

Weideökologie des Kaokolandes

Struktur und Dynamik
einer Mopane-Savanne
unter pastoralnomadischer Nutzung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität zu Köln

vorgelegt von
Anja Schulte
aus Hamburg

Köln 2002

Berichtersteller:

Prof. Dr. Michael Melkonian

PD Dr. Christoph Wallossek

Prof. Dr. Reinhard Bornkamm

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Dezember 2001

MEINEN ELTERN GEWIDMET

Ich versichere, dass ich die von mir vorgelegte Dissertation selbständig angefertigt, die benutzten Quellen und Hilfsmittel vollständig angegeben und die Stellen der Arbeit - einschließlich Tabellen, Karten und Abbildungen -, die anderen Werken im Wortlaut oder dem Sinn nach entnommen worden sind, in jedem Einzelfall als Entlehnung kenntlich gemacht habe; dass diese Dissertation noch keiner anderen Fakultät zur Prüfung vorgelegen hat; dass sie - abgesehen von unten angegebenen Teilpublikationen - noch nicht veröffentlicht worden ist sowie, dass ich eine solche Veröffentlichung vor Abschluss des Promotionsverfahrens nicht vornehmen werde. Die Bestimmungen der geltenden Promotionsordnung sind mir bekannt. Die von mir vorgelegte Dissertation ist von Prof. Dr. M. Melkonian betreut worden.

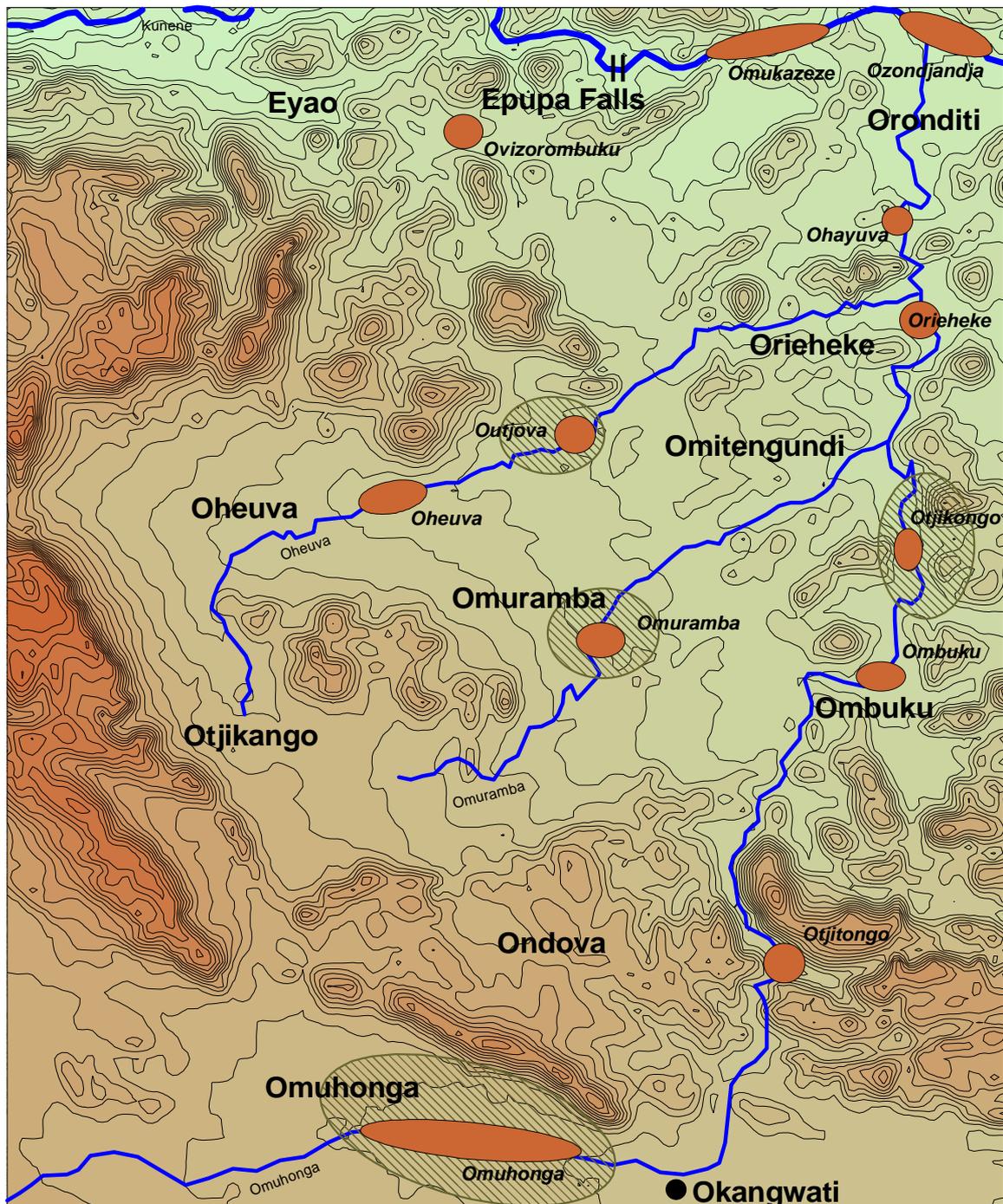
BOLLIG, M. & A. SCHULTE 1999: Environmental Change and Pastoral Perceptions: Degradation and Indigenous Knowledge on Two African Pastoral Communities.- *Human Ecology* 27(3): 493-514.

SANDER, H., M. BOLLIG & A. SCHULTE 1998: Himba Paradise Lost - Stability, Degradation, and Pastoralist Management of the Omuhonga Basin (Namibia).- *Die Erde* 129: 301-315.

SCHULTE, A. 2001: Stabilität oder Zerstörung? Veränderungen der Vegetation des Kaokolandes unter pastoralnomadischer Nutzung.- *Kölner Geographische Arbeiten* 14: in press.

WEIDEÖKOLOGIE DES KAOKOLANDES

Struktur und Dynamik einer Mopanesavanne
unter pastoralnomadischer Nutzung



Vorwort

Die Auseinandersetzung des Menschen mit einer ariden Umwelt ist der zentrale Forschungsgegenstand des Sonderforschungsbereiches „Kultur- und Landschaftswandel im ariden Afrika“ an der Universität zu Köln (SFB 389). Er integriert sowohl geistes- als auch naturwissenschaftliche Fächer. Räumlich beschränken sich die Untersuchungen auf den Nordosten und Südwesten des afrikanischen Kontinents, zeitlich auf das Holozän. Grundlegend ist der Gedanke, dass menschliche Gesellschaften ihre Anpassungsstrategien an eine instabile Umwelt immer wieder überprüfen und innovativ verändern. Der Mensch trägt selbst aktiv zum Wandel der Umwelt bei, häufig im Sinne einer Degradation der natürlichen Ressourcen, oft aber auch im Versuch, eine langfristige Nutzung der Ökosysteme zu gewährleisten.

Die vorliegende Arbeit ist diesem Sonderforschungsbereich entsprungen. Daher gilt mein erster Dank den Kollegen aus dem SFB für viele anregende Diskussionen, die mir auch Einblicke in die Methoden und Konzepte benachbarter wie weiter entfernter Forschungsrichtungen gestatteten. Insbesondere danke ich Prof. Dr. Michael Bollig und Dr. Heinz Sander. Prof. Dr. Norbert Jürgens danke ich dafür, dass er mir im Rahmen des Sonderforschungsbereichs eine Finanzierung meines Promotionsvorhabens ermöglichte. Für die Bereitstellung der finanziellen Mittel danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Ein außerordentlicher Dank geht an Prof. Dr. Michael Melkonian und PD Dr. Christoph Wallossek für die Betreuung meiner Arbeit. Prof. Dr. Reinhard Bornkamm danke ich herzlich für die Übernahme des Drittgutachtens.

Ich bedanke mich für die Kooperationsbereitschaft der zuständigen namibianischen Behörden und bei den Mitgliedern des National Botanical Research Institute für ihre große Hilfsbereitschaft. Hier danke ich vor allem Patricia Craven, Gillian Maggs und Coleen Mannheimer für ihre Unterstützung bei den Bestimmungsarbeiten und Ben Strohbach für seine Einführung in weideökologische Methoden. Anke Kuper und Michael Bollig nahmen mich im Frühjahr 1995 in ihr Camp in Omuramba auf und waren mir eine große Hilfe bei den ersten Schritten in eine unbekannte Welt. Ihnen und all jenen, die nach dem Überfall in Windhoek an meiner Seite waren, möchte ich von Herzen danken.

Viele Menschen haben die Zeiten der Feldaufenthalte mit mir geteilt und mich tatkräftig unterstützt. Dazu gehören etliche Kollegen aus dem SFB sowie Albertina Mumbuu, Uhangatenua Kapi und Tjakazapi Janson Mbunguha. Ohne ihre Hilfe wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen. Ich bedanke mich bei Chief Hikuminue Kapika für die Erlaubnis, im Land der Himba campieren, Zäune errichten und Gräser rupfen zu können. Bei den Menschen aus Omuramba und Omuhonga bedanke ich mich für ihre Gastfreundschaft und für die gelassene Anteilnahme, die sie über Jahre dem Leben und Arbeiten des „Langhalses“ entgegenbrachten. Ich habe vieles von ihnen lernen dürfen.

Für freundschaftliche Unterstützung auch in schwierigen Zeiten danke ich meinen Weggefährtinnen und -gefährten Barbara Eichhorn, Inge Gotzmann, Andrea Klug,

Stefanie Nussbaum, Gitta Schüttler und Uwe Becker. Weiterhin danke ich Rosemarie Scheferhoff für ihre Hilfe im Bodenlabor und für ihre Freundschaft.

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein danke ich für seine Diskussionsbereitschaft und für viele Impulse bei der Auswertung der Daten. Auch Prof. Dr. Florian Jeltsch und Prof. Dr. Christian Wissel gilt mein Dank für ihr motivierendes Interesse an meiner Arbeit und für die Perspektive, das im Rahmen dieser Dissertation gewonnene Verständnis eines Savannenökosystems in ein Simulationsmodell umzusetzen. Inge Gotzmann und Dr. Rainer Schmitz lasen frühere Versionen der vorliegenden Arbeit und verbesserten sie durch ihre konstruktive Kritik.

Und schließlich danke ich meiner Familie und meinen Freunden, dass sie in den letzten Jahren und besonders in den letzten Monaten für mich da waren, wenn ich Aufmunterung oder Unterstützung brauchte. Ich danke meiner Tochter Paula für ihre Nachsicht mit einer häufig geistesabwesenden Mutter und für ihre entwaffnende Art, zu gegebener Zeit auch unnachtsichtig zu sein. Die Liebe, die Unterstützung und die unerschütterliche Zuversicht meines Freundes Jörg haben mir die Kraft gegeben, diese Arbeit zum Ende zu führen.

Köln, im Oktober 2001

Inhaltsverzeichnis

1	EINFÜHRUNG.....	12
2	FORSCHUNGSKONTEXT	14
2.1	ÖKOLOGISCHES ÖKOSYSTEM SAVANNE.....	14
2.1.1	Definition	14
2.1.2	Verbreitung und Untergliederung.....	14
2.1.3	Pflanzenverfügbares Wasser und pflanzenverfügbare Nährstoffe	16
2.1.4	Feuer.....	17
2.1.5	Herbivorie.....	17
2.1.6	Interaktionen zwischen Pflanzen und Herbivoren	18
2.1.7	Dynamik und Stabilität	20
2.2	WEIDEÖKOLOGIE: METHODEN UND KONZEPTE	22
2.2.1	Einführung	22
2.2.2	Methoden	23
2.2.3	Beweidung und pflanzliche Fitness.....	25
2.2.4	Weidewert: die Pflanze als agronomischer Indikator.....	26
2.2.5	Tragfähigkeit.....	28
2.2.6	Nachhaltigkeit und Degradation.....	30
2.2.7	Pastoralnomadische Weidesysteme.....	32
2.3	FUNKTIONELLE GRUPPIERUNGEN: PLANT FUNCTIONAL TYPES	35
2.3.1	Ökologische Grundlagen für funktionelle Gruppierungen	35
2.3.2	Gleiche Ressourcennutzung: Gilden.....	36
2.3.3	Gleiche Antwort auf Störungen: Gruppen	37
2.4	DIVERSITÄT.....	40
2.4.1	Räumliche Muster des Artenreichtums	40
2.4.2	Artenreichtum und Produktivität.....	42
3	UNTERSUCHUNGSGEBIET.....	44
3.1	GEOGRAPHIE.....	44
3.2	KLIMA.....	46
3.3	GEOLOGIE UND PEDOLOGIE.....	49
3.4	FLORA UND VEGETATION.....	50
3.5	AUTÖKOLOGIE WICHTIGER ARTEN DES KAOKOLANDES.....	51
3.6	NUTZUNG.....	52
3.6.1	Nutzungsgeschichte.....	52
3.6.2	Weidemanagement der Himba.....	56
3.6.3	Bevölkerung, Besatzdichten und Tragfähigkeit.....	57
4	MATERIAL UND METHODEN.....	59
4.1	UNTERSUCHUNGSANSATZ.....	59
4.2	UMWELTVARIABLE	62
4.2.1	Dokumentation der \pm konstanten Umwelt.....	62
4.2.2	Zeitlich variable Parameter.....	63
4.2.3	Bodenanalytik	66
4.3	DAUERBEOBACHTUNGSFLÄCHEN.....	67

4.4	SPEZIELLE METHODEN ZUR UNTERSUCHUNG DER GRASSCHICHT	69
4.4.1	<i>Populationsdichte</i>	69
4.4.2	<i>Produktivität</i>	69
4.5	SPEZIELLE METHODEN ZUR ERFASSUNG DES BAUM- UND STRAUCHBESTANDES	70
4.5.1	<i>Feldmethoden</i>	70
4.5.2	<i>Auswertungen</i>	72
4.6	BEWEIDUNGSAUSSCHLUSSEXPERIMENTE	73
4.7	FUNKTIONELLE KLASSIFIKATION DER ARTEN	74
4.8	DATENVERWALTUNG	75
4.9	KORRELATIONSANALYSE	76
4.10	MULTIVARIATE STATISTIK: KLASSIFIKATION UND ORDINATION.....	77
4.10.1	<i>Methodischer Ansatz</i>	77
4.10.2	<i>Klassifikation</i>	77
4.10.3	<i>Ordination</i>	79
5	VEGETATIONSÖKOLOGIE.....	81
5.1	STANDORTGLIEDERUNG	81
5.1.1	<i>Grundlagen</i>	81
5.1.2	<i>Korrelationen der Umweltvariablen</i>	83
5.1.3	<i>Faktorenanalyse der Umweltvariablen</i>	86
5.1.4	<i>Clusteranalyse der Standorteigenschaften</i>	88
5.1.5	<i>Existiert eine Dichotomie „nährstoffreiche/nährstoffarme Standorte“?</i>	93
5.2	ORDINATION.....	94
5.2.1	<i>Direkte Gradientenanalyse mit kanonischer Methodik (CCA)</i>	94
5.2.2	<i>Indirekte Ordination (DCA)</i>	100
5.2.3	<i>Ordination der Pflanzenfunktionstypen</i>	104
5.3	NUTZBARKEIT DER VEGETATION.....	107
6	NIEDERSCHLAGSBEDINGTE DYNAMIKEN	108
6.1	EINLEITUNG.....	108
6.2	METHODISCHE VORBEMERKUNGEN	109
6.2.1	<i>Niederschlag versus Nutzung: Wie trennen?</i>	109
6.2.2	<i>Biomasse versus Deckung als ein Maß für den Erfolg einer Art</i>	110
6.3	ERGEBNISSE	113
6.3.1	<i>Schwankungen der Gesamtproduktivität</i>	113
6.3.2	<i>Schwankungen auf Artniveau</i>	121
6.4	DISKUSSION.....	123
6.4.1	<i>Was bedingt eine stabile Produktion?</i>	123
6.4.2	<i>Stabile Produktion durch Mechanismen im Stadium der Regeneration</i>	124
6.4.3	<i>Beziehung zwischen Artenreichtum und Produktivität</i>	127
6.4.4	<i>Einschränkungen des funktionellen Klassifikationsansatzes</i>	129
7	NUTZUNGSBEDINGTE DYNAMIKEN.....	130
7.1	AUSWIRKUNGEN EINER TRADITIONELLEN NUTZUNG.....	130
7.2	VERÄNDERUNGEN UNTER INTENSIVIERTER NUTZUNG.....	135
7.2.1	<i>Veränderungen der Grasschicht</i>	135
7.2.2	<i>Veränderungen der Baumschicht</i>	141

7.2.3	<i>Veränderungen der Standortbedingungen</i>	149
7.3	VERSUCH EINER DATIERUNG DES BAUMALTERS	154
7.4	GAB ES FLÄCHENHAFT VERÄNDERUNGEN DER BAUMSCHICHT?	155
7.5	NUTZUNG UND NIEDERSCHLAG: INTERDEPENDENZEN	158
8	WEIDEÖKOLOGISCHE SYNTHESE	160
8.1	EINLEITUNG	160
8.2	QUALITÄT DER WEIDEN	160
8.2.1	<i>Weidewert</i>	161
8.2.2	<i>Ökologischer Status</i>	165
8.2.3	<i>Weidequalität aus emischer Sicht</i>	168
8.3	ÖKOLOGISCHE RELEVANZ TRADITIONELLER NUTZUNGSREGELN	169
8.4	MODELLVORSTELLUNG DER VEGETATIONSVERÄNDERUNGEN	171
8.4.1	<i>Einleitung</i>	171
8.4.2	<i>Weidesystem Kaokoland: Arid oder semiarid?</i>	171
8.4.3	<i>Konzeptionelles Degradationsmodell</i>	172
9	DEGRADATION UND SOZIOÖKONOMIE	175
9.1	PERZEPTION VON DEGRADATION DURCH VERSCHIEDENE NUTZERGRUPPEN	175
9.1.1	<i>„Westliche“ Perzeptionen</i>	175
9.1.2	<i>Perzeption der Himba</i>	178
9.1.3	<i>Vergleich der Perzeptionen</i>	179
9.2	GEMEINSAMKEITEN UND UNTERSCHIEDE ERFOLGREICHER NUTZUNGSFORMEN	179
9.2.1	<i>Kriterium Opportunismus/Flexibilität</i>	179
9.2.2	<i>Kriterium „naturnahes Störungsregime“</i>	180
9.2.3	<i>Nutzerspezifische Störungsregimes</i>	184
10	ZUSAMMENFASSUNG UND AUSBLICK	187
10.1	ZUSAMMENFASSUNG	187
10.2	OFFENE FRAGEN	189
10.2.1	<i>Ökologie des natürlichen Ökosystems</i>	189
10.2.2	<i>Nachhaltigkeit der pastoralnomadischen Nutzung</i>	189
10.3	AUSBLICK	191
11	LITERATUR	194
12	ANHANG	221

1 Einführung

Viele afrikanische Savannengebiete sind bis in jüngere Zeit hinein durch räumlich mobile, also nomadisch lebende Viehhirten genutzt worden. Aufgrund rezenter Veränderungen haben sich jedoch bis in die Gegenwart nur wenige pastoralnomadische Weidesysteme halten können. Die ökologischen Auswirkungen dieser Nutzungsform sind daher erst ansatzweise verstanden¹.

Das Kaokoland im Nordwesten Namibias wird von den pastoralnomadisch lebenden Himba bewohnt. Dieses Volk hat durch die äußerst unzugängliche Lage des Gebietes und durch politisch motivierte Isolation bis heute wesentliche Aspekte seiner traditionellen Kultur bewahrt, vor allem die spezialisierten Techniken der Viehhaltung und Weidenutzung. Somit bietet das Kaokoland ideale Voraussetzungen für die Untersuchung eines pastoralnomadisch genutzten Savannen-Ökosystems. Das Ineinandergreifen von Ökologie und Ökonomie braucht nicht rekonstruiert zu werden, wie es Weideökologen heute im Sahel tun, sondern ist einer direkten Erforschung zugänglich.

Arbeiten zur Ökologie und Dynamik von Savannen-Ökosystemen unter menschlicher Nutzung stehen meist im Zusammenhang mit der Schädigung und Zerstörung (Degradation) des entsprechenden Systems. Die Interpretation von Degradationsphänomenen basierte lange Zeit auf dem Konzept der linearen Sukzession. Dabei wurde der Beweidungsdruck als wichtigster Faktor für Vegetationsdynamiken angesehen. Erst Mitte der 90er Jahre wurde der grundsätzliche Unterschied zwischen der Degradierbarkeit arider und semiarider Weidesystemen erkannt. In ariden Systemen wird die Vegetation vor allem durch die Variabilität der Regenfälle kontrolliert, in semiariden Systemen dagegen durch die Besatzdichte. Das Kaokoland stellt aufgrund seiner geringen Niederschläge ein arides Weidesystem dar. Hier wird das Populationswachstum der Pflanzenfresser (und damit die maximale Besatzdichte) durch episodische, niederschlagsabhängige Futterknappheiten limitiert. Unter traditioneller Bewirtschaftung ist eine beweidungsbedingte Degradation der Vegetation daher kaum möglich. Die klimaabhängigen Unterschiede in der Degradierbarkeit sind jedoch bisher noch unzureichend durch Feldstudien abgesichert.

Daher stellen sich für eine weideökologische Bearbeitung des Kaokolandes folgende Fragen:

- Welche natürlichen und anthropogenen Dynamiken charakterisieren das Ökosystem?
- Ist im Kaokoland die Besatzdichte tatsächlich durch eine hohe Niederschlagsvariabilität limitiert?
- Lassen sich für bestimmte Niederschlagsbedingungen, Nutzungsformen oder Degradationsphasen diagnostisch verwertbare strukturelle und floristische Veränderungen der Vegetation erkennen?
- Ist die pastoralnomadische Nutzung der Mopane-Savanne im Kaokoland als nachhaltig zu bewerten, oder ist in absehbarer Zukunft eine Degradation zu erwarten?

¹ In der Einführung wird auf Literaturangaben verzichtet; vgl. den Review in Kapitel 2.

Die Frage nach den zeitlichen (weniger räumlichen) Veränderungen der Vegetation erfordert ein verhältnismäßig eng umrissenes Untersuchungsgebiet. Aufgrund des schlechten Bearbeitungsstandes des Kaokolandes ist hier zuerst eine grundlegende vegetationsökologische Datenerhebung erforderlich, insbesondere eine Erfassung der Habitattypen, Vegetationseinheiten und Nutzungsintensitäten.

Vegetationsdynamiken können methodisch zum einen direkt über Dauerbeobachtungsflächen, zum anderen indirekt über die Gegenüberstellung von Vegetationsdaten aus Gebieten mit bekannter, divergierender naturräumlicher Ausstattung oder (Nutzungs-) Geschichte erfasst werden. Beide Untersuchungsansätze werden in der vorliegenden Arbeit miteinander verknüpft.

Gliederung der Arbeit

Die Arbeit gliedert sich in vier Teile.

1. Die ersten beiden Kapitel geben eine allgemeine **Einführung in die Fragestellung** der Arbeit (Kapitel 1) und stellen den relevanten **Forschungskontext** vor (Kapitel 2). Dazu gehören die Ökologie von Savannen im allgemeinen und die Ökologie von weidewirtschaftlich genutzten Savannen im speziellen. Im Mittelpunkt stehen wichtige Methoden und Konzepte der Vegetationsökologie und der Weideökologie.
2. Es folgt die Vorstellung des **Untersuchungsgebietes** (Kapitel 3), des **Untersuchungsansatzes** sowie der im Rahmen der empirischen Arbeiten angewandten **Methoden** (Kapitel 4).
3. In den Kapiteln 5 bis 7 werden die **Ergebnisse der empirischen Arbeiten** präsentiert und diskutiert. Kapitel 5 liefert eine vegetationsökologische Gliederung der Habitate und der Vegetation und diskutiert das Nutzungspotential der einzelnen Vegetationstypen. Die beiden folgenden Kapitel umfassen Teilstudien zu niederschlags- und nutzungsbedingten Dynamiken im Untersuchungsgebiet. Hier liegt der Schwerpunkt der empirischen Arbeiten. Kapitel 6 stellt niederschlagsbedingte kurzfristige Dynamiken der Grasschicht vor, Kapitel 7 nutzungsbedingte Dynamiken der Gras- und Baumschicht. Dabei wird anhand von Fallbeispielen sowohl auf die Auswirkungen einer traditionellen pastoralnomadischen Nutzung als auch auf die Folgen einer exogen bedingten Übernutzung eingegangen.
4. Der vierte Teil stellt eine **Synthese** der gewonnen Erkenntnisse dar. Hier steht die Frage nach der Schädigung von Savannen durch eine weidewirtschaftliche Nutzung im Vordergrund. Die nutzungsbedingten Veränderungen der Vegetation und der Standortbedingungen werden in einem konzeptionellen Degradationsmodell formuliert (Kapitel 8). Anschließend wird die je nach Nutzergruppe unterschiedliche Wahrnehmung von Degradationsprozessen diskutiert, und es werden Gemeinsamkeiten „erfolgreicher“ Nutzungssysteme herausgestellt (Kapitel 9). Das zehnte Kapitel gibt neben der Zusammenfassung eine abschließende Diskussion der offenen Fragen und Perspektiven für weitere Forschungsarbeiten.

2 Forschungskontext

2.1 Ökosystem Savanne

2.1.1 Definition

Savannen sind Ökosysteme, die durch eine kontinuierliche Schicht von Gräsern und (meist) eine diskontinuierliche Schicht von Bäumen und/oder Sträuchern charakterisiert sind (SOLBRIG 1996:1)². Die geschlossene untere Vegetationsschicht enthält – außer Gräsern – meist auch zu einem gewissen Umfang krautige Arten (SCHOLES 1997). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird diese Schicht zur Vereinfachung jedoch durchgehend als Grasschicht bezeichnet. In gleicher Weise wird die offene obere Vegetationsschicht der Savanne durchweg Baumschicht genannt (auch wenn die verholzten Pflanzen eine strauchige Wuchsform aufweisen).

2.1.2 Verbreitung und Untergliederung

Savannen sind der häufigste Vegetationstyp der Tropen und Subtropen (SOLBRIG et al. 1996:31). Entsprechend bedecken Savannen im weiteren Sinne fast den halben afrikanischen Kontinent (SKARPE 1995). Sie kommen unter ariden bis subhumiden saisonalen Klimabedingungen vor, mit einer oder, nahe am Äquator, zwei Trockenzeiten sowie einer Hauptregenzeit in den Sommermonaten.

Die nördlichen und südlichen Savannen Afrikas sind während eines Großteils der evolutiven Zeitspanne durch einen ariden Korridor in Ostafrika verbunden gewesen. Der aride Korridor bestand seit dem Miozän, wurde allerdings durch humidere, für das Pleistozän datierte Perioden unterbrochen (VERDCOURT 1969). Aufgrund dieser Verbindung gibt es heute große phytogeographische Ähnlichkeiten zwischen den Savannen der genannten Gebiete. Die phytogeographische Karte Afrikas von LEBRUN (1947, ex WERGER & COETZEE 1978) illustriert die Zugehörigkeit aller Savannen zur Sudano-Zambesischen Florenregion, unterteilt in mehrere Domänen. Spätere Karten (MONOD 1957, WHITE 1965, 1983) unterstützen im Prinzip diese Klassifikation, wenn sie auch in Details abweichen (SKARPE 1995:11). Die afrikanischen Savannen haben nur geringe phytochorologische Beziehungen zu den Savannen in Amerika, Australien oder Südostasien (JOHNSON & TOTHILL 1985). Trotz dieser floristischen Unterschiede weisen alle Savannen die gleichen strukturellen und funktionellen Muster auf (FROST et al. 1986).

Funktionelle Gruppierungen

In funktioneller Hinsicht³ wurden Savannen lange Zeit anhand ihrer Physiognomie (HEGNER 1979, COLE 1986) oder anhand der Wasserverfügbarkeit gruppiert. Verbreitet ist das kombinierte Einteilungssystem von SARMIENTO (1984). Anhand von

² „Savannas (are) tropical ecosystems with a continuous layer of grasses with or without a discontinuous layer of shrubs and/or trees“.

³ Eine kurze Einführung in die Grundlagen funktioneller Gruppierungen folgt in Kapitel 2.3.1.

Regenfall, saisonalen Charakteristika und der Dichte der Baumschicht werden verschiedene Typen definiert. Diese sind nicht immer persistent; natürliche oder anthropogene Veränderungen können sowohl die Grenzen zwischen den einzelnen Savanntentypen als auch zwischen der Savanne und angrenzenden Vegetationstypen (humide Wälder bzw. aride Strauchländer) deutlich verschieben (Abb. 2.1).

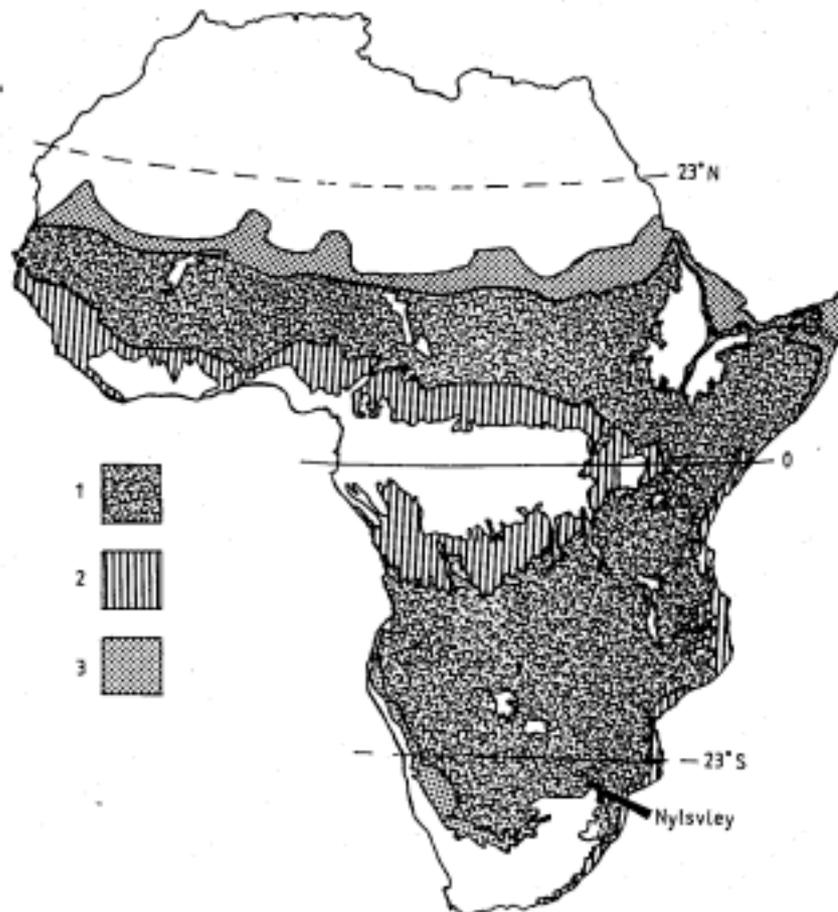


Abb. 2.1: Savannen in Afrika. In Kernsavannengebieten (1) kann mehr als 80 % der Vegetation als Savanne bezeichnet werden. In den Übergangszonen zu humiden Wäldern (2) sowie zu ariden Strauchländern (3) sind 20-80% der Vegetation Savanne. Quelle: SCHOLES & WALKER (1993:13).

Auf dem afrikanischen Kontinent ist der Gradient der Wasserverfügbarkeit klar mit einem Gradient der Nährstoffversorgung korreliert: Gebiete mit hohem Niederschlag haben ausgelaugte, nährstoffarme Böden, während aride Gebiete eher verhältnismäßig nährstoffreiche Böden aufweisen. Auf der Grundlage dieser Beziehung schlägt HUNTLEY (1982) für südafrikanische Savannen eine Unterscheidung zwischen ariden/eutrophen Typen und feuchten/dystrophen Typen vor. SCHOLES & WALKER (1993) weiten die Klassifikation auf alle afrikanischen Savannen aus. Dabei stellen sie den Faktor der Bodenfruchtbarkeit in den Vordergrund (vgl. SCHOLES 1990), da die Vegetationsveränderungen, die durch unterschiedliche Bodenfruchtbarkeit hervorgerufen werden, sowohl klarer abzugrenzen als auch bedeutsamer seien als die durch Wasserverfügbarkeit bedingten.

Die nährstoffarmen Savannen kommen auf der hochgelegenen, alten afrikanischen Landoberfläche vor. Im allgemeinen sind sie kühler und feuchter als die nährstoffreichen Savannen, die in den tiefergelegenen Erosionsflächen und in Flusstälern dominieren. Eine Reihe ökologischer Merkmale kann auf der Grundlage dieser Klassifikation vorhergesagt werden, worauf im folgenden noch näher eingegangen wird.

Viele Erklärungsmodelle zur Ökologie von Savannen gehen von Wasser als dem prinzipiell limitierenden Faktor aus (WALTER 1954, 1971, WALKER & NOY-MEIR 1982). Diese Modelle sind jedoch inzwischen in vieler Hinsicht weiterentwickelt worden. Heute basiert das Verständnis der Savannenökologie auf vier Hauptvariablen: (1) pflanzenverfügbares Wasser, (2) pflanzenverfügbare Nährstoffe, (3) Feuer und (4) Herbivorie (FROST et al. 1986, WALKER 1987). Diese Determinanten interagieren auf allen ökologischen Maßstabsebenen (von der Landschaft bis hin zum Mikrohabitat), aber ihre relative Bedeutung schwankt zwischen den einzelnen Ebenen (SOLBRIG 1991, MEDINA 1996, SOLBRIG et al. 1996).

2.1.3 Pflanzenverfügbares Wasser und pflanzenverfügbare Nährstoffe

Die ursprüngliche Vorstellung, dass Savannen prinzipiell wasserlimitiert sind, gründete sich auf die Beobachtung, dass bis zu einem jährlichen Regenfall von etwa 1.000 mm eine lineare Beziehung zur Primärproduktion der Grasschicht besteht (WALTER 1971; vgl. DE RIDDER & BREMAN 1993). Allerdings variiert die Steigung der Regressionsgeraden und der Schnittpunkt mit der x-Achse zwischen verschiedenen Savannen. Der Schnittpunkt mit der x-Achse hängt von der Länge der Periode ab, in der pflanzenverfügbares Wasser im Boden vorhanden ist. Außer durch die Höhe des Niederschlags wird die Länge der Vegetationsperiode vor allem durch die Fähigkeit des Bodens zur Wasserspeicherung beeinflusst (näheres in Kapitel 5.2). Hier spielt die Textur des Bodens eine entscheidende Rolle.

Dagegen ist die Produktionsrate während der Vegetationsperiode, die sich in der Steigung der Regressionsgraden widerspiegelt, vor allem durch die Verfügbarkeit von Nährstoffen determiniert (SKARPE 1995). Nährstoffe müssen daher neben Wasser als zweite treibende Kraft in das Erklärungsmodell zur Savannenökologie aufgenommen werden. Auf die prinzipielle Korrelation von Nährstoffreichtum mit eher ariden Bedingungen bzw. von Nährstoffarmut mit eher feuchten Bedingungen ist bereits kurz eingegangen worden. Diese Unterscheidung von Afrikas Savannen erscheint als eine grobe funktionelle Klassifizierung sinnvoll; es gibt jedoch eine Anzahl von Gebieten und Vegetationstypen, die weniger gut in dieses Einteilungsschema passen. Dazu gehören die Kalahari-Savannen (SKARPE 1995) und die Mopane-Savannen (SCHOLES 1997).

Auf der Landschaftsebene folgen Wasser- und Nährstoffgehalt des Bodens häufig einer topographischen Catena mit groben, nährstoffarmen Böden auf den Kuppen und besserer Nährstoffversorgung an den Hängen (CHAPPEL 1993, zit. aus SCHOLES 1997). Auf den nährstoffreichen Böden ist die Wasserverfügbarkeit ein stärker wachstumslimitierender Faktor als die Verfügbarkeit von Nährstoffen; auf den nährstoffarmen Böden sind dagegen tatsächlich die Nährstoffe der limitierende Faktor.

2.1.4 Feuer

Vegetationsstruktur und -funktion einer Savanne werden nicht allein durch die beiden „primären Determinanten“ der Wasser- und Nährstoffversorgung geprägt, sondern auch durch die beiden „sekundären Determinanten“ Feuer und Herbivorie (FROST et al. 1986, MEDINA 1987, SARMIENTO 1992). Die primären Determinanten definieren und beschränken die potentiellen Konsequenzen der beiden anderen (SOLBRIG 1991).

Feuer ist ein entscheidender Faktor in allen Savannen (LACEY et al. 1982, MENAUT & CESAR 1982, TROLLOPE 1982, 1984, BELSKY 1992, BILBAO et al. 1996). Die Intensität, Frequenz und das betroffene Gebiet hängen entscheidend von den Umweltbedingungen ab. Während die trockenen Savannen nur in Jahren mit außerordentlich hoher Biomasseproduktion der Grasschicht brennen, haben die feuchten Savannen verhältnismäßig hohe Feuerfrequenzen und -intensitäten. Allerdings können hier auch Situationen auftreten, in denen die Trockenzeit zu kurz ist, um eine ausreichende Austrocknung des Brennmaterials zuzulassen, wodurch die Feuerfrequenz wieder sinkt.

Natürliche Savannen werden in der Regel durch Blitze in Brand gesetzt, meist durch eines der ersten Gewitter zu Beginn der Regenzeit. Feuerereignisse zu diesem Zeitpunkt schädigen vor allem die Baumschicht, während die dormanten Gräser deutlich weniger beeinträchtigt werden. Meist löst Brand sogar einen Neuaustrieb der ausdauernden Gräser aus (MENTIS & TAINTON 1984). Da die nächsten Regen bald folgen, können die Gräser eine normale Vegetationsperiode durchlaufen und ihre Nährstoffreserven wieder auffüllen. Die meisten vom Menschen entzündeten Feuer fallen dagegen in die Trockenzeit (EDWARDS 1984, HALL 1984). Zu diesem Zeitpunkt sind sowohl Gräser als auch Bäume dormant. Der feuerinduzierte Neuaustrieb der Gräser stirbt entweder aufgrund Wassermangels wieder ab oder wird von Pflanzenfressern konsumiert (TROLLOPE 1984). Daher haben die Gräser keine Möglichkeit, ihre Nährstoffreserven wieder aufzufüllen, und werden schließlich durch ephemere Arten ersetzt (FROST & ROBERTSON 1987).

Im allgemeinen werden holzige Arten – trotz schützender Anpassungen, etwa durch eine dicke Korkschicht (FROST 1984) – durch Feuer stärker geschädigt als Gräser. Wenn Feuer aus Savannen herausgehalten wird, nimmt entsprechend die Artenzahl, Dichte und Biomasse der Bäume zu (KRUGER 1984, BRAITHWAITE 1996). Aus dieser Beobachtung kann jedoch nicht geschlossen werden, dass Savannen „verhinderte Wälder“ sind; die Verbindung zwischen Feuer und Savannen ist so alt wie die Savannen selbst (BIRD & CALI 1998) und ergibt sich aus der großen Menge gut brennbaren Pflanzenmaterials am Ende der Trockenzeit (SCHOLES & WALKER 1993).

2.1.5 Herbivorie

Pflanzenfressende Großsäuger

Afrikanische Savannen sind bekannt für ihre artenreiche Fauna pflanzenfressender Großsäuger. Von den insgesamt 92 Arten auf dem afrikanischen Kontinent kommen selten mehr als 20 gemeinsam in einer Savanne vor (CUMMING 1982), wobei meist einige wenige Arten dominieren (COE et al. 1976). Die wilden Herbivoren sind

inzwischen mit Ausnahme der Schutzgebiete und der Gebiete, die durch Tse-Tse-Fliegen verseucht sind, weitgehend durch domestizierte Tierarten ersetzt worden (BARNES 1982:626). Sowohl die ursprünglichen als auch die domestizierten Pflanzenfresser unterscheiden sich erheblich in ihrer Größe, ihrem Verdauungssystem und ihrem Weideverhalten (CUMMING 1982, HERVÉ et al. 1996). Meist wird zwischen zwei Weidestrategien unterschieden (OWEN-SMITH 1982): Blattfresser (engl. browsers) ernähren sich überwiegend durch den Verbiss (engl. browsing) der Blätter von Bäumen, Sträuchern und Kräutern, Grasfresser (engl. grazers) dagegen überwiegend durch die Beweidung der Gräser und Kräuter (engl. grazing; die deutschen Bezeichnungen folgen ODUM 1980 und SCHAEFER 1992).

Die Biomassewerte der pflanzenfressenden Großsäuger stehen – über die Primärproduktion – in einer engen Beziehung zum mittleren Jahresniederschlag (COE et al. 1976, McNAUGHTON & GEORGIADIS 1986). Da nährstoffreiche Savannen eine höhere Produktivität der Grasschicht und eine bessere Fressbarkeit der vorkommenden Grasarten aufweisen, ist die Biomasse der Pflanzenfresser hier etwa 2-3 mal so groß wie in Savannengebieten mit weniger fruchtbaren Böden (SCHOLES & WALKER 1993, FRITZ & DUNCAN 1994). Obwohl das Blattfressen, als Anpassung an eine räumlich heterogene Ressource (BERGSTRÖM 1992), eine beinahe genauso häufige Strategie wie das Grasfressen ist (BODMER 1990), und obwohl Bäume typischerweise etwa die Hälfte der Primärproduktion einer Savanne stellen, macht die Biomasse von blattfressenden Tieren wie Giraffe, Kudu und Nashorn nur etwa 5-20 % der Gesamtbiomasse aus (OWEN-SMITH 1993). Der Rest verteilt sich auf verschiedene Grasfresser, häufig Gnu, Zebra und Büffel (OWEN-SMITH 1982). Einige wenige Arten wie Springbock, Impala und Elefant sind sowohl Gras- als auch Blattfresser. Unter den im südlichen Afrika gehaltenen, domestizierten Arten findet sich eine ähnliche Dichotomie. Rinder, Pferde und Esel sind Grasfresser, Ziegen und Schafe dagegen eher Blattfresser. Die massigen Grasfresser (wie Zebras, Büffel oder Rinder) suchen eine Weide meist zuerst auf und bereiten sie für die nachfolgenden, leichten Grasfresser und Gras-Blattfresser vor (MENTIS 1981).

Andere Herbivoren

Die Rolle anderer herbivorer Tierarten im Savannenökosystem ist noch verhältnismäßig schlecht erforscht. Es ist jedoch davon auszugehen, dass neben Großsäugern auch Insekten bedeutende Herbivoren sind. In unfruchtbaren Savannen wird eine große Menge der oberirdischen Biomasse durch Heuschrecken und Raupen konsumiert, und auch die unterirdische Biomasse ist erheblichem Insektenfraß ausgesetzt. In den fruchtbaren Savannen spielt dagegen vor allem der episodische Befall der Bäume durch Schmetterlingsraupen eine Rolle (SCHOLES & WALKER 1993, LEWINSOHN & PRICE 1996).

2.1.6 Interaktionen zwischen Pflanzen und Herbivoren

Seit dem Pliozän, also seit sieben Millionen Jahren, haben Pflanzenfresser und Pflanzen in Afrikas Savannen eine beispielhafte Koevolution erlebt (STEBBINS 1981, CUMMING 1982). Dabei haben die Pflanzenarten verschiedene Merkmalskomplexe entwickelt, die es ihnen ermöglichen, Herbivorie entweder zu verhindern, zu tolerieren

oder ihr durch zeitliches Ausweichen zu entkommen (STUART-HILL & MENTIS 1982). Die wesentlichen Anpassungsleistungen zur Fraßverhinderung sind chemische oder mechanische Schutzanpassungen wie etwa sekundäre Pflanzenstoffe, drüsige Haare oder die Pflanzenstruktur (SCHOLES & WALKER 1993:230ff.). Diese Schutzanpassungen konnten vor allem von den Großsäugern im evolutiven Gegenzug teilweise umgangen oder toleriert werden (SINCLAIR 1987, GORDON & LINDSAY 1990). Sowohl Blatt- als auch Grasfresser zeigen eine starke Futterselektivität (GRUNOW 1980, BAHARAV & ROSENZWEIG 1985, BARROSO et al. 1995, SCOONES 1995, ASH & McIVOR 1998, OBA & POST 1999, AYANTUNDE et al. 1999). Zur Charakterisierung der Attraktivität holziger Pflanzen unterscheiden OWEN-SMITH & COOPER (1988) zwischen genießbaren Arten, die von Blattfressern das ganze Jahr über gern gefressen werden, und ungenießbaren Arten, die außerhalb beschränkter Perioden verschmäht werden. Eine ähnliche Einteilung kann auch bei unverholzten Pflanzen vorgenommen werden.

Die Pflanzenarten arider und semiarider Gebiete bilden sehr häufig mechanische Schutzmechanismen wie Dornen, Stacheln oder einen sperrigen Wuchs aus. Dabei nimmt der Anteil mechanisch bewehrter Arten mit zunehmender klimatischer Aridität zu. Auffällig ist eine Differenzierung zwischen verschiedenen Habitaten: Der mit Abstand höchste Anteil bewehrter Arten findet sich in den Flussoasen, da die Vegetation dieser Gunststandorte einer besonders intensiven Nutzung durch Großsäuger ausgesetzt war und ist (MILTON 1991).

Auch in Savannenhabitaten mit nährstoffreichen, trockenen Böden tragen die Pflanzenarten besonders häufig einen mechanischen Schutz (SCHOLES & WALKER 1993:232-233). Die Bäume sind charakteristischerweise bedornt und haben kleine, aber sehr nahrhafte Blätter. In nährstoffarmen, feuchteren Savannenhabitaten herrschen dagegen sowohl in der Baum- als auch in der Grasschicht Pflanzenarten vor, die eine chemische Abwehr gegen Verbiss sowie einen geringen Futterwert haben (OWEN-SMITH & COOPER 1987, SCHOLES & WALKER 1993:233ff.). Chemische Abwehrstoffe können giftig sein (SMITH 1992, TAYLOR & RALPHS 1992) oder die Fressbarkeit herabsetzen (DU TOIT et al. 1990, BRYANT et al. 1992). Unter den verschiedenen sekundären Pflanzenstoffen kommt den eiweißausfällenden Tanninen besondere Bedeutung zu (HAGERMANN 1992, STRYDOM & SMITH 1996). Diese sind meist wirksame Stoffe zur Abwehr von Insekten, aber ein weniger wirksamer Schutz vor dem Verbiss durch pflanzenfressende Säugetiere.

Gräser und Grasfresser

Afrikanische Savannengräser haben nur wenige chemische oder mechanische Schutzanpassungen hervorgebracht. Statt dessen können gerade die ausdauernden Arten eine Defoliation durch Beweidung oder auch Feuer aufgrund ihrer geschützten Meristeme und ihrer Fähigkeit zum raschen Kompensationswachstum sehr gut tolerieren (SARMIENTO 1992; zur vieldiskutierten „Überkompensation“ vgl. Kapitel 2.2.2). Gelegentlich wird die Attraktivität durch mechanische Schutzvorrichtungen, z.B. einen hohen Halmanteil an der oberirdischen Biomasse oder eine hohe Festigkeit der Blätter herabgesetzt (O'REAGAN & MENTIS 1989). Eine regelmäßige Beweidung kann diesen Schutz jedoch deutlich herabsetzen (O'CONNOR 1992). Wenige afrikanische

Grasarten wie *Schmidtia kalahariensis* setzen chemische Abwehrstoffe ein, die eine Beweidung hinauszögern (VAN OUDTSHOORN 1992). Bei einer zu geringen oder fehlenden Beweidung wie auf Beweidungsausschlussflächen akkumulieren ausdauernde Gräser nach einigen Jahren altes und totes Material, was sich negativ auf ihre Vitalität auswirkt. Eine Beweidung hat demnach indirekt für die Herbivoren positive Folgen, da sie die Menge fressbaren Pflanzenmaterials erhöht. Es gibt jedoch bisher keinerlei Belege dafür, dass Herbivoren über ihr Fraßverhalten die eigenen Nahrungsressourcen optimieren können (GORDON & LINDSAY 1990).

Fazit

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass in Afrika eine Koevolution zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern bestanden hat. Morphologische und chemische Merkmale vieler Pflanzenarten belegen den großen Einfluss der Herbivorie. Heute sind die Pflanzen befähigt, die Nutzung durch domestizierte Großsäuger in ähnlicher Weise zu verhindern, zu tolerieren oder ihr zu entkommen wie früher die Nutzung durch die ursprünglichen Herbivoren. Der grundsätzliche Gegensatz zwischen den Anpassungsmerkmalen der Pflanzen auf trockenen/nährstoffreichen bzw. auf feuchten/nährstoffarmen Savannenböden manifestiert sich in der unterschiedlichen Nutzbarkeit der beiden Vegetationstypen (SCHOLES 1990, SCHOLES & WALKER 1993). Dies hat nicht zuletzt erhebliche ökonomische Bedeutung. Des Weiteren impliziert der höhere Nährwert von Pflanzen nährstoffreicher Standorte, dass häufiger eine Übernutzung auftritt (OWEN-SMITH & DANKCKWERTS 1997; vgl. auch Kapitel 2.2).

2.1.7 Dynamik und Stabilität

Savannen als Gleichgewichtssysteme

Die meisten Savannenökologen verstehen Savannen als dynamische Systeme, in denen es einen oder mehrere stabile Gleichgewichtszustände gibt. Trotz intensiver Forschung sind diese Dynamiken und die stabilitätserhaltenden Mechanismen in Savannen bis heute noch nicht völlig verstanden (CARTER & O'CONNOR 1991, McNAUGHTON 1992, SKARPE 1991, 1992, 1995, SOLBRIG et al. 1996, SCHOLES 1997).

Was ist Stabilität?

Der Begriff der Stabilität wurde lange Zeit sehr unscharf definiert (vgl. kritische Diskussionen in BURROWS 1990, REMMERT 1992, SCHMIDT & WISSEL 1995). Heute existieren in der Ökologie zwei unterschiedliche Bedeutungen nebeneinander. Die Populationsbiologie greift meist auf MAYs Definition (1973) zurück (z.B. SILVA 1996). Demnach ist Stabilität „die Beständigkeit der Eigenschaften einer Gemeinschaft gegenüber äußeren Einwirkungen über einen bestimmten Zeitraum hinweg“⁴. Damit wird die Eigenschaft von Populationen bezeichnet, eine über längere Zeit relativ gleichbleibende Populationsdichte aufrechtzuerhalten (SCHAEFER 1992). In der

⁴ „Stability is the persistence of characteristics of a community for a length of time in the face of perturbation.“

Ökosystemforschung bedeutet Stabilität dagegen die Fähigkeit eines Ökosystems, Veränderungen zu widerstehen oder nach einer Störung in den Ausgangszustand zurückzukehren. CONNELL & SOUSA (1983) formulieren sehr harte Kriterien für das Vorliegen eines stabilen Ökosystems. Es müssen einer oder mehrere Gleichgewichtszustände existieren, an denen das Ökosystem verbleibt, wenn es gestört wird (dieser Typ von Stabilität wird auch als Resistenz bezeichnet) oder zu denen es nach einer Störung aufgrund seiner Elastizität (auch: Resilienz s.str.) zurückkehrt. Weiterhin darf sich eine gestörte Gemeinschaft, nachdem sie sich erholt hat, für mindestens einen kompletten Individuenumsatz (engl. turnover) nicht verändern. Aufgrund dieser rigorosen Bedingungen haben bisher nur wenige Studien den empirischen Beleg für ein stabiles Ökosystem erbringen können (SILVERTOWN 1987, SILVERTOWN et al. 1994). Savannen fallen nicht darunter; die meisten Ökologen gehen aber von einer großen Elastizität bzw. Resilienz der Systeme aus.

Das „Savannen-Problem“

Eine zentrale Frage im Zusammenhang mit der Stabilität (im Sinne von Elastizität bzw. Resilienz) von Savannen ist bis heute, warum Savannen eine Vegetationsstruktur mit einer durchgehenden Grasschicht und einer offenen Baumschicht aufweisen (SCHOLES & WALKER 1993, SKARPE 1995). Wie können diese beiden sehr verschiedenen Komponenten koexistieren, ohne dass eine der beiden aufgrund ihrer größeren Konkurrenzstärke die andere dominiert? SARMIENTO (1984) nennt diese Frage plakativ das „Savannen-Problem“.

Ein erstes Erklärungsmodell zum „Savannen-Problem“ (formuliert von WALTER 1954, 1971, präzisiert und weiterentwickelt von WALKER & NOY-MEIR 1982 und KNOOP & WALKER 1985) besagt, dass die beiden Vegetationsschichten die Wasserressourcen aus unterschiedlichen Bodentiefen ausbeuten und daher einer Konkurrenz durch räumliche Ressourcenaufteilung (engl. resource partitioning) entgehen. Die Holzpflanzen haben zwar Zugang zu beiden Bodenwasserschichten, sind in der oberen Schicht den Gräsern jedoch in ihrer Konkurrenzkraft unterlegen. Erst wenn dieses stabile Gleichgewicht durch massive äußere Einflüsse wie Überweidung gestört wird, kommt es zu tiefgreifenden Veränderungen, zum Beispiel zur Verbuschung.

NOY-MEIR (1982) weitet dieses Modell, in dem es nur einen einzelnen Gleichgewichtszustand gibt, auf ein Erklärungsmodell mit zwei alternativen stabilen Zuständen aus. Seine mathematische Auswertung einfacher konzeptioneller Graphiken belegt die Bedeutung der Beweidung für die Stabilität (bzw. Resilienz s.str.) des Systems. Als Hauptdeterminante für den Zustand der Savanne nennt NOY-MEIR (1982) die Beweidungsintensität: (1) Moderate, gleichbleibende Beweidung verschiebt das Gleichgewicht der Savanne je nach den Futterpräferenzen der Tiere (Blattfresser bzw. Grasfresser) entweder in Richtung auf die Gräser oder in Richtung auf die holzigen Pflanzen; (2) Starke, gleichbleibende Beweidung bedingt die lokale Ausrottung der ausdauernden Gräser (es sei denn, die Herbivoren sind reine Blattfresser), und die Savanne wird je nach der Neigung der Pflanzenfresser zum Verbiss in ein dichtes oder in ein schütteres Waldland überführt; (3) Bei mittleren Beweidungsintensitäten kann das System eventuell zwischen einem Savannen- und einem Waldlandzustand hin- und herwechseln.

Auf der Basis empirischer Daten nehmen auch andere Autoren zwei oder mehr stabile Gleichgewichtszustände an (PELLEW 1983, DUBLIN et al. 1990).

Savannen als Ungleichgewichtssysteme

Im Widerspruch zu den oben vorgestellten Gleichgewichtsmodellen wird in jüngerer Zeit davon ausgegangen, dass Savannen auf vielen Maßstabsebenen ereignisgetriebene Systeme sind, in denen es keinen Gleichgewichtszustand zwischen Gras- und Baumschicht gibt (SCHOLES & WALKER 1993:256). Nach dieser Vorstellung ist das „Savannen-Problem“ so zu erklären, dass die Dominanz zwischen der verholzten und der krautigen Komponente in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen ständigen Veränderungen unterworfen ist. Entsprechend wird die Bedeutung von Störungen für den Erhalt einer savannenartigen Vegetationsstruktur hervorgehoben (JUSTICE et al. 1994, JELTSCH et al. 1995, 1996, 1998, GÓMEZ SAL et al. 1999, WEBER & JELTSCH 2000). Meist wird angenommen, dass die holzige Komponente zunimmt, bis sie durch Störungen wieder unterdrückt wird (JUSTICE et al. 1994).

2.2 Weideökologie: Methoden und Konzepte

2.2.1 Einführung

Savannen gehören allein aufgrund ihrer Fläche zu den wichtigsten weidewirtschaftlichen Nutzungstypen der Erde (MEURER et al. 1992:3). Zugleich sind diese Ökosysteme in den wechselfeuchten Tropen zunehmend durch nicht standortgemäße menschliche Nutzung gefährdet (LAMPREY 1987, SCOONES 1992, MAINGUET 1994, WICKENS 1997, AYOUB 1998, DARKOH 1998; vgl. auch Kapitel 2.2.6).

In Savannen, die unter weidewirtschaftlicher Nutzung stehen, sind dynamische Prozesse besonders komplex; sie werden durch Wechselwirkungen zwischen Regenfall, edaphischen Bedingungen, Nutzungsgeschichte und dem aktuellen Nutzungsdruck geprägt (GROUZIS 1988, SOLBRIG 1991, TEAGUE & SMIT 1992, MILCHUNAS & LAUENROTH 1993, ELLIS 1995). Nur ein grundlegendes Verständnis dieser multiplen Interaktionen bietet die Möglichkeit zu einer adäquaten Bewirtschaftung. Dieses Verständnis zu gewinnen ist wesentliches Ziel der Weideökologie (engl. range ecology, BEHNKE & SCOONES 1993:1), einem komplexen Grenzgebiet zwischen verschiedenen Disziplinen. In ihr sind ökologische Ansätze, vor allem der Vegetationsökologie, mit den anthropozentrischen Zielen der Weidewirtschaft verknüpft. Sie muss die geeigneten Instrumentarien entwickeln, um die Folgen der menschlichen Nutzung zu analysieren und fundierte Beurteilungen der weidewirtschaftlichen Systeme abzuleiten. In diesem Sinne hat auch die vorliegende Arbeit weideökologische Zielsetzungen.

Die durch weideökologische Arbeiten erbrachten Beurteilungen können in ökologisch verträgliche Strategien zur Bewirtschaftung oder zur Sanierung der Weideflächen umgesetzt werden (CALL & ROUNDY 1991, SCOTNEY & MCPHEE 1992, TROLLOPE 1992). Aufgabe der Weideökologie ist es auch, den Erfolg dieser Maßnahmen zu über-

prüfen (KESSLER et al. 1998, VAN DER MERWE & KELLNER 1999, HARRISON & SHACKLETON 1999). Im folgenden werden die wichtigsten Konzepte und Methoden dieser Forschungsrichtung vorgestellt.

2.2.2 Methoden

Drei wesentliche Instrumentarien der Weideökologie sind (1) die Dauerbeobachtung und (2) die Beurteilung von Weiden sowie (3) die Durchführung von Manipulationsexperimenten in Weide-Ökosystemen.

Dauerbeobachtung

Eine Dauerbeobachtung von Weideflächen (engl. range monitoring) bedeutet nach MENTIS (1984) „die regelmäßige Observation der Weiden in Hinblick auf sich ändernde Eigenschaften“⁵. Sie verfolgt vor allem die Frage, ob Veränderungen in Reaktion auf bestimmte Nutzungsbedingungen auftreten. Wo ein Weidemanagement praktiziert wird, kann mit Hilfe des Monitorings auch die Wirksamkeit der Maßnahmen überprüft werden (AUCAMP et al. 1992:8). In den vergangenen beiden Jahrzehnten haben sich Monitoringprojekte in verschiedenen afrikanischen Savannen etabliert, vor allem im Sahel (z.B. BOUDET 1983, VALENZA 1984), in Kenia (MWANGI & WESTERN 1998, KEYA 1998, ROSENSCHEIN et al. 1999), in Tanzania (KLÖTZLI et al. 1995) sowie im südlichen Afrika (AUCAMP et al. 1992, SNYMAN 1998). Häufig wird das Monitoring durch die Auswertung von Satellitenbildern ergänzt (MOUAT et al. 1981, TUCKER et al. 1983, 1985, JUSTICE 1986, MALO & NICHOLSON 1990, REENBERG 1994, MATHESON & RINGROSE 1994, EWEG et al. 1998).

Weidebeurteilung

Vom Monitoring klar abzugrenzen ist die Weidebeurteilung (engl. range assessment). Sie gibt Hinweise auf den Weidezustand zu einem bestimmten Zeitpunkt in bezug auf einen gewünschten Zustand (FORAN et al. 1978)⁶. Dieser gewünschte Zustand der Weide wird auch Referenzzustand (engl. benchmark) genannt. Er stellt den optimalen Vegetationszustand einer Region in Hinblick auf die angestrebte Nutzung dar. Daher variiert der Referenzzustand in Abhängigkeit von der Ökologie des untersuchten Gebiets und in Abhängigkeit von den Ansprüchen der Nutzergruppe (AUCAMP et al. 1992:9).

In der Vergangenheit wurde der Referenzzustand in weideökologischen Arbeiten jedoch häufig nicht als kontextabhängige, individuell zu definierende Größe angesehen, sondern auf die natürliche Vegetation bezogen (DYKSTERHUIS 1949:105)⁷, auf den Zustand unter „bester praktikabler Bewirtschaftung“ eingeschränkt (HAWLEY 1944,

⁵ „Range monitoring is a regular surveillance to establish whether any properties of the range are changing.“

⁶ „Range assessment provides an indication of the state (condition) of a range community, relative to some desired state (or condition) at any instant in time.“

⁷ „Range condition is the percentage of the present vegetation which is original vegetation for the site“.

zitiert nach DYKSTERHUIS 1949:104)⁸ oder undiskutiert aus anderen Arbeiten übernommen (BARNES et al. 1984, HURT et al. 1993, DU TOIT 1995).

Verschiedene Methoden zur Beurteilung semiarider Weiden sind im Sahel (SCOONES 1992, TURNER 1998a, 1998b) und vor allem im südlichen Afrika entwickelt worden (für einen Überblick vgl. HURT & BOSCH 1991 sowie JORDAAN et al. 1997). Die meisten Methoden machen sich die Indikatorfunktion der Vegetation zunutze, indem sie Veränderungen der Vegetationszusammensetzung bei räumlichem oder zeitlichem Wechsel des Nutzungsregimes bestimmen (TAINTON et al. 1980, HEARD et al. 1986, CHRISTIAN et al. 1996). Als bestgeeignete Methode wird die von MENTIS (1983) vorgeschlagene „Degradationsgradient-Technik“ (engl. degradation gradient technique, DGT) angesehen (JORDAAN et al. 1997). Bei ihrer Umsetzung dienten Untersuchungsflächen, die in homogenen Klimax-Grasländern Südafrikas transektförmig entlang eines Beweidungsgradienten angeordnet waren, als Referenz. Über multivariate Analysemethoden wurde eine Beurteilung der Vegetation auf diesen Flächen vorgenommen (BOSCH 1989, BOSCH et al. 1989, BOSCH & GAUCH 1991, BOSCH & KELLNER 1991). Der Weideökologe kann seine eigenen Daten in einem speziellen Programm zusammen mit den Referenzdaten ordnieren und sie in bezug auf diese interpretieren. Dies verspricht eine „objektive und quantitative“ Weidebeurteilung (MENTIS 1983, BOSCH & GAUCH 1991).

Eine weitere Methodengruppe zur Weidebeurteilung basiert nicht auf Vegetations-, sondern auf Standortveränderungen. Meist wird das Ausmaß der Erosion abgeschätzt (TAINTON et al. 1980, WILSON & TUPPER 1982). Diese Methodik kann jedoch anfängliche Standortveränderungen wie Bodenverkrustungen oder erhöhten Wasserabfluss nur schlecht erfassen. Als bessere Messgröße wird von FULS (1992) die Bodendurchfeuchtung als Maß für die Regeneffizienz (engl. rainfall effectivity) vorgeschlagen. Das Ideal aller Methodenentwicklungen wäre eine einfache und universell einsetzbare Beurteilungsmethode (HEARD et al. 1986). In Anbetracht eines variablen Referenzzustandes kann es jedoch keine allgemein gültige Methode geben. Auf die Implikationen dieser Tatsache wird in der Diskussion zur Degradationswahrnehmung (Kapitel 9.1) noch näher eingegangen.

Manipulationsexperimente

Die Kenntnis der Vegetationsveränderungen in Abhängigkeit von genau bekannten Beweidungsintensitäten ist essentiell für jede Weidebeurteilung, die der Vegetation eine Indikatorfunktion zumisst. Zur Untersuchung dieser Beziehung kann die Beweidungsintensität experimentell nachgestellt und die Reaktion ausgewählter Arten oder der Vegetation darauf beobachtet werden. In afrikanischen Savannen wurden in den letzten Jahrzehnten sehr viele Manipulationsexperimente vorgenommen. Häufig wurden die Besatzdichten experimentell variiert (FOURIE et al. 1984, SKARPE 1990, SMIT & RETHMAN 1992, HATCH & TAINTON 1995, TODD & HOFMAN 1999, TURNER 1999; für eine kritische Diskussion der über 50 bekannten Studien im südlichen Afrika bis 1992 vgl. O'REAGAN & TURNER 1992).

⁸ „Range condition is the state of health or productivity of both soil and forage of a given range, in terms of what it could or should be under normal climate and best practicable management“.

Bei anderen Untersuchungen wurden Teile der Pflanzenindividuen entfernt (TROLLOPE 1974, DU TOIT et al. 1990, BERGSTRÖM et al. 2000). Die meisten Experimente zur Besatzdichte und zur Defoliation setzen sich mit dem kurzfristigen Einfluss von Beweidung auseinander, wobei meist sowohl Niederschlag als auch edaphische Bedingungen kontrolliert werden (KLEIN 1981, McNAUGHTON et al. 1983, McNAUGHTON & CHAPIN 1985, MCPHERSON 1994, BRISKE & HENDRICKSON 1998). Erst in jüngerer Zeit sind diese Ansätze jedoch in Frage gestellt worden, weil sie unkritisch den aktuellen Zustand einer Weide mit dem heutigen Beweidungsdruck in Verbindung bringen, ohne dabei die Nutzungsgeschichte sowie das Weidenutzungssystem eines Gebietes zu berücksichtigen (TURNER 1999). Ihren Wert behalten solche Experimente aber hinsichtlich des Erkenntnisgewinns bei der Aut- und Synökologie der untersuchten Arten.

Ein in den letzten Jahrzehnten häufig eingesetzter Spezialfall weideökologischer Experimente sind Beweidungs-Ausschlussversuche. Durch sie lassen sich auf ariden und semi-ariden Weideländern Informationen zur Regenerationsfähigkeit und – mit Einschränkungen – zur Struktur und Physiognomie der nicht durch Beweidung überprägten Vegetation gewinnen (McNAUGHTON 1979, 1985, FRIEDEL 1988, COUGHENOUR et al. 1990, OMAR 1991, OBA 1992, 1995, 1998, HAYASHI 1996, ZHANG & SKARPE 1996, FUHLENDORF & SMEINS 1997, KEYA 1998, DE SOYZA et al. 1998, HARRISON & SHACKLETON 1999, BOSSDORF et al. 2000, RYERSON & PARMENTER 2001). In einigen Fällen wurden Manipulationsexperimente (wie physikalische Störung) parallel auf beweideten und unbeweideten Plots durchgeführt (BELSKY 1986, BELSKY 1992, MILTON 1994), um die beweidungsbedingt unterschiedlichen Reaktionen der Pflanzen zu erfassen.

2.2.3 Beweidung und pflanzliche Fitness

Anfang der 80er Jahre kam unter Pflanzenökologen eine lebhafte Diskussion darüber auf, ob Beweidung generell pflanzenschädlich ist (MATTSON & ADDY 1975, KINSMAN & PLATT 1984), oder ob sie im Sinne einer Kompensation oder Überkompensation das Wachstum und die Fitness der Pflanzen sogar fördern kann (OWEN & WIEGERT 1976, 1981, 1982, DYER et al. 1982, McNAUGHTON 1986, 1987, PAIGE & WHITHAM 1987). Einen positiven Effekt der Beweidung auf die pflanzliche Produktivität belegten Daten zur Grasschicht der Serengeti (McNAUGHTON 1979, 1983, 1985, McNAUGHTON et al. 1983) sowie zahlreiche Studien aus anderen Ökosystemen (vgl. eine Zusammenstellung in McNAUGHTON 1986). An diesen Untersuchungen übte BELSKY (1986, 1987) jedoch scharfe methodische und inhaltliche Kritik. Sie bezweifelte grundsätzlich, dass der Verlust von Biomasse einen optimierenden Prozess hinsichtlich Produktivität und Fitness der betroffenen Pflanze darstellen kann. Dies stehe bereits im Widerspruch zu „simplen Modellen des Pflanzenwachstums“ (nach MOONEY & CHIARIELLO 1984:310). Sie argumentierte, dass bei der Interpretation der Daten häufig hierarchische Ebenen vermischt worden waren. Entweder wurden Belege für ein gefördertes Wachstum einzelner, unter Gewächshausbedingungen oder in Monokulturen gehaltener Pflanzen auf ein Ökosystem übertragen oder umgekehrt die vielfältigen Umverteilungsprozesse, die sich nach einer Beweidung

in einem natürlichen System abspielen, vereinfachend auf die gesteigerte Produktivität der Einzelindividuen reduziert.

Heute besteht unter Pflanzenökologen weitgehend Einigkeit, dass es für Pflanzen zwar eine Anzahl von Möglichkeiten gibt, die Auswirkungen von Herbivorie auszugleichen, dass aber eine komplette Kompensation oder gar Überkompensation sehr selten ist (GORDON & LINDSAY 1990, BEGON et al. 1991, BELSKY et al. 1993). Eine Kompensation auf dem Niveau eines Ökosystems hängt in der Regel damit zusammen, dass die Auswirkungen der Beweidung gemildert werden durch eine kompensatorische Reaktion der Überlebenden, die normalerweise auf einer Verringerung der intraspezifischen Konkurrenz beruht (BELSKY 1987). Dieser Effekt ist besonders ausgeprägt bei Gräsern, die an Defoliation sehr gut angepasst sind (BEGON et al. 1991). Unter Freilandbedingungen werden Kompensationsprozesse außerdem fast immer durch Ressourcenknappheit limitiert (BELSKY 1986, 1987).

2.2.4 Weidewert: die Pflanze als agronomischer Indikator

Die Qualität einer Weide basiert vor allem auf der Qualität der dort vorkommenden Arten. Daher haben Weideökologen Methoden entwickelt, um den Wert einer Art als Futterlieferant für Grasfresser festzulegen. Bei der Beurteilung einer Weide können Pflanzenarten somit als agronomische Indikatoren herangezogen werden (vgl. Kapitel 2.2.2).

Vor allem im südafrikanischen Raum haben sich verschiedene Methoden zur Festlegung von Weidewerten (engl. grazing values) etabliert (JORDAAN et al. 1997), die meist auf dem ökologischen Konzept von DIJKSTERHUIS (1949) aufbauen (z.B. VORSTER 1982, MÜLLER 1985)⁹. Ein Manko dieser Weidewerte ist, dass sie ökologische Attribute wie die Position in einer Sukzessionsfolge mit agronomischen Attributen wie der Fressbarkeit vermischen (DU TOIT 1995:61). Es gibt jedoch auch rein agronomische Ansätze, vor allem den meist für Gräser eingesetzten „klassischen“ Weidewert (TROLLOPE et al. 1990) und den verhältnismäßig ähnlichen Weide-Indexwert von DU TOIT (1995).

„Klassischer“ Weidewert

Der „klassische“ Weidewert ist das genetisch festgelegte Potential einer Pflanze, als Futter geeignetes Pflanzenmaterial zu produzieren (VAN OUDTSHOORN 1992:58). In diesem Zusammenhang gibt er den nicht-saisonalen, langfristigen Wert einer Art unter normalen, natürlichen Weidebedingungen an. In die Abschätzung des Weidewerts fließen sieben Faktoren ein. Es sind (1) die Fähigkeit zur Blattproduktion im Vergleich zu anderen Arten und (2) die Fressbarkeit (engl. palatability) einer Pflanzenart. Die Fressbarkeit wird gelegentlich auch als Futterwert (engl. forage value) bezeichnet. Sie wird nach VAN OUDTSHOORN (1992) ihrerseits durch (3) den Nährwert und (4) die Aufschließbarkeit des Pflanzenmaterials determiniert. Pflanzliche Kost ist hinsichtlich ihres Nährwertes sehr unterschiedlich. Differenzen bestehen nicht allein zwischen ver-

⁹ DIJKSTERHUIS' Konzept wird erst in Kapitel 2.3.3 besprochen, da es – im Gegensatz zu den hier vorgestellten agronomischen Indikatorwerten – eine funktionelle Artengruppierung darstellt und daher in einem ökologischen Kontext steht.

schiedenen Pflanzenarten und -teilen, sondern auch in zeitlicher Hinsicht. So ändert sich der Nährwert eines Blatts innerhalb einer Vegetationszeit erheblich: kurz nach dem Entfalten ist es weich, voller Nährstoffe und arm an Zellulose; je älter es wird, umso mehr sinkt sein Nährwert (SCHWERDTFEGGER 1977:260). Dieser zeitliche Faktor fließt in den „klassischen“ Weidewert jedoch nicht ein. Die Aufschließbarkeit eines Pflanzenteils wird hauptsächlich von seinem Fasergehalt beeinflusst, aber auch vom Gehalt an chemischen Abwehrstoffen und von der Fähigkeit des Pflanzenfressers, die aufgenommene Nahrung zu verdauen. Weiterhin hängt der Weidewert einer Pflanzenart (5) von ihrer Wuchskraft, also ihrer Fähigkeit zur Erholung nach einer Defoliation ab. Auch (6) die Lebensdauer ist von Bedeutung; ausdauernde Arten erhalten einen höheren Weidewert zugeordnet als einjährige, da sie mehr auf die Produktion von Blattmasse ausgerichtet sind. Und schließlich werden (7) Habitatpräferenzen als entscheidender Faktor angeführt. Sie verändern den Weidewert allerdings nicht direkt, sondern indirekt über die Beeinflussung anderer Faktoren wie Nährwert und Verdaubarkeit (VAN OUDTSHOORN 1992:58-59).

Der „klassische“ südafrikanische Weidewert wird auf einer mehrstufigen Skala ausgedrückt (sehr niedrig/niedrig/mittel/hoch/sehr hoch/variabel). Da es kein quantitatives Verfahren darstellt, können die Angaben zu einer Art je nach Autor und Untersuchungsgebiet differieren. Im Sahel hat sich ein ebenfalls „Weidewert“ genanntes agronomisches Einteilungssystem etabliert, das jedoch deutlich weniger elaboriert ist. Es basiert entweder allein auf der Fressbarkeit der Pflanzen oder auf anderen Teilaspekten des „klassischen“ Weidewerts (LE HOUÉROU 1989:109ff.).

Weide-Indexwert

Als Weiterentwicklung des vorgestellten Weidewertes legt DU TOIT (1995) für über 700 Karoo-Arten neudefinierte „Weide-Indexwerte“ (engl. grazing index values) fest. In Hinblick auf sechs agronomische Variablen wird jeder Art ein subjektiver Wert auf einer Skala von 1 bis 10 zugeordnet. Die einander gleichgestellten Variablen sind (1) die Fähigkeit zur Futterproduktion, d.h. die in einem Jahr produzierte Menge fressbaren Pflanzenmaterials, (2) der Futterwert während der Vegetationsperiode, (3) der Futterwert außerhalb der Vegetationsperiode, (4) die Leichtigkeit, mit der eine Art beweidet werden kann, d.h. die Anwesenheit oder Abwesenheit von Dornen, (5) die Lebensdauer, und (6) die Fähigkeit einer Art, den Boden vor Erosion zu schützen.

Die zweite und dritte Variable stellen eine deutliche Verbesserung gegenüber dem „klassischen“ Weidewert dar, da sie die zeitlichen Aspekte der Fressbarkeit stärker berücksichtigen. Ähnliches gilt für die vierte Variable. Bisher wurden (über die Fressbarkeit) nur chemische, nicht aber mechanische Schutzanpassungen der Pflanzen in den Weidewert einbezogen. Sinnvoll wäre es allerdings, über das Vorhandensein von Dornen hinaus weitere Anpassungen wie einen sperrigen Wuchs zu berücksichtigen (vgl. Kapitel 2.1.4). Weggefallen ist beim Weide-Indexwert das Kriterium der Habitat-Präferenz, was angesichts der indirekten Wirksamkeit dieses Faktors auch gerechtfertigt erscheint. Neu hinzugekommen ist dagegen die Fähigkeit zur Bodenfixierung. Dieser Faktor legt als einziger nicht den direkten Wert einer Pflanze als Futterlieferant fest, sondern bezieht sich auf ihre Fähigkeit, die Weidequalität langfristig sicherzustellen. Vor dem Hintergrund der Degradationsgefahr auf übernutzten Standorten ist dies

sicherlich eine wichtige Leistung, die eine Pflanze in einem Weideökosystem erbringen kann; es ist jedoch fraglich, ob sie gleichberechtigt mit den anderen in die Berechnung eines Index zum Weidewert einfließen sollte.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass beide Weidewerte nicht unproblematisch sind. Der „klassische“ Weidewert hat den Nachteil, nicht-quantitativ und statisch zu sein, aber den Vorteil, für eine große Zahl von Arten zur Verfügung zu stehen. Der Weide-Indexwert überkommt teilweise die Nachteile des älteren Verfahrens, bleibt aber subjektiv, ist aufwendig und bisher erst für wenige Arten definiert. Zudem enthält er ein Kriterium (nämlich die Fähigkeit zur Bodenfixierung), das wenig geeignet erscheint, „die Tragfähigkeit realistisch und direkt einzuschätzen“ (DU TOIT 1995:67).

2.2.5 Tragfähigkeit

Definition und Bestimmungsmethoden

Im Zusammenhang mit der Beurteilung von Weiden haben Weideökologen in den vergangenen Jahrzehnten häufig mit dem Konzept der Tragfähigkeit operiert (TAINTON 1985). Für die Tragfähigkeit (engl. carrying capacity / grazing capacity) sind von ihnen verschiedene, z.T. widersprüchliche Definitionen formuliert worden. Eine Zusammenstellung von Definitionen aus den letzten 80 Jahren geben BARTELS et al. (1993:101-103). Meist wurden die Begriffe in einem nutzungsorientierten Sinn verstanden.

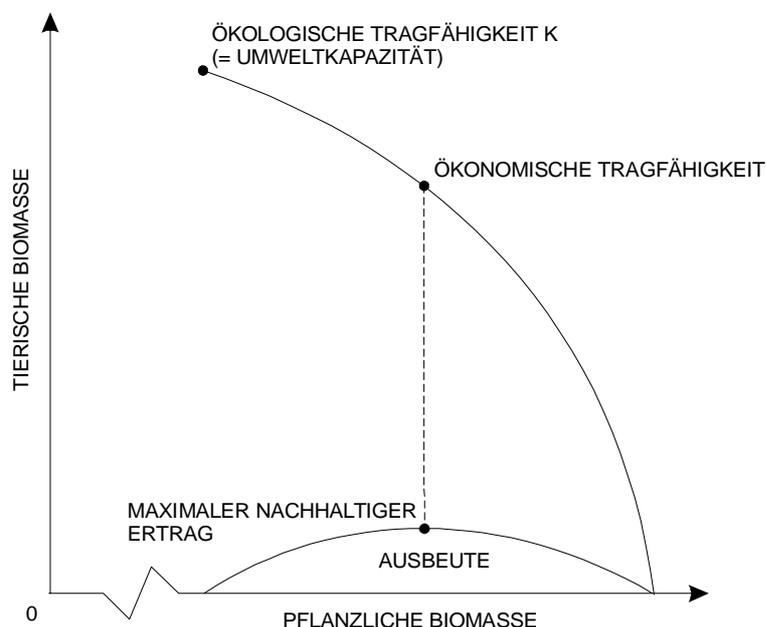


Abb 2.2: Beziehung zwischen pflanzlicher und tierischer Biomasse in einem hypothetischen Weidesystem. Quelle: BEHNKE & SCOONES (1993:5), nach CAUGHLEY (1979) und BELL (1985). Die Kurve steht für alle technisch möglichen Kombinationen aus Pflanzen- und Tierdichten. Bei der ökologischen Tragekapazität (K) können die vorhandenen Futterressourcen gerade die Populationsdichte der Tiere erhalten (d.h. es liegt ein Gleichgewichtszustand vor, der durch das Nullwachstum der Tierpopulation gekennzeichnet ist). Am Punkt der ökonomische Tragekapazität zeigt die Tierpopulation ihre größte Wachstumsrate.

Allgemein bezeichnet die Tragfähigkeit oder Umweltkapazität in der Ökologie die biologische Aufnahmefähigkeit eines Lebensraumes bzw. die optimal oder maximal tragbare Individuenzahl einer Population in einem bestimmten Lebensraum, die durch das jeweilige Gesamtangebot an Ressourcen und durch die Fähigkeit der Organismen, diese auszunutzen, bestimmt wird (SCHAEFER 1992). Wenn die Ressourcenproduktion der Verbrauchsrate entspricht, ist der Gleichgewichtszustand K erreicht. Heute nennen Weideökologen diesen Zustand die „ökologische Tragfähigkeit“ eines Systems und stellen ihr die „ökonomische Tragfähigkeit“ gegenüber, die nach CAUGHLEY (1979) das Maximum an nachhaltigem Ertrag (engl. maximum sustained yield) bezeichnet. Unter dem Gesichtspunkt der Fleischproduktion wäre dieser Zustand bei einer Besatzdichte (engl. stocking rate) erreicht, die die Tierpopulation schnellstmöglich anwachsen lässt. Im Vergleich zur Individuenzahl unter Gleichgewichtsbedingungen ist diese „optimale Besatzdichte“ deutlich geringer (vgl. Abb. 2.2).

Bei abweichenden ökonomischen Interessen kann jedoch in einem Weidesystem eine andere Kombination aus Pflanzen- und Tierdichte und damit eine anders ausgerichtete Tragfähigkeit erstrebenswert sein. Die Tragfähigkeit im anthropozentrischen Sinne kann daher nur in bezug auf ein bestimmtes ökonomisches Ziel oder in bezug auf eine bestimmte Nutzungsform formuliert werden. Dieses Ziel muss zudem sehr präzise definiert sein, da es in interaktiven Ökosystemen keine natürlichen Fixpunkte gibt (BELL 1985:153).

In der Praxis basiert die Bestimmung der ökonomischen Tragfähigkeit bzw. der optimalen Besatzdichte auf verschiedenen Methoden die Futterressourcen einer Fläche zu bestimmen und zu den Futteransprüchen des Viehs in Beziehung zu setzen (DE LEEUW & TOTHILL 1993). Häufig werden Felddaten (wie jährliche Artenzusammensetzung, Deckungswerte und Umweltbedingungen einer bestimmten Weidefläche) zusammen mit den Weidewerten der vorkommenden Arten zur Abschätzung der insgesamt fressbaren Biomasse herangezogen (KELLNER & BOSCH 1992). Die verschiedenen Modelle zur Berechnung einer optimalen Besatzdichte (wie das 1974 von JONES & SANDLAND vorgeschlagene Modell) wurden in den 70er und 80er Jahren mit erheblichem Aufwand in afrikanischen Weidegebieten angewandt (z.B. BOOYSEN et al. 1975, DANCKWERTS & VAN ROOYEN 1980, MENTIS 1984, BARNES et al. 1987, KALFF et al. 1995, RÖSSNER 1995, DEKKER 1998, MOLEELE 1998).

Kritik am Konzept der Tragfähigkeit

In den 90er Jahren ist das Konzept der Tragfähigkeit in der Weideökologie erheblich in die Kritik geraten (DE LEEUW & TOTHILL 1993, BARTELS et al. 1993). Heute nimmt man an, dass es praktisch unmöglich ist, sie für weideökologische Zwecke hinreichend genau zu bestimmen. Durch ungleichmäßige, selektive Beweidung (BAKKER et al. 1983) kann es beispielsweise innerhalb einer Fläche zu einem kleinräumigen Mosaik von unterschiedlich zusammengesetzten und damit unterschiedlich tragfähigen Parzellen kommen (FULS 1992b, KELLNER & BOSCH 1992). Des weiteren führt bereits STODDART (1960) nicht weniger als sechzehn Kriterien auf, die bei der Kalkulation eines Wertes für die Tragfähigkeit zu berücksichtigen sind, so etwa die Topographie, die Verteilung von Wasser, der Einfluss wilder Herbivoren, der Nutzungsrhythmus, die Bewirtschaftungsform und andere Ansprüche an die Weideflächen wie

Tourismus (zitiert nach BARTELS et al. 1993:96). In der Praxis sind alle diese Faktoren allenfalls unter Modellbedingungen zu ermitteln, wenn domestizierte Tiere auf einer definierten Weidefläche in ihrer Mobilität eingeschränkt werden und die Produktion von Futterbiomasse verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist (BARTELS et al. 1993:100).

Daher ist das Konzept der Tragfähigkeit, wie es von westlichen Weideökologen verstanden wird, von zumindest zweifelhaftem Wert. Der Aufwand, mit dem in den letzten Jahren die Tragfähigkeit afrikanischer Weiden bestimmt wurde, hat rückblickend keinen adäquaten Nutzen erbracht. Nichtsdestotrotz wird in der Weideökologie ein praktikables Instrumentarium benötigt, um herauszufinden, ob episodisch zu hohe Besatzdichten auftreten. BARTELS et al. (1993:100) empfehlen in diesem Zusammenhang eine opportunistische Herangehensweise, die sich an der Vorjahresproduktivität der Weide orientiert. Nach dem Vorschlag STODDARTs (1960) ist es am sinnvollsten, mit einer plausiblen Besatzdichte zu beginnen und Veränderungen von Viehproduktion und Futterressourcen kontinuierlich zu überwachen. Auf diese Weise kann eher eine nachhaltige Weidebewirtschaftung sichergestellt werden als über die konservative Schätzung einer Tragfähigkeit.

2.2.6 Nachhaltigkeit und Degradation

Für den Begriff der Nachhaltigkeit existieren in der Weideökologie verschiedene Definitionen (SNYMAN 1998:644). Allgemein wird unter Nachhaltigkeit (engl. principle of sustained yield/sustainability) die Fähigkeit eines ökologischen Systems verstanden, über längere Zeit eine gleiche Leistung zu erbringen, z.B. Weideerträge oder auch die in ästhetischer Hinsicht hohe Attraktivität bestimmter Lebensräume (SCHAEFER 1992). Ähnlich wie bei der ökonomischen Tragfähigkeit handelt es sich auch hier um ein zielabhängiges, anthropozentrisches Konzept, das jedoch häufig als ein scheinbar objektives Kriterium formuliert wird. Ob ein Ökosystem nachhaltig genutzt wird, ist allein anhand einer Analyse des Ist-Zustandes nur sehr schwer zu beantworten, da sehr komplexe Beziehungen zwischen den determinierenden Faktoren bestehen. Es erscheint praktikabler, eine nachhaltige Nutzung fallbezogen über das jeweilige Ziel sowie über die Prozesse oder Maßnahmen zu dessen Umsetzung zu beschreiben (SNYMAN 1998:645).

Die wichtigsten Prinzipien der nachhaltigen Nutzung eines Weideökosystems in ariden und semiariden Gebieten basieren auf (a) dem Schutz natürlicher Ressourcen, (b) der Minimierung von Risiken, (c) dem Erhalt oder der Steigerung biologischer Produktivität, (d) der ökonomischen Überlebensfähigkeit und (e) der sozialen Akzeptanz (SNYMAN 1998:646).

Aufgrund einer nicht nachhaltigen Wirtschaftsweise kann es zur Schädigung oder Zerstörung (Degradation) eines Ökosystems kommen. Um die Nachhaltigkeit eines Systems beurteilen zu können, müssen demzufolge die entsprechenden Degradationsgefahren und Restaurationsmöglichkeiten quantifiziert werden (SMYTH & DUMANSKI 1993). Der Begriff Degradation ist im Laufe der letzten Jahrzehnte ebenfalls unterschiedlich und häufig widersprüchlich definiert worden (vgl. SANDFORD 1983). BEHNKE & SCOONES (1993:20) nennen Degradation den langandauernden

oder permanenten Verlust eines ökonomischen Guts, im Fall von Weideland daher den unumkehrbaren Rückgang der Viehproduktion. Sie verweisen weiter auf die Definition von ABEL & BLAIKIE (1989:113), derzufolge der Begriff Degradation umkehrbare Vegetationsveränderungen ausschließt und sich auf effektiv irreversible Veränderungen der Vegetation und des Bodens beschränkt¹⁰.

Eine besonders gravierende Veränderung des Bodens stellt der Substratverlust durch Wasser- oder Winderosion dar. Vor allem eine durch menschliche Aktivitäten reduzierte Vegetationsbedeckung führt zu einer beschleunigten Erosion (engl. accelerated erosion, SCOTNEY & MCPHEE 1992). In vielen Fällen übersteigt die anthropogene Erosion die natürlich auftretende Erosion um ein Vielfaches. Bestimmte Merkmale machen eine Landschaft besonders anfällig für Erosion. Dazu gehören eine hohe Energie der Regenfälle, steile Hänge sowie leicht erodierbare Substrate. Wichtige Beziehungen zwischen wasserbedingten Substratverlusten (Erosion i.e.S.), windbedingten Verlusten (Deflation), der Vegetationsbedeckung und der jährlichen Niederschlagsmenge sind von BRANSON et al. (1981) beschrieben worden (Abb. 2.3).

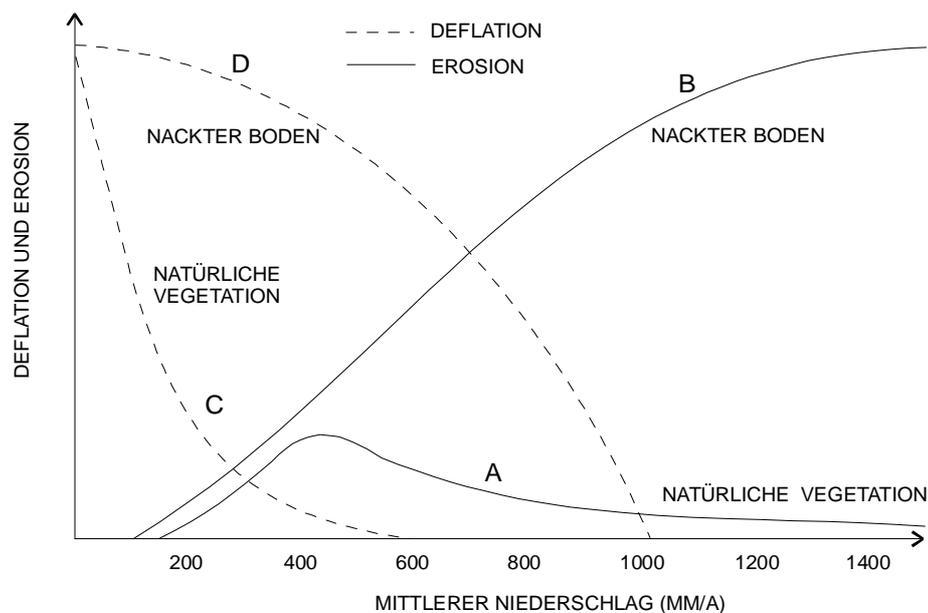


Abb. 2.3: Beziehung zwischen Wasser- und Winderosion für nackten Boden (B, D) und natürliche Vegetationsbedeckung (A, C) mit zunehmendem jährlichem Niederschlag. Nach BRANSON et al (1981 ex VAN OUDTSHOORN 1992:13).

Unter natürlichen Umweltbedingungen steigt die durch Wasser ausgelöste Erosion von ariden bis zu semiariden Bedingungen an (Abb. 2.3, Linie A). Danach fällt sie wieder ab, da mit dem Niederschlag die Vegetationsbedeckung überproportional zunimmt.

¹⁰ „Range degradation is an effectively permanent decline in the rate at which land yields livestock products under a given system of management. „Effectively“ means that natural processes will not rehabilitate the land within a timescale relevant to humans, and that capital or labour invested in rehabilitation are not justified (...). This definition excludes reversible vegetation changes even if these lead to temporary declines in secondary productivity. It includes effectively irreversible changes in both soils and vegetation“.

Dagegen ist die Winderosion (Deflation) selbst unter natürlichen Umweltbedingungen in ariden und semiariden Gebieten sehr ausgeprägt (Linie C), vor allem dort, wo sandige oder schluffige Böden vorherrschen. Mit der Zunahme des Niederschlags ist selbst auf nacktem Boden die Anfälligkeit eines Bodens gegenüber Deflation stark reduziert, (Linie D). Dagegen nimmt die durch Wasser ausgelöste Erosion bei einem nackten Boden entlang des Niederschlaggradienten extrem zu (Linie B). Die größten Unterschiede in der Erodierbarkeit zwischen nacktem bzw. durch Vegetationsbedeckung geschütztem Boden bestehen demnach in semiariden und humiden Klimata (SCOTNEY & MCPHEE 1992).

Durch die Erosion nimmt vor allem die Fähigkeit eines Bodens zur Wasserspeicherung rapide ab, wodurch die edaphische Aridität eines Standorts ansteigt. Als Konsequenz ist die Vegetationsperiode verkürzt, und die Produktivität der Vegetation wird entsprechend reduziert. Unter den sehr geringen Bodenbildungsraten in ariden und semiariden Klimata bleiben erodierte Standorte auch nach dem Fortfall einer intensiven menschlichen Nutzung irreversibel geschädigt; sie sind teilweise so weit degradiert, dass eine menschliche Nutzung nicht mehr möglich ist (HUNTLEY et al. 1989). In diesem Fall spricht man von der „Desertifikation“ eines Gebietes.

2.2.7 Pastoralnomadische Weidesysteme

Wie eingangs erwähnt, ist ein Großteil der afrikanischen Savannen über Jahrtausende hinweg durch räumlich mobile, also nomadisch lebende Viehhirten genutzt worden. Erst im Laufe der letzten zweihundert Jahre wurden die meisten dieser pastoralnomadischen Weidesysteme durch Kontakt mit der „westlichen“ Zivilisation verändert oder zerstört. Bis in die Gegenwart haben sich nur weniger halten können (MAINGUET & DA SILVA 1998:377), im Sahel etwa die Fulani in Mali, die Woodabe in Nigeria und Kamerun, oder die Illabaken Turareg im Niger (LE HOUÉROU 1989:143), in Kenia verschiedene Ethnien wie die Pokot (TIMBERLAKE 1987, RECKERS 1992, BOLLIG 1995) und die Turkana (BARROW 1988, McCABE 1990, LITTLE & LESLIE 1999). Auch die Himba im Nordwesten Namibias praktizieren bis heute eine pastoralnomadische Wirtschaftsweise (MALAN 1973, MALAN & OWEN-SMITH 1974, BOLLIG 1997, 1999). Die ökologischen Folgen einer intakten pastoralnomadischen Nutzung von Savannen sind bislang nur ansatzweise untersucht worden (COUGHENOUR et al. 1985, TAPSON 1993, BEHNKE et al. 1993).

Führt eine pastoralnomadische Wirtschaftsweise zwangsläufig zur Degradation?

Die Frage, ob Subsistenzpastoralismus an düreanfällige Systeme ökologisch angepasst ist, wurde lange Zeit kontrovers diskutiert. Bis Mitte der 80er Jahre konzentrierten sich Weideökologen und Ethnologen auf die negativen Auswirkungen, die große Haustierherden auf die natürliche Vegetation haben. Die Autoren gingen davon aus, dass eine rein pastorale Wirtschaftsweise zwangsläufig zu Überstockung und Überweidung führen muss und daher nicht als nachhaltig, sondern als umweltzerstörerisch anzusehen ist (PRATT & GWYNNE 1977, ORMEROD 1978, LAMPREY 1983; vgl. Zusammen-

fassungen in COPPOCK 1993 und MAINGUET 1994)¹¹. Dafür wurden mehrere Gründe angeführt: Zum einen verlangt die Haltung von Milchvieh einen hohen Anteil von erwachsenen weiblichen Tieren, was der Herde eine übermäßige Reproduktionskapazität verleihen soll. Weiterhin liefern laktierende Tiere ihre Milch sowohl für ihren Nachwuchs als auch für die menschliche Ernährung; weil die Menschen nicht die Gesamtmilchproduktion einer Herde erhalten, führe dies zwangsläufig zu sehr großen Herden. Auch die verhältnismäßig geringe Milchproduktion pro Tier verstärkte diesen Trend. Außerdem hielten Pastoralnomaden bewusst 50 bis 100 % mehr Tiere als für eine Subsistenz nötig, so dass bei einer Dürre wenigstens ein kleiner Teil überlebt und die Basis für eine neue Herde bilden kann. Und schließlich wird angeführt, dass das primäre Ziel der Pastoralisten die Maximierung von tierischer Biomasse ist, ohne Motivation oder Strategie zur langfristigen Erhaltung ihrer Umwelt.

Gegenargumente der Weideökologen

Bereits Mitte der 80er Jahre zeigten COUGHENOUR et al. (1985) jedoch exemplarisch auf, dass die skizzierten Grundannahmen auf ein pastorales Ökosystem mit maximal 300-400 mm Jahresniederschlag, also unter verhältnismäßig ariden Bedingungen, nicht zutreffen. Die Dynamiken des Systems sind hier nicht durch Besatzdichten, sondern im wesentlichen durch häufige Dürren kontrolliert, und der Viehbesatz erreicht praktisch nie die theoretische Tragfähigkeit, d.h. den Gleichgewichtszustand K. Ihre Untersuchungen konnten daher keinen kausalen Zusammenhang zwischen pastoraler Wirtschaftsweise und Degradation herstellen. Im einzelnen führten COUGHENOUR et al. (1985) an, dass Viehherden mit einem großen Anteil weiblicher Tiere zwar tatsächlich ein inhärent hohes Reproduktionspotential hätten, aber besonders günstige (niedrige) Verhältnisse von Produktion zu Biomasse aufwiesen. Des weiteren ist der Energietransfer zum Menschen über Milch deutlich effizienter als der Energietransfer über Fleisch. Damit würden die negativen Aspekte, dass Jungtieren Energie entzogen wird und dass die Milchproduktion insgesamt sehr gering ist, mehr als kompensiert. Da die pastoralnomadische Ökonomie in erster Linie an Stressbedingungen angepaßt sein muss, seien die Hirten eher an einer risikovermindernden Aufrechterhaltung der Biomasse als an einer hohen Produktion interessiert.

Auf diesen Ergebnissen bauten Mitte der 90er Jahre einige Weideökologen auf (BEHNKE et al. 1993). Sie betonten den grundsätzlichen Unterschied zwischen der Degradierbarkeit arider und semiarider Weidesysteme. In ariden Systemen mit einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von weniger als 400 mm/a und einer Niederschlagsvariabilität von mehr als 30 % sind die Klimaschwankungen so groß, dass ein ereignisgetriebenes Ökosystem vorliegt, in dem prinzipiell kein Gleichgewichtszustand zwischen pflanzlicher und tierischer Biomasse erreichbar ist. Mit anderen Worten, hier haben die hochvariablen Umweltbedingungen einen größeren Einfluss auf das

¹¹ Die Verurteilung der nomadischen Wirtschaftsweise wird besonders eindringlich formuliert von ORMEROD (1978:375-376): „A new view of nomadic grazing and its relationship to the environment is (...) overdue, particularly since nomadism in Africa has changed its nature to such a marked extent that its impact on the environment is becoming particularly severe. (...) It would be at least as useful to improve conditions of management as to eradicate tsetse. This view has not hitherto been taken, and appears at first glance to be unrealistic, because cattle grazing in this part of the world is always assumed to be nomadic, no other system of management being considered possible.“

Pflanzenwachstum als Veränderungen des Beweidungsdrucks. Der Mangel an Futter in schlechten Jahren kann die Populationsdichte des Viehs sogar so weit herabdrücken, dass der Faktor Beweidung die Vegetation in den meisten Jahren nur minimal beeinflusst (BEHNKE & SCOONES 1993:8). In semiariden Systemen dagegen, in denen die Umweltkapazität K prinzipiell erreichbar ist, kann tatsächlich die Besatzdichte treibende Kraft für Vegetationsveränderungen sein und somit Degradationsprozesse auslösen (TAPSON 1993).

Gegenargumente der Ethnologen

Die Vorstellung einer prinzipiell zerstörerischen pastoralnomadischen Nutzungsweise wurde seit Anfang der 90er Jahre auch von vielen Ethnologen kritisiert. Sie beschrieben effektive indigene Weideschutzsysteme und verwiesen auf den großen Wissensfundus über Umweltschwankungen und -veränderungen (vgl. SILLITOE 1998 für eine zusammenfassende Diskussion). Sie konnten weiter belegen, dass typisch pastoralnomadische Sozialregeln wie flexible Haushaltsgrößen und eine egalitäre Entscheidungsfindung die Risiken der unvorhersehbaren Ressourcenverfügbarkeit abpuffern. Daneben werden die traditionellen pastoralnomadischen Nutzungsmuster wie z.B. Mobilität, geringe Energie-Effizienz und die Erhaltung von Biomasse von den Autoren als Ecksteine einer nachhaltigen Produktion hervorgehoben (GALATY & JOHNSON 1990, SQUIRES et al. 1992, BEHNKE et al. 1993, FRATKIN 1997, BOLLIG 1997, ROE et al. 1998, LITTLE & LESLIE 1999).

Ablauf der Degradation

BEHNKE et al. (1993) beschreiben den schrittweisen und gleichförmigen Verlauf, den die Degradation in einem ursprünglich seminomadisch genutzten Weidesystem nimmt bei Erhöhung der Bevölkerungszahl und Besatzdichten und einer Einschränkung der nomadischen Lebensweise. Sie stützen sich dabei auf gemeinsame Merkmale des Degradationsgeschehens, wie es auf dem afrikanischen Kontinent in den letzten Jahrzehnten in verschiedenen Savannen zu beobachten war (MATHESON & RINGROSE 1994, LE HOUÉROU 1996).

Eine Erhöhung der Rinderbesatzdichten verursacht primär Veränderungen in der Grasschicht. Dabei werden vor allem fressbare ausdauernde Gräser durch weniger fressbare annuelle Gräser ersetzt. Der nächste Schritt ist das Einwandern ungenießbarer krautiger und strauchiger Pflanzen. Zuerst bleiben diese Phänomene auf die unmittelbare Umgebung der Wasserstellen beschränkt, breiten sich später jedoch auf größerem Maßstab aus. Ein Anstieg der Bevölkerungszahl führt weiterhin zu einem gesteigerten Holzbedarf. Im Prinzip sind die Effekte einer Übernutzung der Baumschicht sehr ähnlich zu denen in der Grasschicht; auch hier treten zuerst Veränderungen in der Populationsstruktur auf, danach Veränderungen in der Artenzusammensetzung. Die Übernutzungsfolgen sind ebenfalls zuerst in der Umgebung von Siedlungen wahrnehmbar. Dort, wo eine Überweidung und eine Übernutzung des Holzbestandes räumlich zusammentreffen, kommt es je nach Standortbedingungen zur Ausbildung eines dichten Dornengebüsches (engl. bush encroachment) oder zur rapiden Abnahme der gesamten Vegetationsbedeckung, mit der bereits angesprochenen Konsequenz einer beschleunigten Erosion.

2.3 Funktionelle Gruppierungen: Plant Functional Types

2.3.1 Ökologische Grundlagen für funktionelle Gruppierungen

Funktionelle Aspekte von Ökosystemen traten im letzten Jahrzehnt verstärkt in den Fokus ökologischer Forschung. Statt lediglich die Vielfalt und die Stoffflüsse zu beschreiben oder zu messen, werden nun vermehrt die funktionellen Verknüpfungen, Bedingungen und Abhängigkeiten innerhalb der Systeme analysiert. Funktionelle Aspekte in Ökosystemen umfassen die wesentlichen Qualitäten des Austausches beziehungsweise der gegenseitigen Beeinflussung von Energie, Information und Stoffen (vgl. BEIERKUHNLEIN & SCHULTE 2000). Dabei sind Skalenabhängigkeiten in Raum und Zeit zu beachten (GRUBB 1976, ALLEN et al. 1990, KÖRNER 1993). Raum-zeitliche Strukturen und Vielfalt spiegeln in diesem Sinne bestimmte funktionelle Gegebenheiten wider. Grundlage dafür ist ein bestimmter Grad an Variabilität (beziehungsweise an Diversität) aller Systeme, die sich als räumliche, zeitliche oder funktionelle Variabilität ausdrücken kann (RUSCH & OESTERHELD 1997).

Auf der Grundlage der Ähnlichkeit im jeweiligen Bezugsraum können einzelne Elemente, z.B. Pflanzenindividuen, gruppiert werden. Dies kann statistisch oder durch subjektive Zuordnung geschehen. Funktionelle Gruppen sind durch bestimmte „Merkmale“ (engl. traits) gekennzeichnet. Ein (funktionelles) Merkmal ist ein bestimmtes Charakteristikum der Pflanze, das funktionelle (d.h. adaptive oder strategische) Bedeutung aufweist (MCINTYRE et al. 1995, 1999, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Ein Merkmal kann in verschiedenen Ausprägungen oder Zuständen auftreten bzw. in Größe oder Anzahl variieren. Neuerdings werden die verschiedenen Zustände eines Merkmals als „Attribute“ bezeichnet (z.B. LAVOREL et al. 1999, HADAR et al. 1999). Allerdings wird dieser Ausdruck auch häufig synonym zum Begriff Merkmal verwandt (GRIME 1974, SKARPE 1996, THOMPSON et al. 1996, LANDSBERG et al. 1999). Formal korrekt sollte statt von einem Attribut eher von einem Merkmalszustand (engl. trait state) gesprochen werden (PILLAR 1999, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Dieser Begriff wird sich wahrscheinlich jedoch nicht durchsetzen.

Jeder Organismus weist eine spezifische Kombination von Merkmalen oder Merkmalsyndromen auf, die zu seiner (vom Forschungsziel des Betrachters abhängigen) Klassifizierung herangezogen werden kann. Eine Art kann daher verschiedenen funktionellen Gruppen angehören, je nach ökologischer Fragestellung und den daraus resultierenden spezifischen Kriterien für die Klassifikation. Die Klassifizierung kann z.B. auf der Berechnung von Ähnlichkeiten zwischen Arten hinsichtlich ihrer gesamten bekannten Merkmale fußen. Dem Vorteil dieses Vorgehens, verschiedene funktionelle Aspekte zu integrieren, steht der Nachteil der schlechteren Interpretierbarkeit gegenüber. Ein weiteres Problem liegt in der Wichtung der hinzugezogenen Merkmale. Werden etwa sehr viele Einzelelemente aus einem bestimmten Merkmalskomplex (Merkmalsyndrom) hinzugezogen, so erhalten andere Merkmale ein geringeres Gewicht.

Von den konkret anhand von Beobachtungen oder Messungen abgegrenzten Gruppierungen oder Klassen werden verallgemeinernd abstrakte „Pflanzenfunktionstypen“ (engl. Plant Functional Types, PFTs) abgeleitet. Damit werden gleichzeitig Bezeich-

nungen für regelhaft auftretende Merkmalsausprägungen gewählt. Typen können innerhalb verschiedener Kategorien (Bezugsräume) aufgrund phylogenetischer Verwandtschaft (z.B. Arten), zeitlich ähnlichen Verhaltens (z.B. Annuelle), vergleichbarer räumlicher Organisation (z.B. Lebensformen) oder funktioneller Merkmale (z.B. CAM-Pflanzen) definiert werden (BEIERKUHNLEIN & SCHULTE 2000).

Schließlich können die konkreten Individuen in einem Gebiet oder Zeitraum den vorher definierten funktionellen Typen zugeordnet werden. Daraus können Aussagen über die phylogenetische, zeitliche, räumliche und funktionelle Diversität, z.B. eines Ökosystems, abgeleitet werden. Dieses Verfahren, flexible, „fallbezogene“ PFTs zu definieren, wurde Mitte der 90er Jahre von verschiedenen Seiten empfohlen (SMITH et al. 1997) und zuerst heftig diskutiert. Die Gegner forderten die Definition allgemeingültiger PFTs. Es ist jedoch plausibel, dass es keine funktionellen Gruppen geben kann, die in Hinblick auf jeden Umweltfaktor in jedem Ökosystem gültig sind und dass daher eine Generalisierung für die meisten Fragestellungen weder nötig noch sinnvoll ist (SKARPE 1996, WESTOBY & LEISHMAN 1997, LAVOREL et al. 1999). Der weiteren Unterteilung der PFTs liegen unterschiedliche Konzepte zugrunde. Am überzeugendsten ist das von GITAY & NOBLE (1997) vorgeschlagene.

2.3.2 Gleiche Ressourcennutzung: Gilden

Das Gildenkonzept ist ein funktioneller Ansatz für die Klassifikation von Gemeinschaften, in welchem Organismen als Gruppen mit ähnlichen morphologischen und ökologischen Eigenschaften, beziehungsweise ähnlicher Ressourcennutzung, aufgefasst werden (ROOT 1967, JAKSIC 1981, SIMBERLOFF & DAYAN 1991, KINDSCHER & WELLS 1995). Heute werden Gilden häufig synonym zum Begriff der funktionellen Gruppe verwandt (HAWKINS & MACMAHON 1989). GITAY & NOBLE (1997) schlagen dagegen eine Unterscheidung zwischen „Gilden“ und „Gruppen i.e.S.“ vor, wobei Gilden durch gleichartige Ressourcennutzung und Gruppen durch eine gleichartige Reaktion auf Störungen gekennzeichnet werden. Demnach nutzen die Vertreter einer funktionellen Gilde die gleiche Ressource, wobei diese (anders als bei der strukturellen Gilde) auch auf die gleiche Weise ausgebeutet wird. Lange Zeit gab es keinen empirischen Beleg für die Existenz von Gilden. Ausgehend von der Überlegung, dass die Konkurrenz innerhalb einer Gilde stärker sein sollte als zwischen Gilden, ist inzwischen ein indirekter Nachweis gelungen: Der Anteil von Arten aus verschiedenen Gilden, die an einem Punkt koexistieren können, bleibt weitgehend konstant (WILSON & ROXBURGH 1994). Diese regelhafte Kombination von Arten in einem Ökosystem wurde bereits vor über 50 Jahren vorgeschlagen (COLE 1949) und wird heute unter der Bezeichnung „Assembly Rules“ in vielen Studien diskutiert (z.B. WILSON & WATKINS 1994, COTTRELL 1996, CAMPBELL et al. 1999).

Das Arteninventar von Savannen-Ökosystemen ist in den letzten Jahren bereits von einigen Autoren funktional klassifiziert worden. So definieren SARMIENTO (1984), SKARPE (1996) und SCHOLES et al. (1997) verschiedene PFTs für afrikanische Savannen und Grasländer. SARMIENTO (1984) klassifiziert die Arten amerikanischer Savannen, in Anlehnung an RAUNKIAERS (1937) Konzept der Lebensformen, entsprechend dem Mechanismus, mit dem sie die Trockenzeit überstehen.

2.3.3 Gleiche Antwort auf Störungen: Gruppen

Bei der Untersuchung nutzungsbedingter Vegetationsveränderungen bietet es sich an, die Reaktion einzelner Arten entlang eines Nutzungsgradienten zu erfassen. Die Reaktionsfähigkeit einer Art auf Stress oder Störungen im allgemeinen und auf Störungen durch Beweidung, Verbiss und Holzeinschlag im speziellen stellt im Sinne einer pflanzlichen Strategie eine komplexe Anpassungsleistung dar. Der noch implizite Strategiecharakter der r/K-Selektion (MACARTHUR & WILSON 1967) wurde in den 70er Jahren zur expliziten Dreiteilung pflanzlicher Strategien im bekannten CSR-System (GRIME 1974, 1977, 1979) sowie zur Vierteilung einer Habitatschablone erweitert (SOUTHWOOD 1977, GREENSLADE 1983). Diese Modelle verbinden pflanzliche Strategien mit bestimmten Habitatbedingungen.

Das Habitat wird dabei entlang zweier Achsen definiert, wobei die eine für die Störungshäufigkeit und die andere für die allgemeine Höhe von Stress (GRIME 1977) bzw. Adversität steht (WHITTAKER 1975, SOUTHWOOD 1977; für einen Überblick vgl. SOUTHWOOD 1988). In jüngerer Zeit sind einige neue Versuche unternommen worden, pflanzliche Reaktionen auf Umweltzwänge als „Strategien der Lebensgeschichte“ (engl. life history strategies) oder als „Stress-Toleranzstrategien“ abzugrenzen (vgl. TAYLOR et al. 1990, GRUBB 1998).

Ausgehend von den individuellen Antworten einzelner Arten entlang eines Störungsgradienten lassen sich demzufolge allgemeingültige Reaktionsmuster unterscheiden. Die Arten können entsprechend ihrer ähnlichen Antwort auf Störungen, die sich in ähnlichen Merkmalssyndromen manifestiert, funktionell klassifiziert werden. Dieser Klassifikationsansatz ist analog zu dem der Gilden. Die resultierenden PFTs werden als „Gruppen (i.e.S.)“ bezeichnet. Gruppen lassen sich in „Reaktionsgruppen“ (engl. Response Groups) und „Funktionelle Gruppen“ (engl. Functional Groups) untergliedern. Der Begriff der Reaktionsgruppe sollte nach GITAY & NOBLE (1997:6) verwandt werden, um Organismengruppen auf der Basis ihrer Antwort auf eine bestimmte Störung zu beschreiben. Enger gefasst ist nach GITAY & NOBLE der Begriff der Funktionellen Gruppe. Er wird auf Gruppen beschränkt, die auf Störungen auf die gleiche Weise und darüber hinaus mit dem selben Mechanismus reagieren (Tab. 2.1).

	Ressourcen-Nutzung		Reaktion auf Störungen	
	gleiche Ressource	gleicher Weg der Nutzung	gleiche Reaktion	gleicher Mechanismus
Strukturelle Gilde	Ja	Nein	-	-
Funktionelle Gilde	Ja	Ja	-	-
Reaktionsgruppe	-	-	Ja	Nein
Funktionelle Gruppe	-	-	Ja	Ja

Tab. 2.1: Unterschiede zwischen Gilden und Gruppen (nach GITAY & NOBLE 1997:6)

Vor allem die Reaktionsgruppen sind in der Weideökologie, so etwa bei der Einschätzung von Weidequalität und bei Monitoring-Projekten, ein wichtiges Hilfsmittel

(MCINTYRE et al. 1995, GRACIELA & OESTERFELD 1997, LANDSBERG et al. 1999; vgl. den Review in MCINTYRE et al. 1999).

Viele Ökologen haben Savannenarten entsprechend ihrer spezifischen Reaktion auf nutzungsbedingte Störungen untersucht. So erfassten FUHLENDORF & SMEINS (1997) über einen längeren Zeitraum die Veränderungen der Horstgröße von Gräsern unter drei verschiedenen Nutzungsintensitäten (stark beweidet, moderat beweidet und unbeweidet). Dabei wurde die Beweidungsintensität deutlich als wichtigste Einflussgröße auf die langfristige Vegetationsdynamik identifiziert. Periodische Wetterereignisse einschließlich einer ausgeprägten Dürre hatten dagegen vergleichsweise geringen Einfluss. Jede Art reagierte auf Beweidung sehr individuell, d.h. jede hatte ein eigenes Reaktionsprofil entlang des Beweidungsgradienten. Insgesamt waren jedoch drei ähnliche Reaktionsmuster unterscheidbar. Dementsprechend wurden die Arten in drei Reaktionsgruppen unterteilt (Tab. 2.2.c).

Ein bekannter Versuch, Gräser auf Grundlage ihrer Reaktion auf Beweidung zu klassifizieren, ist der in Südafrika entwickelte „Ökologische Status“ (engl. ecological status; DYKSTERHUIS 1949, ELLISON 1960, FORAN et al. 1978, TROLLOPE et al. 1990). Zahlreiche südafrikanische Arbeiten zur Weidebeurteilung (vgl. Kapitel 2.2.1) bedienen sich dieses Einteilungskonzepts (WILLIS & TROLLOPE 1987, BOSCH & JANSE VAN RENSBURG 1987, DANCKWERTS & STUART-HILL 1987, 1988, TROLLOPE 1990).

Das Konzept des Ökologischen Status basiert prinzipiell auf der Vorstellung einer linearen Sukzession hin zu der Klimaxvegetation eines Standorts (CLEMENTS 1916). DYKSTERHUIS (1949: 108ff.) brachte damit die Beobachtung in Zusammenhang, dass Arten unter Beweidung in ihrer Abundanz entweder zu- oder abnehmen. Entsprechend teilte er die Arten des Disklimax in „Increaser“ (Zunehmende) und „Decreaser“ (Abnehmende) ein. Insgesamt definierte er drei Gruppen: Arten, die in ihrem relativen Deckungsgrad abnehmen und schließlich eliminiert werden („Decreaser“), Arten die nach einer gewissen Periode des Anstiegs an Deckung verlieren („Increaser“, später „Increaser I“ genannt) sowie Arten, die monoton an Deckung zunehmen („Invader“, später „Increaser II“ genannt; der Begriff „Invader“ ist heute auf nicht-einheimische Arten eingeschränkt, vgl. TROLLOPE et al. 1990). Für „Increaser“ und „Decreaser“ gibt es keine adäquaten deutschen Bezeichnungen. Die Kategorie der „Invader“ wird auf deutsch meist „Weidezeiger“ genannt (GLATZLE 1990:62).

Die Vorstellung einer linearen Sukzession ist inzwischen weitgehend durch andere Theorien zur Vegetationsdynamik von ariden Weideländern abgelöst worden (JOYCE 1993:137). Damit hat DYKSTERHUIS' Einteilungssystem seine ursprüngliche theoretische Grundlage eingebüßt. Da es jedoch prinzipiell auf einer ähnlichen Antwort der Grasarten auf Störungen basiert, legt es implizit Reaktionsgruppen fest. Somit kann der Ökologische Status als funktioneller Klassifikationsansatz betrachtet werden, der – abgelöst von der Vorstellung einer linearen Sukzession – seinen Wert für die ökologische Feldforschung behalten kann. Allerdings müssten die funktionellen Gruppen durch eine Korrelation mit störungsrelevanten Merkmalen objektiviert werden (vgl. die Diskussion im Kapitel 8.1.2). Geeignete Merkmale nennen z.B. MCINTYRE et al. (1999) und WEIHER et al. (1999).

Ein dem Ökologischen Status vergleichbares Einteilungssystem für holzige Arten etablieren SHACKLETON et al. (1994). Sie verwenden dabei den Begriff der Störung als Sammelbezeichnung für verschiedene anthropogene Schädigungen der Baumindividuen. In ihrer Untersuchung bringen die Autoren strukturelle Merkmale wie Wuchsdichte und -höhe, Biomasse und Stammumfang der Arten mit dem Faktor der anthropogenen Störung in Verbindung. So können die Arten anhand ihres individuellen Erfolges entlang eines Nutzungsgradienten in vier verschiedene Reaktionsgruppen eingeordnet werden: Sie verhalten sich entweder invasiv, sensitiv, intermediär oder tolerant. Invasive Arten entsprechen den „Increaser II“-Arten des südafrikanischen Gras-Klassifikationssystems (vgl. TROLLOPE et al. 1990, TROLLOPE 1992). Es sind Pionierarten, die selbst auf eine erhebliche Zunahme der Störung mit ihrer Wachstumsleistung bzw. Populationsdichte positiv reagieren. Bei weitem die meisten Arten reagieren auf Beweidung jedoch empfindlich (sensitiv), das heißt mit abnehmender Populationsdichte („Decreaser“-Arten im südafrikanischen Klassifikationssystem). Intermediäre Arten nehmen entlang des Störungsgradienten zunächst zu, dann jedoch wieder ab. Arten mit diesem Reaktionsmuster heißen im Increaser/Decreaser-Konzept „Increaser I“. Als viertes unterscheiden SHACKLETON et al. (1994) „tolerante“ Holzarten, die weitgehend beweidungsunempfindlich sind und deren Populationsdichte eher von anderen Umweltfaktoren abhängig ist. Diese Arten entsprechen der Gruppe „variabler“ Arten im südafrikanischen Klassifikationssystem der Gräser (Tab. 2.2.b).

Abundanz entlang eines Störungsgradienten	monotone Zunahme	erst Zu-, dann Abnahme	Abnahme bis zur Elimination	keine klare Reaktion
(a) Reaktionsgruppen der Baumschicht	invasiv	intermediär	sensitiv	tolerant
(b) Reaktionsgruppen der Grasschicht (südafrikanische Savanne)	Increaser II (urspr. Invader)	Increaser I (urspr. Increaser)	Decreaser	variabel
(c) Reaktionsgruppen der Grasschicht (nordamerikanische Savanne)	„Mid-grasses“	intermediär	„Short-grasses“	-
Merkmalsangaben für Arten der Grasschicht	kleine (oft niederliegende), unproduktive Pflanzen; häufig einjährig	Pflanzen mit der Fähigkeit zur opportunistischen Besiedlung offener Flächen	hohe, produktive, ausdauernde Grasartige mit extensivem Wurzelsystem	?

Tab. 2.2: Vergleich unterschiedlich benannter Reaktionsgruppen. Aufgeführt sind (a) Reaktionsgruppen in der Baumschicht einer südafrikanischen Savanne (SHACKLETON 1994), (b) in der Grasschicht einer südafrikanischen Savanne (Ökologischer Status nach DYKSTERHUIS 1949, modifiziert von TROLLOPE 1990), und (c) in einer nordamerikanischen Savanne (FUHLENDORF & SMEINS 1997). Die Merkmalsangaben für Arten der Grasschicht sind auf der Grundlage der genannten Arbeiten sowie der Angaben in LANDSBERG et al. (1999) zusammengestellt.

LANDSBERG et al. (1999) definieren Weide-Reaktionsgruppen (engl. grazing response groups) für aride Weideländer in Australien. Dort ist intensive Beweidung mit ähnlichen Pflanzenmerkmalen assoziiert wie auf ariden Weiden anderer Kontinente. Die

Merkmalskombination „kleine Individuen mit niederliegender Wuchsform und geschützten Meristemen“ wird von den Autoren als indikatorisch (engl. „indicator response type“) für intensive Beweidung vorgeschlagen. In Übereinstimmung mit anderen Studien (z.B. MCINTYRE et al. 1995) ist keine konsistente Beziehung zwischen Regenerationsmerkmalen und Beweidungsdruck nachweisbar.

2.4 Diversität

2.4.1 Räumliche Muster des Artenreichtums

Schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts haben sich Naturkundler mit der Frage auseinandergesetzt, warum regionale Unterschiede in der Artenzahl existieren. Zwei Beobachtungen sind in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung: Die Artenzahl innerhalb einer taxonomischen Gruppe steigt mit abnehmendem Breitengrad (vgl. ROHDE 1992 für einen Review des Forschungsstands), und die Artenzahl innerhalb einer taxonomischen Gruppe steigt mit zunehmender Flächengröße (PRESTON 1962, MACARTHUR & WILSON 1967, SIMBERLOFF 1972). Der zweite Trend, die sogenannte Arten-Flächen-Beziehung (engl. species-area-relationship), wurde von Ökologen im letzten Jahrhundert sehr eingehend untersucht (WISSEL & MAIER 1992).

Die Arten-Flächen-Beziehung wurde ursprünglich aus Feldbeobachtungen abgeleitet und pragmatisch genutzt, um eine optimale Größe und Zahl von Untersuchungsflächen zu ermitteln bzw. das Minimumareal einer Artengemeinschaft zu bestimmen. BRAUN-BLANQUET (1928:20ff.) prägte den Begriff des Minimumareals¹², und schlug vor, dieses über die stufenweise Vergrößerung der Probeflächen in einem annähernd homogenen Bestand zu ermitteln. Die Arten-Flächen-Beziehung kann innerhalb homogener Flächen auch herangezogen werden, um die Artenzahl in einer Fläche vorauszusagen, die größer ist als die Untersuchungsfläche (CONNOR & MCCOY 1979).

Danach konzentrierte sich das Interesse in die Arten-Flächen-Beziehung auf ihre präzise mathematische Beschreibung und auf mechanistische Erklärungen, wobei versucht wurde, sie auf einen oder zwei verständliche Parameter zu reduzieren (SHMIDA & WILSON 1985). So gehen GLEASON (1922) und WHITTAKER (1972, 1977) von einer logarithmischen Beziehung der Artenzahl zur jeweiligen Fläche aus:

$$S = b + d \log A$$

Die gegen den Logarithmus der **Fläche A** aufgetragene **Artenzahl S** verläuft mehr oder weniger linear. Dabei wächst die Artenzahl mit der **Rate d**, die gelegentlich auch als ein Diversitätsindex verwendet wird (WHITTAKER et al. 1979, SHMIDA 1984). Der **Regressionskoeffizient b** dagegen bezeichnet die regressionsdefinierte Artenzahl auf der kleinsten Aufnahmefläche (meist 1 m²) und steht somit für die Punktdiversität einer Artengemeinschaft (WHITTAKER 1972, BOND 1983). Auf noch kleineren Flächen

¹² Im englischsprachigen Raum hat sich heute der Ausdruck „minimal area“ eingebürgert (KNAPP 1984:108ff.); DIERSSEN (1994:84) verwendet den Begriff „Minimalraum“.

(gelegentlich auch auf größeren; vgl. SINGH et al. 1996) wird die Diversität durch die Größe oder Dichte der Pflanzenindividuen bestimmt und zeigt daher keine lineare Abhängigkeit vom Logarithmus der Flächengröße.

PRESTON (1962) bringt dagegen das mathematische Modell der Potenzfunktion (engl. power function model) mit der Verteilung von Individuen zwischen einzelnen Arten in Verbindung. Sein Erklärungsansatz eines dynamischen Gleichgewichts beim Artenaustausch zwischen Inseln ist im bekanntesten theoretischen Modell zur räumlichen Analyse der Artenvielfalt umgesetzt, der Gleichgewichts-Theorie der Inselbiogeographie von MACARTHUR & WILSON (1967). Modifiziert durch **Konstanten** (**c**, **z**) wird die Beziehung zwischen **Flächengröße A** und **Artenzahl S** wie folgt entwickelt:

$$S = c A^z$$

Der **Exponent z** hat sich bisher ökologischen Interpretationsversuchen widersetzt. Er gibt analog zur vorigen Formel die Rate an, mit der die Artenzahl bei Flächenvergrößerung anwächst (SHMIDA & WILSON 1985) und kann zwischen 0,1 und 1 variieren, liegt in der Regel jedoch bei 0,15 bis 0,35 (BEIERKUHNLEIN 1998). Dabei haben Inseln etwas höhere Koeffizienten (um 0,35) als kontinentale Gebiete (um 0,20).

WILLIAMS (1964) stellte fest, dass die meisten Daten zur Arten-Flächen-Beziehung entweder durch eine logarithmische oder eine Potenzfunktion beschreibbar sind. Kein Modell ist jedoch konsistent erfolgreich (CONNOR & MCCOY 1979). Die Verknüpfung der vorgestellten mathematischen Modelle mit biologischen Mechanismen hat gezeigt, dass sich die verschiedenen Modelle nicht ausschließen, sondern ergänzen (SHMIDA & WILSON 1985, BEGON et al. 1991, BUYS et al. 1994).

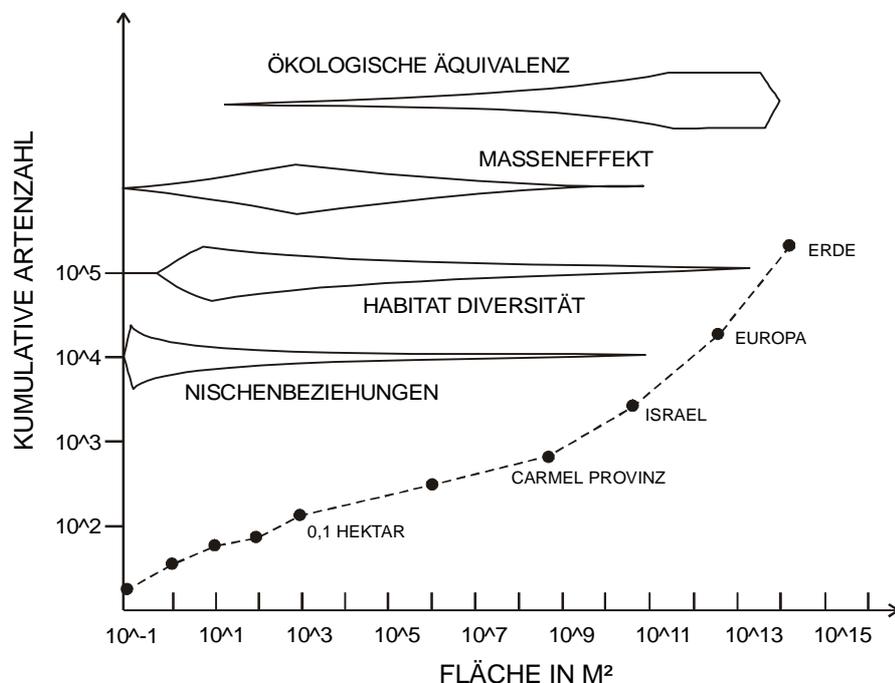


Abb. 2.4: Arten-Areal-Kurven, die sich von Probenflächen in einem Chapparal in Israel bis zur gesamten Erdoberfläche erstrecken. Die Querdurchmesser der Flächen stehen für den hypothetischen Beitrag jeder biologischen Determinante für den Artenreichtum auf verschiedenen Maßstabebenen. Nach SHMIDA & WILSON (1985:17).

Heute werden folgende Ansätze zur Erklärung der Arten-Flächen-Beziehung genannt: (1) Nischenbeziehungen, (2) Habitatdiversität, (3) Randeffekte („Masseneffekte“), d.h. die Etablierung von Arten an Standorten, auf denen keine eigenständige, selbsterhaltene Population bestehen kann, sowie (4) Ökologische Äquivalenz, d.h. die (meist durch räumliche Isolation bedingte) Koexistenz von Arten mit effektiv identischen Nischen- und Habitatansprüchen (Abb. 2.4). Die vier Erklärungen wirken auf unterschiedlichen räumlichen Maßstabsebenen (SHMIDA & WILSON 1985). Auf kleinen Flächen ($< 1 \text{ m}^2$) sind vor allem Nischenbeziehungen bedeutsam (Abb. 2.4). Die Differenzierung in verschiedenen Habitats ist im Ökosystem Chapparal am wichtigsten auf Skalen $< 10 \text{ m}^2$, während Masseneffekte auf Meso-Skalen ($10\text{-}10^6 \text{ m}^2$) die größte Bedeutung haben. Ökologische Äquivalenz tritt vor allem auf großen Flächen (10^7 m^2) auf.

2.4.2 Artenreichtum und Produktivität

Die Produktivität wird als einer der wichtigsten Faktoren für die Ausprägung der Diversität (meist ausgedrückt als Artenreichtum bzw. -dichte) angesehen (GRIME 1973, 1979). In den letzten Jahren wurde über die Form dieser Beziehung heftig diskutiert (OKSANEN 1996, TILMAN et al. 1996, GRIME 1997, RAPSON et al. 1997). GRIME (1973, 1979) schlug eine „Buckel“-Beziehung (engl. humped back relationship) vor, bei der die Diversität bei niedriger Biomasse gering ist, bei mittleren Werten (zwischen 350 g/m^2 und 750 g/m^2) ein Maximum erreicht und bei hohen Massewerten wiederum abnimmt. Viele Studien bestätigen diese bucklige Beziehung (WHITTAKER & NIERING 1975, BOND 1983, ABRAMSKY & ROSENZWEIG 1983), andere jedoch nicht (vgl. MOORE & KEDDY 1989).

Besonders der Anstieg der Diversität im Bereich geringer Produktivität ist oft schwer nachweisbar. MARRS (1999) führt diese Schwierigkeit u.a. darauf zurück, dass viele Studien im Vergleich zu GRIME's Grenzziehung bei zu hohen Biomassewerten einsetzen. Insofern haben Savannen mit ihrer verhältnismäßig niedrigen Biomasseproduktion für die Erforschung der Buckel-Beziehung Modellcharakter. In Savannen-Ökosystemen lässt sich sehr häufig eine entsprechende kurvilineare Beziehung zwischen Produktivität und Biomasse nachweisen, wobei die durch Maxima der Diversität charakterisierte, mittlere Zone innerhalb den von GRIME (1973, 1979) vorgeschlagenen Grenzen variieren kann (vgl. die Daten in BULLA 1996).

Zur Erklärung des Buckeleffekts sind verschiedene Theorien formuliert worden. Der Anstieg der Diversität im ersten Kurvenabschnitt ist durch Nischenmodelle erklärbar: Eine produktive Umwelt kann eine größere Anzahl höher spezialisierter Arten beherbergen als eine unproduktive. Dagegen ist eine Abnahme des Artenreichtums bei zunehmender Produktivität weniger leicht zu erklären. Zahlreiche Feldstudien belegten diese unerwartete, als „Paradoxon der Anreicherung“ bezeichnete Beziehung (vgl. die Referenzliste in HUSTON 1994:33). Der Ausdruck „Anreicherung“ (engl. enrichment) bezieht sich auf die Beobachtung, dass die Artenzahl in einem System häufig abnimmt, wenn Nährstoffe oder andere produktionssteigernde Ressourcen hinzugefügt werden (ROSENZWEIG 1971). Dasselbe Beziehungsmuster wird auch entlang natürlicher Nährstoffgradienten gefunden (MELLINGER & McNAUGHTON 1975).

Ein plausibler Erklärungsansatz für das „Paradoxon der Anreicherung“ ist, dass eine hohe Produktivität zu großen Zuwachsraten der Populationen und damit schnell zur Möglichkeit von Konkurrenzausschluss führt, während sich bei geringerer Produktivität die Umwelt ändern kann, ehe Konkurrenzausschluss erfolgt (HUSTON 1979, HUSTON & DEANGELIS 1994, vgl. die Diskussion in GRACE 1995). Hierbei werden die ökologischen und nicht die evolutiven Folgen von Konkurrenz in den Vordergrund gestellt (WILSON & KEDDY 1986, ABRAMS 1990). Auch aktuelle Forschungsergebnisse weisen in diese Richtung (RAJANIEMI & GOLDBERG 2000, GOLDBERG & RAJANIEMI 2001). Der Nachweis einer starken Wurzelkonkurrenz macht deutlich, dass die Arten bei hoher Produktivität nicht zwangsläufig um Licht konkurrieren.

Eine weitere Erklärung ist, dass die Produktivität nur scheinbar einen kausalen Einfluss auf den Artenreichtum hat, tatsächlich aber andere, gleichgerichtete Faktoren wirken. Parallel zum Gradienten der Produktivität verläuft in vielen Studien ein Störungsgradient (ABRAMSKY & ROSENZWEIG 1983). Demnach könnte die maximale Artenzahl auch bei mittlerer Störung liegen („Hypothese der mittleren Störung“, engl. intermediate disturbance hypothesis). In ähnlicher Weise kommen GOUGH et al. (1994) sowie AARSSSEN (2001), die die Beziehung zwischen Produktivität und Artenreichtum im Zusammenhang mit Habitatbedingungen untersuchen, zu dem Schluss, dass die wichtigsten Determinanten für Artenreichtum verschiedene Habitateigenschaften sind und nicht etwa die Produktivität.

Und schließlich können die evolutiven Folgen von Konkurrenz (RUMMEL & ROUGHGARDEN 1983, 1985, ABRAMS 1990) als Erklärung für die geringere Artenvielfalt bei hoher Produktivität herangezogen werden. Durch Konkurrenzausschluss auf einem evolutiven Maßstab kann die Anzahl von Arten, die unter günstigen Umweltbedingungen zu koexistieren vermögen, reduziert worden sein. Dies spiegelt sich in einem kleinen Artenpool wider (RAJANIEMI & GOLDBERG 2000).

Insgesamt bleibt festzuhalten, dass die komplexe Beziehung zwischen Produktivität und Diversität bisher nur in Ansätzen verstanden ist. Da sie neben funktionalen Artengruppierungen momentan im Zentrum des vegetationsökologischen Interesses steht, sind hier in den nächsten Jahren neue Erkenntnisse zu erwarten; die Daten aus Savannen-Ökosystemen können hier einen wichtigen Beitrag leisten.

3 Untersuchungsgebiet

3.1 Geographie

Das Kaokoland hat eine Größe von ca. 50.000 km². Es liegt im äußersten Nordwesten Namibias (Abb. 3.1) und reicht nach einigen Autoren bis in das südwestliche Angola hinein (HILTON-TAYLOR 1994). Anderen Angaben zufolge wird es im Norden vom Kunene, dem Grenzfluß zu Angola, begrenzt (MALAN & OWEN-SMITH 1974). Im Nordosten stößt das Kaokoland an das Ovamboland, im Südosten an den Etosha-Nationalpark und im Süden an das Damaraland (MALAN & OWEN-SMITH 1974). Im Westen reicht es, den Skeleton Coast Park als Nordteil der Namib mit einschließend, bis an den Atlantik (BECKER & JÜRGENS 2001). Topographisch kann das Kaokoland nach HILTON-TAYLOR (1994) in drei Haupteinheiten untergliedert werden : (1) Das innere Hochland mit einer maximalen Höhe von knapp über 2000 m, (2) westlich des Steilanstiegs zum inneren Hochland die kontinuierlich von 100 auf 700 m Höhe ansteigenden Flächen der Pronamib, und (3) die weniger als 100 m über NN liegenden Ebenen der eigentlichen Namibwüste.

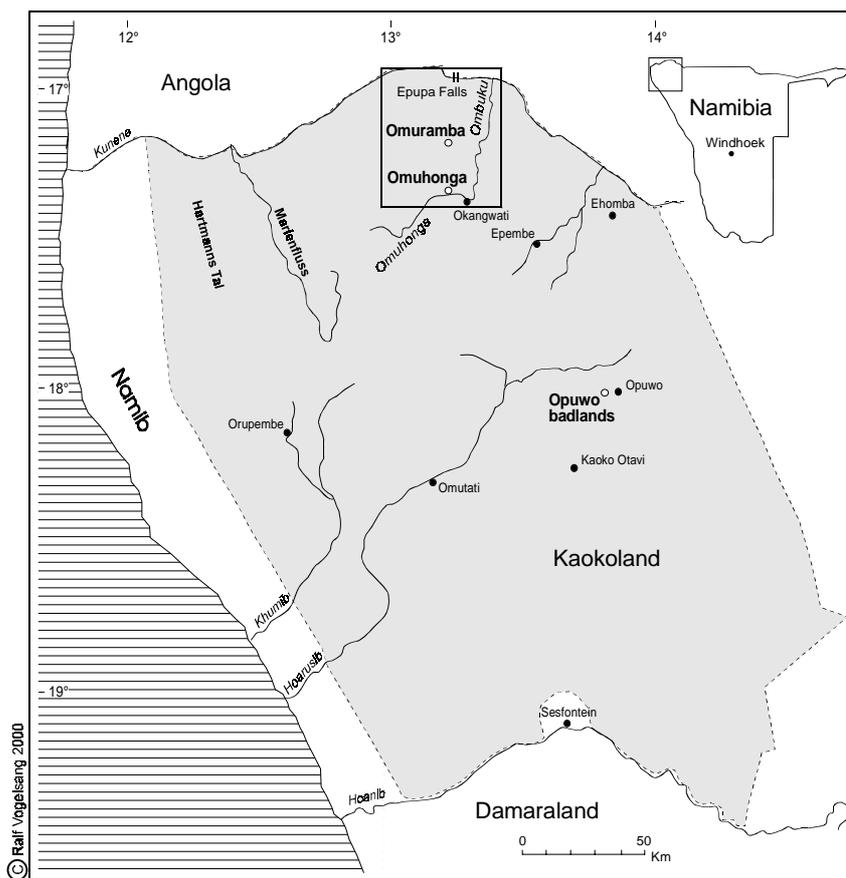


Abb. 3.1. Topographische Karte des Kaokolandes. Der kleine, eingerahmte Kartenausschnitt entspricht der Karte in Abb. 3.2. Die drei Hauptuntersuchungsgebiete Omuramba, Omuhonga sowie „Opuwo Badlands“ sind mit einem offenen Kreis markiert.

Die Feldarbeiten der vorliegenden Arbeit wurden auf ein etwa 40x50 km großes Gebiet im nordöstlichen Kaokoland konzentriert (vgl. Abb. 3.1). Dieses Gebiet wird im Norden durch den Kunene und im Süden durch den Omuhonga begrenzt. Im Nordwesten wird es durch die Baynes-Berge und im Osten durch die Zebra-Berge eingerahmt (Abb. 3.2.) Diese Berge erheben sich bis zu einer Höhe von knapp 2.000 m. Große intramontane Becken erstrecken sich auf etwa 900-1.200 m Höhe zwischen diesen Gebirgszügen. Sie sind reliefarm und mit alluvialen Sedimenten verfüllt, in die sich zahlreiche ephemere Wasserläufe (Riviere) eingeschnitten haben (MALAN & OWEN-SMITH 1974).

Die Siedlungen im nördlichen Kaokoland sind meist an Rivieren oder Flüssen angelegt worden. Einziger Ort mit „westlicher“ Infrastruktur ist Okangwati (am südlichen Kartenrand gelegen), das über eine Schule, eine Polizeistation und eine Ambulanz verfügt. Die Straßen im nordöstlichen Kaokoland sind ungeteert und meist nur mit Geländewagen befahrbar.

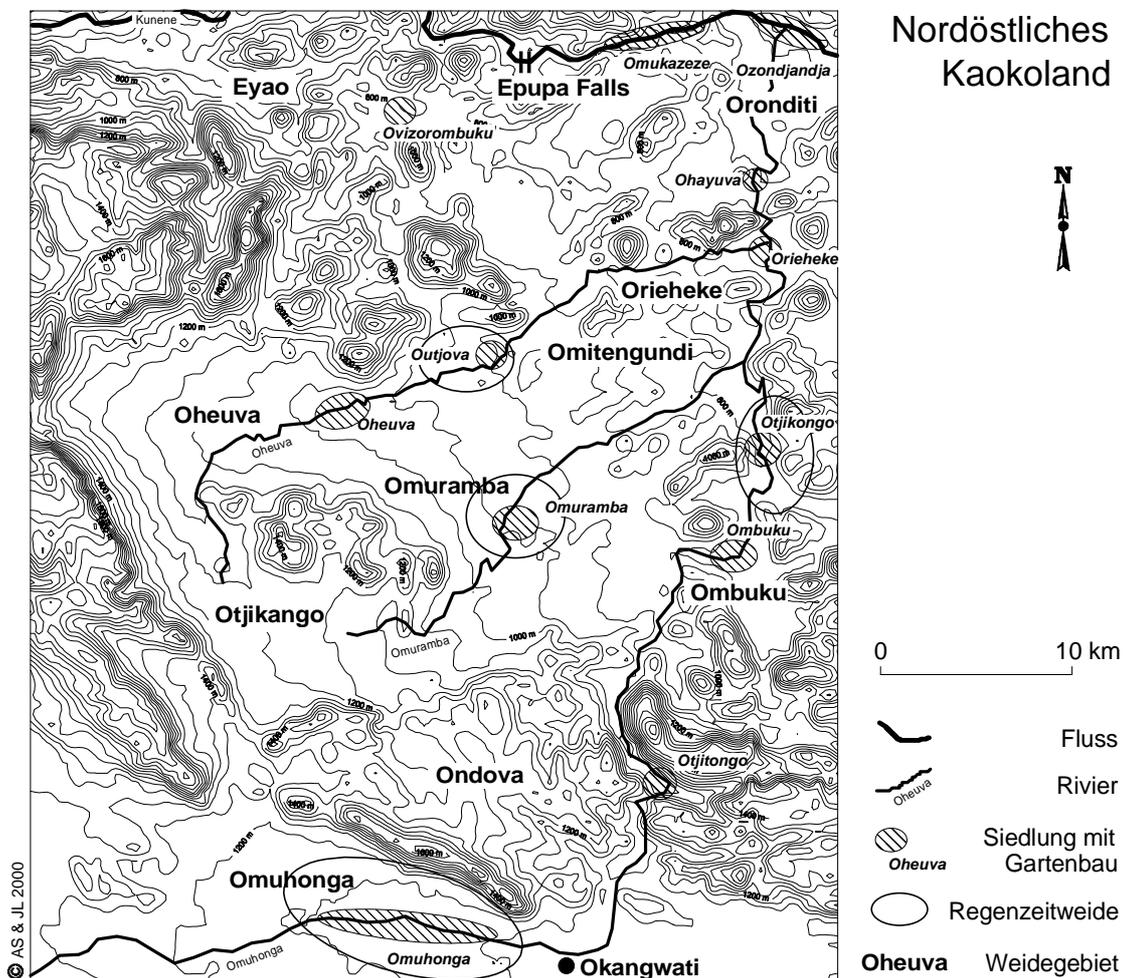


Abb. 3.2: Topographische Karte des nordöstlichen Kaokolandes. Eingetragen sind wichtige Ortschaften und Siedlungsgebiete (Quellen: BOLLIG 1999 sowie TK 1:50.000; die dieser Karte zugrundeliegenden Höhendaten wurden von Heinz Sander zur Verfügung gestellt).

Entsprechend dieses Gefälles der Klimabedingungen verläuft durch das Kaokoland ein steiler west-ost gerichteter Klimagradient. Die Niederschläge steigen mit zunehmender Küstenentfernung von weniger als 50 mm auf mehr als 300 mm an. Der Klimagradient spiegelt sich auch in der Abfolge unterschiedlicher Klimaregionen wider (Abb. 3.3). Gemäß der Klimaklassifikation nach KÖPPEN (1931) folgt auf den schmalen, maximal 30 km breiten Küstenstreifen der Namib mit kaltem Wüstenklima eine etwa 100 km breite, annähernd küstenparallele Zone mit heißem Wüstenklima, gekennzeichnet durch eine Jahresmitteltemperatur von mehr als 18°C (VAN DER MERWE 1983). Der äußerste Osten des Kaokolandes wird von den heißen Steppenklimate (Bsh; besser „Savannenklimate“) eingenommen. Die Untersuchungsgebiete Omuramba und Omuhonga liegen in der Zone mit heißem Wüstenklima (BWh), das Gebiet Opuwo in der folgenden Zone heißen Wüstenklimate mit Sommerregenregime (BWhgw).

Über die genauen Klimabedingungen im nordöstlichen Kaokoland ist bislang nur wenig bekannt, da sich die nächsten meteorologischen Stationen in Opuwo (etwa 100 km im Südosten) und in Chitudo, Angola (etwa 70 km im Osten) befinden. Die Trockenzeit im Kaokoland dauert von April bis Oktober; die ersten Schauer der Regenzeit fallen meist Anfang November. Nach einer häufig auftretenden Unterbrechung (Ende der „kleinen Regenzeit“) folgen größere Regenfälle im Januar. Die Höhe der Regenzeit wird im März erreicht (MALAN & OWEN-SMITH 1974). Die mittlere jährliche Wasserdefizienz liegt im Nordosten des Kaokolandes zwischen 400 und 600 mm/a (WERGER 1986). Die potentielle Evaporation beträgt, den Daten des Department of Water Affairs folgend, nördlich des Wendekreises 2.500 bis 3.400 Millimeter (KEMPF 1994). Diese hohen Werte können durch die Niederschläge nicht annähernd kompensiert werden.

Niederschlagsvariabilität

Wie aus der Genese der Niederschläge abzuleiten ist, erreichen sie eine beträchtliche (1) quantitative, (2) zeitliche und (3) räumliche Variabilität (KEMPF 1994:20-22). Die quantitative Variabilität (1) setzt sich dabei zusammen aus einer qualitativen Komponente (d.h. den Regenmengen der Einzelereignisse) und einer absoluten Komponente, also der Tages- oder Jahressumme der Einzelereignisse. Vergleichbares gilt für die zeitliche Variabilität (2). Hier umfasst die qualitative Komponente nicht die Menge, sondern die Anzahl der Einzelereignisse, während die absolute Komponente die zeitliche Verteilung der einzelnen Regenfälle (engl. pulsing) während des Tages oder während der Regenzeit wiedergibt. Schließlich drückt sich die kleinräumig betrachtete Lokalvariabilität (3) vor allem in Schwankungen zwischen nahe beieinanderliegenden Stationen aus. In Berg- und Hügelland kann ein Einfluss des Reliefs auf Häufigkeit und Ergiebigkeit der Regenfälle angenommen werden. In weiten Ebenen sind die Einzelereignisse des Regens jedoch rein zufällig verteilt, d.h. statistische Zusammenhänge können nicht festgestellt werden.

Allgemein nimmt in Trockengebieten die Abweichung vom langjährigen Mittel mit abnehmender Niederschlagshöhe zu (LE HOUÉROU 1989:18). In Namibia sind positive Auslenkungen vom durchschnittlichen Jahresniederschlag seltener, aber deutlich heftiger als negative Auslenkungen (KEMPF 1994:21). Mit zunehmender Aridität und Variabilität steigt auch der Anteil von extrem trockenen Jahren, in denen weniger als

75% des langjährigen Mittels aufgezeichnet wird, und von extrem feuchten Jahren mit mehr als 125% des Jahresmittels (TYSON 1986:11)¹³.

Die Niederschlagsvariabilität im Kaokoland dürfte generell über 30 % liegen, da bereits im ausgesprochen regenreichen Opuwo (langjähriges Mittel 342 mm) die Variabilität bei 32,7 % liegt. Berechnungsgrundlage sind die 26 Regenzeiten (nicht Jahre!) von 1941 bis 2001, für die vollständige Daten vorliegen. Da Opuwo regenreicher ist als die weiter nördlich gelegenen Untersuchungsgebiete Omuramba und Omuhonga, wird dort die langjährige Niederschlagsvariabilität etwas höher liegen. Der Wechsel von Feucht- zu Dürre Jahren ist dabei kein singuläres Ereignis. Im letzten Jahrhundert ließen sich mehrere Dürre- und Feuchtphasen unterscheiden. Dabei traten Dürreperioden an der Wende von den zwanziger zu den dreißiger Jahren auf, Mitte der vierziger Jahre, Anfang bis Mitte der sechziger Jahre und zu Beginn der achtziger Jahre. Die Dürren von 1978 bis 1985 und 1991/92 sind als die wohl schwersten in der Geschichte des Landes zu bezeichnen (KLIMM et al. 1994:15). Im Kaokoland war die Dürrekatastrophe 1980 bis 1982 besonders verheerend (BOLLIG 1999). Die Dürreperioden folgen offenbar nicht zufällig aufeinander, sondern haben einen festen Rhythmus. So lässt sich im Norden von Namibia ein 10- bis 11-jähriger Zyklus nachweisen, dessen Ursachen unklar sind (TYSON 1986, zit. nach LAUER 1999:183). Es werden Zusammenhänge mit der Sonnenfleckenperiode, mit spezifischen Konstellationen von Sonne, Mond und Planeten, und zum Ozonloch über der Antarktis diskutiert (KLIMM et al. 1994:17).

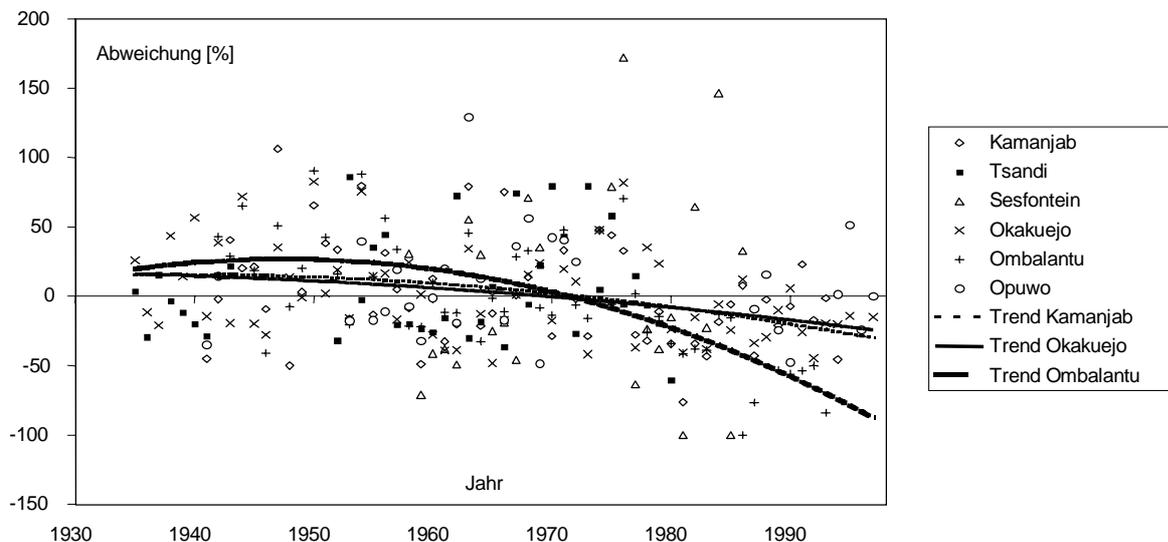


Abb. 3.4: Abweichung vom Mittelwert des jährlichen Niederschlags von 1935 bis 1998 bei sechs Klimastationen im Nordwesten Namibias. Die Trends für die Stationen Kamanjab, Okakuejo und Ombalantu zeigen einen deutlichen Rückgang der Niederschläge vor allem seit Mitte der 70er Jahre. Die Daten der drei anderen Stationen waren für eine Trendbildung zu lückenhaft (nach BOLLIG & SCHULTE 1999).

Neben diesen Fluktuationen der Niederschläge ist ein deutlicher Trend erkennbar. Im Gegensatz zu den weiter südlich gelegenen Klimastationen zeigen alle Klimastationen

¹³ Andere Autoren (wie KEMPF 1994:21) setzen die Grenzen zu „extremen“ Trocken- und Feuchtjahren erst bei einer Abweichung von mehr als 50 % an.

im Nordwesten Namibias für die letzten 25 Jahre einen klaren Rückgang der Niederschläge (Abb. 3.4). Von 1976 bis 1998 lagen die jährlichen Regenfälle mit nur zwei Ausnahmen unter dem langjährigen Mittelwert (BOLLIG & SCHULTE 1999).

Ökologische Bedeutung

Die geringen Niederschläge im nordwestlichen Namibia und ihre hohe Variabilität in Raum und Zeit sind das wichtigste klimatische Merkmal dieses Gebiets. Sie sind mit Abstand der am stärksten limitierende Faktor für das Pflanzenwachstum und im gleichen Maße treibende Kraft für Vegetationsdynamiken (SULLIVAN 1998). Folgerichtig sind die meist statischen Ansätze zur Ariditätsbestimmung wie der bekannte Klimadiagramm-Weltatlas (WALTER & LIETH 1960-67) hier nur begrenzt anwendbar (MENSCHING 1990:29ff.) Der Niederschlag in ariden Gebieten lässt sich (im Sinne NOY-MEIRs 1973 und CAUGHLEYs 1987) besser durch seine Variabilität als durch seine langjährigen Mittelwerte beschreiben. So nennt MENSCHING (1974) eine mittlere Abweichung vom langjährigen Mittelwert von 20-30% als sinnvolles Abgrenzungskriterium für den Sahel.

Aufgrund der jährlichen Regenfälle von maximal 300 mm und der Niederschlagsvariabilität von mindestens 30% liegt das Kaokoland gemäß der Einteilung von BEHNKE & SCOONES (1993) auf der Seite der ariden Weidesysteme (SANDER et al. 1998, BOLLIG & SCHULTE 1999; vgl. Kapitel 2.2.7).

3.3 Geologie und Pedologie

Die geologischen Formationen in Namibia zeigen eine große Vielfalt. Dabei ist die Geologie und Pedologie des Kaokolandes jedoch bislang kaum bearbeitet, und es liegen nur grobe Angaben vor (VAN DER MERWE 1983, KLIMM et al. 1994, ANONYMUS 1998, GRÜNERT 1999). Danach treten im Kaokoland Tiefengesteine (vor allem Granite) und metamorphe Gesteine des afrikanischen Sockels auf. Die Baynes-Berge bestehen aus weitgehend ungefalteten Quarziten der Nossob-Gruppe, die Zebraberger aus verwitterungsresistentem Anorthosit (MALAN & OWEN-SMITH 1974). Entsprechend sind die Täler der Zebraberger sehr eng und häufig mit Kolluvien verfüllt. In den Beckenlagen finden sich dagegen unverfestigte Sedimente aus dem Quartär, meist alluviale Sande und Schluffe.

Bisher existiert noch keine moderne Bodenkarte von Namibia in einem für weideökologische Zwecke verwendbaren Maßstab. Einzige Grundlage ist der Namibia-Ausschnitt der FAO-Karte (Soil Map of the World) von 1974 (Maßstab: 1:5.000.000) sowie die leicht modifizierte Karte in VAN DER MERWE (1983) mit dem Maßstab 1:6.300.000 (KEMPF 1994). Nach diesen Karten sowie nach KLIMM et al. (1994) kommen im Kaokoland vor allem verschiedene Gebirgsböden (Lithosole) vor. Entsprechend der großen geologischen Vielfalt wechseln sich jedoch kleinräumig Böden mit sehr unterschiedlichen physikalischen und chemischen Eigenschaften ab (BECKER & JÜRGENS 2001).

Wie in ganz Namibia existieren hier nicht nur echte Böden, sondern auch Substrate wie Schuttanhäufungen, Lockersedimente und Verwitterungsdecken. Diese funktionieren

jedoch wie Böden in dem Sinne, dass sie Pflanzen eine Lebensgrundlage bieten (LESER 1976). Nach BESLER (1992) gibt es deutliche klimaabhängige Merkmale, die je nach Ariditätsgrad in unterschiedlicher Ausprägung für alle Böden arider Gebiete gelten. Die Böden sind das Ergebnis der dominanten physikalischen Verwitterung bei geringen Niederschlägen, aber ausgeprägten tageszeitlichen Temperaturschwankungen (40 bis 70°C) an der Gesteinsoberfläche (KLIMM et al. 1994). Eine Folge der geringen chemischen Verwitterung sind häufig geringe Bodenmächtigkeiten, geringe Bodenreife und hohe Skelettanteile. Ebenso findet kaum Mineralumwandlung statt. Die hohen Primärmineralanteile bedingen einen großen mineralischen Nährstoffgehalt. Dagegen liegt der Humusgehalt aufgrund der dünnen Vegetationsdecke meist unter einem Prozent, weshalb auch der Gehalt an organischen Nährstoffen gering ist. Dies bedingt eine sehr geringe natürliche Fruchtbarkeit der Böden.

3.4 Flora und Vegetation

Flora

Die Flora des Kaokolands wird auf etwa 950 Arten geschätzt, davon sind mindestens 116 Arten endemisch (GIBBS RUSSELL 1987, HILTON-TAYLOR 1994, CRAVEN 1998). Nach der phytogeographischen Gliederung von JÜRGENS (1991) wechseln sich verschiedene Phytochoria entlang des steilen, landeinwärts gerichteten Klimagradienten kleinräumig ab. Im Süden des Kaokolandes läuft in einem schmalen Küstenstreifen die Sukkulenten-Karoo aus, die zum Florenreich der Kapflora gehört und hier an ihre nördliche Grenze stößt. Alle weiteren Phytochoria des Kaokolandes gehören zum paläotropischen Florenreich. Auf die Namaland-Domäne in Küstennähe folgt in etwa 100 km Entfernung zur Küste die Damaraland-Kaokoland-Domäne. Beide Domänen gehören zur Florenregion der Namakaroo.

Die Feldarbeiten für die vorliegende Dissertation wurden auf ein Gebiet im Nordosten des Kaokolands konzentriert, das im Übergangsbereich der genannten Damaraland-Kaokoland-Domäne zur östlich anschließenden Sudano-Zambesischen Region liegt.

Die drei phytogeographischen Einheiten Sukkulenten-Karoo, Nama-Karoo sowie Sudano-Zambesische Region des Kaokolandes zeigen sehr unterschiedliche floristische Beziehungen. Typische Vertreter der Sukkulenten- sowie der Nama-Karoo zeigen eine Arealausrichtung gen südliches Afrika, wobei die Arten der Sukkulenten-Karoo vorwiegend küstenorientiert sind (WILKE 1998). Weiterhin zeigt die Damaraland-Kaokoland-Domäne der Nama-Karoo auf Familien-Niveau starke Übereinstimmungen mit der indischen Thar-Wüstenflora, zum Beispiel hinsichtlich der großen Bedeutung von Acanthaceen, Capparaceen und Cucurbitaceen (SHMIDA 1985). Die Arten der Sudano-Zambesischen Region tendieren demgegenüber zu einer vielfach fragmentierten Arealausdehnung, die sich, den zentralafrikanischen Tropischen Regenwald umspannend, über Ostafrika und die Sahelregion bis zur Atlantikküste des nordwestlichen Afrikas erstreckt. Der mit 51 % sehr hohe Anteil an Arten mit getrennten Arealen innerhalb dieser Einheit bedeutet, dass der Sudano-Zambesische Bereich des Kaokolandes (mit benachbarten Teilen des Damaralands) ein Zentrum für disjunkt verbreitete Taxa ist (WILKE 1998).

Vegetation

Entsprechend der Vegetationskarte von GIESS (1971, 1998) wird das Kaokoland nur in zwei Vegetationstypen unterteilt, und zwar in die Vegetation der Nördlichen Namib (im Osten begrenzt durch die Grenze des Skeleton Coast Parks) und der Mopanesavanne weiter östlich. Aufgrund seiner Lage im Nordosten des Kaokolandes trägt das Untersuchungsgebiet eine Mopane-Savanne.

Eine deutlich differenziertere Vegetationskarte des Kaokolandes erstellt VILJOEN (1980). Die Vegetation des Untersuchungsgebietes liegt demnach im *Colophospermum mopane-Terminalia prunioides-Combretum apiculatum*-Feldtyp des trockenen Nordens. Dabei ist jedoch zu beachten, dass aufgrund des gebirgigen Charakters die Übergänge zwischen einzelnen Vegetationstypen im zentralen Kaokoland weniger klar definiert sind als in anderen Teilen Namibias (HILTON-TAYLOR 1994). Eine neuere vegetationskundliche Bearbeitung des Kaokolandes stammt von BECKER & JÜRGENS (2001). Sie haben ihre Arbeiten allerdings auf drei west-ost-verlaufende Transekte konzentriert und bislang keine flächige Aufschlüsselung der Vegetationstypen vorgenommen. Am ehesten ist die Vegetation im nordöstlichen Kaokoland der *Colophospermum mopane-Terminalia prunioides-Savanne* und der *Colophospermum mopane-Terminalia prunioides-Combretum apiculatum-Savanne* zuzuordnen. In beiden Einheiten ist die Baumart *Colophospermum mopane* dominant. Je nach Standort treten weitere Baumarten hinzu, wie *Terminalia prunioides*, *Boscia spp.*, *Commiphora spp.*, *Combretum spp.* und verschiedene *Acacia*-Arten.

Nach SARMIENTOS funktioneller Klassifikation von Savannen (1984 ex SOLBRIG et al. 1996) ist die Vegetation des Untersuchungsgebiets als Savannen-Waldland (engl. savanna woodland) einzustufen (SANDER et al. 1998), da die Bäume weniger als 8 m hoch sind, eine offene Schicht bilden und zusammen auf Deckungswerte zwischen 2 und 15 % kommen.

3.5 Autökologie wichtiger Arten des Kaokolandes

Neben der direkten Reaktion der Pflanzenindividuen auf Beweidung gehören zur Autökologie einer Art vor allem populationsbiologische Informationen. Erst diese ermöglichen das biologische Verständnis der natürlichen und anthropogenen Prozesse in einem Ökosystem. Bei den populationsbiologischen Arbeiten an Savannenpflanzen bildeten bisher dominante Baumarten einen Schwerpunkt, insbesondere aus der auch im Kaokoland weitverbreiteten Gattung *Acacia* (KENNENNY & VAN DER MAAREL 1990, CHOINSKY & TUOHY 1991, WILSON & WITKOWSKI 1998, ARGAW et al. 1999). Meist wurden Keimungsexperimente und Versuche zur Etablierung der Jungpflanzen unter verschiedenen (experimentell variierten) Umweltbedingungen vorgenommen.

Zur dominanten Baumart des Kaokolandes, der Caesalpiniacee *Colophospermum mopane*, existieren ebenfalls etliche Arbeiten zur Physiologie, Phänologie sowie zum Keimverhalten (vgl. den Review von TIMBERLAKE 1995). Dabei konzentrierten sich die Untersuchungen auf forstliche und andere wirtschaftlich relevante Aspekte der Populationsbiologie und hier wiederum auf Merkmale, die im Treibhaus bearbeitet

werden konnten. Grundlegende Freilandstudien zur Individualentwicklung und zur Demographie dieser auf das südliche Afrika beschränkten Art (MAPAURE 1994) fehlen bislang. Darüber hinaus stammen die meisten autökologischen Informationen zu „Mopane“, etwa zur Populationsdichte oder zum jährlichen Zuwachs, aus weniger ariden Teilen des Verbreitungsgebietes wie Zimbabwe oder Malawi.

Mopane zeigt einen irregulären Laubwurf. Die Blattphänologie, also die Zeitpunkte des Blattaustriebs, der Seneszenz und des Blattwurfs, weist eine mehrwöchige Schwankungsbreite auf. Blattphänologie und Produktivität sind stark von den Habitat- und Niederschlagsbedingungen abhängig (DEKKER & SMIT 1996, SMIT & RETHMAN 1998a). Meist beginnt die Seneszenz mit dem Einsetzen der Trockenzeit im Mai. Die Bäume sind zwischen August und Oktober kahl (GUY et al. 1979). Mopane trägt in jeder von DEKKER & SMIT (1996) untersuchten Vegetationseinheit im Jahresverlauf über eine deutlich längere Zeitspanne Blätter als die anderen dort vertretenen Baumarten wie *Terminalia prunioides* und *Combretum apiculatum*. Offenbar kann Mopane eine längere Vegetationsperiode aufrechterhalten. Damit im Zusammenhang könnte das „aggressive“ Wurzelsystem dieser Art stehen (THOMPSON 1960, MAPAURE 1994). Unter edaphisch oder klimatisch ariden Bedingungen wie in den westlichen Teilen des Kaokolandes hat Mopane eine strauchige Wuchsform (VILJOEN 1980), während unter weniger ariden Bedingungen wie im nordöstlichen Kaokoland ein- bis mehrstämmige Bäume gebildet werden.

Die Grasschicht. betreffend existieren bisher vor allem Angaben zu Arten aus der Kalahari (VEENENDAAL et al. 1996a) oder aus Dünen-Ökosystemen (DANIN 1996). Die wichtigsten Grasarten auf Sandflächen des Kakokolands, das perennierende *Stipagrostis uniplumis* sowie das annuelle *Schmidtia kalahariensis*, sind bislang noch vergleichsweise schlecht bearbeitet. Da sich Grasarten jedoch anhand ihrer Wuchsform und Blattbreite gut in funktionelle Gruppen einordnen lassen (SKARPE 1996), kann das Wissen über einzelne Arten im gewissen Umfang auf andere Vertreter des entsprechenden funktionellen Typs übertragen werden (VEENENDAAL et al. 1996b).

3.6 Nutzung

3.6.1 Nutzungsgeschichte

Die Nutzungsgeschichte des Kaokolandes kann auf der Basis verschiedener Quellen rekonstruiert werden. Dazu gehören archäologische Arbeiten (SMITH 1988, VOGEL-SANG 1998, 2000, 2001, ALBRECHT et al. 2001, KEDING & VOGELSANG 2001) archäobotanische Arbeiten (EICHHORN & JÜRGENS 2001a, 2001b), mündliche Zeugnisse (BOLLIG 1997, BOLLIG & SCHULTE 1999), Archivquellen (ESTERMANN 1981, BOLLIG & GEWALD 2001) sowie der Vergleich mit der Geschichte benachbarter Regionen (BOLLIG 1999:74ff, ILLIFE 2000).

Das Kaokoland wird seit den Anfängen der Menschheitsgeschichte bewohnt, wie der Frühsteinzeit zuzurechnende Faustkeilplätze belegen. Bis vor etwa 2000 Jahren wurde das Gebiet ausschließlich von verschiedenen Jäger-Sammler-Gruppen genutzt. Etwa um Christi Geburt trat eine frühe Haustierhaltung auf. Es konnte lediglich Kleinvieh

(Schafe und Ziegen) nachgewiesen werden. Die zugrundeliegenden Prozesse des Wirtschaftswandels sind bislang noch nicht geklärt. Wahrscheinlich handelte es sich bei den Viehhaltern um eine eingewanderte Bevölkerungsgruppe, die für einen gewissen Zeitraum das Gebiet mit den ansässigen Jäger-Sammler-Gruppen teilte und an sie bestimmte Elemente ihrer materiellen Kultur (wie Keramik) weitergab. Es ist nicht anzunehmen, dass die Wildbeuter ihre hervorragend an die Umwelt der semi-ariden Savanne angepasste Lebensweise aufgaben, da weder ein Wandel der Umweltbedingungen noch ein starker Konkurrenzdruck sie dazu zwangen (VOGELSANG 2001). Für eine anschließende Zeit von ca. 1.000 Jahren sind bislang keine Haustiere nachweisbar, weshalb unter Archäologen diskutiert wird, ob auf eine Periode der frühen Kleinviehhaltung im Kaokoland wieder eine Phase mit ausschließlich jäger-sammlerischer Wirtschaftsweise folgte.

Die nächste große Änderung der Wirtschaftsweise fand im 18. Jahrhundert n.Chr. statt, als die Herero, eine Gruppe Bantu-sprechender Pastoralisten, vom südwestlichen Angola kommend den Kunene überquerten. Ihre Wanderungen waren die Folge politischer Zentralisation und gewaltsamer Konflikte im südlichen Angola (BAUMANN 1975:484ff., WILLIAMS 1991:76). Frühere Migrationszeiten (MALAN 1973 nennt unter Berufung auf VEDDER 1938 das Datum 1550 n.Chr.) scheinen nach neueren Forschungen nicht haltbar (BOLLIG 1999:75). Die Einwanderer waren bereits spezialisierte Viehhalter, die jedoch zusätzliche Nahrungsressourcen durch Jagen und Sammeln erschlossen. Ihre Siedlungen konzentrierten sich entlang der großen Flüsse. Die Population der frühen Pastoralisten war sicherlich verhältnismäßig klein (BOLLIG 1999:78).

Wie mit dem Vordringen der Bantu die jäger-sammlerischen Gesellschaften verdrängt wurden, ist bislang noch nicht geklärt. KEMPF (1994:65-66) stellt die Hypothese auf, dass das Vordringen der neuen Kulturform im Sinne von ALEXANDERs (1978, 1984) Konzept der beweglichen Grenzen (engl. moving frontiers) erfolgte. Kleine Gruppen aus dem Stammesverband (hier der Herero) infiltrieren das Gebiet der extensiveren Kulturform (hier der ansässigen Wildbeuter und evtl. der Khoi-Hirten). Dabei übernehmen sie möglicherweise Strategien der Wildbeuter und überformen sie im Sinne ihrer eigenen Traditionen (DENNELL 1985, zitiert nach ZVELEBIL 1986:11). Nachdem die Gunsträume, die aufgrund des Vorkommens von Oberflächenwasser auch schon Präferenzgebiete der Wildbeuter gewesen waren, in Besitz genommen sind, folgt eine massive Infiltration des restlichen Gebietes mit flächiger Verdrängung oder Unterwerfung.

Bisher sind die zwei von ALEXANDER (1978, 1984) postulierten Phasen, die Entdeckung der Schlüsselressourcen und die daran anschließende flächige Ausbeutung des Gebiets, für das Kaokoland archäologisch nicht nachweisbar, da entsprechende Fundstellen aus den letzten Jahrhunderten fehlen (VOGELSANG pers. comm.). Das Konzept deckt sich jedoch mit den oralen Traditionen der Himba (BOLLIG 1999). Besondere Gunsträume, sowohl für eine wildbeuterische als auch für eine pastoralnomadische Wirtschaftsweise, bilden im nordöstlichen Kaokoland die weiten, mit alluvialen Sedimenten verfüllten Becken. Diese Räume wurden von den Pastoralisten vom Kunene kommend entlang der großen ephemeren Flüsse erschlossen. Das Grundwasser in den sandigen Flussbetten stellt eine Wasserversorgung für die Trockenzeiten sicher, und die üppige Galerievegetation an den Ufern liefert Futter für Rinder, Schafe und Ziegen

sowie die Möglichkeit zum Gartenbau. Daher sind die Flussufer bis heute bevorzugte Siedlungsplätze. Erst deutlich später (jedoch vor 1860) wurden die Gebiete in größerer Entfernung zu den Flüssen durch Viehposten unter Nutzung genommen (BOLLIG 1999). Zwischen 1860 und 1880 führten Raubzüge der Oorlam zu einer massenhaften Flucht der Herero ins südliche Angola. Um 1900 setzte eine graduelle Rückkehr der Vertriebenen ein. Zum ersten Mal wird dabei zwischen Tjimba, d.h. den wenigen im Kaokoland Zurückgebliebenen, und den zurückkehrenden Kaoko-Herero und Himba unterschieden (BOLLIG 1998a, 1999). Um 1910 findet der deutsche Reisende KUNTZ (1913) viele Wasserlöcher im Kaokoland noch unbesetzt, aber auch Gebiete (wie das „Himba-Paradies“ Omuhonga) mit dichter Besiedlung und „Hundertern von Rindern“ (vgl. SANDER et al. 1998).

Durch eine politische Isolationspolitik, die von den deutschen Kolonialisten begonnen und von den Südafrikanern in den 20er Jahren des vorigen Jahrhunderts verschärft wurde, hatten die Bewohner des Kaokolandes für viele Jahrzehnte kaum Möglichkeiten zum Handel und zu anderen Kontakten nach außen (BOLLIG 1998a, 1998b). So waren Missionare in diesem Gebiet verboten und Besucher mussten ein aufwendiges Genehmigungsverfahren passieren. Es ist eher diese politisch gewollte Isolation als eine geographisch unzugängliche Lage, die das Kaokoland heute zu einer der „letzten Wildnisse Afrikas“ macht und den Himba ihre traditionelle Kultur bewahrt hat.

Die südafrikanische Regierung trug ihren Krieg mit Angola in den 70er und 80er Jahren auch ins Kaokoland. Besonders einschneidend war 1979 die Umsiedlung von bis zu 60 Haushalten aus dem nordöstlichen Kaokoland nach Omuhonga (vgl. die Nutzungsgeschichte Omuhongas). Eine weitere Wegmarke in der Nutzungsgeschichte des Kaokolandes ist die Öffnung für Händler, Touristen und Wissenschaftler zu Beginn der 90er Jahre. Das erste Mal seit Jahrzehnten bestehen keine Handelsbeschränkungen mehr. Auf der anderen Seite hält die „westliche Zivilisation“ nun mit aller Macht Einzug ins Kaokoland.

Die weideökologischen Feldarbeiten im nordöstlichen Kaokoland konzentrierten sich auf zwei Siedlungsgebiete (Omuramba und Omuhonga) mit deutlich voneinander abweichender Nutzungsgeschichte. Stichprobenartige Daten stammen aus der Nähe der Distrikthauptstadt Opuwo.

Omuramba

Omuramba liefert ein Beispiel für ein bis heute traditionell bewirtschaftetes Gebiet. Es wurde während der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts nach BOLLIG (1999:144) vor allem durch Viehposten (engl. stock posts) genutzt. Erst in den 50er Jahren siedelten sich hier mehrere Haushalte an, vor allem, um die Möglichkeiten zum Gartenbau entlang des Flusses zu nutzen. In Omuramba existierten nie mehr als sechs Haushalte gleichzeitig. Während diese in den 50er und 60er Jahren in der Nähe des Riviers blieben, entfernte sich ein Teil davon in der darauffolgenden Zeit von den Flussufern. In der ersten Hälfte der 80er Jahre bestanden in Omuramba aus exogenen Gründen keine Haushalte. Heute hat Omuramba unter den Siedlungen im nordöstlichen Kaokoland eine herausgehobene Stellung inne, da hier das lokale Oberhaupt der Himba, Hikuminwe Kapika, seinen Haushalt unterhält.



Abb. 3.5: Hirte aus Omuramba im Innenkraal eines Haushalts (Onganda), in dem nachts die Rinder gehalten werden. In den Holzgefäßen befindet sich Sauermilch (Omaere), das Hauptnahrungsmittel der Himba. Aufnahme: 2. Mai 1997.

Omuhonga

Als Beispiel für eine exogen bedingte Übernutzung wird das Gebiet Omuhonga herangezogen. Das Omuhonga-Becken ist oralen Traditionen zufolge seit langer Zeit ein bevorzugtes Siedlungsgebiet und seit Mitte des 18. Jahrhunderts kann von einer nahezu kontinuierlichen Besiedlung ausgegangen werden (SANDER et al. 1998). Anfang des 20. Jahrhunderts wurde es als Siedlungsgebiet mit außerordentlich guten Weide- und Gartenbaumöglichkeiten beschrieben (KUNTZ 1913). Bis in die späten 70er Jahre des 20. Jahrhunderts existierten höchstens 15 bis 25 Haushalte gleichzeitig in diesem Becken. Im Jahr 1979 zwang die südafrikanische Regierung alle Haushalte, die im Gebiet nördlich von Okangwati bis zum Kunene lagen, sich im Omuhonga-Becken anzusiedeln. In den folgenden sechs bis acht Jahren lag die Haushaltszahl in Omuhonga bei 70-80 (BOLLIG 1999:142). Danach ging die Zahl nicht wieder auf die früheren Werte zurück, sondern verblieb bis heute bei etwa 40 Haushalten. Dies hängt teilweise damit zusammen, dass Omuhonga in den vergangenen Jahrzehnten ein Auffangbecken für verschiedene Flüchtlingsgruppen aus Angola (wie Twa und Zemba) darstellte.

Opuwo

Zentraler Ort des Kaokolandes und Distrikt-Hauptstadt ist Opuwo mit ca. 4.000 Einwohnern. Die Gründung des Ortes erfolgte vor etwa 25 Jahren in einem alten Siedlungsgebiet. Die Einwohner haben heute verschiedene Einkommensquellen wie den Handel mit den Himba und den aufblühenden Tourismus; zu einem großen Teil sind sie jedoch weiterhin von der Viehzucht abhängig. Die Einwohner bilden keine pastoralnomadische Gesellschaft, sondern setzen sich aus unterschiedlichen Ethnien zusammen.

3.6.2 Weidemanagement der Himba

Die Himba des Kaokolandes praktizieren eine pastoralnomadische Wirtschaftsweise. Ihr wesentliches Charakteristikum ist Mobilität und die daraus folgende Extensivität der Nutzung (SMITH 1992, KEMPF 1994). Eine tragende Säule des Weidemanagements ist die Differenzierung in regenzeitliche Weidegebiete (im folgenden Regenzeitweiden genannt) und trockenzeitliche Gebiete (Trockenzeitweiden). Nach den ersten guten Regenfällen werden die Herden in der Nähe einiger weniger Siedlungsgebiete zusammengezogen (Abb. 3.6). Erst gegen Ende der Regenzeit dürfen die Rinderherden in Richtung auf die Trockenzeitweiden getrieben werden. Unnötige Herdenbewegungen sollen jedoch vermieden werden und die Hirten sollten in erster Linie die Trockenzeitweiden in der Nähe ihres hauptsächlichen Siedlungsgebietes nutzen. Bestimmte Gebiete werden zusätzlich als Schutzgebiete ausgewiesen und dürfen nur im Falle von Dürren genutzt werden (BOLLIG 1999). Dieses Weidemanagement ähnelt dem in anderen pastoralnomadischen Gesellschaften (vgl. SANDFORD 1982, COPPOCK et al. 1988, BRONNER 1990, ELLIS 1995, ROE et al. 1998). Es dient dem Schutz der natürlichen Ressourcen. Das Einhalten der Nutzungsregeln unterliegt einer sozialen Kontrolle, und Übertretungen werden in der Regel sanktioniert.

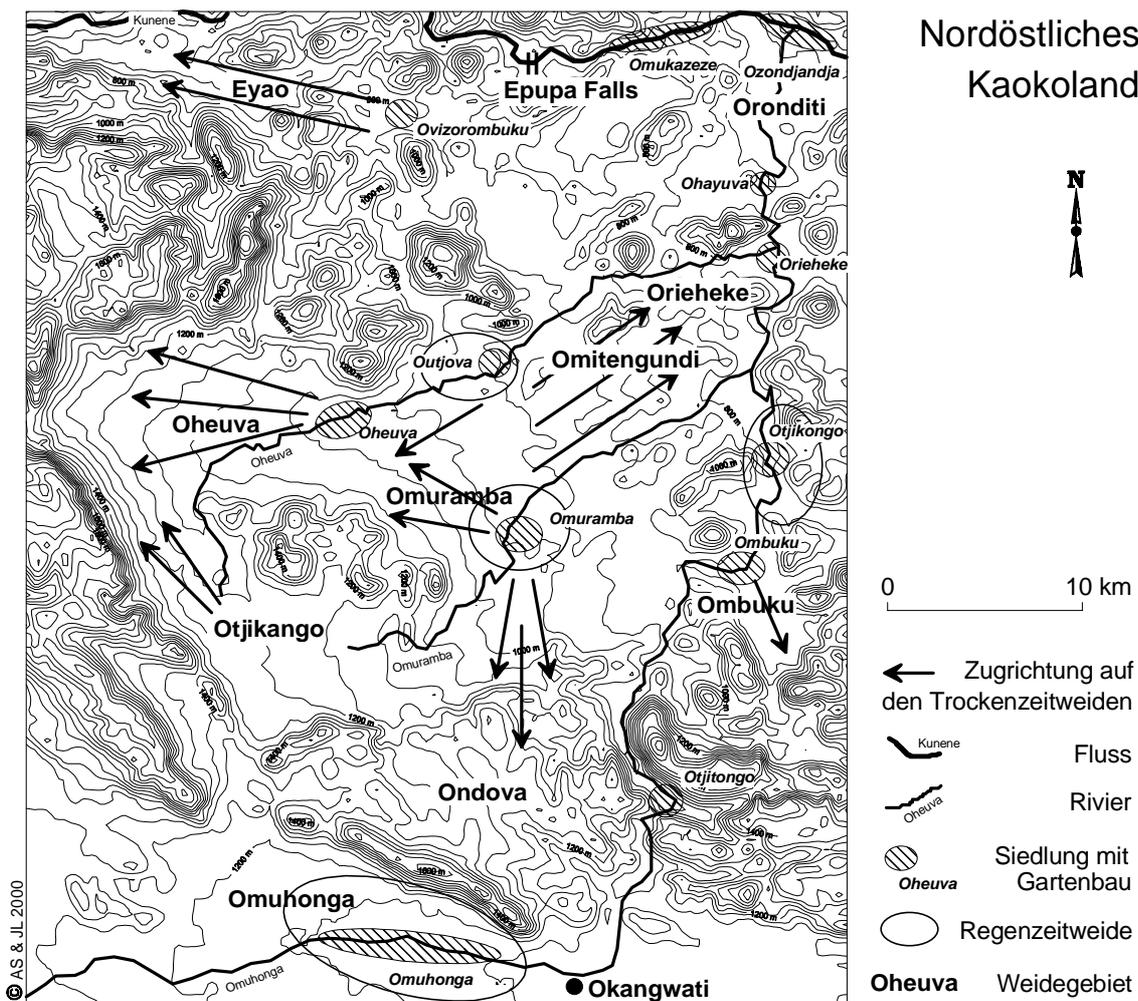


Abb. 3.6: Karte des nordöstlichen Kaokolandes mit der Lage der in vier Fällen von Regenzeitweiden umgebenden Siedlungsgebiete. Die Pfeile geben Zugrichtungen der Rinder auf den siedlungsfernen Trockenzeitweiden an (nach BOLLIG 1999:483).

3.6.3 Bevölkerung, Besatzdichten und Tragfähigkeit

Im Vergleich zu anderen pastoralnomadisch genutzten Gebieten in Afrika ist das Kaokoland mit 0,61 Personen pro Quadratkilometer ausgesprochen dünn besiedelt und weist mit 2,5 TLU/km² (1 TLU = 250 kg äquivalentes Lebendgewicht) eine geringe Besatzdichte auf (BOLLIG & SCHULTE 1999:496). In Abhängigkeit vom stark differierenden naturräumlichen Potential der verschiedenen Landschaften des Kaokolandes und von den variierenden Niederschlägen sind die Besatzdichten großen Schwankungen unterworfen. Die höchsten Dichten finden sich im verhältnismäßig regenreichen Osten.

Die beiden hauptsächlich untersuchten Siedlungsgebiete, Omuramba und Omuhonga, liegen im Weideareal des nordöstlichen Kaokolandes, das von BOLLIG (1999) detailliert beschrieben worden ist. BOLLIG (1999:146) schätzt für das Gebiet eine Umweltkapazität von 15 ha/TLU. Damit übereinstimmend verläuft auf der von WIESE & SCHNEIDER (in KLIMM et al. 1994:99) entworfenen Karte der Potentiellen Weidekapazität Namibias die Grenzlinie zwischen den Flächen mit 11-15 Hektar pro Großvieheinheit (im Westen) und 16-24 Hektar pro Großvieheinheit (im Osten) exakt durch das nordöstliche Kaokoland. Die Menge von 15ha/TLU bedeutet eine maximale (nachhaltige) Besatzdichte von 66 TLU/km². Im Jahr 1996 wurde die Zahl der Rinder im nordöstlichen Kaokoland auf 120.000 geschätzt, was bei einer Weidefläche von 2.550 km² einer Besatzdichte von 47 TLU/km² entspricht. Ein Bestand von 120.000 Rindern war in dieser Region bis dahin erst zweimal erreicht worden und dann jeweils aufgrund katastrophaler Dürren wieder zusammengebrochen. Während der Dürre 1958 bis 1960 ging der Bestand auf 60.000 Tiere zurück und während der Dürre 1980-1982 sogar bis auf 16.000 Tiere.

Im Jahr 2000 dagegen war die Rinderzahl auf über 170.000 Tiere angestiegen, soviel wie noch nie zuvor in der Geschichte dieser Region. Die Besatzdichte erreicht damit den von BOLLIG (1999) geschätzten Wert der Tragfähigkeit. Vor dem Hintergrund der inzwischen kritischen Beurteilung dieses Konzepts (Kap. 2.2.5) erscheint es jedoch fragwürdig, ob für ein Weidesystem, das durch eine hohe Niederschlagsvariabilität charakterisiert ist, eine statische Tragfähigkeit benannt werden kann. Geeignete Indikatoren für zu hohe Besatzdichten werden im weiteren Verlauf dieser Arbeit diskutiert.

Besatzdichten in Omuramba

Das engere Siedlungsareal Omurambas, auf das sich während der Regenzeit die Rinder konzentrieren, hat nach eigenen Beobachtungen sowie nach Angaben von BOLLIG (pers. comm.) eine Größe von etwa 4 x 3 km (vgl. Abb. 4.2, Detailkarte Omuramba). Dies führt unter Zugrundelegung einer elliptischen Form rechnerisch zu einer Fläche von 9,4 km². Im folgenden wird für die Größe der Regenzeitweiden der grobe Wert 10 km² verwendet. Eine genauere Angabe erscheint angesichts der nicht festgelegten Grenzen der Weideflächen weder möglich noch sinnvoll.

Omuramba wird jahreszeitlich wechselnd von maximal 70-100 Menschen bewohnt, die sich auf drei bis vier permanente und mehrere temporäre Haushalte verteilen. Pro permanentem Haushalt werden vergleichsweise große Viehzahlen, nämlich 200-300 Rinder und 300-400 Stück Kleinvieh gehalten (BOLLIG pers. comm.). In der Regenzeit

1996 lag die Gesamtzahl der in Siedlungsnähe gehaltenen Rinder bei ungefähr 1.000, was während dieser Monate einer Besatzdichte von 100 Tieren pro Quadratkilometer entspricht. Die Kleinvieh-Zahl von 1.200 bis 1.500 impliziert eine Besatzdichte von maximal 150 Stück/km².

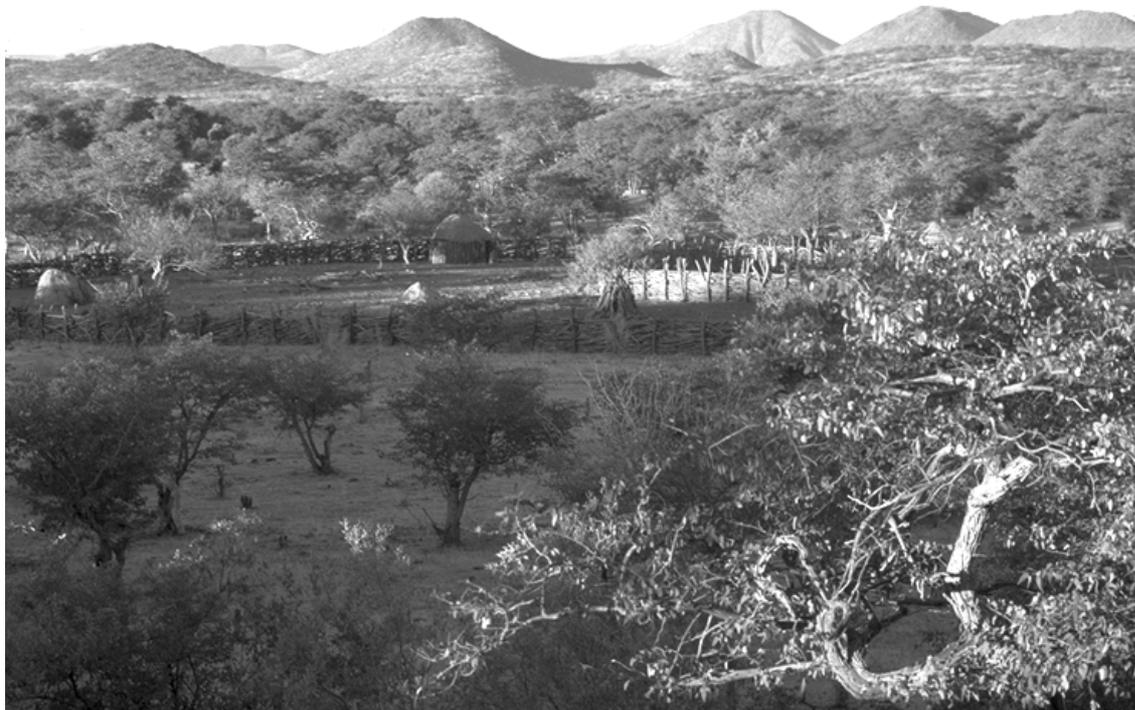


Abb.3.7: Blick von Westen auf einen permanenten Haushalt in Omuramba. Erkennbar sind neben einzelnen Hütten die stabilen Außenpalisaden aus Mopane-Holz. Im Hintergrund die Zebraberger (Aufnahme: 31. Mai 1997).

Besatzdichten Omuhonga

Das auf 30 km² geschätzte Omuhonga-Siedlungsgebiet ist deutlich dichter besiedelt. Auf einem Abschnitt von ca. 10 km haben sich in unmittelbarer Nähe des Riviers, d.h. in 100 bis 500 m Entfernung (SANDER et al. 1998), etwa 40 Haushalte angesiedelt (BOLLIG 1999). Die einzelnen Haushalte sind deutlich viehärmer als die in Omuramba. Es werden etwa 150-200 Stück Kleinvieh pro Haushalt gehalten; die Gesamtzahl von 7.500 im Jahr 1996 entspricht einer Besatzdichte von 250 Stück/km². Die Anzahl der Rinder pro Haushalt liegt bei 100-200 und damit ebenfalls niedriger als im Vergleichsgebiet. Hier eine Besatzdichte anzugeben ist schwierig, da zum einen die Größe der Weideflächen schwer zu bestimmen ist und zum anderen sogar in der Regenzeit nur ein kleiner Teil der Rinder in Omuhonga selbst gehalten wird (BOLLIG pers. comm.). Die Gesamtzahl von 5.000-6.000 Tieren führt zu einer rechnerischen Besatzdichte in der Regenzeit von maximal 200 Stück/km².

4 Material und Methoden

4.1 Untersuchungsansatz

Im Mittelpunkt der vorliegenden vegetationsökologischen Arbeit stehen strukturelle und floristische Veränderungen der Vegetation unter variablen Niederschlägen und Nutzungsintensitäten. Diese Vegetationsveränderungen können methodisch zum einen direkt über Dauerbeobachtungsflächen, zum anderen indirekt über die Gegenüberstellung von Vegetationsdaten aus Gebieten mit bekannter, divergierender Nutzungsgeschichte erfasst werden. Beide Untersuchungsansätze sind in der vorliegenden Arbeit miteinander verknüpft worden.

Wahl des Untersuchungsgebietes

Die Frage nach den zeitlichen (weniger räumlichen) Veränderungen der Vegetation des Kaokolandes erforderte von vornherein ein eng umrissenes Untersuchungsareal. Daher wurden die Feldarbeiten auf den verhältnismäßig regenreichen Nordosten des Kaokolandes konzentriert. Dies ermöglichte auch eine enge Kooperation mit den Forschungen des Wirtschaftsethnologen Michael Bollig (Sonderforschungsbereich 389 „ACACIA“, Universität Köln). Es konnten durch Interviews gewonnene Informationen zur Nutzung in den letzten 100 bis 200 Jahren ausgewertet werden, die eine gezielte Auswahl von Teilgebieten mit bekannter Nutzungsgeschichte bzw. einem unterschiedlichen aktuellen Nutzungsdruck gestatteten. Als ein Beispiel für eine intakte pastoralnomadische Nutzung wurde das Gebiet Omuramba herangezogen, das sich 35 km südlich vom Grenzfluss Kunene befindet (Abb. 3.1). Hier lag der Schwerpunkt der weideökologischen Feldarbeiten.

Weitere Untersuchungen erfolgten in Orieheke und Ombuku, zwei heute verlassene Siedlungsgebiete. Durch den Vergleich der vor unterschiedlich langer Zeit verlassenen Gebiete konnte die Regeneration der Vegetation nachvollzogen werden. In Omuhonga, einem aus exogenen Gründen seit ca. 25 Jahren eng besiedeltem Gebiet 15 km südlich von Omuramba, wurden die Folgen einer Übernutzung untersucht. Stichprobenartige Daten stammen schließlich aus der degradierten Umgebung der Distrikthauptstadt Opuwo („Opuwo Badlands“ in Abb. 3.1).

Methodischer Ansatz Monitoring

Empirische Momentaufnahmen können kausale Beziehungen bei der Vegetationsveränderung praktisch nicht aufdecken. Dies ist nur durch eine direkte Dokumentation zeitlicher Variabilität bzw. gerichteter Veränderungen möglich, was idealerweise über die Anlage von Dauerbeobachtungsflächen und deren regelmäßiges Monitoring erfolgt (BAKKER et al. 1996, HERBEN 1996). Nur so können Trends, also gerichtete Entwicklungen, von Fluktuationen unterschieden werden. Weiterhin eröffnen Dauerflächen die Möglichkeit, über den eigentlichen Beobachtungszeitraum hinaus zu extrapolieren und Vegetationsdynamiken für künftige Umweltszenarien (d.h. bei einer Neukombination der Umweltfaktoren) vorhersagen zu können. Schließlich können über solche direkten Feldstudien auch ökologische Modelle überprüft werden.

In den Jahren 1995 bis 1996 wurden insgesamt 50 Dauerbeobachtungsflächen angelegt (Abb. 4.1). Die vier bis fünf Jahre umfassenden Daten jeder einzelnen Fläche sind im Hinblick auf kurzfristige Vegetationsdynamiken interpretierbar, d.h. insbesondere hinsichtlich Schwankungen der Dominanzverhältnisse und des Arteninventars in der Grasschicht in Abhängigkeit von der saisonalen Variabilität der Niederschläge.

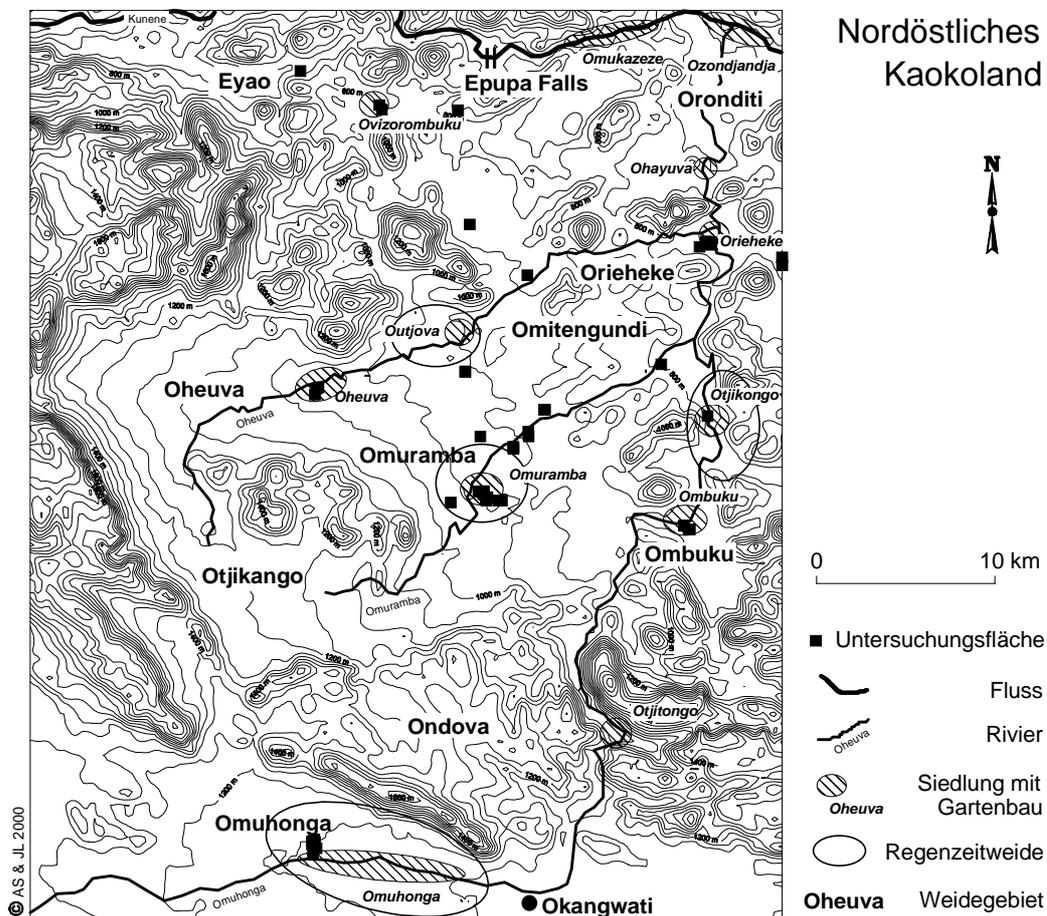


Abb. 4.1: Lage der 50 Untersuchungsflächen (sowohl unmanipulierte Dauerbeobachtungsflächen als auch Beweidungsausschlussflächen und Ernteflächen) im Untersuchungsgebiet.

Ein weiterer Umweltfaktor, die aktuelle Nutzungsintensität, wurde durch die Lage der Untersuchungsflächen in den Teilgebieten berücksichtigt. In den meisten Gebieten wurden die Dauerbeobachtungsflächen in Kleintransekten angeordnet, die von den als Regenzeitweiden genutzten Siedlungszentren zu den Trockenzeitweiden führten (Abb. 4.2 und 4.3). Durch die Anordnung eines Transektes entlang eines bekannten Umweltgradienten (hier dem Gradienten der Nutzungsintensität) können die Verteilungsmuster einzelner Pflanzenpopulationen und die dieser Verteilung zugrundeliegenden Ursachen direkt untersucht werden (WHITTAKER 1978, PFADENHAUER 1993).

Informationen zur Regenerationsfähigkeit und zur Struktur und Physiognomie der nicht durch Beweidung überprägten Vegetation wurden über Beweidungs-Ausschlussversuche gewonnen (siehe Kapitel 2.2.1). Dabei ist zu beachten, dass durch den Beweidungsausschluss kein natürlicher Zustand wiedergegeben wird, da die ursprüngliche Vegetation im Kaokoland dem Einfluss wildlebender Herbivoren ausgesetzt war.

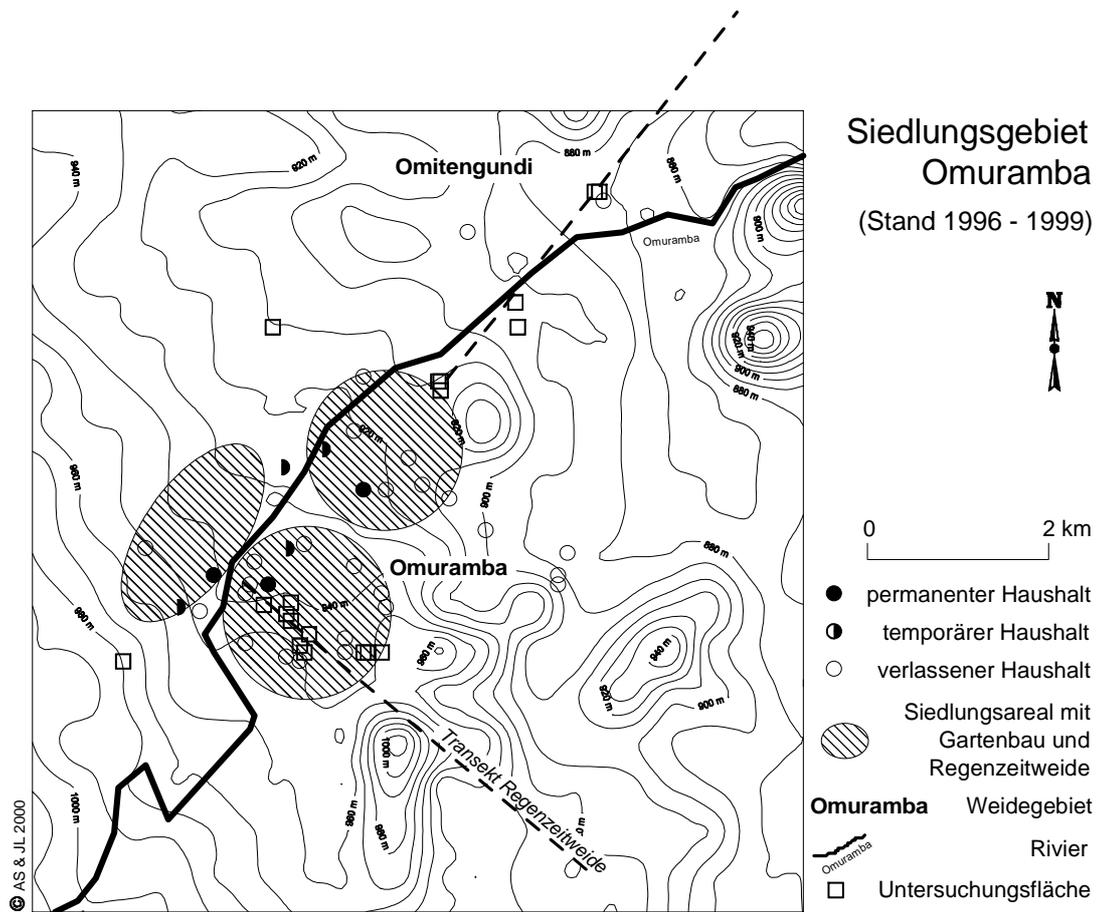


Abb. 4.2: Anordnung der Untersuchungsflächen entlang zweier Kleintransekte im Siedlungsgebiet Omuramba. Die Transekte führen von den Haushalten in Richtung auf die Trockenzeitweiden und folgen damit einem Gradienten abnehmender Nutzungsintensität.

Die Feldarbeiten wurden von Anfang 1995 bis Mitte 1999 auf acht Forschungsreisen durchgeführt. Dabei erfolgte die Erhebung vegetationsökologischer Daten jeweils zur Optimalzeit der Vegetation gegen Ende der Regenzeit bzw. zu Beginn der Trockenzeit (Anfang März bis Ende Mai). Während der Reisen zur Trockenzeit stand die Erfassung der Umweltparameter und des Baum- und Strauchbestandes im Vordergrund. Durch Befragung der Hirten und eine regelmäßige Photodokumentation der Dauerflächen zu verschiedenen Jahreszeiten (Photo-Monitoring) wurden weitere Informationen über den saisonalen Nutzungsrhythmus gewonnen.

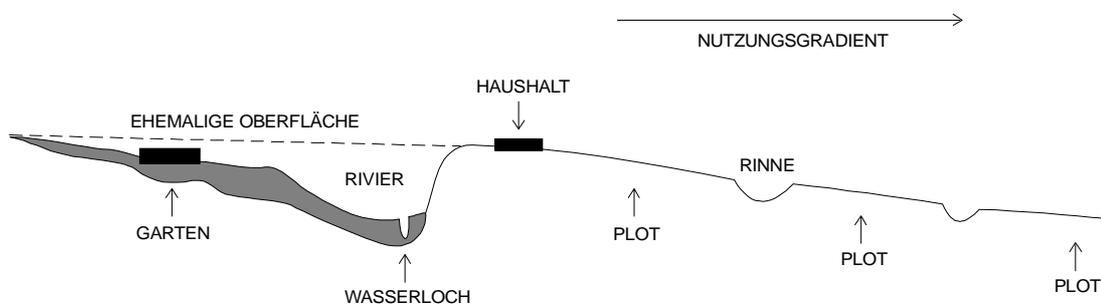


Abb. 4.3: Schematischer, stark überhöhter Querschnitt durch ein riviernahes Siedlungsgebiet in den Zebra-Bergen (Orieheke) mit der Lage von Gärten und Haushalten sowie der Position der Aufnahmeflächen entlang eines Gradienten abnehmender Nutzung.

Im folgenden werden die einzelnen Feld- und Auswertungsmethoden detailliert beschrieben. Die konzeptionellen Hintergründe zu den Methoden sind bereits im Kapitel 2 vorgestellt worden.

4.2 Umweltvariable

4.2.1 Dokumentation der ± konstanten Umwelt

Jede Untersuchungsfläche wurde ausführlich in Hinsicht auf ihre natürliche und anthropogene Umwelt dokumentiert. Neben einer Beschreibung des Landschaftstyps, der geomorphologischen und topographischen Lage einer Fläche (einschließlich Inklinatation und Exposition) gehörten dazu:

- die bodenkundliche Aufnahme eines Bodenprofils (max. 100 cm tief);
- das Abschätzen verschiedener Oberflächenstrukturen und Mikrohabitate;
- die Recherche der Nutzungsgeschichte.

Bodenprofile

Die Bodenprofilansprache folgte den Richtlinien der AG BODENKUNDE (1994) und umfasste für jeden Horizont eine Einschätzung der effektiven Lagerungsdichte und des Gefüges. Der Skelettanteil wurde an der Profilwand visuell geschätzt. Nach der Profilansprache wurde aus den unterscheidbaren Schichten (die nicht in jedem Fall identisch mit Bodenhorizonten s.str. waren) unter Zerstörung des Gefüges Proben gezogen.

Oberflächenstrukturen

Da in ariden Gebieten die Struktur der Bodenoberfläche einen wichtigen Standortfaktor darstellt (sie hat z.B. großen Einfluss auf die Infiltrationsrate), wurde der Anteil des Grobskeletts (Felsblöcke > 60 cm / Steine 6,3-60 cm), des Feinskeletts (Grob- und Mittelkies 0,63-6,3 cm / Feinkies 2 mm-0,63 cm), des unverkrusteten Feinmaterials (< 2 mm) sowie des durch chemische bzw. biologische Prozesse verkrusteten Feinmaterials an der Oberfläche geschätzt.

Geländeeinheiten

Verschiedene Geländeeinheiten wurden (teilweise in Zusammenarbeit mit dem Geographen Heinz Sander, vgl. SANDER et al. 1998) als Ausdruck der Differenzierung eines Habitats in Mikrohabitate klassifiziert und ihr Anteil auf jeder Untersuchungsfläche bestimmt. Im Untersuchungsgebiet ließen sich folgende Geländeeinheiten abgrenzen:

Einheit 1: Reines Feinmaterial

1.1 Erosionsrinne (verfüllt/unverfüllt)

1.2 Feinmaterial (locker/verfestigt)

1.3 Verkrustetes Feinmaterial

1.4 Erosionsreste, d.h. erosionsbedingte „Sockel“ der Bäume

Einheit 2: Konkretionen an der Oberfläche

2.1 Kalkkonkretionslage

Einheit 3: Fluviatil abgelagertes Gestein an der Oberfläche

3.1 Schotterflur (dichtgepackt/licht)

3.2 kiesige Schotterflur

Einheit 4: Lokales Verwitterungsmaterial an der Oberfläche

4.1 Grobschutt

4.2 Feinschutt, meist Quarzgrus

Einheit 5: Anstehendes Gestein an der Oberfläche

5.1 Anstehendes

Auf einem Teil der Untersuchungsflächen wurden die Geländeeinheiten kartiert, wobei genauer differenziert wurde als bei den Schätzungen (s. Angaben in Klammern, z.B. „verfüllt/unverfüllt“). Diese Kartierungen dienen nicht allein der Dokumentation der Dauerflächen, sie bieten auch die Möglichkeit, bei einer Neukartierung nach einer gewissen Zeitspanne Veränderungen der Standortbedingungen quantifizieren zu können. Weiterhin können die Mikrohabitatpräferenzen der ebenfalls kartierten holzigen Arten auf Plotkarten dargestellt werden.

Nutzungsgeschichte

Bei der Rekonstruktion der Nutzungsgeschichte eines Teilgebietes konnte weitgehend auf Vorarbeiten des Ethnologen Michael Bollig zurückgegriffen werden (BOLLIG pers. comm., BOLLIG 1999).

4.2.2 Zeitlich variable Parameter

Die Vegetation ist sowohl im Raum als auch in der Zeit Veränderungen unterworfen. Dabei sind Veränderungen in der Zeit (Dynamiken) aufwendiger zu erfassen als solche im Raum: Von einem gegebenen Zeitpunkt aus sind nur indirekte Rückschlüsse über vergangene Dynamiken (z. B. über retrospektives Monitoring, TRAXLER 1997) und in gleicher Weise nur sehr vage Voraussagen für die Zukunft möglich. Im Rahmen dieser Arbeit wurden Dynamiken der Vegetation im direkten Zusammenhang mit den zeitlichen Variablen des Niederschlags und der aktuellen Nutzung untersucht.

Niederschlag

Aufgrund der enormen Bedeutung der saisonalen Niederschlagsmenge und –verteilung für die Vegetationsdynamik erschien es nicht ausreichend, allein die lückigen und teilweise fehlerhaften Daten der beiden mindestens 70 km entfernten Klimastationen Opuwo und Chitado für das Untersuchungsgebiet zu nutzen oder Daten zu interpolieren. Daher wurde auf verschiedene räumlich höherauflösende oder exaktere Messungen

zurückgegriffen. Pater Zaby von der Missionsstation der Römisch-Katholischen Kirche in Opuwo stellte seine privaten Regenaufzeichnungen der Jahre 1993 bis 2001 zur Verfügung. Das Agricultural Office in Okangwati (10 km östlich von Omuhonga) machte die unveröffentlichten Regenmessungen 1997-2001 zugänglich. Sehr genaue Daten aus den Jahren 1993 bis 1995 wurden von Vicky Hutchinson im Omarunga-Touristencamp an den Epupa-Wasserfällen aufgezeichnet.

Eine in der Trockenzeit 1995 in Omuramba installierte vollautomatische Klimastation lieferte aufgrund eines überhitzungsbedingten Ausfalls des Datenloggers nur Daten für den Zeitraum von Oktober bis Dezember 1995. Ähnlich schlechte Erfahrungen mit baugleichen Klimamessgeräten gibt es aus südlicher gelegenen Gebieten des Kaokolandes (BECKER pers. comm.). Da nur eine regelmäßige Wartung der Station zu befriedigenden Messergebnissen geführt hätte, diese aber im Untersuchungsgebiet nicht gewährleistet werden konnte, wurde die Station im Mai 1996 wieder demontiert.

Statt dessen erfolgten Niederschlagsmessungen im Untersuchungsgebiet mittels handelsüblicher Regenmesser aus Kunststoff. Die Ablesungen übernahmen Michael Bollig (1994-1995), Anke Kuper (1995-1998), sowie Eckhart Freyer und andere Mitarbeiter des Explorationscamps der Firma Ambase Exploration (1998-1999). Von Beginn der Regenzeit 1994/95 bis zum Ende der Regenzeit 1998/99, d.h. der gesamten für die Auswertung in dieser Arbeit relevanten Periode, liegen somit aus Omuramba komplette Daten vor. In der Trockenzeit 1996 wurden zusätzlich fünf weitere Messgeräte entlang des Omuramba-Trockenzeitweidentransektes und in Omuhonga installiert und bis zum Ende der Regenzeit 1997/98 regelmäßig abgelesen. Diese Daten ermöglichen differenzierte Aussagen über Menge sowie räumliche und zeitliche Verteilung der Regenfälle im Untersuchungsgebiet.

Klassifikation der Niederschläge

Für den Zweck der direkten Gradientenanalyse wurden die Regenfälle klassifiziert. Die Klassengrenzen für die intersaisonalen Unterschiede („quantitative Variabilität“) basieren größtenteils auf den in Abschnitt 3.3 angegebenen Grenzwerte für „normale“ Regenfälle sowie für „extreme“ Abweichungen vom Mittelwert (je nach Autor 25 % oder 50 %). Da für Omuramba noch kein langjähriger Mittelwert errechnet werden kann, sind die Mittelwerte durch einen Vergleich der dort aufgezeichneten Niederschläge mit den Daten aus Opuwo extrapoliert worden. Des Weiteren ist auch ein Abgleich mit Befragungen der lokalen Bevölkerung, ob sie die jeweilige Regenzeit als „gut“, „normal“ oder „schlecht“ erlebt hätte, vorgenommen worden.

Weiterhin spielen außer der Menge auch eine günstige bzw. ungünstige Verteilung der einzelnen Regenereignisse in einer Regenzeit („zeitliche Variabilität“) eine große Rolle. Nach Feldbeobachtungen führen zu Beginn der Regenzeit Abstände zwischen Regenereignissen von mehr als vier Wochen zu einem Absterben der bereits ausgekeimten Individuen (A. KUPER pers. comm.), offenbar weil diese noch nicht über ein tiefergehendes Wurzelsystem verfügen. Gegen Ende der Regenzeit dagegen haben größere Lücken zwischen den einzelnen Regenfällen weniger tiefgreifende Auswirkungen.

Die zeitliche Variabilität ist bisher noch nicht in einem eigenen Klassifikationssystem fassbar; ihr Einfluss wird daher im Rahmen dieser Arbeit nur grob abgeschätzt und in die Klassifikation der intersaisonalen Variabilität integriert. Sind die einzelnen Regenereignisse ungünstig verteilt, dann wird das Jahr in die nächstuntere Klasse abgestuft.

0: extremes Trockenjahr mit keinem oder < 50 % des mittleren Niederschlags, oder sehr wenigen, ungünstig verteilten Regen;

1: sehr wenig (50 bis <75 %) Regen, oder wenige, ungünstig verteilte Regenfälle;

2: wenig (75 bis <90 %) Regen, oder normale Regenfälle mit ungünstiger Verteilung;

3: normaler Niederschlag (90-110 %);

4: viel Niederschlag (>110 bis 125 %);

5: sehr viel Niederschlag (mehr als 125% bis 150 %),

6: extremes Feuchtjahr mit mehr als 150 % des mittleren Niederschlags.

Um die Plausibilität der Grenzziehungen zu prüfen, wurde eine langjährige Messreihe herangezogen. Eine Auswertung der 51 Jahre umfassenden Daten aus Ombalantu zeigt, dass in 14 % der Jahre weniger als 50 % des mittleren Niederschlags gefallen sind. Sehr wenig Niederschlag war in 11 % der Jahre zu verzeichnen; nach KEMPF (1994) handelt es sich hier bereits um „extreme Trockenjahre“. Wenig Niederschlag fiel in weiteren 24 % der Jahre, und durchschnittlicher Niederschlag war in 14 % der Jahre aufgezeichnet worden. Umgekehrt hatten 8 % der Jahre gute Regenfälle, 17 % der Jahre sehr gute und 12 % extrem gute Niederschläge. Diese Verteilung der Jahre auf die einzelnen Klassen spricht dafür, dass sie für ökologische Interpretationen sinnvolle Einheiten darstellen.

Aktuelle Nutzung

Als zeitlich variable Größe wurde weiterhin die aktuelle Nutzung der Untersuchungsflächen (vor allem durch Beweidung) berücksichtigt. Dies geschah einmal quantitativ als Entfernung zur nächsten Siedlung und zum anderen qualitativ durch die Einteilung in sechs Kategorien, basierend auf der Recherche der lokalen Nutzungsintensität. Folgende Kategorien kamen zur Anwendung:

1: ungenutzt (wenigstens drei Jahre ausgezäunt);

2: seit kurzem ungenutzt (bis zu drei Jahre ausgezäunt);

3: leicht genutzt (Notweiden, für Dürrezeiten);

4: moderat genutzt (reguläre Trockenzeitweiden);

5: intensiv genutzt (Regenzeitweiden unter traditioneller Nutzung);

6: extrem genutzt (durch exogene Gründe stark übernutzt).

Die Rangzahlen ermöglichen eine ordinale Skalierung der Nutzungsintensität für statistische Auswertungen. Wegen der intensiven pastoralnomadischen Nutzung des Untersuchungsgebietes war es nicht möglich, ursprüngliche (d.h. bisher noch nie als Rinderweide genutzte) Flächen aufzunehmen. Daher fehlt dem System die Kategorie „durch Wildtiere genutzt“. Die natürliche Vegetation unter dem Einfluss von

Wildtierbeweidung ist nicht bekannt. Sie wird aber den Kategorien 1 und 2 ähneln. Dabei ist zu berücksichtigen, dass beim Durchzug großer Wildtierherden kurzfristig (intensiv genutzte) höhere Kategorien erreicht sein werden. Die vorgenommene Aufspaltung ist eine pragmatische Lösung des Problems, dass eine jährliche Erfassung nur den aktuellen Nutzungszustand berücksichtigen sollte, dies im Fall der Beweidungsausschlussflächen jedoch wegen der besonderen Nutzungsgeschichte zu kurz greift: Die Vegetation einer frisch gezäunten Fläche trägt automatisch noch deutliche Nutzungsspuren aus der Zeit vor dem Beweidungsausschluss.

Das gewählte Einteilungssystem entspricht weitgehend der in Südafrika etablierten Klassifikation der Beweidungsintensität (under-utilized / light use / moderate use / severe use / overutilized). In diesem System steht die Intensität der Nutzung im Vordergrund (BOSCH & JANSE VAN RENSBURG 1987). Die Klasse „under-utilized“ ähnelt den beiden in der vorliegenden Arbeit festgelegten Nutzungskategorien für den Beweidungsausschluss.

4.2.3 Bodenanalytik

Eine Bodentypenanalyse ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht vorgenommen worden, da häufig keine Böden s.str. vorliegen. Statt dessen erfolgt eine Typisierung der Böden mit den bereits vorgestellten Variablen Bodenmächtigkeit, Oberflächenstruktur und Skelettfraktion, sowie mit physikalischen und chemischen Eigenschaften des Feinbodens.

Die Bodenproben wurden im Kölner Labor der Arbeitsgruppe Vegetationsökologie analysiert. Nach dem Absieben des Skelettanteils wurden die im folgenden beschriebenen physikalischen und chemischen Bodeneigenschaften bestimmt:

Physikalische Bodenmerkmale

Die Bestimmung der **Bodenart** erfolgte nach der „Bodenkundlichen Kartieranleitung“ (AG BODENKUNDE 1994) mittels Fingerprobe. Dazu wird der befeuchtete Boden geknetet und entsprechend seiner Formbarkeit und Bindigkeit den Bodenarten-Untergruppen zugeordnet. Zur „internen Eichung“ dieses teilweise bearbeiterabhängigen Verfahrens wurden Proben mit bekannter Korngrößenzusammensetzung herangezogen. Die Korngrößenanalysen waren zuvor am Geographischen Institut der Universität Köln an Proben vorgenommen worden, die aus gemeinsam bearbeiteten Bodenprofilen stammen (vgl. BRUNOTTE & SANDER 2000a, 2000b).

Die **Farbansprache** der trockenen Bodenproben erfolgte nach den von MUNSELL (1994) erstellten Farbtafeln. Die Farbe wird hiermit durch drei Merkmale in Form einer Symbolkombination charakterisiert (SCHROEDER 1992:64-65). Der Farbton (engl. hue) beschreibt die spektrale Zusammensetzung der Farbe und wird durch eine Zahl und ein oder zwei Buchstaben angegeben, die für die Hauptfarbe bzw. für die Übergänge zwischen den Farben stehen. Die Farbhelligkeit (engl. value) liegt zwischen 1 (dunkel) und 10 (hell), die Farbsättigung (engl. chroma) ebenfalls zwischen 1 (blass) und 10 (leuchtend). Da feuchter Boden das Licht schwächer reflektiert als trockener, erscheinen feuchte Böden dunkler und zeigen intensivere Farben als trockene. Dies ist beim Vergleich der erhobenen Bodenfarben mit anderen Daten zu beachten.

Chemische Bodenmerkmale

Die Messung des **pH-Wertes** erfolgte elektrometrisch in einer Suspension mit Salzlösung. Zum Einsatz kam das pH-Meter Modell pH90 der Firma WTW. Um den Suspensionseffekt auszuschalten, wurde bei der Messung eine 0,01M CaCl₂-Lösung eingesetzt. Das Salz verdrängt die H⁺-Ionen an den Austauschern, so dass die Gesamtacidität der Bodenlösung gemessen wird, die 0,4 bis 0,8 pH-Einheiten unter der aktuellen Acidität liegt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1989). Es wurden 4,0 g Feinboden eingewogen und mit 10 ml 0,01M CaCl₂-Lösung versetzt. Die Suspension wurde mit einem Glasstab kurz gerührt und eine Stunde stehengelassen. Nach zehnmütiger Messdauer wurde der Wert abgelesen.

Der **Salzgehalt** des Bodens wurde durch die Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit ermittelt, da elektrischer Strom durch Wasser besser fließt, je höher dessen Ionenkonzentration ist. Dazu wurde eine Suspension aus 2,0 g Feinboden und 10 ml bidestilliertem Wasser hergestellt. Nach 30 Minuten erfolgte die Messung mit dem Leitfähigkeitsmessgerät LF537 der Firma WTW. Ein stabiler Wert stellte sich nach etwa fünf Minuten ein.

Der **Carbonatgehalt** wurde mittels Salzsäureprobe bestimmt. Dazu wird 10 %ige Salzsäure (HCl) auf den Feinboden geträufelt und der Carbonatgehalt nach der Stärke von hör- und sichtbaren Reaktionen abgeschätzt (AG BODENKUNDE 1994). Mit dieser Methode werden überwiegend Calcit (CaCO₃) und Dolomit (CaMg[CO₃]₂) erfasst. Die Reaktion mit Dolomit und weiteren Carbonaten erfolgt verzögert und weniger heftig.

4.3 Dauerbeobachtungsflächen

Eine Dauerbeobachtungsfläche oder Dauerfläche, Plot (engl. permanent plot) ist ein wesentliches Instrumentarium für vegetationsökologisches Monitoring. Sie definiert sich nach FISCHER & KLOTZ (1996, zitiert nach TRAXLER 1997:43) als

„Räumlich zusammenhängender, dauerhaft festgelegter, in der Regel markierter Ausschnitt aus einer Phytozönose, auf dem der Zustand der Vegetation (Beispiel: Artmächtigkeiten, Biomasse, Strukturmerkmale usw.) mit identischer Methode wiederholt erfasst wird.“

Dabei kann die Flächengröße in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur von wenigen Quadratzentimetern bis zu mehreren hundert Quadratmetern variieren (TRAXLER 1997). Die insgesamt 40 nicht eingezäunten Dauerbeobachtungsflächen (Beweidungsausschlussflächen s. Kapitel 4.6) hatten eine einheitliche Größe von 1.000 m² (20 x 50 m). Dies erschien in mehrfacher Hinsicht eine sinnvolle Plotgröße. Da zwischen Plotgröße und Schätzungsgenauigkeit eine monotone Abhängigkeit besteht (KENKEL & PODANI 1991), wird empfohlen, unter Berücksichtigung der gegebenen zeitlichen Einschränkungen die größtmögliche Plotfläche zu verwenden. Flächen von mehr als 1.000 m² waren im Untersuchungsgebiet jedoch so unübersichtlich, dass der Bearbeitungsaufwand im Vergleich zum Informationsgewinn unverhältnismäßig anstieg.

Für die Baumschicht bzw. die damit assoziierten Arten der Grasschicht war selbst auf 1.000 m² großen Untersuchungsflächen noch nicht das Minimumareal erreicht (vgl. Kapitel 2.4.1). Wie Abb. 4.4 zeigt, flacht die nach funktionellen Pflanzentypen aufgeschlüsselte Art-Areal-Kurve in der offenen Mopane-Savanne des Untersuchungsgebiets bei einer Fläche von etwa 10-40 m² ab, um mit dem Hinzutreten der Bäume wieder anzusteigen. Dies ist damit zu erklären, dass es sich bei Savannen auf der untersuchten

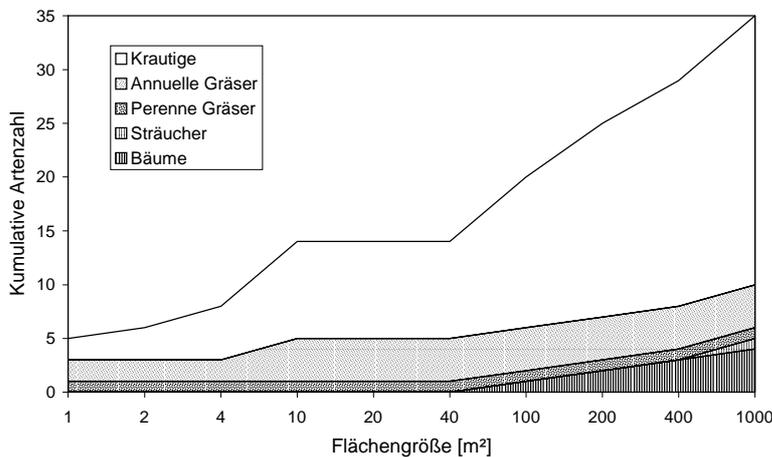


Abb. 4.4: Art-Areal-Kurven für Pflanzenfunktionstypen auf einer insgesamt 1.000 m² großen Untersuchungsfläche (Plot 2947,5). Durch die annähernde Verdoppelung der Flächengrößen zwischen jedem einzelnen Aufnahmeschritt ist die Artenzahl gegen den Logarithmus der Fläche aufgetragen (vgl. Kapitel 2.4.1).

allem von dikotylen, einjährigen Arten (Krautigen). Diese Mikrohabitate nehmen jedoch nur einen geringen Prozentsatz der Gesamtfläche ein und leisten einen entsprechend geringen Beitrag zur Produktivität der Grasschicht. Angesichts der in dieser Arbeit verfolgten weideökologischen Fragestellung wurde daher mit einer Flächengröße von 1.000 m² der bestmögliche Kompromiss gewählt. Hiermit wird sowohl der Flächengröße als auch einer ausreichenden Artenzahl Rechnung getragen.

Für etliche vegetationsökologische Fragestellungen ist weiterhin die Form einer Untersuchungsfläche von großer Bedeutung (FORTIN 1999). Eine langgezogene rechteckige Form der Plots vereinfacht meist die Abgrenzung möglichst homogener Flächen. Im Untersuchungsgebiet konnten die Längsseiten z.B. parallel zu Fließrinnen oder rechtwinklig zu kleinräumigen Gradienten plaziert werden. Sowohl empirische Studien als auch biomathematische Berechnungen haben zudem gezeigt, dass bei der Verwendung langgezogen-rechteckiger Untersuchungsflächen eine verhältnismäßig kleine Flächenzahl ausreicht, um repräsentative Daten für einen bestimmten Vegetationstyp zu gewinnen (KNAPP 1984, SCHULTE 1994).

Die Eckpunkte der Dauerbeobachtungsflächen wurden entsprechend den Empfehlungen TRAXLERS (1997:77ff.) redundant auf verschiedenen Erkennungsebenen markiert. Als leicht sichtbare oberirdische Markierung dienten ca. 30 cm hohe Steinhäufen, als schwer sichtbare oberirdische Markierung Eisenheringe. Weiterhin wurde eine unterirdische Markierung durch flachgründig vergrabene Magnete vorgenommen, die einen Durchmesser von knapp drei Zentimeter hatten. Im Gelände erwies sich allerdings

räumlichen Maßstabsebene zwangsläufig nicht um homogene, sondern um heterogene Bestände handelt, da die Baumschicht hier „diskontinuierlich“ ist (vgl. hierzu Kapitel 2.1). Unter den Bäumen sind ganz andere Mikrohabitatbedingungen anzutreffen als in der Freifläche, und daher findet sich hier ein spezialisiertes, meist sehr schattenliebendes Arteninventar, vor

(entgegen den Angaben in TRAXLER 1997:80) das Wiederauffinden der Plotecken mittels eines Magnetsuchgeräts als nicht praktikabel, weil in einigen Teilgebieten magnetisches, eisenoxidhaltiges Gestein an der Oberfläche lag. Hingegen bewährte sich der kombinierte Einsatz von GPS (Global Positioning System), Handskizzen und Fixed-Point-Photographien. Das GPS gab zusammen mit den Skizzen die Möglichkeit, sich einem der eingemessenen Eckpunkte bis auf wenige Meter zu nähern. Die Photographien ermöglichten, auch für den Fall dass die Steinhäufen durch Menschen oder Vieh verstreut worden waren, die Lage der Plotecke über den Wuchsort benachbarter Bäume zu lokalisieren. Zur Bearbeitung wurden die Seiten der Aufnahmeplatten mit Maßbändern begrenzt. Die prozentuale Deckung jeder Art wurde visuell geschätzt.

4.4 Spezielle Methoden zur Untersuchung der Grasschicht

4.4.1 Populationsdichte

Die Populationsdichte der krautigen Vegetation war Gegenstand detaillierter Untersuchungen. Jährlich wurden sämtliche Individuen annueller und perennierender Arten auf den zehn ersten Quadratmetern der „Nested Plots“ ausgezählt. Dabei wurde zusätzlich vermerkt, ob die Individuen in der entsprechenden Vegetationsperiode durch Trockenheit, Verbiss oder aufgrund ihres Alters vegetativ geblieben waren oder ob sie zur generativen Fortpflanzung gelangen konnten. Da die Zugehörigkeit jedes Quadratmeters zu einem bestimmten Mikrohabitatyp bekannt war, konnten – ergänzend zu den allgemeinen, plotweise erhobenen Angaben zum bevorzugten Mikrohabitat einer Art – die Standortpräferenzen kleinräumig dokumentiert werden. Die Datenerhebung in vier aufeinanderfolgenden Jahren ermöglichte darüber hinaus Rückschlüsse auf Veränderungen der Standortpräferenzen in Abhängigkeit vom Niederschlag.

4.4.2 Produktivität

Die in einem bestimmten Zeitraum entstandene pflanzliche Biomasse pro Flächeneinheit nennt sich (Netto-)Primärproduktion (MILNER & HUGHES 1970). Die Primärproduktion oberirdischer Pflanzenorgane einer Weide während eines Jahres wird als Weideertrag oder auch Weideproduktivität bezeichnet und meist als Trockenmasse pro Hektar und Jahr ausgedrückt (GLATZLE 1990:69). Die genaueste Methode zur Ertragsbestimmung ist die Durchführung von Probeschnitten (MILNER & HUGHES 1970). Die Probenzahl und deren Größe richtet sich nach der Heterogenität der Weide und an der angestrebten Präzision der Ertragsermittlung. Mit zunehmender Anzahl beernteter Flächen nimmt der Messfehler naturgemäß ab (GRABHERR & SCHULZ 1982). In der Grasschicht sollte die Schnittfläche einer Einzelprobe (nach MCINTYRE 1978, zitiert aus GLATZLE 1990:70) ein Mehrfaches der Ausdehnung dominanter Einzelpflanzen betragen, um die Varianz zwischen den Einzelproben gering zu halten. Meist liegt die Größe der Einzelflächen zwischen 500 cm² und mehreren Quadratmetern.

Da die Ernteversuche in der vorliegenden Arbeit nicht allein der Ertragsbestimmung dienten, sondern auch Aufschlüsse über die genauen quantitativen Dominanzverhältnisse in der Grasschicht geben sollten, wurden die sieben Probenflächen mit 25 m² verhältnismäßig groß gewählt. Auf ihnen wurde sämtliches oberirdische Pflanzenmaterial am Ende jeder Regenzeit manuell geerntet und im luftgetrockneten Zustand ausgewogen, ab 1996 nach Arten getrennt. Korrekterweise hätten die Pflanzenproben bei 80°C im Trockenschrank getrocknet werden müssen; dies war unter Feldbedingungen jedoch nicht möglich. Auch ein Transport der zum Teil sehr voluminösen Proben nach Windhoek erschien nicht praktikabel. Eine versuchsweise nachträgliche 80°C-Trocknung von Proben, die im Feld luftdicht verpackt worden waren, führte nicht zu einem messbaren Gewichtsverlust. Die mehrwöchige Trocknung unter Feldbedingungen erwies sich somit – wohl aufgrund der geringen relativen Luftfeuchtigkeiten und der hohen Temperaturen im Versuchszelt – als ausreichend.

Auf jeweils zehn Quadratmetern der Flächen wurden ab 1996 die geernteten Individuen – wiederum nach Arten getrennt – ausgezählt, um Informationen über die räumlichen und zeitlichen Schwankungen der Individualgewichte zu gewinnen. Das Abernten identischer Flächen in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren führt unter den im nördlichen Kaokoland herrschenden Bedingungen kaum zu Untersuchungsartefakten. Die Flächen werden erst nach der Ausbreitung der überwiegenden Mehrheit der Diasporen abgeerntet. Da normalerweise auch gegen Ende der Trockenzeit sämtliche oberirdische Biomasse annueller Arten von den Flächen um Omuramba durch Beweidung, Vertritt, Verwehen und (in geringem Umfang) natürlichen Abbau verschwunden ist, gleichen die Ausgangsvoraussetzungen auf den Ernteflächen zu Beginn einer Regenzeit denen auf den Vergleichsflächen.

4.5 Spezielle Methoden zur Erfassung des Baum- und Strauchbestandes

4.5.1 Feldmethoden

Als Schlüsselart für das Verständnis der Ökosysteme im Kaokoveld kann die Baumart *Colophospermum mopane* (Familie *Fabaceae*, Unterfamilie *Caesalpinioideae*) angesehen werden, da sie in weiten Gebieten des Kaokolands unter unterschiedlichen klimatischen und edaphischen Bedingungen vorkommt (BECKER 2000, BECKER & JÜRGENS 2001). Sie bildet – wie auch in den anderen Teilen ihres Verbreitungsgebiets im südlichen Afrika – oft nahezu monotypische Bestände (SCHOLES 1990:147). Informationen über die Populationsbiologie und Demographie dieser Art zu gewinnen war insbesondere für die Frage nach nutzungsbedingten Veränderung des Baumbestandes essentiell. Voraussetzung für eine demographische Untersuchung dieser Art waren grundlegende Kenntnisse der Bauart, der Wachstums- und Entwicklungsmuster und der Plastizität ihres Verhaltens, und hier besonders die Reaktion auf Verbiss und Holzeinschlag. Detailwissen hierzu konnte durch Feldbeobachtungen während der Forschungsreisen gewonnen werden. Die Aufenthalte in Regen- und Trockenzeiten 1995 bis 1999 ermöglichten weiterhin die Unterscheidung der Reaktionen auf unterschiedliche Umweltbedingungen und Störungen.

In den Jahren 1995 bis 1996 erfolgte eine Kartierung des Mopane-Bestandes aller Dauerbeobachtungsflächen auf Individuenniveau. Auf den Flächen wurde ein enges Vermessungsnetz (5x5 m) ausgelegt und die x/y-Koordinaten jedes Individuums auf den Dezimeter genau erfasst. Die Einmessung erforderte die Hilfe eines Feldassistenten, wobei eine Person jeweils die x-Koordinate und die andere Person gleichzeitig die y-Koordinate des Wuchspunktes bestimmte.

Für jedes Individuum wurden eine Reihe von Merkmalen erhoben. Die Aufnahmemethodik wurde zum großen Teil im Rahmen der vorliegenden Arbeit entwickelt; die Erhebung der Individuenmaße richtete sich nach NOTT & STANDER (1991) und TIETEMA (1993).

- **Individuenmaße:** Höhe des höchsten lebenden Pflanzenteils und Kronendurchmesser auf den Dezimeter genau, der Stammumfang in Knöchelhöhe auf den Zentimeter genau. Da sich die Baumindividuen in Savannen häufig schon kurz über der Bodenoberfläche verzweigen, ist der tiefe Messpunkt des Stammumfangs praktikabler als die in tropischen oder temperaten Wäldern vorgenommene Messung in Brusthöhe. Dies gilt besonders für Mopane (COE 1991:50, TIETEMA 1993:258).
- **Schädigung durch Verbiss:** Als Prozentwert geschätzter aktueller Verlust von oberirdischem Pflanzenvolumen durch Verbiss.
- **Schädigung durch Holzeinschlag:** als Prozentwert geschätzter Verlust an Kronenvolumen einschließlich Stammvolumen zum Zeitpunkt der Schädigung (alt/jung/rezent). Bei mehrfachen Einschlägen eines Individuums wurde für jedes einzelne Einschlagereignis ein Schätzwert des Kronenverlustes sowie das ungefähre Alter der Schädigung notiert.
- **Wuchs:** Je nach der Wasserversorgung eines Standorts weist Mopane einen baum- oder einen buschförmigen Wuchs auf (THOMPSON 1960). Weiterhin kann der Wuchs auch nutzungsbedingten Veränderungen unterworfen sein. Zur Orientierung über die Wuchsform der Baumindividuen in Abhängigkeit von Standortbedingungen und Schädigungen wurde im Feld ein Einteilungssystem für die Stämme entwickelt (Abb. 4.5). Primäre Stämme (α) sind solche, die bei einem ungestörten Wuchs des Individuums gebildet werden. Im Untersuchungsgebiet haben die Individuen zumeist einen baumförmigen Wuchs und daher nur einen einzelnen Primärstamm. Nach einem schädigungsbedingten Zurücksterben des Individuums bis zum Boden können sich sekundäre Hauptstämme (β_2) bilden, die bei einer genauen Untersuchung des Stammgrundes klar von einem Primärstamm unterscheidbar sind. Ist der Baum nicht komplett geschädigt, bilden sich häufig neue führende Stämme in einiger Entfernung zum Boden aus (β_1). Bei einer weiteren Schädigung kann es sogar zur Bildung tertiärer Stämme (γ) bzw. eines tertiären Neuaustriebs kommen. Gerade die Unterscheidung zwischen primären und sekundären Stämmen ist für die Auswertung des Schädigungsausmaßes einer Population von großer Bedeutung. Für jedes Individuum wurde daher die Anzahl primärer, sekundärer und tertiärer Stämme sowie der Umfang des mächtigsten Stammes jeder Gruppe notiert.
- **Altersklasse:** Zur Abschätzung der verschiedenen Zeitabschnitte im Lebenszyklus von Mopane wurde eine Einordnung in Altersklassen vorgenommen. Diese basieren

auf den von RABOTNOV (1945; zitiert nach URBANSKA 1992:114ff.) konzipierten Alters-Entwicklungsstufen. Unterschieden werden Keimlinge (Altersgruppe 0), circa ein- bis fünfjährige Subjuvenile (Altersgruppe 1), Juvenile (Altersgruppe 2), junge generative Individuen (Altersgruppe 3), alte generative Individuen (Altersgruppe 4) sowie Senile (Altersgruppe 5). Die Gruppen entsprechen ungefähr denen, die EYLES (1974) anhand eigener Feldbeobachtungen für Mopane aufgestellt hat (seedling, shrub, sapling, young tree, mature tree, senescing tree). Im Feld war es gelegentlich schwierig, die einzelnen Perioden voneinander abzugrenzen; dies ist ein generelles Problem der Alters-Entwicklungsstufen (URBANSKA 1992:114).

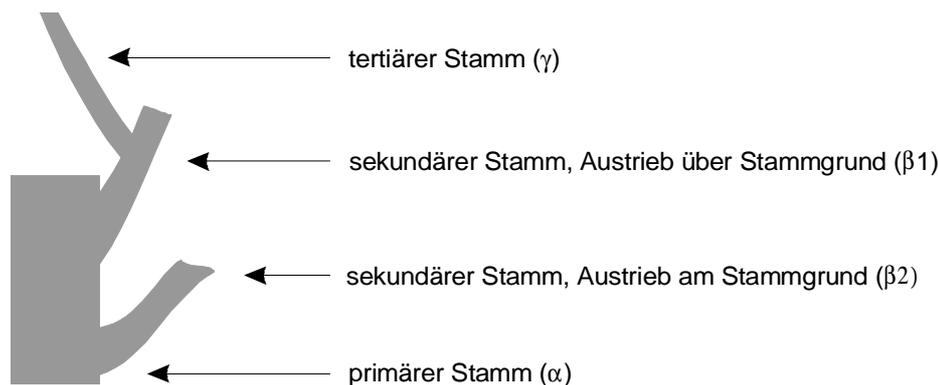


Abb. 4.5: Schematische Darstellung der verschiedenen Stammgruppen. Primäre Stämme (α) werden nach einer Schädigung durch sekundäre Stämme ersetzt ($\beta 1$ bzw. $\beta 2$). Nach einer weiteren Schädigung können tertiäre Stämme (γ) auftreten.

Über die detaillierte Erfassung der Mopane-Populationen hinaus wurden alle Individuen anderer holziger Arten auf den 1.000 m² großen Gesamtflächen einzeln eingemessen sowie deren Höhe, Kronendurchmesser, Altersklasse, ggf. Stammumfang und Nutzungs- und Erosionsspuren dokumentiert.

4.5.2 Auswertungen

Für populationsbiologische Auswertungen müssen die erhobenen Merkmale in Bezug zum jeweiligen Alter der Individuen gesetzt werden. Als indirektes Maß für das Alter dient in dieser Arbeit der Stammumfang der Bäume. Er ist (um den Faktor π) proportional zum Durchmesser und somit auch proportional zu den mittleren jährlichen Zuwachsraten. Durchmesser und Umfang werden in der Literatur nebeneinander verwendet. Aus praktischen Gründen werden die Individuen meist eingeteilt in Klassen des Stammdurchmessers (TIETEMA 1989, TIETEMA et al. 1991) bzw. des Stammumfangs (BILLÉ et al. 1983, FROST 1987). Gelegentlich wird bei Mopane auch die Baumhöhe als Maß für das Baumalter herangezogen (LE HOUÉROU 1989:209ff., NOTT & STANDER 1991, O'CONNOR 1999); dies ist jedoch eine deutlich ungenauere Angabe. In der vorliegenden Arbeit sind Stammumfangklassen mit Abständen von zehn Zentimetern erstellt worden. Eine Ausnahme bilden die meist frisch gekeimten Individuen der Stammklasse 1 (d.h. mit einem maximalen Stammumfang von einem Zentimeter). Sie unterscheiden sich grundsätzlich von den älteren Individuen, da sie sich noch nicht erfolgreich an einem Standort etabliert haben.

Weiterhin sind die wenigen alten Individuen mit einem Stammumfang von mehr als 100 cm für einige Auswertungen nur in zwei Klassen (mit maximal 150 bzw. 200 cm Umfang) eingeteilt worden, da sonst keine statistischen Angaben zu diesen Altersgruppen möglich gewesen wären.

Genauere Altersangaben für Mopane sind wegen der noch unsicheren Korrelation zwischen Wuchsringen und Jahren (LILLY 1977, zitiert nach MUSHOVE et al. 1995:288) und wegen der standort-, alters- oder konkurrenzabhängigen Plastizität des Wachstums (SCHOLES 1990, MUSHOVE et al. 1995) bislang nicht möglich. Zumindest in Gebieten mit gelegentlichen Winterregen werden nachweislich keine deutlichen Jahresringe gebildet. Ein Winterregen im Mai 1985 führte z.B. zu einem einzigen weiten Ring für die Zeit zwischen Juli 1984 und Juni 1986 (SCHOLES 1990:148). Falls *Colophospermum mopane* – ähnlich wie andere tropische Baumarten, die unter einem klaren saisonalen Niederschlagsregime wachsen (BAAS & VETTER 1989) – im Kaokoland auswertbare Jahresringe bilden sollte, kämen auch dendrochronologische Untersuchungen in Frage. Gerade für eine ökologisch fundierte, nachhaltige Nutzung von Mopane wäre diese verlässliche Methode zur Bestimmung des Alters von immenser Bedeutung. Im Moment ermöglichen empirische Daten der durchschnittlichen Zuwachsraten bei Mopane (O'CONNOR 1991, MUSHOVE et al. 1995) wenigstens eine ungefähre Altersbestimmung der Individuen. Über das Alter der Neuaustriebe können zudem die Einschläge grob datiert werden.

4.6 Beweidungsausschlussexperimente

In jedem untersuchten Siedlungsgebiet sowie entlang des Trockenzeitweidentranssekts von Omuramba nach Omitengundi wurden Beweidungs-Ausschlussversuche durchgeführt. Die insgesamt zehn Ausschlussflächen wurden jeweils in unmittelbarer Nähe einer unmanipulierten Vergleichsfläche angelegt und hatten eine Größe von 100 m². Die Einzäunung erfolgte – teilweise durch Vermittlung von Michael Bollig – Ende 1995 und Anfang 1996 mittels Dornenverhau oder (in zwei Fällen) mit Maschendraht. Dabei verblieb ein Randstreifen von mindestens einem Meter zwischen Untersuchungsfläche und Umzäunung. Alle Flächen wurden erst nach Rücksprache mit den lokalen Haushaltsvorständen der Himba angelegt, und bei jedem Feldaufenthalt wurde die fortbestehende Notwendigkeit und Bedeutung der Umzäunung in ausführlichen Gesprächen erklärt. Idealerweise hätten die Ausschlussflächen wie die übrigen Aufnahmeflächen eine Größe von 1.000 Quadratmeter aufgewiesen, dies wurde von den Himba jedoch nicht gebilligt.

Zwei der Ausschlussplots mussten 1998 aufgegeben werden, weil sie regelmäßig geöffnet wurden und dementsprechend kein Beweidungsausschluss erzielt werden konnte. In beiden Fällen handelte es sich um Flächen, zu denen außer den informierten Anwohnern auch weitere Hirten Zugang hatten. Ein Plot lag in Omuramba in einem vielgenutzten Durchzugsgebiet. Ein weiterer lag in Omuhonga, wo außer den Himba noch weitere kleine ethnische Gruppen (wie Zemba und Twa) leben, die bei den Informationsgesprächen nicht vollständig berücksichtigt werden konnten. In Omuhonga hatte zudem von Beginn an ein Maschendraht-Zaun gestanden. Ein Großteil des Eisendrahts, der das Maschendraht-Geflecht an den Pfählen fixierte, war schon kurze Zeit

nach der Errichtung entfernt worden, wahrscheinlich von Einwohnern des nahegelegenen Ortes Okangwati.

In größerer Entfernung zu Ortschaften trat dieses Problem jedoch nicht auf. Im Laufe der Untersuchungen konnte nach Verhandlung mit den Himba daher in fünf von zehn Fällen der ursprüngliche Dornenverhau durch eine Maschendraht-Umzäunung ersetzt werden. Dies erschien aus zweierlei Gründen notwendig: Zum einen benötigten die Zäune aus Reisig aufgrund des schnellen Abbaus des Naturmaterials durch Termiten und andere Destruenten eine kontinuierliche Instandhaltung, die nur mit erheblichem Aufwand durch halbjährliche Ausbesserungsarbeiten zu leisten war. Zum anderen bestand die Gefahr, dass die breiten Zäune eine Falle für Sediment und Diasporen darstellten und (wie in Deutschland die Benjes-Hecken) Kleinsäuger und Vögel anzogen, und damit die Untersuchungsflächen in ihrer Vegetation beeinflussten.

4.7 Funktionelle Klassifikation der Arten

Die funktionelle Klassifikation von Pflanzenarten basiert idealerweise auf der statistischen Auswertung eines Merkmalskatalogs, der für jede Fragestellung individuell definiert wird (BEIERKUHNLEIN & SCHULTE 2000, SEMENOVA & VAN DER MAAREL 2000). Dies ist ein verhältnismäßig aufwendiges Verfahren, das fundierte Kenntnisse über die Morphologie und Populationsbiologie aller beteiligten Arten verlangt. Das entsprechende Grundlagenwissen zu vielen Arten des Untersuchungsgebietes liegt bisher noch nicht vor. Im Rahmen des Promotionsvorhabens von Andrea Klug sind in den Jahren 1996 bis 1998 bereits Erhebungen zur Blüh- und Fruchtphänologie, zur Reproduktion und zum Keimverhalten der krautigen Arten und der Gräser auf den Dauerbeobachtungsflächen vorgenommen worden (vgl. den Vorbericht in SCHULTE 1998); diese Daten sind jedoch bisher nur ansatzweise ausgewertet, da Andrea Klug die Arbeit an ihrer Dissertation abgebrochen hat.

In der vorliegenden Arbeit wird daher auf eine publizierte Klassifikation zurückgegriffen (SKARPE 1996). Die funktionellen Typen sind hier speziell für trockene Savannen definiert und basieren auf sehr einfach zu bestimmenden Merkmalen. Die nötige Kenntnis der aufgezählten Merkmale für die Arten des Untersuchungsgebietes stammt aus der taxonomischen und ökologischen Literatur (VOLK 1974, PALGRAVE 1983, MÜLLER 1985, GIBBS RUSSELL et al. 1990, BROMILOW 1995, DANIN 1996, SCHULZE et al. 1996, VAN WYK & VAN WYK 1997) sowie aus eigenen Feldbeobachtungen. Folgende Merkmale werden von SKARPE herangezogen:

- Lebensform nach RAUNKIAER (1907, 1934): Phanerophyten (P) / Chamaephyten (Ch) / Hemikryptophyten (H) / Geophyten (Geo) / Therophyten (T);
- Blattgröße: mesophyll: > 2000 mm² / microphyll: 200-2000 mm² / nanophyll: 20-200 mm² / leptophyll: <20 mm²;
- Lebensdauer der Blätter: Immergrün / Nichtimmergrün;
- Photosyntheseweg: C3 / C4;
- Wurzeltiefe (hauptsächliches Wurzelsystem): sehr tief: >150 cm / tief: 150-50 cm / eher flach: 50-15 cm / flach: < 15 cm.

Die von SKARPE (1996) abgegrenzten elf Pflanzenfunktionstypen werden zu Auswertungszwecken mit eigenen Kürzeln versehen.

1. Immergrüne Bäume (P scler)
2. Blattwerfende, feinblättrige Bäume (P nano)
3. Blattwerfende, großblättrige Bäume (P meso)
4. Blattwerfende, großblättrige Bäume mit kleinem Wuchs, d.h. Büsche (PN meso)
5. Sträucher (Ch)
6. Geophyten (Geo)
7. Perenne Gräser mit schmalen Blättern: a) mit sehr kleiner Wuchshöhe (HG lin nan), b) mit normaler Wuchshöhe (HG lin)
8. Perenne Gräser mit mittelbreiten Blättern, 5-10 mm (HG lanc)
9. Perenne Gräser mit breiten Blättern, > 10 mm (HG ova)
10. Annuelle Gräser (TG)
11. Annuelle Krautige, engl. forbs (TF).

Diese Klassifikation deckt sich weitgehend mit intuitiven Gruppenbildungen anderer Autoren (z.B. SOLBRIG et al 1981, SCHOLES et al. 1997) und auch mit den eigenen Überlegungen. Für einen Teil der graphischen Auswertungen (insbesondere für die Dominanzverschiebungen in der Grasschicht) wird im Laufe dieser Arbeit allerdings nicht zwischen den einzelnen funktionellen Typen der Bäume unterschieden, da die Graphiken sonst zu unübersichtlich würden. In ähnlicher Weise wird für einige graphische Darstellungen die artenarme Gruppe der perennen Gräser nicht weiter aufgeschlüsselt. Andererseits ist in der vorliegende Arbeit die Gruppe 7 – abweichend von SKARPEs Einteilung - entsprechend der sehr unterschiedlichen Wuchshöhe untergliedert worden. Des weiteren wird eine RAUNKIAERsche Lebensform aufgenommen, die SKARPE nicht in ihre Analyse einschließt, die aber von anderen Autoren als eigenständige funktionelle Gruppe für Savannen genannt wird (MONOD 1986, SCHOLES 1997). Es handelt sich hierbei um:

12. Fakultativ ausdauernde (und dann chamaephytische) Annuelle (T/Ch).

Ein Nachteil an SKARPEs Einteilung ist, dass sie in ihre Analyse nur wenige einjährige Arten einschließt. Die im Rahmen der eigenen Arbeit vorgenommene weitere Aufschlüsselung der einjährigen Arten in Gilden basiert auf Feldbeobachtungen sowie auf quantitativen Erfassungen des jährlichen Erfolgs mittels Individuenzählungen und Biomasse-Bestimmungen (vgl. Kapitel 4.4.3). Aufgrund der lückigen Datenlage konnte jedoch noch nicht für alle Arten der Grasschicht die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Gilde festgelegt werden.

4.8 Datenverwaltung

Die erhobenen Felddaten sowie die Laboranalysen der Bodenproben wurden in einer im Rahmen dieser Arbeit entworfenen relationalen Datenbank verwaltet und ausgewertet. Dadurch konnte die Datenanalyse, wie von verschiedenen Autoren empfohlen (WILDI 1986, BREUER 1997), an die fachlichen Bedürfnisse der Arbeit angepasst werden.

Beim Entwurf der einzelnen Kompartimente (Tabellen) der ACCESS-Datenbank wurde darauf geachtet, dass die Daten ohne große Reibungsverluste in entsprechende namibianische Datenbanken einfließen und dort für weitere Auswertungen zur Verfügung stehen können. Die beiden Tabellen mit vegetationspezifischen und standortbezogenen Daten wurden deshalb nicht allein den dBASE-Standards in der Arbeitsgruppe Wüstenökologie am Botanischen Institut der Universität Köln (inzwischen Universität Hamburg), sondern auch den Datenformaten des National Botanical Research Institute in Windhoek angepasst (STROHBACH pers. comm.). Die meisten Dateneinträge wurden in englischer Sprache vorgenommen. Zum Abgleich der Nomenklatur kamen englischsprachige Lehr- und Wörterbücher der Geographie, Bodenkunde und Ökologie zur Anwendung (z. B. FITZPATRICK 1986, SCHAEFER 1992, STRAHLER & STRAHLER 1992, COLE 1994).

In weiteren Tabellen wurden (1) von Jahr zu Jahr variierende, standortbezogene Daten wie Niederschlag und Nutzungsintensität, (2) Informationen zu den einzelnen Horizonten der Bodenprofile, (3) populationsbiologische und demographische Daten zur Baumschicht, (4) Biomasse-Daten zur Grasschicht sowie (5) autökologische und weideökologische Daten zu den wichtigsten Arten der Grasschicht verwaltet. Über verschiedene Relationen wie die jährlich vergebene Aufnahmeummer sind die Daten in allen Tabellen miteinander verknüpft und können gemeinsam ausgewertet werden.

4.9 Korrelationsanalyse

Zur Überprüfung mathematischer Zusammenhänge zwischen verschiedenen Variablen wurden mit dem Programm SPSS 9.01 Korrelationsanalysen durchgeführt. Etliche der Variablen sind nicht metrisch, sondern ordinal skaliert. Weiterhin war aus einer explorativen Datenauswertung hervorgegangen, dass die zu untersuchenden ökologischen Daten teilweise die Voraussetzung der Normalverteilung nicht erfüllten. Daher wurde für die Korrelationsanalysen in den meisten Fällen die Rangkorrelation nach Spearman eingesetzt. Diese Korrelationsberechnung ist für Daten geeignet, die mindestens ordinalskaliert sind. Sie ist auch für metrisch skalierte, aber nicht normalverteilte Daten zu benutzen. Wie bei allen nichtparametrischen Verfahren werden nicht die Messwerte selbst verarbeitet, sondern die diesen Werten zugeordneten Rangplätze (ZÖFEL 2001). Dagegen liefert das parametrische Verfahren der Produkt-Moment-Korrelation nach Pearson den „klassischen“ Koeffizienten zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen zwei metrisch skalierten und normalverteilten Variablen. Es wurde bei der Korrelation zwischen Biomasse und Niederschlag eingesetzt.

Mit der Prozedur der bivariaten Korrelation wird der Korrelationskoeffizient mit den entsprechenden Signifikanzniveaus errechnet. Der Wertebereich des Koeffizienten liegt zwischen -1 und $+1$; das Vorzeichen gibt die Richtung der Beziehung an. Mit dem absoluten Wert wird die Stärke des Zusammenhangs zwischen den Variablen angegeben. Absolutwerte zwischen 0 und $0,4$ stehen für einen niedrigen Zusammenhang; zwischen $0,4$ und $0,7$ wird ein mittlerer und über $0,7$ ein hoher Zusammenhang nachgewiesen (BARTELS 1983). Dabei ist zu beachten, dass Korrelationskoeffizienten nur lineare Beziehungen nachweisen können, nicht jedoch andere, z.B. kurvilineare Zusammenhänge (HENGST 1967).

4.10 Multivariate Statistik: Klassifikation und Ordination

4.10.1 Methodischer Ansatz

In den letzten Jahren hat sich die Verwendung multivariater Statistik in der Vegetationsökologie weitgehend etabliert (WIEGLEB 1986, GLAVAC 1996). Diese Verfahren wurden durch die schnelle Entwicklung und zunehmende Verfügbarkeit der Computertechnik gefördert. Sie helfen, die Vielzahl von erhobenen Variablen in relativ einfachen Diagrammen darzustellen und dadurch erst zu überblicken (TRAXLER 1997). Dabei wird die größte Aussagekraft durch die gemeinsame Verwendung der beiden Ansätze Klassifikation und Ordination erreicht (MAZZOLENI et al. 1991). Meist werden ökologische Gradienten durch Artabundanzen nachgezeichnet. Bei der „indirekten Gradientenanalyse“ erfolgt die Interpretation der Gradienten mit Hilfe der Pflanzen als Bioindikatoren, bei der „direkten Gradientenanalyse“ werden Daten über ökologische Gradienten direkt in die Analyse einbezogen. Dabei ist zu beachten, dass es relativ einfach ist, die Werte abiotischer Messgrößen zu der Verteilung der Arten in Beziehung zu setzen. Wesentlich schwieriger gestaltet es sich, die tatsächlichen kausalen Wirkungen eines Faktors zu bestimmen. Zum einen laufen viele Faktoren gleichgerichtet oder beeinflussen sich gegenseitig, zum anderen ist die ökophysiologische Reaktion der Pflanze auf ihre Standortbedingungen sehr komplex.

Klassifikation und Ordination gehen davon aus, dass der Zusammenhang zwischen Standortfaktoren und Artverteilung entweder linear ist oder durch unimodale Kurven beschrieben werden kann (GAUCH 1982), was bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden muss. Die Ordination war ursprünglich mit dem Kontinuum-Konzept verbunden, nach dem sich die Verteilungsmuster der Arten entlang beliebiger Umweltgradienten kontinuierlich überlappen. Allerdings sind Ordinationsmethoden genauso für diskontinuierliche Daten anwendbar (GLAVAC 1996). Die Verwendung eines Klassifikationsansatzes für die Vegetation von Dauerbeobachtungsflächen ist allerdings nur bedingt geeignet und zeigt im wesentlichen, ob sich das Arteninventar der Aufnahmeflächen so stark verändert, dass sie einer neuen synsystematischen Kategorie zugeordnet werden kann (TRAXLER 1997:181). Daher ist in der vorliegenden Arbeit auf eine Klassifikation der Arten (z.B. mit TWINSPAN) verzichtet worden. Statt dessen sind Standort- und Variablenklassifikationen vorgenommen worden. Eine Vegetationsklassifizierung ist weiterhin nicht Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit, sondern einer großräumig angelegten Parallelarbeit im Kaokoland (BECKER 2000).

4.10.2 Klassifikation

Faktorenanalyse

Die Faktorenanalyse bündelt Variablen anhand der in die Analyse eingehenden Fälle (Objekte) zu Faktoren, so dass eine größere Anzahl von Variablen zu einer kleineren Anzahl solcher Faktoren reduziert wird. Dabei werden untereinander hoch korrelierende Variablen in einen Faktor aufgenommen (ZÖFEL 2001:183ff.). In der Ökologie kommen als Spezialfall der Faktorenanalyse vor allem die Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis, PCA) und davon abgeleitete Eigenvektor-Methoden

zur Anwendung. Die PCA wurde erstmals 1954 von Goodall zur Auswertung von Pflanzengesellschaften eingesetzt (BEIERKUHNLEIN 1997:12). Als Variablen fungieren hierbei die Artmächtigkeiten. Eine entsprechende Herangehensweise stellt in der vorliegenden Arbeit die indirekte Ordination der Vegetationsaufnahmen dar (s.u.). Statt dessen können jedoch auch die erhobenen Umweltvariablen in eine Faktorenanalyse einfließen. Auf diese Weise wird eine Bündelung der Umweltvariablen zu rechnerischen „Umweltfaktoren“ (bzw. im Fall der PCA zu „Umwelt-Hauptkomponenten“) möglich. Die PCA ermöglicht neben der Klassifikation somit auch eine Exploration, d.h. Herausarbeitung von Hauptdimensionen in den Daten.

Ausgangspunkt einer PCA ist eine Kovarianz- oder Korrelationsmatrix. Zu dieser symmetrischen Matrix werden die sogenannten Eigenwerte und die dazugehörigen Eigenvektoren bestimmt. Über den Schritt einer sekundären Ähnlichkeitsmatrix werden anschließend neue, voneinander unabhängige (da rechtwinklig aufeinanderstehende) Dimensionen berechnet, welche wiederum den Varianzanteil einer Reihe von Variablen auf sich vereinigen. Die Ausrichtung der Hauptkomponenten erfolgt entlang der Richtung (Eigenvektor) des größten Anteils erklärbarer Varianz (Eigenwert) einer Matrix. Die Elemente der Eigenvektoren heißen Ladungen. Diese sind das wichtigste Ergebnis der Analyse, da sie zur Deutung der extrahierten Hauptkomponenten dienen (ZÖFEL 2001:187).

Clusteranalyse

Im Gegensatz zur Faktorenanalyse bündelt die Clusteranalyse die einzelnen Fälle (Objekte) anhand der in die Analyse eingehenden Variablen. In der vorliegenden Arbeit wurde eine Clusteranalyse zur Standortklassifikation eingesetzt. Ziel war es dabei, Standortgruppen zu bilden, die intern eine geringe Varianz aufweisen, sich von anderen Gruppen jedoch durch eine möglichst große Varianz unterscheiden. Die Clusteranalyse besteht aus zwei Schritten: der Berechnung einer Ähnlichkeitsmatrix (bzw. Distanzmatrix) und der anschließenden Gruppenbildung durch einen Algorithmus. Im ersten Schritt wird die Distanz der Objekte in einem n-dimensionalen Raum errechnet. Sollen Standorte mit ähnlichen Umweltvariablen gruppiert werden, so entspricht jede Achse des aufgespannten Raumes einer Variablen, und jeder Standort ist darin als Punkt dargestellt. Mit einem Distanzmaß wie der quadrierten Euklidischen Distanz kann der Abstand zwischen je zwei Punkten bestimmt werden. Die Objekte mit der geringsten Distanz, also der größten Ähnlichkeit, werden im zweiten Schritt zu einem Cluster zusammengefasst (ZÖFEL 2001).

Die Clusteranalyse wurde wie die Faktorenanalyse (PCA) mit dem Programm SPSS 9.01 durchgeführt. Als Proximitätsmaß wurde die quadrierte Euklidische Distanz gewählt. Zur eigentlichen Clusteranalyse wurde der Fusionsalgorithmus nach Ward eingesetzt, da dieser als sehr robust gilt und in den meisten Fällen eine sehr gute Partition liefert (BACKHAUS et al. 1996). Der Algorithmus verwendet als Heterogenitätsmaß die Fehlerquadratsumme. Die Methode ist ein hierarchisches, agglomeratives Verfahren, bei dem zu Beginn der Analyse jedes Objekt genau einen Cluster darstellt. Die beiden Objekte, die die Gesamtvarianz der Matrix am wenigsten erhöhen, werden nach dem Wardschen Algorithmus zu einem Cluster fusioniert. Die Koordinaten des Vereinigungsclusters bestimmen sich aus einer Mittelung der

Koordinaten der einbezogenen Fälle. Anschließend wird die Distanz dieses neu entstandenen Clusters zu den anderen errechnet. Dieser Algorithmus wiederholt sich, bis alle Objekte gruppiert sind. Da die Distanzberechnung sich stark an der absoluten Höhe der Zahlenwerte orientiert und dies die Ergebnisse verfälscht (ZÖFEL 2001), wurden alle in die Clusteranalyse einfließenden Parameter einer z-Transformation unterzogen. In der graphischen Darstellung des Ergebnisses, einem Dendrogramm, können die letzten Clusterfusionen abgelesen werden. Die einzelnen Fälle sind auf den entsprechenden Ähnlichkeitsniveaus zu Gruppen zusammengefasst.

4.10.3 Ordination

Ordinationsverfahren können für die Darstellung mehrerer Aufnahmeflächen von unterschiedlichen Standorten als auch für die Beschreibung einer Fläche zu verschiedenen Zeitpunkten herangezogen werden und eignen sich daher grundsätzlich für Zeitreihenanalysen, sofern genügend Beobachtungszeitpunkte vorliegen. Die Ordination ist das aussagekräftigste multivariate Analyseinstrument für Monitoring-Daten (TRAXLER 1997). Allgemein bezeichnet Ordination den Prozess der Anordnung von Aufnahmen (oder Arten) in bezug auf Gradienten oder Umweltvariablen („direkte Ordination“), oder aber in Bezug auf abstrakte Achsen, die solche Gradienten repräsentieren können („indirekte Ordination“; WHITTAKER 1967, GLAVAC 1996:159). Voraussetzung für eine Ordination ist, dass eine als Gradient interpretierbare Variation der Standortbedingungen existiert bzw. die Achsen ökologische Bedeutung haben (GLAVAC 1996).

Indirekte Ordination: DCA

Eine indirekte Ordination wurde mit dem Programmpaket CANOCO (CANONical Community Ordination; TER BRAAK & SMILAUER 1998) und hier dem Algorithmus der DCA (Detrended Correspondence Analysis) durchgeführt (HILL 1973, HILL & GAUCH 1980). Die DCA hat sich aus einer Korrespondenzanalyse (RA) entwickelt, die ihrerseits der PCA entlehnt ist. Sie versucht, durch nichtlineare Neuordnung der Achsen einer RA bestimmte Verzerrungen, den sogenannten „arch-effect“, abzumildern (GAUCH 1982). Dabei bearbeitet sie Aufnahmen und Arten simultan in einem Iterationsprozess. Direkt anhand der Datenmatrix werden die Arten und Aufnahmen durch Bildung der gewichteten Mittelwerte so lange ordiniert (d.h. in eine Rangfolge gebracht), bis eine Diagonalstruktur des Datensatzes erreicht ist. Das Ziel besteht darin, die Gradienten, die sowohl für die Verteilungskurven einzelner Arten als auch für die Abundanzen der Arten von Bedeutung sind, zu berechnen und in einem vielachsigen Koordinatensystem darzustellen. Es wird also ein multidimensionaler Raum aufgespannt, in welchem Punktwolken bei großer Ähnlichkeit nahe beieinanderliegen, bei Unähnlichkeit jedoch weiter voneinander entfernt. Die erste Achse im Koordinatensystem, d.h. die x-Achse, stellt den wichtigsten Gradienten dar, die y-Achse den zweitwichtigsten usw. Somit wird eine vieldimensionale Ähnlichkeitstruktur in möglichst wenigen, voneinander unabhängigen Dimensionen abgebildet. Es bleibt dem Bearbeiter überlassen, den Verlauf wichtiger Umweltvariablen entlang der DCA-Achsen zu überprüfen und Zusammenhänge zur Anordnung der Vegetationsaufnahmen bzw. Arten im Ordinationsdiagramm herzustellen und zu deuten.

Direkte Ordination: CCA

Bei der direkten Ordination werden die Vegetationsaufnahmen zusammen mit zugehörigen Umweltvariablen ordiniert. In der vorliegenden Arbeit wurde die Methodik der Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA = Canonical Correspondence Analysis) des Programmpakets CANOCO eingesetzt. Durch die simultane Bearbeitung von floristischen und standörtlichen Daten werden die Richtungen maximaler gemeinsamer Variation festgestellt. Die „Scores“, also die Werte für Aufnahmen, Arten und Umweltvariablen im Ordinationsdiagramm, werden bei der CCA aus den gewichteten Mittelwerten mit Hilfe einer multiplen Regression errechnet. Die Arten werden als Punkte im Optimum ihres Vorkommens dargestellt (d.h. im Schwerpunkt der Aufnahmen, in denen sie vorkommen). Bei der CCA kann der Verzerrungseffekt (arch-effect) durch das Verwerfen unnötiger Umweltvariablen gemildert werden, wobei vorher deren Varianzanteil geklärt werden sollte.

In Beziehung auf Auslieger ist die CCA nur dann empfindlich, wenn diese sowohl für Arten als auch für Aufnahmen Sonderfälle darstellen, also nicht zum Datensatz gehören. Werden nur vernünftig wenige Umwelteigenschaften untersucht, ist die Methode sehr robust (TER BRAAK & PRENTICE 1987, VAN GROENEWOUD 1992). Da das Hauptziel multivariater Methoden nicht die Darstellung numerischer Zusammenhänge in einem multidimensionalen Raum ist, sondern die Interpretation von Pflanzengemeinschaften, schafft diese Verbindung zur direkten Einordnung neue Möglichkeiten und macht sie zu einer der stärksten Ordinationsmethoden bezüglich der Beurteilung von Umwelteinflüssen (BEIERKUHNLIN 1997). Allerdings birgt sie auch Gefahren, die zusammen mit den Ergebnissen im Kapitel 5.2 diskutiert werden.

Monte Carlo Test

Um die Ergebnisse der Direkten Ordination statistisch abzusichern, wurde mit CANOCO ein Monte Carlo Permutationstest durchgeführt. Dieser stellt, wie im Roulette, eine Simulation von Zufallszahlen dar (in diesem Fall durch eine „Permutation“, also eine Vertauschung von Ziffern in ihrer Reihenfolge). Mit Hilfe einer solchen Simulation können komplizierte mathematische Abhängigkeiten, für die es keine einfache Formel gibt, geklärt werden. Die Zufallszahlen stehen dabei für die Ergebnisse einer Stichprobe. Sie geben an, welchen Wert eine Zufallsvariable (d.h. eine beliebige zu testende Umweltvariable) im Simulationsexperiment annehmen soll. Voraussetzung ist, dass die konkrete Verteilung der Werte dieser Zufallsvariablen bekannt ist.

Den einzelnen Zufallsvariablen werden mit Hilfe der Zufallszahlen nun konkrete Werte zugewiesen, so dass diese der bekannten Verteilung entsprechen. Mit den „Realisationen“ der Zufallsvariablen wird dann ein Simulationstest durchgeführt. Die Ergebnisse der Modellrechnung zeigen das Spektrum der möglichen Ausprägungen der Parameter. Anschließend erfolgt ein Vergleich der Simulationsergebnisse mit den tatsächlichen Beziehungen zwischen Arten und Umweltparametern, die für jede CCA-Achse in Form von „Eigenwerten“ ausgedrückt sind. Dabei wird der Anteil von Zufallsläufen, die einen größeren Eigenwert haben als den beobachteten, als Wert p ausgedrückt. Dieser stellt somit die Wahrscheinlichkeit der Nullhypothese dar, dass die Beziehungen zwischen Arten und Umweltvariablen rein zufällig sind (MCCUNE 1998).

5 Vegetationsökologie

5.1 Standortgliederung

5.1.1 Grundlagen

Die Savannenvegetation des Untersuchungsgebietes wird im wesentlichen durch drei Determinanten bestimmt: (1) Pflanzenverfügbares Wasser, (2) pflanzenverfügbare Nährstoffe und (3) menschliche Nutzung, vor allem Beweidung durch domestizierte Herbivoren. Dagegen scheint Feuer, die vierte prinzipiell in Savannen wirksame Determinante¹⁴ (vgl. Kapitel 2.1), im nordöstlichen Kaokoland nach Befragungen der lokalen Bevölkerung praktisch keine Rolle zu spielen. Die Standorte des Untersuchungsgebietes sollen im folgenden in Hinblick auf die drei Hauptdeterminanten eingeordnet werden.

Als Grundlage dafür sind an jeder Dauerbeobachtungsfläche eine Reihe von Umweltvariablen erfasst worden. Es stellt sich die Frage, in welcher Weise die einzelnen Variablen den drei Determinanten zugeordnet werden können. In vielen Fällen wird eine eindeutige Zuordnung nicht möglich sein, da die Variablen einen Komplexgradienten nachzeichnen. Ein klassisches Beispiel für eine Bezugsvariable, die einen Komplexgradienten nachzeichnet, ist die Höhe über dem Meeresspiegel. Diese beeinflusst indirekt über den Niederschlag die Menge pflanzenverfügbaren Wassers. Auf kontinentalem Maßstab besteht in Afrika weiterhin eine negative Korrelation zwischen der Höhe über dem Meeresspiegel und der Nährstoffversorgung, da hochgelegene Gebiete mit hohem Niederschlag eher ausgelaugte, nährstoffarme Böden haben, während tiefergelegene, niederschlagsärmere Gebiete im Verhältnis nährstoffreichere Böden aufweisen (vgl. Kapitel 2.1). Aus diesem Grund liefern Kenngrößen für Komplexgradienten in direkten Gradientenanalysen häufig gute Korrelationen mit bestimmten Vegetationsstrukturen und sind für den Ökologen ein Hilfsmittel, um die Abhängigkeit der Vegetation von bestimmten Umweltbedingungen aufzudecken (WHITTAKER & NIERING 1975). Für vegetationsökologische Untersuchungen ist es allerdings sinnvoller, tatsächliche Kausalitäten und nicht nur Koinzidenzen nachzuvollziehen (GLAVAC 1996:222ff.).

Um Abhängigkeiten zwischen den Umweltvariablen zu prüfen, werden diese untereinander mittels einer Korrelationsanalyse nach Spearman in Beziehung gesetzt. Wichtige Korrelationen werden im folgenden vorgestellt und diskutiert. Die Intention dabei ist, Wechselwirkungen zwischen ihnen aufzudecken und wenige unabhängige standörtliche Einflussgrößen (Bezugsvariablen) auszuwählen, die offenbar ein gutes Maß für eine der drei Determinanten darstellen. Zur zusätzlichen Absicherung dieser

¹⁴ Der Begriff „Determinante“ hat sich in der Savannenökologie für die vier Umweltvariablen Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit, Feuer und Herbivorie eingebürgert, obwohl dies formal nicht korrekt ist. „Determinanten“ sind als voneinander unabhängige Umweltvariablen definiert; zwischen den genannten vier Variablen bestehen jedoch vielfache Wechselbeziehungen (SKARPE 1995). Trotz dieser formalen Unsauberkeit wird der Begriff „Determinante“ von nun an pragmatisch zur Kennzeichnung der vier hauptsächlich wirksamen Umweltvariablen in Savannen verwandt.

Auswahl wird das datenreduzierende Verfahren der Faktorenanalyse eingesetzt. Die so ausgewählten Variablen sind am besten geeignet, um in eine direkte Ordination mit den biotischen Merkmalsgrößen (Zielgrößen) einzufließen.

Umweltvariable	Wasser- verfügbarkeit	Nährstoff- verfügbarkeit	Nutzung (v.a. Herbivorie)	Faktor (und Ladung)
1. Höhe über dem Meer	indirekt positiv	indirekt negativ		7 (+0,71)
2. Inklination	indirekt negativ	indirekt negativ		6 (+0,81)
3. Entfernung zum nächsten Fluss	indirekt negativ	indirekt positiv		2 (-0,58)
4. Niederschlag einer Regenzeit	positiv	indirekt negativ		-
5. Entfernung zur nächsten Siedlung			negativ	2 (-0,91)
6. Beweidungsintensität			positiv	2 (+0,84)
7. Erosionsintensität	indirekt negativ	indirekt negativ		7 (+0,81)
8. Erosionsstrukturen wie Rinnen	indirekt negativ	indirekt negativ		5 (-0,41)
9. Anteil Schotterflur an Oberfläche	variabel	variabel		5 (+0,76)
10. Anteil Schuttlage an Oberfläche	indirekt negativ	indirekt positiv		1 (-0,63)
11. Anteil Grobskelett an Oberfläche	variabel	variabel		6 (+0,59)
12. Anteil Feinskelett an Oberfläche	indirekt negativ	indirekt positiv		5 (+0,73)
13. Anteil Feinmat. an Oberfläche	indirekt positiv	indirekt negativ		5 (-0,58)
14. Anteil Biokrusten an Oberfläche	indirekt negativ	indirekt positiv		6 (+0,57)
15. Bodenmächtigkeit	eher positiv	eher negativ		1 (+0,93)
16. Feinmaterialmächtigkeit	positiv	variabel		1 (+0,90)
17. Anteil Sand im Oberboden	positiv	negativ		3 (-0,89)
18. Anteil Schluff im Oberboden	eher positiv	eher positiv		3 (+0,92)
19. Anteil Ton im Oberboden	negativ	positiv		2 (+0,50)
20. pH-Wert	variabel	positiv		4 (+0,91)
21. Salzgehalt (Leitfähigkeit)	indirekt negativ	positiv		4 (+0,72)
22. Carbonatgehalt	indirekt negativ	indirekt positiv		4 (+0,80)

Tab. 5.1: Liste der 22 Umweltvariablen, die zur Standortcharakterisierung und -klassifikation herangezogen werden. Die Bedeutung jeder Variable für die drei Determinanten Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit und Herbivorie wird auf der Basis von Korrelations- und Faktorenanalysen sowie anhand der Literaturrecherche in Kapitel 2.1 abgeschätzt. Fett hervorgehoben sind gut bestimmbare, direkte Beziehungen. Die letzte Spalte gibt denjenigen der sieben extrahierten Faktoren an, auf den die Variable am höchsten lädt; in Klammern die jeweilige Faktorenladung. Fett: hohe Faktorenladungen.

Während es sich bei den ersten drei Variablen um topographische Merkmale des Standortes handelt, stellt der Niederschlag ein klimatisches Merkmal dar. Die Variablen 5 und 6 (Entfernung zur nächsten Siedlung und Beweidungsintensität) sind ein Maß für den Einfluss menschlicher Nutzung (v.a. durch domestizierte Herbivoren) auf die

Vegetation. Die folgenden acht Variablen umfassen verschiedene Oberflächenmerkmale, die vor allem die Substratgenese widerspiegeln. Die Variablen 15 bis 18 stehen für physikalische Eigenschaften des Substrats und die verbleibenden drei für chemische Eigenschaften.

5.1.2 Korrelationen der Umweltvariablen

Topographische und klimatische Variablen

Die topographischen und klimatischen Merkmale eines Standortes bestimmen im unterschiedlichen Umfang die Vegetation. Eine große Bedeutung für die Menge pflanzenverfügbaren Wassers hat die Höhe des Niederschlags. Um Autokorrelationen zu vermeiden, sind in die Korrelationsanalyse nur Niederschlagsdaten aus einem einzigen Beobachtungsjahr eingeflossen, weshalb der Niederschlag hier keine zeitliche Variable darstellt. Allgemein sollte eine positive Beziehung zwischen der Höhe über dem Meeresspiegel und der Niederschlagsmenge bestehen. Als Ausdruck einer topographisch bedingten hohen Lokalvariabilität der Niederschläge erhielten die hochgelegenen Aufnahmeflächen in Omuhonga im Jahr 1999 allerdings relativ wenig Regen, weshalb Niederschlag und Höhe schwach negativ korreliert sind (Tab. 5.2). Entsprechend müssen auch die hochsignifikanten, mittleren Zusammenhänge zwischen Niederschlag und Höhe über dem Meer einerseits und Beweidungs- bzw. Erosionsintensität andererseits kritisch betrachtet werden, da die hochgelegenen Plots mit den geringsten Niederschlägen im intensiv genutzten Omuhonga liegen.

Umweltvariable	Niederschlag	Inklination	Entf. Fluss	Nutzungsintensität	Erosionsintensität	Tiefe Feinmat	Anteil Sand
Höhe über dem Meeresspiegel	-0,37*			0,64*	0,48**		
Niederschlag 1999	-		0,40**		-0,50**		
Inklination		-				-0,48**	
Entfernung nächster Fluss	0,40**		-			-0,31*	
Entfernung nächste Siedlung				-0,88*			
Erosionsintensität	-0,50**				-	-0,31*	-0,40**
Grobskelett an der Oberfläche		0,68**			0,34**	-0,69**	

Tab. 5.2: Signifikante Korrelationen zwischen ausgewählten topographischen Merkmalen, der Nutzungsintensität und den Substrateigenschaften Grobskelett an der Oberfläche, Feinmaterialmächtigkeit und Sandanteil im Oberboden (Rangkorrelation nach Spearman; n = 47). **: Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant, *: Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

Des Weiteren weist die Korrelationsanalyse keine signifikante Beziehung zwischen der Höhe des Niederschlages und der Nährstoffversorgung, wiedergegeben durch den Salzgehalt eines Standortes nach (Tab. 12.4 im Anhang). Dies widerspricht den Angaben HUNTLEYs (1982) und anderer Autoren, deren Ergebnisse sich aber auf große Höhenunterschiede (> 1000 m) beziehen, während im Untersuchungsgebiet maximal 465 m

Höhendifferenz auftreten. Andere Standortfaktoren, vor allem die durch das Ausgangsmaterial bestimmten Substrateigenschaften, spielen hier eine größere Rolle als die verstärkte Auswaschung von Nährstoffen in niederschlagsreichen Höhenlagen. Dagegen beeinflusst der Komplexgradient der Hangneigung indirekt auf verschiedene Weise die Standortbedingungen. Eine hohe Inklination bedeutet eine hohe potentielle Energie des Lockermaterials und führt zu Substratverlusten in diesen Lagen. Demzufolge sind Standorte mit einer großen Hangneigung durch flache, skelettreiche Böden mit einer entsprechend geringen Fähigkeit zur Wasserspeicherung charakterisiert: Die Inklination ist mit dem Anteil des Grobskeletts an der Oberfläche positiv und mit der Feinmaterialmächtigkeit negativ korreliert. Die Korrelationen sind hochsignifikant und stehen mit Koeffizienten zwischen 0,4 und 0,7 für einen mittleren Zusammenhang.

Als weiterer topographischer Gradient ist die Entfernung zum nächsten Fluss in die Korrelationsanalyse eingeflossen. Dahinter stand die Überlegung, dass in Flussnähe andere Sedimentations- und Erosionsprozesse ablaufen sollten als in größerer Entfernung zu einem Fließgewässer. Da keiner der signifikanten Korrelationskoeffizienten größer als 0,4 ist, besteht nach BARTELS (1983) jedoch nur ein niedriger Zusammenhang zwischen den jeweiligen Variablen. Somit muss festgehalten werden, dass die Entfernung zum nächsten Fluss nur im geringen Umfang die Standortbedingungen der Plots beeinflusst. Hierzu ist anzumerken, dass keine Untersuchungsflächen in unmittelbarer Riviernähe angelegt wurden, da deren Galerievegetation extrazonalen Charakter hat.

Nutzung

Der Einfluss menschlicher Nutzung ist über zwei Maße in die Korrelationsanalyse eingegangen: über die metrisch skalierte Entfernung zur nächsten Siedlung und über die ordinal skalierte Nutzungsintensität (vgl. Kapitel 4.2.2). Da bei der Korrelationsanalyse grundsätzliche Beziehungen zwischen Nutzungsregime und Standortfaktoren aufgedeckt werden sollen, ist bei einem Beweidungsausschluss das Nutzungsregime außerhalb der Umzäunung zugrundegelegt worden. Die beiden Variablen stellen ein Maß für die Determinante „Herbivorie“ dar, wobei die Nutzungsintensität als explizites Maß eine größere Aussagekraft hat als die indirekte Messgröße der Siedlungsnähe. Die beiden Kenngrößen selbst sind naturgemäß sehr eng und mit einem Korrelationskoeffizienten von $-0,89$ hochsignifikant korreliert.

Eine Übernutzung kann massive Standortveränderungen auslösen. Hier ist an erster Stelle eine beschleunigte Bodenerosion zu nennen, die einen Rückgang der Substratmächtigkeit und damit auch der Wasserspeicherfähigkeit nach sich zieht. Da Siedlungsgebiete jedoch auf Standorten mit unterschiedlicher Anfälligkeit gegenüber Erosion angelegt und nach einer gewissen Zeit wieder verlassen werden, ist keine Korrelation zwischen der Erosionsintensität und der Entfernung einer Untersuchungsfläche zur nächsten rezenten Siedlung nachweisbar. Aufgrund der unterschiedlichen Substrateigenschaften bestehen auch keine engen Korrelationen zwischen der Siedlungsnähe und anderen Standortvariablen (Tab. 5.2 sowie 12.4 im Anhang). Zwar existieren sicherlich Wechselwirkungen zwischen der Nutzbarkeit eines Standorts (bestimmt durch die Produktivität der Vegetation, die ihrerseits durch Wasser- und

Nährstoffversorgung determiniert wird) und der Beweidungsintensität, diese spiegeln sich jedoch nicht in Standortbedingungen, sondern vielmehr direkt in der Vegetation wider.

Substrateigenschaften

Unterschiede in den Substrateigenschaften prägen die Standortbedingungen in einem kleinräumigen Untersuchungsgebiet stärker als klimatische Faktoren. Dabei spielt die Substratgenese eine wichtige Rolle für die Wasserspeicherkapazität und den Nährstoffgehalt eines Bodens. Einen indirekten Hinweis auf das Ausgangsmaterial gibt die Oberflächenstruktur. Ein sehr geringer Skelettanteil weist auf (häufig mehrere Meter mächtige) fluviatile oder äolische Sedimentdecken hin, während ein hoher Anteil von Skelett auf lokale Verwitterung hindeutet. Aufgrund der langsamen Bodenbildungsprozesse unter den ariden Klimabedingungen resultieren daraus meist flachgründige Böden. Je nach Ausgangsgestein entstehen sandige oder feinkörnige, schluffig-lehmige Böden (COLE 1982).

Wegen der weiten Verbreitung von teilweise metamorph überprägten feinkörnigen Sedimentgesteinen und mikrokristallinen Anorthositen (vgl. Kapitel 3.3) sind die skelettreichen, in situ gebildete Substrate des Untersuchungsgebietes häufig feinkörnig und nährstoffreich. Daher ist der Anteil des Feinskeletts an der Bodenoberfläche sowohl mit der Feinmaterialmächtigkeit (d.h. Bodenmächtigkeit minus Skelettmächtigkeit) als auch mit dem Sandanteil im Oberboden negativ korreliert (Tab. 5.3). Dagegen bestehen positive Korrelationen zum Ton- und Schluffgehalt. Die hohen Ton- und Schluffanteile in diesen Böden verstärken die edaphische Aridität eines Standorts. Zum einen verlieren solche Substrate bei einem Niederschlagsereignis im Vergleich zu Sanden größere Mengen Wasser durch oberflächlichen Abfluss, zum anderen wird ein größerer Anteil des Wassers nicht pflanzenverfügbar gebunden.

Umgekehrt weisen die hochsignifikanten, mittleren Korrelationen nach, dass ein hoher Anteil von Feinmaterial an der Oberfläche eher mit einer großen Tiefe des durchwurzelbaren Substrats und einem hohen Sandanteil verknüpft ist.

Umweltvariable	Anteil Feinsk.	Tiefe Feinmat.	Anteil Sand	Anteil Schluff	Anteil Ton	pH-Wert	Salzgehalt	Carbonate
Anteil Feinmat. an Oberfl.	-0,73**	0,54**	0,50**	-0,50**	-0,31*			
Anteil Feinskelett an Oberfl.	-	-0,33*	-0,41**	0,37*	0,42**			
Tiefe Feinmaterial	-0,30**	-						
Anteil Sand im Oberboden	-0,41**		-	-0,92**	-0,70**	0,43**	-0,43**	-0,49**
Anteil Schluff im Oberboden	0,37*		-0,92**	-	0,59**	0,43**	0,38**	0,54**
Anteil Ton im Oberboden	0,42**		-0,70**	0,59**	-	0,34**	0,41**	0,37*

Tab. 5.3: Signifikante Korrelationen zwischen ausgewählten Substratmerkmalen (Rangkorrelation nach Spearman; n = 47). **: Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant, *: Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant. Die vollständige Korrelationsmatrix ist dem Anhang entnehmbar (Tab. 12.4).

5.1.3 Faktorenanalyse der Umweltvariablen

Mit Hilfe einer Faktorenanalyse kann die recht große Zahl von 21 räumlichen Umweltvariablen zu einer kleinen Zahl von Faktoren gebündelt werden. Dabei werden untereinander hoch korrelierende Variablen in einen Faktor aufgenommen. So liefert die Faktorenanalyse weitgehend voneinander unabhängige Faktoren, welche die Zusammenhänge zwischen den Faktoren möglichst vollständig erklären. Als wichtigstes Ergebnis der Faktorenanalyse gelten die Faktorenladungen der einzelnen Variablen (ZÖFEL 2001:183). Diese dienen, zusammen mit dem Faktor, auf den die entsprechende Variable am höchsten lädt, der Deutung der extrahierten Faktoren.

In der vorliegenden Arbeit ist als Extraktionsmethode eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) eingesetzt worden, die zusammen mit der Faktorenanalyse s.str. zu den Faktorenanalysen s.l. gehört (BEIERKUHNLEIN 1997:12). Daher könnte anstelle von „Faktoren“ im folgenden auch von „Hauptkomponenten“ gesprochen werden. Die Faktorladungen der einzelnen Variablen sind der Übersichtlichkeit halber bereits in Tab. 5.1 (Kap. 5.1.1) aufgeführt. Insgesamt sind sieben Faktoren mit einem Eigenwert > 1 extrahiert worden, die gemeinsam 80 % der Gesamtvarianz erklären. Tab. 5.4 gibt die erklärte kumulative Varianz der Faktoren, die Variablenbündel der einzelnen Faktoren sowie ihre interpretierte Bedeutung.

Faktor	1	2	3	4	5	6	7
Bedeutung	Substratgenese	Nutzung/Flussnähe	Textur	Bodenchemismus	Oberflächenstruktur	topogr. Lage	räumliche Lage
Kumulative Varianz	14,4 %	27,3 %	40,1 %	51,6 %	62,2 %	71,1 %	79,6 %
Variablen	15, 16, 10	5, 6, 3, 19	18, 17	20, 22, 21			
Auswahl für CCA	Tiefe des Feinmaterials	Beweidung	Sandanteil im Oberboden	pH-Wert, Leitfähigkeit	-	-	-

Tab. 5.4: Ergebnisse der Faktorenanalyse (Methode: PCA; Rotationsmethode: Varimax mit Kaiser-Normalisierung; Anzahl der Variablen = 21; n = 47). Die Bedeutung der einzelnen Faktoren beruht auf einer Interpretation der auf sie hoch ladenden Variablen (vgl. die jeweiligen Faktorladungen in Tab. 5.1, auf die sich auch die Variablen-Nummern beziehen).

Der **erste Faktor**, der nach einer Rotation bereits 14,4 % der Gesamtvarianz erklärt, setzt sich aus einem Bündel von drei Variablen zusammen. Am höchsten laden die Boden- und die Feinmaterialmächtigkeit, während der Schuttanteil an der Oberfläche eine geringere Ladung trägt. Dieser Faktor spiegelt am ehesten die Substratgenese wider; es werden Variablen vereint, die eine Differenzierung zwischen Sedimenten und in situ gebildeten Substraten gestatten. Dabei zeichnen sich Sedimente durch eine hohe Boden- und Feinmaterialtiefe sowie einen geringen Schuttanteil an der Oberfläche aus. Der **zweite Faktor** erklärt 13,0 % der Gesamtvarianz und bündelt Variablen, die einen anthropogenen Einfluss quantifizieren (sprich die Entfernung zur nächsten Siedlung und die Nutzungintensität) und Variable, die eine Nähe zu periodisch wasserführenden Flüssen anzeigen. Dabei ist die Entfernung zum nächsten Fluss einmal direkt erfasst und zum anderen indirekt am Tonanteil im Oberboden ablesbar. Tone können im Gegensatz zu Sand und Schluff nicht äolisch abgelagert werden. Daher kennzeichnet ein hoher Tonanteil (sofern er nicht in situ gebildet wurde, was in einem semiariden Klima aber nur im geringen Umfang möglich ist) Stillwassersedimente. Beide Variablengruppen

sind nicht unabhängig voneinander, da Siedlungen fast ausschließlich in Flussnähe angelegt werden. Der **dritte Faktor** setzt sich nur aus den beiden Variablen Schluff- und Sandanteil im Oberboden zusammen und ist somit verhältnismäßig einfach interpretierbar: Er steht für die Bodentextur, wobei im wesentlichen zwischen sandigen und schluffigen Substraten unterschieden werden kann. Dadurch sind weitere 12,8 % der Gesamtvarianz erklärbar. Dagegen fasst der **vierte Faktor**, der noch 11,5 % der Gesamtvarianz erklärt, alle chemischen Bodenmerkmale zusammen. Dazu gehören der pH-Wert, die elektrische Leitfähigkeit und der Carbonatgehalt. Damit ist dieser Faktor der einzige, der sich klar mit einer der drei Determinanten in Verbindung bringen lässt, und zwar mit der Nährstoffverfügbarkeit. Während der erste und dritte Faktor v.a. für die Wasserverfügbarkeit eines Standortes von Bedeutung sind, steht der zweite Faktor sowohl für die Determinante der Nutzung als auch für die der Wasserverfügbarkeit.

Relativ schwer interpretierbar ist der **fünfte Faktor**, der 10,6 % der Gesamtvarianz erklärt. Durch ihn werden vier Variablen zusammenfasst, die auf unterschiedliche Weise die Oberflächenstruktur kennzeichnen. Dazu gehört der Anteil von Schotter und Feinmaterial sowie von Erosionsstrukturen an der Oberfläche und der Anteil von Feinskelett im Oberboden. Offenbar sind diese Variablen eng miteinander korreliert, weil sie gemeinsam Hamada-ähnliche Flächen von solchen mit anderer Oberflächenstruktur abgliedern. Durch residuale Anreicherung von Schottern an der Oberfläche wird der Feinmaterialanteil automatisch erniedrigt. Entsprechend hoch ist die Ladung des Fein- und Grobskelettanteils im Oberboden auf diesen Faktor. Allerdings lädt der Anteil des Grobskeletts noch etwas höher auf den **sechsten Faktor**, der die topographische Lage einer Aufnahmefläche kennzeichnet und damit noch einmal 8,9 % der Gesamtvarianz erklärt. Flächen mit geringer Hangneigung weisen einen geringen Anteil von biogenen Verkrustungen und von Grobskelett an der Oberfläche auf. Der **siebte Faktor** (8,5 %) schließlich spiegelt die bereits erläuterte, zunächst paradox erscheinende Korrelation zwischen der Höhe über dem Meer und der Erosionsintensität wider, der sich mit der besonders intensiven und langandauernden Nutzung der hochgelegenen Flächen in Omuhonga erklären lässt. Wird die Variable des Niederschlages in die Faktorenanalyse integriert, so lädt sie am höchsten auf diesen Faktor. Nach den Ergebnissen der Korrelationsanalyse stellt der Niederschlag einer einzigen Regenzeit jedoch aufgrund seiner stochastischen Verteilung keine sinnvoll interpretierbare räumliche Variable dar, weshalb diese Kenngröße aus der Faktorenanalyse ausgeschlossen worden ist.

Für weitere Auswertungen, insbesondere für die Direkte Gradientenanalyse, werden aus den ersten vier Faktoren jeweils eine oder zwei Variablen ausgewählt, die eine hohe Faktorladung aufweisen und für eine der drei Determinanten Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit oder Herbivorie eine direkte Bedeutung haben (Tab. 5.4, letzte Zeile; vgl. auch die Zusammenstellung in Tab. 5.1). Der erste Faktor wird durch die Tiefe des Feinmaterials, der zweite durch die Nutzungsintensität und der dritte durch den Sandanteil im Oberboden vertreten. Aus dem Variablenbündel der chemischen Bodeneigenschaften (Faktor 4) fließen die beiden Variablen Leitfähigkeit und pH-Wert (umgerechnet auf Wasserstoffionen-Konzentration) ein, die beide ein unterschiedliches Maß für die Nährstoffversorgung eines Standortes darstellen. Da alle Variablen, die in den Faktoren fünf bis sieben zusammengefasst worden sind, nur eine indirekte Bedeutung haben, fließt aus diesen Faktoren keine Umweltvariable in die CCA ein.

5.1.4 Clusteranalyse der Standorteigenschaften

Standorte mit ähnlichen Merkmalskombinationen werden im folgenden mittels Clusteranalyse zusammengefasst. In die Clusteranalyse fließen alle in Tab. 5.1 vorgestellten Umweltvariablen mit Ausnahme der (entweder zeitlichen oder räumlich stochastischen) Variable des Niederschlags ein. Daher basiert das Dendrogramm in Abb. 5.1 auf den sinnvoll interpretierbaren, räumlich variablen Standorteigenschaften. Aufgrund der unterschiedlichen Maximalhöhe der Messwerte wurden die Variablen zuvor mittels z-Transformation standardisiert.

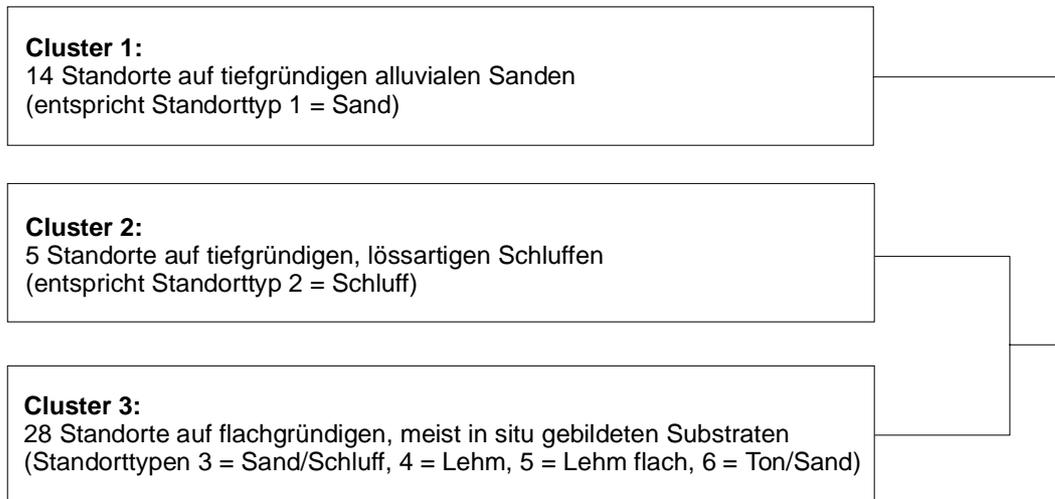


Abb. 5.1: Dendrogramm: Ergebnis der Clusteranalyse von 47 Standorten auf der Basis von 21 Umweltvariablen. Die zu einem Cluster gehörenden Standorte (Plots) sind auf einem bestimmten Ähnlichkeitsniveau durch Querstriche miteinander verbunden. Das Cluster 3 der flachgründigen, meist in situ gebildeten Substrate kann in Übereinstimmung mit den Daten der Clusteranalyse noch sinnvoll in vier Gruppen (Standorttypen) unterteilt werden. Das detaillierte Dendrogramm aller Untersuchungsflächen ist dem Anhang entnehmbar (Tab. 12.5).

Insgesamt werden die im Rahmen der Korrelations- und Faktorenanalyse diskutierten Beziehungen zwischen den einzelnen Variablen durch die Clusteranalyse sehr deutlich bestätigt. Die Standorte des Untersuchungsgebietes lassen sich in drei große Gruppen untergliedern (Abb. 5.1). Dabei besteht zunächst ein großer Unterschied zwischen den tiefgründigen Sandstandorten, die im ersten Cluster zusammengefasst werden, und allen anderen Standorten. Weiterhin ist auch das zweite Cluster, das tiefgründige Schluffe zusammenfasst, erst auf einem geringen Ähnlichkeitsniveau mit dem dritten Cluster vereint worden.

Das dritte, besonders große Cluster umfasst hinsichtlich der physikalischen und chemischen Eigenschaften sehr unterschiedliche Substrate. Es handelt sich jedoch in allen Fällen um flachgründige, in situ gebildete Böden. Diese Gruppe ist in Übereinstimmung mit den Daten der Clusteranalyse noch in vier weitere Gruppen unterteilbar. Insgesamt lassen sich nach der graphischen Auswertung der Fehlerquadratsummen (ZÖFEL 2001:192) sechs Cluster sinnvoll abgrenzen und interpretieren.

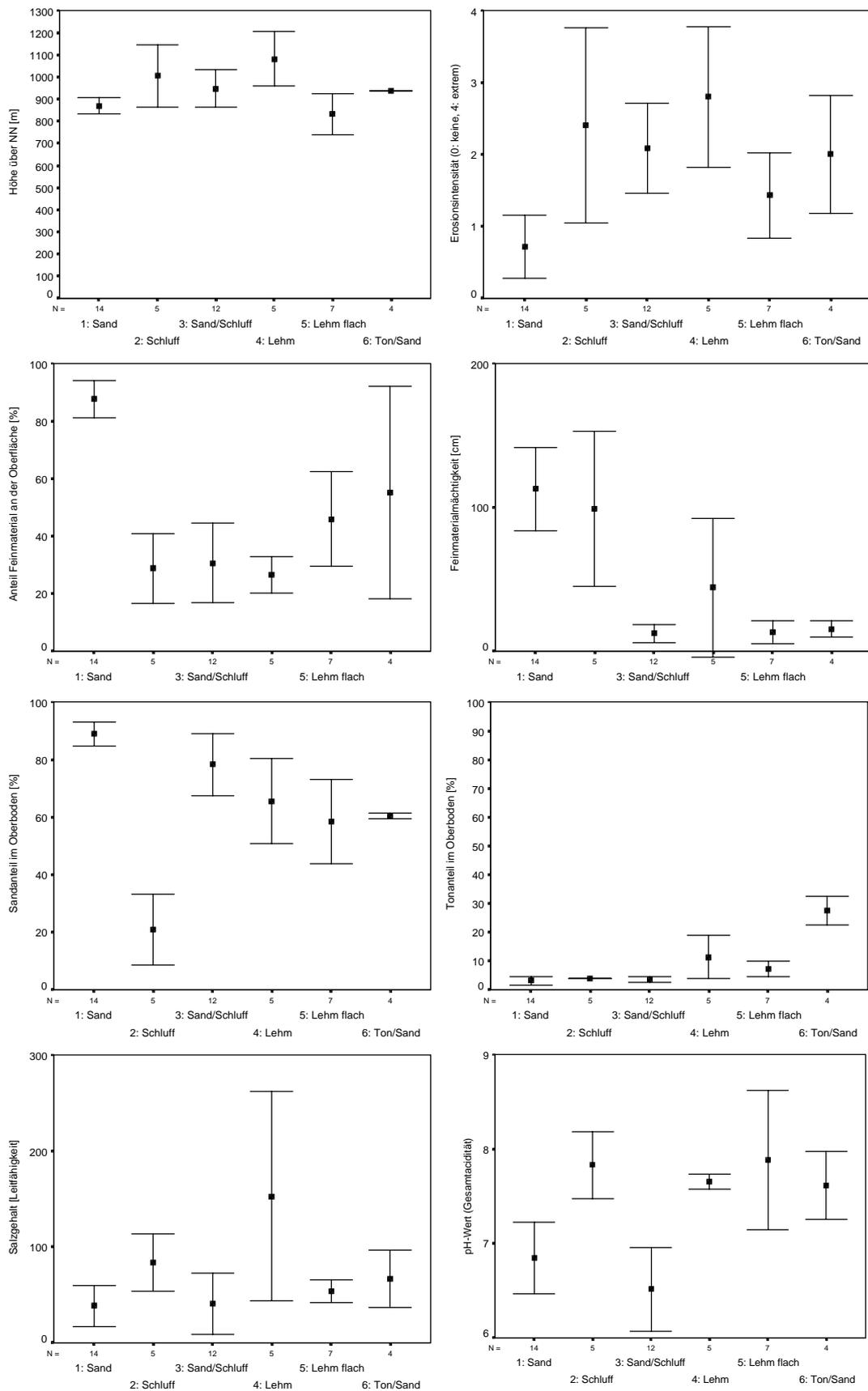


Abb. 5.2: Charakterisierung der sechs durch Clusteranalyse abgegliederten Standorttypen anhand der Mittelwerte und Standardfehler für vier topographische und strukturelle Standortmerkmale (obere Hälfte der Abbildung), sowie für vier physikalische und chemische Merkmale des Oberbodens (untere Hälfte).

Diese sechs Cluster werden als „Standorttypen“ im folgenden kurz charakterisiert. Dazu werden für jeden Standorttyp die Mittelwerte ausgewählter Standortvariablen herangezogen. Die Auswahl erfolgte dabei auf Grundlage der Korrelations- und Faktorenanalyse. Abbildung 5.2 gibt in der oberen Hälfte Mittelwerte und Standardfehler für vier topographische und strukturelle Standortvariable, in der unteren Hälfte entsprechende Angaben für vier physikalische und chemische Eigenschaften des Oberbodens wieder. Die Benennung der Standorttypen richtet sich nach Merkmalen, die eine besonders klare Trennung der Standorttypen ermöglichen. Dies sind die Korngrößenzusammensetzung des Oberbodens und die Feinmaterialmächtigkeit.

Standorttyp 1: Sand

Dieser Standorttyp ist verhältnismäßig homogen. Es handelt sich um ebene Standorte der intramontanen Becken, die durch tiefgründige Sande fluviatilen Ursprungs gekennzeichnet sind. Die Substrate sind weitgehend skelettfrei, und ihre Mächtigkeit liegt im Schnitt deutlich über einem Meter. Dabei muss angemerkt werden, dass die Bodenprofile meist nur bis zu einer maximalen Tiefe von einem Meter ergraben wurden. War das Profil bis zu dieser Tiefe nicht durch eine Kruste oder das Ausgangsgestein begrenzt (was im Untersuchungsgebiet auf anderen Standorttypen sehr häufig vorkam), so wurde mit einer Eisenstange noch ca. 50 cm tiefer sondiert. Konnte auch durch dieses Verfahren keine Untergrenze erreicht werden, wurde die Bodenmächtigkeit willkürlich auf 150 cm festgesetzt. Die Substrate des Standorttyps „Sand“ dürften daher größtenteils tiefgründiger sein als mit den begrenzten Feldmethoden feststellbar. Zur Abgrenzung von anderen Standorttypen reicht eine maximale Bodenmächtigkeit von 150 cm jedoch aus. Sie impliziert zusammen mit der sandigen Textur sehr gute Wasserspeichereigenschaften. Das Regenwasser versickert zu einem großen Teil und ist aufgrund der schlechten Wasserleitfähigkeit des Substrats in größeren Tiefen gut vor Verdunstung geschützt (HELLWIG 1973a, 1973b).

Das Feinmaterial des gesamten Profils hat einen Sandanteil von deutlich über 80 % und ist in der Regel durch Eisenoxide rötlich gefärbt (vgl. die Farbangaben zu den einzelnen Bodenhorizonten im Anhang, Tab. 12.2). Im Oberboden findet sich mit weniger als 100 $\mu\text{S}/\text{mm}$ eine sehr geringe Leitfähigkeit, d.h. ein sehr geringer Salzgehalt. Die pH-Werte liegen meist im leicht sauren Bereich; entsprechend gering ist der Carbonatgehalt. Auf diesem Standorttyp sind in der vorliegenden Arbeit relativ viele Dauerflächen angelegt worden, weil absehbar war, dass hier die abiotischen Standortbedingungen keinen extremen Schwankungen unterworfen sind. Umso deutlicher sollten auf diesem Standorttyp Niederschlagsschwankungen und Nutzung die Vegetation beeinflussen.

Standorttyp 2: Schluff

Auch die zweite Gruppe von Standorten ist durch tiefgründige Sedimente charakterisiert. In diesem Fall handelt es sich um äolisch transportierten Schluff, den BRUNOTTE & SANDER (2000a, 2000b) als Wüstenrandlöss interpretieren. Er findet sich ähnlich wie die alluvialen Sande vor allem in ebenen Beckenlagen. Im Gegensatz zu den Sanden ist der Schluff jedoch nicht skelettfrei, sondern enthält im gewissen Umfang Feinskelett. Dabei handelt es sich i.d.R. um Kalkkonkretionen oder „Lösskindl“.

Durch Deflation ist dieser carbonatreiche Grus an der Bodenoberfläche residual angereichert worden, was den Feinmaterialanteil dort bis auf Werte unter 50% reduziert (Abb. 5.2). Das Feinmaterial des Oberbodens hat einen gelblichen Farbton und einen Schluffanteil von meist über 80 %, jedoch einen sehr geringen Tongehalt. Bei der Sandfraktion handelt es sich durchweg um Feinsand. Dieser dürfte ähnlich wie der Schluff äolischen Ursprungs sein. Die alkalischen pH-Werte von ungefähr 8 entsprechen dem hohen Carbonatgehalt der Sedimente. Dagegen liegt der Salzgehalt im Schnitt bei ungefähr 100 $\mu\text{S}/\text{mm}$, was (eine entsprechende Wasserverfügbarkeit vorausgesetzt) für aride Klimate einer befriedigenden Nährstoffversorgung entspricht (DAY & LUDEKE 1993).

Standorttyp 3: Sand/Schluff

In den folgenden Standorttypen sind vor allem in situ gebildete Substrate zusammengefasst. Sie zeigen untereinander eine deutlich geringere Varianz als zu den ersten beiden Typen (Abb. 5.1). Im Standorttyp 3 sind Standorte zusammengefasst, deren anstehendes Gestein als grobkristallines, „saureres“ Sedimentgestein (Sandstein) oder als „saureres“ Tiefengestein anzusprechen ist (helle, feldspatreiche Gneise; vgl. Tab. 12.1 im Anhang). Aufgrund seines Si-Reichtums (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1989) verwittert „saureres“ Gestein zu nährstoffarmen Substraten mit geringer Phosphorverfügbarkeit (BELL 1982, HUNTLEY 1982). Entsprechend gering ist der Salzgehalt.

Im Untersuchungsgebiet sind „saure“ Gesteine eher selten. Die das Untersuchungsgebiet einrahmenden Baynes- und Zebraberge sind vor allem durch basische Magmatite gekennzeichnet. Die im Standorttyp 3 vereinigten Aufnahmeflächen sind jedoch meist auf den kleinen, hügelartigen Gebirgsresten (engl. mountain remnants; STRAHLER & STRAHLER 1992:350) angelegt worden, die aus den alluvialen Sedimenten der Denudationsflächen herausragen. Daher weisen diese Flächen häufig eine gewisse Hangneigung auf; sie liegt im Mittel bei 7 %. Eine hohe Inklination führt mittelbar zu Substratverlust und zu skelettreichen, flachgründigen Böden (SNYMAN et al. 1986). Teilweise haben die Böden auch durch rezente Erosionsprozesse eine geringe Mächtigkeit. Die durchschnittliche Feinmaterialmächtigkeit beträgt bei diesem Standorttyp daher weniger als 20 cm. Aufgrund des hohen Sand- und Schluffanteils haben die Substrate jedoch eine vergleichbar gute Fähigkeit zur Wasserspeicherung.

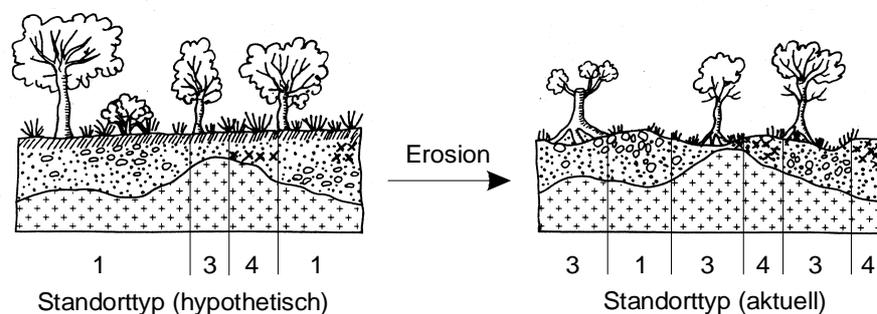


Abb. 5.3: Standorttypen im Siedlungsgebiet Omuhonga. Ein ursprünglich relativ homogenes Gebiet, in dem der Standorttyp 1 der tiefgründigen Sande dominierte, ist durch rezente Erosion in ein kleinräumig strukturiertes Gebiet umgewandelt worden. Die Sande wurden zugunsten der Standorttypen 3 (Sand/Schluff) bzw. 4 (Lehm) zurückgedrängt. Durch Kreuze (x) werden Kalkkonkretionen im Substrat gekennzeichnet; offene Kreise stehen für Schotter, Punkte für sandiges Feinmaterial. Zeichnung verändert nach SANDER et al. (1998).

Standorttyp 4: Lehm

In dieser Gruppe werden tonreichere Substrate mit einem höheren Carbonat- und Salzgehalt als in der Gruppe 3 zusammengefasst. Mit einer einzigen Ausnahme handelt es sich um Bodenprofile aus Omuhonga, einem stark erosionsgeschädigten Siedlungsgebiet. Durch die Erosionsprozesse sind die Sedimentlagen über dem hier anstehenden Gneis größtenteils abgetragen. Dort, wo das Sediment durch Kalk verfestigt war, wurde der Denudation ein gewisser Widerstand entgegengesetzt, was zur Ausprägung eines typischen Mikroreliefs und der heterogenen Substrateigenschaften des Standorttyps „Lehm“ führt. Standorte dieses Typs wechseln sich in Omuhonga kleinräumig mit Standorten ab, die in der Clusteranalyse dem Typ 3 („Sand/Schluff“) zugeordnet wurden (Abb. 5.3). Entgegen der Verallgemeinerung in Abb. 5.1 handelt es sich im Fall von Omuhonga somit nicht um ausschließlich in situ gebildete Substrate, sondern um Mischungen aus den flachgründigen Restsedimenten und dem frischen, kantigen Verwitterungsmaterial des Gneises (SANDER et al. 1998).

Standorttyp 5: Lehm flach

Trotz der ähnlichen Benennung unterscheiden sich die Standorte dieses Typs deutlich vom vorigen Typ. Sie finden sich meist in den Tallagen der Zebra-Berge und sind wesentlich durch die andersgearteten mineralischen Eigenschaften des Ausgangsgesteins geprägt. Das „basische“ Ausgangsgestein, insbesondere Ca-reiche Plagioklase wie Labradorit, verwittert zu flachgründigen, skelettreichen Substraten mit einer lehmigen Textur. Die mittlere Feinmaterialmächtigkeit beträgt ähnlich wie bei den Hangprofilen (Standorttyp 3:Sand/Schluff), weniger als 20 cm. Die Substrate sind sehr carbonatreich und weisen die höchsten im Rahmen dieser Arbeit gemessenen pH-Werte auf. Entsprechend sind die Profile häufig nicht durch anstehendes Gestein, sondern durch eine Kalkkruste limitiert.

Standorttyp 6: Ton/Sand

Dieser Typ findet sich im intramontanen Becken der Omuramba-Ebene in räumlicher Nähe zu tiefgründigen, lockeren Sanden. Er unterscheidet sich von den anderen Standorten vor allem durch den hohen Tongehalt im Oberboden. Die Feinmaterialmächtigkeit liegt ähnlich niedrig wie bei den Standorttypen 3 und 5 (vgl. Abb. 5.2). Die Bodenprofile dieses Typs werden durch Sandstein oder durch silikatisch verbackene Sande limitiert. Es stellt sich die Frage, warum die Böden eine so eklatant andere Textur aufweisen als die in situ über „saurem“ Gestein gebildeten Böden des Standorttyps 3 (Sand/Schluff). Haben die Substrate tatsächlich die gleiche Genese?

Zieht man die topographische Lage der Substrate in Betracht, so kann diese Frage mit ziemlicher Sicherheit verneint werden. Die Standorte des Typs 3 finden sich meist in Hanglagen, die des hier vorgestellten Typ 6 dagegen in flachen Senken. Offensichtlich ist es hier zu einer fluviatilen Ablagerung von tonreichen Sedimenten gekommen. Die Substrate des Typ 6 können demzufolge als „Playa-Sedimente“ angesprochen werden (STRAHLER & STRAHLER 1992:350). „Playa“ ist eine geologisch-geomorphologische Bezeichnung für die ebenen, tiefstgelegenen Teile abflussloser Senken in ariden und semiariden Gebieten, in welche sich nach periodischer und episodischer

Wasserführung oder durch Grundwassereinfluss pelitische Stillwassersedimente oder Evaporite akkumuliert haben (KRÖPELIN 1989:188).

Dieser Standorttyp ist zwar durch eine gute Nährstoffversorgung, jedoch eine sehr geringe Fähigkeit zur Wasserspeicherung charakterisiert. Ein Großteil des Regenwassers kann die verschlammte Oberfläche nicht infiltrieren und fließt ab (WOOD et al. 1987). Weiterhin ist ein hoher Anteil des Bodenwassers nicht pflanzenverfügbar.

5.1.5 Existiert eine Dichotomie „nährstoffreiche/nährstoffarme Standorte“?

In den vergangenen Jahren hat sich eine prinzipielle Zweiteilung afrikanischer Savannenstandorte etabliert (vgl. Kap. 2.1). Nährstoffarmen, feuchten Savannen werden nährstoffreiche, trockene Savannen gegenübergestellt (Tab. 5.5). Die sechs abgegliederten Standorttypen können mit dieser generalisierten Einteilung verglichen werden. Existiert im Untersuchungsgebiet eine ähnliche Dichotomie?

Merkmal	nährstoffarme Savannen	nährstoffreiche Savannen
Umweltbedingungen	nährstoffarm, feucht, kühl	nährstoffreich, trocken, heiß
Verbreitung	hochgelegene, alte afrikanische Landoberfläche	tiefgelegene, nach-afrikanische Erosionsflächen, Flusstäler
Mittl. Jahresniederschlag	600-1500 mm	400-800 mm
Ausgangsgestein	saures, kristallines Eruptivgestein; Sandstein; sandige Sedimente	basisches Tiefengestein; Sedimentgesteine: Tonstein, Siltstein, Kalkstein
Phosphorverfügbarkeit	gering	mittel
Dominante Tonminerale	Kaolinit, Eisenoxide	Montmorillonite
KAK des Tons	niedrig	hoch

Tab. 5.5: Vergleich der standortspezifischen Merkmale zwischen nährstoffarmen und nährstoffreichen Savannen; verändert nach SCHOLES (1997), mit zusätzlichen Informationen aus SCHOLES & WALKER (1993) zu Umweltbedingungen und zur Verbreitung der Savanntypen.

Anhand einer Korrelation und einer hierarchischen Clusteranalyse von über 20 Standortvariablen konnte im Untersuchungsgebiet eine klare Gliederung in verschiedene Standorttypen vorgenommen werden. Dabei findet sich tatsächlich in vielen Fällen eine Koppelung von Nährstoffreichtum an edaphische Aridität sowie von Nährstoffarmut an edaphisch weniger aride Bedingungen. Dies trifft insbesondere auf die Standorttypen 1, 4, 5 und 6 zu. Daneben finden sich punktuell jedoch auch andere Kombinationen aus Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit. Auf Wüstenrandlössen (Standorttyp 2) sind nährstoffreiche Standorte mit einer mittleren Fähigkeit zur Wasserspeicherung anzutreffen. Auf in situ gebildeten, sehr flachgründigen Böden über saurem Ausgangsgestein (Standorttyp 3), die eine schlechte Nährstoffversorgung aufweisen, ist die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit zwar nicht durch die Textur, wohl aber durch die geringe Feinmaterialmächtigkeit des Substrats eingeschränkt.

Eine Koppelung an den mittleren Jahresniederschlag, die auf kontinentaler Maßstabsebene besteht (HUNTLEY 1982, SCHOLES & WALKER 1993), lässt sich für die Standorte im kleinräumigen Untersuchungsgebiet nicht nachweisen. Auffällig sind die – im Vergleich zu den Angaben in Tab. 5.5 – deutlich geringeren Niederschläge im Untersuchungsgebiet (unter 300 mm/a). Somit handelt es sich hier um klimatisch aride Savannenstandorte.

5.2 Ordination

Im folgenden soll untersucht werden, (1) ob die herausgearbeiteten Standortbedingungen in Beziehung zu bestimmten Vegetationsmerkmalen stehen und ob (2) die Standorttypen eine klar voneinander abgrenzbare Vegetation tragen. Dafür werden die multivariaten Statistikverfahren der direkten und indirekten Ordination eingesetzt.

5.2.1 Direkte Gradientenanalyse mit kanonischer Methodik (CCA)

Bei kanonischen Methoden gehen außer floristischen Daten die Daten von Umweltfaktoren direkt mit in eine multivariate Statistik ein. Das Ziel besteht darin, Variationen innerhalb der Vegetationsstruktur aufzudecken, die sich am besten über Linear-kombinationen der Umweltfaktoren erklären lassen, so dass ein direkter Bezug zwischen dem Vegetationsmuster und den Gradienten der Umweltbedingungen hergestellt wird (PFADENHAUER 1993). Die CCA ist momentan eine der populärsten Ordinationstechniken in der Vegetationsökologie (MCCUNE 1998). Einige Autoren stehen dieser Methode allerdings skeptisch gegenüber, da sie (gelegentlich fälschlich) davon ausgeht, dass tatsächlich sinnvolle Umweltvariablen gemessen worden sind. Statt dessen sollten zuerst allein die floristischen Daten ordiniert und die Achsen anschließend zu Umweltvariablen in Beziehung gesetzt werden (ØKLAND 1996, MCCUNE 1998). Andere Ökologen ziehen für den Fall, dass entsprechende Umweltdaten direkt vorliegen, die Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) einer indirekten Gradientenanalyse mit nachfolgender Interpretation der Achsen jedoch vor (TER BRAAK & PRENTICE 1988:137, zitiert nach GLAVAC 1996:174).

Da die CCA wie alle Korrespondenzanalysen empfindlich gegenüber extremen Ausreißern ist (vgl. Kap. 4.9), wurde vor der eigentlichen CCA-Analyse eine DCA (d.h. eine reine Ordination der Vegetationsdaten) durchgeführt, bei der zwei Dauerbeobachtungsflächen durch ihre Verschiedenheit auffielen. Es handelt sich dabei um eine einzelne Fläche in den Baynes-Bergen (Plot 2951), die wahrscheinlich aufgrund des differenzierenden Ausgangsmaterials und des besonderen Kleinklimas deutlich andere Standortbedingungen und demzufolge eine völlig andere Zusammensetzung der Baum- und Grasschicht aufweist als die anderen Aufnahmeflächen. Weiterhin sondert sich eine Fläche in den Zebra-Bergen ab (Plot 2957), die aufgrund der speziellen Bodeneigenschaften eines Pseudo-Vertisols als Sonderstandort einzustufen ist. Dieser trägt eine spärliche, artenarme Vegetation, die durch einen hohen Anteil von Geophyten gekennzeichnet ist und keinen typischen Savannencharakter hat. Die Daten beider Untersuchungsflächen wurden daher von weiteren Analysen ausgeschlossen.

In die CCA fließen somit 197 Vegetationsaufnahmen der Jahre 1995-99 ein, die von 47 Dauerbeobachtungsflächen stammen. Im ersten Untersuchungsjahr 1995 wurde erst ein kleiner Teil der Flächen angelegt, weshalb die Zahl der Aufnahmen nicht die rechnerische Höhe von 235 erreicht. Als Umweltvariablen wurden auf der Basis der Überlegungen im vorigen Abschnitt sechs Merkmale ausgewählt, die sich durch einen klaren Bezug zu einem der drei Hauptdeterminanten von Savannenvegetation auszeichnen (vgl. Tab. 5.1). Da die Variablen weiterhin einen möglichst großen Anteil der floristischen Varianz erklären sollen, wurde durch eine Korrelations- und eine Faktorenanalyse geprüft, dass sie nicht aufgrund einer hohen Korrelation gleichgerichtet wirken.

Als Bezugsvariablen wurden ausgewählt: (1) der ordinale Wert der Niederschlagsklasse, (2) die ebenfalls ordinal skalierte Nutzungsintensität, (3) die Feinmaterialtiefe, d.h. die Bodenmächtigkeit abzüglich der Skelettmächtigkeit, (4) der Sandanteil im Oberboden, (5) der Salzgehalt und (6) die Acidität im Oberboden. Abbildung 5.4 stellt das Ergebnis der direkten Ordination für die Aufnahmeflächen dar.

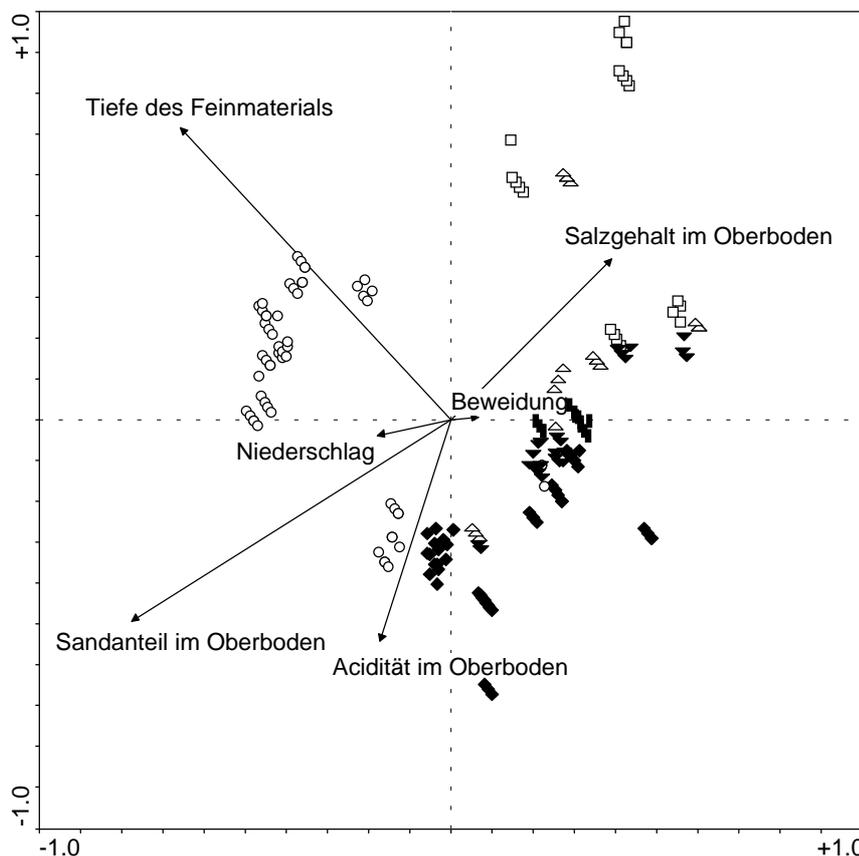


Abb. 5.4: Kanonische Korrespondenzanalyse der jährlichen Vegetation auf den 47 Dauerbeobachtungsflächen ($n = 197$; biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Arten) zusammen mit sechs Bezugsvariablen. Dargestellt ist die Anordnung der Aufnahmen entlang der ersten beiden CCA-Achsen. Die Symbole entsprechen der Zuordnung zu einem der im Kapitel 5.1 definierten sechs Standorttypen. Zur Verdeutlichung des Einflusses der Feinmaterialmächtigkeit stehen gefüllte Symbole für flachgründige Standorttypen. Offener Kreis = Sand, offenes Quadrat = Schluff, gefüllte Raute = Sand/Schluff, offenes Dreieck = Lehm, gefülltes Dreieck = Lehm flach, gefülltes Rechteck = Ton/Sand. Die Länge der Pfeile gibt die jeweilige Bedeutung der Umweltvariablen für die Vegetation an.

Zunächst fällt die große Länge der vier Pfeile auf, die „statische“ Standortbedingungen wiedergeben. Dagegen ist die Bedeutung der zeitlich variablen Faktoren des Niederschlags und der Beweidungsintensität für die Vegetation deutlich geringer. Dies lässt sich damit erklären, dass in die hier vorgestellte direkte Ordination sowohl Deckungswerte von Arten der Grasschicht als auch der Baumschicht eingeflossen sind, da es hier zunächst um eine generelle Klärung der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation geht. Naturgemäß reagieren die Arten der Baumschicht auf die interannuellen Schwankungen der Niederschläge nur in einem sehr begrenzten Umfang, weshalb sich die Niederschlagsvariabilität nur in einem Teil der floristischen Variabilität spiegelt. Auf die Effekte der Niederschläge für Dynamiken der Grasschicht wird im folgenden Kapitel noch näher eingegangen.

Da die menschliche Nutzungsintensität sich in erster Linie in einer Beweidung manifestiert, hat auch diese Umweltvariable deutlich größere Auswirkungen auf die Gras- als auf die Baumschicht. Auch hier ist der Erklärungswert in der Variabilität des Umweltfaktors somit gering, weil er nur von einem Teil der Arten reflektiert wird. Nutzungsbedingte Veränderungen der Gras- und Baumschicht werden im Kapitel 7 ausführlich vorgestellt.

Unter den statischen Umweltvariablen hat die Tiefe des Feinmaterials die größte Bedeutung, dicht gefolgt vom Sandanteil im Oberboden. Beide Variablen gemeinsam sind offensichtlich zum Großteil dafür verantwortlich, dass die Aufnahmen auf tiefgründigen Sanden (Standorttyp 1: Sand) im Ordinationsdiagramm eine klare Abtrennung von allen anderen Aufnahmen erfahren. Auch in der Clusteranalyse weisen die tiefgründigen Sande die größte Distanz zu allen anderen Standorttypen auf. Ein Teil der Aufnahmen dieses Typs wird allerdings von den anderen etwas abgesondert und in die Nähe einiger Aufnahmeflächen gestellt, die durch die Clusteranalyse der Standorteigenschaften dem Typ 3 („Sand/Schluff“) zugeordnet wurden. Dies ist leicht verständlich, da beide Standorttypen durch eine ähnliche Textur gekennzeichnet sind. Zudem weisen die zusammengestellten Aufnahmeflächen im unteren Teil des Ordinationsdiagramms einen ähnlich niedrigen pH-Wert auf.

Die Aufnahmen der Standorttypen 3 (Sand/Schluff), 5 (Lehm flach) und 6 (Ton/Sand), die durch mittlere Feinmaterialmächtigkeiten von < 20 cm gekennzeichnet sind (vgl. Abb. 5.2), korrelieren mit wenigen Ausnahmen im Ordinationsdiagramm negativ mit der Variable Feinmaterialmächtigkeit, da sie entlang der rückwärtigen Verlängerung des Vektors liegen. Daher wirkt sich bei allen Aufnahmen die schlechte Fähigkeit des Substrats zur Wasserspeicherung auch auf die Zusammensetzung der Vegetation aus. Daneben spielt aber auch die Nährstoffversorgung der Standorte eine wichtige Rolle. Auffällig ist hier, dass die Vektoren des Salzgehalts und des Sandanteils im Oberboden nahezu vollständig negativ korreliert sind. Sandige Standorte sind daher besonders nährstoffarm. Da Salzgehalt und Tonanteil miteinander stark und hochsignifikant korrelieren (vgl. Kapitel 5.1), bestätigt sich hier, dass sich die Dichotomie zwischen nährstoffarmen Substraten mit einer guten Fähigkeit zur Wasserspeicherung bzw. nährstoffreichen, edaphisch ariden Standorten auch in einer unterschiedlichen Vegetationsstruktur widerspiegelt.

Zusammenfassende Statistik der Ordination

Im folgenden werden einige statistische Werte diskutiert, die die direkte Ordination charakterisieren. An erster Stelle sind die Art-Umwelt-Korrelationen zu nennen (Tab. 5.6.a). Sie messen die Stärke der Beziehungen zwischen Art und Umwelt für eine bestimmte Achse. Dabei bedeuten hohe Korrelationen nicht, dass ein großer Anteil der Art- und Umweltvariablen durch die Umweltvariablen erklärt worden ist (TER BRAAK & SMILAUER 1998). Dieser Anteil wird indessen durch die „Eigenwerte“ ausgedrückt (Tab. 5.6.b). Die Eigenwerte sind ein Maß für die Auftrennung der Objekte entlang der Achse. Sie liegen meist zwischen 0 und 1, wobei ihre Summe größer als 1 sein kann (in der vorliegenden Analyse beträgt sie 6,49). Das bedeutet, dass ein Eigenwert nur relativ zu den anderen Eigenwerten interpretierbar ist. Der prozentuale Anteil eines Eigenwertes an der Gesamtvarianz wird als „Varianz der Art-Umweltbeziehungen“ bezeichnet.

CCA-Achse	1	2	3	4
a) Art-Umwelt-Korrelationen	0,909	0,787	0,788	0,613
b) Kanonische Eigenwerte λ	0,506	0,273	0,171	0,097
c) Kumulative Varianz der Art-Umweltbeziehungen	44,6 %	68,7 %	83,8 %	92,3 %

Tab. 5.6: Zusammenfassende Statistik der CCA-Achsen.

Mit Hilfe der „**kumulativen Varianz der Art-Umweltbeziehungen**“ (Tab. 5.6, letzte Zeile) kann beurteilt werden, ob die gemessenen Standortbedingungen wirklich relevant für die Artenzusammensetzung sind. Der Anteil der Gesamtvarianz, der nicht durch die sechs – nach abnehmender Bedeutung sortierten – Umweltvariablen (1) Feinmaterialmächtigkeit, (2) Sandanteil im Oberboden, (3) Wasserstoffionenkonzentration, (4) Salzgehalt, (5) jährlicher Niederschlag und (6) Nutzungsintensität erklärt werden kann, ist in der vorliegenden Analyse jedoch sehr klein. Er liegt bei der kumulativen Berücksichtigung aller vier CCA-Achsen nur bei 7,7 %. Mit anderen Worten, über 92 % der Varianz auf den Untersuchungsflächen ist durch die genannten Umweltvariablen erklärbar (Tab. 5.5.c). Naturgemäß wird der größte Anteil der Varianz, nämlich 44,6 %, bereits durch die erste Achse erklärt. Weitere 24,1 % der Varianz wird durch die zweite CCA-Achse abgedeckt.

Die in Prozent ausgedrückte Varianz der Art-Umweltbeziehungen ist nach MCCUNE (1998:165) allerdings die „gefährlichste und am häufigsten falsch verstandene statistische Angabe im Programm CANOCO“. Aufgrund des zugrundeliegenden statistischen Verfahrens der Multiplen Regression wird der angegebene Prozentsatz immer dann groß sein, wenn die Zahl der berücksichtigten Variablen im Verhältnis zur Zahl der Aufnahmeflächen groß ist, selbst dann, wenn die Umweltmatrix völlig sinnlose Zufallswerte enthält. Daher darf diese Angabe korrekterweise nur im statistischen, nicht aber im ökologischen Sinne als „Variation innerhalb der Pflanzengemeinschaft, die durch die berücksichtigten Umweltvariablen erklärt wird“, interpretiert werden.

In der vorliegenden Arbeit stehen 197 Vegetationsaufnahmen nur 6 Umweltvariablen gegenüber, weshalb eine statistische Verzerrung weitgehend ausgeschlossen werden kann. Des Weiteren ist durch eine Korrelationsanalyse und die Interpretation von Cluster- und Faktorenanalysen im vorigen Abschnitt versucht worden, aus einer

größeren Anzahl von Standortvariablen solche herauszugreifen, die untereinander nur wenig korrelieren, jedoch eine möglichst große und direkte Bedeutung für die drei vegetationsdeterminierenden Faktoren Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit und Herbivorie haben (vgl. Tab. 5.1). Weiterhin liefert der **Monte-Carlo-Test** eine statistische Absicherung, dass die in der CCA festgestellten Korrelationen zwischen Arten und Umweltvariablen nicht zufällig sind. Der p-Wert liegt bei 0,5 %, daher sind die Ergebnisse der CCA nur mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,5 % nicht signifikant.

Fazit

Insgesamt unterstreicht die direkte Ordination das bereits im Kapitel 5.1 gewonnene Ergebnis, wonach die statischen Standortbedingungen – trotz der Wahl eines räumlich begrenzten Untersuchungsgebietes und der weitgehenden Beschränkung auf ebene Standorte – zu einem erheblichen Umfang die Vegetationszusammensetzung der Dauerbeobachtungsflächen bestimmen. An erster Stelle ist hier die Feinmaterialmächtigkeit zu nennen, die bei gegebenem Niederschlag stark die Menge des pflanzenverfügbaren Wassers determiniert. Wasser ist daher im Untersuchungsgebiet offenbar der prinzipiell limitierende Faktor. Daneben spielt aber, wie in anderen afrikanischen Savannen auch, die Nährstoffversorgung der Böden eine wichtige Rolle.

Die kleinräumige und hohe Variabilität der Standortbedingungen im nordöstlichen Kaokoland konnte auch durch eine Satellitenbildinterpretation gezeigt werden (BOLLIG, CASIMIR pers. comm.). Sie erschwert die Untersuchung und Interpretation niederschlags- und nutzungsbedingter Vegetationsdynamiken erheblich. Andererseits eröffnet sie die Chance, die unterschiedliche Reaktion verschiedener Vegetationstypen auf Nutzung und Niederschlag einander gegenüberstellen zu können. Die folgenden Kapitel konzentrieren sich bei der Analyse der Vegetationsdynamiken daher zunächst auf den besonders homogenen Standorttyp der tiefgründigen Sande. Dies impliziert eine Reduktion der Zahl auswertbarer Dauerbeobachtungsflächen. Wo es sinnvoll erscheint (insbesondere bei der Diskussion niederschlagsbedingter Dynamiken), werden die Daten von tiefgründigen Sandstandorten mit denen anderer Standorte verglichen.

Arten als Indikatoren für Standortbedingungen

In einer CCA kann aufgrund der errechneten Beziehung zwischen Arten und Umweltvariablen einzelnen Arten eine Indikatorfunktion bezüglich dieser Variablen zugeordnet werden (TER BRAAK & SMILAUER 1998).

Aufgrund der besonders hohen Bedeutung des Merkmals „Feinmaterialmächtigkeit“ sind die meisten Arten am ehesten ein Indikator für die Gründigkeit des Substrats (Abb. 5.5). Als Zeiger für einen tiefgründigen, sandigen Boden findet sich eine Reihe von Arten, die an den **Standorttyp 1 (Sand)** gebunden sind. In der Baumschicht zählt hierzu die immergrüne Art *Balanites welwitschii*, in der Grasschicht die einjährigen Gräser *Schmidtia kalahariensis*, *Eragrostis dinteri*, *Eragrostis porosa* und *Pogonarthria fleckii* sowie die krautigen Dikotylen *Gisekia africana*, *Heliotropium zeylanicum* und *Sesuvium sesuvioides*.

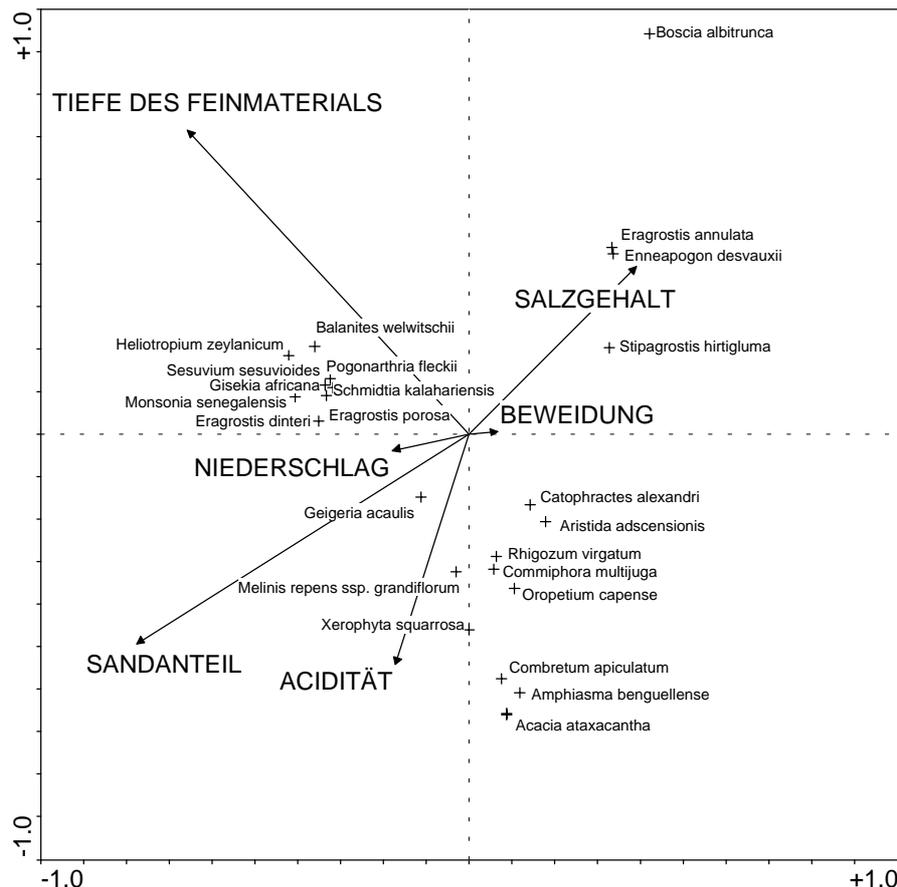


Abb. 5.5: Kanonische Korrespondenzanalyse der jährlichen Vegetation (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Arten) auf den 47 Dauerbeobachtungsflächen zusammen mit sechs Bezugsvariablen. Dargestellt ist die Position von „Zeigerarten“ entlang der ersten beiden CCA-Achsen. Die Länge der Pfeile gibt die jeweilige Bedeutung der Umweltvariablen für die Vegetationszusammensetzung an.

Zeiger für einen flachgründigen Boden sind typische Vertreter der Standorttypen 3, 5 und 6. Diese sind jedoch gleichzeitig, in Abhängigkeit vom Standorttyp, Zeiger für andere Standortbedingungen. Für den **Standorttyp 3 (Sand/Schluff)** besteht eine Zweispaltung. Typische „Säurezeiger“ sind der Chamaephyt *Xerophyta squarrosa* und das einjährige Gras *Melinis repens ssp. grandiflorum*. Dies sind Arten, die auf den kleinräumig heterogenen Standort der Hügellagen beschränkt sind. Zeiger besonders flachgründiger Standorte sind dagegen die blattwerfenden, großblättrigen Baumarten *Combretum apiculatum* und *Commiphora multijuga* sowie die blattwerfende, feinblättrige Art *Acacia ataxacantha*. Weiterhin zählen hierzu der Chamaephyt *Amphiasma benguellense* und das kleinwüchsige, ausdauernde Gras *Oropetium capense*. Sie kommen in ebenen Lagen vor, die allerdings (z.B. durch Erosionsverluste wie in Omuhonga) meist ebenfalls eine kleinräumige Heterogenität aufweisen.

Einen hohen Salzgehalt und gleichzeitig einen geringen Sandanteil im Oberboden zeigen Arten an, die gleichermaßen mit hoher Frequenz in der Grasschicht der **Standorttypen 2 (Schluff) und 4 (Lehm)** vorkommen. Dazu gehören das einjährige Gras *Eragrostis annulata* und das kleinwüchsige, schmalblättrige Gras *Enneapogon desvauxii*. Eine „typische“ Art schluffiger Standorte mit hohem Salzgehalt scheint dagegen die blattwerfende, großblättrige Baumart *Boscia albitrunca* zu sein (Abb. 5.5). Ihre Lage am oberen Rand des Ordinationsdiagramms macht eine klare Zuweisung

eines Zeigerwertes jedoch schwierig, da diese Lage in einer CCA häufig von Ausreißern oder sehr seltenen Arten eingenommen wird (TER BRAAK & SMILAUER 1998). *Boscia albitrunca* ist aufgrund ihrer Seltenheit schwer interpretierbar: Sie tritt nur auf einer einzigen Dauerbeobachtungsfläche auf. Den höchsten Erklärungswert haben Arten im mittleren Bereich der Achsen. Aus diesem Grund lassen sich für tonreiche Standorte (**Standorttyp 6**) nur schwer Zeigerarten benennen. Die entsprechenden Arten und Aufnahmeflächen liegen sehr nahe am Nullpunkt der Ordinationsdiagramms. Hier ist nicht zu unterscheiden, ob die Anordnung in bezug eines Standortfaktors mit geringem Erklärungswert erfolgte, sprich Niederschlag und Beweidungsintensität, oder ob die Arten entlang der anderen Standortgradienten in mittleren Bereichen liegen bzw. sich indifferent verhalten. Daher sind durch diese CCA-Analyse auch keine Indikatorarten für die Nutzungsintensität oder die Höhe des Niederschlags benennbar.

5.2.2 Indirekte Ordination (DCA)

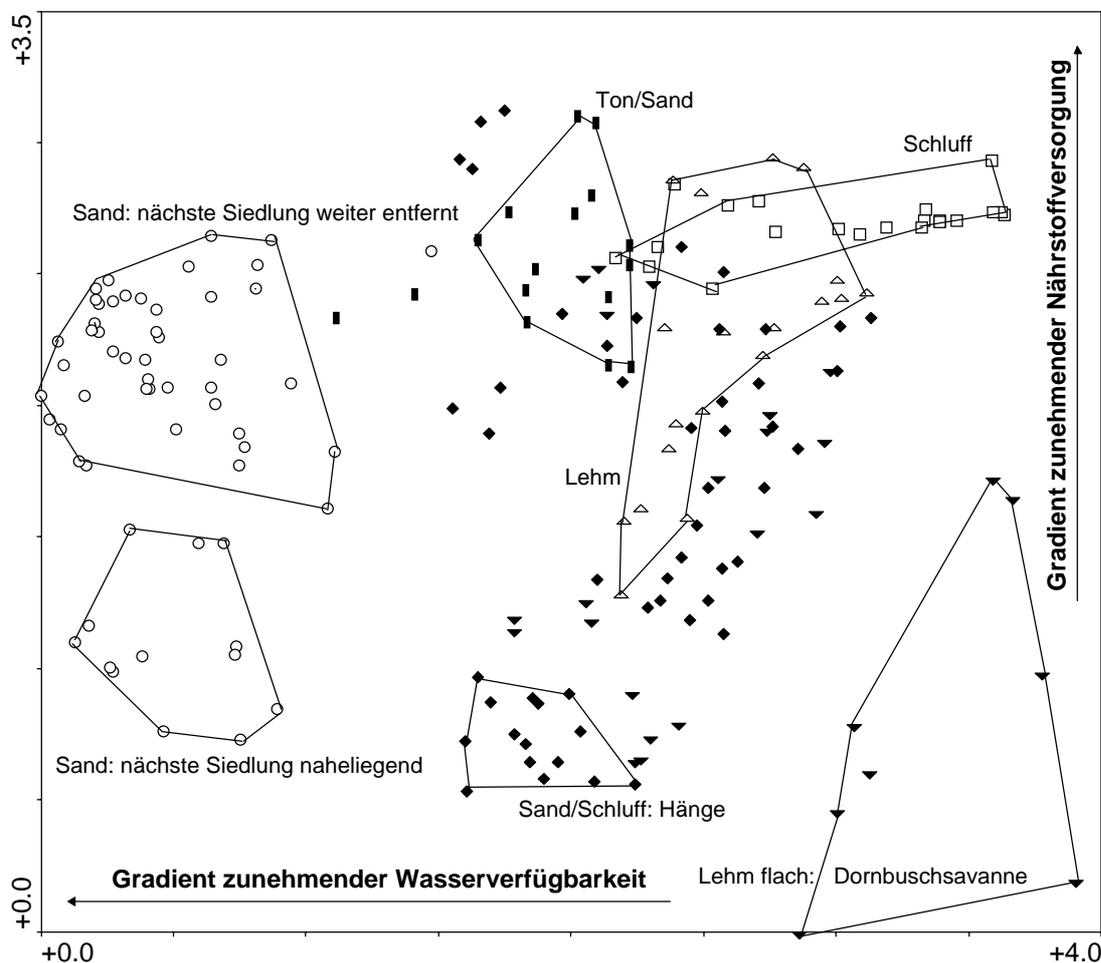


Abb. 5.6: Indirekte Ordination der Vegetationsaufnahmen 1995-99 oder 1996-99 von 47 Dauerflächen (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Arten). Dargestellt ist die Anordnung der 197 Aufnahmen entlang der ersten beiden DCA-Achsen. Gefüllte Symbole stehen für Standorttypen mit geringer Feinmaterialmächtigkeit. Offener Kreis = Sand, offenes Quadrat = Schluff, gefüllte Raute = Sand/Schluff, offenes Dreieck = Lehm, gefülltes Dreieck = Lehm flach, gefülltes Rechteck = Ton/Sand. Die Linien umgrenzen die Plots eines Standorttyps, sofern sich dessen Vertreter nicht wie im Fall der Typen 3 und 5 sehr weit aufspreizen.

Die indirekte Ordination der Vegetationsaufnahmen dient in der vorliegenden Arbeit im wesentlichen dazu, die Ergebnisse der direkten Ordination zu überprüfen (vgl. die Diskussion der Aussagekraft von CCA-Analysen im vorigen Abschnitt). Auf eine pflanzensoziologische Gliederung der Vegetation und auf die Benennung von Zeigerarten für bestimmte Vegetationseinheiten, verbunden mit Angaben zur Frequenz und zur mittleren Deckung, wird in der vorliegenden Arbeit verzichtet. Sie steht zum einen nicht im Mittelpunkt des Untersuchungsansatzes und ist zum anderen bereits ausführlich in zwei vegetationskundlichen Bearbeitungen des gesamten Kaokolandes (VILJOEN 1980 und BECKER 2000) vorgenommen worden.

Abbildung 5.6 stellt die Anordnung der Aufnahmeflächen entlang der ersten und zweiten Ordinationsachse dar. Wie bei der direkten Ordination (Abb. 5.4) sind die einzelnen Aufnahmeflächen entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu einem der sechs Standorttypen mit einer unterschiedlichen Signatur versehen. Dabei stehen gefüllte Zeichen für Standorttypen mit einer geringen Feinmaterialmächtigkeit, da diese Umweltvariable bei der direkten Ordination den höchsten Erklärungswert hatte.

In Übereinstimmung mit der direkten Ordination sondern sich die Vegetationsaufnahmen auf tiefgründigen Sanden (markiert mit offenen Kreisen) klar von allen anderen Aufnahmen ab. Dies trifft insbesondere für ihre Anordnung entlang der ersten DCA-Achse zu. Hingegen werden die übrigen Standorttypen nicht gut getrennt, sondern bilden entlang der 2. DCA-Achse ein nahezu kontinuierliches Band. Die drei deutlich abtrennbaren Gruppen sind hier die Aufnahmen in Hanglage innerhalb des Standorttyps Sand/Schluff (Sand/Schluff: Hänge), auf tiefgründigen Schluffen (Schluff) und auf den flachgründigen Lehmen auf einer verhältnismäßig niedrigen Höhe über dem Meeresspiegel, die nicht eine Mopane-Savanne, sondern eine von Akazienarten dominierte Dornbuschsavanne tragen (Lehm flach: Dornbuschsavanne).

Es fragt sich, welche Umweltgradienten durch die erste und zweite DCA-Achse repräsentiert werden. Wegen der Konzentration der flachgründigen Standorte mit feiner Textur auf der rechten Seite und der tiefgründigen Sande auf der linken Seite ist anzunehmen, dass von rechts nach links ein **Gradient zunehmender Wasserverfügbarkeit** verläuft. Dies würde bedeuten, dass auch tiefgründige Schluffe einen edaphisch ariden Standort darstellen. Entlang der zweiten Achse verläuft dagegen am ehesten ein **Gradient zunehmender Nährstoffverfügbarkeit**. So werden die Standorte mit geringer Salzkonzentration und hohen pH-Werten im unteren Teil des Ordinationsdiagramms angeordnet, die nährsalzreichen und kalkhaltigen Standorte der Typen 2 (Schluff) und 6 (Ton/Sand) dagegen sehr weit oben. Allerdings spreizt sich auch der Standorttyp der tiefgründigen Sande entlang der zweiten Achse auf. Hier bestätigen die Bodenanalysen nicht die Existenz eines Nährstoffgradienten. Statt dessen ist eine Trennung der Standorte in Siedlungsnähe bzw. der Standorte in größerer Entfernung zu den Siedlungen feststellbar.

Niederschlagsbedingte Fluktuationen

Zur Analyse der Vegetationsdynamiken sind in Abb. 5.7 für ausgewählte Dauerbeobachtungsflächen jedes Standorttyps die Aufnahmen der einzelnen Jahre durch eine gestrichelte Linie miteinander verbunden. Die Darstellung ist auf den ersten Blick recht unübersichtlich. Für eine Interpretation der kurzfristigen Dynamiken reicht es hier jedoch aus, eine Beziehung zu den beiden DCA-Achsen zu prüfen.

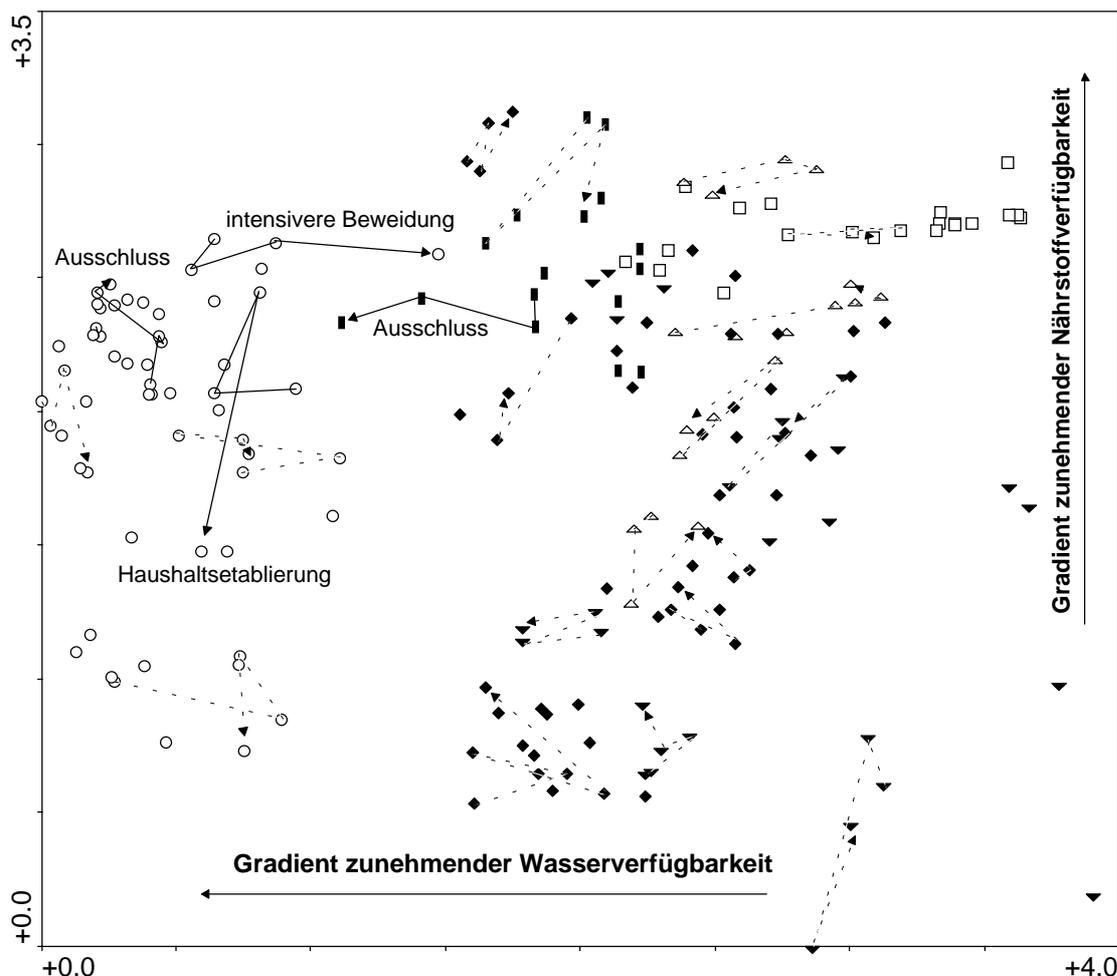


Abb. 5.7: Indirekte Ordination der Vegetationsaufnahmen 1995-99 oder 1996-99 von 47 Dauerflächen (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Arten). Dargestellt ist die Anordnung der 197 Aufnahmen entlang der ersten beiden DCA-Achsen. Die Symbole entsprechen der Zuordnung zu einem der im Kapitel 5.1 definierten sechs Standorttypen. Offener Kreis = Sand, offenes Quadrat = Schluff, gefüllte Raute = Sand/Schluff, offenes Dreieck = Lehm, gefülltes Dreieck = Lehm flach, gefülltes Rechteck = Ton/Sand. Die Linien verbinden Aufnahmejahre auf ausgewählten Dauerflächen. Gestrichelte Linien stehen dabei für niederschlagsabhängige Fluktuationen, durchgezogene Linien für darübergelagerte Entwicklungen nach einer Veränderung der Nutzungsintensität.

Zu postulieren wäre, dass die von Jahr zu Jahr schwankende Wasserverfügbarkeit sich in Verschiebungen der Einzelaufnahmen entlang der ersten DCA-Achse widerspiegelt. Das heißt, die Verbindungslinien müssten ungefähr horizontal verlaufen. Auf einem Teil der Dauerbeobachtungsflächen ist dies auch tatsächlich der Fall, insbesondere auf den tiefgründigen Sanden und Schluffen. Auf flachgründigen Substraten dagegen verlaufen die Verbindungslinien zwischen vielen Dauerflächen eher diagonal. Sie zeigen dabei in guten Regenjahren häufig zum Ursprung des Ordinationsdiagramms, in schlechten Jahren in die entgegengesetzte Richtung. Dies könnte damit erklärt werden, dass die Grasschicht der flachgründigen Standorte bei guter Wasserversorgung eine gewisse Ähnlichkeit zu der auf tiefgründigen Sanden aufweist, während bei schlechter Wasserversorgung eine größere Ähnlichkeit zur Grasschicht der edaphisch ariden Schluffstandorte besteht. Die großen Verschiebungen in diagonalen Richtung sind im übrigen auch eine Erklärung dafür, warum sich die Vegetationsaufnahmen flachgründiger Standorttypen in Abb. 5.6 nicht zu diskreten Gruppen formieren.

Auf jeden Fall wird durch diese kurze Diskussion deutlich, dass die niederschlagsbedingten Dynamiken im Untersuchungsgebiet offenbar keine monokausale Erklärung zulassen. Sie scheinen auf den einzelnen Standorttypen nicht zu gleichgerichteten, sondern zu ganz unterschiedlichen Veränderungen der Grasschicht zu führen. Dies dürfte ein weiterer Grund dafür sein, warum bei der direkten Ordination die jährliche Höhe des Niederschlags nur einen geringen Erklärungswert für die Vegetationszusammensetzung hatte. Die kurzfristigen Vegetationsdynamiken auf verschiedenen Standorttypen werden im folgenden Kapitel noch ausführlich vorgestellt.

Änderung der Nutzungsintensität

Außer den niederschlagsbedingten Fluktuationen sind in Abbildung 5.7 auch für vier Dauerflächen des Standorttyps „Sand“ oder „Ton/Sand“ die Entwicklungen nach einer Änderung der Nutzungsintensität während des Beobachtungszeitraums dargestellt. Die entsprechenden Aufnahmen sind mit durchgezogenen Linien verbunden. In zwei Fällen handelt es sich um eine Nutzungsintensivierung, in den beiden anderen um einen Beweidungsausschluss, d.h. um den Fortfall jeglicher Nutzung. Bei einer verstärkten Nutzung der Baumschicht durch Holzeinschlag infolge einer **Haushaltsetablierung** in unmittelbarer Nähe der Aufnahmefläche entwickelt sich die Vegetation innerhalb von vier Jahren hin zu derjenigen Vegetation, die für besonders siedlungsnahe Vegetationsaufnahmen typisch ist.

Eine **intensivere Beweidung** eines vormals geschonten Gebietes mit tiefgründigen Sanden führt dazu, dass die Vegetation nach einigen Jahren der Vegetation auf flachgründigen, tonreichen Substraten ähnelt. Genau umgekehrt lässt ein **Beweidungsausschluss** auf einem flachgründigen Standort des Typs „Ton/Sand“ die Vegetation immer ähnlicher zu der auf tiefgründigen Sanden werden. Mit anderen Worten: Durch eine Beweidung wird die Grasschicht auf Böden mit guter Wasserverfügbarkeit dergestalt verändert, dass sie der Grasschicht von Böden mit schlechter Wasserverfügbarkeit ähnelt. Dieses Phänomen der nutzungsbedingten „Aridisierung“ ist für semiaride und aride Weideflächen typisch (ELLISON 1960, DE VRIES et al. 1982, WARREN & HUTCHINSON 1984, HOFFMAN 1997). Ein Beweidungsausschluss auf tiefgründigen Sanden führt dagegen zu einer Entwicklung, die eine größere Distanz zu den intensiv genutzten Flächen dieses Standorttyps bedeutet.

Da in der Weideökologie die Vorstellung einer linearen Sukzession auf ariden Weideländern inzwischen weitgehend durch andere Theorien zur Vegetationsdynamik abgelöst worden ist (JOYCE 1993; vgl. Kapitel 2.2.3), können diese gerichteten Veränderungen allerdings nicht ohne weiteres als „Sukzessionen“ bezeichnet werden. Dafür wären genauere Kenntnisse der Bandbreite dynamischer Prozesse nötig, was weitere Untersuchungen erfordert.

Fazit

Es bleibt festzuhalten, dass beide Hauptachsen der DCA eine zeitliche Abfolge und zusätzlich einen wichtigen ökologischen Gradienten zeigen. Dies ist bei der Analyse von Monitoring-Daten sehr häufig der Fall. Durch die Ordination kann ein Raum-Zeit-Gefüge dargestellt werden (VAN DER MAAREL & WERGER 1987).

Die aktuellen Vegetationsdynamiken im Untersuchungsgebiet stehen offenbar in Abhängigkeit zu Niederschlagsschwankungen und Nutzungsänderungen. Verallgemeinernd findet sich entlang der ersten DCA-Achse ein Gradient der Wasserverfügbarkeit (in Abhängigkeit von klimatischen und edaphischen Faktoren) und ein Gradient des Beweidungsdrucks. Die zweite Achse ist schwerer interpretierbar; sie steht auf einigen Standorttypen für einen Gradient der Nährstoffverfügbarkeit, auf dem Standorttyp der tiefgründigen Sande jedoch eher für einen Gradienten der menschlichen Nutzung, nachgezeichnet durch die Entfernung zur nächsten Siedlung.

5.2.3 Ordination der Pflanzenfunktionstypen

In Kapitel 2.1 ist die Bedeutung der funktionellen Gliederung afrikanischer Savannen in nährstoffarme und nährstoffreiche Typen vorgestellt worden. Diese spiegelt sich auch darin, dass Pflanzenfunktionstypen (PFTs) unterschiedliche Schwerpunkte in einem der beiden Ökosystemtypen zeigen. Während die Baumschicht nährstoffarmer Savannen durch großblättrige Arten aus den Familien der *Fabaceae* (Unterfamilie *Caesalpinioideae*) und der *Combretaceae* dominiert wird, finden sich in nährstoffreichen Savannen kleinblättrige Vertreter der Fabaceen-Unterart *Mimosoideae*, insbesondere aus der Gattung *Acacia* (Tab. 5.7). Zur Prüfung, ob ein ähnlicher Zusammenhang auch auf den Standorttypen des Untersuchungsgebietes besteht, wird eine direkte Ordination mit den jeweiligen Deckungsanteilen der Pflanzenfunktionstypen nach SKARPE (1996) auf den Untersuchungsflächen durchgeführt. Dadurch werden gleichzeitig Aussagen über die Nutzbarkeit der Vegetation möglich, da die PFTs auch spezifische Unterschiede in ihrem Futter- und Weidewert zeigen.

Merkmals	nährstoffarme Savannen	nährstoffreiche Savannen
Blätter dominanter Bäume	großblättrig ($\geq 5 \text{ cm}^2$)	kleinblättrig ($< 1 \text{ cm}^2$)
Familie (oder Unterfamilie) der dominanten Bäume	<i>Caesalpinioideae</i> (feucht), <i>Combretaceae</i> (trocken)	<i>Mimosoideae</i> (trocken), <i>Burseraceae</i> (sehr trocken)
Stickstoff-Fixierung	gering	moderat

Tab. 5.7: Vergleich der vegetationsspezifischen Merkmale zwischen nährstoffarmen und nährstoffreichen Savannen; verändert nach SCHOLES (1997). Es handelt sich hierbei um allgemeine Trends.

Die Ordinationsergebnisse in Abbildung 5.8 zeigen, dass Feinmaterialmächtigkeit und Salzgehalt des Oberbodens tatsächlich die beiden wichtigsten Faktoren für die Dominanzverteilung der Pflanzenfunktionstypen sind. Es spricht für die ökologische Gültigkeit der formulierten Hypothesen, dass sich selbst bei einer Reduktion des Arteninventars (über 250 Arten) auf 12 PFTs die postulierten Abhängigkeiten zwischen biotischer Messgröße und Bezugsvariablen wiederfinden lassen. Wie angenommen, sind flachgründige, nährsalzreiche Standorte durch ein anderes Typenspektrum charakterisiert als tiefgründige, nährsalzarme Standorte. Allerdings spiegeln sich die unter 5.1.4 diskutierten Ausnahmen von einer klaren Dichotomie der Standortverhältnisse auch in funktioneller Hinsicht in der Vegetation wider. Insbesondere der Standorttyp der Schluffe stellt eine der von SCHOLES (1997) genannten „spezifischen Ausnahmen“ dar.

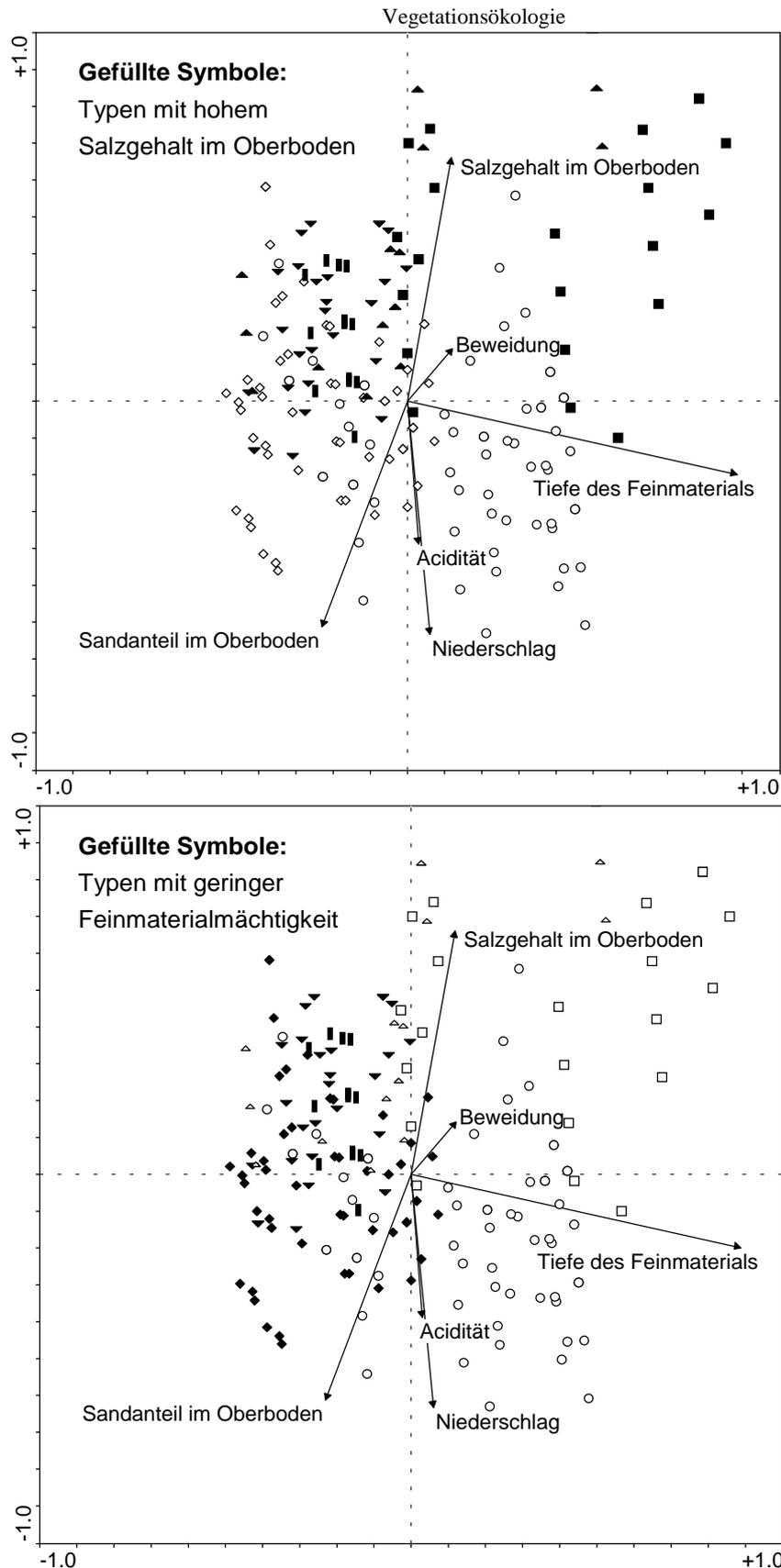


Abb. 5.8: CCA der jährlichen Vegetation auf 47 Dauerbeobachtungsflächen zusammen mit sechs Bezugsvariablen. Im Gegensatz zur Abb. 5.4 wird als biotische Merkmalsgröße der Deckungswert der PFTs eingesetzt. Dargestellt ist die Anordnung der 197 Aufnahmen entlang der ersten beiden CCA-Achsen. Im oberen Diagramm stehen gefüllte Symbole für Standorttypen mit hohem Salzgehalt, im unteren dagegen für Typen mit geringer Feinmaterialmächtigkeit. Kreis = Sand, Quadrat = Schluff, Raute = Sand/Schluff, stehendes Dreieck = Lehm, hängendes Dreieck = Lehm flach, Rechteck = Ton/Sand. Die Länge der Pfeile gibt die jeweilige Bedeutung der Umweltvariablen für die Vegetation an.

Weiterhin fällt auf, dass bei einer direkten Ordination auf der Basis von PFT-Deckungswerten der Standortfaktor der Niederschläge einen deutlich höheren Erklärungswert hat als bei einer entsprechenden Ordination auf der Basis von Artdeckungen (vgl. Abb. 5.8 und 5.4). Eine Erklärung für diese Diskrepanz ist, dass bei wechselnden Niederschlägen zwar Vertreter des gleichen Funktionstyps, nicht jedoch die gleichen Arten an Bedeutung gewinnen oder verlieren. Die Beobachtung, dass eine direkte Gradientenanalyse (Ordination) nur für Pflanzenfunktionstypen mit einer ähnlichen Antwort auf Umweltbedingungen gültig ist, macht z.B. auch LAWESSON (1997) anhand einer Analyse zahlreicher Vegetationsaufnahmen aus dem Senegal. Die Beobachtung wird bei der Untersuchung artspezifischer Produktivitätsschwankungen (Kapitel 6) bestätigt werden.

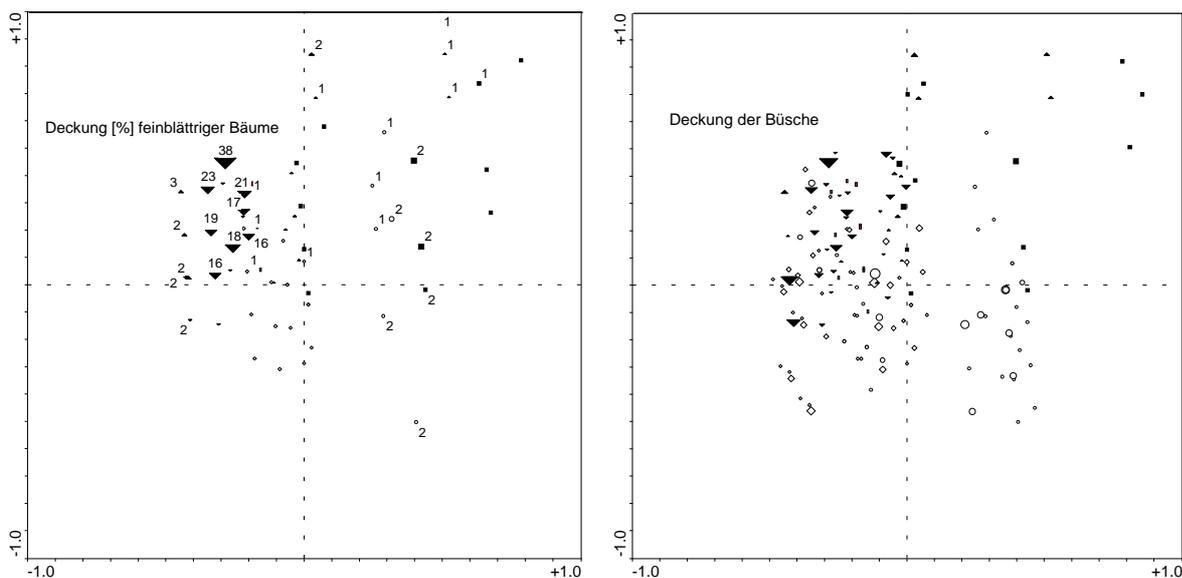


Abb. 5.9: Deckungswerte der PFTs „Feinblättrige Bäume“ (links) sowie „Büsche“ (rechts) in den 197 Vegetationsaufnahmen der 47 Dauerflächen. Im Ordinationsdiagramm (1. und 2. CCA-Achse) sind nur solche Flächen dargestellt, auf denen die entsprechenden PFTs vorkommen. Die Größe der Symbole gibt einen Eindruck von der Höhe der Deckung. Dabei stehen gefüllte Symbole für Standorttypen mit geringer Feinmaterialmächtigkeit. Offener Kreis = Sand, offenes Quadrat = Schluff, gefüllte Raute = Sand/Schluff, offenes Dreieck = Lehm, gefülltes Dreieck = Lehm flach, gefülltes Rechteck = Ton/Sand.

Wie in Tab. 5.7 angegeben, hat der Pflanzenfunktionstyp der feinblättrigen Bäume seinen Schwerpunkt auf nährstoffreichen Standorten mit einer schlechten Wasserverfügbarkeit (Abb. 5.9 links). Er hat auf dem Standorttyp der flachgründigen Lehme Deckungswerte von ca. 20 % und mehr, während auf allen anderen Standorten maximal Deckungswerte von 2 % erreicht werden. Bei den feinblättrigen Bäumen handelt es sich (auch dies in Übereinstimmung mit den Literaturangaben) ausschließlich um Vertreter der *Mimosoideae*, und zwar aus den Gattungen *Acacia* und *Dichrostachys*. Weiterhin haben auch die Chamaephyten („Büsche“) ihren Schwerpunkt im linken oberen Viertel des Ordinationsdiagramms, also in den „nährstoffreichen“ Savannen (Abb. 5.9 rechts). Die Baumschicht der nährstoffarmen Savannen wird dagegen von großblättrigen Bäumen dominiert. Hier ist an erster Stelle die eudominante Art *Colophospermum mopane* (*Caesalpinioideae*) zu nennen. Aufgrund der hohen Deckungswerte, die dieser PFT erreicht, würde eine Darstellung wie in Abbildung 5.9 für ihn zu unübersichtlich.

5.3 Nutzbarkeit der Vegetation

Zwischen nährstoffreichen und nährstoffarmen Savannen bestehen große Unterschiede in der Nutzbarkeit (vgl. Kapitel 2.1). Die Unterschiede lassen sich an der Dominanz einzelner Pflanzenfunktionstypen festmachen, die spezifische Unterschiede in ihrem Futter- und Weidewert zeigen (Tab. 5.8).

Nährstoffarme Savannen: Da die großblättrige Baumart *Colophospermum mopane* auf tiefgründigen Sanden fast monotypische Bestände bildet, hängt die Nutzbarkeit der Baumschicht im wesentlichen vom Futterwert der Mopane-Blätter ab. Die Fressbarkeit der frischen Blätter wird durch einen hohen Tanningehalt herabgesetzt. Der Gehalt an Rohprotein liegt zwischen 8,4 und 16,6 % (WALKER 1980). In der Trockenzeit sind Mopane-Blätter und junge Zweige eine bekannte und wertvolle Nahrungsquelle für wilde und domestizierte Herbivoren. Die Grasschicht, Hauptfutterquelle für Rinder, wird in den nährstoffarmen Savannen des Untersuchungsgebietes von annuellen Gräsern dominiert. Dagegen kommt ausdauernden Gräsern (im Widerspruch zu Literaturangaben) nur eine geringe Bedeutung zu. Allgemein wird einjährigen Gräsern ein geringerer Weidewert beigemessen als ausdauernden Gräsern. Demnach sollte die Nutzbarkeit der Grasschicht im Untersuchungsgebiet eingeschränkt sein. Im Weidemanagement der Himba spielen produktive, einjährige Arten jedoch eine besondere Rolle; hierauf wird im Laufe der Arbeit noch näher eingegangen.

Nährstoffreiche Savannen: Die kleinblättrigen Akazien-Arten der Baumschicht sind aufgrund ihrer mechanischen Schutzvorrichtungen vor allem durch Ziegen nutzbar. Die Blätter haben im allgemeinen einen hohen Nährwert und sind leicht verdaulich. Die nährstoffreichen Savannen im nordöstlichen Kaokoland tragen – wiederum im Widerspruch zu den Angaben bei SCHOLES & WALKER (1993) – eine artenreiche, aber schütterere Grasschicht, die in vielen Fällen von krautigen Dikotylen dominiert ist. Dieser Pflanzenfunktionstyp weist allgemein einen sehr geringen Weidewert auf. Dagegen sind die Chamaephyten (Büsche) für Blattfresser wie Ziegen sehr gut nutzbar. Die nährstoffreichen Savannen des Untersuchungsgebietes stellen daher eher eine Ziegen- als eine Rinderweide dar. Der „Sonderstandort“ Schluff ist dagegen ähnlich wie die tiefgründigen Sande durch hohe Deckungswerte annueller Gräser gekennzeichnet und somit eine gute Rinderweide.

Merkmal	nährstoffarme Savannen	nährstoffreiche Savannen
N-Gehalt Gräser/Blätter	<1 % / <2,5 %	>1 % / >2,5 %
Schutzmechanismus der Bäume gegen Herbivorie	meist chemisch (v.a. kondensierte Tannine)	meist strukturell/mechanisch (v.a. Dornen)
Weidewert der Gräser	gering	hoch
Herbivorie durch Großsäuger	gering (5-10 % der Biomasse)	hoch (10-50 % der Biomasse)
Gefahr der Übernutzung	mittel	hoch

Tab. 5.8: Vergleich der nutzungsrelevanten Merkmale zwischen nährstoffarmen und nährstoffreichen Savannen, verändert nach SCHOLES (1997), mit zusätzlichen Informationen aus McNAUGHTON (1992) zur Herbivorie durch Großsäuger, aus SCHOLES & WALKER (1993) zum Weidewert und aus OWEN-SMITH & DANKCKWERTS (1997) zur Übernutzungsgefährdung.

6 Niederschlagsbedingte Dynamiken

6.1 Einleitung

In diesem Kapitel werden kurzfristige, niederschlagsbedingte Dynamiken der Gras-schicht vorgestellt und diskutiert.

Allgemein können sich Vegetationsdynamiken in drei Aspekten manifestieren: (1) in intersaisonalen Schwankungen der totalen Primärproduktion, (2) in den Dominanzverhältnissen, d.h. den veränderlichen Anteilen der Arten an der jährlichen Primärproduktion, und (3) in Schwankungen der Artenzusammensetzung. Die Primärproduktion bzw. die Produktivität einer Pflanzengemeinschaft wird meist als Zuwachs oberirdischer Biomasse pro Jahr angegeben (vgl. Kapitel 4.4.3). Trotz einer engen Beziehung zwischen jährlichem Regenfall und Produktivität ist die jährliche Menge des Niederschlags nur schlecht geeignet, die Biomasseproduktion für ein gegebenes Jahr vorauszusagen (LE HOUÉROU 1989:82ff., NOVOPLANSKY & GOLDBERG 2001).

Auffällig sind in vielen Grasgesellschaften die großen Schwankungen der Artenzahl und der Dominanzverhältnisse. MCNAUGHTON (1993) stellte in diesem Zusammenhang fest, dass artenreiche Grasgesellschaften in der Serengeti die geringsten Schwankungen in der Gesamtproduktivität aufwiesen. Bisher sind die ökologischen Gründe für diese Korrelation zwischen stabiler Produktivität und hoher Artenzahl noch nicht verstanden (TILMAN & DAWNING 1994, COLLINS 1995, TILMAN et al. 1996). Die traditionelle Lehrmeinung gründet sich auf ELTONs (1958) Hypothese, dass diverse Ökosysteme aufgrund ihrer höheren Komplexität generell stabiler sein müssten. Diese Annahme wird jedoch durch einen Teil der Feldstudien widerlegt (z.B. HIERNAUX & GÉRARD 1999; vgl. auch BEGON et al. 1991:883). Auch theoretische Analysen kommen zu dem Ergebnis, dass Diversität nicht zwangsläufig die Stabilität eines Ökosystems erhöhen muss (MAY 1972, 1973). Mathematische Modelle von zufällig zusammengestellten Nahrungsgefügen zeigen vielmehr, dass eine Erhöhung in Artenzahl, Verflechtungsgrad bzw. Interaktionsstärke eher die Instabilität eines Systems vergrößert.

WALKER (1997:92-93) schlägt das Vorkommen von funktionell äquivalenten Arten als ökologische Erklärung für die höhere Ertragsstabilität von Systemen vor, die eine hohe Artenvielfalt aufweisen. „Funktionell äquivalent“ bedeutet, dass Arten entsprechend ihrer gleichen Ressourcennutzung, wie z.B. dem Auskeimen nach unterschiedlich ergiebigen Regenfällen oder einem Optimalwachstum in der frühen, mittleren oder späten Regenzeit, in phänologische Gilden einteilbar sind (vgl. Kapitel 2.4, funktionelle Artengruppierungen). COLLINS (1995) argumentiert in die gleiche Richtung. Eine höhere Artenzahl würde die Stabilität eines Graslandes erhöhen, da hier eher redundante (im Sinne von funktionell äquivalenten) Arten auftreten können. Für Savannen ist bisher eine Differenzierung des Arteninventars in Gilden allerdings noch nicht diskutiert worden.

Bei der Analyse der niederschlagsbedingten Dynamiken des Untersuchungsgebiets stellen sich daher im wesentlichen die folgenden Fragen:

- In welcher Weise ist die Produktivität der Grasschicht vom Niederschlag abhängig?
- Welche Beziehungen bestehen in den Grasschichten des Kaokolandes zwischen der Produktivität und der Artenvielfalt bzw. den Dominanzverhältnissen?
- Zeigen artenreiche Systeme tatsächlich eine höhere Ertragsstabilität als artenarme Systeme?
- Wenn ja, lässt sich diese Korrelation auf die Differenzierung des Arteninventars in Gilden mit gleicher Ressourcennutzung zurückführen?

6.2 Methodische Vorbemerkungen

6.2.1 Niederschlag versus Nutzung: Wie trennen?

Eine der größten Herausforderungen dieser Arbeit stellte die methodische und interpretatorische Trennung von niederschlagsbedingten und nutzungsbedingten Dynamiken der Vegetation dar. In ariden und semiariden Weidesystemen sind diese beiden Faktoren mit Abstand die wichtigsten Einflussgrößen für kurz- und mittelfristige Dynamiken der Grasschicht (BEHNKE & SCOONES 1993:8ff.). Beide Faktoren sind zudem in einem beweideten Ökosystem voneinander abhängig, wobei vor allem Beweidungseffekte vom Regenfall abhängig sind (O'CONNOR 1985, 1991). Es ist daher nicht möglich, über die Wirkung einer der beiden Faktoren in einem Weidesystem fundierte ökologische Aussagen zu treffen, ohne Kenntnisse über die Wirkung des anderen zu besitzen (SULLIVAN 1998:158ff.).

Zu Beginn der Arbeiten 1995 lagen zur Ökologie des Kaokolandes noch zu wenige Daten vor, um ein stringentes experimentelles Design für die Untersuchung von Regenfall und Beweidung in ihren Auswirkungen auf die Vegetation verschiedener Standorttypen zu entwickeln. Daher konnte das Ziel der Arbeiten im besten Falle die Beschreibung von Veränderungen unter teilweise kontrollierten Umweltbedingungen sein. Im Freiland ist das Klima dem Einfluss des Ökologen naturgemäß entzogen; er kann nur durch die Wahl eines eng umrissenen Untersuchungsgebiets versuchen, zumindest die räumliche Variabilität der Niederschläge gering zu halten und nicht einen räumlichen Niederschlagsgradienten in seine Untersuchungen einzubeziehen (vgl. Kapitel 4.1, Untersuchungsansatz). Beweidungsbedingte Dynamiken können dagegen bei der Untersuchung saisonaler Dynamiken leichter minimiert werden, indem nur identisch genutzte Flächen miteinander verglichen werden. Weder zwischen den Jahren noch zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen sollten größere Nutzungsunterschiede auftreten.

Im Untersuchungsgebiet waren diese Kriterien am ehesten für die Dauerflächen auf Trockenzeitweiden erfüllt, da diese durchweg in der Regenzeit ungenutzt blieben und während der Trockenzeit, also nach Abschluss der Vegetationsperiode in der Grasschicht, intensiv beweidet wurden (vgl. Kapitel 3.6.2). Dagegen änderte sich die Beweidungsintensität auf den Regenzeitweiden von Jahr zu Jahr erheblich. Auch die Beweidungsausschlussflächen konnten – zumindest in den ersten Jahren nach dem Zaunbau – kaum für Vergleiche der niederschlagsbedingten Dynamiken herangezogen

werden, da hier die Vegetationsveränderungen stark durch das einschneidende Ereignis der Nutzungsaufgabe bestimmt wurden. Die folgenden Ergebnisse zu niederschlagsbedingten Dynamiken gelten daher nur für die Vegetation der Trockenzeitweiden.

Im Anschluss an die getrennte Analyse der beiden hauptsächlich treibenden Kräfte im untersuchten Ökosystem wird in Kapitel 7.6 der Versuch unternommen, Interdependenzen zwischen ihnen zu formulieren.

6.2.2 Biomasse versus Deckung als ein Maß für den Erfolg einer Art

Um den Erfolg (engl. performance) einer Pflanzenart in ihrer Gemeinschaft zu bestimmen, hat die angewandte Ökologie verschiedene methodische Ansätze entwickelt. Die häufigsten sind die Deckung einer Art (meist angegeben in Prozent der Bodenbedeckung) und die oberirdische Biomasse, angegeben in Gramm getrockneten oberirdischen Pflanzenmaterials. In der vorliegenden Arbeit sind beide Maße verwendet worden, allerdings – mit Rücksicht auf ihre jeweiligen Vorzüge und Schwächen – mit unterschiedlicher Intention.

Die Deckung wird in der Regel visuell geschätzt, was – nach einer gewissen Einarbeitungszeit – eine zügige Bearbeitung der Vegetation gestattet. Daher wurden Deckungsschätzungen für die jährliche Erfassung der Arten auf den Dauerbeobachtungsflächen eingesetzt. Es können dabei allerdings individuelle Schätzfehler des Bearbeiters auftreten (TRAXLER 1997:102), und die Daten sind meist nicht proportional zum Energieumsatz einzelner Pflanzen (CHIARUCCI et al. 1999). Umgekehrt liefern Biomassebestimmungen sehr gut vergleichbare, exakte Daten. Sie werden, wie erwähnt, seit langem als ideales Maß für die Produktivität und damit die Performance einer Art angesehen (WHITTAKER 1965, CHIARUCCI et al. 1999) und in vielen weideökologischen Arbeiten durchgeführt. Die sehr zeitaufwendigen Erhebungen konnten allerdings im Rahmen dieser Arbeit nur exemplarisch in ausgewählten Vegetationseinheiten vorgenommen werden, um konkrete Zahlen über deren Primärproduktion zu erlangen.

Trotz der aufgezählten prinzipiellen Unterschiede werden Biomasse und Deckung oft als austauschbar angesehen. In Hinblick auf einige ökologische Merkmale ist dies offenbar auch möglich. So zeigten CHIARUCCI et al. (1999), dass in einer Garigue-Vegetation in Italien die verschiedenen Arten eine ähnliche Variation in ihrer Biomasse und in ihren Deckungswerten aufwiesen. Auch die Ergebnisse einer DCA-Ordination wichen bei der Verwendung der beiden Indizes kaum voneinander ab. Größere Unterschiede gab es jedoch z.B. bei der Verteilung der relativen Abundanz. Da bisher über die Unterschiede zwischen Deckung und Biomasse in anderen Vegetationstypen noch extrem wenig bekannt ist, warnen CHIARUCCI et al. (1999) ausdrücklich davor, für die Erfassung der Performance einer Art ein anderes Maßsystem als Biomasse zu verwenden.

Aufgrund der parallelen Erfassung von Biomasse und Deckung auf den Ernteflächen können in der vorliegenden Arbeit die geschätzten Deckungswerte einzelner Arten bzw. Artengruppen zu den Biomassewerten in Beziehung gesetzt werden. Dadurch lassen sich Unterschiede zwischen Deckungswerten und Biomassedaten herausarbeiten, was

eine fallbezogene, kritische Diskussion der Genauigkeit und der Grenzen von Deckungsschätzungen erlaubt sowie eine Quantifizierung des Schätzfehlers ermöglicht, wie sie von TRAXLER (1997:102) für Dauerbeobachtungs-Projekte gefordert wird.

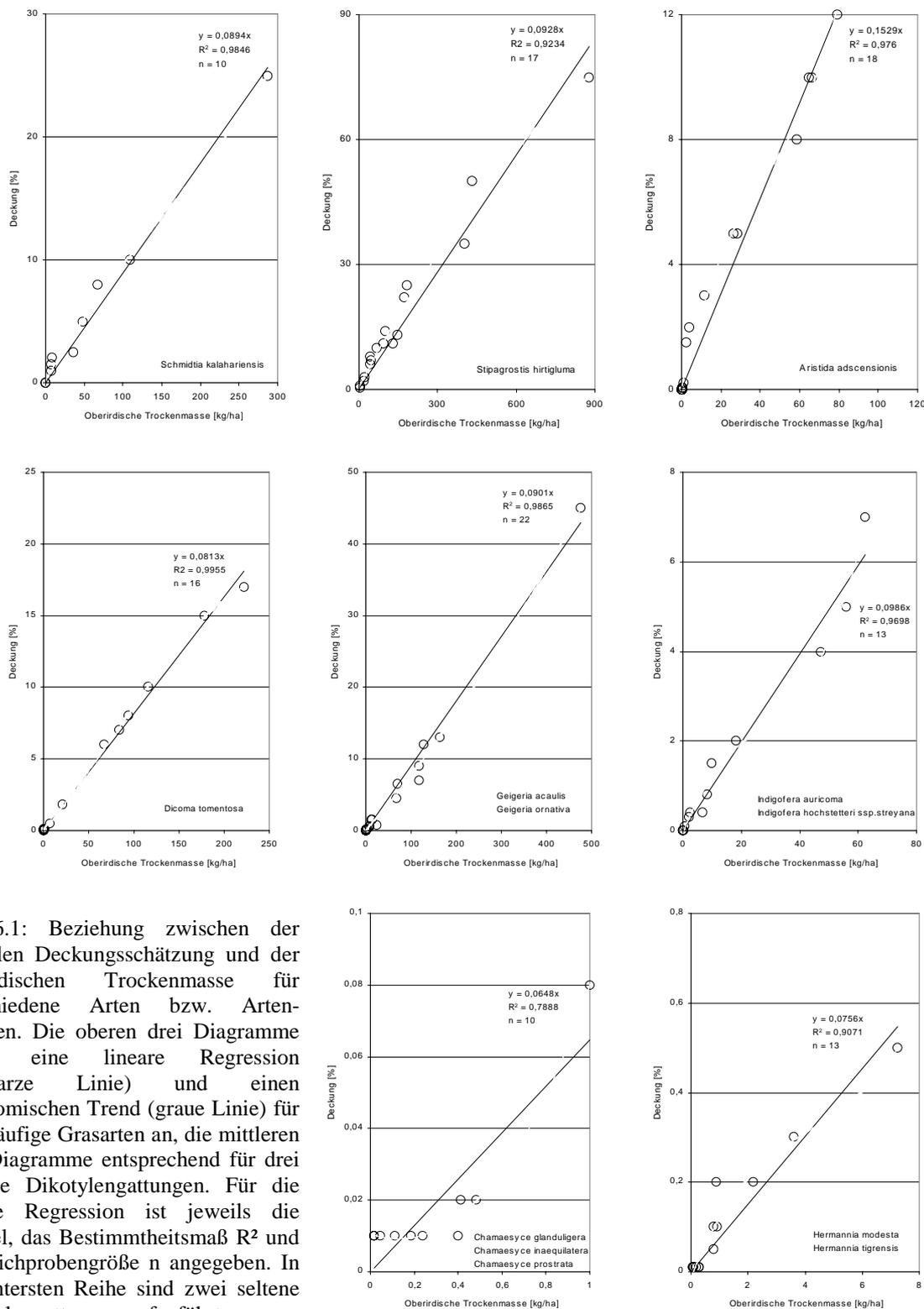


Abb. 6.1: Beziehung zwischen der visuellen Deckungsschätzung und der oberirdischen Trockenmasse für verschiedene Arten bzw. Artengruppen. Die oberen drei Diagramme geben eine lineare Regression (schwarze Linie) und einen polynomischen Trend (graue Linie) für drei häufige Grasarten an, die mittleren drei Diagramme entsprechend für drei häufige Dicotylengattungen. Für die lineare Regression ist jeweils die Formel, das Bestimmtheitsmaß R^2 und die Stichprobengröße n angegeben. In der untersten Reihe sind zwei seltene Dicotylengattungen aufgeführt.

Abbildung 6.1 gibt die Beziehung zwischen der visuellen Deckungsschätzung und der Biomasse als Eichkurven für verschiedene Arten bzw. Artengruppen. Dabei fallen zunächst artspezifische Unterschiede auf: Bei einigen Arten hat die Regressionsgerade eine größere Steigung als bei anderen. Die geringste Steigung unter allen Arten erreichen niedrigwüchsige Dikotyle (wie *Dicoma tomentosa*), die größte Steigung dagegen hochwüchsige Gräser wie *Aristida adscensionis*. Bei den hochwüchsigen Arten führt eine Deckungsprojektion offensichtlich zu einer relativen Unterschätzung der tatsächlichen Biomasse, bei den niedrigen Arten und hier insbesondere bei den niederliegenden Krautigen dagegen zu einer Überschätzung. Dies sind keine bearbeiterabhängigen Schätzfehler, sondern unausweichliche Mängel der Deckungsschätzung, die einen dreidimensionalen Pflanzenkörper auf eine zweidimensionale Fläche projiziert. Weiterhin fällt die Deckungsschätzung eines massigen Grases wie *Schmidtia kalahariensis* im Vergleich zur Biomasseproduktion eher niedrig aus, bei einem leichtgebauten, weniger produktiven Gras wie *Aristida adscensionis* dagegen relativ hoch. Dies erklärt sich durch die Schätzung zur Fruchtzeit der Gräser, bei der die voluminösen, aber leichten Fruchtstände das Schätzergebnis stärker beeinflussen als die vergleichsweise schweren Halme und Blätter.

Zur Überprüfung der Schätzgenauigkeit in Abhängigkeit von der Höhe der Deckung ist in Abb. 6.1 in jedem Diagramm als graue Linie ein polynomischer Trend eingetragen. Je weniger diese Trendlinie von der schwarzen Regressionsgeraden abweicht, desto besser geben die Schätzwerte die tatsächliche Biomasse wieder. Insgesamt findet sich bei Arten oder Artgruppen, die gelegentlich mit hohen Deckungswerten auftreten, eine sehr klare Abhängigkeit zwischen Deckungsschätzung und Biomassewert, die sich auch in einem großen Bestimmtheitsmaß für die lineare Regression ($R^2 > 0,92$) widerspiegelt. Eine weniger gute Beziehung besteht bei seltenen Arten mit extrem niedrigen Deckungswerten (Abb. 6.1, unterste Reihe). Der Grund liegt vor allem in dem festgelegten Mindest-Deckungswert von 0,01 %, der auch in Aufnahmen mit einer extrem niedrigen Biomasse nicht unterschreitbar ist. Das gleiche Artefakt beobachten z.B. CHIARUCCI et al. (1999) bei der Interpretation ihrer Dominanz-Diversitätskurven.

Diskussion der Fehler einer Deckungsschätzung

Durch eine Gegenüberstellung der Daten sind in der vorliegenden Arbeit inhärente und bearbeiterabhängige Fehler der Deckungsschätzung im Vergleich zur tatsächlich produzierten oberirdischen Biomasse nachweisbar, die jedoch einen geringen Umfang haben. Daher können diese Fehler für die meisten Auswertungen (wie DCA und CCA) vernachlässigt werden. TRAXLER (1997:103) betont in diesem Zusammenhang, dass die begleitenden Umstände einer Dauerflächenuntersuchung so unberechenbar sind, dass eine Übergenauigkeit der Datenaufnahme für einen Großteil der Auswertungsansätze nicht gerechtfertigt ist.

Wegen ihrer Fehlerrate wird die visuelle Deckungsschätzung von Wissenschaftlern, die eine Grundlagenforschung mit populationsbiologischer Fragestellung durchführen, häufig abgelehnt (STAMPFLI 1991). Die Untersuchung niederschlagsabhängiger Produktivitätsschwankungen, die einer populationsbiologischen Fragestellung entspricht, greift dementsprechend in der vorliegenden Arbeit auf artspezifische Daten zur Biomasseproduktion zurück.

6.3 Ergebnisse

Im folgenden werden Beispiele für niederschlagsbedingte Vegetationsveränderungen vorgestellt, insbesondere Produktivitätsschwankungen und Dynamiken in der Graschicht in Abhängigkeit von der Variabilität der Niederschläge. Für die Bearbeitung der niederschlagsabhängigen Vegetationsdynamik ist es günstig, dass die fünf Beobachtungsjahre 1995-1999 eine sehr große Bandbreite der Niederschlagsmengen im nordöstlichen Kaokoland widerspiegeln.

6.3.1 Schwankungen der Gesamtproduktivität

Wie in allen Savannen treten auch in der Mopane-Savanne des Untersuchungsgebiets sehr große Unterschiede der Produktivität der Grasweiden auf, die eng an den Niederschlag gebunden sind. Dies zeigt bereits das Photomonitoring einer siedlungsfernen Dauerbeobachtungsfläche von 1995 bis 1999 (Abb. 6.2).



Abb. 6.2: Photomonitoring einer Dauerbeobachtungsfläche auf einer siedlungsfernen Weide im traditionell genutzten Gebiet Omuramba. Das Substrat ist ein tiefgründiger Sand (Standorttyp 1). Photo 1: 5. März 1995, Photo 2: 18. April 1996, Photo 3: 12. April 1997, Photo 4: 25. November 1997, Photo 5: 21. April 1998, Photo 6: 12. April 1999.

Photo 4 gibt einen Trockenzeitaspekt wieder, die anderen Photos sind gegen Ende der Regenzeit entstanden. Besonders große Unterschiede in der Höhe und dem Deckungsgrad der Grasschicht zeigen die Photos aus den Regenzeiten 1996 und 1997, die jeweils Mitte April aufgenommen worden sind. Zu diesem Zeitpunkt ist normalerweise ein Großteil der Niederschläge einer Regenzeit bereits gefallen und die oberirdische Biomasse der Grasschicht hat ihr Maximum erreicht. Im trockenen Jahr 1996 machte die Deckung annueller Kräuter auf der gezeigten Untersuchungsfläche nur 1,5% aus, im regenreichen Jahr 1997 dagegen mit 15,2% mehr als das Zehnfache. Bei den annuellen Gräsern verdreifachte sich der Deckungswert von 15,7% auf 43,2%.

Intersaisonale Variabilität und Lokalvariabilität

Die Niederschläge des Kaokolandes fallen als der innertropischen Konvergenzzone entstammende Sommerregen. Entsprechend ihrer Genese können sie räumlich stark variieren. Um diesem Umstand Rechnung zu tragen, wurde im Untersuchungsgebiet in den Regenzeiten 1996/1997 sowie 1997/1998 die kleinräumige Lokalvariabilität der Niederschläge erfasst, die sich in Schwankungen zwischen nahe beieinanderliegenden Messstationen ausdrückt. Die obere Hälfte von Tab. 6.1 gibt die Niederschläge einer Regenzeit entlang des Trockenzeitweiden-Transektivs an jeweils etwa 10 km voneinander entfernten Punkten in Omuramba an.

Jahr (Ende der Regenzeit)		1995	1996	1997	1998	1999	Intersaisonale Variabilität
Niederschlag einer Regenzeit [mm/a]	Plot 1	499	176	220	182	241	44,5 %
	Plot 2	499	176	223	178	241	44,7 %
	Plot 3	499	176	217	200	241	43,3 %
	Plot 4	499	176	226	190	241	43,5 %
Lokalvariabilität der Niederschläge		-	-	1,5 %	4,5 %	-	
Produktion der Grasschicht [kg/ha]	Plot 1	1475	394	881	85	501	71,6 %
	Plot 2	913	160	440	110	228	79,3 %
	Plot 3	902	179	313	96	284	80,1 %
	Plot 4	1009	201	329	118	269	83,0 %
Lokalvariabilität der Produktion		21,8 %	40,2 %	46,9 %	12,4 %	33,1 %	

Tab. 6.1: Niederschläge und Primärproduktion der Grasschicht an vier Standorten in Omuramba. Die Biomassedaten stammen von jeweils 25 m² großen Flächen, die im Abstand von 10 km entlang des Trockenzeitweiden-Transektivs in Omurambas angelegt und in den Jahren 1995-1999 abgeerntet wurden; Erntedaten aus dem Jahr 1995 stellte Michael Bollig zur Verfügung. Die Regenmengen der Regenzeiten 1996/97 und 1997/98 sind jeweils direkt neben den Ernteflächen aufgezeichnet worden. Die Angabe der Variabilität der Niederschläge bzw. der Biomasseproduktion beruht auf dem Koeffizienten der Variation.

Die Ergebnisse verdeutlichen, dass die Lokalvariabilität der Niederschläge vernachlässigbar gering ist. Sie beträgt in der Regenzeit 1996/97 nur 1,5 % und in der darauffolgenden Saison 4,5 %. In den Ebenen des Untersuchungsgebiets Omuramba dürften die Einzelereignisse des Regenfalls somit rein zufällig verteilt sein, d.h. ein kleinräumig

variabler Einfluss des Reliefs auf Häufigkeit und Ergiebigkeit der Regenfälle kann weitgehend ausgeschlossen werden. Zwischen den einzelnen Regenzeiten sind jedoch große quantitative Unterschiede feststellbar (Tab. 6.1). Auf der Basis der Regenmessungen liegt die intersaisonale Variabilität der fünf erfassten Regenzeiten zwischen 43,3 und 44,7% (Tab. 6.1, rechte Spalte). Dabei ist zu beachten, dass diese Werte nicht der Niederschlagsvariabilität entsprechen, die sich auf langjährige Messungen stützt.

An den vier Messpunkten für Niederschlag wurden jeweils Ernteflächen angelegt. Die Produktivität der Grasschicht ist – ähnlich wie die der Niederschläge – zeitlich deutlich größeren Schwankungen ausgesetzt als räumlich (Tab. 6.1, untere Hälfte). Während die Lokalvariabilität der Produktion immer unter 50 % bleibt, liegt die intersaisonale Variabilität der Produktion durchweg über 70 %.

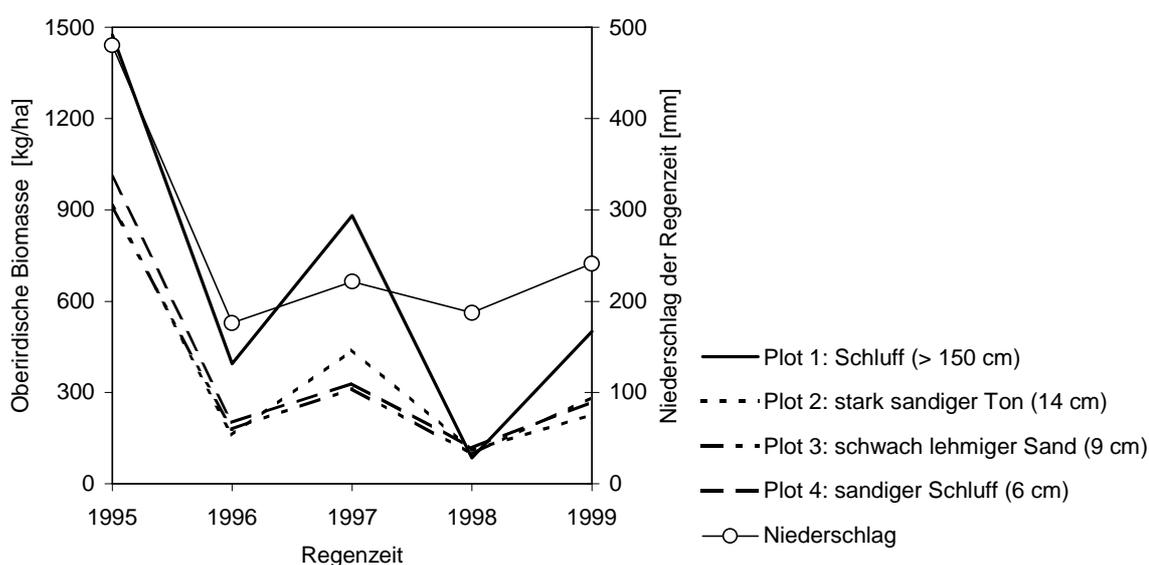


Abb 6.3: Primärproduktion der Grasschicht in Abhängigkeit von Substrat (Textur, Feinmaterialmächtigkeit) und Niederschlag. Die Biomassedaten stammen von vier jeweils 25 m² großen Flächen, die im Abstand von 10 km entlang des Trockenzeitweiden-Transekts in Omurambas angelegt und in den Jahren 1995-1999 abgeerntet wurden. Der Niederschlag ist der Mittelwert der in Tab. 6.1 angegebenen Messungen entlang des Transekts.

Die Produktivität der Grasschicht steht dabei in einer engen Beziehung zu den Niederschlägen in der Vegetationsperiode. Räumliche Unterschiede in der Produktivität sind jedoch kaum mit der sehr geringen Lokalvariabilität der Niederschläge erklärbar. Die Unterschiede in der Produktivität müssen daher auf anderen Standorteigenschaften beruhen. Die größte Rolle spielen, in Übereinstimmung mit den Ordinationsergebnissen in Kapitel 5, differierende edaphische Bedingungen (Abb. 6.3). Die oberirdische Biomasse schwankt – in Abhängigkeit von der Gründigkeit und der Textur des Bodens – zwischen 90 und 1400 kg/ha auf einem tiefgründigen Schluff (Plot 1) und zwischen 100 und 900 kg/ha auf einem flachgründigen Lehm (Plot 3). Die Graphen in Abb. 6.3 verdeutlichen, dass die Produktivität generell mit der Feinmaterialmächtigkeit des Bodens zunimmt: Die mit Abstand höchste Produktivität weist ein über 150 cm mächtiger Schluff auf (Plot 1). Dagegen kann eine unterschiedliche Bodentextur dafür verantwortlich gemacht werden, dass Plot 4 mit seinem nur 6 cm mächtigen Feinmaterial eine

geringfügig höhere Produktivität aufweist als Plot 3 mit 9 cm Feinmaterialmächtigkeit. Auf lehmigen Standorten ist der Wasserverlust durch Oberflächenabfluss besonders hoch (ähnlich wie auf dem Standorttyp 6, der durch den Plot 2 repräsentiert wird). Nach einem Regen wird hier ein großer Anteil des Bodenwassers als nicht pflanzenverfügbares „Totwasser“ in den Feinporen gebunden (ALIZAI & HULBERT 1970). Die Menge pflanzenverfügbaren Wassers ist auf einem Lehmstandort (Plot 3) trotz des größeren Volumens an durchwurzelbarem Substrat dadurch geringer als auf einem sandigen Schluff (Plot 4).

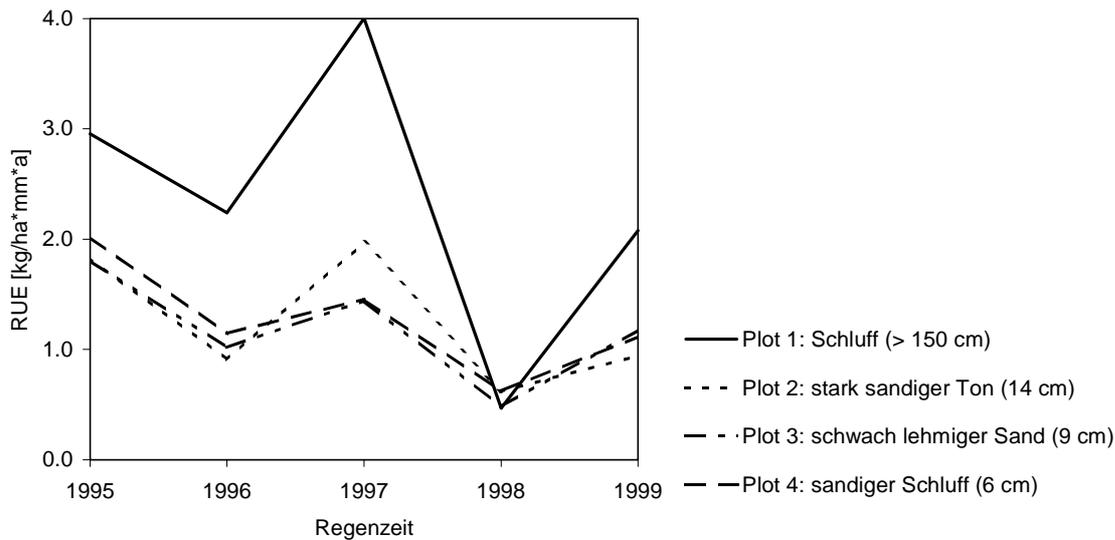


Abb. 6.4: Regen-Nutzungseffizienz (RUE) der Biomasseproduktion in der Grasschicht auf vier Ernte-
flächen. Die RUE ist der Quotient aus der Biomasseproduktion eines Standortes und der empfangenen
Niederschläge in der entsprechenden Vegetationsperiode.

In Abhängigkeit von den edaphischen Bedingungen und den Regenfällen ist die Regen-Nutzungseffizienz (engl. rain use efficiency, RUE) der Grasschicht erheblichen Schwankungen unterworfen (LE HOUÉROU 1989:108). Der weltweite Mittelwert für aride Gebiete liegt bei 4,0 kg Trockenmasse/ha auf jeden gefallenen Millimeter Regen (LE HOUÉROU 1984, LE HOUÉROU et al. 1988). Eine langjährige Studie in einer natürlichen Savanne Südafrikas erbrachte unter Regenfällen, die dem im Untersuchungsgebiet nahekommen, sogar RUE-Werte von 4,8 (WALTER 1954; zitiert aus LE HOUÉROU 1984:221). Im Sahel werden dagegen im Schnitt nur Werte um 3,0 erzielt. Die Regen-Nutzungseffizienz im Untersuchungsgebiet liegt in einigen Fällen noch deutlich unter diesen Werten, insbesondere in trockenen Jahren wie 1996 und 1998 (Abb. 6.4). Diese Diskrepanz könnte damit erklärt werden, dass auf vielen Standorttypen im nordöstlichen Kaokoland ein hoher Prozentsatz des Niederschlagswassers entweder durch Oberflächenabfluss und Verdunstung verlorengelht oder aber nicht pflanzenverfügbar im Boden gebunden wird (vgl. Kapitel 5).

Nach dieser Überlegung geben die vier vorgestellten Ernte-
flächen nicht die Optimal-
produktion unter dem herrschenden Niederschlagsregime wieder. In der vorliegenden Arbeit ist diejenige Ernte-
fläche, die den – bezüglich der Wasserverfügbarkeit –
besonders günstigen Standorttyp der tiefgründigen Sande repräsentieren sollte (Plot

2990), zu siedlungsnah angelegt worden. Deshalb war hier zu einigen Erntezeitpunkten bereits ein gewisser Teil der Primärproduktion konsumiert worden und die Daten sind nicht auswertbar¹⁵. Versuchsweise sind für einen siedlungsfernen tiefgründigen Sandstandort die Deckungsangaben zu den einzelnen Arten in Biomassewerte umgerechnet worden, wobei auf die spezifischen Eichkurven des Abschnitts 6.2.2 zurückgegriffen werden konnte. Die Ergebnisse in Tab. 6.2 (Plot 5) zeigen jedoch unerwarteterweise für den Standorttyp der tiefgründigen Sande keine höhere Produktivität als für die anderen Standorte, mit Ausnahme des Jahres 1998.

Plot (Textur, Feinmaterialtiefe)	Plotnr.	Standorttyp	1995	1996	1997	1998	1999
Plot 1 (Schluff, > 150 cm)	2980	2 (Schluff)	3,0	2,2	4,0	0,5	2,1
Plot 2 (stark sandiger Ton, 14 cm)	2984	6 (Ton/Sand)	1,8	0,9	2,0	0,6	0,9
Plot 3 (schwach lehmiger Sand, 9 cm)	2983	3 (Sand/Schluff)	1,8	1,0	1,4	0,5	1,2
Plot 4 (sandiger Schluff, 6 cm)	2981	3 (Sand/Schluff)	2,0	1,1	1,5	0,6	1,1
Plot 5 (Mittelsand, > 150cm)	2947	1 (Sand)	1,3	2,1	3,5	2,3	1,9
Mittelwerte			2,0	1,5	2,5	0,9	1,4

Tab. 6.2: Regen-Nutzungseffizienz (RUE, [kg/ha*mm*a]) der vier in Abb. 6.4 gezeigten Ernteflächen (Plot 1-4) sowie RUE einer Schätzfläche auf tiefgründigem Sand (Plot 5), deren Deckungsangaben mittels artspezifischer Eichkurven in Biomassewerte umgerechnet worden sind. Weiterhin sind die jährlichen Mittelwerte der Regen-Nutzungseffizienz angegeben.

Dies kann zwei Ursachen haben. Erstens kann auf den tiefgründigen Sanden die Produktivität zwar nicht durch die Wasserverfügbarkeit, aber durch die Nährstoffversorgung eingeschränkt sein (vgl. Kapitel 5). Zweitens ist in Erwägung zu ziehen, ob die Produktivität im Untersuchungsgebiet tatsächlich generell niedriger liegt als in den naturnahen Ökosystemen, für die in der Literatur höhere Werte angegeben werden. Dies könnte – im Vorgriff auf Kapitel 7 – mit nutzungsbedingten Veränderungen auf den Trockenzeitweiden in Zusammenhang gebracht werden.

Intrasaisonale Variabilität

Eine Gegenüberstellung der Regen- und Produktivitätsschwankungen in Abb. 6.3 illustriert, dass die jährliche Biomasseproduktion eines Standorts zwar von der Höhe der Niederschläge abhängig ist, jedoch nicht in linearer Weise. So fällt die Biomasseproduktion des Jahres 1998 deutlich geringer aus als in den drei Vorjahren, obwohl die Gesamtmenge der Niederschläge in einem mittleren Bereich liegt. Für eine Interpretation der Niederschläge in Relation zur kurzfristigen Vegetationsdynamik reicht es daher nicht aus, allein eine Niederschlagsvariabilität zu betrachten, die als Abweichungen vom langjährigen Mittel definiert ist. Vielmehr spielt auch die Verteilung der Regen innerhalb einer Regenzeit eine wichtige Rolle. Auf die Bedeutung der Niederschlagsverteilung wird beispielsweise im Sahel zurückgeführt, dass die Variabilität der Primärproduktion 20 bis 80 Prozent höher liegt als die Variabilität der

¹⁵ Das gleiche gilt für die Erntefläche in Omuhonga (Plot 2994), die Biomasseangaben für den Standorttyp 4 (Lehm) liefern sollte.

Niederschläge auf jährlicher Basis (LE HOUÉROU 1989:108). Auf den Trockenzeitweiden des Untersuchungsgebietes finden sich Werte zwischen 52 und 62 Prozent (Datengrundlage: Tab. 6.1, rechte Spalte).

Tabelle 6.3 gibt zunächst für die beiden Gebiete Opuwo und Omuramba die Abweichungen vom langjährigen Niederschlagsmittel an. In Ermangelung entsprechender Messreihen aus Omuramba ist in der vorliegenden Arbeit durch einen Vergleich der Daten mit denen aus Opuwo ein langjähriger Mittelwert extrapoliert worden; er liegt bei 245 mm/a.

Regenzeit	Opuwo			Omuramba		
	Niederschlag [mm]	Abweichung vom Mittel	Regenmenge bzw. -klasse	Niederschlag [mm]	Abweichung vom Mittel	Regenmenge bzw. -klasse
94/95	452,5	+32,3 %	sehr viel (5)	499,0	+103,5 %	extrem viel (6)
95/96	228,7	-33,1 %	sehr wenig (1)	176,0	-28,2 %	sehr wenig (1)
96/97	339,9	-0,6 %	normal (3)	221,5	-9,6 %	normal (3)
97/98	263,9	-22,8 %	wenig (2)	187,5	-23,5 %	sehr wenig (1)
98/99	236,5	-30,8 %	sehr wenig (1)	241,0	-1,6 %	normal (3)

Tab. 6.3: Niederschläge der Regenzeiten 1994/95 bis 1998/99 aus Opuwo und Omuramba sowie Abweichungen vom langjährigen Mittel. Der Mittelwert für Omuramba (245 mm) ist extrapoliert (vgl. Kapitel 4.4.2). Bei der Einordnung der Niederschläge in eine Regenklasse wird zusätzlich zur Abweichung vom langjährigen Mittel die intrasaisonale Variabilität berücksichtigt; eine ungünstige Verteilung der einzelnen Regenereignisse führt wie in der Regenzeit 1997/98 in Omuramba zur Abwertung (hier von 2 auf 1).

In Omuramba war 1994/95 ein extremes Feuchtjahr; mit 499 mm Niederschlag fiel mehr als das Doppelte der extrapolierten durchschnittlichen Regenmengen. Dagegen gab es 1996 mit 176 mm nur sehr wenig Regen. Von Ende September 1997 bis Ende Mai 1998 verzeichneten die Regenmesser in Omuramba im Schnitt 221,5 mm Regen. Damit wird das langjährige Mittel nur um 9,6 % unterschritten und es handelt sich noch um ein „normales“ Jahr. Die Saison 1997/98 war mit durchschnittlich 187,5 mm Niederschlag wieder deutlich trockener. Der Wert aus der Regenzeit 1998/99 schließlich liegt mit 241 mm unwesentlich unter dem für Omuramba extrapolierten Durchschnitt von 245 mm/a.

Die unverhältnismäßig geringe Produktivität des Jahres 1998 (Abb. 6.3) lässt sich mit einer sehr ungünstigen Verteilung der einzelnen Regenfälle innerhalb der Regenzeit erklären. Der Abstand zwischen den Regenereignissen (engl. rainfall pulsing) war in dieser Saison für das Keimen und Überleben der einjährigen Pflanzen außerordentlich ungünstig. Auf ergiebige Regenfälle zu Beginn der Regenzeit folgte eine fünfwöchige Trockenperiode (Abb. 6.5, oben rechts), in der die bereits ausgekeimten Individuen vertrockneten. Die zweite große Niederschlagswelle kam dann so spät, dass die Samen vieler Arten nicht mehr keimten. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnte die intrasaisonale Verteilung der Niederschläge nur grob abgeschätzt und in die Klassifikation der intersaisonalen Variabilität integriert werden (vgl. Kapitel 4.2.2). Sind die einzelnen Regenereignisse ungünstig verteilt, dann wird die Regenzeit – wie im Fall von 1997/98 – in die nächsttiefere Klasse abgestuft.

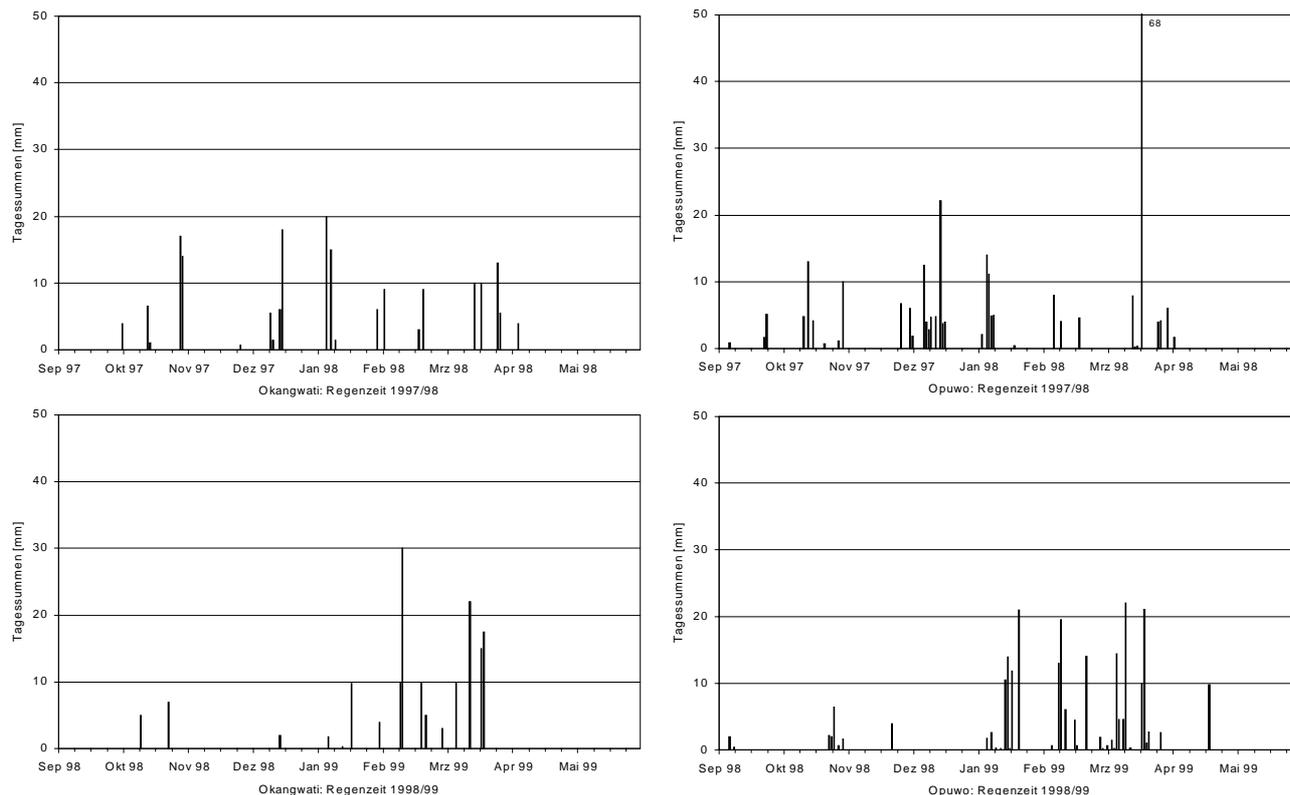


Abb. 6.5: Vergleich der Regenfälle (Tagessummen) der Regenzeiten 1997/98 und 1998/99 zwischen den beiden Messstationen Opuwo und Okangwati. Die Tagesdaten aus Okangwati dienen als Ersatz für das 20 km weiter nördlich gelegene Omuramba, weil die dortigen Regenmesser nicht täglich abgelesen werden konnten. In der Regenzeit 1997/98 trat in Okangwati eine (für die Produktivität der Grasschicht) ungünstige intrasaisonale Verteilung der Niederschläge auf, insbesondere eine fünfwöchige regenlose Zeit im November und Dezember 1997. Dagegen fielen die Niederschläge im darauffolgenden Jahr generell sehr spät.

Die große Bedeutung der intrasaisonalen Verteilung der Niederschläge für die Biomasseproduktion führt dazu, dass eine engere Korrelation zur Regenklasse besteht als zur absoluten Niederschlagsmenge der Saison (Tab. 6.4). Da es sich bei der Regenklasse um ordinal skalierte Daten handelt, darf zur Biomasse nur eine nichtparametrische Korrelation gerechnet werden. Aus Gründen der Vergleichbarkeit muss daher auch für die Korrelation zwischen Biomasse und dem metrisch skalierten Niederschlag eine solcher Koeffizient herangezogen werden (ZÖFEL 2001). Beide Korrelationen sind hochsignifikant und weisen hohe Zusammenhänge nach, da die Koeffizienten größer als 0,7 sind.

	Nichtparametrische Korrelationen		Parametrische Korrelation
	Regenklasse	Niederschlag	Niederschlag
Biomasse	0,87**	0,72**	0,86**

Tab. 6.4: Korrelationen der Biomasse von vier Ernteflächen mit der Niederschlagsmenge und der Regenklasse 1995-99. Die Regenklasse berücksichtigt außer der Abweichung vom Mittelwert der Niederschläge auch die intrasaisonale Verteilung der einzelnen Regenereignisse. Nichtparametrische Korrelationen nach Spearman, parametrische Korrelation nach Pearson; n = 20. **: Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

Zum Vergleich mit Literaturangaben ist zwischen Biomasse und Niederschlag zusätzlich eine parametrische Korrelation gerechnet worden. Sie ergibt eine hochsignifikante Korrelation von 0,86. Dies entspricht Ergebnissen aus dem Sahel, für den Korrelationskoeffizienten von über 0,8 typisch sind (LE HOUÉROU 1989:96).

Fazit: Schwankungen der Gesamtproduktivität

Auf den ariden Trockenzeitweiden des Untersuchungsgebietes besteht eine enge Beziehung zwischen saisonalem Niederschlag und Biomasseproduktion, die sich in einem parametrischen Korrelationskoeffizienten von 0,86 ausdrückt. Die intersaisonale Variabilität der Niederschläge während des fünfjährigen Untersuchungszeitraums beträgt etwa 44 %. Dagegen spielt die kleinräumige Lokalvariabilität der Niederschläge nur eine untergeordnete Rolle; sie liegt in der Ebene entlang eines 30 km langen Transektes durchweg unter 5 %. Die Produktivität der Grasschicht zeigt ebenfalls eine größere zeitliche (>70 %) als räumliche (<50 %) Variabilität. Unterschiede zwischen verschiedenen Ernteflächen können mit differierenden edaphischen Bedingungen in Zusammenhang gebracht werden, die die Menge des pflanzenverfügbaren Wassers determinieren.

Die Variabilität der Primärproduktion auf Trockenzeitweiden ist 52-62 % höher als die Variabilität der Niederschläge auf jährlicher Basis. Für diese Differenz ist vor allem eine günstige oder aber ungünstige Verteilung der Niederschlagsereignisse während einer Regenzeit verantwortlich. Diese intrasaisonale Variabilität ist im Rahmen einer Klassifikation der Niederschläge nichtquantitativ berücksichtigt worden. Es wäre zu wünschen, sie in künftigen Untersuchungen noch genauer zu erfassen. Die unter gegebenen Niederschlägen verwirklichte Produktivität (Regen-Nutzungseffizienz) ist im Untersuchungsgebiet niedriger als in vielen anderen ariden Ökosystemen, vor allem solchen mit natürlichen Bedingungen. Eine mögliche Erklärung dafür wäre, dass nutzungsbedingte Veränderungen zu einer Produktionsminderung geführt haben. Auf diese Hypothese wird im Kapitel 7 näher eingegangen.

6.3.2 Schwankungen auf Artniveau

Die Grasschicht ist nicht allein großen Schwankungen der Gesamtproduktivität unterworfen, sondern auch Schwankungen der Artenzusammensetzung und der Dominanz. Dies zeigt eine Aufschlüsselung der Primärproduktion nach Arten (Tab. 6.5).

Familie	Art	Daten 1996		Daten 1997		Daten 1998				
		Indiv.- Gew. [mg]	Bio- masse auf 10 m ² [g]	Indiv.- Zahl auf 10 m ²	Indiv.- Gew. [mg]	Bio- masse auf 10 m ² [g]	Indiv.- Zahl auf 10 m ²	Indiv.- Gew. [mg]	Bio- masse auf 10 m ² [g]	Indiv.- Zahl auf 10 m ²
Poaceae	<i>Stipagrostis hirtigluma</i>	75	<u>325,1</u>	<u>4335</u>	301	<u>521,3</u>	<u>1732</u>	8	<u>10,9</u>	<u>1362</u>
Poaceae	<i>Schmidtia kalahariens.</i>	-	-	-	750	1,50	2	500	-	-
Poaceae	<i>Eragrostis annulata</i>	-	-	-	24	1,71	14	105	-	-
Plot 1	Summen		325	4335		525	1748		11	1362
Poaceae	<i>Aristida hordeacea</i>	167	<u>115,7</u>	<u>693</u>	200	62,4	312	123	<u>34,95</u>	<u>265</u>
Poaceae	<i>Stipagrostis hirtigluma</i>	259	67,1	259	51	11,78	231	231	32,71	151
Poaceae	<i>Schmidtia kalahariens.</i>	500	47,5	95	172	7,74	45	299	12,56	42
Asteraceae	<i>Geigeria acaulis</i>	60	31,5	525	343	<u>336,5</u>	<u>981</u>	90	12,45	139
Poaceae	<i>Aristida adscensionis</i>	231	4,4	19	304	0,30	1	139	0,28	2
Facaceae	<i>Indigofera hochstetteri</i>	133	3,6	27	299	34,1	114	113	3,4	30
Poaceae	<i>Eragrostis porosa</i>	39	1,0	26	89	7,03	79	-	-	-
Poaceae	<i>Eragrostis annulata</i>	83	0,5	6	88	2,90	33	-	-	-
Fabaceae	<i>Indigofera auricoma</i>	0,16	0,16	1	998	4,99	5	-	-	-
Asteraceae	<i>Dicoma tomentosa</i>	-	-	-	1440	2,88	2	-	-	-
Poaceae	<i>Willkommia newtonii</i>	-	-	-	110	0,66	6	264	2,64	10
Plot 2	Summen		254	1651		472	1809		99	639
Asteraceae	<i>Dicoma tomentosa</i>	164	<u>108,4</u>	<u>661</u>	215	59,6	277	195	5,27	27
Poaceae	<i>Aristida adscensionis</i>	114	30,8	270	229	31,8	139	220	<u>81,7</u>	<u>371</u>
Poaceae	<i>Oropetium capense</i>	608	4,00	37	133	12,0	90	47	6,88	146
Poaceae	<i>Stipagrostis hirtigluma</i>	117	3,63	31	824	28,8	35	266	2,39	9
Poaceae	<i>Melinis repens</i>	220	1,10	5	600	0,60	1	388	0,78	2
Asteraceae	<i>Geigeria acaulis</i>	111	1,00	9	212	<u>170,0</u>	<u>802</u>	122	1,71	14
Euphorbia.	<i>Chamaesyce inaequilat.</i>	250	1,00	4	357	1,43	4	200	0,40	2
Sterculiac.	<i>Hermannia tigrensis</i>	101	0,30	3	113	0,68	6	130	0,13	1
Asteraceae	<i>Pegolettia senegalensis</i>	17	0,31	18	72	0,14	2	-	-	-
Poaceae	<i>Eragrostis dinteri</i>	100	0,10	1	190	1,52	8	125	0,13	1
Asteraceae	<i>Geigeria ornativa</i>	5	0,15	3	110	7,04	64	18	0,65	36
Plot 3	Summen		149	1034		310	1410		99	605
Asteraceae	<i>Dicoma tomentosa</i>	92	<u>325,5</u>	<u>3538</u>	52	<u>116,0</u>	<u>1477</u>	92	19,3	211
Poaceae	<i>Stipagrostis hirtigluma</i>	74	30,6	414	311	83,0	267	156	<u>84,6</u>	<u>542</u>
Poaceae	<i>Aristida hordeacea</i>	192	3,46	18	-	-	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Geigeria ornativa</i>	100	1,50	15	175	0,52	3	125	0,50	4
Capparac.	<i>Cleome laburnifolia</i>	1429	1,43	1	2320	-	-	1860	-	-
Poaceae	<i>Eragrostis nindensis</i>	-	-	-	109	3,49	33	29	1,07	37
Plot 4	Summen		363	3986		203	1780		110	794

Tab. 6.5: Individuenzahl auf 10 m², oberirdische Biomasse als Gramm Trockengewicht pro 10 m² (entspricht kg/ha) sowie Individualgewicht [mg] einjähriger Arten im Vergleich der Jahre 1996 bis 1998 auf vier Ernteflächen. Es sind dieselben Flächen wie im Abschnitt 6.3.1 vorgestellt (entsprechend die Textur und Typzugehörigkeit: Plot 1 ein Schluff / Standorttyp 2, Plot 2 ein stark sandiger Ton / Standorttyp 6, Plot 3 ein schwach lehmiger Sand / Standorttyp 3, Plot 4 ein sandiger Schluff / Standorttyp 3). Aufgeführt sind nur Arten mit einer Mindestbiomasse von 1 g in wenigstens einem Jahr. Maximalwerte der Individuenzahl bzw. der Biomasse auf 10 m² sind für jede Ernte unterstrichen.

Artenarme Flächen: geringe Dominanzverschiebungen

Die Erntefläche „Plot 1“ des Standorttyps 2 mit tiefgründigem Schluff, ist verhältnismäßig artenarm. Die Summe der insgesamt beteiligten Arten, der „kumulative Artenreichtum“ (VAN DER MAAREL & SYKES 1993), liegt bei 11; davon treten mindestens drei und höchstens sieben Arten gemeinsam in einem Jahr auf. Daher ist diese Fläche durch einen hohen Artenumschlag zwischen den einzelnen Jahren (engl. species turnover) gekennzeichnet. Die Werte liegen durchweg über 50 % (Abb. 6.6).



Abb. 6.6: Relativer Artenumschlag in der Grasschicht der vier Ernteflächen. Der Artenumschlag wird durch ein „umgekehrtes“ Ähnlichkeitsmaß basierend auf dem Jaccard-Index ausgedrückt. Er gibt die Anzahl nicht gemeinsam vorkommender Arten in Relation zur Gesamtartenzahl wieder.

Im Gegensatz zur großen floristischen Variabilität sind die Dominanzverhältnisse auf dieser artenarmen Erntefläche nur sehr geringen Schwankungen unterworfen. Das annuelle Gras *Stipagrostis hirtigluma* ist in jedem Jahr mit Abstand der größte Biomasseproduzent (Tab. 6.5, ganz oben).

Artenreiche Flächen: große Dominanzverschiebungen

Als Beispiel für eine artenreiche Fläche wird Plot 3 herausgegriffen, ein schwach lehmiger Sand mit nur 9 cm Feinmaterialmächtigkeit. Der kumulative Artenreichtum ist mit 31 Arten fast dreimal so hoch wie auf dem artenarmen Plot 1. Von diesen Arten treten mindestens 16 und höchstens 24 gemeinsam auf. Der relative Artenumschlag liegt aufgrund der Stetigkeit der Arten durchweg unter 50 % (Abb. 6.6).

Auf dieser Fläche fallen große interannuelle Verschiebungen der Dominanzverhältnisse auf (Tab. 6.5 und Abb. 6.7). Der Anteil einer bestimmten Art an der Gesamt-Biomasseproduktion ist in jeder Regenzeit verschieden und jedes Jahr stellt eine andere Art den höchsten Anteil an der Biomasse. Da die Grasschicht der vorgestellten Untersuchungsflächen sich nur aus einjährigen Arten (Annuellen) zusammensetzt, erfolgt in jeder Regenzeit eine Neubesiedlung des Habitats. Auf Plot 3 war z.B. im Jahr 1995 die Art

Dicoma tomentosa (Familie Asteraceae) mit Abstand die größte Primärproduzentin. Sie erbrachte knapp 110 kg Trockenmasse pro Hektar. Im darauffolgenden, deutlich regenreicheren Jahr dagegen konnte diese Art nur etwa die Hälfte ihrer Vorjahresproduktivität erreichen.

Ein anderer Vertreter der Familie (*Geigeria acaulis*) gelangte statt dessen mit einer Biomasse von 170 kg/ha zur Dominanz. Wieder ein Jahr später, in der Regenzeit 1998 mit der erwähnten ungünstigen Verteilung der einzelnen Regenereignisse, fiel die Produktion beider krautigen Arten drastisch ab. *Geigeria acaulis* erreichte mit 1,7 kg/ha genau ein Prozent ihrer Vorjahres-Biomasse. Mit 81,7 kg/ha produzierte im Jahr 1998 dagegen die Grasart *Aristida adscensionis* die meiste oberirdische Biomasse. Auch sie war – wie in den beiden vorigen Jahren jeweils die Vertreter der Familie Asteraceae – um ein Vielfaches erfolgreicher als die Art mit der zweitgrößten Produktivität.

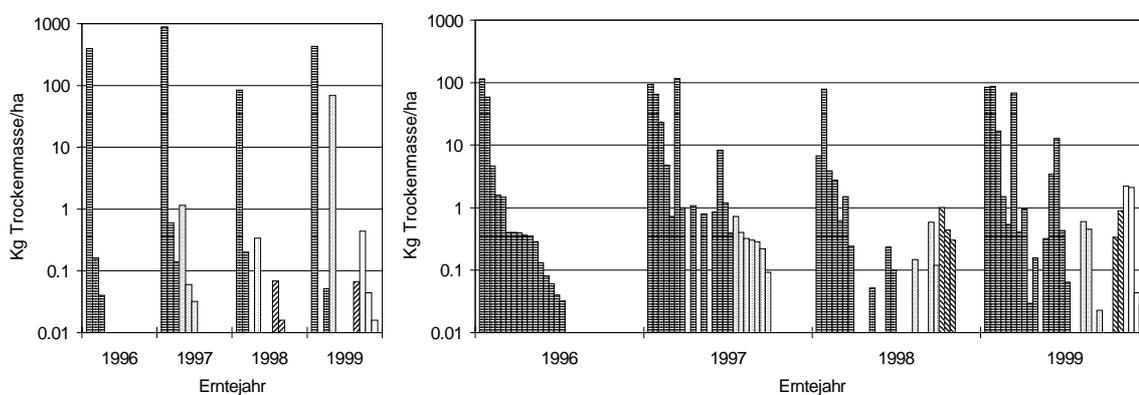


Abb. 6.7: Dominanzverschiebungen auf dem artenarmen Plot 1 (links) und auf dem artenreichen Plot 3 (rechts) zwischen den Erntejahren 1996 bis 1999. Die Biomassewerte der Arten sind als Säulen dargestellt und logarithmisch aufgetragen. Die Arten des ersten Aufnahmejahres sind durch eine quer-gestreifte Signatur gekennzeichnet und nach abnehmender Dominanz sortiert. In den folgenden Aufnahmejahren sind erstmals auf einer Fläche auftretende Arten mit einer jahresspezifischen Signatur gekennzeichnet. Dadurch wird der jeweilige Artenumschlag nachvollziehbar.

6.4 Diskussion

6.4.1 Was bedingt eine stabile Produktion?

Es stellt sich die Frage, auf welche Weise die Pflanzen der Grasschicht auf variierende Niederschläge reagieren, welche Mechanismen hinter den kurzfristigen Vegetationsdynamiken auf artenreichen und artenarmen Flächen stehen. Wie in der Einleitung zu diesem Kapitel kurz angerissen, kann hier als ökologische Erklärung das funktionelle Konzept der Gilden herangezogen werden (für eine ausführliche Vorstellung funktioneller Klassifikationen vgl. Kapitel 2.3). Danach ist die Artengemeinschaft eines Standorts häufig in geringfügig voneinander verschiedenen Gilden differenziert. Eine Gilde steht in diesem Zusammenhang für mehrere phänologisch sehr ähnliche Arten, die die (saisonal variable) Ressource „Wasser“ auf die gleiche Weise nutzen (GITAY & NOBLE 1997), z.B. durch ein gemeinsames Auskeimen nach unterschiedlich ergebigen Regenfällen oder ein Optimalwachstum in der frühen, mittleren oder späten Regenzeit (WALKER 1997).

Gültigkeit des Gilden-Konzepts auf flachgründigen Standorten...

Unter den 1996 bis 1999 erfassten Ernteflächen im nordöstlichen Kaokoland kann für einige Standorttypen eine Differenzierung der Flora in phänologische Gilden unternommen werden. Die Gildenvielfalt korreliert hier mit einer Stabilisierung der Biomasseproduktion. So tragen vor allem edaphisch aride, flachgründige Standorte artenreiche Grasschichten. In diesen sind große Dominanzverschiebungen zu verzeichnen, im Verhältnis dazu jedoch geringe Schwankungen der Gesamtproduktivität.

... aber Falsifizierung auf tiefgründigen Standorten

In enger räumlicher Nachbarschaft zu den artenreichen Pflanzengemeinschaften existieren im Untersuchungsgebiet allerdings artenarme, nahezu monodominante Systeme, vor allem auf edaphisch weniger ariden, tiefgründigen Sand- und Schluffstandorten (vgl. Tab. 6.5, Plot 1). Die Schwankungen der Gesamtproduktivität sind hier – im Widerspruch zu den Ergebnissen von MCNAUGHTON (1993) und zum Gilden-Konzept – nicht extremer als in den artenreichen Systemen. Die intersaisonale Variabilität der Biomasseproduktion ist im Gegenteil auf der artenarmen Untersuchungsfläche 1 mit 71,6 % sogar etwas geringer als auf den drei anderen Ernteflächen (mit Werten um 80 %).

Dies führt zu der Frage, warum der Erklärungsansatz einer Differenzierung des Arteninventars in phänologische Gilden nur auf flachgründigen Standorten greift.

Die Diskussion dieser Frage im folgenden Abschnitt gründet sich, mangels eigener experimenteller Daten, auf Feldbeobachtungen, den Vergleich mit experimentellen Feldstudien aus anderen Ökosystemen (vgl. SCHOENER 1983, GOLDBERG et al. 1992) sowie im allgemeineren Sinne auf Konzepte und Hypothesen zur Konkurrenz (KEDDY 1989, SMITH & HUSTON 1989, AUSTIN 1990, CONNELL 1990, GOLDBERG 1990, GRACE 1990, GRACE & TILMAN 1990, AARSSSEN 1992, ERIKSSON 1993, GRACE 1995, RAJANIEMI & GOLDBERG 2001). Ohne eine detailliertere Kenntnis der Lebensstrategien der beteiligten Pflanzenarten können die komplexen Mechanismen, die der kurzfristigen Vegetationsdynamik in Savannen zugrundeliegen, im folgenden nur in der Form hypothetischer Regeln formuliert werden.

6.4.2 Stabile Produktion durch Mechanismen im Stadium der Regeneration

Nur auf einem Teil der untersuchten Standorte kann von einer Differenzierung der Pflanzengemeinschaft in phänologische Gilden ausgegangen werden. Trotzdem zeigen alle Standorte eine ungefähr gleich hohe Produktivität. Die Artengemeinschaften aller Standorttypen müssen daher in der Lage sein, ihre Produktionsleistung abzapfeln. Dies ist nur möglich, wenn es in jedem Jahr bestimmten Arten gelingt, besonders erfolgreich Biomasse zu produzieren.

Von dieser Überlegung ausgehend stellt sich die Frage, welche populationsbiologischen Merkmale mit dem Erfolg einer Art im Zusammenhang stehen. Die entsprechende Auswertung der Erntedaten zeigt, dass sich auf jedem Standort der große Erfolg einer

Art mit ihrer guten Regeneration in Verbindung bringen lässt: Die Art mit der höchsten Biomasse auf einer Erntefläche hat in jedem Fall bei allen beteiligten Arten die höchste Individuenzahl, aber nicht notwendigerweise ein hohes Individualgewicht. Dominante Arten haben sich also besonders erfolgreich etablieren können und weisen eine hohe Individuendichte auf.

Welche Faktoren entscheiden nun über den Erfolg oder Misserfolg einer Art im Stadium der Regeneration? Als Erklärungsansätze werden im folgenden die Keimstrategien der beteiligten Arten sowie Konkurrenzmechanismen im Stadium der Reproduktion herangezogen.

Flexible Keimstrategien führen zu Konkurrenz im Stadium der Regeneration

Arten, die zur ständigen Dominanz in der Grasschicht eines Standorts befähigt sind, wie die Gräser *Stipagrostis hirtigluma* und *Schmidtia kalahariensis*, müssen sich jedes Jahr erneut erfolgreich in der Grasschicht etablieren können. Dies gelingt ihnen nach eigenen Beobachtungen aufgrund ihrer Keimstrategie und ihrer Konkurrenzkraft. Innerhalb einer Regenzeit folgen mehrere (2-4) Keimungswellen aufeinander, so dass unterschiedlich alte Individuen auf der gleichen Fläche vorkommen. Unter günstigen Niederschlagsbedingungen (wie 1997) wachsen die Individuen aus einer frühen Keimwelle schnell heran und erlangen ein hohes Individualgewicht. Auf diesen Flächen finden sich nur wenige – und wenn, dann kleinwüchsige – Individuen aus späteren Keimwellen bzw. von anderen Arten.

Fallen die Niederschläge gering aus, wie 1996, so bleiben die Individuen aus der ersten Keimwelle klein, und spätere Etablierungen von Keimlingen der eigenen oder einer anderen Art werden möglich. *Schmidtia kalahariensis* oder *Stipagrostis hirtigluma* können mit diesem flexiblen Keimverhalten auch bei geringem Niederschlag eine größere Zahl von Individuen auf einer Fläche etablieren als andere annuelle Arten. Dabei gibt es naturgemäß ökologische Unterschiede (z.B. hinsichtlich edaphischer Faktoren) zwischen den einzelnen, lokal dominanten Arten (OLFF & BAKKER 1998)¹⁶ mit dieser Keimstrategie.

Die beobachteten Strukturen weisen des weiteren auf verschiedene Konkurrenzmechanismen in der Grasschicht hin. Bei guten Regenfällen beuten die Individuen der ersten Keimwelle offenbar schnell die Wasservorräte der oberen Bodenschichten aus und haben so einen Konkurrenzvorteil gegenüber ungekeimten und gekeimten Pflanzen. Auf diesen Flächen tritt nicht nur eine Konkurrenz um die Ressource Raum, sondern auch um die Ressource Wasser auf. Die beiden postulierten Konkurrenzmechanismen im Stadium der Regeneration, nämlich durch Wasserstress induzierte Dormanz bzw. durch Wasserstress induzierte, dichteabhängige Keimlingsmortalität sind bereits für verschiedene annuelle Grasländer nachgewiesen worden (BARTOLOME 1979, INOUE 1980, RICE 1989).

¹⁶ Nach OLFF & BAKKER (1998) existieren intrinsisch dominante und subordinate Arten, wobei „lokal dominante“ Arten meist solche sind, die sehr schnell neue Habitate besiedeln können, aber ihre dominante Position im Verlauf einer Sukzession nicht lange halten können. Ihnen gegenübergestellt sind „global dominante“ Arten, die auf allen Flächen dominieren auf denen sie auftauchen, und die in der Sukzessionsfolge später auftauchen, sowie „intrinsisch subordinate“ Arten, die niemals Dominanz erlangen können.

Unflexible Keimstrategien (bzw. Gilden) führen zur Konkurrenzvermeidung

Ein zeitlich stärker festgelegtes, „unflexibles“ oder „vorsichtiges“ Keimverhalten ist typisch für die meisten Dikotylen (wie die Asteracee *Pegolettia senegalensis* und verschiedene *Indigofera*-Arten, aus der Familie der Fabaceae), die, der Einteilung von OLFF & BAKKER 1998 folgend, intrinsisch subordinat sind, also in der Grasschicht nie zur Eudominanz gelangen. Es kann hier im wesentlichen zwischen Frühkeimern und Spätkeimern unterschieden werden, wobei praktisch nie mehrere Keimwellen in einer Vegetationsperiode auftreten. Offenbar keimen die Samen dieser Arten nur bei genügend Regen zum richtigen Zeitpunkt aus, bleiben dann in der Regel am Leben und gelangen zur Fruchtreife.

Eine ähnliche Rolle der unflexiblen Keimstrategien für die Zusammensetzung annueller Weiden stellen ESPIGARES & PECO (1993) und PECO & ESPIGARES (1994) in einer experimentellen Studie mit mediterranen Arten fest. Die Autoren schließen daraus, dass die Verteilung der Regenfälle während der Regenperiode (und insbesondere der Zeitpunkt der ersten ergiebigen Regenfälle) die floristische Zusammensetzung der artenreichen Weiden entscheidend beeinflusst, da jede Art unter bestimmten Niederschlagsbedingungen besser auskeimt als andere. Dabei scheint das frühe Besetzen einer Freifläche das entscheidende Kriterium für den Erfolg eines Keimlings zu sein. Konkurrenzmechanismen wie eine induzierte Dormanz oder eine dichteabhängige Mortalität spielen dagegen in diesen Pflanzengemeinschaften kaum eine Rolle, da durch die Differenzierung der Arten in Gilden, d.h. funktionellen Gruppen mit unterschiedlicher Ressourcennutzung, Konkurrenzausschluss zumindest teilweise vermieden wird (HAWKINS & MACMAHON 1989, WILSON & WATKINS 1994, WILSON & ROXBURGH 1995).

Weitere Belege

Die beiden skizzierten Strategietypen („flexible Keimer“ – „unflexible Keimer“) sind Extreme, zwischen denen naturgemäß Übergänge auftreten. Manche Arten zeigen zwar keine ausgesprochenen Etablierungswellen, keimen aber schon nach geringen Regenfällen aus – mit dem Risiko eines Absterbens der Pflanzen. Diese Arten, so die Asteraceen *Geigeria acaulis* und *Dicoma tomentosa*, sind entsprechend dem Gildenkonzept die wechselnden Hauptkomponenten der artenreichen Vegetation.

Keimungsversuche im Treibhaus (im Rahmen der nicht weitergeführten Promotion von Andrea Klug) unterstreichen die Existenz verschiedener Keimstrategien bei annuellen Arten. Die für die Versuche verwendeten Proben wurden aus dem Oberboden der Ernteflächen entnommen. Bereits nach zwei Tagen Bewässerung begannen die ersten Samen der Poaceen *Stipagrostis hirtigluma* und *Schmidtia kalahariensis* auszukeimen, und in den darauffolgenden zwei Wochen kam es - offenbar nach sukzessiver Durchbrechung einer endogenen Keimruhe - zu immer weiteren Auskeimungen (KLUG pers. comm.). Die Samen dikotyler Arten zeigten dagegen ein zeitlich stärker begrenztes Keimverhalten. Da die Keimversuche nicht mit zeitlich variierten Wassergaben (engl. water pulses) durchgeführt wurden, sind sie nicht geeignet, die jeweiligen Strategien der unflexiblen Keimer nachzuvollziehen.

Zu den beobachteten Keimstrategien annueller Gräser existieren in der vorliegenden Literatur nur wenige Angaben. DE LEEUW et al. (1993) führen die „flexiblen Keimstrategien“ annueller Gräser (neben ihrer Befähigung zur Sproßbewurzelung) als Begründung dafür an, dass mit einem höheren Anteil von Gräsern eine geringere zeitliche Variabilität in der Produktivität einhergehe: Annuelle Gräser könnten auf diese Weise schneller auf verbesserte Bodenfeuchtebedingungen reagieren als annuelle Dikotyle.

Eine hohe Zahl dikotyler Arten in einer Grasschicht muss jedoch nicht zwangsläufig mit einer geringeren Stabilität der Produktion einhergehen (vgl. die Ergebnisse im Kapitel 6.2.2). Im Gegenteil kann sie auf den zweiten, ebenso wirksamen Mechanismus für die Pufferung extremer Niederschlagsschwankungen hindeuten, nämlich auf eine interspezifische Differenzierung der Vegetationsgemeinschaft in phänologische Gilden. Dieser Zusammenhang wird von DE LEEUW et al. (1993) nicht diskutiert, obwohl sie eine hohe Artenvielfalt als weiteres, empirisch belegtes Kriterium für eine zeitlich stabilisierte Produktivität nennen. Auch die anderen, in diesem Abschnitt zitierten Autoren begünden – je nach dem von ihnen bearbeiteten Ökosystem – die beobachtete Struktur der Grasschicht implizit jeweils mit einem der beiden dargestellten Mechanismen. Die Widersprüchlichkeit der beiden Erklärungsansätze wird dabei vor allem vor dem Hintergrund möglicher Untersuchungsartefakte diskutiert.

Nach den Beobachtungen im Kaokoland könnten jedoch beide Erklärungen – flexible Keimstrategien und damit einhergehende Konkurrenz bzw. unflexible Keimstrategien und Konkurrenzvermeidung – gleichermaßen gültig sein. Dabei findet sich eine Konkurrenz eher auf Gunststandorten mit einer vergleichsweise guten Wasserverfügbarkeit, eine Konkurrenzvermeidung dagegen auf Standorten mit einer schlechten Wasserverfügbarkeit.

Zur Absicherung dieser Hypothese wären detaillierte Beobachtungen des Etablierungsverlaufs innerhalb einer Regenzeit sowie zur Dynamik der Diasporenbanken notwendig. Des weiteren ist zu beachten, dass sich die beschriebenen Strategien auf den Erfolg annueller Arten beziehen. Bei ausdauernden Arten spielen offenbar Konkurrenzmechanismen im Anschluss an die Etablierungsphase eine Rolle. Belege für die Bedeutung von Konkurrenz bei zeitlich variabler Wasserverfügbarkeit liefern Treibhausexperimente mit drei ausdauernden Grasarten aus Amerika (NOVOPLANSKY & GOLDBERG 2001). Während in der Abwesenheit von Konkurrenz die Gesamtmenge verfügbaren Wassers deutlich größeren Einfluss auf den Erfolg einer Art hat als die Verteilung der Niederschläge, beeinflusst die Frequenz der Regenereignisse erheblich die relative Konkurrenzfähigkeit der Arten.

6.4.3 Beziehung zwischen Artenreichtum und Produktivität

Die Unterschiede zwischen edaphisch feuchten Standorten mit einer artenarmen, aber produktiven Grasschicht und edaphisch ariden Standorten mit einer artenreichen, weniger produktiven Grasschicht können auch im Zusammenhang mit der „Buckelbeziehung“ zwischen Produktivität und Artenreichtum diskutiert werden (vgl. Kapitel 2.4.2). Wahrscheinlich determiniert nicht die Produktivität per se, sondern Habitatsigenschaften den Artenreichtum. Die Produktivität hat also nur scheinbar einen

kausalen Einfluss auf die Artenzahl. Um festzustellen, inwieweit Habitatunterschiede sich auf die Beziehung zwischen Biomasse und Artenzahl auswirken, wird diese Beziehung getrennt für die beiden grundsätzlich verschiedenen Habitate der edaphisch feuchten und der edaphisch ariden Standorte betrachtet.

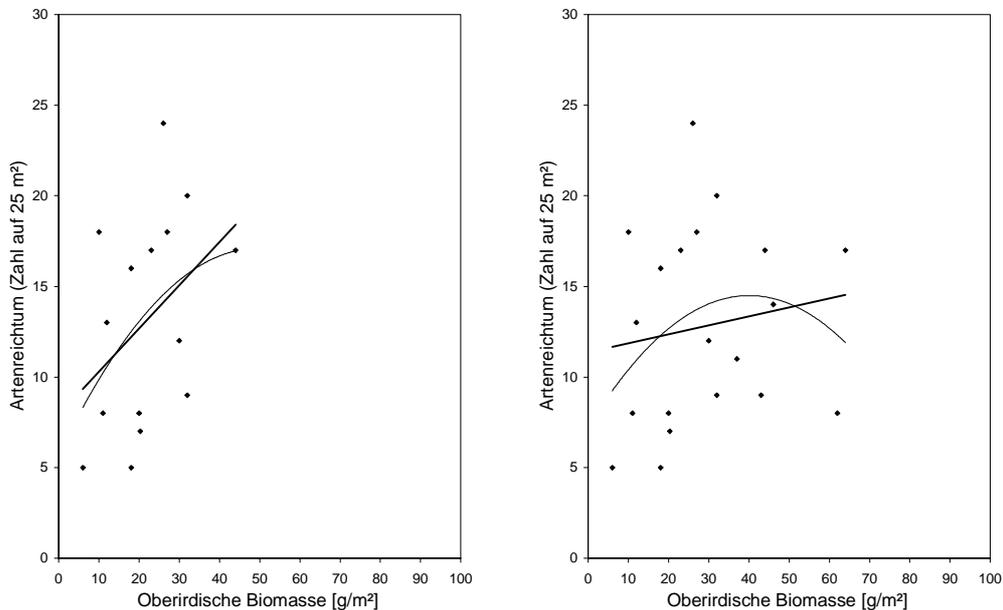


Abb. 6.8: Beziehung zwischen Produktivität und Artenzahl auf den Ernteflächen. Links sind Daten von unproduktiven, flachgründigen Flächen dargestellt, rechts zusätzlich Daten von den produktiven, tiefgründigen Flächen (einschließlich der extrapolierten Biomassewerte von Plot 5, einem tiefgründigen Sand). Eingetragen sind jeweils eine lineare und eine polynomische Trendlinie.

In Abbildung 6.8 ist links für flachgründige Standorte die Artenzahl gegen die Biomasse aufgetragen. Hier steigt die Artenzahl mit zunehmender Produktivität erwartungsgemäß nahezu linear an. Die Biomassewerte liegen zwischen 5 und 90 g/m² und damit ausschließlich im ersten Abschnitt der von GRIME (1973, 1979) definierten Buckelbeziehung, welcher durch eine positive Korrelation zwischen Biomasse und Artenzahl gekennzeichnet ist. Dies wird durch Nischenmodelle erklärbar: Eine produktive Umwelt kann eine größere Zahl spezialisierter Arten beherbergen als eine unproduktive.

Auf tiefgründigen Standorten des Untersuchungsgebietes ist jedoch ein entgegengesetzter Trend feststellbar: Mit zunehmender Produktivität nimmt die Artenzahl eher ab. Für eine gesicherte Aussage ist die Datenmenge für diesen Standorttyp allerdings noch zu gering. Vorbehaltlich einer Bestätigung durch weitere Daten ließe sich der beobachtete Trend damit erklären, dass die günstigen Bedingungen in niederschlagsreichen Jahren schnell zum Konkurrenzausschluss (als ökologischer Folge von Konkurrenz) führen. Dies deckt sich mit der für diesen Standorttyp postulierten Bedeutung von Konkurrenz. Weiterhin könnte ein Konkurrenzausschluss auf evolutivem Maßstab der Grund dafür sein, dass die heutige Vegetation von den wenigen Arten dominiert wird, die eine flexible Keimstrategie evoluiert haben.

Werden die Daten von beiden Standorttypen miteinander vereint (Abb. 6.8 rechts), so lässt sich eine typische „Buckelbeziehung“ zwischen Produktivität und Artenreichtum nachweisen. Dabei liegt das Maximum der Diversität allerdings weit außerhalb der von GRIME (1973, 1979) festgesetzten Grenzen. Es bleibt jedoch festzuhalten, dass Habitatbedingungen eine wichtige Rolle für den Artenreichtum spielen. Selbst im ariden Ökosystem des Untersuchungsgebietes finden sich beim Vergleich von produktiven und unproduktiven Standorten genau entgegengesetzte Beziehungen zwischen Biomasse und Artenzahl, die sich zwangsläufig bei den gemeinsamen, mittleren Biomassewerten zu einem Buckel überlagern.

6.4.4 Einschränkungen des funktionellen Klassifikationsansatzes

Nach den Ergebnissen dieses Abschnitts ist der Einsatz funktioneller Typen nur dort möglich und sinnvoll, wo tatsächlich eine Redundanz ökologisch äquivalenter Arten besteht. Ist dies nicht der Fall, weil zum Beispiel eine einzige taxonomische Art über eine sehr flexible Keimstrategie verfügt und damit äquivalent zu einer größeren Anzahl von Arten mit unflexiblen Keimstrategien ist, dann kann allenfalls behelfsweise ein funktioneller Typ mit einem einzigen Vertreter definiert werden.

In diesem Zusammenhang scheint die Einschätzung SMITHs (1997:338) von Bedeutung. Der Autor analysiert ein Simulationsmodell, das auf funktionellen Typen basiert, und beziffert den Nutzen funktioneller Klassifikationen für das Verständnis von Vegetationsdynamiken wie folgt:

„(...) der Einsatz einer Klassifikation funktioneller Typen sollte nicht als einfache Alternative für das Verständnis von Vegetationsmerkmalen auf dem Artniveau gesehen werden. Arten sind grundlegende demographische Einheiten, und jeder Versuch einer funktionellen Gruppierung mit dem Ziel, die Dynamiken der Pflanzenverteilung zu beurteilen, muss die Umweltreaktionen der beteiligten Arten in bezug auf Ausbreitung, Etablierung, Wachstum, Reproduktion und Mortalität angehen.“¹⁷

Bei der Interpretation ökologischer Zusammenhänge können funktionelle Klassifikationen somit populationsbiologische Untersuchungen nur ergänzen, nicht jedoch ersetzen.

¹⁷ „(...) In conclusion, the use of functional type classifications should not be viewed as a simple alternative to understanding the characteristics of vegetation at the species (taxonomic) level. Species are the basic demographic unit, and any attempt at a functional aggregation for purposes of evaluating the dynamics of plant distribution must address the environmental responses of the component species relating to dispersal, establishment, growth, reproduction and mortality.“

7 Nutzungsbedingte Dynamiken

7.1 Auswirkungen einer traditionellen Nutzung

Eine zentrale weideökologische Fragestellung ist die Reaktion der ursprünglichen Pflanzendecke auf Beweidung. Dieser Frage wird häufig durch den Vergleich beweideter und unbeweideter Flächen nachgegangen.

Im nordöstlichen Kaokoland existieren allerdings keine Flächen mehr, die nicht durch Beweidung verändert worden sind und jedes Jahr erneut durch Beweidung überprägt werden. Informationen über den Einfluss der Beweidung auf die Zusammensetzung der Grasschicht lassen sich daher am ehesten aus dem Vergleich von Dauerbeobachtungsflächen mit benachbarten eingezäunten Beweidungsausschlussflächen gewinnen. Dies soll im folgenden am Beispiel des traditionell genutzten Siedlungsgebietes Omuramba geschehen. Die Rinderweiden der Sandebenen Omurambas weisen starke Unterschiede in der Nutzungsintensität auf. Im Umkreis der Siedlungen ist eine intensive Nutzung bereits während der Regenzeit zu beobachten. In der Grasschicht dieser Regenzeitweiden dominieren krautige Arten und unproduktive annuelle Gräser (SCHULTE 2001).

Die Flächen in größerer Entfernung zu den Siedlungen stellen Trockenzeitweiden dar. Sie sind weniger intensiv genutzt und weisen eine dichte Bedeckung mit produktiven annualen Futtergräsern wie *Schmidtia kalahariensis* und *Stipagrostis hirtigluma* auf. Unter günstigen Niederschlagsbedingungen kann die Deckung dieser Arten am Ende der Regenzeit nahezu 100 % betragen (SCHULTE 2001). Durch die Nutzungsbeschränkung auf die unmittelbare Umgebung der Haushalte auch in sehr trockenen Jahren werden die Folgen einer zu frühen Störung der umliegenden großen Weideflächen verhindert (vgl. Kapitel 3.6.2). Die starke Beweidung in der Trockenzeit hat dennoch sicher sowohl die Dominanzverhältnisse als auch das Arteninventar dieser Flächen verändert. Daher gleichen die Grasweiden in Omuramba nicht der ursprünglichen Grasschicht (SANDER et al. 1998).

Ergebnisse der Beweidungsausschlussexperimente

Im Untersuchungsgebiet führt ein Beweidungsausschluss auf vielen Standorttypen innerhalb weniger Regenzeiten zu einer deutlich veränderten Vegetation. Das Photo einer Beweidungsausschlussfläche in Siedlungsnähe (Abb. 7.1) illustriert den Kontrast zwischen der dichten Grasdecke innerhalb der Umzäunung und dem spärlichen Bewuchs der umliegenden Weide. Durch den Ausschluss der Beweidung profitieren vor allem ausdauernde Gräser. Ihr Deckungsanteil ist auf den meisten Ausschlussflächen im Beobachtungszeitraum deutlich angestiegen.

Die erhebliche Veränderung der Grasschicht nach einem Beweidungsausschluss spiegelt sich in der indirekten Ordination eines Flächenpaares (Abb. 7.2). Während die Vegetation der ungezäunten Trockenzeitweide bloße Schwankungen entlang der 2. DCA-Achse zeigt, die als niederschlagsbedingte Oszillationen interpretiert werden können (vgl. Kapitel 6), tritt in der Grasschicht der gezäunten Fläche eine gerichtete Entwicklung entlang der 1. DCA-Achse auf. Diese Entwicklung wird von den

niederschlagsabhängigen Oszillationen überlagert. Durch ein Trockenjahr wie 1998 kann die Geschwindigkeit der Entwicklung verzögert werden; es kommt jedoch in keinem Jahr zu einem Rückschritt hin zum Ausgangspunkt der Entwicklung.



Abb. 7.1: Ausschlussfläche (12 x 12 m) in Omuramba nach drei Regenzeiten ohne Beweidung. Der Boden ist ein tiefgründiger, mittelsandiger Feinsand (Standorttyp 1). Der Zaunbau erfolgte in der Trockenzeit 1995, diese Aufnahme am 09.04.1998, also gegen Ende der Regenzeit 1998.

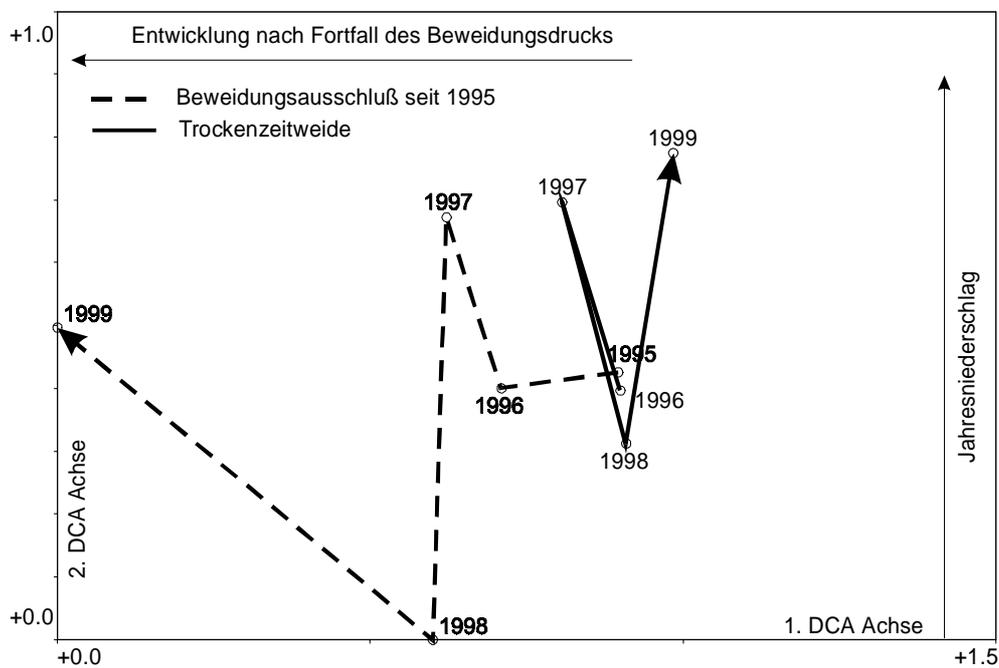


Abb. 7.2: Indirekte Ordination der Vegetationsaufnahmen 1996-99 bzw. 1995-99 eines beweideten / gezäunten Flächenpaares (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Grasschicht-Arten). Dargestellt ist die Anordnung der Aufnahmen entlang der ersten beiden DCA-Achsen. Die aufeinanderfolgenden Aufnahmejahre einer Dauerfläche sind durch eine Linie miteinander verbunden.

Dominanzverschiebungen

Eine gerichtete Entwicklung zeichnet sich auch in deutlichen Dominanzverschiebungen der Pflanzenfunktionstypen ab. In Abb. 7.3 werden auf zwei Flächenpaaren die Dominanzen der Pflanzenfunktionstypen einander gegenübergestellt. In beiden Fällen wurden die Ausschlussflächen in größerer Entfernung zu einer Siedlung angelegt, so dass die Entwicklung von einer verhältnismäßig extensiv genutzten Trockenzeitweide ihren Ausgang nahm. Auf tiefgründigen Sanden (Standorttyp 1) stieg der Deckungsanteil der perennen Gräser von ursprünglich einem Prozent im Jahre 1995, d.h. noch vor dem Zaunbau, auf 10 % in der Regenzeit 1999 an (Abb. 7.3, oben rechts). Außerhalb der Umzäunung dagegen ist ihr Anteil leicht abgesunken (oben links).

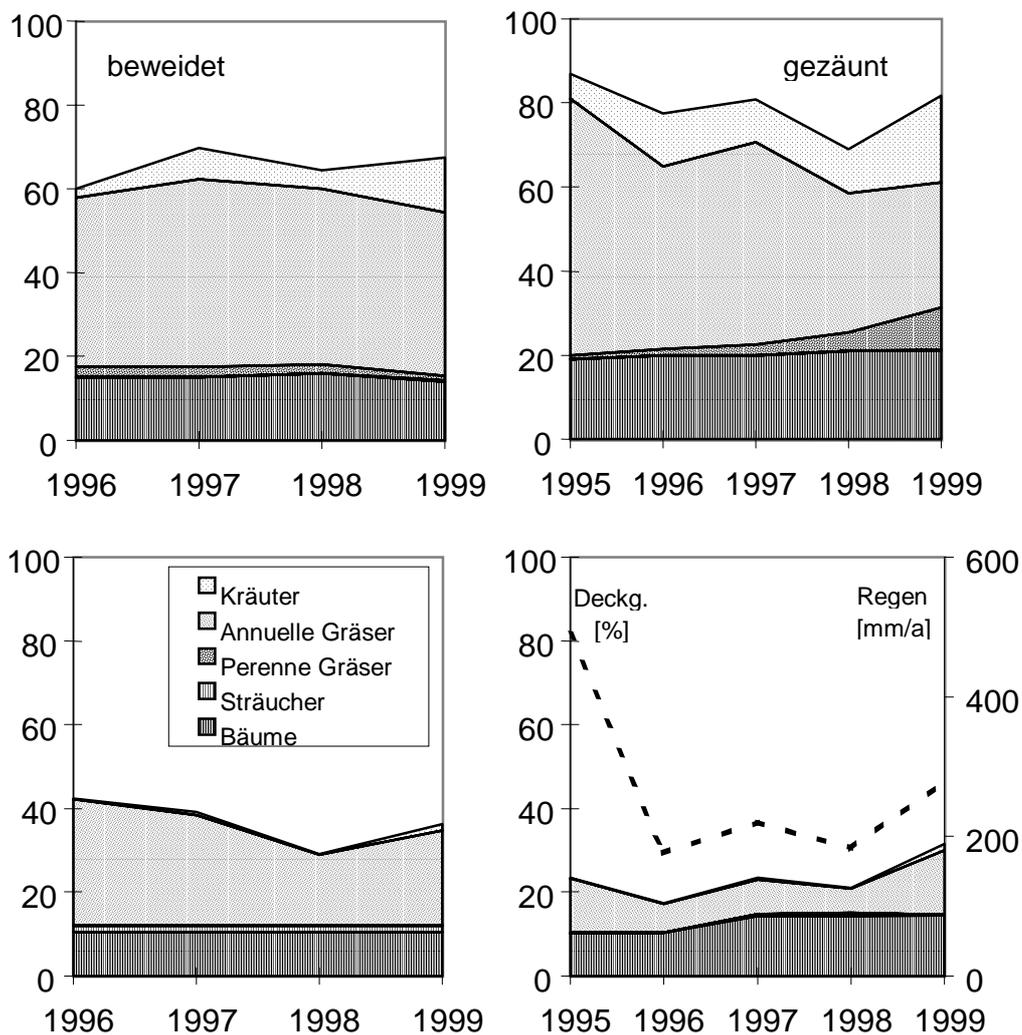


Abb. 7.3: Dominanzverschiebungen der Pflanzenfunktionstypen (PFTs) auf zwei Flächenpaaren. Die beiden oberen Flächen liegen auf tiefgründigen Feinsanden (Standorttyp 1), die beiden unteren auf tiefgründigen Schluffen (Standorttyp 2). Die Diagramme links zeigen die jeweiligen Deckungswerte der PFTs bei regelmäßiger Beweidung in der Trockenzeit, rechts nach Beweidungsausschluss in der Trockenzeit 1995. Im Diagramm unten rechts ist zusätzlich als gestrichelte Linie der jährliche Niederschlag eingetragen.

Dies dürfte daran liegen, dass sich zu Beginn der Untersuchungen, in der überdurchschnittlich guten Regenzeit 1994/95, viele Individuen ausdauernder Gräser

auf den siedlungsfernen Trockenzeitweiden etabliert haben, die dann in der empfindlichen Phase der ersten Trockenzeit durch den Zaunbau im Herbst 1995 vor beweidungsbedingter Schädigung geschützt worden sind. Außerhalb des Zaunes sind die ausdauernden Gräser dagegen wieder durch den Einfluss der Beweidung zurückgedrängt worden.

Anders als auf dem Standorttyp der Sande sind während der ersten vier Jahre des Beweidungsausschlusses auf einem tiefgründigen Schluff (Standorttyp 2) keine Dominanzverschiebungen der funktionellen Typen zu beobachten, die auf eine gerichtete Entwicklung hindeuten (Abb. 7.3 unten). Wie ein Vergleich mit den Regendaten des Untersuchungszeitraums zeigt (Abb. 7.3 unten rechts), sind die kurzfristigen Dynamiken als niederschlagsbedingte Fluktuationen aufzufassen. Für das Fehlen eines eindeutigen Trends sind zwei Erklärungen denkbar: In der Grasschicht auf Schluffen kommen unter regulärer Beweidung nur sehr wenige ausdauernde Grasindividuen vor. Bei Beginn des Ausschlusses sind möglicherweise für eine schnelle Etablierung dieses Typs nicht genügend Diasporen in der Samenbank vorhanden, oder sie werden nicht im ausreichendem Umfang von außen eingetragen. Nach diesem Erklärungsansatz würde ein länger fortdauernder Beweidungsausschluss zu Veränderungen im Typenspektrum führen.

Beobachtungen aus den küstennahen Gebieten des Kaokolandes legen jedoch auch eine andere Erklärung nahe. In diesen klimatisch ariden Habitaten finden sich natürlicherweise annuelle Grasfluren, deren Artenzusammensetzung und Struktur der Vegetation auf den edaphisch ariden Standorten Omurambas ähnelt. Dann wäre dieser Standorttyp für das Überleben ausdauernder Gräser nicht oder nur sehr schlecht geeignet, und selbst ein lange andauernder Schutz vor Herbivoren würde auf den Untersuchungsflächen keine Veränderungen bewirken. Allerdings ist auch eine Kombination der beiden Ansätze möglich. Sicherheit würde in diesem Fall nur durch Freilandexperimente wie Bewässerungsversuche oder durch regelmäßige Beprobungen der Samenbank gewonnen werden können.

Habitatspezifische Wiederbesiedlung durch *Stipagrostis uniplumis*

Die ausdauernde Art *Stipagrostis uniplumis* weist bei der Wiederbesiedlung nach Beweidungsausschluss standortspezifische Zuwachsraten auf. Dies trifft sowohl auf die Menge der Biomasse als auch auf die Individuenzahl zu (Abb. 7.4). Nach den Ergebnissen des Kapitels 6 ist zu postulieren, dass auf dem Standorttyp Sand, der durch eine besonders große Fähigkeit zur Wasserspeicherung gekennzeichnet ist, die schnellste Wiederbesiedlung erfolgt.

Dies ist jedoch nicht der Fall. Nach vier Jahren Einzäunung sind hier nur Deckungswerte um die 15 % erreicht. Eine doppelt so hohe Deckung, nämlich 30 %, hat die Art dagegen im gleichen Zeitraum auf einem edaphisch als ungünstiger eingeschätzten tonigen Sand (Standorttyp 6) erzielt. Dabei haben sich bereits im ersten Jahr nach dem Zaunbau eine große Anzahl von Individuen neu auf der Fläche etabliert. Damit ist die maximale Populationsdichte jedoch erreicht; im Folgejahr stirbt sogar ein kleiner Teil der Individuen ab, was evtl. mit dichteabhängiger Konkurrenz in Zusammenhang gebracht werden kann. Die erhebliche Deckungszunahme in den Jahren 1997 bis 1999 wird daher nur noch durch das Wachstum der Individuen verursacht.

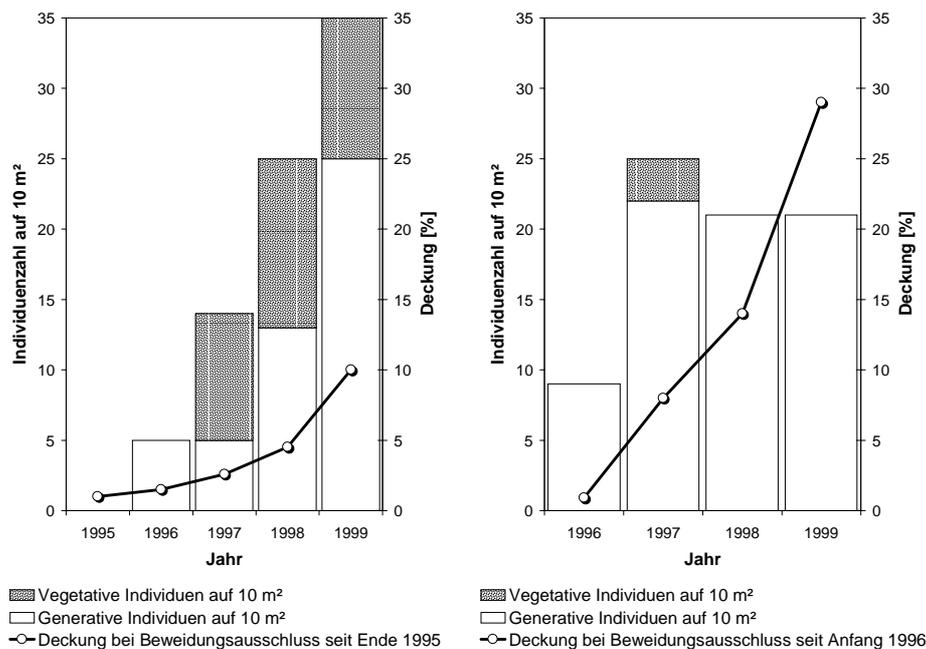


Abb. 7.4: Entwicklung der Individuenzahl und Bodenbedeckung von *Stipagrostis uniplumis* auf zwei Ausschlussflächen; rechts ein toniger Sand, links ein tiefgründiger, reiner Sand.

Dagegen etablieren sich auf dem tiefgründigen Sand jedes Jahr erneut einige Individuen, die in ihrem ersten Lebensjahr vegetativ bleiben. 1999 ist offensichtlich die maximale Populationsdichte auf diesem Standort noch nicht erreicht. Ein Grund für das schnellere Populationswachstum auf dem Standorttyp 6 könnte darin liegen, dass hier die Nährstoffversorgung besser ist als auf dem Sandstandort. Weiterhin könnte auch eine verminderte Konkurrenz mit den Arten der Baumschicht als Begründung herangeführt werden. Die Ausschlussfläche liegt im Siedlungsgebiet Omuramba in räumlicher Nähe zu verschiedenen Haushalten. Durch eine hohe, einschlagbedingte Mortalität in der Baumschicht ist es zu einer Bestandesausdünnung gekommen. Es wäre möglich, dass *Stipagrostis uniplumis* davon profitiert.

Rekonstruktion der beweidungsbedingten Veränderungen

Auf der Basis der vorgestellten Ergebnisse und mit der Kenntnis der Lebensstrategien und der Schmackhaftigkeit der Arten (VAN OUDTSHOORN 1991, DANIN 1996) lassen sich die beweidungsbedingten Veränderungen der ursprünglichen Grasschicht im nordwestlichen Kaokoland benennen. Eine selektive Beweidung kann in diesem Zusammenhang, kombiniert mit der unterschiedlichen pflanzlichen Toleranz gegenüber Fraß, als Schlüsselfaktor bezeichnet werden (AUGUSTINE & McNAUGHTON 1998).

In der ursprünglichen Savanne dominierten in der Grasschicht – zumindest auf den tiefgründigen Standorten – ausdauernde Grasarten, die an eine Beweidung durch wilde Herbivoren angepasst sind. Nach Einsetzen der pastoralnomadischen Nutzung verloren die ausdauernden Gräser ihre Dominanz in der Grasschicht. Wenig schmackhafte Arten sowie Annuelle profitierten davon. Neben Dominanzverschiebungen kam es zu einer Verarmung des Arteninventars und zu einem Rückgang der pflanzlichen Diversität, da z.B. beweidungsempfindliche Arten aus dem System verdrängt wurden.

7.2 Veränderungen unter intensivierter Nutzung

Vegetationsveränderungen im Zuge einer Nutzungsintensivierung konnten in der vorliegenden Arbeit nur in zwei Fällen direkt über eine Dauerbeobachtung erfasst werden (Abb. 5.7). Im Sinne eines „indirekten Monitorings“ bietet sich jedoch ein weideökologischer Vergleich von Gebieten mit stark divergierender Nutzungsintensität an (vgl. die Erläuterung des Untersuchungsansatzes in Kap. 4.1). Die Veränderungen der Grasschicht, der Baumschicht sowie der Standortbedingungen werden im folgenden getrennt voneinander betrachtet, da in Abhängigkeit von den spezifischen Eigenschaften des Untersuchungsobjekts sehr unterschiedliche methodische Ansätze erforderlich sind. Im Anschluss an die Vorstellung und Analyse der Ergebnisse wird die Nutzungsgeschichte der beiden Gebiete Omuhonga und Omuramba rekonstruiert.

7.2.1 Veränderungen der Grasschicht

Untersuchungsansatz: Direkte Ordination

Vor dem Hintergrund der methodischen Schwierigkeit, niederschlags- und nutzungsbedingte Dynamiken zu trennen, scheint es am sinnvollsten, die nutzungsbedingten Veränderungen der Grasschicht im Kontext der niederschlagsbedingten Dynamiken zu analysieren. Daher werden die vegetationsökologischen Daten der Aufnahmejahre 1995-99 aus Gebieten herangezogen, die durch unterschiedliche Nutzungsintensitäten gekennzeichnet sind. Dadurch wird ein Nutzungsgradient analysierbar.

1. **„degradiert“**: Eine intensive Beweidung der Grasschicht während des letzten Jahrhunderts und eine durch Zwangsansiedlung bedingte Überweidung seit ca. 30 Jahren findet sich in Omuhonga. Heute ist der Bestand an Rindern stark reduziert, die Kleinviehherden sind jedoch angewachsen. Aus Omuhonga fließen nur die Daten einer einzigen Dauerfläche in die Auswertungen ein (s.u.).
2. **„siedlungsnah“**: Eine vor etwa 50 Jahren durch Zuzug mehrerer Haushalte begonnene, intensive und ganzjährige Beweidung (Rinder, Ziegen und Schafe) kennzeichnet die Regenzeitweiden im Siedlungsraum Omuramba. Aus diesem Gebiet stammen die Daten von drei Dauerflächen.
3. **„siedlungsfern“**: Die Trockenzeitweiden in größerer Entfernung zur Siedlung Omuramba werden nach Abschluss der Vegetationsperiode durch Rinder beweidet. Es werden vier Dauerflächen analysiert.
4. **„gezäunt“**: Bereits im Oktober 1995 sind drei Beweidungsausschlussflächen auf Trockenzeitweiden angelegt worden. Die Daten dieser Flächen zeigen die Entwicklung beim Fortfall des aktuellen Nutzungsdrucks.

Da abiotische Standortbedingungen, insbesondere die Feinmaterialmächtigkeit und der Salzgehalt des Oberbodens, einen großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetation ausüben (vgl. Kapitel 5), werden nur Vegetationsaufnahmen des vergleichsweise homogenen Standorttyps der tiefgründigen Sande (Typ 1) miteinander verglichen. Dadurch ist gewährleistet, dass sich eine unterschiedliche Nutzungsintensität deutlich und vor allem interpretierbar in der Struktur der Grasschicht widerspiegelt. Andererseits

wird durch diese Einschränkung die Zahl der analysierbaren Dauerflächen stark (d.h. auf 13 Plots) reduziert, da z.B. im „degradierten“ Gebiet nur (noch) eine einzige von sieben Fläche auf homogenen Sanden liegt. Um den Einfluss der evtl. geringfügig abweichenden Standortbedingungen zu prüfen, werden in die direkte Ordination einige charakteristische Bodeneigenschaften integriert. Weiterhin wird, wie bereits bei den CCA-Analysen im Kapitel 5, ein Maß für die Beweidungsintensität und für die Höhe des Niederschlags aufgenommen.

Bodenmerkmale: Es werden die Variablen „Tiefe des Feinmaterials“ und „Sandanteil“ in die direkte Ordination einbezogen, da diese nach den Ergebnissen des vegetationsökologischen Kapitels (5) einen besonders großen Erklärungswert für standortbedingte Differenzen der Vegetationszusammensetzung haben. Zwar handelt es sich bei allen Standorten um Sande, dennoch kann die Variable des Sandanteils als Maß für evtl. abweichende edaphische Bedingungen dienen.

Nutzungsmerkmale: In Form einer Rangskala geht die aktuelle Beweidungsintensität in die Ordination ein (vgl. Kap. 4.2.2).

Niederschlag: Ebenfalls als Rangskala werden die Niederschläge während einer Regenzeit einbezogen. Wie im vorigen Kapitel erläutert, berücksichtigt die „Regenklasse“ außer der Abweichung vom Mittelwert der Niederschläge auch die intra-saisonale Verteilung der einzelnen Regenereignisse.

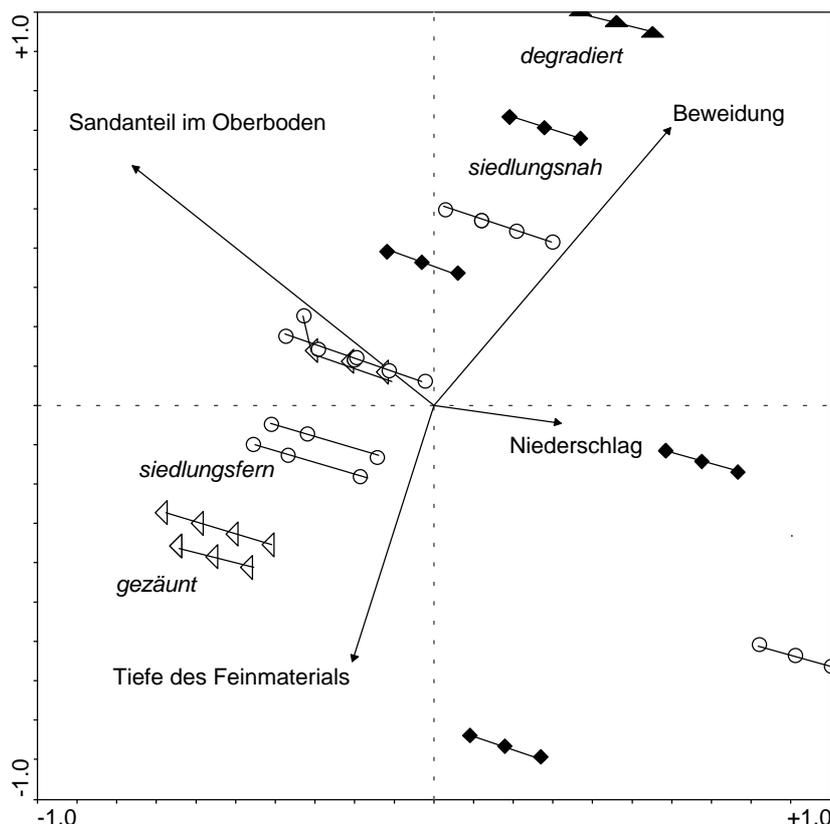


Abb. 7.5: CCA der Vegetationsaufnahmen 1995-99 oder 1996-99 von 13 Dauerflächen (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Grasschicht-Arten auf den ersten 100 m² der Dauerfläche). Die Einzelaufnahmen einer Dauerfläche sind untereinander durch eine Linie verbunden. Die Symbole stehen für die Nutzungsintensität; gefüllte Symbole kennzeichnen eine intensive Nutzung. Nach links zeigendes Dreieck = gezäunte Flächen, Kreis = siedlungsferne Flächen, Raute = siedlungsnahen Flächen, stehendes Dreieck = degradierte Fläche. Die Länge der Pfeile zeigt die Bedeutung der Variablen für die Vegetation.

Abb. 7.5 zeigt das Ergebnis der Direkten Ordination für die ersten beiden CCA-Achsen. Im Gegensatz zur direkten Ordination aller Vegetationsdaten (vgl. Kapitel 5) findet sich bei der Beschränkung auf Arten der Grasschicht eine klare Beziehung zwischen der Vegetation und den zeitlichen Variablen Niederschlag und Beweidung. Dabei stehen die Vektoren der beiden Variablen „Beweidung“ und „Tiefe des Feinmaterials“ allerdings nahezu im Winkel von 180° aufeinander, ebenso wie die Vektoren der Variablen „Niederschlag“ und „Sandanteil im Oberboden“. Demnach sind die beiden Variablenpaare in ihrer Wirkung auf die Vegetationszusammensetzung nicht unabhängig, sondern umgekehrt proportional zueinander.

Die Abhängigkeit zwischen Niederschlag und Sandanteil ist eine Scheinkorrelation; sie ist dadurch begründet, dass die drei Aufnahmeflächen mit einem etwas geringeren Sandanteil (im Ordinationsdiagramm unten rechts liegend) durch eine dichtstehende Baumvegetation gekennzeichnet sind. Unter den Bäumen findet sich eine eigenständige Flora, die in trockenen Jahren auf das Mikrohabitat unterhalb der Baumkronen beschränkt ist. In regenreichen Jahren dringt ein Großteil der Arten jedoch in die Freiflächen vor, weil dann offensichtlich auch hier eine ausreichende Wasserversorgung gewährleistet ist. Dies geschieht auf allen Untersuchungsflächen. Tatsächlich stellt also nicht der geringere Sandanteil, sondern die hohe Baumdichte auf den Flächen eine Verbindung zur Höhe des Niederschlags her.

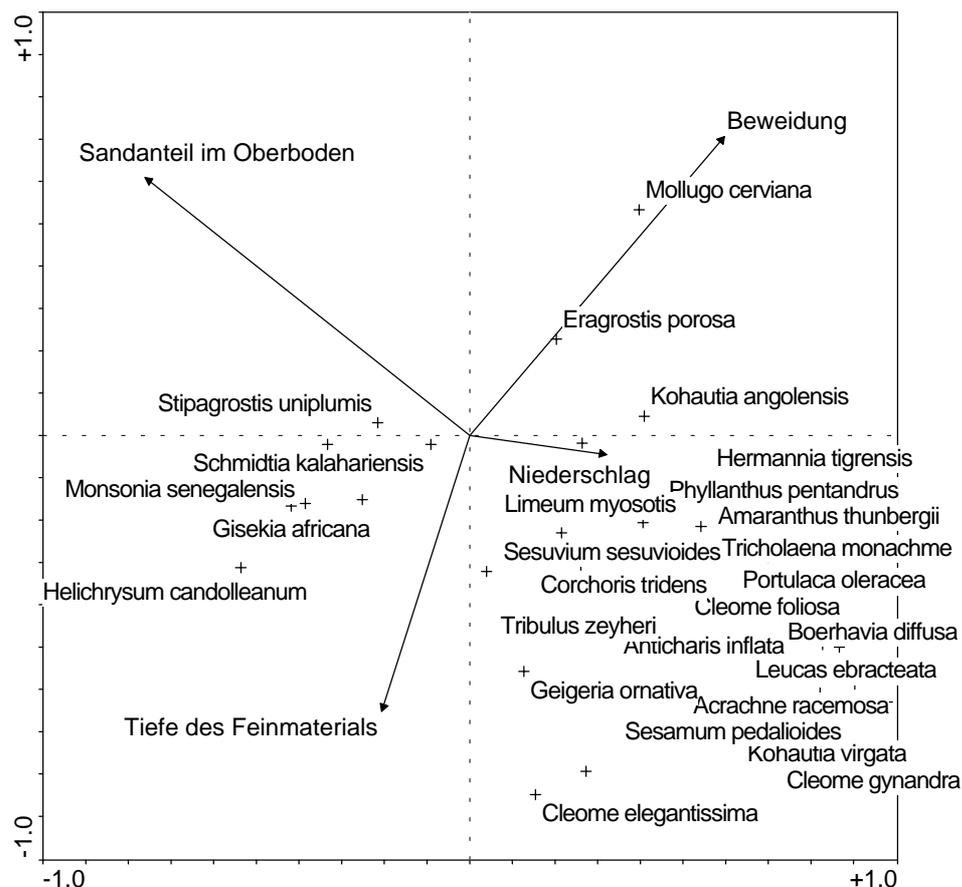


Abb. 7.6: Kanonische Korrespondenzanalyse der jährlichen Vegetation (biotische Merkmalsgröße: Deckungswert der Grasschicht-Arten) auf den 13 Dauerflächen (vgl. die vorige Abbildung). Dargestellt ist die Position von „Zeigerarten“ entlang der ersten beiden CCA-Achsen. Die Länge der Pfeile gibt die jeweilige Bedeutung der Umweltvariablen für die Vegetationszusammensetzung an.

Die Gruppe der feuchtigkeitsliebenden Arten, die in trockenen Jahren auf das Mikrohabitat unter Baumkronen beschränkt ist, kann somit bei einer Datenaufnahme auf Freiflächen als Zeiger für gute Niederschlagsverhältnisse dienen (vgl. Abb 7.6). Es handelt sich hierbei allerdings, wie erwähnt, um eine heterogene Gruppe, von denen einige Arten wie das Gras *Tricholaena monachme* bisher noch nie auf Freiflächen beobachtet werden konnten, weshalb sie als „schattenliebend“ zu bezeichnen sind.

Die Abhängigkeit zwischen der Beweidungsintensität und der Feinmaterialtiefe kann damit erklärt werden, dass der intensiv beweidete, „degradierte“ Standort in Omuhonga aufgrund einer nutzungsbedingten, beschleunigten Erosion heute flachgründiger ist als die übrigen. Zudem schwanken die abiotischen Standorteigenschaften hier kleinräumig (vgl. Kapitel 5.1.3 und hier besonders Abb. 5.3). Trotz der etwas differierenden Umweltmerkmale ist diese Dauerfläche in die CCA integriert worden, um die Bandbreite der Nutzungsintensitäten im Untersuchungsgebiet abzudecken und dadurch den Nutzungsgradienten ganz nachzuzeichnen.

Abgesehen von den Vegetationsaufnahmen der drei Sonderflächen mit nicht rein sandigem Substrat sind alle Aufnahmen im Ordinationsdiagramm (Abb. 7.5) im Prinzip entlang eines Beweidungsgradienten angeordnet. Dabei wird die Erwartung bestätigt, dass die Vegetation eines degradierten Standortes am wenigsten der Vegetation auf einer Beweidungsausschlussfläche ähnelt. Die beiden intermediären Nutzungsintensitäten („siedlungsnah“ und „siedlungsfern“) liegen auch im Ordinationsdiagramm in intermediärer Position. Die Vegetationsaufnahmen der Jahre 1995-99 oder 1996-99 auf den einzelnen Dauerbeobachtungsflächen sind dabei regelhaft entlang des Niederschlagsgradienten verschoben; sie sind in Abb. 7.5 zur Verdeutlichung untereinander mit einer Linie verbunden. Einzelne Aufnahmen eines Plots liegen dabei gelegentlich so dicht beieinander, dass sie im Diagramm nicht angezeigt werden können.

Indikatorarten für Beweidung

Eine der Fragestellungen der vorliegenden Arbeit ist, ob sich für verschiedenen Nutzungsintensitäten im Untersuchungsgebiet Indikatorarten benennen lassen. Eine gemeinsame Analyse der Daten aller Untersuchungsflächen in Kapitel 5 erbrachte keine klaren Ergebnisse. Auch bei der hier vorgenommenen erheblichen Einschränkung der Variabilität im Datensatz sind keine gesicherten Aussagen möglich. Entgegen den Erwartungen kann das ausdauernde Gras *Stipagrostis uniplumis* nach der Interpretation seiner Lage im Ordinationsdiagramm (Abb. 7.6) nicht als Zeiger für geringe Beweidung angesehen werden. Es verhält sich eher indifferent. Eventuell sind allerdings in die direkte Ordination nicht genügend Daten von bereits länger ausgezäunten Flächen eingeflossen, um die Zeigerfunktion von *Stipagrostis uniplumis* nachweisen zu können.

Auch für eine intensive Nutzung oder eine Übernutzung finden sich mit wenigen Ausnahmen (wie dem annualen Gras *Eragrostis porosa* oder der krautigen Art *Mollugo cerviana*) keine guten Indikatoren. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass die allgemein als „Störungszeiger“ oder „Überweidungszeiger“ angesehene Artengruppe, die krautigen Dikotylen, auch auf Ausschlussflächen vorkommen. Sie etablieren sich in der Regenzeit auf den Freiflächen zwischen den ausdauernden Grashorsten. Demnach dürften diese Arten bereits Bestandteil der natürlichen Vegetation gewesen sein. Somit können sie allenfalls als quantitative, nicht aber als qualitative Weidezeiger gelten.

Dominanzverhältnisse

Die Ergebnisse der Ordination finden ihre Bestätigung in den Dominanzverhältnissen der Pflanzenfunktionstypen. In Abb. 7.7 werden die Typenspektren der vier Standorte einander gegenübergestellt. Zur Orientierung über die Vegetationsstruktur sind auch die Dominanzwerte der Sträucher, Büsche und Bäume aufgeführt. Zur Unterscheidung von den funktionellen Typen der Grasschicht (die eine Punktsignatur tragen) sind die PFTs der Baumschicht mit einer Liniensignatur gekennzeichnet. Die jährlichen Fluktuationen in der Grasschicht zeigen die Variabilität dieses Vegetationselements.

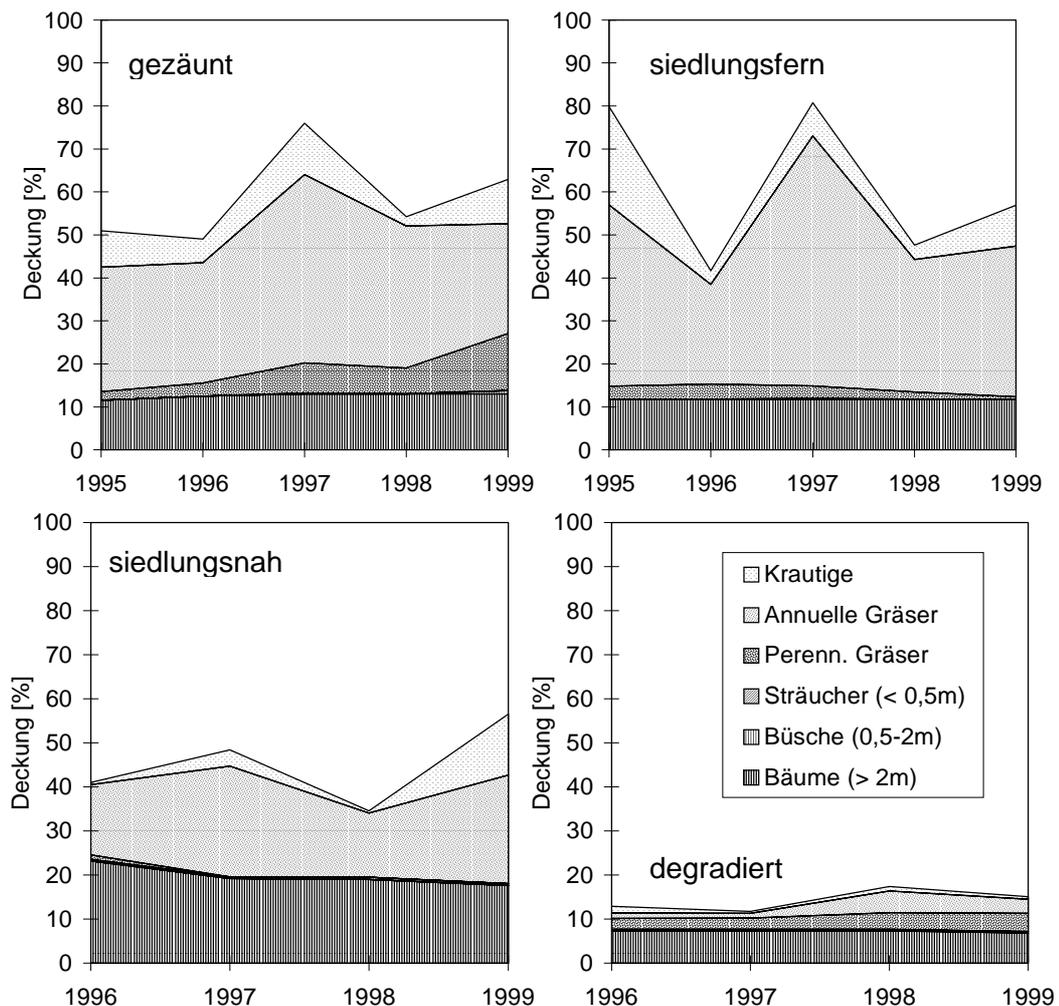


Abb. 7.7: Dominanzen der Pflanzenfunktionstypen entlang eines Gradienten zunehmenden Beweidungsdrucks (gezäunt / siedlungsfern / siedlungsnah / degradiert). Alle Aufnahmeflächen repräsentieren den Standorttyp der tiefgründigen Sande.

gezäunt: Die Dominanzverschiebung zugunsten ausdauernder Gräser ist bereits im vorigen Abschnitt vorgestellt worden. Auf der hier gezeigten Ausschlussfläche nimmt die Deckung der Art *Stipagrostis uniplumis* in einem Zeitraum von fünf Jahren von unter zwei Prozent auf dreizehn Prozent zu. Dabei drängt diese funktionelle Gruppe vor allem die annuellen Gräser zurück, während die Gruppe der Krautigen ähnliche Deckungswerte behält wie in der Grasschicht einer benachbarten Trockenzeitweide.

siedlungsfern: Die Grasschicht der siedlungsfernen Trockenzeitweide wird von dem produktiven einjährigen Gras *Schmidtia kalahariensis* dominiert. Dieses ist in seinen Deckungswerten großen intersaisonalen Schwankungen unterworfen (vgl. Kapitel 6). Auch auf dieser Fläche finden sich ausdauernde Gräser, die jedoch im Beobachtungszeitraum stark zurückgehen. Die Ursachen dafür sind bereits im vorigen Abschnitt diskutiert worden. Auf eine Etablierungswelle in der überdurchschnittlich guten Regenzeit 1994/95 folgt eine beweidungsbedingte Zurückdrängung in den folgenden Jahren.

siedlungsnah: Die siedlungsnah Fläche ist durch deutlich geringere Deckungsgrade gekennzeichnet als die Trockenzeitweide. Dabei sind jedoch die Deckungswerte innerhalb der Krautigen weniger stark reduziert als innerhalb der annualen Gräser.

degradiert: Die Grasschicht der degradierten Fläche unterscheidet sich von den anderen vor allem durch eine sehr geringe Deckung, sprich eine geringe Produktivität. Dies hängt damit zusammen, dass aufgrund der ganzjährigen intensiven Beweidung selbst bei den annualen Pflanzen nur solche Arten zur Reproduktion kommen, die wenig schmackhaft sind und einen sehr kurzen Lebenszyklus aufweisen, beispielsweise *Aristida adscensionis* oder verschiedene krautige Arten wie *Mollugo cerviana*. Andere Arten werden durch die intensive Beweidung während der Vegetationsperiode jedes Jahr zurückgedrängt. Es ist auch nicht auszuschließen, dass die Arten durch die fehlende Möglichkeit zur Fruchtbildung aus der Samenbank und damit letztendlich aus dem Ökosystem eliminiert werden (vgl. O'CONNOR & PICKET 1992).

Darüber hinaus führen Starkregenereignisse zu Beginn der Regenzeit häufig zur Erosion der obersten Bodenschicht. Dies bedeutet eine Verspülung der Samenbank, da in semiariden Ökosystemen die Diasporen meist in den obersten Zentimetern des Substrats akkumuliert sind (VEENENDAAL et al. 1996). Auf einem speziellen Mikrohabitatyp, den Erosionssockeln rund um die Bäume, finden sich allerdings kleine, ausdauernde Gräser (Kürzel „HG nin nan“) wie *Eragrostis nindensis* und *Enneapogon desvauxii*. Diese weisen jedoch eine geringe Produktivität auf.



Abb. 7.8: Dauerbeobachtungsfläche im degradierten Omuhonga in der Regenzeit und in der Trockenzeit 1997 (Aufnahmen: links am 19. Mai 1997, rechts am 28. November 1997). Es handelt sich dabei um die Fläche auf ehemals tiefgründigen Sanden. Durch die intensive Beweidung vor Abschluss der Vegetationsperiode erreichen in der spärlichen Grasschicht nur wenige einjährige Kräuter und Gräser die Fruchtreife.

Insgesamt besteht auf der degradierten Fläche kein großer Unterschied zwischen Trockenzeit- und Regenzeitaspekt (Abb. 7.8). Ihre Nutzbarkeit dürfte inzwischen drastisch reduziert sein (vgl. SANDER et al. 1998).

Es bleibt festzuhalten, dass sich auf dem Standorttyp der tiefgründigen Sande deutliche Veränderungen entlang eines Gradienten zunehmender Beweidung nachweisen lassen. Da es sich bei der degradierten Fläche aufgrund einer anthropogen beschleunigten Erosion heute de facto nicht mehr um einen tiefgründigen, sondern um einen mittel- bis flachgründigen Standort handelt (Standorttyp 3: Sand/Schluff), kann ein Teil des Produktivitätsrückgangs nicht auf direkte Beweidungseffekte, sondern auf die verminderte Fähigkeit des Substrats zur Wasserspeicherung zurückzuführen sein.

7.2.2 Veränderungen der Baumschicht

Untersuchungsansatz: Populationsbiologie von Mopane

Aufgrund der Eudominanz und der selektiven Nutzung von *Colophospermum mopane* im nordöstlichen Kaokoland lassen sich nutzungsbedingte Veränderungen der Baumschicht zuerst an strukturellen und populationsbiologischen Veränderungen in den Mopane-Beständen aufzeigen. Erst sekundär kommt es zu Artverschiebungen (TIETEMA et al. 1991:268).

In vielen Fällen sind Baumindividuen direkte Zeugen für die Nutzungsgeschichte eines Gebiets. Es lassen sich nach langer Zeit noch Nutzungsspuren, insbesondere Einschlagspuren finden. Das Holz von *Colophospermum mopane* ist das wichtigste Baumaterial für die Kraalpalisaden (SANDER et al. 1998). Darüber hinaus wird es bevorzugt als Feuerholz genutzt (EICHHORN 2001). In der Nähe von temporären Siedlungen sind die Mopane-Individuen demzufolge einem starken Einschlag ausgesetzt. Auf diesen reagieren sie meist mit verstärktem Neuaustrieb (TRIPPNER 1996). Aufgrund ihrer bemerkenswerten Regenerationsfähigkeit können Mopane-Individuen selbst einen Totaleinschlag überleben (MUSHOVE & MAKONI 1993). In Analogie zur Untersuchung nutzungsbedingter Veränderungen der Grasschicht (Kap. 7.4.1) wird im folgenden die Mopane-Populationen von den drei Gebieten mit unterschiedlicher Nutzungsgeschichte und einer unterschiedlichen aktuellen Nutzung verglichen:

1. **„degradiert“**: Eine intensive Nutzung des Baumbestandes seit mindestens 100 Jahren und eine durch Zwangsansiedlung bedingte Übernutzung seit ca. 30 Jahren findet sich in Omuhonga, etwa 20 km südlich von Omuramba. Der Baumbestand wird in diesem Gebiet auf 5.000 m² erfasst.
2. **„siedlungsnah“**: Eine vor etwa 50 Jahren durch Zuzug mehrerer Haushalte begonnene intensive Nutzung des Baumbestandes ist kennzeichnend für das Siedlungsgebiet Omuramba. Die Untersuchungsfläche beträgt hier 4.200 m².
3. **„siedlungsfern“**: Als Beispiel für einen kaum geschädigten Bestand wird ein Gebiet in größerer Entfernung zur Siedlung Omuramba herangezogen. Dort werden die Mopane-Individuen auf einer insgesamt 5.000 m² großen Fläche erfasst.

In allen drei Fällen handelt es sich um Bestände auf ursprünglich tiefgründigen, d.h. mehr als einem Meter mächtigen Sanden. Die abiotischen Standortbedingungen, insbesondere die Wasserverfügbarkeit, sind für die drei Baumpopulationen annähernd vergleichbar, was nicht nur Ergebnis geomorphologischer und pedologischer Untersuchungen ist (SANDER et al. 1998, SANDER pers. comm.), sondern sich auch indirekt an den ähnlichen Wuchshöhen adulter Mopane-Individuen ablesen lässt (Abb. 7.9 links: populationsspezifische Wuchshöhen).

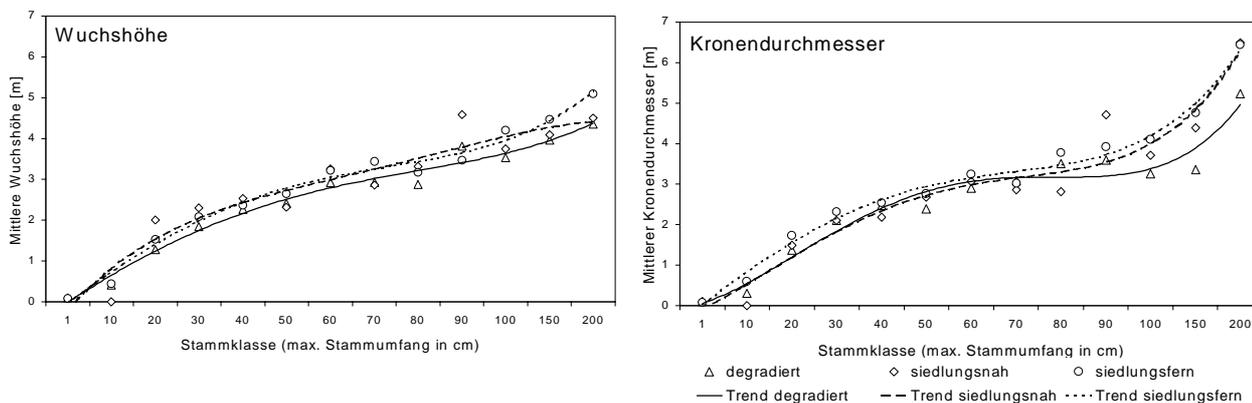


Abb. 7.9: Populationsspezifische Wuchshöhen und Kronendurchmesser in Abhängigkeit vom Stammumfang (als ungefährem Maß für das Alter der Individuen). Für jede Population sind die Mittelwerte innerhalb der einzelnen Stammklassen angegeben. Frisch eingeschlagene und tote Individuen blieben wegen ihrer nicht repräsentativen Maße unberücksichtigt. Degradierter Population: $n = 193$; siedlungsnaher Population: $n = 75$; siedlungsferner Population: $n = 220$.

Unterschiede im Kleinklima oder der Wasserspeicherfähigkeit der Böden würden sich in deutlich verschiedenen Wuchshöhen der Bäume widerspiegeln (MAPAURE 1994). Kleinere Abweichungen finden sich allerdings zwischen dem degradierten und den beiden anderen Beständen. Der durchgängig etwa 30-50 cm niedrigere Wuchs sowie der um etwa 100 cm geringere Kronendurchmesser der alten Bäume im degradierten Bestand (Abb. 7.9) wird im folgenden noch diskutiert werden; er ist nutzungsbedingt.

Für die drei Populationen werden im folgenden Schädigungen durch Einschlag und Verbiss in Abhängigkeit vom Baumalter vorgestellt. Gemeinsamkeiten und Unterschiede werden vor dem Hintergrund der variierenden Nutzung diskutiert. Des Weiteren werden mit den Schädigungen im Zusammenhang stehende Veränderungen der Populationsstruktur herausgearbeitet.

Schädigung durch Einschlag und Verbiss

Eine Zusammenschau der Schädigungen durch Einschlag und Verbiss gibt Abb. 7.10 für die drei Populationen. Zusätzlich zu den hier dargestellten Mittelwerten liefert Tab.7.1 die Standardabweichungen des geschätzten prozentualen Kronenverlusts. Wie zu erwarten sind beide Schädigungsformen in der siedlungsfernen Population deutlich schwächer ausgeprägt. Die zwei stärker geschädigten Bestände „degradiert“ und „siedlungsnah“ zeigen sehr ähnliche Schädigungsmuster. Der Verbiss führt vor allem bei den jungen Individuen bis etwa 20 cm Stammumfang zu erheblichen Verlusten (20-50%) oberirdischer Biomasse. Der Grund ist die geringere Wuchshöhe dieser Bäume

(vgl. Abb. 7.9 links). Da die Verbissgrenze durch Ziegen im Kaokoland bei etwa 1,50 m liegt, ist in den Stammklassen bis 20 cm die gesamte oberirdische Blattmasse prinzipiell für Ziegen zugänglich. Ältere Individuen ragen dagegen mit einem größeren Anteil ihrer Krone über die Verbissgrenze hinaus und erleiden demzufolge geringere Schäden. Die Verbiss-Schäden betragen 13 bzw. 17 % in der Stammklasse 30 sowie fast durchgängig unter 10 % in allen folgenden Klassen.

Auch die Schädigung durch Einschlag betrifft besonders die jungen Bäume mit einem Stammumfang von max. 20 cm. Hier erreicht der mittlere Kronenverlust in den beiden Populationen „degradiert“ und „siedlungsnah“ Werte von meist mehr als 75 %. Bei den mittleren Stammklassen (30 – 90 cm) pendelt der durchschnittliche Kronenverlust dagegen bei Werten um die 70 %. Die Gruppe der älteren Individuen ist deutlich weniger durch Einschlag geschädigt. Sehr mächtige Individuen (Stammklasse 200) erfahren im Schnitt nur noch eine Schädigung von 22 % in der degradierten und 30 % in der siedlungsnahen Population.

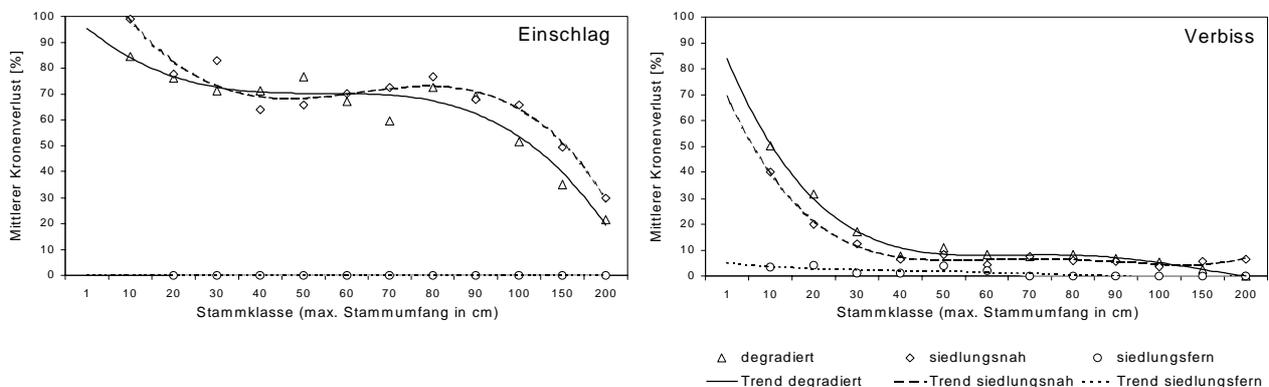


Abb. 7.10: Vergleich der Schädigungen durch Einschlag und Verbiss von Mopane in degradiert, siedlungsnaher und siedlungsferner Lage. Der Stammumfang (x-Achse) ist ein ungefähres Maß für das Alter der Individuen. Auf der y-Achse sind für jede Stammklasse die Mittelwerte des geschätzten Kronenverlustes durch Einschlag und Verbiss aufgetragen. Bei einem mehrfachen Einschlag ist die höchste Schädigung, die der betreffende Baum erfahren hat, repräsentiert. Seit längerem abgestorbene Individuen blieben unberücksichtigt, da hier das ursprüngliche Ausmaß der Schädigung nicht bestimmbar war. Für die Stammklasse 1 sind keine Werte angegeben, da ein Verbiss zum Verschwinden des Individuums führt und ein Einschlag nicht möglich ist. Degradierte Population: n = 264; siedlungsnah Population: n = 130; siedlungsferne Population: n = 84.

Die Schädigung der Populationen durch Einschlag ist durchweg höher als die durch Verbiss. Dabei zeigen die Mittelwerte des Verbisses eine verhältnismäßig geringere Standardabweichung als die des Einschlags (Tab. 7.1). Während der Verbiss meist alle Individuen einer Stammklasse betrifft und die Abweichungen nur die jeweiligen Verbissintensitäten widerspiegeln, sind innerhalb einer Stammklasse gelegentlich nur ein Teil der Individuen eingeschlagen. Die Mittelwerte des Einschlags in Abb. 7.10 und Tab. 7.1 stehen daher für die Bestandsschädigung und nicht für das Ausmaß eines durchschnittlichen Einschlagsereignisses.

In den drei untersuchten Gebieten sind – in Abhängigkeit vom Nutzungsdruck und der Nutzungsgeschichte – deutlich voneinander abweichende Bestandsschädigungen feststellbar.

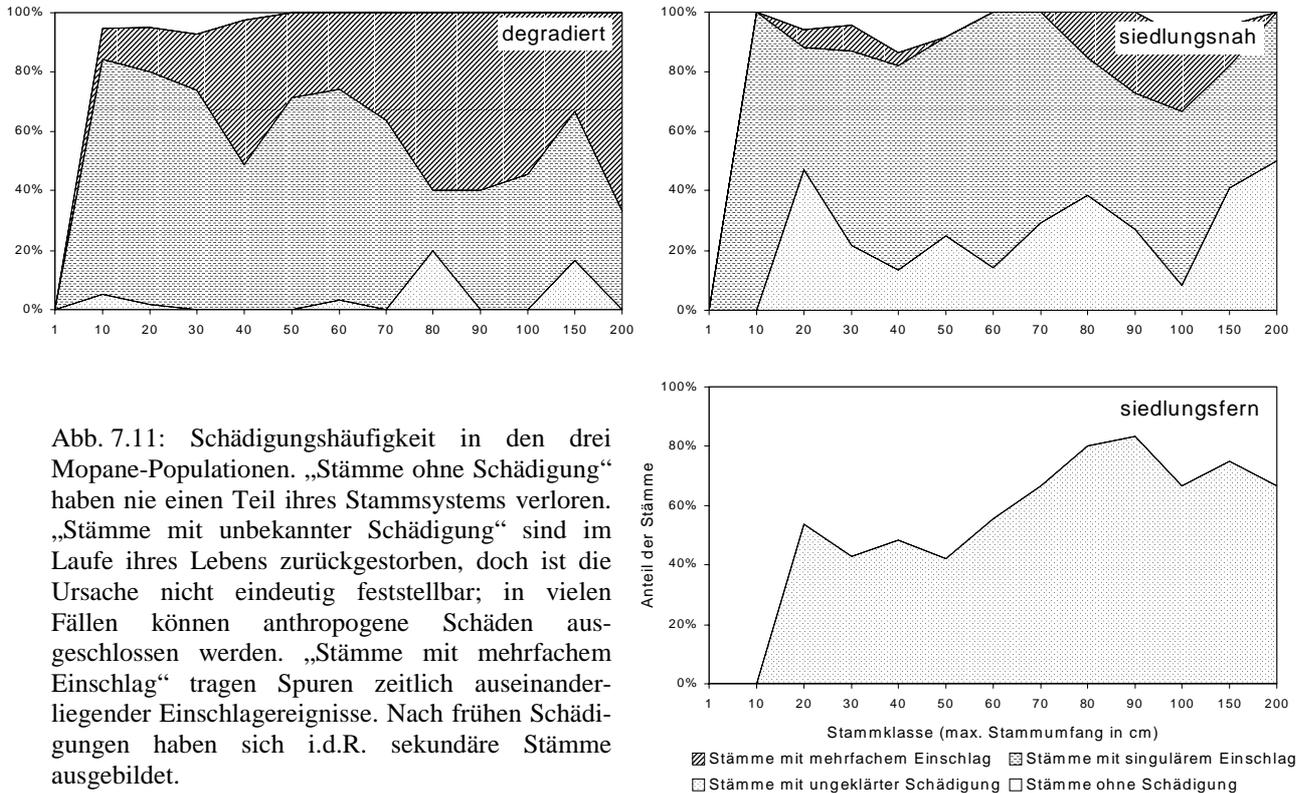
Population	Einschlag/Stammklasse	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	150	200
degradiert	Mittelwert	84	76	71	71	77	67	60	73	69	52	35	22
	Standardabweichung	33	28	31	30	22	30	34	19	30	30	34	10
siedlungsnah	Mittelwert	99	78	83	64	66	70	73	75	68	66	49	30
	Standardabweichung	0	39	31	40	38	35	30	15	32	36	34	0
siedlungsfern	Mittelwert	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Standardabweichung	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Population	Verbiss/Stammklasse	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	150	200
degradiert	Mittelwert	50	32	17	8	11	8	8	8	7	6	3	0
	Standardabweichung	42	30	17	12	7	5	6	3	3	6	5	0
siedlungsnah	Mittelwert	40	20	13	7	8	4	8	6	6	4	6	7
	Standardabweichung	0	0	13	7	9	7	9	8	4	5	5	2
siedlungsfern	Mittelwert	3	4	1	1	4	2	0	0	0	0	0	0
	Standardabweichung	9	10	3	4	7	5	0	0	0	0	0	0

Tab. 7.1: Schädigung der drei unterschiedlich genutzten Mopane-Populationen durch Einschlag und Verbiss. Die Stammklasse in Form des maximalen Stammumfangs [cm] liefert ein ungefähres Maß für das Alter der Individuen. Als Tabelleneinträge sind die Mittelwerte und Standardabweichungen des geschätzten prozentualen Kronenverlustes in den jeweiligen Stammklassen durch Einschlag (oben) und Verbiss (unten) angegeben. Für weitere Informationen vgl. die Erläuterungen zu Abb. 7.10.

Einschlag und Verbiss im siedlungsfernen Gebiet: Die Mopane-Individuen auf den siedlungsfernen Trockenzeitweiden Omurambas tragen keine Einschlagspuren (Tab. 7.1). Weder trat ein Schneiteln von Zweigen in der Trockenzeit auf noch fand ein Holzeinschlag für die Konstruktion von Palisaden statt. Trotzdem finden sich an vielen Individuen Hinweise auf ungeklärte Verluste des Stammsystems (Abb. 7.11, rechts unten). Etwa 50% der jungen Individuen der Stammklassen 10 bis 50 sind vor relativ kurzer Zeit um mehrere Dezimeter oder sogar bis zum Stammgrund zurückgestorben oder haben einen Teil ihrer Stämme verloren; häufig ist das Totholz noch nicht heruntergebrochen. Die Schädigungsintensität nimmt mit zunehmendem Alter ab. Bäume mit mehr als 90 cm Stammumfang zeigen keine frischen Schädigungen mehr. Bei diesen rezenten Kronenverlusten können anthropogene Ursachen aufgrund fehlender Einschlagspuren ausgeschlossen werden. Es handelt sich hier mit großer Sicherheit um ein dürrebedingtes Zurücksterben, wie es für Mopane typisch ist (O'CONNOR 1999).

Ungefähr 75% der älteren Individuen mit mehr als 60 cm Stammumfang haben bereits vor längerer Zeit Teile ihres Stammsystems verloren und danach direkt am Boden oder in gewisser Höhe sekundäre Stämme ausgebildet. Eine anthropogene Schädigung kann wegen des fortgeschrittenen Abbaus des Totholzes nicht völlig ausgeschlossen werden, erscheint vor dem Hintergrund fehlender Besiedlungsspuren in diesem Gebiet jedoch relativ unwahrscheinlich. Eher handelt es sich hier ebenfalls um dürrebedingtes Zurücksterben. Weiterhin können auch Elefanten erhebliche Schäden in einem

Mopane-Bestand hinterlassen (MARTIN 1974, GUY 1976, VILJOEN 1989). Die Schäden bleiben noch lange Zeit in der Form von Narben und in einem veränderten Wuchs sichtbar. Die mit einem altem Elefantenschaden in Verbindung gebrachte Gabelung des unteren Stammabschnitts bei Mopane (CAUGHLEY 1976, FROST 1987) ist mit dem in dieser Arbeit dokumentierten Auftreten sekundärer Stämme gleichzusetzen.



Der Verbiss junger Individuen auf den Trockenzeitweiden verursacht nie mehr als 5 % mittleren Kronenverlust pro Stammklasse. Dies hängt mit der geringen Besatzdichte der Ziegen in diesem Gebiet zusammen. Ziegen, die maßgeblich für den Verbiss verantwortlich sind, werden täglich in die umliegenden Hügel getrieben. Dort ist das Angebot schmackhafter Blattbiomasse deutlich größer als in den Tallagen. Selbst beim Durchzug einer Ziegenherde werden die Mopane-Blätter von den Ziegen in der Regel verschmäht (pers. observ.). Aufgrund ihres hohen Tanningehaltes werden sie nur dann gefressen, wenn kein besseres Futter zur Verfügung steht. Nach der Einteilung von OWEN-SMITH & COOPER (1988) müsste Mopane daher korrekterweise als ungenießbare Art eingestuft werden (vgl. Kapitel 2.1.5). Trotzdem kommt Mopane-Blättern in Dürrezeiten eine große Bedeutung als Nottfutter für Ziegen und Rinder zu (Kap. 5.4). Dieser episodische Verbiss hinterlässt jedoch offenbar keine ernsthaften Schädigungen der Pflanzenindividuen.

Einschlag und Verbiss im siedlungsnahen Gebiet: Die Mopane-Population in unmittelbarer Nähe zu den Haushalten Omurambas hat im Laufe der vergangenen Jahrzehnte zahlreiche Einschläge erlebt. Das geschlagene Holz ist für die Zäune und Palisaden der Gärten und Haushalte verwendet worden.

Zum Zeitpunkt der Datenerhebung im November 1995 befanden sich die Aufnahmeflächen in max. 1 km Entfernung zu einem 1994 erbauten, sehr großen und stabil konstruierten Haushalt. In höchstens 1 km Entfernung zu den Aufnahmeflächen lagen zwei weitere große Haushalte, die Mitte der 80er Jahre entstanden und 1994/95 aufgegeben wurden, sowie zehn vor längerer Zeit verlassene Haushalte, die auf Luftbildern von 1975 erkennbar sind (Abb. 7.12). Die drei Haushalte auf der westlichen Seite des Riviers bezogen ihr Bauholz dagegen wahrscheinlich nicht vom Ostufer. Aufgrund der Zwangsumsiedlung nach Omuhonga im Jahr 1979 befanden sich in Omuramba während der ersten Hälfte der 80er Jahre keine Haushalte. Danach entstanden etliche neue (BOLLIG pers. comm.), meist jedoch nicht in der Nähe der Untersuchungsflächen.

Als Grundlage für die Kartierung der Gärten (Abb. 7.12) dienten ebenfalls die Luftbilder von 1975. Im Gegensatz zu den Haushaltsplätzen, die nach etwa einem Jahrzehnt verlassen werden, bestehen Gärten i.d.R. für längere Zeit, da nur an wenigen Stellen eine ausreichende Grundwasserversorgung für den Gartenbau gewährleistet ist (BOLLIG 1999). In Omuramba bestehen günstige Bedingungen für den Gartenbau nicht nur in unmittelbarer Nähe zum nord-süd-verlaufenden Rivier, sondern auch entlang einiger der kleinen Seitenarme. Daher befinden sich auch diejenigen Untersuchungsflächen, die auf dem Regenzeitweiden-Transekt am weitesten außen (d.h. vom Rivier entfernt) liegen, in großer Nähe zu umzäunten Gärten. Die Gartenzäune müssen aufgrund des schnellen Holzabbaus durch Termiten und andere Destruenten nahezu jährlich instandgesetzt werden, was erheblicher Holzmenge bedarf. Eine vollständige Dokumentation der Einschlagfähigkeit in Omuramba konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht geleistet werden. Sie ist in Zusammenarbeit mit Michael Bollig für eine gemeinsame Veröffentlichung zur Nutzungsgeschichte Omurambas vorgesehen.

In den größeren Stammklassen, d.h. bei älteren Individuen, finden sich im Schnitt geringere Schädigungen durch Einschlag als in den kleineren Stammklassen. Der geringere Einschlag sehr mächtiger Bäume (mit einem Stammumfang von mehr als 100 cm) ist darauf zurückzuführen, dass für Feuer- und Palisadenholz v.a. Stämme oder Äste mit einem Umfang von max. 40 cm geschlagen werden und daher ältere Individuen höchstens einen Teileinschlag erfahren (SANDER et al. 1998). Die Mortalität in den höheren Stammklassen ist demzufolge eher Folge natürlicher Senilität.

Die siedlungsnahen Population zeigt spezifische Muster der Schädigungshäufigkeit (Abb. 7.11, rechts oben). Praktisch alle Individuen, die einen Stammumfang von mindestens 10 cm erreicht haben, sind entweder durch ungeklärte Ursachen (wahrscheinlich Dürren) oder durch einphasigen Einschlag geschädigt. Es ist davon auszugehen, dass die dürrebedingten Schädigungen der Population prinzipiell das gleiche Ausmaß haben wie in der siedlungsfernen Population, aber durch später erfolgte Einschläge teilweise maskiert worden sind.

Nur ein geringer Prozentsatz der Individuen hat einen mehrfachen Einschlag erfahren; naturgemäß sind ältere Individuen deutlich häufiger betroffen als junge Individuen. Mittelalte Bäume mit einem Stammumfang von 41-70 cm sind dagegen überraschenderweise niemals mehrfach eingeschlagen worden. Ob die beobachtete Konzentration des Mehrfacheinschlags ein Artefakt ist, Hinweise auf ausgeprägte Nutzungsphasen gibt oder ob sie die Präferenz junger und alter Bäume bei den aktuellen Einschlagereignissen widerspiegelt, ist aus diesen Daten nicht abzuleiten. Dieser Frage wird weiter unten durch die Analyse der Phasen verstärkten Neuaustriebs nachgegangen.

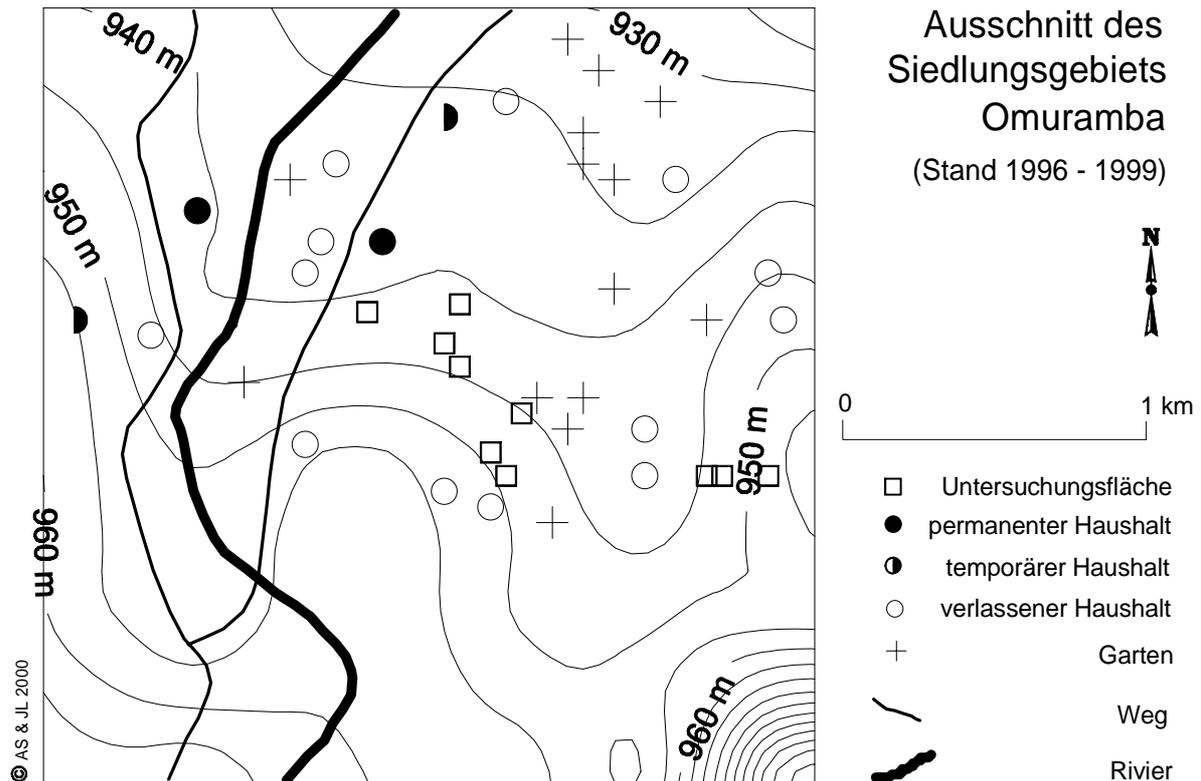


Abb. 7.12: Detailkarte des Siedlungsgebietes Omuramba („siedlungsnah“) mit der Lage verlassener und in der Zeit 1995-1999 genutzter Haushalte sowie der auf den Luftbildern von 1975 erkennbaren umzäunten Gärten. Die Untersuchungsflächen für Mopane-Individuen sind als Quadrate eingezeichnet; sie sind in einem senkrecht zum Haupttrivier verlaufenden Kleintransekt angeordnet.

Die Verbissmuster der Mopane-Population sind bereits bei der gemeinsamen Besprechung der Schädigungen in allen drei Populationen kurz diskutiert worden. Dass Mopane trotz seiner verhältnismäßig geringen Attraktivität so deutliche Verbiss-Spuren zeigt (alle für Ziegen erreichbaren Zweige sind auch geschädigt), weist auf zumindest gelegentliche Futter-Engpässe in Siedlungsnähe hin. Ein erheblicher Teil der Blätter wird sicherlich direkt beim Neuaustrieb im Oktober gefressen, da hier deren Tanningehalt noch verhältnismäßig gering ist.

Einschlag und Verbiss im degradierten Gebiet: Die Mopane-Population im bereits seit mindestens 100 Jahren als Siedlungsgebiet genutzten und heute degradierten Omuhonga ist ebenfalls stark durch Verbiss und Einschlag geschädigt (zur Nutzungsgeschichte siehe Kapitel 3.8.1). Im Umkreis von 1 km zu den Mopane-

Untersuchungsflächen befanden sich zum Aufnahmezeitpunkt (Oktober/November 1995) zwei permanente Haushalte (Abb. 7.13). Einer der Haushalte entstand nach Befragungen der Bewohner im Jahr 1992, der andere in den Jahren davor. Des weiteren liegen in höchstens 1 km Entfernung zu den Aufnahmeflächen vier Haushalte, die nach Luftbildinterpretationen 1975 bewohnt und 1995 verlassen waren. Auf den Photos sind drei weitere kleine Haushalte erkennbar, die 1975 offenbar bereits aufgegeben waren. Alle verlassenen Haushalte sind in Abb. 7.13 mit der gleichen Signatur eingetragen. Aufgrund einer forcierten Ansiedlung von Himba wurden in den 80er Jahren wahrscheinlich mehrere weitere Haushalte in der Nähe der Untersuchungsflächen errichtet, die heute bereits wieder verlassen sind.

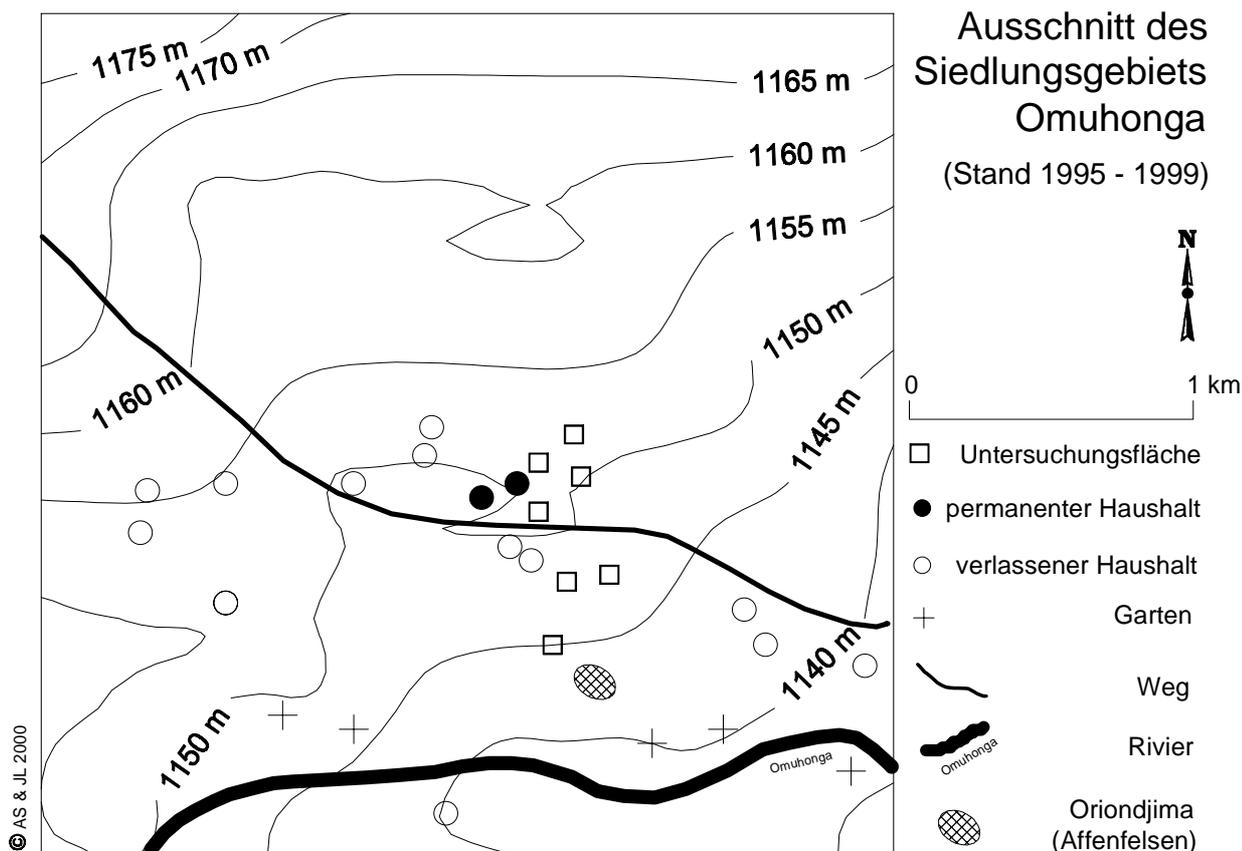
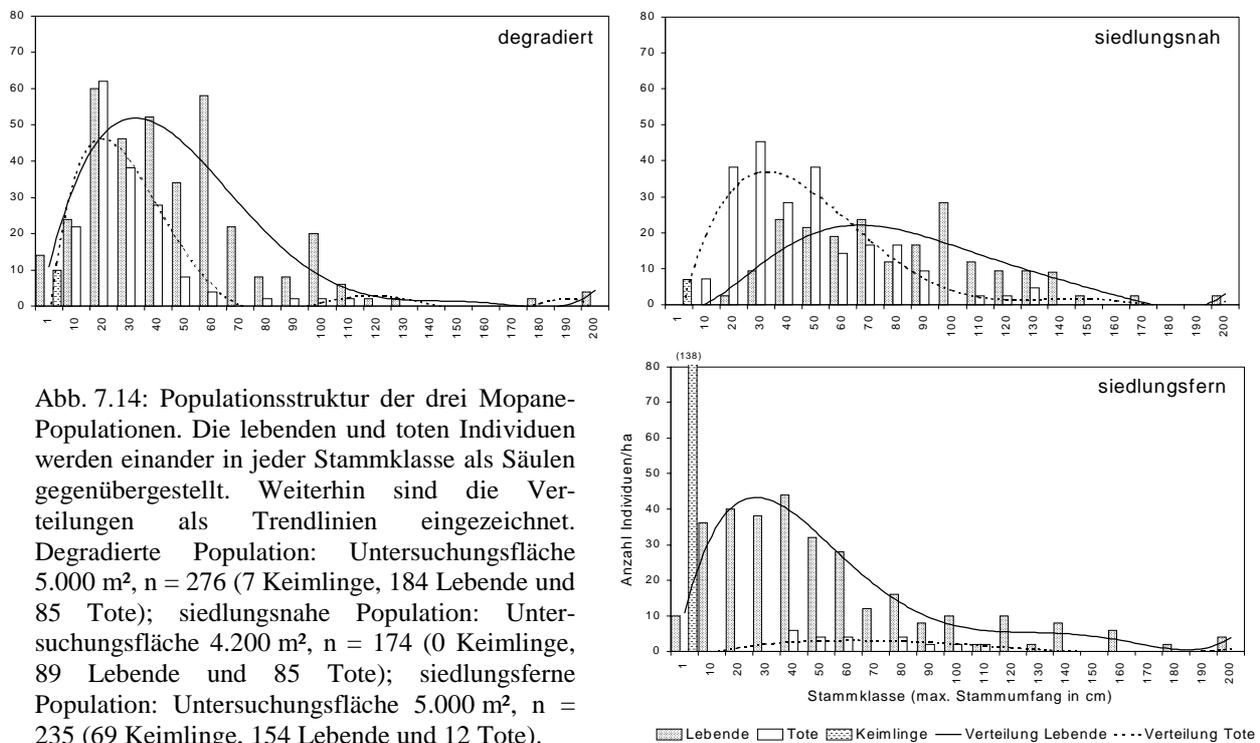


Abb. 7.13: Detailkarte des Siedlungsgebietes Omuhonga („degradiert“) mit der Lage verlassener und in der Zeit 1995-1999 genutzter Haushalte sowie der auf den Luftbildern von 1975 erkennbaren umzäunten Gärten. Die Untersuchungsflächen für Mopane-Individuen (offene Quadrate) sind in einem senkrecht zum Hauptrivier verlaufenden Kleintransekt angeordnet.

Im Gegensatz zur „siedlungsnahen“ Untersuchungsfläche in Omuramba sind die Gärten auf die unmittelbare Umgebung des Omuhonga-Riviers beschränkt und dringen nicht, wie in Omuramba, entlang kleiner Zuläufe in die Ebene vor. Daher liegen nur die riviernahen Untersuchungsflächen in der Nähe von Gärten. Dieser wesentliche Unterschied zum „siedlungsnahen“ Gebiet impliziert einen mit der Entfernung zum Rivier abnehmenden Holzbedarf für den Bau und die Instandhaltung von Gartenzäunen. Die Siedlungs- und Einschlagstätigkeit in Omuhonga soll in Zusammenarbeit mit Michael Bollig noch genauer rekonstruiert werden.

Praktisch alle Individuen der Population mit Ausnahme der Keimlinge (Stammklasse 1) tragen in Omuhonga Einschlagspuren; sehr häufig ist ein mehrphasiger Einschlag vorhanden (Abb.7.11, links oben). Durch die zahlreichen Einschläge sind die Spuren natürlicher Schädigungen offenbar weitgehend maskiert worden. Die Wahrscheinlichkeit, im Laufe des Lebens mehrfach eingeschlagen zu werden, steigt ähnlich wie in der „siedlungsnahen“ Population mit dem Baumalter an. Während nur knapp 20% der Bäume in der Stammklasse 10 mehrfach eingeschlagen sind, beträgt der Anteil bei den ältesten Bäumen über 60 %.

Insbesondere die jungen, niedrigen Individuen sind auch zu einem erheblichen Maße durch Verbiss geschädigt. Dies läßt sich damit erklären, daß der ursprünglich vorwiegend als Rinderweide genutzte Standort heute wegen der sehr spärlichen Grasschicht verstärkt durch Ziegen genutzt wird. Die hohe Mortalität der Individuen mit einem Stammumfang < 50 cm (Abb. 7.14) ist daher sowohl als Folge des Verbisses als auch des Einschlags zu werten.



7.2.3 Veränderungen der Standortbedingungen

Untersuchungsansatz: Erfassung von Mikrohabitaten

Sowohl die spärliche Grasschicht als auch der ausgedünnte Baumbestand in Omuhonga haben praktisch keine bodenfixierenden Eigenschaften mehr. Daher ist es hier zu einem erheblichen Bodenabtrag von mehreren Dezimetern gekommen, der sich an der Freilegung von Baumwurzeln gut quantifizieren läßt (s. weiter unten).

Der Substratverlust kann dabei je nach Standorttyp zu ganz unterschiedlichen Veränderungen der kleinräumigen Habitatbedingungen führen. Während es auf einem

homogenen Substrat zum flächenhaften Bodenabtrag kommt, führt der Bodenabtrag auf inhomogenen Substraten zur Herauspräparation von Mikrohabitaten. Dies lässt sich anhand der Kartierung einzelner Mikrohabitats auf den 1.000 m² großen Dauerbeobachtungsflächen nachvollziehen. Auf den Karten sind zusätzlich zu den Mikrohabitats die lebenden und toten Individuen aller holzigen Arten mit ihrem exakten Wurzelpunkt eingetragen. Zur Untergliederung zwischen Baum- und Strauchschicht zeigt jeweils die obere Plotkarte den Wurzelpunkt der Baumindividuen. Zusätzlich ist maßstäblich ihr Kronendurchmesser eingetragen. Auf der unteren Plotkarte sind dagegen die strauchigen Individuen (Chamaephyten und Nanophanerophyten < 200 cm) mit ihrem Wuchspunkt kartiert.

Initialstadium der Degradation

Abb. 7.15 zeigt Mikrohabitats und holzige Individuen auf einem tiefgründigen Sand (Standorttyp 1: Sand). Die Vegetation ist eine offene Mopanesavanne mit einer kaum ausgebildeten Strauchschicht, wie sie für tiefgründige Sandstandorte typisch ist. Daher ist in diesem Fall auf eine gesonderte Kartierung der Strauchschicht verzichtet worden. Statt dessen sind die drei einzigen strauchigen Individuen (der Arten *Acalypha fruticosa* und *Croton menyhartii*) zusammen mit den Individuen der drei Baumarten *Colophospermum mopane*, *Terminalia prunioides* und *Boscia foetida* kartiert.

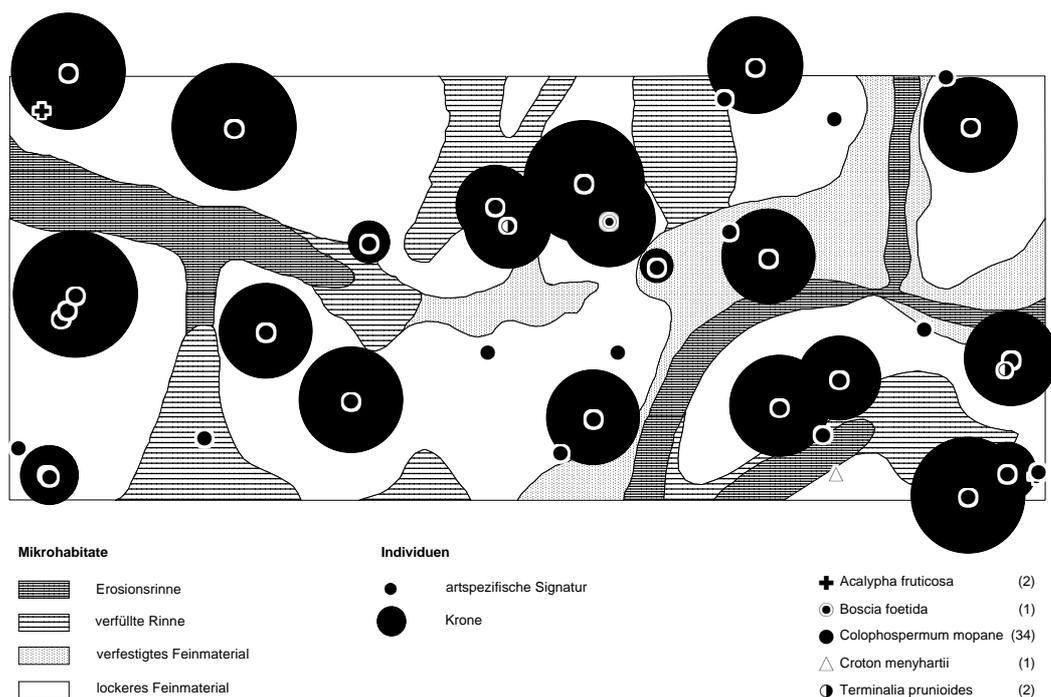


Abb. 7.15: Initialstadium der Degradation in Siedlungsnähe. Dargestellt sind Mikrohabitats sowie die Individuen der Baumschicht und der Strauchschicht mit ihrem exakten Wuchsort auf einer 20 x 50 m großen Fläche. Zusätzlich sind maßstäblich die Kronen der Bäume eingezeichnet. Baumindividuen mit fehlender Kronensignatur sind abgestorben oder haben einen rezenten Totaleinschlag erfahren.

Die Dauerfläche liegt nicht in Omuhonga, sondern im noch traditionell genutzten Siedlungszentrum Omuramba. Sie wird herangezogen, um das Initialstadium einer nutzungsbedingten, flächenhaften Erosion und Bestandesausdünnung zu illustrieren. Im Jahr 1995 etablierte sich in 80 m Entfernung, d.h. in großer Nähe zur Fläche, ein

Haushalt. Der Bau der Palisaden verbrauchte erhebliche Mengen an Holz. Durch den einschlagbedingten Verlust an oberirdischer Biomasse wurde ein Teil der Baumindividuen getötet; diese Exemplare sind in der Plotkarte nur mit einer Stammsignatur eingetragen. Auffällig ist, dass es sich dabei ausschließlich um Mopane-Individuen handelt, was allerdings nicht an der besonderen Empfindlichkeit dieser Art gegenüber Einschlag liegt (im Gegenteil ist die Art besonders einschlagtolerant), sondern an ihrer selektiven Nutzung durch die Himba.

Da aufgrund der Siedlungsnähe die Beweidung auf dieser Fläche zumindest seit einigen Jahrzehnten bereits in der Regenzeit einsetzt (vgl. die Nutzungsgeschichte Omurambas in Kapitel 3.6.1), finden sich – im Vergleich zu Trockenzeitweiden – hier vermehrt Erosionsrinnen. Im geringen Umfang sind Deflation und Rinnenbildung im semiariden nördlichen Kaokoland allerdings selbst auf geschützten Flächen anzutreffen; hierauf wird weiter unten noch näher eingegangen.

Erosionsfolgen auf einem inhomogenen Substrat

Im Vergleich dazu hat die Bodenerosion in Omuhonga, die von einem inhomogenen Substrat ihren Ausgang nahm, inzwischen verschiedene Substrate wie Schotterlagen und Kalkkonkretionsschichten freigelegt. Dementsprechend wechseln sich heute auf der Fläche verschiedene Standorttypen ab, vor allem der Typ 3 = Schluff und 4 = Lehm. Dies spiegelt sich in einer kleinräumigen Differenzierung in Mikrohabitate (Abb. 7.16). Dabei hat sich durch residuale Anreicherung von Schottergestein und Kalkkonkretionen der Feinmaterial-Anteil an der Bodenoberfläche verringert. Die durch Kalkkonkretionen gekennzeichneten Flächen sind besonders flachgründig, das Substrat hat eine feinkörnige Textur (Standorttyp 4 = Lehm). Unter dem Gesichtspunkt der Nutzbarkeit ist diese Entwicklung ausgesprochen negativ zu beurteilen.

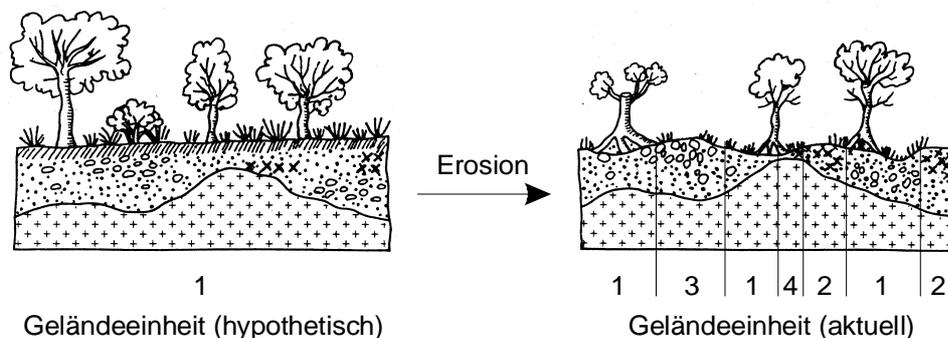


Abb. 7.16: Schema der Differenzierung der ursprünglichen Geländeoberfläche Omuhongas in kleinräumige Mikrohabitate (Geländeeinheiten). 1 = Feinmaterial, 2 = Kalkkonkretionslagen, 3 = Schotterflur, 4 = lokales Verwitterungsmaterial, 5 = Anstehendes. Zur weiteren Aufgliederung der Geländeeinheiten vgl. Kapitel 4.2.1.

Die flachgründigen Kalkkonkretionslagen können nur noch eine unproduktive Grasweide tragen (SANDER et al. 1998), die von wenig schmackhaften Arten wie *Aristida adscensionis* dominiert wird. Wie auch auf anderen lehmigen Standorten besteht die holzige Komponente der Vegetation nicht aus Bäumen, sondern aus Sträuchern wie *Catophractes alexandri*. Dagegen ist der Mopane-Bestand auf weniger flachgründige Habitate zurückgedrängt worden (Abb. 7.17 oben).

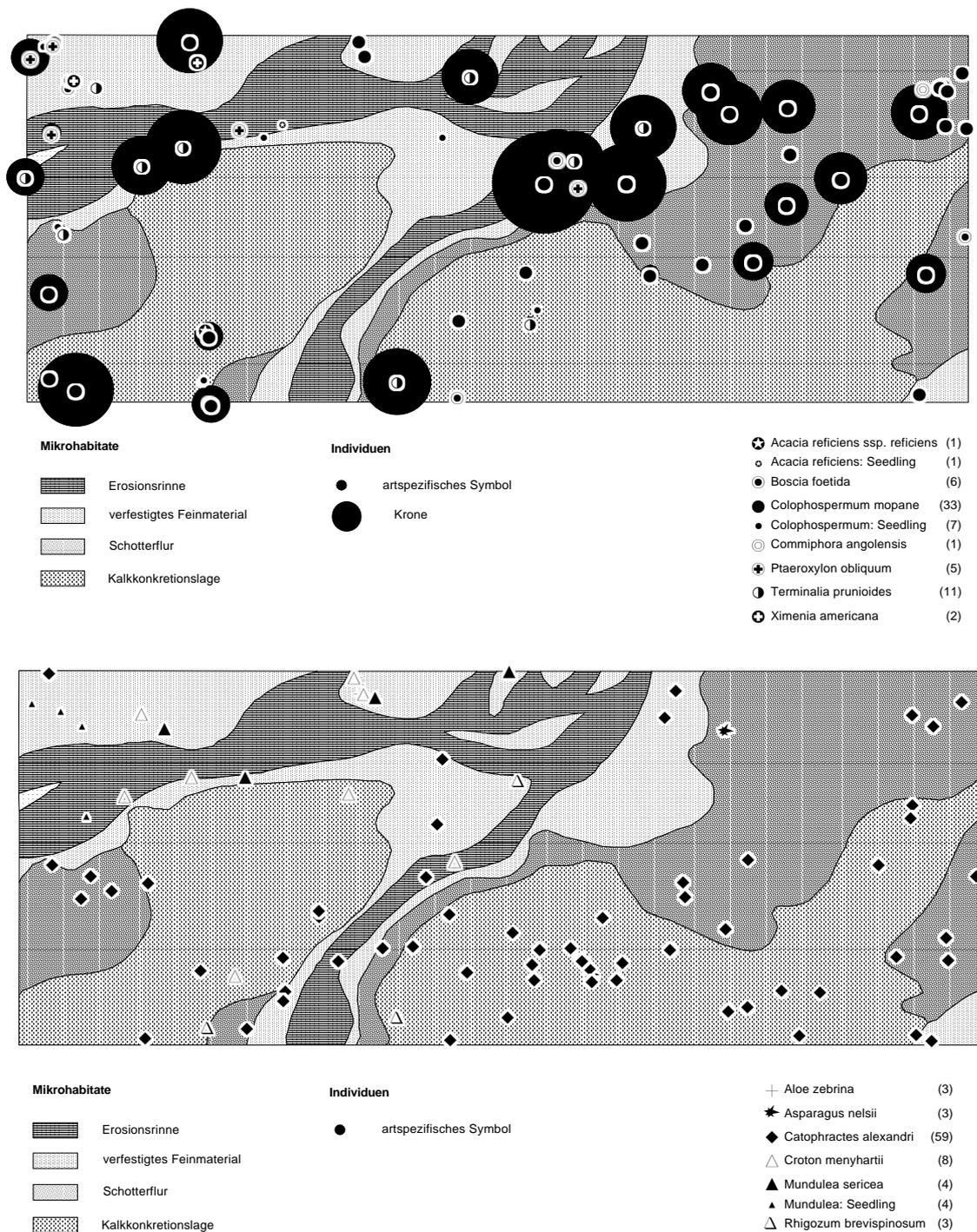


Abb. 7.17: Degradation auf einem inhomogenen Substrat in Omuhonga. Dargestellt sind jeweils die Mikrohabitate sowie (oben) die Individuen der Baumschicht und (unten) der Strauchschicht mit ihrem exakten Wuchsort auf einer 20 x 50 m großen Fläche. In der oberen Karte sind weiterhin maßstabsgetreu die Kronen der Bäume eingezeichnet. Baumindividuen mit fehlender Kronensignatur sind abgestorben oder haben einen rezenten Totaleinschlag erfahren. Keimlinge einer Art sind mit einer verkleinerten Artsignatur gekennzeichnet. In der Legende wird jeweils innerhalb der Klammern die Individuenzahl angeführt.

Diese weniger flachgründigen Habitate stellen stark fragmentierte Resthabitate dar. Hier finden sich verschiedene Elemente der Vegetation, die ursprünglich weite Teile Omuhongas geprägt haben dürfte. Sie weist eine gewisse Ähnlichkeit zur Vegetation kaum degradiert Flächen im nördlichen Kaokoland auf (SANDER et al. 1998).

Erosionsfolgen auf einem homogenen Substrat

Erfolgt die Erosion auf einem tiefgründigen, homogenen Sandboden (Abb. 7.18), so kann es zu keiner Differenzierung in Mikrohabitate kommen. Statt dessen bilden sich um die wenigen verbleibenden, alten Mopane-Individuen bis zu 30 cm hohe Sockel („Erosionsreste“) als Relikte der einstigen Geländeoberfläche. Strauchige Individuen sind hier auf die Ränder der Erosionsrinnen beschränkt (Abb. 7.18 unten).

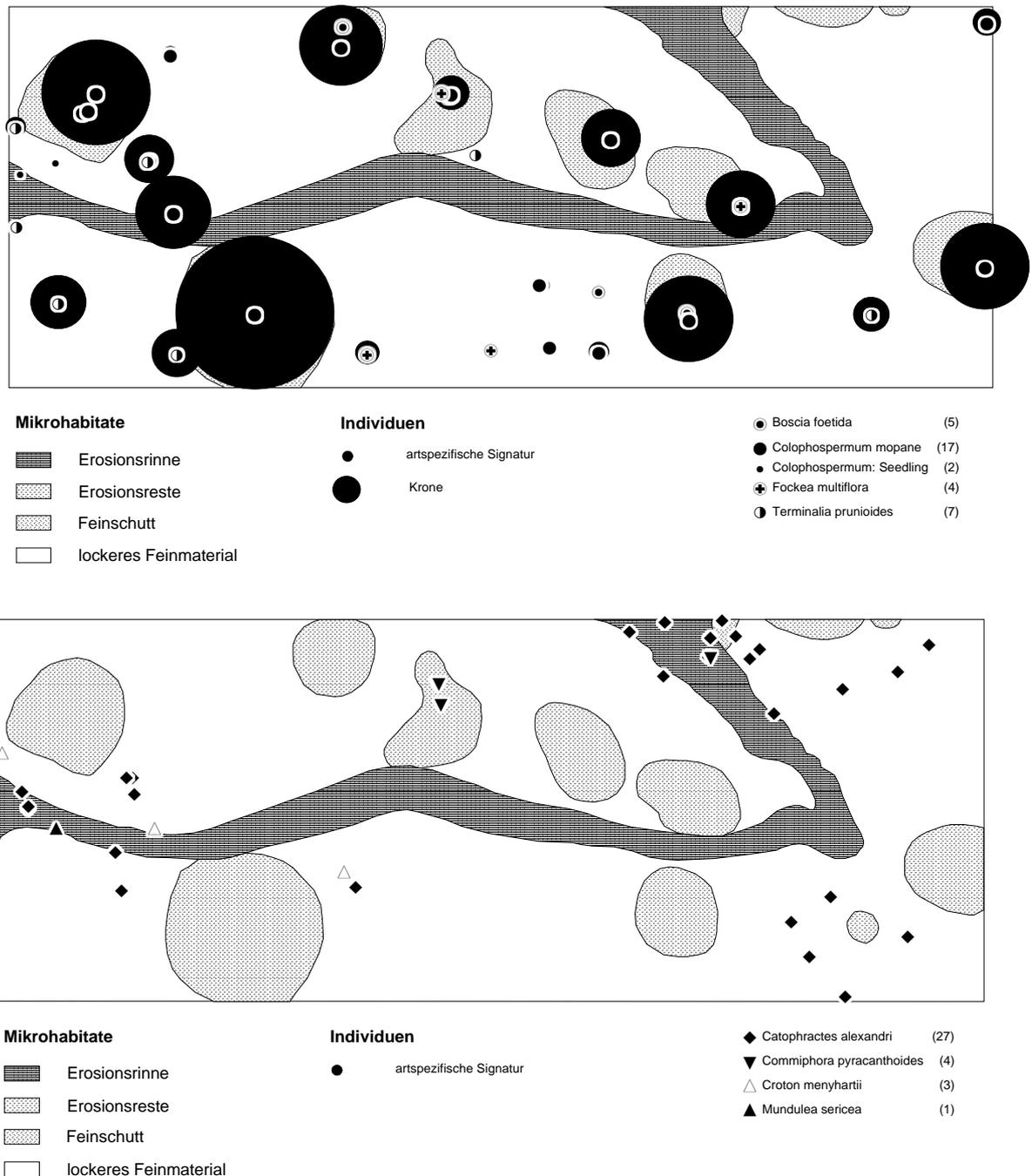


Abb. 7.18: Degradation auf einem homogenen Substrat in Omuhonga. Dargestellt sind jeweils die Mikrohabitate sowie (oben) die Individuen der Baumschicht und (unten) der Strauchschicht mit ihrem exakten Wuchsort auf einer 20 x 50 m großen Fläche. In der oberen Karte sind weiterhin maßstabsgetreu die Kronen der Bäume eingezeichnet. Baumindividuen mit fehlender Kronensignatur sind abgestorben oder haben einen rezenten Totaleinschlag erfahren. In Klammern wird die Individuenzahl angeführt.

Die substratspezifisch unterschiedlichen Folgen einer Übernutzung schlagen sich in verschiedenen Vegetationskenngrößen nieder. Eine Differenzierung in Mikrohabitate erhöht sowohl die Artenzahl als auch die Diversität auf den Flächen und führt zu einer Verschiebung des Pflanzentypenspektrums zugunsten der niedrigwüchsigen Sträucher. Dies sind eher unübliche Degradations-Erscheinungen. Ein flächenhafter Bodenabtrag dagegen entspricht besser der gängigen Auffassung von Degradation: Es kommt zu einer extremen Artenverarmung und zum Verlust von Biodiversität.

7.3 Versuch einer Datierung des Baumalters

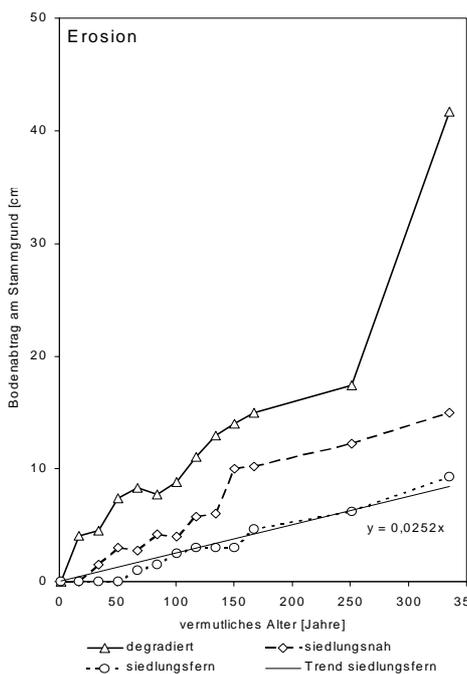


Abb. 7.19: Erosionsraten im Untersuchungsgebiet auf der Basis des Substratabtrages am Stammgrund der Mopane-Individuen.

Bisher ist – mangels genauer Methoden zur Altersbestimmung von Mopane, vgl. Kapitel 4.5 – mit dem Stammumfang als indirektem Maß für das Alter der Baumindividuen gearbeitet worden. Eine bessere Möglichkeit der Altersbestimmung wäre die Wiedervermessung der 1995/96 im Untersuchungsgebiet aufgenommenen Individuen nach einer hinreichend langen Zeitperiode, um den spezifischen Zuwachs in Abhängigkeit vom Niederschlag, den Standortbedingungen, den Konkurrenzbedingungen und dem Baumalter zu erhalten. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit war diese Wiederaufnahme jedoch noch nicht sinnvoll. Daher wird auf publizierte Zuwachsraten zu Mopane zurückgegriffen. Als Grundlage der Berechnungen können verschiedene Angaben dienen. Vom Versuchsdesign her am geeignetsten sind die Daten von O'CONNOR (1999). Seine 1997 erfolgte Wiedervermessung eines 1982 erstmals aufgenommenen Mopane-Bestandes im nördlichen Südafrika erbringt einen jährlichen Zuwachs des Stammradius von 0,66 mm. Die mittleren jährlichen Niederschläge liegen mit 366 mm nahe an den mittleren Werten im nordöstlichen Kaokoland. Allerdings traten im Untersuchungszeitraum zwei ausgeprägte Dürrephasen auf, die die Repräsentativität von O'CONNORs Daten beeinträchtigen. Weitere Zuwachsraten wurden von MUSHOVE et al. (1995) publiziert. Ihre Angaben stammen von vier Untersuchungsgebieten in Zimbabwe mit im Verhältnis zum Kaokoland deutlich humideren Standortbedingungen. Unerwartet finden sich die mit Abstand höchsten Zuwachsraten (1,10 mm/a) im Gebiet mit dem geringsten Niederschlag, 557 mm/a. Die Autoren erklären diese Diskrepanz mit den günstigen Bodeneigenschaften an diesem Standort. Dies unterstreicht, dass Daten aus anderen Teilen des großen Verbreitungsgebietes von Mopane nur mit Vorbehalt auf die Populationen im Kaokoland übertragbar sind. Dennoch soll im folgenden die über die vier Mopane-Populationen gemittelte Zuwachsrate von 0,95 mm pro Jahr (MUSHOVE et al. 1995:291) zugrundegelegt werden, um die Erosionsphänomene im Untersuchungsgebiet zeitlich einzuordnen.

Wie oben erwähnt, lässt sich der Bodenabtrag in Omuhonga durch das Vermessen der freigelegten Wurzeln relativ genau bestimmen. Daher scheint es möglich, den mittleren Bodenabtrag am Stammgrund jeder Stammklasse mit dem ungefähren Alter dieser Stammklasse in Verbindung zu bringen. Abb. 7.19 stellt diese Beziehung für die drei im nordöstlichen Kaokoland untersuchten Populationen dar. Am besten quantifizieren lässt sich der Wert für die siedlungsferne Population Omurambas, da hier eine relativ lineare Beziehung vorliegt. Über eine lineare Regression lässt sich die Erosionsrate mit etwa 25 cm pro Jahrtausend quantifizieren.

BRAUNE & LOOSER (1989; zitiert nach SCOTNEY & MCPHEE 1992:14) nehmen für Südafrika natürliche Erosionsraten zwischen 0,5 und 1,4 cm pro Jahrtausend an. Die Autoren gehen davon aus, dass diese natürliche Erosion sich im Gleichgewicht mit der Bodenneubildung befindet. Dagegen wird für die beschleunigte Erosionsrate ein Wert von 12 cm/1000 a genannt; dies impliziert Bodenverluste, die mehr als 20 mal so hoch sind wie die aktuelle Bodenbildungsrate. Die beschleunigte Erosionsrate auf einem extensiv genutztem Sandboden Omurambas liegt dagegen mit 25 cm pro Jahrtausend deutlich höher. Unter den herrschenden Klimabedingungen sind im nordöstlichen Kaokoland sowohl chemische als auch mechanische Verwitterung sehr langsame, ineffektive Prozesse, und auch die Akkumulation von Sedimenten ist kaum möglich (SANDER et al. 1998). Die Bodenverluste dürften hier mehr als 40 mal so hoch sein wie die Bodenneubildung. Mit anderen Worten, selbst auf den Trockenzeitweiden handelt es sich um einen Fall von „intolerierbarer Bodenerosion“ (SEMMELE 1995). Um ein Vielfaches höher liegt die Erosionsrate in Siedlungsnähe. Würde sich die beschleunigte Erosion in Omuhonga nicht rezent durch das Fehlen leichterodierbaren Substrats verlangsamen, so wären hier Erosionsraten von 120 cm pro Jahrtausend anzusetzen. Es wäre zu wünschen, diese indirekt ermittelten Erosionsraten künftig über den spezifischen Jahreszuwachs von Mopane im Kaokoland oder besser noch durch eine absolute Datierung der Individuen abzusichern.

7.4 Gab es flächenhafte Veränderungen der Baumschicht?

Vor dem Hintergrund der in diesem Abschnitt vorgestellten Daten stellt sich die Frage, ob die Baumschicht unter traditioneller pastoralnomadischer Nutzung flächenhafte Veränderungen erfuhr. Die heutige Dominanz von Mopane in der Baumschicht des Kaokolandes könnte auch eine Folge anthropogener Nutzung und Mopane daher ein „baumförmiges Unkraut“ sein. Rückblickende Aussagen über die natürliche Baumschicht fallen naturgemäß schwerer als bei der Grasschicht, weil die dynamischen Prozesse durch den langen Turnover der Baumpopulationen sehr langsam ablaufen. Die ursprüngliche Vegetation wäre, wenn überhaupt, nur über einen jahrzehntelangen Beweidungsausschluss, korrekterweise nur über eine großmaßstäbige Wiederherstellung des ursprünglichen Nutzungsregimes regenerierbar.

Verbreitung von Mopane in der Vergangenheit

Einen Anhaltspunkte für mögliche anthropogene Veränderungen der Baumschicht gibt die frühere Verbreitung von Mopane. Anfang des letzten Jahrhunderts nennt KUNTZ (1913:444-445) die Art *Colophospermum mopane* „den Baum des Kaoko-Feldes“.

KUNTZ führt in seinem Reisebericht aus:

„Er [Mopane] findet sich hauptsächlich an Hängen, in den Tälern und auf ebenen Flächen, im Norden oft von einer Üppigkeit, die an deutsche Buchenwälder erinnert, und geht buschartig in die Talsohlen hinab bis in die Namib“.

Die beschriebenen Standortansprüche, die weite Verbreitung und Dominanz der Art sind schwer mit der These vom „baumförmigen Unkraut“ in Einklang zu bringen. Trotzdem wäre denkbar, dass zu Kuntz' Zeiten der Transformationsprozess in der Baumschicht bereits weitgehend abgeschlossen war.

Archäobotanische Bearbeitungen von Holzkohlenproben aus verschiedenen Stratigraphien belegen jedoch, dass Mopane bereits während des gesamten Spätholozäns im Kaokoland eine sehr weit verbreitete und stete Baumart war. In allen Holzkohlespektren ist Holzkohle vom Typ *Colophospermum mopane* hochdominant (EICHHORN & JÜRGENS 2001a, 2001b). Dieses Ergebnis wird dahingehend interpretiert, dass es keine archäobotanischen Hinweise auf eine anthropogene Degradation der Vegetation im Spätholozän gibt. Allerdings könnte die Konzentration von Mopane-Holzkohle auch im gewissen Umfang durch selektive Nutzung des besonders geschätzten Feuerholzes von Mopane erklärt werden (EICHHORN pers. comm). Daher ermöglichen auch die archäobotanischen Funde keine sichere Widerlegung der These vom „baumförmigen Unkraut“.

Die Rolle der Regenerationsphase

Die in diesem Kapitel vorgestellten Daten zum Einschlag und Verbiss der siedlungsfernen Mopane-Populationen zeigen, dass auf den Trockenzeitweiden kaum direkte anthropogene Schädigungen der Baumschicht auftreten. Die Etablierung neuer Baumindividuen spielt sich jedoch in der Grasschicht ab, und die Baumarten sind daher in der Regenerationsphase den abiotischen und biotischen Umweltbedingungen nahe am Boden ausgesetzt, insbesondere der Konkurrenz mit den Gräsern um die Ressourcen Wasser und Licht. Demzufolge kann eine nutzungsbedingte Überprägung der Grasschicht (vgl. Kapitel 7.1) indirekt erhebliche Auswirkungen auf die Etablierung von Keimlingen und die Mortalität in den kleinen Altersklassen der Baumpopulationen haben.

Zwischen den Faktoren Beweidung und Konkurrenz treten allerdings Wechselwirkungen auf, die die Ableitung einfacher Beziehungen erschweren. So vermögen sich z.B. Mopane-Keimlinge auf Böden mit einer dichten Grasbedeckung kaum zu etablieren (THOMPSON 1960). Eine Beweidung durch Rinder kann hier selektiv die Bedeckung mit Gräsern reduzieren und damit erst eine Regenerationsnische (sensu GRUBB 1977) für die Baumkeimlinge öffnen. JELTSCH et al. (1998, 2001) betrachten die Existenz störungsbedingter offener Flächen sogar als essentiell für die erfolgreiche Verjüngung des Baumbestandes in Savannen.

Des Weiteren wären selbst deutliche demographische Veränderungen in den jungen Altersklassen noch kein Beleg dafür, dass sich die Populationsstruktur einer Art langfristig ändert. Hier spielen zahlreiche aut- und synökologische Faktoren eine Rolle, wie die physiologische Amplitude, die Konkurrenzkraft und die Toleranz gegenüber Störungsereignissen.

Die Rolle der Toleranz gegenüber Störungen

Die Dominanz von Mopane in der Baumschicht weiter Gebiete des südlichen Afrika wird meist mit der außergewöhnlich weiten physiologischen Amplitude der Keimlinge (CHOINSKY & TUOHY 1991) und der adulten Bäume erklärt (ELLIS 1950, THOMPSON 1960, DYE & WALKER 1980, COLE 1986). Darüber hinaus wird die große Konkurrenzfähigkeit von Mopane betont, die u.a. auf dessen „aggressives“ Wurzelsystem zurückgeführt wird und die sich in einer weiten ökologischen Amplitude manifestiert (JARMAN & THOMAS 1968, 1969, GIESS 1971, HENNING & WHITE 1974, ACOCKS 1975, HENNING 1976, VAN VOORTHUIZEN 1976, COLE 1986, MAPAURE 1994).

Die bemerkenswerte Toleranz von Mopane gegenüber Störungsereignissen, d. h. die Fähigkeit, massive Biomasseverluste zu überleben und zu kompensieren, ist dagegen noch nicht als ökologischer Faktor angeführt worden, der die Befähigung dieser Art zur Dominanz erklären könnte. Dies überrascht insofern, als dass Störungen durch Dürren, Feuer und Elefanten ein wesentliches Merkmal von Savannen im allgemeinen (SCHOLES & WALKER 1993) und von Mopane-dominierten Savannen im speziellen sind (TIMBERLAKE 1993). Auch im Untersuchungsgebiet treten nicht-anthropogene Störungen durch Dürren und bis in jüngere Zeit durch Elefanten auf, die zu erheblichen Schädigungen der Mopane-Individuen und zum anschließenden Kompensationswachstum geführt haben. Weiterhin dürfte im natürlichen Savannensystem auch die Determinante Feuer eine gewisse Rolle gespielt haben, da das brennbare Material der Grasschicht während der Trockenzeit im deutlich geringeren Umfang durch Herbivoren reduziert wurde.

Die eingangs aufgeworfene Frage, ob die Dominanz von Mopane im Kaokoland nutzungsbedingt ist, kann nach der Analyse der Bestandesreaktion auf Schädigungen mit großer Sicherheit verneint werden. Bereits unter natürlichen Bedingungen treten im Kaokoland verschiedene Störungssituationen auf, in denen Mopane auf seine Fähigkeit zum Wiederaustrieb nach dem Verlust oberirdischer Biomasse angewiesen ist. Diese Fähigkeit hat sich offenbar als Anpassung an Dürren, Brände und Schädigungen durch Elefanten evolviert und stellt eine Prä-Adaption an die anthropogenen Schädigungen durch Holzeinschlag und Verbiss dar. Sie ist eine Anpassungsleistung, die dieser Art heute in Siedlungsnähe einen nicht zu unterschätzenden Vorteil gegenüber anderen Baumarten verschafft. Einen vergleichbaren Vorteil hatte Mopane jedoch schon im natürlichen Ökosystem. Daher ist die Art nicht erst in jüngerer Zeit durch die nutzungsbedingte Unterdrückung konkurrierender Baumarten zur Dominanz gelangt.

Es stellt sich die Frage, ob die Nutzung der großen Weideflächen im nördlichen Kaokoland bislang schon lange genug bestand bzw. intensiv genug war, um überhaupt Strukturveränderungen in der Baumschicht zu bewirken. Diesen Fragen kann mangels fehlender Langzeitdaten am sinnvollsten mittels einer räumlich expliziten Modellierung der Baumpopulationen und ihrer Dynamiken unter verschiedenen Nutzungs- und Klimaszenarien nachgegangen werden. Erste Vorarbeiten dazu sind bereits im Rahmen einer Diplomarbeit an der Universität Marburg (BIERBAUM 2000) gelaufen (vgl. auch den Ausblick in Kapitel 10).

7.5 Nutzung und Niederschlag: Interdependenzen

Niederschlags- und nutzungsbedingte Dynamiken laufen nicht unabhängig voneinander ab, sondern beeinflussen sich wechselseitig (SKARPE 1995). So unterliegt die Produktivität intensiv genutzter Weideflächen verstärkten intersaisonalen Schwankungen (die generell als niederschlagsbedingt interpretiert werden).

Allgemein liegt die Variabilität der Primärproduktion in semiariden Gebieten deutlich über der Variabilität der Niederschläge auf jährlicher Basis, im Sahel etwa um 20 bis 80 Prozent (LE HOUÉROU 1989). Als Grund wird die Bedeutung der innersaisonalen Verteilung der Regen für die Biomasseproduktion angeführt. Für das Kaokoland lässt sich über diese Interpretation hinausgehend auch der Einfluss des Nutzungsdrucks auf die Variabilität der Primärproduktion belegen. Unter extremer Nutzung (Abb. 7.20, Säule 4) liegt sie um 113% höher als die saisonale Niederschlagsvariabilität und damit deutlich außerhalb des von LE HOUÉROU (1989) abgesteckten Bereichs.

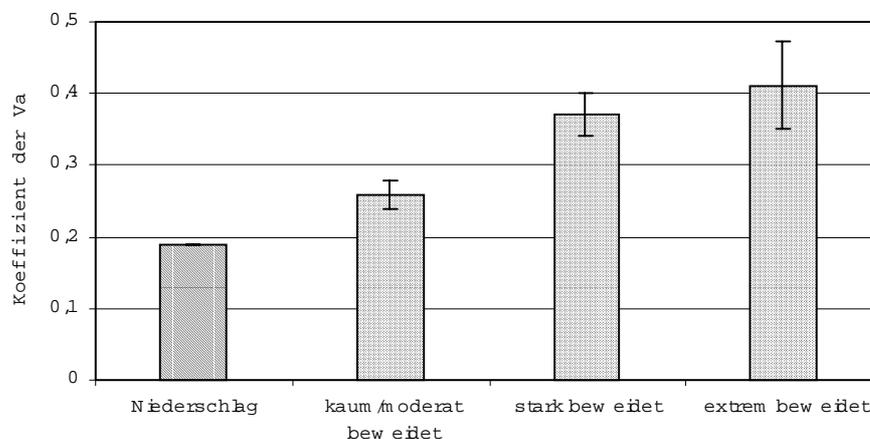


Abb. 7.20: Variabilität der Primärproduktion entlang eines Nutzungsgradienten im Vergleich zur Niederschlagsvariabilität. Zur Bestimmung der saisonalen Niederschlagsvariabilität wurde der Koeffizient der Variation (Standardabweichung/Mittelwert) aus den Regendaten der Jahre 1996-99 berechnet. Für die Variabilität der Produktion unter verschiedenen Nutzungsregimes wurde der Koeffizient der Variation, basierend auf den Deckungswerten der Grasschicht 1996-99, für jeweils drei Untersuchungsflächen mit vergleichbaren abiotischen Standortbedingungen (mittel- bis tiefgründige Sande) gemittelt. Die Fehlerbalken geben Standardabweichungen an.

Niederschlagsabhängige Kompensation der Biomasseverluste

Eine Erklärung für den in Abb. 7.20 sichtbaren Trend in der Variabilität der Primärproduktion ist, dass die Produktivität auf extrem beweideten Flächen zwischen Jahren mit gutem bzw. mit schlechtem Regenfall besonders starken Schwankungen ausgesetzt ist. Aus vielen afrikanischen Savannen wird berichtet, dass in Jahren mit reichlich Regen die Grasproduktion unter starker Beweidung ähnlich gut ist wie auf Flächen unter moderater Beweidung, während in schlechten Regenjahren die Grasproduktion unter starker Beweidung hinter die unter moderater Beweidung zurückfällt (ABEL 1993:183).

Nach eigenen Feldbeobachtungen können sowohl einjährige als auch ausdauernde Grasindividuen in guten Regenjahren selbst nach der Abweidung eines Großteils ihrer oberirdischen Biomasse noch einmal austreiben und den Verlust kompensieren. Diese

Kompensation auf dem Niveau von Pflanzenindividuen ist ebenfalls für Arten aus den Grasländern der Serengeti beschrieben worden (MCNAUGHTON 1979, 1983). Dabei beruhen die Mechanismen, die zu einer Kompensation der Biomasseverluste führen, auf komplexen und miteinander verknüpften physiologischen Prozessen (MCNAUGHTON 1979, PAIGE & WHITHAM 1987). Gräser haben durch eine lange Koevolution mit Großherbivoren unter allen Pflanzen die größte Toleranz gegenüber Beweidung entwickelt (vgl. Kapitel 2.1.5). Bei den meisten Arten befinden sich die Meristeme in Bodennähe zwischen den grundständigen Blattscheiden und sind damit vor Fraß geschützt. Nach einer Beweidung wird durch die Mobilisierung von Kohlenhydratreserven der Wurzeln oder mit Hilfe der Photosynthese der verbliebenen Blätter neue Phytomasse gebildet.

Allerdings führt das Kompensationswachstum der überlebenden Grasindividuen nur dann zu einer gesteigerten Produktivität der Pflanzengemeinschaft, wenn für dieses zusätzliche Wachstum genügend ungenutzte Wasser- und Nährstoffressourcen zur Verfügung stehen. Die größere Ressourcenknappheit in trockenen Jahren erklärt somit die geringeren Kompensationsleistungen und damit auch die größere Variabilität der Primärproduktion auf stark beweideten Flächen.

Im Kaokoland ist eine „Überkompensation“ – zumindest in Bezug auf den korrekten Referenzzustand, eine dichte Schicht ausdauernder Gräser, die in unregelmäßigem Rhythmus durch wilde Herbivoren beweidet wird und die ihr zur Verfügung stehenden Ressourcen weitgehend ausschöpft – aus ökologischen und physiologischen Gründen nicht zu erwarten (vgl. die Zusammenfassung des aktuellen Forschungsstands in Kapitel 2.2.3). Eine moderate Beweidung kann jedoch für bestimmte Pflanzenarten, insbesondere für ausdauernde Gräser, vorteilhaft sein, indem sie den Konkurrenzdruck vermindert und senescentes Gewebe entfernt (BELSKY 1987).

Einschränkung des Arteninventars führt zu geringerer Abpufferung

Ein weiterer Grund für die in Abb. 7.20 gezeigte Beziehung ist wahrscheinlich, dass die Artengemeinschaften des extrem gestörten Ökosystems in Omuhonga weniger gut als die Artengemeinschaften in Omuramba in der Lage sind, Niederschlagsschwankungen abzupuffern. Als Erklärung hierfür kann – in Analogie zur Diskussion in Kapitel 6.4 – das funktionelle Konzept der Gilden herangezogen werden. Gilden umfassen (scheinbar) redundante Arten und stehen für die Anpassung eines Systems an eine hochvariable, „unvorhersehbare“ Umwelt (LAWTON & BROWN 1993, WALKER 1997). In ariden und semiariden Gebieten ist die Aufgliederung des Arteninventars in Gilden häufig essentiell für die Fähigkeit eines Systems, unter Stress oder Störung zu funktionieren. Gilden sorgen für eine gewisse Stabilität im Funktionieren des Ökosystems, zum Beispiel indem sie die Variabilität der Biomasseproduktion verringern (vgl. Kapitel 6.4.2). Durch starke Beweidung wie in Omuhonga kann das zur Verfügung stehende Arteninventar beschränkt sein, da ein Teil der Arten Beweidung nicht toleriert. Damit wird die Fähigkeit des Systems zur Abpufferung der Biomasseproduktion zwangsläufig beeinträchtigt.

8 Weideökologische Synthese

8.1 Einleitung

Dieses Kapitel stellt eine weideökologische Synthese der bisher erarbeiteten Ergebnisse dar. Dabei steht die Frage nach den ökologischen Auswirkungen der traditionellen pastoralnomadischen Nutzung auf die Vegetation der Standorttypen im Vordergrund. Weiterhin werden die Folgen einer Aufgabe der traditionellen Nutzung diskutiert. Zunächst wird die Qualität der Weideflächen anhand des Weidewertes der dominanten Arten und anhand eines modifizierten Ökologischen Status beurteilt. Diese etische Beurteilung („Außensicht“) wird jeweils mit der entsprechenden emischen Sicht durch die Himba („Innensicht“) verglichen. Im nächsten Abschnitt werden die mehrstufigen Veränderungen der Vegetation als konzeptionelles Modell formuliert.

8.2 Qualität der Weiden

Die Qualität einer Weide ist über das weideökologische Instrumentarium der Weidebeurteilung feststellbar. Dieses gibt Hinweise auf den Zustand einer Weide in bezug auf einen gewünschten Zustand, der die optimale Ausprägung der Vegetation in Hinblick auf die angestrebte Nutzung darstellt. Südafrikanische Weideökologen schätzen die Qualität einer Weidefläche ein, indem sie sich die dort vorkommenden Arten als Indikatoren heranziehen. Sie haben im Laufe der letzten Jahrzehnte den Weidewert und den Ökologischen Status von Arten festgelegt, um die Weidebeurteilung zu objektivieren und auf ein möglichst breites Wissensfundament zu stellen (vgl. die Kapitel 2.2 und 2.3). Allerdings sind diese Festlegungen vor allem auf Farmländern in Südafrika entstanden.

Auch die Himba beurteilen die Qualität ihrer Weiden über die dort wachsenden Arten. Ihr diesbezügliches botanisches Wissen ist erstaunlich groß. Für praktisch alle Grasarten existieren einheimische Namen¹⁸, und die Hirten sind in der Lage, die wichtigsten Gräser sowohl im vegetativen als auch im generativen Zustand zu bestimmen (BOLLIG & SCHULTE 1999). Des weiteren existieren sehr klare Vorstellungen über „gute“ und „schlechte“ Gräser. Es bietet sich daher an, die „westliche“ und die pastoralnomadische Weidebeurteilung miteinander zu vergleichen und zu fragen:

- Welche Gemeinsamkeiten und Unterschiede kennzeichnen die beiden Herangehensweisen? Legen die Pastoralnomaden bei ihrer Beurteilung ähnliche Werte zugrunde wie ihre „westlichen Kollegen“?
- Sind die beiden Beurteilungssysteme auf das jeweilige Nutzungssystem beschränkt, in denen sie entwickelt wurden, oder sind sie allgemeingültig?

¹⁸ Hirtenbefragungen haben in dieser Arbeit die einheimischen Namen vieler Arten erbracht, für die es noch keine Angaben in ethnobotanischen Listen gibt (z.B. MALAN & OWEN-SMITH 1974, VON KOENEN 1996, CRAVEN 1998, SULLIVAN 1998); vgl. die Artenliste im Anhang (Tab. 12.3).

8.2.1 Weidewert

Rang	Artname	Weidewert	Biomasse	Lebensdauer	Indikator für:
1	<i>Willkommia newtonii</i>	?	viel	annuell/ perenn	Störung, Trockenheit
2	<i>Schmidtia kalahariensis</i>	hoch	viel	annuell	Überweidung, Degradation
3	<i>Microchloa caffra</i>	niedrig	wenig	perennierend	Überweidung, Trockenheit
4	<i>Enneapogon desvauzii</i>	niedrig	wenig	perennierend	Naturnähe
5	<i>Eragrostis dinteri</i>	niedrig	mittel	annuell	Störung
6	<i>Eragrostis annulata</i>	niedrig	mittel	annuell	Störung
7	<i>Entoplocamia aristulata</i>	hoch	viel	annuell	Störung, Trockenheit
8	<i>Eragrostis nindensis</i>	hoch	wenig	perennierend	Naturnähe
9	<i>Eragrostis porosa</i>	hoch	mittel	annuell	Störung, Degradation
10	<i>Anthepora schinzii</i>	hoch	mittel	annuell	Störung
11	<i>Brachiaria malacodes</i>	hoch	mittel	annuell	Störung
12	<i>Stipagrostis hirtigl.ssp.h.</i>	mittel	viel	annuell	Trockenheit, Dürre
13	<i>Melinis repens</i>	mittel	viel	annuell	Naturnähe , Trockenheit
14	<i>Setaria verticillata</i>	hoch	viel	annuell	Feuchtigkeit
15	<i>Enneapogon scoparius</i>	hoch	mittel	perennierend	Naturnähe
16	<i>Stipagrostis uniplumis</i>	mittel	mittel	perennierend	Naturnähe
17	<i>Triraphis ramosissima</i>	mittel	mittel	perennierend	Naturnähe
18	<i>Enneapogon cenchroides</i>	variabel	viel	annuell	Störung, Überweidung
19	<i>Tricholaena monachme</i>	niedrig	mittel	annuell/perenn	Naturnähe
20	<i>Aristida meridionalis</i>	niedrig	mittel	perennierend	Naturnähe
21	<i>Aristida adscensionis</i>	niedrig	mittel	annuell	Überweidung, Störung
22	<i>Aristida hordeacea</i>	sehr niedrig	wenig	annuell	Überweidung
23	<i>Stipagrostis hirtigl ssp. p.</i>	niedrig	mittel	annuell	Trockenheit
24	<i>Sorghum bicolor</i>	hoch	viel	annuell/ perenn	Störung, Feuchtigkeit
25	<i>Heteropogon contortus</i>	mittel	viel	perennierend	Naturnähe

Tab. 8.1: Gräser des Untersuchungsgebiets in der Rangfolge ihrer Wertschätzung durch die Himba. Der Beurteilung durch pastoralnomadische Hirten wird der Beurteilung durch den „klassischen“ Weidewert gegenübergestellt (nach MÜLLER 1985, VAN OUDTSHOORN 1992). Weitere Informationen zu den Grasarten umfassen die Lebensdauer und die jährliche Biomasseproduktion sowie die ökologische Indikatorfunktion der Arten, basierend auf Standortpräferenzen und der Reaktion entlang Störungsgradienten (MÜLLER 1985). Die Rangfolge der Gräser wurde von Michael Bollig ermittelt (BOLLIG & SCHULTE 1999). Durch Fettdruck hervorgehoben sind Angaben, die eine besondere Wertschätzung der Art durch westliche Experten bedeuten: ein hoher Weidewert, eine hohe Produktivität, eine mehrjährige Lebensdauer oder ein Vorkommen auf wenig gestörten, naturnahen Weiden.

Der „klassische“ Weidewert von 25 häufigen Grasarten des Untersuchungsgebietes wird im folgenden der Einschätzung durch sechs erfahrene Hirten des Kaokolandes gegenübergestellt. Die Männer haben dafür die Arten jeweils in eine Rangfolge gebracht (vgl. BOLLIG & SCHULTE 1999). Tab. 8.1 gibt den Rang der Grasarten wieder. Für jede Art werden außer ihrem Weidewert auch Informationen zu ihrer Lebensdauer, ihrer Produktivität und ihrer Indikatorfunktion für den Zustand der Weide aufgeführt.

Auf den ersten Blick scheint die Übereinstimmung zwischen den beiden Ansätzen nicht besonders groß zu sein. Zwar finden sich Arten mit einem „hohen“ Weidewert bis auf eine Ausnahme im oberen Abschnitt der Tabelle, aber dort sind auch genauso Arten mit einem „niedrigen“ Weidewert anzutreffen. Eine Klärung dieser Diskrepanz bedarf zusätzlicher Informationen zum Wertesystem, mit dem die beiden „Expertengruppen“ ihre Einteilung vorgenommen haben.

Die Diskrepanz zwischen den „westlichen“ Weidewerten und der Einschätzung durch die Himba betrifft im wesentlichen zwei Artengruppen. Die eine Gruppe befindet sich am Kopf der Tabelle, es sind vier Arten (*Microchloa caffra*, *Enneapogon desvauxii*, *Eragrostis dinteri* und *Eragrostis annulata*), die von den Himba sehr geschätzt werden, obwohl sie durchweg einen niedrigen Weidewert und eine allenfalls durchschnittliche Produktivität aufweisen. MÜLLER (1985) stuft den Weidewert der Arten wegen ihrer im Vergleich zu anderen Arten geringen Fähigkeit zur Blattproduktion herab. Dagegen schätzen die Himba diese Arten wegen ihres schnellen Austriebs nach Regenfällen. Das einjährige Polstergras *Enneapogon desvauxii* wird von Farmern zum Beispiel als „Achttagegras“ bezeichnet (MÜLLER 1985), da es nach den ersten Regen sehr schnell auskeimt und schon nach wenigen Tagen fressbare Biomasse liefert. In ähnlicher Weise ist auch das niedrigbleibende mehrjährige Polstergras *Microchloa caffra* befähigt, geringe Niederschläge schnell in Biomasse umzusetzen. In Befragungen betonen die Himba, dass es diese Grasarten sind, die die Rinder durch die Notzeiten nach den ersten Regenfällen oder in Dürreperioden bringen (BOLLIG & SCHULTE 1999:508).

Demnach setzen die beiden Expertengruppen bei ihrer Einteilung unterschiedliche Schwerpunkte. Die Rangfolge der Gräser spiegelt nicht allein die Produktivität und die Fressbarkeit wider (was zwei von drei wesentlichen Kriterien für den „klassischen“ Weidewert sind, vgl. Kapitel 2.2.4), sondern berücksichtigt bei einigen Arten zusätzlich andere Eigenschaften wie das Keim- bzw. Austriebsverhalten und die Fähigkeit, auch noch geringe Niederschläge in Biomasse umzusetzen.

Ein drittes wesentliches Kriterium für den „klassischen“ Weidewert ist die Lebensdauer der Pflanzen. Dabei wird der Wert eines ausdauernden Grases generell höher angesetzt als der eines einjährigen Grases. Demgegenüber spielt die Lebensdauer in der Einschätzung der Himba offenbar keine Rolle: Das mehrjährige Gras *Stipagrostis uniplumis*, das unter naturnahen Bedingungen auf den tiefgründigen Weideflächen des Untersuchungsgebietes dominieren würde, ist im Mittelfeld der Tabelle zu finden, während die produktive Art *Schmidtia kalahariensis*, die unter einem pastoral-nomadischen Weidesystem die erstgenannte Art ersetzt, trotz ihrer Einjährigkeit als hervorragendes Futtergras eingestuft wird. Kein einziges hochwüchsiges, ausdauerndes Horstgras befindet sich in der ersten Tabellenhälfte, statt dessen werden entweder kleinbleibende, polsterförmige Perenne oder produktive Annuelle genannt. Auf die

ökologische Bedeutung dieser Tatsache wird bei der Diskussion des 'Ökologischen Status' noch näher eingegangen.

Die zweite Gruppe, bei denen emische und etische Beurteilung erheblich voneinander abweichen¹⁹, umfasst die beiden letzten Arten der Tabelle. Sie werden trotz ihrer hohen Produktivität und eines „mittleren“ oder sogar „hohen“ Weidewerts von den Himba als außerordentlich schlechte Futtergräser eingestuft. Dies wird u.a. mit der geringen Attraktivität der Gräser für Rinder begründet. Beide Arten weisen Besonderheiten auf, die von westlichen Weideökologen bei der Festlegung des Weidewertes offensichtlich nicht berücksichtigt worden sind, die praktische Nutzbarkeit für Pastoralnomaden aber erheblich reduzieren. *Sorghum bicolor* wird als Futtergras mit „hohem“ Weidewert geführt, obwohl es wie viele *Sorghum*-Arten Blausäure enthält und daher zu Vergiftungserscheinungen führen kann. Zur Vermeidung von Vergiftungen sollen die Tiere (auf Vorschlag von Weideökologen) nur eine begrenzte Zeit auf den entsprechenden Flächen grasen, was im Prinzip nur auf Farmen mit kleinen, eingezäunten Weiden praktikabel ist. Wenn die Tiere wie im Kaokoland sich tagsüber selber überlassen sind, kann ein übermäßiger Konsum jedoch kaum verhindert werden. Auch der zweite in der Literatur genannte Vorschlag zur Umgehung der Vergiftungsgefahr, nämlich das Gras zu Heu zu verarbeiten (VAN OUDTSHOORN 1992), ist nur auf Farmen durchführbar.

Heteropogon contortus ist zwar nicht giftig, aber nur zu Beginn der Vegetationsperiode ein attraktives Weidegras, da es nach der Blütezeit hart wird. Die spitzen Samen setzen sich zudem leicht im Fell der Tiere fest, können das Fell durchdringen und sogar zu Verletzungen führen (MÜLLER 1985).

		RANK	WEIDEWERT	BIOMASSE
RANK	Korrelationskoeffizient		-,779**	-,394
	Sig. (2-seitig)		,000	,095
WEIDEWERT	Korrelationskoeffizient	-,779**		,229
	Sig. (2-seitig)	,000		,346
BIOMASSE	Korrelationskoeffizient	-,394	,229	
	Sig. (2-seitig)	,095	,346	
LEBENSDAUER	Korrelationskoeffizient	-,062	,000	-,288
	Sig. (2-seitig)	,801	1,000	,232

** . Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 signifikant (2-seitig); n = 19.

Tab. 8.2: Ergebnis der Korrelationsanalyse mit den Variablen Rank (Rangfolge), Weidewert, Biomasse und Lebensdauer der Futtergräser. Die Angaben zum Weidewert, zur Biomasse und zur Lebensdauer (vgl. Tab. 8.1) sind für diese Analyse ordinal skaliert worden (Weidewert: sehr niedrig = 0, niedrig = 1, mittel = 2, hoch = 3; Biomasse: wenig = 1, mittel = 2, viel = 3; Lebensdauer: annuell = 1, perennierend = 2). Die Artengruppe 1 (Arten mit Rang 3-6), bei denen die Himba nicht allein die Fressbarkeit und die Biomasse in die Beurteilung einbezogen haben, blieb unberücksichtigt. Weiterhin blieben die Arten mit Rang 1 und 18 unberücksichtigt, da sie keinen eindeutigen Weidewert haben.

Das Gras ist also auf den Trockenzeitweiden des Kaokolandes tatsächlich wertlos oder sogar schädlich. Nur wenn die Weiden gezielt während der Regenzeit genutzt werden können wie auf Farmland, erscheint ein „mittlerer“ Weidewert gerechtfertigt.

¹⁹ Die Begriffe „emisch“ und „etisch“ stammen aus der Ethnologie und dienen bei der Untersuchung von Kulturen zur Kennzeichnung einer kulturinternen Erklärung oder Beurteilung eines Phänomens (emisch) gegenüber der wissenschaftlichen, externen Sichtweise (etisch).

Das traditionelle Wissen der Himba um die Produktivität und die Fressbarkeit der Arten scheint sich insgesamt weitgehend mit dem „westlichen“ Wissen, das durch Nährstoffanalysen etc. untermauert ist, zu decken. Werden nur diejenigen Gräser berücksichtigt, die von den Himba in erster Linie anhand der Kriterien Produktivität und Fressbarkeit beurteilt worden sind (siehe Tab. 8.2), dann besteht zwischen der Rangfolge der Gräser und dem westlichen Weidewert eine hohe und hochsignifikante Korrelation (Tab. 8.2). Werden dagegen alle in Tab. 8.1 aufgelisteten Arten mit einem eindeutigen Weidewert in die Korrelationsanalyse einbezogen, so findet sich kein Zusammenhang zwischen Weidewert und pastoralnomadischer Einschätzung. Wie bereits diskutiert, ist ebenfalls kein linearer Zusammenhang zwischen der Wertschätzung eines Grases durch die Himba und seiner Produktivität oder seiner Lebensdauer nachweisbar.

Weidequalität aus ethischer Sicht: Weidewert

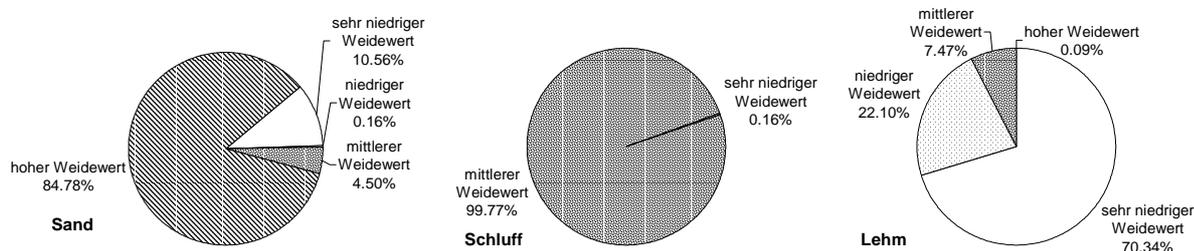


Abb. 8.1: Weidequalität der Trockenzeitweiden auf unterschiedlichen Standorttypen (links Sand, in der Mitte Schluff, rechts Lehm) auf der Basis der Weidewerte. Dargestellt ist der jeweilige Anteil einer Artengruppe mit gleichem Weidewert (hoch/mittel/niedrig/sehr niedrig) an der gesamten Biomasse eines Standortes.

Anhand des Kriteriums des Weidewertes kann die Qualität der Weiden im Untersuchungsgebiet beurteilt werden. Eine entsprechende Bewertung ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit bereits an verschiedenen Stellen vorgenommen worden, insbesondere bei der Vorstellung nutzungsbedingter Veränderungen der Grasschicht (vgl. Kapitel 5 und 7). Hier sollen die Ergebnisse zusammengefasst werden. Abb. 8.1 gibt eine Übersicht über die Weidewerte auf drei Standorttypen mit unterschiedlich guter Wasserverfügbarkeit.

Die Gegenüberstellung der Weidewerte von verschiedenen Standorttypen verdeutlicht die Abhängigkeit der Weidequalität von den Standortbedingungen. Aufgrund des hohen Weidewertes der dominanten, hochproduktiven Grasart *Schmidtia kalahariensis* sind die Trockenzeitweiden auf Sandstandorten als gute Weideflächen einzustufen. Dagegen hat die Futterbiomasse der Grasschicht auf Schluffstandorten nur einen mittleren Weidewert, da der hochdominanten Grasart *Stipagrostis hirtigluma* ein mittlerer Weidewert zugewiesen ist. Auf flachgründigen, edaphisch ariden Standorten wie Lehm stammt ein Großteil der Biomasseproduktion von krautigen Arten mit einem geringen oder sehr geringen Weidewert.

Insgesamt steht die Weidequalität im engen Zusammenhang mit der Fähigkeit eines Substrats zur Wasserspeicherung. Da der Weidewert vor allem die Produktivität einer Art berücksichtigt, ist dies nicht verwunderlich: Edaphisch weniger aride Standorte können eine produktivere Grasschicht hervorbringen.

8.2.2 Ökologischer Status

Die Qualität der Weiden im Untersuchungsgebiet kann prinzipiell auch anhand des Kriteriums des Ökologischen Status beurteilt werden. Dies wirft jedoch einige Probleme auf. Der Ökologische Status ist nur einer von vielen Ansätzen, Arten hinsichtlich ihrer Reaktion auf nutzungsbedingte Störungen funktionell in „Reaktionsgruppen“ zu klassifizieren (vgl. Kapitel 2.3.3 und hier insbesondere Tabelle 2.2). Die meisten dieser Klassifikationen, so auch der Ökologische Status, sind noch nicht ausreichend durch aut- und synökologische Grundlagenforschung gesichert. So stellen JANSE VAN RENSBURG & BOSCH (1990:11) unter selbstkritischen Bezug auf ihre früheren Arbeiten (z.B. BOSCH et al. 1987, BOSCH & JANSE VAN RENSBURG 1987) fest, dass die ökologische Eingruppierung der Arten entlang eines Beweidungsgradienten je nach Habitat erheblich voneinander abweichen kann. Eine grobe, standardisierte Einteilung in Decreaser und Increaser-Arten sei daher wissenschaftlich falsch und von geringem praktischen Nutzen (vgl. SULLIVAN 1998:283).

In späteren Arbeiten wird der Versuch unternommen, die individuelle Reaktion der Arten auf Niederschlag in das Increaser-Decreaser-Konzept zu integrieren (STEENEKAMP & BOSCH 1995b). Hierbei bleiben die vielfältigen Wechselwirkungen, die zwischen Ressourcenverfügbarkeit (Niederschlag) und Störungsregime (Nutzung) bestehen, jedoch unberücksichtigt. In der hochvariablen Umwelt einer weidewirtschaftlich genutzten Savanne kann die „Performance“ einer Art nur bei genauer Kenntnis ihrer Reaktion auf beide Faktoren verstanden werden. Dies ist ein zentrales Ergebnis der in dieser Arbeit vorgenommenen Dauerbeobachtung (vgl. Kapitel 6 und 7).

Eine weitere Einschränkung für die Anwendbarkeit der Reaktionsgruppen ist der häufig nicht klar definierte Störungsgradient. Extreme Störungen, wie sie zum Beispiel im Sahel nach jahrzehntelanger Überweidung auftreten, sind im Konzept des Ökologischen Status nicht berücksichtigt. Untersuchte man die Reaktion der Arten entlang eines über „mittlere“ Störungsintensitäten hinausreichenden Gradienten, dann würden auch Arten, die noch „von erheblicher Überweidung profitieren“ (TROLLOPE 1992), in ihrer Wuchsdichte abnehmen und schließlich lokal ausgerottet werden. Auch „tolerante“ Arten (vgl. Tabelle 2.2) werden sicherlich ab einem genügend hohen Störungsniveau eine Reaktion zeigen.

Von praktischer Bedeutung wird diese Einschränkung bei Untersuchungen in extrem übernutzten Ökosystemen. Die älteren Hirten der pastoralnomadisch lebenden Pokot in Nord-Kenia können zum Beispiel über das Aussterben oder den massiven Rückgang vieler Weidegräser während der letzten Jahrzehnte detailliert Auskunft geben (BOLLIG & SCHULTE 1999). Demnach müssten diese Arten zur Reaktionsgruppe der sensitiven „Decreaser“ oder der intermediären „Increaser I“ gehören. TROLLOPE (1992) ordnet einige dieser Arten – basierend auf Feldstudien im südlichen Afrika – jedoch in der Gruppe der „Increaser IIc“ ein, also zu den Weidezeigern, die von zunehmender Beweidung generell profitieren. Offenbar haben die Pokot-Hirten eine Reaktion auf ein extremes Störungsregime wahrgenommen, während die fraglichen Arten in südafrikanischen Ökosystemen nur in ihrer Reaktion auf weniger harsche Umweltbedingungen erfasst wurden.

Formulierung habitatspezifischer Reaktionsgruppen

Einer der schwerwiegendsten Kritikpunkte am Ökologischen Status ist, dass er die Reaktion einer Art auf Beweidung nicht im Kontext ihrer Habitatpräferenzen und ihrer Reaktion auf variable Niederschläge beurteilt. Es soll daher versucht werden, für die funktionellen Typen der Grasschicht entsprechend differenzierte Reaktionstypen zu definieren. Die Einteilung basiert auf einem habitatspezifischen Vergleich von gezäunten und ungezäunten Untersuchungsflächen bzw. von Dauerflächen in Trocken- und Regenzeitweiden. Zusätzlich fließt auch nicht durch Felddaten belegtes „Expertenwissen“ aus Feldbeobachtungen ein. Die Einteilung berücksichtigt sowohl die Ressourcennutzung einer Art (die als Gilden aufzufassenden Pflanzenfunktionstypen nach SKARPE 1996) als auch ihre Reaktion auf Störungen (durch die Festlegung von Reaktionsgruppen).

Gilde	Individ.- gewicht	Keimverhalten	Beispielart	Habitatspezifische Reaktion		
				Sand	Schluff	flachgr.
HG lin	hoch	mengenabhängig	<i>Stipagrostis uniplumis</i>	sensitiv	sensitiv*	-
HG lin nan	niedrig	unflexibel?	<i>Microchloa caffra</i>	intermed.	intermed.	sensitiv*
TG	hoch	mengenabhängig	<i>Schmidtia kalahariensis</i>	intermed.	sensitiv*	-
TG	mittel	flexibel	<i>Stipagrostis hirtigluma</i>	intermed.	sensitiv	sensitiv*
TG	niedrig	unflexibel	<i>Eragrostis porosa</i>	invasiv	intermed.	tolerant
TF	hoch	mengenabhängig	<i>Dicoma tomentosa</i>	invasiv	intermed.	tolerant*
TF	niedrig	unflexibel	<i>Kohautia angolensis</i>	invasiv	tolerant	tolerant

Tab. 8.3: Habitatspezifische Reaktion der Grasschicht-Gilden auf Beweidung. Jede Gilde wird zusätzlich durch ihr Individualgewicht und ihr Keimverhalten charakterisiert (vgl. Kapitel 6. HG lin = perennierende Gräser mit schmalen Blättern; HG lin nan = kleinwüchsige HG lin; TG = annuelle Gräser, TF = annuelle Krautige). Die Bezeichnung der Reaktionsgruppen richtet sich nach der Reaktion entlang eines Störungsgradienten und folgt der Nomenklatur von SHACKLETON (1994); invasiv = monotone Zunahme, intermediär = erst Zu-, dann Abnahme, sensitiv = Abnahme bis zur Elimination, tolerant = keine klare Reaktion. Mit einem Sternchen (*) ist das Vorkommen eines Pflanzenfunktionstypus nur in guten Regenjahren und/oder in Mikrohabitaten mit guter Wasserverfügbarkeit gekennzeichnet.

Die habitatspezifische Klassifikation der Arten in Tab. 8.3 demonstriert, dass ein und dieselbe Art in verschiedenen Habitaten ganz unterschiedliche Reaktionen auf Beweidung zeigen kann. Die Reaktion steht dabei im Zusammenhang mit der Wasserverfügbarkeit eines Standorttyps. Durch starke Beweidung werden Arten gefördert, die normalerweise auf edaphisch arideren Standorten dominieren. So kann die Gruppe der Krautigen (TF), die unter natürlichen Bedingungen auf trockenen Standorten ihren Schwerpunkt hat, durch die beweidungsbedingte Verdrängung der produktiven ausdauernden Gräser (HG lin) auch auf dem Gunststandort der Sande eine hohe relative Dominanz erlangen. Dieses Phänomen ist als beweidungsbedingte „Aridisierung“ bekannt (vgl. die Ergebnisse der Ordinationen im Kapitel 5). Entsprechend der variablen Pflanzenantwort auf Beweidung können keine konsistenten Merkmalsangaben für die einzelnen Reaktionsgruppen gemacht werden. Südafrikanische Autoren charakterisieren „sensitive“ Arten meist als hohe, produktive Gräser mit extensivem

Wurzelsystem. Diese Beschreibung trifft jedoch im nordöstlichen Kaokoland nur auf die beweidungsempfindlichen Arten der edaphisch feuchten Sandstandorte zu. Auf edaphisch arideren Standorten reagieren dagegen produktive einjährige Gräser (wie *Stipagrostis hirtigluma*) empfindlich, die sich auf Standorten mit besserer Wasserverfügbarkeit intermediär verhalten. Daher macht eine Beschreibung von Reaktionsgruppen nur im Kontext der Wasserversorgung des untersuchten Ökosystems Sinn. Angaben, die von niederschlagsreichen südafrikanischen Weiden stammen, können nur mit Einschränkungen auf das aride Weidesystem im Kaokoland übertragen werden.

Weidequalität aus etischer Sicht: Modifizierter Ökologischer Status

Auf der Basis der in Tab. 8.3 angegebenen, habitatspezifischen Reaktion auf Beweidung kann der ökologische Zustand der Weiden beurteilt werden. Dafür wird in Abb. 8.2 der Anteil einer Reaktionsgruppe an der Primärproduktion eines Standortes gezeigt.

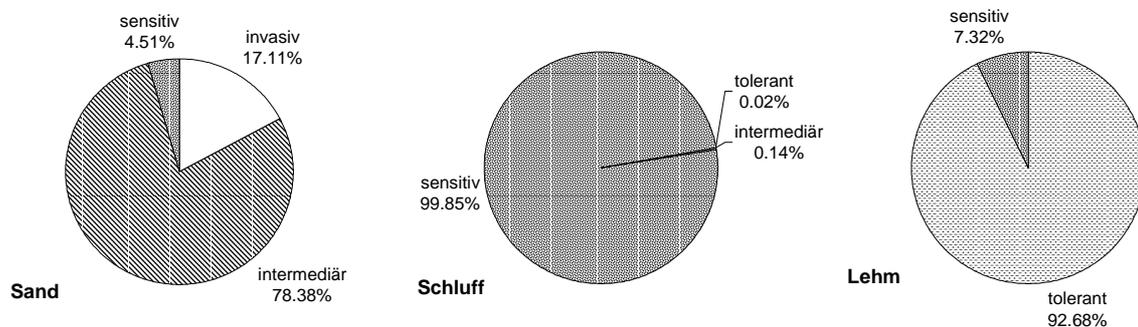


Abb. 8.2: Ökologischer Zustand der Trockenzeitweiden auf unterschiedlichen Standorttypen (links Sand, in der Mitte Schluff, rechts Lehm). Dargestellt ist der jeweilige Anteil einer Reaktionsgruppe (sensitiv/intermediär/invasiv/tolerant) an der gesamten Biomasse eines Standortes.

Legt man die Primärproduktion der jeweiligen Reaktionsgruppen zugrunde, dann befindet sich die Grasschicht auf den drei Standorttypen jeweils in einem unterschiedlichen Zustand. Am stärksten beweidet sind die Weideflächen auf tiefgründigen Sanden. Dort wird inzwischen mehr als drei Viertel der Biomasse nicht mehr von den „sensitiven“ Arten gestellt, die bei Beweidungsausschluss jedoch innerhalb weniger Jahre wieder Dominanz erlangen (vgl. Kapitel 7.1). Der Hauptvertreter dieser Gruppe ist das produktive Gras *Stipagrostis uniplumis*. Es ist beweidungsbedingt durch die Reaktionsgruppe der „intermediären“ Arten ersetzt worden. Hier ist vor allem *Schmidtia kalahariensis* zu nennen.

Auf den edaphisch arideren Schluffen hat die Vegetation dagegen noch weitgehend naturnahen Charakter: Selbst ein mehrjähriger Beweidungsausschluss ändert nichts an der Dominanz des einjährigen Grases *Stipagrostis hirtigluma*. Bei intensiver Beweidung wie in der Nähe der Stadt Opuwo wird dieses Gras in jeder Regenzeit zugunsten unproduktiver, wenig schmackhafter Arten zurückgedrängt.

Sehr wenig durch Beweidung überprägt ist auch die Grasschicht der edaphisch besonders ariden, flachgründigen Standorte, hier vertreten durch den Standorttyp der Lehme (zur Standortcharakterisierung vgl. Kapitel 5). Die Arten der Grasschicht verhalten sich größtenteils „tolerant“ gegenüber Beweidung. Aufgrund ihres niedrigen Futterwertes und ihrer geringen Produktivität wird diese Artengruppe (i.d.R. annuelle,

krautige Arten) kaum genutzt. Ein Beweidungsausschluss hat daher keinen signifikanten Effekt auf die Vegetationsdynamiken der Grasschicht.

8.2.3 Weidequalität aus emischer Sicht

Die Diskussion der Reaktionsgruppen hat noch einmal verdeutlicht, dass sich die Grasschicht des Untersuchungsgebietes auf einigen Standorttypen nicht in einem naturnahen, sondern in einem stark durch menschliche Nutzung überprägten Zustand befindet. Demzufolge dominieren nicht mehr solche Arten, die für südafrikanische Weideökologen der Inbegriff für eine hohe Weide- und Futterqualität sind, sprich ausdauernde, hochwüchsige Gräser. Statt dessen werden die Weideflächen abseits der Siedlungsgebiete durch produktive Annuelle geprägt.

Die Trockenzeitweiden befinden sich für eine pastoralnomadische Nutzung allerdings keineswegs in einem suboptimalen Zustand, da die heute dominierenden Arten von den Hirten besonders geschätzt werden. Angesichts des großen Wissensfundus über die Nutzbarkeit der einzelnen Grasarten ist es unwahrscheinlich, dass die Hirten die Qualität eines Futtergrases in erster Linie an seiner Abundanz messen. Zudem erreichen einige der besonders geschätzten Arten in Tab. 8.1 wie *Willkommia newtonii* prinzipiell nur geringe Deckungswerte, vergleichbar zu den Deckungswerten der wenig geschätzten ausdauernden Art *Stipagrostis uniplumis*. Dass die Qualität der Trockenzeitweiden aus emischer Sicht als hoch eingeschätzt wird, zeigen auch Interviews mit mehreren Hirten im Frühjahr 2001. Gefragt wurde, wie die Entwicklung auf den Ausschlussflächen während der letzten Jahre zu beurteilen sei. Alle Befragten waren sich einig, dass der Zaun die Weidequalität nicht tatsächlich verbessert habe, sondern allenfalls zur Akkumulation von Grasbiomasse geführt hätte. Ein Hirte betonte, dass innerhalb der Umzäunung weniger gute Gräser stünden als außerhalb; vor allem wüchse jetzt sehr viel Ongumba (*Stipagrostis uniplumis*), das von den Rindern nur gefressen würde, wenn gute Gräser wie Ongorondji (das annuelle *Schmidtia kalahariensis*) bereits abgeweidet sind²⁰.

Fazit

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass der „klassische“ Weidewert kein objektives Instrumentarium zur Beurteilung von Futtergräsern darstellt, sondern nur für eine bestimmte Form der Bewirtschaftung sinnvoll ist. Er kann daher auch nicht ohne weiteres auf andere Gebiete und andere Nutzungsformen übertragen werden. Entsprechendes gilt für die pastoralnomadische Bewertung. Einige Schwachpunkte des statischen „klassischen“ Weidewertes, insbesondere die stärkere Berücksichtigung von innersaisonalen Unterschieden der Fressbarkeit und Produktivität, sind zwar im neueren Ansatz des Weide-Indexwertes (DU TOIT 1995) bereits behoben; trotzdem bleibt auch dieser Ansatz in seiner Anwendbarkeit eingeschränkt: Er ist aufwendig zu bestimmen und bisher erst für wenige Arten definiert (vgl. Kapitel 2.2.4).

²⁰ Interview mit Tjipakapaka Ngombe (26 Jahre alt) am 22.05.2001 in Omuramba.

Auch der Ökologische Status ist problematisch. Er basiert auf der Reaktion der Arten entlang eines Beweidungsgradienten, was für sich genommen ein relativ objektives Kriterium zur Weidebeurteilung darstellt. Schwierig ist jedoch die Übertragung einer individuellen Artreaktion auf andere, z.B. aridere Ökosysteme. Beiden „westlichen“ Instrumentarien ist gemein, dass sie im wesentlichen auf den Referenzzustand eines natürlichen Ökosystems hin konzipiert wurden. Dies impliziert eine begrenzte Gültigkeit in Weidesystemen mit einem anderen Referenzzustand (vgl. die Diskussion zur Degradationswahrnehmung im nächsten Kapitel).

8.3 Ökologische Relevanz traditioneller Nutzungsregeln

Lange Zeit galt eine pastoralnomadische Wirtschaftsweise als prinzipiell umweltschädlich (vgl. Kapitel 2.2.7). Inzwischen ist diese Sichtweise überholt. Ethnologen verweisen auf eine große Zahl von sozialen Institutionen, die eine nachhaltige Bewirtschaftung von Weideflächen erlauben. Dazu zählen Weideschutzregeln (BOLLIG 1997, SANDER et al. 1998), das Zurückgreifen auf Weideschutzgebiete in Notzeiten (McCABE 1990, BOLLIG 1997), soziale Netzwerke (BOLLIG 1997) sowie der Austausch oder Raub externer Ressourcen (McCABE 1990).

Einige der sozialen Institutionen haben allerdings aus weideökologischer Sicht keine Bedeutung für eine langfristig ressourcenschonende Bewirtschaftung. Sie bewirken hauptsächlich eine Risikominimierung und stellen damit ein kurz- bis mittelfristiges Überleben der Menschen in einer hochvariablen Umwelt sicher. So ermöglicht das Verleihen von Rindern an entfernt lebende Verwandte ein schnelles Aufstocken der dezimierten Herde nach einer Dürre, da meist nicht alle Herden in einem großen Gebiet gleich hohe Verluste erleiden (BOLLIG 1999). Andere Regeln der pastoralnomadischen Nutzung haben jedoch direkte Konsequenzen für den Ressourcenschutz und sollten daher aus weideökologischer Sicht als Beleg für die Nachhaltigkeit genannt werden.

Nutzungsregel der Himba	Ökologische Bedeutung
1. Fällverbote für Futterbaumarten wie <i>Boscia foetida</i>	Selektive Nutzung der einschlagtoleranten Art <i>Colophospermum mopane</i>
2. In der Regenzeit Beschränkung der Beweidung auf Flächen in Siedlungsnähe	Schonung der siedlungsfernen Weiden auf Kosten der Degradation kleiner siedlungsnaher Flächen
3. Ausweisung von Schutzgebieten, die nur in schlechten Jahren als Weiden genutzt werden dürfen	Räumliches Ausweichen (horizontale Flexibilität) verhindert eine Übernutzung der durch Dürre geschädigten normalen Weiden
4. Verlassen eines Siedlungsgebiets nach einer bestimmten Zeitspanne (ca. 20 Jahre), Mindestabstand zur neuen Siedlung von etwa 6 km	Vermeidung der längerfristigen Degradation eines Gebiets; Möglichkeit zur Regeneration

Tab. 8.4: Ökologische Bedeutung einiger Aspekte des traditionell pastoralnomadischen Nutzungssystems der Himba. Ethnologische Quellen: SANDER et al. (1998) und BOLLIG (1997, 1999).

Für das Nutzungssystem der Himba sind augenfällige ökologische Bedeutungen verschiedener Nutzungsaspekte in Tab. 8.4 gegenübergestellt. Vor allem der zweite Punkt, die Beschränkung der Beweidung auf siedlungsnahen Flächen während der Regenzeit und die damit einhergehende (relative) Schonung der siedlungsfernen Flächen, wird in der weideökologischen Literatur kaum erwähnt (abgesehen von zwei Teilpublikationen der vorliegenden Arbeit, SANDER et al. 1998 sowie SCHULTE 2001). Erst durch diese Schonung können perennierende und produktive annuelle Gräser ihre Regeneration abschließen, was dem Erhalt einer ausreichenden Samenbank dient. Auch das Ausweisen von Schutzgebieten wird meist unter dem Blickwinkel eines flexiblen Managements diskutiert (z.B. KEMPF 1994), jedoch kaum aus ökologischer Sicht als (wiederum relative) Schonung der normalen Weiden.

Selbst bei einer exogen bedingten, sehr hohen Bevölkerungsdichte versucht die pastoralnomadische Gesellschaft zunächst, die traditionellen Nutzungsregeln aufrechtzuerhalten. Es wird versucht, die Schädigung des Baumbestandes und hier vor allem der Futterbaumarten durch eine Beibehaltung des Sanktionierungssystems einzudämmen²¹. Aufgrund des hohen Bedarfs an Palisadenholz und der hohen Besatzdichten des Kleinviehs ist jedoch ein häufiges Übertreten der Nutzungsregeln nahezu unvermeidlich. Dies zeigt sich beim Vergleich der einschlagbedingten Kronenverluste von *Boscia foetida*, der erwähnten Futterbaumart (Abb. 8.3).

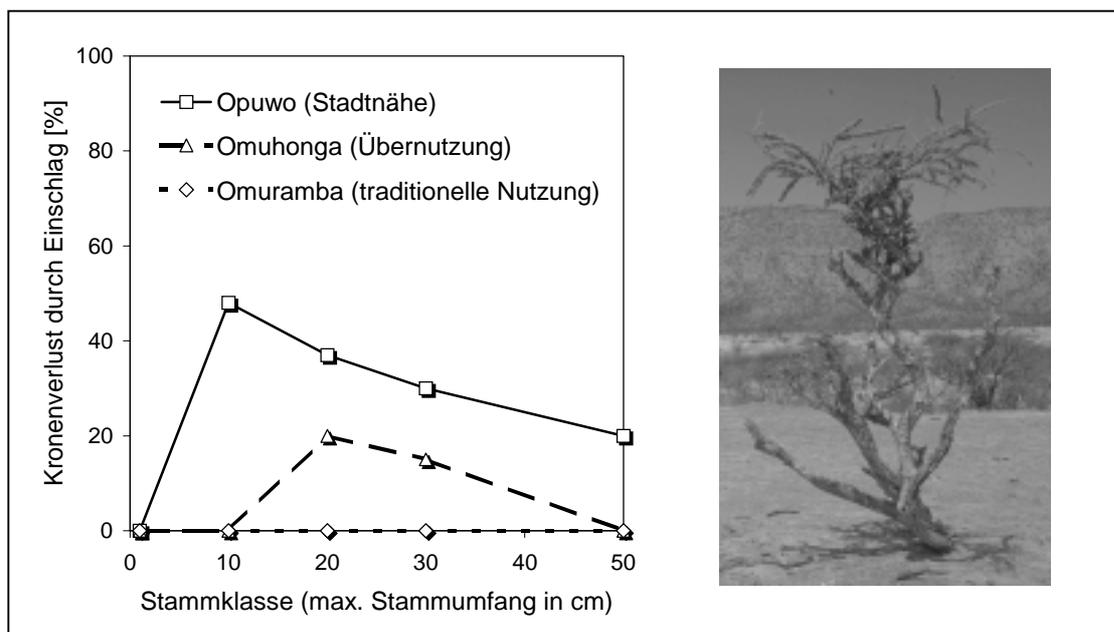


Abb. 8.3: Einschlag der traditionell geschützten Futterbaumart *Boscia foetida* unter pastoralnomadischer Nutzung (Omuramba), bei einem partiellen Zusammenbruch der sozialen Kontrolle (Omuhonga) sowie in der Nähe der Stadt Opuwo, in der keine intakte pastoralnomadische Gesellschaft existiert. Das Photo rechts zeigt den typischen Wuchs eines durch Schneiteln und Verbiss geschädigten Baumes.

Während im traditionell genutzten Omuramba selbst in siedlungsnahen Lagen keine Einschlagspuren feststellbar sind, hat die Baumpopulation im degradierten Omuhonga einen deutlichen Einschlag erfahren. Dabei finden sich hauptsächlich Schneitelspuren, d.h. es sind dünne Zweige heruntergeschlagen worden, um Ziegen den Zugang zu den

²¹ Interview mit Mbasekama Ngombe am 17. April 1998 in Omuhonga.

Blättern zu ermöglichen. Eine erhebliche Schädigung kennzeichnet die überalterte und ausgedünnte *Boscia*-Population in der Nähe der Distrikthauptstadt Opuwo. Dort existiert keine intakte pastoralnomadische Gesellschaft mehr, und entsprechend gibt es keine soziale Kontrolle für die Einhaltung der Nutzungsregeln. Diese Ergebnisse unterstreichen noch einmal die ökologische Bedeutung der traditionellen pastoralnomadischen Landnutzung.

8.4 Modellvorstellung der Vegetationsveränderungen

8.4.1 Einleitung

Im letzten Jahrzehnt hat die Weideökologie nach einer langen Zeit, in der sie ihre eigenen Konzepte weitgehend abgekoppelt von den Entwicklungen in der übrigen Ökologie tradiert hat, wieder einen intensiven Dialog mit ihren Nachbardisziplinen aufgenommen (JOYCE 1992). Besonders einschneidend war diese Öffnung für die Vorstellung von Vegetationsdynamiken auf ariden und semiariden Weideflächen. Die Vorstellungen der Sukzessionstheorie sind inzwischen weitgehend durch alternative theoretische Modelle wie die des Nichtequilibriums (BEHNKE et al. 1993), der „State-and-Transition“- sowie der Katastrophentheorie ersetzt worden (FRIEDEL 1991, LAYCOCK 1991). Ein Meilenstein war dabei die Festlegung eines klimaabhängigen Grenzwertes für die Degradierbarkeit eines Systems (400 mm Niederschlag/a bzw. eine Niederschlagsvariabilität > 30 %). „Aride“ Ökosysteme können aufgrund ihrer hohen Variabilität keinen Gleichgewichtszustand der Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern erreichen (BEHNKE & SCOONES 1993:8). In „semiariden“ Gebieten ist dagegen ein Gleichgewichtszustand möglich, an dem im Sinne einer dynamischen Räuber-Beute-Beziehung die Zahl der Tiere durch die Futterverfügbarkeit kontrolliert wird.

8.4.2 Weidesystem Kaokoland: Arid oder semiarid?

Aufgrund der mittleren Jahresniederschläge von maximal 300 mm/a ist das Kaokoland als arides Weidegebiet einzustufen (vgl. die Kapitel 2.2.7 und 3.2). Demnach müssten hier Vegetationsdynamiken der Grasschicht vor allem durch die Variabilität der Regenfälle kontrolliert werden. Dies wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt. In der Grasschicht stehen sowohl die Schwankungen der Gesamtproduktion als auch interannuelle Veränderungen der Artenzusammensetzung und der Dominanzverhältnisse in einer engen Beziehung zur Menge und zur zeitlichen Verteilung der Niederschläge einer Regenzeit (vgl. Kapitel 6). Auch die Himba, „Experten“ für dieses Weidesystem, bringen die Dynamiken der Grasschicht nicht mit der Besatzdichte, sondern mit der Variable des Niederschlags in Verbindung (siehe weiter unten im Kapitel 9.1.2).

Allerdings hat die Beweidung vor allem auf dem Standorttyp der tiefgründigen Sande ebenfalls erheblichen Einfluss auf die Dominanzverhältnisse. Dies äußert sich meist nicht in kurzfristigen Dynamiken der Grasschicht, weil der jährliche Nutzungsmodus strikt eingehalten wird und der Nutzungsdruck somit für die Vegetation keine (zeitliche)

Variable, sondern einen weitgehend konstanten Parameter darstellt. In jeder Trockenzeit wird die abgestorbene Biomasse einjähriger Arten konsumiert, in jeder Regenzeit können die Annuellen ihren Lebenszyklus unbeeinflusst von Beweidung abschließen, da die Flächen, die nicht in unmittelbarer Nähe zu den Siedlungen liegen, in dieser Zeit geschont werden.

Erst bei dem Ausschluss jeglicher Beweidung wird auf dem Standorttyp Sand eine gerichtete Veränderung der Vegetation in Gang gesetzt. Besonders auffällige Veränderungen treten bei einem Beweidungsausschluss in Siedlungsnähe auf. Diese Weiden sind bereits in der Regenzeit stark beweidet. Bei einer langandauernden intensiven Nutzung geht die weitgehend reversible Veränderung der Dominanzverhältnisse in eine irreversible Schädigung (Degradation) über, da Starkregenereignisse während der Regenzeit aufgrund der reduzierten Vegetationsbedeckung zu einer beschleunigten Erosion führen (vgl. die Kapitel 7.2 und 7.4).

Somit existieren zwei wichtige Ausnahmen von der grundsätzlichen Gültigkeit der Aussage, dass im Kaokoland die Vegetationsdynamiken der Grasschicht niederschlagsdeterminiert sind (vgl. SANDER et al. 1998:302): (1) Beim Einsetzen der pastoralnomadischen Nutzung ist die ursprüngliche Savannenvegetation bestimmten nutzungsbedingten Veränderungen unterworfen, und (2) dort, wo kleinräumige Konzentrationen von Menschen und Vieh auftreten wie in Siedlungsgebieten, kann auch eine traditionelle pastoralnomadische Nutzung Degradation auslösen.

8.4.3 Konzeptionelles Degradationsmodell

Insgesamt lässt sich die Veränderung der Vegetation im Kaokoland als mehrstufiger Prozess auffassen (Abb. 8.4). Das primäre Savannenökosystem (1) wird nach dem Einsetzen der pastoralnomadischen Nutzung in vergleichsweise kurzer Zeit zu einer Kulturlandschaft (2) umgeformt. Dieses Stadium ist am Fallbeispiel Omuramba vorgestellt worden (vgl. Kapitel 7.1). Das System wird in einem verhältnismäßig stabilen (im Sinne von resilienten) und langfristig nutzbaren Zustand gehalten, wobei allerdings seine Resilienz gegenüber Dürren etc. zwangsläufig vermindert sein muss.

Eine Nutzungsintensivierung, oft verbunden mit der Aufgabe einer traditionellen Nutzung, löst irreversible Veränderungen aus (dargestellt am Beispiel Omuhonga, Kapitel 7.2). Es kommt zu einem Verlust von Bodensubstrat und zu einer massiven Schädigung der Baum- und Grasschicht, die mit einer geringeren Sekundärproduktion dieser Flächen einhergeht. Der Auslöser für die rasche Veränderung ist nicht bekannt; wahrscheinlich führt das Überschreiten der Belastbarkeit der sekundären Savanne während einer mehrjährigen Dürre zum kurzfristigen Zusammenbruch (SANDER et al. 1998). Dieser degradierte Zustand der Savanne (3) findet sich im nordöstlichen Kaokoland bislang nur punktuell in Siedlungsgebieten mit exogenen Gründen für eine besonders hohe Bevölkerungsdichte. Dazu zählt die forcierte Ansiedlung während des Bürgerkriegs wie im Fall Omuhonga, aber auch die Nähe zur Ortschaft Okangwati, dem einzigen Ort im nordöstlichen Kaokoland mit einer „modernen“ Infrastruktur.

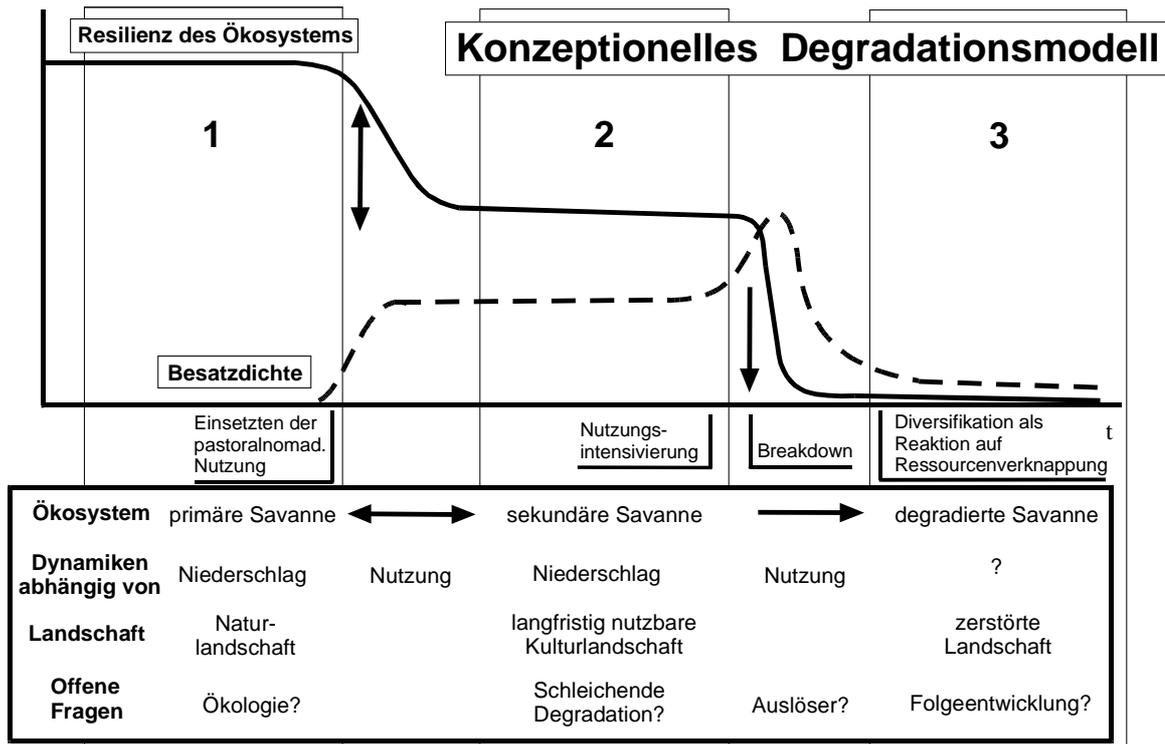


Abb. 8.4: Konzeptionelles Modell der nutzungsbedingten Veränderungen im nordöstlichen Kaokoland. Die ersten beiden Stadien werden durch Änderungen der Nutzungsintensität rasch in das nächstfolgende Stadium überführt. Dabei ist der Übergang von Stadium 2 zu Stadium 3 irreversibel.

Im übrigen Kaokoland dagegen finden sich in den Ebenen sehr viel häufiger degradierte Flächen. Ein Grund hierfür sind die differierenden naturräumlichen Gegebenheiten in diesem Teil des Kaokolandes (BECKER & JÜRGENS 2001). Nur auf einem sehr geringen Anteil des Gesamtareals finden sich sedimentgefüllte, ebene Becken. Diese Flächen sind aufgrund der ganzjährigen Verfügbarkeit von Wasser und aufgrund der Eignung der hier vorherrschenden, tiefgründigen Standorttypen zur Regenzeitweide ein bevorzugter Siedlungsraum der Himba. Hier konzentrieren sich die Siedlungen, und es kann nach dem regulären Verlassen eines Haushalts keine Pufferzone zwischen alter und neuer Siedlung eingehalten werden. Aufgrund der beschränkten Verfügbarkeit geeigneter Siedlungsplätze ist die Siedlungsdichte im Westen des Kaokolandes daher – ähnlich wie in Omuhonga – sehr hoch. Dadurch erhält die Vegetation nicht in ausreichendem Maße die Gelegenheit zur Regeneration. Es bietet sich an, im Kaokoland die differierende Wirkung eines prinzipiell gleichartigen Managements auf unterschiedliche Weideflächen genauer zu untersuchen.

Die Folgen einer anhaltend starken Übernutzung sind im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht empirisch erfasst worden. Große, permanent vegetationsfreie Flächen um die Stadt Opuwo und entlang des Riviers Hoarusib signalisieren jedoch sehr deutlich den vorgezeichneten Weg. Es kommt zu einer erosionsbedingt irreversiblen Zerstörung der Weideflächen, sprich zu ihrer Totaldegradation. Unter den verschiedenen im Kaokoland wirksamen Erosionsprozessen, wie Gully-Erosion, Mikropedimentation und Deflation (BRUNOTTE & SANDER 2000a, 2000b), wirkt sich der flächenhafte Bodenabtrag durch Deflation auf die Weidequalität besonders nachteilig aus. Langdauernder und intensiver Einschlag und Verbiss führen aufgrund hoher Mortalität

und komplett unterdrückter Neuetablierung (Natalität) zur lokalen Ausrottung der Baumpopulationen. Auf den degradierten Flächen kann die traditionelle pastoral-nomadische Nutzung zwangsläufig nicht weitergeführt werden, und es kommt zu Veränderungen des Wirtschaftssystems (BOLLIG 1999).

Inwieweit die Verhältnisse im Kaokoland mit anderen Savannen vergleichbar sind, müssen weitere Arbeiten zeigen. Zu erwähnen sind in diesem Zusammenhang die augenfälligen Ähnlichkeiten in der nutzungsbedingten Veränderung verschiedener semiarider Weideflächen. Insbesondere der stufenförmige Verlauf, bei dem auf Stadien relativer Stabilität eine rasche Veränderung des Systems folgt, ist gemeinsames Merkmal verschiedener Modellvorstellungen zur Vegetationsdynamik semiarider Weidegebiete (MILTON et al. 1994, MILTON & HOFFMAN 1994).

9 Degradation und Sozioökonomie

9.1 Perzeption von Degradation durch verschiedene Nutzergruppen

Degradation ist kein absolutes Geschehen, sondern ein je nach Interessenslage unterschiedlich interpretiertes Konzept (BATTERBURY & BEBBINGTON 1999). Beschreibungen, in welchem Ausmaß ein Weidegebiet degradiert worden ist, haben fast unausweichlich subjektiven Charakter, da es bisher keine geeigneten objektiven Techniken gibt, um Veränderungen des Weidezustandes zu quantifizieren (AUCAMP et al. 1992:8²²).

Es ist eine Erkenntnis der letzten Jahre, dass Umweltveränderungen, also auch Dürren und Degradationsprozesse, erst durch den ökonomischen und kulturellen Kontext zu einem „Umweltproblem“ werden (KASSAS 1995, AGNEW & WARREN 1996). Im folgenden soll kurz dargestellt werden, wie verschiedene Nutzergruppen Degradation wahrnehmen. Dadurch kann auch die eigene Sicht auf Schädigungen des Ökosystems kontextualisiert werden. Weiterhin wird diskutiert, auf welchen historischen Entwicklungen die heute gültige „westliche“ Degradationswahrnehmung basiert und welche Perspektiven sich daraus für die Zukunft ergeben.

9.1.1 „Westliche“ Perzeptionen

Weideökologen des südlichen Afrika: Der missbilligende Blick zum Nachbarn

Im südlichen Afrika setzte im Vergleich zu den anderen Teilen Afrikas erst sehr spät eine pastoralistische Nutzung ein. Degradation ist bisher hauptsächlich auf den kommunal bewirtschafteten Weiden ein Problem, jedoch nur im geringen Umfang auf den extensiv genutzten Farmländern. Südafrikanische Weideökologen haben ihre Arbeit primär auf Farmland konzentriert und das Weidemanagement der Farmer in den Mittelpunkt der Überlegungen gestellt (z.B. BARNES 1982:647ff.). Die Wahrnehmung von Störungen und Weidedegeneration sind daher auf diese spezielle Nutzungsform ausgerichtet. Für das Management von Farmen wurde eine natürliche Savannenvegetation oder eine Vegetation „unter bester praktikabler Bewirtschaftung“ als Referenzzustand definiert (BREDENKAMP 2001; vgl. Kapitel 2.2.2). Dieser ist von vielen südafrikanischen Weideökologen unreflektiert auf andere Nutzungssysteme übertragen worden.

Vor diesem Hintergrund ist die Diskussion um die unadäquate Wirtschaftsweise auf kommunal genutzten Weiden zu sehen (BOONZAIER et al. 1990). Erschwerend kommt hinzu, dass sich die weideökologischen Forschungen im südafrikanischen Raum auf die Zeit während oder nach Dürren konzentrierten (richtungsweisend ACOCKS 1953). Dabei standen jedoch nicht die Folgen der Dürren, sondern die der

²² „Range Degradation is a concept which is often interpreted very differently by different interest groups, depending on the use that each group makes of the range. Almost inevitably, descriptions of the extent to which range has been degraded have been subjective since no effective objective techniques have been available to quantify changes in range condition“.

Bewirtschaftung im Zentrum der Aufmerksamkeit (HOFFMAN & COWLING 1990:286-287, DEAN et al. 1995). Bisher wurde nur selten der Versuch unternommen, das kommunale Nutzungssystem ganzheitlich zu analysieren (SNYMAN 1998:659; siehe auch ABEL 1993, WARD et al. 1998) oder die generelle Gültigkeit des weideökologischen Wertesystems im südlichen Afrika zu hinterfragen. Eine wichtige Ausnahme bildet das von SAVORY (1988) entwickelte „Holistic Resource Management“, auf das im Kapitel 9.2 näher eingegangen wird.

Im Zentrum der Weidebeurteilung befand sich lange das Konzept des Ökologischen Status und die dahinterstehende Sukzessionstheorie. So rät KEMPF (1998) Farmern, in trockenen Jahren über die gesamte bewirtschaftete Fläche verteilte Areale beweidungsfrei zu halten, um im Notfall Diversitätszentren für eine Wiederbesiedlung zu erhalten. Insbesondere müsse die Samenausschüttung der ausdauernden Gräser in diesen Schutzgebieten gewährleistet sein, da sonst mittelfristig die weniger nutzbringenden Pionierpflanzen Oberhand gewinnen würden. Diese Ratschläge zeigen deutlich die Bedeutung, die ausdauernden Gräsern für eine langfristige bzw. nachhaltige Weidenutzung beigemessen wird. Eine jährliche Reproduktion der perennierenden Weidegräser erscheint folgerichtig als eine entscheidende Vorsichtsmaßnahme gegen die beweidungsbedingte Verschiebung der Typenspektren zugunsten der annualen Pioniere.

DANCKWERTS & STUART-HILL (1988) beobachteten in einem Grasland der Eastern Cape-Region dagegen, dass sich nach einer massiven Dürre ausdauernde Gräser (Decreaser) besonders langsam regenerierten und in dieser Zeit besonders empfindlich gegenüber Beweidung waren, während die weniger erwünschten intermediären Arten (Increaser I) größere Überlebenschancen hatten und sich zudem deutlich besser erholten. Auf der Basis dieser Ergebnisse stellten sie ein generell auf die Bevorzugung von ausdauernden Gräsern ausgerichtetes Weidesystem in Frage, „zumindest in Situationen, in denen ein schlechtes Management wahrscheinlich ist“ (DANCKWERTS & STUART-HILL 1988). Als „gutes Management“ gilt, die Weideflächen nach einer Dürre mehrere Jahre zu schonen, was sich mit den Ratschlägen KEMPFs (1998) deckt, aber nur auf Farmland möglich wäre.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die Sicht südafrikanischer Weideökologen auf Degradation vor allem durch die Tatsache beeinflusst worden ist, dass sich auf Farmen noch großflächig naturnahe Savannenvegetation finden lässt. Im Vergleich dazu ist die Vegetation kommunal bewirtschafteter Weiden (auch solche unter traditioneller pastoralnomadischer Nutzung) erheblich verändert; zumindest sind aufgrund des hohen und kontinuierlichen Beweidungsdrucks ausdauernde Gräser durch annuelle ersetzt worden (HARRISON & SHACKLETON 1999). Diese Veränderung kann, als „missbilligender Blick zum Nachbarn“, leicht als schädliche Abweichung vom optimalen Weidezustand wahrgenommen werden. Degradation ist nach dieser Logik in erster Linie die Folge kommunaler oder ähnlich „schlechter“ Nutzung. Erst in den letzten Jahren hat hier teilweise ein Umdenken eingesetzt.

Weideökologen des Sahel: Der verklärte Blick zurück

Die Weideökologie im Sahel hatte einen ganz anderen Ausgangspunkt als die des südlichen Afrika. Während in Südafrika ein optimales Management der noch weitgehend naturnahen Vegetation auf Farmen im Vordergrund stand, starteten die Ökologen im Sahel ihre Arbeit entweder in den 60er Jahren nach der Dekolonisierung oder nach der katastrophalen Dürre Anfang der 70er Jahre (1968-72). Ein entsprechend negatives Bild gewannen sie vom Zustand der Weiden (MENSCHING 1974, LE HOUÉROU 1980). Im Zuge ihrer Arbeiten wandelte sich ihre Wahrnehmung von Degradation und Desertifikation erheblich (MAINGUET & SILVA 1998). In den 60er Jahren wurde der sektoralen Entwicklung während der Kolonialzeit die Hauptverantwortung für Degradationsprozesse gegeben; in den 70er Jahren stand die Rolle von mittelfristigen Klimaveränderungen und von Dürren im Vordergrund (NICHOLSON 1978). Der Konsens der letzten Jahrzehnte ist, dass Degradation und Desertifikation vor allem nutzungsbedingt sind; Dürren wirken nur dann degradationsbeschleunigend, wenn sie in Situationen massiver Fehlbewirtschaftung auftreten (AGNEW 1990, LE HOUÉROU 1996, AYOUB 1998).

Zuerst gerieten die traditionellen pastoralen Techniken der Weidenutzung ins Zentrum der Kritik. Da diese als inhärent unproduktiv und ökosystemzerstörend galten (vgl. Kapitel 2.2.6), bemühten sich bis weit in die 80er Jahre hinein internationale Entwicklungshilfe-Organisationen zusammen mit afrikanischen Regierungen darum, sie zu unterdrücken. Dabei wurde übersehen, dass in semiariden Weidegebieten zuvor durch exogene „Fortschritte“ wie Verbesserungen der Infrastruktur (Transport, Brunnen), ein verbessertes Gesundheitssystem sowie humanitäre Hilfen in Notzeiten gerade erst der Problemkreis Übervölkerung, Überstockung und die darauffolgende Degradation initiiert wurde. Die Maßnahmen zur Eindämmung der Degradation beschränkten sich häufig auf technische Hilfen, die entweder mit Erfahrungen aus deutlich humideren Ökosystemen konzipiert wurden (MAINGUET & DA SILVA 1998:377) oder den konservativen Methoden des afrikanischen Farm-Managements entlehnt waren. Hauptsächlich wurde versucht, die Besatzdichten bis zur geschätzten Tragfähigkeit des Gebietes zu reduzieren (KRUGER & KRESSIER 1996).

Nachdem sich die eingeleiteten Maßnahmen weder als umsetzbar noch als effektiv erwiesen hatten, erfolgte zu Beginn der 90er Jahre wiederum eine grundlegende Revision der bisherigen Sichtweise. Die ökologischen Folgen von exogenen (importierten) Techniken und Modellen der Bewirtschaftung waren in Afrika zu diesem Zeitpunkt bereits katastrophal (MAINGUET & DA SILVA 1998:377).

Pastoralnomadismus wurde nun als „eine ökologisch vernünftige Strategie“ angesehen, „weil es die Degradation auf jedem einzelnen Landstück limitiert“ (MCCABE & ELLIS 1987, zitiert nach SQUIRES et al. 1992:2). Dieser grundsätzliche Konsens beruhte auf neuen Erkenntnissen zu sozio-ökonomischen Mechanismen der Weidenutzung (vgl. Kapitel 2.2.6) sowie auf der auch aus dem eigenen Scheitern gewonnenen Überlegung, dass eine pastoralnomadische Weidenutzung vor dem Einsetzen kolonialer und postkolonialer Entwicklungshilfe offensichtlich über lange Zeiträume, im nördlichen Afrika seit mindestens 6.000 Jahren, entwickelt wurde und Bestand hatte (LESLIE et al. 1999:372-373). Die pastoralen Gesellschaften hatten dabei Risiko-Minimierungs-

strategien entwickelt, die ihnen das Überleben unter den harschen Umweltbedingungen und der fragilen Ökologie der Weidegebiete ermöglichte.

Die Gleichsetzung von „ökologisch vernünftig“ mit „nachhaltig“ (COUGHENOUR 1991:530²³, SOLBRIG 1996:24) ist jedoch kritisch zu sehen. Weideökologen und Ethnologen, die in den letzten Jahrzehnten im Sahel und in anderen Savannengebieten des nördlichen Afrika gearbeitet haben, konnten sich von Weideflächen unter traditioneller pastoralnomadischer Nutzung kaum noch ein Bild machen. Die Datenlage zu diesen Ökosystemen ist insgesamt lückenhaft (vgl. Kapitel 2.2.7). Es scheint, dass viele Wissenschaftler heute implizit von einer weitgehend naturnahen Landschaft (wie in den großen Nationalparks) ausgehen, die durch die pastoralnomadische Nutzung nur im geringen Umfang beeinflusst wurde. Dieser in den letzten Jahren entwickelte „verklärte Blick zurück“ bei der Beurteilung pastoralistischer Bewirtschaftung birgt die Gefahr, die Tragweite der auftretenden Veränderungen zu unterschätzen.

9.1.2 Perzeption der Himba

Im Gegensatz zur westlichen Perzeption kann die Degradationswahrnehmung durch die Himba nicht in eine historische und in eine aktuelle Komponente untergliedert werden. Interviews mit älteren Menschen liefern zwar Augenzeugenberichte, diese können jedoch durch eine rückblickende Beurteilung verfälscht sein. Meist bleiben selektiv besonders positive Aspekte der Vergangenheit im Gedächtnis haften: „Früher war alles besser“. Dass auch Himba zu einer Verklärung der Vergangenheit neigen, ist durch den Vergleich von Augenzeugenberichten mit 25 Jahre alten Luftbildern der Omungunda-Ebene im westlichen Teil des Kaokolandes belegt (BECKER 2000).

Die Himba nehmen die unter ihrer traditionellen Nutzung auftretenden Veränderungen der natürlichen Vegetation nicht als Degradation wahr. Im Gegenteil wird die durch intensive Beweidung ausgelöste Dominanz einjähriger Futtergräser als optimal betrachtet. Dies zeigt sich z.B. bei Befragungen von Hirten, wie sie die Entwicklung auf Beweidungsausschlussflächen beurteilen (vgl. Kapitel 8.1.1). Die starke Schädigung der Baum- und Grasschicht in Siedlungsnähe wird als unausweichliche Folge der traditionellen Wirtschaftsweise angesehen (BOLLIG & SCHULTE 1999), wobei argumentiert wird, dass sich die Vegetation nach dem Verlassen eines Siedlungsgebietes wieder regenerieren könne.

Allgemein werden Vegetationsveränderungen nicht mit einer hohen Besatzdichte, sondern mit der Variabilität des Niederschlags in Zusammenhang gebracht. Dabei sind sich die meisten Informanten einig, dass die Regenfälle in den vergangenen Jahren stark zurückgegangen seien. Dies ist kongruent zu den Niederschlagsdaten aus dem nordwestlichen Namibia (vgl. Abb. 3.4). Selbst in Gebieten, die in den vergangenen Jahrzehnten eine erhebliche Degradation erfahren haben, wie Omuhonga, wird für die eklatanten Veränderungen in der Grasschicht im wesentlichen ein Rückgang der Regenfälle verantwortlich gemacht. Die Befragten sind überzeugt davon, dass sich bei

²³ „Traditional pastoralism, particularly nomadism, has been perceived as irrational and even destructive, but many studies have documented features of traditional pastoral land use that would promote sustainability.“

besseren Niederschlägen auch die Grasschicht wieder erholen würde. Als „Erholung“ wird dabei angesehen, wenn die unproduktiven, unfressbaren Gräser wie *Aristida adscensionis* und *Aristida hordeacea*, die auf den degradierten Flächen dominieren, wieder durch produktivere Annuelle wie *Pogonarthria fleckii* und *Anthepora schinzii* ersetzt würden (BOLLIG & SCHULTE 1999). Eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustand der Vegetation wird dagegen nicht diskutiert.

9.1.3 Vergleich der Perzeptionen

Die obigen Ergebnisse verdeutlichen, dass die heute unter „westlichen“ Weideökologen gültigen Sichtweisen auf Degradation und die Einbindung in Modellvorstellungen ein Ergebnis historischer Entwicklungen sind und als solche keinen Anspruch auf Allgemeingültigkeit haben. Die Degradationswahrnehmung wird in erster Linie von der Naturnähe der hauptsächlich untersuchten Ökosysteme determiniert. Südafrikanische Weideökologen fassen schon verhältnismäßig kleine Abweichungen vom natürlichen Ökosystem als Degradation auf, während im Sahel arbeitende Ökologen die durch pastoralnomadische Nutzung ausgelösten Veränderungen rückblickend eher als gering einschätzen und die Nutzungsform als „degradationsminimierend“ beurteilen.

Vor dem Hintergrund dieser subjektiven Sicht auf Degradation erscheint auch die Degradationswahrnehmung durch indigene Bevölkerungsgruppen in einem anderen Licht. Häufig ist zu lesen, dass Pastoralnomaden kein „ökologisches Gespür“ hätten, da sie die offensichtlichen Degradation ihres Weidesystems nicht kritisch würdigten. Pastoralisten sind an ihrer Umwelt jedoch als Weidefläche und nicht als natürlicher Savanne interessiert (BOLLIG & SCHULTE 1999). Ihr Wissen und ihre Institutionen des Weidemanagements beziehen sich auf eine Kulturlandschaft. Gewisse Veränderungen gegenüber dem natürlichen System, wie der Verlust ausdauernder Grasarten, stehen nicht im Brennpunkt ihres Interesses, solange die Produktivität der Weiden innerhalb akzeptabler Grenzen erhalten bleibt. Allerdings werden auch irreversible Veränderungen der Standortbedingungen von den Pastoralnomaden kaum wahrgenommen. Offenbar sind diese in der hochvariablen Umwelt des Kaokolandes schwer feststellbar (BOLLIG & SCHULTE 1999).

9.2 Gemeinsamkeiten und Unterschiede erfolgreicher Nutzungsformen

Im Laufe der letzten Kapitel sind vor allem die negativen Aspekte und die Misserfolge einer menschlichen Nutzung von Savannenökosystemen vorgestellt worden. Umgekehrt kann gefragt werden, was eine „erfolgreiche“, d.h. eine langfristig mögliche Nutzung ausmacht.

9.2.1 Kriterium Opportunismus/Flexibilität

Weidedegradation ist kein kontinuierlicher, sondern ein episodischer Prozess. Variablen wie der Niederschlag, die sich außerhalb der Kontrolle durch die Bewirtschaftung befinden, sind die treibenden Kräfte für ökologische Veränderungen. In den ereignisgetriebenen Ökosystemen arider und semiarider Weidegebiete ist es für den Menschen

daher praktisch nicht möglich, die Variabilität über eine einzige biologische Variable, die Besatzdichte, zu kontrollieren. Daraus ergibt sich, dass statische (konservative) Bewirtschaftungssysteme Degradationsrisiken zwangsläufig fördern müssen, da sie sich selten und dann nur langsam auf Krisensituationen einstellen können.

Der bestmögliche Weg für eine Weidenutzung ist somit, nicht die unvorhersehbare Zukunft voraussagen zu wollen, sondern sich ständig an die verändernden Gegebenheiten anzupassen. Eine grundsätzliche Gemeinsamkeit erfolgreicher Nutzungssysteme in einer hochvariablen Umwelt ist demzufolge ihr „opportunistisches“ (WESTOBY et al. 1989) bzw. „flexibles“ Management (KEMPF 1994, 1998), wie es Pastoralnomaden schon seit Jahrtausenden in Afrika betreiben. Diese Erkenntnis hat sich im Laufe des letzten Jahrzehnts bei Weideökologen der verschiedenen Schulen durchgesetzt und wird inzwischen auch von verschiedenen Entwicklungshilfe-Organisationen vertreten (KRUGER & KRESSIER 1996, NUDING 1996, KROLL & KRUGER 1998). Nur ein flexibles Management kann hinreichend auf variierende Naturbedingungen reagieren. Dabei wird in horizontale und vertikale Flexibilität differenziert. Die horizontale Flexibilität in Krisenzeiten meint das räumliche Ausweichen der Wirtschaft, die vertikale hingegen variable Beschaffungsstrategien, wie z.B. bei Weidewirtschaft eine Abstockung oder das Ausweichen auf andere Nahrungs- bzw. Einkommensquellen. Das Kriterium „Opportunismus“ beurteilt den Erfolg eines Nutzungssystems jedoch prinzipiell vom menschlichen Standpunkt ausgehend. Ein erfolgreiches System garantiert in erster Linie eine hinreichende Sicherheit für den Nutzer, seine Viehherden in einer hochvariablen Umwelt zu erhalten. Erst mittelbar basiert ein erfolgreiches System auf dem Schutz der natürlichen Ressourcen. Die ökologischen Mechanismen eines effektiven Schutzes werden jedoch kaum diskutiert.

9.2.2 Kriterium „naturnahes Störungsregime“

Im folgenden wird die Hypothese aufgestellt, dass die erfolgreiche (im Sinne von langfristig mögliche) Nutzung einer Savanne ein Störungsregime impliziert, das Ähnlichkeit zum Störungsregime des natürlichen Ökosystems hat. Um diese These diskutieren zu können, muss etwas ausführlicher auf die Bedeutung von Störungen für dynamische Prozesse eingegangen werden.

Definition Störung

Eine Störung lässt sich sowohl relativ als auch absolut definieren (WHITE & JENTSCH 2001). Nach der Definition von PICKET & WHITE (1985) ist eine Störung jedes verhältnismäßig zeitlich begrenzte Ereignis, das Strukturen eines Ökosystems, einer Gemeinschaft oder einer Population unterbricht und die Substrat- bzw. Ressourcenverfügbarkeit oder die physische Umwelt verändert²⁴. Dabei impliziert eine „Unterbrechung“ (engl. disruption) die Abweichung von einem Normalzustand (VAN DER MAAREL 1993). Eine Störung wird somit relativ als „nicht zur normalen Umwelt von Organismen, Populationen oder zum normalen Haushalt von Ökosystemen gehörender Faktor“ betrachtet (SCHAEFER 1992). Allerdings sind eine „normale“

²⁴ „A disturbance is any relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community, or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment.“

Umwelt bzw. das „normale“ Funktionieren eines Ökosystems schwer definierbar (VAN DER MAAREL 1993), da hier der Betrachtungsmaßstab eine große Rolle spielt (WHITE & JENTSCH 2001).

In der absoluten Definition von Störungen werden dagegen messbare Veränderungen in der Vegetation in den Vordergrund gestellt, unabhängig davon, ob diese Veränderungen „normal“ sind oder nicht. Meist wird hier der Verlust von Biomasse genannt (GRIME 1979²⁵, VAN DER MAAREL 1993, 1996). Obwohl die absolute Definition im Vergleich zu relativen sehr klar erscheint, wirft sie konzeptionelle und pragmatische Fragen auf, z.B. nach dem Umfang der durch Störung veränderten Eigenschaft eines Ökosystems oder nach der Skalenabhängigkeit von Störungseffekten (WHITE & JENTSCH 2001).

Für ein Verständnis von „natürlichen“ oder „störungsbedingten“ Vegetationsdynamiken sind fundierte Kenntnisse der Mechanismen und der natürlichen Grenzen (engl. constraints) des untersuchten Ökosystems nötig. Meist werden als natürliche Grenzen zwei Komponenten genannt: Zum einen die durch die Vegetation nicht veränderbaren Umweltbedingungen (engl. independent environment) wie das Makroklima und die Topographie, und zum anderen die maximal verfügbare Artenzahl (engl. available flora; ACKER 1990). Sprunghafte Veränderungen auf der Ebene der natürlichen Grenzen des Systems wirken sich als Störungen aus. Bei der Unterscheidung zwischen nicht veränderbaren und labilen Umweltbedingungen spielt wiederum die zeitliche und räumliche Maßstabebene eine erhebliche Rolle. So kann sich ein Feuer in einem bestimmten Bestand als Störung auswirken, auf einer höheren Betrachtungsebene jedoch Teil des natürlichen Feuerregimes sein und somit zu den natürlichen Grenzen des Ökosystems gehören (ACKER 1990).

In diesem Sinne ist das Klima des Untersuchungsgebietes zwar zeitlich hochvariabel, in seiner Veränderlichkeit jedoch, die auch extreme Dürre- und Feuchttore umfassen kann, ein Bestandteil der natürlichen Grenzen des Systems. In vergleichbarer Weise ist die Beweidung durch wilde Herbivoren in der ursprünglichen Mopane-Savanne des Untersuchungsgebietes keine Störung des Gesamtsystems, sondern liegt als „Störungsregime“ innerhalb der natürlichen Grenzen.

Um die Frage zu beantworten, inwieweit das Störungsregime unter pastoralnomadischer Nutzung vom „natürlichen“ Regime abweicht, kann das räumliche und zeitliche Ausmaß der Störungsereignisse miteinander verglichen werden. TURNER et al. (1993) schlagen für eine Beurteilung des räumlichen Ausmaßes vor, die gestörte Fläche zur Gesamtfläche des Ökosystems oder der Landschaft in Beziehung zu setzen. Das Kriterium „Räumlicher Maßstab“ in Tab. 9.1 steht entsprechend für den Anteil der Landschaft, der durch einen bestimmten Störungstyp beeinflusst wird: „lokal“ bedeutet einen geringen Anteil, „flächig“ einen hohen Anteil gestörter Fläche. Eine genauere Bestimmung der Flächenanteile konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht geleistet werden.

²⁵ „Disturbance is considered to consist of the mechanisms which limit the plant biomass by causing its partial or complete destruction.“

Zustand	Störquelle	Störung	Räumlicher Maßstab	Frequenz	Intensität	Erholungsmöglichkeit
Natürliches System	Dürre	dito	flächig	selten	BS:hoch GS:sehr hoch	BS: mittel GS: mittel
	Zebras etc.	Beweidung	flächig	± jährlich	GS: mittel	GS: gut
	Giraffen etc.	Verbiss	flächig	häufig	BS: gering	BS: gut
	Elephanten	„Bulldozing“	lokal	selten	BS:sehr hoch	BS: mittel
	Feuer?	dito	eher lokal	selten	BS:sehr hoch GS: mittel	BS: mittel GS: gut
Pastoral-nomadische Nutzung	Dürre	dito	flächig	selten	BS:hoch GS:sehr hoch	BS: mittel GS: mittel
	Rinder	Beweidung	flächig	jährlich	GS: sehr hoch	GS: gering
	Ziegen	Verbiss	flächig	jährlich	BS:gering	BS: gut
	Siedlung	Einschlag, Beweidung	lokal	selten	BS:sehr hoch GS:sehr hoch	BS: mittel GS: gut
Über-nutzung bei hoher Bevölkerungsdichte	Dürre	dito	flächig	selten	BS:hoch GS:sehr hoch	BS: mittel GS: mittel
	Rinder	Beweidung	flächig	jährlich	GS:sehr hoch	GS: gering
	Ziegen	Verbiss	flächig	sehr häufig	BS:mittel	BS: mittel
	Siedlung	Einschlag, Verbiss, Beweidung	lokal	häufig	BS:sehr hoch GS:sehr hoch	BS: gering GS: gering

Tab. 9.1: Vergleich der Störungsregimes in einem natürlichen Savannenökosystem, in einem durch traditionelle pastoralnomadische Nutzung geprägten Ökosystem und in einem übernutzten System. Da ein Teil der Störungstypen eine unterschiedlich intensive Schädigung der Baumschicht (BS) und der Grasschicht (GS) darstellt und die Schichten unterschiedliche Regenerationsfähigkeiten haben, weicht auch die Erholungsmöglichkeit der beiden Schichten in diesen Fällen voneinander ab. Fett hervorgehoben sind Störungen, die ein großes räumliches Ausmaß haben, oder die mittlere bis geringe Erholungsmöglichkeiten bieten. Nähere Erläuterungen siehe Text.

Ähnlich wie bei der Fläche kann nach TURNER et al. (1993) auch die Zeit zwischen einzelnen Störungsereignissen (engl. disturbance interval) in Bezug zur Erholungszeit (engl. recovery interval) gesetzt werden. Eine Erholung ist abgeschlossen, wenn der Zustand vor der Störung wieder erreicht ist. Somit hängt die Erholungszeit von der Intensität der jeweiligen Störung (BÖHMER & RICHTER 1996, 1997) sowie von der Regenerationsfähigkeit des Vegetationselementes ab. Die Beziehung zwischen Störungsfrequenz (disturbance interval) und Erholungszeit (recovery interval) wird in Tab. 9.1 als „Erholungsmöglichkeit“ angegeben. Je lokaler eine Störung ist und je größer die Erholungsmöglichkeit, desto eher ist ein Ökosystem stabil bzw. im dynamischen Gleichgewicht (WHITE & JENTSCH 2001). Bei einer geringen Erholungsmöglichkeit und flächigen Störungen liegt dagegen ein unstabiles System vor, dessen katastrophischer Zusammenbruch wahrscheinlich ist.

Störungsregime im natürlichen und im pastoralnomadisch genutzten System

Die Gegenüberstellung des zeitlichen und räumlichen Ausmaßes der einzelnen Störungstypen in Tab. 9.1 verdeutlicht, dass das Störungsregime unter pastoralnomadischer Nutzung in vielen Aspekten dem natürlichen Störungsregime ähnelt. Außer dem Faktor der Dürren, der durch den Menschen nicht beeinflussbar ist, sind beide Systeme durch flächige, hochfrequente Störungen der Grasschicht (Beweidung) und der Baumschicht (Verbiss) sowie durch lokale und intensive, jedoch niederfrequente Störungen der Baumschicht (durch Elefanten und Feuer einerseits, durch Siedlungstätigkeit andererseits) charakterisiert. Allerdings lässt die Beweidung unter pastoralnomadischer Nutzung aufgrund ihrer höheren Frequenz und Intensität den Arten der Grasschicht deutlich geringere Erholungsmöglichkeiten als eine Beweidung durch wilde Herbivoren.

Dementsprechend werden die ausdauernden Grasarten durch einjährige Arten ersetzt. Einjährige Arten sind an häufige und intensive Störungen durch ihren kurzen Lebenszyklus besonders gut angepasst (r-Strategen, vgl. OKSANEN & RANTA 1992). Weiterhin ist die Baumschicht unter pastoralnomadischer Nutzung auf großen Flächenanteilen durch den Wegfall von Feuer und Elefantenschäden geringeren Störungen ausgesetzt als im natürlichen Ökosystem. Nur in der Umgebung der Siedlungen stellt die menschliche Holznutzung ein ähnliches Störungsmuster dar (vgl. die Diskussion in Kapitel 7.6). Beide Störungsregimes bedingen (nach dem Konzept von TURNER et al. (1993) durch Wechselwirkungen zwischen den gestörten Einzelflächen ein dynamisches Gleichgewicht auf der Betrachtungsebene des Ökosystems.

Störungsregime bei Übernutzung

Bei einer Erhöhung der Bevölkerungszahl und Besatzdichte ist das Störungsregime im Vergleich zum natürlichen System dramatischen Veränderungen unterworfen. Dies betrifft zunächst einen verhältnismäßig kleinen Flächenanteil, nämlich die Gebiete in unmittelbarer Siedlungsnähe. Da die Siedlungen nicht nach einer gewissen Zeit (nach ca. 20 Jahren) aufgelassen werden, erhalten hier weder Baum- noch Grasschicht eine Möglichkeit zur Erholung. Der extreme Rückgang der Produktivität in Siedlungsnähe zwingt jedoch die Menschen mittelfristig, die Nutzung auch großflächig zu intensivieren, was sich vor allem in einer häufigeren und intensiveren Schädigung (sprich: Störung) der Baumschicht durch Verbiss manifestiert. Durch die extrem geringen Erholungszeiten in Siedlungsnähe wird die Stabilität des Systems zerstört, und es kommt schließlich zu seinem Zusammenbruch.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass eine pastoralnomadische Nutzung offenbar tatsächlich durch ein Störungsregime gekennzeichnet ist, das in vielen Aspekten dem natürlichen Störungsregime ähnelt. Dadurch ist die Vegetation an diese Nutzungsform im gewissen Umfang präadaptiert. Die Baumart Mopane ist beispielsweise aufgrund ihrer Toleranz gegenüber Feuer und Elefantenschäden auch besonders einschlagstolerant. Allerdings bestehen auch spezifische Unterschiede im Störungsregime, insbesondere hinsichtlich der schlechteren Erholungsmöglichkeit der Grasschicht unter weidewirtschaftlicher Nutzung. Ausdauernde Arten, die durch ihre Fähigkeit zum Kompensationswachstum optimal an eine Beweidung angepasst wären, werden durch weniger produktive, annuelle Arten ersetzt. Durch den Konsum eines

Großteils der Grasbiomasse werden Feuer, die es im natürlichen System wahrscheinlich gab, aus dem System eliminiert (vgl. SKARPE 1995). Die Implikationen für die langfristige Stabilität des Sekundärökosystems bzw. für die Nachhaltigkeit dieser Nutzungsform werden im Kapitel 10 diskutiert.

9.2.3 Nutzerspezifische Störungsregimes

Im vorigen Abschnitt stand die Frage nach der Gemeinsamkeit der verschiedenen Nutzungen eines Savannenökosystems im Vordergrund. Die divergierenden ökonomischen Interessen der verschiedenen Nutzergruppen führen jedoch auch zu erheblichen ökologischen Unterschieden zwischen den Nutzungsformen. Dies spiegelt sich deutlich im jeweiligen Referenzzustand bzw. im „erwünschten“, durch eine bestimmte Bewirtschaftung erreichten Störungsregime wider (Tab. 9.2).

Nutzergruppe	Ökonomisches Interesse	(Implizites) ökol. Ziel	Erwünschtes Störungsregime
Pastoral-nomaden (Himba)	maximale Produktion schmackhafter Biomasse pro Jahr	Erhalt der Dominanz einjähriger Gräser	lange, intensive Beweidung in der Trockenzeit
Farmer: konservativ	gleichmäßige Produktion von Futterbiomasse	Erhalt der ausdauernden Graspopulationen	extensive, langandauernde Beweidung mit hoher Frequenz
Farmer: Holistic Resource Management	gleichmäßige Produktion von schmackhafter Futterbiomasse	Erhalt der ausdauernden Graspopulationen mit hohem Futterwert	intensive, kurze Beweidung mit niedriger Frequenz (Nachahmung des natürlichen Störungsregimes)
Naturschützer	variabel (Artenvielfalt, Tourismus etc.)	Erhalt eines natürlichen oder „schützenswerten“ (z.B. diversen) Systems	natürliches Störungsregime oder Regime des schützenswerten Systems

Tab. 9.2: Divergierende ökonomische Interessen verschiedener Nutzergruppen im Spiegel der Ökologie. Das „erwünschte“ Störungsregime wird jeweils durch spezielle Maßnahmen der Bewirtschaftung umgesetzt.

Pastoralnomadische Nutzung

Die ökologischen Merkmale eines durch traditionelle pastoralnomadische Nutzung bedingten Störungsregimes sind bereits im vorigen Abschnitt diskutiert worden. Hier soll jedoch die ökonomische Motivation für die implizite Bevorzugung des Regimes beleuchtet werden. Die Hirten des Kaokolandes haben vor allem Interesse an einer jährlich maximierten Produktion von schmackhafter Futterbiomasse (Tab. 9.2). Sie schätzen den Futterwert bestimmter einjähriger Arten deutlich höher ein als den der ausdauernden Arten, die unter einem natürlichen Störungsregime dominieren würden. Ihr Referenzzustand ist somit nicht die natürliche, von ausdauernden Gräsern dominierte Vegetation. Die ausdauernde Gräser sollen im Gegenteil möglichst zugunsten

produktiver Annueiler unterdrückt werden, was am ehesten durch eine lange, intensive Beweidung in der Trockenzeit erreicht wird. Dagegen stellen die Himba offenbar nicht die flächenhafte Verfügbarkeit von Futterbiomasse auch in regenarmen Jahren in den Vordergrund ihres Weidemanagements. Auch die im Vergleich zur natürlichen Vegetation leicht reduzierte Produktivität der Grasschicht wird in Kauf genommen.

Farmnutzung

Die Farmnutzung im südafrikanischen Raum lässt sich in konservatives und „holistisches“ Management untergliedern (Tab. 9.2). Vor allem die konservative Bewirtschaftung kann nur mit Einschränkungen als „erfolgreich“ bezeichnet werden, da ihre Unflexibilität in gewissem Umfang Degradationsrisiken fördert. Beide Nutzungsformen haben als Referenzzustand die natürliche Vegetation und stellen daher den Erhalt der ausdauernden Graspopulationen in den Vordergrund. Diesen Arten wird ein besonders hoher Futterwert zugeordnet (was nicht in allen Fällen korrekt ist, vgl. Kapitel 8.1.1). Weiterhin wird argumentiert, dass nur ausdauernde Gräser in schlechten Regenjahren auf dem Farmgelände eine ausreichende Menge Futter zur Verfügung stellen. Da Farmer in sehr viel geringerem Umfang als Pastoralnomaden horizontal flexibel sind, ist dies ökonomisch auch notwendig. Erreicht wird der Erhalt der ausdauernden Gräser bei einem konservativen Management durch ein vergleichsweise unnatürliches Störungsregime: Eingezäunte Parzellen werden für einen verhältnismäßig langen Zeitraum mit geringer Besatzdichte genutzt.

Die Bedeutung des Störungsregimes für die Stabilität der Vegetation ist im südafrikanischen Raum vor einigen Jahren erkannt und in eine entsprechend ausgerichtete Weidebewirtschaftung umgesetzt worden. Das „Holistic Resource Management“ (SAVORY 1988) versucht die Beweidung durch große Herden wilder Herbivoren nachzuahmen, indem das Vieh für kurze Zeit, aber mit hoher Besatzdichte auf kleinräumigen Parzellen gehalten wird. Dadurch soll verhindert werden, dass die Tiere die besonders schmackhaften Arten der Grasschicht selektieren können, da diese selektive Beweidung langfristig (wie auf konservativ bewirtschafteten Farmen feststellbar) zu einer Verschlechterung der Weidequalität führt. Auf diese Weise werden alle genießbaren Arten auf ähnlich starke Weise beweidet, haben aber auch in den relativ längeren Erholungsphasen die gleichen Regenerationschancen. Bei diesem Ansatz steht wie bei der konservativen Farmbewirtschaftung der Erhalt ausdauernder Gräser im Vordergrund (SQUIRES et al. 1992).

Naturschutz

Im Naturschutz zeichnen sich häufig Zielkonflikte zwischen verschiedenen wünschenswerten Eigenschaften des geschützten Gebietes ab (BEHNKE & SCOONES 1993). Soll ein möglichst natürliches Ökosystem erhalten werden, steht eine hohe Biodiversität im Vordergrund, oder sollen im Naturschutzgebiet Bedingungen geschaffen werden, die es für Touristen attraktiv machen (beispielsweise über den Erhalt einer offenen Savannenlandschaft, in der die Beobachtung von Wildtieren besonders gut möglich ist)? Je nach der Zielvorstellung existiert ein anderer Referenzzustand für die Vegetation des Schutzgebietes, nur selten ist es die natürliche Vegetation. Daher muss über ein bestimmtes Management ein entsprechendes Störungsregime geschaffen werden.

Naturschützer und Weideökologen im südlichen Afrika diskutieren momentan, ob das auf den Erhalt einer naturnahen Vegetation ausgerichtete Weidemanagement für die Zwecke des Naturschutzes adäquat ist. Für eine Maximierung der Diversität und der Variabilität in einem Schutzgebiet scheint es sinnvoller, dass sich verschiedene „Degradationsstadien“ räumlich und zeitlich abwechseln (KREINER & RÖSSNER 1995, RICHARDSON 1998, BREDENKAMP 2001). Dies unterstreicht die Bedeutung eines nutzerabhängigen, „erwünschten“ Störungsregimes (Tab. 9.2). Des weiteren macht die Diskussion deutlich, dass Natur- und Artenschutz erst auf der Ebene einer ganzen Landschaft sinnvoll sind, da erst hier die nötige Heterogenität für den funktionellen Erhalt eines Ökosystems bereitgestellt werden kann (ARNOLD 1995, MOTZKIN et al. 1999).

Nach dem Konzept von TURNER et al. (1993) würde sich für den genannten Naturschutzzweck, die Maximierung der Diversität, am ehesten ein Störungsregime eignen, das eine Stabilität bei hoher Variabilität garantiert. Dies entspricht einem „qualitativen“ dynamischen Gleichgewichtszustand (WHITE et al. 1999, zit. aus WHITE & JENTSCH 2001). Das erwünschte Störungsregime zeichnet sich durch eine bestimmte Kombination aus Erholungsmöglichkeit und Flächenanteil der Störungen aus, wobei zeitliches und räumliches Ausmaß der Störungen einander ungefähr entsprechen müssen (TURNER et al. 1993).

10 Zusammenfassung und Ausblick

10.1 Zusammenfassung

Die vorliegende Dissertation untersucht die Vegetationsveränderungen in einem durch pastoralnomadische Nutzung geprägten Savannenökosystem. Ausgehend von einem Review des aktuellen Forschungsstandes in der Savannen- und Weideökologie wird der zentralen Frage nachgegangen, welche natürlichen und anthropogenen Dynamiken das System charakterisieren. Im Mittelpunkt der Feldarbeiten 1995-1999 stand die Analyse der Vegetation von Gebieten mit unterschiedlicher naturräumlicher Ausstattung und Nutzungsgeschichte mittels der Anlage und Dokumentation von Dauerbeobachtungsflächen, zum Teil unter Beweidungsausschluss. Durch die Zusammenarbeit mit Ethnologen konnten Informationen zur Nutzung des Gebietes in den letzten 100 bis 200 Jahren ausgewertet werden, auf deren Grundlage eine gezielte Auswahl von 50 Untersuchungsflächen in Hinblick auf Intensität, Dauer und Art der Nutzung erfolgte.

An den ausgewählten Standorten wurden vegetationsökologische Daten erhoben. Besonderes Gewicht lag auf der Erfassung abiotischer und anthropogener Umweltfaktoren, um Unterschiede in der Reaktion der Vegetation auf variable Umweltbedingungen (Niederschlag bzw. anthropogene Störungen) herauszuarbeiten. Bei der Grasschicht stand die Etablierungsleistung verschiedener Arten in Abhängigkeit vom Nutzungsdruck und vom saisonalen Regenfall im Vordergrund. Die schnelle Etablierung ausdauernder Gräser auf tiefgründigen Standorten war ein wichtiges Ergebnis der Beweidungsausschlussexperimente. Sie ist ein Beleg für die These, dass die Grasschicht im Kaokoland flächendeckend durch Beweidung überprägt ist.

Als Schlüsselart für das Verständnis der Ökosysteme im Kaokoland gilt die Baumart *Colophospermum mopane* (Mopane), da sie einen Großteil des Gebietes dominiert. Informationen über die Biologie und Demographie von Mopane zu gewinnen war somit essentiell. Eine Literaturrecherche zu dieser Art erbrachte Angaben zu Wachstumsraten sowie zu einer bemerkenswerten Regenerationsfähigkeit dieser Art nach Holzeinschlag. Genauere Daten zu vielen Aspekten der Populationsbiologie, zur Reaktion auf anthropogene Schädigungen und zur natürlichen Bestandesdichte unter den gegebenen Klimabedingungen fehlten jedoch. Im Rahmen dieser Dissertation wurden entsprechende Grundlagen erarbeitet.

Die Daten zu Mopane bildeten die Grundlage für die Analyse der Folgen einer langandauernden intensiven Nutzung in einem alten Siedlungsraum. Aktuelle Degradationserscheinungen in der Baumschicht sowie die rezente Bodenerosion konnten dabei mit einer exogen bedingten Nutzungsintensivierung in den 70er Jahren in Verbindung gebracht werden. Nach einer längeren Phase der Stabilität kam es in diesem Zeitraum, offenbar aufgrund des Überschreitens der Belastbarkeit der sekundären Savanne während einer mehrjährigen Dürre, zum Zusammenbruch des Systems.

Der Ablauf der Vegetations- und Bodenveränderungen in Abhängigkeit von der menschlichen Nutzung wurde in einem dreistufigen Degradationsmodell formuliert.

1. Das natürliche Ökosystem ist eine Mopane-Savanne, das in Abhängigkeit der drei Determinanten Wasserverfügbarkeit, Nährstoffversorgung und Herbivorie eine erhebliche räumliche und zeitliche Schwankungsbreite aufweist. Die Grasschicht wird von ausdauernden Grashorsten dominiert, die optimal an eine Beweidung durch wilde Herbivoren angepasst sind. In der Regenzeit füllen sich die Freiflächen zwischen perennierenden Arten mit einer artenreichen annuellen Vegetation. Die Dynamiken der Grasschicht stehen weitgehend im Zusammenhang mit der hohen Niederschlagsvariabilität.
2. Nach dem Einsetzen der pastoralnomadischen Nutzung wird das primäre Savannenökosystem rasch zu einer Kulturlandschaft umgeformt. Stark genutzten Regenzeitweiden in Siedlungsnähe stehen extensiver genutzte Trockenzeitweiden gegenüber. Ausdauernde Gräser werden auf allen Weiden durch einjährige ersetzt. Damit einhergehend tritt eine beschleunigte Erosion von ca. 25 cm pro Jahrtausend auf (gegenüber einer natürlichen Erosionsrate von weniger als 2 cm/1000 a). Dynamiken in der Grasschicht werden nach Abschluss der reversiblen Transformation wieder durch die hohe Niederschlagsvariabilität des Ökosystems kontrolliert. Die pastoralnomadische Nutzung impliziert ein spezifisches Störungsregime, das in vielen Aspekten dem natürlichen Störungsregime ähnelt. Sämtliche Nutzungsregeln der Himba beziehen sich auf dieses stabile Sekundärstadium; sie gewährleisten offenbar eine nicht nur kurzfristige Nutzung.
3. Der durch externe Gründe ausgelöste Übergang von einer traditionellen Nutzung zu einer Übernutzung führt vor allem in Siedlungsnähe zu dramatischen Veränderungen im Störungsregime. Da die Populationen der Baum- und Grasschicht praktisch keine Erholungsmöglichkeit mehr haben, bricht das dynamische Gleichgewicht des Ökosystems zusammen, und es kommt zu einer massiven Degradation. Diese geht mit einer deutlich verringerten Produktivität der Weideflächen einher. Die Bodenerosionsrate kann Werte von 120 cm pro Jahrtausend übersteigen. Degradierte Flächen finden sich im nordöstlichen Kaokoland bislang nur punktuell in Gebieten mit besonders hoher Bevölkerungsdichte.

Die Himba schätzen nutzungsbedingte Veränderungen der Savannenvegetation anders ein als es die weideökologische Lehrmeinung tut. Gewisse Veränderungen gegenüber dem natürlichen System wie der Verlust ausdauernder Grasarten werden eher positiv beurteilt, solange die Produktivität der Weiden innerhalb akzeptabler Grenzen erhalten bleibt. Allerdings wird auch eine irreversible Schädigung der Standortbedingungen von den Himba kaum wahrgenommen. Offenbar ist diese in der hochvariablen Umwelt des Kaokolandes schwer feststellbar.

10.2 Offene Fragen

Bei der weideökologischen Einschätzung des Weidezustandes im nordöstlichen Kaokoland und bei der Entwicklung eines konzeptionellen Degradationsmodells sind einige grundsätzliche ökologische Fragen offengeblieben (vgl. Abb. 8.4). Diese sollen zum Abschluss dieser Arbeit kurz vorgestellt und, wo möglich, diskutiert werden. Daraus entwickeln sich Perspektiven für künftige Forschungsarbeiten.

10.2.1 Ökologie des natürlichen Ökosystems

Zu einer Rekonstruktion der nutzungsbedingten Veränderungen im Kaokoland sind bessere Informationen über den bisher weitgehend hypothetischen Ausgangszustand der Vegetation erforderlich. Im nordöstlichen Kaokoland existieren allerdings, wie bereits verschiedentlich erwähnt, abgesehen von einigen Hochlagen praktisch keine Flächen mehr, die nicht durch Beweidung überprägt worden sind und auch rezent einer regelmäßigen menschlichen Nutzung unterliegen. Weiterhin haben die Himba gewisse Teile des Untersuchungsgebietes als Schutzgebiete ausgewiesen und nutzen sie nur in Notzeiten. Auch diese Gebiete sind jedoch allenfalls noch als naturnah einzustufen. Daher sind nur indirekte Schlussfolgerungen über die Ökologie des natürlichen Systems möglich. Von besonderem Interesse wäre, in welchen Aspekten sich das natürliche Störungsregime vom anthropogenen Störungsregime unterscheidet und welche Konsequenzen sich daraus für die Stabilität (im Sinne von Resilienz) der beiden Systeme ergeben.

10.2.2 Nachhaltigkeit der pastoralnomadischen Nutzung

Die bereits in der Einleitung aufgeworfene Frage, ob die von den Himba praktizierte Nutzung nachhaltig genannt werden kann, ist im gesamten Verlauf dieser Arbeit nie explizit beantwortet worden. Dieser zentrale Aspekt der vorliegenden weideökologischen Arbeit ist jedoch nicht aus den Augen verloren worden, sondern ihre Beantwortung gestaltete sich immer schwieriger, je mehr Informationen über das Weidesystem des Kaokolandes vorlagen. Daher muss eine Diskussion nun im Schlusskapitel der „Offenen Fragen“ vorgenommen werden.

Nachhaltige Nutzung eines ariden Ökosystems: Die Frage des Schwellenwertes

Lange Zeit glaubten Weideökologen, mit dem Konzept der Tragfähigkeit ein geeignetes Instrumentarium an der Hand zu haben, um allein auf der Grundlage einer „Momentaufnahme“ des untersuchten Ökosystems einen sinnvollen Grenzwert für nachhaltige Landnutzung festlegen zu können. Erst bei Überschreiten dieser Grenze, d.h. ab einer bestimmten Besatzdichte, sollte es zu einer Degradation des Systems kommen (vgl. Kapitel 2.2.5). Inzwischen gilt diese Vorstellung jedoch als unrealistisch. In einer hochvariablen Umwelt, wie sie ein arides Weidesystem darstellt, ist naturgemäß auch die Tragfähigkeit großen Schwankungen unterworfen (BEHNKE & SCOONES 1993).

Die Ergebnisse dieser Arbeit haben jedoch verdeutlicht, dass es offenbar tatsächlich einen gewissen Schwellenwert gibt, bis zu dem das sekundäre Ökosystem resilient ist, und dessen Überschreitung zu einer raschen Veränderung und Degradation des Systems führt. Da dieser Schwellenwert nicht einfach mit einer bestimmten Besatzdichte gleichgesetzt werden kann, stellt sich die Frage, durch welche anderen oder zusätzlichen Merkmale er beschreibbar ist. Entscheidende Faktoren sind offenbar:

- intensive Nutzung sowohl der Grasschicht (Beweidung) als auch der Baumschicht (Verbiss, Holznutzung) über mindestens einige Jahre;
- kurzfristige Diskrepanz zwischen dem Futterangebot und der Futternachfrage, die nur unvollständig durch horizontale oder vertikale Flexibilität des Weidemanagements abgepuffert wird (z.B. während einer Dürre) und daher zu einer extremen Übernutzung der Vegetation führt;
- hohe Anfälligkeit des nackten Bodens für (beschleunigte) Erosion.

Die aufgezählten Faktoren sind bisher noch nicht durch direkte Felddaten belegt, da im Untersuchungszeitraum keine Dürre auftrat. Es bieten sich zwei Möglichkeiten an, die Stellgrößen für das Einsetzen einer Degradation zu bestimmen; beide sollen in den nächsten Jahren in einem Folgeprojekt der vorliegenden Arbeit umgesetzt werden.

Die eine Möglichkeit ist ein kontinuierliches Monitoring der noch nicht degradierten Weideflächen. Diese Herangehensweise geht von der zynisch klingenden, aber leider sehr realistischen Überlegung aus, dass die Besatzdichten im Kaokoland seit der letzten großen Dürre Anfang der 80er Jahre kontinuierlich zugenommen und inzwischen einen historisch belegbaren Maximalwert erreicht haben (BOLLIG 1999). Sollte es im Verlauf der nächsten Jahre zu einer Dürre kommen, so ist ein übernutzungsbedingter Zusammenbruch der Ökosysteme in vielen Gebieten des Kaokolandes vorherzusehen. Die Mechanismen dieser katastrophischen Veränderung könnten durch das Fortsetzen des Monitorings auf den 1995 angelegten Dauerbeobachtungsflächen direkt erfasst werden.

Die zweite Möglichkeit besteht darin, die bisher gewonnenen Untersuchungsergebnisse aus einem vor kurzer Zeit degradierten System (Fallbeispiel Omuhonga) und die Ergebnisse aus einem Ökosystem unter traditioneller Nutzung (Fallbeispiel Omuramba) in ein ökologisches Regelwerk zu übersetzen, das durch ein Simulationsmodell überprüft werden kann.

Nachhaltige Nutzung: Eine Maßstabsfrage

Aus allen ökologischen und ethnologischen Ergebnissen zur Wirtschaftsweise der Himba kann abgeleitet werden, dass es sich hier um eine (1) ressourcenschonende, (2) risikominimierende, (3) produktivitätserhaltende und (4) ökonomisch lebensfähige Weidenutzung handelt, die (5) aufgrund ihrer kulturellen Einbettung eine hohe soziale Akzeptanz aufweist. Somit erfüllt die pastoralnomadische Nutzung offensichtlich sämtliche von SNYMAN (1998:646) genannten Kriterien für Nachhaltigkeit (vgl. Kapitel 2.2.6). Damit scheint die Frage nach der Nachhaltigkeit befriedigend beantwortet.

Allerdings fehlt den von SNYMAN (1998) aufgestellten Kriterien eine zeitliche Maßstabsebene. Insbesondere beim Kriterium der Ressourcenschonung scheint dieses

Manko problematisch. Welcher Zeitraum soll für eine „schonende“ Nutzung der Ressourcen zugrundegelegt werden? Reicht es aus, wenn die Fortführung der pastoralnomadischen Wirtschaftsweise für die nächsten Jahrzehnte oder Jahrhunderte sichergestellt wäre, oder müssen längere Zeiträume berücksichtigt werden? Diese Frage gewinnt praktische Bedeutung vor dem Hintergrund, dass eine pastoralnomadische Nutzung zwangsläufig zur Veränderung des ursprünglichen Ökosystems führt. Ausdauernde Gräser, die bereits während der ersten Niederschläge einen guten Erosionsschutz bieten, werden durch einjährige Arten ersetzt, die naturgemäß erst auskeimen müssen und demzufolge zumindest zu Beginn einer Regenzeit einen deutlich weniger effektiven Erosionsschutz darstellen. Nicht nur auf den intensiv genutzten Regenzeitweiden in Siedlungsnähe, sondern auch auf den Trockenzeitweiden wird es daher, in Übereinstimmung mit den vorläufigen Berechnungen der Erosionsraten, zu einer erheblich beschleunigten Erosion kommen (vgl. Kapitel 7.4.3) sowie zu einer verminderten Resilienz des Ökosystems.

Erst auf lange Sicht bringt dies nachteilige Auswirkungen für die Nutzbarkeit der Ökosysteme mit sich. Auf die eingangs aufgeworfene Frage nach der Nachhaltigkeit pastoralnomadischer Nutzungssysteme muss daher die Antwort gegeben werden, dass es keine empirischen Belege für den langfristigen (!) Erhalt pastoralnomadisch genutzter Sekundär-Ökosysteme gibt. Im Gegenteil sprechen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit eher für eine langsam ablaufende, „schleichende“ Degradation, was im gewissen Widerspruch zur aktuellen Sicht auf pastoralnomadische Nutzungssysteme steht (vgl. Kapitel 2.2.6). Es stellt sich die Frage, ob ähnliche Prozesse auch in heute degradierten bzw. desertifizierten Gebieten im nördlichen Afrika abgelaufen sind und das Nutzungspotential arider Grenzgebiete der Sahara bereits vor Jahrhunderten oder Jahrtausenden reduziert haben.

10.3 Ausblick

Im Kaokoland ist heute eine pastoralnomadische Nutzung analysierbar, die der Nutzung großer Bereiche der südsaharischen Savannen während der vergangenen Jahrtausende sehr nahe kommt. Diese alten Nutzungsformen sind im restlichen afrikanischen Raum durch jüngere Landnutzungsmethoden ersetzt worden bzw. aus ökologischen Gründen nicht mehr existent (LE HOUÉROU 1996, WICKENS 1997). Die vorliegende Arbeit hat erste weideökologische Grundlagen dieses Nutzungssystems erbracht. Zum Verständnis der Dynamiken und Mechanismen sind allerdings noch weitere ökologische Forschungen nötig.

Künftige Arbeiten werden daher vier Schwerpunkte haben: (1) die Fortsetzung des Monitorings der Weideflächen im nordöstlichen Kaokoland, (2) ein „Retrospektives Monitoring“ der Landschaftsveränderungen, (3) die Vervollständigung des Grundlagenwissens über dieses Ökosystem, insbesondere bezüglich der Autökologie und Populationsbiologie einiger Schlüsselarten wie *Colophospermum mopane* und *Stipagrostis uniplumis* sowie bezüglich der Mechanismen im natürlichen System, und (4) die Verknüpfung ökologischer Erkenntnisse mit dem über ethnologische Methoden erarbeiteten ökonomischen Wissen im Rahmen eines Simulationsmodells.

Monitoring

Bei der Fortsetzung des Monitorings sollen auf ausgewählten Dauerbeobachtungsflächen die vorhandenen Datenreihen um weitere drei Jahre ergänzt werden, wobei die Daten für 2001 bereits erhoben sind. Dadurch wird die Zeitreihe, aus der direkte Informationen zu Vegetationsveränderungen in Abhängigkeit von dokumentierten Umweltveränderungen vorliegen, auf neun Jahre verlängert. In Anbetracht des hochveränderlichen Ökosystems der Mopanesavanne, in der die Niederschlagsvariabilität bei über 30 % liegt, ist dies für die Erfassung einer repräsentativen Bandbreite von Niederschlagsbedingungen sowie von gerichteten Veränderungen ein notwendiger Zeitraum. Auch in methodischen Anleitungen zum Monitoring (TRAXLER 1997) wird empfohlen, Zeitreihen grundsätzlich nicht vor einem Beobachtungszeitraum von acht Jahren abzuschließen. Selbst bei diesem Zeitraum ist es möglich, dass noch immer nur gewisse Abschnitte von zyklischen oder linearen Trends beobachtet werden.

Retrospektives Monitoring

Ein wichtiger Aspekt künftiger Arbeiten ist die Rekonstruktion der Landschaftsveränderungen durch pastoralnomadische Nutzung. Dazu sollen Luftbilder von Omuramba und Omuhonga aus den Jahren 1974 und 1996 vergleichend ausgewertet werden. Dieses Verfahren wird in der Vegetationsökologie inzwischen häufig eingesetzt (TRAXLER 1997).

Des Weiteren öffnen auch Augenzeugenberichte und historische Quellen ein Fenster zur Vergangenheit. Sie geben einen einzigartigen Einblick in die sozialen und ökologischen Veränderungen eines Gebietes (ENDFIELD & O'HARA 1999:383). Die Bedeutung schriftlicher Quellen für die Rekonstruktion einer „regionalen Umweltgeschichte“ ist erst in den letzten Jahren erkannt und vor allem in Mittelamerika und Mexiko angewandt worden (BUTZER & BUTZER 1993, O'HARA & METCALFE 1995, BUTZER 1996, ENDFIELD & O'HARA 1997). Abgesehen von einer einzelnen Arbeit über die Kap-Provinz (DEAN & MACDONALD 1994) liegen entsprechende Untersuchungen aus dem südlichen Afrika noch nicht vor.

Eine Rekonstruktion der Umweltgeschichte böte sich über die Auswertung von Reiseberichten hinausgehend (z.B. in SANDER et al. 1998, BECKER 2000, sowie im Kapitel 2.8.1 der vorliegenden Arbeit) in Zusammenarbeit mit Ethnologen und Historikern auch für das Kaokoland an. Da die entsprechenden Daten zum namibischen Teil des Kaokolandes sehr spärlich sind, müsste vor allem auf Quellen aus der portugiesischen Kolonialzeit Angolas zurückgegriffen werden. Dabei ist jedoch zu beachten, dass historische Dokumente ähnlich wie rückblickend verfasste mündliche Zeugnisse durch Subjektivität und Vorurteile geprägt sein können (ENDFIELD & O'HARA 1999:394).

Ökologie des natürlichen Systems

Um Informationen über die natürlichen Grenzen und Mechanismen im natürlichen System zu gewinnen, werden künftig gezielt Weideschutzgebiete der Himba in die Feldarbeiten einbezogen. Weitere Erkenntnisse wird ein Vergleich mit den Mopanesavannen in verschiedenen Nationalparks wie dem Etosha-Nationalpark in Namibia und dem Krüger-Park in Südafrika liefern. Hier kann größtenteils auf existierende Arbeiten

zurückgegriffen werden (z.B. TROLLOPE 1990, NOTT & STANDER 1991, THRASH et al. 1995, TRIPPNER 1996, THRASH 1997, DU PLESSIS 1999).

Modellbildung

Aufgrund der komplexen Dynamik aller ökosystemaren Prozesse kann die Erforschung eines Ökosystems nur dann erfolgreich sein, wenn als Basis der Untersuchungen eine konsistente gedankliche Abbildung der Realität, also eine Modellvorstellung, vorliegt. Diese Modellvorstellung kann häufig nur dann überprüft werden, wenn sie in Simulationsmodelle umgesetzt und die Modellresultate den Messergebnissen gegenübergestellt werden (BRECKLING & REICHE 1996, MATHES et al. 1996, VAN DER MAAREL 1996, GASSMANN et al. 2000). Inzwischen hat sich die Modellierung als ein Standardinstrument zum Verständnis solcher komplexer Forschungsgegenstände etabliert (JOPP & BRECKLING 2001). Auch die im Rahmen der vorliegenden Dissertation erarbeiteten Daten und Modellvorstellungen bieten sich für die Integration in ein Simulationsmodell an. Nach dem Prinzip des „Expertensystems“ (GRIMM & JELTSCH 1996) sind die Beziehungen zwischen den Einzelelementen innerhalb eines Systems qualitativ durch „wenn...dann“ Aussagen beschreibbar. Verbunden werden kann das Expertensystem mit gekoppelten Modellen auf der Prozessebene. Dabei ist nicht beabsichtigt, die Realität detailgetreu nachzubilden, da dies prinzipiell nicht möglich ist (WISSEL 1992); vielmehr geht es darum, genau definierte Wirkzusammenhänge aufzuklären und ihre Verknüpfung innerhalb der ökologischen Beziehungen zu untersuchen.

Eine Modellierung ist insbesondere für die zentrale Frage, ob die aktuelle Nutzung als nachhaltig einzustufen ist, ein sinnvolles und vielversprechendes Werkzeug. Sie ist in enger Kooperation mit Prof. Dr. Christian Wissel vom Umweltforschungszentrum Halle-Leipzig und seiner Arbeitsgruppe sowie mit Prof. Dr. Florian Jeltsch, Universität Potsdam, geplant. Hier werden bereits seit geraumer Zeit vergleichbare Fragestellungen mit Hilfe gitterbasierter Modelle bearbeitet (z.B. WIEGAND et al. 1994, 1995, JELTSCH et al. 1997a, 1997b, 1998, DEAN et al. 1999, WEBER & JELTSCH 2000, GRIMM 2001).

Durch das Instrumentarium der Computersimulation können Prognosen über die Stabilität der Kulturlandschaft bei gleichbleibender und verstärkter Nutzung gegeben werden. Die Simulation verspricht daher gerade für die Überprüfung des Degradationskonzepts zu einem essentiellen Hilfsmittel zu werden. Langfristig ermöglicht sie auch weitergehende Schlussfolgerungen, wie etwa eine Beurteilung der Stabilität unter verschiedenen Klima- und Nutzungsszenarien oder den Vergleich mit anderen Nutzungsformen. Die so geschaffene Möglichkeit, Vorhersagen über anthropogene Veränderungen des Ökosystems zu treffen, eröffnet Chancen für dessen gezielten Schutz sowohl für den Fall, dass die ursprüngliche nomadische Wirtschaftsweise weitgehend beibehalten wird als auch für den Fall eines Nutzungswandels.

11 Literatur

- AARSSSEN, L.W. 1992: Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. – *J. Veg. Sci.* 3: 165-174.
- AARSSSEN, L.W. 2001: On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. – *Basic Appl. Ecol.* 2: 105-114.
- ABEL, N.O.J. & P. BLAIKIE 1989: Land degradation, stocking rates and conservation policies for the communal rangelands of Botswana and Zimbabwe. – *Land Degradation and Rehabilitation* 1: 101-123.
- ABEL, N.O.J. 1993: Reducing Cattle Numbers on Southern African Communal Ranges: Is It Worth It? – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 173-195.
- ABRAMS, P.A. 1990: Ecological vs evolutionary consequences of competition. – *Oikos* 57: 147-151.
- ABRAMSKY, Z. & M.L. ROSENZWEIG 1983: Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. – *Nature* 309: 150-151.
- ACKER, S.A. 1990: Vegetation as a component of a non-nested hierarchy: a conceptual model. – *J. Veg. Sci.* 1: 683-690.
- ACOCKS, J.P.H. 1953: Veld Types of South Africa. – *Mem. Bot. Surv. S. Afr.* 28: 1-192.
- AG BODENKUNDE (Hrsg.) 1994: *Bodenkundliche Kartieranleitung*. – Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und den Geologischen Landesämtern in der BRD, Stuttgart.
- AGNEW, C. & A. WARREN 1996: A framework for tackling drought and land degradation. – *J. Arid Env.* 33: 309-320.
- AGNEW, C. 1990: Spatial aspects of drought in the Sahel. – *J. Arid Env.* 18: 279-293.
- AGNEW, Q.D.Q. 1997: Switches, pulses and grazing in arid vegetation. – *J. Arid Env.* 37: 609-617.
- ALBRECHT, M. H. BERKE, B. EICHHORN, T. FRANK, R. KUPER, S. PRILL, R. VOGELSANG & S. WENZEL 2001: Oruwanje 95/1: a late Holocene stratigraphy in north-western Namibia. – *Cimbebasia* 17: in press.
- ALEXANDER, J. 1978: Frontier studies and the earliest farmers in Europe. – In: GREEN, D., C. HASELGROVE & M. SPRIGGS (eds.): *Social Organisation and Settlement*. BAR International Series 47, British Archaeological Reports, Oxford: 13-29.
- ALEXANDER, J. 1984: Early frontiers in Africa. – In: HALL, M., G. AVERY, D.M. AVERY, M.L. WILSON & A.J.B. HUMPHREYS (eds.): *Frontiers: Southern African Archaeology Today*. British Archaeological Reports 207, Oxford: 12-23.
- ALIZAI, H.U. & L.C. HULBERT 1970: Effects of soil texture on evaporative loss and available water in semi-arid climates. – *Soil Science* 110: 328-332.
- ALLEN, T.F.H. & T.W. HOEKSTRA 1990: The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. – *J. Veg. Sci.* 1: 5-12.
- ANONYMUS 1998: *Geology of Namibia*. – Namibian Ministry of Mines and Energy, Windhoek.
- ARGAW, M., D. TEKETAY & M. OLSSON 1999: Soil seed flora, germination and regeneration patterns of woody species in an Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. – *J. Arid Env.* 43: 411-435.
- ARNOLD, G.W. 1995: Incorporating landscape pattern into conservation programs. – In: HANSSON, L., L. FAHRIG & G. MERRIAM (eds.): *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London: 309-337.
- ASH, A.J. & J.G. MCIVOR 1998: How season of grazing and herbivore selectivity influence monsoon tall-grass communities of northern Australia. – *J. Veg. Sci.* 9: 123-132.
- AUCAMP, A.J., J.E. DANCKWERTS & N.M. TANTON 1992: Range monitoring in South Africa: a broad perspective. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 8-10.

- AUGUSTINE, D.J. & S.J. MCNAUGHTON 1998: Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. – *J. Wildlife Manag.* 62: 1165-1183.
- AUSTIN, M.P. 1990: Community Theory and Competition in Vegetation. – In: GRACE, J. & D. TILMAN (eds.): *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, New York: 215-238.
- AYANTUNDE, A.A., P. HIERNAUX, S. FERNÁNDEZ-RIVERA, H. VAN KEULEN & H.M. UDO 1999: Selective grazing by cattle on spatially and seasonally heterogeneous rangeland in Sahel. – *J. Arid Env.* 42: 261-279.
- AYOUB, A.T. 1998: Extent, severity and causative factors of land degradation in the Sudan. – *J. Arid Env.* 38: 397-409.
- BAAS, P. & R.E. VETTER 1989: Growth rings in tropical trees. – *Int. Assoc. Wood Anat. Bull.* 10: editorial.
- BACKHAUS, K., B. EHRLICH, W. PLINKE & R. WEIBER 1996: *Multivariate Analysemethoden. Eine anwendungsorientierte Einführung* (7. Auflage). – Springer, Berlin.
- BAHARAV, D. & M.L. ROSENZWEIG 1985: Optimal foraging in Dorcas gazelles. – *J. Arid Env.* 9: 167-171.
- BAKKER, J.P., H.OLFF, J.H. WILLEMS & M. ZOBEL 1996: Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? – *J. Veg. Sci.* 7: 147-156.
- BAKKER, J.P., J. DE LEEUW & S.E. VAN WIEREN 1983: Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep grazing. – *Vegetatio* 55: 153-161.
- BARNES, D.L. 1982: Management Strategies for the Utilization of Southern African Savanna. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 626-656.
- BARNES, D.L., N.F.G. RETHMAN, B.H. BEUKES & G.D. KOTZE 1984: Veld composition in relation to grazing capacity. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 1: 16-19.
- BARNES, G.R., D.I. BRANSBY & N.M. TAINTON 1987: Fertilization of southern tall grassveld of Natal: Effects on botanical composition and utilization under grazing. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 4: 63-67.
- BARROSO, F.G., C.L. ALADOS & J. BOZA 1995: Food selection by domestic goats in Mediterranean arid shrublands. – *J. Arid Env.* 31: 205-217.
- BARROW, E. 1988: Trees and pastoralists: the case of the Pokot and Turkana. – *Social Forestry Network Paper 6b*, ODI, London.
- BARTELS, G.B., B.E. NORTON & G.K. PERRIER 1993: An Examination of the Carrying Capacity Concept. – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 89-103.
- BARTOLOME, J.W. 1979: Germination and seedling establishment in California annual grassland. – *J. Ecol.* 67: 273-281.
- BATTERBURY, S.P.J. & A.J. BEBBINGTON 1999: Environmental histories, access to resources and landscape change: an introduction. – *Land Degrad. Develop.* 10: 279-289.
- BAUMANN, H. 1975: Die Südwest-Bantu-Provinz. – In: BAUMANN, H. (Hrsg.): *Die Völker Afrikas und ihre traditionellen Kulturen*. Fritz Steiner Verlag, Wiesbaden: 473-511.
- BECKER, T. & N. JÜRGENS 2001: Vegetationsökologische Untersuchungen im Kaokoland, Nord-West Namibia. – *Kölner Geographische Arbeiten* 14: in press.
- BECKER, T. 2000: Muster der Vegetation und ihre Determinanten in einem desertifikationsgefährdeten Raum im Nordwesten Namibias (Kaokoland). – *Dissertation an der Universität zu Köln, Köln*.
- BEGON, M. J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND 1991: *Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. – Birkhäuser Verlag, Basel.

- BEHNKE JR., R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.) 1993: Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas. – Overseas Development Institute, London.
- BEHNKE, R.H. & I. SCOONES 1993: Rethinking Range Ecology: Implications for Rangeland Management in Africa. – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas. Overseas Development Institute, London: 1-30.
- BEIERKUHNEIN, C. & A. SCHULTE 2000: Plant Functional Types: Einschränkungen und Möglichkeiten funktionseller Klassifikationsansätze in der Vegetationsökologie. – In: KURT JAX (Hrsg.): Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie. Peter Lang, Frankfurt/M.: 45-64.
- BEIERKUHNEIN, C. 1997: Numerische Methoden in der Vegetationskunde. – Unveröff. Seminarmanuskript, Universität Bayreuth, Bayreuth.
- BEIERKUHNEIN, C. 1998: Biodiversität und Raum. – Die Erde 128: 81-101.
- BELL, R.H.V. 1982: The Effect of Soil Nutrient Availability on Community Structure in African Ecosystems. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): Ecology of Tropical Savannas. Springer, Berlin: 193-216.
- BELL, R.H.V. 1985: Carrying capacity and offtake quotas. – In: BELL, R.H.V. & M. MCSHANE CALUZI (eds.): Conservation and Wildlife Management in Africa. US Peace Corps, Washington:.
- BELSKY, A.J. 1986: Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. – Am. Nat. 127: 870-892.
- BELSKY, A.J. 1987: The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. – Am. Nat. 129: 777-783.
- BELSKY, A.J. 1992: Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. – J. Veg. Sci. 3: 187-200.
- BELSKY, A.J., W.P. CARLSON, C.L. JENSEN & G.A. FOX 1993: Overcompensation by plants: Herbivore optimization or red herring? – Evol. Ecol. 7: 109-121.
- BERGSTRÖM, R. 1992: Browse characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. – J. Veg. Sci. 3: 315-324.
- BERGSTRÖM, R., C. SKARPE & K. DANELL 2000: Plant responses and herbivory following simulated browsing and stem cutting of *Combretum apiculatum*. – J. Veg. Sci. 11: 409-414.
- BESLER, H. 1992: Geomorphologie der ariden Gebiete. – Wissenschaftl. Buchgesellschaft, Darmstadt.
- BIERBAUM, V. 2000: Modellierung der Dynamik einer ursprünglichen *Colophospermum mopane*-Savanne im Kaokoland (Namibia). – Unveröff. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg, Marburg.
- BILBAO, B., R. BRAITHWAITE, C. DALL'AGLIO, B. DIAS, A. MOREIRA, P. OLIVEIRA, J.F. RIBEIRO & P. STOTT 1996: Biodiversity, Fire, and Herbivory in Tropical Savannas. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective. Springer, Berlin: 197-203.
- BILLÉ, J.C., ASSEFA ESHETE & M. CORRA 1983: Ecology and ecosystems of the Borana deep wells area. – Joint Ethiopian Pastoral Systems Study Research Report No.13. ILCA, Addis Abbeba.
- BIRD, M.I. & J.A. CALI 1998: A million-year record of fire in sub-Saharan Africa. – Nature 394: 767-769.
- BÖHMER, H.J. & M. RICHTER 1996: Regeneration - Versuch einer Typisierung und zonalen Ordnung. – Geographische Rundschau 48: 626-632.
- BÖHMER, H.J. & M. RICHTER 1997: Regeneration of plant communities - an attempt to establish a typology and a zonal system. – Plant Research and Development 45: 74-88.
- BÖHMER, H.J. 1997: Zur Problematik des Mosaik-Zyklus-Begriffes. – Natur und Landschaft 72: 333-338.
- BOLLIG, M. & A. SCHULTE 1999: Environmental Change and Pastoral Perceptions: Degradation and Indigenous Knowledge on Two African Pastoral Communities. – Human Ecology 27: 493-514.

- BOLLIG, M. & J.B. GEWALD 2000: People, Cattle and Land. Transformation of a southwest African Pastoral Society. – Köppe Verlag, Köln.
- BOLLIG, M. 1995: The veterinary system of the pastoral Pokot. – *Nomadic Peoples* 36/37: 17-34.
- BOLLIG, M. 1997: Risk and Risk Minimisation among Himba Pastoralists in Northwestern Namibia. – *Nomadic Peoples* 1: 66-89.
- BOLLIG, M. 1998a: Power & Trade in Precolonial & Early Colonial Northern Kaokoland. – In: HAYES, P., J. SILVESTER, M. WALLACE & W. HARTMANN (eds.): *Namibia under South African Rule: Mobility & Containment 1915-46*. James Currey, Oxford: 175-193.
- BOLLIG, M. 1998b: The colonial encapsulation of the north-western Namibian pastoral economy. – *Africa* 68: 506-536.
- BOLLIG, M. 1999: Risk management in a hazardous environment. Comparative study of two pastoral societies (Pokot, North-West Kenya, and Himba, North-West Namibia). – Unpubl. Habilitation Thesis, University of Cologne, Köln.
- BOND, W.J. 1983: On alpha diversity and the richness of the Cape flora: a study in southern Cape Fynbos. – In: KRUGER, F.J., D.T. MITCHELL & J.U.M. JARVIS (eds.): *Mediterranean Type Ecosystems: the Role of Nutrient*. Springer, Berlin: 337-356.
- BOONZAIER, E.A., M.T. HOFFMAN, F.M. ARCHER & A.B. SMITH 1990: Communal land use and the "tragedy of the commons": some problems and development perspectives with specific reference to semi-arid regions of southern Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 7: 371-380.
- BOOYSEN, P. DE V. & N.M. TANTON & B.D. FORAN 1975: An economic solution to the grazing management dilemma. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 10: 77-83.
- BOSCH, O.J.H. & F.P. JANSE VAN RENSBURG 1987: Ecological status of species on grazing gradients in the shallow soils of the Western grassland biome in South Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 4: 143-147.
- BOSCH, O.J.H. & H.G. GAUCH 1991: The use of degradation gradients for the assessment and ecological interpretation of range condition. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 8: 138-145.
- BOSCH, O.J.H. & K. KELLNER 1991: The use of a degradation gradient for the ecological interpretation of condition assessments in the western grassland biome of southern Africa. – *J. Arid Env.* 17: 21-29.
- BOSCH, O.J.H. 1989: Degradation of the semi-arid grasslands of southern Africa. – *J. Arid Env.* 16: 165-175.
- BOSCH, O.J.H., F.P. JANSE VAN RENSBURG & S. DU T. TRUTER 1987: Identification and selection of benchmark sites in litholitic soils of the Western Grassland Biome of South Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 4: 59-62.
- BOSSDORF, O., F.SCHURR & J. SCHUMACHER 2000: Spatial patterns of plant association in grazed and ungrazed shrublands in the semi-arid Karoo, South Africa. – *J. Veg. Sci.* 11: 253-258.
- BOUDET, G. 1983: Systèmes de production d'élevage au Sénégal; étude du couvert herbacé, compte-rendu de fin d'étude. – IEMVT, Maisons-Alfort.
- BRAITHWAITE, R. 1996: Biodiversity and Fire in the Savanna Landscape. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 121-140.
- BRANSON, F.A., G.F. GIFFORD, K.G. RENARD & R.F. HADLEY 1981: *Rangeland hydrology*. – Kendall/Hunt Publishing, Toronto.
- BRAUNE, E. & U. LOOSER 1989: Cost impacts of sediments in South African rivers. – *Sediment and Environment Symposium*, Baltimore.
- BRECKLING, B. & E.-W. REICHE 1996: Modellierungstechniken in der Ökosystemforschung - eine Übersicht. – *EcoSys* 6: 17-26.
- BREDENKAMP, G.J. 2001: Analysis of habitat and capacity of vegetation for large herbivores in African Nature Reserves. – Key Lecture on the 44th IAVS Symposium (03.08.2001), Freising-Weißenstephan.

- BREUER, M. 1997: Über den Aufbau einer vegetationskundlichen Datenbank. – *EcoSys* 6: 91-102.
- BRISKE, D.D. & HENDRICKSON, J.R. 1998: Does selective defoliation mediate competitive interactions in a semiarid savanna? A demographic evaluation. – *J. Veg. Sci.* 9: 611-622.
- BROMILOW, C. 1995: *Problem Plants of South Africa*. – Briza Publicasies, Arcadia, Pretoria.
- BRONNER, G. 1990: *Vegetation and Land Use in the Mathews Range Area, Samburu-District, Kenya*. – *Dissert. Bot.* 160: 1-182.
- BRUNOTTE, E. & H. SANDER 2000a: Loess accumulation and soil formation in Kaokoland (Northern Namibia) as indicators of Quarternary climatic change. – *Global and Planetary Change* 26: 67-75.
- BRUNOTTE, E. & H.SANDER 2000b: Bodenerosion in lößartigen Sedimenten Nordnamibias (Becken von Opuwo) hervorgerufen durch Gullybildung und Mikropedimentation. – *Z. Geomorph. N. F.* 44: 249-267.
- BRYANT, J.P., P.B. REICHARDT & T.P. CLAUSEN 1992: Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. – *J. Range Manage.* 45: 18-24.
- BULLA, L. 1996: Relationships Between Biotic Diversity and Primary Production in Savanna Grasslands. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 97-117.
- BURROWS, C.J. 1990: *Processes of vegetation change*. – Unwin Hyman, London.
- BUTZER, K.W. & F.K. BUTZER 1993: The sixteenth-century environment of the Central Mexican Bajío: Archival reconstruction from Colonial land grants and the question of the ecological impact. – In: MATTHEWSON, K. (ed.): *Culture, Form and Place. Geoscience and Man*, Louisiana State University, Baton Rouge, L.A.: 89-124.
- BUTZER, K.W. 1996: Ecology in the long view: settlement histories, agrosystemic strategies, and ecological performance. – *J. Field Archaeol.* 23: 141-150.
- BUYS, M.H., J.S. MARITZ, C. BOUCHER & J.J.A. VAN DER WALT 1994: A model for species-area relationships in plant communities. – *J. Veg. Sci.* 5: 63-66.
- CALL, C.A. & B.A. ROUNDY 1991: Perspectives and processes in revegetation of arid and semiarid rangelands. – *J. Range Manage.* 44: 543-549.
- CAMPBELL, B.D., D.M. STAFFORD SMITH & A.J. ASH 1999: A rule-based model for the functional analysis of vegetation change in Australasian grasslands. – *J. Veg. Sci.* 10: 723-730.
- CARTER, A.J. & O'CONNOR, T.G. 1991: A two-phase mosaic in a savanna grassland. – *J. Veg. Sci.* 2: 231-2236.
- CAUGHLEY, G. 1979: What is this thing called carrying capacity? – In: ROYCE, M.S. & L.D. HAYDEN (eds.): *North American elk: ecology, behaviour and management*. University of Wyoming, Wyoming.
- CAUGHLEY, G.C. 1976: The elephant problem: an alternative hypothesis. – *East African Wildlife Journal* 14: 265-283.
- CHAPPEL, C. 1993: *The Ecology of Sodic Sites in the Eastern Transvaal Lowveld*. – Unpubl. MSc Thesis, University of Witwatersrand, Johannesburg.
- CHIARUCCI, A., J.B. WILSON, B.J. ANDERSON & V. DE DOMINICIS 1999: Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? – *J. Veg. Sci.* 10: 35-42.
- CHOINSKI, J.S. & J.M. TUOHY 1991: Effects of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. – *Annals of Botany* 68: 227-233.
- CHRISTIAN, I., B. WOHLLEBER & W. OPITZ VON BOBERFELD 1996: Die Flächentransekte: Eine Methode zur Beurteilung arider und semi-arider Weiden. – *Angew. Bot.* 70: 113-118.
- CLEMENTS, F.E. 1916: *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. – Carnegie Institution of Washington Pub. 242, Washington, D.C.
- COE, K.H. 1991: Effects of thinning on *Colophospermum mopane* in an indigenous woodland setting. – *Journal of the forestry association of Botswana* : 47-57.

- COE, M.J., D.H. CUMMING & J. PHILLIPSON 1976: Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. – *Oecologia* 22: 341-354.
- COLE, L.C. 1949: The measurement of interspecific association. – *Ecology* 30: 411-424.
- COLE, M.M. 1982: The Influence of Soils, Geomorphology and Geology on the Distribution of Plant communities in Savanna Ecosystems. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 145-174.
- COLE, M.M. 1986: *The Savannas: Biogeography and Botany*. – Academic Press, London.
- COLE, T.C.H. 1994: *Taschenwörterbuch der Botanik: deutsch-englisch / A pocket dictionary of botany*. – Thieme, Stuttgart.
- COLLINS, S.L. 1995: The measurement of stability in grasslands. – *Trees* 10: 95-96.
- Commission, Harare: 226-230.
- CONNELL, J.H. & W.P. SOUSA 1983: On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. – *Am. Nat.* 121: 789-824.
- CONNELL, J.H. 1990: Apparent versus "Real" Competition in Plants. – In: GRACE, J.B. & D. TILMAN (eds.): *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, New York: 9-26.
- CONNOR, E.F. & E.D. MCCOY 1979: The statistics and biology of the species-area relationship. – *Am. Nat.* 113: 791-833.
- COPPOCK, D.L. 1993: Vegetation and Pastoral Dynamics in the Southern Ethiopian Rangelands: Implications for Theory and Management. – In: BEHNKE, R.H. JR., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium*. Overseas Development Institute, London: 42-61.
- COPPOCK, D.L., J.E. ELLIS & D.M. SWIFT 1988: Seasonal patterns of activity, travel and water intake for livestock in South Turkana, Kenya. – *J. Arid Env.* 14: 319-331.
- CORNELIUS, J.M. & J.F. REYNOLDS 1991: On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. – *Ecology* 72: 2057-2070.
- COTTRELL, T.R. 1996: Use of Plant Strategy Ordination, DCA and ANOVA to elucidate relationships among habitats of *Salix planifolia* and *Salix monticola*. – *J. Veg. Sci.* 7: 237-246.
- COUGHENOUR, M.B. 1991: Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. – *J. Range Manage.* 44: 530-542.
- COUGHENOUR, M.B., D.L. COPPOCK, J.E. ELLIS 1990: Herbaceous forage variability in an arid pastoral region of Kenya: importance of topographic and rainfall gradients. – *J. Arid Env.* 19: 147-159.
- COUGHENOUR, M.B., J.E. ELLIS, D.M. SWIFT, D.L. COPPOCK, K. GALVIN, J.T. MCCABE & T.C. HART 1985: Energy Extraction and Use in a Nomadic Pastoral Ecosystem. – *Science* 230: 619-625.
- COWLING, R.M., P. W. RUNDEL, P.G. DESMET & K.J. ESLER 1998: Extraordinary high regional-scale plant diversity in southern African arid lands: subcontinental and global comparisons. – *Diversity and Distributions* 4: 27-36.
- CRAVEN, P. (ed.) 1999: *A Checklist of Namibian Plant Species*. – Southern African Botanical Diversity Network Report No. 7 SABONET, Windhoek.
- CRAVEN, P. 1998: Checklist: Kaokoveld. – Unpubl. Manuscript, Windhoek.
- CUMMING, D.H.M. 1982: The Influence of Large Herbivores on Savanna Structure in Africa. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 217-245.
- DANCKWERTS, J.E. & C.J. VAN ROOYEN 1980: Maximum profitability as a criterion for optimisation of utilisation intensity. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 15: 53-57.
- DANCKWERTS, J.E. & G.C. STUART-HILL 1987: Adaptation of a decreaser and an increaser grass species to defoliation in semi-arid grassveld. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 4: 68-73.
- DANCKWERTS, J.E. & G.C. STUART-HILL 1988: The effect of severe drought and management after drought on the mortality and recovery of semi-arid grassveld. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 5: 218-222.
- DANIN, A. 1996: Adaptations of *Stipagrostis* species to desert dunes. – *J. Arid Env.* 34: 297-311.

- DARGIE, T.C.D. & M.A. EL DEMERDASH 1991: A quantitative study of vegetation-environment relationships in two Egyptian deserts. – *J. Veg. Sci.* 2: 3-10.
- DARKOH, M.B.K. 1998: The nature, causes and consequences of desertification in the drylands of Africa. – *Land Degrad. Develop.* 9: 1-20.
- DAY, A.D. & K.L. LUDEKE 1993: *Plant Nutrients in Desert Environments*. – Springer, Berlin.
- DE LEEUW, P. & J.C. TOTHILL 1993: The Concept of Rangeland Carrying Capacity in Sub-Saharan Africa- Myth or Reality. – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 77-88.
- DE LEEUW, P.D., L. DIARRA & P. HIERNAUX 1993: An Analysis of Feed Demand and Supply for Pastoral Livestock: The Gourma Region of Mali. – In: BEHNKE, R.H. JR., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 136-152.
- DE RIDDER, N. & H. BREMAN 1993: A New Approach to Evaluating Rangeland Productivity in Sahelian Countries. – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 104-117.
- DE SOYZA, A.G., W.G. WHITFORD, J.E. HERRICK, J.W. VAN ZEE & K.M. HAVSTAD 1998: Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. – *J. Arid Env.* 39: 101-112.
- DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON 1984: *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. – Springer, Berlin.
- DEAN, W.R.J. & I.A.W. MACDONALD 1994: Historical changes in stocking rates of livestock as a measure of semi-arid and arid rangeland degradation in the Cape Province, South Africa. – *J. Arid Env.* 26: 281-298.
- DEAN, W.R.J., M.T. HOFFMAN, M.E. MEADOWS & S.J. MILTON 1995: Desertification in the semi-arid Karoo, South Africa: review and reassessment. – *J. Arid Env.* 30: 247-264.
- DEAN, W.R.J., S.J. MILTON & F. JELTSCH 1999: Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. – *J. Arid Env.* 41: 61-78.
- DEKKER, B. & G.N. SMIT 1996: Browse production and leaf phenology of some trees and shrubs in different *Colophospermum mopane* savanna communities. – *Afr. J. Range For. Sci.* 13: 15-23.
- DEKKER, B. 1998: Calculating stocking rates for game ranches: substitution rations for use in the Mopani Veld. – *Afr. J. Range For. Sci.* 14: 62-67.
- DENNELL, R. 1985: The hunter-gatherer / agricultural frontier in prehistoric temperate Europe. – In: GREEN, S. & S.M. PERLMAN (eds.): *The Archaeology of Frontiers and Boundaries*. Academic Press, New York: 113-140.
- DONALDSON, C.H. 1979: Goats and/or cattle on Mopani Veld. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 14: 119-123.
- DU PLESSIS, W.P. 1999: Linear regression relationship between NDVI, vegetation and rainfall in Etosha National Park, Namibia. – *J. Arid Env.* 42: 235-260.
- DU TOIT, J.T., J.P. BRYANT & K. FRISBY 1990: Regrowth and palatability of *Acacia* shoots following pruning by African savanna browsers. – *Ecology* 71: 149-154.
- DU TOIT, P.C.V. 1995: The grazing index method of range condition assessment. – *Afr. J. Range For. Sci.* 12: 61-67.
- DUBLIN, H.T., A.R.E. SINCLAIR, S. BOUTIN, E. ANDERSON, M. JAGO & P. ARCESE 1990: Does competition regulate ungulate populations? Further evidence from the Serengeti, Tanzania. – *Oecologia* 82: 283-288.
- DYKSTERHUIS, E.J. 1949: Condition and Management of Range Land Based on Quantitative Ecology. – *J. Range Manage.* 2: 104-115.

- EDWARDS, P.J. 1984: The Use of Fire as a Management Tool. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds.): Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. Springer, Berlin: 349-362.
- EICHHORN, B. & N. JÜRGENS 2001a: The contribution of charcoal analysis to the late Pleistocene and Holocene vegetation history of northwestern Namibia. – *Africa Oecologica* : in prep.
- EICHHORN, B. & N. JÜRGENS 2001b: Vegetationsgeschichte und Nutzung pflanzlicher Ressourcen im Kaokoland - Stabilität oder Wandel? – *Kölner Geographische Arbeiten* 14: in press.
- ELLIS, J.E. 1995: Climate Variability and Complex Ecosystem Dynamics: Implications for Pastoral Development. – In: SCOONES, I. (ed.): Living with Uncertainty: New Directions in Pastoral Development in Africa. Intermediate Technology Publications Ltd., London: 37-46.
- ELLISON, L. 1960: Influence of grazing on plant succession of rangelands. – *Bot. Rev.* 26: 1-78.
- ELTON, C.S. 1958: The Ecology of Invasion by Animals and Plants. – Methuen, London.
- ENDFIELD, G.H. & S.L. O'HARA 1997: Conflicts over water in "The Little Drought Age" in central México. – *Environment and History* 3: 255-272.
- ESPIGARES, T. & B. PECO 1993: Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. – *J. Veg. Sci.* 4: 189-194.
- EWEG, H.P.A., R. VAN LAMMEREN, H. DEURLOO & Z. WOLDU 1998: Analysing degradation and rehabilitation for sustainable land management in the highlands of Ethiopia. – *Land Degrad. Develop.* 9: 529-542.
- EYLES, P.A. 1971: The Effect of Soil Conditions and Rhizobium Treatment on the Growth and Nitrogen Content of *Colophospermum mopane*. – Unpubl. BSc Thesis, University of Witwatersrand, Johannesburg.
- FAO (ed.) 1974: Soil Map of the World, Vol. I: Legend, Vol. V: Africa south of the Equator. – FAO-UNESCO, Rom.
- FISCHER, A. & S. KLOTZ 1996: Zusammenstellung von Begriffen, die in der Vegetations-Dauerbeobachtung eine zentrale Rolle spielen. – Unveröff. Manuskript, Vorlage zur Diskussion auf der 2. Arbeitstagung Vegetationsdynamik 25.-27.07.96.
- FITZPATRICK, E.A. 1986: An Introduction to Soil Science. – Longman Scientific & Technical, Essex.
- FORAN, B.D., N.M. TAINTON & P.DE V. BOOYSEN 1978: The development of a method for assessing veld condition in three grassveld types in Natal. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 13: 27-33.
- FORTIN, M.-J. 1999: Effects of quadrat size and data measurement on the detection of boundaries. – *J. Veg. Sci.* 10: 43-50.
- FOURIE, J.H., G.J. REDELINGHUYS & D.P.J. OPPERMAN 1984: The influence of stocking rate and grazing system on plant basal cover and botanical composition of veld in the northern Cape. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 1: 20-24.
- FRATKIN, E. 1997: Pastoralism; Governance and development issues. – *Annual Reviews in Anthropology* 26: 235-261.
- FRIEDEL, M.H. 1988: The development of Veld Assessment in the Northern Transvaal savanna. II. Mixed bushveld. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 5: 55-63.
- FRIEDEL, M.H. 1991: Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. – *J. Range Manage.* 44: 422-426.
- FRITZ, H. & P. DUNCAN 1994: On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. – *Proc. Roy. Soc. London* 256: 77-82.
- FROST, P. E. & F. ROBERTSON 1987: The ecological effects of fire in savannas. – In: WALKER, B.H. (ed.): Determinants of Tropical Savannas. ISCU Press, Miami: 93-140.
- FROST, P. E. MEDINA, J.-C. MENAULT, O.SOLBRIG, M. SWIFT & W. WALKER 1986: Responses of savannas to stress and disturbances. – *Biol. Intern.* 10: 1-82.
- FROST, P.G.H 1984: The Response and Survival of Organisms in Fire-Prone Environments. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds.): Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. Springer, Berlin: 273-310.

- FROST, P.G.H. 1987: Damage to mopane, *Colophospermum mopane*, in relation to elephant density in Kariba (Zimbabwe). – Unpubl. Report, Department of Biological Sciences, University of Zimbabwe, Harare.
- FUHLENDORF, S.D. & F.E. SMEINS 1997: Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. – *J. Veg. Sci.* 8: 819-828.
- FULS, E.R. 1992: A technique for objective habitat condition assessments in rangelands. – *J. Arid Env.* 22: 195-198.
- FULS, E.R. 1992: Ecosystem modification created by patch-overgrazing in semi-arid grasslands. – *J. Arid Env.* 23: 59-69.
- GALATY, J. & D.L. JOHNSON (eds.) 1990: *The World of Pastoralism*. – Guilford, New York.
- GASSMANN, F., F. KLÖTZLI & G.-R. WALTHER 2000: Simulation of observed types of dynamics of plants and plant communities. – *J. Veg. Sci.* 11: 397-408.
- GAUCH, H.G. 1982: *Multivariate analysis in community ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- GIBBS RUSSELL, G.E. 1987: Preliminary floristic analysis of the major biomes in southern Africa. – *Bothalia* 17: 213-227.
- GIBBS RUSSELL, G.E., L. WATSON, M. KOEKEMOER, L. SMOOK, N.P. BARKER, H.M. ANDERSON & M.J. DALLWITZ 1990: Grasses of southern Africa. – *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* No. 58. National Botanical Institute, Pretoria.
- GIESS, W. 1971: A preliminary vegetation map of South West Africa. – *Dinteria* 4: 5-114.
- GIESS, W. 1998: A preliminary vegetation map of Namibia (3. Aufl.). – *Dinteria* 4: 5-114.
- GITAY, H. & I.R. NOBLE 1997: What are functional types and how should we seek them? – In: SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.): *Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge: 3-19.
- GLATZLE, A. 1990: *Weidewirtschaft in den Tropen und Subtropen*. – Ulmer, Stuttgart.
- GLAVAC, V. 1996: *Vegetationsökologie: Grundfragen, Aufgaben, Methoden*. – Gustav Fischer, Jena.
- GLEASON, H.A. 1922: On the relationship between species and area. – *Ecology* 3: 158-162.
- GOLDBERG, D.E. & T.K. RAJANIEMI 2001: Plant-plant interactions, productivity, and community diversity. – Lecture on the 44th IAVS Symposium (30.07.2001), Freising-Weißenstephan.
- GÓMEZ SAL, A., J.M. REY BENAYAS, A. LÓPEZ-PINTOR & S. REBOLLO 1999: Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. – *J. Veg. Sci.* 10: 365-370.
- GORDON, I.J. & W. K. LINDSAY 1990: Could mammalian herbivores "manage" their resources? – *Oikos* 59: 270-280.
- GOUGH, L., J.B. GRACE & K.L. TAYLOR 1994: The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. – *Oikos* 70: 271-279.
- GRABHERR, G. & L. SCHULZ 1982: Bestimmung der pflanzlichen Biomasse und Produktion mit der Erntemethode und Bestimmung des Blattflächenindex. – In: JANETSCHEK, H. (Hrsg.): *Ökologische Feldmethoden*. Eugen Ulmer, Stuttgart: 62-72.
- GRACE, J.B. 1990: On the Relationship between Plant Traits and Competitive Ability. – In: GRACE, J.B. & D. TILMAN (ed.): *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, New York: 51-65.
- GRACE, J.B. 1995: In search of the Holy Grail: explanations for the coexistence of plant species. – *Trees* 10: 263-264.
- GRACE, J.P. & TILMAN, D. (eds.) 1990: *Perspectives on Plant Competition*. – Academic Press, San Diego.
- GREENSLADE, P.J.M. 1983: Adversity selection and the habitat template. – *Am. Nat.* 122: 352-365.
- GRIME, J.P. 1973: Control of species diversity in herbaceous vegetation. – *J. Environ. Manag.* 1: 151-17.

- GRIME, J.P. 1974: Vegetation classification by reference to strategies. – *Nature* 250: 26-31.
- GRIME, J.P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- GRIME, J.P. 1979: *Plant Strategies and Vegetation Processes*. – Wiley & Sons, Chichester.
- GRIME, J.P. 1997: The humped-back model: a response to Oksanen. – *J. Ecol.* 85: 97-98.
- GRIMM, V. & F. JELTSCH 1996: Ökologisches Modellieren am UFZ Leipzig-Halle. – In: MATHES, K., B. BRECKLING & K. EKSCHMITT (Hrsg.): *Systemtheorie in der Ökologie*. Ecomed Verlag, Landsberg: 87-93.
- GRIMM, V. 2001: Den Wald vor lauter Bäumen sehen: Musterorientiertes ökologisches Modellieren. – In: JOPP, F. & G. WEIGMANN (Hrsg.): *Rolle und Bedeutung von Modellen für den ökologischen Erkenntnisprozeß*. Peter Lang, Frankfurt am Main: 43-57.
- GROUZIS, M. 1988: *Structure, Productivité, et Dynamique des Systèmes Écologiques Sahéliens (Mare d'Ourst, Burkina Faso)*. – Editions de l'ORSTOM, Paris.
- GRUBB, P.J. 1976: A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. – *Biol. Conserv.* 10: 53-76.
- GRUBB, P.J. 1998: A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. – *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 3-31.
- GRÜNERT, N. 1999: *Namibias faszinierende Geologie. Ein Reisehandbuch*. – Klaus Hess Verlag, Windhoek/Göttingen.
- GRUNOW, J.O. 1980: Feed and habitat preferences among some large herbivores on African veld. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 15: 141-146.
- GUY, P.R. 1976: The feeding behaviour of elephant (*Loxodonta africana*) in the Sengwa area, Rhodesia [Zimbabwe]. – *So. Afr. J. Wildlife Res.* 6: 55-63.
- GUY, P.R. 1981: The estimation of the above-ground biomass of the trees and shrubs in the Sengwa Wildlife Research Area, Zimbabwe. – *S. Afr. J. Wildl. Res.* 11: 135-142.
- GUY, P.R., Z. MAHLANGU & H. CHARIDZA 1979: Phenology of some trees and shrubs in the Sengwa Wildlife Research Area, Zimbabwe-Rhodesia. – *S. Afr. J. Wildl. Res.* 9: 47-54.
- HADAR, L. I. NOY-MEIR & A. PEREVOLOTSKY 1999: The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. – *J. Veg. Sci.* 10: 673-682.
- HAGERMANN, A.E., C.T. ROBBINS, Y. WEERASURIYAT, C. WILSON & C. MACARTHUR 1992: Tannin chemistry in relation to digestion. – *J. Range Manage.* 45: 57-62.
- HALL, M. 1984: Man's Historical and Traditional Use of Fire in Southern Africa. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds.): *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Berlin: 39-52.
- HARRISON, Y.A. & C.M. SHACKLETON 1999: Resilience of South African communal grazing lands after the removal of high grazing pressure. – *Land Degrad. Develop.* 10: 225-239.
- HATCH, G.P. & N.M. TAINTON 1995: The influence of stocking rate, range condition and rainfall on residual herbage mass in the semiarid savanna of KwaZulu/Natal. – *Afr. J. Range For. Sci.* 12: 76-80.
- HAWKINS, C.P. & J.A. MACMAHON 1989: Guilds: the multiple meanings of a concept. – *Ann. Rev. Entomol.* 34: 423-451.
- HAYASHI, I. 1996: Five years experiment on vegetation recovery of drought deciduous woodland in Kitui, Kenya. – *J. Arid Env.* 34: 351-361.
- HEARD, C.A.H., N.M. TAINTON, J. CLAYTON & M.B. HARDY 1986: A comparison of five methods for assessing veld condition in the Natal midlands. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 3: 70-76.
- HEGNER, R. 1979: Nichtimmergrüne Waldformationen der Tropen. Untersuchungen zu ihrer Typologie und Verbreitung. – *Kölner Geographische Arbeiten* 37: 1-410.

- HELLWIG, D.H.R. 1973: Evaporation of water from sand, 3: The loss of water into the atmosphere from a sandy river bed under arid climatic conditions. – *Journal of Hydrology* 18: 305-316.
- HELLWIG, D.H.R. 1973: Evaporation of water from sand, 4: The influence of the depth of the water-table and the particle size distribution of the sand. – *J. Hydrology* 18: 317-327.
- HENGST, M. 1967: Einführung in die mathematische Statistik und ihre Anwendung. – Bibliographisches Institut, Mannheim.
- HERBEN, T. 1996: Permanent plots as tools for plant community ecology. – *J. Veg. Sci.* 7: 195-202.
- HERVÉ, F., M. DE GARINE-WICHATITSKY & G. LETESSIER 1996: Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland: the influence of cattle spatial behaviour. – *J. Appl. Ecol.* 33: 589-598.
- HIERNAUX, P. & B. GÉRARD 1999: The influence of vegetation pattern on the productivity, diversity and stability of vegetation: The case of "brousse tigrée" in the Sahel. – *Acta Oecol.* 20: 147-158.
- HIERNAUX, P.; M.I. CISSÉ & L. DIARRA 1978: Rapport de la section d'écologie. – Diff. Restr. ILCA/CIPEA, Bamako.
- HILL, M.O. & H.G. GAUCH 1980: Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42: 47-58.
- HILL, M.O. 1973: Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. – *J. Ecol.* 61: 237-242.
- HILTON-TAYLOR, C. 1994: The Kaokoveld. Namibia and Angola. – In: DAVIS, S.D., V.H. HEYWOOD & A.C. HAMILTON (eds.): *Centres of Plant Diversity. A Guide and Strategy for their Conservation.* WWF & IUCN, Cambridge: 201-203.
- HOFFMAN, M.T. & R.M. COWLING 1991: Vegetation change in the semi-arid eastern Karoo over the last 200 years: an expanding Karoo - fact or fiction? – *S. Afr. J. Sci.* 86: 286-294.
- HUISMAN, J., H. OLFF & L.F.M. FRESCO 1993: A hierarchical set of models for species response analysis. – *J. Veg. Sci.* 4: 37-46.
- HUNTLEY, B., R. SIEGFRIED & C. SUNTER 1989: South African environments into the 21st century. – *Human & Rousseau*, Cape Town.
- HUNTLEY, B.J. 1982: Southern African Savannas. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas.* Springer, Berlin: 101-119.
- HURT, C.R. & O.J.H. BOSCH 1991: A comparison of some range condition assessment techniques used in southern African grasslands. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 8: 131-137.
- HURT, C.R., M.B. HARDY & N.M. TAINTON 1993: Identification of key grass species under grazing in the Highland Sourveld of Natal. – *Afr. J. Range For. Sci.* 10: 96-102.
- HUSTON, M.A. & D.L. DEANGELIS 1994: Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. – *Am. Nat.* 144: 954-977.
- HUSTON, M.A. 1979: A general hypothesis of species diversity. – *Am. Nat.* 113: 81-101.
- HUSTON, M.A. 1994: *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes.* – Cambridge University Press, Cambridge.
- HUTCHINSON, P. 1995: The Climatology of Namibia and its Relevance to the Drought Situation. – In: NEPRU (NAMIBIAN ECONOMIC POLICY RESEARCH UNIT) (ed.): *Coping with Aridity.* Brandes & Apsel/NEPRU, Frankfurt, Windhoek: 17-37.
- ILIFFE, J. 2000: *Geschichte Afrikas.* – C.H. Beck, München.
- INOUYE, R.S. 1980: Density-dependent germination response by seeds of desert annuals. – *Oecologia* 46: 235-238.
- JAKSIC, F.M. 1981: Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. – *Oikos* 37: 397-400.
- JANSE VAN RENSBURG, F.P. & O.J.H. BOSCH 1990: Influence of habitat difference on the ecological grouping of grass species on a grazing gradient. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 7: 11-15.

- JELTSCH, F., S.J. MILTON, W.R.J. DEAN & N. VAN ROOYEN 1995: Untersuchung der Auswirkung verschiedener Umwelteinflüsse auf das Verbreitungsmuster von Savannenpflanzen - ein Modellierungsversuch. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24: 45-53.
- JELTSCH, F., S.J. MILTON, W.R.J. DEAN & N. VAN ROOYEN 1996: Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. – J. Ecol. 84: 583-595.
- JELTSCH, F., S.J. MILTON, W.R.J. DEAN & N. VAN ROOYEN 1997a: Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid based modelling approach. – J. Appl. Ecol. 34: 1497-1508.
- JELTSCH, F., S.J. MILTON, W.R.J. DEAN & N. VAN ROOYEN 1997b: Simulated pattern formation around artificial waterholes in the semi-arid Kalahari. – J. Veg. Sci. 8: 177-188.
- JELTSCH, F., S.J. MILTON, W.R.J. DEAN, N. VAN ROOYEN & K.A. MOLONEY 1998: Modelling the impact of small-scale heterogeneity on tree-grass coexistence in semi-arid savannas: a modelling study. – J. Ecol. 86: 780-794.
- JOHNSON, A.R. & J.C. TOTHILL 1985: Definition and broad geographic outline of savanna lands. – In: TOTHILL, J.C. & J.J. MOTT (eds.): Ecology and Management of the World's Savannas. Australian Academy of Science, Canberra: 1-14.
- JONES, R.J. & R.L. SANDLAND 1974: The relation between animal gain and stocking rate: Derivation of the relation from the results of grazing trials. – J. Agric. Sci. 83: 335-341.
- JOPP, F. & B. BRECKLING 2001: Rolle und Bedeutung von Modellen für den ökologischen Erkenntnisprozeß. Eine Einführung in die Thematik. – In: JOPP, F. & G. WEIGMANN (Hrsg.): Rolle und Bedeutung von Modellen für den ökologischen Erkenntnisprozeß. Peter Lang, Frankfurt am Main: 1-15.
- JORDAAN, F.P., L.C. BIEL & P.I.M. DU PLESSIS 1997: A comparison of five range conditions assessment techniques used in the semi-arid western grassland biome of southern Africa. – J. Arid Env. 35: 665-671.
- JOYCE, L.A. 1993: The life cycle of the range condition concept. – J. Range Manage. 46: 132-138.
- JÜRGENS, N. 1991: A new approach to the Namib Region. I: Phytogeographic subdivision. – Vegetatio 97: 21-38.
- JUSTICE, C., R.J. SCHOLLES & P. FROST (eds.) 1994: African savannas and the global atmosphere. – Global Change Report 31. ISCU Press, Miami.
- JUSTICE, C.O. 1986: Monitoring the grasslands of semi-arid Africa using NOAA/AVHRR data. – Int. J. Remote Sensing 7: 1383-1622.
- KALFF, J., J.A. DOWNING & T.T. SMITH 1995: Rainfall, agriculture, livestock and human density in the dry regions of Kenya. – J. Arid Env. 29: 173-183.
- KASSAS, M. 1995: Desertification: a general review. – J. Arid Env. 30: 115-128.
- KEDDY, P.A. 1992: Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. – J. Veg. Sci. 3: 157-164.
- KEDING, B. & R. VOGELANG 2001: Vom Jäger-Sammler zum Hirten - Wirtschaftswandel im nordöstlichen und südwestlichen Afrika. – In: GEHLEN, B., M. HEINEN & A. TILLMANN (eds.): Zeit-Räume. Gedenkschrift für Wolfgang Taute. Archäologische Berichte 14, Bonn: 257-282.
- KELLNER, K. & O.J.H. BOSCH 1992: Influence of patch formation in determining the stocking rate for southern African grasslands. – J. Arid Env. 22: 99-105.
- KELLY, R.D. & B.H. WALKER 1976: The effects of different forms of land use on the ecology of a semi-arid region in south-east Rhodesia (Zimbabwe). – J. Ecol. 64: 553-576.
- KEMPF, J. 1994: Probleme der Land-Degradation in Namibia. Ausmaß, Ursachen und Wirkungsmuster dargestellt anhand ausgewählter Untersuchungsgebiete. – Würzburger Geographische Manuskripte, Würzburg.
- KEMPF, J. 1998: Umwelt- und Ressourcenschutz in Namibia. Der Beitrag des Namibia Land Degradation Project (NLDP) zur Erhaltung der naturräumlichen Produktionsgrundlagen. – Namibia Magazin 3/98: 16-18.

- KENKEL, N.C. & J. PODANI 1991: Plot size and estimation efficiency in plant community structures. – *J. Veg. Sci.* 2: 539-544.
- KENNENNI, L. & E. VAN DER MAAREL 1990: Population ecology of *Acacia tortilis* in the semi-arid region of the Sudan. – *J. Veg. Sci.* 1: 419-424.
- KESSLER, J.J., M.A. SLINGERLAND & M. SAVADOGO 1998: Regeneration of sylvopastoral lands in the Sahel zone under village management conditions. – *Land Degrad. Develop.* 9: 95-106.
- KEYA, G. A. 1998: Impact of land use patterns and climate on the vegetation ecology of arid and semi-arid nomadic pastoral ecosystems of Northern Kenya. – Geographische Gesellschaft Trier (Materialien zur Ostafrika-Forschung 17), Trier.
- KINDSCHER, K. & P.V. WELLS 1995: Prairie plant guilds: a multivariate analysis of prairie species based on ecological and morphological traits. – *Vegetatio* 117: 29-50.
- KLEIN, H.D. 1981: Contribution à l'estimation de la production sur pâturage sahélien au Niger. – *Revue de l'Élevage et Médecine Veterinaire des Pays Tropicaux* 34: 211-220.
- KLIMM, E., K.-G. SCHNEIDER & S. VON HATTEN 1994: Das südliche Afrika. II. Namibia - Botswana. – Wissenschaftl. Buchgesellschaft, Darmstadt.
- KLÖTZLI, F., C. LUPI, M. MEYER & S. ZYSSET 1995: Veränderungen in Küstensavannen Tanzanias: Ein Vergleich der Zustände 1975, 1979 & 1982. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24: 55-65.
- KNAPP, R. 1984: Sample (relevé) areas (distribution, homogeneity, size, shape) and plot-less sampling. – In: KNAPP, R. (ed.): *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science*. Junk Publishers, The Hague: 101-143.
- KNOOP, W.T. & B.H. WALKER 1985: Interaction of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. – *J. Ecol.* 73: 235-253.
- KÖPPEN, W. 1901: Versuch einer Klassifikation der Klimate. – *Geogr. Z.* 6: 1-45.
- KÖRNER, CH. 1993: Scaling from Species to Vegetation: The Usefulness of Functional Groups. – In: SCHULZE, E.-D. & H.A. MOONEY (eds.): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin: 117-140.
- KREINER, H.A. & T. RÖSSNER 1995: Naturschutz in der Republik Namibia. Darstellung der Problematik am Beispiel der nachhaltigen Nutzung des Wildbestandes. – *Erdkundeunterricht* 12/95: 478-484.
- KROLL, T. & A.S. KRUGER 1998: Closing the gap: bringing communal farmers and service institutions together for livestock and rangeland development. – *J. Arid Env.* 39: 315-323.
- KRÖPELIN, S. 1989: Untersuchungen zum Sedimentationsmilieu von Playas im Gilf Kebir. – In: KUPER, R. (Hrsg.): *Forschungen zur Umweltgeschichte der Ostsahara*. Heinrich-Barth-Institut, Köln: 182-305.
- KRUGER, A.S. & R.F. KRESSIRER 1996: Towards sustainable rangeland management and livestock production in Namibia. – *Agricola* 11/96: 15-19.
- KRUGER, F.J. 1984: Effects of Fire on Vegetation Structure and Dynamics. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds.): *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Berlin: 219-244.
- KUNTZ, J. 1913: Die geographischen Resultate der Kaokofeld-Expedition 1910/12. – *Z. Ges. f. Erdkunde* 6: 436-450.
- LACEY, C.J., J. WALKER & I.R. NOBLE 1982: Fire in Australian Tropical Savannas. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 246-272.
- LAMPREY, H.F. 1983: Pastoralism yesterday and today: the over-grazing problem. – In: BOURLIÈRE, F. (ed.): *Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam: 643-666.
- LANDSBERG, J., S. LAVOREL & J. STOL 1999: Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. – *J. Veg. Sci.* 10: 683-696.
- LAUER, W. 1999: *Klimatologie*. – Westermann, Braunschweig.

- LAVOREL, S., S. MCINTYRE & K. GRIGULIS 1999: Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? – J. Veg. Sci. 10: 661-672.
- LAYCOCK, W.A. 1991: Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: A viewpoint. – J. Range Manage. 44: 427-433.
- LE HOUÉROU, H.N. 1980: The Rangelands of the Sahel. – J. Range Manage. 33: 41-46.
- LE HOUÉROU, H.N. 1984: Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. – J. Arid Env. 7: 213-247.
- LE HOUÉROU, H.N. 1989: The Grazing Land Ecosystems of the African Sahel. – Springer, Berlin.
- LE HOUÉROU, H.N. 1996: Climate change, drought and desertification. A Review. – J. Arid Env. 34: 133-185.
- LE HOUÉROU, H.N., R.L. BINGHAM & W. SKERBEK 1988: Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. – J. Arid Env. 15: 1-18.
- LEBRUN, J. 1947: La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Édouard. Exploration du Parc National Albert. – Inst. Parcs Nat. Congo Belge, Bruxelles.
- LESER, J. 1976: Südwestafrika - eine geographische Landeskunde. – Verlag der S.W.A. Wissenschaftl. Gesellschaft, Windhoek.
- LESLIE, P.W., M.A. LITTLE, R. DYSON-HUDSON & N. DYSON-HUDSON 1999: Synthesis and lessons. – In: LITTLE, M.A. & P.W. LESLIE (eds.): Turkana Herders of the Dry Savanna. Ecology and biobehavioral response of nomads to an uncertain environment. Oxford University Press, Oxford: 355-374.
- LEWINSOHN, T.M. & P.W. PRICE 1996: Diversity of Herbivorous Insects and Ecosystem Processes. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective. Springer, Berlin: 143-157.
- LILLY, M.A. 1977: An assessment of the dendrochronological potential of indigenous tree species in South Africa. – Environ. Stud. Occas. Pap. 18, University of Witwatersrand, Johannesburg.
- LITTLE, M.A. & P.W. LESLIE (eds.) 1999: Turkana Herders of the Dry Savanna. Ecology and biobehavioral response of nomads to an uncertain environment. – Oxford University Press, Oxford.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON 1967: The Theory of Island Biogeography. – Princeton University Press, New Jersey.
- MAGURRAN, A.E. 1988: Ecological Diversity and its Measurement. – Princeton University Press, New Jersey.
- MAINGUET, M. & G.G. DA SILVA 1998: Desertification and drylands development: What can be done? – Land Degrad. Develop. 9: 375-382.
- MAINGUET, M. 1994: Desertification. Natural Background and Human Mismanagement. – Springer, Berlin.
- MALAN, J.S. & G.L. OWEN-SMITH 1974: The Ethnobotany of Kaokoland. – Cimbebasia 2: 131-178.
- MALAN, J.S. 1973: Double descent among the Himba of South West Africa. – Cimbebasia 1: 113-129.
- MALO, A.R. & S.E. NICHOLSON 1990: A study of rainfall and vegetation dynamics in the African Sahel using normalized difference vegetation index. – J. Arid Env. 19: 1-24.
- MAPAURE, I. 1994: The distribution of *Colophospermum mopane* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Africa. – Kirkia 15: 1-5.
- MARRS, R.H. 1999: Above-ground mass and species diversity: assessing the effects of compartmentation and the setting of conservation targets. – Oikos 87: 541-548.
- MARTIN, R.B. 1974: Structure, biomass and utilization of vegetation in the mopane and miombo woodlands of the Sengwa Wildlife Research area (Zimbabwe). Unpublished thesis for Certificate in Field Ecology. – University of Rhodesia, Harare.
- MATHES, K., B. BRECKLING & K. EKSCHMITT (Hrsg.) 1996: Systemtheorie in der Ökologie. – Ecomed Verlag, Landsberg.

- MATHESON, W. & S. RINGROSE 1994: Assessment of degradation features and their development into the post-drought period in the west-central Sahel using Landsat MSS. – *J. Arid Env.* 26: 181-199.
- MAY, R.M. 1972: Will a complex system be stable? – *Nature* 238: 413-414.
- MAY, R.M. 1973: *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. – Princeton University Press, Princeton.
- MAZZOLENI, S., D.D. FRENCH & J. MILES 1991: A comparative study of classification and ordination methods on successional data. – *Coenoses* 6: 91-101.
- MCCABE, J.T. & J.E. ELLIS 1987: Beating the odds in arid Africa. – *Natural History* 1/87: 33-40.
- MCCABE, T. 1990: Success and failure: the breakdown of traditional drought coping institutions among the pastoral Turkana of Kenya. – *Journal of African and Asian Studies* 25: 146-160.
- MCINTYRE, G.A. 1978: Statistical Aspects of Vegetation Sampling. – In: MANNETJE, L.T. (ed.): *Measurement of Grassland Vegetation and Animal Production*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal: 8-21.
- MCINTYRE, S., S. LAVOREL & R.M. TREMONT 1995: Plant life-history attributes: their relevance to disturbance response in herbaceous vegetation. – *J. Ecol.* 83: 31-44.
- MCINTYRE, S., S. LAVOREL, J. LANDSBERG & T.D.A. FORBES 1999: Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. – *J. Veg. Sci.* 10: 621-630.
- MCNAUGHTON, S.J. & F.S.I. CHAPIN 1985: Effects of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the Serengeti plains. – *Ecology* 66: 1617-1629.
- MCNAUGHTON, S.J. & N.J. GEORGIADIS 1986: Ecology of African grazing and browsing animals. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 39-65.
- MCNAUGHTON, S.J. 1979: Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. – *Am. Nat.* 113: 691-703.
- MCNAUGHTON, S.J. 1983: Compensatory plant growth as a response to herbivory. – *Oikos* 40: 329-336.
- MCNAUGHTON, S.J. 1985: Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. – *Ecol. Monogr.* 553: 259-294.
- MCNAUGHTON, S.J. 1986: On plants and herbivores. – *Am. Nat.* 128: 754-770.
- MCNAUGHTON, S.J. 1992: The propagation of disturbance on savannas through food webs. – *J. Veg. Sci.* 3: 301-314.
- MCNAUGHTON, S.J., L.L. WALLACE & M.B. COUGHENOUR 1983: Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C4 sedge. – *Ecology* 64: 307-318.
- MCPHERSON, G.R. 1994: Response of annual plants and communities to tilling in a semi-arid temperate savanna. – *J. Veg. Sci.* 5: 415-420.
- MEDINA, E. 1987: Requirements, conservation and cycles of nutrients in the herbaceous layer. – In: WALKER, B.H. (ed.): *Determinants of Tropical Savannas*. ISCU Press, Miami: 39-66.
- MEDINA, E. 1996: Biodiversity and Nutrient Relations in Savanna Ecosystems: Interactions between Primary Producers, Soil Microorganisms, and Soils. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 45-57.
- MELLINGER, M.V. & S.J. MCNAUGHTON 1975: Structure and function of successional vascular plant communities in central New York. – *Ecol. Monogr.* 45: 161-82.
- MENAUT, J.C. & J. CESAR 1982: The Structure and Dynamics of a West African Savanna. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 80-100.
- MENSCHING, H.G. 1974: Die Sahelzone Afrikas: Ursachen und Konsequenzen der Dürrekatastrophe.. – *Africa-Spectrum* 9: 241-259.
- MENSCHING, H.G. 1990: Desertifikation: ein weltweites Problem der ökologischen Verwüstung in Trockengebieten der Erde. – *Wissenschaftl. Buchgesellschaft, Darmstadt*.

- MENTIS, M.T. & N.M. TAINTON 1984: The Effect of Fire on Forage Production and Quality. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds): Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. Springer, Berlin: 245-254.
- MENTIS, M.T. 1981: The animal as a factor in pasture and veld management. – In: TAINTON, N.M. (ed.): Veld and pasture management in South Africa. Shuter & Shooter, Pietermaritzburg: 47-59.
- MENTIS, M.T. 1983: Towards objective veld condition assessment. – Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr. 18: 77-80.
- MENTIS, M.T. 1984: Optimising stocking rate under commercial and subsistence pastoralism. – J. Grassl. Soc. South Afr. 1: 20-24.
- MEURER, M., K. REIFF & H.-J. STURM 1992: Savannentypen im Nordwesten Benins und ihr weidewirtschaftliches Nutzpotalential - Floristische und weideökologische Analysen als Basis standortgemäßer Nutzstrategien. – Geobot. Kolloq. 8: 3-18.
- MILCHUNAS, D.G. & W.K. LAUENROTH 1993: Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. – Ecol. Monogr. 63: 327-366.
- MILNER, C. & R.E. HUGHES 1970: Methods for the Measurement of the Primary Production of Grasslands. – Blackwell, Oxford.
- MILTON, S.J. & M.T. HOFFMAN 1994: The application of state-and-transition models to rangeland research and management in arid succulent and semi-arid grassy Karoo, South Africa. – Afr. J. Range For. Sci. 11: 18-26.
- MILTON, S.J. 1991: Plant spinescence in arid southern Africa: does moisture mediate selection by mammals? – Oecologia 87: 279-287.
- MILTON, S.J. 1994: Small-scale reseeding trials in arid rangeland: effects of rainfall, clearing and grazing on seedling survival. – Afr. J. Range For. Sci. 11: 54-58.
- MILTON, S.J., W.R.J. DEAN, M.A. DU PLESSIS & W.R. SIEGFRIED 1994: A conceptual model of arid rangeland degradation: the escalating cost of declining productivity. – Bioscience 44: 70-76.
- MOLEELE, N.M. 1998: Encroacher woody plant browse as feed for cattle. Cattle diet composition for three seasons at Olifants Drift, south-east Botswana. – J. Arid Env. 40: 255-268.
- MONOD, T. 1957: Les grands divisions chorologiques de l'Afrique. – C.S.A./C.C.T.A. Publ. No.24, London.
- MONOD, T. 1986: The Sahel Zone North of the Equator. – In: EVENARI, E., I. NOY-MEIR & D.W. GOODALL (eds.): Hot Deserts and Arid Shrubland. Elsevier, Amsterdam: 203-243.
- MOORE, D.R.J. & P.A. KEDDY 1989: The relationship between species richness and standing crop in wetlands. The importance of scale. – Vegetatio 79: 99-106.
- MOTZKIN, G., P. WILSON, D.R. FOSTER & A. ALLEN 1999: Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: The importance of history and environment. – J. Veg. Sci. 10: 903-920.
- MOUAT, D.A., J.B. BALE, K.E. FOSTER & B.D. TREADWELL 1981: The use of remote sensing for an integrated inventory of a semi-arid area. – J. Arid Env. 4: 169-179.
- MÜLLER, M.A.N. 1985: Gräser Südwestafrika/Namibias. – Direktorat für Landwirtschaft und Forstwirtschaft, Namibia, Windhoek.
- MUNSELL CORP. 1975: Soil Colour Chart. – Baltimore.
- MUSHOVE, P.T. & J.T. MAKONI 1993: Coppicing Ability of *Colophospermum mopane*. – In: PIEARCE, G.D & D.J. GUMBO (eds.): The Ecology and Management of Indigenous Forests in Southern Africa. The Forestry
- MUSHOVE, P.T., J.A.B. PRIOR, C. GUMBIE & D.F.CUTLER 1995: The effects of different environments on diameter growth increments of *Colophospermum mopane* and *Combretum apiculatum*. – Forest Ecol. Manag. 72: 287-292.
- MWANGI, E.M. & D. WESTERN 1998: Fluctuations in food supply in an insularized and heavily grazed savanna ecosystem in Kenya. – Afr. J. Ecol. 36: 207-212.

- NICHOLSON, S.E. 1978: Climatic variations in the Sahel and other African regions during the past five centuries. – *J. Arid Env.* 1: 3-24.
- NOTT, T.B. & P.E. STANDER 1991: The monitoring of density and utilization of two tree species in the Etosha National Park, Namibia. – *Madoqua* 18: 11-15.
- NOVOPLANSKY, A. & D.E. GOLDBERG 2001: Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. – *J. Veg. Sci.* 12: 199-208.
- NOY-MEIR, I. 1973: Desert ecosystems: environment and producers. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.
- NOY-MEIR, I. 1982: Stability of Plant-Herbivore Models and Possible Applications to Savanna. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 591-609.
- NUDING, M. 1996: Potential der Wildtierbewirtschaftung für die Entwicklungszusammenarbeit. – Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), Eschborn.
- OBA, G. & E. POST 1999: Browse production and offtake by free-ranging goats in an arid zone, Kenya. – *J. Arid Env.* 43: 183-195.
- OBA, G. 1992: Effects of controlled grazing on a degraded dwarf shrub, annual grass semidesert vegetation type of Northwestern Kenya. – *Land Degradation and Rehabilitation* 3: 199-213.
- OBA, G. 1995: The effects of controlled grazing on phytomass dynamics of the dwarf shrub *Indigofera spinosa* in arid Kenya. – *Acta Oecol.* 16: 31-54.
- OBA, G. 1998: Effects of excluding goat herbivory on *Acacia tortilis* woodland around pastoralist settlements in northwest Kenya. – *Acta Oecol.* 19: 395-404.
- O'CONNOR, T.G. 1985: A synthesis of field experiments concerning the grass layer in the savanna regions of southern Africa. – South African National Scientific Programmes Report No. 114, Pretoria.
- O'CONNOR, T.G. 1991: Influence of rainfall and grazing on the compositional change of the herbaceous layer of a sandveld savanna. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 8: 103-109.
- O'CONNOR, T.G. 1992: Patterns of plant selection by grazing cattle in two savanna grasslands: A plant's eye view. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 97-104.
- O'CONNOR, T.G. 1995: Transformation of a savanna grassland by drought and grazing. – *Afr. J. Range For. Sci.* 12: 53-60.
- O'CONNOR, T.G. 1999: Impact of sustained drought on a semi-arid *Colophospermum mopane* savanna. – *Afr. J. Range For. Sci.* 15: 83-91.
- ODUM, E.P. 1980: *Grundlagen der Ökologie*. – Thieme, Stuttgart.
- O'HARA, S.L. & S.E. METCALFE 1995: Reconstructing the climate of México from historical records. – *The Holocene* 5: 485-490.
- ØKLAND, R.H. 1996: Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? – *J. Veg. Sci.* 7: 289-292.
- OKSANEN, J. 1996: Is the humped relationship between species-richness and biomass an artefact due to plot size? – *J. Ecol.* 84: 293-295.
- OKSANEN, L. & E. RANTA 1992: Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. – *J. Veg. Sci.* 3: 175-186.
- OLFF, H. & J.P. BAKKER 1998: Do intrinsically dominant and subordinate species exist? A test statistic for field data. – *Appl. Veg. Sci.* 1: 15-20.
- OMAR, S.A.S. 1991: Dynamics of range plants following 10 years of protection in arid rangelands of Kuwait. – *J. Arid Env.* 21: 99-111.
- O'REAGAIN, P.J. & J.R. TURNER 1992: An evaluation of the empirical basis for grazing management recommendations for rangeland in southern Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 38-49.
- O'REAGAIN, P.J. & M.T. MENTIS 1989: The effect of plant structure on the acceptability of different grass species to cattle. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 6: 163-170.

- ORMEROD, W.E. 1978: The relationship between economic development and ecological degradation: How degradation has occurred in West Africa and how its progress might be halted. – *J. Arid Env.* 1: 357-379.
- OWEN-SMITH, N. & J.E. DANCKWERTS 1997: Herbivory. – In: COWLING, R.M., D.M. RICHARDSON & S.M. PIERCE (eds.): *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge: 397-420.
- OWEN-SMITH, N. & S.M. COOPER 1987: Plant palatability of woody plants to browsing ruminants in a southern African savanna.. – *Ecology* 68: 319-331.
- OWEN-SMITH, N. & S.M. COOPER 1988: Plant palatability assessment and its implications for plant-herbivore relations. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 5: 72-75.
- OWEN-SMITH, N. 1982: Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 359-404.
- PAIGE, K.N. & T.G. WHITMAN 1987: Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten. – *Am. Nat.* 129: 406-416.
- PALGRAVE, K.C. 1983: *Trees of Southern Africa*. – Struik Publishers, Cape Town.
- PALMER, M.W. & P.S. WHITE 1994: On the existence of ecological communities. – *J. Veg. Sci.* 5: 279-282.
- PECO, B. & T. ESPIGARES 1994: Floristic fluctuations in annual pastures: the role of competition at the regeneration stage. – *J. Veg. Sci.* 5: 457-462.
- PELLEW, R.A.P. 1983: The impacts of elephant, giraffe and fire upon the *Acacia tortilis* woodlands of the Serengeti. – *Afr. J. Ecol.* 21: 41-74.
- PICKET, S.T.A. & P.S. WHITE 1985: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – Academic Press, Orlando, Florida.
- PRATT, D.J. & M.D. GWYNNE (eds.) 1977: *Rangeland Management and Ecology in East Africa*. – Hodder and Stoughton, London.
- PRESTON, F.W. 1962: The canonical distribution of commonness and rarity. – *Ecology* 43: 185-215.
- RABOTNOV, T.A. 1945: Biologische Beobachtungen von subalpinen Wiesen im nördlichen Kaukasus. – *Bot. Zhurn.* 30: 167-177 (russisch).
- RAJANIEMI, T.K. & D.E. GOLDBERG 2000: Quantitative individual- and community-level effects of competition using experimentally-determined null species pools. – *J. Veg. Sci.* 11: 433-442.
- RAPSON, G.L., K. THOMPSON & J.G. HODGSON 1997: The humped relationship between species richness and biomass - testing its sensitivity to quadrat size. – *J. Ecol.* 85: 9-100.
- RAUNKIAER, C. 1907: *Planterigets Livsformer og deres Betydning for geografien*. – Kristiana, Kopenhagen.
- RAUNKIAER, C. 1934: *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. – Oxford Press, London.
- RECKERS, U. 1992: *Nomadische Viehhalter in Kenya. Die Ost-Pokot aus Human-Ökologischer Sicht*. – Institut für Afrika-Kunde, Hamburg.
- REENBERG, A. 1994: Land-use dynamics in the Sahelian zone in eastern Niger - monitoring change in cultivation strategies in drought prone areas. – *J. Arid Env.* 27: 179-192.
- REMMERT, H. 1992: *Ökologie: ein Lehrbuch*. – Springer (5. Auflage), Berlin.
- RICE, K.J. 1989: Competitive interactions in Californian annuals grasslands. – In: HUENNEKE, L.F. & H. MOONEY (eds.): *Grassland Structure and Function: California Annual Grassland*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 59-71.
- RICHARDSON, J. 1998: Economics of biodiversity conservation in Namibia. – In: BARNARD, P. (ed.): *Biological diversity in Namibia*. Namibian National Biodiversity Task Force, Windhoek: 227-278.
- ROE, E., L. HUNTSINGER & K. LABNOW 1998: High reliability pastoralism. – *J. Arid Env.* 39: 39-55.

- ROHDE, K. 1992: Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. – *Oikos* 65: 514-527.
- ROOT, R.B. 1967: The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. – *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- ROSENSCHEIN, A., T. TIETEMA & D.O. HALL 1999: Biomass measurement and monitoring of trees and shrubs in a semi-arid region of central Kenya. – *J. Arid Env.* 42: 97-116.
- ROSENZWEIG, M.L. 1971: Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. – *Science* 171: 385-387.
- RÖSSNER, T. 1995: Besuch der Farm Gomnab - ein Beispiel für die agrare Landnutzung in den trockenen Tropen. – *Erdkundeunterricht* 12/95: 485-493.
- RUMMEL, J. & J. ROUGHGARDEN 1983: Some differences between invasion-structured and coevolution-structured competitive communities: A preliminary theoretical analysis. – *Oikos* 41: 477-486.
- RUMMEL, J. & J. ROUGHGARDEN 1985: A theory of faunal buildup for competition communities. – *Evolution* 39: 1009-1033.
- RUSCH, G.M. & M. OESTERHELD 1997: Relationship between productivity, species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. – *Oikos* 78: 519-526.
- RYERSON, D.E. & R.R. PARMENTER 2001: Vegetation change following removal of keystone herbivores from desert grasslands in New Mexico. – *J. Veg. Sci.* 12: 167-180.
- SANDER, H., M. BOLLIG & A. SCHULTE 1998: Himba Paradise Lost - Stability, Degradation, and Pastoralist Management of the Omuhonga Basin (Namibia). – *Die Erde* 129: 301-315.
- SANDFORD, S. 1982: Pastoral Strategies and Desertification: Opportunism and Conservation in Dry Lands. – In: SPOONER, B. & H.S. MANN (eds.): *Desertification and Development*. Academic Press, London: 61-80.
- SANDFORD, S. 1983: *Management of Pastoral Development in the Third World*. – John Wiley & Sons, Chichester.
- SARMIENTO, G. 1984: *The Ecology of Neotropical Savannas*. – Harvard University Press, Cambridge.
- SARMIENTO, G. 1992: Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. – *J. Veg. Sci.* 3: 325-336.
- SAVORY, A. 1988: *Holistic Resource Management*. – Jongwe Printing & Publishing, Harare, Zimbabwe.
- SCHAEFER, M. 1992: *Ökologie: mit englisch-deutschem Register*. – Gustav Fischer, Jena.
- SCHEFFER, F. & P. SCHACHTSCHABEL 1989: *Lehrbuch der Bodenkunde*. – Enke, Stuttgart.
- SCHMIDT, E. & WISSEL, C. 1995: Ein Informationssystem zum Thema "Ökologische Stabilität". – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24: 523-526.
- SCHOENER, T.W. 1983: Field experiments on interspecific competition. – *Am. Nat.* 122: 240-285.
- SCHOLES, R.J. & B.H. WALKER 1993: *An African Savanna - Synthesis of the Nylsvley Study*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHOLES, R.J. 1990: The influence of soil fertility on the ecology of southern African dry savannas. – *J. Biogeogr.* 17: 415-419.
- SCHOLES, R.J. 1990: The regrowth of *Colophospermum mopane* following clearing. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 7: 147-151.
- SCHOLES, R.J. 1997: Savanna. – In: COWLING, R.M., D.M. RICHARDSON & S.M. PIERCE (eds.): *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge: 258-277.
- SCHOLES, R.J., G. PICKET, W.N. ELLERY & A.C. BLACKMORE 1997: Plant functional types in African savannas and grasslands. – In: SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.): *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge: 255-268.

- SCHROEDER, D. 1992: *Bodenkunde in Stichworten*. – Verlag Ferdinand Hirt (5. Auflage), Berlin.
- SCHULTE, A. 1994: *Untersuchungen zur Vegetation der Sukkulente-Karoo (Südafrika) entlang einem großräumigen Klimagradienten*. – Unveröff. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg, Hamburg.
- SCHULTE, A. 2001: *Stabilität oder Zerstörung? Veränderungen der Vegetation des Kaokolandes unter pastoralnomadischer Nutzung*. – *Kölner Geographische Arbeiten* 14: in press.
- SCHULZE, E.D., R. ELLIS, W. SCHULZE, P. TRIMBORN & H. ZIEGLER 1996: Diversity, metabolic types and ¹³C carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. – *Oecologia* 106: 352-369.
- SCHWERDTFEGGER, F. 1977: *Ökologie der Tiere - ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen. Band 1: Autökologie*. – Parey (2. Auflage), Hamburg.
- SCOONES, I. 1992: Land degradation and livestock production in Zimbabwe's communal areas. – *Land Degradation and Rehabilitation* 3: 99-113.
- SCOONES, I. 1995: Exploiting heterogeneity: habitat use by cattle in dryland Zimbabwe. – *J. Arid Env.* 29: 221-237.
- SCOTNEY, D.M. & P.J. MCPHEE 1992: Soil erosion and conservation. – In: VAN OUDTSHOORN, F.P. (ed.): *Grasses of South Africa*. Briza Publikasies, Arcadia, Pretoria: 11-34.
- SEMENOVA, G.V. & E. VAN DER MAAREL 2000: Plant functional types -a strategic perspective. – *J. Veg. Sci.* 11: 917-922.
- SEMMEL, A. 1995: Holozäne Bodenbildungsraten und "tolerierbare Bodenerosion" - Beispiele aus Hessen.. – *Geol. Jb. Hessen* 123: 125-131.
- SHACKLETON, C.M., N.J. GRIFFIN, D.I. BANKS, J.M. MAVRANDONIS & S.E. SHACKLETON 1994: Community structure and species composition along a disturbance gradient in a communally managed South African savanna. – *Vegetatio* 115: 157-167.
- SHMIDA, A. & M.V. WILSON 1985: Biological determinants of species diversity. – *J. Biogeogr.* 12: 1-20.
- SHMIDA, A. 1984: Whittaker's plant diversity sampling method. – *Israel J. Bot.* 33: 41-46.
- SHMIDA, A. 1985: Biogeography of the Desert Flora. – In: EVENARI, E., I. NOY-MEIR & D.W. GOODALL (eds.): *Hot Deserts and Arid Shrublands*. Elsevier, Amsterdam etc.: 23-78.
- SILLITOE, P. 1998: What know natives? Local knowledge in development. – *Social Anthropology* 6: 203-220.
- SILVA, J.F. 1996: Biodiversity and Stability in Tropical Savannas. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 161-171.
- SILVERTOWN, J. 1987: Ecological stability: a test case. – *Am. Nat.* 130: 807-810.
- SILVERTOWN, J., M.E. DODD, K. MCCONWAY, J. POTTS & M. CRAWLEY 1994: Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. – *Ecology* 75: 2430-2437.
- SIMBERLOFF, D.S. & T. DAYAN 1991: The guild concept and the structure of ecological communities. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- SIMBERLOFF, D.S. 1972: Models in Biogeography. – In: SCHOPF, T.J.M. (ed.): *Models in Paleobiology*. Freeman, San Francisco: 160-191.
- SINCLAIR, A.R.E. 1987: The adaptations of African ungulates and their effects on community function. – In: BOURLIÈRE, F. (ed.): *Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam: 401-426.
- SINGH, J.S., BOURGERON, P. & W.K. LAUENROTH 1996: Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado. – *J. Veg. Sci.* 7: 645-650.
- SKARPE, C. 1990: Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. – *J. Appl. Ecol.* 27: 873-885.

- SKARPE, C. 1991: Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. – *J. Veg. Sci.* 2: 565-572.
- SKARPE, C. 1992: Dynamics of savanna ecosystems. – *J. Veg. Sci.* 3: 293-300.
- SKARPE, C. 1995: Vegetation Ecology in African Savanna. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24: 11-16.
- SKARPE, C. 1996: Plant functional types and climate on a southern African savanna. – *J. Veg. Sci.* 7: 397-406.
- SMIT, G.N. & N.F.G. RETHMAN 1992: Inter-related floristic changes associated with different long-term grazing treatments in Sourish Mixed Bushveld. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 76-82.
- SMIT, G.N. & N.F.G. RETHMAN 1998: The influence of tree thinning on the reproduction dynamics of *Colophospermum mopane*. – *S. Afr. J. Bot.* 64: 25-29.
- SMIT, G.N. 1989: Quantitative description of woody plant communities: Part I. An approach. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 6: 186-191.
- SMITH, A.B. 1988: Excavation of a rockshelter at Otjitati in Kaokoland. – *Cimbebasia* 10: 101-105.
- SMITH, A.B. 1992: Pastoralism in Africa. Origins and Development Ecology. – Witwatersrand University Press, Johannesburg.
- SMITH, G.S. 1992: Toxicification and detoxification of plant compounds by ruminants: an overview. – *J. Range Manage.* 45: 25-30.
- SMITH, T.M. & M.A. HUSTON 1989: A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. – *Vegetatio* 83: 49-69.
- SMITH, T.M. 1997: Examining the consequences of classifying species into functional types: a simulation model analysis. – In: SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.): *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge: 319-340.
- SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.) 1997: *Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- SNYMAN, H.A. & W.L.J. VAN RENSBURG 1986: Effect of slope and plant cover on run-off, soil loss and water use efficiency of natural veld. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 3: 153-158.
- SNYMAN, H.A. 1998: Dynamics and sustainable utilization of rangeland ecosystems in arid and semi-arid climates of southern Africa. – *J. Arid Env.* 39: 645-666.
- SOLBRIG, O.T. 1991: Savanna modelling for global change. – *Biol. Intern.* 24: 1-47.
- SOLBRIG, O.T. 1996: The Diversity of the Savanna Ecosystem. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 1-27.
- SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.) 1996: *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. – Springer, Berlin.
- SOLBRIG, T.O., E. MEDINA & J.F. SILVA 1996: Determinants of Tropical Savannas. – In: SOLBRIG, O.T., E. MEDINA & J.F. SILVA (eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin: 31-41.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1977: Habitat, the templet for ecological strategies? – *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1988: Tactics, strategies and templets. – *Oikos* 52: 3-18.
- SQUIRES, V.R., T.L. MANN & M.H. ANDREW 1992: Problems in implementing improved range management on common lands in Africa: An Australian perspective. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 1-7.
- STAMPFLI, A. 1991: Accurate determination of vegetational change in meadows by successive point quadrat analysis. – *Vegetatio* 96: 185-194.
- STEBBINS, G.L. 1981: Coevolution of grasses and herbivores. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 75-86.

- STEENEKAMP, S.J. & O.J.H. BOSCH 1995: Construction and evaluation of condition assessment and grazing capacity models for use in grazing management in the Eastern Mixed Bushveld of southern Africa. – *J. Arid Env.* 30: 351-360.
- STEENEKAMP, S.J. & O.J.H. BOSCH 1995: The influence of rainfall on the vegetation composition in different conditional states. – *J. Arid Env.* 30: 185-190.
- STODDART, L.A. 1960: Determining correct stocking rate on range land. – *J. Range Manage.* 13: 251-255.
- STRAHLER, A.H. & A.N. STRAHLER 1992: *Modern Physical Geography*. – John Wiley & Sons, New York.
- STRYDOM, P.J. & W.A. SMITH 1996: The effects of condensed tannins and polyethelene glycol on voluntary intake, nutrient digestibility, nitrogen retention and energy partitioning in sheep. – *Agricola* 8: 67-71.
- TAINTON, N.M. 1985: Recent trends in grazing management philosophy in South Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 2: 4-6.
- TAINTON, N.M., P.J. EDWARDS & M.T. MENTIS 1980: A revised method for assessing veld condition. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 15: 37-42.
- TAPSON, D. 1993: Biological Sustainability in Pastoral Systems: The Kwazulu Case. – In: BEHNKE, R.H., I. SCOONES & C. KERVEN (eds.): *Range Ecology at Disequilibrium. New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute, London: 118-135.
- TAYLOR, C.A. & M.H. RALPHS 1992: Reducing livestock losses from poisonous plants through grazing management. – *J. Range Manage.* 45: 9-12.
- TAYLOR, D.R., L.W. AARSEN & C. LOEHLE 1990: On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. – *Oikos* 58: 239-250.
- TEAGUE, W.R. & G.N. SMIT 1992: Relations between woody and herbaceous components and the effects of bush-clearing in southern African savannas. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 9: 60-71.
- TER BRAAK, C.J.F. & P. SMILAUER 1998: *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. – Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- TER BRAAK, C.J.F. 1986: Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. – *Ecology* 67: 1167-1179.
- THOMPSON, J.P. 1960: A description of the growth habits of mopani in relation to soil and climatic conditions. – *Proceedings of the First Federal Science Congress, Southern Rhodesia (Zimbabwe), Salisbury*.
- THOMPSON, K., S.H. HILLIER, J.P. GRIME, C.C. BOSSARD & S.R. BAND 1996: A functional analysis of a limestone grassland community. – *J. Veg. Sci.* 7: 371-380.
- THRASH, I. 1997: Infiltration rate of soil around drinking troughs in the Kruger National Park, South Africa. – *J. Arid Env.* 35: 617-625.
- THRASH, I., G.K. THERON & J. DU P. BOTHMA 1995: Dry season herbivore densities around drinking troughs in the Kruger National Park. – *J. Arid Env.* 29: 213-219.
- TIETEMA, T. 1989: The possibility of management of the mopane woodland. – In: GOV. OF MALAWI (ed.): *Report of Workshop on Management and Development of Indigenous Forests in the SADCC Region. SADCC Forestry Sector, Lilongwe (Malawi)*: 263-282.
- TIETEMA, T. 1993: Biomass determination of fuelwood trees and bushes of Botswana, Southern Africa. – *Forest Ecol. Manag.* 60: 257-269.
- TIETEMA, T., D.J. TOLSMA, E.M. VEENENDAAL & J. SCHROTEN 1991: Plant responses to human activities in the tropical savanna ecosystem of Botswana. – In: ROZEMA, J. & J.A.C. VERKLEIJ (eds.): *Ecological Responses to Environmental Stresses*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 262-276.
- TILMAN, D. & J.A. DAWNING 1994: Biodiversity and stability in grasslands. – *Nature* 367: 363-365.

- TILMAN, D., D. WEDIN & J. KNOPS 1996: Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. – *Nature* 379: 718-720.
- TIMBERLAKE, J. 1987: Ethnobotany of the Pokot of Northern Kenya. – Unpubl. Manuscript, London.
- TIMBERLAKE, J.R. 1995: *Colophospermum mopane*. Annotated Bibliography and Review. – *The Zimbabwe Bulletin of Forestry Research* 11: 1-49.
- TINGLE, C.C.D., S LAUER & G ARMSTRONG 1992: Dry season, epigeal invertebrate fauna of mopane woodland in northwestern Zimbabwe. – *J. Arid Env.* 23: 397-414.
- TODD, S.W. & M.T. HOFFMAN 1999: A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. – *Plant Ecol.* 142: 169-178.
- TRAXLER, A. 1997: Handbuch des vegetationsökologischen Monitorings. Methoden, Praxis, angewandte Projekte. Teil A: Methoden. – Umweltbundesamt Österreich, Wien.
- TRIPPNER, C. 1996: Bodenökologische Untersuchungen in ausgewählten Modellgebieten im Etosha-Nationalpark/Nordnamibia, unter besonderer Berücksichtigung der öko-pedologischen Risiken und der Standortansprüche von *Colophospermum mopane*. – Unveröff. Doktorarbeit an der Universität Regensburg, Regensburg.
- TROLLOPE, W.S.W. 1974: The growth of shrubs and trees and their reactions to treatment. – In: TAINTON, N.M. (ed.): Veld and pasture management in South Africa. Shuter & Shooter, Pietermaritzburg: 251-261.
- TROLLOPE, W.S.W. 1982: Ecological Effects of Fire in Southern African Savannas. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): Ecology of Tropical Savannas. Springer, Berlin: 292-306.
- TROLLOPE, W.S.W. 1984: Fire in Savanna. – In: DE V. BOOYSEN, P. & N.M. TAINTON (eds.): Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. Springer, Berlin: 149-176.
- TROLLOPE, W.S.W. 1990: Development of a technique for assessing veld condition in the Kruger National Park using key grass species. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 7: 46-51.
- TROLLOPE, W.S.W. 1992: Veld management in grassland and savanna areas. – In: VAN OUDTSHOORN, F.P. (ed.): Grasses of South Africa. Briza Publikasies, Arcadia, Pretoria: 45-56.
- TROLLOPE, W.S.W., L. TROLLOPE & O.J.H. BOSCH 1990: Veld and pasture management terminology in southern Africa. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 7: 52-61.
- TUCKER, C.J., C.L. VANPRAET, E. BOERWINKEL & A. GASTON 1983: Satellite remote sensing of total dry matter production in the Senegalese Sahel. – *Rem. Sens. Environ.* 13: 416-474.
- TUCKER, C.J., J.R.G. TOWNSHEND & T.E. GOFT 1985: African land-cover classification using satellite data. – *Science* 227: 369-375.
- TURNER, G.M., W.H. ROMME, R.H. GARDNER, R.V. O'NEILL & T.K. KRATZ 1993: A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. – *Landscape Ecol.* 8: 213-227.
- TURNER, M.D. 1998a: Long-term effects of daily grazing orbits on nutrient availability in Sahelian West Africa: 2. Effects of a phosphorus gradient on spatial patterns of annual grassland production. – *J. Biogeogr.* 25: 683-694.
- TURNER, M.D. 1998b: Long-term effects of daily grazing orbits on nutrient availability in Sahelian West Africa: 1. Gradients in the chemical composition of rangeland soil and vegetation. – *J. Biogeogr.* 25: 669-682.
- TURNER, M.D. 1999: Spatial and temporal scaling of grazing impact on the species composition and productivity of Sahelian annual grasslands. – *J. Arid Env.* 41: 277-297.
- TYSON, P.D. 1986: Climatic Change and Variability in Southern Africa. – Oxford University Press, Cape Town.
- URBANSKA, K.M 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. – Gustav Fischer, Stuttgart.
- VALENZA, J. 1984: Surveillance continue des pâturages naturels sahéliens sénégalais, résultats de 10 années d'observations. – LNERV, ISRA, Dakar.

- VAN DER MAAREL, E. & M.J.A. WERGER 1987: On the treatment of successional data. – *Phytochemistry* 7: 257-277.
- VAN DER MAAREL, E. 1993: Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. – *J. Veg. Sci.* 4: 733-736.
- VAN DER MAAREL, E. 1996: Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. – *Acta Bot. Neerl.* 45: 421-442.
- VAN DER MERWE, J.H. 1983: National Atlas of South West Africa. – National Bookprinters, Goodwoods, Cape, Kapstadt.
- VAN DER MERWE, J.P.A. & K. KELLNER 1999: Soil disturbance and increase in species diversity during rehabilitation of degraded arid rangelands. – *J. Arid Env.* 41: 323-333.
- VAN GROENEWOUD, H. 1992: The robustness of Correspondence, Detrended Correspondence, and TWINSpan Analysis. – *J. Veg. Sci.* 3: 239-246.
- VAN OUDTSHOORN, F. 1992: Grazing value and ecological status of grasses. – In: VAN OUDTSHOORN, F.P. (ed.): *Grasses of South Africa*. Briza Publikasies, Arcadia, Pretoria: 57-61.
- VAN VOORTHUIZEN, E.G. 1976: The Mopane Tree. – *Botswana Notes & Records* 8: 223-230.
- VAN WYK, B. & P. VAN WYK 1997: *Field Guide to Trees of Southern Africa*. – Struik Publishers, Cape Town.
- VEENENDAAL, E.M., W.H.O. ERNST & G.S. MODISE 1996: Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. – *J. Arid Env.* 32: 305-317.
- VEENENDAAL, E.M., W.H.O. ERNST & G.S. MODISE 1996: Reproductive effort and phenology of seed production of savanna grasses with different growth form and life history. – *Vegetatio* 123: 91-100.
- VERDCOURT, B. 1969: The arid corridor between the north-east and south-west areas of Africa. – *Paleoecology of Africa* 4: 140-144.
- VILJOEN, P.J. 1980: Veldtipes, Verspreiding van die groter Soogdiere, en enkele Aspekte van die Ekologie van Kaokoland. – Unpubl. MSc Thesis, University of Pretoria, Pretoria.
- VILJOEN, P.J. 1989: Habitat selection and preferred food plants of a desert-dwelling elephant population in the northern Namib Desert, South West Africa/Namibia. – *Afr. J. Ecol.* 27: 227-240.
- VOGELSANG, R. 1998: Archaeological survey in the Kaokoland, Namibia. – *Nyame Akuma* 50: 22-24.
- VOGELSANG, R. 2001: Archaeological investigations in the Kaokoland: survey and excavations in 1999 and 2000. – *Nyame Akuma* 54: 25-28.
- VOGELSANG, R. 2001: Migration oder Diffusion? - Frühe Viehhaltung im Kaokoland. – *Kölner Geographische Arbeiten* 14: in press.
- VOLK, O.H. 1974: *Gräser des Farmgebietes von Südwestafrika*. – Verlag der S.W.A. Wissenschaftl. Gesellschaft, Windhoek.
- VON KOENEN, E. 1996: *Heil- Gift- u. essbare Pflanzen in Namibia*. – Klaus Hess Verlag, Göttingen.
- VORSTER, M. 1982: The development of the Ecological Index Method for assessing range condition in the Karoo. – *Proc. Grassld. Soc. Sth. Afr.* 17: 84-89.
- WALKER, B.H. & I. NOY-MEIR 1982: Aspects of the Stability and Resilience of Savanna Ecosystems. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin: 556-590.
- WALKER, B.H. & W.T. KNOOP 1987: The response of the herbaceous layer in a dystrophic *Burkea africana* savanna to increased levels of nitrogen, phosphate and potassium. – *J. Grassl. Soc. South Afr.* 4: 31-34.
- WALKER, B.H. 1980: A Review of Browse and its Role in Livestock Production in Southern Africa. – In: LE HOUÉROU, H.N. (ed.): *Browse in Africa: The Current State of Knowledge*. ICCA, Addis Ababa: 7-24.

- WALKER, B.H. 1987: A general model of savanna structure and function. – In: WALKER, B.H. (ed.): Determinants of tropical savannas. ISCU Press, Miami: 1-12.
- WALKER, B.H. 1997: Functional types in non-equilibrium ecosystems. – In: SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.): Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge: 91-103.
- WALTER, H. & H. LIETH 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. – Gustav Fischer, Jena.
- WALTER, H. 1954: Die Verbuschung, eine Erscheinung der subtropischen Savannengebiete, und ihre ökologischen Ursachen. – *Vegetatio* 5/6: 6-10.
- WALTER, H. 1971: Ecology of tropical and subtropical vegetation. – Oliver & Boyd, Edinburgh.
- WARD, D., B.T. NGAIRORUE, J. KATHENA, R.SAMUELS & Y. OFRAN 1998: Land degradation in not a necessary outcome of communal pastoralism in arid Namibia. – *J. Arid Env.* 38: 357-371.
- WEBER, G.E. & F. JELTSCH 2000: Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semiarid savannas. – *Basic Appl. Ecol.* 1: 13-23.
- WEIHER, E., A. VAN DER WARF, K. THOMPSON, M. RODERICK, E. GARNIER & O. ERIKSSON 1999: Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. – *J. Veg. Sci.* 10: 609-620.
- WERGER, M.J.A. & B.J. COETZEE 1978: The Sudano-Zambesian Region. – In: WERGER, M.J.A. (ed.): Biogeography and Ecology of Southern Africa. Junk Publishers, The Hague: 303-462.
- WERGER, M.J.A. 1978: Biogeography and Ecology of Southern Africa. – Junk Publishers, The Hague.
- WESTFALL, R.H., H.F. GLEN & M.D. PANAGOS 1986: A new identification aid combining features of a polyclave and an analytical key. – *Bot. J. Linn. Soc.* 92: 65-73.
- WESTOBY, M. & M. LEISHMAN 1997: Categorizing plant species into functional types. – In: SMITH, T.M., H.H. SHUGART & F.I. WOODWARD (eds.): Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge: 104-121.
- WHITE, F. 1965: The savanna-woodlands of the Zambezi and Sudanian Domains. – *Webbia* 19: 651-681.
- WHITE, F. 1983: The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. – United Nations. Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris.
- WHITE, P.S. & A. JENTSCH 2001: The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. – *Progress in Botany* 62: 399-449.
- WHITE, P.S., J. HARROD, W.H. ROMME & J. BETANCOURT 1999: Disturbance and temporal dynamics. – In: JOHNSON, N.C., A.J. MALK, W.T. SEXTON & R.SZARO (eds.): Ecological stewardship: a common reference for ecosystem management. Oxford University Press, Oxford: 281-305.
- WHITTAKER, R.H. & W.A. NIERING 1975: Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V Biomass, production and diversity along the elevation gradient. – *Ecology* 56: 771-790.
- WHITTAKER, R.H. 1965: Dominance and diversity in land plant communities. – *Science* 147: 250-260.
- WHITTAKER, R.H. 1967: Gradient analysis of vegetation. – *Biol. Rev.* 42: 207-264.
- WHITTAKER, R.H. 1972: Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* 21: 213-251.
- WHITTAKER, R.H. 1975: The design and stability of plant communities. – In: VAN DOBBEN, W.H. & R.H. LOWE-MCCONNELL (eds.): Unifying concepts in ecology. Junk Publishers, The Hague: 169-181.
- WHITTAKER, R.H. 1977: Evolution of species diversity in land communities. – *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- WHITTAKER, R.H. 1978: Direct Gradient Analysis. – In: WHITTAKER, R.H. (ed.): Ordination of Plant Communities. Junk Publishers, The Hague: 7-50.
- WHITTAKER, R.H., W.A. NIERING & M.D. CRISP 1979: Structure, pattern, and diversity of a Mallee community in New South Wales. – *Vegetatio* 39: 65-76.
- WICKENS, G.E. 1997: Has the Sahel a future? – *J. Arid Env.* 37: 649-663.

- WIEGAND, T., S.J. MILTON & C. WISSEL 1994: Ein räumliches Simulationsmodell für eine Pflanzengemeinschaft in der semiariden Karoo, Südafrika. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 23: 407-416.
- WIEGAND, T., S.J. MILTON & C. WISSEL 1995: A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. – Ecology 76: 2205-2221.
- WIEGLEB, G. 1986: Grenzen und Möglichkeiten der Datenanalyse in der Pflanzenökologie. – Tuexenia 6: 365-377.
- WIEGLEB, G. 1989: Explanation and prediction in vegetation science. – Vegetatio 83: 17-34.
- WILDI, O. 1986: The Relational Model for Data Bases in Community Studies. – In: FEOLI, E. & L. ORLOCI (eds.): Computer assisted vegetation analysis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 71-77.
- WILKE, P. 1998: Florenanalytik. – In: JÜRGENS, N.: Muster und Prozesse des Vegetationswandels im ariden Grenzgebiet Nord-Namibias. Ergebnisbericht des Teilprojekts B6 im Sonderforschungsbereich 389 für die Jahre 1995-1998, Köln: 243-287.
- WILLIAMS, C.B. 1964: Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology. – Academic Press, New York.
- WILLIAMS, F.-N. 1991: Precolonial communities of Southwestern Africa. A history of Owambo kingdoms 1600-1920. – National Archives of Namibia, Windhoek.
- WILLIS, M.J. & S.W. TROLLOPE 1987: Use of key grass species for assessing veld condition in the eastern Cape. – J. Grassl. Soc. South Afr. 4: 113-115.
- WILSON, A.D. & G.J. TUPPER 1982: Concepts and factors applicable to the measurement of range condition. – J. Range Manage. 35: 684-689.
- WILSON, J.B. & S.H. ROXBURGH 1994: A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. – Oikos 69: 267-276.
- WILSON, J.B. & WATKINS, A.J. 1994: Guilds and assembly rules in lawn communities. – J. Veg. Sci. 5: 591-600.
- WILSON, S.D. & P.A. KEDDY 1986: Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. – Ecology 67: 1236-1242.
- WILSON, T.B. & E.T.F. WITKOWSKI 1998: Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. – J. Arid Env. 38: 541-550.
- WISSEL, C. & B. MAIER 1992: A stochastic model for the species-area relationship. – J. Biogeogr. 19: 355-362.
- WISSEL, C. 1992: Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory. – Ecological Modelling 63: 1-12.
- WOOD, J.C., M.K. WOOD & J.M. TROMBLE 1987: Important factors influencing water infiltration and sediment production on arid lands in New Mexico. – J. Arid Env. 12: 111-118.
- ZHANG, W. & C. SKARPE 1996: Small-scale vegetation dynamics in semi-arid steppe in Inner Mongolia. – J. Arid Env. 34: 421-439.
- ZÖFEL, P. 2001: Statistik verstehen. Ein Begleitbuch zur computergestützten Anwendung. – Addison-Wesley, München.
- ZVELEBIL, M. 1986: Mesolithic prelude and neolithic revolution. – In: ZVELEBIL, M. (ed.): Hunters in Transition. Mesolithic Societies of Temperate Eurasia and their Transition to Farming. Cambridge University Press, Cambridge: 5-16.

12 Anhang

Standortspezifische Angaben zu den Dauerbeobachtungsflächen. Tab.12.1

Die Informationen sollen zusammen mit den Vegetationsaufnahmedaten in das namibianische Landeskartierungsprojekt integriert werden und sind deswegen in englischer Sprache verfasst. Der Eintrag „Cluster“ gibt die Zuordnung zu einem der sechs Standorttypen, die durch die Clusteranalyse in Kapitel 5 abgegliedert worden sind. 1 = Sand, 2 = Schluff, 3 = Sand/Schluff, 4 = Lehm, 5 = Lehm flach, 6 = Ton/Sand. Für die Bedeutung der Mikrohabitat-Kürzel wird auf Kapitel 4.2.1 verwiesen.

Merkmale der Bodenhorizonte. Die Bodenansprache folgt den Richt- Tab.12.2

linien und Abkürzungen in der Bodenkundlichen Kartieranleitung (AG BODENKUNDE 1994). Entsprechend: Ld = effektive Lagerungsdichte (Ld 1 = sehr gering, Ld 2 = gering, Ld 3 = mittel, Ld 4 = hoch, Ld 5 = sehr hoch). Bei direkt nebeneinander liegenden Aufnahmeflächen in einem homogen erscheinenden Gebiet ist (in insgesamt drei Fällen) auf ein zweites Profil verzichtet worden.

Artenliste aller auf den Dauerbeobachtungsflächen verzeichneten Arten. Tab.12.3

Die Nomenklatur folgt CRAVEN (1999). Die Familien und Arten sind zur leichteren Auffindbarkeit alphabetisch sortiert. Nicht auf Artniveau bestimmbare Sippen sind am Ende der jeweiligen Gattung oder Familie aufgeführt. Für jede Art wird eine Angabe zur RAUNKIAERschen Lebensform (LF) sowie zum Pflanzenfunktionstyp nach SKARPE (1996) gemacht (PFT; vgl. Kapitel 4.7). Wo bekannt, sind die OtjiHimba-Namen der Arten aufgeführt.

Korrelationsanalyse (Matrix der Korrelationskoeffizienten) ausgewählter Tab.12.4 Umweltvariablen (vgl. Kapitel 4.2 und Kapitel 5).

Faktorenanalyse ausgewählter Umweltvariablen (vgl. Kapitel 4.2 und Tab. 12.5 Kapitel 5).

Clusteranalyse (Dendrogramm) der Aufnahmeflächen anhand Tab.12.6

ausgewählter Umweltvariablen (vgl. Kapitel 4.2 und 5). Von den Plotnummern sind nur die letzten beiden, eindeutig kennzeichnenden Ziffern aufgeführt. Die Substratbezeichnungen „Sand“, „Schluff“, „Sand/Schluff“, „Lehm“, „Ton/Sand“ und „Lehm flach“ entsprechen den sechs Standorttypen in Kapitel 5.

Rohtabelle aller ausgewerteten 197 Vegetationsaufnahmen 1995-1999. Tab. 12.7

Von den Plotnummern sind nur die letzten beiden, eindeutig kennzeichnenden Ziffern aufgeführt. Die Nachkommastelle gibt jeweils das Aufnahmejahr an; 1 = 1995, 2 = 1996, 3 = 1997, 4 = 1998, 5 = 1999.

Plot-Nr.	Cluster	Latitude (°S)	Longitude (°E)	Altitude (m)	Expos. (°)	Inclin. (%)	Place	Type of landscape	Geomorphology	Habitat	Proportion (%) of microhabitat type on plot										Erosion	
											1,1	1,2	1,3	1,4	2,1	3,1	3,2	4,1	4,2	5		
2940	1	17,09	13,2	790	350	3	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	5	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2942	1	17,11	13,14	915	100	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	6	94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2943	3	17,05	13,24	720	0	0	Orieheke	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	4	15	0	0	0	0	60	20	1	0	moderate
2945	3	17,05	13,14	830	350	3	Orieheke	intramontane basin	penepplain	footslope	5	70	10	0	0	15	0	0	0	0	0	moderate
2947	1	17,11	13,15	905	105	1	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	5	70	25	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2948	3	17,13	13,15	950	270	15	Hill	hill	colluvium	footslope	0	2	0	0	0	0	30	48	20	0	slight	
2949	3	17,13	13,15	953	270	17	Hill	hill	hillslope	lower slope	0	2	0	0	0	0	10	82	5	1	slight	
2950	1	17,01	13,11	765	325	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	27	68	5	0	0	0	0	0	0	0	0	moderate
2952	3	17,13	13,15	965	315	28	Hill	hill	hillslope	midslope	0	5	0	0	0	3	0	0	0	0	2	moderate
2956	6	17,13	13,14	938	90	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	70	0	20	0	0	0	0	0	0	0	moderate
2958	5	17,05	13,21	715	260	5	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	5	0	20	0	0	0	5	0	70	0	0	slight
2959	5	17,05	13,21	725	30	4	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	5	0	10	0	0	0	25	25	35	0	0	slight
2960	1	17,13	13,14	935	90	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	20	60	0	20	0	0	0	0	0	0	0	slight
2961	4	17,14	13,2	832	220	3	Ombuku	intramontane basin	penepplain	plain	0	12	15	0	0	48	25	0	0	0	0	moderate
2962	5	17,14	13,21	835	270	3	Ombuku	intramontane basin	penepplain	plain	0	30	10	0	0	0	0	2	58	0	0	slight
2963	4	17,23	13,09	1145	80	3	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	10	0	0	45	35	0	0	0	0	0	extreme
2964	3	17,23	13,09	1144	35	2	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	25	0	0	3	15	0	0	55	2	0	extreme
2965	3	17,23	13,09	1144	45	1	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	12	70	0	18	0	0	0	0	0	0	0	extreme
2966	3	17,23	13,09	1142	120	4	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	27	0	0	8	0	50	8	0	7	0	0	severe
2967	4	17,24	13,09	1145	323	4	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	0	0	0	95	5	0	0	0	0	0	extreme
2968	6	17,13	13,14	935	130	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	20	0	0	5	0	15	0	0	60	0	0	slight
2969	1	17,11	13,15	900	28	1	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	92	8	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2970	2	17,11	13,16	890	165	3	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	17	13	0	0	35	25	0	0	0	0	slight
2971	1	17,1	13,16	870	295	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	89	11	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2972	5	17,14	13,21	835	315	1	Ombuku	intramontane basin	penepplain	plain	5	45	10	0	0	0	0	5	40	0	0	slight
2973	1	17,13	13,14	932	95	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	25	65	0	10	0	0	0	0	0	0	0	slight
2974	1	17,13	13,14	932	205	1	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	95	0	5	0	0	0	0	0	0	0	slight
2975	2	17,11	13,16	890	165	3	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	25	15	0	0	30	20	0	0	0	0	moderate
2977	5	17,05	13,21	720	290	2	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	5	0	20	0	0	0	0	0	75	0	0	slight
2978	6	17,31	13,14	938	90	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	15	78	7	0	0	0	0	0	0	0	0	severe
2979	1	17,1	13,16	870	335	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	3	80	17	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2980	2	17,11	13,16	890	170	3	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	5	60	35	0	0	0	0	0	0	0	0	slight
2981	3	17,06	13,24	740	305	2	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	0	2	68	0	0	0	0	0	30	0	0	moderate
2982	3	17,09	13,13	900	90	3	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	0	12	5	0	0	0	0	60	20	3	0	slight
2983	3	17,09	13,13	900	90	3	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	0	5	2	0	0	0	0	89	0	4	0	slight
2984	6	17,31	13,14	938	90	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	75	15	0	0	0	0	0	0	0	0	moderate
2985	5	17,1	13,09	995	50	5	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	0	0	20	0	0	0	0	65	0	15	0	moderate
2986	5	17,1	13,09	1000	330	4	Orieheke	intramontane basin	penepplain	plain	0	0	12	0	0	0	0	63	0	25	0	severe
2987	4	17,24	13,09	1145	90	2	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	0	22	0	20	15	43	0	0	0	0	moderate
2988	1	17,01	13,11	765	270	2	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	77	20	0	0	3	0	0	0	0	0	moderate
2989	1	17,01	13,11	765	290	1	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	10	85	5	0	0	0	0	0	0	0	0	moderate
2990	1	17,13	13,14	932	85	0,5	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	95	0	5	0	0	0	0	0	0	0,1	slight
2991	2	18,09	13,5	1180	250	1	Opuwo	intramontane basin	loess basin filling	plain	0	98	2	0	0	0	0	0	0	0	0	extreme
2992	2	18,09	13,5	1175	90	5	Opuwo	intramontane basin	loess basin filling	plain	5	2	5	0	88	0	0	0	0	0	0	extreme
2993	3	17,13	13,13	980	265	4	Hill	hill	colluvium	footslope	4	0	0	0	0	0	51	0	15	30	moderate	
2994	4	17,24	13,09	1140	280	4	Omuhonga	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	0	0	0	0	80	20	0	0	0	0	moderate
2995	1	17,11	13,15	900	75	1	Omuramba	intramontane basin	alluvial basin filling	plain	0	93	7	0	0	0	0	0	0	0	0	slight

Tab. 12.1: standortspezifische Angaben zu den Dauerbeobachtungsflächen

Plot-Nr.	Parent rock	Depth (cm) of		Stony mat. in topsoil (%)	Cover (%) of surface material			Limit of soil profile	Properties of topsoil (horizon 2)					Land use	Distance (m) to next		
		Soil	Fine mat.		> 6 cm	2 mm to < 6 cm	< 2 mm		S	U	T	pH	Conductivity		CaCO3	settlement	river
2940	alluvial deposits	150	149	0,5	0	0	97	none	80	17	3	6,69	22	0	grazed in dry season	1000	500
2942	alluvial deposits	40	40	0,5	0	2	98	silicate crust	93	5	2	6,13	10,31	0	grazed in dry season	1500	2000
2943	labradorite	9	4	50	5	15	20	parent rock	63	32	5	7,91	70,4	8	grazed in dry season	4500	4300
2945	labradorite	20	17	17	6	30	48	stony sediment	93	5	2	7,87	208	8	grazed in dry season	4100	4500
2947	alluvial deposits	150	149	0,5	0	9,5	90	none	93	5	2	5,97	18,6	0	grazed in dry season	1200	350
2948	gneiss	9	6	30	25	10	32	parent rock	93	5	2	7,23	33,2	1	grazed by smallstock	1300	1800
2949	gneiss	20	10	50	30	25	15	parent rock	93	5	2	6,82	27,5	0	grazed by smallstock	1320	1800
2950	alluvial deposits	150	147	2	0	10	85	none	93	5	2	8,14	170	8	grazed in dry season	3000	100
2952	gneiss	13	6	50	41	35	23	parent rock	93	5	2	6,54	22	0	grazed by smallstock	1350	1850
2956	light granite	19	10	47	0,1	25	74,9	silicate crust	61	9	30	7,66	71,1	1	heavily grazed	350	600
2958	labradorite	35	4	90	11	15	66	parent rock	67	23	10	7,83	65,9	5	heavily grazed	200	200
2959	labradorite	31	11	65	8,1	20	66,8	parent rock	67	23	10	9,92	43,4	8	heavily grazed	1100	1800
2960	alluvial deposits	150	150	0	0	0	100	none	84	6	10	7,77	47,1	1	heavily grazed	80	500
2961	anorthosite	40	4	90	54	15	30	parent rock	93	5	2	7,6	68,9	5	abandoned land	3000	150
2962	anorthosite	41	10	76	3	55	25	parent rock	67	23	10	7,7	70,9	5	abandoned land	3200	600
2963	sandstone	35	16	53	25,01	38	30	calcareous crust	50	45	5	7,79	54,9	3	heavily grazed	150	70
2964	shist, quarz	32	28	14	12,01	47,5	40	parent rock	79	15	6	6,03	13	0	heavily grazed	200	900
2965	shist, quarz	42	41	2	0,2	5	94,3	gravel layer	93	5	2	6,1	17	0	heavily grazed	100	900
2966	sandstone, gneiss	32	11	65	47	12	36	parent rock	63	32	5	6,08	19	0	heavily grazed	300	1000
2967	sandstone, quarz	150	138	8	6	64	30	none	67	23	10	7,68	304	8	heavily grazed	400	500
2968	alluvial deposits	16	14	12	8,2	20	71,3	sandstone	61	9	30	7,13	26,4	0	heavily grazed	500	700
2969	alluvial deposits	150	150	0	0	5	95	none	93	5	2	6,58	44,6	0	exclosure	1250	250
2970	alluvial deposits	150	135	10	6	61	20	none	31	65	4	7,95	68,9	8	exclosure	2000	400
2971	alluvial deposits	150	132	12	0	7	93	none	93	5	2	6,5	10,64	0	exclosure	3800	150
2972	anorthosite	55	21	62	0,2	25	67,5	parent rock	67	23	10	7,66	65,2	5	abandoned land	3200	500
2973	alluvial deposits	150	149	0,5	0,01	30	59,8	none	93	5	2	6,7	32,7	0	heavily grazed	100	1000
2974	alluvial deposits	150	144	4	0	5	90	none	84	5	2	6,57	15,48	0	heavily grazed	150	1000
2975	alluvial deposits	56	38	33	6	61	19,7	parent rock	31	65	4	7,13	31,9	5	grazed in dry season	2000	400
2977	labradorite	35	34	3	8	63	14	parent rock	31	65	4	7,62	38,4	1	exclosure	300	400
2978	light granite	26	23	10	0,1	25	74,9	calcareous crust	59	21	20	8	98,1	8	exclosure	450	680
2979	alluvial deposits	150	130	13	0	10	89,8	none	93	5	2	7,73	28,6	1	grazed in dry season	3800	150
2980	alluvial deposits	150	142	5	0,01	15,1	49,89	none	6	90	4	8,03	109,2	8	grazed in dry season	2300	200
2981	labradorite	13	6	53	0	16	2	parent rock	31	65	4	5,84	17,21	0	grazed in dry season	4700	4300
2982	sandstone	15	7	53	29	48	14,8	parent rock	79	15	6	6	21,3	0	grazed in dry season	800	1500
2983	sandstone	21	9	55	19	50	26,8	parent rock	79	15	6	6	21,3	0	grazed in dry season	800	1500
2984	light granite	26	14	47	0	29,8	0	calcareous crust	61	9	30	7,66	71,1	1	heavily grazed	420	650
2985	calcrete crust	19	12	38	28	6	37	calcareous crust	80	17	3	6,69	32,3	5	exclosure	150	250
2986	calcrete crust	21	2	89	43	8	45,3	calcareous crust	31	65	4	7,78	60,8	3	heavily grazed	100	200
2987	sandstone, quarz	130	29	78	26,2	40	28,8	gravel layer	59	21	20	7,55	68,5	8	heavily grazed	600	250
2988	alluvial deposits	35	10	70	0,2	17,5	72,2	silicate crust	67	23	10	7,87	54,5	5	grazed in dry season	2800	50
2989	alluvial deposits	40	34	14	0,1	20	69,7	silicate crust	93	5	2	6,38	10,68	0	grazed in dry season	3200	300
2990	alluvial deposits	50	44	13	0	10	89,9	silicate crust	93	5	2	6,31	30	0	heavily grazed	120	1000
2991	loess-like silt	150	150	0	0	0	35	none	6	90	4	8,04	112,7	8	heavily grazed	2000	200
2992	loess-like silt	150	30	80	0,1	60	19,2	none	31	65	4	8,01	95,8	8	heavily grazed	2000	150
2993	gneiss	32	2	94	28	55	16,5	parent rock	80	17	3	5,76	17,51	0	grazed by smallstock	950	1000
2994	sandstone, quartz	35	35	1	31	55	13,99	calcareous crust	59	21	20	7,64	26,7	1	heavily grazed	500	600
2995	alluvial deposits	150	150	0	0	2	98	none	93	5	2	6,58	44,6	0	exclosure	1250	250

Tab. 12.1: standortspezifische Angaben zu den Dauerbeobachtungsflächen

PLOT	Horizont Nummer	Unterkante [cm]	Farbe [nach Munsell]	Farbbezeichnung	Steine [Vol%]	Kies [Vol%]	Feinmat. [Vol%]	LD	Gefüge	Substrat	Bodenart	Ton [Gew.%]	Schluff [Gew.%]	Sand [Gew.%]	pH-Wert (in CaCl3)	Leitfähigkeit [yS/mm]	Kalk
2940,00	1	2	7,5 YR 5/6	strong brown	0	2	98	1	ein	Alluviale Sande	Su3	5	32	63	6,02	16,32	0
2940,00	2	25	7,5 YR 4/6	strong brown	0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	Su2	3	17	80	6,69	22	0
2940,00	3	70	7,5 YR 4/6	strong brown	0	0	100	3	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	7,16	10,08	1
2940,00	4	80	7,5 YR 5/6	strong brown	0	4	96	2	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	7,95	26,1	2
2942,00	1	1	7,5 YR 6/6	reddish yellow	0	1	99	1	ein	Alluviale Sande	Sg	2	5	93	5,92	14,52	0
2942,00	2	12	7,5 YR 4/6	strong brown	0	0,5	99,5	2	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	6,13	10,31	0
2942,00	3	30	7,5 YR 5/6	strong brown	0	0,5	99,5	3	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,06	9,81	0
2942,00	4	40	7,5 YR 4/6	strong brown	0	0,5	99,5	4	kit	Kruste	mS	2	5	93	5,91	11,19	0
2943,00	1	1	10 YR 6/4	light yellowish brown	3	17	80	3	ein	Verw.-mat in situ	Su4	5	45	50	6,46	21,8	1
2943,00	2	9	10 YR 6/3	pale brown	30	20	50	3	ein	Verw.-mat in situ	Su3	5	32	63	7,91	70,4	3,4
2943,00	3	-1	10 YR 7/3	very pale brown	95	3	2	5	-	Ausgangsgestein	Su3	5	32	63	7,95	70,1	3,4
2945,00	1	0,5	10 YR 6/4	light yellowish brown	0	20	80	1	ein	Kiesauflage	mfSl3	2	5	93	7,92	97,2	3,3
2945,00	2	20	10 YR 5/3	brown	0	5	95	3	sub	Verw.-mat in situ	mfSl3	2	5	93	7,87	208	3,4
2945,00	3	30	10 YR 6/3	pale brown	0	40	60	3	sub	Verw.-mat in situ	mfSl3	2	5	93	7,77	126,5	3,4
2947,00	1	7,5	YR 5/6	strong brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	3,58	781	0
2947,00	2	7,5	YR 4/4	brown	0	2	98	1	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	5,97	18,6	0
2947,00	3	7,5	YR 4/4	brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	6,52	14,93	0
2947,00	4	7,5	YR 4/6	strong brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,73	14,87	0
2947,00	1	7,5	YR 5/6	strong brown	0	1	99	1	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	6,33	35,3	0
2947,00	2	7,5	YR 5/6	strong brown	0	2	98	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	5,94	21,6	0
2947,00	3	7,5	YR 4/6	strong brown	0	0	100	3	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,4	15,96	0
2947,00	4	7,5	YR 4/6	strong brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,51	17,7	0
2947,00	1	2	7,5 YR 5/6	strong brown	0	2	98	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	5,98	20,1	0
2947,00	2	35	7,5 YR 4/6	strong brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,04	11,25	0
2947,00	3	80	7,5 YR 4/6	strong brown	0	0	100	3	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,59	15,63	0
2947,00	4	100	7,5 YR 4/6	strong brown	0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,5	15,51	0
2948,00	1	0,1	7,5 YR 4/6	strong brown	0	2	90	1	ein	Kolluvium	mSfs	2	5	93	6,66	28,2	1
2948,00	2	9	7,5 YR 4/4	brown	2	28	70	2	sub	Kolluvium	mS	2	5	93	7,23	33,2	2
2949,00	1	0,5	7,5 YR 4/6	strong brown	2	3	95	2	ein	Kolluvium	fSms	2	5	93	6,04	171,2	0
2949,00	2	7	7,5 YR 4/4	brown	30	20	50	3	sub	Kolluvium	mSfs	2	5	93	6,82	27,5	0
2949,00	3	20	7,5 YR 3/4	dark brown	40	10	50	3	sub	Kolluvium	mS	2	5	93	7,34	63,3	1
2950,00	1	3	7,5 YR 5/6	strong brown	0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	7,95	264	3,3
2950,00	2	40	7,5 YR 5/6	strong brown	0	0	100	2	sub	Alluviale Sande	mSfs	2	5	93	8,14	170	3,4
2950,00	3	65	7,5 YR 5/4	brown	0	2	98	2	sub	Alluviale Sande	mSfs	2	5	93	8,34	505	3,3
2950,00	4	100	7,5 YR 4/4	brown	2	3	95	2	ein	Alluviale Sande	gSms	2	5	93	8,42	283	3,4
2951,00	1	2	7,5 YR 5/4	brown	0	10	90	2	ein	Kolluvium	US	4	65	31	7,7	77,6	3,2
2951,00	2	12	7,5 YR 4/4	brown	55	5	40	3	ein	Kolluvium	US	4	65	31	7,62	120,6	3,4
2951,00	3	17	7,5 YR 5/4	brown	20	0	80	3	ein	Kolluvium	US	4	65	31	7,7	77,4	3,4
2951,00	4	30	7,5 YR 6/4	light brown	15	2	83	3	ein	Kolluvium	Ls3	20	37	43	7,88	90,5	4
2951,00	5	39	7,5 YR 5/4	brown	15	2	83	3	ein	Kolluvium	Slu	11	45	44	7,9	76,8	4
2952,00	1	1	7,5 YR 4/4	brown	2	6	92	1	ein	Kolluvium	fSms	2	5	93	7,13	35,8	0
2952,00	2	8	7,5 YR 4/6	strong brown	45	5	50	2	ein	Kolluvium	fSms	2	5	93	6,54	22	0
2952,00	3	13	7,5 YR 4/6	strong brown	85	5	10	2	ein	Kolluvium	mSfs	2	5	93	6,56	23,7	0
2956,00	1	0,5	5 YR 5/6	yellowish red	0	35	65	2	ein	Sandaufflage	gS	2	5	93	6,4	44,8	1
2956,00	2	10	5 YR 4/4	reddish brown	15	30	55	3	ein	Playasediment	Ts4	30	9	61	7,66	71,1	2

Tab. 12.2: Merkmale der Bodenhorizonte

PLOT	Horizont Nummer	Unterkante [cm]	Farbe [nach Munsell]	Farbbezeichnung	Steine [Vol%]	Kies [Vol%]	Feinmat. [Vol%]	LD	Gefüge	Substrat	Bodenart	Ton [Gew.%]	Schluff [Gew.%]	Sand [Gew.%]	pH-Wert (in CaCl3)	Leitfähigkeit [yS/mm]	Kalk
2956,00	3	19 5 YR 4/4	reddish brown		20	30	50	3	ein	Playasediment	T1	42	9	49	7,96	94,9	2
2957,00	1	1 10 YR 6/2	light brownish grey		1	5	94	1	ein	Verw.-mat in situ	Ts2	57	9	34	7,66	88	2
2957,00	2	15 10 YR 5/2	greyish brown		5	20	75	3	ein	Verw.-mat in situ	Ts2	57	9	34	7,97	93,3	2
2957,00	3	40 10 YR 5/2	greyish brown		3	10	87	4	sub	Verw.-mat in situ	Ts2	57	9	34	8,18	217	3,4
2957,00	4	48 10 YR 5/2	greyish brown		1	10	89	4	pol	Verw.-mat in situ	Ts2	57	9	34	8,04	1278	3,3
2958,00	1	0,5 10 YR 7/2	light grey		5	20	75	1	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,9	58,1	3,2
2958,00	2	20 10 YR 6/2	light brownish grey		50	10	40	2	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	7,83	65,9	3,3
2958,00	3	32 10 YR 6/2	light brownish grey		70	10	20	3	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	7,8	43,7	3,4
2959,00	1	0,5 10 YR 6/2	light brownish grey		0	20	80	1	ein	Verw.-mat in situ	gSu	3	17	80	7,95	72,4	3,3
2959,00	2	19 10 YR 5/3	brown		10	40	50	3	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	9,92	43,4	3,4
2959,00	3	31 10 YR 6/3	pale brown		80	10	10	4	sub	Verw.-mat in situ	LS4	20	21	59	7,89	60,6	3,4
2960,00	1	0,5 7,5 YR 5/6	strong brown		0	0	100	1	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	6,84	66,5	1
2960,00	2	10 7,5 YR 4/6	strong brown		0	0	100	3	sub	Alluviale Sande	St2	10	6	84	7,77	47,1	2
2960,00	3	100 5 YR 4/4	reddish brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	St2	10	6	84	8,05	49,8	2
2960,00	3	100 5 YR 4/4	reddish brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	St2	10	6	84	8,04	65,7	2
2960,00	4	130 5 YR 4/4	reddish brown		0	0	100	2	sub	Alluviale Sande	St2	10	6	84	8,08	69,9	3,2
2960,00	5	150 5 YR 4/6	yellowish red		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	St2	10	6	84	8,15	76,9	3,2
2960,00	5	165 7,5 YR 5/6	strong brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	St3	20	7	73	8,21	249	3,2
2961,00	1	2 10 YR 4/3	brown		60	10	30	1	ein	Flußsedimente	mSfs	2	5	93	7,45	78,4	3,2
2961,00	2	20 10 YR 4/3	brown		70	15	15	1	ein	Verw.-mat in situ	mSfs	2	5	93	7,6	68,9	3,3
2961,00	3	35 10 YR 6/2	light brownish grey		80	15	5	2	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	7,73	74,7	4
2961,00	4	40 10 YR 7/2	light grey		82	15	3	2	ein	Ausgangsgestein	SI4	15	25	60	7,81	82,8	4
2962,00	1	2 10 YR 6/2	light brownish grey		1	20	79	1	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,52	89,7	3,4
2962,00	2	17 10 YR 6/2	light brownish grey		10	40	50	3	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	7,7	70,9	3,3
2962,00	3	41 10 YR 7/2	light grey		80	15	5	4	sub	Ausgangsgestein	SI4	15	25	60	7,76	90,6	3,3
2963,00	1	2 10 YR 6/4	light yellowish brown		4	70	26	1	ein	Auflage	Us	4	65	31	7,55	78,3	3,4
2963,00	2	10 10 YR 6/4	light yellowish brown		0	30	70	2	ein	Löss	Su4	5	45	50	7,79	54,9	3,2
2963,00	3	23 10 YR 6/4	light yellowish brown		0	70	30	2	sub	Löss	Slu	11	45	44	7,77	56,9	3,2
2964,00	1	2 7,5 YR 5/6	strong brown		0	0	100	1	ein	Sandauflage	gsmS	2	5	97	6,15	16,8	0
2964,00	2	8 7,5 YR 5/6	strong brown		1	5	94	2	sub	Alluviale Sande	SI2	6	15	79	6,03	13	0
2964,00	3	12 7,5 YR 6/6	reddish yellow		20	5	75	3	ein	Alluviale Sande	SI2	6	13	79	6,05	13,2	0
2964,00	4	32 7,5 YR 5/6	strong brown		60	10	30	2	ein	Alluviale Sande	SI3	10	23	67	6,37	25,7	0
2965,00	1	2 7,5 YR 5/6	strong brown		0	0	100	1	ein	Alluviale Sande	SI2	6	15	79	6,72	41,8	0
2965,00	2	16 7,5 YR 4/6	strong brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	6,1	17	0
2965,00	3	35 5 YR 4/6	yellowish red		0	3	97	2	ein	Alluviale Sande	SI2	6	15	79	6,15	14,7	0
2965,00	4	42 7,5 YR 4/6	strong brown		0	1	99	3	sub	Alluviale Sande	SI2	6	15	79	5,91	20,6	0
2966,00	1	2 7,5 YR 5/6	strong brown		0	1	99	1	ein	Sandauflage	Su3	5	32	63	6,05	27,3	0
2966,00	2	10 7,5 YR 4/6	strong brown		0	1	99	3	sub	Alluviale Sande	Su3	5	32	63	6,08	19	0
2966,00	3	25 7,5 YR 5/6	strong brown		80	5	15	2	ein	Schotter	Su4	5	45	50	5,93	18,3	0
2967,00	1	2 10 YR 6/4	light yellowish brown		5	25	70	1	ein	Auflage	Us	4	65	31	7,54	74,5	3,2
2967,00	2	90 5 YR 4/6	yellowish red		0	1	99	3	sub	Alluvium	SI3	10	23	67	7,68	304	3,4
2967,00	3	100 7,5 YR 4/6	strong brown		75	10	15	2	ein	Schotter	Ls4	20	21	59	7,64	278	3,3
2967,00	4	112 5 YR 4/6	yellowish red		0	2	98	3	sub	Alluvium	Ts4	30	9	61	7,59	282	3,2
2967,00	5	130 5 YR 4/6	yellowish red		0	5	95	3	sub	Alluvium	Ts4	30	9	61	7,57	276	3,2
2968,00	1	1 7,5 YR 5/6	strong brown		0	5	95	1	ein	Sandauflage	mSgs	2	5	93	7,35	48,4	1

Tab. 12.2: Merkmale der Bodenhorizonte

PLOT	Horizont Nummer	Unterkante [cm]	Farbe [nach Munsell]	Farbbezeichnung	Steine [Vol%]	Kies [Vol%]	Feinmat. [Vol%]	LD	Gefüge	Substrat	Bodenart	Ton [Gew.%]	Schluff [Gew.%]	Sand [Gew.%]	pH-Wert (in CaCl3)	Leitfähigkeit [yS/mm]	Kalk
2968,00	2	11 5 YR 4/6	yellowish red		0	10	90	4	ein	Playasediment	Ts4	30	9	61	7,13	26,4	0
2968,00	3	16 5 YR 3/4	dark reddish brown		0	15	85	5	ein	Playasediment	Ts3	42	9	49	6,96	20,1	0
2969,00	1	2 7,5 YR 5/6	strong brown		0	0	100	1	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	6,09	152,3	0
2969,00	2	18 7,5 YR 4/6	strong brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	6,58	44,6	0
2969,00	3	85 7,5 YR 4/6	strong brown		0	0	100	2	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	6,76	19,3	0
2970,00	1	1 7,5 YR 5/4	brown		0	3	97	1	ein	Auflage (kiesig)	fSms	2	5	93	7,92	69,5	3,2
2970,00	2	20 7,5 YR 5/4	brown		0	5	95	3	sub	Löss	Us	4	65	31	7,95	68,9	3,3
2970,00	3	37 7,5 YR 6/4	light brown		20	10	70	3	sub	Löss	Us	4	65	31	7,95	107,1	4
2970,00	4	70 7,5 YR 6/4	light brown		0	2	98	2	sub	Löss	Us	4	65	31	8,1	90,2	3,3
2971,00	1	2 7,5 YR 5/4	brown		0	30	70	1	ein	Alluviale Sande	mS	2	5	93	5,99	20,7	0
2971,00	2	47 5 YR 4/6	yellowish red		0	10	90	3	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,5	10,64	0
2971,00	3	68 5 YR 4/6	yellowish red		0	15	85	3	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,7	27,6	0
2972,00	1	1 10 YR 6/2	light brownish grey		0	0	97	2	kit	Oberflächenkruste	Us	4	65	31	7,69	67,6	4
2972,00	2	20 10 YR 6/2	light brownish grey		2	30	68	2	ein	Verw.-mat in situ	SI3	10	23	67	7,66	65,2	3,3
2972,00	3	35 10 YR 7/2	light grey		10	60	30	3	sub	Verw.-mat in situ	SI4	15	25	60	7,9	56,7	3,3
2972,00	4	55 10 YR 7/2	light grey		15	70	15	4	sub	Verw.-mat in situ	SI4	15	25	60	7,76	69,5	3,3
2973,00	1	0,5 5 YR 4/6	yellowish red		0	5	95	1	ein	Feinkies-Auflage	gS	2	5	93	6,65	25,2	0
2973,00	2	9 2,5 YR 4/8	dark red		0	0	100	3	ein	Alluviale Sande	gSms	2	5	93	6,7	32,7	0
2973,00	3	25 2,5 YR 4/8	dark red		0	1	99	2	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	93	7,42	60,2	0
2973,00	4	50 2,5 YR 3/6	dark red		0	0	100	3	ein	Alluviale Sande	gSms	2	5	93	7,66	121	0
2974,00	1	1 7,5 YR 5/6	strong brown		0	5	95	1	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	93	6,88	21,2	0
2974,00	2	3 7,5 YR 5/6	strong brown		0	4	96	1	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	84	6,57	15,48	0
2974,00	3	5 7,5 YR 5/6	strong brown		0	4	96	1	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	84	6,67	18,25	0
2974,00	4	7 7,5 YR 5/6	strong brown		0	3	97	2	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	93	6,6	16,51	0
2974,00	5	9 7,5 YR 5/6	strong brown		0	3	97	2	ein	Alluviale Sande	gS	2	5	93	6,52	18,19	0
2975,00	1	2 7,5 YR 5/4	brown		5	40	55	1	ein	Auflage (kiesig)	mSfs	2	5	93	7,47	41,4	3,2
2975,00	2	20 2,5 YR 4/8	dark red		0	20	80	3	sub	Alluviale Sande	Us	4	65	31	7,13	31,9	3,3
2975,00	3	40 7,5 YR 6/4	light brown		5	25	70	2	sub	Alluviale Sande	Us	4	65	31	7,95	64,2	4
2975,00	4	90 7,5 YR 6/4	light brown		5	35	60	3	sub	Alluviale Sande	Us	4	65	31	7,98	58,3	3,4
2977,00	1	2 10 YR 6/2	light brownish grey		2	6	92	2	sub	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,76	70,9	3,3
2977,00	2	15 10 YR 7/2	light grey		0	3	97	2	sub	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,62	38,4	2
2978,00	1	1 5 YR 5/8	yellowish red		0	60	40	1	ein	Auflage (kiesig)	gS	2	5	93	6,91	20,3	3,2
2978,00	2	26 5 YR 5/6	yellowish red		0	5	95	2	sub	Playasediment	Ls4	20	21	59	8	98,1	3,4
2978,00	3	52 7,5 YR 5/6	strong brown		0	7	93	4	sub	Playasediment	SI3	10	23	67	8,07	354	3,4
2978,00	4	70 7,5 YR 5/6	strong brown		0	20	80	3	sub	Playasediment	SI3	10	23	67	8,09	358	3,4
2979,00	1	1 7,5 YR 5/6	strong brown		0	10	90	1	ein	Auflage	fS	2	5	93	7,58	43,7	1
2979,00	2	5 7,5 YR 5/6	strong brown		0	5	95	2	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	7,73	28,6	2
2979,00	3	15 7,5 YR 5/6	strong brown		0	5	95	2	ein	Alluviale Sande	fS	2	5	93	7,97	45,6	2
2979,00	4	35 7,5 YR 5/6	strong brown		0	15	85	3	ein	Alluviale Sande	fS	2	5	93	7,98	45,8	2
2979,00	5	70 7,5 YR 5/6	strong brown		0	15	85	3	ein	Alluviale Sande	fSms	2	5	93	8,04	72,6	2
2980,00	1	1 7,5 YR 6/6	reddish yellow		0	10	90	2	ein	Löss	Us	4	65	31	7,97	80,2	3,3
2980,00	2	5 7,5 YR 6/6	reddish yellow		0	5	95	1	ein	Löss	U	4	90	6	8,03	109,2	3,4
2980,00	3	25 7,5 YR 5/6	strong brown		0	5	95	2	ein	Löss	U	4	90	6	8,09	110,5	4
2980,00	4	35 7,5 YR 6/6	reddish yellow		0	5	95	2	ein	Löss	U	4	90	6	8,08	124,3	4
2980,00	5	53 7,5 YR 6/6	reddish yellow		0	5	95	1	ein	Löss	U	4	90	6	8,04	122,7	4

Tab. 12.2: Merkmale der Bodenhorizonte

PLOT	Horizont Nummer	Unterkante [cm]	Farbe [nach Munsell]	Farbbezeichnung	Steine [Vol%]	Kies [Vol%]	Feinmat. [Vol%]	LD	Gefüge	Substrat	Bodenart	Ton [Gew.%]	Schluff [Gew.%]	Sand [Gew.%]	pH-Wert (in CaCl3)	Leitfähigkeit [yS/mm]	Kalk
2981,00	1	1	10 YR 7/3	very pale brown	0,2	13	86,8	1	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	5,79	24,6	0
2981,00	2	8	10 YR 7/3	very pale brown	10	20	70	3	sub	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	5,84	17,21	0
2981,00	3	13	10 YR 6/3	pale brown	60	25	15	3	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	6,38	15,49	0
2982,00	1	0,5	10 YR 6/4	light yellowish brown	0	5	95	1	ein	Verw.-mat in situ	mSfs	2	5	93	6,03	36	0
2982,00	2	7	10 YR 5/4	yellowish brown	2	20	78	3	sub	Verw.-mat in situ	SI2	6	15	79	6	21,3	0
2982,00	3	15	10 YR 5/4	yellowish brown	50	30	20	2	ein	Verw.-mat in situ	SI2	6	15	79	6,25	21,6	0
2985,00	1	1	10 YR 5/3	brown	0	2	98	3	sub	Verw.-mat in situ	SU2	3	17	80	6,82	85,3	2
2985,00	2	5	10 YR 5/4	yellowish brown	10	3	87	2	ein	Verw.-mat in situ	SU2	3	17	80	6,69	32,3	3,3
2985,00	3	19	10 YR 5/4	yellowish brown	40	5	55	2	ein	Verw.-mat in situ	SU2	3	17	80	7,35	40,5	3,4
2986,00	1	1	10 YR 5/3	brown	0,2	3	96,8	1	sub	Verw.-mat in situ	SU2	3	17	80	7,69	76,6	2
2986,00	2	8	10 YR 5/4	yellowish brown	20	65	15	2	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,78	60,8	3,2
2986,00	3	15	10 YR 5/4	yellowish brown	40	53	7	2	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,82	92,7	3,2
2986,00	4	21	10 YR 5/4	yellowish brown	70	12	18	2	ein	Verw.-mat in situ	Us	4	65	31	7,69	87,2	2
2987,00	1	2	7,5 YR 5/6	strong brown	5	30	65	1	ein	Auflage	SI2	6	13	79	6,87	37,8	1
2987,00	2	8	7,5 YR 6/6	reddish yellow	10	30	60	2	ein	Verw.-mat in situ	Ls4	20	21	59	7,55	68,5	3,4
2987,00	3	28	7,5 YR 5/4	brown	80	10	10	5	ein	Ausgangsgestein	Ts4	30	9	61	7,66	91	4
2988,00	1	2	5 YR 5/6	yellowish red	5	10	85	1	ein	Kolluvium	fSms	2	5	93	7,65	71	2
2988,00	2	18	5 YR 5/6	yellowish red	10	50	40	3	sub	Kolluvium	SI3	10	23	67	7,87	54,5	3,3
2988,00	3	35	5 YR 5/4	yellowish red	40	40	20	4	sub	Kolluvium	SI3	10	23	67	7,83	65,8	3,3
2989,00	1	2	5 YR 5/8	yellowish red	0	5	95	1	ein	Auflage	fSms	2	5	93	6,29	28,5	0
2989,00	2	26	2,5 YR 4/8	dark red	0	10	90	4	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,38	10,68	0
2989,00	3	40	2,5 YR 4/8	dark red	0	20	80	4	sub	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	6,65	10,38	0
2990,00	1	1	5 YR 4/6	yellowish red	0	40	60	1	ein	Auflage	gS	2	5	93	6,71	30,4	0
2990,00	2	10	2,5 YR 4/8	dark red	0	5	95	3	sub	Alluviale Sande	mS	2	5	93	6,31	30	0
2990,00	3	30	2,5 YR 4/6	dark red	0	10	90	2	ein	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	7,44	57,9	1
2990,00	4	50	2,5 YR 3/6	dark red	0	20	80	3	sub	Alluviale Sande	mSgs	2	5	93	7,77	136	0
2991,00	1	30	10 YR 4/4	dark yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Us	4	65	31	7,98	81,1	3,4
2991,00	2	140	10 YR 5/4	yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	U	4	90	6	8,04	112,7	3,4
2991,00	2b	140	10 YR 5/4	yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Us	4	65	31	8,01	131,1	3,4
2991,00	2c	140	10 YR 5/4	yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Us	4	65	31	8,01	138,7	3,4
2991,00	3	170	10 YR 4/4	dark yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Ut3	14	69	17	8,07	141,3	3,4
2991,00	4	-1	10 YR 5/4	yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Ut4	20	66	14	7,9	1673	3,4
2991,00	4	-1	10 YR 5/4	yellowish brown	0	0	100	3	ein	Löss	Ut4	20	66	14	7,9	1439	3,4
2992,00	1	1	10 YR 5/4	yellowish brown	1	80	19	2	ein	Löss	U	24	90	6	8,04	67,8	3,4
2992,00	2	5	10 YR 5/4	yellowish brown	0,2	60	39,8	2	ein	Löss	Us	4	65	31	8,01	95,8	3,4
2992,00	3	32	10 YR 5/4	yellowish brown	0,2	85	14,8	3	ein	Kolluvium	Us	4	65	31	8,01	99,6	3,4
2993,00	1	1	7,5 YR 5/4	yellowish brown	1	17	82	2	ein	Verw.-mat in situ	mS	2	5	93	5,49	34,2	0
2993,00	2	5	7,5 YR 4/6	strong brown	5	85	10	2	ein	Verw.-mat in situ	fSu2	3	17	80	5,76	17,51	0
2993,00	3	25	7,5 YR 4/6	strong brown	15	80	5	3	ein	Verw.-mat in situ	mSu2	3	17	80	5,95	14,31	0
2993,00	4	32	5 YR 4/4	reddish brown	2	93	5	3	ein	Verw.-mat in situ	mSI2	6	15	79	6,08	15,02	0
2994,00	1	2	10 YR 5/6	light yellowish brown	0	5	95	2	ein	Sandauflage	Uls	12	57	31	7,3	44,8	0
2994,00	2	21	5 YR 4/6	yellowish red	0	0	100	4	sub	Alluviale Sande	Ls4	20	21	59	7,64	267	1
2994,00	3	35	5 YR 4/6	yellowish red	0	2	98	4	konk	Alluviale Sande	Ts4	30	9	61	7,61	264	3,2

Tab. 12.2: Merkmale der Bodenhorizonte

Arname	Autoren	LF	PFT	Vernakular (Otjihimba)
Acanthaceae				
<i>Barleria prionitis</i> ssp. <i>prionitoides</i>	(Eng.) Brummit & Wood	Ch	Ch	O-ndundumane
<i>Blepharis obmitrata</i>	C.B.Clarke	Ch	Ch	
<i>Megalochlamys marlothii</i>	(Eng.) Lindau	Ch	Ch	
<i>Monechma cleomoides</i>	(S.Moore) C.B.Clarke	Ch	Ch	E-ngonge
<i>Monechma divaricatum</i>	(Nees) C.B.Clarke	Ch	Ch	
<i>Peristrophe paniculata</i>	(Forssk.) Brummitt	T	TF	Oka-mboa
<i>Petalidium cirrhiferum</i>	S.Moore	Ch	Ch	E-wiwiri kOndundu
<i>Petalidium spec. 1</i> (Plot 2943)	Nees	Ch	Ch	E-wiwiri
<i>Petalidium spec. 2</i> (Plot 2959)	Nees	Ch	Ch	E-wiwiri
<i>Petalidium spec. 3</i> (Plot 2993)	Nees	Ch	Ch	
<i>Petalidium spec. 4</i> (Plot 2991)	Nees	Ch	Ch	
Aizoaceae				
<i>Galenia africana</i>	L.	T	TF	
<i>Sesuvium sesuvioides</i>	(Fenzl) Verdc.	T	TF	O-ndiniyombua
Amaranthaceae				
<i>Alternanthera pungens</i>	Kunth	T	TF	
<i>Amaranthus thunbergii</i>	Moq.	T	TF	Omu-nandi
<i>Hernbstaedtia linearis</i>	Schinz	T	TF	
<i>Marcelllopsiis welwitschii</i>	(Hook.f.) Schinz	T	TF	
<i>Nelsia quadrangula</i>	(Engl.) Schinz	T	TF	
<i>Pupalia lappacea</i>	(L.) A.Juss.	T	TF	
<i>Sericorema sericea</i>	(Schinz) Lopr.	T	TF	
Apocynaceae				
<i>Adenium boehmianum</i>	Schinz	PN	PN	Ou-zuwo
Asclepiadaceae				
<i>Fockea multiflora</i>	K.Schum.	Par	Par	Otji-mbuya
<i>Hoodia parviflora</i>	N.E.Br.	Ch	Ch	Otji-nove
<i>Pentarrhinum abyssinicum</i>	(N.E.Br.) Liede & Nicholas	Ch	Ch	
<i>Asclepiadaceae spec.</i>		Ch	Ch	-
Asteraceae				
<i>Bidens biternata</i>	(Lour.) Merr. & Scherff	T	TF	
<i>Calostephane divaricata</i>	Benth.	T	TF	
<i>Dicoma tomentosa</i>	Cass.	T	TF	O-nyainya
<i>Geigeria acaulis</i>	Benth. & Hook.f. ex Oliv. & Hiern	T	TF	Oka-urukongoro
<i>Geigeria alata</i>	(DC.) Benth. & Hook.f. ex Oliv. & Hiern	T	TF	
<i>Geigeria ornativa</i>	O.Hoffm.	T	TF	Oru-vahu
<i>Helichrysum candolleianum</i>	H.Buek	T	TF	Oka-zumba kOvakuvare
<i>Helichrysum tomentosulum</i> ssp. <i>toment.</i>	(Klatt) Merxm.	Ch	Ch	O-ngwambundu
<i>Hirpicium gorterioides</i> ssp. <i>gorterioides</i>	(Oliv. & Hiern) Roessler	T	TF	
<i>Pechuel-Loeschea leubnitziae</i>	(Kuntze) O.Hoffm.	Ch	Ch	Otji-ndumba
<i>Pegolettia cf senegalensis</i>	Cass.	T	TF	-
Balanitaceae				
<i>Balanites welwitschii</i>	(Tiegh.) Exell & Mendonca	P	P scler	Omu-mbamenye
Bignoniaceae				
<i>Catophractes alexandri</i>	D.Don	PN	PN meso	Omu-karavize
<i>Rhigozum brevispinosum</i>	Kuntze	PN	PN meso	Omu-nditi (f)
<i>Rhigozum virgatum</i>	Merxm. & A.Schreib.	PN	PN meso	Omu-nditi (m)
<i>Rhigozum virgatum brevispinosum</i>	Merxm. & A.Schreib.	PN	PN meso	Omu-ngwindi
Boraginaceae				
<i>Cordia sinensis</i>	Lam.	P	P meso	Omu-zepa
<i>Heliotropium ciliatum</i>	Kaplan	T	TF	
<i>Heliotropium ovalifolium</i>	Forssk.	Ch	Ch	O-nyiva
<i>Heliotropium rariflorum</i> ssp. <i>hereroense</i>	(Schinz) Verdc.	Ch	Ch	
<i>Heliotropium zeylanicum</i>	(Burm.f.) Lam.	T	TF	Omu-tiwozonganga
Brassicaceae				
<i>Erucastrum arabicum</i>	Fisch. & C.A.Mey	T	TF	
Burseraceae				
<i>Commiphora africana</i>	(A.Rich) Engl.	P	P meso	O-ngareya
<i>Commiphora angolensis</i>	Engl.	P	P meso	Omu-ngorowa
<i>Commiphora glaucescens</i>	Engl.	P	P meso	Omu-tungi
<i>Commiphora multijuga</i>	(Hiern) K.Schum.	P	P meso	Omu-zumba
<i>Commiphora oblanceolata</i>	Schinz	Ch	Ch	O-nangwi
<i>Commiphora pyracanthoides</i>	Engl.	Ch	Ch	Omu-kange

Tab. 12.3: Artenliste

Arname	Autoren	LF	PFT	Vernakular (Otjihimba)
<i>Commiphora tenuipetiolata</i>	Engl.	Ch	Ch	Omu-ngorwa; O-nangwi
<i>Commiphora virgata</i>	Engl.	PN	PN meso	Omu-mbara
Campanulaceae				
<i>Wahlenbergia undulata</i>	(L.f.) A.DC.	T/Ch	T/Ch	
Capparaceae				
<i>Boscia albitrunca</i>	(Burch.) Gilg & Benedict	P	P meso	Omu-rembwe
<i>Boscia foetida</i>	Schinz	P	P meso	Omu-ngwindi
<i>Boscia microphylla</i>	Oliv.	P	P meso	
<i>Cleome angustifolia</i> ssp. <i>petersiana</i>	Forssk.	T	TF	
<i>Cleome elegantissima</i>	Briq.	T	TF	
<i>Cleome foliosa</i>	Hook.f.	T	TF	Omu-kungu
<i>Cleome gynandra</i>	L.	T	TF	O-mboa
<i>Cleome laburnifolia</i>	Roessler	T	TF	
<i>Cleome spec.</i>	L.	T	TF	
<i>Maerua schinzii</i>	Pax	P	P meso	E-tengu
Celastraceae				
<i>Gymnosporia senegalensis</i>	(Lam.) Loes.	P	P meso	Omu-tungambara
Combretaceae				
<i>Combretum apiculatum</i>	Sond.	P	P meso	Omu-mbute
<i>Terminalia prunioides</i>	M.A.Lawson	P	P meso	Omu-hama
Commelinaceae				
<i>Commelina benghalensis</i>	L.	T	TF	
Convolvulaceae				
<i>Evolvulus alsinoides</i> var. <i>linifolius</i>	(L.) Baker	Ch	Ch	
<i>Ipomoea bolusiana</i> ssp. <i>bolusiana</i>	Schinz	Geo	Geo	Otji-nakwi
<i>Ipomoea sinensis</i> ssp. <i>blepharosepala</i>	(Hoechst. ex A.Rich) Verdc. ex	C	TF	O-nyiva
<i>Seddera schizantha</i>	Hallier f.	Ch	Ch	O-nzengura
<i>Seddera suffruticosa</i>	(Schinz) Hallier f.	Ch	Ch	
Cucurbitaceae				
<i>Cucumis anguria</i>	L.	T	TF	Oka-ndjasii
<i>Cucumis sagittatus</i>	Peyr.	C	TF	Oka-tangaruru
<i>Dactyliandra welwitschii</i>	Hook.f.	C	TF	Oka-musesemeno
<i>Momordicia humilis</i>	(Cogn.) C.Jeffrey	C	TF	
<i>Cucurbitaceae spec.</i>		C	TF	
Cyperaceae				
<i>Bulbostylis hispidula</i>	(Vahl.) R.W.Haines	H	HG lin nan	O-ngwengwe
<i>Kyllinga welwitschii</i>	Ridl.	H	HG lin nan	
Ebenaceae				
<i>Euclea pseudebenus</i>	E.Mey ex A.DC.	P	P meso	
Euphorbiaceae				
<i>Acalypha fruticosa</i>	Forssk.	Ch	Ch	O-ngwa zera
<i>Acalypha segetalis</i>	Müll.Arg.	T	TF	
<i>Chamaesyce glanduligera</i>	Gray	T	TF	
<i>Chamaesyce inaequilatera</i>	Gray	T	TF	
<i>Chamaesyce prostrata</i>	Gray	T	TF	-
<i>Croton menyhartii</i>	Pax	Ch	Ch	Omu-mbango
<i>Euphorbia guerichiana</i>	Pax	P	P meso	Omu-pondoriro
<i>Euphorbia monteroi</i>	Hook.f.	Ch	Ch	
<i>Phyllanthus maderaspatensis</i>	L.	Ch	Ch	
<i>Phyllanthus pentandrus</i>	Schumach. & Thonn.	T	TF	O-nyiva
Fabaceae: Caesalpinioideae				
<i>Adenolobus gariepensis</i>	(E.Mey) Torre & Hillc.	PN	PN meso	Omu-kandakanda
<i>Colophospermum mopane</i>	(J.Kirk ex Benth.) J.Kirk ex J.Léonard	P	P meso	Omu-tati
Fabaceae: Mimosoideae				
<i>Acacia ataxacantha</i>	DC.	P	P nano	Oru-weyo
<i>Acacia kirkii</i> ssp. <i>kirkii</i>	Oliv.	P	P nano	Omu-pungweya
<i>Acacia mellifera</i> ssp. <i>detinens</i>	(Burch.) Brenan	P	P nano	Omu-saona
<i>Acacia mellifera</i> ssp. <i>mellifera</i>	(Vahl.) Benth.	P	P nano	Omu-tukahere
<i>Acacia reficiens</i> ssp. <i>reficiens</i>	Wawra	P	P nano	
<i>Acacia senegal</i> var. <i>rostrata</i>	(L.) Willd.	P	P nano	Omu-ryangava
<i>Acacia tortilis</i>	(Forssk.) Hayne	P	P nano	O-tuzu
<i>Dichrostachys cinerea</i>	(L.) Wight & Arn.	P	P nano	

Tab. 12.3: Artenliste

Arname	Autoren	LF	PFT	Vernakular (Otjihimba)
Fabaceae: Papilionoideae				
<i>Cassia italica</i>	Mill.	T/Ch	T/Ch	Oru-tanga
<i>Chamaecrista absus</i>	(L.) Irwin & Barneby	T	TF	
<i>Crotalaria spec.</i>		T	TF	
<i>Crotalaria cf barnabassii</i>	Dinter ex Baker f.	T	TF	O-nyiva
<i>Crotalaria heidmannii</i>	Schinz	T	TF	O-nyiva
<i>Cyamopsis senegalensis</i>	Guill. & Perr.	T/Ch	T/Ch	O-ndombe
<i>Indigofera auricomma</i>	E.Mey.	T/Ch	T/Ch	O-nyiva
<i>Indigofera charleriana</i>	Schinz	T	TF	O-nyiva
<i>Indigofera hochstetteri</i> ssp. <i>streyana</i>	Baker	T	TF	O-nyiva
<i>Indigofera pechuellii</i>	Kuntze	Ch	Ch	Omu-wanizi
<i>Indigofera vicioides</i>	Jaub. & Spach	T	TF	O-nyiva
<i>Indigofera spec.</i> 1	L.	T	TF	O-nyiva
<i>Indigofera spec.</i> 2	L.	T	TF	O-nyiva
<i>Lotononis curtii</i>	Harms	T	TF	
<i>Mundulea sericea</i>	(Willd.) A.Chev.	PN	PN meso	Omu-tjivatjipanga
<i>Ptychobium biflorum</i> ssp. <i>angolense</i>	(Baker) Brummitt	T/Ch	T/Ch	O-nyiva
<i>Rhyncosia totta</i> var. <i>totta</i>	(Thunb.) DC.	Ch	Ch	
<i>Tephrosia cf oxygona</i>	Welw. ex Baker	Ch	Ch	
<i>Tephrosia dregeana</i>	E.Mey	T	TF	
<i>Tephrosia monophylla</i>	Schinz	Ch	Ch	
<i>Tephrosia villosa</i> ssp. <i>ehrenbergiana</i>	Tolken & Hardy	Ch	Ch	
<i>Zornia glochidiata</i>	Rchb. Ex DC	T	TF	
Geraniaceae				
<i>Monsonia senegalensis</i>	Guill. & Perr.	T	TF	
<i>Monsonia umbellata</i>	Harv.	T	TF	O-harawa
Gisekiaceae				
<i>Gisekia africana</i>	(Lour.) Kuntze	T	TF	
Lamiaceae				
<i>Acrotome inflata</i>		T	TF	
<i>Endostemon tenuiflorus</i>	(Benth.) M.Ashby	Ch	Ch	
<i>Leucas ebracteata</i> var. <i>kaokoveldensis</i>	Sebald	T	TF	Oru-nwe
<i>Leucas pechuellii</i>	(Kuntze) Gürke	T/Ch	T/Ch	E-rombora
<i>Ocimum americanum</i> var. <i>americanum</i> L.		Ch	Ch	
Liliaceae				
<i>Albuca amboensis</i>	(Schinz) Oberm.	Geo	Geo	O-ndungwarara
<i>Albuca cf fleckii</i>	Schinz	Geo	Geo	
<i>Albuca spec.</i>	L.	Geo	Geo	
<i>Aloe zebrina</i>	Baker	Ch	Ch	E-ndombo
<i>Asparagus nelsii</i>	Schinz	Ch	Ch	Oru-pangambura
<i>Asparagus spec.</i>	L.	Ch	Ch	
<i>Camporrhiza strumosa</i>	(Baker) Oberm.	Geo	Geo	Otji-hakariwa
<i>Geophyt spec.</i> 1 (Plot 2950)		Geo	Geo	O-nyanga
<i>Geophyt spec.</i> 2 (Plot 2966)		Geo	Geo	O-nyanga
<i>Geophyt spec.</i> 2 (Plot 2992)		Geo	Geo	
<i>Geophyt spec.</i> 3		Geo	Geo	
<i>Geophyt spec.</i> 4		Geo	Geo	
<i>Geophyt spec.</i> 5		Geo	Geo	
Loranthaceae				
<i>Tapinanthus oleifolius</i>	(J.C.Wendl.) Danser	Par	Par	Otji-raura
Malvaceae				
<i>Abutilon cf angulatum</i>	(Guill. & Perr.) Mast.	Ch	Ch	
<i>Abutilon fruticosum</i>	Guill. & Perr.	Ch	Ch	Otji-tjanduaka
<i>Gossypium anomalum</i>	Wawra ex Wawra & Peyr.	Ch	Ch	Oka-muti kOvamuari
<i>Hibiscus cf elliotiae</i>	Harv.	Ch	Ch	
<i>Hibiscus cf palmatus</i>	Forssk.	T/Ch	T/Ch	
<i>Hibiscus micranthus</i>	L.f.	T/Ch	T/Ch	Omu-tjatjara
<i>Hibiscus rhabdotospermus</i>	Garcke	T/Ch	T/Ch	O-nyiva
<i>Hibiscus sidiformis</i>	Baill.	T	TF	
<i>Melhania acuminata</i>	Mast.	T/Ch	T/Ch	
<i>Melhania damarana</i>	Harv.	Ch	Ch	
<i>Pavonia rehmannii</i>	Szyszył.	PN	PN meso	
Malvaceae spec.		T	TF	

Tab. 12.3: Artenliste

Arname	Autoren	LF	PFT	Vernakular (Otjihimba)
Molluginaceae				
Corbichonia decumbens	(Forssk.) Exell	T/Ch	T/Ch	
Limeum argute-carinatum ssp argute-c	Wawra & Peyr.	T	TF	
Limeum myosotis var. myosotis	H.Walter	T	TF	
Limeum pterocarpum	(J.Gay) Heimerl	T	TF	
Mollugo cerviana	(L.) Ser. ex DC.	T	TF	
Mollugo nudicaulis	Lam.	T	TF	
Myrothamnaceae				
Myrothamnus flabellifolius	Welw.	Ch	Ch	O-handukaze
Nyctaginaceae				
Boerhavia coccinea	Mill.	T/Ch	T/Ch	
Boerhavia diffusa	L.	T/Ch	T/Ch	Omu-tjawana
Commicarpus fallacissimus	(Heimerl) Heimerl ex Oberm.	T/Ch	T/Ch	
Olacaceae				
Ximenia americana	L.	PN	PN meso	Omu-ninga
Ophioglossaceae				
Ophioglossum polyphyllum	A.Braun	Geo	Geo	Omu-kwarundombo
Pedaliaceae				
Pterodiscus aurantiacus	Welw.	Ch	Ch	Otji-ngwindi
Sesamum capense	Burm.f.	T	TF	
Sesamum pedalioides	Welw.	T	TF	
Sesamum rigidum	Peyr.	T/Ch	T/Ch	
Sesamum spec.		T	TF	
Periplocaceae				
Curroria decidua	Planch. Ex Hook.f. & Benth.	Ch	Ch	E-hambwa
Poaceae				
Acrachne racemosa	(Roem. & Schult.) Ohwi	T	TG	E-homba
Anthepora schinzii	Hack.	T	TG	Oka-urukonde
Aristida hordeacea	Kunth	T	TG	O-hoke yozondoona
Aristida meridionalis	Henrard	H	HG lanc	Otji-kuendjandje
Brachiaria malacodes	(Mez & K. Schum.) Scholz	T	TG	E-rianguari
Enneapogon cenchroides	(Roem. & Schult.) C.E.Hubb.	T	TG	Otji-mburumutwe
Enneapogon desvauxii	P.Beauv.	H	HG lin nan	Oka-ria ngwari/menye
Enneapogon scoparius	Stapf	H	HG lanc	Otji-mbere
Entoplocamia aristulata	(Hack. & Rendle) Stapf	T	TG	O-mbanga
Eragrostis annulata	Rendle ex Scott-Elliot	T	TG	O-ngwengwe
Eragrostis dinteri	Stapf	T	TG	O-njase
Eragrostis nindensis	Ficalho & Hiern	H	HG lin nan	O-ngangahozu
Eragrostis porosa	Nees	T	TG	Oru-weyo
Melinis repens ssp. grandiflora	(Hochst.) Zizka	T/H	TG	O-kaina kombe
Microchloa caffra	Nees	H	HG lin nan	O-njosse
Monelytrum luederitzianum	Hack.	T/H	HG lanc	
Oropetium capense	Stapf	H	HG lin nan	O-njosse
Pogonarthria fleckii	(Hack.) Hack.	T	TG	
Schizachyrium sanguineum	(Retz.) Alston	H	HG lanc	Oka-twera ngama
Schmidtia kalahariensis	Stent	T	TG	O-ngorondji
Setaria verticillata	(L.) P.Beauv.	T	TG	E-omba
Sorghum bicolor. ssp. arundinaceum	(Desv.) de Wet & Harlan	T/H	HG lanc	Oru-andjandja
Sporobolus cf fimbriatus	(Trin.) Nees	H	HG lin	Oru-eyo
Stipagrostis hirtigluma ssp. pearsonii	(Henrard) De Winter	T	TG	O-ngerewe
Stipagrostis hirtigluma ssp. hirtigluma	(Steudel ex Trin. & Rupr.) De Winter	T	TG	Otji-ngatjira
Stipagrostis uniplumis var. uniplumis	(Licht.) De Winter	H	HG lin	O-ngumba
Tragus berteronianus	Schult.	T	TG	
Tricholaena monachme	(Trin.) Stapf ex C.E.Hubb	T	TG	O-mbuma
Trichoneura eleusinoides	(Rendle) Ekman	T	TG	
Tripogon minimus	(A.Rich.) Hochst. ex Steud.	H	HG lin nan	O-njosse
Triraphis ramosissima	Hack.	H	HG lin	Oru-renda
Urochloa brachyura	(Hack.) Stapf	T	TG	E-hozu
Willkommia newtonii	Hack.	H	HG lanc	E-tanga
Poaceae spec.		H	HG lanc	

Arname	Autoren	LF	PFT	Vernakular (Otjihimba)
Polygalaceae				
<i>Polygala cf guerichiana</i>	Engl.	Ch	Ch	E-wiwiri
<i>Polygala erioptera</i>	DC.	T	TF	
<i>Polygala pallida</i>	E.Mey	T	TF	
Portulacaceae				
<i>Ceraria longipetiolata</i>	Merxm & Podlech	P	P meso	Otji-nova
<i>Portulaca hereroensis</i>	Schinz	T	TF	
<i>Portulaca oleracea</i>	L.	T	TF	Otji-tandavare
<i>Portulaca quadrifida</i>	L.	T	TF	
<i>Talinum cafferum</i>	(Thunb.) Eckl. & Zeyh.	T	TF	
<i>Talinum cf arnottii</i>	Hook.f.	T	TF	
Ptaeroxylaceae				
<i>Ptaeroxylon obliquum</i>	(Thunb.) Radlk.	P	P meso	Omu-mbungururu
Rhamnaceae				
<i>Berchemia discolor</i>	(Klotzsch) Hemsl.	P	P meso	Omu-ve
<i>Helinus cf integrifolius</i>	(Lam.) Kuntze	Ch	Ch	
Rubiaceae				
<i>Amphiasma benguellense</i>	(Hiern) Bremek.	Ch	Ch	Omu-yazimo
<i>Kohautia angolensis</i>	Bremek.	T	TF	
<i>Kohautia aspera</i>	(B.Heyne ex Roth) Bremek.	T/Ch	T/Ch	
<i>Kohautia virgata</i>	(Willd.) Bremek.	T	TF	
<i>Pavetta cf zeyheri</i>	Sond.	Ch	Ch	Omu-tete
Rufaceae				
<i>Thamnosma africana</i>	Engl.	Ch	Ch	
Salvadoraceae				
<i>Salvadora persica</i>	L.	P	P scler	
Scrophulariaceae				
<i>Alectra parvifolia</i>	(Engl.) Schinz	Par	Par	
<i>Anticharis inflata</i>	Marloth & Engl.	T	TF	
<i>Anticharis senegalensis</i>	(Walp.) Bhandari	T	TF	
<i>Aptosimum angustifolium</i>	Weber & Schinz	Ch	Ch	E-pungu
<i>Aptosimum lineare</i>	Marloth & Engl.	Ch	Ch	-
<i>Hiernia angolensis</i>	S.Moore	Ch	Ch	
<i>Striga gesnerioides</i>	(Willd.) Vatke ex Engl.	Par	Par	
<i>Scrophulariaceae spec.</i>		Ch	Ch	-
Solanaceae				
<i>Solanum catombelense</i>	Peyr.	Ch	Ch	
Sterculiaceae				
<i>Hermannia modesta</i>	(Ehrenb.) Mast.	T	TF	
<i>Hermannia pfeilii</i>	K.Schum.	T	TF	
<i>Hermannia tigrensis</i>	Hochst. ex A.Rich.	T	TF	
<i>Sterculia africana</i>	(Lour.) Fiori	P	P meso	Omu-hako
Tiliaceae				
<i>Corchorus angolensis</i>	Exell & Mendonca	T	TF	
<i>Corchorus tridens</i>	L.	T	TF	
<i>Grewia bicolor</i>	Juss.	T	TF	Omu-vapu
<i>Grewia flavescens</i>	Juss.	Ch	Ch	Omu-he
<i>Grewia tenax</i>	(Forssk) Fiori	Ch	Ch	Omu-ndjendjere
<i>Grewia villosa</i>	Willd.	P	P meso	Omu-hamati
Velloziaceae				
<i>Xerophyta squarrosa</i>	Baker	Ch	Ch	Oru-kombo
<i>Chascanum pinnatifidum</i>	(L.f.) E.Mey	T/Ch	T/Ch	-
Vitaceae				
<i>Cyphostemma cf cirrosom</i>	Desc. ex Wild & R.B.Drumm.	C	TF	
<i>Cyphostemma cf ruacanensis</i>	(Exell & Mendonca) Desc.	T	TF	Oru-ndombo
Zygophyllaceae				
<i>Tribulus zeyheri ssp. zeyheri</i>	Sond.	T	TF	Ozo-hongo
<i>Zygophyllum simplex</i>	L.	T	TF	O-nona

Tab. 12.3: Artenliste

Rangkorrelationen nach Spearman; n = 47

	ALT	INCL	DIST RIV	RAIN	RE-GIME	DIST SETT	EROSION	RILLS	GRA-VEL	DEB-RIS	SKEL GROB	SKEL FEIN	FMO	BIO-CRU	DEPTH	FMAT-DEPTH	S	U	T	PH	LF	CAC O3
ALT: Höhe über dem Meer		.214	.010	-.371*	.641**	-.517**	.476**	-.054	.199	-.160	.266	.085	-.141	-.158	-.013	.068	-.15	.033	.123	-.13	.045	-.077
INCL: Inklination	.214		.071	.024	.108	-.079	.206	-.232	.517**	.320*	.675**	.385**	-.485**	.353*	-.335*	-.481**	-.16	.247	.126	.131	.144	.161
DISTRIV: Entfernung nächster Fluss	.010	.071		.402**	.053	-.067	-.127	-.041	.069	.366*	.156	.138	-.208	.150	-.562**	-.310*	.181	-.20	-.01	-.39**	-.32*	-.368*
RAIN: Niederschläge 1999 (ordinal)	-.371*	.024	.402**		-.193	-.031	-.497**	.013	-.055	.145	-.141	.009	.017	-.044	-.206	-.053	.132	-.21	-.08	-.11	-.17	-.244
REGIME: Nutzungsintensität (ordinal)	.641**	.108	.053	-.193		-.875**	.267	.180	.248	.020	.329*	.153	-.053	-.237	-.055	.028	-.22	.101	.400**	-.12	.047	-.111
DISTSETT: Entfernung nächste Siedlung	-.517**	-.079	-.067	-.031	-.875**		-.065	-.292*	-.020	-.071	-.198	.044	-.128	.294*	.044	-.073	.068	.023	-.23	.181	.106	.257
EROSION: Erosionsintensität (ordinal)	.476**	.206	-.127	-.497**	.267	-.065		-.024	.274	-.073	.383**	.329*	-.414**	.092	-.255	-.308*	-.41**	.385**	.260	.216	.282	.344*
RILLS: Erosionsstrukturen wie Rinnen	-.054	-.232	-.041	.013	.180	-.292*	-.024		-.113	-.333*	-.293*	-.107	.394**	-.350*	.164	.240	.001	-.08	.121	.192	.015	-.034
GRAVEL: Anteil Schotterflur (Einheit 3)	.199	.517**	.069	-.055	.248	-.020	.274	-.113		.047	.674**	.426**	-.389**	.137	-.219	-.322*	-.14	.148	.189	.063	.111	.167
DEBRIS: Anteil Schutt (Einheit 4)	-.160	.320*	.366*	.145	.020	-.071	-.073	-.333*	.047		.517**	.176	-.404**	.578**	-.629**	-.641**	-.14	.246	.233	-.14	-.19	-.106
SKELGROB: Anteil Grobskelett an Oberfl.	.266	.675**	.156	-.141	.329*	-.198	.383**	-.293*	.674**	.517**		.482**	-.570**	.388**	-.580**	-.687**	-.18	.231	.241	-.05	.040	.067
SKELFEIN: Anteil Feinskelett an Oberfl.	.085	.385**	.138	.009	.153	.044	.329*	-.107	.426**	.176	.482**		-.729**	.178	-.230	-.325*	-.41**	.371*	.423**	.090	.250	.219
FMO: Anteil Feinmaterial an Oberfl.	-.141	-.485**	-.208	.017	-.053	-.128	-.414**	.394**	-.389**	-.404**	-.570**	-.729**		-.523**	.450**	.535**	.502**	-.49**	-.31*	-.04	-.22	-.191
BIOCRU: Anteil Biokruste an Oberfl.	-.158	.353*	.150	-.044	-.237	.294*	.092	-.350*	.137	.578**	.388**	.178	-.523**		-.372**	-.425**	-.34*	.498**	.050	.197	.121	.271
DEPTH: Bodenmächtigkeit	-.013	-.335*	-.562**	-.206	-.055	.044	-.255	.164	-.219	-.629**	-.580**	-.230	.450**	-.372**		.840**	.111	-.06	-.27	.152	.108	.129
FMATDEPT: Feinmaterialmächtigkeit	.068	-.481**	-.310*	-.053	.028	-.073	-.308*	.240	-.322*	-.641**	-.687**	-.325*	.535**	-.425**	.840**		.165	-.20	-.29	.057	.037	-.012
S: Sandanteil im Oberboden	-.149	-.159	.181	.132	-.223	.068	-.412**	.001	-.140	-.139	-.183	-.407**	.502**	-.339*	.111	.165		-.92**	-.70**	-.43**	-.43**	-.480**
U: Schluffanteil im Oberboden	.033	.247	-.202	-.209	.101	.023	.385**	-.084	.148	.246	.231	.371*	-.492**	.498**	-.062	-.200	-.92**		.591**	.428**	.381**	.524**
T: Tonanteil im Oberboden	.123	.126	-.014	-.083	.400**	-.229	.260	.121	.189	.233	.241	.423**	-.305*	.050	-.271	-.287	-.70**	.591**		.339*	.411**	.351*
PH: pH-Wert im Oberboden	-.132	.131	-.391**	-.109	-.122	.181	.216	.192	.063	-.140	-.052	.090	-.042	.197	.152	.057	-.43**	.428**	.339*		.823**	.872**
LF: Leitfähigkeit im Oberboden	.045	.144	-.317*	-.171	.047	.106	.282	.015	.111	-.192	.040	.250	-.224	.121	.108	.037	-.43**	.381**	.411**		.823**	.833**
CACO3: Carbonate im Oberboden	-.077	.161	-.368*	-.244	-.111	.257	.344*	-.034	.167	-.106	.067	.219	-.191	.271	.129	-.012	-.48**	.524**	.351*		.872**	.833**

*. Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 signifikant (2-seitig).

** . Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 signifikant (2-seitig).

Für die Korrelationskoeffizienten gilt : $0 \leq 0.4$ niedriger Zusammenhang, $0.4 \leq 0.7$ mittlerer Zusammenhang, $0.7 < 1$ hoher Zusammenhang (BARTELS 1983).

Tab. 12.4 : Korrelationsanalyse ausgewählter Umweltvariablen ;
Matrix der Korrelationskoeffizienten

Rotierte Komponentenmatrix^a

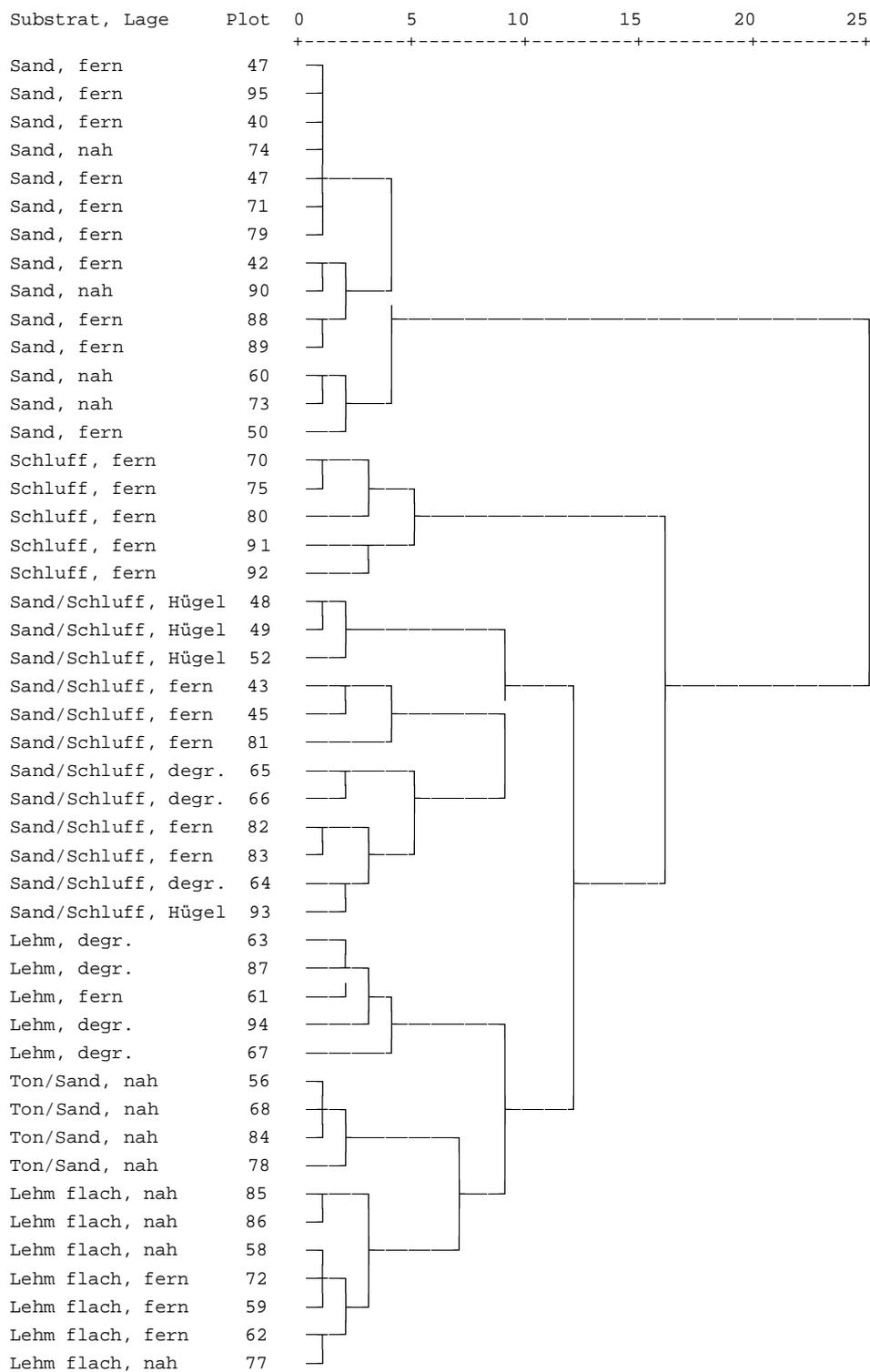
	Komponente						
	1	2	3	4	5	6	7
DEPTH	.934				-.109	-.115	
FMATDEPT	.899				-.249		
DEBRIS	-.631		.266	-.107		.306	-.408
DISTSETT		-.906		.170			
REGIME		.836			.164		.354
DISTRIV	-.542	-.584			-.118		.168
T	-.384	.498		.414		-.389	
U			.923	.149	.118		.127
S			-.888	-.268	-.126	.152	-.111
PH			.209	.909			-.151
CACO3		-.209	.328	.798			.112
LF	.143			.719	.262		.328
GRAVEL		.154	-.100	.156	.762	.111	.144
SKELFEIN	-.200		.273		.725	-.123	
FMO	.446		-.466		-.576	-.254	-.191
RILLS		.390	-.266		-.413	-.334	.230
INCL	-.192		-.128			.813	
SKELGROB	-.303	.225	-.101		.500	.594	.129
BIOCRU	-.141	-.222	.562	.105	-.273	.565	
EROSION	-.179	.108	.285	.195	.129		.807
ALT	.179	.498			.190	.170	.712

Extraktionsmethode: Hauptkomponentenanalyse.

Rotationsmethode: Varimax mit Kaiser-Normalisierung.

a. Die Rotation ist in 10 Iterationen konvergiert.

Tab. 12.5 : Faktorenanalyse ausgewählter Umweltvariablen; Tabelle mit den Ladungen auf die sieben Hauptkomponenten. Die wichtigsten Ladungen sind fett hervorgehoben. Für die Abkürzungen der Umweltvariablen vgl. Tab. 12.4.



Tab. 12.6 : Clusteranalyse (Dendrogramm) der Aufnahmeflächen

Kurzzusammenfassung

Das Kaokoland in Nordwest-Namibia trägt größtenteils eine Savannenvegetation, deren Struktur durch eine geschlossene Grasschicht und eine offene Baumschicht gekennzeichnet ist. Diese Vegetation und ihre Dynamiken in Abhängigkeit von Niederschlag und Nutzung stehen im Mittelpunkt der vorliegenden weideökologischen Arbeit.

Um den Einfluss von Umweltfaktoren und der menschlichen Nutzung herauszuarbeiten, wurden beweidete und unbeweidete Untersuchungsflächen in mehreren Siedlungsgebieten mit unterschiedlicher Nutzungsgeschichte verglichen. Ein Beweidungsausschluss gestattete die Bestimmung des Ausmaßes und der Geschwindigkeit des Vegetationswandels nach dem Fortfall des kontinuierlichen Beweidungsdrucks, der die pastoralnomadische Landnutzung des Kaokolandes kennzeichnet. Die Häufigkeit der dominanten Arten war auf allen Flächen in Abhängigkeit von den Regenfällen erheblichen Schwankungen ausgesetzt. Im traditionell genutzten Siedlungsgebiet traten während der ersten fünf Jahre nach Beweidungsausschluss deutliche Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung und -struktur auf. Am auffälligsten war die Zunahme von ausdauernden Gräsern.

Eine exogen bedingte Aufgabe der traditionellen nomadischen Wirtschaftsweise kann eine grundlegende Veränderung der Savannenvegetation auslösen. In diesem Fall nimmt die Nutzbarkeit der Grasschicht erheblich ab, da nur noch unproduktive, einjährige Gräser ihren Lebenszyklus abschließen können. Meist geht dieser Prozess mit einer deutlich beschleunigten Bodenerosion und einem massiven Rückgang des Baumbestandes einher.

Die Ergebnisse erlauben eine Rekonstruktion der wesentlichen Vegetationsveränderungen nach dem Einsetzen pastoralnomadischer Nutzung. Es kam zu einer Anpassung der Weidevegetation an hochfrequente Störungsereignisse. Ausdauernde Gräser wurden durch produktive Annuelle ersetzt, wodurch die Produktion von Futterbiomasse weitgehend konstant blieb. Die Niederschlagsvariabilität stellt in der Sekundärsavanne die treibende Kraft für kurzfristige Vegetationsdynamiken dar. In diesem Sinne ist die Sekundärsavanne des nordöstlichen Kaokoland ein typisches arides Weideland. Das opportunistische Weidemanagement ist an die hohe räumliche und zeitliche Variabilität der Pflanzenproduktion angepasst. Erst wenn ein bestimmter Schwellenwert überschritten ist, wird der stabile Zustand des Weidesystems zerstört, und Degradation setzt ein.

Abstract

The Kaokoland in north-western Namibia carries a typical savanna vegetation with a continuous layer of grasses and a discontinuous layer of trees. This study on the range ecology of the Kaokoland focuses on vegetation dynamics caused by climatic variability and a traditional pastoral-nomadic land use.

In order to determine the influence of environmental and anthropogenic factors, a paired site study was conducted of grazed and adjacent ungrazed plots in several settlement areas with different land use history. Grazing enclosure allowed a determination of the rate and extent of vegetation change following the removal of the continuous grazing pressure characteristic for the pastoral-nomadic land use of the Kaokoland. Owing to rainfall, the abundance of the predominant species fluctuated substantially on all grazed and ungrazed plots. In the area with traditional pasture management, considerable changes in vegetation structure and composition occurred within the first five years of protection from grazing. Most important was the increase of perennial grasses.

If the traditional ways of nomadic land use have been abandoned, a transition of the savanna may be triggered. In this case, biomass production decreases significantly, as only short-lived annuals are able to complete their life cycle. Usually this process is accompanied by severe soil erosion and a massive decline of the tree cover.

The results allow a reconstruction of the main vegetation changes after the onset of pastoral-nomadic use. Grazing led to an adaptation of rangeland vegetation to high-frequency disturbances. Perennial grasses were replaced by productive annuals, and the production of palatable biomass remained relatively constant. The main driving force for short-term vegetation dynamics in this secondary savanna is rainfall variability. In this sense, the savanna in northeastern Kaokoland is a typical arid rangeland. The opportunistic range management is well-adapted to the spatial and temporal variation of plant production. Only if a certain threshold is crossed, this stable state is destroyed, and the system is altered in the sense of degradational processes.