

Zonierung der Gesteinsflechtenvegetation an küstennahen Bergzügen der Namib-Wüste

VOLKMAR WIRTH & MARTIN HEKLAU

Kurzfassung

Der Wasserhaushalt der Flechten in den nahezu regenlosen küstennahen Teilen der Namibwüste wird maßgeblich vom Nebel bestimmt, der vom Meer her ins Landesinnere treibt. Der Feuchteeintrag ist besonders an Hindernissen, wie Hügeln und Bergketten, auf welche die Nebel auftreffen, erheblich. Dabei entstehen ausgeprägte Luv-Lee-Gegensätze.

An küstennahen Hügelketten der Zentralen Namib wurde in drei Transekten über steinige Berg- bzw. Talhänge untersucht, wie sich die Flechtenvegetation auf Silikategestein (Dolerit) in Abhängigkeit vom Vorkommen in Luv und Lee und von der Position am Hang ändert.

In den Aufnahmeflächen wurden alle Flechten erfasst, unabhängig von der Position an den Steinen. Trotz dieser ökologischen Unschärfe zeigen sich sehr unterschiedlich strukturierte Artengruppierungen, die ihrerseits in charakteristischen Mustern auftreten. So unterscheiden sich unmittelbar benachbarte Luv- und Lee-Vegetation beträchtlich. Die Muster sind wesentlich vom Eintrag der Feuchtigkeit der Nebel abhängig, die über die Hänge landeinwärts gezogen werden.

Die trockenresistenteste, an völlig flechtenfreie Flächen grenzende Flechtengesellschaft wird durch *Caloplaca elegantissima* geprägt, die feuchtigkeitsbedürftigste durch *Teloschistes capensis*, *Coronoplectrum namibicum*, *Roccella montagnei*, *Ramalina*-Arten und weitere als hygrophytisch bekannte Arten, im Extremfall durch *Rimelia reticulata*. Während morgens nach Nebelzug die in Luv wachsenden *Teloschistes*-Polster triefend nass sind, können die *Caloplaca elegantissima*-Standorte trocken erscheinen. Zwischen diesen Extremen ordnen sich weitere Flechtengemeinschaften in einen Feuchtegradienten ein. Die Gemeinschaften kommen zonal an den Berghängen vor. Unter günstigen Umständen kann in Luv-Lage im Bereich einer Distanz von weniger als 20 Höhenmetern die komplette Zonierung vertreten sein, von der (1) *Caloplaca elegantissima*-Zone am offensichtlich wenig Nebelwasser empfangenden Hangfuß, gefolgt von der (2) *Pertusaria pseudomelanospora*-Zone (mit *Acarospora luederitzensis*, *Xanthoparmelia serusiauxii*, *X. incomposita*, *Lecidella placodina*), (3) der *Lecanora substylosa*-Zone, (4) der *L. panis-erucaae*-Zone, bis zur (5) *Teloschistes*-Zone am nebelreichen Oberhang oder Grat. Die *Teloschistes*-Zone erfährt an besonders feuchten Orten eine weitere Bereicherung durch Arten wie *Arthothelium desertorum*, *Lecanographa subcaesioides*, *Diploicia canescens*. Kleinste Hangunebenheiten und Neigungsänderungen, vor allem aber nebelabfängende

Bergvorsprünge sorgen für Unregelmäßigkeiten und Zonierungsanomalien.

Die Flechtenflora erwies sich als sehr artenreich. Insgesamt wurden 56 Arten in den Aufnahmen der Transekte registriert. Die höchste Artenzahl in einer Aufnahmefläche betrug dabei 26/0,2 m², was auch in niederschlagsreichen Gebieten Mitteleuropas kaum übertroffen wird. Zahlreiche Arten sind in Süd- oder Südwestafrika endemisch. Acht Arten kommen auch in Mitteleuropa – vor allem in klimatisch milden Bereichen – vor. *Niebla cephalota*, von den Pazifikküsten Nord- und Südamerikas bekannt, *Buellia follmannii* (Chile) und *B. inturgescens* (Australien) werden erstmals für Afrika nachgewiesen.

Ein Vergleich mit der Zonierung der Flechtenvegetation in den Flechtenfeldern der Kiesebenen ergibt gewisse Ähnlichkeiten bezüglich der Verbreitung der Lebensformen der Flechten und dem Auftreten einiger charakteristischer Arten, so von *Teloschistes*, *Ramalina „irritans“*, *Xanthoparmelia walteri*, *X. serusiauxii*, *X. incomposita*, *Lecidella placodina*, *Caloplaca rubelliana*.

Abstract

Zonation of epilithic lichen vegetation on coastal hills of the Central Namib Desert

The water relations of lichens occurring in virtually rainless parts of the coastal region of the Central Namib Desert are highly influenced by fog. The input of humidity at topographical obstacles such as hills and mountains where fog precipitates is considerable, especially in terms of the contrast between the windward and leeward slopes.

The lichen vegetation on siliceous rock (dolerite) in three transects along rocky slopes of the coastal hills was investigated in order to determine how it is related to its position on the slopes and to the windward and leeward sides of the hills. In the relevés, all lichen species were considered regardless of their position on the stones. Although there are ecological limitations to such selectivity, very different species groups are discernible, the characteristic patterns determined by the precipitation input of coastal fog clouds. The community most resistant to dryness, often occurring close to lichen-free areas, is characterized by *Caloplaca elegantissima* (the most hygrophytic species), *Teloschistes capensis*, *Coronoplectrum namibicum*, *Roccella montagnei* and *Ramalina* species. Between these extremes, several other lichen communities are zonally distributed on the slopes according to the humidity gradient. Under favourable conditions on windward slopes the sequence

is as follows: (1) the *Caloplaca elegantissima* zone at the base, (2) the *Pertusaria pseudomelanospora* zone (with *Acarospora luederitzensis*, *Xanthoparmelia serusiaxii*, *X. incomposita*, *Lecidella placodina*), (3) the *Lecanora substylosa* zone, (4) the *Lecanora panis-erucae* zone, and (5) the *Teloschistes* zone at the hill-top. In very moist sites, the latter zone is enriched by *Arthothelium desertorum*, *Lecanographa subcaesioides*, *Niebla cephalota*, *Usnea spec.*, *Diploicia canescens*, or even *Rimelia reticulata*. On gravel areas, a zone dominated by *Xanthoparmelia walteri* may occur between the *Lecanora substylosa*- and *Teloschistes*-zones. The vegetation on windward and leeward sides is very different, with small changes in the relief, inclination and exposition determining the pattern.

The lichen flora along the investigated transects is very rich: 56 species were found, the highest number registered in a relevé being 26 species / 0,2 m², which is seldom attained in Central Europe even under favourable conditions. Many species are endemic to SW Africa or southern Africa, but eight species also occur in Central Europe. *Niebla cephalota*, *Buellia follmannii* and *B. in-turgescens* are new to Africa.

A comparison with the zonation of vegetation in the lichen fields of the gravel plains of the Central Namib Desert shows some similarities in life-forms and in a few characteristic species, such as *Teloschistes*, *Ramalina „irritans“*, *Xanthoparmelia walteri*, *X. serusiaxii*, *X. incomposita*, *Caloplaca rubelliana* and *Lecidella placodina*. However, some very characteristic species of the lichen fields do not occur on the dolerite hills for edaphic reasons, and vice versa.

Autoren

Prof. Dr. VOLKMAR WIRTH, Staatl. Museum f. Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe, Germany,
MARTIN HEKLAU, Staatl. Museum f. Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.

1. Einleitung

Flechten stellen im Ökosystem der Namibwüste die bedeutendsten Primärproduzenten dar (LANGE et al. 2006). Die reiche Flechtenvegetation auf Kiesflächen in den küstennahen Bereichen der Namibwüste, in denen fast kein Regen fällt, ist ein beeindruckendes, aber erst in den letzten Jahrzehnten beachtetes Phänomen, das eng mit der Fähigkeit von Flechten zusammenhängt, die Nebelfeuchtigkeit zu nutzen. Einige Arten treten in diesen „Flechtenfeldern“ so üppig auf, dass sie im Landschaftsbild ein farblich bestimmendes Element bilden.

Die Flechtenvegetation der Flechtenfelder der Kiesebenen ändert sich von der Küste landeinwärts (SCHIEFERSTEIN & LORIS 1992, JÜRGENS & NIEBEL-LOHMANN 1995, WIRTH et al. in Druck). So tritt die Strauchflechte *Teloschistes capensis* nur bis etwa fünf Kilometer von der Küste entfernt aspektbestimmend auf, während weiter landeinwärts besonders *Xanthoparmelia*-Arten (incl. *Neofuscelia*) und Krustenflechten der Gattungen *Buellia* und *Acarospora* vorkommen und die Strauchflechten schließlich völlig verschwinden. Parallel dazu nimmt die Phytomasse ab.

Bei Begehung von Bergzügen in der Zentralen Namib zeigt sich, dass auch im Bereich von felsreichen Abhängen, deren Flechtenvegetation bislang völlig unbeachtet blieb, Verbreitungsmuster vorkommen. Die Phänomene äußern sich auf wesentlich gedrängterem Raum als in den Flechtenfeldern der Kiesebenen. An stein- bzw. blockreichen Berghängen markieren in günstigen Fällen übereinander folgende Streifen unterschiedlicher Färbung das Dominieren verschiedener Gesteinsflechten-Arten. Krasse Vegetationswechsel deuten sich bei abrupten Expositionsänderungen an.

An einem lang gestreckten, mehr oder weniger küstenbegleitenden Hügelzug SE von Kaap Kruis (Cape Cross) wurden mehrere Transekte gelegt und die Flechtenflora in einem schmalen Streifen sehr genau erfasst, um die Phänomene zu dokumentieren und zu analysieren. Dabei wurde darauf geachtet, dass in ein und demselben Transekt auch entgegengesetzt exponierte Hänge berücksichtigt wurden.

Ziel der Untersuchung war, die reale Vegetation an Bergzügen abzubilden, im Einzelnen

1. die sich unter günstigen Bedingungen optisch andeutenden floristischen Trends bzw. Zonen mit Hilfe von Transekten zu belegen und zu untersuchen;
2. Gesetzmäßigkeiten in den floristischen Trends und ihre Ursachen zu ermitteln;
3. eine vorläufige Liste der Arten basischer Silikatgesteine in küstennahen Gebieten der zentralen Namib vorzulegen;
4. die an Bergzügen und Hügeln gefundenen Artenmuster mit solchen in der Ebene zu vergleichen.

2. Methoden

2.1 Größe und Lage der Erhebungsflächen

Die Transekte wurden im Bereich von Bergzügen eingerichtet, die sich ca. 1-2 km hinter der Küste erheben und die ersten größeren Hindernisse für Nebel darstellen, die vom Meer ins Land hinführen. Sie wurden annähernd in der Falllinie von Hängen von Hügeln so angelegt, dass Hang und Gegenhang bzw. angenähert gleichermaßen auch Luv- und Lee-Lagen bezüglich heranziehender Nebel berücksichtigt sind (Abb. 1). Sie liegen in Meereshöhen zwischen etwa 50 und 130 m. Transekt A wurde über einen sehr wenig exponierten Hügel mit schwach geneigten Hängen von NW nach SE gelegt; er ist 64 m lang, die Höhendifferenz innerhalb des Transektes beträgt ca. 10 m. Transekt B ist 55 m lang, beginnt mit einem kurzen Lee-Hang, quert einen kleinen Grat und erstreckt sich von NW nach SE über zwei einander gegenüberüberliegende Hänge eines V-förmigen Geländeeinschnittes; die Höhendifferenz beträgt hier ca. 15 m. Transekt C ist 240 m lang, verläuft über einen hohen, exponierten Hügel mit je einem steilen Lee- und Luv-Anteil von NNW nach SSE (außer dem 30 m langen Anfang des Transektes in Luv, der von NNE nach SSW verläuft); der Höhenunterschied beträgt ca. 45 m. Eine genaue Lokalitätsangabe der Transektlage wird aus Artenschutzgründen vermieden. Einige der Flechtenarten sind nach derzeitiger Kenntnis in SW-Afrika extrem selten und verdienen Schonung.

Die Aufnahmeflächen wurden konsequent in gleichen Abständen entlang den Transekt-Linien positioniert. Die Dichte der Aufnahmeflächen richtete sich nach der Länge des Transektes. In Transekt A (= 64 Aufnahmeflächen) und in Transekt B (= 55 Flächen) schließen die Flächen lückenlos aneinander, in Transekt C beträgt der Abstand 10 m (= 24 Flächen). Die Größe der analysierten Fläche lag zwischen $0,2 \times 1,0 \text{ m} = 0,2 \text{ m}^2$ (B) und $1 \times 1 \text{ m} = 1 \text{ m}^2$ (A, C). Somit war eine sehr genaue Erhebung gewährleistet.

In allen drei Transekten befinden sich mit wenigen Ausnahmen zahlreiche Steine in den Aufnahmeflächen. Lediglich in Transekt B wurde im Talgrund ein kurzer von Sand erfüllter Abschnitt ohne Steine oder mit wenigen Steinen gequert. In den Transekten A und B liegen die Steine am Lee-Hang teilweise frei im Sand. In Transekt B treten am Luvhang auch größere, fest

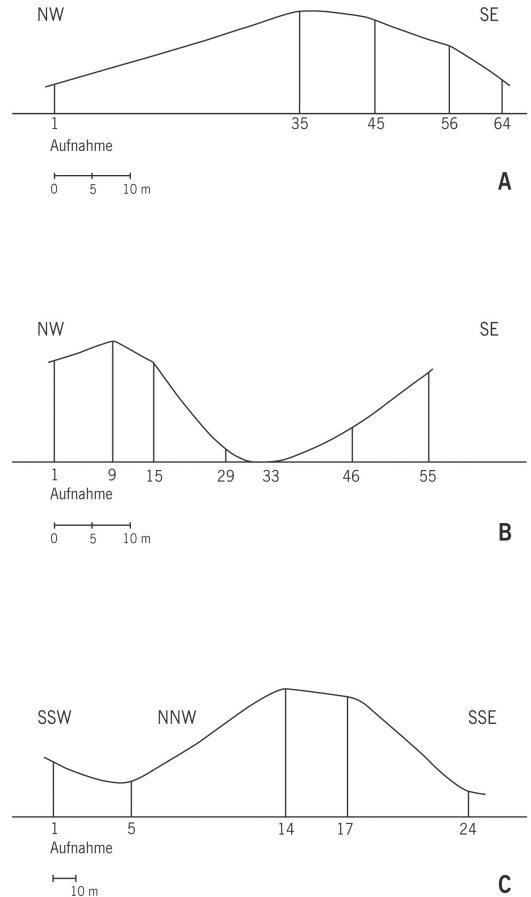


Abbildung 1. Verlauf der Transekte A bis C im Gelände in Bezug auf Exposition und relative Höhe, nicht überhöht.

verankerte Felsblöcke auf. Es war die primäre Intention der Arbeit, die realen Verhältnisse an nebelbeeinflussten Hügeln zu dokumentieren. Zwar wurden die Transekte auf möglichst einheitliche Substratverhältnisse hin ausgesucht, sie konnten aber nicht so gewählt werden, dass die Aufnahmeflächen als standardisiert gelten können (s.u.). Die Möglichkeit, für Transekte Felsen mit repräsentativen, einheitlichen Aufnahmeflächen heranzuziehen, besteht im Gebiet nicht. Die Vegetationsaufnahmen erfolgten im Jahre 2002. Eine Nachbeprobung von *Xanthoparmelia*-Arten wurde 2003 durchgeführt, um eine bessere Absicherung des Vorkommens von Arten der „*Neofuscelia*“-*dregeana*-Gruppe zu erreichen.

Für das weitere Untersuchungsgebiet wird die Zahl der Nebeltage auf ca. 120 geschätzt (LORIS et al. in WALTER & BRECKLE 2004, dort Weiteres zum Klima der Region). Die Treibnebel kommen vermutlich überwiegend aus südwestlicher bis südlicher Richtung.

2.2 Aufnahmemethodik

Es wurden verschiedene Erhebungsmethoden angewendet. Bei den 0,2 m² großen Aufnahmeflächen in Transekt B wurden zwei 20 x 50 cm große Frequenzgitter mit 10 Teilflächen zu 1 dm² verwendet, wie sie sich bei Epiphytenkartierungen an Baumstämmen bewährt haben und den Kartierungsstandards der VDI-Richtlinien entsprechen (KIRSCHBAUM & WIRTH 1995, s.a. WIRTH et al. 2007, in Vorbereitung). Die Gitter wurden nebeneinander mit der Längsseite der Transektlinie angelegt. Ermittelt wurde die Frequenz der einzelnen Arten (0-20 Treffer). Bei den 1 m² großen Flächen des Transektes C wurde eine Abundanz-Dominanz-Schätzung nach BRAUN-BLANQUET durchgeführt, und zwar in Anlehnung an die von WIRTH (1972) verwendete Skala (vgl. Tab. 4). Bei Transekt A wurden die Zahl der Thalli und die Flächendeckung der Arten ermittelt; in der entsprechenden Tabelle wurden die Deckungswerte zu 6 Deckungsklassen zusammengefasst.

Berücksichtigt wurden alle Arten, ungeachtet der Mannigfaltigkeit der besiedelten Kleinstandorte, die die einzelnen Steine bieten. Abgesehen von der petrografischen Qualität des Substrates, das in allen Flächen und Transekten übereinstimmte (Dolerit), erwies sich eine weitergehende Standardisierung der Aufnahmeflächen, etwa nach Steingröße (Ausnahme: Steine über 15 cm Höhe blieben unberücksichtigt) oder Exposition der Steinflächen bei den gegebenen Verhältnissen in konsequenter und vor allem objektiver Form als undurchführbar. Dies bedeutet, dass vorhandene, ökologisch bedingte Zäsuren bzw. Schwerpunkte innerhalb des Transektes „verwaschen“ werden. Die Voruntersuchungen zeigten jedoch, dass auch bei Akzeptierung solcherart inhomogener Aufnahmeflächen und der ausnahmslosen Erfassung der in ihnen vorkommenden Arten noch eine erhebliche Ungleichverteilung der Arten entlang der Transekte deutlich wird – die Mannigfaltigkeit der ökologischen Bedingungen in den Einzelflächen ist demnach ganz erheblich

geringer als im Bereich des gesamten Transektes.

Die registrierten Flechten sind fast ausschließlich typische Gesteinsflechten. *Teloschistes capensis* und *Xanthoparmelia walteri*, verwoben in diese beiden auch *Ramalina „irritans“*, wachsen sowohl auf Gestein als auch zwischen den Blöcken auf grobem Sand oder kleinsten Steinchen ohne direkte Verankerung am Fels. Keine Gesteinsbewohner im engen Sinn sind auch die selten auftretenden *Caloplaca gyalectoides* (mehr auf Erde), *Lecanographa tehleri* (Holzbewohner) und *Rinodina spec.* (auf Erde); im Transekt wuchsen sie auf Erdverkrustungen von Felsblöcken. Wo Blöcke nicht dicht aneinander schließen, befindet sich lockerer Sand, der von der Küste her eingeweht wird, wie zahlreiche Fischschuppen belegen.

2.3 Dank

Die Bestimmung der Arten ist bei floristisch-vegetationskundlichen oder ökologischen Untersuchungen mit entsprechendem Hintergrund in der Namib-Wüste immer noch eine sehr schwierige Aufgabe, deren Bewältigung alle anderen Untersuchungsaspekte in den Hintergrund drängt. An der Bestimmung der Arten wirkten mit: P. BOWLER (*Ramalina* s.l.), F. BUNGARTZ (*Buellia*), J. ELIX (*Xanthoparmelia*), H. HERTEL (*Lecidea*, *Lecanora*), I. KÄRNEFELT (*Caloplaca*), H. KASHIWADANI (*Ramalina*), CH. SCHEIDEGGER (*Buellia*). Dünnschichtchromatographische Untersuchungen führten außer dem Zweitautor aus: J. ELIX, H. SIPMAN, K. KALB. D. WESSELS führte den Erstautor an die Untersuchungslokalität. Die Überprüfung des Abstracts übernahm M. SEAWARD. Die von Kessler-Stiftung unterstützte die Untersuchungen finanziell. Für diese Hilfen sind wir außerordentlich dankbar.

3. Ergebnisse

3.1 Die Arten

Insgesamt wurden innerhalb der drei untersuchten Transekte mindestens 56 Arten festgestellt (Tab. 1), von denen einige nur bis zur Gattung bestimmt oder mit Arbeitsnamen belegt werden konnten. Diese Zahl erscheint für ein Wüstenklima erstaunlich hoch. Rechnet man weitere, in unmittelbarer Nachbarschaft der Transekte vorkommende Arten hinzu, steigt die Zahl auf 60. In Transekt B, dem Transekt mit den meisten Arten, wurden 45 Arten registriert; die artenreichste Aufnahmefläche weist dort 26 Arten/0,2 m² auf, ein Wert, der auch in Mitteleuropa auf Gestein nur selten übertroffen wird.

vor, möglicherweise auch begünstigt durch größere Blöcke im Abschnitt B15 bis B19, *Caloplaca eudoxa*, *Ramalina fimbriata*, *Usnea spec.*

Die häufigsten Flechten im floristisch recht einheitlichen Bereich von B9 bis B19 sind *Teloschistes capensis*, *Xanthoria turbinata*, *Roccella montagnei*, *Ramalina „irritans“*, *Coronoplectrum namibicum*, *Santessonia hereroensis* und *Lecanora substylosa*. In den folgenden Flächen (B20-24) nimmt die Frequenz dieser Arten (mit Ausnahme letzterer) ab – auch wenn man die teilweise geringere Gesteinsdichte berücksichtigt. *Teloschistes* tritt nur in kleineren Büscheln auf. Die Änderungen und Artmächtigkeitsverschiebungen zwischen Aufnahmeflächen B16 und B27 belegen auch die Frequenzen der Charakterarten der *Teloschistes*-„Zone“: Die Frequenzsummen der Arten *Teloschistes capensis*, *Xanthoria turbinata*, *Coronoplectrum namibicum*, *Roccella montagnei*, *Ramalina „irritans“* und *Combea mollusca* betragen im Abschnitt (B16-B19) im Mittel 62 pro Aufnahme, im Abschnitt B25-27 (*Lecanora substylosa*-L. *panis-eruae*-Artengruppierung) nur noch 24; die sechs Arten sind also deutlich schwächer vertreten als „zuvor“.

In einem kurzen Abschnitt (B25-28) dominiert *Lecanora panis-eruae* (auch optisch) sehr stark. Ab dem Talgrund (B29), vor allem jedoch am NW-exponierten Gegenhang in Lee (B36) tritt wieder *Caloplaca elegantissima* auf, begleitet von *Pertusaria pseudomelanospora*, *Acarospora luederitzensis*, *Staurothele dendritica* und *Lecidella placodina* (letztere drei sind weitestgehend auf diesen Lee-Bereich beschränkt), dagegen fehlen *Teloschistes*, *Coronoplectrum* und *Lecanora panis-eruae*. *Caloplaca elegantissima* erreicht ab B41/42 hohe Frequenzwerte, vergesellschaftet ist *Xanthoparmelia walteri* und *Buellia follmannii*, ab B44 *Xanthoparmelia incomposita* und vereinzelt *X. serusiauxii*. Weiter hangaufwärts (ab B53) erscheinen erneut *Lecanora panis-eruae* und *Coronoplectrum namibicum*, ab B54 auch *Teloschistes capensis*.

Transekt C

Die Tabelle (Tab. 4) zeigt, dass zwei sehr deutlich voneinander differenzierbare Arten-Gruppierungen den Großteil des Transektes einnehmen,

1. die Aufnahmen (4)5-12 (mit *Pertusaria pseudomelanospora*, *Acarospora luederitzensis*, *Caloplaca rubelliana*, ohne *Teloschistes*) am NNW-exponierten Hang,
2. die Aufnahmen 16-22 (mit einer artenreichen Gesellschaft mit üppig entwickelter *Teloschistes*)

auf der Hügelspitze gegen Ende des Grates und am SSE-exponierten Hang.

Die Zone mit der *Pertusaria pseudomelanospora*-Artengruppe, die anfangs, am Hangfuß, noch placodioide *Xanthoparmelia*-Arten (*X. serusiauxii* und *Dregeana*-Gruppe) enthält, ist in einem 80 m breiten Streifen entwickelt (bis C12). In diesem Abschnitt erreichen *Buellia stellulata* und *Diploschistes diploschistoides* die höchste Deckung und *Acarospora luederitzensis* die höchste Abundanz, während *Lecanora panis-eruae* fehlt und *L. substylosa* sehr selten ist. Diese beiden Arten, stellenweise auch *Xanthoparmelia walteri* (C14), kommen knapp vor dem Grat und am Grat selbst, in einer kurzen Übergangszone zur *Teloschistes*-Gemeinschaft, stark auf (C13-C15).

In dem von *Teloschistes* gekennzeichneten Bereich ist *Xanthoria turbinata* stark entwickelt, und es erscheinen *Ramalina „irritans“*, *R. laceira*, *Coronoplectrum*, *Caloplaca gyalectoides* und *C. eudoxa* (an Vertikalfächern und in Nischen), *Chrysothrix candelaris* und *Diploicia canescens* an Steinunterseiten.

Gegen den SSE-Fuß des Hügels nimmt *Teloschistes* ab und *Xanthoparmelia walteri* übernimmt die Dominanz, *Xanthoria turbinata* erscheint nur noch spärlich, *Pertusaria pseudomelanospora* tritt erneut auf. Die artenarme Ausbildung der *Teloschistes*-„Gesellschaft“ in C23 entspricht dem kurzen SW-exponierten Hang am Anfang des Transektes (Aufn. C1-2); in der Senke dominiert *Xanthoparmelia walteri* (Aufn. 3-4).

Gemeinsamkeiten der drei Transekte

Trotz aller individuellen Variation in der Ungleichverteilung der Arten, kommt es übereinstimmend in allen Transekten zur Ausbildung ähnlicher

Tabelle 3. Transekt B (55 m) mit 55 Vegetationsaufnahmen. Angegeben sind Frequenzen von 0-20, bezogen auf eine Aufnahmefläche von 10 dm x 2 dm. Fett zur Verdeutlichung der Schwerpunkte: die beiden höchsten Frequenzwerte pro Aufnahme (über 1) bzw. die vier höchsten Frequenzwerte pro Art im Transekt (unter 10: die drei höchsten; unter 5: die zwei höchsten). Frequenzsummen, fett: höchste Frequenzwerte, kursiv: Werte hochgerechnet auf Steinpräsenz in allen Teilflächen. Grau unterlegt: Charakteristische Artengruppen. – Weitere Arten: 11: *Xanthoparmelia equalis*; 15: *Caloplaca lactea*-Gr.; 26: cf. *Candelariella spec.*; 38+42: *Buellia spec.*; 38, 39, 41: weiße Kruste; 47: *Buellia spec.*

Art / Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
Xanthoparmelia incomposita	9	4	14	4	3	2	1																	
Xanthoparmelia serusiauxii		1	1	6	7	5																		
Caloplaca elegantissima	4	3	6	4	14	10		6																
Acarospora luederitzensis	2	1	4	8	15	10	1				1													
Pertusaria ps.melanospora	3	1	2	4	12	11	9	8			3			3	5		2			1	2	4		
Diploschistes diploschistoides	4		6	2	15	14	9	10	2	1	7	4	7	1	3	2	1	1				4		
Dimelaena radiata					1																			
Lecidella placodina																								
Acarospora cf. ochrophaea																								
Lecanora panis-erucae								3	4	9	4	4		2			2	13	15	10	3	3	3	7
Teloschistes capensis								3	20	20	20	18	15	20	18	19	18	18	18	1	11	2	1	
Xanthoria turbinata							1	4	17	7	17	19	17	19	20	15	16	13	16	6	9	6	9	
Coronoplectrum namibicum							1	13	9	10	3	1	5	11	11	3	9	11	1	2	2			
Ramalina "irritans"	3								11	12	8	3	11	11	12	5	9	8	6					
Rocella montagnei									9	7	3	1	2		6	13	1	11	13	1	2			
Buellia halonia							2	2	4	2	1	3	2							1		2	1	
Ramalina lacera									2	4				1	1	2			1	2				
Ramalina fimbriata											1													
Caloplaca gyalectoides									3	2	1		2	2	1	4	5	1	3					
Caloplaca eudoxa									1						4	3		7	3	4	1			
Combea mollusca									7	6	3				4	4		4	7					
Buellia gypsi-deserti					1?									1	1									
Diploicia canescens										1	1	1												
Lecanographa subcaesioides									4		1	1												
Usnea spec.										4	2													
Niebla cephalota									1											1				
Lecanographa tehleri									1															
Rinodina spec.									1															
Ramalina canariensis										1														
Heterodermia namaquana														1										
Arthothelium desertorum										2														
Xanthoria flammea																								
Xanthoparmelia walteri	19	17	20	13	8	6		3	2	1	1	8	14	18	9	1	3	2	2		6		1	
Lecanora substylosa	3	3	10		5	3	13	17	14	18	16	16	11	10	12	14	9	17	5	4	6	4		
Buellia follmannii	12	9	10	6	20	19	8	12	11	9	12	19	11	15	16	11	5	9	7	6	14	3	8	
Buellia stellulata	6	3	9	7	18	17	4	11	2	3	12	16	13	11	4							4	3	
Santessonia hereroensis	5	3	7	5	6	7	3	2	11	7	11	20	16	19	17	7	2		3	3	8	2	7	
Buellia incrustans		2			1	3	1	1	5	5	6	8	8	6	15	9	7	6	6	2	5	2		
Buellia procellarum	2		3		10	7	3	6	1	6	2	2	7	3	8	1	4	1	3	1	3	1		
Lecidea sarcogynoides					1			2	1	3	3	5	2							2	6	4		2
Buellia cf. sequax								2	10	2	7	4	4	6	5									
Buellia dispersa																								
Xanthomaculina hottentotta																								
<i>Blütenpflanzen:</i>																								
Trichocaulon pedicellatum																								
Eberlanzia spec.																								
Sträucher																								
Euphorbia giesii																								
Psilocaulon spec.								15						2										
kein Fels		3		1			9															8	6	
Frequenzsumme	72	58	92	62	132	117	85	90	161	134	136	149	153	154	169	121	103	114	131	51	84	62	63	
Artenzahl	12	11	12	10	15	14	12	17	24	24	26	18	20	18	20	17	15	17	19	14	16	12	10	

Artengemeinschaften, die in charakteristischen Abfolgen auftreten und typische Verbreitungsmuster bilden.

So entsprechen die Aufnahmen 25 bis 42 im Transekt A den Aufnahmen 1 bis 8 in B und 7 bis 12 in C. Sie repräsentieren einen Bereich bzw. eine Gemeinschaft, in dem/der *Pertusaria pseudomelanospora* mit *Acarospora luederitzensis* vergesellschaftet und mit erheblicher Frequenz bzw. Deckung auftritt. Im Transekt A und C folgt anschließend ein Abschnitt mit dominierender *Lecanora substylosa* und *L. panis-eruciae*, nicht jedoch in Transekt B, weil durch den plötzlichen Wechsel der Standortbedingungen infolge des Expositionwechsels des Hanges diese Zone „übersprungen“ wird.

Nach differenzierenden oder dominierenden und hochfrequenten Arten können mehrere Transektbereiche unterschieden werden. Sie entsprechen Vegetationszonen, die von den Transekten durchschnitten werden. Sie sind auch ohne statistische Verfahren bereits in der Tabelle recht deutlich differenziert, wenn auch zwischen diesen Zonen Unschärfbereiche liegen, wie vor allem zwischen B20-24:

Aufn. A3-A29, B36-39(43): Zone mit *Caloplaca elegantissima*

Aufn. A30-32, B41-43, 52-53, C7-12: Zone mit *Pertusaria pseudomelanospora*, *Acarospora luederitzensis*, *Caloplaca elegantissima*

Aufn. A33-44, B1-7/8, B44-51, C5-6: Zone mit *Pertusaria pseudomelanospora*, *Acarospora luederitzensis* sowie *Xanthoparmelia serusiauxii* und *X. incomposita*

Aufn. A45-A52; C3(-4): Zone mit *Xanthoparmelia walteri* und gegebenenfalls „*Neofuscelia*“-Arten A53-A55(-58), B25-28, C13-15, C24: Zone mit *Lecanora panis-eruciae*, *Lecanora substylosa*, *Xanthoparmelia walteri*

Aufn. A56(59)-A64, B14-19, C1-2, C22-23: Zone mit *Teloschistes capensis*, *Ramalina* spec.

Aufn. B9-13, C16-21(22): Zone mit *Teloschistes capensis* und *Ramalina* in sehr artenreicher Ausbildung, mit *Diploicia*, *Arthothelium*, *Lecanographa*

Wie aus den Tabellen hervorgeht, sind mehrere Arten fast über die gesamten Transekte verbreitet und zeigen damit – bei allen aufnahmemethodischen Vorbehalten – eine relativ breite ökologische Amplitude auf, obgleich auch sie teilweise sehr deutliche Schwerpunkte aufweisen. Dazu gehören *Buellia follmannii*, *B. stellulata*, *Xanthoparmelia walteri*, *Lecanora substylosa* und *Santessonina hereroensis*.

Die Artenzahlen nehmen von der *Caloplaca elegantissima*-Zone in Richtung *Teloschistes*-Gemeinschaft zu und erreichen in bestimmten Formen der *Teloschistes capensis*-Gemeinschaft ihr Maximum.

4. Diskussion

4.1 Flechten-Gemeinschaften und ihre Zonierung

Die erwähnten Verbreitungsmuster lassen sich als eine Zonierung von Gemeinschaften darstellen. Die gesamte „Bandbreite“ dieser Zonierung wird von der artenarmen *Caloplaca elegantissima*-Gemeinschaft einerseits, von der artenreichen *Teloschistes capensis*-Gemeinschaft andererseits begrenzt. Zwischen diesen „Eckpunkten“ sind mehrere weitere, jeweils durch bestimmte Arten charakterisierte Gemeinschaften entwickelt.

Bei einer Kombination der Untersuchungsergebnisse aller drei Transekte lassen sich die Grundzüge der Vegetationsänderungen entlang der an Hängen herrschenden Gradienten verallgemeinern und konkretisieren. Ergänzt durch weitere Geländedaten und Beobachtungen (vgl. Abb. 3-6) ergibt sich an einem „Idealberg“ mit offenbar allmählich graduell sich ändernden Bedingungen bergaufwärts folgende komplette Zonierung von Artengemeinschaften:

Zone 1: *Caloplaca elegantissima*-Gemeinschaft (weitere stete Art: *Buellia follmannii* als sterile Kruste)

Zone 2: *Pertusaria pseudomelanospora*-*Acarospora luederitzensis*-Gemeinschaft, mit *Caloplaca rubelliana*, *Dimelaena radiata*, *Buellia stellulata*, *Lecidella placodina*

2a: artenarme Ausbildung

2b: Ausbildung mit *Xanthoparmelia incomposita*, *X. serusiauxii*

Tabelle 4. Transekt C (240 m) mit 24 Vegetationsaufnahmen: Angegeben sind Abundanz-Dominanz-Werte, bezogen auf Aufnahmefläche von 1 m² (r: 1-2 Thalli; +: bis 5 Thalli, Deckung bis 1%; 1: bis 20 Thalli, Deckung bis 5%; 2m: über 20 Thalli, unter 5%; 2a: 5-12,5%; 2b: 12,5-25%; 3: 25%-50%. Fett: Verdeutlichung der Schwerpunkte: die zwei höchsten Werte pro Aufnahme bzw. im Transekt (ohne + und r); grau unterlegt: Charakteristische Artengruppen. – Weitere Arten (jeweils r): In 2: *Psilocaulon* ; 5, 12: *Caloplaca* spec.; 8: *Caloplaca* spec.; 10: *Acarospora* spec. r; 14: *Rinodina* spec.; 17: cf. *Candelariella* spec.

WIRTH & HEKLAU: Gesteinsflechtenvegetation der Namib-Wüste

91

Art / Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Caloplaca elegantissima</i>				r	2a	1-2a	1-2a	1	1	2a	2a	2a	1	r	+							r		+	
<i>Pertusaria pseudomelanospora</i>					1	2a	2a	2b	2a-b	2a-b	2b	2b	2b	+	+							+	+	1	
<i>Acarospora luederitzensis</i>	r	r		2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	r	r	r	r	r	r	r	r	+	+	+	2m
<i>Caloplaca rubelliana</i>					r	r	r	r	r	+	+	+													
<i>Acarospora cf. ochrophaea</i>		r			1	r	r	r	r	r	r	r	r												
<i>Xanthoparmelia lagunebergensis</i>					1	r	r	r	r	r	r	r	r												
<i>Xanthoparmelia serusiauxii</i>					1	r	r	r	r	r	r	r	r	+	+										+
<i>Teloschistes capensis</i>														1	1										+
<i>Lecanora substylosa</i>			1			r	r	1					2a	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2a	2a	+
<i>Lecanora panis-eruca</i>			1										2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2a	+
<i>Xanthoparmelia walteri</i>			3	2b			r						r												+
<i>Buellia procellarum</i>		+	+					r					1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria turbinata</i>		1	1										1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ramalina "irritans"</i>		1	+											+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coronoplectrum namibicum</i>		1											r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chrysothrix candelaris</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Diploicia canescens</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Ramalina lacera</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Caloplaca eudoxa</i>		+												r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Lecanographa subcaesioidea</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Caloplaca gyalectoides</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Buellia halonia</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Rocella montagnei</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Combea mollusca</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Arthothelium desertorum</i>														r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Usnea sp.</i>														+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecidea sarcogynoides</i>		+	1	+	r	1	1	1	r	r	r	r	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Buellia stellulata</i>					1	1-2a	1	1	2a-b	2a-b	2a-b	2a-b	2a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diploschistes diploschistoides</i>		+	r	r	+	1	1-2a	2a	1	1	+	2a	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Buellia follmannii</i>		1	1	+	1	1	1	1	1	2a	2a	2a	2a	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Buellia incrustans</i>		1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Santessonia hereroensis</i>		1	1	2m	r	1	1	1	r	r	r	r	r	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	1
<i>Xanthoparmelia incomposita</i>					1	1	1	+						1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecidella crystallina</i>					1									r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Buellia badia</i>																									+
<i>Buellia inturgescens</i>																									+
Artenzahl	16	15	7	8	14	13	12	15	11	10	9	10	16	27	21	19	17	20	19	22	21	19	13	18	18

Zone 3: *Lecanora substylosa*-*L. panis-erucaae*-Gemeinschaft,

3a: mit stark dominierender *L. substylosa*

3b: mit stark dominierender *L. panis-erucaae*

Zone 4: *Teloschistes capensis*-Gemeinschaft, mit *Coronoplectrum*, *Roccella montagnei*, *Santessonia*, *Ramalina "irritans"*, *Buellia procellarum* u.a.

4a: artenärmere Ausbildung

4b: zusätzlich mit *Arthothelium desertorum*, *Lecanographa*, *Niebla*, ev. *Parmotrema chinense*, *Rimelia reticulata*

Vor allem zwischen den *Lecanora substylosa*- und den *Teloschistes*-Beständen kann eine Zone mit dominierender *Xanthoparmelia walteri* entwickelt sein. Unter welchen Umständen sie sich einstellt, ist noch nicht ganz klar, sie scheint aber vor allem im Bereich von Verebnungen mit kleineren Steinen etabliert zu sein, wo sich die Art auch auf winzigen Steinchen einnisten und fast flächendeckend auftreten kann; diese Zone weicht also edaphisch ab und ist nicht Bestandteil der typischen Zonierung an Hängen mit großen Steinen. Die Art wächst auf Kies auch reichlich zwischen *Teloschistes*-bewachsenen Blöcken, auf denen sie wesentlich spärlicher vorkommt. Die reiche Entwicklung von *Xanthoparmelia walteri* in A45-53, B1-4 und C13-15 ist auf hohen Anteil kleiner Steine bei geringem Gefälle zurückzuführen.

Die *Teloschistes capensis*-Zone ist besonders reich an charakteristischen Arten. Die artenreichere Variante mit *Arthothelium desertorum*, *Lecanographa subcaesioides*, *Heterodermia namaquana*, *Niebla cephalota* und *Diploicia canescens* wurde stets in der unmittelbaren Nähe exponierter „Bergnasen“ oder Grate gefunden. In dieser Vergesellschaftung finden sich auch *Rimelia reticulata* und *Parmotrema chinense*, die jedoch nur punktuell außerhalb der Transekte angetroffen wurden, stets in Begleitung von optimal entwickelter, oft fruchtender *Teloschistes capensis*. Innerhalb der *Teloschistes*-Bestände leben *Combea mollusca*, *Caloplaca eudoxa* und *Roccella montagnei* tendenziell an stärker geneigten, schattigen und besonders feuchten Flächen mit weniger *Teloschistes*. Eine eigene Zone mit diesen Arten ist im Untersuchungsgebiet nicht unterscheidbar, phytosoziologisch scheint eine eigene Gesellschaft vorzuliegen, wie auch Untersuchungen in der südlichen Namibwüste nahelegen. Ökologisch abweichend verhalten sich auch *Diploicia canescens* und *Chrysothrix candelaris*, die hauptsächlich an vertikalen und über 90° geneigten Flächen vorkommen.

Da die dominierenden und differenzierenden Arten unterschiedlich gefärbt sind, treten die Zonen unter günstigen Umständen auch optisch an den Hängen hervor: orangerot bzw. stahlblau die *Caloplaca elegantissima*-Zone; braun die *Pertusaria pseudomelanospora*-Zone, grün-schwarz die *Xanthoparmelia walteri*-Zone, gelblich die *Lecanora substylosa*-Zone, weißlich die *L. panis-erucaae*-Zone und orange die *Teloschistes*-Zone (Abb. 3, 4, 5).

An Lee-Hängen mit gleichmäßiger Neigung erfolgt die Änderung der Artenzusammensetzung im Verlaufe der Transekte sehr graduell, so am Anfang von Transekt A oder kurz nach Beginn des Transektes C, wo sich über ca. 70 m hinweg nur geringe Unterschiede zeigen. Bei stärkerer Hangneigung, vor allem in Luv, kann die Aufeinanderfolge sehr gedrängt erfolgen, so dass sich insbesondere die *Lecanora substylosa*- und *L. panis-erucaae*-Gesellschaften mit der angewendeten Aufnahmemethode nicht mehr deutlich differenzieren lassen (am besten noch zwischen B 25-30 und B31/36-38). Gleichwohl können diese Gemeinschaften dann immer noch optisch unterschieden werden, weil vom Betrachter aus beim Blick hangaufwärts nur die Luv- oder Leeflächen zu sehen sind und damit die phytosoziologisch andersartigen Rückseiten optisch kaschiert werden (s.u.).

Bei stärkerem Neigungs- oder besonders bei Expositionswechsel kommt es zu zäsurartigem Artenwechsel, besonders auffällig bei Transekt B und Transekt C, wo die *Caloplaca elegantissima*- bzw. *Pertusaria pseudomelanospora*-Zonen unmittelbar mit dem Expositions- bzw. Neigungswechsel an die artenreiche *Teloschistes*-Gesellschaft mit *Diploicia*, *Arthothelium*, *Lecanographa* grenzen, die ihrerseits, bei beiden Transekten übereinstimmend, von artenärmeren *Teloschistes*-Beständen abgelöst wird.

In der *Caloplaca elegantissima*-Zone sind die Steine stets spärlich bewachsen (Transekt A: 1-24). Sie fällt bei Sonnenschein geradezu durch die bläulichgraue Eigenfärbung der nackten Gesteinsflächen auf (Abb. 3). Auch in der *Pertusaria pseudomelanospora*-Zone kommen noch größere Freiflächen auf den Steinen vor. In allen weiteren Zonen sind die Steine zumindest in Luv dicht von Flechten bedeckt (95-100% Deckung); die höchste Deckung in den Aufnahmeflächen wird in der *Teloschistes*-Zone erreicht, weil auch Zwischenräume zwischen den Steinen von den strauchigen *Teloschistes*-Büschelein überwachsen sein können.

4.2 Ökologische Grundlagen der Zonierung

Es ist naheliegend, die Entwicklung der Zonierung mit einem Standortgradienten, und zwar dem Wasserfaktor, in Zusammenhang zu bringen. Dies lassen schon die offensichtlichen Grenzbedingungen in der sehr artenarmen *Caloplaca elegantissima*-Gesellschaft auf der einen Seite und die luxuriöse Entwicklung der Flechten der *Teloschistes*-Zone auf der anderen Seite des Gradienten erschließen. Dass in Nachbarschaft zur *C. elegantissima*-Zone keine Flechten mehr zu leben vermögen (Transekt A, Abb. 3), ist schwerlich anders als durch begrenzende hygri-sche Bedingungen deutbar. Die üppige Entfaltung der Flechtenvegetation mit den hygri-sch als anspruchsvoll geltenden Lebensformen der Strauch- bzw. Bartflechten am anderen Ende des Gradienten lässt sich ebenso plausibel mit sehr günstigem Wasserhaushalt deuten. Darauf weist auch sehr deutlich das Vorkommen der normalerweise an niederschlagsreichen Standorten lebenden Laubflechten *Rimelia reticulata* und *Parmotrema chinense* sowie von *Usnea*-Arten im *Teloschistes*-Gürtel hin.

Zwingend wird die Annahme der Wasserversorgung als differenzierender Stellgröße durch Geländebeobachtungen an den untersuchten Hängen nach Nebelbeitrag, wobei diese Beobachtungen nicht ausreichen, um nach Nebelarten zu differenzieren oder auch die sicher generell bedeutsame, aber weniger als Muster-beeinflussender Faktor relevante Rolle von Taufall einzuschätzen. Am Morgen lässt sich der differenzierte Feuchteintrag auch ohne direkte Messung gut beurteilen, wobei die Färbung des besiedelten Dolerits ein guter Indikator sein kann: Trockene Flächen erscheinen blaugrau, feuchte schwarz. Nach Nebelnächten sind die *Teloschistes*-Bestände oft triefend nass; im Traufbereich von Felsblöcken finden sich deutliche Tropfwasserspuren im Sand. Je nach Stärke des Nebels wird nur der *Teloschistes*-Bereich oder werden zusätzlich weitere Zonen befeuchtet.

Flächen mit geringer Feuchtezufuhr trocknen rascher aus. Verstärkt werden kann die unterschiedlich schnelle Austrocknung der Flächen durch unterschiedlich starke Einstrahlung. So wird der xerische Charakter der *Caloplaca-elegantissima*-Standorte akzentuiert, wenn sie, wie bei allen drei Transekten, mehr oder weniger N-exponiert sind und früher von der Sonne getroffen werden.

Je flacher das Gelände, desto stärker stellt bereits schon ein Einzelstein einen komplexen

Standort mit Luv- und Leeflächen gegenüber den herantreibenden Nebel dar, der in Luv von anderen Arten als in Lee bewachsen wird, wie Abb. 7 beispielhaft an einem größeren Felsblock demonstriert. Unter diesen Umständen, wo jeder größere Stein bereits Vertreter verschiedener Gesellschaften beherbergt, können an Hängen, an denen sich die hygri-schen Verhältnisse kontinuierlich, aber rasch ändern, die Zonen so eng benachbart auftreten, dass sie im Aufnahmema-terial nicht deutlich so geschieden sind wie sie optisch erscheinen (Abb. 3); der optische Eindruck der Zonierung ist ökologisch „objektiver“, weil bevorzugt Luv- oder Lee-Seiten der Steine erfasst werden, während die vorliegenden Aufnahmen in den Transekten stets alle hygri-schen Qualitäten der Fläche erfassen: ein auf der einen Seite mit der hygri-sch relativ anspruchsvollen *Lecanora panis-erucae* bewachsener Stein kann auf der Rückseite mit der xerophytischen *Caloplaca elegantissima* bewachsen sein, eine Vergesellschaftung, die sich in einheitlichen, pflanzensoziologischen Kriterien genügenden Aufnahme-flächen nicht finden würde. Die Transekt-Untersuchungsergebnisse geben zwar klare Hinweise auf verschiedene Flechtengesellschaften, saubere phytosoziologische Studien sind mit den kleinblockigen Substraten mit Flächen weit unter Minimiarealgröße nicht zu erzielen.

Die drei Transekte decken etwas unterschiedliche Feuchte- und Mannigfaltigkeitsbereiche ab. Transekt A erstreckt sich über extrem trockene Bereiche auf einem langgezogenen Lee-Hang und erreicht nicht die feuchten Extreme, wohl bedingt durch eine zu geringe relative Höhe des Hügels und zu geringe Neigung des Luv-Hangs. Im einzelnen ist im fast gesamten Lee-Hang, an dessen Basis gar keine Flechten mehr zu leben vermögen (A1-2), eine *Caloplaca elegantissima*-Gesellschaft entwickelt. Erst auf der Höhe des kleinen Hügels folgen unter leicht verbesserten hygri-schen Bedingungen die *Pertusaria pseudomelanospora*-Gesellschaft und schließlich in Luv *Teloschistes*-Bestände, wobei es bei einer mäßig artenreichen Variante bleibt. Transekt B reicht nicht in extrem trockene Bereiche: *Caloplaca elegantissima* tritt, mit Ausnahme von B36, bereits in Gesellschaft von *Pertusaria pseudomelanospora* bzw. *Lecanora substylosa* auf.

Die hygrophytischsten Bestände des Untersuchungsgebietes – mit Vertretern der Gattungen *Usnea*, *Heterodermia*, *Rimelia* und *Parmotrema* – lassen vermuten, dass bei weiterer Steigerung

des Feuchteintrags vermehrt Laubflechten auftreten.

Aus den Aufnahmen ist eine Hierarchie bezüglich der Trockentoleranz der Arten ablesbar, zumindest bezüglich des hygrischen Optimums der Arten unter Konkurrenzbedingungen (Tab. 5): Diese Abfolge ist im xerischen Bereich besonders gut aus Transekt A erschließbar, da sich die hygrischen Bedingungen infolge der schwachen Neigung und einer vor Nebel eintrag geschützten Lage hier nur sehr langsam ändern, im stark hygrischen Bereich aus Transekt B.

Nach dem Prinzip der gegenseitigen Erhellung lässt sich die Vegetation der Transekte, z.B. bei B, bezüglich der hygrischen Bedingungen folgendermaßen deuten (Abb. 1B): Am SE-exponierten Hang des Taleinschnittes mit der üppigen durch *Teloschistes*, *Ramalina*, *Combea* und *Coronoplectrum* charakterisierten Vegetation herrschen wesentlich günstigere hygrische Bedingungen als am NW-exponierten Gegenhang mit *Caloplaca elegantissima* und *Pertusaria pseudomelanospora* (und dem entsprechend exponierten kurzen Transektanfang). Dafür sind im Wesentlichen von Süden her an den Hang treibende Nebel verantwortlich, deren Feuchtigkeit sich in Luv, aber kaum in Lee niederschlägt; der

ökologische Effekt des differenzierten Feuchteintrags wird verstärkt durch wesentlich höhere Einstrahlung bzw. Austrocknung am NW-exponierten Lee-Hang gegenüber dem schattigeren SE-Hang. An beiden Hängen, auch in Lee, verbessern sich die hygrischen Verhältnisse, ausgehend vom Talgrund, nach oben hin deutlich, so dass auch am NW-Hang in den oberen Bereichen *Teloschistes*-Bestände existieren können, allerdings in weitaus artenärmerer Ausbildung als in entsprechender Höhe am SE-Hang. Die Verbesserung der hygrischen Bedingungen mit der Höhe über dem Talgrund muss mit einem entsprechend zunehmenden Feuchteintrag durch Nebel zusammenhängen. Andere gleichsinnig wirkende Einflüsse auf die Wasserzufuhr oder den Wasserhaushalt der Habitate sind nicht denkbar. Die Einstrahlung im Hangbereich nimmt hangaufwärts zu und hat damit einen eher gegenteiligen Effekt.

Vermutlich handelt es sich bei den feuchtespendenden Nebeln hauptsächlich um Treibnebel im Sinne von LORIS in WALTER & BRECKLE (2005). Wie für Flechtenfelder in der Südlichen Namib beschrieben (JÜRGENS & NIEBEL-LOHMANN 1995), ist auch für das Untersuchungsgebiet anzunehmen, dass durch thermisches Aufsteigen erwärmter Luftmassen im Inland Luftströmungen erzeugt werden, die die Nebel landeinwärts über die Bodenoberfläche ziehen. Der Nebel kommt in den Zonen mit reicher Flechtenentwicklung (*Teloschistes*-Zone) intensiver mit der Bodenoberfläche in Berührung, wobei die Strauchflechten in einem Verstärkungseffekt dazu beitragen, Nebelfeuchte auszukämmen. Alle Reliefeigenheiten, die dazu beitragen, Nebelfeuchte abzufangen, wie Geländevorsprünge, beeinflussen die Zonierung durch Änderung des Feuchteintrags, zumindest aber der Quellungsdauer der Flechten. Auf diese Weise kommt ein vielfaches Mosaik von Flechtengesellschaften zustande, so auch das Phänomen, dass sich die Zonierung in kompletter Form oder in Teilen in unterschiedlichsten Höhen und mehrfach übereinander an den Bergzügen findet oder eine Zonations-Umkehr (bei plötzlichen Neigungsänderungen) erfolgt. Das heißt, dass das Auftreten der hygrophytischen oder xerophytischen Gemeinschaften auch nicht grundsätzlich mit bestimmten Höhendistanzen, Himmelsrichtungen oder der Haupteintragsrichtung der Nebel korreliert werden kann. Im Windschatten von Hügeln können in jeglicher Exposition xerophytische Gemeinschaften auftreten.

Tabelle 5. Einordnung der Arten nach ihrer Trockenresistenz, beginnend mit den resistentesten Arten

Caloplaca elegantissima
*Buellia follmannii*¹⁾
Acarospora luederitzensis
Buellia stellulata
Pertusaria pseudomelanospora
Caloplaca rubelliana
Lecydella placodina
Xanthoparmelia serusiauxii
Xanthoparmelia lagunebergensis
Xanthoparmelia walteri
Lecanora substylosa
Lecanora panis-erucaee
Xanthoria turbinata
Teloschistes capensis
Ramalina fimbriata
Combea mollusca
Caloplaca eudoxa
Arthothelium desertorum
Parmotrema chinense
Rimelia reticulata

¹⁾ *Buellia follmannii* tritt am trockenen Ende nur steril in eigenartigen rundlichen, auf den ersten Blick anorganischen amorphen Kalkkrusten ähnelnden Formen auf.

4.3 Vergleich mit Musterbildungen anderer Habitate

Ein Vergleich mit den Verhältnissen in ebenem Gelände, auf den detailliert untersuchten Kiesflächen bei Wlotzkas Baken, liegt nahe, wo die Zonierung von Gemeinschaften sich allerdings über eine Strecke von vielen Kilometern erstreckt (vgl. SCHIEFERSTEIN & LORIS 1992, WIRTH et al. 2007, in Vorbereitung). In den Kiesflächen der Zentralen Namib-Wüste spielen mehrere Arten eine Rolle, die in den hier untersuchten Transekten fehlen. Insbesondere gilt dies für zwei sehr häufig auftretende Arten, *Caloplaca namibensis* und *Caloplaca testudinea*, ferner für *Xanthoparmelia (Neofuscelia) namibiensis*, *dregeana* und *tentaculina*. Die Gründe für das Fehlen von *Caloplaca testudinea*, *C. namibensis* und *Xanthoparmelia tentaculina* sind wohl im Wesentlichen edaphischer Natur, sie wurden fast nur auf Quarzkieseln beobachtet.

Andererseits fehlen auf den Kieselsteinen der Ebene bei Wlotzkas Baken die in den Transekten bzw. Hügelhängen so wichtigen Arten *L. substylosa* und *L. panis-eruciae*, vermutlich weil sie größere Steine oder Blöcke als Habitate benötigen, die mehr Nebelwasser abfangen als kleine Steine - an reliefreichen Felshabitaten in der Nachbarschaft von Kiesflächen kommen sie vor. Ein reines Konkurrenzphänomen kann nicht vorliegen, da kleine Dioritsteine nie komplett besiedelt sind.

Insgesamt ist, bedingt durch die Luv- und Leelagen mit ihren erheblichen klimatischen Unterschieden, die Amplitude ökologischer Qualitäten in den Transekten sehr viel umfangreicher als an den Kiesflächen-Standorten.

Einige Parallelen lassen sich dennoch ziehen: Die Charakter- und hochsteten Arten der *Pertusaria pseudomelanospora*-Gesellschaft *Xanthoparmelia serusiauxii*, *X. incomposita*, *Caloplaca rubelliana*, *Acarospora luederitzensis*, *Buellia stellulata* und *Lecidella placodina* einerseits und die hygrophytischen Strauchflechten der *Teloschistes*-Gesellschaft, *Teloschistes* und *Ramalina „irritans“* andererseits kommen sowohl auf den Kiesebenen wie an den hier untersuchten Berghängen vor. Hier wie dort schließen sich diese beiden Artengruppen aus. Letztere beiden kommen nur an den küstennahen Untersuchungsstationen der Kiesebenen vor, die genannten Xerophyten nur in den küstenferneren (WIRTH et al. 2007). Allerdings haben die *Teloschistes*-Bestände der Kiesebenen zwar wegen der Dominanz von *Teloschistes* und *Ramalina* optisch

eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Beständen auf Gestein/Fels, sind jedoch artenärmer. Als weitere Parallele ist erwähnenswert, dass der *Teloschistes-Ramalina*-Zone an den Berghängen wie in der Ebene eine *Xanthoparmelia-walteri* Zone folgen kann, doch ausgeprägt nur unter bestimmten edaphischen Voraussetzungen.

Literatur

- APTROOT, A. & WIRTH, V. (2005): A new saxicolous *Arthothelium* from the Namib desert. – *The Lichenologist*, **38**: 123-126.
- BRUSSE, F.A. (1987): *Coronoplectrum*, a new lichen genus from the Namib desert, South West Africa/Namibia. – *Mycotaxon*, **28**: 131-135.
- EGEA, J.M. & TORRENTE, P. (1994): El género de hongos liquenizados *Lecanactis* (Ascomycotina). – *Bibliotheca Lichenologica*, **54**: 1-205.
- EGEA, J.M., SÉRUSIAUX, E., TORRENTE, P. & WESSELS, D. (1997): Three new species of Opegraphaceae (Lichens) from the Namib desert. – *Mycotaxon*, **61**: 455-466.
- ESSLINGER, T.L. (2000): Notes on the brown-colored species of Parmeliaceae (lichenized Ascomycota) in Southern Africa. – *The Bryologist*, **103**: 568-591.
- GUDERLEY, R. & LUMBSCH, T. (1996): The lichen genus *Diploschistes* in South Africa (Thelotremaaceae). – *Mycotaxon*, **58**: 269-292.
- HALE, M. E. (1990): A synopsis of the Lichen Genus *Xanthoparmelia* (Vainio) Hale (Ascomycotina, Parmeliaceae). – *Smithsonian Contribution to Botany*, **74**: 1-250.
- HERTEL, H. & WIRTH, V. (2006): Some saxicolous lecidoid lichens from Namibia. – *Carolinea*, **64**: 69-74.
- JÜRGENS, N. & NIEBEL-LOHMANN, A. (1995): Geobotanical observations on lichen fields of the Southern Namib Desert. – *Mitteilungen des Instituts für Allgemeine Botanik Hamburg*, **25**: 135-156.
- KIRSCHBAUM, U. & WIRTH, V. (1995): Flechten erkennen – Luftgüte bestimmen. – 128 S.; Stuttgart (Ulmer).
- LANGE, O. L., GREEN, T. G. A., MELZER, B., MEYER, A. & ZELLNER, H. (2006): Water relations and CO₂-exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert: Measurements during two seasons in the field and under controlled conditions. – *Flora*, **201**: 268-280.
- LORIS, K., JÜRGENS, N. & VESTE, M. (2004): Die Namib-Wüste im südwestlichen Afrika (Namibia, Südafrika, Angola). – In: WALTER, H. & BRECKLE, S.-W.: *Ökologie der Erde* Bd. 2: 441-498; Elsevier/Amsterdam.
- MOBERG, R. (2004): Notes on foliose species of the lichen family Physciaceae in southern Africa – *Symbolae Botanicae Upsalienses*, **34**: 257-288.
- SCHIEFERSTEIN, B. & LORIS, K. (1992): Ecological investigation on lichen fields of the Central Namib. I. Distri-

- but ion patterns and habitat conditions. – Vegetatio, **98**: 113–128.
- SÉRUSIAUX, E. & WESSELS, D. (1984): *Santessonia* (Lecanorales, Buelliaceae) in the Namib desert (South West Africa). – Mycotaxon, **29**: 479-502.
- WIRTH, V. (1972): Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. – Dissertationes Botanicae, **17**: 1-325.
- WIRTH, V. (2006): *Staurothele dendritica* sp. nova, eine neue Art auf Silikatgestein in der Namib-Wüste – Carolinea, **64**: 75-78.
- WIRTH, V. & ELIX, J. (2006): *Pertusaria pseudomelanospora* sp. nova, a new saxicolous lichen species from the Namib desert. – Carolinea, **63**: 95-96.
- WIRTH, V., KÄRNEFELT, I., THELL, A., ARUP, U. (2005): *Caloplaca testudinea* V. Wirth & Kärnefelt sp. nov. and *C. rubelliana* (Ach.) Lojka, new to southern Africa. – Mycological Progress, **4**: 299-302.
- WIRTH, V., LORIS, K. & MÜLLER, J. (2007): Lichens in the Central Namib fog desert and their distribution along a coast-inland transect. – Bibliotheca Lichenologica (in Vorbereitung).



Abbildung 2. Beginn (N-Hang) des Transektes C, von ganz rechts unten zur Spitze des Hügels verlaufend.



Abbildung 3: Von Doleritsteinen bedeckter Hang mit optisch unterscheidbaren Flechtenzonen aufgrund der Dominanz verschiedener Arten im hygrischen Gradienten: (1) Ausgedehnte *Caloplaca elegantissima*-Zone im Bereich Hangbasis und Mittellhang mit spärlicher Deckung von *C. elegantissima* (rot); es dominiert die bläuliche Eigenfarbe des Gesteins. – Darüber (2) schmale *Lecanora substylosa*-Zone. – Darüber (3) weiße *Lecanora panis-erucae*-Zone. – Bergkuppe (4) *Teloschistes*-Zone (orange). Hügelzüge SE Cap Cross.



Abbildung 4: Steine im Bereich der *Lecanora substylosa*-Zone (Nähe Transekt A), mit *L. substylosa* (gelblich), *L. panis-erucaae* (weiß), *Diploschistes diploschistoides* (grau) und der Blattsukkulente *Cotyledon orbiculata*.



Abbildung 5: *Lecanora panis-erucae*-Zone, mit *Xanthoria turbinata* (rot) und *Teloschistes capensis* (orange).



Abbildung 6: *Teloschistes*-Zone üppigster Ausprägung (Nähe Transekt B).



Abbildung 7: Doleritblock mit ausgeprägtem Luv-/Lee-Bewuchs: In Nebelzug-Lee *Caloplaca elegantissima* (rot), in Luv *Lecanora substylosa* und *Lecanora panis-erucae*.

Erratum

Bedauerlicher Weise fehlt in *Carolinea* 64, S. 89 eine Zeile in der Tabelle. Bitte überkleben Sie diese Seite mit dem hier abgedruckten Korrekturblatt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [64](#)

Autor(en)/Author(s): Wirth Volkmar, Heklau Martin

Artikel/Article: [Zonierung der Gesteinsflechtenvegetation an küstennahen Bergzügen der Namib-Wüste 79-96](#)