

Vegetation der Lineardünen der zentralen Namib und deren Ionenhaushalt

Maik Veste ^{1,2} & Michael Mohr ²

¹ Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen;

² Universität Bielefeld, Abteilung Ökologie

Abstract

The Namib sand dunes are an extraordinary desert ecosystem and characterized by low rainfall and high sand mobility. The dune sea is composed mostly of linear dunes running predominately in N-S direction. In the presented study the vegetation composition and distribution were investigated along a climatic W-E gradient in the surrounding area of Gobabeb. In the investigated sites 8 species could be found, including: the grasses *Stipagrostis sabulicola* (Poaceae) *S. lutescens*, *S. gonathostachys*, *S. seelya*, *Centropodium glaucum* (Poaceae), *Cladoraphis spinosa* and the succulent *Trianthema hereroensis* *T. triquetra* (Aizoaceae). The number of species and density increased towards east with increasing of sand stability. The ions content were measured in the dominant species. A high ions accumulation could be found in the succulent *Trianthema hereroensis*. This sodium accumulation is typical for the family of Aizoaceae.

Einleitung

Sanddünen sind in allen klimatischen Zonen anzutreffen. In den Trockengebieten sind sowohl vegetationsfreie und mobile sowie bewachsene und stabilisierte Dünen anzutreffen. Bei Niederschlägen von mehr als 100 mm a⁻¹ sind die Dünen von einer relativ dichten Vegetation bedeckt (siehe auch LITTMANN & VESTE in diesem Band, VESTE ET AL. 2005). Dagegen sind die Niederschläge in der Namib sehr gering. Aus diesem Grund sind die Sanddünen der Namib von besonderem ökologischen Interesse und eine Vielzahl von Publikationen sind über dieses Ökosystem erschienen (z.B. SEELY 1978, ROBINSON & SEELY 1980, WALTER & BRECKLE 1991, LORIS ET AL. 2004). Das Dünensystem besteht im wesentlichen aus zwei großen Dünenfeldern und wird durch die Kies- und Geröllebenen der Zentralen Namib getrennt. Es handelt sich dabei um das nördliche Dünenfeld entlang der Skelettküste und das größere südlich des Kuiseb-Rivier liegende Dünenfeld, das auch als Namib-Erg (BESLER 1980) oder als Namib Sand Sea (LANCASTER 1989) bezeichnet wird. Das südliche Dünenfeld erstreckt sich auf einer relativ scharf begrenzten Fläche von ungefähr 34.000 km² Ausdehnung. Südlich des Oranje lassen sich noch Ausläufer der Sanddünen finden, die allerdings bereits im Winterregengebiet der Sukkulanten Karoo liegen (VESTÉ & JÜRGENS 2004). Der Namib-Erg läßt sich in seinem nördlichen Teil von der Küste ins Inland in drei geomorphologische Zonen (Abb. 1, BESLER 1980) unterteilen, wobei teilweise breite Übergangszonen existieren. Im Westen erstreckt sich von der Küste bis etwa 35 km landeinwärts eine Zone von relativ beweglichen

Barchanen (Sicheldünen), die quer zur Hauptwindrichtung (Südwest-Winde) orientiert sind. Es schließt sich als mittlere Zone das Lineardünengebiet an, das sich bis etwa 85 km landeinwärts erstreckt. Die dritte Zone ist ein Gebiet mit sehr variabel gestalteten Stern- und Pyramidendünen an der östlichen Begrenzung des Sandfeldes. Die Lineardünen sind etwa 74% der Dünenformationen des Namib-Ergs (LANCASTER 1989).

Charakteristisch für diese Küstenwüste ist der Nebel, der allerdings eine hohe räumliche und zeitliche Variabilität aufweist (LORIS ET AL. 2004). Die Nebelniederschläge können zwar beachtliche Mengen erreichen (Abb. 2), befeuchten allerdings nur die obersten Millimeter des Bodens und erreicht somit nicht den durchwurzelten Bodenraum. Neben dem klimatischen Gradienten, sind noch weitere Gradienten beschrieben worden: (i) mit dem Nebel werden Salze aus dem Meer in die Dünen eingetragen (BOSS 1941, GUT 1988), (ii) die Änderung der Bodenfeuchte (GUT 1988) und (iii) die Dünenstabilität (YEATON 1988). Im Westen weisen die obere Hänge mehr Feuchtigkeit auf, während es im Osten eher der mittlere bis untere Teil ist. Dies wird auf den Einfluß des Nebels im Westen und auf die austrocknenden Ostwinde im Osten zurückgeführt. Angaben zum Nährstoffgehalt der Pflanzen der Sandnamib liegen bisher nicht vor. ABRAMS ET AL. (1997) untersuchte an vier Standorten in der Nähe des Kuiseb in den angrenzenden Kies- und Sandflächen ausschließlich die Nährstoffgehalte der Böden. Zielsetzung der vorliegenden Untersuchung war die Erfassung der Vegetation und deren Ionenhaushalt entlang eines Niederschlagsgradienten in den Lineardünen bei Gobabeb.

Untersuchungsstandorte

Lineardünen mit einer Höhe von bis zu 170 m, die sich bis zu 20 km in Nord-Süd-Richtung erstrecken, prägen das Untersuchungsgebiet. Die einzelnen Dünenzüge werden durch 1,6 bis 2,8 km breite Interdünen getrennt. Diese Interdünen sind oft sandfrei, so daß in ihnen der anstehende Namib-Sandstein zutage tritt. Die Dünenbasis liegt relativ fest, während sich die oberen Dünenbereiche durch den Einfluß des Windes ständig verändern. Um noch einen extrem küstennahen Standort zum Vergleich heranzuziehen, wurde zusätzlich zu den acht Dünen auf dem Transekt die leicht zugängliche „Dune 7“ in direkter Nähe von Walvis Bay an der Straße zum Vogelfederberg beprobt.

Material und Methoden

Vegetationsaufnahmen

Entlang des durch die Neigungsmessung charakterisierten kleinräumigen Catena wurden drei Aufnahmeflächen gelegt. Je eine 10 m oberhalb des Dünenfußes (Entfernung vom Dünenfuß, um Randphenomäne etwa durch geringe Sandtiefe zu vermeiden), an der oberen Vegetationsgrenze und in der Mitte dazwischen. Jede der drei Flächen wurde mit 10 x 50 m in Längsrichtung des Dünenhangs festgelegt. Innerhalb der Plots wurden jeweils die Pflanzenarten und deren Individuenzahlen bestimmt. Entlang der für die topographische Vermessung der Dünenhänge abgesteckten kleinräumigen Transekte wurde in den 20 m-Intervallen die Präsenz der Pflanzenarten aufgenommen, um die qualitative Verteilung der Arten über die Dünenhänge besser beschreiben zu können.



Abb. 1: Lage des untersuchten Gradienten in den Lineardünen der Zentralen Namib (Karte BESLER 1980).

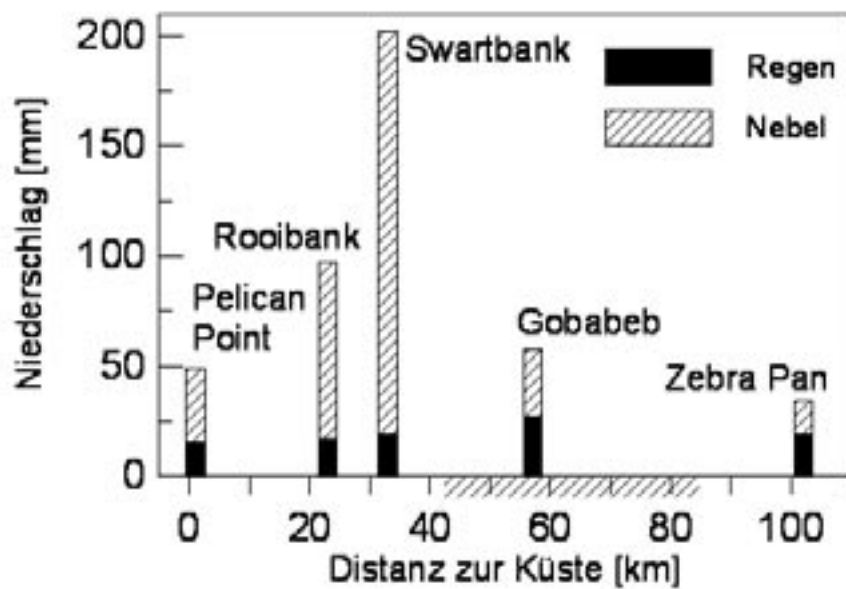


Abb. 2: Niederschlagsgradient in der Zentralen Namib (nach LANCASTER & SEELY 1984, Meßzeiträume: Pelican Point: 1966-81; Swartbank: 1972-81; Gobabeb: 1962-81; Ganab: 1969-81). Schraffiert die Lage des untersuchten Transekts.

Wassergehalte und Ionenanalyse

Kationen wurden mit einem Flammen-Atom-Emissionsspektrophotometer Perkin-Elmer 380 (Perkin-Elmer, Überlingen) wurden die Gehalte der Pflanzenproben (HNO₃-Aufschlüsse) und der Substratproben (HNO₃-Aufschlüsse und Ammoniumacetat-Auszüge) bestimmt.

Ergebnisse

Vegetationskundliche Untersuchungen

Im Untersuchungsgebiet wurden acht Arten gefunden, von denen fünf regelmäßig auftraten und drei Arten nur sehr vereinzelt. Folgenden Arten konnten registriert werden:

Trianthema hereroensis (Aizoaceae): Zwergstrauch mit verholztem Stamm und kleinen, sukkulenten Blättern, blüht und fruchtet ganzjährig, endemisch im Namib-Erg.

Stipagrostis sabulicola (Poaceae): Huchtenbildendes Gras mit stark eingerollten Blättern. Oberirdische Pflanzenteile werden bis ca. 70 cm hoch, Huchten werden bis zu mehreren Metern hoch. Blüht und fruchtet ganzjährig und ist in der Lage, geringste Niederschlagsmengen von der Sandoberfläche mit ihren Wurzeln aufzunehmen (LOUW & SEELY 1980), endemisch im Namib-Erg.

Stipagrostis lutescens (Poaceae): Huchtenbildendes Gras mit recht starren älteren Pflanzenteilen, aber weicheren grünen Blättern, bis ca. 50 cm hoch. Wächst auf Sandflächen im südwestlichen Afrika.

Stipagrostis seelya (erst 1990 als eigene Art beschrieben, davor: *Stipagrostis* sp. cf. *namaquensis*) (Poaceae): sehr starres Gras mit stark eingerollten Blättern, die dornenartig wirken. Bis ca. 40 cm hoch. Vermutlich nächster Verwandter von *S. sabulicola*, endemisch im Namib-Erg.

Centropodium glaucum (= *Centropodia glaucum* oder *Centropodia glauca*) (Poaceae): Annuelles oder nur unterirdisch überlebendes Gras (BOYER 1987), unverholzter Sproß, weiche Blätter, bis ca. 25 cm hoch. Kommt im südwestlichen Afrika vor.

Sehr vereinzelt kamen vor:

Trianthema triquetra (Aizoaceae): wurde nur an einer einzigen Stelle im Untersuchungsgebiet gefunden: zwei Exemplare auf dem Osthang von Düne 7.

Stipagrostis gonathostachys (Poaceae): Vorkommen im östlichen und mittleren Teil des Transektes, teilweise in dichten Populationen. Zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahme waren nur noch tote Pflanzenreste zu finden, vor allem im unteren Dünenbereich und in den Interdünen.

Cladoraphis spinosa: Obwohl als im Bereich des Untersuchungsgebiets häufig vorkommend beschrieben (YEATON 1988, SEELY 1991), wurden nur vereinzelt Individuen, über den ganzen Transekt verteilt, gesehen.

Die Verteilung der fünf häufigen Arten entlang des untersuchten Transektes gibt Abb. 3 wieder. Mit zunehmender Entfernung von der Küste nahm die Individuenzahl in den Untersuchungsflächen zu. Während auf den Dünen 1 bis 5 ausschließlich *Trianthema hereroensis* und *Stipagrostis sabulicola* anzutreffen waren, waren die östlichen Dünen (6 bis 8) von *S. lutescens* und *S. seelya* dominiert (Abb. 5). Nach lokalen Regenereignissen im östlichen Teil waren dort teilweise größere Ansammlungen von *Centropodium glaucum* zu finden. Die Aufnahme der abgestorbenen Pflanzen ergab ein ähnliches Verteilungsmuster wie der lebend erfassten. Im östlichen Teil des Untersuchungsgebiets konnten Keimlinge verschiedener Arten angetroffen wurden, die Interdünen im östlichsten Bereich waren dicht mit Keimlingen (vermutlich *Stipagrostis ciliata*) bedeckt. *Centropodium glaucum* konnte in

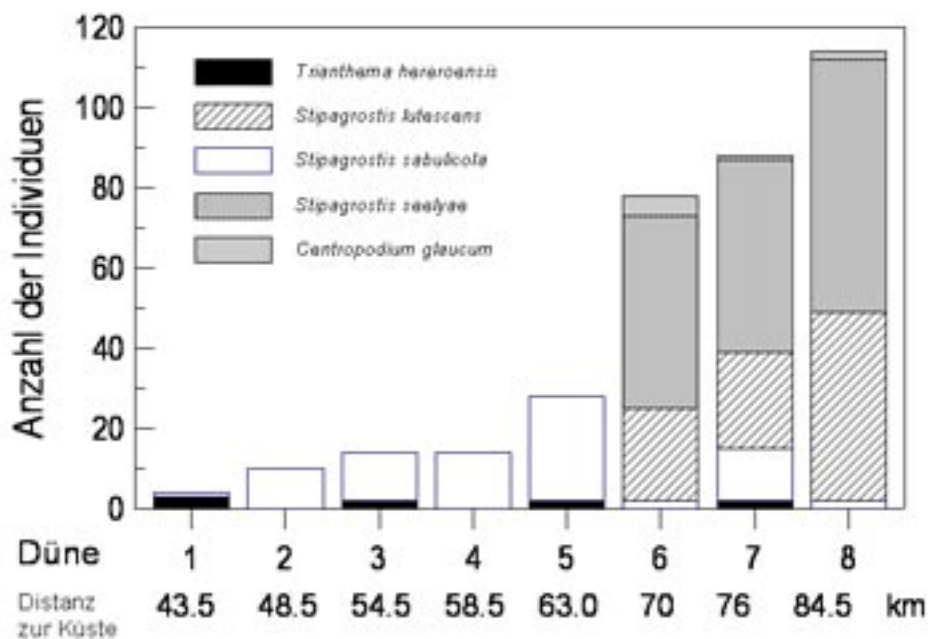


Abb. 3: Verteilung der Arten entlang des Transektes und deren Individuenzahlen pro Düne (Summe aller Individuen einer Art an einem Standort).

dem Untersuchungsgebiet in relativ dichten Beständen bis Düne 6 nach Westen vordringen, während westlich davon nur noch die Reste der Vegetation zu finden waren, die sich vermutlich nach 1974/76 etablierten.

Vegetationsprofile der Probenstandorte

Die Abb. 4 zeigt qualitativ ein noch genaueres Bild der Verteilung der Pflanzenarten entlang der geomorphologischen Einheiten. Die Vegetation auf den Dünenhängen des westlichen Probengebiets sind sehr kleinräumig konzentriert. *Trianthema* ist in der Lage sowohl am Hang, als auch im unteren Hangbereich zu wachsen. Die anschließenden Dünen 3 bis 5 (Abb. 4b,c) zeigen eine fast vom Dünenfuß bis an die untere Slipface-Kante (Slipface (engl.): oberer Hangbereich mit sehr instabilem Substrat, der je nach vorherrschender Windrichtung, jahreszeitlich bedingt, mal auf der West- mal auf der Ostseite ausgebildet wird (SEELY 1991)) reichende Verteilung von *Stipagrostis sabulicola* allein. Auch hier ist der Vegetationsänderung bei Düne 6 auffällig (Abb. 4d): auf dem Osthang findet sich nur

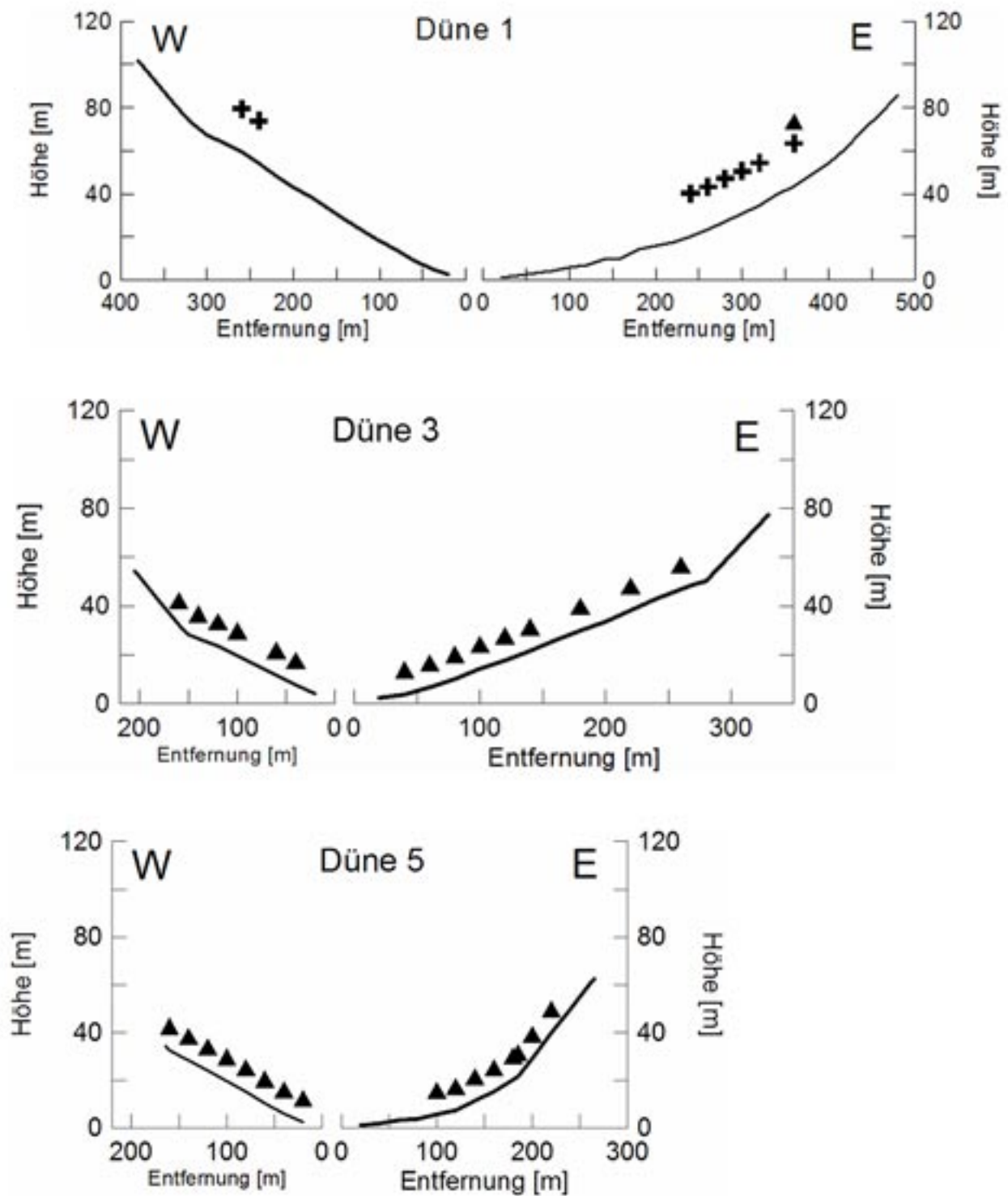


Abb. 4a-c: Verteilung der Arten entlang der geomorphologischen Catena an West- und Ost- Hängen. Jede Signatur stellt die Präsenz einer Art in einem 20m-Reliefintervall dar. (+ = *T. hereroensis*; ▲ = *S. sabulicola*; ▽ = *S. lutescens*; ◆ = *S. seelya*; * = *C. glaucum*)

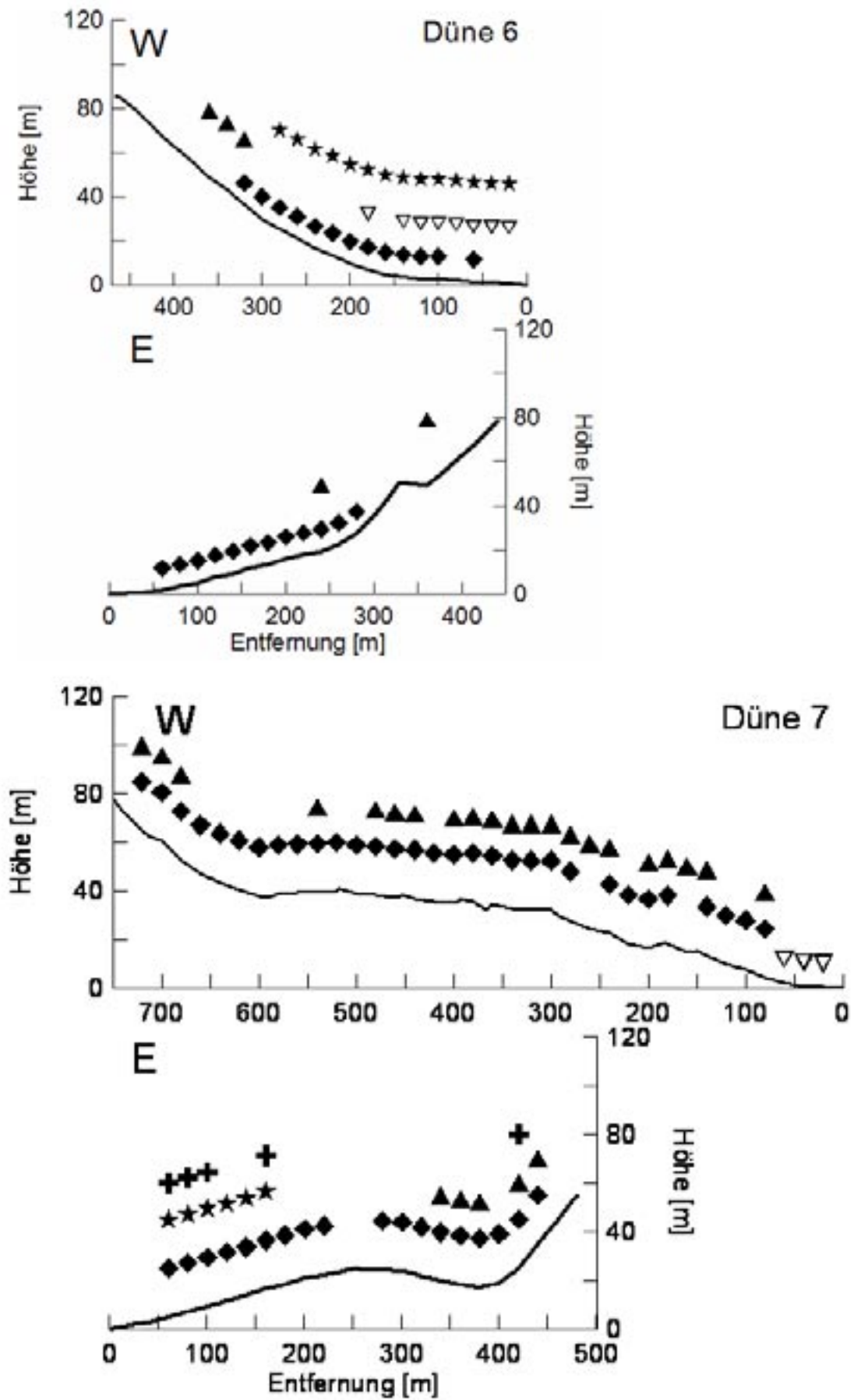


Abb. 4d, e: Verteilung der Arten entlang der geomorphologischen Catena an West- and Ost-Hängen. (+ = *T. hereroensis*; ▲ = *S. sabulicola*; ▽ = *S. lutescens*; ◆ = *S. seelya*; * = *C. glaucum*).

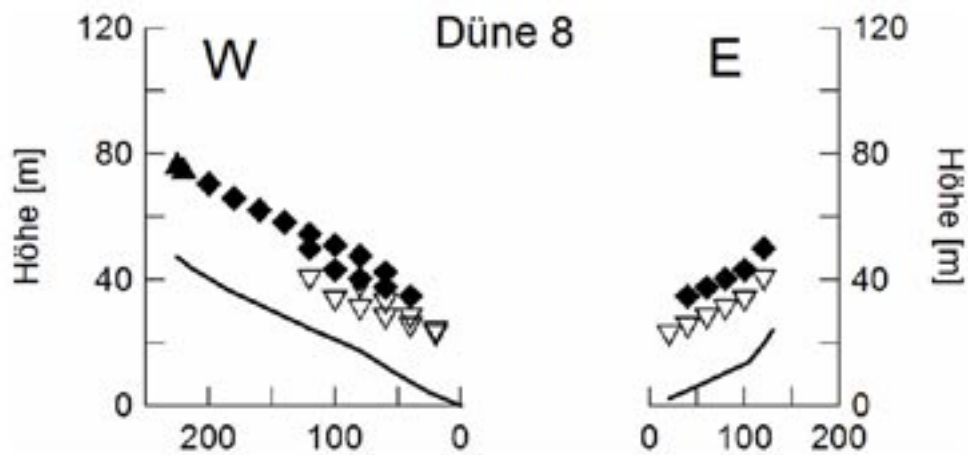


Abb. 4f: Verteilung der Arten entlang der geomorphologischen Catena an West- and Ost- Hängen. Jede Signatur stellt die Präsenz einer Art in einem 20m-Reliefintervall dar. (■ = *T. hereroensis*; ▲ = *S. sabulicola*; ▽ = *S. lutescens*; ◆ = *S. seelya*; * = *C. glaucum*).



Abb. 5: Westhang der Düne 8 mit *Stipagrostis seelya* und *S. lutescens*. Verteilung der Arten siehe Abb. 4. (Foto: P. Helms)

S. seelya mit einer vereinzelt *S. sabulicola*. Auf dem Westhang hingegen sind mit *S. lutescens*, *S. seelya*, *S. sabulicola* und dem größten Vorkommen von *Centropodium glaucum* im Probengebiet vier Arten vertreten. *S. lutescens* besiedelt vornehmlich den unteren Hangbereich während *S. seelya* den oberen bevorzugt (Abb. 4f, 5).

Ionen- und Wassergehalte

Von den fünf untersuchten Arten weist *Trianthema hereroensis* als Sukkulente die höchsten

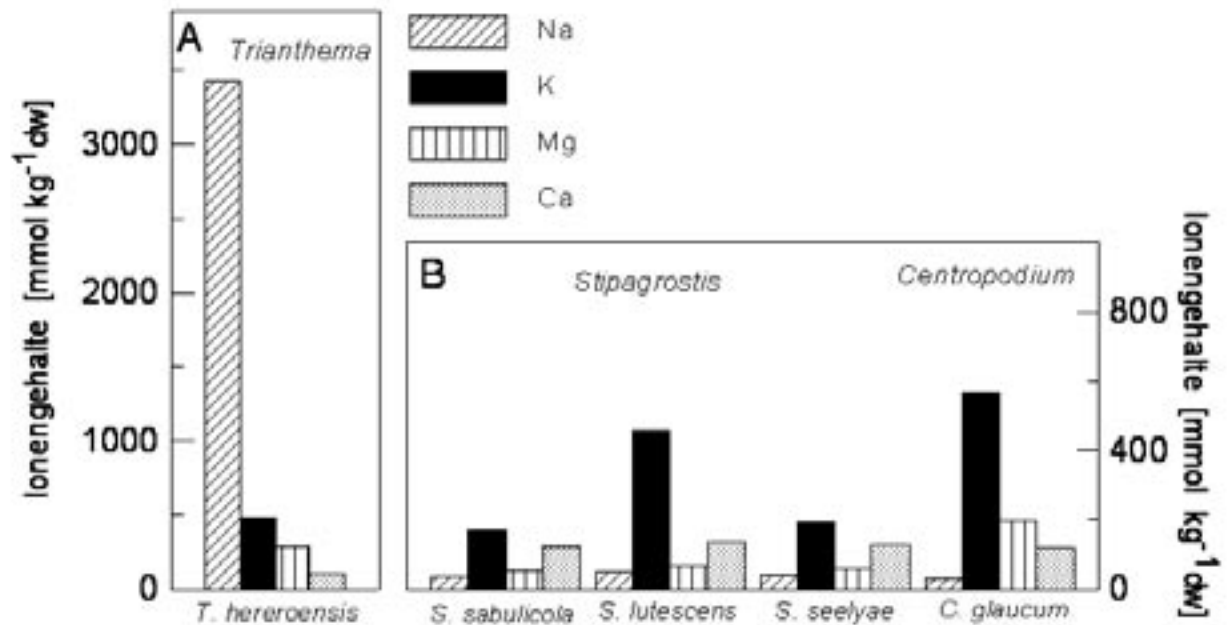


Abb. 6: Mittlere Kationengehalte von *Trianthema hereroensis* (A) und den Gräsern der Gattungen *Stipagrostis* und *Centropodium* (B).

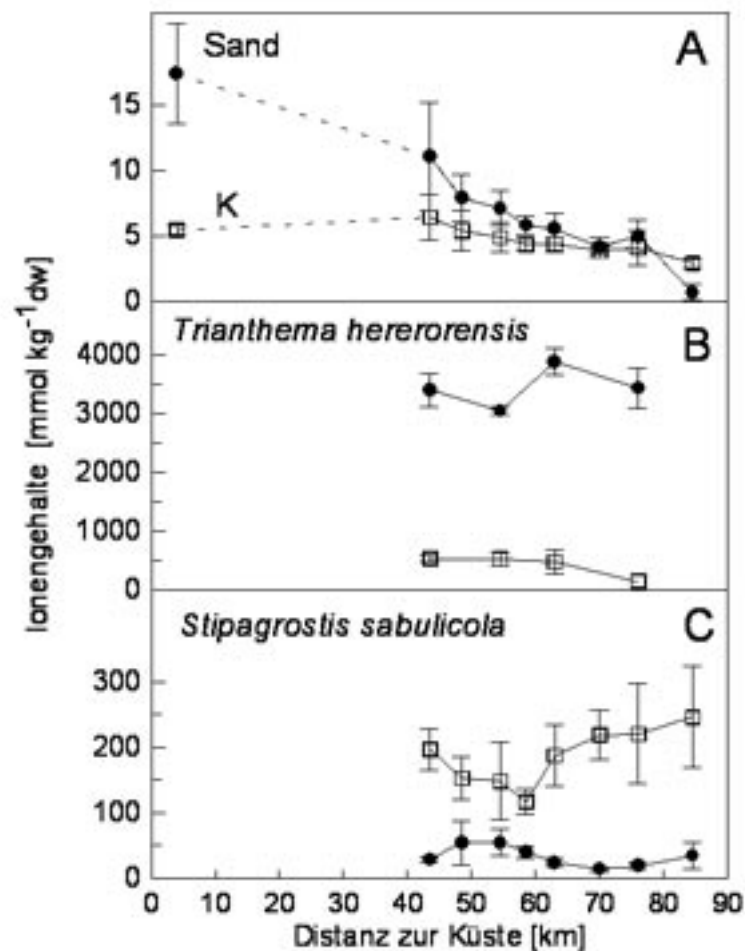


Abb. 7: Mittlere Natrium- (●) und Kaliumgehalte (□) im Sand (A) und in den untersuchten Pflanzen *Trianthema hereroensis* und *Stipagrostis sabulicola* entlang des Gradienten.

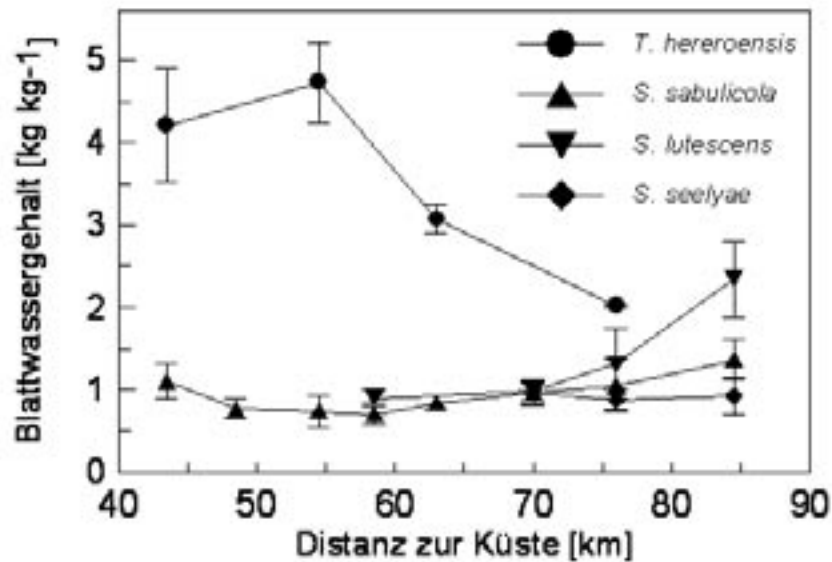


Abb. 8: Mittlere Blattwassergehalte von *Trianthema hereroensis* und in den Gräsern der Gattung *Stipagrostis* entlang des Gradienten.

Ionenakkumulation in den Blättern auf. Bezüglich des Natriums akkumuliert sie etwa das achtzigfache der Gräser (Abb. 6).

Die Natrium- und Kaliumgehalte im Sand nahmen mit zunehmender Entfernung deutlich ab (Abb. 7a). Aufgrund des Eintrages von Salzen durch den Nebel wurden die höchsten Gehalte in den küstennahen Dünen gefunden. In den Sanddünen konnte ein standortspezifischer Unterschied bezüglich der Ionengehalte in den Blättern bei den Arten nicht festgestellt werden (Abb. 7b,c). Hingegen nahm der Blattwassergehalt bei *Trianthema hereroensis* von Ost nach West deutlich um 56,7% ab (Abb. 8).

Diskussion

Vegetationsverteilung

Die Vegetation der Dünen-Namib verändert sich entsprechend der nur in größeren Zeitabständen stattfindenden „Jahrhundert“-Ereignisse. Dies ist dadurch bedingt, daß die Pflanzen zwar nur etwa 15 bis 20 mm Niederschlag innerhalb weniger Tage benötigen, um zu keimen (SEELY & LOUW 1980), für eine erfolgreiche langfristige Etablierung hingegen benötigen sie mehr als 100 mm Niederschlag in einer Saison (SEELY 1991). Dies führt dazu, daß zumindest im Westen des Untersuchungsgebiets die Niederschläge nicht zu einer Etablierung von Pflanzen führen; dies geschieht nur nach Starkregen-Ereignissen, wie sie z.B. 1892, 1934 und dann wieder 1974/76 und 2000 auftraten (WALTER & BRECKLE 1984, LORIS ET AL. 2004), weshalb man von einem etwa 40jährigen Zyklus ausgeht (SEELY 1991). Auch fallen viele der Niederschläge sehr kleinräumig (SHARON 1981), was zu einer heterogenen Vegetationsverteilung entlang des Gradienten führen kann. Zum Zeitpunkt der Probenentnahme lagen die letzten Starkregen 19 Jahre zurück, und entsprechend gering ist die verbleibende Vegetation

ausgefallen. Zudem waren die Regenfälle der Jahre 1994 und 1995 bis zur Probenentnahme mit 15 bzw. 14 mm für Gobabeb eher unterdurchschnittlich. Lediglich im Ostteil des Untersuchungsgebiets hat es im Sommer 1994/95 größere lokale Regenfälle gegeben; etwa 50 mm an der Meßstation „Far East Dune“ östlich des Untersuchungsgebiets (K.M. JACOBSON, pers. Mitt.).

In unseren Untersuchungen war die Artenzahl geringer gegenüber früheren vegetationskundlichen Erfassungen. So gibt BOYER (1987) an, daß *S. ciliata* bis Nara Valley (östlich von Düne 2) im Interdünen- und Dünenfußbereich vorkommt, von diesen Pflanzen konnten nur noch wenige tote Reste gefunden werden. Auch die bei ROBINSON (1976) beschriebenen Vorkommen von *S. gonathostachys* waren nicht mehr auffindbar. Erstaunlich ist die geringe Anzahl von *Cladoraphis spinosa*, deren Verbreitungsgebiet von SEELY (1991) als noch wesentlich weiter nach Westen reichend beschrieben wird.

Im westlichen und mittleren Untersuchungsgebiet wird selbst der für 1991 angegebene Bedeckungsgrad von 1% (SOUTHGATE ET AL. 1996) nicht mehr erreicht, wenn man anhand der in der vorliegenden Untersuchung gefundenen 1 bis 9 zum größten Teil schon sehr hinfalligen Individuen pro Plot (500m²) für die Dünen 1 bis 5 den Bedeckungsgrad abschätzt. Die Trockenzeit von 19 Jahren nach dem letzten Starkregen spiegelt sich in den Vegetationsaufnahmen wieder. Verglichen mit Angaben älteren Untersuchungen (BOYER 1987, SOUTHGATE ET AL. 1996) ist die Vegetation noch deutlich zurückgegangen. Dies ist besonders im Westen, wo die Artenzahl auf maximal zwei (*S. sabulicola* und *T. hereroensis*) zurückgegangen ist, der Fall. Im Osten wird der Artenrückgang durch die gelegentlichen Regenereignisse, die wie 1995 zur Keimung von Pflanzen ausreichen, etwas niedriger, auch wenn hier die Regenmenge ebenfalls in der Regel nicht für eine dauerhafte Etablierung junger Pflanzen ausreicht.

Eine reliefbedingte Zonierung der Vegetation ist im östlichen Probengebiet zu finden, in dem mehrere Arten auf einem Hang vorkommen. Diese Zonierung deckt sich sehr gut mit den Beschreibungen anderer Untersuchungen auf diesem Gebiet. So finden auch ROBINSON & SEELY (1980), BOYER (1987) und YEATON (1988) eine deutliche Zonierung mit *S. lutescens*, bisweilen auch *C. glaucum* im unteren, *S. seelya* im mittleren und *S. sabulicola* im oberen Hangbereich. YEATON (1988) führt diese Zonierung auf die unterschiedlichen Ansprüche der Arten in Bezug auf die Substratsdicke und -feuchte entlang des Reliefs zurück. So ist *S. sabulicola* in der Lage mit sehr mobilen und lockerem Substrat zurechtzukommen. Dies ermöglicht ihr den oberen Hangbereich mit seinem instabilen Substrat zu besiedeln, sowie so weiter nach Westen vorzudringen, wo die Sandbewegung durch höhere Windgeschwindigkeiten größer ist. Sie erreicht das durch ihre Fähigkeit, sehr schnell über den sie bedeckenden Sand hinauszuwachsen. Auf diese Weise entstehen die zum Teil sehr beachtlichen Huchten. Außerdem ist ihr Rhizom in der Lage, auch nach einer Freilegung ungewöhnlich lang am Leben und in Funktion zu bleiben (YEATON 1990), wie dies auch für andere *Stipagrostis*-Arten beschrieben wurde (DANIN 1996). *S. seelya* besetzt die in Bezug auf die Substratfeuchte und -stabilität langfristig optimalste Zone, den mittleren Bereich des Dünenhangs. Hier ist das Substrat deutlich stabiler als im oberen Dünenbereich (YEATON 1988). Am Dünenfuß, wo sich *S. lutescens* und *C. glaucum* finden, ist das Substrat ebenfalls sehr stabil. Im mittleren und westlichen Teil des Untersuchungsgebiets hingegen zeigt sich keine deutliche Zonierung mehr. Hier kommen allerdings ohnehin nur noch zwei (Düne 1) beziehungsweise eine Art (Düne 2 bis 5) vor. Gerade im mittleren

Bereich, in dem nur *S. sabulicola* vorkommt, kann man die Tendenz beobachten, daß diese Art, die im Westen eher den obere Hangbereich besiedelt, sich mit nach Osten zunehmendem Niederschlag über den ganzen Hang ausbreitet.

Im westlichen Sanddünengebiet hat ohnehin der obere Hangbereich die besten Bedingungen zu bieten, da auch *T. hereroensis* sich in diesem Bereich halten kann. Hier ist der Sand der Dünenkämme feuchter als am Dünenfuß, dies ist besonders auf der Westseite deutlich (GUT 1988), was auf den Einfluß des Nebels von Westen zurückgeführt wird. Nach Untersuchungen von LOUW & SEELY (1980) konnte das flache Wurzelsystem von *S. sabulicola* die Nebelnässe, die die obersten Sandschichten durchfeuchten, nutzen. Auch für *T. hereroensis* wird Wasseraufnahme der Nebelnässen diskutiert (SEELY ET AL. 1977), was die Besiedlung der oberen Bereiche der Düne im westlichen Teil durch diese beiden Arten verständlich macht. Allerdings ist ein eindeutiger Nachweis der Nutzung des Nebelwassers in der Namib nur für *Arthraeura leubnitziae* erbracht (LORIS ET AL. 2004), während eine Wasseraufnahme über die Blätter bei *Crassula*-Arten nachgewiesen wurde und für andere Sukkulenten der südlichen noch diskutiert wird (siehe auch VON WILLERT ET AL. 1992, VESTE & JÜRGENS 2004).

Ionenhaushalt

Die sukkulente *Trianthema hereroensis* zeichnet sich durch eine hohe Ionenakkumulationen von Natrium, Kalium und Chlorid auf, obwohl der Dünensand relativ arm an diesen Ionen ist. Ein Einfluß des Salzeintrages aus dem Nebel konnte nicht nachgewiesen werden. Entsprechende Akkumulationen wurden auch für andere Vertreter aus der Familie der Aizoaceae berichtet (WALTER 1936, VON WILLERT ET AL. 1979, 1992, VESTE ET AL. 2004). Die hier untersuchte *T. hereroensis* gehört wie andere Arten aus der Familie der Aizoaceae auch zu sodiophilen Arten. Hohe Na-Akkumulationen wurden sowohl bei dem Küstenhalophyten *Sesuvium portulacastrum* (HERRERA ET AL. 1996, HERRERA 1997) als auch bei *Brownanthus*-Arten gefunden (VESTE ET AL. 2004). Auf den Sanddünen südlich des Orange Rivers wie *Brownanthus pseudoschlichtianus* und besonders *Brownanthus aerenosus* (Na: 4840 mmol kg⁻¹ TG, K: 657 mmol kg⁻¹ TG, Cl: 1275 mmol kg⁻¹ TG). Auch in den Sanddünen der Negev waren die Ionengehalte unabhängig von den Bodenverhältnissen (VESTE & BRECKLE 2003). So konnten vor allem in Arten aus der Familie der Chenopodiaceae deutliche Ionenakkumulationen auf Sand festgestellt werden. Die Ionegehalte lagen mit rund 800 – 1000 mmol kg⁻¹ TG Natrium deutlich unterhalb der für die Aizoaceen ermittelten Werte (VESTE & BRECKLE 1995, VESTE & BRECKLE 2000). Nach dem Physiotyp-Konzept (siehe auch Beitrag von ALBERT ET AL. in diesem Band) sind die Ionenmuster der Halophyten nur zum geringen Teil von den Bodenverhältnissen abhängig, sondern im Wesentlichen genetisch gesteuert, so daß sich art- und familienspezifische Ionenmuster ausbilden. Inwiefern die Änderung des Blattwassergehaltes von *T. hereroensis* auf eine Abnahme der Wasserverfügbarkeit und des Nebeleintrages zurückzuführen ist, muss an dieser Stelle offen bleiben. Weitere detaillierte Untersuchungen über die Wirkung des Nebels und Taufalls auf die Wüstenvegetation sind erforderlich.

Danksagung

Wir bedanken uns bei dem Team der *Desert Research Unit of Namibia* in Gobabeb, insbesondere bei MARY K. SEELY und JOH HENSCHEL sowie Mitarbeitern für die fachliche und logistische Unterstützung. Ein Dank an das Namibian Ministry of Environment and Tourism für die Erteilung der Forschungsgenehmigung und die geleistete Hilfe bei der formalen Abwicklung.

Literatur

- ABRAMS, M.M., JACOBSON, P.J., JACOBSON, K.M. & SEELY, M.K. (1997): Survey of chemical properties across landscape in the Namib desert. *J. Arid Environm.* 35, 29-38.
- BESLER, H. (1980): Die Dünen-Namib: Entstehung und Dynamik eines Ergs. *Stuttgarter Geographische Studien*, Band 96, Stuttgart.
- BESLER, H. (1972): Klimaverhältnisse und klimageomorphologische Zonierung der zentralen Namib (Südwestafrika). *Stuttgarter Geographische Studien*, Band 83, Stuttgart.
- BOOS, G. (1941): Niederschlagsmenge und Salzgehalt des Nebelwassers an der Küste Deutsch-Südwestafrikas. *Bioklimatische Beiblätter der Meteorologischen Zeitschrift*, Bd. 8, Heft 1, Braunschweig: 1-15.
- BOYER, D.C. (1987): Effects of rodents on plant recruitment and production in the dune area of the Namib Desert. Msc. Thesis, University of Natal, Dept. of Zoology, Pietermaritzburg, RSA.
- DANIN, A. (1996): *Plants of Desert Dunes*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- GUT, S. (1988): Untersuchung zum Feuchtegehalt in den Dünen der zentralen Namib. Diplomarbeit, Geographisches Institut der Universität Zürich.
- HERRERA, O. (1997): Untersuchungen zum Salzhaushalt, zur Ökologie und Ökophysiologie der tropischen Küstenhalophyten *Sesuvium portulacastrum* L. (Aizoaceae) und *Batis maritima* (Batidaceae). – *Dissertationes Botanicae* 282. Berlin & Stuttgart: J. Cramer.
- HERRERA, O., BRECKLE, S.-W. & VESTE, M. (1996): Einfluß von NaCl Wachstum, Ionengehalt und Sukkulenz des tropischen Küstenhalophyten *Batis maritima* L. –Abstracts, 11. Jahrestagung der Gesellschaft für Tropenökologie, Bielefeld, Februar 1998, Bielefelder Ökologischen Beiträge 12: 107.
- LANCASTER, J., LANCASTER, N. & SEELY, M.K. (1984): Climate of the central Namib Desert. *Madoqua*, 14(1): 5-61.
- LANCASTER, N. (1989): *The Namib Sand Sea: dune forms, processes and sediments*. A.A. Alkama, Rotterdam.
- LITTMANN, T. & VESTE, M. (2005): Klima und Vegetation in Trockengebieten – eine geographische Betrachtung, In: VESTE, M., WUCHERER, W., HOMEIER, J.: *Ökologische Forschung im globalen Kontext*, Festschrift für Siegmund-W. Breckle. in diesem Band.
- LORIS, K., JÜRGENS, N & VESTE, M.. (2004): Zonobiom III: Die Namib-Wüste im südwestlichen Afrika (Namibia, Südafrika, Angola), In: WALTER, H. & BRECKLE, S.-W., *Ökologie der Erde, Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen*, Band 2, Spektrum-Verlag: 411-513.
- LOUW, G.N. & SEELY, M.K. (1980): Exploitation of fog water by a perennial Namib Dune Grass, *Stipagrostis sabulicola*. *South African J. Sci* 76(1): 38-39.
- ROBINSON, M.D. & SEELY, M.K. (1980): Physical and biotic environments of the southern Namib dune ecosystem. *J. Arid Environm.* 3: 183-203.
- SEELY, M.K. & LOUW, G.N. (1980): First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *J. Arid Environm.* 3: 25-54
- SEELY, M.K. (1978): The Namib Dune Desert: an unusual ecosystem. *J. Arid Environm.* 1: 117-128.

- SEELY, M.K. (1990): Patterns of plant establishment on a linear dune. *Israel J. of Bot.* **39**: 443-451.
- SEELY, M.K. (1991): Sand Dune Communities. In: POLIS, G.A. (ed.): *The Ecology of Desert Communities*, The University of Arizona Press, Tucson, USA: 348-382.
- SEELY, M.K., DE VOS, M.P. & LOUW, G.N. (1977): Fog Imbibition, satellite fauna and unusual Leaf Structure in a Namib Desert Dune Plant, *Trianthema hereroensis*. *South African J. Sci.* **73**: 169-172.
- SHARON, D. (1981): The distribution in space of local rainfall in the Namib Desert. *J. of Climatology* **1**: 69-75.
- SOUTHGATE, R.I. (1996): Precipitation and biomass changes in the Namib Desert dune ecosystem. *J. of Arid Environm.* **33**: 267-280
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. (1995): Xerohalophytes in a sandy desert ecosystem. – In: KHAN, M. A. & UNGAR, I. A. (eds.), *Biology of salt tolerant plants*, Karachi, University of Karachi: 161-165.
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. (2000): Ionen- und Wasserhaushalt von *Anabasis articulata* in Sanddünen der nördlichen Negev-Sinai-Wüste. In: BRECKLE, S.-W., SCHWEIZER, B., ARNDT, U. (Hrsg.): *Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung*, Stuttgart: 481– 485.
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. (2003): Untersuchungen zur Populationsökologie und Ökophysiologie in Längsdünen der nordwestlichen Negev Ökophysiologie und Ökosystemprozesse im Sinai-Negev-Sandfeld, *Ergebnisse des Nizzana-Projektes, Bielefelder Ökologische Beiträge* **17**: 89 pp.
- VESTE, M., EGGERT, K., BRECKLE, S.-W. & LITTMANN, T. (2005): Vegetation entlang eines geökologischen Gradienten im Sinai-Negev-Sandfeld. In: Veste, M. & Wissel, C. (Hrsg.) *Beiträge zur Vegetationsökologie der Trockengebiete und Desertifikation*, UFZ Berichte 01/2005, Leipzig: 64-81.
- VESTE, M. & JÜRGENS, N. (2004): Zonobiom III: Die Karoo. In WALTER, H. & BRECKLE, S.-W., *Ökologie der Erde, Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen*, Band 2, Spektrum-Verlag: 513 – 537.
- VESTE, M., GEMBLER, K. & JÜRGENS, N. (2004): Ionen- und Wasserhaushalt von *Brownanthus pseudoschlichtianus* (Aizoaceae) im Richtersveld (Südafrika). In: THIEDE et al. (eds.), *Succulent Plant Research in Africa*, Festschrift Hans-Dieter Ihlenfeldt: *Schumania* **4**, 127-132.
- WALTER, H. (1936): Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des Dr. G. Boss (Swakopmund). *Jahrb. Wiss. Bot.* **84**: 58-221.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1991): *Ökologie der Erde, Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen*, Band 2, 2. Auflage, UTB Große Reihe, Stuttgart.
- WILLERT, D. J. VON, BRINCKMANN, E. & SCHULZE, E.-D. (1979): Ecophysiological investigations of plants in the coastal desert of Southern Africa. Ion content and crassulacean acid metabolism. – In: JEFFRIES, R. J. & DAVIS, A. J. (eds.), *Ecological processes in coastal environments*: Oxford: 321-331.
- WILLERT, D.J. VON, ELLER, M., WERGER, M.J.A., BRINCKMANN, E. & IHLENFELDT, H.-D. (1992): Life strategies of succulents in deserts with special reference to the Namib desert. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney.
- YEATON, R.I. (1988): Structure and function of the Namib Dune grasslands: Characteristics of the environmental gradients and species distribution. *J. of Ecol.* **76**: 744-758.
- YEATON, R.I. (1990): The structure and function of the Namib Dune grasslands: species interactions. *J. of Arid Environ.* **18**: 343-349.

Adressen

Maik Veste
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen
Meckenheimer Allee 170, 53115 Bonn
Deutschland
email: maik.veste@t-online.de

Michael Mohr
Universität Bielefeld
Abteilung Ökologie
Postfach 100131, 33501 Bielefeld
Deutschland

