Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation des Fynbos

Margaretha Herppich, Werder, Dieter J. von Willert, Münster & Werner B. Herppich, Werder

Abstract. The South African Cape heath, the fynbos, is one of the ecosystems of the world with mediterranean-type climate. The fynbos is characterised by three sclero-phyllous elements. However, the characteristic ericoid (ericoid-leaved low shrubs), the restioid (wiry, aphyllous hemicryptophytes) and the proteoid (normally broad-leaved shrubs) forms may be accompanied by other evergreen sclerophylls of many families. On a large scale, the fynbos biome may be separated into the coastal and the mountain fynbos vegetation types. Although soil nutrient poverty is typical for both, differences in the physiogeographic situation and the microclimatic conditions lead to distinct species compositions. In the following an overview on the definition and the physiogeography of the fynbos biom and on the comparative ecophysiology of the vegetation in both fynbos vegetation types is given.

1 Einleitung

Als Fynbos, die begriffsbildenden Worte "fijen bosch" sind dem Afrikaans entnommen, bezeichnet man die mit sklerophyllen Büschen durchsetzte Heidelandschaft auf den nährstoffarmen Böden der süd-westlichen und südlichen Kapprovinz (JARMAN & MUSTART 1988). Diese Vegetationszone ist klimatisch dem mediterranen Bereich sehr ähnlich und wird von der 300 mm Isohyete eingegrenzt. ACOCKS (1953) unterteilt die südafrikanische Heidelandschaft in drei Kategorien - Coastal Macchie, Macchie und False Macchie, TAYLOR (1978) in zwei - Coastal und Mountain Fynbos, - wobei in letzterem Macchie und False Macchie unter dem Term Mountain Fynbos zusammengefasst sind. Die Einteilungen berücksichtigen Physiographie, Bodenbeschaffenheit sowie klimatische Gegebenheiten.

Die Fynbos-Gesellschaften zeichnen sich durch eine große Artenvielfalt und einen hohen Grad an Endemismus aus. Charakteristisch ist v. a. die restioide Wuchsform der blattlosen Hemikryptophyten aus der Familie Restionaceae bzw. Cyperaceae. Neben der zweiten Hauptform, dem ericoiden Element, bestehend aus niedrigen Büschen und Zwergsträuchern mit Ericaceen-Rollblättern, ist auch das proteoide Element weit verbreitet. Die Blätter der Pflanzen dieser Gruppe sind meist breit, sklerophyll und isobilateral. Außer diesen drei Hauptformen gibt es noch zahlreiche weitere, die sich nach morphologischen Zuordnungsmerkmalen einteilen lassen (CAMPBELL 1986).

Obwohl es für die Vegetationen der vier anderen Ökosysteme der Erde (DAY 1983) mediterranen Klimas wie Mallee (Australien), Chaparral (Californien), Matorral (Chile) oder der Macchie (z. B. Portugal) bzw. der Garrigue umfangreiche ökophysiologische Studien gibt, sind die Pflanzengesellschaften des Fynbos hinsichtlich ihres Nährstoff-, Kohlenstoff- oder Wasserhaushaltes wenig untersucht (DAY 1983, MILLER et al. 1983, MOONEY et al. 1983, SPECHT & MOLL 1983). Die Literatur beinhaltet Ergebnisse oft nur in stark verallgemeinerter Form und zudem ohne integrierte Aufarbeitung. VON WILLERT et al. (1989) und HERPPICH et al. (1994, 2002) konnten zum ersten Mal das Zusammenwirken der genannten Größen an Vertretern der verschiedensten Wuchsformen des Fynbos aufzeigen. Im Nachfolgenden soll ein Überblick über Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation dieser beeindruckenden Heidelandschaft gegeben werden.

2 Definition des Fynbos

Entsprechend des immensen Artenreichtums (etwa 9000 Arten¹) und dem hohen Anteil an Endemiten (mehr als 6200 Arten²) stellt die süd-westliche und südliche Kapregion Südafrikas ein eigenes Florenreich, die Kapensis, dar. Geographisch gesehen deckt sich die Kapensis großteils mit dem Fynbos Biom (KRUGER 1979). Hinter dem Begriff Fynbos verbirgt sich die südafrikanische Heidelandschaft, die manchmal auch als "Kap Macchie" (DAY 1983) bezeichnet wird. Zum Fynbos Biom wurden in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren (ACOCKS 1953, TAYLOR 1978, KRUGER 1979, BOUCHER & MOLL 1981, MOLL & BOSSI 1984) auch andere Vegetationstypen und Vegetationsübergänge gezählt. KRUGER (1979) z. B. rechnet mehrere von ACOCKS (1953) beschriebene Vegetationseinheiten (Veld Typen) mit ein. So bezeichnet Strandveld das von breitblättrigem, sklerophyllem Gebüsch bewachsene und stellenweise mit sukkulenten, karroiden Komponenten durchsetzte Küstengebiet einschließlich Dünen auf kalkhaltigen Böden über Granituntergrund. Das Renosterveld bzw. das Coastal Renosterveld ist eine oft degradierte Buschlandschaft auf nährstoffreicheren Böden. Hier wird das Erscheinungsbild der Vegetation vom "renosterbos", der strauchförmigen Asteraceae Elytropappus rhinocerotis geprägt.

Die Systeme der Coastal Macchia oder Coastal Fynbos, der Macchia und der False Macchia oder Mountain Fynbos (TAYLOR 1978) beziehen sich grundsätzlich auf eine mit immergrünen, sklerophyllen Büschen durchsetzte Heide auf sehr nährstoffarmen Böden. Als echte Fynbos Buschlandschaft wird meist jedoch nur Mountain und Coastal Fynbos (Abb. 1) verstanden (KRUGER 1979). MOLL & JARMAN (1984) gehen sogar soweit nur diese beiden bzw. nach ACOCKS (1953) drei Veldtypen zum Biom zu rechnen. Physiographie, Bodenbeschaffenheit und veränderte klimatische Gegebenheiten spielen bei dieser Betrachtungsweise eine Rolle. Mountain und Coastal Fynbos unterscheiden sich hauptsächlich im Habitat und der floristischen Zusammensetzung. So sind in letzterem wesentlich mehr Grasarten vertreten.

Obwohl sich der Mountain Fynbos geographisch in einen westlichen und östlichen Teil aufspaltet (TAYLOR 1978), finden sich im äußeren Erscheinungsbild, Struktur und Komposition der Vegetation kaum Unterschiede, die eine Unterteilung in Macchie und False Macchie (ACOCKS 1953) rechtfertigen würde. CAMPBELL (1986) bzw. MOLL (1987) bezeichnen allerdings den östlichen Block des Mountain Fynbos wegen der zunehmenden Flächendeckung durch Grasarten als Grassy Fynbos. Synonym zum Coastal Fynbos wur-

¹ http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic, TAYLOR 1978

² http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic

de der Begriff Lowland Fynbos (MOLL et al. 1984) eingeführt, da darin die räumliche Ausdehnung des gemeinten Gebietes besser erfasst wird.



Abb. 1: Ausdehnung von Mountain (grau) und Coastal Fynbos (schwarz) (verändert nach KRUGER 1979)

Fig. 1: Extension of Mountain (grey) and Coastal Fynbos (black) (modified after KRUGER 1979)

3 Physiographie und Klima des Fynbos

3.1 Ausdehnung, Geologie und Böden

Landschaftsbestimmend in der Kapregion ist der kapländische Faltengebirgsgürtel, der zum Landesinneren hin durch das Hochbecken der großen Karoo begrenzt wird. Der großteils die Gebirge bildende harte und widerstandsfähige Sandstein wird der Tafelberg- und Witteberg-Gruppe zugerechnet. Den Untergrund in den angrenzenden Tälern und Ebenen bilden die leichter verwitternden Schiefer und Phyllite (kristalline Schiefer) der Bokkeveld- und Malmsbury Gruppe aber auch Granitgestein (LAMBRECHTS 1979).

Die durchschnittliche Höhe der Gebirge liegt bei 1000-1500 m, einzelne Erhebungen erreichen allerdings ca. 2000 m Höhe. Im Westen der Region erstrecken sich die Gebirgsketten von Niewoudtville bis zur Kaphalbinsel. Anfangs d. h. hauptsächlich vom Van Rhynsdorp Pass über das Cedarberg und Cold Bokkefeld Gebirge verläuft die Faltung der Gebirge noch in nord-südlicher Richtung, wohingegen im Süden, im Gebiet um Worcester, Stellenbosch und Caledon, die Ausrichtung der Falten variiert (LAM-BRECHTS 1979).

Im Osten erstrecken sich die Höhenzüge von Kap Hangklip in mehreren unterbrochenen, zur Küste parallelen Ketten mit ost-westlicher Faltungsrichtung bis Port Elizabeth und weiter nach Grahamstown (Abb. 1). Die größten Höhenzüge sind dabei zum Landesinneren hin die Swartberg-Baviaanskloof und zur Küste hin gesehen die Langeberg-Outeniqua-Tzitzikama (KRUGER 1979, LAMBRECHTS 1979). Der Mountain Fynbos ist ausschließlich auf die Hänge der Gebirge beschränkt. Einzelne Ausläufer des Vegetationstyps finden sich in den Kamiesbergen im Norden sowie an Berghängen in der Kleinen Karoo.

Der Lowland Fynbos der Westküste dehnt sich weitestgehend auf einen bis zu 50 km breiten, von äolischen Sanden beachtlicher Höhe bedeckten Küstenstreifen mit geringen Erhebungen aus. Unterbrochen durch die bis ans Meer reichenden Gebirge setzt sich das Vegetationsgebiet schließlich westlich von Hermanus in östlicher Richtung bis Mossel Bay fort (Abb. 2B). Dabei findet man die charakteristische Vegetation nicht nur im Flachland auf äolischen kalkhaltigen Sandböden, auf Kalkgestein oder marinen lehmhaltigen Ablagerungen, sondern auch an den Hängen der Vorgebirgsausläufer, die durch Schieferuntergrund gekennzeichnet sind.

3.2 Klima

Modifiziert durch die landschaftlichen Gegebenheiten und die beiden küstennahen Meeresströmungen, Benguela (Süd- und Südwestküste) und Agulhas (westlich von Port Elizabeth bis Kap Agulhas), spannen die Klimabedingungen im Fynbos Biom von typisch mediterran im Westen bis humid temperat im Osten. Demnach verändert sich das Klima sowohl landeinwärts als auch von der jeweiligen Höhenlage und Hangausrichtung abhängig deutlich.

Zum südafrikanischen Hochbecken hin wird die Fynbos Vegetationszone durch die 300 mm Isohyete abgegrenzt. In den Küstenregionen reicht die Verbreitung allerdings stellenweise bis zur 250 mm Niederschlagsgrenze (KRUGER 1979). Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 15 bis 18°C, mit Durchschnittswerten von 10 bis 12°C in den milden Wintermonaten. Ein Absinken der Temperaturen unter den Gefrierpunkt kommt außer in höheren Lagen und Gebirgstälern kaum vor.

Im wärmsten Monat Februar erreichen die durchschnittlichen Temperaturen 20 bis 24°C. Die Schwankungsbreite der Jahresdurchschnittstemperatur ist an der Küste stets gering und beträgt dort ca. 4,5°C; zum Landesinneren hin kann sie bis auf 11°C ansteigen. Typisch mediterranes Klima setzt einen milden, humiden Winter, in dem mindestens 60 % der jährlichen Niederschlagsmenge fällt, verbunden mit einem milden bis heißen (wärmster Monat unter 22°C bzw. über 22°C) und trockenen Sommer voraus. Streng genommen sind diese Bedingungen nur im Gebiet zwischen der Saldanha Bay an der Westküste, der Breede River Mündung an der Südküste und bis zu den ersten niedrigeren Gebirgen zu finden.

Ab 20° östlicher Breite bis hin nach Grahamstown fällt der Regen in zunehmendem Maße ganzjährig. Nur noch 38% der gesamten jährlichen Regenmenge wird in Grahamstown im Winter gemessen (KRUGER 1979). In der Region von Swellendam bis Mossel

Bay kann im Herbst und Frühjahr noch eine Zunahme der Niederschlagsmenge und eine längere Trockenperiode im Sommer registriert werden.



- Abb. 2: Typische Beispiele f
 ür die Landschaft und die Vegetation des Coastal (links; CSIR Versuchsstation Pella, 33°31'S, 18°32'O, 62 km n
 ördlich von Kapstadt und 15 km landein von der Westk
 üste) und des Mountain Fynbos (rechts; am Kliprand in der N
 ähe des Van Rhynsdorp Passes, 5 km s
 üdwestlich von Nieuwoudville, H
 öhe 800 m, 33°30'S, 19°05'O)
- Fig. 2: Typical examples of landscape and vegetation of the Coastal (left; CSIR fynbos biome intensive study site at Pella, 33°31' S, 18°32' E, 62 km north of Cape Town and 15 km inland from the west coast) and Mountain Fynbos (right; edge of an escarpment near the Van Rhynsdorp Pass, 5 km south-west of Nieuwoudville, altitude 800 m, 33°30'S, 19°05'E)

4 Vegetation des Fynbos

Die begriffsbildenden Worte "fijen bosch" sind dem Afrikaans entliehen und wurden von den ersten Siedlern benutzt, um das sklerophylle "feinblättrige" Gebüsch, das der Landschaft ihr Aussehen verleiht, zu beschreiben. Von BEWS (1916) wurde dieser Ausdruck zum ersten Mal in Verbindung mit der sklerophyllen Kapvegetation in einer wissenschaftlichen Arbeit verwandt. BEWS erkannte auch, dass es keine Dominanz einzelner Arten in dieser Region gibt. Dies und die Tatsache, dass die Familie der Restionaceae, die hier den ökologischen Stellenwert der Poaceae einnehmen, ein im Fynbos strukturgebendes Element darstellt, wurde zur Definition der Vegetation herangezogen (TAYLOR 1978).

Charakteristisch für die Physiognomie ist demnach vor allen Dingen die restioide Wuchsform, die durch die schon erwähnten Restionaceae, buschige, nahezu blattlose Hemikrytophyten mit krautigen, aber harten drehrunden Halmen, vertreten wird (Abb. 3 links). Einige Cyperaceae können ebenfalls unter dieser Wuchsform eingereiht werden.

Ein weiteres, das Aussehen der Fynbos-Gesellschaften prägendes Element ist das ericoide (Abb. 3 Mitte). Darunter versteht man niedrige Büsche oder Zwergsträucher mit länglichen, schmalen Blättern vom Typ des Ericaceen-Rollblattes. Repräsentanten der unterschiedlichsten Pflanzenfamilien wie Ericaceae, Rutaceae, Rosaceae und Rhamnaceae, um nur einige zu nennen, zählen hierzu.

Typisch, aber nicht notwendigerweise überall vorhanden ist das proteoide Element (Abb. 3 rechts). Dazu gehören hartlaubige kleinere Bäume und Büsche sowohl aufrecht als auch niederliegend und manchmal mit unterirdischen Stämmen. Die mittelgroßen bis großen Blätter sind isobilateral und besitzen die unterschiedlichsten Blattformen. Die Vertreter dieser Pflanzengruppe stammen großteils aus der Familie der Proteaceae.



- Abb. 3: Beispiele für die wesentlichen Vegetationselemente des Fynbos, restioid (links, *Thamnochortus punctatus*), ericoid (Mitte, *Erica mammosa*) und proteoid (rechts, *Protea laurifolia*)
- Fig. 3: Examples of the major elements of the Fynbos vegetation, restioid (left, *Thamnochortus punctatus*), ericoid (mid, *Erica mammosa*) and proteoid (right, *Protea laurifolia*)

Außer den erwähnten drei wichtigsten Wuchsformen gibt es natürlich noch weitere (pinoid, penaeoid u.s.w.), die sich nach morphologischen Zuordnungsmerkmalen einteilen lassen (TAYLOR 1978, CAMPBELL 1986). Eine auf den Grundlagen von TAYLOR (1978) basierende, aber allgemeinere Definition der Fynbos Vegetation stammt von MOLL & JARMAN (1984):

"Evergreen, sclerophyllous shrublands, on oligotrophic soils, comprising essentially Cape Floristic Kingdom elements, consisting predominantly of either functionally isobilateral picophyllous and/or microphyllous to mesophyllous shrubs and usually associated with evergreen aphyllous and/or narrow-leaved sclerophyllous hemicryptophytes."

5 Ökophysiologie der Fynbos Vegetation 5.1 Photosynthese

Die hier vorgestellten Untersuchungen zum Kohlenstoff- und Mineralstoffhaushalt einer großen Anzahl von Pflanzen verschiedener Wuchsgruppen aus Mountain und Coastal

Fynbos wurden während der sommerlichen Trockenzeit (Januar und Februar) durchgeführt. Sie ergänzen damit Arbeiten, die gegen Ende einer ausgedehnten Winterregenperiode im Mountain Fynbos erfolgt waren (VON WILLERT et al. 1989) und sind mit diesen zusammen die ersten übergreifenden Darstellungen der Ökophysiologie der Fynbos Vegetation.

Die maximalen CO_2 -Austauschraten (Abb. 4) zeigen generell eine sehr hohe Variabilität (1.0-15.2 µmol CO_2 m⁻² s⁻¹). Dabei überschneiden sich die Ergebnisse sowohl innerhalb der Fynbos-Vegetationselemente selbst als auch zwischen den einzelnen Elementen. Unterschiede im Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen aus Mountain und Coastal Fynbos konnten nicht gefunden werden. Die gemessenen Maximalraten der Fynbos-Arten sind insgesamt niedrig und entsprechen den für Pflanzen des Chaparral, der Matorral und der Macchie angegebenen (MOONEY 1981, OECHEL et al. 1981).





Fig. 4: Variability of the maximum photosynthetic CO₂ uptake rates of plants (left col. minima, right col. maxima) of the different vegetation elements of Coastal and Mountain Fynbos

Bei zunehmender Bodentrockenheit aber auch bei hohem Wasserdampfsättigungsdefizit zwischen Blatt und Luft kommt es in der Regel im Tagesverlauf zu einer mehr oder minder stark ausgeprägten mittäglichen Depression bzw. kontinuierlichen Verminderung des Gasaustausches (Abb. 5). Im Extremfall wird dieser auf die frühen Morgenstunden reduziert. Die Kohlenstoffdioxidkonzentration im substomatären Raum ist dann über den Tag entweder konstant oder steigt während der mittäglichen Depression leicht an, was eine rein stomatäre Behinderung der Photosynthese ausschließt (TENHUNEN et al. 1984). Wie sich mit Hilfe der Chlorophyllfluoreszenzanalyse zeigen ließ, ist bei diesen Pflanzen die photochemische Effizienz anhaltend heruntergeregelt (HERPPICH et al. 1994). Das Zusammenwirken von verringerter Bodenwasserverfügbarkeit, atmosphärischem Trockenstress und hoher Energieeinstrahlung führt bei Pflanzen arider Gebiete oft zu einer ausgeprägten Photoinhibition (HERPPICH et al. 1997, HERPPICH 2000).

Die Analyse einer Vielzahl von Lichtsättigungskurven der Photosynthese verdeutlicht die Temperaturabhängigkeit der maximalen Photosynthesekapazität sowie deren Beeinflussbarkeit durch eine eingeschränkte Wasserverfügbarkeit (EHLERINGER & COMSTOCK 1987, TENHUNEN et al. 1987). Das von VON WILLERT et al. (1989) gefundene ausgeprägte Adaptationsvermögen der Pflanzen an die herrschenden hohen Strahlungsintensitäten konnte bestätigt werden. Sättigung der Photosynthese bei niedrigen Lichtintensitäten (<<1000 μ mol m⁻² s⁻¹ PPFD), wie sie allgemein für Pflanzen mediterraner Gebiete beobachtet wird (MOONEY 1981, TENHUNEN et al. 1987), und auch auf die Fynbosvegetation übertragen wurde (MOONEY et al. 1983), trat nur bei hohen Blatttemperaturen (>33°C), problematischer Wasserversorgung oder beginnender Seneszenz der Blätter auf.



Abb. 5: Tageszeitliche Änderung der Photosyntheseaktivität (A) von Blättern von Protea acaulos bei sehr hohen (geschlossene Kreise) bzw. bei moderaten Blatttemperaturen (offene Kreise) bzw. (B) das relative Ausmaß der Photoinhibition der Blätter bei hohen Blatttemperaturen.

Fig. 5: Diurnal changes in photosynthetic activity of leaves of *Protea acaulos* as measured at very high (closed circles) or moderate (open circles) leaf temperatures. (B) Relative degree of photoinhibition occurring in those leaves exposed to very high temperatures.

Unabhängig vom Fynbostyp oder der Vegetationsgruppe variieren die Transpirationsraten (0.34-4.68 mmol H₂O m⁻² s⁻¹) und die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (12-187 mmol m⁻² s⁻¹) stark. Wie erwartet sind sie während der sommerlichen Trockenzeit generell niedriger als die im Mountain Fynbos am Ende der Regenzeit bei guter Wasserversorgung registrierten (VON WILLERT et al. 1989). Eine lineare Abhängigkeit von Photosynthese und Transpiration bzw. Blattleitfähigkeit war nicht immer gegeben (COWAN & FARQHUAR 1977). Für *Protea repens* wurde z. B. bei angespannter Wasserversorgung nachgewiesen, dass die Stomata weiter geöffnet waren als es für die gemessene Photosyntheserate notwendig gewesen wäre (VON WILLERT et al. 1989).

Sowohl Photosynthese, Blattleitfähigkeit für Wasserdampf als auch Wasserpotential der Pflanzen verifizieren die Annahme, dass die Vegetation in den untersuchten Gebieten denen des Chaparral sehr ähnlich ist (MILLER et al. 1983, MOONEY 1981, POOL et al. 1981). Die höchsten Wassernutzungskoeffizienten, wie auch die im Mittel höchsten Photosyntheseraten wurden in der Familie der Proteaceen festgestellt.

Die ermittelten Blattleitfähigkeiten und Photosynthesedaten von künstlich bewässerten Pflanzen aus dem Coastal Fynbos entsprechen etwa den von VON WILLERT et al. (1989) angegebenen. Wegen der im Verhältnis sehr starken Transpiration der künstlich bewässerten Pflanzen sind die über die diurnale Messperiode integrierten Wassernutzungskoeffizienten oft niedriger als die der an den anderen Messplätzen untersuchten Pflanzen (0.88-5.0 mmol CO₂/mol H₂O). Während des Forschungsaufenthaltes auftretende Regenfälle zeigten, dass kurze, ergiebige Regenfälle im Sommer rasch eine positive Reaktion der Pflanzen hervorrufen und wesentlich effektiver genutzt werden als eine langjährige Bewässerung (MILLER 1981).

5.2 Stickstoffeffizienz

Für alle untersuchten Pflanzen wurde ein sehr geringer Stickstoffgehalt gekoppelt mit einem hohen Gesamtkohlenstoffgehalt in den Blättern (Abb. 6), was allgemein für Vertreter dem Fynbos ähnlicher Vegetationen gilt, nachgewiesen (HERPPICH et al. 2002). Dabei kommt dem Stickstoffgehalt in den einzelnen mediterranen Ökosystemen mit ihrer unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeit ein wechselnder Einfluss auf das Pflanzenwachstum zu.

Eine Antwort auf die starke Nährstoffarmut des Messgebietes im Mountain Fynbos und möglicherweise auf ein im jahreszeitlichen Verlauf wechselndes Nährstoffangebot, z. B. Stickstoffzunahme im Boden durch starke Regenfälle in den Wintermonaten (GROVES 1983), stellt die saisonale Schwankung im Blattstickstoffgehalt dar. Leider fehlen Vergleichsmöglichkeiten mit anderen mediterranen Ökosystemen, um eine funktionelle Konvergenz abzuleiten.

Mögliche Erklärungen für die niedrigen Blattstickstoffgehalte der Proteaceen sind ihr langsameres Pflanzenwachstum (MITCHELL & COLEY 1987) verknüpft mit einer langen Lebenserwartung der sklerophyllen immergrünen Proteaceenblätter (MOONEY et al. 1983, READ & MITCHELL 1983) und die Aufnahme und Umsetzung von anorganischem Stickstoff wie es bei *Protea repens* nachgewiesen wurde (STOCK & LEWIS 1986). Die Konservierung der Nährstoffe in der Pflanze (CHAPIN 1980) sind ebenfalls zu nennen. Letzteres beinhaltet auch den Abtransport von z. B. Stickstoff vor dem Abwurf der alternden Organe und damit das Herstellen eines nahezu geschlossenen Kreislaufes. Dieses Verhalten konnte z. B. für die Proteaceae *Leucospermum parile* (WITKOWSKI et. al. 1990) und die Restionaceae *Thamnochortus punctatus* (STOCK et al. 1987) nachgewiesen werden. Die bei den Vertretern der Proteaceae ähnlich wie bei denen der Restionaceae (READ & MITCHELL 1983) knapp unter der Oberfläche im kompostierten Laub zusätzlich ausgebildeten dicht gepackten kleinen Wurzeln scheinen nicht zur vermehrten Stickstoffaufnahme beizutragen.



- Abb. 6: Maximale Photosyntheseleistung als Funktion des Blattstickstoffgehaltes, (A) bei Bezug der Größen auf die Trockenmasse; (B) bei Bezug der Größen auf die Blattfläche, für vollentwickelte, ein Jahr alte Blätter bzw. nicht blühende Zweigspitzen von Vertretern der proteoiden (Kreise), der ericoiden Wuchsform (Rechtecke) sowie anderer immergrüner sklerophyller Pflanzen (Dreiecke) des Coastal Fynbos (offene Symbole) und des Mountain Fynbos (gefüllte Symbole).
- Fig. 6: Relationship between maximum photosynthetic activity and leaf nitrogen content of fully developed leaves or non flowering twigs of plant from the proteoid (circles), the ericoid element (squares) and other sclerophyllous plants (triangles) of the Coastal Fynbos (open symbols) und des Mountain Fynbos (closed symbols). Both parameters were related to either leaf mass (A) or leaf area (B)

Die gruppenspezifischen Unterschiede in der Fähigkeit zur Nutzung des Stickstoffangebotes werden über die Linearität der Photosyntheseleistung zum Blattstickstoffgehalt bei Bezug auf das Trockengewichte offensichtlich (Abb. 6). Die hohe Effizienz der untersuchten Proteaceen nach Brand im Coastal Fynbos hängt zum Teil mit dem noch geringen Alter des untersuchten Bestandes und der ausgewählten Pflanzen zusammen. In den ersten Jahren nach einem, für den Fynbos typischen Brand, wird der Hauptanteil der Vegetation von "Resproutern", darunter viele Angehörige des ericoiden Elementes und kleinblättrige, sklerophylle Pflanzen (HOFFMAN et al. 1987, MUSIL & DE WITT 1990) bestritten. Die Dichte in den späteren Jahren bestimmen dann die aus Samen wachsenden Proteaceen, hier sind vor allen Dingen *Leucospermum parile* und *Protea repens* (HOFFMAN et al. 1987) zu nennen. Gerade diese beiden, für die auch die höchste Photosyntheseleistung ermittelt wurde, weisen auch ein gut ausgeprägtes Sommerwachstum auf (WITKOWSKI et al. 1990).

6 Literatur

ACOCKS, J. P. H. (1953): Veld Types of South Africa. - Mem. Bot. Surv. S. Afr. 28: 1-192.

- BEWS, J. W. (1916): An Account of the Chief Types of Vegetation in South Africa, with Notes on the Plant Succession. J. Ecol. 4: 129-159.
- BOUCHER, C. & E. J. MOLL (1981): South African Mediterranean-Type Shrublands. In: DI CASTRI, F., D. W. GOODALL, R. L. SPECHT (eds.): Mediterranean-Type Shrublands. Ecosystems of the World. – Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 233–248.
- CAMPBELL, B. M. (1986): Mountain Plant Communities of the Fynbos Biome. Vegetatio **66**: 3-16.
- CHAPIN, F. S. III (1980): The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 233-260.
- COWAN, I. R. & G. D. FARQUHAR (1977): Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment In: JENNINGS, D. H. (ed.): Integration of Activity in the Higher Plants. – Soc. Exp. Biol. Symp. 31: 471–505.
- DAY, J. A. (1983): Mineral nutrients in mediterranean ecosystems. S. Afr. Nat. Sci. Prog. CSIR, Pretoria, Report No. 71: 1-176.
- EHLERINGER, J. R. & J. COMSTOCK (1987): Leaf Absorbance and Leaf Angle: Mechanisms for Stress Avoidance. – In: TENHUNEN, J. D., F. M. CATARINO, O. L. LANGE & W. C. OECHEL (eds.): Plant Response to Stress - Function Analysis in Mediterranean Ecosystems. Ecological Sciences Vol. 15, NATO ASI Series. – Springer Verlag, Berlin: 55-77.
- GROVES, R. H. (1983): Nutrient cycling in Australian heath and South African Fynbos. In: KRUGER F. J., D. T. MITCHELL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-type ecosystems: The role of nutrients. – Springer Verlag, Berlin: 179-191.
- HERPPICH, M., W. B. HERPPICH & D. J. VON WILLERT (1994): Influence of drought, rain and artificial irrigation on photosynthesis, gas exchange and water relations of the fynbos plant *Protea acaulos* (L.) Reich at the end of the dry season. Bot. Acta **107**: 369-472.
- HERPPICH, M., W. B. HERPPICH & D. J. VON WILLERT (2002): Leaf nitrogen content and photosynthetic activity in relation to soil nutrient availability in coastal and mountain fynbos plants (South Africa). – Basic Appl. Ecol. 3: 329-337.
- HERPPICH, W. B. (2000): Interactive effects of light and drought stress on photosynthetic activity and photoinhibition under (sub-) tropical conditions. Acta Hort. **531**: 135-142.
- HERPPICH, W. B., B. M.-T. FLACH, D. J. VON WILLERT & M. HERPPICH (1997): Field investigations in *Welwitschia mirabilis* during a severe drought. II. Influence of leaf age, leaf temperature and irradiance on photosynthesis and photoinhibition. – Flora **192**: 165-174.
- HOFFMAN, M. T., E. J. MOLL & C. BOUCHER (1987): Post-fire succession in Pella, a South African lowland fynbos site. S. Afr. J. Botany **53**: 370-374.
- JARMAN, M. L. & P. MUSTART (1988): Introduction. In: A Description of the Fynbos Biome Project Intensive Study Site at Pella. – CSIR, Pretoria, Ecosystem Programms Report No 33: 1-10.
- KRUGER F. J. (1979): South African Heathlands. In: SPECHT, R. L. (ed.): Ecosystems of the World 9 A. – Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 19-79.
- LAMBRECHTS, J. J. N. (1979): Geology, Geomorphology and Soils. In: DAY, J., W. R. SIEGFRIED, G. N. LOUW, & M. L. JARMAN (eds.): South African National Science Progress Report 40: 16-26.
- MILLER, P. C. (1981): Similarities and Limitations of Resource Utilization in Mediterranean Type Ecosystems. – In: MILLER, P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. – Springer Verlag, Berlin: 369-407.
- MILLER, P. C., J. M. MILLER & P. M. MILLER (1983): Seasonal Progression of Plant Water Relations in Fynbos in the Western Cape Province, South Africa. – Oecologia 56: 392-396.
- MITCHELL, D. T. & P. G. F. COLEY (1987): Litter production and decomposition from shrubs of *Protea repens* growing in sand plain lowland and mountain fynbos, south-western Cape. – S. Afr. J. Bot. 53: 25-31.

- MOLL, E. J. (1987): Review of some new concepts in "fynbos" ecology. In: PARKINGTON, J., & M. HALL (eds.): Papers in the Prehistory of the Western Cape, South Africa,. - BAR International Series, Oxford: 120–131.
- MOLL, E. J. & L. BOSSI (1984): Assessment of the extent of the natural vegetation of the fynbos biome of South Africa. S. Afr. J. Sci. **80**: 355-358.
- MOLL, E. J. & L. JARMAN (1984) Classification of the Term Fynbos. S. Afr. J. Sci. 80: 351-352.
- MOLL, E. J., B. M. CAMPBELL, R. M. COWLING, L. BOSSI, M. L. JARMAN & C. BOUCHER (1984): A Description of the Major Vegetation Categories in and adjacent to the Fynbos Biome. – S. Afr. Nat. Sci. Prog. CSIR, Pretoria, Report No. 83: 1-29.
- MOONEY, H. A. (1981): Primary Production in Mediterranean-Climate Regions. In: DI CASTRI, F., D. W. GOODALL & R. L. SPECHT (eds.): Mediterranean-Type Shrublands. – Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam: 249-255.
- MOONEY, H. A., C. FIELD, S. L. GULMON, P. RUNDEL & F. J.KRUGER (1983): Photosynthetic Characteristic of South African Sclerophylls. Oecologia 58: 398-401.
- MUSIL, C. F. & D. M. DE WITT (1990): Post-fire regeneration in a sand plain lowland fynbos community. S. Afr. J. Bot. 56: 167-184.
- OECHEL, W. C., W. LAWRENCE, J. MUSTAFA & J. MARTINEZ (1981): Energy and Carbon Acquisition. In: MILLER P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. Springer Verlag, Berlin: 151-183.
- POOL, D. K., S. W. ROBERTS & P. C. MILLER (1981): Water Utilization. In: MILLER P. C. (ed.): Resource Use by Chaparral and Matorral. – Springer Verlag, Berlin: 123-149.
- READ D. J. & D. T. MITCHELL (1983): Decomposition and mineralisation processes in mediterranean-type ecosystems and in heathlands of similar structure. – In: KRUGER, F. J., D. T. MITCHELL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-type ecosystems: The role of nutrients. – Springer Verlag, Berlin: 103-109.
- SPECHT, R. L. & R. J. MOLL (1983): Mediterranean-Type Heathlands and Shrublands of the World. An Overview. – In: KRUGER, F. J., D. T. MITCHEL & J. U. M. JARVIS (eds.): Mediterranean-Type Ecosystems: The Role of Nutrients. (1983). – Springer, Berlin: 41-65.
- STOCK, W. D. & O. A. M LEWIS (1986): Soil nitrogen and the role of fire as a mineralizing agent in a South African coastal fynbos ecosystem. J. Ecol. **74**: 317-328.
- STOCK, W. D., J. E. M. SOMMERVILLE & O. A. M. LEWIS (1987): Seasonal allocation of dry mass and nitrogen in a fynbos endemic Restionaceae species, *Thamnochortus punctatus* Pill. – Ecologia 72: 315-320.
- TAYLOR, H. C. (1978): Phytogeographie and Ecology of Capensis. In: WERGER, M. J. A. (ed.): The Biogeography and Ecology of Southern Africa. W. Junk, The Hague: 171-229.
- TENHUNEN, J. D., W. BEYSCHLAG, O. L. LANGE & P. C. HARLEY (1987): Changes during Summer Drought in Leaf CO₂ Uptake Rates of Macchia Shrubs Growing in Portugal: Limitations Due to Photosynthetic Capacity, Carboxylation Efficience, and Stomatal Conductance. – In: TENHUNEN, J. D., F. M. CATARINO, O. L. LANGE & W. C. OECHEL (eds.): Plant Response to Stress - Function Analysis in Mediterranean Ecosystems. Ecological Sciences Vol. 15, NATO ASI Series. – Springer Verlag, Berlin: 305-329.
- TENHUNEN, J. D., O. L. LANGE, J. GEBEL, W. BEYSCHLAG, A. J. WEBER (1984): Changes in Photosynthetic Capacity, Carboxylation Efficiency, and CO₂ Compensation Point Associated with Midday Stomatal Closure and Midday Depression of Net CO₂ Exchange of Leaves of *Quercus suber*. – Planta 162: 193-169.
- VON WILLERT, D. J., M. HERPPICH & J. M. MILLER (1989): Photosynthetic Characteristics and Leaf Water Relations of Mountain Fynbos Vegetation in the Cedarberg Area (South Africa). – S. Afr. Tydskr. Plantk. 55: 288-298.
- WITKOWSKI, E. T. F, D. T. MITCHELL & W. D. STOCK (1990): Responses of a Cape fynbos ecosystem to nutrient additions: shoot growth and nutrient contents of a proteoid (*Leucospermum parile*) and an ericoid (*Phylica cephalantha*) evergreen shrub. – Acta Ecol. 11: 311-326.

http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/cape_floristic/Pages/default.aspx: Letzter Zugriff 17.04.2008

Anschriften der Verfasser:

Margaretha Herppich, Dr. Werner B. Herppich & Prof. a. D. Dr. Dieter J. von Willert alle ehemals Institut für Ökologie der Pflanzen Westfälische Wilhelms-Universität Hindenburgplatz 55 48143 Münster Germany

Margaretha Herppich Obstzüchterstr. 43 14542 Werder (Havel) Germany

Dr. Werner B. Herppich Leibniz-Institut für Agrartechnik Potsdam-Bornim e. V. Abteilung Technik im Gartenbau Max-Eyth-Allee 100 14469 Potsdam Germany e-mail: wherppich@atb-potsdam.de

Prof. a. D. Dr. Dieter J. von Willert Kalkgat Phyto-Consulting P.O. Box 235 Vanrhynsdorp 8170 South Africa e-mail: willert@uni-muenster.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für</u> <u>Naturkunde</u>

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: 70_3-4_2008

Autor(en)/Author(s): Herppich Margaretha, Herppich Werner B., Willert Dieter Joachim von

Artikel/Article: <u>Physiographie und Ökophysiologie der Vegetation des Fynbos 425-437</u>