichen Zentral-Namib (z. B. Swartbankberge).

Die Vegetation der Dolerit-Dykes nördlich des Swakop gleicht der des Habitattyps A5, wird aber nach Osten hin zunehmend von *Euphorbia virosa*, *E. giessii* und *Commiphora saxicola* dominiert. Andere Arten, wie *Pelargonium otaviense*, *Brownanthus kuntzei*, *Zygophyllum stapffii*, *Aloe*

spp., *Chamaesyce glanduligera* (*Euphorbiaceae*), *Trichodesma spp.* (*Boraginaceae*) oder *Lycium cinereum* waren selten zu beobachten. Auch hier erreichen die Bedeckungsgrade selten mehr als 1 %. Sie sind wie bei A5 auf der Westseite eher höher als auf der Ostseite, was auch in der Zone minimalen Vegetation einen ozeanischen Einfluß andeutet.

B6 Schwemmbereiche der mittleren Namib:

Ausgedehnte Schwemmfächer oder Binnendeltas aus Lockermaterial kommen in der mittleren Namib nicht vor. Lediglich kleinere Sandrampen als Pedimentbedeckungen (abgespült oder aufgeweht) können diesem Habitattyp eventuell zurechnet werden. Sie sind aber quasi vegetationsfrei. Nur auf solchen Sandrampen der Rössing- und der Husabberge wachsen vereinzelte Pflanzen, z. B. *Hexacyrtis dickiana* (*Liliaceae*).

B7 Dünengebiete der mittleren Namib:

Über die spärliche Vegetation der mittleren Dünen-Namib liegen nur wenige Informationen vor. Unter- und Mittelhängen von Dünen in Nähe der Täler weisen teilweise dichte Bestände von *Acanthosicyos horridus* und *Stipagrostis sabulicola* auf. Sehr vereinzelt gedeiht *Trianthema hereroensis*, die auf Dünenfüßen bis 1 m hohe Nebkhas bildet. Im Übergangsbereich zur Ostnamib (Habitattyp C7), östlich von Gobabeb wächst auch *Stipagrostis lutescens* var. *marlothii*, *S. hermannii*, *S. hirtigluma* subsp. *hirtigluma* und *S. gonatostachys*. GIESS (1998: 8) nennt als weitere Arten dieses Habitats *Stipagrostis lutescens* var. *lutescens* und den „Buschtee“ *Monsonia umbellata* (*Geraniaceae*), die jedoch im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden konnten. In abflussfernen Regionen (abseits der Täler Kuiseb, Tsondab und Tsauchab) geht die Bedeckung der Dünen gegen Null (vgl. Daten bei BOYER 1989: 145 und YEATON 1988).

(C) Ostnamib:

C1 Flächen der Ostnamib:

Zwischen 50 und 70 km Küstenentfernung vollzieht sich in der mittleren Namib ein vor allem im Sommer markanter Vegetationswandel. Zunächst geht die Therophyten- und Hemikryptophytenbedeckung von den kontrahierten Rinnsalen und Depressionen in die Fläche über. Weiter östlich folgen sukkulente Chamaephyten und schließlich vereinzelte Mikro-Phanerophyten. Entlang der Riviere und Spülrinnen lappt die annuelle Vegetation, je nach Niederschlagsangebot jährlich stark variierend nach Westen in die mittlere (Minimal-) Namib aus. Dabei kommt das Konzept der Regenfläche zum

tragen, das sich in der Minimalzone kaum auswirkt, denn dort folgt auf Niederschlagsereignisse allenfalls Abfluß mit Förderung der Vegetation in Habitattyp B2 und A2.

Auch *Welwitschia mirabilis* vollzieht in diesem Bereich den Übergang von den Habitattypen B2 und C2 zu C1. In der Ostnamib kommen *Welwitschia*-Bestände sowohl in Abflußrinnen (v. a. am Rand), als auch auf der Fläche vor, z. B. nördlich des Capri-Riviers und v. a. zwischen West-Brandberg und Messum, vereinzelt auch nördlich der westlichen Kuiseb-Gramadullas im Bereich Hope Mine - Gorob - Zebra Pan - Mirabib. WALTER & BRECKLE (1984: 290) sehen hier den Übergang zwischen „innerer“ und „äußerer“ Namib (zu den Habitaten der *Welwitschia* vgl. auch KERS 1967 und BORNMAN 1978: 10ff).

Charakteristisch für die Flächen der Ostnamib ist die auf Regenflächen ausgeprägte Gräserdominanz, insbesondere zwischen Kuiseb und Khan. Nördlich des Khan treten vermehrt neben den Therophyten und Hemikryptophyten auch sukkulente Chamaephyten und Mikro-Phanerophyten (überwiegend *Euphorbiaceae*) auf der Fläche auf. Häufige Gräser sind v. a. *Stipagrostis ciliata* (überwiegend im Grenzbereich zur Halbwüste D1), *S. obtusa*, *S. hochstetteriana* var. *hochstetteriana*, *Eragrostis nindensis* und auf sandigen Böden mit einer Substratmächtigkeit von über 50 cm *Stipagrostis uniplumis* var. *uniplumis*. Nördlich der Spitzkoppe kommen zusätzlich Bestände von *Stipagrostis subacaulis*, *S. hochstetteriana* var. *secalina*, *S. uniplumis* var. *intermedia* und *S. schaeferi*, vereinzelt auch *Enneapogon desvauxii*, *E. scaber* var. *scaber* und *E. cenchroides* vor.

Je nach lokalem Niederschlag wechselt die Grasbedeckung zwischen 4 % und über 40 %. In Ausnahmejahren kann sie auch 70 % überschreiten. In östlichen Bereichen der „Grasnamib“ sind die Schwankungen im Jahresverlauf deutlich geringer als in der Übergangszone zur mittleren Namib, da hier eine Dominanz von Hemikryptophyten gegenüber den Therophyten feststellbar ist. So ergab z. B. die Dichtemessung an Lokalität NA19 (bei 23°21'09"S, 15°51'21"E, Ostrand der Farm Rostock) am 02.08.1994 einen Trockenzeitwert von 30,1 % Bedeckung und am 27.04.1995 einen Regenzeitwert von 47,7 % (davon ca. 10 % mit *Tribulus spp.*). Dominant waren die Hemikryptophyten *Stipagrostis uniplumis* var. *uniplumis* und *S. obtusa*. Die Bedeckungsgrade weiter westlich, etwa bei Mirabib (Meßpunkt NA16: 23°28' 35"S, 15° 20'06"E), schwankten dagegen zwischen 1,6 % am 02.08.1994 und 31,6 % unter Regenzeitaspekt am 28.04.1995 (*Stipagrostis obtusa* sehr weitständig, *S. hirtigluma* subsp. *hirtigluma*, *Eragrostis annulata*). Ein Fotovergleich bei WALTER & BRECKLE (1984: 288) zeigt die extremen Unterschiede zwischen trockenzeitlicher Vegetationslosigkeit (in vielen Jahren) und dichter, regenzeitlicher *Stipagrostis obtusa*-Rasendecke auf der Tinkasvlakte bei der Blutkuppe (selten).

Der Bestand an Chamaephyten und Phanerophyten ist in der Ostnamib relativ dünn und konzentriert sich auf die Entwässerungslinien der Habitattypen C2 und C3. Er nimmt aber nach Osten zur Prä-Namib hin auch auf der Fläche zu. NEL & OPPERMAN (1985: 121) nennen *Salsola tuberculata* (*Chenopodiaceae*) und *Calicorema capitata* (*Amaranthaceae*). Nördlich des Khan zieht sich bis in die Region der Uis-Berge eine ca. 10-15 km breite „Milchbusch“-Zone (WALTER & BRECKLE 1984: 288), in der die Vegetation von *Euphorbiaceae*, v. a. *Euphorbia damarana* und *E. virosa* dominiert wird. Häufiger sind auch *Aloe asperifolia*, die auf der Fläche nördlich und südlich des Omaruru sog. „Hexenringe“ mit bis zu 20 Individuen bildet, *Acacia reficiens*, *Boscia foetida*, *Commiphora namaensis*, *C. saxicola* (*Burseraceae*), *Monsonia umbellata* und *Talinum caffrum* (*Portulacaceae*).

Als markante Besonderheit treten innerhalb der Ostnamib-Grasländer auf tiefsandigen Böden gelegentlich ovale, kreis- oder nierenförmige vegetationsfreie Flecken (sog. „Feenkreise“) auf, deren Genese noch ungeklärt ist. Die Flecken innerhalb der fast reinen *Stipagrostis uniplumis*-Bestände weisen randlich einen höheren Bewuchs mit Individuen von *S. hochstetteriana* var. *hochstetteriana* oder *S. giessii* auf. Es wird angenommen, daß die Kreise wie die vergleichbaren Strukturen im westlichen Kapland („*heuweltjies*“) durch die Aktivität von Termiten (in Südafrika *Microhodotermes viator*, in Namibia *Hodotermes mossambicus*, *Psammotermes allocerus* und *Baucaliotermes hainsei*) oder anderen bodenlebenden Konsumenten verursacht werden (LOVEGROVE & SIEGFRIED 1986, LOVEGROVE 1991, MOLL 1992, unpubl.). Im Untersuchungsgebiet und in der Giribesvlakte westlich von Sesfontein wurden mehrfach Testgrabungen durchgeführt, die im Randbereich gelegentlich Termitenbauten anschnitten, jedoch nur einmal im Zentrum. Die Termitenbauten liegen in der Regel über 100-300 cm unter der Geländeoberfläche.

Mikrobiologische Untersuchungen in der Giribesvlakte von EICKER et al. (1982) ergaben, daß außerhalb der Feenkreise rund 50 % mehr thermophile und dreimal so viele mesophile Bodenbakterien leben als innerhalb. Auch die vorgefundene Pilzdichte war außerhalb der Kreise um 100 % höher (EICKER et al. 1982: 73), während die Anzahl anaerober Bakterien innerhalb höher lag als außerhalb. Eine Erklärung für dieses Phänomen wird nicht gegeben. Während eigener Untersuchungen wurden häufig Gehäuse von (unbestimmten) Schnecken in geringer Tiefe innerhalb der vegetationslosen Flecken vorgefunden.

Bei den Böden der Regionen mit Vegetationskreisen handelt es sich um rohe Regosole mit sehr geringem Gehalt an organischem Material. Bodenart und Humusgehalt zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen den vegetationsfreien Arealen und den bewachsenen Zwischenräumen.

Lediglich die Bodenfeuchte zeigt leichte Differenzen, was aber eher als Folge, denn als Ursache des Vegetationsmusters gesehen werden sollte. Der gravimetrisch ermittelte Wassergehalt ist bei gleicher Tiefe innerhalb der Ringe meist höher als außerhalb (vgl. SETH & KÜLLS 1998: 121), wobei die Schwankungsbreite in der Trockenzeit bei wenigen Prozent liegt. Eine Probenreihe aus der Regenzeit 1994/95 von Farm Geluk (südlich Sesriem) erbrachte allerdings deutliche Bodenfeuchtedifferenzen: in 50 cm Tiefe wurden unter der Grasfläche 4,2 % Bodenfeuchte ermittelt, im Kreis dagegen 14,1 %. Dort war der lockere, schwach anlehmige Sand bereits in 10 cm Tiefe fühlbar feucht. Diese Unterschiede sind als direkte Konsequenz der Vegetationslosigkeit zu werten, die in sandigen Substraten den diurnalen Wechsel auf- (Tag) und abwärtsgerichteter (Nacht) Bodenwasserströme begünstigt. Da die Feenkreise stellenweise bis zu 20 % der Gesamtoberfläche einnehmen, wird dadurch der zonale Bodenwasserhaushalt erheblich beeinflusst. SETH & KÜLLS (1998: 121) nehmen auch einen positiven Einfluß auf die Grundwasserneubildung in Gebieten mit diesen Strukturen an. In Namibia kommen Feenkreise in nahezu allen psammitischen Ost- und Prä-Namib-Grasländern vor, insbesondere auf den Sandtennen am Erg-Ostrand, an Lokalitäten auf der Tinkasvlakte, auf der Giribesvlakte, im Hartmann- und Marienflußtal des Kaokovelds.

C2 Autochthone Riviere der Ostnamib:

Entlang der schwach reliefierten Namib-Riviere lappt die zonale Vegetation der Ostnamib nach Westen aus (s. C1). Nach NEL & OPPERMAN (1985: 121) nimmt der Habitattyp C2 rund 30 % der Gesamtoberfläche ein. Im Randbereich der Drainagelinien dominieren Makro- und Mega-Phanerophyten, wie *Acacia erioloba*, *A. reficiens*, *Euclea pseudebenus*, *Boscia foetida*, *Parkinsonia africana* und *Ziziphus mucronata*. Nördlich des Khan setzt sich innerhalb der Zone mit *Euphorbiaceae* das Vorkommen von *Euphorbia damarana* auch in den Abflußlinien fort. Ansonsten sind sukkulente Pflanzen, wie *Commiphora* spp., *Zygophyllum* spp. oder *Calicorema capitata* innerhalb der Ostnamib-Riviere eher selten zu beobachten. Stellenweise tritt nach Regen eine dichte Bedeckung mit psammophilen Annuellen, v. a. Gräsern der „Grasnamib“-Arten (s. o.) auf.

Weit verbreitet ist auch das „Riviergras“ *Stipagrostis namaquensis* sowie *Centropodia mossamedensis* (*Poaceae*), *Cucumis* spp., *Citrullus* spp. (*Cucurbitaceae*), *Monechma cleomoides*, *Blepharis grossa*, *Petalidium setosum*, *P. variabile* (*Acanthaceae*), *Aptosimum lineare* (*Scrophulariaceae*), *Otoptera burchellii*, *Ptycholobium biflorum* subsp. *biflorum*, *Indigofera* spp. (*Fabaceae*), *Osteospermum* spp. (*Asteraceae*) und *Tribulus zeyheri* (*Zygophyllaceae*). Zwischen Swakop und Kuiseb sind viele dieser Entwässerungslinien charakterisiert durch niedere Büsche von

Petalidium setosum zusammen mit *Monechma desertorum*, *Trianthema triquetra* subsp. *Parvifolia*, *Eragrostis annulata*, *Indigofera* spp. und *Tephrosia dregeana*.

Die Gesamtbedeckung ist ähnlichen lokalen Schwankungen unterworfen, wie in Habitattyp C1, am *topos* durch die relativ geringere Bedeutung von Krypto-, Hemikrypto- und Therophyten jedoch jahreszeitlicher geringer variabel als auf der umgebenden Fläche. Bedeckungen bis über 40 % konnten in der Regenzeit gemessen werden.

C3 Allochthone Riviere der Ostnamib:

Die Vegetation dieses Habitattyps unterscheidet sich nur gering von derjenigen in B3 (vgl. auch THERON et al. 1980, 1985a). Nach Osten erfolgt anscheinend eine Ausdünnung von *Tamarix usneoides*, die in C3 kaum noch vorkommt, zugunsten von häufigeren großen Exemplaren von *Ficus sycomorus* auf Terrassen oberhalb der Flutlinie (v. a. am Kuiseb). Nach SEELY et al. (1981: 66) nimmt auch der Anteil von *Salvadora persica* an der Galerievegetation zu. Charakteristisch ist die Artenzusammensetzung an Lokalität NA06 (Kuiseb-Brücke), wo die unter B3 genannten Arten sämtliche Terrassen und stellenweise auch das Niedrigwasserbett bewachsen. Der Bedeckungsgrad entspricht insgesamt demjenigen in Habitattyp B3.

C4 Trockenhänge allochthoner Riviere der Ostnamib und des Gramadulla-Bereichs:

Dieser Habitattyp ist wohl derjenige mit der geringsten Gesamtbedeckung in der Zone der Ostnamib. Steile Kerbtalwände begünstigen kaum Pflanzenwuchs. Lediglich die etwas flacheren, konvex gewölbten oberen Gramadullahänge (v. a. am Kuiseb) zeigen regenzeitlich eine dünnere Decke von *Stipagrostis*-Gräsern (*S. obtusa*, *S. ciliata*, *S. hirtigluma* subsp. *hirtigluma*, *S. uniplumis*), *Enneapogon desvauxii*, *Eragrostis nindensis* und *Triraphis ramosissima*. Da nur wenige größere Konsumenten (Bergzebra, diverse Kleinantilopen) das zerschnittene Habitat besiedeln, trägt es auch in Trockenzeiten oft einen sichtbaren gelblich-grünen Schleier (Bedeckungsgrad 8-15 %).

Felsige Standorte werden vereinzelt von *Aloe* spp., *Euphorbia* spp., *Commiphora saxicola*, *C. virgata*, *Moringa ovalifolia* sowie den nicht-sukkulenten *Petalidium canescens* (Acanthaceae), *Curroria decidua* (Periplocaceae), *Adenia repanda* (Passifloraceae), *Helichrysum roseoniveum* und *Maerua schinzii* eingenommen. Selbst an steilen Hängen gedeihen Exemplare von *Sterculia africana*. Innerhalb der kurzen, getrepten Talbetten kommen kümmerliche Gehölze vor - mit *Acacia erioloba*, *Ziziphus mucronata* und *Faidherbia albida* in Buschform sowie *Adenolobus garipensis* und *A. pechuelii* subsp. *pechuelii*.

Der schwächer zerschnittene Übergangsbereich zur Fläche weist nördlich des Kuiseb-Knies nach NEL & OPPERMAN (1985: 122) mit dem „*Commiphora saxicola* brokenveld“ einen ähnlichen Vegetationstyp auf. Neben den o. g. Arten kommen zusätzlich *Zygophyllum cylindrifolium*, *C. simplex*, *Petalidium setosum*, *Monechma cleomoides*, *Salsola tuberculata* und *Aptosimum lineare* vor (die Autoren nennen allerdings nur Futterpflanzen). Die aufgeführten Species wurden zumeist auch im Habitattyp C4 am Swakop und Khan beobachtet.

Am Omaruru, dessen Trockenhangsaum vergleichsweise schmal ist, sind *Boscia foetida* und *Acacia reficiens* häufiger. Insgesamt zeigt dieser Habitattyp lediglich eine Bedeckung von trockenzeitlich ca. 1-6 %, regenzeitlich lokal von bis 15 % (geschätzt). Den größten Anteil an der Vegetationsbedeckung nehmen die Kronen von Mega-Phanerophyten der kurzen Täler oder des angrenzenden Habitattyps C3 ein.

C5 Inselberge der Ostnamib:

Die Inselberghabitate der Ostnamib weisen ein sehr reichhaltiges Artenspektrum auf. ROBINSON (1977: 296f) nennt 121 Species von Angiospermen am Mirabib-Inselberg (ca. 34 km östlich von Gobabeb auf halber Strecke nach Kriess-se-Rus; bei Meßpunkt NA16; s. o.). Dabei treten Arten aller umliegenden Habitate (C1 und C2) und Pflanzengemeinschaften in unterschiedlichen Mischungsverhältnissen mit Arten der Prä-Namib auf, z. B. *Euphorbia avasmontana*, *Commiphora glaucescens*, *Petalidium variable*, *Antephora pubescens*, *Pegolettia senegalensis*, *Gisekia africana* var. *africana*, *Trichodesma africanum* und andere (ROBINSON 1977: 296). Weitere verbreitete Pflanzen der Inselbergvegetation sind nach WALTER & BRECKLE (1984: 288f) *Acacia erioloba*, *Boscia foetida*, *Rhus marlothii*, *Commiphora saxicola*, *Parkinsonia africana*, *Montinia caryophyllacea*, *Sarcocaulon* spp., *Dyerophytum africanum* (*Plumbaginaceae*) oder *Adenolobus pechuelii*. Generell scheinen sukkulente Wuchsformen zu dominieren.

Die verstärkte Abhängigkeit von Sommerniederschlägen in größerer Küstenentfernung spiegelt sich nicht nur in der Besiedlung der Flächen zwischen den Rivieren und Rinnen wider, sondern auch in dem Faktum, daß ab ca. 70-80 km Küstenentfernung an den Inselbergen oder Dykes kaum noch expositionsbedingte Bedeckungsunterschiede (meerwärts-kontinentwärts) auftreten und das Mikroklima zunehmend rundum standortentscheidend wird. An den Dykes kommen vor allem an ostwärts exponierten Hängen nach Osten hin mehr nicht-sukkulente Pflanzen vor (z. B. *Curroria decida*, *Monechma cleomoides*, *Adenolobus pechuelii*, *Protasparagus striatus*, *Lycium cinereum* und an den Unterhängen zahlreiche *Poaceae*), während auf den Westhängen überwiegend Sukkulente

wachsen. Dyke-Westhänge in der Spitzkoppe-Region zeigen auch, daß nach Osten hin die assimilierenden Stammsukkulenten¹, wie *Euphorbia* und *Psilocaulon* zunehmend durch nicht-assimilierende Formen, wie *Commiphora*, *Moringa*, *Sarcocaulon* oder *Othonna* ersetzt werden. Diese Fakten deuten an, daß östlich der mittleren Namib die determinierenden Feuchtigkeitsquellen im Osten liegen. In dieser Zone beginnt vegetationsgeographisch der kontinentale Einfluß, die ozeanischen Klimaparameter verlieren an Bedeutung.

C6 Schwemmbereiche der östlichen Namib:

Ähnlich wie bei Habitattyp B6, kommen in der östlichen Namib keine ausgedehnten Schwemmfächer oder Binnendeltas aus unverbackenem fluvialen Lockermaterial vor. Sandrampen an Hängen sind i. d. R. so flach, daß sie zur sandigen Version von C1 gerechnet werden oder sie enthalten äolisch transportiertes Material und sind somit Habitattyp C7 zuzuweisen.

C7 Dünen und Sandtennen der Ostnamib:

Die Dünen und Sandtennen östlich von etwa 15°20'E unterscheiden sich von denen in Habitattyp B7 und A7 durch ihre deutlich dichtere Grasbedeckung. Quasi ubiquitär kommen *Stipagrostis sabulicola*, *S. subacaulis* und *Cladoraphis spinosa* in teilweise dichten Beständen vor. Weniger häufig sind *Stipagrostis gonatostachys*, *S. lutescens* var. *lutescens*, *Centropodia glauca* und *Stipagrostis obtusa* (letztere v. a. in Zwischendünenbereichen). Im östlichen Teil dieser Zone, auf den Sandtennen des Dünenvorlands dominiert *Stipagrostis uniplumis* var. *Uniplumis* zusammen mit *S. ciliata* und *S. hochstetteriana* var. *hochstetteriana*. Dort ist ebenfalls die oben unter C1 erwähnte Struktur der „Feenkreise“ zu beobachten.

Höherwüchsige Pflanzen sind bis auf Einzelexemplare von *Acanthosicyos horridus*, *Acacia erioloba*, *Euclea pseudebenus* und *Parkinsonia africana* in diesem Habitattyp selten und meist auf Zwischendünenbereiche oder flache Unterhänge beschränkt. Dort sind Aquifere über Kalkkruste noch für Tiefwurzler erreichbar. Allein *Trianthema hereroensis* und *Kohautia ramosissima* scheinen als Chamaephyten auf Grund ihrer speziellen physiologischen Anpassungen² in der Lage, selbst stabile Dünen-Mittelhänge zu besiedeln, wo ansonsten nur *Stipagrostis sabulicola* vorkommt. Sie sind aber in der Ostnamib selten (vgl. auch BOYER 1989: 145).

Die Grasbedeckung der östlichen Dünen-Namib betrug an allen Meßpunkten trockenzeitlich 8-25 % und in den Regenzeiten bis über 60 %. An den Dünenhängen nördlich des Tsauchabtals kann eine

¹ s. Fußnote 1 auf S. 103, Kap. 3.6.2

² s. Fußnote 1 auf S. 100 (Kap. 3.6.1)

deutliche Verringerung des Bedeckungsgrads ab westlich von ca. 15°30'E beobachtet werden. Am Meßpunkt NA29a (Sossuspoort bei 24°30'22"S, 15°45'16"E) betrug die Bedeckung mit *Stipagrostis sabulicola* 24,4 % am 21.08.1994 nach dem reichlichen Winterregenfall vom 27.06.1994 (Kap. 3.2, S. 32). Am 20.08.1995 wurden an gleicher Stelle noch 12,6 % gemessen. Der Niederschlag von ca. 4 mm in der Nacht vom 19.-20.08.1995 hatte sich bis zum Meßzeitpunkt noch nicht verändernd auf die Vegetationsdichte ausgewirkt - allerdings waren die Dünen bis zu den Kämmen ca. 3,5 cm tief durchfeuchtet.

(D) Prä-Namib:

D1 Flächen der Prä-Namib:

Ab etwa 100 km Küstenentfernung, südlich des Swakop ab ca. 120 km geht die „Grasnamib“ ohne deutliche Grenze in die Prä-Namib-Halbwüste über. GIESS (1971, 1998) bezeichnet diese Gebiete als „Halbwüste und Savannenübergangszone“, bzw. „Randstufenzone“, wobei er Teile der Ostnamib mit einbezieht. Daher nennt GIESS (1998: 9f) auch Species, die bereits in C1 aufgelistet sind. Die ungefähre Grenze zwischen Wüste und Halbwüste zieht er nördlich des Swakop bei ca. 60-70 km Küstenentfernung, südlich bei 100-130 km. Nach GIESS (1998: 9) ist dieser Vegetationstyp durch großen Artenreichtum und das Auftreten zahlreicher Endemiten gekennzeichnet. Auch die vorläufige Endemitenkarte von SIMMONS (1998: 73) verzeichnet die höchste Anzahl von Pflanzenarten östlich der eigentlichen Namib (vgl. auch JÜRGENS 1999, in prep.). Gegenüber der Ostnamib (Habitattyp C1) ist D1 durch eine deutliche Zunahme von Phanerophyten bei einer Abnahme des Anteils sukkulenter Arten auf der Fläche gekennzeichnet. Der Übergang von zonalen Charakterarten ist dabei fließend. Es dominieren Taxa, die dem *Palaeotropis*-Reich (Kap. 3.6.1, S. 98f) zuzuordnen sind, aber die hohe Endemitenzahl deutet ein Areal wechselnder Habitatdeterminanten in diesem Grenzbereich an.

Nördlich des Khan wachsen häufig niedrige Buschtee-Sträucher (*Monsonia umbellata*, *M. senegalensis*) - auf der Chuos-Fläche zwischen Khan und Swakop und v. a. südlich des Swakop ist er deutlich seltener. Besonders charakteristisch für diese Zone sind südlich des Khan auch *Acacia reficiens* subsp. *reficiens* und *Boscia foetida*, zusammen mit mehreren *Commiphora* spp. (*C. wildii*, *C. saxicola*, *C. kraeuseliana*, *C. multijuga*, *C. namaense*, *C. glaucescens*, *C. virgata*). Eine typische Vergesellschaftung dieser Arten findet sich auf der Fläche von Komuanab-Kaltenhausen-Wilsonfontein-Donkerhoek am oberen Tsaobis-Einzugsgebiet, die von COWLISHAW & DAVIES (1997) detailliert beschrieben wurde. Nördlich des Khan, wo ja *Monsonia* und *Boscia*

dominieren, sind auch *Monechma genistifolium*, *Maerua schinzii*, *Acacia erubescens*, *Hermannia* spp. (*Sterculiaceae*), *Blepharis grossa* und *Tribulus zeyheri* häufig.

Das Gräserpektrum ist demjenigen der Grasnamib ähnlich, wobei *Stipagrostis obtusa* und *S. ciliata* auf den Krustenflächen zwischen Swakop und Tsondab überwiegen, *Eragrostis nindensis*, *Enneapogon desvauxii* und *E. scaber* var. *scaber* nördlich des Swakop. Seltener sind *Aizoaceae*, wie *Galenia africana* var. *pentandra* („perdebos“), *Limeum fenestratum*, *L. argute-carinatum*, *Gisekia africana* var. *africana* oder *Mollugo cerviana* var. *cerviana*. Nach WALTER & BRECKLE (1984: 290) treten in der Prä-Namib auch poikilohydr¹ Gewächse, nämlich *Lindernia intrepidus* (*Scrophulariaceae*) auf, die auf Granitflächen (z. B. abgedeckten Pedimenten des Erongo-Spitzkoppe-Vorlandes oder der Habis-Fläche südwestlich von Karibib) kleine Wannens, sog. „Opferkessel“ oder „Gnammas“ besiedelt (zur Verbreitung vgl. GIESS 1969). Dort steht nur wenige Tage des Jahres Wasser und die Vegetationszeit ist entsprechend kurz. Es ist anzunehmen, daß der Bewuchs der Gnammas die Verwitterungsprozesse lokal verstärkt.

Durch die gegenüber C1 erhöhte Anzahl an Chamaephyten und Phanerophyten werden in Habitattyp D1 vor allem höhere trockenzeitliche Bedeckungsgrade erreicht (bis über 50 %). Allerdings gehören Teile dieser Zone bereits zu dauerhaft bewirtschaftetem Weideland und somit können antropogen induzierte Bedeckungsveränderungen nicht ausgeschlossen werden. Diese Annahme wird v. a. durch die sehr weite und überaus dichte Verbreitung von *Tribulus terrestris* in dieser Zone geschlossen. Die Bedeckung allein mit *Tribulus* erreicht z. B. westlich von Usakos auf Mehrfach-Regenflächen um 40 % (gemessen 37,2 % am 16.03. 1995). Die Gesamtbedeckung dieser Zone dürfte zwischen 15 % und 60 % liegen, im Mittel ca. bei 30 %.

D2 Autochthone Riviere der Prä-Namib:

Alle autochthonen Riviere in der Prä-Namib weisen eine stellenweise dichte Galerievegetation mit nicht-sukkulenten Gehölzen auf (*Acacia reficiens* subsp. *reficiens*, *A. erubescens*, *Boscia foetida*, *Parkinsonia africana*, vereinzelt *Terminalia prunioides* oder *Acacia robynsiana*). Die Rivierbetten sind i. d. R. von den annualen Gräsern *Eragrostis annulata*, *E. porosa*, *Diandrochloa pusilla*, *Setaria verticillata*, *Brachraria glomerata*, *Enneapogon desvauxii*, *Stipagrostis hirti-*

¹ poikilohydrisch: Pflanzen, die ihren Wassergehalt weitgehend der Umgebungsfeuchte anpassen (meist Moose, Pilze, Algen, Flechten, seltener Gefäßpflanzen) und bei Trockenheit die Lebensfähigkeit auf niedrigem Niveau erhalten. Bei Benetzung oder Befeuchtung erfolgt ab einer Mindestmenge die rasche Wiederaufnahme der Lebensfunktionen aller Zellen. In Namibia zählt hierzu auch der „wonderbossie“ *Myrothamnus flabellifolius*.

gluma subsp. *patula*, *S. h.* subsp. *hirtigluma* und *S. subacaulis* bewachsen. Daneben kommen die Arten der umliegenden Flächen (Habitattyp D1) vor.

Da die Riviere bei Niederschlagsereignissen über bestimmte Strecken hinweg oberflächlich abkommen, wird gelegentlich ein Teil der Riviervegetation zerstört. Die höchste Bedeckung wird erreicht, wenn zwar Niederschläge fallen, es aber überwiegend zu Infiltration und Grundwasserabfluß kommt. Der Bedeckungsgrad dürfte dann ca. 30 % betragen; Stellen mit dichten Galeriegehölzen erreichen 80 %. Die trockenzeitliche Grasbedeckung beträgt ca. 10 %.

D3 Allochthone Riviere der Prä-Namib:

Die Vegetation dieses Habitattyps unterscheidet sich kaum von derjenigen des entsprechenden Typs in der Ostrnamib (C3). Lediglich die Wuchsformen scheinen höher. Neben *Acacia erioloba*, *Faidherbia albida* und *Euclea undulata* überwiegen *Salvadora persica* sowie Sträucher wie *Ricinus communis*, *Datura* spp., *Asclepias fruticosa* und das Riviergras *Stipagrostis namaquensis* (vgl. COWLISHAW & DAVIES 1997). Teilweise ist die Galerievegetation durch Gartenland und Palmen ersetzt. Weit verbreitet ist auch die eingeführte *Nicotiana glauca*. Der Bedeckungsgrad ist sehr variabel (5-90 %).

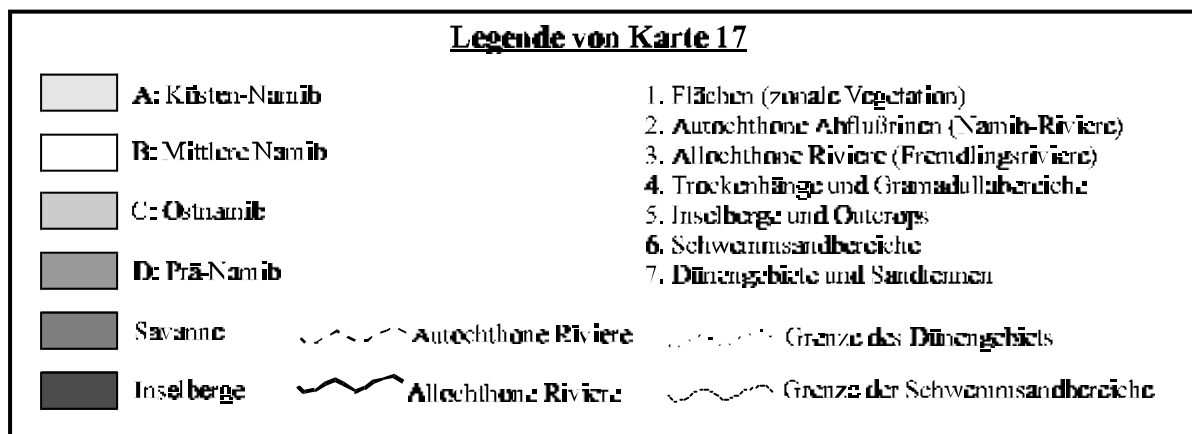
D4 Trockenhänge allochthoner Riviere der Prä-Namib:

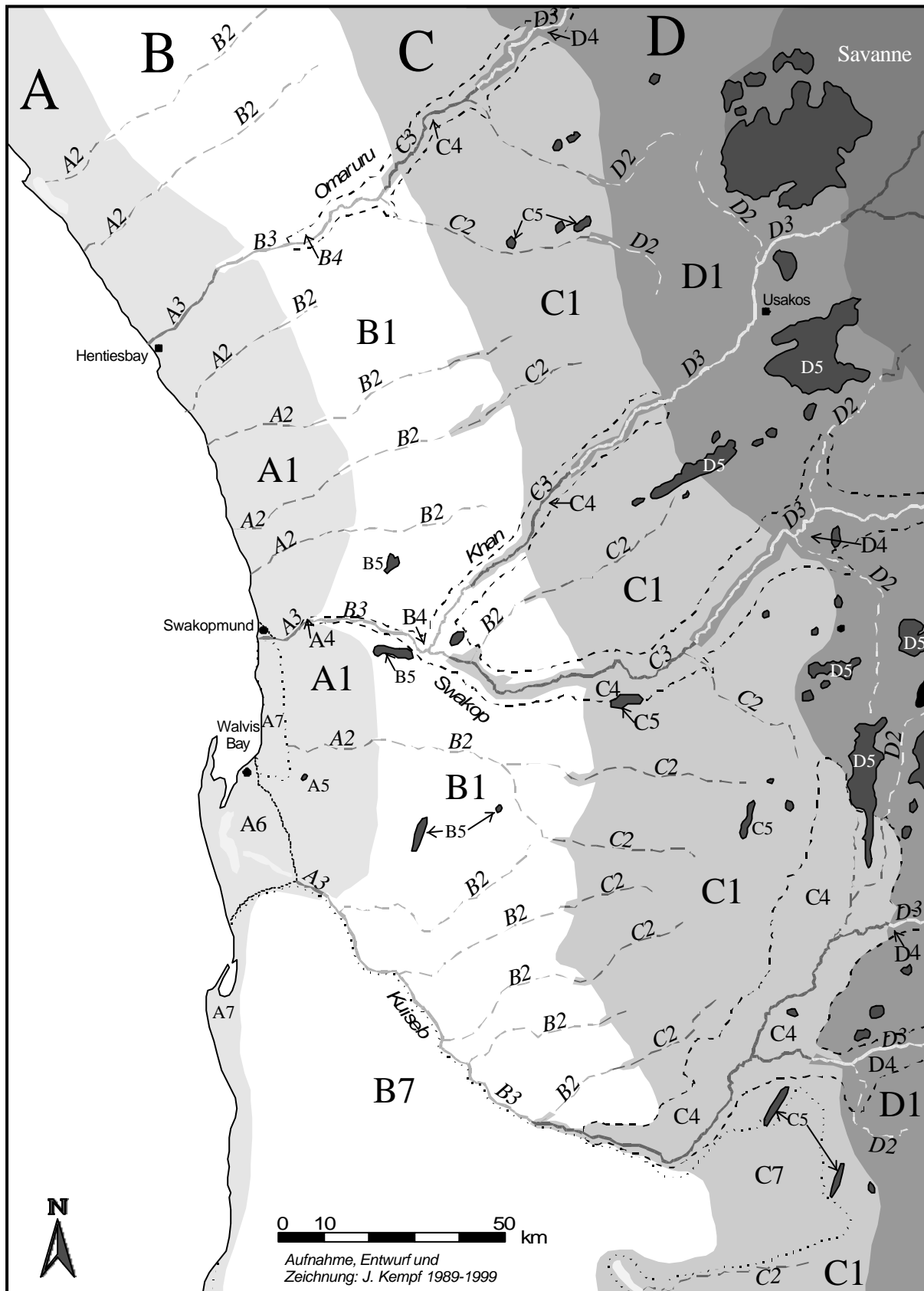
Dieser Habitattyp tritt entlang der eingeschnittenen Täler von mittlerem Kuiseb, Swakop und Omaruru auf. Der Khan fließt dagegen östlich von Usakos eher in breiteren Tälern, die diese Habitate nicht aufweisen. Bereits unter C4 wurde die Vegetation des Gramadulla-Bereichs an Kuiseb und Swakop erläutert. Diese Einheit setzt sich nach Osten hin nahtlos fort, wobei die regenzeitliche Grasbedeckung allerdings deutlich dichter wird. Bei Diepdal am Swakop betrug sie beispielsweise am 23.05.1993 14,8 %, einige Kilometer flußaufwärts bei Horebis 19,2 % (unter Beweidung). Das Artenspektrum entspricht demjenigen des Habitattyps C4, wobei *Commiphora* spp. und *Aloe* spp. deutlich dominieren. Daneben treten auch *Vitaceae* (*Cyphostemma currori*, *C. uter* am Kuiseb und Swakop, *C. juttae* und *C. hereroense* am Omaruru), *Euphorbia guerichiana* und andere Sukkulente auf. Am Swakop bei Tsaobis kommen Bestände von *Myrothamnus flabellifolius* vor (vgl. Anmerkung 1, S. 133). Entlang dieses Habitattyps zieht sich also das Areal der sukkulenten Lebensformen weit nach Osten in Regionen, die zonal aufgrund der klimatischen Bedingungen nicht-sukkulente Wuchsformen bevorzugen.

D5 Inselberge der Prä-Namib:

Viele Inselberge der Prä-Namib zeigen ein sehr großes Artenspektrum von Pflanzen verschiedenster Familien und Gattungen. Beispielhaft mag hier die reiche Flora des Brandbergs gelten, die u. a. bei NORDENSTAM (1974, 1982) und MOISEL (1982) beschrieben ist und hier nicht wiedergegeben werden kann (vgl. auch CRAVEN & MARAIS 1993). Auch hier treten zahlreiche Endemismen auf, wie *Acacia montis-usti* (Brandberg) und *Myrothamnus flabellifolius* (s. o.). Dies ist ebenfalls als Charakteristikum der komplexen phytogeographischen Situation dieser Zone am Namib-Rand zu werten.

D6 und D7 Schwemmsand- und Dünenbereiche der Prä-Namib: In der Prä-Namib kommen außerhalb der Riviere (D2 und D3) kaum tiefsandige Habitattypen vor. Kleinere Flächen, wie Sandrampen sind nicht extra auszugliedern.





Karte 17: Habitattypen der zentralen Namib

Aufnahme, Entwurf und
Zeichnung: J. Kempf 1989-1999