

## 3.6.3.2 Kurzstrauchsavanne und -steppe

Die Vegetationskarte von GIESS (1971, 1998) weist für große Teile Namibias südlich von Rehoboth eine Kurzstrauchsavannenzone aus, die nach Westen in die Randstufenhalbwüste, nach Südwesten in die Sukkulentensteppe, nach Osten in die Südkalahari-Baum-Strauchsavanne und nach Norden in die Hochlandsavanne übergeht (vgl. teilweise Karte 16, S. 113). Im Untersuchungsgebiet kommt rezent nur der nördlichste Teil dieser Vegetationseinheit vor, nämlich auf der Abdachungsfläche des östlichen Gamsberg-Vorlands zum Rehobother Becken hin. Um einen Überblick über die Vegetationsbedeckung dieser Zone zu erhalten, wurden im August 1994 (Trockenzeit) im südwestlichen Quadranten Namibias eine umfangreiche Messung an 130 zufällig ausgewählten Punkten durchgeführt. Die Ergebnisse sind teilweise in Tabelle 10 wiedergegeben:

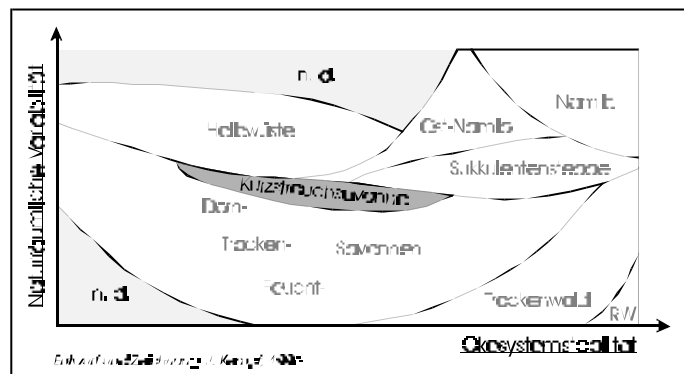
Meßpunkt	Pos. südl. B.	Pos. östl. L.	Bed. [%]	Meßpunkt	Pos. südl. B.	Pos. östl. L.	Bed. [%]
NL22	23°24'12"	16°30'46"	77,2	NL92	26°56'51"	16°49'26"	11,8
NL23	22°35'52"	16°22'58"	30,1	NL95	27°35'24"	17°08'45"	17,6
NL33	24°10'38"	16°23'15"	22,5	NL96	27°23'31"	17°14'25"	14,0
NL34	24°23'56"	16°23'59"	18,0	NL97	27°23'52"	17°29'19"	20,3
NL35	24°36'45"	16°30'33"	15,8	NL98	27°07'20"	17°26'54"	12,4
NL36	24°40'45"	16°47'39"	20,3	NL99	26°55'03"	17°31'38"	11,7
NL37	24°35'39"	16°51'09"	47,4	NL100	27°02'33"	17°52'31"	24,2
NL38	25°26'01"	16°31'39"	20,7	NL101	26°22'27"	17°56'28"	13,9
NL42	24°52'32"	16°33'31"	22,1	NL102	26°14'29"	17°43'55"	5,9
NL43	25°03'43"	16°38'32"	16,4	NL103	26°02'25"	17°46'13"	4,1
NL44	25°19'31"	16°42'44"	32,9	NL104	26°14'21"	17°55'57"	11,5
NL45	25°36'35"	16°47'03"	81,1	NL105	26°13'20"	18°07'43"	11,7
NL46	25°51'12"	16°49'23"	20,2	NL106	25°53'40"	18°06'32"	14,0
NL47	26°04'20"	16°39'51"	24,5	NL107	25°45'22"	17°43'09"	11,8
NL54	25°55'26"	16°44'50"	21,2	NL108	25°32'37"	17°35'53"	5,9
NL55	25°54'34"	17°08'26"	12,8	NL109	25°31'01"	17°33'45"	9,1
NL56	25°57'27"	17°15'21"	16,8	NL110	25°28'00"	17°08'19"	11,4
NL57	26°13'14"	17°21'06"	11,0	NL111	25°19'07"	16°59'41"	10,1
NL58	26°26'47"	17°16'45"	7,6	NL112	25°08'51"	17°12'01"	16,5
NL59	26°37'13"	17°16'06"	14,2	NL113	25°11'30"	17°25'51"	34,7
NL60	26°27'44"	17°24'28"	9,6	NL114	25°09'55"	17°39'56"	34,7
NL61	26°34'37"	17°32'36"	7,1	NL115	24°59'09"	17°54'43"	4,5
NL62	26°45'53"	17°43'55"	9,4	NL116	24°37'58"	17°41'35"	32,1
NL63	26°43'35"	17°59'47"	3,7	NL117	24°48'26"	17°20'22"	21,7
NL64	26°40'13"	18°11'57"	40,3	NL118	24°49'16"	17°06'00"	17,7
NL66	27°10'27"	18°19'03"	12,0	NL119	24°35'03"	17°10'46"	21,5
NL67	27°25'05"	18°12'00"	18,5	NL120	24°21'26"	17°18'43"	11,4
NL68	27°29'47"	17°51'28"	24,9	NL121	24°10'30"	17°31'47"	20,7
NL69	27°55'15"	17°45'26"	21,8	NL122	24°00'10"	17°31'54"	7,0
NL70	27°46'35"	17°53'27"	8,6	NL123	24°03'30"	17°12'24"	10,7
NL71	27°34'03"	18°05'24"	10,1	NL124	23°58'02"	16°51'17"	24,3
NL72	27°41'55"	18°18'16"	17,8	NL125	23°54'52"	16°33'32"	30,3
NL73	27°52'51"	18°14'04"	23,8	NL126	23°41'48"	16°41'55"	14,5
NL74	28°05'42"	18°03'56"	4,1	NL127	23°27'11"	16°56'07"	31,4
NL76	28°34'25"	17°48'09"	19,0	NL128	23°21'13"	17°00'35"	21,0

Tabelle 10: Ausgewählte Daten zur Vegetationsbedeckung der Kurzstrauchsavanne (nur Flächen, ohne Hänge).

Die ermittelten Daten decken flächenhaft einen sehr großen Bereich ab. Sie beinhalten neben den nutzungsbedingten Unterschieden auch einen Nord-Süd-Gradienten mit dünnerer Vegetationsbedeckung südlich von 25°S. Der westliche Teil der Zone erhält zudem südlich von 26°30'S teilweise noch Winterregen, was sich im Artenspektrum und im winterlichen Bedeckungsgrad des Übergangsbereichs zur Sukkulentensteppe auswirkt. Da aber das Spektrum der dominanten Species und Lebensformen im wesentlichen innerhalb des gesamten Areals sehr ähnlich ist, kann die zonale Einordnung auch für das Morphomilieu-Arbeitsmodell (Kap. 3.5.4) angewandt werden. Dort ist die Kurzstrauchsavanne nicht explizit ausgewiesen,

wird aber als Savannenform im Grenzbereich zu Halbwüste und Sukkulentensteppe eingeordnet (Abb. 38).

**Abbildung 38:** Relative Position der Kurzstrauchsavanne innerhalb des Morphomilieu-Arbeitsmodells (dunkel schattiert).



Diese relativ zentrale Position im Arbeitsmodell, also im Bereich mittlerer naturräumlicher Variabilität und mittlerer Ökosystemstabilität, hat zur Konsequenz, daß *topoi* in Randarealen mehrerer unterschiedlicher Ökosysteme bei Veränderung exogener Determinanten, z. B. des Klimas, leicht in dieses Ökosystem geraten. Das läßt sich durch die extrem weite, auch extrazonale Verbreitung vieler Charakterarten der Kurzstrauchsavanne belegen, die ja phytogeographisch nach JÜRGENS (1991: 24) zur Namaland-Domäne (und hier zur Namaland-Subdomäne) der Nama-Karoo-Region gehört (Kap. 3.6.1), Tab. 8 und Karte 12, S. 99).

Als typische Species nennt GIESS (1998: 12) v. a. *Rhigozum trichotomum*, *Catophractes alexandri* (Bignoniaceae), *Parkinsonia africana*, *Acacia nebrownii* (Fabaceae), *Boscia foetida* subsp. *foetida* (Capparaceae), *Nymanina capensis* (Meliaceae), *Aloe dichotoma* (Liliaceae), *Salsola tuberculatifomes* (Chenopodiaceae), *Petalidium linifolium* (Acanthaceae) und *Aizoon schellenbergii* (Aizoaceae). Die meisten dieser Arten sind wichtige Elemente in anderen Vegetationszonen. Das Verbreitungsgebiet von *Rhigozum trichotomum* reicht vom nördlichen Damaraland (s. S. 103) bis zur Südkaroo Südafrikas. Sie ist eine der Hauptcharakterarten verschiedener Karoo-Formationen (z. B. „Driedoring Veld“ bei ACOCKS 1988: 76f u. a.). Innerhalb ihres Areals neigt *Rhigozum trichotomum* anscheinend bei Beweidung zur Gehölzverdichtung („Verbuschung“, vgl. GIESS 1968b: 35), wodurch teilweise Gehölzbedeckungen erreicht werden, die vermutlich nicht den

potentiellen natürlichen Verhältnissen entsprechen. So ist der ermittelte Durchschnittswert aus Daten der Tab. 10 von 19,13 % Gesamtbedeckung nur ein grober Richtwert, zumal auch Messungen im kommunal genutzten, teilweise überweideten ehemaligen Namaland durchgeführt wurden.

Ähnlich weit verbreitet sind in Namibia *Parkinsonia africana*, *Aloe dichotoma*, *Boscia foetida* subsp. *foetida* und *Catophractes alexandri*. *Acacia nebrownii* weist zusätzlich zu ihrem Hauptareal innerhalb der Kurzstrauchsavanne ein disjunktes zweites Großareal nördlich des Ugab auf der Outjo-Kamanjab-Fläche bis zum Südsaum der Etosha-Pfanne auf. Teilweise dominiert sie die Formation, wie z. B. zwischen Okaukuejo und Halali im Etosha-Nationalpark (vgl. LE ROUX 1980, BERRY 1985: 35). Dort bildet sie einen dichten Buschsaum zwischen den pfannennahen Grasländern und dem Mopane-Trockenwald. Andere Arten, die wie *Acacia karroo*, *A. haematoxylon*, *A. hebeclada* subsp. *hebeclada*, *Rhus lancea*, *Ozoroa namaensis* (*Anacardiaceae*), *Tamarix usneoides*, *Euclea pseudebenus*, *Pappea capensis* (*Sapindaceae*), *Leucosphaera bainesii* oder *Monechma genistifolium* überwiegend in anderen Formationen von Bedeutung sind, kommen in der Kurzstrauchsavanne v. a. als Galerievegetation von Rivieren vor.

An Gräsern dominieren auf den Flächen der nördlichen Hälfte des Areal (in ungefähr absteigender Bedeutung) v. a. *Stipagrostis obtusa*, *S. ciliata*, *S. uniplumis* subsp. *uniplumis*, *S. anomala*, *Eragrostis nindensis*, *E. annulata*, *E. porosa*, *Enneapogon cenchroides*, *E. desvauxii*, *E. scaber* var. *scaber*, *Antephora pubescens*, *Triraphis ramosissima*, *Setaria appendiculata*, *Aristida ascensionis*, *Digitaria eriantha*, *Melinis repens*, *Diplachne fusca*, *Panicum arbusculum* und *P. lanipes*. Entlang der Randstufen-Zerschneidungsbereiche wurden Pflanzengesellschaften beobachtet, die u. a. Arten der Prä-Namib-Halbwüstenareale C4, C5, D4 und D5 (Kap. 3.6.3.1) enthalten, z. B. *Myrothamnus flabellifolius*, *Commiphora* spp., *Aloe* spp., *Euphorbia* spp. und *Adenolobus garipensis*. Zusätzlich nennt GIESS (1998: 12) *Carissa haematocarpa* (*Apocynaceae*), *Barleria lancifolia* (*Acanthaceae*), *Pteronia lucilioides* (*Asteraceae*), *Montinia caryophyllacea* (*Montiniaceae*), *Otoptera burchellii* (*Fabaceae*), *Phaeoptilium spinosum* (*Nyctaginaceae*), *Dyerophytum africanum* (*Plumbaginaceae*), *Diospyros lycioides* (*Ebenaceae*) und *Thesium lineatum* (*Santalaceae*) als typische Pflanzen der Hanggebiete (insbesondere der Randstufen) dieser Zone.

#### Sukkulente(n)steppe:

Die Formation der Sukkulente(n)steppe kommt rezent im Untersuchungsgebiet nicht vor, sondern charakterisiert eine Übergangszone zwischen Südnamib („Sukkulente(n)-Namib“) und Kurzstrauchsteppe südlich des Namib-Erg. Die phytogeographischen Untersuchungen von JÜRGENS (1991)

haben gezeigt, daß einige Taxa der Sukkulenkaroo auch nördlich des Erg verbreitet sind (Kap. 3.6.1), sie im küstennahen Bereich sogar dominieren. Da diese Taxa eine sehr spezialisierte Milieuanpassung aufweisen (siehe Kasten), ist es möglich, daß sie in der Zentral-Namib Reliktareale repräsentieren, die auf ähnliche Paläomilieuverhältnisse hindeuten, wie sie heute am Ostrand der Sperrgebiet-Halbwüste herrschen.

„In spite of the basal fact that the area of distribution of each species follows its specific requirements, a large number of species like those, combined in the flora of a phytochorological unit, nevertheless show certain correlations to important ecological factors.“ JÜRGENS (1991: 37)

Die Sukkulenkaroo-Region und damit auch ihre östliche Ausprägung, die Sukkulensteppe, wird von JÜRGENS (1991: 37) als eine Trockenregion unter hohem ozeanischem Einfluß mit abgeschwächten Temperaturextremata und hoher morgentlicher relativer Luftfeuchte gesehen. Das Reliktareal nördlich des Erg wird vom Benguela-Auftriebssystem bestimmt, das küstennah ähnliche Milieubedingungen produziert und so das Bestehen der Formen unterstützt. Gleichwohl ist der Benguela wohl nicht verantwortlich für die Etablierung der Sukkulenkaroo in der Zentral-Namib, sondern nur für deren Erhaltung im küstennahen Bereich, denn einzelne Taxa kommen auch im weiteren Hinterland vor (außerhalb der Nebel- und der Nebelwechselwüste und selbst außerhalb der Namib und ihrer Randgebiete). So verzeichnet JÜRGENS (1991: 33f) nördlich von 25°S immerhin noch 3-6 Arten von *Zygophyllum* östlich des 16. Längengrades, also in der Zone der artenreichen Prä-Namib sowie der Randstufe und selbst auf dem Hochland. Ähnliches gilt für *Crassula*, eine weitere typische Sukkulenkaroo-Gattung, die noch auf dem zentralen Windhoeker Hochland mit immerhin 6 Arten vertreten ist (Karte bei JÜRGENS 1991: 35) und die Familie der *Mesembryanthemaceae* mit 1-4 Gattungen im Hinterland.

Der Kasten auf S. 141 verzeichnet im einzelnen eine Reihe von Endemiten oder Arten in disjunkten Arealen der Familien *Aizoaceae* (Nr. 11-15) und *Mesembryanthemaceae* (Nr. 1-10), die ausschließlich im Nicht-Sukkulenkaroo-Hinterland Namibias (nördlich von 26°S) auftreten. Die phytogeographische Verteilung der genannten Sukkulenkaroo-Taxa, die ja Schlüsselfamilien repräsentieren und deren Habitat nach JÜRGENS (1991: 33) an ein Winterregenregime gebunden ist, stützt die Hypothese von Expansions- und Kontraktionszyklen der Winterregenregion im tropisch-subtropischen Randbereich nachhaltig (Kap. 3.2, S. 36). Aus den unterschiedlichen genetischen und räumlichen Abständen von Gattungen, Arten und Varietäten zu den jeweils nächsten verwandten Taxa kann auf eine Mehrphasigkeit der Zyklen geschlossen werden, obwohl die Grundgesamtheit der disjunkten Taxa relativ gering ist.

1. *Ebracteola montis-moltkei*, ein Pfahlwurzler, kommt ausschließlich in den Auasbergen und dort nur am Kempinskiberg und am Osthang des Moltkeblicks vor (MERXMÜLLER 1970: 27: 46). Der räumlich nächste Vertreter dieser Gattung, *E. candida*, ist bisher aus dem Maltahöhe-Distrikt dokumentiert und ebenfalls endemisch.
2. *Nananthus aloides* (möglicherweise in einer Unterart) wächst in Namibia ausschließlich im Gebiet zwischen Gobabis und Aminuis (MERXMÜLLER 1970: 27: 88). Das Hauptareal der Art befindet sich nach SMITH et al. 1998: 162) südlich der Kalahari im Ostkap und der Nordwest-Provinz Südafrikas und ist damit rund 800 km vom namibischen Vorkommen getrennt (undokumentiert).
3. *Hereroa puttkamerana* besiedelt in Namibia ein Areal, das ausgehend von der Sukkulente-steppe östlich entlang der Randstufenzone um den Erg bis in die Zentral-Namib reicht, mit einem disjunkten Areal in den Auasbergen (vgl. SMITH et al. 1998: 214). Nach DINTER (in MERXMÜLLER 1970: 27: 56) soll sie auch im Otavi-Bergland vorkommen. NORDENSTAM (1974) listet die Pflanze auch im Brandberg auf.
4. *Delosperma* spp., wahrscheinlich *D. pergamentaceum*, soll nach SMITH et al. (1998: 292) außerhalb der Sukkulente-steppe Südwestnamibias u. a. im Windhoeker Hochland vorkommen.
5. *Malephora engleriana* ist endemisch auf der Fläche östlich der Naukluft („Büllsporter Fläche“) und bildet ein disjunktes Areal der Gattung. Die nächste verwandte Art, *M. purpureo-crocea*, ist aus dem Sperrgebiet südlich von Lüderitz dokumentiert (SMITH et al. 1998: 268).
6. *Mestoklema arboriforme*, eine im Ostkap und dem Oranje-Freistaat beheimatete, baumförmige *Mesembryanthemaceae*, verfügt über disjunkte Areale in den Karasbergen und der Naukluft (SMITH et al. 1998: 308, MERXMÜLLER 1970: 27: 87f).
7. *Aridaria noctiflora* var. *noctiflora* besiedelt u. a. ein ausgedehntes Areal im Randstufenbereich und auf Inselbergen der Prä-Namib mit einem disjunkten Vorkommen im Brandberg (NORDENSTAM 1974, SMITH et al. 1998: 30).
8. *Lithops pseudotruncatella* kommt in mehreren endemischen Varietäten nur nördlich des Ergs bis weit ins Hinterland vor. Gleiches gilt für *L. vallis-mariae*, einem Endemiten im Raum Kalkrand-Mariental-Gibeon, und *L. wernerii* am Südsaum des Erongo (MERXMÜLLER (1970: 27: 80f).
9. *Drosanthemum* spp. und *Galenia* spp. kommen südlich und nördlich des Erg bis weit ins Hinterland vor und bilden disjunkte Areale.
10. *Ruschia axthelmiana* repräsentiert ein disjunktes Areal ihrer Gattung im Windhoeker Hochland (z. B. auf Farm Lichtenstein westlich des Regensteins, vgl. MERXMÜLLER 1970: 27: 115).
11. *Trichodiadema pomeridianum* hat ein disjunktes Areal im Rehoboth-Distrikt (MERXMÜLLER 1970: 27: 114).
12. *Aizoon giessii* ist endemisch in der zentralen Randstufenregion zwischen Helmeringhausen und der Gamsberg-Stufe (vgl. MERXMÜLLER 1970: 27: 15), entstammt allerdings der bis nach Angola in der Prä-Namib verbreiteten Gattung.
13. *Trianthema triquetra* subsp. *triquetra* repräsentiert ein disjunktes Areal ihrer Art im Hinterland der Randstufenlücke zwischen Erongo, Otavi-Bergland und Etosha-Pfanne (MERXMÜLLER 1970: 27: 133).
14. *Plinthus rehmannii* kommt ausschließlich an feuchteren Standorten im zentralen Hochland Namibias vor, *P. sericeus* auch bis ins Otavi-Bergland.
15. *Zaleya pentandra* kommt als einzige Art ihrer Gattung in Namibia nur im Karibib-Distrikt vor (MERXMÜLLER 1970: 27: 135).

Unter den Schlüsselfamilien *Aizoaceae* und *Mesembryanthemaceae* kommen anscheinend im Hinterland Zentral-Namibias keine dort endemischen Gattungen vor. Lediglich bei *Zaleya* (15.) ist die räumliche Distanz zu deren nächsten Verwandten in Südafrika relativ groß. Auf der Species-Ebene treten dagegen einige Endemiten, z. T. in sehr kleinen Arealen auf, z. B. *Ebracteola montis-moltkei* (1.), *Malephora engleriana* (5.), *Lithops vallis-mariae* und *L. wernerii* (8.), möglicherweise *Ruschia axthelmiana* (10.), *Trichodiadema pomeridianum* (11.), *Aizoon giessii* (12.) sowie *Plinthus rehmannii* und *P. sericeus* (14.). Auf der Ebene der Varietäten und Unterarten werden nach dem gegenwärtigen Stand der Aufsammlungen und taxonomischen Einordnung ebenfalls Endemiten außerhalb der eigentlichen Sukkulente-karro-Region verzeichnet, nämlich *Lithops pseudotruncatella*-Varietäten (8.), *Trianthema triquetra* subsp. *triquetra* (13.), möglicherweise auch *Drosan-*

*themum*- und *Galenia*-Arten (9.). Schließlich folgen die außerhalb der Sukkulentenkaroo-Region gelegenen disjunkten Areale von Arten, die ohne Veränderung auch innerhalb der (zonalen) Region vorkommen, z. B. von *Ebracteola candida* (1.), *Nananthus aloides* (2.), *Hereroa puttkamerana* (3.), *Delosperma* spp. (4.), *Mestoklema arboriforme* (6.), *Aridaria noctiflora* var. *noctiflora* (7.), *Drosanthemum* spp. und *Galenia* spp. (9.). Bei Kombination von räumlichen und evolutionsgenetischen (zeitlichen?) Aspekten der Phytochorien ergeben sich Indizien für einen 3-4fachen nordostwärtigen Expansions- und Kontraktionszyklus von Sukkulentenkaroo- (Winterregen-?) Taxa.

„The rough identity of the eastern subarea of e. g. *Zygophyllum* [...] or *Mesembryanthemaceae* [...] with the hypothetical maximum expansion of the winter rainfall regime in the past could be understood as a hint that the eastern taxa evolved in course of expansion-contraction cycles of the winter rainfall region and - consequently - of the eastern Succulent Karoo flora.“  
JÜRGENS (1991: 33)

Demnach ist es wahrscheinlich, daß auch im Untersuchungsgebiet zeitweise eine Vegetationsformation bestanden hat, die der Sukkulentensteppe im heutigen südwestlichen Namibia sehr ähnlich war. Eine anderweitige Verschleppung der genannten Taxa ist unwahrscheinlich, zumal Gattungen, wie *Psilocaulon*, *Mesembryanthemum* oder *Aizoon* aber auch *Osteospermum* (*Asteraceae*) an der Prä-Namib-Ostgrenze noch heute durchgängig vertreten sind, allerdings nur an Sonderstandorten des Escarpments oder auf Inselbergen (Habitattypen D4 und D5). Die Ausweisung der Formation Sukkulentensteppe im Arbeitsmodell darf deshalb als hinreichend begründet gelten.

### 3.6.3.3 Hochlandsavanne und -steppe

Zwischen 22°S und 23°30'S geht in Zentral-Namibia östlich der Randstufen-Zerschneidungszone die Halbwüstenformation nach GIESS (1971, 1998: 11) in eine Hochlandform der sudano-sambesischen Savanne über. Nach Norden wird diese Zone durch das eingeschnittene Swakoptal, nach Süden durch den Abfall der Nauaspoortberge zum Rehobother Becken hin begrenzt. Östlich geht die Hochlandsavanne ohne scharfe Grenze allmählich in die Kameldornsavanne und Baum-Strauch-Savanne der Westkalahari über (Karte 16, S. 113). Der Westteil, das Khomas-Hochland, liegt in ca. 1700-1950 m. Höhe ü. NN, der Ostteil, das Neudammer Hochland, in 1850-1700 m ü. NN. Am Gamsberg, Hakosbergen, Erosbergen und Auasbergen werden Höhen bis über 2000 m ü. NN erreicht (Moltkeblick 2500 m). Durch die Höhenlage treten im Gebiet der Hochlandsavanne größere jahreszeitliche Temperaturdifferenzen auf, als in den umliegenden Savannengebieten. Ein erheblich häufigeres Auftreten von starken Nachtfrierten bis unter -10°C bewirkt den weitgehenden Ausschluß von frostintoleranten Arten, die in Savannen bis 1500 m Höhenlage noch vorkommen können (Karten 5+6).

Infolge der thermischen Differenzierung einer Hochlandsvegetation von den angrenzenden Savannen, kann auch der Steppenbegriff (für außertropische Grasländer) angewandt werden. Andererseits ist wiederum der Frosteinfluß nicht so hoch, daß es zu deutlichen Änderungen in der Artenzusammensetzung kommt. Tropische Taxa dominieren in weiten Teilen. Auch die Lebensformen unterscheiden sich nicht so gravierend von denjenigen einzelner Typen oder Mosaik-Phasen tiefer liegender Savannen gleicher Breite, z. B. der Rand-Kalahari. Nach den Kriterien von WALTER & BRECKLE (1984: 194f) gehört die zentralnamibische Hochlandsavanne zum Übergangsbereich zwischen subtropischem Zonobiom III (Wüsten) und Zonobiom II (humido-aride Tropen), also dem Zono-Ökoton II/III. Eine genaue Grenze läßt sich nicht festlegen. In einem breiten Grenzsäum, der sich quer über das Khomas-Hochland zieht, kommen innerhalb der Savanne noch zahlreiche Nama-Karoo-Elemente, wie *Rhigozum* oder *Catophractes* vor. Sie nehmen aber auf den Hochlandsflächen-Standorten nach Nordosten hin ab, während sie auf den Hängen der tiefer eingeschnittenen Täler weiter nordostwärts reichen. Da zudem der weitaus größte Teil des Niederschlags als Sommerregen fällt, wird der Savannenbegriff hier beibehalten. Ein Vergleich mit den Hochlandssteppen, beispielsweise an der ostafrikanischen Gebirgen über 3200 m Höhe, wo außertropische bzw. afromontane Taxa (z. B. *Ericaceae*) vorkommen, ist nicht angebracht.

Von den „normalen“ Dornbusch- oder Trockensavannen unterscheidet sich die Hochlandsform v. a. durch die geringere mittlere Wuchshöhe der Phanerophyten (viele in Strauchform), die weite Verbreitung von Kurzsträuchern und verschobene Dominanzverhältnisse der einzelnen Arten. Pflanzenökologische Studien aus den Gebieten der Hochlandsavanne existieren von VOLK & LEIPPERT (1971) für den Raum Dornbaum-Binsenheim-Brack-Tew's Farm (südlich des Auas-Bismarck-Flächenpasses) und von KELLER (1986, unpubl.) für den Daan Viljoen-Wildpark, die Farmen Claratal (südliches Khomas-Hochland) und Bergvflug (westliches Neudammer Hochland). Eine biogeochemische Savannenstudie von COLE & LE ROEX (1978) und COLE (1986: 201-253) beschreibt zudem die Vegetation im östlichen Teil der Hochlandsavanne im Kalahari-Übergangsbereich.

GIESS (1971, 1998: 11) bezeichnet die Hochlandsavanne auch als „berg thorn savanna“ nach der dominierenden Akazie dieser Zone, dem Bergdorn (*Acacia hereroensis*). Weit verbreitet sind zudem *A. mellifera* subsp. *detinens*, *A. reficiens* subsp. *reficiens*, *A. hebeclada*, *A. erubescens*, *Albizia anthelmintica*, *Elephantorrhiza suffruticosa* (alle *Fabaceae*), *Combretum apiculatum* subsp. *apiculatum* (*Combretaceae*), *Tarchonanthus camphoratus* (*Asteraceae*), *Rhus marlothii*, *R. dinteri*, *R. lancea* (*Anacardiaceae*) und *Euclea undulata* var. *myrtina* (*Ebenaceae*). Weniger häufige Phanerophyten sind *Ozoroa crassinerva* (*Anacardiaceae*), *Dombeya rotundi-*

*folia* (Sterculiaceae), *Boscia foetida* subsp. *foetida*, *B. albitrunca* (Capparaceae), *Rhigozum trichotomum*, *Catophractes alexandri* (Bignoniaceae), *Ziziphus mucronata* subsp. *mucronata* (Rhamnaceae), *Acacia karroo* (Fabaceae) und *Olea europaea* subsp. *africana*.

Die Grasbedeckung ist sehr vielfältig. GIESS (1998: 12) nennt v. a. *Antephora pubescens*, *Bracharia nigropedata*, *Digitaria eriantha*, *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia hirta*, *Cymbopogon* spp., *Aristida* spp., *Stipagrostis* spp. und *Eragrostis* spp.. Im östlichen Teil der Hochlandsavanne (ca. östlich 17°E) sind zusätzlich *Melinis repens* subsp. *repens*, *Schmidtia pappophoroides*, *Cymbopogon plurinodis*, *C. excavatus*, *Eragrostis rigidior*, *E. nindensis*, *E. lehmannia* var. *lehmannia*, *E. porosa*, *Enneapogon cenchroides* und *Aristida congesta* sehr häufig. Seltener treten Bestände von *Themeda triandra*, *Triraphis ramosissima*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Eragrostis echinochloidea*, *E. scopelophila*, *E. rotifer* und *Cenchrus ciliaris* auf. Letzteres wächst, vermutlich induziert durch das Beweidungssystem in dichteren Beständen auf Farm Sonnenleiten auf den nördlichen Pedimenten der Bismarckberge. Weitere *Poaceae* nennen VOLK & LEIPPERT (1971), KELLNER (1986, unpubl.) und JOUBERT (1997: 78ff), der auch deren Status unter Beweidung (im Daan-Viljoen-Wildpark und angrenzenden Farmen) untersucht hat. Darauf kann hier nicht weiter eingegangen werden. Im westlichen und südwestlichen Teil der Hochlandsavanne sind Arten der Halbwüsten noch häufig, z. B. *Eragrostis annulata*, *Stipagrostis ciliata*, *S. obtusa*, *Aristida adscensionis*, *Commiphora namaensis*, *Hermannia modesta* oder *Aloe* spp..

Die Hochlandsavanne weist mehrere Habitattypen auf, die sich in ihrem Bedeckungsgrad und dessen saisonaler Dynamik unterscheiden. Sie sind teilweise in Karte 18 dargestellt. Im einzelnen werden genannt:

**Hochflächen (H-I):** Direkt am First der Escarpment-Zerschneidungszone setzt am Westrand des Hochlands die sanft gewellte Haupttrumpffläche an, die mit Ausnahme des ausgedehnten Kuiseb-Talsystems als Khomas-Hochland gut erhalten ist. Sie geht nach Südosten über in die Abdachungsfläche zum Rehobother Becken. Östlich des Windhoek-Okahandja-Beckens, das diesen Habitattyp nach Osten hin begrenzt, setzen sich diese Flächen als „Neudammer Hochland“ fort. Sie gehen bei etwa 18°E in die Savannen der Kalahari-Sandregion über und sind stellenweise von Kalkkrusten bedeckt. Im Norden werden die Flächenreste, die sich um den Kuiseb-Oberlauf östlich herumziehen, vom Swakop-Zerschneidungsbereich begrenzt. Dieser greift nördlich einer Linie Dornkloof-Khomaskop die Hochfläche an und löst sie in tiefe Kerbtäler mit mehr oder weniger breiten Riedeln auf.



Der westliche Teil dieses Habitattyps zeigt noch Anklänge der für die Halbwüste typischen Kontraktion der höheren Phanerophyten auf die kaum eingeschnittenen Entwässerungslinien, die dadurch einen hohen Bedeckungsgrad (60-80 %) erreichen. Chamaephyten, Mikro- und Meso-Phanerophyten treten nur vereinzelt zwischen den alten Spülmulden auf, die ansonsten lockeren Bewuchs mit Hemikryptophyten aufweisen (Tab. 11):

Meßpunkt Nr.	Rechtswert E	Hochwert S	Höhe [m ü. NN]	Meßdatum	Bedeckung [%]
KH19	16°06'58"	22°43'02"	1690	01.08.94	22,7
KH12	16°19'51"	23°17'28"	1805	03.09.94	21,1
KH53	16°21'43"	23°17'44"	1800	02.08.94	77,2
KH10	16°28'04"	23°18'44"	1775	29.08.94	25,4
KH09	16°33'28"	23°14'58"	1850	29.08.94	22,3
KH51	16°40'37"	22°29'59"	1970	16.04.96	24,5
KH05	16°40'40"	22°53'21"	1790	31.07.94	20,6
KH38	16°41'23"	22°37'17"	1700	01.08.94	42,3
KH08	16°47'55"	22°36'29"	1820	26.08.94	27,0
KH40	16°50'37"	22°54'41"	1790	10.08.94	33,3
KH04	16°50'51"	22°58'50"	1755	31.07.94	28,6
KH07	16°51'01"	22°35'32"	1870	26.08.94	19,8
KH39	16°53'58"	28°08'03"	1620	10.08.94	25,6
KH30	16°54'44"	22°46'15"	1960	20.02.95	18,4
KH45	16°55'44"	22°31'54"	1780	06.09.96	27,4
KH46	16°55'47"	22°31'54"	1780	07.09.96	13,3
KH49	16°55'51"	22°32'09"	1780	07.09.96	18,1
KH22*	17°14'35"	22°46'06"	1900	19.02.95	20,9

**Tabelle 11:** Bedeckungsgrad an Meßpunkten auf dem Khomas Hochland (\* nicht auf Khomas Hochland), überwiegend in der Trockenzeit.

Im zentralen und östlichen Khomas-Hochland sowie auf dem Neudammer Hochland kommen die höherwachsenden Lebensformen auch außerhalb der Entwässerungslinien vor. Aus den in Tab. 11 dargestellten Daten errechnet sich ein durchschnittlicher trockenzeitlicher Bedeckungsgrad von ca. 27,2 %. Auf dem Neudammer Hochland werden im Mittel 30 % überschritten. Vorbehaltlich der Nutzung kommen große Unterschiede vor, da manche Bereiche stark verbuscht sind. In der Regenzeit werden Bedeckungsgrade von über 80 % regelmäßig erreicht.

**Hänge der eingeschnittenen Riviere von Kuiseb- und Swakop-System (H-II):** Die Hochlandfläche wird von den Flußsystemen des Swakop und des Kuiseb sowie deren zahlreichen Nebenrivieren in weiten Bereichen stark zerschnitten und aufgelöst. Gleiches gilt für die ca. 10 km breite Zerschneidungszone zwischen Hochfläche und Windhoeker Fläche beiderseits des Windhoek-Oka-handja-Beckens. Die Trockenhänge weisen einen sehr unterschiedlichen Bewuchs auf. Charakteristisch ist die Ausdünnung der Grasschicht vom Oberhang zum Mittelhang hin, insbesondere bei steilen Hängen. Die mittleren Hangbereiche sind daher ganzjährig relativ gering bedeckt und weisen

überwiegend nur regenzeitlichen Bewuchs mit Therophyten (v. a. annualen Gräsern) auf. Sie zeigen Indikatoren für erhöhtes Abspülverhalten mit zumeist deutlich sichtbarer Grobpfasterbildung und flachgründigeren Böden als Ober- und Mittelhänge. Flachere Hangbereiche neigen häufig zu dichtem Gehölzwuchs. Die edaphische Trockenheit wird durch das vermehrte Auftreten von Sukkulenten verdeutlicht, z. B. *Aloe litoralis*, *Euphorbia* spp. oder *Commiphora* spp.. Der Bedeckungsgrad variiert in der Trockenzeit zwischen ca. 5 % auf steilen Mittelhängen und über 80 % auf verbuschten Oberhängen.

**Alluvialbereiche der Talsohlen (H-III):** Zahlreiche Riviere niedrigerer Kategorie weisen feinmaterialreiche Talverfüllungen auf, die durch ihr hohes Wasserhaltevermögen eine dichte perennierende Grasbedeckung ökologisch begünstigen. Einen weiteren Gunstfaktor bildet dort das Zuschußwasser oder der Interflow von den Hängen. Außer den Hemikryptophyten existieren nur wenige sehr tief wurzelnde Mega-Phanerophyten, die den hohen Bedeckungsgrad von teilweise über 80 % (selbst in der Trockenzeit) noch verstärken. Bei Zerstörung der Vegetationsdecke ist das Substrat sehr erosionsanfällig (vgl. KEMPF 1994: 116-119). Ähnliche Bereiche gibt es auf den weniger zerschnittenen Ebenen des Neudammer Hochlands, wo sie die Tiefenlinien alter Spülmulden einnehmen. Im Luftbild zeigt sich dies als wechselhaftes Geoökosystem von grasbedeckten, alluvial verfüllten Spülmulden und -rinnen mit vorwiegend gehölzdominierten, flachgründigen Spülscheiden. Hier werden die edaphischen Determinanten der Savannenstruktur besonders deutlich.

**Inselberge (H-IV):** Die Hauptrumpffläche des Hochlands wird von einigen Inselbergen und Inselgebirgen überragt, deren Vegetationsbedeckung derjenigen von HII (Talhänge) ähnlich ist. Die höchsten Inselberge erreichen teilweise weit über 2300 m Höhe, wie Gamsberg, Hakosberge, Auasberge, Erosberge, Bismarckberge oder die Neudammkuppe. Die floristische Zusammensetzung dieser Habitats unterscheidet sich teilweise erheblich von denen der umliegenden Flächen. Allein der fast 2350 m hohe Gamsberg, der das Khomas-Hochland noch um über 600 m überragt, wurde bisher vegetationsgeographisch untersucht (GIESS 1984). Er weist auf seinem Plateau nach GIESS (1984: 31) dichte Bestände von endemischen *Euryops walterorum* und *Eriocephalus dinteri* (beides *Asteraceae*) auf. Charakteristisch sind auch die Gräser *Digitaria eriantha*, *Panicum stapfia-num* und *Eragrostis nindensis*. Randlich kommen niedrige Exemplare von *Acacia hereroensis* vor. Das verbreitete Auftreten von Endemiten oder Species in disjunkten Arealen auf Inselbergen des Hochlands wurde bereits in Kap. 3.6.1 und 3.6.3.2 (S. 140f) erläutert. GIESS (1984) listet, gestützt auf alle bekannten Aufsammlungen am Gamsberg 122 Arten aus 41 Familien auf, darunter 27 *Asteraceae* in 21 Gattungen. Der starke Anteil an *Asteraceae*-Gattungen von über 20 % der 98 in

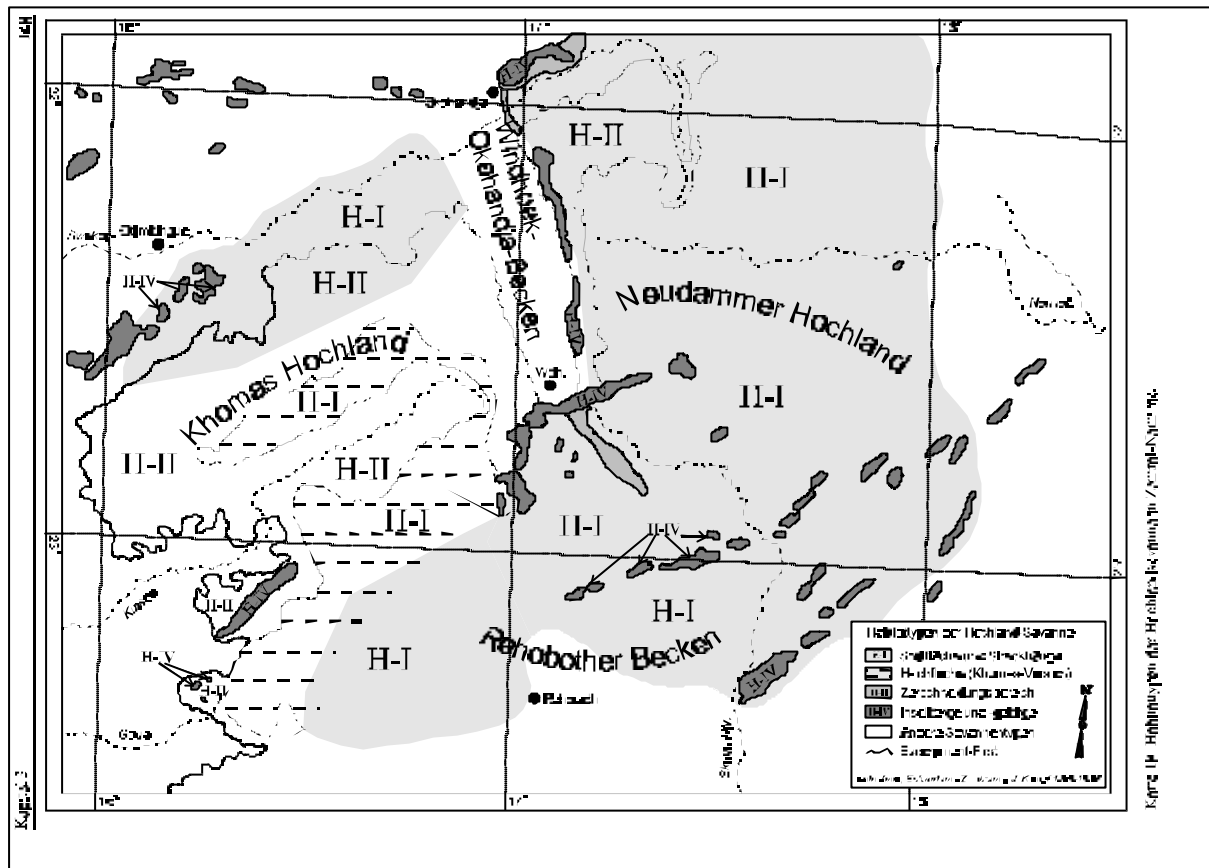
Namibia überhaupt bekannten, unterstreicht die Annahmen in Kap. 3.6.3.2 über mehrfache Arealexpansions- und -kontraktionsphasen von Taxa, deren Hauptverbreitungsgebiet heute in Südnamibia und dem Namaqualand liegt. Dort kommen die meisten der 98 Gattungen vor, 40 davon mit nur einer einzigen Art.

**Schutfächer (H-V):** Die steileren Inselbergfüße weisen gelegentlich gut drainierte Blockschutfächer auf, die als eigener Habitattyp ausgegliedert werden müssen. Sie sind nicht besonders weit ausgedehnt, haben aber aufgrund ihrer meist guten Drainage eine von der Umgebung differierende Bedeckung. Es dominieren Chamaephyten und Horstgräser in Spalten mit Feinsediment und sukku-lente Wuchsformen auf den Schuttkegeln. Der Bedeckungsgrad übersteigt selbst in besseren Regen-zeiten selten 20 %.

**Pedimentbedeckungen (H-VI):** Die meisten Pedimentsäume an Inselbergen sind kolluvial überdeckt. Die Substrattextur variiert dabei von sandigen Korngrößen bis zu tonigem Schluff. Insbesondere die feineren Kolluvien begünstigen ähnlich wie die Rivierverfüllungen (Habitattyp H-III) perennierenden Graswuchs, sofern keine übermäßige Schädigung durch Beweidung eintritt.

Ähnlich wie bei den Habitattypen der Namib entspricht die o. g. Einteilung einer Generalisierung, die lokale Varietäten nicht berücksichtigt. Sie entspricht aber dennoch in hohem Maße den von VOLK & LEIPPERT (1971: 8) ausgegliederten Standorttypen der Hochlandsavanne auf dem südwestlichen Neudammer Hochland unter kleinräumiger Betrachtung. Dort werden genannt:

1. „Grobblockige Felshalden auf Bergkämmen und Steilhalden mit guter Wasserversorgung und humosen, dunklen Böden in Spalten, Klüften und Taschen“ (entspricht in weiten Teilen dem Typ H-V).
2. „Hügel mit skelettreichen, flachen bis tiefgründigen Böden mit gelb- und rotbrauner Feinerde; Wasserabfluß verstärkt“ (entspricht überwiegend Typ H-I in stärker reliefierter Variante, bzw. Typ H-II).
3. „Verebnungen mit lehmig-sandigen, tiefgründigen, rotbraunen Böden“ (entspricht Typ H-I).
4. „Eintiefungen mit skelettarmen, mächtigen dunklen Böden, meist mit Zuschußwasser und zeitweise stark durchfeuchtet (Omuramba)“ (entspricht Typ H-III).
5. „Flußläufe mit Schwemmböden und lange anhaltender Grundfeuchte (Riviere)“ (entspricht den sandigeren Varianten von Typ H-III).
6. „Standorte über Kalkgestein oder Kalkkrusten (selten)“ (entspricht Typ H-I mit Calcrete).



Karte 18: Habitattypen der Hochlandsavanne in Zentral-Namibia

### 3.6.3.4 Savannen der Randstufenlücke und der Kalahari

Zwischen Khan und Ugab ist keine markante Geländestufe (Escarpmnt) ausgebildet. Die Rumpflfläche erstreckt sich dort von der Küstennamib bis zum Hochlandsscheitel und mit dann ostwärtiger Neigung weiter ins Kalahari-Becken (vgl. Blockbild in Kap. 4.2). Die Vegetation des westlichen Parts dieser Fläche, Namib- und Prä-Namib bis etwa zur Länge des Erongo-Westrands, wurde bereits in Kap. 3.6.3.1 dargestellt. Östlich der Prä-Namib ist keine nennenswerte Kontraktion der Phanerophyten-Vegetation auf die Entwässerungslinien mehr feststellbar. Lediglich Wuchshöhen über 10 m sind im westlichen Teil dieser Dornbuschsavanne noch überwiegend auf Riviere beschränkt. Insgesamt bietet sich ein recht einheitliches Bild der flächenhaften (zonalen) Vegetation. Auch die Artenzusammensetzung der einzelnen Habitattypen unterscheidet sich im Gegensatz zur Wüste und Halbwüste nur noch gering. Unter Berücksichtigung der entsprechenden Generalisierungsebene (Kap. 3.5.4, S. 96) erscheint zwischen ca. 16°E und 18°E nur noch eine Differenzierung in drei Habitattypen und zwei Untertypen notwendig:

**S-I:** Flächen, inklusive die weit verbreiteten Spülrinnen und kleineren Riviere

**S-Ia:** Flächen mit Böden aus verwittertem Festgestein und/oder mit Hartkrusten (v. a. Calcrete)

**S-Ib:** Kolluvial überdeckte Flächen (weit verbreitet z. B. in intramontanen Becken)

**S-II:** Riviertäler und deren Alluvialbereiche; östlich des Erongo sind selbst die größeren Riviere, wie Omaruru oder Khan, nicht stark eingeschnitten

**S-III:** Inselberge und deren Trockenhänge.

Zusätzlich kommen azonal einige räumlich nur gering ausgedehnte Habitattypen vor, die als Varietäten von S-I anzusehen sind. Zu nennen sind v. a. saisonal wasserbedeckte Pfannen (z. B. auf dem Hochlandsscheitel auf den Farmen Okarumateru oder Heuwelsrus) als weitgehend vegetationsfreie Bereiche oder als Graspfannen (vgl. KEMPF 1994: 108f) sowie kleinere Dünenformen oder Sandakkumulationen (z. B. auf Farm Teufelsbach, 20 km südlich von Okahandja).

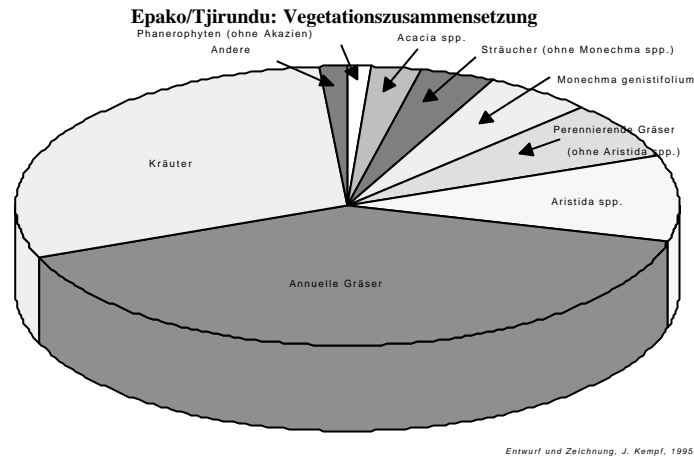
Ungefähr ab östlich von 18°E bilden gut drainierte mächtige Sanddecken der Kalahari die Substratgrundlage für die von Mega-Phanerophyten dominierte, sog. Kameldornsavanne (GIESS 1971, 1998: 13). Sie geht nach Süden über in trockenere Bereiche mit einer Baum-Strauchsavanne (Mikro- und Meso-Phanerophyten dominieren, Mega-Phanerophyten sind kontrahiert auf Zwischendünenbereiche und Abflußlinien). In den feuchteren nördlichen Breiten nimmt die Dominanz der sehr hohen Phanerophyten noch zu, so daß die potentielle natürliche Vegetation sehr wahrscheinlich von mehr oder weniger lichten Trockenwäldern gebildet wurde. Hinweise darauf finden sich in alten Reisebeschreibungen, z. B. bei HAHN & RATH (1859: 298 und Karte). GALTON (1853: 91) beschreibt die Aussicht vom Omborokoberg bei Ehuameno (ca. 35 km nördlich der Omatakoberge) als lichte Wälder im Osten, während südlich der Omatakoberge fast ausschließlich dichter Dornbusch vorkam. Nördlich des Waterbergs begann nach HAHN & RATH (1859: 298f) eine Zone der Palmensavanne mit ausgedehnten Grasländern, unterbrochen von Laubwäldern, die sich bis ins östliche Ovamboland zog (HAHN 1857 in LAU 1985 IV: 993). Heute sind sowohl weite Bereiche des westlichen Kalaharirands (z. B. südlich des Waterbergs bis ins westliche Sandveld) als auch der Palmensavanne von Dornbusch bewachsen. Dies ist vermutlich als Folge des durch das Beweidungsmanagement beeinflussten Mosaik-Zyklus der Savannenvegetation zu werten und repräsentiert daher nicht die naturnahen Dichteverhältnisse bestimmter Phanerophyten (KEMPF 1994: 122-135).

Die Dornbuschsavanne in der Ausprägung der gemischten Baum- und Strauchsavanne stellt ein typisches Grasland mit einem wechselnden Anteil unterschiedlicher Akazien dar (GIESS 1998: 13). Im Westen überwiegen vor allem *Acacia reficiens* subsp. *reficiens*, *A. erubescens* und *A. hebeclada*

subsp. *hebeclada*. Nach Osten treten *A. tortilis* subsp. *heteracantha* und *A. fleckii* hinzu. *A. mellifera* subsp. *detinens* ist durchgängig weit verbreitet und bildet stellenweise sehr dichte Flecken mit bis zu 10.000 Individuen pro Hektar (KEMPF 1994: 137). Die dichteste Verbuschung tritt im weit ausgedehnten Habitattyp S-Ia auf. Folgende Phanerophyten sind innerhalb der Dornbuschsavanne ebenfalls weit verbreitet: *Boscia albitrunca* var. *albitrunca*, *Ziziphus mucronata* subsp. *mucronata*, *Catophractes alexandri*, *Combretum apiculatum* subsp. *apiculatum*, *Terminalia prunioides*, *Grewia bicolor*, *G. flava*, *G. flavescens* var. *flavescens* (Tiliaceae), *Lonchocarpus nelsii* (lokal auf tiefsandigeren Böden) und *Dichrostachys cinerea* (auf Calcrete). Die Galerievegetation der Riviere mit dem Habitattyp S-II umfaßt stellenweise sehr hohe, waldartige Altbestände von *Acacia erioloba* oder *Faidherbia albida* mit nur geringem Unterwuchs, wie z. B. am Omaruru-Rivier östlich des Ortes Omaruru bis zu den Farmen Waldfrieden und Ondonganji.

Den Unterwuchs bilden Chamaephyten wie *Monechma genistifolium*, *Leucosphaera bainesii*, *Tribulus zeyheri*, *T. terrestris* oder auch *Ehretia rigida* (Boraginaceae). Bei den Gräsern überwiegen *Aristida* spp., *Stipagrostis uniplumis* var. *uniplumis*, *S. ciliata*, *Enneapogon desvauxii*, *Triraphis ramosissima*, *Eragrostis annulata*, *E. nindensis*, *Setaria verticillata*, *Brachraria glomerata* und *Agrostis lachnantha* var. *lachnantha*. Lokal sind auch die Geophyten *Boophane disticha* und *Ammocharis tinneana* (beide Amaryllidaceae) häufig.

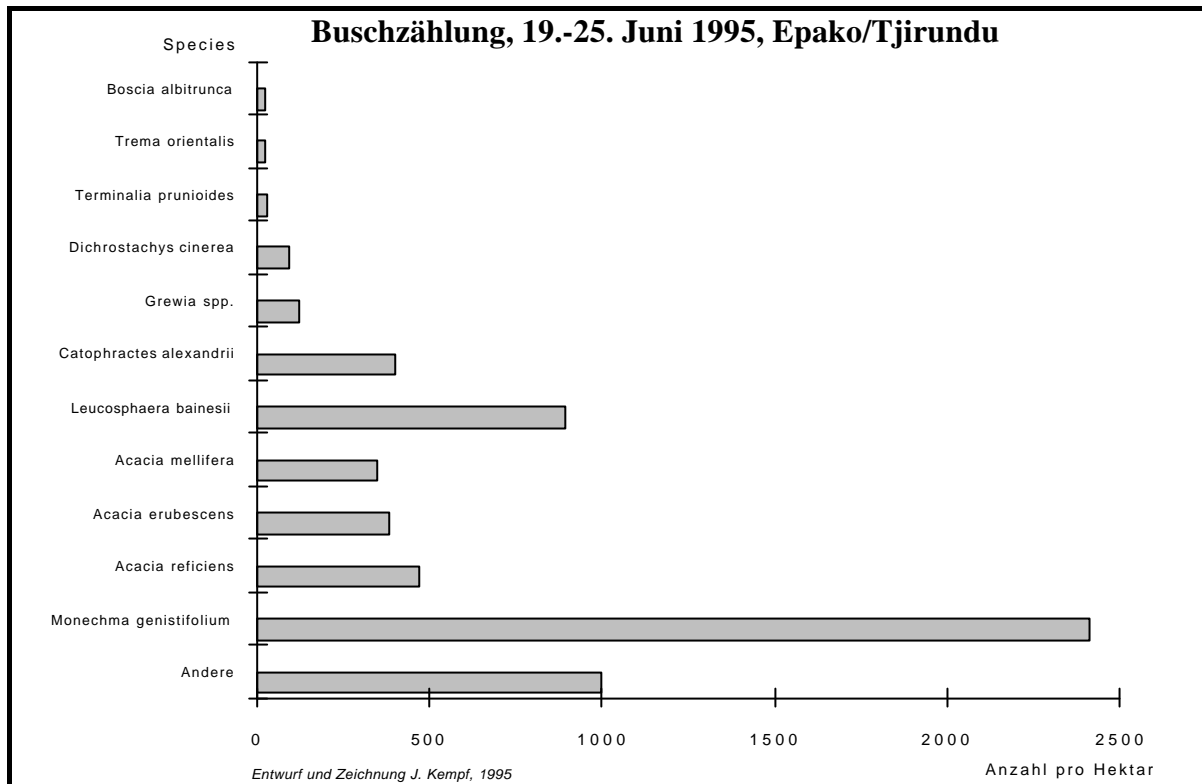
Im Juni 1995 wurde mehrfach ein Referenzgebiet innerhalb der Dornbuschsavanne begangen und zusammen mit einer Arbeitsgruppe des *Department of Research and Training (Ministry of Agriculture, Water and Rural Development)* umfangreiche Aufnahmen durchgeführt. Mit den Wildfarmen Epako und Tjirundu wurde ein Gebiet ausgewählt, das zwar heute keiner landwirtschaftlichen Nutzung mehr unterliegt, dessen Vegetation aber in der jüngeren Vergangenheit sicherlich in gewissem Maße anthropogen beeinflusst wurde. Dennoch unterscheidet sich das Veld der Wildweide von dem der umliegenden kommerziellen und kommunalen Viehweiden erheblich, so daß die Wiederherstellung eines „naturnäheren“ Gleichgewichts für das untersuchte Areal angenommen wird. Der Vergleich mit dem nördlich angrenzenden Gebiet der Gästefarmen Schönfeld-Okakongo und Immenhof (beide mehrfach begangen in 1995 und 1996) sowie dem westlichen der Jagdfarm Otjumue-Ost (begangen 1994), die als langjährige Nicht-Viehweidegebiete der gleichen Zone sehr ähnliche Vegetationsverhältnisse aufweisen wie Epako-Tjirundu, unterlegt die Einstufung als Gebiet naturnäherer Verhältnisse. Teile der Aufnahmeergebnisse sind in Abb. 39 und Abb. 40 dargestellt:



**Abbildung 39:** Vegetationszusammensetzung des Aufnahmegebiets Epako-Tjirundu. Es überwiegen Chamaephyten. Der Anteil von Phanerophyten und Hemikryptophyten ist gering.

Die Dominanz der Therophyten (v. a. annueller Gräser) mit über 40 % in Abb. 39 deutet die räumliche Nähe des Gebiets zur Prä-Namib-Halbwüste an, die etwa 30-40 km weiter westlich beginnt. Sie kann aber mit geringerer Wahrscheinlichkeit auch eine nutzungsbedingte historische Spätfolge sein. Perennierende Gräser (Hemikryptophyten) erreichen knapp 17 % der Gesamtvegetation. Nach Osten nimmt deren Anteil zu. Der Anteil von Meso- und Mega-Phanerophyten ist mit ca. 4 % dagegen sehr gering und liegt weit unter dem zonalen Wert für weidewirtschaftlich genutzte Gebiete. Dies ist teilweise darauf zurückzuführen, daß ein beträchtlicher Teil des Untersuchungsareals in Habitattyp S-Ib liegt und die feinmaterialreichen Kolluvien eher Graswuchs fördern (Kap. 3.6.3.3, S. 146). Mit 38 % erreichen Chamaephyten und Mikro-Phanerophyten (Kräuter und Sträucher) einen hohen Vegetationsanteil, der in Nicht-Kolluvialbereichen noch höher liegt.

Aus Abb. 40 geht hervor, daß v. a. *Monechma genistifolium* und *Leucosphaera bainesii* die Kraut- und Strauchschicht beherrschen. Sie dürfen als charakteristisch für den westlichen Teil der Dornbuschsavanne angesehen werden. In gestörten Bereichen, z. B. wo die Grasschicht intensiver Beweidung unterlag, können sie trockenzeitlich (ohne Therophyten) fast Reinbestände bilden (z. B. Okakoara-Fläche östlich von Karibib mit über 12.000 Individuen pro Hektar). Ihr hoher Anteil in der Zählung könnte ebenfalls nutzungsbedingt sein. Bei den Phanerophyten überwiegen Akazienarten bei weitem. Trotzdem liegt er in weidewirtschaftlich genutzten Gebiete der gleichen Zone bis zu sechsmal höher. *Faidherbia albida* bildet waldähnliche Flecken als Galerievegetation entlang der größeren Riviere im östlichen Teil des Aufnahmegebiets, v. a. am Epako-Rivier.



**Abbildung 40:** Zählung der Gehölzvegetation (Subspecies nicht differenziert) im Aufnahmegebiet Epako-Tjirundu nach Daten des *Department of Research and Training (Ministry of Agriculture, Water and Rural Development, Windhoek)*. Erkennbar ist die klare Dominanz der Chamaephyten *Monechma genistifolium* und *Leucosphaera bainesii*.

Bemerkenswert ist aus phytogeographischer Sicht das Auftreten von *Trema orientalis* (*Ulmaceae*), einer typischen Pflanze aus feuchteren Regionen der Ostseite des Kontinents (Zimbabwe, Moçambique, Transvaal, Natal). Sie bildet als einzige Ulmaceenart Namibias ein disjunktes Areal im westlichen Teil der Dornbuschsavanne. Da im südlichen Afrika an Ulmengewächsen außer *Trema orientalis* nur noch *Chaetacme aristata* sowie drei *Celtis*-Arten heimisch sind und *Celtis* spp. auch im Südkap vorkommt, ist denkbar, daß auch das namibische *Trema*-Areal ein Reliktareal aus Zeiten veränderter Klimazonierung repräsentiert (vgl. S. 140ff), obwohl es sich um ein Taxon der *Palaeotropis* handelt. Für diese Sichtweise sprechen auch die physiognomischen Anpassungen von *Trema orientalis*. Im Gegensatz zu den die Formation dominierenden Akazien, deren Architektur ausschließlich von plagiotropischen<sup>1</sup> Achsen geprägt ist, was zu den typischen weit ausladenden Kronen dieser Savannenarten führt, folgt *Trema orientalis* einem anderen Bauschema. Ihre Architektur ist nach ROUX (1968) bestimmt durch einen monopodialen orthotropischen Stamm und plagiotropischen Nebenachsen (Zweige). Das erleichtert die Reizorientierung bei Beschattung und macht *Tre-*

<sup>1</sup> plagiotropisch: durch Krümmungsbewegungen in eine Gleichgewichtsposition schräg zur Reizrichtung geführt; Ggs.: orthotropisch: Orientierung parallel zur Reizrichtung (hier als Lichtreiz).



*ma orientalis* nach HALLÉ et al. (1978: 204) zu einer typischen Art des Unterwuchses in Feuchtwäldern durch optimierte Effizienz der Lichtinterzeption. Es ist durchaus beachtlich, daß Taxa mit derartigen Bauplänen in den offenen, trockenen Savannen Namibias auftreten, wo Beschattung selbst beim Photosynthesepfad der Gräser keine Rolle zu spielen scheint. Die Annahme ehemaliger Arealexpansionsphasen oder -verbünde könnte eine Erklärung bieten.

Die Inselberge der Dornbuschsavanne (Habitattyp S-III) enthalten zusätzlich zu den zonalen Arten v.a. im westlichen Teil auch azonale Elemente, vorwiegend nicht-assimilierende Stammsukkulenten. So treten in den Tjirundu-Bergen wie auch im Erongo u. a. *Commiphora spp.*, *Othonna protecta*, *Moringa ovalifolia* oder *Cyphostemma currorii* (Vitaceae) auf. Häufiger sind auch *Sterculia africana*, *S. quinqueloba*, *Euphorbia guerichiana*, *Maerua parvifolia* und *Aloe spp.*. Insgesamt ist die Buschdichte auf den Inselbergen deutlich geringer. An Gräsern wurde v. a. *Triraphis ramossissima* festgestellt.

Im Bereich der Kalahari-Sanddecken, die nach GIESS (1971, 1998: 13) im zentralen Teil von der sog. Kameldorn-Savanne, in südlichen von einer Baum-Strauchsavanne und im nördlichen von Baumsavannen oder Trockenwald eingenommen werden (vgl. Karte 16), wird die Differenzierung in bestimmte Habitattypen erschwert. COLE & LE ROEX (1978) und COLE (1986: 252) stellen hier eine enge Anlehnung der Pflanzengemeinschaften an die geologisch-pedologischen Determinanten fest. Die beträchtliche flächenhafte Ausdehnung der einzelnen Typen läßt den klimazonalen Faktor zudem großräumig hervortreten, während kleinräumig edaphische Faktoren die Vegetationsausprägung bestimmen (vgl. auch COLE 1985). Vor allem eine Unterscheidung in Krustenflächen (bedeckt und unbedeckt), helle Mobilsande und verwitterte, anlehmige Rotsande ist angebracht, da sich insbesondere die Besatzdichten der einzelnen Arten substratspezifisch deutlich unterscheiden.

Im einzelnen können die Habitate folgendermaßen gegliedert werden:

**K-Ia:** Flächenhabitate auf mächtigen, undifferenzierten Sanddecken und Längsdünenkörpern

**K-Ib:** Flächenhabitate auf Sanddecken über flachgründigen Kalkkrusten

**K-Ic:** Flächenhabitate auf abgedeckten Kalkkrusten und/oder Zwischendünenbereichen („Molapos“) mit oder ohne Bodenbildung

**K-IIa:** Rivierterrassen- und Pfannenrandhabitate auf mehr oder weniger verwitterten Lockersanden, incl. aktueller Schwemmbereiche

**K-IIb:** Rivierterrassenhabitate auf fein texturiertem Alluvialmaterial

**K-IIc:** Rivierterrassen- und Pfannenrandhabitate auf abgedeckten Kalkkrusten mit oder ohne Bodenbildung

**K-III:** Pfannenhabitate (zeitweise wasserbedeckt oder wassergesättigt)

**K-IV:** Inselberghabitate

**K-V:** Habitate der Pedimentbedeckungen, Sandrampen, Sandschleppen (mehr oder weniger stark verwittert)

Die unterschiedlichen Habitattypen führen auch in der vegetationsgeographisch monoton erscheinenden Kalahari zu einer Fülle von Vegetations-Assoziationen. HINES (1992, unpubl.) differenziert auf der Basis von Braun-Blanquet-Florenaufnahmen allein 18 solcher Assoziationen im ehemaligen östlichen Buschmannland, nördlich des Untersuchungstransekts. LEISTNER (1967) unterscheidet grundsätzlich 6 Habitattypen in der südlichen Kalahari: Pfannen, Rivierbetten, Rivier-Ufer und Oberflächencalcrete, Sand, kompakter Sand, Dünen.

Aufgrund der im Gegensatz zum Areal der Dornbuschsavanne weit häufigeren tiefgründigen Sandböden tritt nach Osten hin ein markanter Wandel hin zu mehr psammophilen Arten ein. Bei den Phanerophyten dominiert fast durchgängig *Acacia erioloba* zusammen mit *Terminalia sericea*, die auf Flächenhabitaten sicherer Indikator für Calcrete mit meterdicker Sanddecke ist. Im Grenzbereich zum Kalahari-Trockenwald sind zusätzlich *Burkea africana* und *Baikiaea plurijuga* verbreitet. Arten der Dornbuschsavanne, wie *Acacia mellifera* subsp. *detinens*, *A. hebeclada* subsp. *hebeclada*, *Ziziphus mucronata* subsp. *mucronata* oder *Dichrostachys cinerea* ziehen entlang der Rivierläufe, abgedeckter Kalkkrusten oder Zwischendünenbereiche weit in die Kameldornsavanne hinein. Im südlichen Bereich treten psammophile Arten der Nama-Karoo, wie z. B. *Acacia haematoxylon*, *Crotolaria virgultalis*, *Centropodia glauca* oder *Stipagrostis amabilis* hinzu (vgl. auch Arealkarte bei VOLK 1966: 42).

Als weitere Charakterarten der Kameldornsavanne nennt GIESS (1971: 1998: 13) *Grewia flava*, *Tarchonanthus camphoratus*, *Rhus ciliata*, *Ozoroa paniculata* sowie die Gräser *Eragrostis pallens* und *Aristida stipitata*. Eigene Aufnahmen erbrachten zudem die Feststellung einer weiten Verbreitung der *Poaceae*-Arten *Stipagrostis uniplumis* var. *uniplumis*, *Antephora pubescens*, *Schmidtia pappophoroides*, *S. kalahariensis*, *Brachraria nigropedata*, *Odyssea paucinervis* (v. a. auf Pfannenranddünen), *Sporobolus fimbriatus*, *Melinis repens* subsp. *repens*, *Heteropogon contortus*, *Cenchrus ciliaris*, *Digitaria eriantha*, *Eragrostis rigidior*, *E. lehmanniana* var. *Lehmanniana*, *Chloris virgata*, *Cynodon dactylon*, *Dactyloctenium aegyptianum* u. a..

Häufigere Chamaephyten des Sandvelds sind *Petalidium variable*, *Gisekia africana* var. *Africana*, *Polygonum limbatum*, *Commelina forskoolii*, *Heliotropium ovalifolium*, *Sesbania macowiana*, *Trianthema triquetra* subsp. *triquetra*, *Hermbstaedia linearis*, *Portulaca hereroensis*, *Leucosphaera bainesii* (auf Calcrete), *Ipomoea coptica*, *Huernia verekeri* var. *verekeri*, *Tribulus terrestris*, *Duvalia polita*, *Pupalia lappacea* und *Sansevieria pearsonii* (vorwiegend auf gestörten Stellen, etwa an durch Dongas drainierte Kolluvien). An Phanerophyten kommen auch *Albizia anthelmintica*, *Acacia erubescens*, *A. fleckii*, *A. tortilis* subsp. *heteracantha*, *A. luederitzii* var. *luederitzii*, *Cassine transvaalense*, *Terminalia prunioides*, *Combretum apiculatum* subsp. *apiculatum*, *C. imberbe*, *C. hereroense* subsp. *hereroense*, *Ximenia americana*, *Grewia bicolor*, *Croton gratissimus* var. *gratissimus*, *Lonchocarpus nelsii* subsp. *nelsii*, *Boscia albitrunca*, *Catophractes alexandri*, *Sclerocarya birrea* subsp. *caffra* und *Commiphora* spp. vor. Geophyten, wie *Eriospermum bakeranum*, *Boophane disticha* oder *Nerine laticoma* wurden eher selten beobachtet. In Pfannenhabitaten, z. B. der Otjombindi-Pfanne, gedeihen häufig Palmen der Art *Hyphaene petersiana*. Desweiteren sind Wurzelparasiten der Gattung *Striga* sowie Pilze, wie *Terfezia pfeilii* (*Terfeziaceae*) und die mit *Macrotermes michaelensi* (Termiten) in Symbiose lebenden *Termitomyces schimperi* (*Agaricales*, „Omajova“-Termitenpilz) verbreitet.

Der Bedeckungsgrad der Sandveld-Flächen variiert saisonal sehr stark. Regenzeitlich kann 90-100 % Bedeckung erreicht werden. Je nach Gehölzanteil, Anteil annueller Gräser und Beweidungsregime kann dieser Wert unter 20 % absinken. Zu Verbuschung neigen Zwischendünenbereiche (v. a. mit *Dichrostachys cinerea*), aber auch stärker verwitterte, ursprünglich sandige Pedimentbedeckungen mit roten Arenosolen (*Chromic* oder *Rhodic Arenosols*). Die meisten Längsdünensysteme der nördlichen und südlichen West-Kalahari sind von höheren Mega-Phanerophyten bewachsen (*Acacia* spp.). Die dünnsten Bedeckungen weisen Tonpfannen (Habitattyp K-IV), Calcrete-Terrassen und -flächen (Habitattypen K-IIc und K-Ic) sowie v. a. Dünenmittelhänge (Habitattyp K-Ia) auf, da sie von oft weitständigen Hemikryptophyten und Therophyten bedeckt sind.

Auch in dieser Zone enthalten die Inselberghabitate (K-IV) einen beträchtlichen Anteil azonaler Elemente, vorwiegend aus zonal anderen (feuchteren?) Klimabereichen. Besonders deutlich wird dies am Waterberg, wo nach RUTHERFORD (1972: 11f, 1975) sich die Plateauvegetation „fast vollständig“ von derjenigen der umliegenden Dornbusch-Ebenen unterscheidet und eine floristische Singularität innerhalb der Baumsavanne bildet (vgl. auch die Vegetationsklassifikation des Waterbergs von JANKOWITZ & VENTER 1987). Der phytogeographische Sonderstatus des Waterberg-Plateaus wurde bereits von KORN & MARTIN (1937: 467) erkannt, da BOSS dort

disjunkte Areale von zahlreichen Pflanzen entdeckte, deren rezentes Hauptareal im Osttransvaal liegt. Daraus wird auf pleistozäne Arealbrücken durch die Kalahari geschlossen. Sehr ähnliche Bezügen weisen auch disjunkte Areale der Waterberg-Amphibienfauna auf (vgl. MERTENS 1955).

#### 3.6.4 Zum biologischen Alter der Namib, respektive deren Aridität

Neben der Darstellung aktueller Milieuindikatoren hat die phytogeographische Charakterisierung des Untersuchungsgebiets in den Kapiteln 3.6.1, 3.6.2 und 3.6.3 auch Indizien aufgezeigt, die paläo-ökologisch-argumentativ ausgewertet werden können. Wie schon anhand von Tab. 1 (Kap. 3.2, S. 30) gezeigt, repräsentieren die Florenregionen bestimmte Milieus mit bestimmten charakteristischen Formationen, denn die einzelnen Florenelemente, welche phytogeographische Region und Formation definieren, zeigen ebenso charakteristische Milieuanpassungen. Daraus folgt eine deduktive Deutbarkeit des (Paläo-) Milieus bei Kenntnis der (Paläo-) Formation und, umgekehrt, (aktualistisch) die Möglichkeit eines induktiven Analogieschlusses auf die (wahrscheinliche) Paläoformationsausprägung bei vorliegenden anderweitigen Paläo-Milieuindikatoren (z. B. geomorphogenetischen oder pedogenetischen). Das Arbeitsmodell von Abb. 36 (S. 94) unterstreicht den Zusammenhang zwischen den (Paläo-) Milieuindikatoren, (Paläo-) Vegetationsformationen (erschlossen aus den phytogeographischen Indizien) und Formungskreisen (erschlossen aus exogener Realform).

Es stellt sich in Konsequenz die Frage, ob aus den phytogeographischen Indizien eine (relative) zeitliche Einordnung bestimmter Milieus ableitbar ist, oder ob wenigstens geomorphogenetische Erkenntnisse gestützt werden können. Insbesondere gilt dies für den jüngsten feststellbaren bedeutenderen Umschwung, nämlich vom Morphomilieu mit tiefgründiger chemischer Verwitterung und Bodenbildung zum Morphomilieu mit eher physikalischer Verwitterung, Krustenbildung oder linienhafter Eintiefung (ohne diese Prozesse an dieser Stelle einem bestimmten Milieu kategorisch zuzuordnen). Dieser Umschwung wird gemeinhin als Beginn semi-, sub- oder vollarider Klimabedingungen im südwestlichen Afrika, bisweilen auch im gesamten südlichen Afrika gesehen. Um wechselseitige Fehlinterpretationen und Zirkelschlüsse weitmöglichst auszuschließen, soll darauf verzichtet werden, allein aufgrund phytogeographischer Indizien auf Paläomilieus zu schließen, genau wie darauf verzichtet wird, allein geomorphologische Indizien für die Erklärung der phytogeographischen Verbreitung heranzuziehen. Auf das Arbeitsmodell bezogen bedeutet dies: das Basismodell von Abb. 34 kann nicht allein als Erklärung der Überlagerungsmatrix von Abb. 35 gelten und umgekehrt. Beide Modellteile sind unabhängig zu erarbeiten und Parallelitäten oder Nicht-Parallelitäten erst nach Aufnahme

der jeweils verfügbaren Indizien zusammenzuführen. So wurden in Kap. 3.6, abgesehen von der Gliederung in Habitattypen, keinerlei morphologische oder gar morphogenetische Aussagen getroffen. Die Frage nach dem Alter von Wüstenverhältnissen im Bereich der Namib und damit verbunden auch die nach der Dauer subhumider bis semiarider Verhältnisse in deren Hinterland wird in der Literatur vor 1990 kontrovers diskutiert. Die Idee eines sehr großen Alters der Namib mit Konsequenz einer sehr langen und ungestört ariden Phase seit dem Mesozoikum wird auf GEBIEN (1938) und KOCH (1961: 29) zurückgeführt, die solche Zeiträume für die Entwicklung der in der Dünen-Namib endemischen Tenebrioniden-Fauna (*Coleopterae*) mit ca. 30 endemischen Gattungen und 200 Arten als notwendig erachteten. Phytogeographische Belege für ihre These bringen GEBIEN (1938) und KOCH (1961, 1962) nicht, sondern die Alterseinstufung erfolgt mit Hinweis auf frühe geologische Forschungen: „*Ohne Zweifel sind die Tiere der Namib hoch spezialisiert und seit unendlichen geologischen Zeiten von der Fauna des Binnenlandes getrennt*“ (GEBIEN 1938: 39). Unterstützend verweist KOCH (1962) auf die bei KAISER (1926 I: 321) geäußerte Vermutung eines kretazischen Alters des Benguela-Auftriebssystems, das als Ursache der Aridität gesehen wird. Zu einer ähnlichen zeitlichen Einschätzung kam bereits ROGERS (1922: 8) im westlichen Südafrika.

KAISER (1926 I: 321) stützt seine Vermutung auf den Nachweis epirogenetischer Bewegung in der Südnamib, die durch die Aktivität der Vulkane des Klinghardt-Gebirges (Sperrgebiet) mit der Bildung von Phonolit-Schloten markiert wird. Während dieser Zeit soll noch humides Klima mit Verkarstungserscheinungen geherrscht haben. Zeitlich parallelisiert KAISER (1926 I: 320) die Klinghardt-Phonolite mit den südafrikanischen und namibischen Kimberlit-Schloten, die (richtigerweise) in die Kreide eingeordnet werden. In der Endphase der Vulkantätigkeit sei es zu einem Klimawandel (arider) gekommen, den KAISER (1926 II: 312ff) als Ursache für die Ausbildung seiner Pomona-Quarzschichten sieht. Dabei handelt es sich um Kieselkrusten (Silcrete) über Verwitterungsprofilen mit Bohnerzvorkommen. Allerdings sieht KAISER (1926 II: 313) die Verkieselung als Indiz für hocharide Verhältnisse, was sich später als ebenso zweifelhaft - ja falsch - erwiesen hat, wie die zeitliche Parallelisierung der Klinghardt-Phonolite mit den Kimberliten des südlichen Afrika (Kap. 7.2), sowie das Alter des Benguela-Systems (Kap. 4.1.1). Die geowissenschaftliche Begründung für KOCHs (1961: 29) Postulat einer seit dem Mesozoikum hochariden Namib-Küstenwüste ist damit hinfällig. Sie wirkt aber in einigen Arbeiten noch nach - z. B. bei WILKINSON (1990: 138), der die älteste Talbildung in der Zentral-Namib unter arid-semiariden Bedingungen aufgrund der von ihm ins

Eozän datierten Talverfüllung (Leukop-Konglomerat-Formation) ins Paläozän stellt und damit die Kreide-Tertiär-Wende als Beginn der Aridisierung sieht (Kap. 4.2.2).

Die 70er Jahre erbrachten eine Reihe geowissenschaftlicher und ozeanographischer Erkenntnisse, die eine Neudiskussion des Alters der Namib-Wüste erforderlich machte. Sie werden in den folgenden Kapiteln dargestellt. Nach VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 72) bestand mit der Ausbildung von Kaltwässern im südlichen Ozean ab dem frühen Oligozän (ca. 35 Ma) die theoretische Möglichkeit einer nordwärts gerichteten Benguela-Strömung (Kap. 4.1.1). Die gravierendsten Veränderungen sieht er aber im finalen Miozän (4,7-4,3 Ma) mit der Maximalausdehnung des antarktischen Eisschildes und schließlich mit den frühen nordhemisphärischen Polvereisungen um ca. 2,6 Ma (Endpliozän) sowie den folgenden pleistozänen Zyklen. Als biologisches Hauptargument für einen alten (früholigozänen) Ursprungszeitraum der Namib-Wüste nennt VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 68) den hohen Anteil an Endemiten und deren taxonomischen Reichtum: „*The very high degree of endemism in the Namib Desert biota indicates the great antiquity of this desert biome in which, in the course of time, species of the basic southern West African tribes ventured to migrate.*“ Am Ende des Artikels nimmt VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 71) eben dieses „indizierte“ Alter als Erklärung für den taxonomischen Reichtum: „*The great age of the desert biome and its constant climate explains its taxonomic richness.*“ Unter kritischer Betrachtung könnte hier ein Zirkelschluß gesehen werden, wenn einerseits ein hoher Endemitenanteil hohes Alter indizieren soll, andererseits das vermutete hohe Alter eben dieses Faktum des Endemismus erklären soll.

Gleichzeitig wird auf gut belegte Nachweise hingewiesen, wonach sich das Benguela-System während pleistozäner Glazialphasen bis ins Angola-Becken weit nach Norden verlagert hat und das Winterregengebiet des Kaplands nord- und ostwärtige Expansion zeigt: „*This implies a northward extension of the Namib Desert and an aridification of the hinterland as far north as the Congo*“ (VAN ZINDEREN BAKKER 1975: 69). Für die zentrale Namib wird allerdings ein arider Kernbereich postuliert. Die für diese These genannten „beweiskräftigen“ Endemiten beschränken sich ausschließlich auf Faunen-Taxa der Dünen-Namib. An Florenbelegen werden lediglich die ebenfalls auf die Dünen-Namib beschränkten *Stipagrostis sabulicola* und *Acanthosicyos horridus* (Kap. 3.6.3.1) sowie die *Welwitschia mirabilis* der (nördlichen) Flächen-Namib genannt. Nimmt man die *Welwitschia* aus, deren Habitat zu einem beträchtlichen Teil in der nördlichen Namib, also außerhalb des postulierten dauerhaft ariden Kernbereichs liegt (ihr Status wird weiter unten diskutiert), so verbleiben an argumentativ eingesetzten Taxa nur solche der Namib-Sandsee (Großer

Erg, Habitattypen A7, B7, C7 in Kap. 3.6.3.1). Die Habitatkategorie 7 kann aber keinesfalls repräsentativ für die gesamte Namib gelten, da ihre meridionale Ausdehnung mindestens bis zum Oranje reicht und somit räumlich Anschluß zu Arealen der Nama-Karoo und der *Capensis* besteht. Diese sind ebenfalls reich an Endemiten (wahrscheinlich sogar noch erheblich reicher als die Namib-Wüste, s. u.). Zudem besteht die Wahrscheinlichkeit, daß die Dünen-Namib-Habitate ältere Habitattypen überdecken, also jünger sind. Dies wird durch die eigenen Beobachtungen und die phytogeographische Zonierung von JÜRGENS (1991) unterstrichen (Kap. 3.6.1, insbesondere S. 101).

Eine argumentative Verwendung von ausschließlich solchen Dünen-Endemiten zur Altersbestimmung ist also problematisch, zumal das Alter der rezenten Namib-Draa seit BESLER (1980: 17ff) als höchstens Mittelpliozän bezeichnet werden kann. Zwar nimmt BESLER (1980: 18) eine mitteltertiäre (oligo-miozäne?) Proto-Dünen-Namib gleicher Ausdehnung an, doch vermerkt sie eine deutliche „Zäsur“ (Diskordanz) zwischem altem und jungem Erg, während deren Ausbildung feuchtere Verhältnisse bestanden haben sollen. Dabei handelt es sich um eine Phase mit den Reliefgenerationen Flächenbildung (Kompaktion und Diagenese, Dünen-Einebnung, Bodenbildung, Krustenbildung und Einschneidung). Eine Existenz von Habitattypen A7, B7 oder C7 kann während dieser „Zwischenwüsten-Feuchtphase“ ausgeschlossen werden, da gerade die von VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 67f) genannten Arten sehr spezielle evolutionäre Anpassungen aufweisen: „*Very peculiar adaptations to life in ever-moving sand have been described [...]*“ (vgl. auch Fußnote 1, S. 100). Darin ist auch der Grund zu sehen, warum die erwähnten Taxa in den (bewachsenen, fossilen) Dünensystemen der Kalahari (Habitattyp K-Ia) nicht vorkommen, dagegen aber teilweise im Skelettküsten-Erg, welcher dem Großen Erg ähnliche Habitate aufweist.

**Problemansprache:** Die Dünen-Namib weist eine hoch angepaßte Endemitenfauna mit einem hohen relativen evolutionären Alter in Habitaten auf, die genetisch jünger eingestuft werden müssen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Fauna aus der Reliktfauna eines eventuellen mitteltertiären Proto-Ergs an gleicher Stelle hervorgegangen ist, da zwischenzeitlich enorme Milieuveränderungen stattgefunden haben.

Ansatzpunkte zur Lösung des formulierten Problems aus biogeographischer Sicht bieten die Arbeiten von ENDRÖDY-YOUNGA (1978, 1982), die auf einer Neubearbeitung der endemischen *Coleopterae* beruhen und schlüssige Interpretationen zu deren Evolution anbieten. Dabei wird besonders auf die Habitattypendifferenzierung der Taxa Wert gelegt, die in den früheren Arbeiten von GEBIEN (1938) und KOCH (1961, 1962) unberücksichtigt blieben. Das überraschende Ergebnis von ENDRÖDY-YOUNGA (1982: 220) zeigt, daß lediglich 20 der zahlreichen Tenebrioniden-Arten des

Dünengebiets an „hyperpsammophile“ Bedingungen angepaßt sind und diese Anpassungen auf Zeitalter vor Ausbildung des Dünengebiets zurückgeführt werden müssen. Die stammesgeschichtliche Bearbeitung und Zuordnung zu Habitattypen belegt weiterhin, daß die konservativen Faunenelemente generell die Nicht-Dünenhabitats des Trockengebiets (z. B. Zwischendünenbereiche, isolierte Flächenreste, feste, bewachsene Dünenfüße oder die von Dünen vollständig umschlossenen Uri-Hauchab-Inselberge) einnehmen. Alle hyperpsammophilen Arten sollen aus diesen Elementen hervorgegangen sein.

ENDRÖDY-YOUNGAS (1978, 1982: 221) Felduntersuchungen erbrachten die Erkenntnis, daß die Populationen auf allen isolierten Flächenresten (disjunkten Arealen) innerhalb des Ergs sehr ähnlich ist und infolge der Dünengenesse keine Spezifizierung stattgefunden hat. Auch die Inselbergfauna des Uri-Hauchab wird als fast identisch mit derjenigen des Escarpments bezeichnet. Dies darf als sicherer Hinweis für ein relativ junges Alter der Namib-Dünen gelten. Bei Annahme eines hohen Alters der Dünen, das über das mittlere Pleistozän hinausgehen soll, wären Spezifizierungen innerhalb dieser Habitattypen und mit hoher Wahrscheinlichkeit eine erhöhte  $\gamma$ -Diversität (s. u.) zu erwarten. Als Beleg sei auch hier die hohe Ende-mitenzahl und hohe Diversität der südlich angrenzenden Phytochoren genannt.

Bestätigt werden diese Interpretationen durch Funde rezenter Gecko-Arten (*Gekkonidae* und *Lacertidae*) auf dem Uri-Hauchab-Massiv und anderen, völlig von Dünen umschlossenen Inselbergen (HAACKE 1975). Diese Arten zeigen nach HAACKE (1975) und HAACKE & ODENDAL (1981) eine sehr enge Verwandtschaft zu Taxa aus erheblich feuchteren, östlich gelegenen Gebieten. Ihr Areal muß erst in verhältnismäßig junger Zeit (durch Dünen?) getrennt worden sein. Auch VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 71) sieht diese Funde als „extrem wichtig“ an: „[*The discovery*] can only be explained by postulating a former more humid climate in this presently hyper-desertic area [...]. These reptiles could never have reached such isolated habitats under present-day conditions. The last contact these relict populations could have had with their main area of distribution to the east must date back to the end of the last glacial.“

Argumentative Konsequenzen gegen ein hohes Alter der Namib sieht VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 71f) hier nicht. Stattdessen werden ja pleistozäne Nord-Südverschiebungen der Namib-Grenzen postuliert. Problematisch ist allerdings dabei, daß die angesprochenen Inselberge schon bei ca. 24°S liegen und damit der „lange aride Kernraum“ räumlich stark zusammenschmilzt. Der bestimmende Einfluß von tropischen Sommerregenarten reicht ja von Norden her mindestens bis zum Swakop bei ca. 23°S (vgl. eigene Beobachtungen in Kap. 3.6.3.1, v. a. bei den B-, C- und D-



Habitaten). Damit würde für den Kernbereich nur ein relativ kleines Areal zwischen ca. 23°S und 24°S verbleiben, in dem nicht einmal die gesamte Dünen-Namib enthalten ist.

Wesentlich schlüssiger wirkt die Ablehnung der These von Wüstenbedingungen für die Namib auf Grundlage der von ENDRÖDY-YOUNGA (1978: 816) festgestellten phylogenetischen Beziehungen der Dünenfauna zu Kalahari-Karoo-Elementen. Die psammophilen Anpassungen der wenigen hyperpsammophilen Arten sind demnach als ältere Anpassungen an Habitate und ökologische Nischen in Sandflecken, wie sie z. B. an Küsten oder in Flußdeltas nahezu aller Klimazonen vorkommen, zu verstehen (ENDRÖDY-YOUNGA 1982: 222). Der Grad der Weiterentwicklung und Differenzierung dieser Anpassungen sei gering; ein Hinweis auf ältere Trockenklimate sei nicht gegeben. Stattdessen wird aufgrund des allochthonen Charakters der Fauna und der regenzeitlichen Aktivitätsorientierung der Stammformen (im Nicht-Dünenbereich der Dünen-Namib, s. o.) auf humidere Paläoklimate jüngeren Alters geschlossen:

„This fauna can be characterised by high species diversity (richness) in groups which are generally psammophilous and/or tolerant toward arid conditions, but is highly impoverished in other groups. This latter character indicates a recent aridification, rather than long-standing desert conditions. [...] As a matter of fact, the gross accumulation of sand, as a secondary event, homogenised the fauna rather than supported its specification. [...]. The presence of psammophily in itself is not proof of long-standing desert conditions, even if we consider their seasonality. In the duneless areas, unlike the dunes, virtually all activity is restricted to the short rainy periods, and seems to show little response to out-of-season rains. This seems to indicate that the fauna is rather a relict of more humid palaeo-conditions than a product of desert conditions. [...]. Summarising the coleopterous fauna of the Namib area suggests more humid conditions prior to the present desert conditions, [...].“

ENDRÖDY-YOUNGA (1982: 221ff)

Aus phytogeographischer Sicht muß hinzugefügt werden, daß die Dünenhabitate ebenfalls nur von wenigen endemischen Arten besiedelt werden, insbesondere von den bereits erwähnten *Acanthosicyos horridus*, *Trianthema hereroensis*, *Kohautia ramosissima* und *Stipagrostis sabulicola* (Kap 3.6.3.1 und ROBINSON 1977). Diese sind eng verwandt mit anderen Arten ihrer Gattungen, z. B. *Acanthosicyos naudinianus* (*Cucurbitaceae*), *Trianthema triquetra* (*Aizoaceae*) und *Stipagrostis* spp. (z. B. *S. namaquensis*), welche allesamt eine sehr weite Verbreitung und eine Fülle unterschiedlicher ökologischer Anpassungen aufweisen. Auch hier ist die Ableitung eines hohen Alters arider Bedingungen auf Basis dieser Arten aus den o. g. Gründen nicht statthaft. In Kap. 3.6.3 wurde festgestellt, daß die meisten Endemiten ihr zonales Verbreitungsgebiet außerhalb der Namib-Wüste haben, insbesondere im Randstufenbereich und der Prä-Namib (vgl. auch Karten bei SIMMONS 1998: 73). Habitate der B-Kategorie („Minimalzone“) werden nur sporadisch im Zuge einer Regenflächendynamik von Osten her besiedelt und sind ansonsten mit ostwärtigem Gradienten auf die Entwässerungslinien kontrahiert (selbst hochsukkulente Arten). Auch die Inselbergvegetation

zeigt den Beobachtungen zufolge selbst in der B-Kategorie eine Dominanz von tropischen Sommerregentaxa auf den ostexponierten Hängen. Daraus wird geschlossen, daß der Benguela-Einfluß, der für die Winterregensukkulenten und die Flechtenvegetation der küstennahen Namib (A-Kategorie) verantwortlich zeichnet, nicht allzuweit ins Hinterland reicht. Spätestens ab ca. 40 km Küstenentfernung ist der Großteil der Vegetation (einschließlich der eigentlichen Winterregentaxa der Sukkulentenkaroo-Region) auf Sommerregen ausgerichtet.

Eine Reihe von Arbeiten aus den Jahren zwischen 1975 und 1985 stützen mit Befunden unterschiedlicher Fachbereiche die Ansicht einer biogeographisch relativ jungen (plio-pleistozänen) Namib-Wüste, z. B. BUTZER et al. (1973), BORNMAN (1977, 1978), AXELROD & RAVEN (1978), TANKARD & ROGERS (1978), SEELY (1978) oder WALTER & BRECKLE (1984: 266). Gestützt auf die Angaben von SIESSER (1978, 1980) über das erstmalige Auftreten einer Art Benguela-System im Endmiozän (Kap. 4.1.1) revidiert VAN ZINDEREN BAKKER (1978b: 142) das Konzept einer oligozänen Namib und sieht das Endmiozän (ca. 10 ka) als Beginn der Aridisierung und der Ausbildung der Dünen-Namib an. Allerdings kann damit die hohe Endemitenzahl nur noch unzureichend erklärt werden, es sei denn, es wird eine beschleunigte Evolution angenommen (z. B. TANKARD & ROGERS 1978: 334). Dies wäre möglich, da sich in kleinen Populationen mit hoher Habitatdifferenzierung und engen ökologischen Nischen Anpassungen durch genetische Veränderung vermutlich schneller durchsetzen, als in anderen Populationen.

Angesichts der stammesgeschichtlich-biogeographischen Analyse von ENDRÖDY-YOUNGA (1978) ist eine solche Annahme aber gar nicht notwendig. Es ist zu vermuten, daß sich im Zuge der Aridisierung v. a. diejenigen Taxa durchgesetzt haben, welche bereits vorher Anpassungsmerkmale an (z. B. edaphische) Trockenstandorte aufwiesen oder aber physiologisch ein relativ breites ökologisches Spektrum abdecken konnten (sowohl im Tier-, als auch im Pflanzenreich). Areale anderer Taxa wurden auf Relikthabitate kontrahiert, wo ihnen evtl. eine längere Anpassungszeit zur Verfügung stand, oder sie wurden in feuchtere Bereich verlagert. Die Bedeutung solcher Reliktareale für die Biodiversität der Namib kann nicht hoch genug eingeschätzt werden. Im Diamanten-Sperrgebiet sind nach den Analysen von WILLIAMSON (1997: 23) etwa ein Drittel aller dort bekannten Pflanzenspecies auf den Inselbergen vertreten, ein weiteres Drittel im unteren Oranje-Tal. Beide Habitate stehen nicht gerade für die zonalen oder die trockensten Habitattypen. Vielmehr repräsentieren sie azonal feuchtere Typen (vgl. COWLING et al. 1994).

Anders sieht es bei den Endmitenverhältnissen der Habitattypen aus: von den 223 Arten, die auf Inselbergen des Sperrgebiets festgestellt wurden, waren nur 20, also knapp 9% endemisch, am

unteren Oranje sogar nur 5,2 % (12 von 232 nach WILLIAMSON 1997: 23). In der küstennahen Sperrgebiets-Namib mit ihrem phytogeographischen Bezug zur *Capensis* (JÜRGENS 1991) liegt der Endemitenanteil dagegen bei 28,4 % (23 von 81 Arten). Dieses Faktum deutet an, daß sich die Anzahl der Endemiten in einem Biom eher an die räumliche Ausdehnung der phytogeographischen Region anlehnt, als an das (vermutete) Alter des Bioms. Im umgekehrten Fall wäre der höchste Endemitenanteil innerhalb derjenigen Habitattypen zu erwarten, die eine höhere Spezialisierung erfordern und mehr ökologische Nischen anbieten, also die Sonderstandorte (z. B. Inselberge).

Da JÜRGENS (1991) Teile des Namib-Bioms phytogeographisch einer „*Greater Cape Flora*“ zuordnet (Kap. 3.6.1, S. 98) kann möglicherweise die Geschichte der *Capensis* Hinweise für das biologische Alter der Namib-Wüste geben. Nach LINDER et al. (1992: 130ff, zusammengefaßt) ist die Kap-Flora aus der in der ersten Hälfte des Tertiärs entwickelten „*African Flora*“ hervorgegangen, die wiederum ältere gondwanische und laurasische Elemente enthält und in geringer Diversifizierung kontinental verbreitet war. Gattungen und selbst gleiche Arten sollen vom (heutigen) Mittelmeerraum bis ans Kap verbreitet gewesen sein. Die endmiozän-frühpliozäne Abkühlung der Polregionen soll im weiteren Verlauf für die Entstehung stärkerer äquatorparalleler Klimagradienten verantwortlich gewesen sein und auf den (mitteltertiären) Hochländern gemäßigte Klimate (mit Jahreszeiten?) erzeugt haben. Flecken solcher Habitate gemäßigten Ursprungs samt den miteinander verwandten Florenelementen ziehen sich als Kette disjunkter Areale über die östliche Hälfte des Kontinents. Aus ihnen sind die afromontanen Floren und die Kap-Flora evolutiv hervorgegangen.

Gegen Ende des Tertiärs trat in der Kap-Region eine erneute Klimaveränderung von tropischen über warm-gemäßigte Waldklimate hin zu einem sommertrockenen Mittelmeerraum auf. Dieser Wandel eliminierte als selektiver, „evolutionärer Flaschenhals“ zahlreiche Taxa und ließ im Kapland nur wenige Familien mit vorwiegend sklerophyllen Arten übrig. Nach COWLING (1983) übernahmen die Sklerophyllen, die heute den sog. „Fynbos“ dominieren, die Habitate der zurückweichenden Feuchtwälder, was durch die Fülle der freien ökologischen Nischen zu einer „explosionsartigen Spezialisierung“ führte (LINDER 1985). Dazu hat nach LINDER et al. (1992: 131) auch das Alterieren kühlerer, trockener und saisonaler Klimate im Verlauf des Pleistozäns beigetragen. Die publizierten Ergebnisse zur historischen Entwicklung kann anhand der Elemente der Kap-Flora wie folgt zusammengefaßt werden:

1. gondwanisch-laurasisches Element aus dem Mesozoikum (und älter?)
2. afrikanisches Element aus dem Alt- bis Mitteltertiär
3. afromontan-paläotropisches Element aus dem Endmiozän

4. trocken-kapländisches Element ab der Wende Tertiär-Quartär mit starker pleistozäner Differenzierung.

Die Entwicklung der Sukkulentenkaroo-Taxa innerhalb der *Greater Cape Flora* muß in diesem weitgespannten Kontext gesehen werden. Sie kann sich ebenfalls erst nach der endmiozän-frühpliozänen Aridisierung vollzogen haben - und zwar durch die Arealexansion von vorher auf (trockene) Sonderstandorte kontrahierten Taxa. Auch hier wird also nicht aufgrund hoher Endemitenzahlen auf großes Alter und persistentes Klima geschlossen. Genau das Gegenteil ist der Fall: hohe Endemitenanteile werden durch häufigen Wandel der exogenen Bedingungen erklärt.

Diversitätsstudien an den Biomen des südlichen Afrika zeigen ebenfalls keinen direkten Hinweis auf konkrete Entstehungsalter der Floren. Allerdings sind die verfügbaren Informationen zur Phyto-diversität (als  $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Diversität<sup>2</sup>) einiger Biome, insbesondere der Wüsten, sehr gering. Auf  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität der jeweiligen Biome kann hier nicht weiter eingegangen werden, da unklar ist, ob solche Informationen überhaupt paläoökologisch ausgewertet werden können (vgl. auch COWLING et al. 1991). Selbst eine Totalerhebung aller Taxa der einzelnen Biome ergibt wohl keine gesicherte Altersangabe des Bioms. COWLING et al. (1994:154) sehen die  $\alpha$ -Diversität lediglich als Funktion der regionalen Diversität. Nur die Betrachtung der  $\gamma$ -Diversität bietet wenigstens Ansatzpunkte für eine solche Interpretation, da sie nach CODY (1986) weitgehend durch historische Prozesse gesteuert wird. Nach COWLING et al. (1991: 34) weist das Fynbos-Biom im südlichen Afrika die höchste  $\gamma$ -Diversität auf, gefolgt vom Sukkulentenkaroo-Biom. Nama-Karoo-Biom und Wüstenbiom folgen mit weitem Abstand vor dem Savannenbiom, welches demzufolge die geringste  $\gamma$ -Diversität beinhaltet. In Zahlen ausgedrückt, präsentieren COWLING et al. (1991: 34) die in Tab. 12 dargestellten Ergebnisse auf Basis einer Analyse der südafrikanischen PRECIS-Vegetationsdatenbank:

---

1 Definitionen in Anlehnung an COWLING et al. (1991: 20):

$\alpha$ -Diversität bezieht sich auf die Anzahl der Arten innerhalb einer als homogen definierten Gemeinschaft, ausgedrückt in Arten pro Flächeneinheit.

$\beta$ -Diversität beinhaltet das Konzept des Artenübergangs entlang eines Habitatgradienten innerhalb der gleichen Zone, also der Ersatz von Arten durch andere („turnover rate“) beim Übergang von einem Habitattyp zum nächsten. Beispielhaft wäre die Ermittlung der turnover rate vom unteren Swakop über die Fläche zu einem Zentral-Namib-Inselberg (Habitattypen B3-B4-B1-B2-B5).

$\gamma$ -Diversität beinhaltet das Konzept des Artenübergangs entlang eines geographischen (zonalen) Gradienten innerhalb eines weiter gefaßten Habitattyps (hier Habitatkategorie). Ausgedrückt wird also der Anteil der Arten, der z. B. entlang eines Klimagradienten im gleichen (ähnlichen) Habitat durch andere Arten ersetzt wird. Eine im Fall dieser Arbeit sinnvolle Studie der  $\gamma$ -Diversität wäre z. B. die Ermittlung der turnover rate auf der Namib-Fläche (Habitattypen A1-B1-C1-D1).

Biom	Biomgröße [km <sup>2</sup> ]	Größe des Biomkerns [km <sup>2</sup> ]	$\gamma$ -Diversität	Artenzahl	Arten pro km <sup>2</sup>
Savannenbiom	959.067	632.000	~ 90 %	5788	0,01
Wüstenbiom	52.893	41.300	~ 70 %	497	0,01
Nama-Karoo-Biom	541.127	198.500	~ 68 %	2147	0,01
Grasland-Biom (SA)	343.216	111.900	~ 60 %	3788	0,03
Sukkulentenkaroo-Biom	111.212	50.600	~ 48 %	2125	0,04
Fynbos-Biom	69.875	36.600	~ 34 %	7316	0,19

Tabelle 12: Angaben zur Diversität unterschiedlicher Biome des südlichen Afrika. Die Größe der Gesamtbiome entsprechen den Angaben von RUTHERFORD & WESTFALL (1986: 35). Kernbiome wurden nach COWLING et al. (1991: 37) definiert. Die Angaben zur Diversität und Artenzahlen entstammen ebenfalls COWLING et al. (1991: 36f). Der Wert der  $\gamma$ -Diversität bezieht sich auf eine Aufnahme­fläche von jeweils ca. 10 % aller zonalen Habitate des jeweiligen Biomkerns.

Als räumliche Dimension wurden ca. 10 % der jeweiligen zonalen Gesamtfläche des Biomkerns (um Einflüsse aus Randbereichen und Grenzsäumen weitmöglichst auszuschließen) zugrundegelegt. Dazu wurde der biomspezifische Anteil der auf dieser Fläche festgestellten Arten zu der Gesamtartenzahl des Bioms in Bezug gesetzt (zumindest soweit diese Artenzahl bekannt ist oder in der Größenordnung abgeschätzt werden kann). Die dargestellten Zahlen geben lediglich den Wissensstand von etwa 1990 wieder.

Aus Tab. 12 wird deutlich, daß etwa 10 % des Fynbos-Areals nur etwa ein Drittel aller Arten des Bioms enthalten. Beim Wüstenbiom sind es dagegen über zwei Drittel und bei der Savanne ca. 90 % auf der gleichen relativen Fläche. Sofern daraus überhaupt eine relative Altersangabe für die Genese des Bioms ableitbar ist, muß das Fynbos-Biom wohl als ältestes gelten. Die Wüste wäre dann deutlich jünger und die Savanne am jüngsten. Selbst wenn die Wüste als trockene Variante der Sukkulantenkaroo interpretiert wird, was aus den Argumenten von JÜRGENS (1991) durchaus geschlossen werden könnte, wird die relative Altersstellung des Fynbos nicht erreicht.

Auch unter dem Aspekt „Artenzahl pro km<sup>2</sup> Fläche des Kernbioms“ ( $\alpha$ -Diversität) zeigt der Fynbos höchste Diversitätswerte, mit großem Abstand gefolgt von der Sukkulantenkaroo (vgl. COWLING et al. 1994). Wüsten- und Savannenbiom weisen hier ebenfalls sehr niedrige Werte auf. Die niedrige Anzahl der Arten, die dem Wüstenbiom zugeordnet werden, ist ebenfalls als ein Indiz gegen die Annahme persistenter Aridität seit dem mittleren Tertiär zu werten. Aufgrund der zahlreichen Wüstenhabitats und der Fülle an ökologischen Nischen, wäre in einem so langen Zeitraum eine erheblich höhere Artenzahl zu erwarten gewesen. Ähnliches gilt für die Sukkulantenkaroo.

Unter Berücksichtigung der oben nach LINDER et al. (1992) kurz erläuterten Geschichte des hochdiversen, komplexen Fynbos-Bioms mit seinem sehr hohen Endemitenanteil, müßten die Biome Sukkulantenkaroo und Wüste als erheblich jünger angenommen werden. Da für den Fynbos ein

endmiozän-frühpliozänes Alter (der Trockenheit) postuliert wird, muß bei Akzeptanz des Endemismus-Arguments für das Wüstenbiom ein (spät-) pleistozänes Alter konstatiert werden. Dadurch wären die Forschungsergebnisse von TANKARD & ROGERS (1978), AXELROD & RAVEN (1978), ENDRÖDY-YOUNGA (1978, 1982) oder auch von SEELY (1978) bestätigt, die das Wüstenbiom der Namib für „nicht älter“ hält „als andere Wüsten der Erde“.

Tatsächlich ergeben sich aber, wie gezeigt, weder aus der Endemitenzahl, noch aus der Phytodiversität klare Anhaltspunkte für ein bestimmtes Alter der entsprechenden Biome. Vielmehr dürften die Wurzeln aller Biome des südlichen Afrika auf den gleichen Zeitraum zurückgeführt werden. Die heutigen komplexen Verhältnisse liegen ausschließlich in der Habitattypendifferenzierung begründet, die bei den einzelnen, unterschiedlich prädisponierten und verschieden anpassungsfähigen Taxa zu unterschiedlichen Dimensionen der Arealexpansion und Arealkontraktion infolge der plio-pleistozänen Klimaveränderungen führte.

Neben dieser eher regionalräumlichen Erklärungsmöglichkeit für die gegenwärtigen phytogeographischen Gesellschaften, wird in der Literatur auch die Möglichkeit von transkontinentalen Austauschkorridoren gesehen. Tatsächlich scheinen nach VERDCOURT (1969), AXELROD & RAVEN (1978), WHITE (1990) und JÜRGENS (1997) Anzeichen für zeitweise geöffnete (aride?), zeitweise geschlossene (humide?) Korridore zwischen den Trockengebieten des südwestlichen Afrika und den Hochländern des (nord-) östlichen Afrika zu bestehen. SEELY (1978: 125) sieht auch Faunenbelege für die ehemalige Existenz solcher Korridore. Die (humidere?) Verbindung zwischen Waterberg-Areal und Osttransvaal-Hochland wurde bereits in Kap. 3.6.3.4 (S. 157) erwähnt. In gleicher Weise läßt sich die außergewöhnliche disjunkte Verbreitung von *Trema orientalis* erklären (S. 153f). Die erwähnten Autoren sehen als Zeitrahmen der Korridore vorwiegend das Pleistozän an, jedoch scheinen auch im Früh- und Spätpliozän aride Verbindungen möglich. Die ehemals verbreitete kontinentale Aridität im südlichen Zentralafrika wird durch die weite Verbreitung pleistozäner Kalahari-Lockersande bestätigt, die sich bis weit ins Kongobecken erstrecken.

Nachdem in allen, der in Kap. 3.6.3 vorgestellten Vegetationszonen zahlreiche azonale phytogeographische Paläomilieu-Indikatoren aufzufinden waren, die ausnahmslos mehrere, wahrscheinlich plio-pleistozäne Arealexpansions- und -kontraktionsphasen belegen, soll nun kurz auf diejenige Pflanze eingegangen werden, die für „Konstanz“ überhaupt steht, die *Welwitschia mirabilis*. Sie wurde, obwohl von VAN ZINDEREN BAKKER (1975: 66) genannt, bei der bisherigen Argumentation bewußt ausgeklammert (S. 159). Unter Berücksichtigung aller bisher angeführten biogeographischen Indizien, stellt sie scheinbar den einzigen Hinweis für ein sehr hohes Alter der Wüsten-

verhältnisse in der Namib dar. Dies mag anhand der systematisch-taxonomischen Stellung der *Welwitschia* im Pflanzenreich kurz erläutert sein.

*Welwitschia mirabilis* ist die einzige Art ihrer Gattung und diese wiederum die einzige ihrer Familie, der *Welwitschiaceae*. Diese Familie bildet nach FROHNE & JENSEN (1998: 89) zusammen mit der neuweltlichen Familie der *Ephedraceae* (einzige Gattung *Ephedra* mit ca. 35 Arten von Sträuchern) und der Familie der *Gnetaceae*, die rund 30 Arten (meist Kletterpflanzen des altweltlichen tropischen Regenwalds) umfaßt, die Ordnung der *Gnetales*. Sie ist die einzige bekannte Ordnung der Klasse der *Gnetopsida* und diese die einzige Klasse der Gymnospermen-Unterabteilung der *Gnetophytina*. Letztere bildet zusammen mit den vielfältigen Unterabteilungen der *Cycadophytina* (fiederblättrige Gymnospermen), *Coniferophytina* (gabel- und nadelblättrige Gymnospermen) und *Magnoliophytina* (Angiospermen) die Abteilung der *Spermatophyta* (Samenpflanzen) im Pflanzenreich (vgl. FROHNE & JENSEN 1998: 84). Diese Stammesgeschichte, die nur etwa 70 Arten in einer ganzen Unterabteilung zusammenfaßt (und zwar innerhalb einer einzigen Ordnung), verdeutlicht die isolierte Stellung der *Welwitschia*. Dabei ist die genetische Entfernung nicht nur zu den *Gnetum* spp., ihren nächsten Verwandten, sehr groß, sondern auch deren Distanz und die der ganzen Ordnung zu den anderen Gymnospermen.

BORNMAN (1978: 15) erkennt auch Eigenschaften, die den stammesgeschichtlich noch älteren Pteridophyten (Farnpflanzen) eigen sind - insbesondere in der Embryonalentwicklung. Andererseits wird u. a. von BORNMAN (1978: 39) auf die Ausbildung von Tracheen im Holz hingewiesen (auch bei *Ephedra* spp. und *Gnetum* spp.), eine typische Eigenschaft der weiter fortgeschrittenen Angiospermen (Bedecktsamer). Auch bei der Bildung von für die Photosynthese notwendigem Chlorophyll verhält sich die *Welwitschia* wie eine Angiosperme: im Gegensatz zu den meisten Gymnospermen kann sie den Blattfarbstoff nur bei Licht herstellen (BORNMAN 1978: 59). Es ist daher schlüssig, den Ursprung der Ordnung oder Familie in die Nähe der im Mesozoikum ausgestorbenen Samenfarne (*Lyginopteridopsida*) und der *Benettitopsida* zu stellen, bei denen sich nach FROHNE & JENSEN (1998: 87) Beziehungen zu den *Gnetophytina* erkennen lassen. Sie repräsentiert daher ein Gondwana-Element der paläotropischen Flora. Möglich ist ein phylogenetischer Ursprung an der Wende Paläo-Mesozoikum.

Es ist dagegen kaum wahrscheinlich, daß die *Gnetales* in diesem Zeitraum bereits Arten mit spezifischen Ariditätsanpassungen ausgebildet haben, zumal *Welwitschia* noch heute kaum für trockenheitsspezifische physiologische Anpassungen steht. Sie ist nicht sukkulent, nicht xeromorph; ihre Blätter haben keine übermäßig dicke Cuticula oder einen wachsartigen Verdunstungsschutz; das

Wurzelsystem streicht nicht besonders weit aus; sie ist nach WALTER & BRECKLE (1984: 298) kein Halophyt; kann Nebel und Luftfeuchte anscheinend nicht direkt nutzen (WALTER 1986: 271, umstritten) und sie folgt nach VON WILLERT et al. (1982) wohl im größten Teil des Verbreitungsgebiets dem C<sub>3</sub>-Photosyntheseweg<sup>3</sup>. Als typische Wüstenpflanze ist *Welwitschia mirabilis* daher kaum zu bezeichnen. Alle in der gleichen Zone verbreiteten Arten folgen den an Trockenheit adaptierten C<sub>4</sub>- oder CAM-Photosynthesepfaden<sup>4</sup>. JÜRGENS (1991: 31) sieht sie ähnlich wie andere „Wüstenpflanzen“, als in anderen Klimabereichen des Hinterlandes erfolgreicher an (im Sinne von Biomassenproduktion, Bedeckungsfläche oder Fortpflanzung).

Trotzdem kommt sie auch in zonal ariden Teilen der Namib vor und ist scheinbar befähigt, dort langfristig zu überleben. Gewisse Anpassungen müssen also stattgefunden haben. Als geradezu phänomenal darf die Erkenntnis von SCHULZE et al. (1976) gewertet werden, wonach *Welwitschia*-Pflanzen an besonders trockenen Standorten und in Küstennähe trotz ihrer Einstufung als C<sub>3</sub>-Typen einen CAM-ähnlichen Photosynthesepfad verfolgen (BORNMAN 1978: 59). Sie ist demzufolge eine von wenigen Arten überhaupt, die eine derartige Anpassung zeigen und den Pfad innerhalb der Species wechseln können. LOUW & SEELY (1982: 117) weisen darauf hin, daß bei vereinzelt C<sub>3</sub>-Angiospermen der neuweltlichen Trockengebiete Hinweise auf C<sub>4</sub>-Verhalten vorliegen, aber in jedem Fall ist *Welwitschia* die einzige Gymnosperme und damit diejenige mit dem höchsten evolutionären Alter, für die CAM festgestellt wurde (neuerdings umstritten). Unklar ist jedoch, ob es sich um eine jüngere homologe Anpassung handelt, denn schließlich ist dieser Photosyntheseweg bei vielen sowohl monokotylen (z. B. *Aloe spp.*) als auch bei alt- und neuweltlichen dikotylen Arten (z. B. *Crassula spp.*) vertreten. Nach WALTER (1986: 271) hat *Welwitschia* lediglich die physiognomischen Anlagen für einen diurnalen Säurestoffwechsel, übt ihn aber nicht aus. Hat sich der CAM evolutionär entwickelt, so repräsentiert sie sicher das Niveau des Ursprungszeitraums.

Eine weitere Anpassung dürfte im individuellen Lebensalter von *W. mirabilis* liegen, das 1000 Jahre anscheinend übersteigen kann - ein langer Zeitraum, um Nachkommen in einem geeigneten Mikrohabitat durchzubringen. Diese Lebensalter sind vor allem deshalb notwendig, weil zwar zahlreiche Samen produziert werden, aber nach BORNMAN (1978: 35) davon weniger als 1 % keimfähig ist. Zudem keimt der Same nur, wenn er innerhalb eines bestimmten Zeitraums eine bestimmte Menge

---

<sup>3</sup> s. Fußnote 1, S. 120

<sup>4</sup> C<sub>4</sub>-Photosynthesepfad: Stoffwechselart, mit deren Hilfe Pflanzen auch bei verengten Spaltöffnungen in trockenen und stark besonnten Gebieten noch genügend CO<sub>2</sub> zur Atmung bilden können.

CAM-Photosynthesepfad: *Crassulaceae Acid Metabolism*, diurnaler Säurestoffwechsel: Stoffwechselart, mit deren Hilfe Pflanzen bei tagsüber geschlossenen und nachts geöffneten Spaltöffnungen



Niederschlagswasser erhält. Die erforderlichen Regenmengen fallen in der Namib nur etwa dreimal pro Jahrhundert, zuletzt anscheinend 1976. Deshalb enthält eine typische Welwitschia-Regenfläche häufig einen größeren Anteil gleich alter Pflanzen. Genau bei diesen Ereignissen steht sie aber in Konkurrenz zu großen Massen rasch wachsender Therophyten.

Die großen Samenmengen sind typisch für sog. r-Strategen<sup>5</sup> (nach REMMERT 1992: 137) und eine charakteristische Erscheinung der rasch entstehenden und vergehenden ökologischen Gunstbedingungen in Trockengebieten (s. Regenflächendynamik). Weit über 90 % der Namib-Pflanzen verfolgen diese Überlebensstrategie. Andererseits zeigt *Welwitschia* als ausdauerndes Holzgewächs die Charakteristiken eines K-Strategen<sup>6</sup>, wie sie nach REMMERT (1992: 137) eher für Wald- und Steppengebiete typisch sind. Ihr Vorkommen beruht daher auf (1) einer breiten genetischen Prädisposition, in der unterschiedliche Feuchte- und Trockenheitsanpassungen angelegt sind, (2) einem r-K-Strategienmix mit Langlebigkeit und hoher Durchsetzungsfähigkeit bei Eintreffen der seltenen günstigen exogenen Keimbedingungen, (3) einer gewissen Anspruchslosigkeit gegenüber den langfristigen zonalen Bedingungen und (4) dem Nicht-Vorkommen von Konsumenten, die die Art gefährden könnten.

*Welwitschia mirabilis* verlangsamt ihren Lebenszyklus und verringert ihre Produktion bei Trockenheit und erhöht sie bei Feuchte. Dies kommt in ihrem Afrikaans-Namen „*tweeblaar-kanniedood*“ (= „Doppelblatt-Kann-Nicht-Tot“) zum Ausdruck. Die C<sub>3</sub>-Photosynthese-Möglichkeit garantiert Stoffwechselforgänge selbst unter Beschattung und die Verwandtschaft zu *Gnetum spp.* deutet an, daß sie in der Vergangenheit auch in erheblich feuchteren Klimaten als Teil der Pflanzendecke überleben konnte. Westlich des Brandbergs und auf der Welwitschia-Fläche zwischen Swakop und Khan wächst sie stellenweise in großer Dichte, Individuen sind nur wenige Zentimeter voneinander getrennt. Einzige limitierende Faktoren scheinen extremste edapische Trockenheit, lockere Mobilsandmassen, perennierend fließendes Wasser (nicht bewiesen) und wahrscheinlich Frost zu sein.

Zusammenfassend ist zu konstatieren: die in der Namib und Prä-Namib endemische *Welwitschia mirabilis* bietet keinen deutlichen Hinweis auf ein bestimmtes Alter der Aridität. Besonders gilt dies im Hinblick auf angenommene früh- bis mitteltertiäre Wüstenphasen. Wenn überhaupt auf Basis des *Welwitschia*-Vorkommens argumentiert werden kann, so ist sie eher als Relikt einer mesozoischen

---

Photo- synthese betreiben können, ohne auf die tägliche Energiezufuhr verzichten zu müssen (extreme Trockenheitsanpassung).

<sup>5</sup> **r-Strategen:** Arten, deren Konkurrenzfähigkeit bei kurzer Lebensdauer auf hoher Fortpflanzungsrate beruht (typisch für Massenvermehrungen im ökologischen Optimum), sog. Optimisten.

<sup>6</sup> **K-Strategen:** Arten, deren Durchsetzungsvermögen auf langer Lebensdauer unter harten Konkurrenzbedingungen beruht und die auch ein ökologisches Pessimum überstehen können.

Wüstenphase anzusehen, etwa einer rhätischen Gondwana-Wüste, wie sie z. B. MAACK (1969) vorschlägt. Da die geowissenschaftlichen Hinweise (Kap. 4 und Kap. 7) auf nachfolgende feuchte *Morphomilieu* hindeutet, kann auf andauernd trockenes Milieu seit dieser Zeit allein mit dem Indiz eines einzigen endemischen Taxons nicht geschlossen werden. Wenn es sich um ein reliktsches Taxon handelt, so ist daraus keinerlei Aussage über das tertiäre oder quartäre Paläoklima ableitbar. Aus den Ausführungen zur Biogeographie des südwestlichen Afrika ergibt sich ein Interpretationsproblem: Offenbar ist die in den genannten früheren Publikationen relativ schlüssig wirkende kurze Argumentationskette „viele Endemiten mit hohem Spezialisierungsgrad = sehr alte Wüste = lange persistente Aridität“ nicht uneingeschränkt haltbar. Stattdessen hat die Habitattypdifferenzierung die Entwicklung einer langen Indizienkette zur Folge. Bei der Frage nach Endemiten und Milieuanpassungen muß detailliert ermittelt werden, wo genau und in welchem Habitattyp die jeweiligen Taxa vorkommen, wie alt ihre Anpassungen sein können, welche phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen bestehen, inwieweit eine räumliche und/oder genetische Trennung relevanter Habitate und Taxa vorliegt und welcher phytogeographischen Zone die Taxa zuzuordnen sind. Daraus ergibt sich eine lange Argumentationskette, die im vorliegenden Fall zu anderen Ergebnissen als die kurze führt.

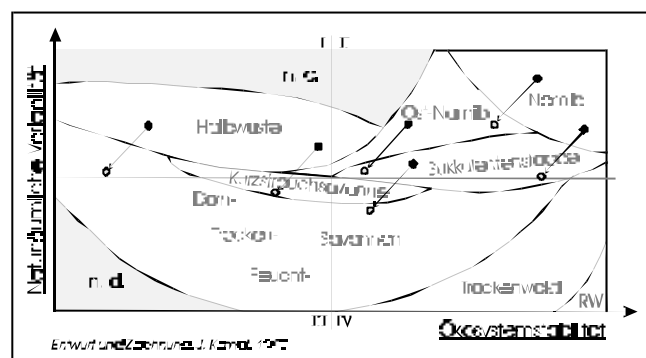
Diese Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen: Die biogeographische Ausstattung des südwestlichen Afrika läßt beim gegenwärtigen Forschungsstand nur wenige Hinweise auf ein konkretes Alter erkennen. Geht man davon aus, daß im Zuge einer progressiven Aridisierung von Westen her infolge der Benguela-Etablierung das hoch spezialisierte Fynbos-Biom im Kapland an der Wende Miozän-Pliozän entstanden ist (PICKFORD & SENUT 1997: 214), so kann für den gleichen Zeitraum die Entstehung der zonalen Sukkulenterkaroo in den trockenen Randgebieten des Fynbos postuliert werden. Sie könnte als Arealexpansion von vorher auf trockenere Sonderstandorte (z. B. Inselberge etc.) angepaßte Taxa aufgefaßt werden, insbesondere solcher mit afromontanen Elementen. Darauf deutet auch der Winterregenbezug der Sukkulenterkaroo hin. Gegen Ende des Pliozäns könnte die Sukkulenterkaroo ihre Maximalausdehnung erreicht haben, wobei allerdings für den Zeitraum des anscheinend gleichförmigen (stabilen?) Pliozäns zwischen ca. 4,0 und 2,5 Ma keine diskreten Indizien vorliegen. Im Endpliozän und Pleistozän traten mehrere Expansions- und Kontraktionszyklen auf, die zu (weiteren?) disjunkten Arealen von Taxa verschiedener Stufen führten. Von diesen Zyklen war mindestens einer so trocken, daß es zur Ausbildung der Namib-Dünen kam und eine weitgehende Arealtrennung der Sukkulenterkaroo erfolgte. Mindestens einer der Zyklen förderte

---

aber auch das weite Vordringen von Sommerregen-Taxa aus dem Osten (Beleg: u. a. Areal von *Trema orientalis*, Waterberg-Flora und -Fauna).

Die Annahme einer früh- oder mitteltertiären Proto-Namib, für die es auf dem namibischen Schelf keine sedimentologischen Belege gibt (Kap. 4.1.1), ist zur Erklärung der biogeographischen Verhältnisse nicht notwendig. Wenn auch aus der phytogeographischen Ausstattung kein konkretes Alter für das Wüstenbiom (Dünen-Namib) direkt abgeleitet werden kann, so ist aber eines nach dieser, möglicherweise unvollständigen, Beleuchtung sicher abzulehnen, nämlich das Postulat langdauernder stabiler (arider) Morphomilieus im südwestlichen Afrika. Dies verdeutlicht auch Abb. 41, die eine relative Verlagerung ausgewählter *topoi* im Arbeitsmodell darstellt.

**Abbildung 41:** Darstellung der relativen Positionsänderung ausgewählter *topoi* im Morphomilieu-Arbeitsmodell bei verstärktem Sommerregeneinfluß aus Nordosten; Arealkontraktion von Winterregentaxa nach Südwesten; Vordringen der Savannen im Untersuchungsgebiet nach Westen.



Trotz der komplexen biogeographischen Verhältnisse halten heute eher geologisch orientierte Autoren an einem relativ hohen Alter der Wüstenverhältnisse in der Namib fest. So schließt z. B. der häufig zitierte Überblicksartikel von WARD et al. (1983: 182) wie folgt: „A review of Late-Mesozoic-Cainozoic geology leads us to conclude that the Namib tract, which dates back to the Cretaceous, has not experienced climates significantly more humid than semi-arid for any length of time during the last 80 million years. Although not well-dated, the Tsondeb Sandstone Formation, and its probable arenaceous equivalents, strongly suggest the existence of a major Early to Middle (possibly Late) Tertiary desert sand sea in the Southern and Central Namib, at least, which was more extensive than the current main Namib Sand Sea.“ Dies stellt sowohl eine Diskrepanz zu den publizierten ozeanographischen, als auch zu den hier dargestellten biogeographischen Indizien dar. Deshalb sind die geologisch-geomorphologischen Belege der o. g. Argumentation in den folgenden Kapiteln kritisch zu überprüfen.