

Ionen- und Wasserhaushalt von *Brownanthus pseudoschlichtianus* (Aizoaceae) im Richtersveld (Sukkulenten-Karoo, Südafrika)

Maik Veste, Kai Gemblar & Norbert Jürgens

Summary: *Brownanthus pseudoschlichtianus* (Aizoaceae) is a succulent chamaephyte of the Richtersveld (Northern Cape Region, South Africa) and occurs here mainly in plains habitats characterised by sandy, silty to loamy topsoils. A survey of ion characteristics of *Brownanthus pseudoschlichtianus* growing on different soil types along the gradient from coast to inland is presented. *B. pseudoschlichtianus* showed a high accumulation of Na and Cl, which is typical also for halophytic species in the Aizoaceae and other plant families. The ion pattern showed no differences between the soil types. Based on these results it can be concluded that *Brownanthus arenosus*, *B. marlothii*, *B. pubescens* and *B. pseudoschlichtianus* developed specific genetically fixed ion pattern.

Zusammenfassung: *Brownanthus pseudoschlichtianus* (Aizoaceae) ist ein sukkulenter Zwergstrauch des Richtersfeldes (Nordkap-Region, Südafrika) und ist hier insbesondere in Ebenen mit sandig, schluffig bis lehmigem Oberboden verbreitet. Eine Analyse der Ionengehalte von *Brownanthus pseudoschlichtianus* wurde an Pflanzen verschiedener Bodentypen und entlang eines Küste-Inland-Gradienten durchgeführt. *B. pseudoschlichtianus* zeigte eine hohe Akkumulation von Na und Cl, was typisch für halophytische Arten der Aizoaceae und in anderen Pflanzenfamilien ist. Die Ionenmuster zeigen keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Herkünften. Aus diesen Untersuchungen kann geschlossen werden, dass *Brownanthus arenosus*, *B. marlothii*, *B. pubescens* und *B. pseudoschlichtianus* genetisch fixierte Ionenmuster aufweisen.

1 Einleitung

Blattsukkulente Zwergsträucher sind die charakteristische Lebensform in der süd-afrikanischen Sukkulenten-Karoo. Zu den dominanten Sukkulenten dieser Region gehören vor allem die Aizoaceae. Innerhalb dieser Familie haben sich verschiedene morphologische Typen der Sukkulenz entwickelt, um Wasser zu speichern (JÜRGENS 1986, VON WILLERT & al. 1992). Bei der Sukkulenz ist dabei zwischen der Xero-Sukkulenz, wie sie für viele Wasser speichernde Wüstenpflanzen charakteristisch ist, und der Eu-Halosukkulenz zu unterscheiden. Letztere ist bei den Eu-Halophyten eine wichtige Anpassungsstrategie, um das Überleben in salzreichen Standorten zu ermöglichen (WASEL 1972, BRECKLE 2002). Die Eu-Halosukkulenten sind bestrebt, dem Anstieg der Salzkonzentration durch eine verstärkte Aufnahme von Wasser zu begegnen, so dass diese auf ein physiologisch erträgliches Maß verdünnt werden. Nach dem Physiotyp-Konzept (ALBERT & KINZEL 1973, ALBERT 1982, ALBERT & al. 2000) 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.

So wurden bei umfangreichen Untersuchungen an Chenopodiaceae nahezu artspezifische Ionengehalte sowohl im Freiland als auch bei Laboruntersuchungen festgestellt

(ALBERT & al. 2000, BRECKLE 1976, REIMANN & BRECKLE 1993, VESTE & BRECKLE 1995a, 2000, REIMANN 2003). Im Gegensatz zu dieser Gruppe ist der Ionengehalt und somit auch die Sukkulenzentwicklung bei den Misteln *Psilocethalus* (= *Loranthus*) *acaciae* (Loranthaceae) und bei *Tapinanthus oleifolius* (Loranthaceae) von den Ionengehalten in den Blättern und von den Ionengehalten der Wirte abhängig (POPP & al. 1995, VESTE & BRECKLE 1995b). Beide Parasiten siedeln auf halophytischen und nicht-halophytischen Wirten, so dass bei einem hohen Salzgehalt im Xylem die Ionengehalte in den Blättern ansteigt und Sukkulenz induziert wird. Auch in vielen Aizoaceae in den Trockengebieten im südlichen Afrika ist der Gehalt an anorganischen Ionen beachtlich hoch (VON WILLERT & al. 1979, 1992). Zielsetzung dieser Arbeit ist es die standortspezifische Variabilität des Ionen- und Wasserhaushaltes von *Brownanthus pseudoschlichtianus* zu untersuchen.

2 Material und Methode

2.1 Brownanthus

Die Gattung *Brownanthus* gehört innerhalb der Familie der Aizoaceae zur Unterfamilie der Mesembryanthemoideae und umfasst insgesamt 12 Arten (GERBAULET & PIERCE in HARTMANN 2002). Das Vorkommen der Gattung ist dreigeteilt: Das Hauptverbrei-

tungsgebiet der Gattung reicht küstennah von Lüderitz (in Namibia) bis nach Lambertsbay und im Inland bis nach Steytleville und Warmbad (Südafrika) und umfasst somit phytogeographisch die Sukkulentenkaroo mit Winterregen sowie Teile der Nama-Karoo mit Sommerregen (JÜRGENS 1991). Bei der Gattung *Brownanthus* handelt es sich um zugleich stamm- und blattsukkulente Pflanzen; Blätter werden in der winterlichen Regenzeit ausgetrieben, die bei einsetzender Dürre wieder vertrocknen (JÜRGENS 1986). Die untersuchte Art *B. pseudoschlichtianus* kann bis zu 70 cm hoch und mehr werden (PIERCE & GERBAULET 1997, nach IHLENFELDT & BITTRICH 1985: max. 150 cm). Die Pflanzen erreichen Durchmesser von ca. 1 m. Das Verbreitungsareal erstreckt sich im Winterregengebiet vom Süden Namibias bis ins nördliche Namaqualand in Südafrika.

2.2 Standorte

Die Untersuchungen wurden im Richtersveld auf verschiedenen Böden durchgeführt.

Sanddünen

Die Untersuchungsflächen im Bereich der Dünen liegen ca. 15 km östlich der Küste. Das Gebiet gehört vegetationskundlich zum Northern Richtersveld Yellow Duneveld (JÜRGENS 2004) mit einem Jahresnie-



Abb. 1: Untersuchungsflächen in den Sanddünen südöstlich von Alexanderbay



Abb. 2: Untersuchungsfläche in der Annisvlakte mit *Brownanthus pseudoschlichtianus*



Abb. 3: Untersuchungsfläche in Numees mit *Brownanthus pseudoschlichtianus* am Hangfuß.

erschlag von ca. 70 mm. Das Gebiet ist durch bewachsene Sanddünen gekennzeichnet (Abb. 1), wobei sich die Mobilität der Sande in den einzelnen Teilbereichen unterscheidet: Während in den Dünentälern nur eine geringe Beweglichkeit des Oberbodens festzustellen ist, nimmt diese auf den Dünenkämmen leicht zu (vgl. OGUZ & al. 2004).

Annisvlakte

Die Probefläche der Annisvlakte (Abb. 2) liegt in etwa 38 km Entfernung von der Küstenlinie in der Nähe des Goariap (Ploegberg) und ist bis auf eine leichte Hangneigung relativ eben (JÄHNIG 1993). Wie auch das westliche Richtersveld erhält dieses Gebiet etwa 50 mm Niederschlag pro Jahr.

Numees

Das Tal von Numees zeichnet sich durch eine kleinräumiges Mosaik von Lebensräumen aus. Bei einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von ca. 70 mm hat sich hier eine extrem hohe Pflanzenvielfalt von insbesondere Sukkulente entwickelt (JÜRGENS 1986). *Brownanthus pseudoschlichtianus* dominiert hier die relativ tiefgründigen Feinmaterialböden am Hangfuß (Abb. 3) und in Riviernähe. Diese lößartigen Böden sind in ihrer Genese teils auf fluviatil transportiertes lokales Verwitterungsmaterial der höher liegenden Hanglagen, teils auf äolisch umverteilten Schluff zurückzuführen.

Vyysusteren

Nordwestlich von Numees gelegen befindet sich an der Straße nach Sendlingsdrift dieser in der Ebene der Vyysusteren-Bergkette gelegene Standort. Ebenso wie Numees liegt die hier beprobte Fläche in etwa 60 km Entfernung zum Meer. Die überwiegend sandige Fläche weist unterschiedlich stark mit Steinen bedeckte Zonen auf, und ist leicht geneigt. Dominiert wird dieser Standort von *B. pubescens*, während *B. pseudoschlichtianus* nur vereinzelt zu finden ist.

Koeregapvlakte

Im zentralen Richtersveld gelegen, ist die Koeregapvlakte durch feinmaterialhaltige Lößböden gekennzeichnet (Abb. 4). Die Niederschläge fallen in den Wintermonaten.

Tatasberg

Der im östlichen Richtersveld gelegene, zerklüftete Tatasberg (1028 m ü. NN) liegt 80 km von der Küste entfernt. Sein Hang-

fußbereich geht leicht geneigt in die Springbokvlakte über (JÄHNIG 1993). In diesem Bereich fand sich ein großer Bestand von *B. pseudoschlichtianus*.

2.3 Analyse der Boden und Pflanzenproben

Bodenproben wurden auf allen untersuchten Flächen mit Ausnahme der Annisvlakte in verschiedenen Bodenhorizonten (0-5 cm, 5-10 cm, 20-30 cm und tiefere Schichten wenn keine Kalkkrusten vorhanden waren) entnommen. Für die Bestimmung der Leitfähigkeiten von leichtlöslichen Salzen im Boden wurden Suspensionen im Verhältnis von 1:2,5 von 4 g Substrat angesetzt und mit einem Leitfähigkeitsmessgerät bestimmt (WTW, LF 197). Für die Ionenanalyse wurde von getrocknetem Pflanzenmaterial Heißwasserextrakte hergestellt (BRECKLE 1976). Kationen (Na, K, Ca, Mg) und Anionen (Cl, SO₄) in den Boden und Pflanzenproben wurden mittels Ionenchromatographie (Metrohm IC 761 Compact, Filderstadt, Deutschland) bestimmt.

3 Ergebnisse

3.1 Bodenuntersuchungen

Die Ionengehalte und Leitfähigkeiten der untersuchten Böden sind der Abb. 5 zu entnehmen. Natrium und Chlorid stellen in allen Fällen den Hauptanteil der Ionen im Boden. Charakteristisch für die Standorte mit *Brownanthus* sind vor allem Kalk- und gelegentlich Gipskrusten, die nicht von den Wurzeln durchdrungen werden. In Numees steht diese Kalkkruste in einem halben Meter Tiefe an (Abb. 6). Eine Ausnahme bilden hier die Sandstandorte in den küstennahen Dünen, wo bei Grabung bis zu einer Tiefe von 1,2 m keine anstehenden Krusten gefunden wurden. Wurzeln konnten bis in diese Tiefe gefunden werden, während an den anderen Standorten diese Krusten ein Vordringen der Wurzeln in tiefere Bodenschichten verhindert.

Wasser- und Ionengehalte

Hauptsächlich wird von *Brownanthus pseudoschlichtianus* Natrium, Chlorid und auch Sulfat akkumuliert (Abb. 7). Dabei zeigten sich keine standortsspezifischen Unterschiede bezüglich der Ionenmuster. Die mittleren Wassergehalte lagen in den begünstigten Sandorten mit 8,0 kg Wasser pro kg Trockengewicht am höchsten und sanken auf 5,4 kg Wasser pro kg Trockenge-



Abb. 4: Untersuchungsfläche in der Koeregapvlakte.

wicht am Standort Tatasberg ab. Dabei zeigte sich eine deutliche Altersabhängigkeit sowohl der Ionengehalte als auch der Wassergehalte (Abb. 8). Besonders in jungen Sprosssegmenten wird Natrium akkumuliert (Abb. 8 A). Die jüngeren Blätter von *Brownanthus* zeigten im Mittel die höchste Sukkulenz mit 8,5 kg Wasser pro kg Trockengewicht. Mit zunehmendem Alter sinkt der Wassergehalt auf 4,7 kg Wasser pro kg Trockengewicht.

Positive Korrelationen bestehen zwischen dem Wassergehalt und dem Natrium bzw. Chloridgehalt (Abb. 9 A) als auch dem Gesamtionengehalt (Abb. 9 B). Die Ionenkonzentration ist aufgrund der Sukkulenzentwicklung hingegen in den älteren Segmenten am höchsten (Abb. 10).

3.4 Vergleich mit anderen Arten der Gattung *Brownanthus*

Ein Vergleich der Ionengehalte von *B. pseudoschlichtianus* mit *B. arenosus*, *B. pube-*

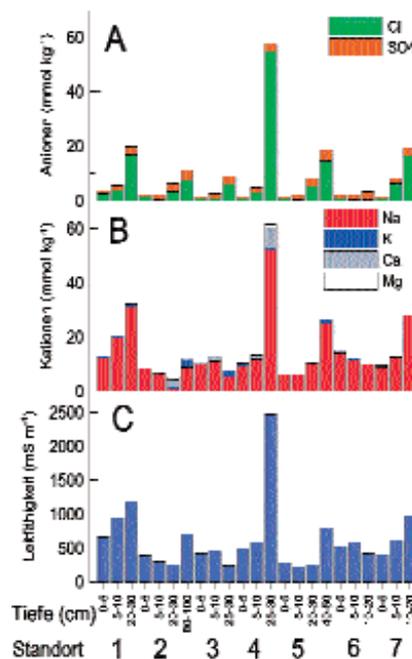


Abb. 5: Anionengehalte (A), Kationengehalte (B) und Leitfähigkeit (C) in verschiedenen Bodentiefen an den Untersuchungsstandorten Sanddünen (1, 2) Numees (3, 4), Vyvsusteren (5), Koeregapvlakte (6) und Tatasberg (7).



Abb. 6: Bodenprofil mit typischer Kalkkruste am Standort Numees.

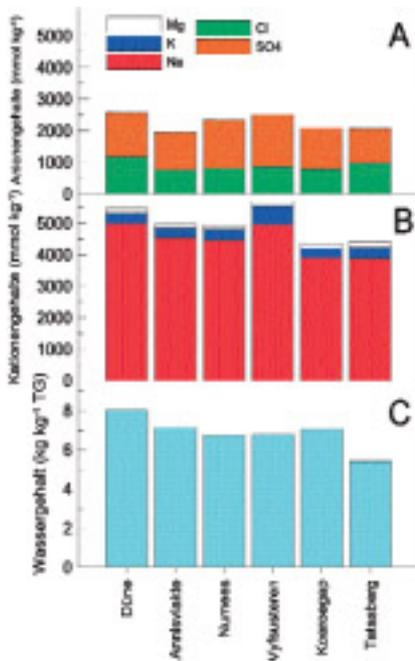


Abb. 7: Mittlere Anionengehalte (A), Kationengehalte (B) und Leitfähigkeit (C) in *Brownanthus pseudoschlichtianus* an den Untersuchungsstandorten.

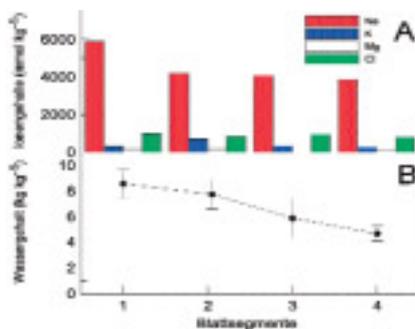


Abb. 8: Blattaltersabhängigkeit der Ionengehalte (A) und des Wassergehaltes (B) in *Brownanthus pseudoschlichtianus*, junge Segmente (1) bis alte Segmente (4).

scens und *B. marlothii* ist Tab. 1 zu entnehmen. Die geringsten Ionengehalte wies der im Küstenbereich wachsende *B. marlothii* auf. Dagegen weist *B. arenosus* die relativ

höchsten mittleren Ionengehalte und die höchste Sukkulenz auf. In der Annisvlakte und bei den Vvysistern kommen *B. pubescens* und *B. pseudoschlichtianus* gemeinsam vor.

4 Diskussion

Brownanthus pseudoschlichtianus zeigte eine ausgeprägte Akkumulation von Natrium, sowie von Chlorid und Sulfat aus dem Boden. Somit gehört *B. pseudoschlichtianus* zu den sodiophilen, d. h. Natrium liebenden Pflanzen. Aber auch die anderen untersuchten Arten aus der Gattung *Brownanthus* zeigen starke Natrium-Akkumulation. Bereits H. WALTER (1936) wies daraufhin, dass viele Vertreter der Aizoaceae zu den mehr oder weniger halophilen Pflanzen zu zählen sind, die im hohen Maße Natrium und Chlorid in den Blättern akkumulieren (VON WILLERT 1977, VON WILLERT & al 1979). In weiteren eigenen Untersuchungen konnte festgestellt werden, dass die höchsten Ionengehalte in *Brownanthus arenosus* zu finden sind, der salzarme Dünenkäme besiedelt, während der auf den küstennahen und salzhaltigen Standorten vorkommende *Brownanthus marlothii* die geringsten Gehalte aufwies (Tab. 1). Die mittleren Natriumgehalte in den Blättern von *B. pseudoschlichtianus* sind vergleichbar mit *Trianthema hereroensis* (Aizoaceae) der Sanddünen der zentralen Namib (VESTE & al. 2004), mit dem Küstenhalophyten *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae) aus Venezuela (HERREA 1997) und mit den in anderen Wüsten gemessenen Gehalten der als Na-Akkumulierer bekannten Chenopodiaceae (VESTE & BRECKLE 1995a, 2000, REIMANN 2003). Die stammsukkulente *Anabasis articulata*, die funktionell mit *Brownanthus* vergleichbar ist, akkumuliert 660-1240 mmol kg⁻¹ Na, Cl, K (VESTE & BRECKLE 2000). Diese an extreme Standorte angepasste Art aus der Familie der Chenopodiaceae zeichnet sich ebenfalls durch eine

Tab. 1: Mittlere Ionen- (Na, K, Cl) und Wassergehalte von *Brownanthus pseudoschlichtianus*, *B. arenosus*, *B. pubescens*, *B. marlothii* im Richtersveld.

¹ Altersgruppen der Segmente 1-3, ² auf dem Dünenkamm, ³ bei Alexanderbay, RSA.

Art	Standort	Na [mmol kg ⁻¹ TG]	K [mmol kg ⁻¹ TG]	Cl [mmol kg ⁻¹ TG]	Wassergehalt [kg kg ⁻¹ TG]
<i>B. pseudoschlichtianus</i>	alle Standorte ¹	4720	429	967	7.27
<i>B. arenosus</i>	Sanddünen ²	4840	657	1275	9.11
<i>B. pubescens</i>	Annisvlakte	3557	179	723	5.37
<i>B. marlothii</i>	Küste ³	2145	372	583	4.02

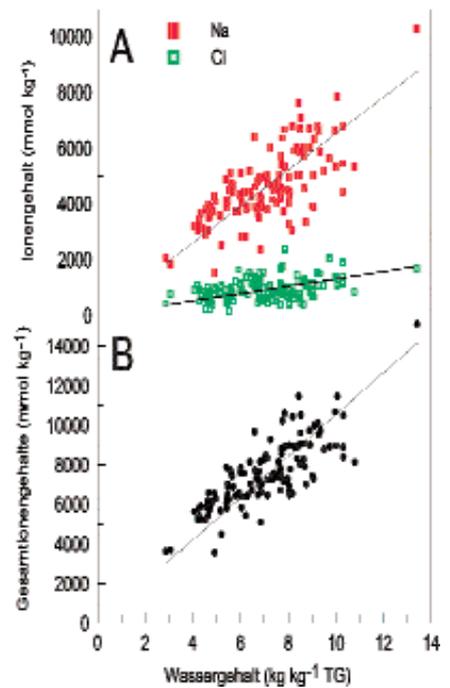


Abb. 9: Korrelation zwischen Wassergehalt und Natrium- und Chlorid-Gehalt (A) und Wassergehalt und Gesamtionengehalte (B) in *Brownanthus pseudoschlichtianus*.

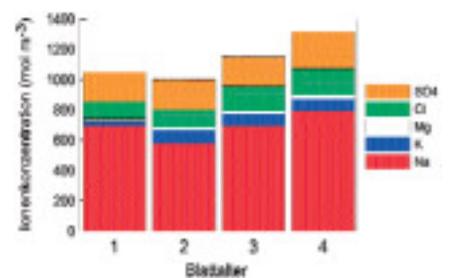


Abb. 10: Altersabhängigkeit der Ionenkonzentration in *Brownanthus pseudoschlichtianus*. 1 = junge Segmente, 4 = alte Segmente

hohe Ionenakkumulation aus, wobei diese Fähigkeit nicht ausschließlich auf Halophyten innerhalb dieser Familie beschränkt ist, sondern auch bei den Xerohalophyten in den Halbwüsten und Wüsten zu beobachten ist (BRECKLE 1976, VESTE & BRECKLE 2000, REIMANN 2003).

Eine wesentliche Bedeutung der Ionenaufnahme besteht bei diesen Wüsten bewohnenden Arten in der Wasseraufnahme aus dem Boden, die nur entlang von osmotischen Gradienten erfolgen kann. Für den Aufbau eines entsprechenden Wasserpotentialgradienten werden von der Pflanze Ionen aktiv aufgenommen sowie organische Osmotika gebildet (POPP & ALBERT 1995, ALBERT & al. 2000). Sowohl bei den

Chenopodiaceae als auch bei vielen Aizoaceae werden deshalb anorganische Ionen aufgenommen. Auch innerhalb der Pflanze kann der Wassertransport nur entlang dieser Gradienten erfolgen. So werden Kalium-Ionen zwischen den Segmenten umgelagert (VON WILLERT & al. 1992). Untersuchungen von WEIDNER (1997) zeigten ebenfalls eine Zunahme der Kaliumgehalte mit zunehmendem Alter nach. Nicht gestresste Pflanzen wiesen hingegen die höchsten Natriumgehalte in den jüngeren Segmenten auf. Für Natrium wurde in dieser Untersuchung keine Altersabhängigkeit festgestellt, wenn von den seneszenten Segmenten abgesehen wird. Standortsspezifische Unterschiede bezüglich des Ionenmusters konnten bei *B. pseudoschlichtianus* wie auch bei den anderen untersuchten Arten nicht festgestellt werden. Somit muss auch hier von einer genetisch fixierten Ionenakkumulation ausgegangen werden, so dass sich charakteristische Physiotypen ausbilden. Viele Untersuchungen zeigten, dass solche Arten auch bei geringen Salzgehalten im Boden oder in der Nährlösung Ionen in den Blättern oder im sukkulenten Stamm akkumulieren. Diese Aufnahme wird von entsprechenden Ionenpumpen in den Wurzeln gesteuert und ist somit auch genetisch determiniert. Diese Hypothese wird auch durch Untersuchungen des Ionenaushaltes von *Agyroderma delatii* und *A. fissum* unterstützt (VON WILLERT & al. 1979). Auch andere Arten aus der Unterfamilie der Mesembryanthemoideae zeichnen sich durch eine beträchtliche Ionenakkumulation aus. So beträgt der Anteil der mineralischen Asche bei *Opophytum aquosum* 59 %, *Mesembryanthemum barkleyi* 57 %, während er bei *Psilocaulon subnodosum* nur bei 25 % liegt, bei *Conophytum aequale* sogar nur bei 14% (VON WILLERT & al. 1992). Verbunden ist dieser hohe Aschegehalt zugleich mit einem hohen Sukkulenzgrad der Blätter. Vergleichbar hohe Gehalte an anorganischen Ionen können auch in halophytischen Chenopodiaceen erreicht werden (*Suaeda aegyptica* bis zu 60 %, ESHEL 1985). Diese Ionen fördern die Sukkulenzentwicklung in den Blättern, wobei NaCl effizienter ist als die Sulfat-Salinität (BRECKLE 2002). Vielfach werden die toxischen Na- und Cl-Ionen von den Pflanzen in den älteren Blättern akkumuliert. Bei *B. pseudoschlichtianus* hingegen finden sich die höchsten Gehalte in den jüngeren Segmenten, wo zugleich die höchsten Wassergehalte zu finden sind. Es kann angenommen werden, dass das Natrium zur Induktion der Sukkulenz benutzt wird. Eine hohe Korrelation zwi-

schen Natrium bzw. Chlorid und Wassergehalt lässt sich auch bei den Küstenhalophyten *Batis maritima* (Batiaceae) und *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae, Unterfamilie Sesuvioideae) finden (HERRERA & al. 1996, HERRERA 1997). Somit sind Sukkulenz und Ionenhaushalt auch bei *Brownanthus* eng aneinander gekoppelt. Neben dem Aufbau eines osmotischen Gradienten wird auch spekuliert, dass die Ionenakkumulation eine für die Pflanze energetisch günstige Möglichkeit ist, die Blattoberfläche und vor allem auch die Gewebestabilität zu vergrößern (WASEL 2001). Letzteres dürfte für die für viele Sukkulanten von entscheidender Bedeutung sein. Arten, die hohe Aschegehalte, d. h. hohe Ionengehalte aufweisen, haben zugleich die höchsten Wassergehalte pro investierten Kohlenstoff und somit den höchsten Sukkulenzgrad (VON WILLERT & al. 1992). Dieses Beispiel zeigt, dass auch bei den Aizoaceae artspezifische Physiotypen vorliegen. Physiologische und morphologische Anpassungen stehen vielfach in einem engen Zusammenhang zur Evolution und Phylogenie der Arten, wie auch die Entwicklung von C₃ und CAM innerhalb der Aizoaceae vermuten lassen (VESTE & THIEDE 2004).

Literatur:

- ALBERT, R. (1982): Halophyten. – In: KINZEL, H., Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel: 33-204. Stuttgart: E. Ulmer.
- ALBERT, R., PFUNDNER, G., HERTENHAGEN, G., KÄSTENBAUER T. & WATZKA, M. (2000): The physiotype approach to understanding halophytes and xerophytes. – In: BRECKLE, S.-W., SCHWEIZER, B. & ARNDT, U. (Hrsg.), Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung: 69-87. Stuttgart: Heimbach.
- BITTRICH, V. & IHLENFELDT, H.-D. (1984): Morphologie früher Keimungsstadien bei Mesembryanthemaceae: Eine Anpassung an aride Umweltbedingungen. – Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg **19**: 123-139.
- BRECKLE, S.-W. (1976): Zur Ökologie und zu den Mineralstoffverhältnissen absalzender und nichtabsalzender Xerohalophyten (unter besonderer Berücksichtigung von Untersuchungen an *Atriplex confertifolia* und *Ceratoides lanata* in Utah/ USA). – Dissertationes Botanicae **35**. Berlin & Stuttgart: J. Cramer
- BRECKLE, S.-W. (2002): Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems. – In: LÄUCHLI, A. & LÜTTGE, U. (eds.), Salinity: Environment – Plants – Molecules: 53-77. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- ESHEL, A. (1985): Response of *Suaeda aegyptiaca* to KCl, NaCl, Na₂SO₄ treatments. – Physiologia Plantarum **64**: 308-315.
- HARTMANN, H. E. K. (ed.) (2002): Illustrated Handbook of Succulent Plants: Aizoaceae A-E. – Berlin & Heidelberg: Springer.
- HERRERA, O. (1997): Untersuchungen zum Salzhaushalt, zur Ökologie und Ökophysiologie der tropischen Küstenhalophyten *Sesuvium portulacastrum* L. (Aizoaceae) und *Batis maritima* (Batiaceae). – Dissertationes Botanicae **282**. Berlin & Stuttgart: J. Cramer.
- HERRERA, O., BRECKLE, S.-W. & VESTE, M. (1996): Einfluss von NaCl auf Wachstum, Ionengehalt und Sukkulenz des tropischen Küstenhalophyten *Batis maritima* L. – Bielefelder Ökol. Beitr. **12**: 107.
- IHLENFELDT, H.-D. & BITTRICH, V. (1985): Morphologie, Gliederung und Abgrenzung der Gattung *Psilocaulon* N. E. Br. s. l. (Mesembryanthemaceae). – Bot. Jahrb. Syst. **105**: 289-322.
- JÄHNIG, U. (1993): Charakterisierung arider Böden in der Namib unter besonderer Berücksichtigung der Vegetation (Nationalpark Richtersveld: Südafrika und andere Standorte). – Unpubl. Diplomarbeit, Institut für Bodenkunde, Universität Hamburg.
- JÜRGENS, N. (1986): Untersuchungen zur Ökologie sukkulenter Pflanzen des südlichen Afrika. – Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg **21**: 139-365.
- JÜRGENS, N. (1991): A new approach to the Namib Region. I: Phytogeographic subdivision. Vegetatio **97**: 21-38.
- JÜRGENS, N. (2004): Richtersveld vegetation map. – In: MUCINA, L. & RUTHERFORD, M. C. (eds.), Vegetation map of South Africa, Lesotho and Swaziland: Shapefiles of basic mapping units. Beta version 4.0, February 2004. – Cape Town: National Botanical Institute.
- OGUZ, I., STÖCKER, B. & JÜRGENS, N. (2004): Succulent plant communities and edaphical factors along a coast-inland-transect in the Sandveld of the Northern Richtersveld. – Schumannia **4** / Biodiversity & Ecology **2**: ##.
- PIERCE, S. M. & GERBAULET, M. (1997): *Brownanthus Schwantes* (Mesembryanthemoideae, Aizoaceae) two new species and a new combination from the Richtersveld and southern Namibia. – Aloe **34**: 42-44.
- REIMANN, C. (2003): Vergleichende Untersuchungen zum Salzhaushalt der Chenopodiaceae, unter besonderer Berücksichtigung der Kalium-Natrium-Verhältnisse. – Dissertationes Botanicae **373**. Berlin & Stuttgart: J. Cramer.
- REIMANN, C. & BRECKLE, S.-W. (1993): Sodium relations in Chenopodiaceae: a comparative approach. – Pl. Cell Environm. **16**: 323-328.
- POPP, M. & ALBERT, R. (1995): The role of organic solutes in salinity adaptation of mangroves and herbaceous halophytes. – In: KHAN, A. & UNGAR, I. D. (eds.), Biology of salt tolerant plants: 139-149. Karachi: University of Karachi.
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. (1995a): Xerohalophytes in a sandy desert ecosystem. – In: KHAN, M. A. & UNGAR, I. A. (eds.), Biology of salt tolerant plants: 161-165. Karachi: University of Karachi.
- VESTE, M. & BRECKLE, S.-W. (1995b): Water relations and mineral content of the mistletoe *Loranthus acaciae* on halophytic and non-halophytic hosts. – In: KHAN, M. A. & UNGAR, I. A. (eds.), Biology of salt tolerant plants: 166-169. Karachi: University of Karachi.
- 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: 481-485. Stuttgart: Heimbach.
- VESTE, M. & THIEDE, J. (2004): Diversity, flexibility and phylogeny of photosynthetic types in the succulent flora of southern Africa. – In: BRECKLE, S.-W. & al. (Hrsg.), Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung: (im Druck). Stuttgart: Heimbach-Verlag.
- VESTE, M., MOHR, M. & HELMS, M. (2004): Vegetation der Lineardünen der zentralen Namib

- und deren Ionenhaushalt. – In: VESTE, M. & WUCHERER, W. (Hrsg.), Ökologische Forschung im globalen Kontext – Festschrift Siegmund-Walter Breckle. Im Druck.
- WASEL, Y. (1972): Biology of halophytes. – New York & London: Academic Press.
- WASEL, Y. (2000): Halosucculence: an old enigma with a new interpretation. – In: SPATZ, H.-C. & SPECK, T. (eds.), Proceedings plant biomechanics Conference Freiburg-Badenweiler: 278-284. Stuttgart: Thieme.
- 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.
- WEIDNER, M. (1997): Ökophysiologische Untersuchungen an Pflanzen des Richtersveldes. – Unpubl. Exkursionsbericht, Universität Köln.
- WILLERT, D. J. VON (1977): Ecophysiological investigations in the family of Mesembryanthemaceae. Occurrence of a CAM and ion content. – *Oecologia* **29**: 67-76.
- 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: 321-331. Oxford: University Press.
- WILLERT, D. J. VON, ELLER, B. M., WERGER, M. J. A., BRINCKMANN, E. & IHLENFELDT, H.-D. (1992): Life strategies of succulents in deserts. – Cambridge Studies in Ecology. Cambridge: University Press.

**Maik Veste, Kai Gemler &
Norbert Jürgens**
Biozentrum Klein Flottbek
und Botanischer Garten
Universität Hamburg
Ohnhorststrasse 18
D – 22609 Hamburg